

S T R A T A

Série 1 – vol. 13

**30 MILLIONS D' ANNEES
DE BIODIVERSITE DYNAMIQUE
DANS LE PALEOKARST DU QUERCY**

« JOURNEES BERNARD GEZE »

LALBENQUE – LIMOGNE

1 – 3 Octobre 2005



Ministère de l'Ecologie
et du Développement Durable

**Direction régionale
de l'environnement
de Midi-Pyrénées**



- 2006 -

Organisation de la réunion
et coordination du volume :

Thierry PELISSIE
Bernard SIGE

Réalisation technique :

Jacques REY

Volume édité avec l'aide financière du Parc naturel régional des Causses du Quercy

PREFACE

« Le Quercy »... Ceux qui ont parcouru les étendues boisées de ces causses jurassiques ont su apprécier leur beauté mystérieuse, liée à leur morphologie contrastée d'origine karstique. Ce pays d'Aquitaine orientale s'adosse au socle du Massif Central, dont le séparent de grandes fractures, et singulièrement la célèbre « faille de Villefranche » devant le Rouergue. Parmi les fleurons dont peut s'enorgueillir le Quercy figure sa géologie. Des études modernes ont bien analysé la succession stratigraphique et les conditions de dépôt dans les mers jurassiques, du Lias à la fin du Malm. La structure tectonique simple, quoique polyphasée, apparaît bien à la lecture des bonnes cartes géologiques régulières. Tel est le cadre dans lequel se placent les amas phosphatés qui ont comblé au Tertiaire de profonds gouffres karstiques. L'extraction de ces roches, qui entraîna une prodigieuse mais éphémère activité industrielle pendant le dernier quart du 19^e siècle, permit de dégager de remarquables restes animaux fossilisés. L'étude de ces faunes disparues assura depuis lors une durable célébrité aux « phosphorites » du Quercy !

Longtemps réduite à des initiatives individuelles, la démarche scientifique s'est transformée depuis un demi-siècle. Des équipes, nombreuses et savantes, d'origine universitaire diverse, ont repris le flambeau, ce qui occasionna en 1972, à Montauban, une première réunion de discussion. Depuis lors, se sont succédé découvertes et interprétations nouvelles s'appliquant tant aux questions de paléontologie qu'à la recherche de l'origine du phosphate et à la chronologie du creusement karstique. Il devenait utile de faire à nouveau le point.

Sous l'égide de l'association « Les Phosphatières du Quercy » -dont l'objet essentiel est l'illustration des poches à phosphate- Thierry Pélissié et Bernard Sigé, chacun dans son domaine, ont organisé cette belle rencontre d'octobre 2005, qu'ils placèrent sous l'ombre d'un grand ancien disparu, Bernard Gèze. La réunion a été réalisée avec l'aide efficace des édiles de Lalbenque et de Limogne-en-Quercy. Plus de soixante participants en assurèrent le succès. Dans une ambiance cordiale et détendue, les exposés, se répartirent deux jours, suivis d'une sortie sur des lieux exceptionnels, comme la grotte ornée de Pech Merle et le gouffre du Cloup d'Aural, devenu « monument historique » ! Les textes des communications sont aujourd'hui accueillis dans la belle revue toulousaine « Strata », grâce à l'offre du professeur Jacques Rey.

De ces débats me paraît être ressorti l'intérêt de considérer plus « globalement », dans un cadre conceptuel et géographique plus large, les problèmes des phosphates quercynois, qui sont par nature ponctuels. Bien sûr, il sera souhaitable de recueillir de nouvelles faunes dans des gouffres encore vierges ou ignorés, même si l'éventail chronologique des récoltes s'est largement ouvert, de l'Eocène le plus bas au Miocène débutant. Des voies, déjà ouvertes, concerneront les variations climatiques durant les longues périodes d'érosion aérienne où a pu se développer le karst., variations conditionnant les phénomènes pédologiques à l'origine des concentrations phosphatées, ferrugineuses et siliceuses. On pourra également s'interroger sur l'âge précis de la couverture de dépôts « lacustres » ayant scellé l'activité superficielle du karst plus ancien et fossilisé certains gouffres à phosphate : on vit encore sur les résultats, vieux de presque un siècle, obtenus par Gaston Vasseur. Reprendre son étude avec des techniques nouvelles serait rendre un hommage » à ce grand prédécesseur qui, un soir d'octobre 1915, fut surpris par la mort –a écrit son élève Blayac- « dans une modeste chaumière accotée à un de ces vieux moulins à vent aux ailes fatiguées », dont nous avons pu, 90 ans plus tard, observer les restes près de Bach.....

Michel Durand-Delga

Membre correspondant de l'Académie des Sciences de Paris

LISTE DES PARTICIPANTS

ANTOINE Pierre Olivier
ASTRUC Jean-Guy
AUGÉ Marc
BELBEOC'H G.
BÉRARD Frédéric
BLONDEL Cécile
BRUXELLES Laurent
BUFFETAUT Eric
CABROL Patrick
CADET Jean-Paul
CAPDEVILLE Jean-Pierre
Mme CAPDEVILLE
CARLIER Sophie
CAUSSE Christiane
CROCHET Jean-Yves
D'ANTONI NOBECOURT J.C.
Mme D'ANTONI NOBECOURT
DE FRANCESCHI Dario
DELPORTE Cyril
Mme DELPORTE
DURAND-DELGA Michel
DURANTHON Francis
DUTRIEUX Michel
ESCARGUEL Gilles
ERFÜRT Jorg
FOLIE Anne-Lise
FRANZEN Jens
Mme FRANZEN
GARCIA Géraldine
GERMAIN René
GODINOT Marc
HARTENBERGER Jean-Louis
HUGENEY Marguerite
JAEGER Jean-Jacques

JUBERTHIE Christian
LABASTIE Eric
LAGASQUIE Jean-Jacques
LANGE-BADRÉ Brigitte
LEGENDRE Serge
MAITRE Élodie
MANGIN Alain
MARANDAT Bernard
MARIVAUX Laurent
MATURAT Gaëlle
MAUDUIT Éric
MICHAUX Jacques
MOURER-CHAUVIRÉ Cécile
PALOC Henri
PÉLISSIE Thierry
POUIT Daniel
RAGE Jean-Claude
RAGE Agnès
RÉMY Jean-Albert
REY Jacques
Mme REY
ROYÈRE Jean
SIGÉ Bernard
SIMON-COINCON Régine
SLAGMOLEN André
SMITH Richard
SUBIAS Christophe
SUDRE Jean
TAQUET Philippe
TARRISSE André
TREMOULET Joël
TONG Haiyan
VIANEY-LIAUD Monique

AVANT-PROPOS

Aux Journées Bernard Gèze tenues à Lalbenque et Limogne les 29 et 30 septembre 2005 ont été présentés et discutés les résultats publiés dans le présent volume de la revue *Strata*, ainsi que d'autres apports qui n'ont pas fait l'objet de mémoires. Ce colloque a voulu marquer le quarantième anniversaire d'investigations géologiques et paléontologiques sur le plateau du Quercy, initiées dans les années soixante (1960) par différentes équipes de chercheurs, tôt fédérées au sein d'un groupe de recherche contractant du CNRS. Au-delà d'une période intensive jusqu'aux années 90, les campagnes de terrain annuelles, et travaux de laboratoire, sont prolongés par divers chercheurs, leurs collaborateurs et leurs étudiants. Plusieurs institutions (Universités de Montpellier, Paris-6, Lyon, Poitiers, Muséum National d'Histoire Naturelle, Ecole Pratique des Hautes-Etudes) ont été ou restent partie prenante dans ces programmes, auxquels ont pris part des géologues d'institutions variées (BRGM, Universités de Lyon, de Toulouse, Ecole des Mines de Paris, Institut National Agronomique, Musée d'Histoire Naturelle de Montauban).

En initiant et fédérant ces recherches où ils plaçaient de jeunes chercheurs et faisant pièce à une OPA en rase campagne des collègues hollandais, Louis Thaler à Montpellier, Léonard Ginsburg puis Robert Hoffstetter à Paris, gardaient forte à l'esprit la démonstration par le géologue Bernard Gèze, dès 1938, de l'homogénéité et l'identité biochronologique de remplissages paléokarstiques unitaires dans le Quercy et, partant, de leur dispersion naturelle sur une longue séquence chronologique, classiquement de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur par référence aux faunes des bassins continentaux.

A la fois tardive et précoce, l'évidence due à Gèze était venue en démenti d'une longue tradition scolastique au sujet de ces gisements (tardive, alors que la richesse en fossiles et leur qualité de préservation était notoire depuis les années 1870 ; précoce, en regard d'un long délai avant la sensibilisation d'esprits attentifs, puis la vérification généralisée du constat de Gèze). Selon la tradition en effet, il fut et resta longtemps admis et soutenu, sur l'argument infondé des collections anciennes, que les remplissages du Quercy étaient hétérogènes in situ, suite à des remaniements naturels et mélanges avant leur ultime dépôt dans les réseaux karstiques. Ces collections résultaient de collectes individuelles, faites par une majorité des mineurs locaux employés au fond des cavités, séparant du stérile (calcaire, argile) la part phosphatée (croûtes minérales, fossiles). Autant qu'ils le pouvaient les mineurs conservaient ces fossiles et les rassemblaient en vue du marché occulte qui s'était vite établi sur la région. A ce stade, l'origine précise des pièces était, sauf cas d'exception, négligeable. Des collecteurs, pourvoyeurs directs ou indirects de comptoirs naturalistes, allaient chez les mineurs (plutôt que dans les mines où veillaient les contremaîtres) et négociaient des lots, qui aboutissaient chez les marchands fournisseurs des collections privées et publiques, françaises et étrangères. Le même commerce garde sa vitalité dans maintes régions du monde, et la garantie d'origine des fossiles, précieux ou communs, y est du même ordre improbable. Les noms d'origine alors donnés aux fossiles du Quercy étaient rarement précis, e.g. Mouillac, Bach, Caylus, St-Antonin, Lamandine, etc, autant de noms de villages ou lieux-dits autour desquels les cavités exploitées ou sondées peuvent se compter par dizaines (voir les listes fauniques hétérogènes de ces localités "classiques" ⁽¹⁾). Les paléontologues de l'époque n'intervenaient pas sur le terrain, et ne pouvaient étudier que ce qui leur parvenait par le canal précité. Henri Filhol, Alphonse Milne Edwards, Max Schlosser, figurent parmi les plus actifs de cette première période, jusqu'à la forte régression de l'activité minière sur le plateau quercinois dès la fin du 19^{ème} siècle, puis l'extinction de cette flambée de trente ans.

Les abondantes collections de cette époque, essentiellement de vertébrés terrestres, riches de spécimens spectaculairement conservés et anatomiquement instructifs, ont été l'objet d'études nombreuses et diverses au long du 20^{ème} siècle, et jusqu'à ce jour. Citons comme exemples les travaux de Pierre Teilhard de Chardin (1915) et Léonard Ginsburg (1966) à propos des carnivores. La première et remarquable synthèse des poches à phosphate, géologique et paléofaunistique, est celle de Thévenin (1903). Au total un grand nombre de taxons génériques et spécifiques, pour de nombreux groupes de vertébrés, sont décrits et nommés sur le matériel des Anciennes Collections (e.g. respectivement 20 et 36 pour les seuls artiodactyles ⁽¹⁾). Autre riche synthèse, celle de Bernard Gèze (1938) viendra prélude à la période suivante.

Les prospections initiées dans les années 1960 ont comporté une investigation systématique et l'exploitation paléontologique des anciennes mines de phosphate et leurs sondages annexes.

L'investigation n'est pas terminée, puisque de "nouvelles anciennes" poches, et des conduits naturels tronqués, sont encore trouvés (Maitre *et al.*, ce volume). Sauf les plus spectaculaires (e.g. Mémerlin, Le Cloup d'Aural) conservées dans le paysage et la mémoire collective ou signalées par des inventaires et cartes géologiques, la plupart d'entr'elles étaient oubliées dans un paysage où la végétation a repris ses droits, connues des seuls habitants proches, ou repérées par des géologues ou spéléologues. Le Camp Militaire de Caylus, très étendu sur le plateau paléokarstique, de même que certains grands domaines de chasse, assurent à ces sites une relative préservation. Par ailleurs des carrières, aménagements routiers, urbanisations, comblements à titre privé, décharges sauvages ou pillages, ont fait, parfois apparaître (e.g. Coyrou, St-Antonin, Bouziès, Monteils), mais plus souvent disparaître, endommagé, ou gravement pollué, de nombreux sites avec les risques sanitaires afférents. Cette situation est abordée dans le cadre du Colloque (Pélissié, ce volume).

Au long des dernières décennies les travaux scientifiques en amont ont consisté en fouilles quand le contexte s'y prêtait (eg. Le Bretou, Perrière, Salème, Aubrelong 1, Pech-du-Fraysse, Itardiès, Pech Desse, Escamps, Ste-Néboule, Le Garouillas), et/ou, de toutes façons, en d'importants prélèvements de gangue pour traitement au laboratoire, en préalable à l'étude. Les sédiments extraits sur une campagne estivale ont souvent atteint des volumes importants, de l'ordre de 10 tonnes ; par la suite des préconcentrations de la gangue ont été réalisées sur place.

En parallèle à ces fouilles a commencé l'étude du nouveau matériel, réalisée par différents chercheurs, généralement dans le cadre de leur thèse. Dès 1971 les publications ont ouvert une longue série d'apports scientifiques. Une première réunion, "Table Ronde sur les Phosphorites du Quercy" fut tenue à Montauban les 15-16 décembre 1972 ⁽²⁾. Dès ce moment la plupart des groupes d'organismes fossiles des gisements du Quercy, essentiellement vertébrés terrestres, amphibiens, reptiles, oiseaux, mammifères, se trouvaient mis à l'étude. Depuis lors les publications n'ont pas cessé (incluant quinze thèses, dont une en cours) où le matériel du Quercy a pris une part importante, souvent dominante, d'abord travaux à thématique de systématique, d'évolution phylogénique, biochronologie, paléobiogéographie, développés par la suite dans des approches paléoécologiques, taphonomiques, et d'intégrations variées, et notamment, sur la longue durée de succession sur place des faunes du Quercy, de biochronologie numérique ⁽³⁾, plus récemment de biodiversité dynamique (Escarguel & Legendre, ce volume).

Tout au long, les paléontologues ont entretenu au Quercy une forte interaction avec leurs collègues géologues relevant d'institutions variées (v ante). Bernard Gèze lui-même, descendu en 1976 à Sainte-Néboule visiter cette poche et y prélever des argiles, Albert Cavallé, Jean Guy Astruc, Yves Billaud, Sevket Sen, Régine Simon-Coinçon, François Lévêque, e.g. ont contribué à l'acquisition de données de terrain, gisements, cartographie, contextes géomorphologique, sédimentologique, paléomagnétique, minéralogique, tectonique, la paléontologie œuvrant pour sa part à l'intégration biochronologique et paléoécologique du paléokarst. A retenir également le dévouement et l'efficacité des spéléologues dans les opérations de terrain (sécurité, relevés topographiques, nouveaux gisements), notamment Guy Bariviera, Philippe Valette, Michel Wiénin.

Nulle part dans le monde, doit-on fortement rappeler ici, on ne dispose d'un enregistrement comparable, aussi serré, sur une telle durée, de l'évolution sur place de communautés de vertébrés terrestres. Cela justifie bien davantage que l'investissement modeste consenti jusqu'ici par la collectivité et déjà, forcément, le classement du Quercy paléokarstique au titre d'un patrimoine universel. Le temps passe, la liste des gisements disparus s'allonge; leur simple inventaire n'empêchant en rien leur dégradation.

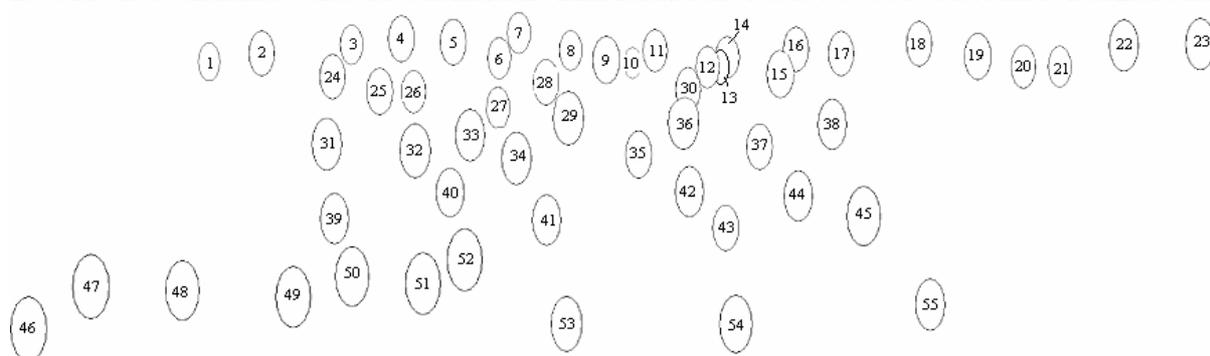
Etendant le plus récent bilan de Legendre *et al.* ⁽⁴⁾, les éléments remarquables et/ou inattendus parmi les informations et perspectives récentes et nouvelles, qui paraissent devoir être soulignés ici, sont les suivants :

- extension vers l'ancien dans l'Eocène moyen et inférieur, et vers le récent dans le Miocène inférieur, et au total sur 30 millions d'années dont la majeure part en sub-continu, de l'information fournie par les faunes paléokarstiques du Quercy ⁽⁵⁾; évidence d'une reprise dès le Pliocène (Crochet *et al.*, ce volume) ;
- pour la première fois depuis l'origine (1871), une flore fossile est trouvée en place dans le paléokarst du Quercy (de Franceschi *et al.*, ce volume) ; une autre première est la présence de charophytes dans un remplissage (Maitre *et al.*, *ibid*) ;

- du site de Baraval est étudiée et interprétée une séquence serrée, plurimétrique, d'alternances minéralogiques incluant une succession de faunes. La notion déduite est celle d'une durée courte de ce dépôt, inférieure à 250.000 ans ⁽⁶⁾, un pas de temps qualifié de "bruit de fond" par un collègue enseignant.
- l'évolution sur place des communautés terrestres du Quercy, sur le long terme paléogène, ouvre une approche comparative et modélisatrice de paléobiodiversité dynamique, en contexte environnemental restreint (Escarguel & Legendre, ce volume; Legendre *et al.* *ibid*) ;
- le Quercy paléokarstique offre une perspective d'approches chronologiques variées (celles-ci à divers stades d'élaboration) et leurs contrôles réciproques : celle biochronologique des âges numériques sur les lignées mammaliennes (v *ante*) ; celle des traces de fission sur les apatites des croûtes qui postdatent les remplissages ; celle isotopique des planchers calcitiques endokarstiques anciens ⁽⁷⁾ ; celle isotopique de l'émail dentaire des vertébrés fossiles ⁽⁸⁾. A terme proche les datations des sédiments encaissants et des fossiles eux-mêmes devraient soutenir une chronologie fine et fiable des phénomènes sédimentaires, environnementaux, de la dynamique des communautés terrestres, et de l'évolution naturelle, darwinienne, des lignées animales représentées. N'est-ce pas là une perspective exaltante ?

Bernard Sigé, Thierry Pélissié

- (1) Mammifères du Quercy ; Fossilium Catalogus, Animalia, B. Sigé et al.1979, *F. Westphal ed.*, W. Junk, The Hague.
- (2) Table Ronde sur les Phosphorites du Quercy, Montauban 15-16 décembre 1972, *Palaeovertebrata* 6, 1-2 & 3-4, 303 p, 1974-1975, Montpellier.
- (3) Sur l'âge numérique des faunes de mammifères etc, G. Escarguel et al. 1997, 443-460, Actes Congrès Biochrom'97, *Mém. EPHE Montpellier*.
- (4) Les phosphorites du Quercy : 30 ans de recherche ... S. Legendre et al. 1997, 331-345, *Geobios*, Lyon.
- (5) Puycelci ... densité et continuité biochronologique dans la zone Quercy..., J. G. Astruc et al. 2003, 629-647, *Geobios*, Lyon.
- (6) Evaluation de la durée de dépôt d'un remplissage paléokarstique ..., C. Le Gall 2001, 1-49, *DEA, UCBL*, Lyon
- (7) Uranium-series dating of cave deposits, S.-T. Lauritzen, 12th Internat. Karstol. School, Postojna 21-24th June 2004, Abstracts, 15.
- (8) Balter, V. & Albarède, F. en cours.



1 : Laurent MARIVAUX ; 2 : Dario de FRANCESCHI ; 3 : Serge LEGENDRE ; 4 : Elodie MAITRE ; 5 : Gilles ESCARGUEL ; 6 : Henri PALOC ; 7 : Jean ROYÈRE ; 8 : René GERMAIN ; 9 : Patrick CABROL ; 10 : Cyril DELPORTE ; 11 : Marc AUGÉ ; 12 : Jean-Paul CADET ; 13 : Régine SIMON-COINÇON ; 14 : Eric LABASTIE ; 15 : Alain MANGIN ; 16 : Gilles BELBEOC'H ; 17 : Francis DURANTHON ; 18 : Jean Albert RÉMY ; 19 : Jacques REY ; 20 : Mme REY ; 21 : Jean-Yves CROCHET ; 22 : Jean, Guy ASTRUC ; 23 : Eric MAUDUIT ; 24 : Jean-Claude RAGE ; 25 : Jorg ERFÜRT ; 26 : Agnès RAGE ; 27 : Géraldine GARCIA ; 28 : Bernard MARANDAT ; 29 : Jean SUDRE ; 30 : Christiane CAUSSE ; 31 : Christophe SUBIAS ; 32 : Daniel POUIP ; 33 : Pierre-Olivier ANTOINE ; 34 : Cécile BLONDEL ; 35 : Jens FRANZEN ; 36 : Philippe TAQUET ; 37 : Thierry PÉLISSIE ; 38 : Jacques MICHAUX ; 39 : Joël TRÉMOULET ; 40 : André SLAGMOLEN ; 41 : Jean Claude D'ANTONI NOBECOURT ; 42 : Michel DURAND-DELGA ; 43 : Annelise FOLIE ; 44 : Richard SMITH ; 45 : Jean-Jacques JAEGER ; 46 : Monique VIANEY-LIAUD ; 47 : Bernard SIGÉ ; 48 : Eric BUFFETAUT ; 49 : André TARISSE ; 50 : Marguerite HUGUENEY ; 51 : Laurent BRUXELLES ; 52 : Cécile MOURER-CHAUVIRÉ ; 53 : Christian JUBERTHIE ; 54 : Mme D'ANTONI NOBECOURT ; 55 : Haiyan TONG-BUFFETAUT.

**ASPECTS
HISTORIQUES,
ETHIQUES,
ENVIRONNEMENTAUX**

LA «RUÉE VERS LES PHOSPHATES» DU DIX-NEUVIÈME SIÈCLE : UNE AUBAINE POUR LA PALÉONTOLOGIE DES VERTÉBRÉS CRÉTACÉS

E. BUFFETAUT

CNRS (UMR 5125), 16 cours du Liéгат, 75013 Paris, France. E-mail : eric.buffetaut@wanadoo.fr

Résumé - Les découvertes paléontologiques exceptionnelles réalisées lors de la phase d'exploitation à grande échelle des phosphorites tertiaires du Quercy, au XIX^{ème} siècle, sont un aspect d'un phénomène plus large lié à la recherche et à l'exploitation des phosphates de calcium sédimentaires, à des fins de fabrication d'engrais, dans diverses régions d'Europe à cette époque. Cette activité extractrice a très souvent conduit à des découvertes paléontologiques importantes. Les cas de trois dépôts phosphatés crétacés (Cambridge Greensand d'Angleterre, Sables verts des Ardennes et de la Meuse, Craie phosphatée de Picardie) illustrent comment de nombreux restes de vertébrés fossiles furent découverts et étudiés à l'occasion de l'exploitation des phosphates, qui ne dura que quelques décennies.

Abstract -The exceptional palaeontological discoveries made when the Tertiary phosphorites of Quercy (south-western France) were intensively exploited during the 19th century are only one aspect of a larger phenomenon linked to the discovery and exploitation of sedimentary calcium carbonates, used to produce fertiliser, in various parts of Europe at that time. This activity very often led to important palaeontological discoveries. The cases of three Cretaceous phosphate deposits (Cambridge Greensand of England, Greensand of Ardennes and Meuse in eastern France, Phosphatic Chalk of Picardy in northern France) illustrate how abundant remains of fossil vertebrates were found and studied in the course of phosphate exploitation, which lasted only for a few decades.

Mots clés - Crétacé, Phosphates, Vertébrés fossiles, Histoire des Sciences.

Key words - Cretaceous, Phosphates, Fossil vertebrates, History of Science.

INTRODUCTION

L'exploitation commerciale des phosphorites cénozoïques du Quercy, principalement durant le dernier tiers du XIX^{ème} siècle, fut l'occasion de découvertes exceptionnelles dans le domaine de la paléontologie des vertébrés, même si la provenance des fossiles était souvent incertaine. Cette exploitation, initiée par Jean-André Poumarède en 1867, a été présentée avec raison par Bernard Gèze comme « une ruée vers le phosphate », qui se porta aussi vers d'autres gisements de phosphates tertiaires du Midi de la France, notamment dans le Gard et l'Hérault, et aussi vers certaines grottes à ossements pléistocènes (Gèze, 1938, 1994). Cette ruée vers le phosphate ne fut cependant pas limitée aux gisements karstiques du Quercy et du Languedoc. Dans d'autres régions de l'Europe, les mêmes causes produisirent les mêmes effets, et les besoins croissants en engrais d'une agriculture appelée à nourrir une population urbaine de plus en plus nombreuse conduisirent à la recherche des phosphates de calcium dans tous les terrains sédimentaires où on pouvait les exploiter de façon rentable, les autres sources d'engrais ne suffisant plus (on en était venu à pulvériser les momies égyptiennes pour en faire de l'engrais pour l'agriculture anglaise !). Stanislas Meunier n'écrivait-il pas, en 1887 : « On peut dire que l'importance agricole d'un pays est exactement mesurée par la quantité de phosphate de chaux qu'il consomme » (Meunier, 1887, p.113). En Angleterre et dans le Nord et l'Est de la France, l'exploitation des phosphates contenus dans diverses formations crétacées conduisit, dans les dernières décennies du XIX^{ème} siècle, à d'importantes découvertes de vertébrés fossiles, qui firent l'objet de nombreux travaux paléontologiques.

Le but de cet article est de passer brièvement en revue certaines de ces découvertes, en Angleterre et en France (Fig. 1), dans leur cadre géologique et industriel, ce qui pourra permettre d'établir des parallèles avec l'histoire de l'exploitation des phosphorites du Quercy. Cet article ne vise pas à l'exhaustivité : des cas semblables peuvent être trouvés dans d'autres pays, la Belgique par exemple, où l'exploitation de la Craie phosphatée, comme dans le Nord de la France, conduisit à la découverte de nombreux vertébrés fossiles.

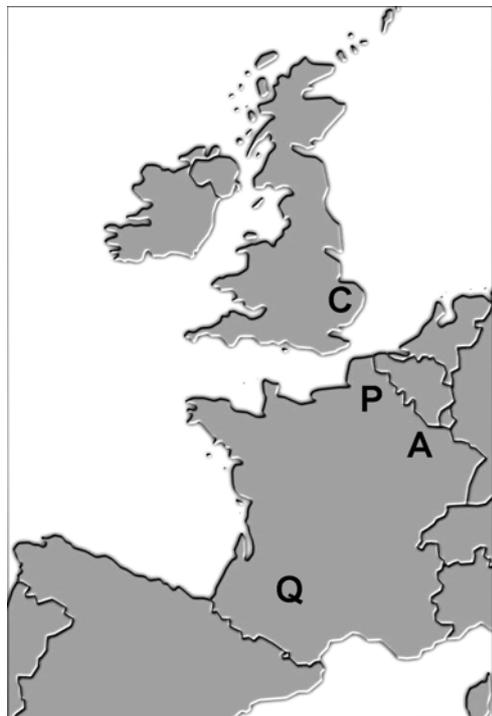


Figure 1 - Carte de l'Europe occidentale montrant la localisation des gisements de phosphates mentionnés dans le texte. A: Sables verts albiens des Ardennes et de l'Argonne. C : Cambridge Greensand (Cénomaniens à fossiles remaniés albiens) de la région de Cambridge. P : Craie phosphatée campanienne de Picardie. Q: Phosphorites paléogènes du Quercy.

1. DES DÉBUTS ANGLAIS: LE CAMBRIDGE GREENSAND, SES NODULES PHOSPHATÉS ET SES VERTÉBRÉS

C'est en Angleterre que fut lancée l'exploitation à grande échelle des phosphates de calcium sédimentaires à des fins de production d'engrais. Au début du XIX^{ème} siècle, la poudre obtenue en broyant les os d'animaux de boucherie était employée comme engrais, du fait de sa teneur en phosphate de calcium. En 1842, John Bennett Lowes, un propriétaire terrien du Hertfordshire, découvrit qu'on obtenait de meilleurs résultats en broyant des nodules phosphatés provenant du « Red Crag » plio-pléistocène de l'Est de l'Angleterre (Ford & O'Connor, 2002). Il breveta sa découverte sous le nom de « superphosphate », terme qui fut largement employé ultérieurement par l'industrie des engrais.

L'utilisation des phosphates de calcium sédimentaires à des fins agricoles attira l'attention de John Henslow (Fig. 2), professeur de botanique et de minéralogie à l'Université de Cambridge, connu entre autres pour avoir été le mentor de Charles Darwin et pour avoir aidé celui-ci à obtenir le poste de naturaliste pour la croisière du *Beagle*. En 1845, Henslow présenta une communication sur le sujet à la réunion de la *British Association for the Advancement of Science* tenue cette année-là à Cambridge. Il y notait les besoins croissants de l'agriculture en phosphate de chaux, et la présence de nodules phosphatés dans le Red Crag du Suffolk. Il signalait aussi l'existence d'un banc de sable vert (greensand) contenant de tels nodules, de moins d'un pied d'épaisseur mais s'étendant sur une vaste surface, aux environs de Cambridge. Henslow considérait que ces nodules, contenant fréquemment des restes de poissons et de crustacés, pouvaient être des coprolites. A la suite des travaux de William Buckland sur la question, les coprolites suscitaient alors beaucoup d'intérêt parmi les géologues, notamment en Grande-Bretagne, et l'hypothèse de Henslow connut un grand succès: les nodules phosphatés du Cambridge Greensand furent par la suite généralement qualifiés de coprolites, y compris dans le vocabulaire commercial une fois que commença l'exploitation systématique à des fins de production d'engrais. En fait, dans leur grande majorité ces nodules ne sont pas des coprolites, ainsi que soupçonnait Sedgwick dès 1846. Ces nodules se seraient formés à très faible profondeur dans un

sédiment argileux à un stade précoce de diagenèse, avant d'être concentrés par courants et marées pendant des périodes de soulèvement du fond marin (Ford & O'Connor, 2002).

Figure 2 - Le Révérend John Stevens Henslow (1796-1861), professeur de minéralogie et de botanique à l'Université de Cambridge, qui en 1845 attira l'attention sur les nodules phosphatés présents dans diverses formations sédimentaires et pouvant servir à la fabrication d'engrais, contribuant ainsi à lancer la « ruée vers les phosphates » du XIX^e siècle.



Le Cambridge Greensand a été décrit par Reed (1897) comme une marne sableuse verdâtre contenant de nombreux grains de glauconie, qui lui donnent sa couleur. À sa base il contient de nombreux nodules de phosphate de calcium de couleur brun noirâtre. L'épaisseur totale du Cambridge Greensand ne dépasse guère 50 cm. Situé à la base de la Craie, il repose en discordance sur les Argiles du Gault. Son âge exact a fait l'objet de nombreuses discussions (voir Unwin, 2001, pour une synthèse récente). On considère aujourd'hui, sur des bases micropaléontologiques (Hart, 1973), qu'il s'est déposé au tout début du Cénomanien. Cependant, il est reconnu depuis longtemps que les fossiles, y compris les restes de vertébrés, trouvés dans le Cambridge Greensand sont en très grande partie remaniés de formations plus anciennes (Reed, 1897). Il a pu être montré que ces fossiles remaniés sont d'âge Albien supérieur (Unwin, 2001).

L'utilisation des nodules phosphatés pour la fabrication d'engrais commença en 1851 avec les activités d'un certain John Ball du village de Burwell, au NE de Cambridge (Grove, 1976). A partir de 1858, l'exploitation devint de plus en plus intensive, diverses compagnies se formant pour extraire les nodules, après avoir loué ou acheté les terres agricoles où des observations de surface et sondages montraient que l'on pouvait parvenir au Cambridge Greensand en y creusant des tranchées atteignant plusieurs mètres de profondeur. Les techniques d'exploitation ont été décrites en détail par Grove (1976). Les nodules extraits des tranchées devaient d'abord être lavés dans des tamis pour éliminer la gangue argileuse, avant d'être réduits en poudre dans des moulins à vapeur et traités à l'acide sulfurique pour en faire de l'engrais. Dans la seule année 1877, 55 000 tonnes de nodules furent extraites dans le Cambridgeshire et le Bedfordshire, pour une valeur totale de 150 000 livres sterling (Grove, 1976). La fabrication d'engrais à partir des « coprolites » devint ainsi une très importante industrie aux alentours de Cambridge, attirant de nombreux ouvriers qui vinrent grossir sensiblement la population des villages de la région, en particulier dans les années 1870-1880. Une autre conséquence du développement de l'exploitation fut une hausse notable de la valeur des terrains contenant cette précieuse ressource. Une partie de l'engrais produit à partir des nodules du Cambridge Greensand était destinée à l'exportation, via notamment le port d'Ipswich, d'où le produit était envoyé en Europe continentale, et parfois jusqu'en Australie.

Dès la fin des années 1870, cependant, un ralentissement de cette industrie se fit sentir, le déclin devenant manifeste à partir de 1885 (Grove, 1976). La cause principale de cette décadence ne fut pas l'épuisement du niveau à « coprolites », mais la concurrence des phosphates provenant d'autres régions du monde (notamment les phosphates tertiaires du SE des Etats-Unis et le guano sud-américain), qui d'abord nuirent à l'exportation, avant d'envahir le marché britannique, alors que la demande agricole stagnait. La production diminua rapidement, pour tomber à seulement quatre tonnes en 1909 (Ford & O'Connor, 2002). En 1904, une seule exploitation existait encore dans la région de Cambridge (Grove, 1976). L'exploitation reprit brièvement pendant la Première Guerre Mondiale, lorsque les importations

furent rendues difficiles par les activités des sous-marins allemands; des prisonniers de guerre furent alors utilisés comme main-d'oeuvre pour l'extraction des nodules aux environs de Cambridge (Ford & O'Connor, 2002). Aujourd'hui, il ne reste guère de traces de cette industrie autrefois florissante, les tranchées ayant été comblées et les terrains rendus à l'activité agricole. Toutefois, les découvertes paléontologiques réalisées lors de l'exploitation des « coprolites » n'ont rien perdu de leur intérêt.

La présence de restes de vertébrés dans le Cambridge Greensand fut notée dès les premières études sur cette formation. Sedgwick (1846) y signalait des dents de requins, des palais de poissons appartenant à plusieurs familles, des restes crâniens de chimères, et des dents et os des membres de plésiosaures. De très nombreux spécimens furent récoltés durant la période d'exploitation commerciale des nodules, venant enrichir les collections de nombreux musées. La collection la plus importante est naturellement celle du Sedgwick Museum (autrefois Woodwardian Museum), à Cambridge. Le Natural History Museum de Londres possède également de nombreux spécimens. Par don, vente ou échange des fossiles du Cambridge Greensand parvinrent aussi dans des collections non britanniques, y compris en France : il s'en trouve, entre autres, dans celles des universités de Toulouse et de Lyon. Les fossiles étaient pour la plupart acquis auprès des ouvriers qui extrayaient les nodules, ce qui fait que leur provenance exacte est souvent incertaine. Du fait des remaniements signalés plus haut, les restes de vertébrés du Cambridge Greensand sont pour l'essentiel des éléments isolés. Dans divers articles, Seeley a cependant affirmé que des restes associés avaient été découverts, ce qui paraît avoir été parfois le cas (Unwin, 2001). De telles associations semblent être davantage l'exception que la règle. Les ossements trouvés dans le Cambridge Greensand sont généralement incomplets et roulés, mais n'ont pas subi d'écrasement. Les restes de ptérosaures, en particulier, sont conservés en trois dimensions, ce qui est assez rare pour ces os creux aux parois très minces; ils sont remarquablement nombreux (plus de 2000 os recensés), les ptérosaures étant le groupe de tétrapodes le plus abondant dans le Cambridge Greensand (Unwin, 2001).

La riche faune de vertébrés du Cambridge Greensand, comportant à la fois des formes marines et des formes terrestres (et volantes), a très tôt attiré l'attention des paléontologues, Owen publiant des descriptions, notamment de ptérosaures, dès 1851. Une fois l'exploitation intensive commencée, le flux de fossiles augmenta considérablement, comme en témoigne l'accroissement des publications à leur sujet. Dès 1859, Owen pouvait ainsi décrire de nombreux nouveaux restes de ptérosaures (Fig. 3). Les tétrapodes du Cambridge Greensand furent étudiés notamment par Seeley, qui publia à leur sujet un grand nombre d'articles (voir par exemple les listes bibliographiques fournies par Reed, 1897, et Unwin, 2001), ainsi qu'une monographie sur les ptérosaures (Seeley, 1870). Les poissons furent étudiés notamment par Woodward (1895). Plusieurs listes fauniques ont été publiées (Seeley, 1869, Reed, 1897), mais elles auraient grand besoin de révisions critiques approfondies, ce qui n'a été fait que pour quelques groupes (ankylosaures : Pereda-Suberbiola & Barrett, 1999 ; ptérosaures: Unwin, 2001). Unwin (2001) a donné un bref aperçu de cette faune de vertébrés, qui comprend de nombreux poissons (plus de 50 espèces signalées), des tortues marines, des ichthyosaures, des sauroptérygiens, des crocodiliens, des dinosaures (notamment des sauropodes, des ornithopodes et des ankylosaures), des oiseaux et des ptérosaures. En dépit des incertitudes qui demeurent au sujet de nombreux taxons décrits en provenance du Cambridge Greensand, sa faune est d'une importance capitale pour notre connaissance des vertébrés de la partie moyenne du Crétacé en Europe, qui est par ailleurs mal connue. La récolte de nouveaux fossiles étant devenue pratiquement impossible depuis l'arrêt des exploitations de « coprolites », les très nombreux spécimens obtenus au XIX^{ème} siècle constituent la base de toute étude paléontologique actuelle.

2. UN PARALLELE EN FRANCE : LES SABLES VERTS ALBIENS DE L'EST DU BASSIN DE PARIS

Pour les mêmes raisons qu'en Angleterre, le besoin d'engrais phosphatés conduisit à la recherche de phosphates sédimentaires dans différentes régions de France. S'inspirant de la position du Cambridge Greensand à la base de la Craie, l'ingénieur des Mines Jules-Alphonse Meugy attira en 1857 l'attention sur un niveau à rognons de phosphate de chaux dans les Sables verts de l'Est du Bassin de Paris, pouvant se suivre du département du Nord à celui de l'Yonne. Ces rognons avaient été signalés dès 1842 dans les Ardennes par Sauvage et Buvignier, associés à la base des Sables verts à un minerai de fer qui était alors exploité. Ils étaient connus localement sous les noms de « crottes du diable » et de « coquins » (Sauvage & Buvignier, 1842). Meugy souligna leur intérêt comme source d'engrais phosphaté. L'exploitation de ces phosphates à cette fin avait d'ailleurs commencé dès 1855 à Grandpré,

dans les Ardennes (Nivoit, 1874). Comme « les cultivateurs appréciaient les bons effets produits par les phosphates fossiles des sables verts » (Nivoit, 1874, p.3), l'exploitation s'étendit dès 1861 au département voisin de la Meuse (région de l'Argonne), où la production s'accrut rapidement, pour dépasser celle des Ardennes, avec 41 000 tonnes en 1872.

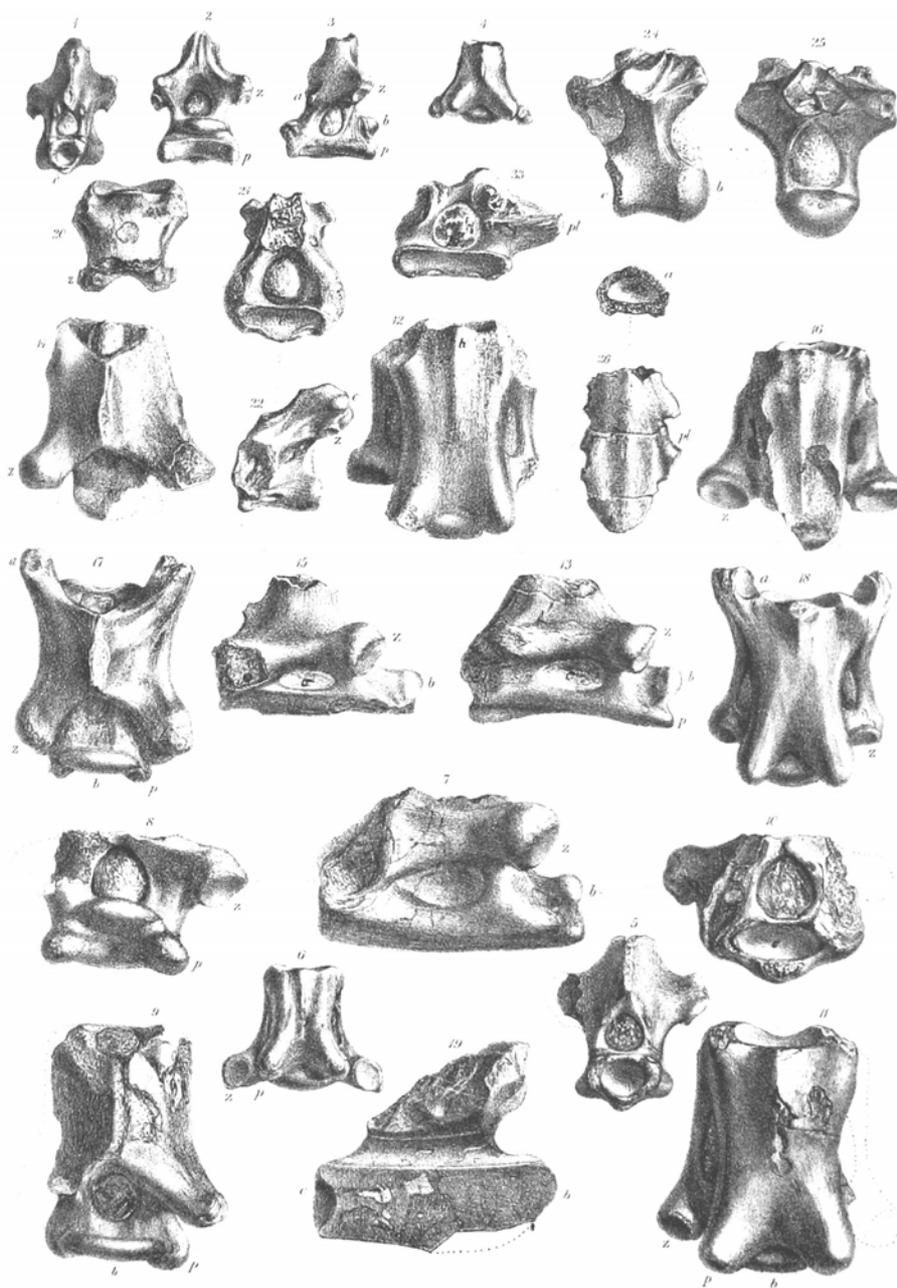


Figure 3 - Vertèbres de ptérosaures provenant du Cambridge Greensand figurées par Owen (1859), illustrant le type de préservation des restes de vertébrés contenus dans cette formation.

Les Sables verts de l'Est du Bassin de Paris, épais de 20 à 45 mètres, à la différence du Cambridge Greensand se trouvent sous l'Argile du Gault. Ce sont des sables glauconieux, avec fréquentes passées argileuses, datés de l'Albien inférieur, qui se sont déposés en milieu calme à faible profondeur (Magniez-Jannin & Demonfaçon, 1980). Dans les Ardennes, ils contiennent à leur base du minerai de fer, qui fut exploité au XIX^{ème} siècle (Nivoit, 1874). Les nodules phosphatés, de la taille d'une noix à celle du poing, forment une couche épaisse de 5 à 25 cm, située au-dessus du minerai de fer (voir Nivoit, 1874, pour une description détaillée). En ce qui concerne leur contenu paléontologique, Nivoit notait en 1874 (p.17): « En un grand nombre de points, les nodules sont accompagnés par des coquillages de formes diverses, parfaitement conservés et offrant parfois des reflets irisés et nacrés. On

trouve aussi des fragments de bois avec sillons de tarets, des fruits de conifères, ou pommes de pins, des dents de squal (appelées « becs d'oiseaux » par les ouvriers), des crustacés, des fragments d'os de poissons ou de sauriens, etc. Ces fossiles, qui présentent la même composition chimique que les nodules, sont libres ou empâtés par les nodules ».

L'idée d'une origine coprolitique des nodules phosphatés des Sables verts fut combattue par Nivoit (1874), qui y voyait avec raison des concrétions s'étant formées dans le sédiment.

L'exploitation des « coquins » (Fig. 4), décrite avec un grand luxe de détails par Nivoit (1874) et par Bestel (1908) et illustrée par Meunier (1898), se faisait soit à ciel ouvert, dans des tranchées, soit dans des puits, soit encore en galeries souterraines éclairées par des lampes à pétrole. Après extraction, les nodules étaient passés sur un treillis en fil de fer, puis lavés à l'eau courante dans des caisses en bois pour les débarrasser de leur gangue argilo-sableuse. Nivoit (1874, p.31) mentionne que « deux bons ouvriers peuvent laver de un à deux mètres cubes de nodules dans leur journée » - et aussi que cette opération conduisait à une sérieuse pollution des cours d'eau où elle était pratiquée, envasant les rivières et empêchant les oeufs de poissons d'éclore. Pour y remédier, des bassins d'épuration durent être construits. Des techniques de nettoyage à sec furent aussi utilisées. Les nodules nettoyés étaient ensuite concassés puis réduits en poussière grâce à des meules dans des usines spécialisées. La poudre ainsi obtenue était vendue pour utilisation directe comme engrais, ou pouvait être traitée pour la préparation de « superphosphates ». Des compagnies par actions furent formées localement pour l'exploitation et la transformation industrielles des nodules phosphatés (Fig.5). En 1872, l'extraction et le lavage des nodules employaient dans la Meuse 950 ouvriers, dont des femmes et des enfants. Comme en Angleterre, les exploitants payaient aux propriétaires des terrains (qui devaient ensuite être rendus à l'agriculture après quelques mois d'exploitation) des redevances élevées, qui finirent par dépasser la valeur vénale du sol (Nivoit, 1874).

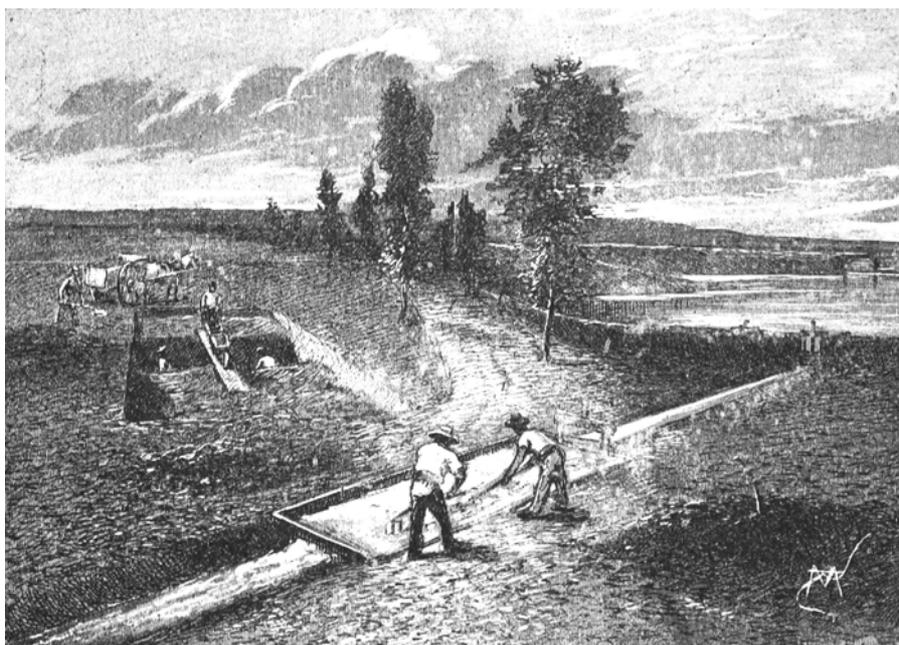


Figure 4 - Exploitation des rognons de phosphate (« coquins » ou « crottes du diable ») des Sables verts albiens des Ardennes, d'après Meunier (1897). Les nodules, extraits dans des tranchées (au second plan) sont ensuite lavés à l'eau courante dans des tamis.

Comme celle des « coprolites » du Cambridge Greensand, l'exploitation des *coquins* des Sables verts ne dura que quelques décennies et déclina de façon drastique à la fin du XIX^{ème} siècle. En 1903, à Grandpré (Ardennes), où l'industrie des phosphates avait été florissante, il ne restait plus que deux exploitations employant en tout quatre ouvriers (Pigeot, 1903). En 1908, l'extraction des nodules se poursuivait encore à Novion (Ardennes), où une usine pouvait moulin jusqu'à 2000 tonnes par an (Bestel, 1908). Certaines exploitations purent donc se maintenir un peu plus longtemps qu'en Angleterre, mais la Première Guerre Mondiale, avec les sanglantes batailles de l'Argonne, hâta leur disparition. Ainsi, l'usine de Novion, détruite en 1914, ne fut pas reconstruite (Benoit, 1933). Quelques exploitations

continuèrent après la guerre, notamment à Sorcy (Ardennes), mais en 1933 Benoit notait que le travail y était arrêté depuis quatre ans et que cette industrie avait complètement disparu de l'Argonne. Selon Lapparent (1964), la dernière exploitation, près de Rethel (Ardennes), aurait été abandonnée en 1936. Les causes du déclin furent dans l'ensemble les mêmes qu'en Angleterre, avec au premier rang la concurrence d'autres sources de phosphates. Pigeot (1903) signale que la découverte de la Craie phosphatée (dans la Somme) avait contribué à la diminution de l'activité à Grandpré, et Bestel (1908) lie le déclin de l'industrie phosphatière dans les Ardennes à la concurrence des phosphates de la Somme et de la Tunisie (l'exploitation des phosphates de Tunisie commença à Gafsa en 1899: Joleaud, 1932). En ce qui concerne la France, il est certain que la découverte et l'exploitation des énormes gisements de phosphates du Maghreb, d'abord en Tunisie et en Algérie à la fin du XIX^{ème} siècle, puis un peu plus tard au Maroc, portèrent un coup très dur, voire fatal, à l'extraction des phosphates en métropole, qu'il s'agisse du Quercy ou de l'Argonne. Mais avant même l'arrivée de ces phosphates nord-africains, l'exploitation de la Craie phosphatée de la Somme, à partir des années 1890 (voir plus bas), semble avoir été néfaste à celle des « coquins » de la Meuse et des Ardennes.



Figure 5 - Action de la Société anonyme « Le Calco-phosphate » (1893). Le siège de la compagnie était à Vaux-Montreuil (Ardennes). Les noms indiqués dans les marges sont ceux de localités des Ardennes où les rognons phosphatés des Sables verts albiens étaient extraits pour être transformés en engrais (document aimablement communiqué par Daniel Pouit, Angers).

La présence de nombreux fossiles, y compris des poissons et des « sauriens » dans le niveau phosphaté des Sables verts fut notée par les premiers géologues qui s'intéressèrent à cette formation (Sauvage & Buvignier, 1842; Nivoit, 1874). Les premières études plus détaillées portant sur les vertébrés furent dues à Barrois, qui donna une liste de poissons trouvés dans les Sables verts (Barrois, 1874), et qui étudia les reptiles provenant de Louppy (Meuse) et de Grandpré (Ardennes), y reconnaissant notamment des pliosaures, des ichthyosaures, des dinosaures (*Megalosaurus* et *Hylaeosaurus*) et des ptérosaures. Le bref travail de Barrois fut complété et grandement augmenté par Sauvage, avec surtout un mémoire de 1882 décrivant et illustrant en détail la faune herpétologique des Sables verts (Fig. 6). Le travail de Sauvage, qui traite des ptérosaures, des dinosaures, des crocodyliens, des ichthyosaures et des sauroptérygiens, fournit aussi quelques indications sur la façon dont les fossiles étaient découverts. Il y signale notamment la collection d'ossements recueillis dans le gisement de phosphate de la Penthiève à Louppy (Meuse) par un certain M. Louis Pierson. Cette collection comprenait notamment des restes articulés d'un grand théropode identifié comme un mégalosaure. Suivant Pierson, cité par Sauvage (1882, p.3), « les ossements de Mégalosaure ont été rencontrés dans un puits creusé à 10 mètres de profondeur dans un grès qui se trouvait mélangé à la couche de phosphates ; l'animal devait être complet, car on voyait encore d'autres ossements qu'il a été impossible d'atteindre par suite de l'éboulement d'une partie des galeries où il s'était produit des soufflures. Tous les ossements étaient à la suite les uns des autres, mais brisés par la charge qui pesait sur eux ». Il ne fait donc pas de doute que les niveaux phosphatés des Sables verts contenaient à l'occasion des squelettes articulés, même si la plupart des spécimens aujourd'hui visibles dans les collections sont isolés. Le théropode découvert par

Louis Pierson demeure un des spécimens les plus importants qui aient été signalés dans les Sables verts. Sauvage, en 1882, attribua les restes de théropodes trouvés dans les Sables verts, y compris le squelette découvert par Pierson, à une nouvelle espèce de *Megalosaurus*, *M. superbus*. En 1926, Huene conclut que ces restes n'appartenaient pas à *Megalosaurus* (notamment d'après l'aspect du fémur), et proposa un nouveau nom de genre, *Erectopus*, pour cette forme. Revenant sur la question en 1932, il considéra que certaines dents isolées décrites par Sauvage étaient beaucoup trop grandes pour appartenir à la même espèce que le squelette trouvé par Pierson. Il conclut donc que les dents appartenaient à un genre indéterminé, et que le squelette devait être placé dans une nouvelle espèce, *Erectopus sauvagei*. Huene (1932) proposa la famille des Erectopodidae pour y placer *Erectopus*. Les restes trouvés par Pierson semblent avoir disparu (Buffetaut *et al.*, 1991), mais des moulages en sont conservés au Muséum de Paris (Allain, 2005). Allain (2005), sur la base de ces moulages, conclut que le squelette de Louppy appartient à un allosauroïde devant être désigné sous le nom d'*Erectopus superbus*.

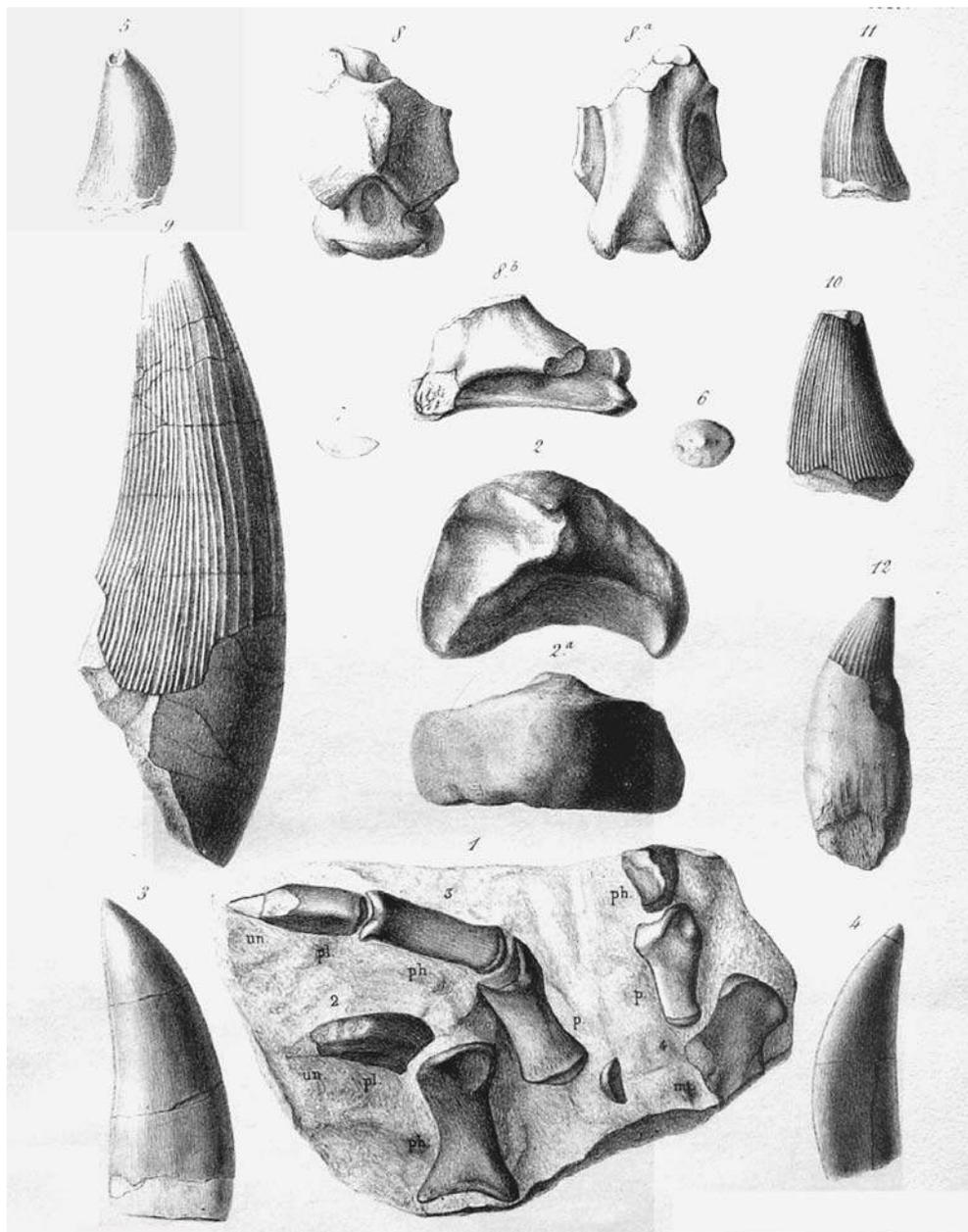


Figure 6 - Restes de vertébrés des Sables verts de l'Est du Bassin de Paris, comprenant des crocodiliens, des ichthyosaures, des pliosaures, des ptérosaures et des dinosaures, figurés par Sauvage (1882). Le bloc contenant des phalanges de dinosaure (en bas au centre) montre que des restes articulés sont parfois présents dans les Sables verts.

En 1903, Sauvage revint à l'étude des vertébrés des Sables verts, avec une courte note sur des restes du grand pliosaure *Polyptychodon* trouvés dans la Meuse (Sauvage, 1903).

Les travaux consacrés par les paléontologues français aux vertébrés des Sables verts albiens de l'Est du Bassin de Paris sont beaucoup moins nombreux que ceux portant sur les fossiles comparables du Cambridge Greensand réalisés par leurs homologues anglais. Cela peut être dû à une moindre abondance de tels restes dans les Sables verts, mais il est difficile d'en juger à l'heure actuelle. Peut-être aussi les paléontologues français firent-ils moins d'efforts pour récupérer les fossiles découverts par les ouvriers lors de l'extraction des « coquins ». Il est vrai que les exploitations du Cambridge Greensand se trouvaient à proximité d'une grande ville universitaire, où travaillaient d'actifs géologues et paléontologues, au premier rang desquels Sedgwick et Henslow, puis Seeley, ce qui ne put que faciliter la constitution et l'étude de vastes collections de fossiles acquis auprès des ouvriers. Les exploitations de la Meuse et des Ardennes se trouvaient nettement plus loin des musées et des universités où travaillaient les paléontologues français, et les fossiles découverts leur parvenaient sans doute plus difficilement, via par exemple des collectionneurs locaux comme ce Monsieur Pierson mentionné par Sauvage. D'autre part, les paléontologues français de la fin du XIX^{ème} siècle, à l'exception de Sauvage, portaient manifestement moins d'intérêt aux reptiles fossiles que leurs collègues britanniques (Buffetaut *et al.*, 1993). Lorsque certains d'entre eux commencèrent à s'intéresser aux vertébrés des Sables verts, il était un peu tard. Une note infrapaginale d'Armand Thevenin (1916), ajoutée à une analyse d'un ouvrage de W.D. Matthew sur les dinosaures, est révélatrice à cet égard. Thevenin, ayant signalé que pas moins d'une quinzaine de gisements de dinosaures sont connus en France, croit bon d'ajouter : « Nous ne citerons qu'une de ces localités: Varenne en Argonne, que des découvertes scientifiques auraient pu faire connaître aux étrangers et que la barbarie allemande a rendu célèbre en y amoncelant les ruines ». Quoique les prétendus barbares aient pu faire en Argonne, il faut bien reconnaître que les paléontologues français n'avaient pas montré un intérêt spécial pour les gisements de dinosaures de cette région avant 1914. Ironie du sort, Thevenin lui-même fut victime indirectement de la guerre, puisqu'il mourut en 1918 des suites d'expériences sur les gaz de combat (Gentil, 1919), et ne put donc poursuivre ses recherches sur les reptiles fossiles, dont il était devenu le principal spécialiste français. L'arrêt total des dernières exploitations dans les années 1930 a fait que les niveaux phosphatés des Sables verts sont actuellement très difficilement accessibles (Lapparent, 1964).

Il reste que des spécimens inédits de vertébrés fossiles provenant des Sables verts se trouvent encore dans diverses collections françaises (Nancy, Charleville-Mézières, etc.). Divers ossements et dents de dinosaures (comprenant des ankylosaures, des théropodes et des sauropodes -ces derniers jusqu'ici inconnus dans les Sables verts) déposés au Musée zoologique de Nancy (Fig.7) sont en cours d'étude par l'auteur de ces lignes (Buffetaut, 2002), tout comme une vertèbre de ptérosaure appartenant aux collections de l'Université de Paris. Les sauroptérygiens et les ichthyosaures, également bien représentés dans certaines collections, pourraient aussi être révisés.

Les listes fauniques du XIX^{ème} siècle, au moins en ce qui concerne les tétrapodes, ont clairement besoin d'une révision approfondie.

3. LA CRAIE PHOSPHATÉE DE LA SOMME ET SES VERTÉBRÉS MARINS

Comme on l'a noté plus haut, le déclin de l'extraction des nodules des Sables verts albiens du Bassin de Paris est lié en partie à la découverte de niveaux phosphatés commercialement exploitables dans la Craie de la Somme et des départements voisins (Oise, Aisne, Pas-de-Calais, Nord), dans le Nord de la France. La Craie phosphatée, ou « Craie grise de Picardie », selon Abrard (1950, p.307), « doit sa couleur à une multitude de petits grains de phosphate de chaux, de 0 mm.1 à 1 mm. de diamètre, jaunâtres ou bruns, brillants, qui entrent dans une proportion de 1 à 50 p. 100 dans la composition de la roche, le titre moyen étant compris entre 20 et 35 p. 100. Elle donne par décalcification des sables phosphatés, d'une teneur souvent très élevée, qui remplissent des poches pouvant traverser la craie grise sur toute sa hauteur ». Des horizons phosphatés sont connus à plusieurs niveaux (Turonien, Santonien, Campanien) dans la Craie du Nord de la France (Pomerol, 1980). La Craie phosphatée de Picardie serait essentiellement d'âge campanien (Abrard, 1950). Sa richesse en fossiles est remarquable (voir la liste fournie par Leriche, 1908) et contraste avec la pauvreté relative de la Craie blanche de même âge (Abrard, 1950).

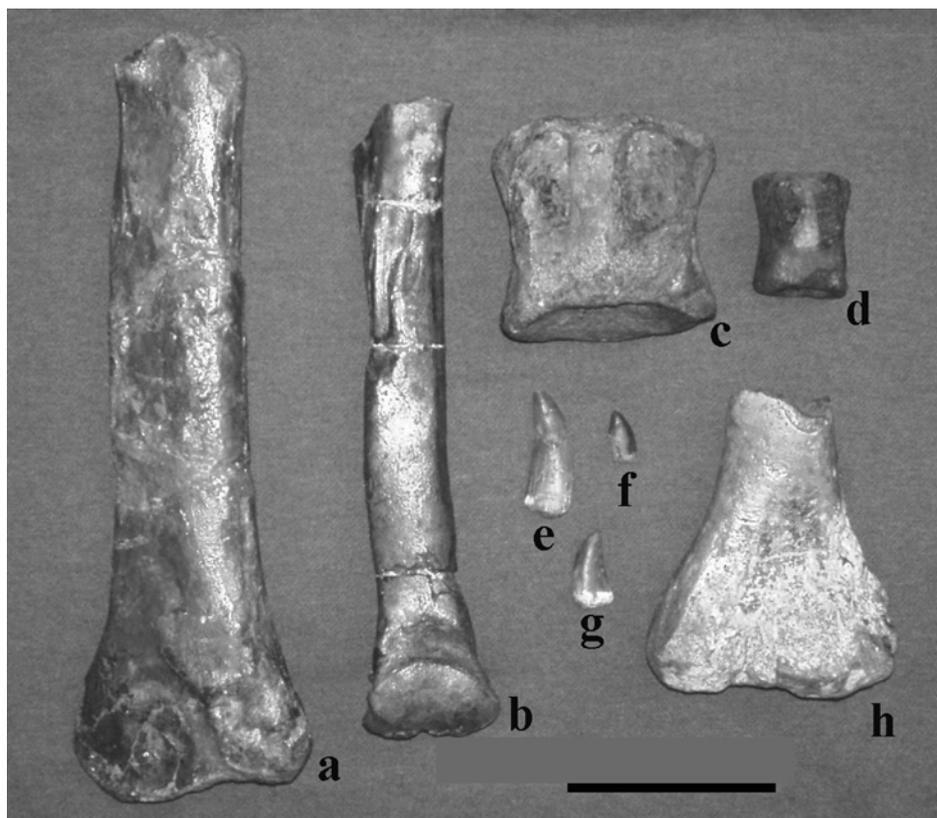


Figure 7 - Restes inédits de dinosaures des Sables verts de l'Est du Bassin de Paris, conservés au Musée zoologique de Nancy. a : tibia de théropode ; b : métatarsien de théropode ; c,d : vertèbres caudales de sauropodes ; e,f,g : dents de théropodes ; h : tibia d'ankylosaure.

Compte tenu de la teneur élevée en phosphate que peut présenter cette craie, il n'est pas étonnant qu'elle ait fait l'objet d'une exploitation intensive dès lors que son intérêt économique fut reconnu, ce qui se produisit dans les années 1880. Meunier (1887, 1897) a donné des descriptions saisissantes de l'atmosphère qui régnait en 1887 dans certaines localités du département de la Somme, aux alentours de Doullens, saisies d'une « fièvre du phosphate », comparable à la « fièvre de l'or » qui avait pu régner en Californie, en Australie ou au Transvaal, encore augmentée par la venue de prospecteurs arrivés des Ardennes ou de Belgique. Le prix des terrains augmentait à un tel point que certains propriétaires en perdaient la raison. La municipalité de Beauval (Somme) alla jusqu'à faire déplacer le cimetière du village, après une exhumation générale, pour pouvoir vendre le terrain, riche en sables phosphatés, pour la somme de 500 000 francs (Gosselet, 1901). L'exploitation de la Craie phosphatée et des sables phosphatés résiduels présents en poches dans la craie se faisait en carrières, dont certaines sont encore visibles en Picardie. Gosselet (1901) a donné des descriptions géologiques précises de plusieurs des sites d'extraction. Cette exploitation s'est poursuivie plus longtemps que celle des nodules phosphatés des Ardennes et de la Meuse, certaines carrières étaient encore en activité en 1980 (Pomerol, 1980), mais dès 1901 Gosselet notait que les poches de sables phosphatés étaient proches de l'épuisement.

Les restes de vertébrés décrits dans la Craie phosphatée de Picardie appartiennent tous à des formes marines. Les poissons furent décrits par Priem (1896), puis par Leriche (1902, 1906). Thevenin (1896) décrit les mosasaures, à partir de restes crâniens trouvés dans une des exploitations les plus importantes, à Vaux-Eclusier (Somme), donnés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris avec d'autres fossiles de même provenance par Alfred Lemonnier, ingénieur de la compagnie belge Solvay (connu pour avoir aussi donné au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique d'importants restes de mosasaures trouvés dans la Craie phosphatée en Belgique). Sur la base de ce matériel, Thevenin décrit deux espèces de mosasaures, *Mosasaurus gaudryi* (Fig.8) et *Platecarpus somenensis*. Outre les spécimens de mosasaures, dont des vertèbres articulées, la collection donnée par Lemonnier comprenait des restes de tortues et de probables plésiosaures (Thévenin, 1896).

Aujourd'hui, les quelques carrières montrant encore la Craie phosphatée livrent toujours des restes de vertébrés (dents de sélaciens notamment), récoltés principalement par des paléontologues amateurs.



Figure 8 - Mâ
T
d'Histoire N

CONCLUSIONS

La ruée vers les phosphates, évoquée par Bernard Gèze (1994) à propos des phosphorites du Quercy et d'autres gisements karstiques du Sud de la France, s'est aussi manifestée, durant la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle, dans diverses autres régions d'Europe où des phosphates de chaux sédimentaires étaient susceptibles d'être exploités pour en tirer de l'engrais, à une époque où la demande agricole était particulièrement forte. Dans plusieurs de ces régions (Cambridgeshire et comtés voisins, Ardennes et Meuse, Somme et départements voisins...), l'exploitation de phosphates crétacés conduisit à la découverte de restes abondants de vertébrés fossiles, les sédiments phosphatés étant favorables à la conservation des dents et des os. Les exemples cités ici ne portent d'ailleurs que sur quelques régions d'Europe occidentale, et il serait intéressant d'en chercher d'autres exemples ailleurs. Dans tous les cas étudiés ici, comme dans le Quercy, l'extraction intensive des phosphates fut d'assez courte durée (quelques décennies), avant que la concurrence de phosphates venus d'ailleurs (Amérique, Afrique du Nord...) ne vienne provoquer le déclin des exploitations (vers la fin du XIX^{ème} siècle ou le début du XX^e). Pendant cette relativement courte période d'exploitation, les réactions des paléontologues à l'afflux de fossiles provenant des phosphates fut différente d'un pays à l'autre, même si dans tous les cas les spécimens étaient fournis par les ouvriers travaillant à l'extraction plutôt que récoltés par les chercheurs eux-mêmes (ce qui fut le cas aussi dans le Quercy durant la période d'exploitation industrielle -Filhol (1876) a noté combien il était alors difficile aux paléontologues d'accéder aux poches à phosphates). En Angleterre, les vertébrés du Cambridge Greensand furent acquis en grand nombre par les musées et firent l'objet de nombreuses publications. En France, les vertébrés des Sables verts des Ardennes et de la Meuse, comme ceux de la Craie phosphatée de la Somme, firent l'objet de quelques études importantes, mais beaucoup moins nombreuses que celles réalisées en Grande-Bretagne, et les collections accumulées furent nettement moins abondantes. Cela tient sans doute en partie aux pôles d'intérêt différents des paléontologues français et britanniques vers la fin du XIX^{ème} siècle (Buffetaut *et al.*, 1993) : les premiers s'intéressaient davantage aux mammifères (d'où les nombreuses études sur les spécimens du Quercy dès cette époque) qu'aux reptiles et aux poissons (Sauvage étant une exception), alors que les seconds, continuant la tradition de Mantell et Owen, étaient intéressés par ces derniers groupes. Lorsque des chercheurs français, tel Thévenin, commencèrent à se pencher sur les vertébrés mésozoïques vers le début du XX^{ème} siècle, il était déjà un peu trop tard pour tirer parti de l'exploitation des phosphates crétacés, dont le déclin était bien avancé (la Première Guerre

Mondiale ne faisant qu'empirer les choses, en supprimant à la fois les exploitations et les paléontologues).

Aujourd'hui, longtemps après la fin de l'exploitation de ces phosphates crétacés, il n'est plus guère possible d'accéder aux niveaux fossilifères dans les régions mentionnées (sauf peut-être, dans une certaine mesure, en Picardie, où toutefois les poches sableuses particulièrement riches sont probablement largement épuisées). L'idée de fouilles paléontologiques systématiques, évoquée par Thevenin en 1916 à propos des Sables verts de l'Argonne, sans être totalement utopique, semble difficile à mettre en oeuvre si longtemps après la fermeture des carrières et puits d'extraction (la situation est différente dans le Quercy, où la nature karstique des dépôts phosphatés a rendu possibles des recherches approfondies sur de nombreuses « poches » bien après la fin de l'exploitation commerciale). Aujourd'hui, les gisements de phosphates qui livrent en abondance des restes de vertébrés fossiles sont avant tout ceux du Maroc, d'âge Crétacé terminal à Paléogène, où, comme autrefois en Europe, la récolte des spécimens est plus l'oeuvre des ouvriers des carrières et des habitants des environs que celle des paléontologues. En ce qui concerne les phosphates crétacés d'Europe, les chercheurs doivent plutôt orienter leurs efforts vers les riches collections, connues ou méconnues, qui permettent encore d'examiner les spécimens récoltés au XIX^{ème} siècle, dont beaucoup ont besoin d'une réinterprétation à la lumière des connaissances actuelles.

Remerciements. Je remercie David Norman (Sedgwick Museum, Cambridge), Jean Le Loeuff (Musée des Dinosauriens, Espéraza), Daniel Pouit (Angers) et Mesdames N. Loche et C. Rozoy (Société d'Histoire Naturelle des Ardennes, Charleville-Mézières) pour les précieux documents qu'ils m'ont procurés. Merci aussi à Laetitia Nori (Circuit de la Pierre d'Euville) pour l'accès aux vertébrés des Sables verts conservés au Musée zoologique de Nancy lorsqu'elle travaillait dans ce musée.

Références bibliographiques

- ABRARD, R. (1950) -Géologie régionale du Bassin de Paris. *Payot*, Paris, 1-397.
- ALLAIN, R. (2005) -The enigmatic theropod dinosaur *Erectopus superbis* (Sauvage 1882) from the lower Albian of Louppy-le-Château (Meuse, France). In Carpenter, K. (ed.) : The Carnivorous Dinosaurs. *Indiana University Press*, Bloomington & Indianapolis, 72-86.
- BARROIS, C. (1874) -Catalogue des poissons fossiles du terrain crétacé du Nord de la France. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, vol.6, 101-110 & 130-136.
- BARROIS, C. (1875) -Les reptiles du terrain crétacé du N.-E. du Bassin de Paris. *Bulletin scientifique, historique et littéraire du Nord*, t.6, 1-11.
- BENOIT, A. (1933) -Le terrain crétacé dans les Ardennes. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle des Ardennes*, t.28, 4-40.
- BESTEL, F. (1908) -Excursion de Juin 1908, à Novion-Porcien. Sables verts et phosphate de chaux. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle des Ardennes*, t.15, 123-134.
- BUFFETAUT, E. (2002) -New data from old finds .the dinosaurs from the Early Cretaceous Greensand (" Sables verts ") of the eastern Paris Basin. In 7th European Workshop on Vertebrate Palaeontology (Sibiu, Romania), Abstracts, *Ars Docendi*, Bucarest, 9.
- BUFFETAUT, E., CUNY, G. & LE LOEUFF, J. (1991) -French dinosaurs : the best record in Europe ? *Modern Geology*, 16, 17-42.
- BUFFETAUT, E., CUNY, G. & LE LOEUFF, J. (1993) -The discovery of French dinosaurs. *Modern Geology*, 18, 161-182.
- FILHOL, H. (1876) -Recherches sur les phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Annales des Sciences géologiques*, vol. 7, 1-220.
- FORD, T.D. & O'CONNOR, B. (2002) -Coprolite mining in England. *Geology Today*, vol.18, n°5, 178- 181.
- GENTIL, L. (1919) -Armand Thevenin. Notice nécrologique. *Bulletin de la Société géologique de France*, vol.19, 129-147.
- GÈZE, B. (1938) -Les gouffres à phosphate du Quercy. Histoire de leur exploitation. *La Nature*, n°3017, 42-45.
- GÈZE, B. (1994) -La ruée vers les phosphates dans les cavernes du Midi de la France. *Travaux du Comité Français d'Histoire de la Géologie*, t.8, N°5, 41-54.
- GOSSELET, J. (1901) -Observations faites dans les exploitations de phosphate de chaux en 1901. *Annales de la Société géologique du Nord*, vol.30, 208-243.
- GROVE, R. (1976) -The Cambridgeshire coprolite mining rush. *Oleander Press*, Cambridge.
- HART, M.B. (1973) -Foraminiferal evidence for the age of the Cambridge Greensand. *Proceedings of the Geologists' Association*, vol;93, 65-82.
- HENSLOW, J.S. (1846) -On nodules, apparently coprolitic, from the Red Crag, London Clay, and Greensand. *Notices and abstracts of communications to the British Association for the Advancement of Science at the Cambridge meeting, June 1845*, 51-52.

- HUENE, F. von (1926) -The carnivorous Saurischia in the Jura and Cretaceous formations principally in Europe. *Revista del Museo de La Plata*, vol.29, 35-167.
- HUENE, F. von (1932) -Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Palaeontologie*, 1-361.
- JOLEAUD, L. (1932) -Algérie et Tunisie. In: La Géologie et les Mines de la France d'Outre-Mer. *Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales*, Paris, 1-128.
- LAPPARENT, A.F. de (1964) -Région de Paris. Excursions géologiques et voyages pédagogiques. *Hermann*, Paris, 1-195.
- LERICHE, M. (1902) -Révision de la faune ichthyologique des terrains crétacés du Nord de la France. *Annales de la Société géologique du Nord*, vol.31 , 87-156.
- LERICHE, M. (1906) -Contribution à l'étude des poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. *Mémoires de la Société géologique du Nord*, vol.5, 1-430.
- LERICHE, M. (1908) -Sur les fossiles de la Craie phosphatée de la Picardie, à *Actinocamax quadratus*. *Association Française pour l'Avancement des Sciences, Compte-Rendu de la 3e session (Clermont-Ferrand, 1908)*, 494-503.
- MAGNEZ-JANNIN, F. & DEMONFAUCON, A. (1980). Sables verts. In Mégnien, F. (ed.) : Synthèse géologique du Bassin de Paris. Volume III. Lexique des noms de formations. *Mémoires du BRGM*, 103, 277.
- MEUGY, J.A. (1857) -Mémoire sur la découverte du phosphate de chaux terreux en France et sur l'emploi de cet engrais dans la culture. *Annales des Mines*, vol.11, 149-176.
- MEUNIER, S. (1887) -Les phosphates de Picardie. *La Nature*, 712, 113-115.
- MEUNIER, S. (1897) -Nos Terrains. *Armand Colin*, Paris.
- NIVOIT, E. (1874) -Notice sur le gisement et l'exploitation des phosphates de chaux fossiles dans le département de la Meuse. *Rolin, Chuquet & Cie*, Bar-le-Duc.
- OWEN, R. (1851) -Monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations. Part I *Palaeontographical Society*, London, 1-118.
- OWEN, R. (1859) -Monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations. Supplement n°1. *Palaeontographical Society*, London, 1-19.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X. & BARRETT, P.M. (1999) -A systematic review of ankylosaurian dinosaur remains from the Albian-Cenomanian of England. In Unwin, D.M. (ed.), *Cretaceous fossil vertebrates, Special Papers in Palaeontology*, vol.60, 177-208.
- PIGEOT, P. (1903) -Excursion du 24 Mai 1903, à Grandpré. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle des Ardennes*, t.3, 59-63.
- POMEROL, B. (1980) -Craie phosphatée. In Mégnien, F. (ed.) : Synthèse géologique du Bassin de Paris. Volume III. Lexique des noms de formations. *Mémoires du BRGM*, 103, 297.
- PRIEM, F. (1896) -Sur les poissons de la Craie phosphatée des environs de Péronne. *Bulletin de la Société géologique de France*, t.24, 9-23.
- REED, F.R.C. (1897) -A Handbook to the Geology of Cambridgeshire. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- SAUVAGE, C. & BUVIGNIER, A. (1842) -Statistique minéralogique et géologique du département des Ardennes. Trécourt, Mézières, 1-554.
- SAUVAGE, H.E. (1882) -Recherches sur les reptiles trouvés dans le Gault de l'Est du Bassin de Paris. *Mémoires de la Société géologique de France*, 3e série, t.2, IV, 1-43.
- SAUVAGE, H.E. (1903).- Sur la présence du genre *Polyptychodon* dans les Sables verts de la Meuse.- *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun*, vol. 16, 321-323.
- SEELEY, H.G. (1869) -Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia from the Secondary system of strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Deighton, Bell and Co*, Cambridge, 1-143.
- SEELEY, H.G. (1870) -The Ornithosauria: an elementary study of the bones of pterodactyls, made from fossil remains found in the Cambridge Upper Greensand, and arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Deighton, Bell and Co*, Cambridge, 1-135.
- SEDGWICK, A. (1846) -On the geology of the neighbourhood of Cambridge, including the formations between the Chalk escarpment and the Great Bedford level. *Notices and abstracts of communications to the British Association for the Advancement of Science at the Cambridge meeting, June 1845*, 40-47.
- THÉVENIN, A. (1896) -Mosasauriens de la Craie grise de Vaux-Eclusier, près Péronne. *Bulletin de la Société géologique de France*, t.24, 900-916.
- THEVENIN, A. (1916) -Analyse de *Dinosaurs*, par W.D. Matthew. *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, t.27, 223.
- UNWIN, D.M. (2001) -An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Mitteilungen des Museums für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, vol.4,189-221.
- WOODWARD, A. S. (1895) -A synopsis of the remains of ganoid fishes from the Cambridge Greensand. *Geological Magazine*, vol.4, 207-214.

DE LA DÉCOUVERTE DES PHOSPHORITES DU QUERCY AU RENOUVEAU DE LEUR ÉTUDE AVEC BERNARD GÈZE

M. DURAND-DELGA

La Pélisserie, 81150 Florentin (France)

Résumé – Les phosphorites du Quercy, découvertes en 1865, ont été, pendant leur exploitation « minière » de 1870 à 1907, étudiées par maints géologues et paléontologistes. Daubrée et Trutat furent les premiers (1871). A.Thévenin donna en 1903 une première conclusion à l'ensemble des problèmes posés : des gouffres karstiques, creusés à l'Eo-Oligocène, auraient été comblés par des phosphates de chaux et des argiles phosphatées, provenant, après dissolution puis reprécipitation, des calcaires jurassiques voisins (analyses de Dieulafait). Longtemps interrompu, l'examen des phosphorites fut repris à partir de 1935 par Bernard Gèze (1913-1996). Ses conclusions tiennent compte de l'évolution spéléologique, hydrogéologique et morphologique au Tertiaire du Quercy et du proche Rouergue. Les phosphorites, formées sous climat latéritisant, chaud et humide, ont rempli un réseau karstique polyphasé, creusé à partir de niveaux de base fluctuants. Le principal correspondait à la surface du « lac » aquitain, situé à l'Ouest. Ce lac a noyé le causse du Quercy à la fin de l'Oligocène, avant de se retirer au début du Miocène. Enfin, par suite de l'érosion plio-quadernaire, le contenu de la plupart des gouffres à phosphorites a été vidangé.

Abstract – From the discovery of the Phosphorites of Quercy to the renewal of their study by Bernard Gèze. Discovered in 1865, the “Phosphorites du Quercy” have been intensely studied by many geologists and paleontologists during their mining exploitation from 1870 to 1907. Daubrée and Trutat were the first to study them (1871). A.Thévenin (1903) assumed that the phosphorites resulted from the filling of karstic cavities by clays and phosphates, dissolved from the neighbouring Jurassic limestones. After a long break, B.Gèze (1913-1996) started again the study of the phosphorites since 1935. His conclusions are based essentially on the evaluation of the speleological, hydrogeological and morphological development of the “Causse du Quercy” (Calcareous Plateau) during the Tertiary under a lateritic humid climate, a deep polyphased karst being linked to the variable water level of the Cenozoic Aquitanian “lake”. Gèze's conclusions have been at the root of the investigations of the teams of new scientists since 1965.

Mots-clés – Phosphorites – Gouffres à phosphates – Quercy – Histoire des phosphorites – Gèze – Daubrée – Thévenin.

Key Words – Phosphorites – Phosphate caves – Quercy – History of Phosphorites – Gèze – Daubrée – Thévenin.

INTRODUCTION

« Si les phosphates concrétionnés ou phosphorites du Quercy ont perdu tout intérêt économique, les conditions assez étranges de leur gisement, la répartition de la célèbre faune que leur exploitation fit découvrir depuis 1870 et la genèse des dépôts phosphatés eux-mêmes n'en ont pas moins posé bien des problèmes dont les solutions ne sont pas encore définitives ».

Telle fut la justification que Bernard Gèze (1913-1996) présentait alors qu'il commençait ses investigations sur un sujet depuis longtemps délaissé.

1. LES RAISONS DE LA VENUE DE GÈZE DANS LE QUERCY

Gèze avait à peine 20 ans quand il commença à visiter les cavités des causses quercynois entre l'Aveyron et le Lot. Cet attrait pour le monde souterrain s'était déjà manifesté autour de Montpellier : son père –issu d'une famille toulousaine anciennement venue du Gers-, ingénieur agronome, y assumait de 1917 à 1932 la fonction de « professeur d'agriculture », chargé de conseiller le monde rural de l'Hérault et d'enseigner les bonnes pratiques agricoles. Lors des loisirs que lui laissent ses études secondaires puis de classes préparatoires au lycée de Montpellier, le jeune Bernard est déjà atteint par le virus de la spéléologie. Installé à Paris, après sa réussite en 1932 au concours d'entrée à l'Institut National Agronomique, il suit aussi les cours de géologie à la Sorbonne, et se retrouve en 1934 ingénieur

agronome et licencié es Sciences. Bernard est alors invité par Camille Arambourg (1885-1969), titulaire de la chaire de géologie de l'« Agro », à l'assister comme « répétiteur » chargé des Travaux Pratiques. Arambourg, spécialiste apprécié de Vertébrés fossiles, va, l'année suivante (1936), occuper la chaire de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle. Il fait obtenir au jeune Gèze une mission sur les phosphorites du Quercy en 1937. Le sujet s'accorde parfaitement avec l'étude hydrogéologique et morphologique que ce dernier vient d'entreprendre dans les causses, en vue d'un « Diplôme d'Etudes Supérieures » (1937), qui était alors une sorte de première thèse de l'enseignement supérieur.

On peut s'interroger sur les raisons que le jeune agronome avait de s'intéresser à la géologie, et spécialement à un tel sujet. Son attirance vers les sciences est évidemment due à l'influence de son père Jean-Baptiste, naturaliste averti, auteur d'une thèse de doctorat de Botanique et que la géologie attirait aussi. A la disparition prématurée de ce dernier en 1936, Bernard, quand il n'est pas à Paris, est basé maintenant lors des congés dans une propriété de la plaine albigeoise que possède sa mère, de famille gaillacoise. On s'explique donc que le jeune spéléologue ait été attiré par les gouffres du Quercy, à deux heures de bicyclette (Fig. 1) de la vallée du Tarn. Pouvait jouer aussi le souvenir des entretiens que Bernard avait dû avoir avec son père, qui avait occupé au début de sa carrière, jusqu'en 1917, le poste de « professeur spécial d'agriculture » à Villefranche-de-Rouergue, ville dont Bernard, dans sa prime enfance, avait donc respiré l'air !



Figure 2 – Bernard Gèze en 1938, carte de Collaborateur du Service de la Carte géologique de la France (aimablement communiqué par M.Philippe Rossi, Orléans).



Figure 1 – Caricature de B.Gèze à bicyclette, par J.Austruy, vers 1933. Extrait de Spelunca (1997), n°65, p.22-44.

Le voilà donc, en 1932, avant toute préoccupation de carrière, qui parcourt les causses quercynois. Il est donc possible de voir, après qu'il a appuyé son vélo à un muret de pierres sèches, ce jeune homme, à l'aspect réservé sinon sévère, dont la taille élevée est accentuée par un port droit, arpenter le causse et s'engager, solitaire, au bout de son échelle de corde, dans de dangereuses expéditions souterraines. Tout naturellement, cette étude, après l'obtention de ses titres universitaires, entraînera en 1938 sa nomination comme « collaborateur du Service de la Carte géologique » (Fig. 2).

La question des phosphorites va donc constituer l'un des buts de son travail. Ce sujet avait été abordé intensément au cours de deux périodes antérieures : de 1871 à 1875, au début des exploitations industrielles ; de 1895 à 1908, après leur épuisement.

2. LA DÉCOUVERTE DES PHOSPHORITES DU QUERCY

Le caractère exceptionnel des indices phosphatés dans le Quercy explique sans mal que le grand minéralogiste Armand Dufrénoy (1792-1857) n'en ait pas soupçonné l'existence, quand il effectua autour de 1830 les premiers levés de la carte géologique à la bordure sud-ouest du Massif central.

Daubrée (1871) nous apprend que la découverte des phosphorites a été le fruit du hasard et du flair d'un homme, Jean-André Poumarède (1817-1869). Le professeur R.Pulou (1980) en a retracé l'étonnante personnalité : la plupart des détails suivants sont empruntés à son travail. Poumarède était issu d'une famille de bourgeoisie marchande de Réalville, bourg proche de Caussade (Tarn-et-Garonne). Cet homme alliait les talents de l'ingénieur et de l'inventeur à l'attrait pour les pays lointains. Après un épisode juvénile d'apprenti pilote dans la marine marchande, l'adolescent décide de terminer ses études, que couronnent le parchemin de docteur en médecine et un diplôme de pharmacien de la faculté de Montpellier. Il se consacre alors à la chimie pratique, d'abord dans le Midi puis dans la capitale où il va occuper des postes techniques à la Monnaie puis à l'Académie de Médecine. Ainsi, de 1839 à 1849, est-il en mesure d'écrire une dizaine de publications scientifiques, surtout à l'Académie des Sciences.

A 31 ans, Poumarède est repris par le démon du voyage. Nous le retrouvons en 1848 au Mexique : ingénieur dans une compagnie minière, il en devient directeur avant d'être propriétaire de plusieurs mines. Il envoie à l'Académie des Sciences trois notes sur le traitement des minerais, spécialement argentifères. Vient en 1862 la folle expédition militaire française au Mexique. Lors de l'occupation du pays, Poumarède publie un mémoire où il propose des remèdes aux inondations de la vallée de Mexico. Anticipant le rappel des troupes françaises, il se retire en 1865 (Debrée, 1871) à Caussade, y dirigeant une officine de pharmacie (Leymerie, 1872) tout en possédant des terres au voisinage.

Un jour de 1865, sans doute à la fin du printemps, Poumarède rend visite à son beau-frère Delbousquet dont le domaine de Pendaré, près de Cos, au-dessus de Caylus, se trouve sur les calcaires du Jurassique moyen. Frappé, dit Dieulefait (1885), par la vigueur locale exceptionnelle du blé, il remarque des pierres blanchâtres à surface mamelonnée et d'aspect porcelané, dispersées dans l'argile « de décalcification ». Il dut en faire l'analyse chimique, qui en révéla la nature phosphatée. Ceci l'amena le 4 janvier 1867, afin de « sauvegarder ses droits de découvreur », à faire état de sa découverte auprès du préfet de Tarn-et-Garonne, et à commencer quelques sondages prometteurs. Sa mort inopinée, le 24 août 1869, à 52 ans, l'empêcha d'en jouir. Ce fut son neveu Maurice Poumarède, associé à Ernest Jaille, fabricant d'engrais chimique à Agen, qui exploitera les premiers sites à phosphate. Fin 1869, l'analyse d'un « échantillon moyen », expédié à l'Ecole des Mines de Paris, atteste sa richesse en phosphate tricalcique. L'exploitation débutera, près de Caylus, en décembre 1870 (Daubrée, 1871), alors que Paris est investi par l'ennemi.

La recherche de nouveaux sites par les premiers exploitants fut vite connue. Ainsi, nous dit Daubrée (1871), « un menuisier, qui était venu pour affaires à Caylux [sic], se rappela immédiatement la ressemblance de certaines pierres qu'il avait remarquées dans le département du Lot, près de Cajarc, sur le plateau de Mas-Merlin [=Mémerlin] », avec les concrétions de Caylus. R.Pulou (1980), comme le fera plus tard Gèze (1997), a décrit la ruée sur les causes du Quercy de quantité de chercheurs, scrutant les pierres des murets ou se guidant sur des indices ténus, tels les débris ramenés à la surface par les taupes, voire la présence de truffes (Malinowski, 1873) ! Extrait à la pioche, le phosphate est trié, puis broyé, avant d'être exporté, surtout vers l'Angleterre, par le cours du Lot. Le pic de l'exploitation semble avoir été en 1886, année où un texte aux « Annales des Mines » indique « 161 carrières occupant 1939 ouvriers, ayant produit 30.000 t de phosphate atteignant presque 1.000.000 de francs » (soit 5 millions des actuels euros). Mais l'année suivante, 112 phosphatières s'arrêtent et il ne reste qu'une centaine d'ouvriers : la découverte de riches phosphates crétacés de la Somme en serait responsable, selon Nègre (1908). Après quelques soubresauts, l'arrêt presque définitif se produit en 1907. Depuis 1870, environ 500.000 tonnes de phosphates du Quercy auraient été livrées à l'agriculture (Pulou, 1980). Le rideau tomba sur une belle et singulière aventure !

3. DAUBRÉE ET TRUTAT : LES PREMIÈRES PUBLICATIONS SUR LES PHOSPHORITES

L'existence des phosphorites n'est annoncée dans le monde savant que le 23 octobre 1871. Au début de la séance de l'Académie des Sciences, « M. le Secrétaire Perpétuel [Léonce Elie de Beaumont] dépose sur le bureau de l'Académie des échantillons de Phosphate de Chaux naturel provenant de Caylux [sic], aux environs de Montauban, et de Cajarc, dans le département du Lot, deux contrées où ils sont l'objet d'une exploitation qui prend les proportions les plus considérables [...] ; un ami des sciences, qui désire garder l'anonymat, a jugé qu'elle [=l'académie] pourrait recevoir avec intérêt les échantillons qu'il met à sa disposition ». Sans doute « l'ami des sciences » s'était rappelé qu'en 1856-57, Elie de Beaumont avait souligné l'intérêt de l'utilisation en agronomie des phosphates de chaux naturels, dont il attribuait l'origine à des sources thermales.

Membre de la section de Mécanique de l'académie, Charles Combes (Cahors, 1801-Paris, 1872), « camarade » du Secrétaire perpétuel à l'école Polytechnique et « mineur » comme lui, sursaute et « rappelle [...] que le premier de ces gisements, celui des environs de Caylux [sic] a été découvert et signalé, il y a déjà plusieurs années, par M.Poumarède qui en avait parfaitement reconnu l'importance. Peu de temps après sa découverte, M.Poumarède est mort ; ses héritiers m'ont adressé [ajoute Combes] des échantillons de phosphate de chaux qui ont été analysés, il y a deux ans [=donc fin 1869], dans les laboratoires de l'Ecole des Mines. On y trouva 32,62 pour 100 d'acide phosphorique, correspondant à 70,64 de phosphate de chaux tricalcique [...]. Depuis, deux autres gisements ont été découverts, dans le même terrain, par des propriétaires du pays, l'un à Larnagol [...], l'autre à Concots (Lot), sur un point situé entre Caylux et Larnagol ».

L'intervention de Charles Combes, à l'époque directeur de l'Ecole des Mines, s'explique par ses origines cadurciennes et par l'intérêt qu'il portait à la géologie de sa région.

A la séance suivante de l'Académie des Sciences, le 30 octobre 1871, Auguste Daubrée (1814-1896) fait devant ses confrères un long exposé sur les phosphorites du Quercy. Savant respecté et de haute distinction, Daubrée a laissé un nom dans la géologie physico-chimique et expérimentale. Membre de l'académie depuis 1861, il occupe alors à la fois la chaire de Géologie du Muséum de Paris et celle de Minéralogie à l'Ecole des Mines, école qu'il dirigera après la mort de Combes, de 1872 à 1884. Inventoriant en 1868 aux « Annales des Mines » les phosphates de chaux en France, il ne cite pas ceux du Quercy, dont il ignorait donc alors la découverte.

Daubrée fut probablement avisé par son collègue et directeur Combes, avec lequel il avait de bons rapports, de l'envoi des échantillons que venaient de lui adresser Maurice Poumarède et Adrien Jaille, fin 1869. Comme, à partir d'août 1870 (d'après les compte-rendus des séances du Conseil de l'Ecole des mines), Combes fut bloqué dans le Midi par la guerre, il a logiquement été au courant de la progression des recherches sur les phosphorites aux abords de sa ville natale, Cahors. Après « l'hiver terrible » du siège de Paris, la capitale se rend aux Prussiens fin janvier 1871. La correspondance reçue par Daubrée (Manuscrits 2421, bibliothèque de l'Institut de France) atteste que le 16 mars, celui-ci est invité à dîner par Combes, revenu de province, qui ne peut manquer de lui parler des phosphorites. En fonction des dates où sa présence aux séances de l'Académie à Paris est attestée, il ne peut être resté à Daubrée que le mois de septembre 1871 pour visiter le Quercy, ce qui l'aurait mis à même de préparer son intervention du 30 octobre suivant.

Dans cette note véritablement fondatrice, Daubrée montre que les phosphorites remplissent des cavités irrégulières ou des « crevasses » rectilignes, se terminant vers le bas par de simples fissures dans le calcaire jurassique. Le phosphate s'est concrétionné sur les parois, déjà corrodées, et se trouve aussi en rognons dans l'argile de remplissage, phosphatée elle aussi et chargée de grains d'oxyde de fer. De la forme des gisements, Daubrée conclut : « c'est donc à des sources minérales que l'on doit attribuer cette abondante précipitation de phosphorites ». Celle-ci « appartient [...] à la période crétacée ou à la période tertiaire [...] le phénomène a au moins duré pendant une partie de cette dernière période [...], la limite supérieure du dépôt étant donnée par les débris des Vertébrés » ; Paul Gervais, professeur d'Anatomie comparée au Muséum de Paris, à qui ces restes ont été soumis, les tiendrait pour « miocènes », les comparant explicitement à ceux du gisement de La Grive près Bourgoin (Isère). Cependant, un envoi complémentaire fait à Daubrée en 1872 et transmis à Gervais, amena celui-ci (Gervais, 1872) à modifier sa conclusion : la faune des dépôts phosphatés, comme celle des « dépôts sidérolithiques », doit se rattacher « à plusieurs formations [...], la plus ancienne est la faune des gypses

[=Eocène terminal], tandis que d'autres espèces [...] appartiendraient au miocène ou à des dépôts plus récents ». Et Daubrée, commentant immédiatement ce texte, remarque qu'il existe donc « au moins deux périodes dans la formation de ces dépôts ».

Eugène Trutat (1840-1910), conservateur du Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, intervient à son tour dans le débat. Sa femme étant originaire de Caylus (cf. F.Duranthon et F.Ripoll, ce volume), il fut sans doute l'un des premiers naturalistes à apprendre la découverte de Poumarède. Il va donc publier son point de vue, d'abord à l'Académie des Sciences, puis à la Société d'Histoire naturelle de Toulouse (Trutat, 1872 a et b). Dans une lettre du 30 novembre 1871, Trutat rappelle à Daubrée « son dernier voyage à Toulouse » où les deux hommes se sont rencontrés. Il semble s'étonner d'avoir appris « par les journaux » la communication de Daubrée sur les phosphorites. Tout en protestant de sa déférence à l'égard de l'illustre académicien, il lui glisse qu'il (=lui, Trutat) préparait, lui-aussi, un texte sur les phosphorites. Le 8 décembre 1871, il avise Daubrée de l'envoi de sa communication, afin -dit-il- de protéger sa priorité car « tous les naturalistes du Midi s'occupent de cette question et publient de tous côtés » ! L'aigreur réfrénée à l'égard de Daubrée ne dura pas : en 1885, l'académicien intervint à la demande de Trutat, quand celui-ci fut en butte à de vives attaques dans la Ville Rose.

Trutat s'accorde avec Daubrée sur l'origine *per ascensum* du phosphore, par des « sources minérales », et va jusqu'à évoquer des « dépôts geysériens ». Il s'en écarte sur d'autres points. Selon lui, les gisements sont orientés soit E-W, soit N-25° E, directions reproduisant en petit le réseau de fractures qu'Henri Magnan venait de distinguer dans le Quercy. Des « veines allongées », telle celle de Pendaré (Cos), se seraient formées lors d'un premier stade : elles possèdent la même direction N-25° E que la « faille de la Bonnette » toute proche (l'avenir fera justice de cette pseudo-faille !) et que la « faille de Marnaves », qui deviendra sous la plume de J.Bergeron en 1889 la grande « faille de Villefranche ». D'un deuxième stade relèveraient des « cavités irrégulières » dont la direction E-W reproduit celle de la « faille de Varen » (dite depuis Thévenin : « faille de Saint-Antonin ») : leur remplissage argileux montrerait des « traces de bouleversement violent », dû à de « véritables éruptions » d'eaux fortement chargées d'acide carbonique, qui auraient dissous la chaux phosphatée précédente. Alors que, dans les phosphorites du premier type il n'y a « jamais de fossiles » (sauf à leur partie supérieure marneuse, parfois fossilifère et à fer pisolitique), dans celles du deuxième les fossiles ne sont pas rares. Dans une « lettre » du 5 juin 1872, « adressée » à Gervais, Trutat (1872 b) affirmera : « Il y a bien réellement dans nos gisements de chaux phosphatée plusieurs niveaux fossilifères (au moins deux) d'âge différents » : la première faune, « paléothérienne », totalement phosphatée, est éocène ; une ultérieure, « à physionomie calcaire », est plus jeune. Ainsi Gervais, après hésitation, et Trutat semblent d'accord, ce dernier ajoutant : « Le plus souvent, chaque poche contient une seule sorte de débris osseux ».

Trutat a réussi à faire connaître son point de vue à Paris. Ce ne fut pas le cas de Jacques Malinowski, agronome polonais réfugié en France, qui avait tâté de la géologie à Dijon, quand il était professeur de sciences naturelles au lycée. En 1871, il enseigne les langues vivantes au lycée de Cahors. Ayant suivi de près les premières exploitations de phosphorites, il envoie deux textes à l'Académie des Sciences. Au premier, annoncé le 6 novembre 1871, étaient annexés « un certain nombre de documents nouveaux sur les gisements de phosphates de chaux naturel dans le midi de la France ». Cette annonce est suivie par la phrase : « Ces documents seront soumis à l'examen de M.Daubrée » mais, sauf quelques lignes, aucun des textes de Malinowski ne fut imprimé.

On peut se demander si celui-ci n'était pas « l'ami des sciences » voulant rester anonyme, qui avait communiqué à Elie de Beaumont les échantillons présentés à l'académie le mois précédent : en effet, vers cette époque, Malinowski était venu à Paris pour faire analyser des phosphates, en vue de leur présentation à la Société d'Encouragement. La mise à l'écart du Cadurcien ne résulte-t-elle pas d'une sourde opposition entre le Secrétaire perpétuel, en phase déclinante, et Daubrée ?

Si l'on veut connaître les idées de Malinowski, on doit les rechercher dans son « Traité spécial des phosphates de chaux natifs.. » (Cahors, 1872). Il a bien vu que ces derniers, en Quercy, remplissent « des poches [...] et se lient intimement à notre avis avec les cavernes qui se trouvent en grande quantité dans cette contrée ». Par contre, il estime bizarrement que ces cavités se trouvent « dans un calcaire blanc qui couronne les parties les plus élevées du terrain jurassique supérieur de ce pays, et qui peut être pris pour le représentant de l'étage crétacé [...] ou bien comme la base de l'éocène ». Et, rejetant l'hypothèse de Daubrée des sources « d'eaux minérales », il lui paraît « plus naturel et plus simple d'admettre que l'origine des phosphates du Quercy est purement organique » ;

quand les restes osseux manquent, en seraient responsables des pluies de cendres volcaniques (les volcans d'Auvergne !) transformant ces « restes gluants »...

4. THÉVENIN ET SA SYNTHÈSE SUR LES PHOSPHORITES

A l'extrême début du 20^{ème} siècle, le silence est retombé sur le Quercy. Depuis 1871, 106 publications –dont 57 du seul Filhol en paléontologie- ont paru. Leur liste et leur commentaire sont donnés dans la thèse de Thévenin (1903) sur la « géologie de la bordure sud-ouest du Massif central », en fait surtout du Quercy. Et l'on trouve dans cet excellent mémoire une longue et minutieuse mise au point sur les phosphorites.

Armand Thévenin (1870-1918) possédait les qualités d'un bon géologue et d'un paléontologiste de vertébrés averti. A la connaissance des gisements de phosphorites, qu'il dit avoir presque tous visités et qu'il localise sur un schéma de situation, a pu ainsi s'ajouter l'inventaire critique des riches collections de fossiles de la déjà célèbre « faune des phosphorites », rassemblés au laboratoire de Paléontologie du Muséum parisien, où Thévenin était assistant du professeur Gaudry avant de l'être de Boule.

Quelques années plus tard, Georges Nègre (1908) présentera à la Société géologique ses idées sur les « phosphorites du Midi de la France ». Ce personnage se disant « ingénieur, géologue et peintre », encouragé par Albert de Lapparent, hanta l'Ecole des Mines, dont la bibliothèque possède son étonnante biographie (Nègre, 1928, avec compléments manuscrits de 1968). En dépit d'une formation de base manifestement chaotique, Nègre connaissait les phosphates, dit avoir dirigé certaines exploitations, et se proposait en 1928 d'écrire un « travail considérable sur les « Phosphates de Chaux minéraux », pour lequel il étudie et se documente depuis plus d'un quart de siècle ». Dans sa note sur le Quercy (Nègre, 1908), il reproduit la plupart des conclusions de Thévenin, dont il tait quasi totalement le nom.

C'est donc à la thèse de ce dernier que l'on s'adressera pour savoir où en est la question des phosphorites au début du 20^{ème} siècle.

1) **La forme des gisements de phosphorites** ne pose plus de problèmes. Tacitement ou plus ou moins clairement, les auteurs ont admis que l'origine des « poches irrégulières » et des « crevasses » rectilignes était liée à un phénomène de corrosion des calcaires. Ainsi Gaston Vasseur (1891), chargé des levers du Tertiaire sur la feuille « Cahors » au 80.000^e, parlait-il de « poches d'altération ». Plus précisément, Eugène Fournier (1900), qui s'occupait du Jurassique de la même feuille, expliquait, en spéléologue et hydrogéologue averti qu'il était, que les phosphorites et leurs argiles s'étaient « accumulés dans des gouffres verticaux tout à fait analogues aux avens que l'on observe actuellement à la surface des plateaux ». Thévenin mettra un point final à la question. Pour lui, les parois des poches sont « identiques aux parois des avens et des grottes de la région, et les fentes à bords parallèles (dont, contrairement à ce que croyait Trutat, la direction est quelconque) présentent l'aspect des couloirs fréquents dans les grottes ». Thévenin illustra la chose en reproduisant de belles photos de gouffres vidés, comme la poche de Raynal, que lui avait communiquées Trutat (cf. Duranthon et Ripoll, ce vol.).

2) **L'origine du phosphate.** Nègre (1908) comme Thévenin (1903) ont énuméré les cinq ou six hypothèses émises par divers auteurs, et que l'on peut regrouper en trois : origine profonde, hydrothermale ; origine organique ; origine à partir des roches environnantes.

L'origine animale, soutenue par Adolphe Péron et par Armand Gautier, s'appuyait sur la présence d'ossements phosphatés de vertébrés, mais beaucoup d'auteurs soulignèrent la criante insuffisance en volume d'une telle source. On ne pouvait y penser que dans le cas de véritables cimetières de chauve-souris : Eugène Delfortrie (1871), juge de paix à Bordeaux et naturaliste amateur, cita ainsi un site proche de Bédier, où il pensait voir un véritable guano.

L'origine profonde, hydrothermale, du phosphore fut défendue par maints auteurs, tels Jacques-Ludomir Combes et les professeurs Alexandre Leymerie et Henri Filhol. Daubrée et Trutat en étaient les initiateurs dans le Quercy. Cependant cette hypothèse fut abandonnée à la suite des analyses

chimiques auxquelles procéda Louis Dieulafait (1884 a), professeur à la faculté des sciences de Marseille, dans les calcaires environnant les phosphorites. Ce dernier conclut en considérant « au moins comme possible que les phosphorites [...] ont été, pour la plus grande partie, sinon pour la totalité, extraites des roches encaissantes, sous l'action seule des réactions chimiques de la voie humide ». Bien que ces analyses aient seulement montré que l'hypothèse hydrothermale ne s'imposait pas, celle-ci fut totalement abandonnée. Peu après, le même Dieulafait (1884 b), afin d'expliquer la précipitation du phosphate, invoqua l'influence d'eaux lagunaires acides qu'il reliait à la « mer » au fond de laquelle il supposait que s'étaient déposés les sédiments tertiaires « transgressifs » sur les causses jurassiques (on sait qu'il s'agit en fait de sédiments d'eau douce).

Acceptant les conclusions essentielles de Dieulafait, Thévenin conclura donc : « le phosphate et les argiles qui l'accompagnent résulteraient de la décalcification des calcaires du causse, qui contient normalement du phosphore, et de phénomènes ultérieurs de concentration ».

3) **L'âge des phosphorites** est lié à la datation des restes fossiles qu'elles englobent. Le professeur Henri Filhol (1843-1902) consacra son activité, de 1873 à 1892, à cette faune, qui fit l'objet de sa thèse en 1876. A la même époque, on avait souvent estimé que cette « faune des phosphorites » était hétérogène : Gervais puis Gaudry avaient insisté sur les apparents mélanges d'espèces d'âges différents. La révision détaillée des restes conservés au Muséum parisien, gisement par gisement, amena cependant Thévenin à conclure que « le remplissage des poches à phosphorites correspond [...] à l'Eocène supérieur (peut-être dès le Bartonien), à l'Oligocène inférieur et moyen », et que, à sa connaissance, on n'a jamais trouvé de « restes d'animaux ayant vécu pendant le Miocène ou le Pliocène ». Quant à la faune quaternaire signalée localement (Concots, Larnagol), elle est liée à un remplissage tardif, indépendant de la formation des phosphorites.

A la fin de son texte, Thévenin exprime un regret : « J'aurais voulu étudier la stratigraphie d'une poche à phosphorite, en suivant toute l'exploitation qui la vide peu à peu, mais l'état actuel de cette industrie dans le Quercy [le texte est de 1903] ne m'a pas permis de réaliser ce projet ». Il prophétise cependant qu'« on arriverait à reconnaître probablement que le mélange des faunes est plus apparent que réel, bien que cette stratigraphie doive présenter de grandes difficultés ».

C'est en quelque sorte pour répondre à cet appel d'Armand Thévenin que 35 ans plus tard, Bernard Gèze va, à son tour, entamer ses recherches sur les phosphorites.

5. LES TRAVAUX DE GÈZE DANS LE QUERCY

Ses recherches se sont déroulées spécialement à trois reprises : en 1937-38 ; de 1943 à 1949 ; de 1972 à 1978. A partir de 1932, Bernard Gèze avait déjà reconnu et visité, d'une manière aussi exhaustive que possible, les cavités souterraines du Quercy. L'année 1937 fut consacrée à rassembler les données obtenues afin de présenter et de publier une excellente « étude hydrogéologique et morphologique de la bordure Sud-Ouest du Massif central ». Gèze décida ensuite le creusement de petits puits dans des phosphates oubliés à Aubrelong et à Pech Méjà, et en suivit l'exécution. Il put ainsi obtenir quelques datations paléontologiques, faire analyser les argiles et noter la géométrie des horizons successifs du remplissage. Il en tira en 1938 trois publications pour des lecteurs variés ; la principale, présentée à la Société géologique, aborde en détail la plupart des problèmes posés par les phosphorites.

La guerre mondiale de 1940-45 et la préparation de sa thèse de doctorat sur la Montagne Noire interrompirent les travaux de Gèze dans le Quercy. De 1943 à 1947, la révision des feuilles au 80.000^e de « Montauban » (publ. 1944) et de « Cahors » (publ. 1947), en vue de leur 2^{ème} édition, ramena Gèze dans la région. Avant 1942, il avait fait la connaissance d'un jeune instituteur de Puylaroque, Albert Cavailhé (1917-2000), avec lequel il aura une longue et amicale collaboration. C'est avec lui et avec l'auteur de ces lignes que se déroulèrent maintes tournées pour le levé des contours géologiques des feuilles ci-dessus, sur le fond géographique en hachures qui rendait assez aléatoire le repérage ! En 1942, le creusement de la cavité à phosphate de Bragayral, près de Caylus, put être suivi par Cavailhé : cette coupe fut évoquée dans une brève note (Gèze, 1943), avant qu'en 1949, une nouvelle mise au point sur les « gouffres à phosphate du Quercy », aux Annales de Spéléologie, n'amène Gèze à reprendre, en les synthétisant et en les modernisant, ses conclusions de 1938. Ainsi peut-il faire état de

quelque 250 cavités à phosphates, qu'il localise (Fig. 3), reprenant et complétant ainsi le relevé de Thévenin, qui ne connaissait que 85 phosphatières. Dans ce travail, comme dans celui de 1938, Gèze met l'accent sur l'évolution morphologique du Quercy au Tertiaire et sur la liaison avec la genèse, le remplissage puis l'évolution des cavités. A ce stade de son étude, il a pu tenir compte des considérations géomorphologiques de deux géographes régionaux, Jean Sermet (1933) et René Clozier (1940) dont la thèse portait justement sur « les causses du Quercy ».

Après 1950, l'activité de Gèze se porta sur bien d'autres sujets et dans diverses régions du monde. Ce fut surtout à partir de 1965 que des équipes de diverses universités, spécialement de Montpellier et de Paris, s'intéressèrent à la « faune des phosphorites » qui, après 1910, n'avait donné lieu qu'à des recherches ponctuelles, comme celles de Jean Piveteau et du père Teilhard de Chardin, sur des collections de laboratoires parisiens. Après des prospections de R.Lavocat et J.Brunet en 1952, des fouilles sont entreprises sur des sites jusqu'alors inexplorés. Organisée par Louis Thaler et Jean-Louis Hartenberger, une Table Ronde du C.N.R.S. réunit en décembre 1972 une vingtaine de participants au musée de Sciences Naturelles de Montauban, dont Albert Cavallé, devenu professeur à l'Ecole normale de Tarn-et-Garonne, est le conservateur. Les résultats des sept premières années de fouilles sont donnés : on note spécialement la description de la faune du Bretou (J.L.Hartenberger, B.Sigé, J.Sudre), d'âge « marinésien » (Eocène supérieur), la plus ancienne alors attestée dans le Quercy.



Fig. 3. — Carte des Gouffres à phosphate du Quercy.

Figure 3 – « Carte des gouffres à phosphate du Quercy ». Extrait de B.Gèze (1949, fig.3).

Si Gèze est venu à Montauban, il n'intervient que brièvement. Cavaillé est devenu le meneur de jeu. Il rappelle la constitution géologique du Quercy, son évolution au Tertiaire et propose une évolution polyphasée des cavités souterraines. Se seraient réalisés successivement trois réseaux karstiques superposés, dont l'altitude serait conditionnée par la montée des eaux du « lac » aquitain, stabilisée à trois reprises : le réseau le plus ancien à l'Eocène supérieur, un réseau intermédiaire plus tard, et un réseau supérieur, datant probablement de l'extrême début du Miocène. Ce dernier serait le plus proche de la surface actuelle du causse. Enfin, au Mio-Pliocène, après le retrait vers l'Ouest des eaux du « lac » aquitain, le Quercy émerge : l'érosion démantèle la « surface éogène », mettant à jour les remplissages phosphatés jusqu'alors protégés par la couverture de marno-calcaires « aquitaniens ». Tacitement, Gèze semble d'accord avec les idées de Cavaillé.

A l'occasion des fouilles de quelques sites, à Aubrelong (1972) et plus tard à Sainte-Niboule (1978), Gèze est invité à prélever des échantillons d'argiles dont l'analyse chimique lui permet d'affiner son interprétation de l'origine latéritique, sous climat tropical humide, des formations du remplissage karstique. En révisant les contours géologiques des feuilles au 80.000^e de « Rodez » et de « Figeac » (publ.1964) en vue de leur 3^{ème} édition, Bernard Gèze va terminer ses recherches dans les causses au Sud-Ouest du Massif central. Par la suite, élargissant son regard sur un bien plus large territoire, il écrira avec Albert Cavaillé (1977), en guise de testament régional, une description de l'Aquitaine orientale dans la série des Guides Géologiques Régionaux (les « guides rouges »), où l'on trouvera d'innombrables croquis, coupes et schémas cartographiques, tous de sa main et qui témoignent de ses qualités de dessinateur. Les gisements de phosphorites de Prajous et de Mémerlin, sur le causse de Gréalou, y sont évoqués et localisés.

6. LES CONCLUSIONS DE GÈZE SUR LES PHOSPHORITES.

Suivant les cas, ces conclusions retrouvent celles de Thévenin, les complètent ou les corrigent, en les replaçant dans une synthèse spatio-temporelle des événements qui affectèrent le Quercy après le Mésozoïque.

1) **L'origine du phosphate.** L'hypothèse de Dieulafait, admise par Thévenin, est acceptée mais elle est considérablement modifiée. Les analyses de l'argile du remplissage des gouffres confirment sa richesse en phosphate. Gèze suppose cependant que le décapage du causse jurassique n'a pas dû être très considérable : il se base pour cela sur la fréquente conservation des formes karstiques superficielles qui, pense-t-il, auraient dû disparaître. Il en conclut que phosphate et argile « résultent de l'altération sur place des calcaires jurassiques phosphatés et de l'apport par des fleuves éocènes des résidus de décalcification des Causses qui recouvraient alors la presque totalité du Rouergue cristallin ». Cette origine lointaine rendrait également compte de la présence de galets et de sables siliceux, originaires du socle du Massif central, dans les remplissages des gouffres à phosphate. Daubrée (1871) avait déjà souligné leur présence, mais il les supposait originaires « du voisinage » (sous-entendu : de la couverture tertiaire du causse).

Les argiles des cavités du Quercy (comme celles dispersées à la surface des causses) sont souvent chargées en pisolites de fer, parfois aussi en Mn (pyrolusite), et elles sont enrichies en alumine (par rapport à la silice). Gèze en conclut qu'il s'agit d'une « évolution vers un type latéritique peu poussé » sous un climat tropical (cf. Gaillard, 1908).

La nature karstique des cavités à phosphates est abondamment illustrée par Gèze qui, dans le même esprit que Fournier (1900), voit dans les « poches » des anciens auteurs « des dolines ou plus fréquemment des gouffres d'érosion », les « filons » étant « des galeries de grottes ou d'anciens ruisseaux souterrains creusés par élargissement de grandes diaclases » (cf. Thévenin, 1903). En spéléologue confirmé, Gèze ajoute qu'il s'agit de la partie haute de « réseaux souterrains conditionnés par le niveau de base des résurgences ». Le rôle principal est attribué à la « falaise » (cf. Fournier, 1900) limitant à l'Ouest le causse jurassique du Haut-Quercy, qui dominait le « golfe de Cieurac », partie la plus orientale du « lac » aquitain éo-oligocène (Fig. 4, coupe B). Le pied de cette « falaise » devait fixer le niveau de base du réseau souterrain : Gèze estime que les émergences du Lemboulas, du Candé et de la Lère, autour de Puylaroque, sont presque certainement les « anciennes sorties des eaux qui forèrent les gouffres à phosphate ».

Ainsi s'expliquerait que « les quatre cinquièmes » de ces gisements productifs se trouvent réunis de Bruniquel à Concots sur 40 km de long, cette zone étant large de 8 à 10 km (fig. 3). En outre, Gèze suggère que « l'importante vallée primitive du Lot a pu jouer le même rôle de niveau de base pour les gouffres à phosphate dispersés plus au Nord-Est, entre Capdenac et Saint-Cirq-la-Popie. Enfin l'existence de quelques gisements à la bordure orientale des causses du Quercy, en particulier entre Villeneuve d'Aveyron et Asprières, demande une autre explication. Gèze les place sur un talus karstique à regard Est qui dominait (Fig. 4, coupes B et C, partie droite) le « lac » d'Asprières, qui jouait le rôle de niveau de base local, le long de la grande « faille de Villefranche ». Bruno Muratet (1983) établira que, dans cette zone, le remplissage par les phosphorites, postérieur à un « sidérolitique de transport » d'âge Auversien, y a précédé la sédimentation du Ludien moyen, ces deux formations étant datées par Micro-Mammifères.

2) **L'âge des phosphorites** était fonction, à l'époque de Gèze, de l'état des découvertes paléontologiques. Après confrontation des divers résultats, il affirme (1949) que « plusieurs faunes se succèdent dans le temps », et que l'hypothèse ancienne de mélanges fauniques est inexacte. La faune la plus ancienne serait du Lutétien supérieur-Bartonien (faune à Lophiodon). Suivraient des associations du Ludien (inférieur puis supérieur) –mieux représentées-, du « Sannoisien » et surtout du Stampien, quelques individus semblant appartenir au Chattien-Aquitainien.

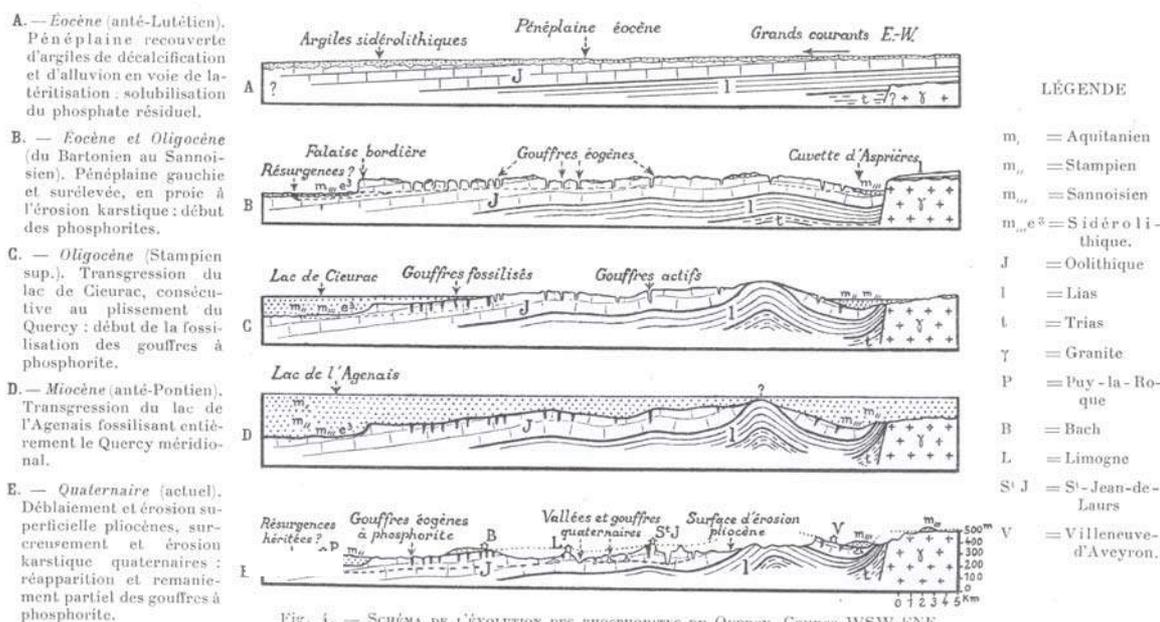


Figure 4 – « Schéma de l'évolution des phosphorites du Quercy ». Extrait de B.Gèze (1938, fig.4).

3) **La conservation des phosphorites** a pu être, selon Gèze, assurée par le dépôt ultérieur de marmo-calcaires d'eau douce, équivalant au « Calcaire blanc de l'Agenais » (Chattien-Aquitainien), s'avancant vers l'Est au-dessus de la « pénéplaine éocène ». Le comblement des cavités à phosphate pourrait se prolonger dans le temps d'autant plus que l'on s'éloignerait, vers l'Est, de l'avancée de la « transgression » (Fig.4, coupes C-D). Par la suite (Gèze, 1974), les résultats paléontologiques de Mme Lange-Badré sur des cavités d'Aubrelong le pousseront à émettre des réserves sur sa position initiale.

La reprise, au Plio-Quaternaire (Fig.4, coupe E) du creusement karstique a pu, l'érosion ayant enlevé la couverture « lacustre » oligocène, provoquer le soutirage du remplissage phosphaté des cavités antérieures. Ce serait donc près des affleurements résiduels de cette couverture « oligocène » ou au voisinage de la surface d'érosion marquant sa base, que les poches à phosphate auraient le plus de chance d'être conservées (Fig.5).

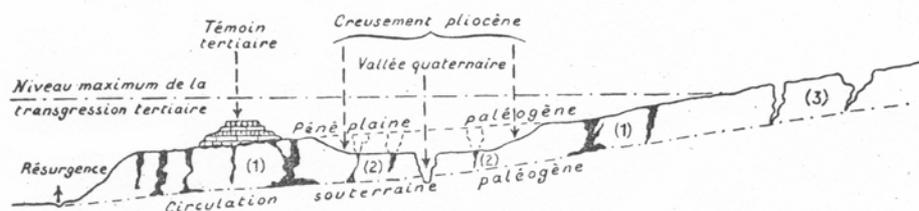


Schéma expliquant les causes de la répartition des gouffres à phosphate.

- (1) = Gouffres à phosphate fossilisés au Tertiaire.
- (2) = Fonds de gouffres à phosphate, décapés par l'érosion plio-quaternaire.
- (3) = Gouffres non fossilisés et restés béants jusqu'à l'époque actuelle.

Figure 5 – « Schéma expliquant les causes de la répartition des gouffres à phosphate ». Extrait de B.Gèze (1949, fig.4).

Il est normal que certaines conclusions de Bernard Gèze, émises voici un demi-siècle, fassent l'objet de révisions. La découverte de nombreux nouveaux sites à remplissage fossilifère (E.Maître *et al.*, ce volume), l'extension à un plus large intervalle de temps (de l'Eocène inférieur au Miocène inférieur, selon B.Sigé, ce volume), l'origine du phosphate à partir de l'érosion de sédiments crétacés marins, transgressifs jusque sur le Rouergue et aujourd'hui démantelés (R.Simon-Coinçon, comm. orale) sont, parmi d'autres, des faits ou des hypothèses qui modifient le tableau que Gèze nous a fourni.

Ces considérables découvertes ont cependant été guidées, à l'origine, par les propositions que ce dernier a données. Bernard Gèze nous apparaît ainsi comme ayant été le rénovateur de l'étude des phosphorites du Quercy. Son regard scientifique s'est porté sur bien d'autres objets au cours de sa longue existence. On est cependant surpris qu'une bonne moitié de ses quelque 300 publications se rapportent aux phénomènes du karst (Spelunca, 1997), sous l'angle de l'hydrogéologie ou de la spéléologie scientifique. Et tout spécialement son attachement aux « causses mineurs » quercynois, dont il n'a cessé d'arpenter la surface, ne s'est jamais démenti.

Sa première note vraiment géologique de 1938 –il avait 25 ans- se rapporte à la morphologie des causses et à leurs phosphorites. Son dernier message, paru en 1997 au lendemain de sa disparition, a pour objet « la ruée vers le phosphate dans les causses du Midi de la France ». A soixante ans de distance, le vieil homme avait retrouvé le thème de sa jeunesse. La boucle était ainsi bouclée !



Figure 6 – Bernard Gèze (à droite), avec Robert de Joly, son vieux maître en spéléologie, le 2 juin 1963. Photo de L.Balsan.

Remerciements. Mmes M.N. Maisonneuve (Ecole des Mines de Paris, bibliothèque), C.Pouret (Archives de l'Académie des Sciences), M.Ph.Rossi (Orléans) ont contribué à enrichir notre documentation. L'auteur est heureux de remercier M.Thierry Pélissié de l'occasion qui lui a été fournie de retrouver, 68 ans après sa première visite, le Cloup Daural ! Le Dr G.Bárdossy (Budapest) a bien voulu revoir le résumé anglais.

Travaux de B.Gèze sur les phosphorites du Quercy.

1937.- Etude hydrogéologique et morphologique de la bordure Sud-Ouest du Massif Central. Ann.Inst.Nat.Agronomique, Paris, fasc.29, 83 p.

1938 a - Les gouffres à phosphate du Quercy ; histoire de leur exploitation. La Nature, Paris, n°3017, p.42-45.

1938 b - La genèse des phosphorites du Quercy. C.R.Ac.Sci., Paris, 206, p.759-761.

1938 c - Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. Bull.Soc.géol.France, (5), t.VIII, p.123-146.

1943 - Sur les exploitations récentes des phosphorites du Quercy. C.R.somm.Soc.géol.France, p.30-31.

1949 -Les gouffres à phosphate du Quercy – Essai de paléospéléologie. Ann.Spéléologie, t.IV, p.89-107.

1974 -Sur le remplissage des poches à phosphorites d'Aubrelong (Bach, Lot). Table Ronde sur les phosphorites du Quercy, Montauban, 15-16 déc. 1972. Palaeovertebrata, Montpellier, vol.9, fasc.2-4, p.171-173.

1997 - La ruée vers le phosphate dans les cavernes du Midi de la France. In « De la géologie à son histoire », Comité des travaux historiques et scientifiques (C.T.H.S), Section des Sciences (G.Gohau et J.Gaudant, éd.), 13, p.207-216.

Des références quasi-exhaustives des publications scientifiques sur les phosphorites du Quercy peuvent être trouvées dans A.Thévenin (1903), pour la période 1871-1902, et dans B.Gèze (1938 c), pour la période 1902 à 1938.

Références bibliographiques

CLOZIER R. (1940) – Les Causses du Quercy. Paris, *Baillière*, 183 p.

DAUBRÉE A. (1871) – Sur le gisement dans lequel la chaux phosphatée a été récemment découverte dans les départements de Tarn-et-Garonne et du Lot. C.R.Ac.Sci., Paris, t.43, p. 1028-1036.

DIEULAFAIT L. (1884 a) – Origine des phosphorites et des argiles ferrugineuses dans les terrains calcaires. C.R.Ac.Sci., Paris, t.99, p.259-262.

DIEULAFAIT L. (1884 b) – Nouvelle contribution à la question d'origine des phosphates de chaux du sud-ouest de la France. C.R.Ac.Sci., Paris, t.99, p.440-443.

DELFORTRIE E. (1871) – Les gîtes de chaux phosphatée dans le département du Lot ; leur faune ; le mode et l'époque probable de leur formation. Actes Soc. lin. Bordeaux, 3^e s., t.28, p.505-518.

FOURNIER E. (1900) – Etudes sur le régime des eaux dans le Quercy depuis l'Eocène supérieur jusqu'à l'époque actuelle. Bull.Serv.Carte géol.France, t.11, n°78, p.475-488.

GERVAIS P. (1872) – Sur les Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements de Tarn-et-Garonne et du Lot. C.R.Ac.Sci., Paris, t.74, p.1367-1371.

GÈZE B. et CAVAILLÉ A. (1977) – Aquitaine orientale. Guide géol.régionaux, *Masson*, 184 p.

LEYMERIE A. (1872) – Note sur la phosphorite du Quercy. Journ.Agriculture pratique et d'Economie rurale, 16 p.

MALINOWSKI J. (1873) – Traité spécial des phosphates de chaux natifs, *Savy* (Paris) – *Laytou* (Cahors), 223 p.

MURATET B. (1983) – Géodynamique du Paléogène continental en Quercy-Rouergue (Analyse de la sédimentation polycyclique des bassins d'Asprières [Aveyron], Maurs [Cantal] et Varen[Tarn-et-Garonne]). Trav.Lab.Géol.Médit., Un.Toulouse-III, 138 p.

NÈGRE G. (1908) – Contribution à l'étude de la formation des Phosphorites du Midi de la France. Bull.Soc.géol.France, (4), t.8, p.490-505.

PULOU R. (1980) – Jean-André Poumarède et l'industrie des phosphates du Quercy au XIX^e siècle. Mém.Ac.Sci., Inscr. et B.-L. Toulouse, (16), t.1, p.83-92.

« SPELUNCA » (1997) – « Bernard Gèze » (textes de M.Durand-Delga, P.Dubois et H.Paloc, P.Renault, A.Mangin, M.Laurès, C.Bou, E.Servat, H.Trimmel, A.A.Cigna, M.Audétat), Spelunca, n°65, p.21-44.

THÉVENIN A. (1903) – Etude géologique de la bordure Sud-Ouest du Massif Central. Bull.Serv.Carte géol. France, t.14, n°95, p.353-554.

TRUTAT E. (1871) – Sur les gisements de chaux phosphatée des cantons de Saint-Antonin et de Caylus (Tarn-et-Garonne). C.R.Ac.Sci., Paris, t.73, p.1363-1366.

TRUTAT E. (1872 a) – Remarques sur les gisements de chaux phosphatée des cantons de Saint-Antonin et de Caylus (Tarn-et-Garonne). Bull.Soc.Hist.nat. Toulouse, 6^e s., t.VI, p.72-73.

TRUTAT E. (1872 b) – Deuxième note sur les dépôts phosphatés du Quercy (Lettre à M.Paul Gervais, professeur au Muséum). Bull.Soc.Hist.nat. Toulouse, 6^e s., t.VI, p.83-86.

VASSEUR G. (1891) – Contribution à l'étude des terrains tertiaires du Sud-Ouest de la France. Bull.Serv.Carte géol.France, t.II, n°19, p.351-366.

DOCUMENTS PHOTOGRAPHIQUES INEDITS D'EUGÈNE TRUTAT SUR L'EXPLOITATION DES PHOSPHORITES DU QUERCY

F. Duranthon ⁽¹⁾ & F. Ripoll ⁽²⁾

⁽¹⁾ Muséum d'Histoire Naturelle et Laboratoire d'Etude et de Conservation du Patrimoine - 39 Allées Jules Guesde – 31 000 Toulouse. E-mail : francis.duranthon@cict.fr

⁽²⁾ Muséum d'Histoire Naturelle - 27 Rue Bernard Délicieux – 31200 Toulouse. . E-mail frederic.ripoll@mairie-toulouse.fr

Résumé - La découverte de clichés inédits d'Eugène Trutat (1840-1910), pionnier de la photographie, permet de préciser le mode d'exploitation des phosphorites du Quercy au XIX^{ème} siècle. Le minerai y est exploité manuellement par de nombreux ouvriers et ouvrières. L'exploitation y est rationnelle, systématique et s'organise en paliers successifs. Les installations techniques nécessaires à l'exploitation du minerai sont mises en place au fur et à mesure des besoins.

Abstract - The discovery of unpublished photographs of Eugene Trutat (1840-1910), a photography pioneer, allows specifying the exploitation method of the phosphorites of the Quercy to the XIX^{ème} century. The ore is manually exploited there by many workmen and women. The exploitation is rational, systematic and is organized on successive bearings. The technical installations necessary to the exploitation of the ore are put some places progressively needs.

Mots-clés - Trutat, Quercy, phosphorite, activité minière, XIX^{ème} siècle

Key-words : Trutat, Quercy, phosphorite, mining activity, XIXth century

INTRODUCTION

Les collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse comprennent une importante photothèque, comportant environ 15 000 clichés photographiques sur plaque de verre, constituée principalement par Eugène Trutat entre 1860 et 1900. Au cours de la numérisation de ce fonds, nous avons eu la bonne fortune d'y découvrir une vingtaine de plaques représentant les phosphatières du Quercy du temps de leur exploitation. Ce sont ces documents qui font l'objet de ce travail.

1. EUGÈNE TRUTAT

Personnalité singulière, Eugène Trutat (Fig. 1) naît le 25 août 1840 à Vernont (Eure) où son père Félix Trutat, officier d'artillerie, est alors en poste. Ce dernier est ensuite affecté à Toulouse où Eugène va poursuivre ses études secondaires, au Collège des Jésuites (Sainte Marie). Là, il prend goût à l'histoire naturelle, et ses professeurs l'orientent vers la médecine (Trutat, 1981). Il quitte Toulouse en 1856 pour faire ses études supérieures à Paris, à la Faculté de Médecine et au Muséum National d'Histoire Naturelle. Toutefois, même si sa famille bourgeoise a contracté des alliances avec l'aristocratie, ses moyens financiers sont limités et il doit se résoudre à regagner Toulouse en 1860, sans achever ses études de médecine. Il est alors engagé au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, qui vient d'être créé par un groupe de scientifiques, dirigés par Edouard Filhol et Jean-Baptiste Noulet. Il en sera le premier des conservateurs en 1866, puis le directeur de 1890 à 1900. Là, Eugène Trutat fait preuve d'une grande curiosité intellectuelle, devient membre de nombreuses sociétés savantes. Il s'intéresse à de nombreux domaines d'étude au cœur desquels figurent la photographie et le pyrénéisme ; éclectique, il écrit par exemple un article sur « les Nourrices ariégeoises » (Trutat, 1902) ou donne un cours sur « les chanteurs toulousains » (Trutat, 1884). Toutefois, il n'oublie pas ses activités naturalistes. Il inventorie les principaux blocs erratiques autour de Luchon avec Maurice Gourdon et s'attache particulièrement à l'étude des phénomènes glaciaires, s'intéresse aux phosphates du Quercy, publie différents articles de zoologie ou de botanique et soutient sa thèse sur le desman des Pyrénées à Dijon en 1871. Il s'intéresse en outre à la préhistoire, à l'archéologie, avec Emile

Cartailhac et son ami le chanoine Pottier.

Mais Eugène Trutat est avant tout un voyageur, un découvreur qui s'intéresse à tout ce qui a trait aux Pyrénées : géologie, faune, flore, atmosphère, eaux minérales et thermales. Il écrit en 1892 :

« Les Alpes : ce sont les montagnes sereines, tristes parfois par leur grandeur ; elles représentent l'homme avec ses qualités, avec ses défauts. Les Pyrénées, toujours souriantes dans leur étincelante lumière du Midi, ce sont les montagnes charmantes, et leurs défauts passent inaperçus ; elles représentent la femme et toutes ses séductions, c'est donc à elles que je donne la palme et vous serez de mon avis » (Muséum de Toulouse).

Dès 1863, à 23 ans, il réalise sa première ascension au pic d'Aneto (à l'époque le nom est francisé en Néthou). Il participe à de nombreuses expéditions dans les Pyrénées. Le 4 septembre 1873, il installe avec des amis une série de piquets en bois sur le glacier de la Maladetta, pour mesurer sa marche d'une année sur l'autre. Il ne peut pas y retourner en 1874 à cause du décès de sa mère, mais s'y rend de nouveau en 1875. Cette même année, il fonde avec le Professeur Charles Fabre la section Pyrénées Centrales du Club Alpin Français. Le 31 août, il organise une expédition scientifique dans les Monts Maudits, pour compléter la carte de M. Packe et étudier les glaciers. Il fait une nouvelle ascension de l'Aneto le 21 août 1878, avec Franz Schrader, Maurice Gourdon, deux guides (Barthélémy Courrège et Firmin Barrau), et deux porteurs.

Le directeur du Muséum favorise alors cette activité et accorde à plusieurs reprises à Eugène Trutat l'autorisation de faire des recherches dans les Pyrénées, comme en juin 1884 : « J'ai l'honneur de vous informer que conformément au désir exprimé dans votre lettre du 29 mai dernier, j'ai autorisé M. Trutat Conservateur du Musée d'histoire naturelle à accompagner le personnel forestier des départements pyrénéens, dans le but de rechercher les blocs erratiques dignes d'être conservés, à condition toutefois que son service n'aura pas à souffrir de ses déplacements. » (Archives Municipales de Toulouse a).

En 1856, lors de son séjour parisien, Eugène Trutat a découvert la photographie, par un militaire ami de son père. Amateur passionné, professionnel par la rigueur de son approche technique et par les publications qu'ont connues ses photographies, il se voue corps et âme à la photographie. Dès 1860, il réalise une série de clichés des frères Bisson sur le Mont Blanc et ses glaciers. Il reçoit un diplôme de l'Académie Impériale des Sciences Inscriptions et Belles Lettres de Toulouse le 15 juin 1862 pour ses photographies d'éclipse de soleil (Archives Municipales de Toulouse b). Il pressent longtemps à l'avance les possibilités de la photographie et prévoit les évolutions techniques qui devront survenir, notamment en ce qui concerne les applications scientifiques de la photographie. Il saisit l'importance des missions que la photographie pourra remplir : observer le vivant et l'infiniment petit sous toutes ses formes, le représenter, transmettre les découvertes ainsi acquises. Il épuise tous les genres photographiques :

- le Pyrénéisme dont il est l'inventeur avec quelques amis. Certaines de ses photographies sont celles du promeneur solitaire, contemplatif ;
- toutes les formes du paysage rural et du reportage social ;
- les portraits (paysans, ouvriers, bergers aragonais, guides pyrénéens...) dont quasiment aucun portrait de notable. Ils témoignent d'un profond humanisme.

L'appareil photo est pour lui un instrument au service de la science, et un outil exceptionnel de représentation de la réalité et de témoignage sur une époque : « « Les applications de la Photographie sont devenues aujourd'hui si nombreuses, qu'il n'est pas de science, d'art ou d'industrie qui ne demande son appui. La rapidité d'exécution des images photographiques, leur exactitude absolue permettent souvent de fixer d'une façon nette et précise un fait fugitif, que l'œil a peine à saisir dans ses détails, que le dessinateur le plus habile ne pourrait représenter exactement. Cette authenticité des images photographiques est précisément la qualité première que réclament les observations scientifiques ; et elle est telle qu'elle ne peut être mise en doute : l'objectif ne peut se tromper. » (Trutat, 1892).

Ses photographies ont valeur d'illustration, puisque le paysage est abordé de manière systématique, et puisque la photographie sert d'illustration des domaines scientifiques.

Mais Trutat est également artiste, car son œuvre comporte une dimension créative. Il se distingue comme auteur et créateur de plusieurs façons :

- par la quantité de sa production photographique ;
- par la récurrence de thèmes obsessionnels, et de punctums très peu conventionnels, qui lui sont propres ;
- par la recherche du format idéal, adapté au mode créatif. Il s'agit du petit format 8 x 9. C'est celui dans lequel il réalise ses séries les plus achevées ;
- par une manière très originale de cadrer certaines scènes, qui tranche avec l'académisme de l'époque. Philippe Terrancle (Terrancle, 2002) qualifie ces prises de vue de « cadrage cinématographique ».

Il sillonne le sud de la France, principalement le triangle Toulouse, Luchon, Foix. Passionné par la diffusion du savoir scientifique, il utilise ses photographies de voyage pour illustrer ses conférences, notamment sous forme de plaques de projection. Il projette ses propres plaques, les premières sont au collodion, montées dans un cadre et enserrées par deux verres, colorées à la main et à l'eau, vernies à la chaux à la gomme laque.

Fasciné par l'image animée, il fabrique un appareil inspiré de celui d'Albert Londe : il réunit plusieurs objectifs (de 9 à 12), sur une même chambre noire. La prise de vue donne de 9 à 12 épreuves permettant de décomposer un mouvement et de le recomposer à la projection. Il entretient des relations suivies avec les Frères Lumière qui lui confient à l'essai certains matériels, qu'il utilise pour la fête des fleurs de Luchon, ou à Biarritz pour filmer les baigneurs. Il filme aussi la sortie du cours de photographie de Toulouse. Il visite les ateliers lyonnais à une époque inconnue, et assiste deux fois à la sortie des usines. Il ne reste plus de traces des vues prises avec un opérateur Lumière.

Pour l'historienne Claudette Peyrusse : « Trutat aborde la photographie en physicien, en chimiste, en artiste et en militant. » (Peyrusse, 1999). De janvier à mars 1898, il donne des cours publics de photographies le dimanche matin au muséum, dans la salle de zoologie, à 10h30. Le cours est gratuit et sans inscription. La population du cours est composée à toutes les séances d'ouvriers et de patrons lithographes. Il s'agit de cours plus pratiques que théoriques, illustrés d'exemples : photographies, clichés obtenus grâce aux rayons X, appareil cinématographique et bandes Lumière, démonstration à la lanterne du développement et fixage des papiers négatifs, expériences de chimie. La leçon d'introduction porte sur l'histoire de la photographie. Trutat détaille ensuite le matériel de prise de vue, les objectifs, le développement des plaques, le choix des sujets, l'application à la photographie des règles artistiques de la composition picturale, le tirage des épreuves positives, l'utilisation de la photographie dans l'industrie. Dès la première séance, Trutat est doté d'un appareil envoyé gracieusement par les frères Lumière. Ce geste montre les relations anciennes et continues qu'ils entretiennent.

La passion d'Eugène Trutat pour la photographie est telle qu'il tend à négliger son poste de directeur du Muséum. Il multiplie les congés de longue durée (Archives Municipales de Toulouse c), notamment pour mener à bien ses travaux de recherche et de photographie dans les Pyrénées. A plusieurs reprises, l'administration se plaint de son manque d'assiduité, de ses absences répétées au Muséum. Ce qui sauve son poste est l'intérêt que présente son travail photographique pour le muséum.

Le Docteur Moreau, socialiste, le souligne le 30 décembre 1896 lors du Conseil Municipal de Toulouse : « Le directeur du Musée d'Histoire Naturelle passe son temps à faire de la photographie et laisse tout le travail à son aide naturaliste. Dans ces conditions, on pourrait supprimer le poste de directeur, puisqu'il est inutile. » (Mendieta, 2004).

Un autre conseiller, Destrem, prend quant à lui sa défense (Peyrusse, 1999): « Quant à la photographie, le résultat de son travail est d'un grand intérêt. Il a environ 2000 épreuves ; tous les ans, il fait 300 clichés qui servent à nos instituteurs, pour les projections, dans leurs conférences populaires. Avec M. Jaurès, j'ai eu l'occasion de m'occuper de cette question. La conclusion a été que pour tous les élèves de nos écoles, les photographies sont d'un grand intérêt ».

M. Bedouce, le maire de l'époque, dit de même (Peyrusse, 1999): « Monsieur Trutat est un savant qui rend de réels services qui sont très appréciés. De plus, il a une autre qualité, celle d'étudier tout ce qui touche à la photographie [...] Je voudrais que la commission s'entende avec lui, pour la création d'un cours professionnel qu'il ferait, sans dépense supplémentaire pour la ville. Il pourrait faire

un cours de photographie et de photogravure. ». On l'a vu, le cours est effectivement mis en place de janvier à mars 1898.

Ce comportement exclusif envers la photographie, cette maîtresse tyrannique comme la qualifie E. Cartailhac (Cartailhac, 1911), est décrit par G. Astre (Astre, 1950) : « [...] Trutat, qui avait toujours été un pionnier de la photographie, finit par ne s'intéresser qu'à elle [...] Mais la municipalité lui reprocha d'avoir détourné des crédits de leur destination vraie ; si la photographie peut être un auxiliaire de la science, elle n'est sous ce rapport qu'un moyen, elle ne peut constituer un but ».

Face à ces difficultés, Eugène Trutat prend sa retraite en 1900, et s'installe à Foix, où il est entouré de ses deux fils. Il se consacre à ses conférences et ses publications. Un accident survenu à Paris [il s'est fracturé le col du fémur en tombant de la plate forme d'un tramway en marche, alors qu'il voulait faire place à une dame (Trutat, 1981)] l'empêche en effet de poursuivre ses excursions en montagne. Ses possibilités physiques sont dès lors très limitées. Il meurt le 6 août 1910, Chevalier de la Légion d'Honneur et des Palmes Académiques.

Pionnier de la photographie, Eugène Trutat est considéré comme l'un des piliers de la vulgarisation pyrénéiste, et l'un des fondateurs de la glaciologie moderne.

2. EUGÈNE TRUTAT ET LES PHOSPHORITES DU QUERCY

Plusieurs raisons ont certainement contribué à l'intérêt qu'Eugène Trutat a manifesté pour les phosphorites du Quercy. Il y a au départ des raisons personnelles. En effet, en 1864, Eugène Trutat épouse Caroline Cambe dans la propriété de son grand-père, au château de Cornusson, près de Caylus (Tarn-et-Garonne). Caroline est née à Saint Antonin, village où elle séjourne fréquemment avec les deux enfants du couple et où Eugène vient la rejoindre de temps à autre. Naturaliste averti, membre fondateur de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, il ne peut qu'être attiré par les phosphatières lors de ses visites familiales au cœur de la zone des phosphorites, d'autant plus que la fièvre du phosphate s'est emparée de la population du Quercy et en assure la prospérité depuis sa découverte en 1865 par Jean André Poumarède (Pulou, 1980).

Par le poste qu'il occupe au Muséum de Toulouse, Trutat a également des raisons professionnelles. Il ne peut ignorer les abondantes récoltes paléontologiques engendrées par l'exploitation des phosphorites. Il est en effet très proche d'Edouard Filhol, alors Directeur du Muséum toulousain et a sensiblement le même âge que son fils, Henri, qui s'attache à en décrire les fossiles (Filhol, 1877).

Il consacre d'ailleurs deux publications aux phosphatières (Trutat, 1872a, b) où il est le premier à reconnaître l'âge éocène de certains fossiles.

3. LES PHOTOGRAPHIES

Vingt plaques photographiques de la collection Trutat sont consacrées aux phosphatières et 9 sont ici reproduites (Figs. 2 à 8). Trois formats différents ont été employés : 15 plaques (dont 2 clichés stéréoscopiques), sont au format 13x18 cm, 4 au format 18x24 cm et une au format 12x20 cm. Les images sont réalisées suivant deux procédés photographiques : plaques au collodion humide (14 clichés) et plaques au gélatino-bromure d'argent (6 clichés) dont l'une comporte le nom d'émulsion Garcin.

Trois plaques montrent les formes d'érosion karstique d'une phosphatière indéterminée de la région de Caylus, deux sont consacrés au même thème dans la région de Saint-Antonin, un, toujours sur le même thème comporte seulement « Quercy » comme mention de provenance et 14 montrent différents aspects de la phosphatière de Raynal.

Trois photographies ont été effectuées de manière à pouvoir reconstituer une vue panoramique de l'exploitation de la phosphatière de Raynal (Fig. 8).

Grâce aux procédés photographiques et à l'analyse de la liste des publications de Trutat, il est possible de définir une fourchette de datation pour ces photographies. Les articles de Trutat sur les phosphorites datent de 1872. A cette époque, le procédé photographique en usage est le collodion humide. La technique consiste à couler une émulsion de collodion (liquide sirupeux obtenu par la dissolution de coton poudre (un explosif puissant obtenu par l'action de l'acide azotique sur le coton) dans une solution d'alcool et d'éther) sur une plaque de verre sensibilisée dans un bain d'argent. La plaque devait être exposée puis développée encore humide, immédiatement après la prise de vue dans de l'acide gallique ou du sulfate de fer ammoniacal, puis fixée au cyanure de potassium et à l'hyposulfite (Dehan et Sénéchal, 2003). Cette technique, très lourde, imposait au photographe de se rendre sur les lieux de prise de vue avec son laboratoire.

En 1871, le procédé au gélatino-bromure d'argent est inventé : une émulsion de bromure de cadmium, de gélatine et d'eau est sensibilisée au nitrate d'argent, étalée sur une glace puis séchée. Ce procédé permet une meilleure conservation du cliché mais surtout, il peut s'écouler plusieurs mois entre l'exposition et le développement du cliché. Cette méthode permet au photographe de se déplacer plus légèrement, avec un matériel beaucoup plus réduit qu'auparavant.

En 1876, Trutat fréquente encore la région de Saint Antonin comme en atteste sa publication sur un site à *Anthracotherium* (Trutat, 1876a). Par la suite, la plupart de ses publications seront consacrées pour la plupart aux Pyrénées et à la technique photographique.

La technique au gélatino-bromure d'argent se développe à cette époque. En 1878, J. Garcin ouvre à Lyon la première fabrique de plaques sèches au gélatino-bromure d'argent (Dehan et Sénéchal, 2003). Or, l'un des clichés de Trutat porte précisément la mention « émulsion Garcin », ce qui nous permet de dater cette photographie. Toutes les plaques de Trutat utilisant ce procédé illustrent des phénomènes d'érosion karstique: deux dans la région de Caylus, une à Saint-Antonin et les trois autres dans la phosphatière de Raynal. C'est en particulier à ces phénomènes érosifs que Trutat s'intéresse dans les Pyrénées (Trutat, 1874, 1875, 1876b, 1877, 1882, 1886, 1899,s.d. ; Gourdon et Trutat, 1878). Tout laisse donc penser que les images des phosphorites du Quercy en activité ont été réalisées entre 1872 et 1878 et que Trutat y a testé le nouveau procédé photographique au gélatino-bromure d'argent qu'il utilisera par la suite de manière intensive lors de ses explorations pyrénéennes.

4. L'EXPLOITATION DE LA PHOSPHATIÈRE DE RAYNAL

Cette phosphatière se situe sur la commune de Saint-Antonin. Elle se présente aujourd'hui comme un gouffre de 50 m de long, 10 m de large et 60 m de profondeur, à moitié rempli d'eau. Les déblais de l'ancienne exploitation ont été dispersés dans les champs voisins.

Les clichés de Trutat nous permettent d'observer les techniques d'extraction du minerai et de suivre la progression de l'exploitation. La récolte du minerai se fait de manière très rationnelle, par gradins successifs, de la surface vers la profondeur du gouffre (Figs. 7 et 8). Les couches sont exploitées par les hommes, à la pelle et à la pioche. Dans un premier temps, le minerai est remonté vers la surface à la brouette, par un chemin aménagé au raz de la paroi sur l'un des côtés de l'exploitation (Fig. 7).

Puis, lorsque l'exploitation s'enfonce, les ouvriers amènent le minerai dans le fond du gouffre avec leurs brouettes. Deux treuils sont alors mis en place (Figs. 3 à 6). L'un est un treuil à vapeur (Fig. 4) tandis que l'autre est un treuil à traction animale relié par un système de poulies à une plateforme en bois qui surplombe le gouffre (Figs. 5 et 6) et sur laquelle s'affairent les ouvriers. La phosphorite et les stériles sont remontés dans des tonneaux en bois, cerclés de fer (Fig. 8).

A la surface, le minerai est trié par des femmes (on en distingue une sur la plateforme), selon des pratiques alors en usage dans de nombreuses exploitations minières. Les stériles sont évacués à l'aide de charrettes tirées par des chevaux puis stockés en tas sur les terrains avoisinants tandis que la phosphorite est acheminée vers une grange dans laquelle elle était certainement pesée et conditionnée avant d'être expédiés vers les moulins des vallées du Célé, du Lot ou de l'Aveyron où elle était broyée.

5. LA FAUNE FOSSILE DE LA PHOSPHATIÈRE DE RAYNAL

Au cours de l'exploitation du site, comme dans la plupart des phosphatières, des restes de mammifères fossiles ont été découverts. La révision des faunes provenant des anciennes récoltes a été effectuée (Sigé *et al.*, 1999). On y trouve : *Cryptomeryx gaudryi*, *Tapirulus hyracinus*, *Anthracotherium magnum*, *Quercygale angustidens*, *Hyaenodon dubius*, *Hyaenodon requieni*, *Plagiolophus fraasi*, *Adapis magnus*, *Necrolemur erinaceus*. Il s'agit d'espèces d'âge varié, certaines éocènes, d'autres oligocènes. Cette hétérogénéité chronologique n'est pas un fait isolé dans les anciennes collections. Plusieurs hypothèses sont envisageables (B. Sigé, comm. pers). Soit, il s'agit d'une somme de récoltes faites à Raynal et ailleurs par un mineur revendeur de fossiles. Soit, il existait dans la zone de Raynal, dans la poche elle-même où à sa périphérie des poches annexes avec des remplissages d'âge différent, qui ont pu être comblées et remises en culture après l'exploitation.

CONCLUSION

Si les faunes des phosphorites du Quercy ont été largement investiguées depuis leur découverte, nous ne disposons jusqu'alors que de très peu de données sur les techniques et les modes d'extraction du minerai. Les clichés d'Eugène Trutat, datés entre 1872 et 1878, apportent donc une contribution fondamentale sur ce point et peuvent être utilisés tant par les archéologues miniers que par les ethnologues travaillant sur l'âge d'or économique qu'a connu le sud du Quercy lors de la période d'exploitation des phosphorites.

Remerciements : Les auteurs remercient Cécile Santoul et Sarah Pinet pour le travail de recherche documentaire et biographique sur Eugène Trutat qu'elles ont effectué dans le cadre d'un stage au Muséum.

Références bibliographiques

- ARCHIVES MUNICIPALES DE TOULOUSE a, 2 D 200, correspondance 650.
 ARCHIVES MUNICIPALES DE TOULOUSE b, 1 Z 96.
 ARCHIVES MUNICIPALES DE TOULOUSE c, D 200, correspondances n°20 et n°551.
 ASTRE G. (1950) - Le Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse. Son histoire. *Les Livres du Muséum*, Imprimerie Douladoure, 190 p.
 CARTAILHAC E. (1911) - Notice sur M. Eugène Trutat, membre libre (ancien membre résident). *Bull. Soc. Archéo. du Midi*, Toulouse : [s.n.], 176.
 DEHAN T. et SENECHAL S. (2003) - Guide de la photographie ancienne. *Ed. Eyrolles*, Paris, 123 p.
 FILHOL H. (1877) - Recherches sur les phosphorites du Quercy. *Annales des Sciences géologiques*, Masson, Paris, 1-561.
 GOURDON M. et TRUTAT E. (1878) - Catalogue des blocs erratiques de la vallée de L'Arboust (Pyrénées de la Haute-Garonne). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.12, 188.
 MENDIETA S. (2004) - La leçon de photo du professeur Eugène Trutat . In *La photographie à l'assaut des Pyrénées*, Ed. Glénat, Grenoble, 64.
 MUSEUM DE TOULOUSE, Don Madeleine Trutat, n°124.
 PEYRUSSE C. (1999) - Les Lumière et le milieu des photographes : A propos d'Eugène Trutat et d'une vue inconnue "La sortie du cours de photographie de Toulouse" (6 mars 1898). *Archives*, Perpignan, Institut Jean Vigo, n°82 septembre, 24 p.
 PULOU R. (1980) - Jean André Poumarède et l'exploitation des phosphates du Quercy au XIX^e siècle. *Mém. Acad. Sci. et B.L. de Toulouse*, 142, 83-92
 SIGE B., CROCHET J.Y., HARTENBERGER J.L., RÉMY J.A., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M. (1979) - Fossilium catalogus, I : Animalia, pars 126, Mammifères du Quercy. *Dr. W. Junk b.v. Publishers*, The Hague, 99 p.
 TERRANCLE P. (2002) - Trutat homme de science et homme de l'art. In *Pyrénées Magazine*, Ed. Milan, Toulouse, H. S. n°6, 17.
 TRUTAT E. (1872a) - Remarques sur les gisements de chaux phosphatées des cantons de Saint-Antonin et de Caylus (Tarn-et-Garonne). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.6, 72.
 TRUTAT E. (1872b) - Deuxième note sur les dépôts phosphatés du Quercy. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.6, p.83.
 TRUTAT E. (1874) - Glaces de fond de la vallée du Lys. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.8, 152.
 TRUTAT E. (1875) - Dépôts glaciaires inférieurs du Tech (Pyrénées-Orientales). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.9, 178.
 TRUTAT E. (1876a) - Gisement de Rhinocéros et d'*Anthracotherium* à Blaye, canton de Saint-Antonin. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.10, 164.
 TRUTAT E. (1876b) - Les Glaciers de la Maladetta et le Pic des Posets. *Impr. P. Privat*, Toulouse : 27 p.
 TRUTAT E. (1877) - Les moraines de l'Arboust ancien glacier d'Oô. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.11, 256.
 TRUTAT E. (1882) - Les Traces glaciaires dans la grotte de Lombrives (Ariège). *Gauthier-Villars*, Paris : 3 p.

- TRUTAT E. (1884) - Les Chanteurs toulousains, extrait d'une leçon sur la voix, faite le 31 janvier 1884 au Musée d'Histoire. *Impr. Douladoure-Privat*, s. d., 7 p.
- TRUTAT E. (1886) - Phénomènes glaciaires observés dans la grotte de Lombrive. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.20, XXXV.
- TRUTAT E. (1892) - Conférences publiques sur la photographie théorique et technique. *Gauthier-Villars et fils*, Paris, Conférence du 21 février 1892, 1
- TRUTAT E. (1899) - Matériaux pour l'étude des anciens glaciers des Pyrénées : blocs erratiques du versant nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t.32, 77.
- TRUTAT E. (1902) - Les Nourrices ariégeoises ». *In L'Avenir de l'Ariège*, Foix, Gadrat aîné : 8 p
- TRUTAT E. (s. d) : Sur les dépôts glaciaires de la vallée inférieure du Tech. *Gauthier-Villars*, Paris : 2 p.
- TRUTAT J. (1981) - « Un précurseur - Eugène Trutat (1840-1910). Conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse ». *In L'Auta que bufo un cop cado més*, Toulouse, Société Les Toulousains de Toulouse et amis du vieux Toulouse, n° 469, juillet-août-septembre, 210-219.



Figure 1 - Portrait d'Eugène Trutat à l'âge de 20 ans. Coll. M.H.N. Toulouse



Figure 2 - Carrière de phosphorite – Caylus - Plaque négative stéréoscopique (format 13x18cm) au collodion - Stéréoscope - Plaque Dorval. *Coll. MHN Toulouse.*

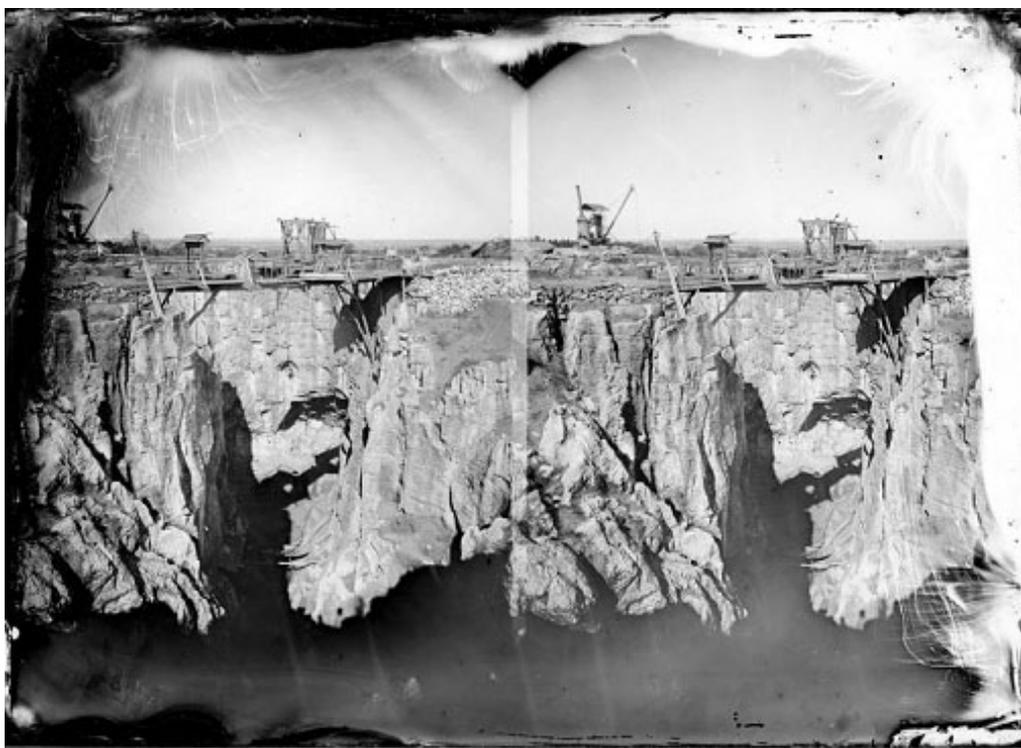


Figure 3 - Phosphatière de Raynal - St Antonin - Plaque négative stéréoscopique au collodion (format 13x18cm) - collodion humide avec Pradel Stéréoscope. *Coll. MHN Toulouse.*



Figure 4 : Phosphatière de Raynal - St Antonin - Plaque négative (format 13x18cm) au collodion.
Coll. MHN Toulouse.



Figure 5 - Phosphatière de Raynal -St Antonin - Plaque négative (format 13x18cm) au collodion – Darlot.
Coll. MHN Toulouse.



Figure 6 -: Phosphatière de Raynal - St Antonin - Plaque négative (format 13x18cm) au collodion humide – Darlot.
Coll. MHN Toulouse.



Figure 7 - Phosphatière de Raynal - St Antonin - Plaque négative (format 12x20 cm) au collodion.
Coll. MHN Toulouse.



Fig. 8 : Phosphatière de Raynal - St Antonin – Vue panoramique reconstituée à partir de trois plaques négatives
(format 13x18 cm) au collodion. *Coll. MHN Toulouse.*

LES PHOSPHATIÈRES DU QUERCY : ÉTAT DES LIEUX ET MESURES DE PROTECTION AU TITRE DE L' ARCHÉOLOGIE

E. MAUDUIT

Service Régional de l'Archéologie de Midi-Pyrénées, Direction Régionale des Affaires Culturelles, Hôtel des chevaliers de Saint-Jean-de-Jérusalem, 32 rue de la Dalbade BP 811 - 31080 Toulouse Cedex 6. E-mail : eric.mauduit@culture.gouv.fr

Résumé – Les sites des gouffres à phosphates du Quercy consistent essentiellement en des exploitations d'engrais naturel en domaine karstique sub-aérien conduites pendant les trente dernières années du XIXe siècle. L'extraction s'effectuait sous forme de mines à ciel ouvert. Les travaux miniers suivaient le remplissage argileux des cavités à phosphates. La production extraite était utilisée en agriculture comme engrais d'os et exportée vers le Royaume-Uni. Pour la communauté scientifique, ces mines anciennes du Quercy participent d'un patrimoine culturel et naturel d'importance mondiale. Aujourd'hui la protection juridique des gouffres à phosphates du Quercy est un enjeu majeur aussi bien pour les paléontologues que pour les archéologues. D'un point de vue pénal le prélèvement de minéraux ou de fossiles est interdit. Les services de l'Etat poursuivent toute personne qui réaliserait des fouilles sur un ancien site minier sans avoir obtenu au préalable une autorisation du service de l'archéologie territorialement compétent. Depuis 1997, la phosphatière du Cloup d'Aural à Bach (Lot) est inscrite à l'inventaire supplémentaire des monuments historiques.

Abstract - The sites of phosphate chasms in Quercy appear essentially as a thirty last years of the XIXth century working place for the extraction of manure from the sub – aerial karstic field. The extraction consists in open – cut mines. The works keep following the clayed filling – up from phosphate cavities. The product resulting of the exploitation of mines is used as bone meal. The manure was sold in England. For the scientific community, these ancient mines of Quercy are an important common inheritance. Today, the law's protection of the phosphate chasms in Quercy is a major issue for palaeontologists and archaeologists. From a penal point of view, the sampling of minerals or fossils is prohibited. The state administration prosecutes anyone who would make excavation on an ancient mining site without authorization of archaeological device. Since 1997, the phosphate chasm of The Cloup d'Aural, Bach (Lot) has been classified historical monument (inscription in French's nomenclature).

Mots clés - gouffres à phosphates du Quercy, mines anciennes, extraction d'engrais en domaine karstique, patrimoine paléontologique et archéologique, protection juridique.

Key Words - phosphate chasms in Quercy, ancient mining sites, extraction of manure from karstic field, paleontological and archeological common inheritance, law's protection.

INTRODUCTION

Les mines de phosphates du Quercy sont d'anciens karsts qui furent exploités essentiellement en mines à ciel ouvert de 1865 à 1900 environ. Ces phosphates contiennent de nombreux restes de vertébrés continentaux (mammifères notamment). La chronologie des dépôts s'étend de ca 51 à 21 millions d'années d'après les données récentes.

Plus de 80 de ces gisements fossilifères de renommée mondiale ont été répertoriés et représentent une part non négligeable du patrimoine paléontologique national et mondial. Ils constituent également un patrimoine historique et culturel. Les mines de phosphates du Quercy témoignent de l'émergence, dans la seconde moitié du XIX^e siècle, d'une demande en fertilisants d'origine minérale destinés à être incorporés au sol naturel. La productivité de l'agriculture doit en effet s'accroître pour répondre à la demande du marché.

Pour l'essentiel les mesures de protection juridiques susceptibles d'être appliquées à ces anciens sites miniers relèvent d'abord du code pénal (protection des collections publiques contre les actes de malveillance), ensuite du code de patrimoine (autorisation des fouilles archéologiques, délimitation de zones géographiques de prise en compte du patrimoine archéologique préalablement à des travaux et inscription ou classement au titre des Monuments Historiques) et enfin du code de l'urbanisme

(création de zones naturelles ou de périmètres délimités sur des documents graphiques dans les Plans Locaux d'Urbanisme).

Parmi les très nombreuses phosphatières actuellement recensées, seul le site du Cloup d'Aural bénéficie aujourd'hui d'une inscription au titre des Monuments Historiques. Ce choix résulte à la fois de considérations typologiques appliquées à un corpus important de sites miniers, de l'état de conservation des vestiges des travaux d'extraction, de la position centrale de cet ensemble dans la répartition géographique des exploitations de phosphates et de la reconnaissance de l'action d'une association qui œuvre à la mise en valeur de ce patrimoine exceptionnel.

1. UNE APPROCHE DE LA PROBLÉMATIQUE COMPLEXE DE PROTECTION

Lorsque l'on aborde la question de la protection des phosphatières du point de vue du patrimoine culturel, un premier constat doit être fait. Ce sont les paléontologues qui ont eu le mérite de soulever les premiers la question de savoir si les anciennes mines de phosphates du Quercy pouvaient bénéficier d'une protection fondée sur la législation applicable en matière d'archéologie.

De fait, il peut exister, de par la nature même des gisements paléontologiques tels qu'ils sont accessibles après l'abandon de l'activité extractive sur les sites miniers, une étroite relation entre les aspects archéologiques et paléontologiques. L'exemple de la phosphatière de La Bouffie est particulièrement éloquent. Le remplissage karstique originel de la poche à phosphorite a été extrait par les carriers - phosphatiers. Ceci a pour conséquence que le gisement fossilifère disponible pour l'étude paléontologique se confond avec les déblais de l'activité minière conduite à la fin du XIXe siècle. Dans d'autres cas, le gisement fossilifère peut correspondre à des remplissages karstiques, ou des parties de remplissage, épargnés par les carriers.

Devant le constat de l'ampleur des atteintes portées aux sites à mammifères du Tertiaire par les pilleurs, amateurs de fossiles ou marchands, la première réaction des paléontologues a été de tenter de faire étendre la législation sur les fouilles archéologiques (acte dit loi du 27 septembre 1941, validée) aux sites paléontologiques cénozoïques.

Depuis, le jugement de la Cour d'appel de Toulouse rendu après le jugement du tribunal de Foix du 23 mars 1993 dans l'affaire de la Grotte de Sendé à Moulis en Ariège a démontré les limites de cette démarche. En effet, il a été confirmé que seuls les environnements naturels, les faunes et les flores contemporains des premières activités humaines effectivement attestées sur le territoire national sont du ressort de l'archéologie. En tant que telles, les faunes de l'ère Tertiaire comme celle des phosphorites n'ont pas, dans le cadre de la législation actuellement en vigueur, vocation à être protégées au titre du patrimoine culturel.

L'idée première était que, comme pour les recherches archéologiques, une autorisation du ministère de la culture soit requise pour réaliser des fouilles sur les sites des phosphatières. En fait, les phosphatières du Quercy constituent à la fois des sites paléontologiques en raison de la faune qu'elles recèlent et des sites archéologiques par les vestiges d'activités d'extractions minières des XIXe et XXe siècles.

Il est indéniable, comme nous l'avons vu plus haut, qu'il existe un champ commun aux deux disciplines archéologique et paléontologique, celui des anciennes mines, en l'espèce les anciens karsts du Quercy exploités comme mines de phosphates dans la seconde moitié du XIXe siècle.

Cette constatation n'empêche pas autant pour conséquence que toute intervention d'ordre scientifique d'intérêt autre qu'archéologique sur les mines doit être soumise à l'autorisation du ministère de la culture, telle que la prévoient les dispositions de l'acte dit loi du 27 septembre 1941, validé portant réglementation des fouilles archéologiques.

La recherche archéologique porte sur les mines regardées comme témoignage de l'activité humaine : de ce fait, les services du ministère de la culture ne sauraient traiter un dossier relatif à la recherche paléontologique sans empiéter sur les compétences de l'administration chargée de l'environnement.

Toutefois, compte – tenu de l'imbrication fréquente, sinon systématique dans le cas des phosphatières, des sites archéologiques et des gisements paléontologiques, une information préalable du Conservateur Régional de l'Archéologie territorialement compétent s'impose : de la sorte, une concertation peut s'instaurer pour fixer les modalités opératoires des travaux paléontologiques sur le terrain, laquelle doit permettre notamment d'éviter d'éventuelles dégradations involontaires du patrimoine archéologique.

Le ministère de la culture peut-il néanmoins contribuer activement (et comment ?) à la mise en œuvre de mesures tendant à favoriser la conservation des géotopes tels que sites paléontologiques, géomorphologiques, grottes ou mines anciennes dans la mesure où ces géotopes sont nécessaires à la conservation des sites illustrant l'histoire de la terre ?

2. LES PHOSPHATIÈRES : UN PATRIMOINE ARCHÉOLOGIQUE PROTÉGÉ PAR LA LOI

Grâce à leur double appartenance au patrimoine naturel (gîtes fossilifères) et au patrimoine culturel (sites d'archéologie minière), une réponse à la protection pénale des phosphatières peut être avancée.

En effet, plusieurs décisions de justice viennent en appui d'une démarche de prise en compte du patrimoine minier. D'abord la cour d'appel de Besançon a statué sur le cas de ramassage de minéraux sur des déblais (haldes) d'une mine d'hématite des Vosges saônoises datant des XIXe et début du XXe siècle (la Corveraine). Cette dernière appartient au complexe médiéval, post-médiéval et moderne de Saphoz (Esmoulières) en Haute-Saône. Si le jugement en première instance du tribunal de Lure du 20 octobre 1987 avait abouti à la relaxe des prévenus, la cour d'appel de Besançon avait au contraire affirmé, le 6 décembre 1988, que la nature archéologique des déblais issus d'activités d'extraction minière n'était pas contestable. Le 13 décembre 1986, cette même cour, suite à une autre affaire de pillage à Saint – Barthélémy (Haute – Saône), avait déjà conclu que « l'étude des mines et des techniques minières du XIXe siècle constitue partie intégrante de l'archéologie » rappelant fort opportunément qu'il n'y a pas de raisons objectives d'exclure les témoignages récents des activités industrielles du champ de l'étude archéologique.

Ces points de droit ont ensuite été entérinés par l'arrêt de la Cour de Cassation du 28 novembre 1989. Cet arrêt représente pour les archéologues miniers une avancée considérable dans le champ de la protection du patrimoine industriel et archéologique en général. Il constitue désormais une jurisprudence incontournable dans la lutte contre le pillage des sites paléontologiques et minéralogiques associés à des activités humaines entrant dans le domaine de l'archéologie.

Dans ces conditions, c'est bien l'ensemble des exploitations minières qui relève de la discipline archéologique, depuis les premières activités humaines (gîtes de silex par exemple) jusqu'aux périodes récentes pour lesquelles les résultats de recherches conduites selon les méthodes et techniques propres à l'archéologie constituent une source irremplaçable pour l'étude historique.

Les travaux de recherche et de fouilles archéologiques dans les mines anciennes, tant à l'intérieur des galeries que dans les installations annexes, doivent faire l'objet, préalablement à leur réalisation, d'une autorisation spécifique du ministère de la culture fondée sur la base de l'acte dit loi du 27 septembre 1941, validée.

Il incombe au ministère de la culture une mission de protection, d'étude, de conservation et de soutien à la mise en valeur des vestiges des activités minières anciennes. A ce titre il entre pleinement dans sa compétence de poursuivre pénalement les auteurs de dégradations, de destructions ou de fouilles clandestines opérées sur les sites d'extraction de phosphates.

La conséquence que l'on peut en tirer, pour les sites à phosphorites non encore inscrits ou classés à ce jour au titre de la loi du 31 décembre 1913 sur les Monuments Historiques, est qu'ils sont loin d'être dépourvus de toute protection.

En effet, pour ce qui les concerne, les dispositions de l'article 322-2 du code pénal s'appliquent pleinement. Il s'agit de sites archéologiques auxquels la loi n° 80-532 du 15 juillet 1980 relative à la protection des collections publiques contre les actes de malveillance assure une protection pénale. Cet

article se suffit à lui-même et ne saurait être soumis pour son application à la condition de la délimitation d'un site archéologique. La protection concerne non seulement les fouilles mais également les terrains contenant des vestiges archéologiques. Le code pénal précise : «une découverte archéologiques faite au cours de fouilles ou fortuitement, un terrain contenant des vestiges archéologiques ». Un alinéa ajoute : « L'infraction est également constituée si son auteur est propriétaire du bien détruit, dégradé ou détérioré ».

Les considérations qui précèdent s'appuient exclusivement sur la législation dont l'application est du ressort du ministère chargé de la culture. Les sites à phosphorites considérés strictement en tant que gisements fossilifères peuvent faire également l'objet de mesures de protection au titre de la législation de l'environnement, notamment des dispositions de la loi « Barnier » de 1995 et de la création de réserves naturelles volontaires (loi du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature).

3. DOCUMENTS D'URBANISME ET ARCHÉOLOGIE PRÉVENTIVE : DE NOUVEAUX OUTILS DE PROTECTION

Les risques qui pèsent potentiellement sur des sites archéologiques comme les phosphatières peuvent aussi résulter d'actions d'où la malveillance est absente : par exemple des travaux qui par leur impact sur le sol et le sous-sol sont susceptibles de porter atteinte aux vestiges.

Dans cette optique, il faut citer les possibilités offertes par des dispositions législatives récentes qui viennent compléter les possibilités de protection des sites notamment face aux atteintes que pourraient leur porter des travaux entraînant des modifications du sol et du sous-sol.

La loi du 17 janvier 2001 modifiée par la loi du 1er août 2003 sur l'archéologie préventive et son décret d'application du 3 juin 2004 imposent que les opérations d'aménagement, de construction d'ouvrages ou de travaux susceptibles d'affecter le patrimoine (en particulier les aménagements soumis à étude d'impact, les installations classées au titre de l'environnement comme les carrières) ne peuvent être entreprises que dans le respect des mesures de détection et, le cas échéant, de conservation et de sauvegarde par l'étude scientifique. Ces textes instaurent également une vigilance systématique dans des zones géographiques définies. Toutes les actions susceptibles d'avoir une incidence sur le patrimoine archéologique doivent faire l'objet, par la personne qui les projette, d'une déclaration préalable auprès du Service régional de l'Archéologie. Sont concernés : les travaux d'affouillement, de nivellement ou d'exhaussement de sol liés à des aménagements, de préparation du sol, de plantation d'arbres, d'arrachage de souches ou de vignes, de création de retenues d'eau ou de canaux d'irrigation.

La loi du 13 décembre 2000, dite solidarité et renouvellement urbain modifiée par la loi urbanisme et habitat du 2 juillet 2003, définit les Plans Locaux d'Urbanisme. Ceux-ci ouvrent la possibilité pour les communes de protéger et de mettre en valeur, pour des motifs d'ordre culturel, historique ou écologique, des parties de leur territoire. Une application judicieuse évitera nombre d'atteintes constatées aujourd'hui dans l'environnement immédiat des sites miniers.

4. LES MINES ANCIENNES : UN PATRIMOINE AUJOURD'HUI PLEINEMENT RECONNU

A l'évolution de la législation, de la réglementation et de la jurisprudence, il convient évidemment d'associer l'évolution de la notion même de patrimoine.

La protection juridique des immeubles au titre de leur intérêt patrimonial est liée à l'attention croissante portée dès le premier tiers du XIXe siècle au patrimoine ancien. Ce sont d'abord les édifices les plus prestigieux à portée symbolique, témoins du pouvoir temporel et spirituel (cathédrales, abbayes, châteaux), qui ont constitué les premières listes de monuments historiques protégés dès 1840.

Les recherches historiques et archéologiques ont depuis fait considérablement évoluer la notion de patrimoine en l'élargissant et en lui intégrant des témoins de l'histoire humaine, plus humbles mais hautement significatifs. Les patrimoines industriel et minier ont ainsi progressivement accédé au statut de patrimoine à protéger au titre de la législation sur les Monuments Historiques. La protection de la

phosphatière du Cloup d'Aural s'inscrit donc dans un processus général de réévaluation des témoignages historiques de la vie matérielle.

Ainsi, les phosphatières du Quercy peuvent bénéficier de l'évolution de la notion de patrimoine et des avancées d'une archéologie « du plus récent que l'ancien (XVI^e – XXI^e siècles) » pour reprendre la formule de P.J. Trombetta (2004). Les phosphorites appartiennent incontestablement au domaine de l'Histoire puisque leur première mention apparaît dans un compte – rendu de l'Académie des Sciences en 1871.

Pour qu'une mesure de protection au titre de la législation sur les Monuments Historiques soit engagée, il faut être en état de démontrer l'intérêt des mines anciennes de phosphates au regard de l'histoire. Il est également nécessaire de mettre en évidence, sur le terrain, des vestiges matériels témoins des activités d'extraction minière.

5. L'INTÉRÊT HISTORIQUE ET ARCHÉOLOGIQUE DES PHOSPHATIÈRES

La recherche des engrais phosphatés, naturels d'abord, puis enrichis par l'industrie chimique est une préoccupation majeure au cours de la seconde moitié du XIX^e siècle. La conjoncture économique particulièrement favorable avantage le monde rural : le marché intérieur s'élargit sans cesse, et la production agricole parvient à y répondre, grâce au progrès technique. Parmi les nouvelles possibilités dont dispose l'agriculture, la fertilisation des sols occupe une place significative. Les nouveaux moyens de transport (routes, réseau ferré) amènent la chaux et les marnes. Mais les plantes ont aussi besoin d'azote et de phosphore. Ceci pose la question des nitrates, connus en France depuis 1830, et des phosphates.

Parmi les phosphates naturels, le guano était le plus connu et utilisé dès le début de la seconde moitié du XIX^e siècle, mais ses coûts d'achat et de transport restaient élevés ce qui limitait son utilisation aux régions proches des ports.

Par conséquent, c'est essentiellement en faisant appel à des ressources locales que l'on pensait satisfaire aux besoins de l'agriculture. Comme chacun sait, les os contiennent du phosphore. Ainsi, on peut recycler les déchets de boucherie en pulvérisant les os. L'idée était même venue à certains de prospecter les champs de bataille napoléoniens pour se pourvoir en précieux phosphate! Demolon, lui, avait, dès 1851, mis au point la fabrication de poudre de poisson dans une usine de Concarneau. C'est lui qui s'intéressa à une troisième méthode, celle des phosphates naturels.

Les roches contenant des phosphates dans le Boulonnais et les sables verts à nodules phosphatés dans la Meuse étaient déjà connues. La faible profondeur des dépôts permettait une exploitation à ciel ouvert dans la Meuse et les Ardennes.

En 1856, dans un mémoire à l'Académie des Sciences, Demolon faisait état de la présence de phosphates exploitables dans 40 départements.

En définitive deux régions nouvelles seulement devaient fournir des phosphates naturels : la Picardie avec ses gisements de phosphates dans les sables emplissant les poches de décalcification de la craie blanche et le Quercy qui se révéla particulièrement riche en « gouffres à phosphates ».

Le premier gisement est découvert vers 1865, à Cos, aux environs de Caylus (Tarn-et-Garonne) par Poumarède, ingénieur, chimiste et homme d'affaires qui dirige plusieurs mines au Mexique. Il remarque la croissance différentielle des végétaux d'un champ de blé particulièrement prospère. Il procède à l'analyse de la terre et des pierres qui gênent les labours. Les blocs de pierre se révèlent riches en phosphate tricalcique, engrais très prisé. D'emblée, Poumarède reconnaît toute l'importance de cette découverte. D'autres poches à phosphates sont alors recherchées fébrilement pour les racler entièrement. On en recensait au moins 250 d'après Gèze (1938).

A partir de 1870, la prospection se généralise, l'exploitation est intensive, particulièrement sur la Causse de Limogne. Des compagnies françaises et étrangères (anglaises et belges) s'intéressent au phosphate du Quercy, envoient des prospecteurs. Ce sont plus de 160 carrières qui se sont ouvertes,

employant plus de 2 000 ouvriers pour 30 000 tonnes de phosphorite extraites dans la seule année 1886.

L'économie caussenarde s'est trouvée brusquement modifiée par l'exploitation de cette nouvelle richesse. Cette activité s'est toutefois étendue sur une période courte (principalement des années 1870 à la fin du siècle, soit une trentaine d'années). L'exploitation à moindre coût des phosphates d'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie) précipite la chute de l'activité caussenarde. En définitive, la « fièvre du phosphate » n'aura pas provoqué le développement économique durable espéré. Après la première guerre mondiale, les phosphorites du Quercy retombent dans l'oubli dont seuls les travaux des géologues et paléontologues d'abord, puis des archéologues et historiens les sortiront.

6. LA PROTECTION JURIDIQUE DE LA PHOSPHATIÈRE DU CLOUP D'AURAL A BACH (LOT) AU TITRE DES MONUMENTS HISTORIQUES

La zone des phosphatières du Quercy s'étend sur une zone d'environ 60 km N-S sur 30 km E-W, située principalement sur le Causse de Limogne, mais aussi dans le Tarn-et-Garonne (Caylus notamment), et marginalement dans l'Aveyron et le Tarn. La phosphatière du Cloup d'Aural, l'une des plus spectaculaires, occupe une position centrale dans le réseau des poches à phosphates du Causse de Limogne.

La protection du site des phosphatières du Cloup d'Aural à Bach, Lot, est une initiative lancée par M. Philippe Valette, président de l'association « Les phosphatières du Quercy » sous la forme d'un courrier adressé le 17 février 1997 à la Direction Régionale des Affaires Culturelles de Midi-Pyrénées où le dossier a été instruit et présenté dans la commission régionale compétente par le regretté François Rouzaud, conservateur en chef du patrimoine au Service Régional de l'Archéologie.

Plusieurs travaux scientifiques avaient auparavant contribué de façon significative à enrichir la connaissance des sites à phosphorites sous leur aspect archéologique : citons les apports de MM. Sylvain Duffaud et Jean-Yves Crochet lesquels remettent en 1995 au Service Régional de l'Archéologie de Midi-Pyrénées un rapport sur l'« Approche ethno-archéologique des phosphatières du Lot et du Tarn-et-Garonne » et de Karine Aymard qui soutient en 1996 à l'université de Toulouse - Le Mirail un mémoire de maîtrise sur « L'exploitation industrielle des phosphates dans le Quercy aux XIXe – XXe siècles ».

En juillet 1997, le préfet de région (SRA) délivre à M. Philippe Valette une autorisation de prospection accompagnant une opération de désobstruction de la phosphatière du Cloup d'Aural.

Le dossier de protection de la phosphatière du Cloup d'Aural à Bach est présenté devant la Commission Régionale du Patrimoine Historique, Archéologique et Ethnologique (instance qui a précédé la Commission Régionale du Patrimoine et des Sites) au cours de sa séance du 21 octobre 1997.

L'arrêté du préfet de la région Midi-Pyrénées portant inscription des parcelles AP 33, 34, 36, 39 du site archéologique de la phosphatière du Cloup d'Aural, sur la commune de Bach (Lot) sur l'Inventaire Supplémentaire des Monuments Historiques est pris le 10 décembre 1998 et publié à la conservation des hypothèques de Cahors le 2 février 1999.

7. LA PROTECTION ET LA MISE EN VALEUR DU PATRIMOINE MINIER : UNE NÉCESSAIRE SYNERGIE

En conclusion, il convient de souligner que les chercheurs par les études qu'ils conduisent et dont ils diffusent les résultats, les associations de valorisation du patrimoine par leur action de sensibilisation du public et des élus ainsi que par leur qualité d'interlocuteurs des services de l'Etat, les collectivités territoriales et notamment les communes au travers de l'élaboration des documents d'urbanisme ont un rôle éminent à jouer dans la protection de ce type de sites relevant de l'archéologie industrielle et de la paléontologie.

Le projet de création par le Conseil général du Lot d'un centre de conservation du patrimoine pour les mobiliers archéologiques, les collections ethnologiques et les vestiges paléontologiques provenant du territoire départemental associé à des structures d'étude et de valorisation constitue un atout supplémentaire pour la prise en compte de toutes les dimensions de sites à enjeux à la fois culturels et naturels comme les phosphatières du Quercy.

La protection des anciennes mines de phosphates ne devrait pas rester seulement du domaine réservé de quelques spécialistes en archéologie et en paléontologie, même si, fondamentalement, ces chercheurs, au-delà de leur personne, sont les intercesseurs qualifiés d'une connaissance universelle, inaliénable. Cette question qui touche à la fois les patrimoines naturel et culturel interpelle également, à des degrés divers, de très nombreux autres acteurs : visiteurs, associations de mise en valeur du patrimoine, exploitants de sites aménagés pour le tourisme, spéléologues, agriculteurs, industriels, parc naturel régional, aménageurs de l'espace rural, services de l'État, collectivités territoriales. De l'action concertée des responsables et usagers dépend la pérennité de notre patrimoine paléontologique et minier. Il s'agit d'un projet d'avenir : transmettre aux générations futures ces témoignages émouvants des activités minières de prospection et d'extraction de matières premières qui ont façonné un nouveau paysage à la surface du Causse.

Références bibliographiques

- AYMARD K. (1996) - L'exploitation industrielle des phosphates dans le Quercy aux XIXe – XXe siècles. – Mémoire de maîtrise, Université de Toulouse Le-Mirail.
- DUBY G., WALLON A. (sous la direction) (1976) - Histoire de la France rurale, tome 3, p 207-210, Editions du Seuil.
- DUFFAUD S., CROCHET J-Y. (1995) - Approche ethno-archéologique des phosphatières du Lot et du Tarn-et-Garonne, rapport remis au Service Régional de l'Archéologie de Midi-Pyrénées.
- GÈZE B. (1938) – Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. *Bulletin de la Société géologique de France*, 5, 8. p.123-146.
- LEYMERIE A. (1872) - Note sur la phosphorite du Quercy, *Journal d'agriculture pratique et d'Economie rurale*, février 1872, p. 3-16.
- PÉLISSIÉ T. (1999) - Les phosphatières du Quercy, *Spelunca*, N° 73, avril 1999, p 23-38
- ROUZAUD F. (1997) - Dossier de présentation de la phosphatière du Cloup d'Aural à Bach (Lot) pour la Commission Régionale du Patrimoine Historique, Archéologique et Ethnologique (archives du Service Régional de l'Archéologie de Midi-Pyrénées).
- TROMBETTA, P.J. (2004) : Archéologie du plus récent que l'ancien, *Les nouvelles de l'archéologie* N° 96 – 2^e trimestre 2004 p 7-13.

RISQUES DE POLLUTION DE L'AQUIFÈRE KARSTIQUE PAR LES ANCIENNES DÉCHARGES SAUVAGES DANS LES PHOSPHATIÈRES DU QUERCY

TH. PÉLISSIE

Association « Phosphatières du Quercy », 85 mas de Couderc, 46260 Limogne-en-Quercy. E-mail : thierry.pelissie@wanadoo.fr

Résumé – Suite à l'arrêt de l'activité minière, les anciennes exploitations ont souvent servi de décharges sauvages. Même si aujourd'hui cette pratique a quasiment disparu, ces vestiges des années 70 menacent de façon diffuse et mal connue les importantes ressources aquifères du Causse de Limogne-en-Quercy.

Abstract – After the stop of the exploitation of the phosphatieres and the mining, the cavities have often served as rubbish deposits. Even if today this use has nearly disappeared, these "memories" of the 70's are a major threat for the important resources of water of the "Causse de Limogne".

INTRODUCTION

L'exploitation et la préservation de la ressource en eau potable constituent un enjeu environnemental majeur des années à venir. Dans le département du Lot, l'essentiel des réserves disponibles est d'origine karstique ce qui pose avec beaucoup d'acuité le problème des risques de pollution dans ce milieu sensible. Les infrastructures récentes, comme l'autoroute A20, et le mode actuel de traitement et de tri des déchets ont pris en compte ce type de contraintes. Mais l'impact des anciennes décharges sauvages, notamment celles liées aux cavités karstiques comme les phosphatières, n'a jamais été clairement évalué. Sans oublier, à un autre niveau, que le remplissage plus ou moins complet des cavités à phosphorites pose également le problème de l'accessibilité aux gisements paléontologiques.

1. LA RECONVERSION DES ANCIENNES PHOSPHATIÈRES EN DECHARGES SAUVAGES

Dès la fin de la fièvre du phosphate, dans les actes notariés au passage XIX^e/XX^e siècle, les « carrières à phosphates » changent de statut et d'appellation en devenant « trous à phosphates ». Cette évolution sémantique se traduit sur le terrain par une reconversion des excavations abandonnées par les ouvriers. Certaines vont être comblées dans le but de réhabiliter d'anciennes parcelles agricoles. Les remplissages quasi « naturels » utilisés - essentiellement des cailloutis calcaires recouverts par les stériles argileux de l'exploitation minière - peuvent être considérés comme inertes en termes de pollution.

Il n'en est hélas pas de même dans de nombreux autres cas. De tout temps, les cavités naturelles si fréquentes sur les causses ont servi à se débarrasser discrètement des encombrants et autres animaux morts. Aucune des anciennes phosphatières n'y a totalement échappé et, de façon très générale, paléontologues et spéléologues en ont fait l'odorante expérience ! Mais le phénomène a parfois pris une toute autre envergure, surtout dans les années 1970, lorsque la collecte des déchets fut organisée à l'échelle communale. Se sont alors amoncelées ordures ménagères, carcasses de voitures, réfrigérateurs ou machines à laver, huiles de vidange, bidons plus ou moins nettoyés de produits phyto et zoosanitaires, déblais de démolition, carcasses d'animaux, déchets de boucherie, vieilles caisses poussiéreuses, etc. Cet inventaire « à la Prévert » comporte même dans certains cas une partie des archives communales ! Pour les seules communes de Bach, Concots, Escamps et Puyjourdes, le tout représente plusieurs milliers de mètre-cubes de remplissages au contenu mal identifié.

2. QUELQUES EXEMPLES SIGNIFICATIFS

2.1. Les Tempories, Commune d'Escamps (Fig. 1)

Cette cavité comprend une galerie se développant à une trentaine de mètres de profondeur sur environ 200 mètres de longueur. Trois orifices naturels et quatre puits artificiels ont pendant des années servi de décharge pour la commune d'Escamps. Dans un souci de protection, après clôture de l'ensemble, les puits artificiels ont été colmatés par des bâches plastiques noires et des déblais. Un « nettoyage » par le feu a également été tenté.

Le résultat est aujourd'hui saisissant : carcasses de voitures brûlées et parois noircies évoquent irrésistiblement l'ambiance du tunnel du Mont Blanc suite au drame tristement célèbre dont il a été le théâtre ! Quant aux bâches noires elles se déchirent sous la pression provoquant par soutirage la réouverture progressive des puits. La présence du cadavre en décomposition avancée d'un animal de petite taille (chevreau) a encore été récemment constatée (août 2005).

Ce site constitue une localité de référence pour le niveau repère MP 19.

2.2. Le Mas de Got, Commune de Bach (Fig. 2)

Cet ensemble de trois cavités à ciel ouvert interconnectées par une petite salle souterraine a servi de décharge pour la commune de Bach. Les deux puits les plus accessibles sont largement comblés par des déblais, des carcasses métalliques, des balles rondes de foin, etc...

Outre la mise en péril d'un riche gisement paléontologique et de coupes utilisables pour une analyse sédimentologique, voire des datations absolues sur planchers stalagmitiques inter-stratifiés, c'est la ressource aquifère qui est ici directement contaminée. Un puits d'environ 20m draine directement les eaux qui ont percolé à travers les déchets dans un ruisseau souterrain temporaire.

2.3. Le Cloup d'Aural, Commune de Bach (Fig. 3)

C'est un des ensembles les plus étendus avec plusieurs cavités partiellement interconnectées. Ce site est aujourd'hui aménagé pour recevoir les publics scolaires et touristiques. Particulièrement riche en traces et vestiges de l'exploitation minière, il est inscrit à l'inventaire des Monuments historiques.

De par sa facilité d'accès, plus encore qu'au Mas de Got, cette phosphatière a servi de décharge communale. Cela concerne essentiellement les deux excavations situées au nord et à proximité immédiate de la route Bach-Varaire. L'une est totalement colmatée alors que sa profondeur initiale serait, d'après la mémoire orale, de l'ordre d'une quarantaine de mètres. Dans la seconde, localisée vers l'ouest et de plus grandes dimensions, un puits parallèle permet d'observer à travers une fissure une instructive coupe des remplissages modernes et variés sur une vingtaine de mètres de hauteur.

2.4. Coulou, Commune de Bach (Fig. 4)

Ce puits de grand diamètre est également un des plus profonds et des plus esthétiques encore accessible après plus d'un siècle d'arrêt de l'activité minière. A partir d'une cinquantaine de mètres sous la surface, le talus d'éboulis en forte pente est jonché de déchets dont l'occupant d'une habitation proche, par le biais d'un plan incliné, se débarrassait ainsi facilement.

L'inclinaison du dépôt d'ordures s'annule brutalement, trahissant la présence d'une nappe d'eau (et non d'un ruisseau souterrain comme indiqué par Gèze). Divers déchets coincés dans la voûte une dizaine de mètres plus haut soulignent la variabilité de ce niveau aquifère.

2.5. Lébratières, Commune de Concots

Egalement appelé Pech Basprats, il s'agit d'un ensemble comprenant de multiples excavations concentrées sur une surface réduite. Les dimensions en sont très variables et les profondeurs oscillent entre 10 et 40 mètres.

La diaclase la plus accessible a longtemps servi de dépotoir pour le boucher de Concots qui y déversait l'ensemble des déchets de son activité. Dans un des orifices un peu plus reculés, en limite de la zone récemment déboisée, plusieurs cadavres de chevreaux, dépourvus de toute traces d'identification, ont été abandonnés au cours de l'année 2002.

2.6. Le Caussadou, Commune de Puyjourdes (Fig. 5)

Plusieurs diverticules souterrains de faible profondeur s'articulent au sud d'une grande dépression. Un puits d'une vingtaine de mètres de profondeur y est aujourd'hui intégralement rempli de déchets. Dans les années 1970/1980, la commune avait même tenté de faire classer le site en décharge contrôlée !

3. UNE MENACE POTENTIELLE SUR LA RÉSERVE EN EAU POTABLE DU CAUSSE DE LIMOGNE

3.1. Le contexte karstique général

Dès les années 1930, Bernard Gèze avait souligné la complexité des circulations hydrauliques dans le karst. Il avait notamment illustré son propos par l'exemple des divers niveaux aquifères recoupés d'une part par le puits dit « romain », d'autre part par la phosphatière de Coulou à Bach (Fig. 6). On y retrouve facilement la notion d'aquifère épikarstique développée par Alain Mangin dans les années 1970 (Figs. 6 et 7).

Ce schéma pose clairement le problème posé par les accumulations de déchets dans les phosphatières et, plus généralement, les cavités karstiques. Les relations avec des structures drainantes majeures ne sont pas toujours directes mais, du moins pour l'instant, elles n'ont pas été précisées pour les sites précédemment décrits. On peut ainsi s'interroger sur le devenir des eaux infiltrées aux Tempories, aux Lébratières, au Cloup d'Aural ou au Caussadou. Le problème est évidemment encore plus prégnant pour le Mas de Got, directement connecté à une structure d'infiltration rapide. Quant à Coulou c'est la zone saturée qui est directement contaminée même s'il s'agit peut être d'un système annexe et non d'un drain comme le sous entendait Gèze en parlant de ruisseau souterrain.

Dans tous les cas les interactions entre paléokarst et karst actuel ne sont pas définies et il serait sans doute fort utile d'utiliser les phosphatières comme point d'injection de colorant voire, notamment dans le cas de Coulou, comme piézomètre. Le fonctionnement de l'aquifère pourrait ainsi être précisé ainsi d'ailleurs que la menace qui le guette. Car cette dernière, si elle n'est pas encore clairement quantifiée, n'en est pas moins bien réelle.

3.2. Carte hydrogéologique et captage AEP (Fig. 8)

La localisation de ces sites pollués est en effet sans équivoque ! Hormis le Caussadou, ils se situent tous dans les bassins versants de captages d'eau potable soit côté Lot (Bournac/Crégols, Iffernet, Chartreux) soit côté Aveyron (Candé). Ces systèmes karstiques constituent aujourd'hui la principale ressource aquifère de la région et alimentent notamment l'agglomération de Cahors ainsi que l'essentiel des villages du causse de Limogne et du Quercy Blanc.

Remerciement. Monsieur André Tarrisse a bien voulu relire ce manuscrit et l'enrichir grâce à sa grande connaissance de l'hydrogéologie quercynoise.

Références bibliographiques

- BILLAUD. Y (1982) – Les paragénèses phosphates d paléokarst des phosphorites du Quercy. Thèse de doctorat 3^{ème} cycle, Université de Lyon.
 GÈZE B. (1937) – Etude hydrogéologique et morphologique de la bordure sud-ouest du Massif Central *Annales de l'Institut National Agronomique*, tome XXIX
 MANGIN A. (1974) – Contribution à l'étude hydrodynamique des aquifères karstiques *Annales de Spéléologie*, tome 29, 3, p. 283.332, 4, p. 495.601/ *Club*, 23, 45-132 ; tome 30, 1, p. 21.124

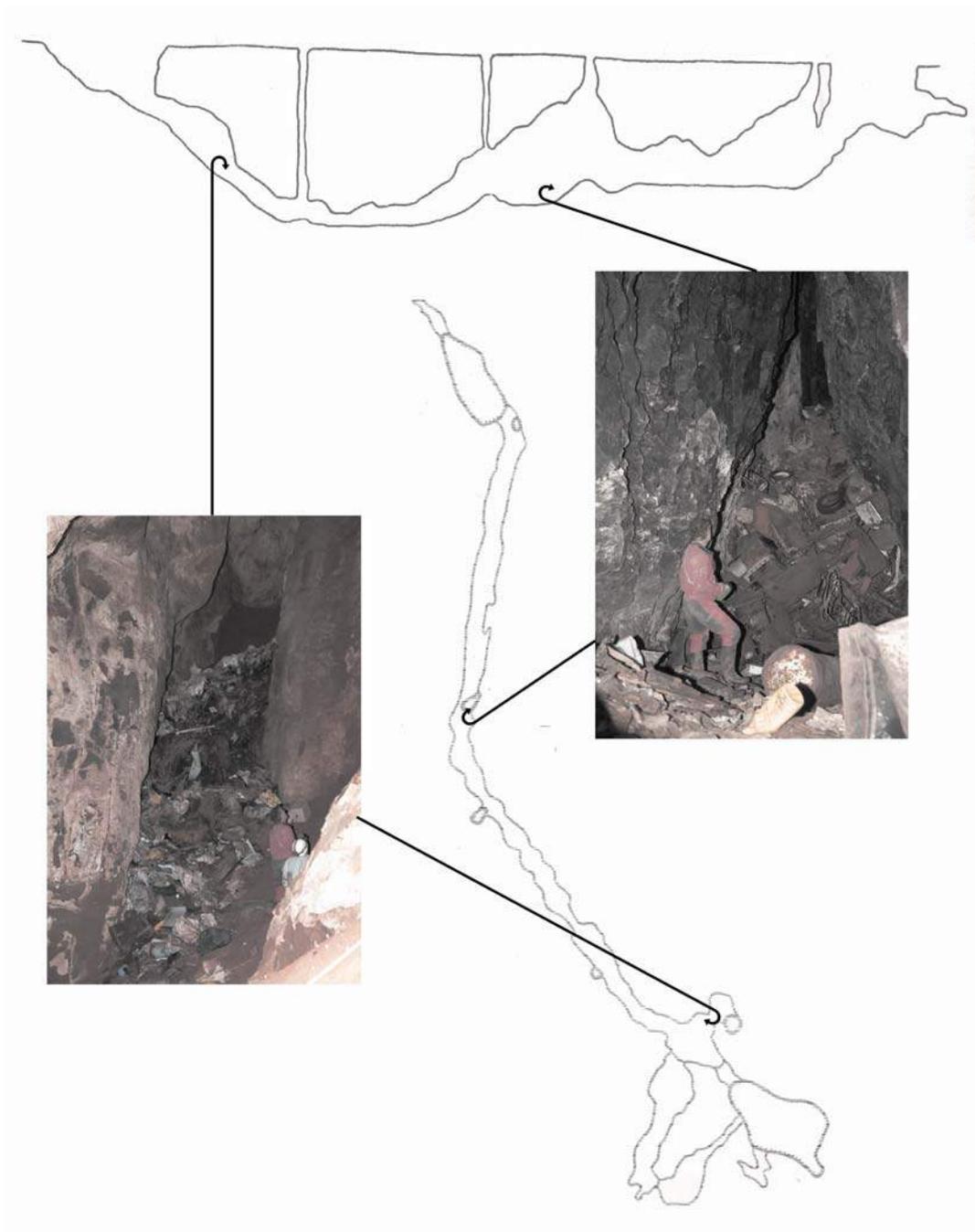


Figure 1. Les Tempories, Commune d'Escamp. Topographie : (Billaud, Y., 1982 ; Photographies : Blaya N., Conseil général du Lot)

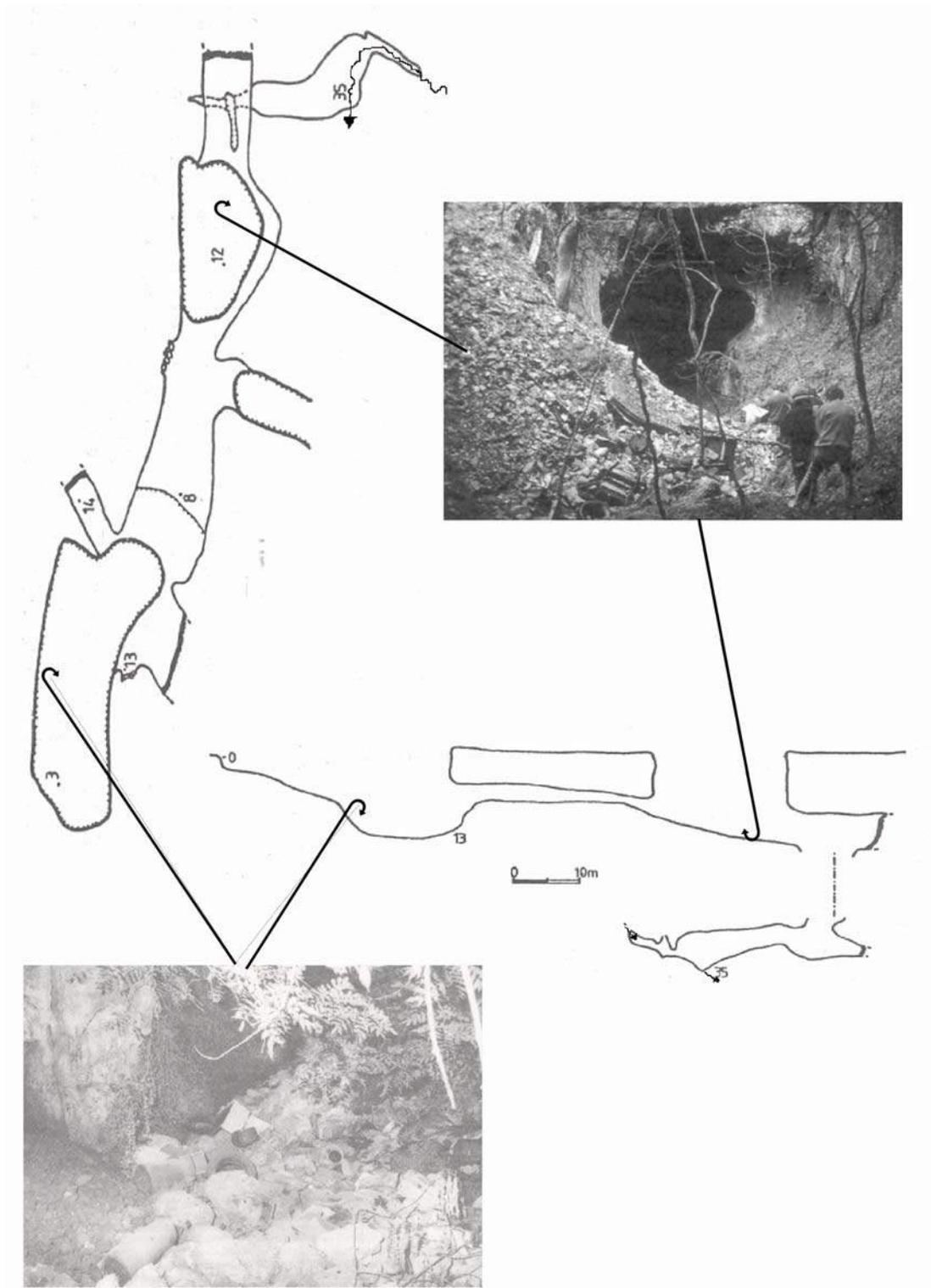


Figure 2. Mas de Got, Commune de Bach. (Topographie : Billaud, Y., 1982 ; Photographies : Soulier M., Pélissié Th.)

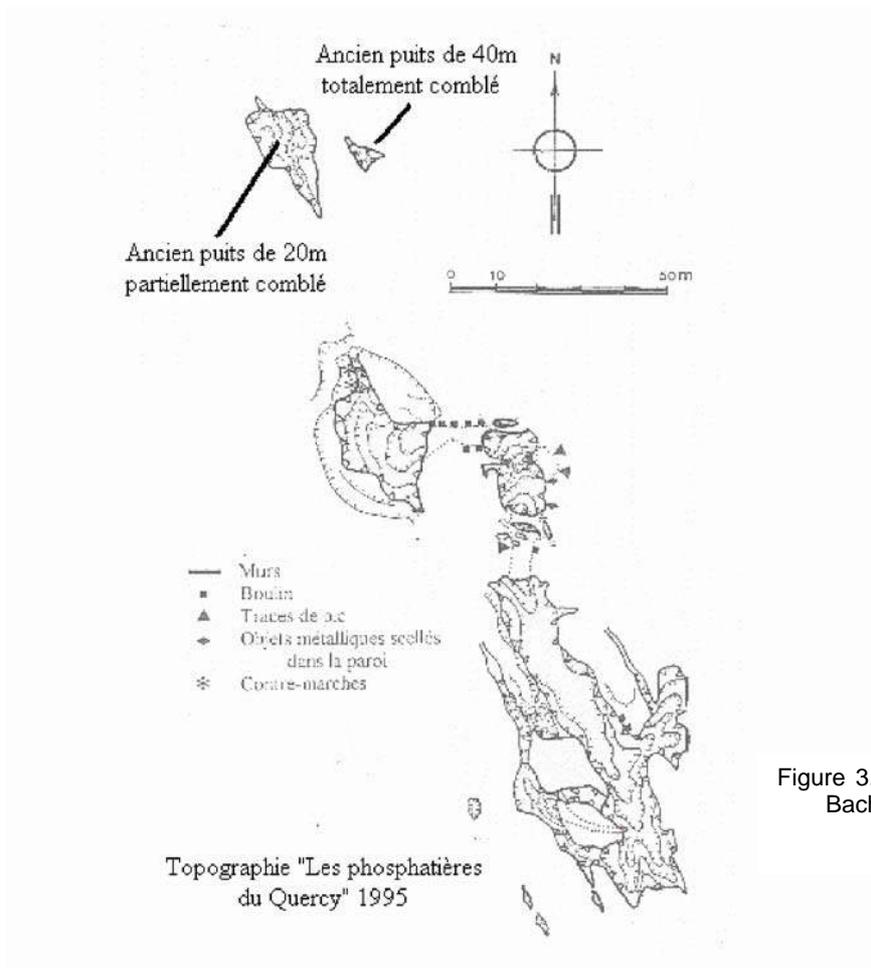


Figure 3. Cloup d'Aural, Commune de Bach.

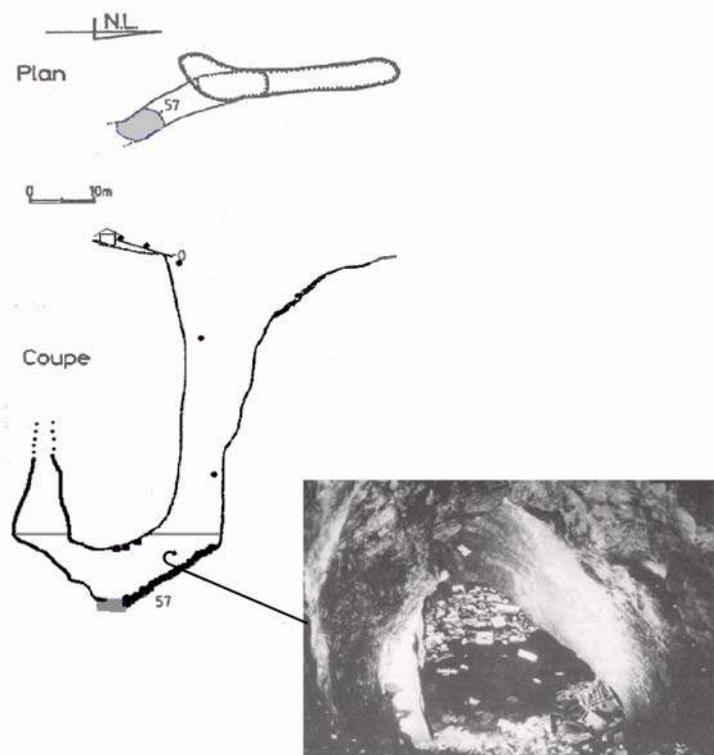


Figure 4. Coulou, Commune de Bach. (Topographie : Billaud, Y., 1982, modifié ; Photographie : Broqua J. R.)

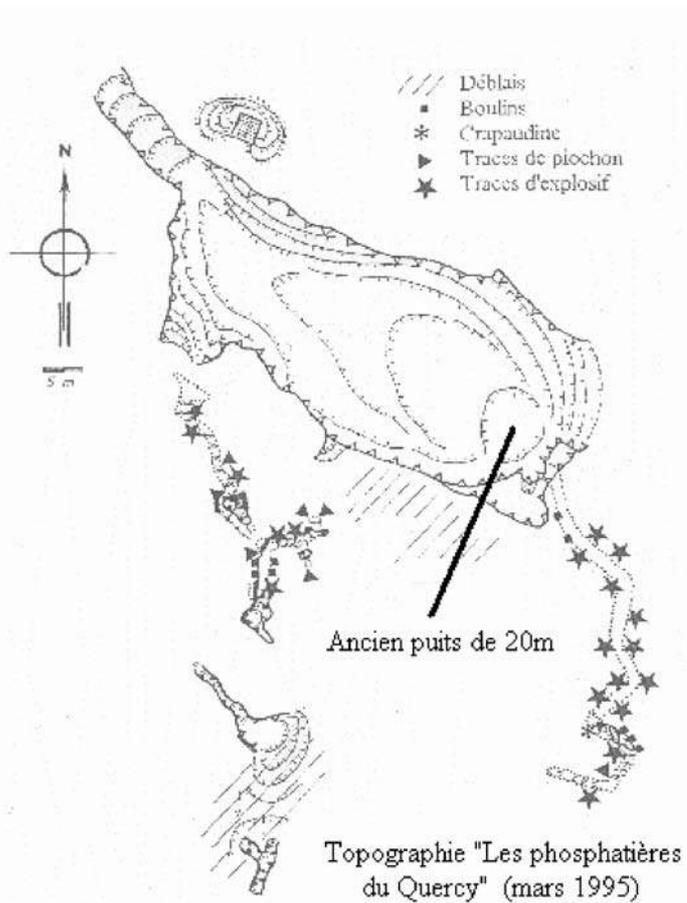


Figure 5. Caussadou, Commune Puyjourdes.

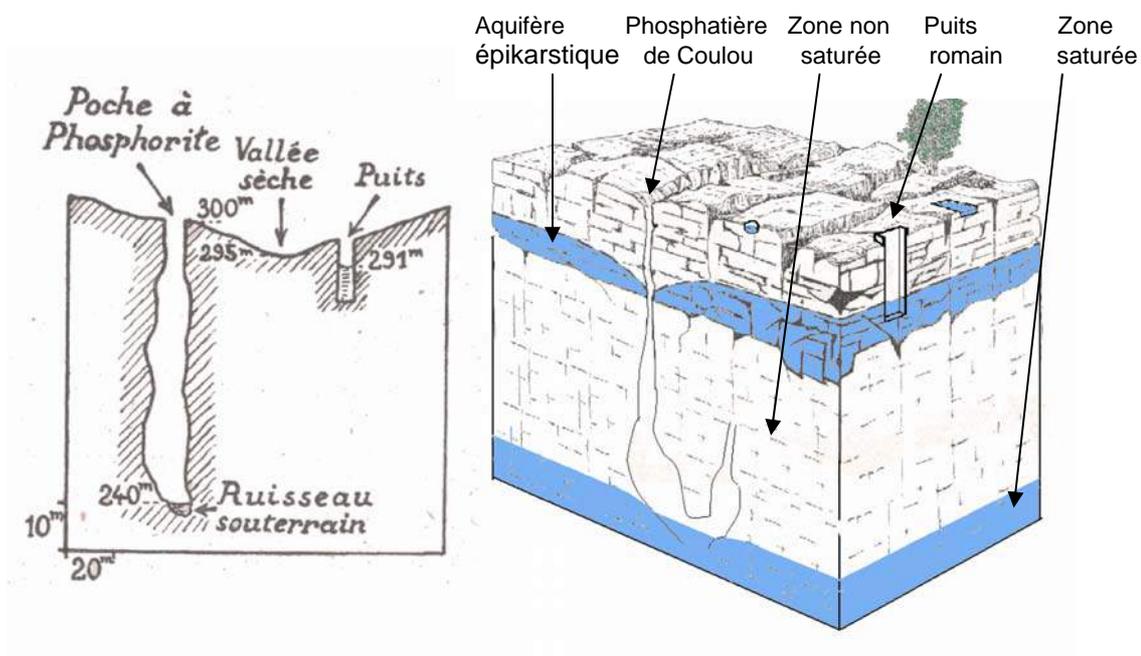


Figure 6. Les gisements d'eau en pays calcaire. A gauche, représentation par Gèze B., 1937 ; à droite, représentation d'après Mangin A. 1974 (modifié).

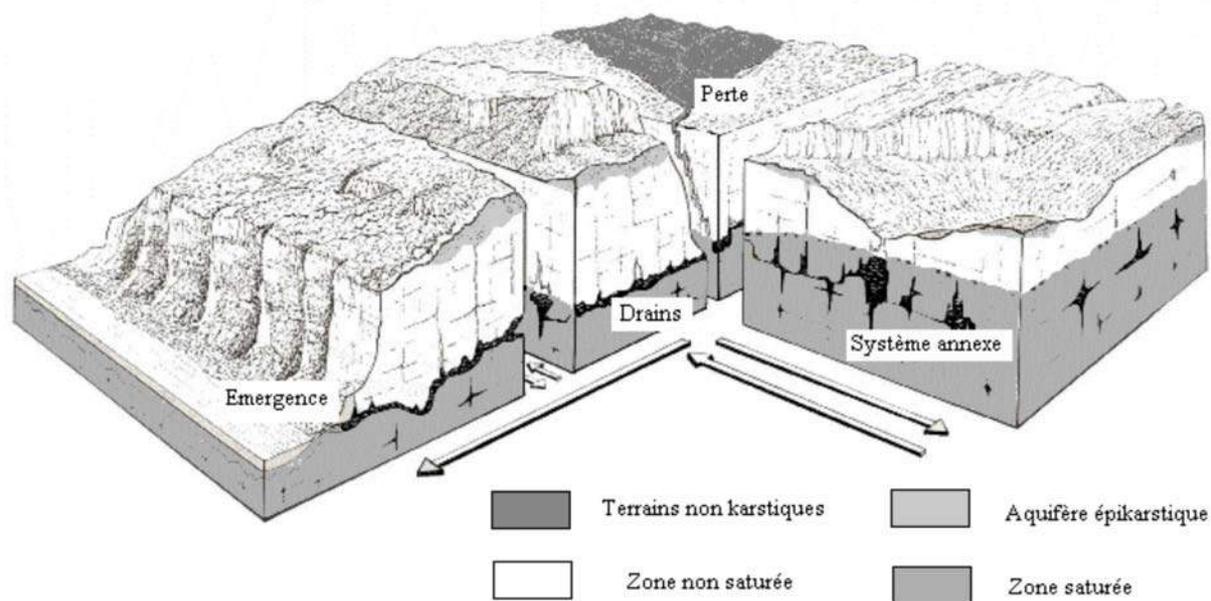


Figure 7. Représentation schématique d'un système karstique (d'après Mangin A., 1974).

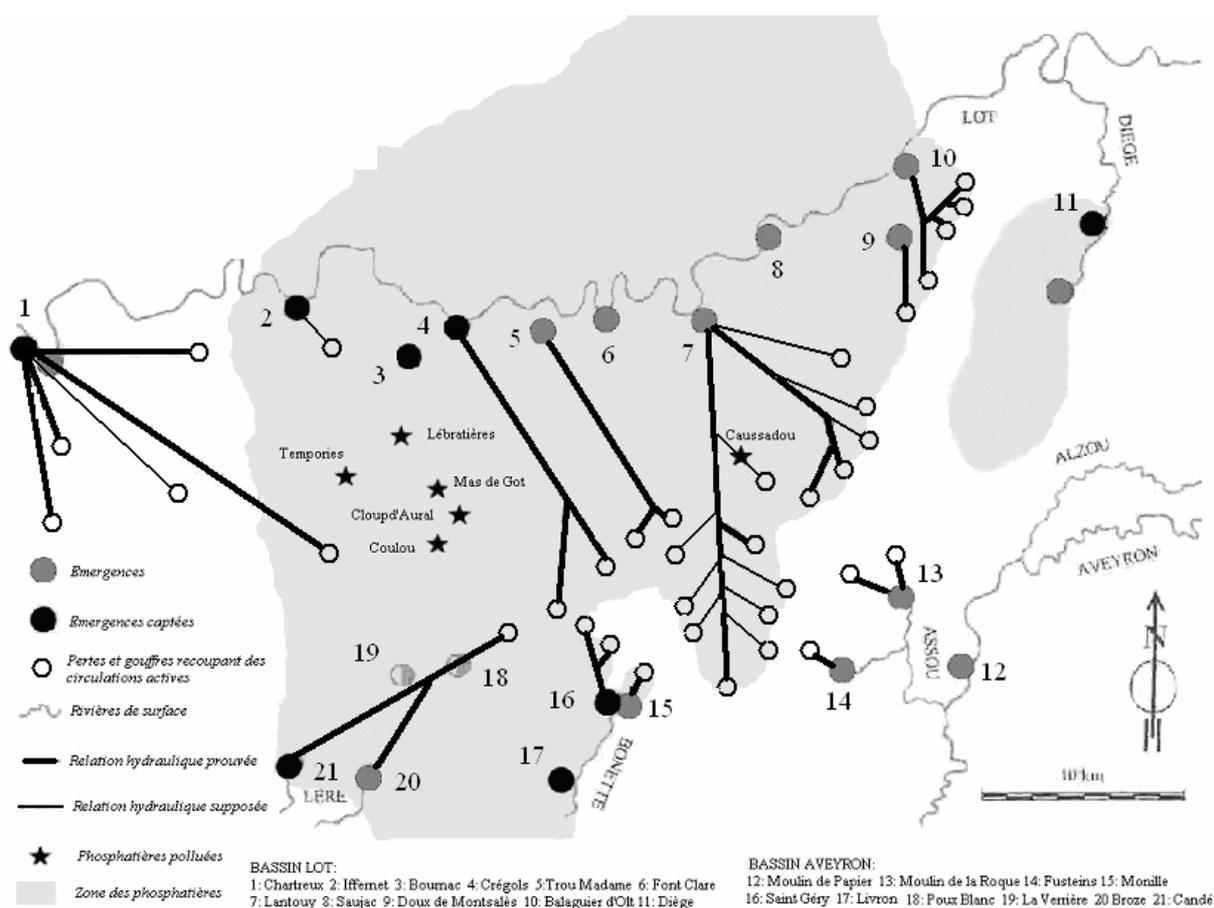


Figure 8. Carte hydrogéologique de la partie nord du causse de Limogne-en-Quercy.

PALEOBIOLOGIE

RÉPARTITION DES TAILLES CHEZ LES LÉZARDS DES PHOSPHORITES DU QUERCY

M. AUGÉ

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, UMR 51-43 du CNRS, rue Buffon, 75231, Paris.

Résumé – La distribution des tailles des lézards trouvés dans les Phosphorites du Quercy répond au modèle dévié vers la droite. Les espèces de petite taille sont plus nombreuses que celles de grande taille. Nous avons recherché les explications d'une telle distribution. Il n'y a pas de rapport étroit entre la taille des lézards des Phosphorites et leur extension stratigraphique, ni avec leur distribution géographique.

Abstract – [Body size distribution for lizard species in the fauna from the Phosphorites du Quercy] The size distribution of the lizards from the Phosphorites du Quercy is right-skewed. Small sized species are more abundant than larger one. Some mechanisms structuring size distribution are proposed. There are neither direct correlation between the size of the lizards and their geological duration nor with their geographic distribution.

Mots clés – Phosphorites du Quercy, lézards, taille, Paléogène.

Key Words – Phosphorites du Quercy, lizards, size, Paleogene.

INTRODUCTION

La taille des fossiles est une des données les plus pertinentes et aussi des plus faciles à recueillir, pour l'étude et la comparaison des faunes anciennes. De multiples paramètres sont liés à la taille d'une espèce (dispersion, abondance, impact de l'environnement, dépense énergétique, entre autres ; Kleiber, 1962 ; Peters, 1983 ; Calder, 1984 ; Harvey & Pagel, 1991 ; Maurer, 1999). On connaît les cénogrammes, établis notamment par Legendre (Legendre, 1987 ; Legendre & Hartenberger, 1992) sur la taille des mammifères du Quercy, qui illustrent la nature des climats anciens.

Il n'existe aucune base théorique pour entreprendre de telles études à propos des Lacertilia fossiles mais le simple examen de la distribution des tailles des lézards dans les localités des Phosphorites du Quercy peut constituer une première approche.

Un problème apparaît d'emblée : quelle mesure de la taille faut-il utiliser ? La meilleure estimation des dimensions d'un individu reste sa masse (Gaston & Blackburn, 2000). Des mesures de taille relevées sur des éléments anatomiques comme les os du crâne chez les lézards ne se prêtent pas à des comparaisons concernant des taxons de rang élevé, ainsi la taille de l'exosquelette d'un insecte ne peut être rapprochée de celle du squelette d'un vertébré, par exemple. Par contre, toute espèce à une masse, comparable à celle de n'importe quelle autre espèce.

Il existe des formules permettant de déduire la masse des dimensions métriques d'un spécimen chez les mammifères ou les dinosaures. De tels algorithmes ne sont pas disponibles pour les lézards (à l'exception d'une publication préliminaire intéressant les scincomorphes et les anguimorphes par Goldberg & Nydam, 1999). Bien que ces derniers taxons soient présents dans le Quercy, leur portée est trop limitée pour être appliquée ici. Nous avons pris la mesure de la longueur du dentaire, élément le plus abondant chez les lézards des phosphorites. La longueur des mâchoires et du dentaire en particulier, est en rapport avec l'alimentation et la taille des proies des lézards, donc en dernier lieu avec leur masse corporelle (Tabl. 1).

	Date de description	Mesure dentaire (cm)		Date de description	Mesure dentaire (cm)
Iguanidae*			Scincidae		
<i>Geiseltaliellus lamandini</i>	1877	2,1	<i>Ayalasaurus tenuis</i>	2005	1,64
<i>Cadurciguana hoffstetteri</i>	1987	1,08	<i>Orthoscincus malperiensis</i>	2005	0,35
<i>Pseudolacerta mucronata</i>	1877	1,7			
<i>Pseudolacerta quercyini</i>	2005	1,52	?Cordylidae		
Agamidae*			<i>Eocordyla mathisi</i>	2005	1
<i>Quercygama galliae</i>	1877	1,36	Scincomorpha		
<i>Uromastyx europaeus</i>	1903	1,78	<i>incertae sedis</i>		
Gekkonidae			<i>Hugueneysaurus globidens</i>	2005	0,62
<i>Cadurcogekko piveteaui</i>	1946	1,4	Anguidae		
<i>Cadurcogekko rugosus</i>	2005	0,97	<i>Dopasia frayssensis</i>	2005	2,2
Lacertidae			<i>Dopasia roqueprunensis</i>	1992	0,87
<i>Plesiolacerta lydekkeri</i>	1942	1,88	<i>Dopasia coderetensis</i>	2005	1,6
<i>Quercycerta maxima</i>	2005	2,81	<i>Helvetisaurus picteti</i>	1942	4,3
<i>Gracilicerta sindexi</i>	2005	0,51	<i>Anguis sp.</i>	1988	0,82
<i>Escampcerta amblyodonta</i>	2005	0,55	Glyptosaurinae		
<i>Lacerta filholi</i>	1988	1,24	<i>Placosaurus rugosus</i>	1852	4,8
<i>Mediolacerta roceki</i>	2005	1,18	<i>Paraplacosaurus quercyi</i>	1882	4,36
<i>Pseudeumeces cadurcensis</i>	1877	1,2	Varanidae- Necrosauridae		
Amphisbaenidae			<i>Necrosaurus eucarinatus</i>	1940	3,2
<i>Amphisbaenidae sp.</i>	1884	0,36	<i>Necrosaurus cayluxi</i>	1873	3,7
?Teiidae			Helodermatidae		
<i>Brevisaurus smithi</i>	2005	1,86	<i>Eurheloderma gallicum</i>	1957	3,3

Tableau 1 - mesure du dentaire (cm) et date de description des taxons de lézards décrits dans les Phosphorites du Quercy.

Ceci ne va pas sans difficultés, notamment chez les lézards apodes (Cf. *Anguis*) qui connaissent un allongement important du corps qui ne s'applique qu'imparfaitement aux mâchoires (Grassé, 1977 ; Greer, 1991 ; Gans, 1975 ; Renous, 1977 ; Gasc, 1965 ; 1977). Ce problème est exacerbé chez les lézards apodes fouisseurs (cf. amphisbaenes) qui subissent à la fois un raccourcissement des mâchoires et un allongement du corps. Nous avons vérifié si ces taxons interféraient dans notre étude en établissant une distribution des tailles excluant les Anguinae et les amphisbaenes. Aucune différence significative n'apparaît avec la distribution comprenant l'ensemble des taxons.

1. DISTRIBUTION DES TAILLES CHEZ LES LACERTILIA

1.1. Echelle régionale

La distribution des tailles des Lacertilia dans les Phosphorites du Quercy se rapporte au modèle dit «assymétrique à droite», elle montre une plus grande abondance des espèces de petite taille mais les tailles minimales sont sous-représentées, comme les tailles les plus grandes (Fig. 1). On retrouve dans cette distribution un modèle déjà observé chez les mammifères et les oiseaux actuels, à l'échelle d'une région ou d'un continent (Brown & Nicoletto, 1991 ; Maurer *et al.*, 1992 ; Blackburn & Gaston, 1994a ; Gregory, 1998, entre autres). Si les tailles sont transformées en leur Log10, la distribution ne change pas significativement. Nous avons vérifié la validité de cette référence chez les Lacertilia européens actuels et cette même distribution est reconnue dans des assemblages fossiles (Jablonski, 1996).

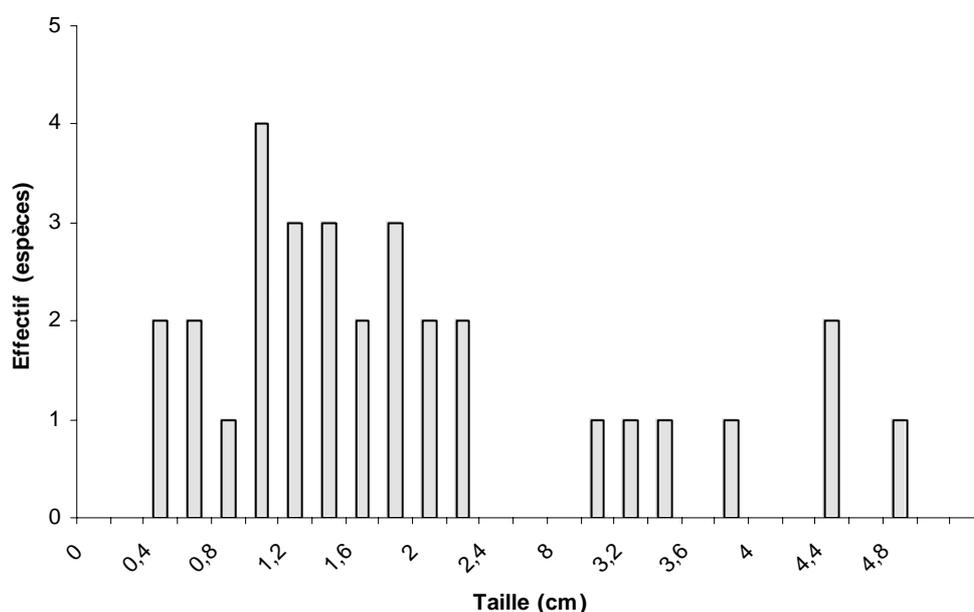


Figure 1- Distribution des tailles des lézards des Phosphorites du Quercy (Eocène et Oligocène).

Plusieurs sources d'erreurs sont susceptibles de modifier les résultats obtenus, on citera les erreurs de mesures et, bien entendu, les espèces absentes du registre fossile. Quelle influence pourraient avoir les espèces non encore décrites sur la distribution des tailles ? Question évidemment difficile, mais des éléments de réponse peuvent être obtenus en comparant la taille des espèces décrites récemment à celle des premières espèces nommées dans les Phosphorites du Quercy. Cette comparaison confirme que les espèces décrites récemment montrent des tailles plus petites que les premières espèces nommées, en d'autres termes, la distribution des tailles des lézards trouvés dans les Phosphorites du Quercy varie avec leur date de description (Fig. 2). Un test non paramétrique (Mann-Whitney test) confirme que les deux distributions ont des moyennes différentes ($p = 0.02$). Nous avons établi la droite de régression linéaire entre la date de description des fossiles et leur taille. La pente est négative (-0.01) avec un $p = 0.006$ significatif, c'est à dire que la taille des Lacertilia diminue en fonction de leur année de description (Fig. 3). L'utilisation de la régression linéaire avec une distribution non-normale soulève cependant des objections. Nous avons recherché la corrélation qui existe entre les deux valeurs (corrélation de Spearman qui n'assume pas une distribution normale) et celle-ci est aussi significative ($r = -0.45$; $p = 0.01$).

Le mode de collecte des premiers fossiles du Quercy (ramassage par les mineurs) aurait pu influencer leur taille. On a donc fait la même séparation entre fossiles « anciens » et « récents » dans l'ensemble des gisements du Paléogène européen et la même relation subsiste.

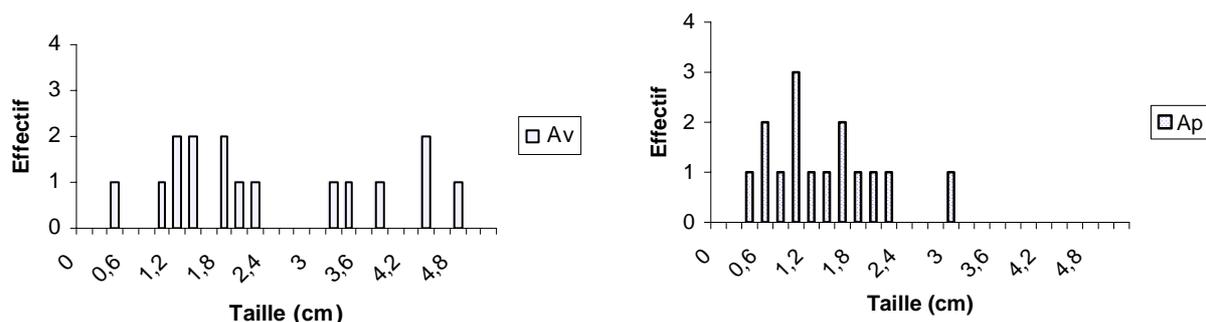


Figure 2 - Distribution des tailles des lézards en fonction de leur date de description. Av : lézards décrits avant 1988. Ap : lézards décrits après 1988.

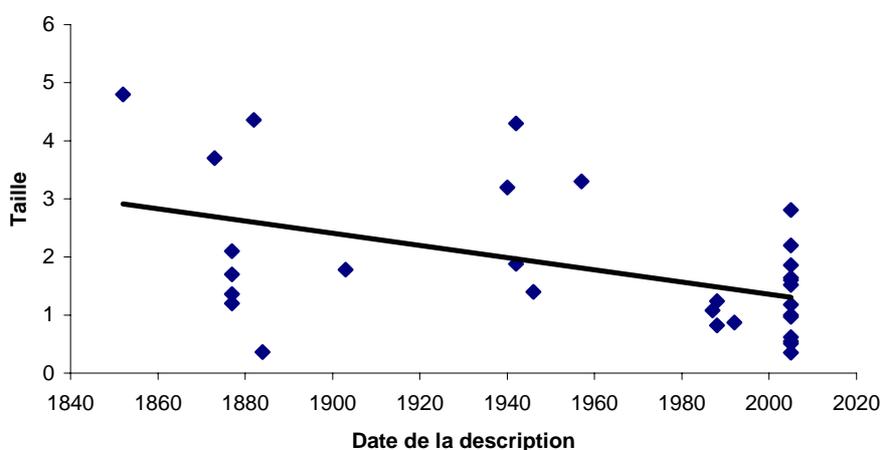


Figure 3 - Régression linéaire entre la date de description des lézards et leur taille.

1. 2. Echelle locale

Doit-on déduire des observations précédentes que la distribution déviée à droite obtenue pour les lézards du Quercy signifie que l'essentiel des espèces a été reconnu ? Certainement pas, mais une telle distribution, à l'échelle d'un ensemble de gisements, est certainement plus satisfaisante qu'une distribution uniforme des tailles. Une autre complication se présente, car la distribution des tailles dans un taxon diffère souvent entre le niveau local et le niveau régional (Blackburn & Gaston, 1994b). Pour vérifier ce fait dans les Phosphorites du Quercy, nous avons établi la distribution des tailles dans deux des gisements les plus productifs en Lacertilia du Quercy, Malpérié et Escamps. La distribution des tailles montre alors une classe modale de faible amplitude et les classes de grande taille ne sont pas sous-représentées, ce qui confirme des observations faites sur des faunes actuelles. Les raisons de cette différence entre distribution locale et régionale seront abordées plus loin. Cependant, ces résultats doivent être regardés avec beaucoup de prudence en raison de la faiblesse des effectifs concernés.

2. EXTENSION STRATIGRAPHIQUE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

En dehors de sa distribution, la taille des espèces dans un taxon de rang élevé se trouve liée à de nombreux paramètres écologiques. Ainsi la taille et l'abondance des espèces montrent une relation négative (Damuth, 1981 ; Peters & Wassenberg, 1983 ; Ebenman *et al.*, 1995 ; Nee *et al.*, 1991, entre autres) ; ici nous nous intéresserons à la distribution géographique et à la longévité des espèces. Depuis les premières descriptions par Filhol (1876 ; 1877) de Lacertilia des Phosphorites du Quercy, la découverte de nouveaux fossiles dans les localités des phosphorites, aujourd'hui parfaitement situées

dans la stratigraphie du Paléogène, a permis la datation précise d'espèces de lézards créées sur du matériel ancien. L'échelle utilisée fait référence aux niveaux repères (MP), établis à partir des faunes mammaliennes d'Europe (Rémy *et al.*, 1987 ; Biochrom'97, 1997).

2. 1. Distribution géographique

Les Lacertilia du Quercy présentent une relation faiblement positive entre distribution géographique (et en partie stratigraphique = le nombre de localités où l'espèce est présente) et la taille, autrement dit, les espèces de grande taille se rencontrent dans plus de localités (Fig. 4). Cependant, la pente de la droite de régression linéaire et la corrélation entre taille et distribution ne sont pas significatives (pente : 0.36 ; $p = 0.54$, pour la régression ; $r = 0.11$; $p = 0.53$ pour la corrélation de Spearman). Rappelons que le nombre de localités dans un assemblage fossile n'est pas une simple donnée géographique mais inclut évidemment une dimension temporelle.

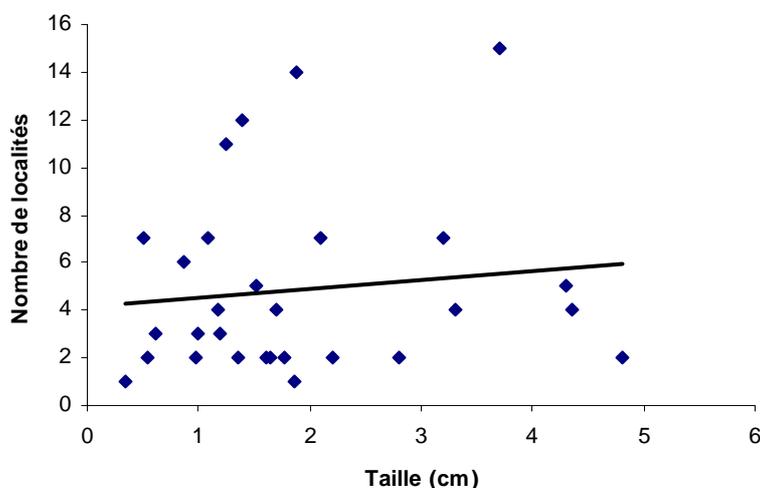


Figure 4 - Nombre de localités où l'on rencontre une espèce de lézard en fonction de sa taille. La pente de la droite de régression linéaire n'est pas significative ($p = 0.54$).

Brown (1981) a, le premier, démontré une relation positive (et significative) entre la taille d'une espèce et son extension géographique pour les mammifères d'Amérique du Nord. Le même rapport a été repéré chez les mammifères africains (Hernandez Fernandez & Vrba, 2005), chez des oiseaux (Brown & Maurer, 1987 ; Maurer *et al.*, 1991) ou chez des papillons (Gaston, 1988).

Avec ce type de données, la grande dispersion des points obtenus rend la recherche d'une relation générale peu efficace. Ainsi, les points tendent à se rassembler dans certaines zones du graphique et à être absents d'autres secteurs. Il paraît alors plus judicieux de rechercher s'il existe des limites externes constantes au nuage de points. Une de ces limites semble se dégager ici, elle concerne les espèces de grande taille qui sont toujours dispersées sur plusieurs niveaux et que l'on retrouve dans plusieurs localités.

Les explications admises pour la relation positive observée entre taille et dispersion géographique retiennent le plus souvent le risque d'extinction couru par une espèce. Pimm (1991) ou Raup (1991), entre autres, lient le risque d'extinction au nombre total d'individus (taille de la population) d'une espèce. Les taxons de grande taille ont des densités de population nettement inférieures à celles de taille plus petite ; il en ressort qu'une espèce de grande taille avec une faible extension géographique aura nécessairement une faible population totale et donc un risque d'extinction élevé. Ainsi, l'aire de distribution minimale d'une espèce de taille donnée est fixée par la surface nécessaire au maintien d'une population viable à long terme pour l'espèce (Taylor & Gotelly, 1994 ; Olifiers *et al.*, 2004).

2. 2. Taille et durée de vie

Nous avons aussi vérifié s'il existait une relation entre la taille et le nombre de niveaux standard (MP) dans lesquels l'espèce est présente. Là encore, la relation est légèrement positive, ce qui suggère que les lézards de grande taille ont une extension stratigraphique plus longue que ceux de petite taille (Fig. 5). Mais, ni la pente de la droite de régression, ni la corrélation entre les deux valeurs ne sont significatives (pente = 0.38 ; $p = 0.39$ pour la régression ; $r = 0.14$; $p = 0.43$ pour la corrélation de Spearman).

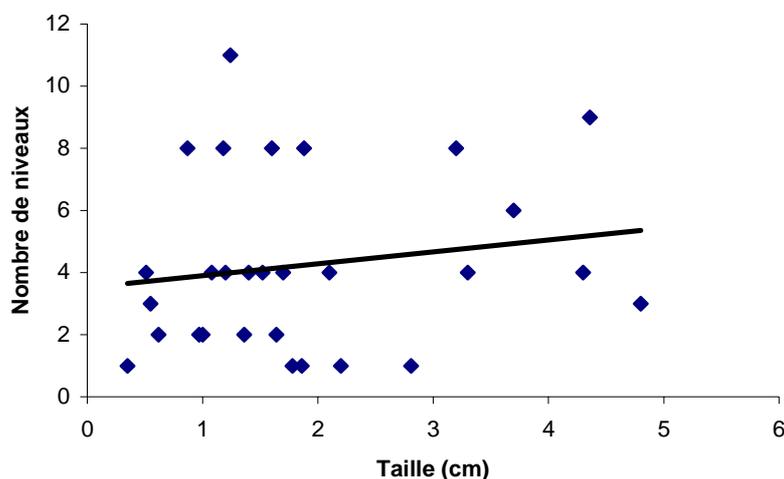


Figure 5 - Nombre de niveaux repère où l'on rencontre une espèce en fonction de sa taille. La pente de la droite de régression linéaire n'est pas significative ($p = 0.39$).

Ce résultat peut sembler surprenant face aux appréciations les plus souvent rencontrées dans la littérature où l'on trouve que les taxons de grande taille sont généralement plus exposés aux extinctions que ceux de petite taille mais on est loin de l'unanimité sur le sujet (voir Gaston & Blackburn, 2000 pour une revue). Ici le terme extinction est pris dans son sens le plus strict, c'est-à-dire concernant la disparition d'une espèce, que cette disparition soit accompagnée ou non par celle d'une fraction plus ou moins importante des faunes. Ainsi, l'appréciation du risque d'extinction varie nettement avec la portée de l'étude (dimension locale ou régionale, facteur temps, voir Pimm *et al.*, 1988). Les données paléontologiques paraissent équivoques (Raup, 1994 ; Jablonski, 1996, voir cependant McKinney, 1990, 1997 et Lessa *et al.*, 1997), ces derniers auteurs montrant que les mammifères de grande taille sont les plus exposés aux extinctions durant le Grand Interchange Faunique Américain. Les faits récents ne seraient pas plus parlants, selon Lawton (1995), cependant la relation entre extinction et augmentation de taille semble confirmée par les extinctions du Quaternaire et aussi celles enregistrées dans les faunes actuelles. Nous citerons simplement quelques exemples pris chez les reptiles (Case *et al.*, 1992 ; Machado, 1985 ; Fougopoulos & Ives, 1999 et Caughley & Gunn (1996). Un trait commun à la plupart des études qui enregistrent une relation positive entre taux d'extinction et taille, est d'inspecter des faunes insulaires ou de territoires isolés.

Ceci rappelle les deux composantes du risque d'extinction chez les espèces de grande taille, déjà évoquées plus haut : parmi elles, seuls les taxons ayant une large distribution géographique sont capables de se maintenir.

On voit ici une explication possible aux différences entre distributions locale et régionale. Dans un gisement, les espèces de grande taille sont presque aussi nombreuses que celles de petite taille. La relation change à l'échelle régionale ou d'un continent car on tend à retrouver les mêmes espèces de grande taille dans l'ensemble des gisements, alors que l'échantillon des espèces de petite taille montre plus de variabilité inter-gisements.

3. COMMENT EXPLIQUER LA DISTRIBUTION DES TAILLES ?

Revenons à la distribution des tailles chez les Lacertilia du Quercy et aux raisons pouvant expliquer cette distribution. Trois interprétations reviennent le plus souvent :

1) La taille inférieure d'un taxon serait limitée par une borne, une contrainte fonctionnelle qui impliquerait l'impossibilité d'existence du taxon au-delà de cette borne. Une telle contrainte est bien connue chez les mammifères, elle est énergétique, l'homéothermie ne peut plus être assurée chez des animaux de très petite taille, la perte de chaleur à travers la surface corporelle étant trop importante. Je n'ai pas connaissance d'une telle contrainte identifiée dans la littérature chez les lézards, cependant il est permis d'en suggérer une : les lézards mangent en grande majorité des arthropodes et une taille qui se rapprocherait trop de celle de leurs proies pourrait compromettre leur alimentation. On se souviendra que les prédateurs ont ordinairement une taille supérieure à celle de leur proie (Elton, 1927 ; Morin, 1999). Woodward *et al.* (2005) précisent que les prédateurs sont de un à trois ordres de grandeur plus grands que leurs proies (en terme de masse).

2) Il existe une taille optimale pour un taxon de rang élevé, elle serait simplement à rechercher dans la classe modale de la distribution. Quelques arguments énergétiques soutiennent cette conception (Brown *et al.*, 1993 ; Maurer, 1998) mais elle reste en grande partie sur une affirmation non étayée : la classe de taille dans laquelle les individus sont les plus nombreux représenterait la taille optimale.

La règle des îles apporte cependant un fort soutien à cette idée de taille optimale (Blondel, 1995 ; Lomolino, 2005). Sur les îles isolées, on observe une diminution de la taille des mammifères les plus grands en même temps qu'une augmentation de taille des mammifères les plus petits. Sur les îles, il y aurait donc retour vers la classe de taille optimale, en l'absence des contraintes habituelles intervenant sur le continent, comme l'occupation de cette classe optimale par d'autres taxons.

3) On remarque, à l'intérieur d'un même taxon, des différences dans les taux d'apparition et d'extinction des espèces, liées à leur taille. Ici nous examinerons l'idée qui implique que les espèces de grande taille sont plus exposées aux extinctions que celles de petite taille, ce qui expliquerait le faible nombre d'espèces de grande taille dans la distribution. Une première difficulté est évidente ici, puisque nous n'avons pas trouvé de relation significative entre la taille et la durée de vie chez les Lacertilia du Quercy.

Johst & Brandl (1997) suggèrent une explication qui peut être testée avec le matériel des Phosphorites du Quercy : les espèces de petite taille seraient plus sujettes aux extinctions durant les perturbations mineures de l'environnement. Les extinctions massives frapperaient également les espèces de petite et de grande taille mais ces dernières mettraient plus longtemps à récupérer après l'épisode d'extinction.

La Grande Coupure Eocène/Oligocène a exercé une forte pression sur les faunes de Lacertilia du Quercy, cet épisode paraît approprié pour tester les idées émises ci-dessus. Les changements de faunes ont été constatés pour les mammifères du Quercy au tournant Eocène-Oligocène (Hartenberger, 1987 ; Legendre, 1986 ; Vianey-Liaud, 1991), puis chez les herpétofaunes en général et les Lacertilia en particulier (Rage, 1984 ; 1986 ; Augé, 2000 ; 2005)

Les petites et grandes espèces de lézards paraissent également frappées durant la Grande Coupure. Parmi 16 espèces présentes dans le dernier niveau représentatif de l'Eocène (Escamps, MP19), seuls 5 taxons se retrouvent dans le premier niveau de l'Oligocène. Trois de ces taxons sont de grande taille (*Necrosaurus*, *Helvetisaurus*, *Plesiolacerta lydekkeri*), les deux autres de petite taille (*Anguis* et un amphisbaène). Cependant, la suite des événements favorise les taxons de petite taille : les trois taxons de grande taille cités plus haut disparaissent rapidement après la Grande Coupure, le plus récent ne dépasse pas le niveau MP22 dans l'Oligocène inférieur. L'importance des périodes qui suivent immédiatement une crise majeure est ainsi mise en lumière (Erwin, 1998 ; 2001 ; 2004 ; Sepkoski, 1991). Selon Jablonski (2005), la survie d'une espèce à l'une de ces crises n'apporte pas toujours la garantie d'un succès futur et l'on note fréquemment des taxons qui franchissent un épisode d'extinction massif seulement pour disparaître quelques millions d'années plus tard.

Chez les Lacertilia, le renouvellement faunique au cours de l'Oligocène laisse de côté les espèces de grande taille qui ne réapparaissent pas avant la fin de l'Oligocène (Fig. 6). Les mêmes observations valent, en partie, pour les serpents : beaucoup de taxons disparaissent au cours de la Grande Coupure, les assemblages ophidiens sont appauvris au début de l'Oligocène, composés d'espèces de petite taille qui comprennent quelques survivants de l'Eocène (Ivanov *et al.* 2000 ; Szyndlar & Rage 2003). Plus généralement, les assemblages fauniques qui succèdent aux périodes d'extinctions massives sont de petite taille (Bottjer & Gall, 2005 ; Erwin, 1998 ; Taylor, 2004).

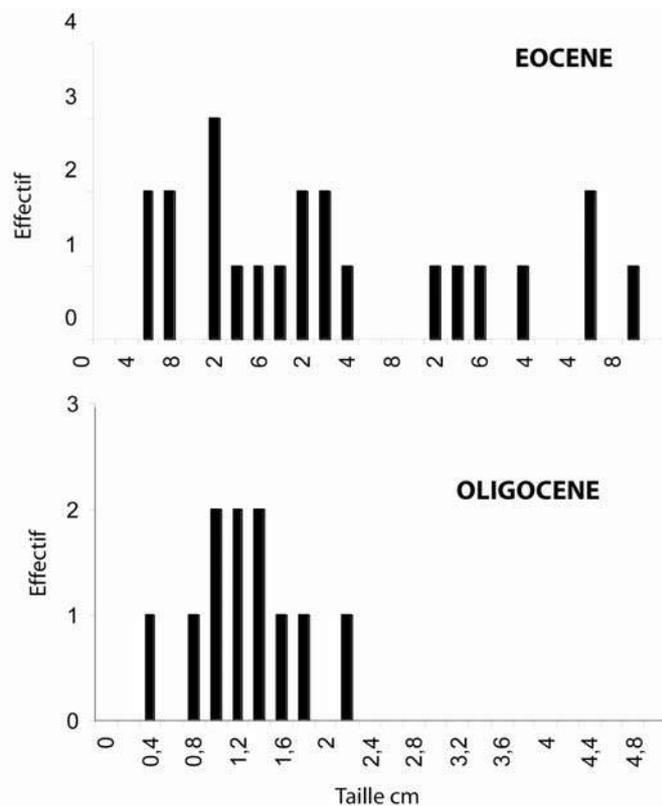


Figure 6 - Répartition des tailles des lézards dans les Phosphorites du Quercy, avant et après la Grande Coupure Eocène/Oligocène. Eocène : répartition avant la Grande Coupure. Oligocène : répartition après la Grande Coupure.

4. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Il est évident que les trois facteurs évoqués dans l'explication de la distribution des tailles peuvent jouer ensemble et qu'un choix entre eux n'est pas forcément nécessaire ni recommandé. D'autre part, les constats faits à partir des Lacertilia des phosphorites du Quercy devront être confrontés à ceux obtenus pour d'autres groupes et étendus à l'ensemble des faunes de Lacertilia disponibles dans le Paléogène européen. Il serait aussi souhaitable de disposer, non plus seulement de mesures métriques, mais des estimations du poids des lézards fossiles. La plus grande sensibilité des espèces de grande taille aux extinctions a toujours fait l'objet de discussions, sans parvenir à un consensus. Cette étude n'y fait pas exception, cependant, elle confirme que les formes de grande taille ont une plus vaste répartition géographique que celles de petite taille et qu'elles récupèrent moins vite, lors des épisodes d'extinction de masse (la Grande Coupure ici). Soulignons aussi l'apport irremplaçable des Phosphorites du Quercy dans ce type d'études. Elles nécessitent une série étendue de gisements, couvrant une période stratigraphique bien définie et avec des modalités de fossilisation comparables, toutes conditions idéalement réunies dans les Phosphorites du Quercy.

Remerciements. Je remercie le comité d'organisation des journées B. Gèze pour son accueil et son soutien lors de ces journées, ainsi que J-C Rage, pour ses conseils au cours de la rédaction de cette contribution.

Références bibliographiques

AUGÉ M. (2000) - Diversité des faunes de lézards du Tertiaire en Europe de l'Ouest. *Bull. Soc. Herp. France*, vol. 96, 5-14.

- AUGÉ M. (2005) – Evolution des lézards du Paléogène en Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, tome 192, 369p.
- BIOCHROM'97 (1997) - Actes du Congrès Biochrom'97. In Aguilar J. P., Legendre S. & Michaux J. (eds.). *Mém. Trav. I'E.P.H.E., Inst. Montpellier* 21 : 817p.
- BLACKBURN T. M. & GASTON K. J. (1994a) – The distribution of body sizes of the world's bird species. *Oikos*, vol. 70, 127-130.
- BLACKBURN T. M. & GASTON K. J. (1994b) – Animal body size distributions : patterns, mechanisms and implications. *T. Eco. Evo.*, vol. 9, n° 12, 471-474.
- BLONDEL J. (1995) - Biogéographie, Collection écologie, 27. *Masson*, 297p.
- BOTTJER D. J. & GALL J.-C. (2005) – La reconquête triasique, l'aube de la biosphère moderne. *Com. R. Paleovol*, vol. 4, n° 6-7, 453-461.
- BROWN J. H. (1981) – Two decades of homage to Santa Rosalia : toward a general theory of diversity. *Am. Zoo.*, vol. 21, 877-888.
- BROWN J. H. & MAURER B. A. (1987) – Evolution of species assemblages : effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American terrestrial avifauna. *Am. Nat.*, vol. 130, 1-17.
- BROWN J. H. & NICOLETTO P. F. (1991) – Spatial scaling of species composition : body masses of North American land mammals. *Am. Nat.*, vol. 138, 1478-1512.
- BROWN J. H., MARQUET P. A. & TAPER M. L. (1993) – Evolution of body size : consequences of an energetic definition of fitness. *Am. Nat.*, vol. 142, 573-584.
- CALDER W. A. (1984) – Size, Function and life-History. *Harvard University Press*, Cambridge, 423p.
- CASE T. J., BOLGER D. T. & RICHMAN A. D. (1992) – reptilian extinctions : the last ten thousand years. In FIEDLER P. L. & JAIN S. K. (eds.) : conservation biology : the theory and practice of nature conservation, preservation and management. *Chapman & Hall*, New York, 91-125.
- CAUGHLEY G. & GUNN A. (1996) - Conservation biology in theory and practice. *Blackwell Science*, 459p.
- DAMUTH J. (1981) - Population density and body size in mammals. *Nature* vol. 290, 699-700.
- EBENMAN B., HEDENSTRÖM A., WENNERGREN U., EKSTAM B., LANDIN J. & TYRBERG T. (1995) – The relationship between population density and body size : the role of extinction and mobility. *Oikos*, vol. 73, 225-230.
- ELTON C. (1927) – Animal Ecology. *Sidgwick and Jackson*, London, 207p.
- ERWIN D. E. (1998) – The end and the beginning : recoveries from mass extinctions. *Tree*, vol. 13, n° 9, 344-349.
- ERWIN D. E. (2001) – Lessons from the past : evolutionary impacts of mass extinctions. *Proc. Nat. Aca. Sc., USA*, vol. 98, 5399-5403.
- ERWIN D. E. (2004) – Mass extinctions and evolutionary radiations. In Moya A. & Font E. (eds.) : evolution from molecules to ecosystems. *Oxford University Press*, New York, 218-228.
- FILHOL H. (1876) - Sur les reptiles des Phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Phil., Paris* II, 27-28.
- FILHOL H. (1877) - Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Pt. II. *Ann. Sc. Géol.*, vol. 8, 1-338.
- FOUFOPOULOS J. & IVES A. R. (1999) – Reptile extinctions on land-bridge islands : life-history attributes and vulnerability to extinction. *Am. Nat.*, vol. 153, n°1, 1-25.
- GANS C. 1975.- Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *Am. Zoo.*, Vol. 15, 455-467.
- GASC J. P. (1965) - Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. I. *Anguis fragilis* (Anguinae, Lacertilia). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2° série, vol. 37, n° 6, 916-925.
- GASC J. P. (1977) - Corrélations anatomiques dans le squelette et la musculature des reptiles serpentiformes. *In Colloque intern. C.N.R.S. 266: mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de vertébrés: 353-363.*
- GASTON K. J. (1988) – Patterns in the local and regional dynamics of moth populations. *Oikos*, vol. 53, 49-57.
- GASTON K. J. & BLACKBURN T. M. (2000) - Pattern and Process in Macroecology. *Blackwell Science*, 377p.
- GOLDBERG P. & NYDAM R. L. (1999) - Estimating body size in extinct lizards. *J. Vert. Pal.*, vol. 19, n° 3, 47A.
- GRASSÉ P. P. (1977)- La rudimentation du point de vue de l'adaptation et de l'évolution. *In Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de vertébrés. Coll. Intern. C.N.R.S.*, vol. 266, 319-326.
- GREER A. E. (1991) - Limb reduction in Squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *J. Herpet.*, vol. 25, n° 2, 166-173.
- GREGORY R. D. (1998) - Biodiversity and body size: patterns among British birds. *Ecography*, vol. 21, n°1, 87-91.
- HARTENBERGER J. L. (1987) - Modalités des extinctions et apparitions chez les mammifères du Paléogène d'Europe. *Mém. Soc. Géol. France, N.S.*, vol. 150, 133-143.
- HARVEY P. H. & PAGEL M. D. (1991) - The comparative method in evolutionary biology. *Oxford university press*, 239 p.
- HERNANDEZ-FERNANDEZ M. & VRBA E. S. (2005) - Body size, biomic specialization and range size of African large mammals. *J. Biogeo.*, vol. 32, 1243-1256.
- IVANOV M., RAGE J.C., SZYNDLAR Z. & VENCZEL M. (2000) - Histoire et Origine géographique des faunes de serpents en Europe. *Bull. Soc. Herpét. France*, vol. 96, 15-24.
- JABLONSKI D. (1996) – Body size and macroevolution. In JABLONSKI D., ERWIN E. & LIPPS J. H. (eds.): evolutionary paleobiology. *University of Chicago Press*, 256-289.
- JABLONSKI D. (2005) - Mass extinctions and macroevolution. In VRBA E. & ELDREDGE N. (eds) : Macroevolution, diversity, disparity, contingency, essays in honor of S. J. Gould. Supplement to *Paleobiology*, vol 31, n° 2, 192-210.

- JOHST K. & BRANDL R. (1997) - Body size and extinction risk in a stochastic environment. *Oikos*, vol. 78, 612-617.
- KLEIBER M. (1962) – The fire of life. *Wiley*, New York, 458p.
- LAWTON J. H. (1995) – Population dynamic principles. In LAWTON J. H. & MAY R. M. (eds.) *Extinction rates*, Oxford University Press, 147-163.
- LEGENDRE S. (1986) – Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of Southern France. *Palaeovertebrata*, vol. 16, n° 4, 191-212.
- LEGENDRE S. (1987) - Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène: structures et milieux. *Münch. Geowissen. Abh. (A)*, vol. 10, 301-312.
- LEGENDRE S. & HARTENBERGER J. L. (1992) - Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene. In PROTHERO D. & BERGGREN W. (eds.): *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press: 516-528.
- LESSA E. P., VAN VALKENBURGH B. & FARINA R. A. (1997) - Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoeco.*, vol. 135, 157-162.
- LOMOLINO M. V. (2005) – Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *J. Biogeog.*, vol. 32, 1683-1699.
- MACHADO A. (1985) – Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in the Canary Islands. *Bönn. Zool. Beit.*, vol. 36, n° 3-4, 563-575.
- McKINNEY M. L. (1990) – Trends in body-size evolution. In McNAMARA K. J. (ed.) *Evolutionary trends*, Belhaven Press, London, 75-118.
- McKINNEY M. L. (1997) – Extinction vulnerability and selectivity. *Ann. Rev. Eco. Syst.*, vol. 28, 495-516.
- MAURER B. A. (1998) – The evolution of body size in birds, II: the role of physiological constraint. *Evo. Eco.*, vol. 12, 935-944.
- MAURER B. A. (1999) – Untangling ecological complexity. *University of Chicago Press*, 251p.
- MAURER B. A., FORD H. A. & RAPOPORT E. H. (1991) – Extinction rate, body size, and avifaunal diversity. *Acta XX congressus internationalis ornithologici*, Wellington 2, 826-834.
- MAURER B. A., BROWN J. H. & RUSLER R. D. (1992) – The micro and macro in body size evolution. *Evolution*, vol. 46, 939-953.
- MORIN P. J. 1999 *Community ecology*. Blackwell Science, 424p.
- NEE S., READ A. F., GREENWOOD J.J. D. & HARVEY P. H. (1991) – The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, vol. 351, 312-313.
- OLIFIERS N., VIEIRA M. V. & GRELLER C. E. (2004) – Geographic range and body size in Neotropical marsupials. *Glo. Eco. Biogeog.*, vol. 13, 439-444.
- PETERS R. H. (1983) – The ecological implications of body size. *Cambridge University Press*, 329p.
- PETERS R. H. & WASSENBERG K. (1983) – The effect of body size on animal abundance. *Oecologia*, vol. 60, 89-96.
- PIMM S. L. (1991) – The balance of nature. *University of Chicago Press*, 434p.
- PIMM S. L., JONES H. L. & DIAMOND J. (1988) – On the risk of extinction. *Ame. Nat.*, vol. 132, n° 6, 757-785.
- RAGE J. C. (1984) - La Grande Coupure éocène-oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et reptiles): problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. *Bull. Soc. Géol. France* vol. 26, 1251-1257.
- RAGE J. C. (1986) - The amphibians and reptiles at the Eocene-Oligocene transition in Western Europe: an outline of the faunal alterations. In POMEROL C. & PREMOLI-SILVA I. (eds.) : *Terminal Eocene Events*, Elsevier, 309-310.
- RAUP D. M. (1991) – Extinction : bad genes or bad luck ? *Oxford University Press*, Oxford, 210p.
- RAUP D. M. (1994) – The role of extinction in evolution. *Proc. Nat. Aca. Sc., USA*, vol. 91, 6758-6763.
- RÉMY J. A., CROCHET J. Y., SIGE B., SUDRE J., De BONIS L., VIANEY-LIAUD M. GODINOT M., HARTENBERGER J. L., LANGE-BADRE B. & COMTE B. 1987.- Biochronologie des phosphorites du Quercy: mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münch. Geowissen. Abh (A)*, vol. 10, 169-188.
- RENOUS S. (1977) - Retentissement de la rudimentation des membres sur leur innervation chez les reptiles squamates. *Coll. Intern. C.N.R.S.*, vol. 266: *mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de vertébrés*: 364-377.
- SEPKOSKI J. J. (1991) – Diversity in the Phanerozoic oceans : a partisan review. In Dudley E. C. (ed.) : *the unity of evolutionary biology*. Dioscorides Press, Portland, 210-236.
- SZYNDLAR Z. & RAGE J.C. (2003) - Non-erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe. *Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Aca. Sc., Krakow*, 109p.
- TAYLOR P. D. (2004) - Extinction and the fossil record. In TAYLOR P. D. (ed.) : *Extinctions in the History of Life*, Cambridge University Press: 1-34.
- TAYLOR C. M. & GOTELLY N. J. (1994) – The macroecology of *Cyprinella* : correlates of phylogeny, body size and geographic range. *Am. Nat.*, vol. 144, 549-569.
- VIANEY-LIAUD M. (1991) - Les rongeurs de l'Eocène terminal et de l'Oligocène d'Europe comme indicateurs de leur environnement. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoeco.*, vol. 85, 15-28.
- WOODWARD G., EBENMAN B., EMMERSON M., MONTROYA J. M., OLESEN J. M., VALIDO A. & WARREN P. H. (2005) – Body size in ecological networks. *Tre. Eco. Evo.*, vol. 20, n° 7, 402-409.

LES FAUNES CHÉLONIENNES FOSSILES DU QUERCY : MISE A JOUR DES CONNAISSANCES

J. CLAUDE ⁽¹⁾ & H. TONG ⁽²⁾

⁽¹⁾ ISE-M, UMR 5554 CNRS, Université de Montpellier 2, 34095 Montpellier, France. E-mail : claude@isem.univ-montp2.fr

⁽²⁾ 16, cours du Liébat, 75013 Paris, France. E-mail: eric.buffetaut@wanadoo.fr

Résumé - Le dernier bilan proposé pour les tortues fossiles du Quercy date de 1978 (Broin, 1978). En plus du matériel inédit de l'époque, une quantité importante de matériel s'est accumulée dans les collections. Le matériel accessible à l'étude permet d'étendre la connaissance taxonomique des tortues du Quercy à 20 gisements. Ce matériel est malgré tout, en général, très fragmentaire. De ce bilan ressort que les assemblages de tortues du Quercy sont largement dominés par les formes terrestres. Les formes aquatiques (Geoemydidae, Chelydridae) sont plus anecdotiques.

Abstract - [An updated overview of the fossil chelonian faunas from Quercy]. Since the last chelonian faunal list published in 1978 (Broin, 1978), numerous turtle remains have been collected from the Tertiary localities in Quercy, in southern France. The material currently available extends our knowledge about the turtle fauna from 10 to 20 karstic localities in this area. Most of these fossil turtles are fragmentary, and can be determined only at the family level. Fossil turtles from Quercy are dominated by terrestrial forms. Aquatic taxa (Chelydridae and Geoemydidae) are scarce.

Mots Clefs - Tortues, Testudinidae, Geoemydidae, Quercy, France

Key-words - Turtles, Testudinidae, Geoemydidae, Quercy, France

INTRODUCTION

La présence de tortues fossiles dans les gisements fossiles du Quercy est connue depuis la fin du XIX^e siècle (Gervais, 1876 ; Filhol, 1877 ; Lydekker, 1889). Ces gisements ont de plus fourni deux taxons dont la répartition géographique semble être restreinte à cette région. Il s'agit du Geoemydidae *Ptychogaster cayluxensis* (Lydekker, 1889) et du Testudinidae *Cheirogaster phosphoritarum* (Bergounioux, 1935). Plusieurs autres taxons eurasiatiques ont été mentionnés dans le Quercy (Broin, 1977, 1978) : *Chelydropsis*, « Emydidae » aquatique, *Dithyrosternon* et *Ergilemys*. La dernière synthèse sur ces faunes est déjà vieille de plus de 25 ans (Broin, 1978), alors que de nombreuses découvertes ont été réalisées ces 25 dernières années. Nous proposons un inventaire faunistique pour les gisements ayant livré du matériel de chélonien qui est diagnostique au moins au niveau familial.

1. MATERIEL EXAMINE

Le matériel étudié ici provient principalement des collections de l'Université de Montpellier 2, qui a réalisé les efforts de collectes les plus récents et où d'anciens fonds sont conservés. Quelques plaques et membres inédits de Testudinidae, provenant de phosphorites de Caylus, ont été retrouvés dans les collections du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon (MHNL). Le matériel de Baraval nous a été confié par Bernard Sigé. Nous n'avons pas eu l'autorisation d'étudier le matériel présent au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), qui comprend une partie des collections de l'Université de Montpellier 2, et donc des spécimens plus complets.

La liste des taxons par gisement est représentée dans le tableau 1.

Stratigraphie	Etages marins	Niveaux repères	Gisements	Taxons											Références		
				Testudinidae						Geoemydidae				autres			
				Testudinidae indet.	Testudinidae à écailles épidermiques très développées	?Cherrogaster	Cherrogaster	Cherrogaster phosphoraum	?Eggenys	Eggenys	Geoemydidae indet.	Psychogaster	Psychogaster caylivensis	Geoemydidae aquatique sans chambre		Dithyrosternon	Chelydridae
Oligocène Supérieur	Chartien	MP28	Pech du Fraysse	●	●		●	●		●	●	●	●		●	Cette étude; Broin, 1977; 1978	
		MP28	Pech Desse	●	●					●	●		●				Cette étude; Broin, 1977; 1978
Oligocène inférieur	Rupélien	MP25	Le Garouillas	●	●		●			●						Cette étude	
		MP25	Rigal Jouet								●						Cette étude
		MP23	Roqueprune 2	●	●												Cette étude
		MP23	Mounayne	●	●												Cette étude
		MP23	Pech Crabit	●	●		●				●	●					Cette étude; Broin, 1977; 1978
		MP23	Itardies	●							●	●		●			Broin, 1977; 1978; Hervet 2004
		MP22	Cavale	●	●												Cette étude
		MP22	Baraval	●	●	●						●		●			Cette étude
		MP22	Mas de Got	●	●												Cette étude
		MP21	Aubrelong 1	●		●						●					
Eocène Supérieur	Priabonien	MP19	Escamps	●							●					Cette étude; Broin, 1977; 1978	
		MP19	Rosière 2	●	●	●			●							Cette étude	
		MP19	Sindou D	●					●								Broin, 1977; 1978
		MP19	Lostange	●	●						●	●		●	●		Cette étude; Broin, 1977; 1978
		MP19	Coânac	●	●												Cette étude
		MP18	Sainte Néboule	●	●						●	●		●			Cette étude; Broin, 1977; 1978
	Bartonien	MP16	Le Bretou								●	●					Rage, 1988
		MP16	Lavergne	●	●							●					Cette étude
Eocène ou Oligocène (anciennes collections)	?	?	Phosphorites de Bach									●				Lydekker, 1889	
	?	?	Phosphorites du Quercy													Bergounioux, 1935	
	?	?	Phosphorites de Caylus	●			●				●					Cette étude	

Tableau 1 : Liste des taxons par gisement. Les gisements en gris correspondent aux gisements contenant des tortues et ayant fait l'objet d'études antérieures. Les gisements en noir correspondent aux données inédites. La présence des taxons est attestée par un rond noir (observée par les auteurs), ou gris (d'après littérature).

2. TAXONS TERRESTRES

Les formes terrestres appartiennent à la famille des Testudinidae, un groupe qui est connu, dès le début de l'Eocène, en Amérique du Nord et en Eurasie (Claude & Tong, 2004). Dans le Quercy, les restes pouvant être attribués à ce groupe indiquent des individus de taille variable (dont la taille de la carapace peut être estimée de 15 cm pour les plus petits à plus de 80 cm pour les plus grands). Le matériel est en général insuffisant pour savoir si ces variations de tailles sont d'ordre taxonomique ou ontogénétique. Pour une grande majorité de restes de Testudinidae observés dans le Quercy, Les écussons cornés recouvrant la dossière (notamment au niveau des plaques costales et périphériques) laissent des empreintes dont la morphologie est assez singulière : un sillon médian bordé de deux bourrelets (Fig. 1). Cette morphologie est associée à l'épaisseur importante des écailles cornées qui recouvraient la carapace osseuse. Ce caractère n'a pas de forte valeur systématique ou diagnostique car il est présent chez des groupes non apparentés de Testudinidae vivant (*Manouria*, *Geochelone*). La

fréquence de ces morphologies dans des sites fossiles de type fluviatile ordinaire semble moindre, et pourrait être la traduction d'un biais taphonomique ou paléocécologique en faveur de leur fossilisation dans le Quercy (microclimats, présence de prédateurs ?).

Il est possible de reconnaître deux grands groupes taxonomiques au sein des formes terrestres :
 - Le premier groupe comprend des espèces au cachet plutôt primitif à la fois pour la dossière et le plastron. Ce groupe est caractérisé par des plaques marginales postérieures souvent légèrement denticulées, la persistance d'une écaille cervicale et de 12 écailles marginales, un faible bourrelet gulaire, l'absence d'une « poche gulaire », et des sillons des écailles anales obliques par rapport à l'axe du corps. Ces caractéristiques sont présentes chez les Testudinidae primitifs (*Hadrianus*, *Ergilemys*, *Manouria*). Broin (1977, 1978) a d'ailleurs rapporté des spécimens du Quercy au genre *Ergilemys*, notamment à cause de l'aspect de l'épiplastron. Ce taxon fossile présente peu de différences avec le genre actuel *Manouria*, connu en Asie du Sud-Est auquel il pourrait être apparenté. L'examen du matériel plus complet et immobilisé au MNHNP, pourrait permettre de revoir les rapports phylogénétiques entre ces taxons.

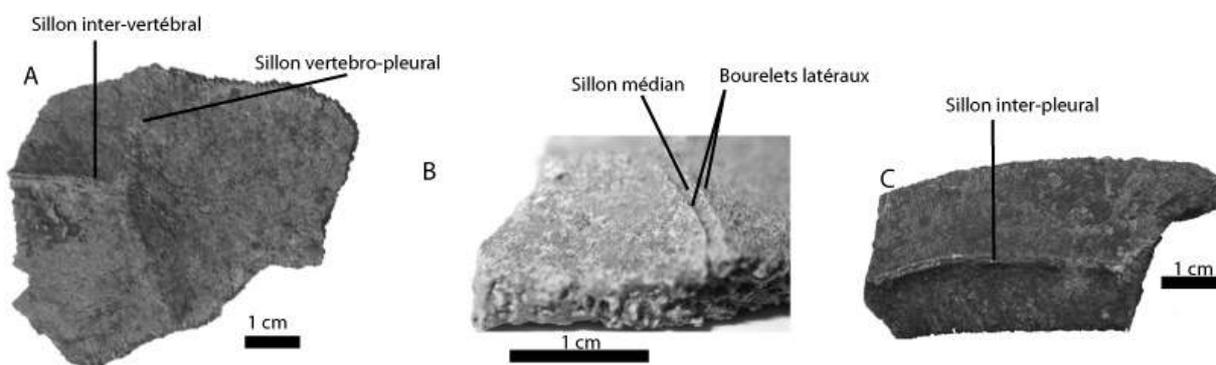


Figure 1. Plaques costales de Testudinidae à écussons épidermiques épais (A: Baraval, B: détail, C: Roqueprune)

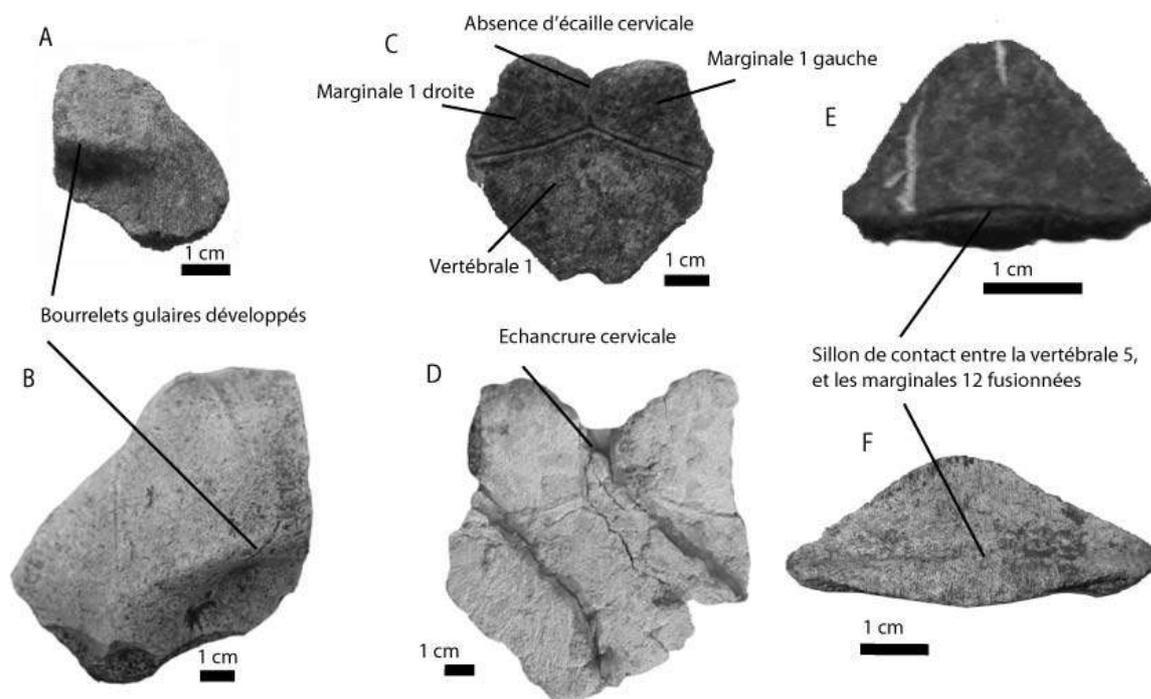


Figure 2 : Plaques isolées dont la morphologie évoque *Cheirogaster*, il y aurait au moins deux morphotypes (cf. les différences entre plaques homologues). A et B: Epiplastrons. A: Pech Crabit. B: Phosphorites de Caylus (MHNL). C et D: Nuchales. C: Pech Crabit. D: Le Garouillas. E et F: Suprapygaes 2. E: Rosière. F: Baraval.

- Le second groupe (Fig. 2) comprend plusieurs formes à fort bourrelet épiplestral, et à « poche gulaire ». Chez ce groupe l'écaïlle cervicale est absente et les deux dernières écaïlles marginales sont fusionnées; par ailleurs les sillons des écaïlles anales sont plus perpendiculaires par rapport à l'axe du corps. Cette morphologie indique un groupe plus évolué et cette association de caractères est connue dans le groupe *Geochelone sensu lato*. Ce groupe apparaît à la fin de l'Eocène en Asie, Europe et Afrique (Claude & Tong, 2004). *Cheirogaster phosphoritarum* appartient sans aucun doute à ce groupe de tortues. *Cheirogaster* - dont l'espèce type *C. maurini* est décrite dans l'Eocène terminal de Gironde - est connu dans le Quercy avec certitude à partir de l'Oligocène inférieur, en particulier à Pech Crabit ; il est également bien représenté au Garouillas et à Pech du Fraysse. En Quercy, il est possible de reconnaître au moins deux morphotypes quand des plaques analogues sont retrouvées dans plusieurs gisements. Nous avons reconnu deux morphotypes de nuchales (échancrée et très échancrée) et deux morphotypes de suprapygales (triangulaire et plus elliptique). Il est fort probable que plusieurs espèces de ce groupe se sont succédées dans le Quercy. Malgré tout, la qualité du matériel (rarement en connection), nous oblige à rester prudent au niveau systématique, d'autant plus que les espèces du groupe *Geochelone* sont connues pour présenter parfois un très fort dimorphisme sexuel.

Les Testudinidae connus dans les gisements les plus anciens du Quercy sont difficiles à rapporter à l'un ou l'autre des deux grands groupes taxonomiques du fait de leur nature fragmentaire. Il semblerait que le premier groupe (*Ergilemys*), plus primitif, soit représenté plus tôt dans le Quercy que *Cheirogaster* car il est connu à partir de l'Eocène supérieur de Sainte Néboule (Broin, 1978).

3. TAXONS AQUATIQUES

Les espèces aquatiques ou semi-aquatiques sont rares, et représentées par du matériel en général très fragmentaire (Fig. 3).

Le genre *Ptychogaster*, forme à charnière hyo-hypoplastrale, est connu dans quelques gisements (notamment dans les gisements les plus jeunes (Pech Desse et Pech du Fraysse). Sa présence reste à prouver pour les niveaux précédents, car ce matériel ne nous a pas été accessible. Ce petit Geoemydidae (20 cm pour la longueur de carapace) ressemble globalement à la plupart des Geoemydidae et Emydidae actuels à charnière. Par analogie, il aurait pu avoir des mœurs semi-terrestres lui permettant des séjours prolongés sur terre, lors de conditions météorologiques plus humides. Les affinités systématiques de *Ptychogaster* parmi les Geoemydidae restent à éclaircir, ce taxon pourrait se rapprocher du taxon asiatique *Geoemyda (sensu stricto)* ou des taxons à charnière d'Asie du Sud-Est (Claude, 2006).

Quelques rares plaques étudiées ici peuvent être rapportées à des Geoemydidae de petite taille qui ne possédaient pas de charnière hyo-hypoplastrale, mais un plastron bien suturé à la dossière. Ces spécimens se rapprochent morphologiquement du groupe *MauRémys (sensu lato)* qui apparaît en Europe sans doute à la fin de l'Eocène. Pour le gisement « les Itardies », Hervet (2004) rapporte une partie antérieure de plastron à un jeune individu appartenant à l'espèce *Provencemys laurenti*. Ce matériel, sans doute attribuable à *Palaeochelys sensu lato*, ne nous semble pas suffisant pour pouvoir être déterminé jusqu'au rang spécifique.

Aucun nouveau matériel ne peut être attribué à l'énigmatique *Dithyrosternon* connu uniquement par une plaque isolée à Lostange, ni au Chelydridae présent à Pech du Fraysse (sans doute un seul individu). Ces taxons semblent présents uniquement dans ces deux localités pour le Quercy et restent exceptionnels. Le Chelydridae a été rapporté au genre *Chelydropsis* (Broin, 1977). Malgré cela, il n'est connu que par quelques éléments qui rendent son attribution générique douteuse, bien que *Chelydropsis* soit à l'époque le seul Chelydridae européen connu. Du matériel supplémentaire est requis pour étayer cette hypothèse, et plus, pour l'attribuer à une espèce de ce genre.

L'absence de pleurodires et de Carettochelyidae est confirmée (ces tortues disparaissent probablement du territoire français respectivement avant les niveaux repères MP14 et MP16). Les Trionychidae bien que présents dans des gisements contemporains et géographiquement proches (en Gironde et Tarn-et-Garonne) sont absents des assemblages du Quercy. Cette absence est sans aucun doute liée à la singularité taphonomique des dépôts des phosphorites.

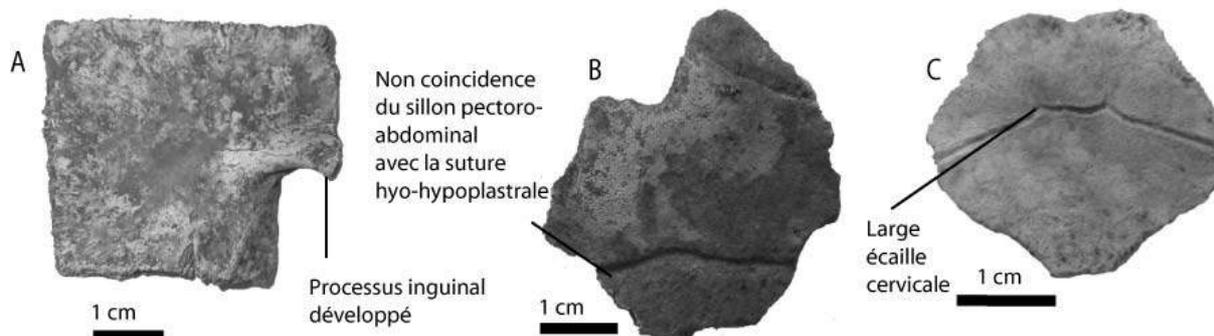


Figure 3. Plaques de Geoemydidae aquatiques. A: hypoplastron, Baraval. B: hypoplastron, Lostange. C: nuchale, Rigal Jouet.

CONCLUSIONS

L'extension du nombre de localités de 10 à 20 vient compléter le registre fossile des familles tortues pour le Quercy pour des âges où ces taxons n'avaient pas encore été signalés (MP 22 et MP 25). Malgré cela, aucun nouveau taxon ne peut être mis en évidence, faute de matériel de qualité. Les formes terrestres sont les plus représentées et les mieux connues dans les phosphorites du Quercy. Les formes aquatiques sont plus rares, mais sont des candidats potentiels pour apporter des informations taphonomiques, voir environnementales quant à la spécificité de tel ou tel gisement. Le caractère unique des phosphorites, en créant un biais en faveur des espèces terrestres par rapport aux gisements formés en eau douce peut permettre de compléter notre connaissance de l'évolution et de la systématique des Testudinidae en Europe. Cette connaissance souffre actuellement d'un manque d'analyse phylogénétique sérieuse. Le matériel du Quercy que nous avons observé est rarement déterminable au niveau générique ou spécifique, car souvent trop incomplet. Il serait donc urgent de pouvoir étudier, ou au moins pourvoir illustrer le matériel plus complet, immobilisé depuis des années au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

De plus, deux espèces ont été fondées sur du matériel plutôt fragmentaire provenant du Quercy. Une révision de l'ensemble du matériel disponible est souhaitable dans le futur le plus proche, afin de connaître l'extension stratigraphique et géographique de ces tortues fossiles et la morphologie générale de taxons dont l'endémicité quercynoise reste à prouver (*Cheirogaster phosphoritarum*, *Ptychogaster cayluxensis*).

Remerciements. Les auteurs tiennent à remercier Bernard Sigé (Lyon), Didier Berthet (Lyon) et Bernard Marandat (Montpellier) pour leur avoir autorisé à étudier le matériel dont ils ont la responsabilité. Nous remercions également Jean-Claude Rage pour sa relecture attentive et les commentaires pertinents qu'il nous a apportés. Cette publication porte le numéro ISE-M 2006-050.

Références bibliographiques

- BERGOUNIOUX F.M. (1935) - Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens. Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mém. Soc. Géol. France*, 25, p. 1-216
- BROIN F. DE. (1977) - Contribution à l'étude des chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé supérieur et du Tertiaire de la France. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 38, 366p.
- BROIN F. DE. (1978) - La poche à phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. *Paleovertebrata*, 8, II-IV, p. 181-190.
- CLAUDE J. (2006) - Convergence induced by plastral kinesis and phylogenetic constraints in Testudinoidea: a geometric morphometric assessment. *Fossil Turtle Research vol. 1, supplement to Russian Journal of Russian Herpetology*, p. 34-45.
- CLAUDE J. et TONG H. (2004) - Early Eocene testudinoid turtles from Saint-Papoul, France, with comments on the early evolution of modern Testudinoidea. *Oryctos*, 5, p. 3-45.
- FILHOL H. (1877) - Recherches sur les phosphorites du Quercy. *Ann. Sc. Géol.*, 8, 561 p.
- GERVAIS P. (1876) - *Zoologie et Paléontologie générales*. Arthus Bertrand Ed. Paris. 2^{ème} série, Ch.III, p. 28-60.
- HERVET S. (2004) - Systematique du groupe « *Palaeochelys sensu lato – MauRémys* » (Chelonii, Testudinoidea) du Tertiaire d'Europe occidentale : principaux résultats. *Ann. Pal.*, 90, p. 13-78.

- LYDEKKER R. (1889) - Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. Chelonia *Trust. Brit. Mus. (Nat Hist)*, London. 239 p.
- RAGE J.C. (1988) - Le gisement du Bretou. (Phosphorites du Quercy, Tarn et Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. I. Amphibiens et Reptiles. *Palaeontographica A*, 205(1-6), p. 3-27.

REPRISES PLIO-PLÉISTOCENES DU PALÉOKARST QUERCINOIS

J.-Y. CROCHET ⁽¹⁾, J.-P. AGUILAR ⁽¹⁾, J. G. ASTRUC ⁽²⁾, N. BOULBES ⁽³⁾, G. ESCARGUEL ⁽⁴⁾,
J. MICHAUX ⁽¹⁾, S. MONTUIRE ⁽⁵⁾, TH. PÉLISSIE ⁽⁶⁾, R. SIMON-COINÇON ⁽⁷⁾ & B. SIGÉ ⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Institut des Sciences de l'Evolution & EPHE (UMR 5554-CNRS) Université Montpellier 2, CC 064, Place E-Bataillon, F- 34095 Montpellier, cedex 5. E-mail : crochet@isem.univ-montp2.fr ; aguilar@isem.univ-montp2.fr ; michaux@isem.univ-montp2.fr

⁽²⁾ Géologue Régional Honoraire BRGM Midi-Pyrénées, 12 rue Michel-Labrousse, BP 1342, F31106 Toulouse. E-mail : jean.astruc@wanadoo.fr

⁽³⁾ Centre Européen de Recherche Préhistorique de Tautavel & UMR-CNRS 5140, F-34000 Lattes. E-mail : nboulbes@aol.com

⁽⁴⁾ Paléoenvironnements et Paléobiosphère (UMR 5125 du CNRS), Université Claude Bernard – Lyon 1, bât. Geode, 2 rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne, France. E-mail : gilles.escarguel@univ-lyon1.fr; bernard.sige@univ-lyon1.fr

⁽⁵⁾ Université de Bourgogne, Biogéosciences & EPHE, UMR-CNRS 5561, 6 Bd Gabriel, F-21000 Dijon. E-mail : Sophie.Montuire@u-bourgogne.fr

⁽⁶⁾ Phosphatières du Quercy, 85 mas de Couderc, F-46260 Limogne en Quercy. E-mail : thierry.pelissie@wanadoo.fr

⁽⁷⁾ Ecole des Mines de Paris, centre d'information géologique, 35 rue St-Honoré, F-77305 Fontainebleau & UMR Syphise, Géologie appliquée, Université Pierre et Marie Curie, 4 place Jussieu F-75005 Paris. E-mail : simon@cig.ensmp.fr

Résumé - L'investigation du paléokarst du Sud-Quercy (France) a révélé en de nombreux points une reprise d'érosion et remblaiement superficiels de la plateforme karstique jurassique, succédant à celle plus généralisée du Paléogène. Cette reprise est marquée par la présence de fossiles, notamment de grands et petits mammifères. La note dresse un inventaire de ces localités dans leur contexte géologique et de leurs restes fossiles. Leurs âges sont distribués depuis le Pliocène supérieur jusqu'à l'Holocène et principalement dans la période du Pléistocène moyen et supérieur (de 0,5 à 0,1 Ma).

Abstract - Investigations of the southern Quercy paleokarst (France) revealed in many places the resumption of both superficial erosion and infilling of the karstified Jurassic platform, this process succeeding to the more generalized one of the Paleogene. Fossils, notably big and small mammals, occur in many sites. A record of these sites is given together with their geological context and fossil content. The sites are Late Pliocene to Holocene in age, most of them being distributed in the Middle to Late Pleistocene time interval (from 0,5 to 0,1 My).

Mots-clés: Quercy, SW France, Karst, Plio-Pléistocène, Mammifères.

Key-words: Quercy, SW France, Karst, Plio-Pleistocene, Mammals.

INTRODUCTION

Le paléokarst quercinois est surtout connu pour ses nombreux remplissages paléogènes. Au cours du Plio-pléistocène, une reprise de la karstification est attestée par des remplissages contenant des vertébrés fossiles, principalement pour la région septentrionale (Philippe, 1986). De longue date et plus récemment, de tels dépôts sont aussi signalés dans la partie méridionale du causse (e.g. Boule, 1906; Astre, 1931, 1957), gisements de La Léoune, Grotte du moulin, La Vayssière, Igue des Rameaux etc... (Clot, 1990; Rouzaud *et al.*, 1990; Jeannet, 2005). La présente note actualise des informations anciennes, parfois inédites, et dresse un inventaire exhaustif des observations et découvertes effectuées sur le terrain lors des prospections systématiques entreprises pour les localités du Tertiaire ancien. Cette actualisation des restes de faunes plio-pléistocènes rend seulement compte de sites non-anthropiques, aucun autre n'ayant été observé à ce jour.

1. LE KARST POLYPHASÉ DU QUERCY

Les différentes données permettent de distinguer deux phases principales de karstification de ce causse.

1. 1. LE KARST PALÉOGÈNE

La première phase est d'âge Crétacé supérieur - Paléogène et correspond aux remplissages éocène, oligocène et miocène inférieur qui sont accessibles grâce aux travaux des carrières phosphatières de la fin du siècle dernier.

Présentement, les cavités plus ou moins complètement vidées forment de très grandes salles (Escamps, Pech Crabit, Roqueprune ...) qui correspondent à des zones de convergence des eaux souterraines relativement profondes sous la surface initiale du causse. Ces zones artificiellement vidées ne dépassent que très rarement les 50 mètres de profondeur (St-Jean-de-Laur: record de 75 mètres). Des galeries (Pech du Fraysse, Itardies, La Plante...) et des puits tronqués (Sainte-Néboule, Coustal, etc...) ont le plus souvent fonctionné en conduites forcées, zones de transfert des eaux de l'exokarst vers l'endokarst sous climat tropical. Les concrétions calcitiques anciennes, très altérées, sont rares (Gardiol 3, Mémerlin, Mas de Got ...). L'apatite s'est accumulée en masse et a épigénisé les restes de vertébrés fossiles.

1. 2. LE KARST PLIO-PLÉISTOCÈNE

Dès le Miocène, l'approfondissement du réseau hydrographique a induit un potentiel de karstification. Une forte reprise d'érosion de la surface du causse est effective dès le Pliocène et se prolonge dans le Pléistocène; les gorges profondes (postkarst) du Lot, du Célé et de l'Aveyron en témoignent. La couverture oligo-miocène est largement déblayée et la table jurassique semblablement, sur une épaisseur pluridécamétrique, plus importante dans la partie la plus septentrionale du causse quercinois. Les drainages qui, durant la période paléogène, s'effectuaient vers les bassins endoréiques, occidentaux (Agenais) ou orientaux (Asprières, Varen) (Astruc *et al.*, 1995 ; 2000), s'orientent à partir du Miocène selon les dominantes hydrographiques actuelles (Dordogne, Lot, Aveyron) (Sigé *et al.*, 1991 ; Astruc *et al.*, 2000) . Le karst plio-pléistocène du Quercy est rarement représenté par des cavités de grande taille (*cf.* ci-dessous). Contrairement aux cavités du Paléogène : 1° les concrétions calcitiques y sont abondantes ; et 2° les éléments inclus ne sont pas épigénisés par l'apatite.

1.2.1. Le karst à remplissage anthropique

Les sites anthropiques sont, pour la plupart, des petits abris situés à la base de falaises, et pouvant se prolonger par des galeries peu inclinées (*e.g.* Jaubert *et al.*, 1992 ; découverte récente: la petite grotte de Pech de Cavaniès, Lelouvier *et al.* 2005). De grandes cavités existent cependant : Coudoulous 1 (Jaubert *et al.*, 2005), Foissac (Cours *et al.*, 1984). Certaines, reprenant éventuellement des réseaux paléogènes, se développent sur des centaines de mètres (grottes ornées de Pech Merle, Bruniquel).

1.2.2. Le karst à remplissage non-anthropique (celui qui fait l'objet de cette note).

Les datations pliocènes et pléistocène des remplissages sont justifiées par des restes paléontologiques. Leur situation géographique est indiquée sur la carte (Fig.1). Le tableau 2 synthétise les données chronologiques.

Deux catégories sont à considérer selon le contexte, en relation ou non avec le karst paléogène.

- A. Localités en relation avec le karst paléogène

* A.1. Localités avec faune pliocène

Pech Desse-P: remplissage de l'Oligocène supérieur (MP 28) d'un conduit anguleux, peu profond. Le tamisage des argiles prélevées *in situ* a livré 2 molaires supérieures de *Stephanomys donnezani*, espèce reconnue dès la fin du Pliocène inférieur (MN 15).

Vielase-P : une molaire de *Stephanomys donnezani* a été trouvée dans le site bien daté de l'Eocène inférieur (MP 10) (Legendre *et al.*, 1992). Cette contamination pliocène dans un contexte Eocène est imputable à des coulées gravitaires à partir de la surface au cours de l'exploitation industrielle du site (celle-ci procédant très généralement de la surface vers la profondeur, et non par mine sauf dans un seul cas rapporté, Th. P.).

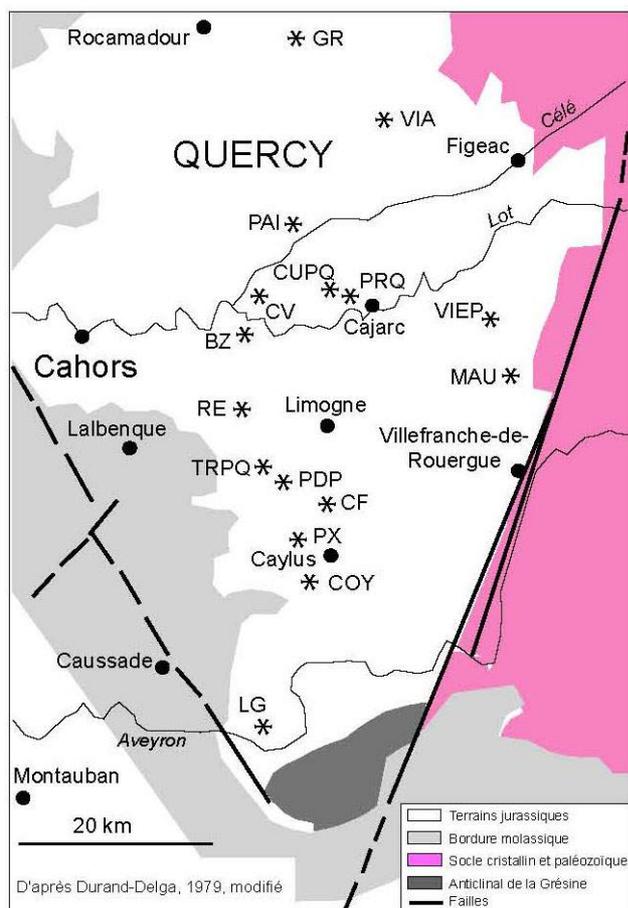


Figure 1 - Localisation géographique des sites étudiés:

BZQ : Bouziès-Q ; CF : Cuzoul de Frayssinet
 COYQ : Coyrou-Q ; CUQ : Cuzal-PQ ; CV
 Combe de Vals ; GR : Gramat ; LG : Le
 Garrigue ; MAU : Mauriac ; PAI : Pailhès
 PDP : Pech Desse-P ; PRQ : Prajoux-Q ; PX
 Pexoumbarayré ; RE : Revel ; TRQ : Trifon
 PQ ; VIA : Viazac ; VIEP : Vielase-P.

* A.2. Localités avec faune plio-pléistocène

Cuzal-PQ : la localité de Cuzal (près Mémerlin) est datée de l'Eocène moyen, MP 13 (Marandat *et al.*, 1993). La présence, dans ce locus, d'une molaire de rongeur muridé (*Apodemus* ?) connu durant le Plio-Pléistocène est consécutive à un débouillage de terrier supérieur, et/ou un coulage lors de l'exploitation industrielle.

Trifon-PQ : le cas de Trifon est particulier parce que le site d'origine n'est pas une poche, mais un terril minier entre deux poches profondes et proches, vidées de leur remplissage paléogène, l'une encore ouverte (Coulou), l'autre (sans nom) comblée par les riverains. Les lavages de sédiments ont permis d'identifier deux molaires d'un possible *Apodemus dominans*, espèce reconnue durant le Plio-Pléistocène.

* A.3. Localités avec faune pléistocène et holocène (tabl. 1)

Bouziès-Q (Fig. 2A): ce gisement correspond à une fissure au long développement oblique, très marquée sur le relief de falaise du Lot, qu'il domine d'une centaine de mètres. Au-dessus d'un plancher qui porte la base d'un pilier stalagmitique, se superposent un banc argileux brun et un cailloutis. Au contact de ces deux derniers niveaux sont présents des restes de micromammifères. Cette fissure s'ouvre à 10 m d'un conduit tronqué dont le remplissage argilo-sableux, fin, contient des restes de mammifères éocènes (Maitre *et al.*, 2006). Dans l'extension profonde de ce contexte diaclasé, le conduit à remplissage holocène recoupe vraisemblablement le conduit éocène, et a pu en évacuer le contenu, ou mettre au contact des remplissages d'âge différent, voire éventuellement reprendre du matériel éocène dans le remplissage holocène. Cela toutefois n'a pas été constaté.

Coyrou-Q : dans la carrière en exploitation de Coyrou (Jurassique supérieur) près de Caylus, la visite assidue de l'exploitation, en constante avancée depuis les années 80, a permis d'observer et d'exploiter plusieurs poches contenant des vertébrés éocènes d'âge varié [Coyrou 1-2, Coyrou 3, etc... (Legendre *et al.*, 1995)]. En juin 1995, vers le centre nord du front de taille, nous avons observé une fissure étroite (ca 70 cm) comblée par une argile rouge-brun riche en pisolites, amalgamée dans une argile de couleur ocre (l'un et/ou l'autre faciès éventuellement fossilifères, ce qui n'a pas été vérifié dans

Insectivores											
<i>Talpa minor-caeca</i>	+										
<i>Sorex minutus</i>		+									
<i>Sorex araneus</i>		+									
2 Crocidurinae indet.		+									
Carnivores											
<i>Mustela nivalis</i>		+									
<i>Panthera spelaea</i>								+	+		
<i>Ursus spelaeus</i>										+	
Ongulés											
<i>Capreolus</i> sp.		+									
<i>Cervus elaphus</i>						+					
<i>Bos</i> sp.	+										
<i>Bos primigenius</i>				cf.							
<i>Bison priscus</i>								+			
<i>Rangifer tarandus</i>										+	
<i>Megaloceros giganteus</i>										+	
<i>Equus caballus</i>								+		+	+
<i>Palaeoloxodon antiquus</i>						+					

Tableau 1 - Listes fauniques des mammifères recueillis dans les sites Pléistocène supérieur et holocène non anthropisés du causse quercinois.

Ages Ma	Périodes	Gisements * gisements paléogènes	Quelques taxons caractéristiques (Glozzi <i>et al.</i> , 1997; Kowalski, 2001)	
			Rongeurs	Grands mammifères
0,1 0,5 0,9 1,0	Holocène sup. moy. inf.	Bouziès-Q Mauriac La Garrigue Combe de Vals Prajoux-Q Revel Pailhès Gramat Cuzoul Coyrou-Q Pexoumbarayré	<i>A. agrarius</i> <i>M. oeconomus</i>	<i>Arvicola</i> <i>Bison priscus</i> <i>Panthera spelaea</i> <i>Equus caballus</i> <i>P. antiquus</i>
		Viazac	<i>M. gregaloides</i> <i>Ptilomys episcopalpis</i> <i>M. blanci</i>	<i>Apodemus</i>
		Cuzal-PQ* Trifon-PQ*		
1,8 3,0	Pliocène sup.	Vielase-P* Pech Desse-P*	<i>S. donnezani</i>	

Tableau 2 - Répartition chronologique des gisements cités.

- B. Localités issues de la karstification plio-pléistocène

L'autre grande catégorie de dépôts karstiques recelant des éléments fauniques pléistocènes concerne des remplissages sans relation apparente avec des remplissages anciens. Il s'agirait donc d'une nouvelle génération de cavités.

Dans ce contexte, les avens et lapiaz pléistocènes ont servi de pièges à micro- et macro-vertébrés non épigénisés par l'apatite. Le tableau 1 donne les listes fauniques. Les parois des avens peuvent être recouvertes de concrétions abondantes.

Combe-Nègre : un site particulier est celui de Combe-Nègre dans la région de Lugagnac. Dans la grotte de ce nom, de morphologie karstique typiquement pléistocène, le remplissage argileux à planchers calcitiques recelait de nombreux restes osseux de vertébrés, certains en connexion anatomique. Des pilleurs clandestins ayant détruit les niveaux fossilifères au moyen d'un marteau-piqueur, aucun échantillon déterminable n'a pu être retrouvé.

Combe de Vals (à l'Est de Cabrerets) : la surface lapiazée des terrains jurassiques laisse voir une croûte carbonatée de faible extension et d'épaisseur inconnue. Cette dernière contient des restes osseux de grands et petits mammifères.

Cuzoul-de-Frayssinet (proche de Jamblusse) : en relation avec cette grotte de morphologie pléistocène, riche en planchers calcitiques et dépôts d'argiles fines, un conduit vertical rempli d'un cailloutis à ciment meuble a livré quelques os de bovidés.

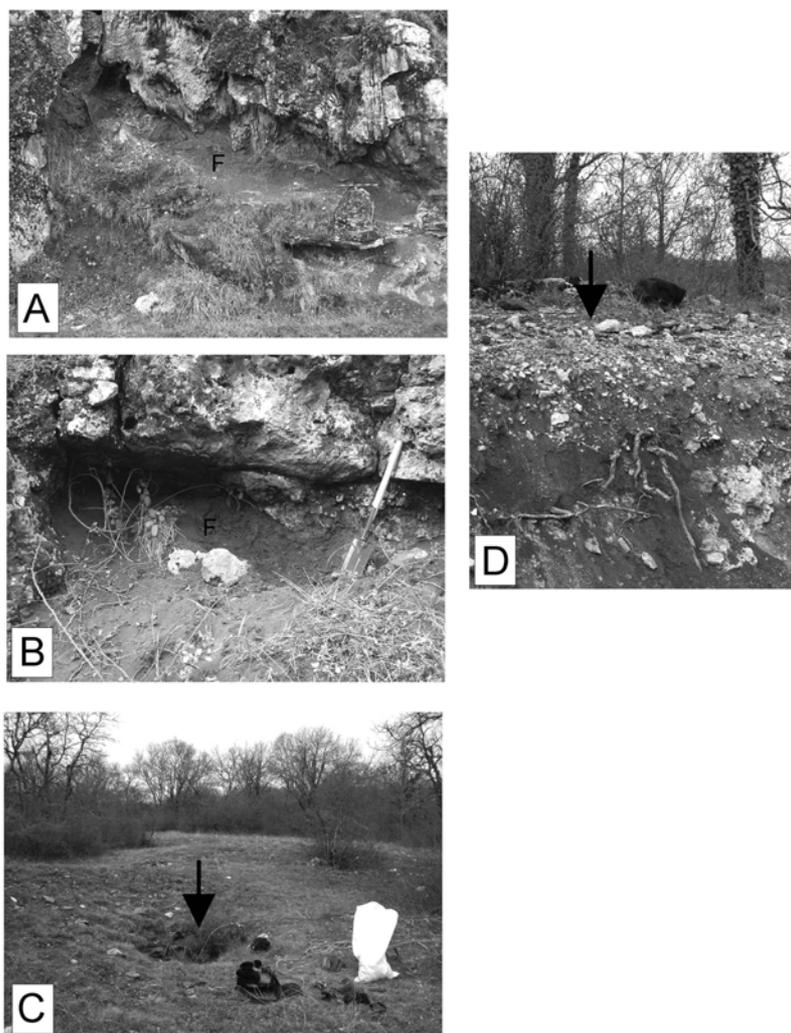


Figure 2 - Quelques nouveaux sites :

A - Bouziès-Q ; B - Mauriac ; C - La Garrigue ; D - Viazac. F : niveau fossilifère.

Gramat : près de Gramat, des travaux liés à la construction d'une habitation ont mis au jour les restes d'un éléphant antique, piégés dans un lapiaz rempli d'argile rouge (Crochet *et al.*, 1996).

La Garrigue (Fig. 2C) : ce petit aven de diamètre métrique situé au sud de la plateforme quercinoise a livré quelques restes de micro- et de grands mammifères.

Mauriac (Fig. 2B) : à Mauriac, près de Villeneuve d'Aveyron, une argile brune et non consolidée a piégé quelques restes de rongeurs dans une poche du calcaire jurassique, révélée dans un ancien front de carrière.

Paihès (près de Marcilhac) : les parois concrétionnées de l'entrée de ce petit aven montrent des fragments osseux fossiles. Des restes fragmentés de grands mammifères ont été abandonnés à proximité, après leur extraction par des fouilleurs inconnus.

Viazac (Fig. 2D) : près de Livernon, des travaux routiers ont recoupé un lapiaz ou la partie superficielle d'un ancien aven comblé, qui a livré de grands et petits mammifères dans une poche argileuse, à minéralisations calcitiques.

2. LES FAUNES RECUEILLIES ET LEURS ÂGES

Les grands mammifères présents dans ces localités sont connus, du moins en Italie, dès le Pléistocène moyen (Gliozzi *et al.*, 1997), la microfaune, et plus particulièrement les rongeurs, permet dans certains cas de préciser l'âge de ces localités. Les molaires inférieures et supérieures sont respectivement dénommées par m et M ; les mesures sont exprimées en millimètres.

Bouziès-Q

Arvicola sp., 2 m1; *Microtus (Terricola)* sp., 1 m1 cassée ; *Clethrionomys glareolus*, 8 m1 ; *Microtus gregalis*, 1 mandibule.

Apodemus cf. *agrarius* (Fig. 3 a-d) : 1 m1 (1,78 x 1,07), 3 m2 (1,15 x 1,00; 1,24 x 1,05; 1,24 x 1,09), 3 m3? (0,92 x 0,79; 0,97 x 0,82; 0,95 x 0,82), 3 M2 (1,20 x 1,06; 1,25 x 1,11; 1,21 x 1,08); les M2 sont caractérisées par l'absence de t3. Ces molaires sont proches morphologiquement des dents de l'espèce actuelle *A. agrarius* avec toutefois quelques petites différences.

Apodemus sylvaticus (Fig. 3 e-h) : plusieurs mandibules et dents isolées (Tabl. 3)

Eliomys quercinus : 1 p4 (1,41 x 1,27), 1 m1 (1,33 x 1,71), 1 M1-2 non mesurable.

Muscardinus avellanarius : 1 M1 (1,93 x 1,35), 1 M2 (1,34 x 1,33 minimum), 1 M3 non mesurable, 1 m1 (1,78 x 1,23); la M1 possède 5 crêtes, la m1 6 crêtes).

Sciurus vulgaris 1 p4 (1,82 x 1,45).

Une quinzaine d'os de *Lepus europeus* et une troisième phalange postérieure de *Capreolus*.

	n	L min	L moy	L max	l min	l moy	l max
m1	24	1,68	1,85	1,94	1,05	1,12	1,18
m2	11	1,18	1,26	1,36	1,00	1,11	1,21
m3	13	0,99	1,03	1,09	0,87	0,94	1,02
M1	19	1,85	1,97	2,13	1,17	1,24	1,30
M2	16	1,19	1,30	1,41	1,09	1,20	1,24
M3	8	0,79	0,86	0,93	0,87	0,94	1,02

Tableau 3 - Mensurations des dents de *A. sylvaticus* de Bouziès-Q

Cette microfaune est caractérisée par la présence de *Apodemus* cf. *agrarius* signalé ici pour la première fois, en contexte homogène, en Europe occidentale. D'après Kowalski (2001), cette espèce est actuellement répartie en Europe centrale où elle serait arrivée très récemment, au début de l'Holocène. En conséquence, le gisement de Bouziès-Q daterait, au plus vieux, du début de l'Holocène. L'absence de calcification sur l'ensemble du matériel (rongeurs et insectivores) vient à l'appui de cette hypothèse.

Combe de Vals

Microtus (Terricola) sp., 2 m1 ; *Microtus arvalis-agrestis*, 1 m1 fragmentée ; *Microtus gregalis*, 1 m1 cassée dans sa partie postérieure

Apodemus sylvaticus : 2 m2 (1,22 x 1,09; 1,28 x 1,11), 1 M1 (- x 1,28), 1 M2 (1,05 x 1,22), 1 M3 (0,82 x 0,80)

Allocricetus sp.: 1 m2? (- x 1,20)
 Lagomorphe (dents de lait) de *Lepus europeus*?
 Crociduriné indét. : une m2 (1,3 x 0,80).
 Ongulés et carnivores dont le matériel est égaré (collection H. Tussac).
 Cette association indique un âge qui ne peut être plus ancien que le Pléistocène moyen.

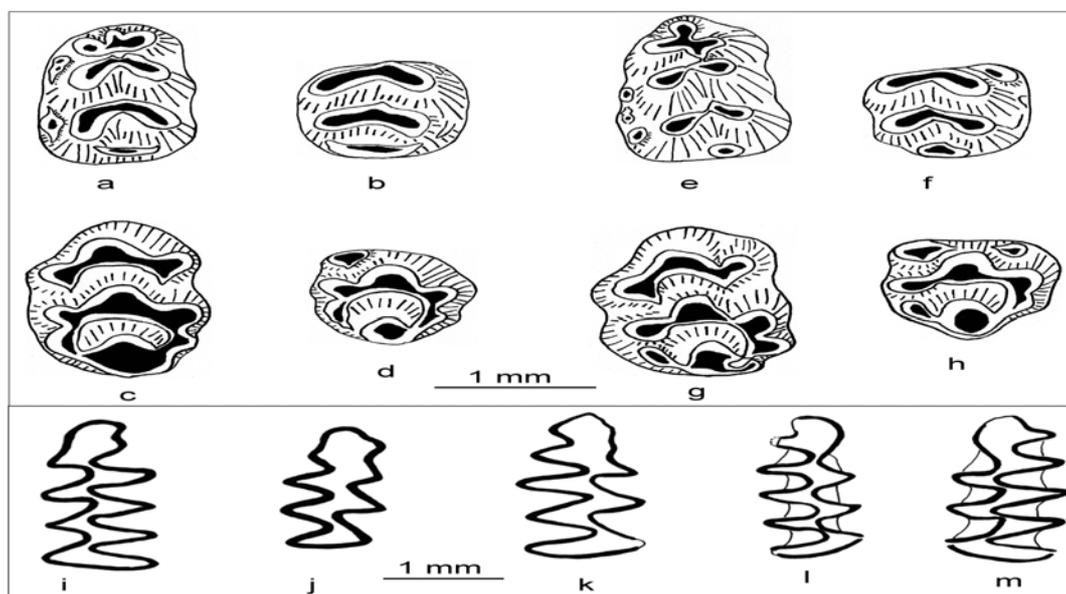


Figure 3 - (a-d) *Apodemus* cf. *agrarius* de Bouziès-Q : a - m1 g (1,78 x 1,07), b - m2 d. (1,24 x 1,09), c - M1 g. (1,97 x 1,17), d - M2 g. (1,20 x 1,06). - (e-h) *Apodemus sylvaticus* de Bouziès-Q : e - m1 g (1,85 x 1,15), f - m2 d. (1,19 x 1,10), g - M1 g. (1,89 x 1,26), h - M2 g. (1,27 x 1,18). - i - *Pliomys episcopalis* de Viazac : m 1 g. (2,53 x 1,01) - j - *Ungaromys nanus* de Viazac : m1 d. (2,05 x 0,82) - k - *Mimomys* (taille *M. blanci*) : m1 d. (2,42 x 1,05) - l - *Microtus gregaloides* de Viazac : m1 d. (2,35 x 0,85) - m - *Microtus oeconomus* de Mauriac : m1 g. (2,47 x 1,63).

Cuzoul de Frayssinet

Bos primigenius très probable représenté par un fragment (diaphyse) d'humérus g. et une apophyse épineuse (vertèbre dorsale). Age : Pléistocène moyen au plus vieux.

Gramat

Un palais avec ses deux maxillaires de *Palaeoloxodon antiquus* décrit par Crochet *et al.* (1996). Age : Pléistocène moyen au plus vieux.

La Garrigue

Microtus (Terricola) sp. 1 M3 et un humérus gauche de *Cervus elaphus*. Age : Pléistocène moyen au plus vieux.

Mauriac

Cette localité a livré exclusivement des micromammifères :

Arvicola terrestris (1 crâne, 2 m1) et nombreuses autres molaires; *Microtus oeconomus* 1 m1 (2,47 x 1,63) (Fig. 3 m) et autres molaires.

Apodemus sylvaticus, 1 M1 (1,96 x 1,38), 1 M2 (1,20 x 1,26), 1 M3 (0,93 x 0,91), 3 m1 (1,98 x 1,23 ; 1,93 x 1,10 ; 2,03 x 1,18)

Eliomys quercinus, 1 M1 (1,33 x 1,72), 1 m1 (1,44 x 1,68)

La présence du rongeur *Microtus oeconomus* permet de préciser l'âge du dépôt. En effet, ce dernier est signalé en Europe vers la fin du Pléistocène moyen (Kowalski, 2001) et au Pléistocène supérieur en Italie (Gliozzi *et al.*, 1997; Kowalski, 2001).

Pailhès

Bison priscus est représenté par une m3 d, un cubo-naviculaire droit et deux premières phalanges.

Equus caballus représenté par un fragment dentaire, trois phalanges et une extrémité distale d'un métapode. Age : Pléistocène moyen au plus vieux.

Pexoumbarayré in Astruc *et al.* (1994)

Panthera spelaea est représentée par une P4 g. Age : Pléistocène inférieur au plus vieux.

Prajoux-Q

Un squelette de *Panthera spelaea* exposé au MNHN de Paris. Age : Pléistocène inférieur au plus vieux.

Revel

Esquilles d'os, une incisive de rongeur, un bout d'émail d'Arvicolidé indéterminé.

Equus caballus représenté par 4 molaires supérieures, *Rangifer tarandus* par une M2 g., *Megaceros giganteus* par une M2 g et *Ursus spelaeus* par une C sup. g. et une I3 g. Age : Pléistocène inférieur au plus vieux.

Coyrou-Q

Equus caballus de morphologie würmienne représenté par un maxillaire.

	lat	DMD occlusal	DVL occlusal	DMD protocône	Indice protoconique
P2	d	39,7	23,7	9,3	23,43
P3	d	30,7	28,6	11,3	36,81
P4	d	28,6	27,2	10,9	38,11
M1	d	25,5	26,3	11	43,14
M2	d	26,6	25,9	13,1	49,25
M3	d	29,4	22,6	13,2	44,90

Tab. 4 - Mensurations des dents de *E. caballus* de Coyrou-Q

Viazac

Cette localité a livré surtout des micromammifères parmi lesquels les rongeurs sont assez diversifiés et forment une part prépondérante :

Microtus gregaloides (Fig. 3 l), 4 m1; *Mimomys* (taille *M. blanci*) (Fig. 3 k), 1 m1; *Ungaromys nanus* (Fig. 3 j), 4 m1; *Pliomys episcopalis* (Fig. 3 i), 2 m1.

Apodemus sylvaticus 1 m1 (1,67 x 1,01).

Apodemus epimelas 1 m1 (2,11 x 1,26), 1 m2 (1,36 x 1,21), 1 m3 (1,15 x 1,00) 1 M1 (2,18 x 1,41), 1 M3 (0,94 x 1,00).

Eliomys quercinus 2 p4 (1,46 x 1,45; 1,34 x 1,30) 1 m1 (1,53 x 1,75), 1 m2 (1,52 x 1,83), 1 m3 (1,32 x 1,43), 2 P4 (1,11 x 1,62; 1,11 x 1,64) 5 M1-2 (1,37 x 1,80; 1,38 x 1,80; 1,29 x 1,75; 1,44 x 1,89; 1,46 x 1,84) 2 M3 (1,37 x 1,75; 1,36 x 1,75). Sur les molaires supérieures, il y a deux centrolophes, le centrolophe antérieur est le plus long mais n'atteint pas la moitié de la couronne.

Le lagomorphe *Oryctolagus* est représenté par des os et des dents.

Les insectivores sont représentés par une M2 g du groupe *Talpa minor-caeca*.

Les grands mammifères sont représentés par une paroi labiale de M1 g attribuée à *Bos* sp., et des restes indéterminés d'ossements de grande taille

L'association, *Microtus gregaloides*, *U. nanus* et *Mimomys* (taille *blanci*), indique un âge voisin de 1 Ma. (Gliozzi *et al.*, 1997).

En conclusion, l'âge de la plupart de ces localités s'échelonne du Pléistocène moyen à l'Holocène, une seule localité (Viazac) est plus ancienne (limite Pléistocène inférieur et moyen) (Tabl. 2).

CONCLUSIONS GENERALES

Au contact ou à proximité de remplissages paléogènes, les observations acquises tendent à démontrer qu'un déblaiement superficiel des remplissages anciens paléogènes (Pech Desse, Vielase) a créé des dépressions de faible ampleur qui ont piégé des dépôts fossiles d'âge pliocène à pléistocène ancien. Ils pourraient témoigner d'un enregistrement karstique de phénomènes d'érosion pliocènes, semblables à ceux constatés dans le Sud de la France durant cette période, comme à Saint-Maximin

(Gard) (Rémy *et al.*, 1997). Mélangés avec des restes paléogènes, de très rares fossiles pliocènes ou pléistocènes isolés ont été récoltés dans des argiles polluées au cours de leur exploitation minière, ou sur les haldes liées à l'exploitation de la phosphorite (e.g. Trifon).

Les avens pléistocènes autonomes (sans relation visible avec le karst paléogène) sont de petite dimension et de faible profondeur (moins de 10 mètres: endokarst superficiel). De nouveaux remplissages argileux, accompagnés de brèches à matériaux clastiques et de concrétions calcitiques, comblent partiellement ces nouveaux espaces. Des zones lapiazées (exokarst) ont parfois servi de pièges à fossiles comme à Cancel, près de Gramat (Crochet *et al.*, 1996). Elles sont consécutives à une activité karstique naturelle récente (Pléistocène).

Des cavités de très grande taille, mais toujours en relation avec la nappe phréatique locale holocène et actuelle, constituent des exceptions notoires. A ce titre, on peut citer : le réseau noyé des Chartreux à Cahors, celui des sources de la Bonnette près de Caylus, l'igüe d'Aujols (près d' Arcambal) ou le gouffre de Padirac avec sa rivière souterraine qui évolue vers des formes postkarst (futurs gorges) et dans lequel un site paléontologique anthropique a été découvert (Philippe *et al.*, 1986).

Remerciements. Les auteurs remercient M. Henri Tussac, Cahors, ingénieur forestier honoraire, pour avoir signalé les sites de Combe de Vals et de Bouziès-Q, et déposé ses collections dans une collection publique, et de même M. Antoine Galan celui de Cuzoul de Frayssinet. Les sites de Mauriac, La Garrigue, Pailhès, Gramat et Pexoumbarayré ont été repérés par Jean-Guy Astruc, celui de Viazac par Régine Simon-Coinçon. Nous remercions le Dr. Rainer Hutterer du Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig de Bonn pour le prêt du matériel actuel de *A. agrarius* ainsi que M. Bertrand Defoix du Musée Lemozi de Cabrerets pour son accueil.

Publication ISE-M UMR 5554 CNRS n° 2006-012

Références bibliographiques

- ASTRE G. (1931) - Mammifères fossiles du Pléistocène récent des Phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, Toulouse, vol. 61, 191-194.
- ASTRE G. (1957) - Présence de l'Elan à Caylus dans la faune terminale des poches à phosphorite du Quercy. *Mammalia*, vol. 21 n°3, 238-240.
- ASTRUC J. G., LEGENDRE S., MARANDAT B., MONTUIRE S., SUDRE J. & SIGÉ B. (1994) - Redécouverte du "Lion de Cajarc", *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) d'âge pléistocène supérieur, sur le Causse méridional du Quercy, en contexte de karst polyphasé. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, Toulouse, vol. 130, 79-83.
- ASTRUC J., G., CUBAYNES R., FABRE J.- P., GALHARAGUE J., LEFAVRAIS-RAYMOND A., MARCOULY R., PÉLISSIÉ, T., REY J. & SIMON-COINÇON R. (1995) - Notice explicative, Carte géol. France (1/50 000), feuille Souillac (809). Orléans : B.R.G.M.
- ASTRUC J., G., CUBAYNES R., DURAND-DELGA M., LEGENDRE S., MURATET B., PAJOT B., PÉLISSIÉ, T., REY J. & SIGÉ B. (2000) - Notice explicative, Carte géol. France (1/50 000), feuille Nègrepelisse (931). Orléans : B.R.G.M.
- ASTRUC J.G., ESCARGUEL G., MARANDAT B., SIMON-COINÇON R. & SIGÉ, B. (2000) - Floor-age constraining of a tectonic paroxysm of the Pyrenean orogen. Late Middle Eocene mammal age of a faulted karstic filling of the Quercy phosphorites, south-western France. *Geodinamica Acta*, vol. 13, 271-280.
- BOULE H. (1906) - Les grands Chats des cavernes. *Ann. Paléontologie*, vol.1, n°1-2, 69-95.
- CLOT A. (1990) - Déterminations de paléontologie quaternaire dans le bassin de la Garonne. *Bull. Soc. Méridionale de Spéleo. et Préhist.*, n° 30, 23-24.
- COURS S., DUDAY H., DU FAYET DE LA TOUR A., GARCIA M. & ROUZAUD F. (1984) - La grotte de Foissac. *Archéologia*, n° 192, 192-193.
- CROCHET J.-Y., ASTRUC J.-G., HUGONIE L., MARANDAT B., SIGÉ B. & SUDRE J. (1996) - Un éléphant antique, *Palaeoloxodon antiquus* (Falconer & Cautley, 1847), sur le causse de Gramat (Lot, France). *Bull. Soc. Hist. Nat.*, Toulouse, vol. 132, 71-75.
- DURAND DELGA M. (1979) - Le massif de la Grésine, Tarn : ses enseignements géologiques. Académie de Toulouse Documents C.R.D.P.
- GLIOZZI E., ABBAZZI L., ARGENTI P., AZZAROLI A., CALOI I., CAPASO BARBATO L., DI STEPHANO G., ESU D., FICARELLI G., GIROTTI O., KOTSAKIS T., MASINI F., MAZZA P., MEZZABOTA P., PALOMBO M.R., PETRONIO C., ROOK L., SALA B., SARDELLA R., ZANALDA E. & TORRE D. (1997) - Biochronology of selected Mammals, Molluscs and Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Riv. Ital. Paleont. Strat.*, vol. 103, n°3, 369-388.
- JAUBERT J., BRUGAL J.P., JEANNET M., KERVAZO B., MOURRE V. (1997) - Tour-de-Faure : Coudoulois I. *Min.Cult.et Franc., Dir. Patrimoine, Serv. Rég.de l'Archéologie*, Bilan Scientifique de la région Midi-Pyrénées 1996 : 135-137.

- JAUBERT J., KERVAZO B., BAHAIN J.J., BRUGAL J.-P., CHALARD P., FALGUERES Ch., JARRY M., JEANNET M., LEMORINI C., LOUCHARD A., MAKSUD F., MOURRE V., QUINIF Y. & THIEBAUT C. (2005) - Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy : Bilan pluridisciplinaire. In *Données récentes sur les modalités de peuplement en Europe*, N. Molines, M.H. Moncel, J.L. Monnier (éds), (Actes du Coll.intern.Rennes, 22-25 septembre 2003), Oxford. British Archaeological Reports, International Series 1364: 237-251
- JEANNET M. (2005) - La microfaune de l'Igue des Rameaux à Saint-Antonin-Noble-Val (Tarn-et-Garonne, France). Essai de biostratigraphie. *Bull. Assoc. Préhistoire du sud-ouest*, n°12 (2), 109-125.
- KOWALSKI K. (2001) - Pleistocene Rodents of Europe. *Folia Quaternaria*, vol. 72, 3-389.
- LEGENDRE S., MARANDAT B., SIGÉ B., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., MURATET B. & ASTRUC, J.-G. (1992). - La faune de mammifères de Vielase (phosphorites du Quercy, Sud de la France): preuve paléontologique d'une karstification dès l'Eocène inférieur. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, Stuttgart, H. n° 7, 414-428.
- LEGENDRE S., MARANDAT B., RÉMY J.-A., SIGÉ B., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., CROCHET J.-Y. & GODINOT M. (1995) - Coyrou 1-2, une nouvelle faune de mammifères des phosphorites du Quercy, niveau intermédiaire (MP 20-21) proche de la "Grande Coupure". *Géologie de la France*, n°1, 63-68.
- LELOUVIER L.-A., CAILLAT P. & SALGUES, T. (2005) - La petite grotte de Cavanès ((Lot) : témoin d'une occupation du Paléolithique supérieur. *Préhistoire du Sud-Ouest*, vol.12, n°1, 39-50.
- MAITRE E., HUGUENEY M., ASTRUC J.-G., CROCHET J.-Y., ESCARGUEL G., FEIST M., GODINOT M., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C., RÉMY J.-A., SIMON-COINÇON R., SUDRE J. & SIGÉ B. (2006) - Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy. *Strata*, x, 000-000.
- MARANDAT B., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LEGENDRE S., RÉMY J.A., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1993) - Une nouvelle faune à mammifères d'âge éocène moyen (Lutétien supérieur) dans les phosphorites du Quercy. *Géobios*, vol. 26, n°5, 617-623.
- PHILIPPE M. (1986) - Les cavités du Lot et la paléontologie du Quaternaire. In *Recherches sur les karsts du Quercy et du Sud-Ouest de la France*. Commission Scientifique Midi-Pyrénées ; Comité de Spéléologie Régional (F.F.S.), 61-68.
- PHILIPPE M., JAUBERT J. & ROUZAUD F. (1986) - Le gisement paléontologique et préhistorique de la rivière souterraine de Padirac (affluent R. de Joly), commune de Miers (Lot, France) : principaux résultats de l'expédition « Padirac 1985 ». *Bull. Soc. Linn. Lyon*, vol. 55, n°8, 265-280.
- RÉMY J. A., CROCHET J.-Y., SIGÉ B., SUDRE J., BONIS L. de, VIANEY-LIAUD M., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LANGE-BADRÉ B. & COMTE B. (1987) - Biochronologie des phosphorites du Quercy : mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowiss. Abh. A*, n°10, 169-188.
- RÉMY J. A., AGUILAR J.-P., CROCHET J.-Y., DUFFAUD S., ESCARGUEL G., GODINOT M., MARANDAT B., MICHAUX J., RAGE J.-C., SIGÉ B., SUDRE J. & WIENIN M. (1997) - Les remplissages karstiques polyphasés (Eocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (phosphorites du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes, notamment pour l'Eocène moyen (MP 13). 1- Introduction, Systématique (pars) et Synthèse, In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds.) : Actes du Congrès Biochrom' 97, *Mémoires et Travaux de l'E.P.H.E., Institut de Montpellier*, n° 21, 711-728.
- ROUZAUD F., SOULIER M., BRUGAL J.-Ph & JAUBERT J. (1990) - L'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne). Un nouveau gisement du Pléistocène moyen. Premiers résultats. *Paléo*, n°2, 89-106.
- SIGÉ B., AGUILAR J.-P. & MARANDAT B. (1991) - Extension au Miocène inférieur des remplissages phosphatés du Quercy, la faune de vertébrés de Crémat (Lot, France). *Géobios*, n° 24, fasc.4, 497-502.

UNE PALÉOFLORE DES PHOSPHATIÈRES KARSTIQUES DU QUERCY (SUD-OUEST FRANCE) : PREMIÈRE DÉCOUVERTE, RÉSULTATS ET PERSPECTIVES

D. DE FRANCESCHI ⁽¹⁾, C. LE GALL ⁽²⁾, G. ESCARGUEL ⁽²⁾, M. HUGUENEY ⁽²⁾, S. LEGENDRE ⁽²⁾,
R. SIMON-COINÇON ⁽³⁾, TH. PÉLISSÉ ⁽⁴⁾ & B. SIGÉ ⁽²⁾

⁽¹⁾ UMR5143 Département Histoire de la Terre MNHN CP38, 8 rue Buffon, Paris, Email : dariodf@mnhn.fr

⁽²⁾ UMR-CNRS 5125, Université Claude Bernard – Lyon 1, F- 69622 Villeurbanne

⁽³⁾ Ecole des Mines de Paris, Centre d'Informatique Géologique, & UMR Sysiphe, Laboratoire de Géologie Appliquée, Université Paris 6.

⁽⁴⁾ Mas de Couderc, F-46260 Limogne-en-Quercy

Résumé – Depuis plus de 130 ans les phosphorites du Quercy sont connues par leurs faunes de vertébrés, très diversifiées, d'un état de conservation remarquable, et très étudiées. Le dernier bilan général est celui de Legendre *et al.* 1997. Un site à microvertébrés récemment signalé (Sigé *et al.* 1998) a fourni à Baraval, Lot, un ensemble de restes végétaux de petites dimensions. C'est la première paléoflore rapportée depuis l'origine dans ce riche contexte paléokarstique et paléontologique. Le niveau étudié correspond au niveau MP22 (Oligocène inférieur) de l'échelle biochronologique des mammifères du Paléogène d'Europe. Les nombreux fragments de plantes ont été trouvés dans les sédiments argileux de la partie sommitale de la coupe exposée et étudiée (Le Gall, DEA, 2001). Ce sont des parties de tiges, pétioles, fruits et endocarpes d'Angiospermes. Seuls les plus gros éléments de tiges et pétioles de cette paléoflore, ainsi que les fruits et graines les plus caractéristiques, ont été étudiés pour l'instant. Les plus petits restes, moins informatifs, sont en cours d'étude. Les végétaux fossiles sont minéralisés (phosphatisés) comme généralement les restes de vertébrés dans ce contexte paléokarstique. Ce type de fossilisation est rare chez les végétaux et ces derniers présentent un aspect particulier. Les parois des cellules sont minéralisées et la lumière des cellules est également plus ou moins remplie de minéraux phosphatés. La diversité rencontrée couvre divers groupes d'Angiospermes, mais aucun reste de Conifère n'a pu être détecté. Cette flore évoque, par ses affinités botaniques et par les caractéristiques anatomiques, la présence d'un environnement chaud, de type méditerranéen à subtropical. Les études en cours sur les autres petits fossiles de cette localité, ainsi que l'apport d'autres fossiles provenant d'autres gisements récemment exploités, permettront une meilleure connaissance de cette flore et du type de climat dans lequel ces plantes ont poussé.

Abstract – Quercy phosphorites have been well known for their very diversified fauna described for more than 130 years. This fauna shows an outstanding state of preservation and has been studied in details. The latest report / statement was made by Legendre *et al.* (1997). Sigé *et al.* (1998) discovered a new site with microvertebrates in Baraval (Lot, France). This karstic outcrop provided some small-sized fossil wood, fruits and seeds. It has been the first paleoflora studied in that paleokarstic and paleontological context. The studied stratigraphic level corresponds to the MP22 (Lower Oligocene) level of the European paleogene mammal's biochronological scale. The numerous plant remains were found in the submittal part of the section studied by Le Gall (2001), in clayey sediments. These were fragments of stems, petioles and pieces of fruit, as well as Angiosperms' endocarps and seeds. Only the biggest remains and the more characteristic pieces of fruit and endocarps have been studied for the moment. Smaller fragments are still being examined. The fossil plants are mineralized (phosphate-enriched) as vertebrates usually are in this paleokarstic context. This type of fossilization is rare for plants and the fossils look different from their usual aspect. The secondary cell walls are mineralized and seem slightly inflated. As a consequence, the lumina of the fibres sometimes appear to be very small. The encountered taxa belong to diverse Angiosperm families, but no conifer fossil was found. This fossil assemblage evokes a warm Mediterranean to subtropical paleoenvironment, through its botanical affinities and anatomical characters. The studies in progress on the other small fossils of this site, as well as other from other recently exploited outcrops, will bring a better knowledge of this flora and of the paleoclimate type in this area.

Mots clés – flore, fossile, phosphorite, Baraval, Quercy, France.

Key Words – fossil, flora, phosphorite, Baraval, Quercy, France

INTRODUCTION

Une flore originale provenant d'un gisement des phosphorites du Quercy est étudiée pour la première fois et présentée ici. Les fossiles proviennent de la localité de Baraval (Lot). Un gisement fossilifère dans une cavité karstique a été récemment découvert et étudié pour la microfaune de vertébrés par Sigé *et al.* (1998). Ce site a fourni un certain nombre de fragments de végétaux fossilisés objet de cette première étude paléobotanique dans ce contexte géologique et paléontologique, déjà intensivement exploité par les mineurs phosphatiers durant le 19^{ème} siècle.

1. CONTEXTE GÉOLOGIQUE, TAPHONOMIE ET FOSSILISATION

1.1. Stratigraphie et aspect du remplissage

Cette flore fossile est issue du remplissage sédimentaire d'une cavité karstique fossilifère à Baraval (Lot), qui a déjà fait l'objet d'études paléontologiques (Sigé *et al.* 1998). Il s'agit un sondage des carrières du 19^{ème} siècle, redécouvert en 1997, où sont conservées intactes 3 parois, livrant une coupe tridimensionnelle dans l'argile, la 4^{ème} paroi étant l'encaissant jurassique (Sigé *et al.*, 1998). La couleur des lits est liée à la proportion relative Argiles/Phosphates et le remplissage semble provenir du démantèlement et du lessivage des altérites continentales crétacées et paléogènes (Le Gall, DEA 2001).

Le niveau étudié correspond au niveau MP22 (Oligocène inférieur) de l'échelle biochronologique des mammifères du Paléogène d'Europe. Les nombreux fragments de plantes ont été trouvés dans les sédiments argileux de la partie sommitale de la coupe exposée et étudiée (Le Gall, DEA, 2001), avec les ossements du niveau +3,7. Il s'agit à ce niveau d'un sédiment jaune, très riche en phosphate. La diversité et l'abondance des fossiles sont exceptionnelles.

1.2. Fossilisation

Les végétaux fossiles sont minéralisés (phosphatisés) comme le sont généralement les restes de vertébrés dans ce contexte paléokarstique. Ce sont des éléments de petite taille. Le plus gros spécimen mesure 50 mm de long, pour un diamètre de 13 mm. De nombreux éléments, beaucoup plus petits, constituent l'essentiel des échantillons. Ce sont des fragments d'axes (tiges et pétioles) et des fruits ou graines minéralisés. La minéralisation consiste apparemment en un encroûtement et imprégnation plus ou moins opaque des tissus végétaux, les lumières des cellules ne sont pas complètement remplies comme c'est le cas par exemple pour les végétaux silicifiés. Ce type de fossilisation est rare chez les végétaux, et ces derniers présentent ici un aspect particulier. Une étude minéralogique fine permettrait de mieux estimer le degré de minéralisation des parois cellulaires et de discerner la limite des parois de l'encroûtement minéral. Les spécimens observés proviennent d'organes naturellement isolés (fruits et graines) ou de fragments d'axes provenant parfois du même organe fracturé, l'ensemble étant toujours de petites dimensions. La nature et l'état de surface des spécimens (fragments peu émoussés et présence d'écorce dans certains cas) évoquent un transport sur une courte distance, et le dépôt dans une eau relativement calme.

2. RÉSULTATS

2.1. Organes préservés

Sur les 60 kg de sédiments lavés et triés, plus de 200 spécimens de matériel stérile (tiges et pétioles), ainsi que plus de 150 fruits et graines ont été récupérés.

Parmi les spécimens stériles, les 24 plus grands ont été sectionnés pour une étude anatomique au microscope et identification (Fig. 1). Le plus petit spécimen étudié ici mesure 5 mm de long.

Les autres échantillons, plus petits, ont été observés directement sous une loupe binoculaire et consistent essentiellement en de petits débris comparables aux plus gros éléments. Plus de 60 fruits plus ou moins complets, et plus de 100 graines ont également été examinés. Une partie des graines a pu être associée à certains fruits par comparaisons.



Figure 1 Les 24 plus gros axes de végétaux fossiles retrouvés à Baraval : ces spécimens ont été sectionnés et préparés pour une observation au microscope optique (échelle 10 mm).

2.2. Diversité floristique

La diversité rencontrée couvre divers groupes d'Angiospermes, mais aucun reste de Conifère n'a pu être détecté, même parmi les plus petits fragments ligneux. Ceci est d'autant plus marquant, que les seules mentions concernant la flore du Quercy évoquaient une végétation dominée par les conifères (Crochet 1980).

Parmi les Monocotylédones, seuls quelques fragments de pétioles/rachis de feuilles de palmier (Arecaeae) ont été retrouvés. Ces fragments sont parmi les plus gros éléments végétaux retrouvés à Baraval (les 11 fragments de la partie supérieure de la Fig. 1).

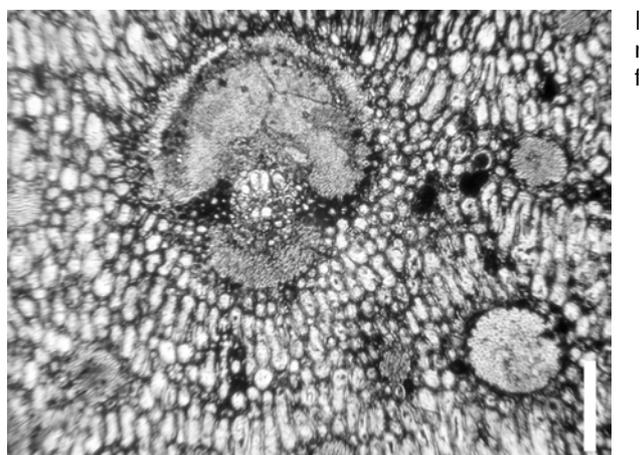


Figure 2 – Coupe transversale de *Palmocaulon* sp. montrant un faisceau fibrovasculaire, et plusieurs faisceaux exclusivement fibreux (échelle = 100 μ m)

Nous avons attribué ces spécimens au morphotaxon *Palmocaulon* Deshpande (1960) (fragments de pétioles ou rachis), qui se distingue du genre *Palmoxylon* Schenk 1882 (fragments de tiges) par l'organisation des faisceaux fibrovasculaires. Ces faisceaux se retrouvent dos-à-dos de chaque côté de l'arête du pétiole, et orientés irrégulièrement dans la partie médiane. Compte tenu de leurs caractéristiques communes, ces spécimens proviennent probablement de la même espèce biologique, et peut-être du même individu. Ces fragments correspondent donc au rachis à marge carénée de la feuille.

Les Eudicotylédones sont représentées par plusieurs familles dont les plus abondantes sont les Anacardiaceae et les Vitaceae.

Les Anacardiaceae sont représentées par plus de 50 fruits plus ou moins complets (Fig. 3a). Il s'agit essentiellement de la partie endocarpe pentamère, avec 5 opercules, du genre *Pentoperculum*, auxquels on peut ajouter environ 50 graines isolées, identiques à celles encore en place dans les fruits ; Ce taxon est à rapprocher de la tribu des Spondiadeae dont les espèces actuelles vivent en milieu tropical (Manchester 1994). Un reste ligneux, bien préservé, vient compléter l'échantillonnage dans cette famille (Fig. 3b).

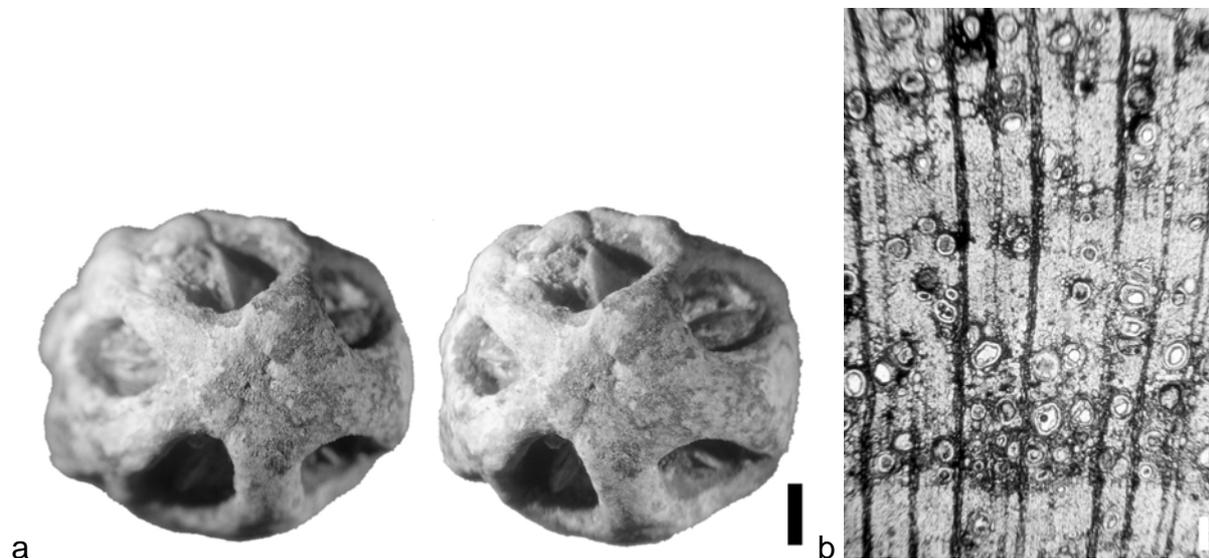


Figure 3 – Anacardiaceae : a) Fruit (endocarpe) pentamère en vues stéréoscopiques (échelle 1mm),
b) coupe transversale dans une tige (échelle 100 μ m)

Les fossiles de Vitaceae sont également nombreux. Ce sont surtout des graines (pépins), très caractéristiques, à rapprocher du genre actuel *Vitis* L (Fig 4a). Un fragment de tige, bien conservé de la moelle à l'écorce, est également à rapporter à ce genre (Fig. 4b).

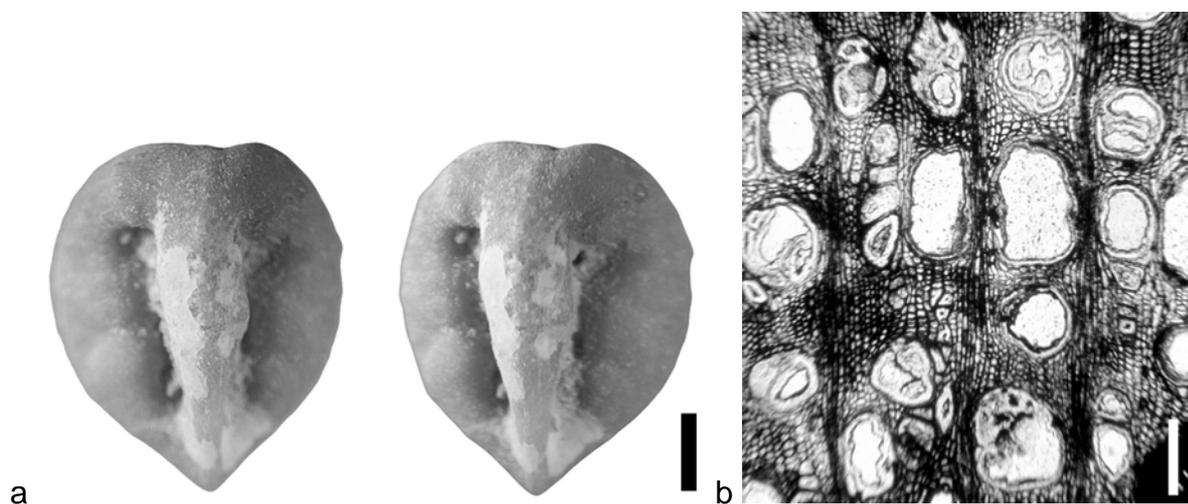


Figure 4 Vitaceae, a) graine en vues stéréoscopique (échelle 1mm), b) coupe transversale dans une tige (échelle 100 μ m)

Pour ces deux familles, on peut envisager que le matériel stérile et les éléments fertiles proviennent des mêmes espèces botaniques.

D'autres familles assez caractéristiques sont présentes : Malvaceae (1 fragment de tige), Menispermaceae (1 moulage de graine ?), Sapotaceae (*Bumelia* ? 3 graines), Ulmaceae (une tige). Des Cornales (graines et fruits) et des Caryophyllales (graines) ont également été identifiées. D'autres spécimens en cours d'étude révèlent la diversité floristique piégée dans ce milieu paleokarstique.

3. PERSPECTIVES

Les éléments déjà décrits et inventoriés correspondent à une flore méditerranéenne chaude ou subtropicale comprenant uniquement des familles d'Angiospermes. De nombreux fragments encore en cours d'étude (bois, fruits et graines) pourront, au regard des observations préliminaires déjà réalisées, livrer une flore assez diversifiée, mais aucun reste de conifère ne figure parmi ces fossiles.

Cela permettra une meilleure reconstitution du paléoenvironnement au voisinage de la cavité durant son remplissage. De même, l'apport d'autres fossiles provenant d'autres gisements récemment exploités, conduira à une meilleure connaissance de la paléoflore régionale et du type de climat dans lequel ces végétations se sont installées.

Références bibliographiques

- CROCHET J.Y. 1980. *Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe* Thèse Univ. Montpellier 2, Ed. Fondation Singer-Polignac, Paris, 279 p.
- LE GALL C. 2001. *Évaluation de la durée de dépôt d'un remplissage paléokarstique : le cas de Baraval (phosphorite du Quercy)* Mém. DEA, Ecole Doctorale E2M2, Université Claude Bernard – Lyon 1. 51 p.
- LEGENDRE, S., SIGÉ, B., ASTRUC, J.G., BONIS, L DE, CROCHET, J.Y., DENYS, C., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.L., LEVEQUE, F., MARANDAT, B., MOURER-CHAUVIRÉ, C., RAGE, J.C., RÉMY, J.A., SUDRE, J., VIANEY-LIAUD, M. 1997. Les phosphorites du Quercy : 30 ans de recherche bilan et perspectives. In: P.R. Racheboeuf & M. Gayet Eds., *Actualités paléontologiques en l'honneur de C. Babin. Geobios*, Mém. sp. 20, 331-345
- MANCHESTER, S.R. 1994. Fruits and seeds of the Eocene nut beds flora, Clarno Formation, Oregon, *Palaeontographica Americana* 58, 205 p.
- SIGÉ, B.; HUGUENEY, M.; CROCHET, J.-Y.; LEGENDRE, S.; MOURER-CHAUVIRE, C.; RAGE, J.-C.; SIMON-COINCON, R. 1998. Baraval, nouvelle faune de l'Oligocene inférieur (MP22) des phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des remplissages karstiques *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 134, 85-90.

QUELQUES CARACTÈRES MORPHO-FONCTIONNELS DU MEMBRE ANTÉRIEUR DES PETITS MAMMIFÈRES CARNIVORES D'AUBRELONG 1 (OLIGOCÈNE INFÉRIEUR, LOT, FRANCE)

B. LANGE-BADRÉ

Maître de conférences, collaborateur bénévole de l'Université P. & M. Curie, Case 106, 4 pl. Jussieu, 75005 Paris, France

Résumé – De nombreux os des membres, isolés ou en connexion, ont été recueillis lors des fouilles du gisement d'Aubrelong 1 (Phosphorites du Quercy). Certains ont été identifiés comme ayant appartenu à des mammifères carnivores. L'étude morphologique et biométrique a permis de distinguer des ensembles homogènes des différents segments osseux et d'en déterminer les adaptations locomotrices probables. En considérant les restes crâniens, une proposition d'attribution taxonomique est proposée pour chacune des associations reconstituées en membre antérieur.

Abstract – Many limb bones isolated or in connexion were collected from Aubrelong 1 (Lower Oligocene, Phosphorites du Quercy, France), during the field work, some decades ago. Morphology and biometry are studied on the bones of each anterior limb segment to separate them in groups. An attempt to identify the species is done relative to cranial material. The locomotor behaviour is inferred for each group.

Mots clés – Carnivores, membre antérieur, morpho-fonctionnel, Oligocène, Quercy

Key words – Carnivora, anterior limb, morphofunctional, Oligocene, Quercy,

INTRODUCTION

Le site d'Aubrelong était connu de Bernard Gèze qui l'avait étudié en 1938 (Gèze 1938). Il est revenu à ma demande sur le terrain, en 1969 car je souhaitais qu'il me confirme si les fouilles que j'avais entreprises à l'époque se faisaient dans la même cavité que celle qu'il avait étudiée, deux autres « poches » ayant été repérées à proximité. La topographie des lieux ayant beaucoup changé en trente ans, Gèze n'a pas pu les reconnaître formellement (Gèze 1974).

L'exploitation paléontologique d'Aubrelong 1 a duré 5 ans environ. Après 1974, il s'est trouvé sur le territoire d'un camp militaire où s'effectuaient des exercices de tir. Il fallut donc abandonner la place pour des raisons de sécurité des fouilleurs. Une faune riche et variée y a été découverte et a déjà fait l'objet de publications (Lange 1970, Lange-Badré 1977). Ainsi il a été daté du niveau repère MP21, peu après la Grande Coupure Eocène/Oligocène.

La faune d'Aubrelong 1 s'est avérée particulièrement riche en restes de mammifères carnassiers. Cinq espèces y ont été recensés d'après les restes dentaires : un créodonte de taille moyenne, *Hyaenodon dubius*, et quatre carnivores dont un félin à grandes canines et trois espèces de petite taille. Outre des crânes, des mandibules et des dents isolées, de nombreux os du squelette postcrânien ont été recueillis. C'est une partie de ces derniers qui font l'objet de la présente étude.

1. MATÉRIEL

L'étude morpho-fonctionnelle a porté uniquement sur les segments, stylopode et zeugopode, des membres antérieurs. Ont été dénombrés 31 humérus, 39 radius et 46 ulna, les deux côtés confondus. La représentation de chaque élément des segments proximaux de la patte peut être considérée au départ comme équilibrée. Peu de spécimens sont complets, le plus souvent une des deux extrémités manque. En conséquence la longueur totale n'a été mesurée que sur un nombre restreint d'os, et aucune étude statistique n'a pu être réalisée. Les reliefs d'insertions musculaires sont bien conservés et facilement observables, comme habituellement sur le matériel provenant des Phosphorites du Quercy.

Le matériel actuel utilisé pour comparaison provient des collections d'Anatomie comparée, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

La terminologie utilisée est celle couramment employée en médecine vétérinaire (Barone 1986, 1989). Les spécimens sont désignés par leur numéro d'inventaire de terrain.

Les dimensions sont données en mm, avec une précision de 0,02 mm.

Les résultats présentés ont été obtenus par Mathias Catala lors de sa préparation de thèse de Doctorat vétérinaire sous la direction de l'auteur de cet article, et soutenue en 2001 devant la Faculté de médecine de Créteil (Val de Marne). Les dessins et les photos sont tirés du mémoire de thèse de M. Catala.

Trois objectifs ont été fixés préalablement à cette étude :

1. recherche de critères permettant l'attribution sûre du matériel à des Carnivores terrestres ou non et rapprochement entre les taxons identifiés à partir des dentures et les os des membres.
2. associations possibles des segments du membre, compte tenu des indications fournies par quelques os retrouvés en connexion.
3. recherche des différents modes de locomotion.

Les Carnivores ont un squelette postcrânien de type généralisé où dominent les caractères plésiomorphes. Les os des membres antérieur (et postérieur) des Carnivores possèdent très peu de synapomorphies sauf cas particulier d'une adaptation locomotrice particulière comme la nage ou le fouissage. Ils sont souvent polyvalents, pratiquant plusieurs modes de locomotion, ce qui explique que dans les collections, les os sont conservés « en vrac » souvent mêlés à ceux d'autres taxons. Cependant la distinction en 3 groupes s'est imposée pour les humérus, radius et ulna dans le matériel fossile étudié.

2. ÉTUDE MORPHO-FONCTIONNELLE

Trois groupes dans chaque lot d'os ont pu être distingués à partir des critères de taille et des caractères morphologiques.

2.1. Humérus

Les groupes reconnus seront désormais désignés par la mention H1, H2 et H3 (Tabl.1). Trois humérus incomplets très semblables constituent un quatrième lot laissé de côté. Ces humérus ne rentrent pas dans une des catégories définies ci-après, l'éventualité de la présence d'un quatrième carnivore représenté par des os du squelette postcrânien ne peut pas être écartée.

Lot H1	Lot H2	Lot H3
AU 677, 680, 694, 702, 740, 755, 756, 759, 867, 874, 896 921, 923, 987, 1057, 1079, 2339, 2355, 2403, 2451, 2729	AU 2193	AU 2727 396, 855

Tabl.1. répartition des humérus de carnivores d'Aubrelong 1 en 3 groupes, d'après la taille et la morphologie

De tous les os du membre antérieur, l'humérus est celui qui présente le plus de caractères adaptatifs en rapport avec la locomotion, grâce aux insertions musculaires qu'il porte.

La longueur maximale mesurée sur les spécimens complets varie de 75,0mm (H3) à 86,6mm (H2). H1 avec 84,0mm de long est le plus gracile et H3, le plus trapu.

Entre les 3 humérus figurés (Figs. 1, 2), plusieurs différences marquées apparaissent. Elles concernent notamment le développement du grand et du petit trochanter (ou tubercules majeur et mineur), et de la tubérosité deltoïdienne.

Figure 1- Humérus d' Aubrelong 1 (Lot).
De gauche à droite, AU 2339 (= H1),
AU 2193 (= H2), AU 2727 (= H3) X
0,80 : face crâniale.

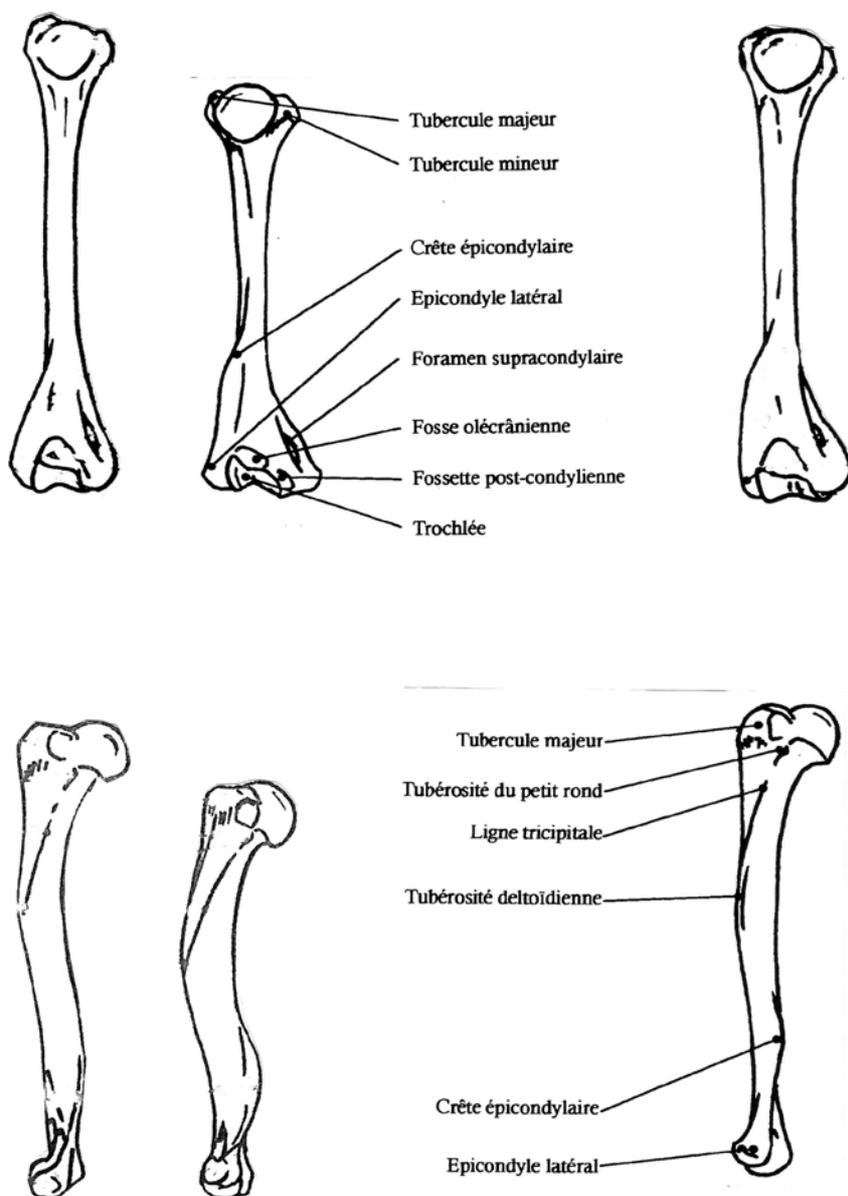
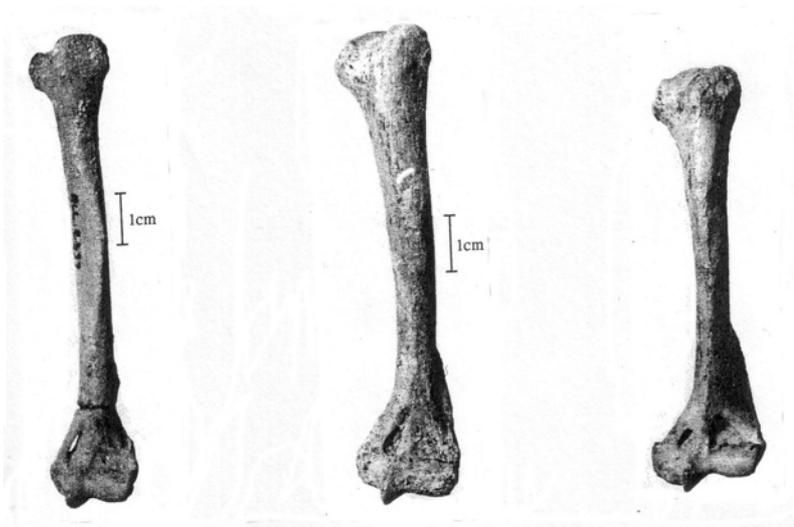


Figure 2 - Humérus H1, H2, H3 : faces latérale et caudale. Les mêmes que Fig.1. X 3/4

En vue latérale, le grand trochanter dépasse plus ou moins le sommet de la tête articulaire, de H1 à H3 où il se situe nettement en dessous (Fig. 3). Or sur le grand trochanter s'insère le muscle supra-épineux qui influence la longueur de ce muscle lors de l'extension de l'épaule (Baba 1988). La disposition observée évoque tout à fait celles rencontrées chez les Primates brachiateurs et les Carnivores arboricoles, type nandinie et cryptoprocte (Laborde 1987). Il est à relier à la diversité de mouvements, requise pour se déplacer dans un milieu complexe (Hildebrand 1988).

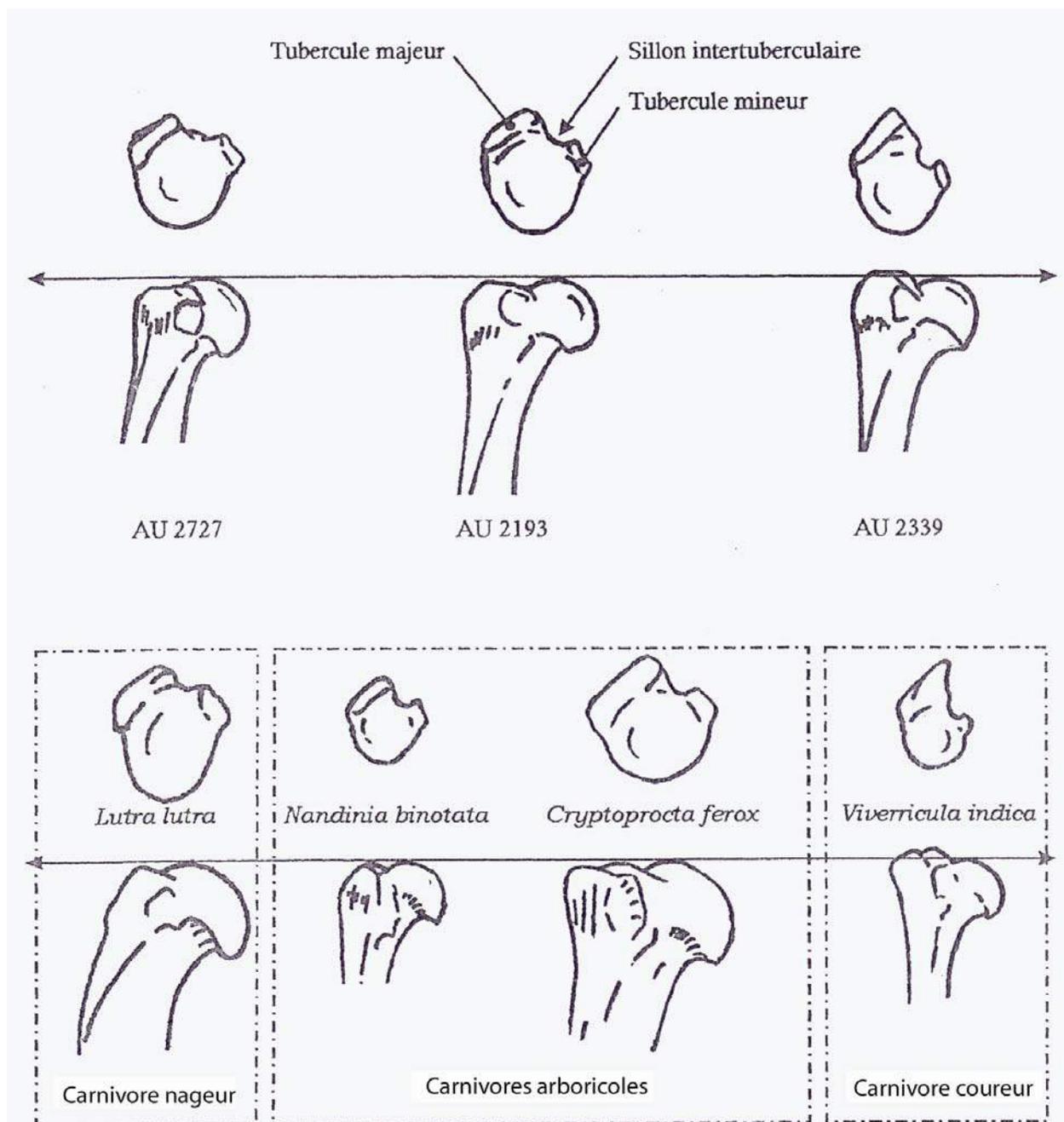


Fig.3 - Comparaison de la hauteur du grand trochanter chez H3, H2, H1 d'Aubre long 1 et de carnivores actuels. X 0,95.

Entre le grand et le petit trochanter, s'étend le sillon intertuberculaire particulièrement profond chez H1 comme chez les Carnivores arboricoles actuels (Laborde 1987, Taylor 1974); il est peu profond sur H3 comme chez *Amphicyonodon leptorhynchus* (Ciro 1992).

Le grand trochanter est très proche du bord crânial de la tête articulaire chez H3 alors qu'il en est plus distant chez H1 ; sur H2, il occupe une position intermédiaire. Le petit trochanter de H3 est plus développé que celui de H1 et H2 ; il est comparable à celui de *A. leptorhynchus*.

Le grand trochanter, la crête pectorale et la crête humérale, définissent un espace dit V deltoïdien pour l'insertion des muscles pectoraux dont le muscle deltoïde. Les reliefs sur H1 et H2 sont très discrets. Sur H3, non seulement les crêtes sont bien marquées mais la tubérosité deltoïdienne est située plus distalement sur la diaphyse et une troisième crête osseuse divise le V deltoïdien en deux parties. Cette disposition a quelquefois été mise en relation de façon empirique, avec une posture digitigrade de la main (Ginsburg 1961).

La crête pectorale se prolonge en une crête humérale très courte chez H1 et H2, et s'étend jusqu'à l'extrémité distale sur H3. Cette morphologie caractérise une puissance accrue des muscles pectoraux en rapport avec la locomotion en milieu arboricole (Taylor 1974).

La crête épicondylaire est peu développée sur H1 et H2. Elle est très apparente médio-distalement chez H3, comme chez *Nandinia binotata* et *Paradoxurus hermaphroditicus*, plus que chez *Amphicynodon leptorhynchus* (Ciro 1992). L'épicondyle médial pour l'insertion des muscles fléchisseurs et/ou pronateurs du carpe et de la main (Barone 1986, 1987), sollicités lors du grimper (Laborde 1987, Taylor 1974) est volumineux sur H3 qui se distingue ainsi de H1 et H2 où il est petit. L'épicondyle latéral est peu développé dans les trois groupes. Il s'y insère les muscles extenseurs et/ou supinateurs du carpe et de la main (Leach 1977).

De même la trochlée et capitulum de H3 sont nettement plus étroits, en vue axiale que ceux de H1 et H2.

La lèvre médiale de H3 est plus inclinée et un peu plus large que celle de H1 et H2. En vue axiale, la trochlée et le capitulum de H3 sont nettement plus étroits que ceux de H1 et H2. La morphologie de H3 se retrouve chez *Nandinia binotata* et *Cryptoprocta ferox* et elle est considérée comme caractéristique d'un mode de vie arboricole (Laborde 1987, Taylor 1974).

Tous les humérus possèdent un foramen supracondylaire mais celui de H3 disposé plus distalement sur la palette humérale est tout entier médial à la fosse coronoïdienne comme chez *A. leptorhynchus*. Quant au foramen supratrochléaire, il est sujet à variations avec tous les intermédiaires entre l'absence totale et un trou d'un diamètre d'environ 2mm.

Les bords latéral et médial de la fosse olécranienne guident l'ulna sur la trochlée lors de l'extension du coude. L'inclinaison de la fosse olécranienne par rapport à la diaphyse donne une estimation de l'inclinaison de la diaphyse ulnaire par rapport à celle humérale. Chez les Mammifères terrestres ou arboricoles, évoluant dans un milieu au relief complexe, les axes de l'humérus et de l'ulna forment un angle important. Chez les Mammifères pratiquant la marche digitigrade, l'angle est faible, voire nul. A la différence, H3 présente une forte inclinaison atteignant une valeur comparable à celles obtenues chez les félinés. H1 et H2 ont des valeurs de carnivore terrestre adapté à la course (Fig. 4).

La disposition symétrique et axiale de la fosse olécranienne observée chez H1 se rencontre chez les Carnivores terrestres et est souvent associée à un mouvement pendulaire de l'ensemble du membre dans un plan parasagittal. Ce caractère marque une adaptation à la course (Hildebrand 1988).

De façon générale, les humérus H3 offrent beaucoup de ressemblances avec ceux d'*Amphicynodon leptorhynchus*. L'espèce *Amphicynodon gracilis* ayant été identifiée dans le matériel dentaire, les humérus présentant les mêmes caractères génériques sont donc attribués à cette espèce.

2.2. Radius

Les Carnivores sont caractérisés par une grande mobilité de l'avant-bras et du poignet. Les mouvements de pronation - supination sont larges et pratiqués en permanence.

Sous la cupule, se trouve la surface articulaire pour le cubitus. Sur les 3 morphotypes de radius d'Aubrelong 1, elle est toujours bien délimitée, cernant presque tout le tour de l'extrémité proximale comme chez les formes arboricoles, alors qu'elle est plus réduite chez les terrestres.

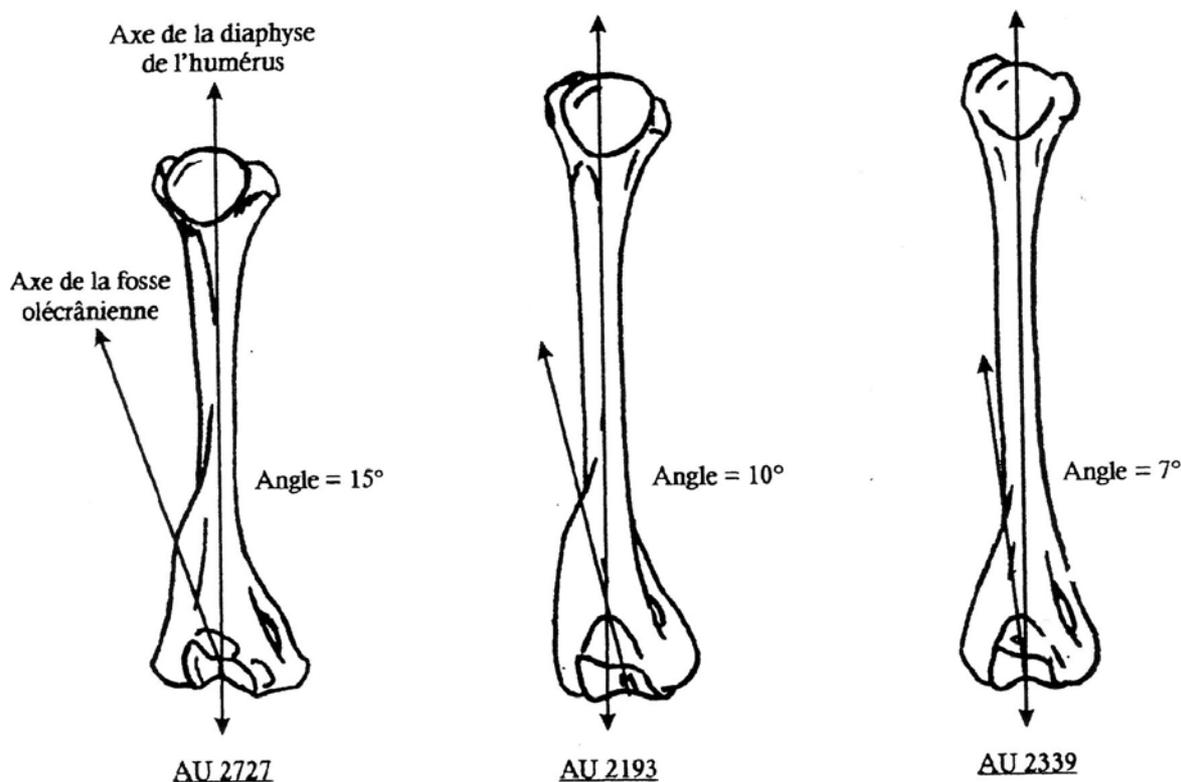


Figure 4 – Inclinaison de l'axe de la fosse olécrânienne par rapport à l'axe diaphysaire de l'humérus.
De gauche à droite : AU 2727(= H3), AU 2193 (= H2), AU 2339(=H1).

L'extrémité proximale du radius est creusée d'une cupule articulaire plus ou moins ovale à circulaire pour l'humérus. Chez R3, elle est nettement subcirculaire. D'après Barone (1986), cette disposition assure une plus grande mobilité en pro/supination du radius par rapport à l'humérus. Sur le bord crânial, le processus coronoïde limite les mouvements de l'os par rapport à l'ulna donc l'extension du coude.

La diaphyse présente deux courbures : l'une médiale faible, l'autre caudale plus importante.

La section proximale de la diaphyse est ovale elle devient progressivement prismatique distalement. Ce caractère est particulièrement marqué chez les carnivores terrestres.

L'ensemble R1 regroupe des radius grêles à diaphyse peu incurvée. R2 correspond à des radius faiblement incurvés, plus massifs que les précédents, et à fort processus coronoïde (Fig. 5). La morphologie de ces os révèle des possibilités de flexion prononcées qui sont habituellement en rapport avec le grimper.

Les radius R3 comme AU 2200, sont nettement plus courts, massifs et à diaphyse très courbée. L'extrémité distale porte 3 sillons pour le passage des tendons des doigts, caractère généralement associé à l'arboricolisme. Sur la face caudale, la tubérosité radiale sur laquelle s'insère le muscle biceps brachial, est très saillante comme chez la nandinie.

Les capacités de supination importantes et une grande puissance à la flexion décelées chez R2 et R3 sont indicatrices d'une adaptation particulière au grimper.

Les variations de la longueur par rapport à la largeur (Fig. 6) confirme la distinction des trois ensembles R1, R2, et R3. R1 regroupe 2 sous-ensembles de même morphologie mais de taille différente qui pourraient éventuellement correspondre à une différence sexuelle : femelles pour les petits, mâles, pour les grands.

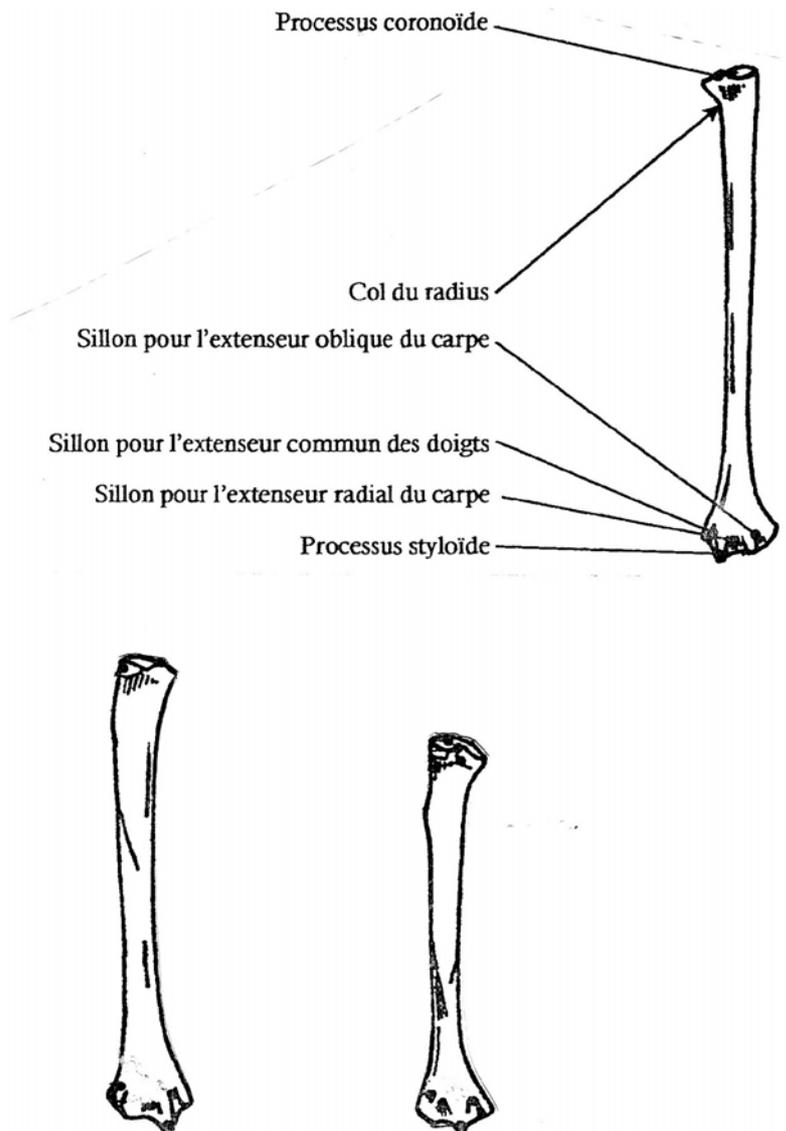
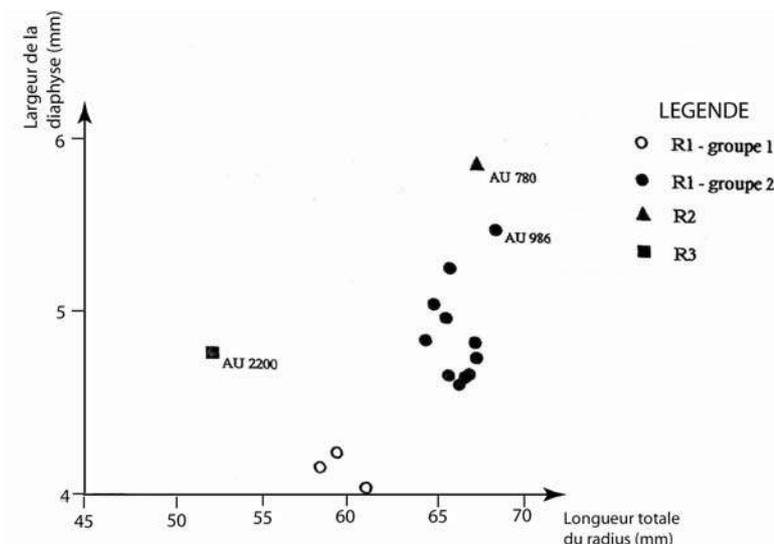


Figure 5 - Radius : en haut, AU 711 (= R1) ; à gauche, AU 780 (=R2), à droite, AU 2200 (=R3) : face crâniale. Environ grandeur naturelle.

Figure 6 - Variations de la longueur de la diaphyse par rapport à la largeur du radius.
Coefficient linéaire de R1 : 0,70.
R1 a été interprété comme formé de 2 sous - groupes pouvant correspondre à une différence mâle- femelle dont R2 et R3 plus massifs et trapus se démarquent.



2. 3. Ulna

L'ulna des carnivores terrestres ne possède pas de caractères particuliers qui permettent de l'identifier taxonomiquement au premier coup d'œil.

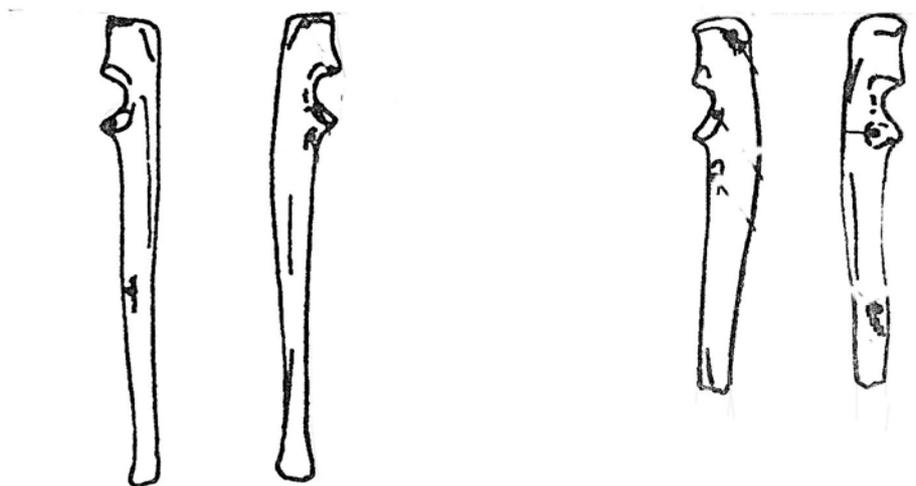
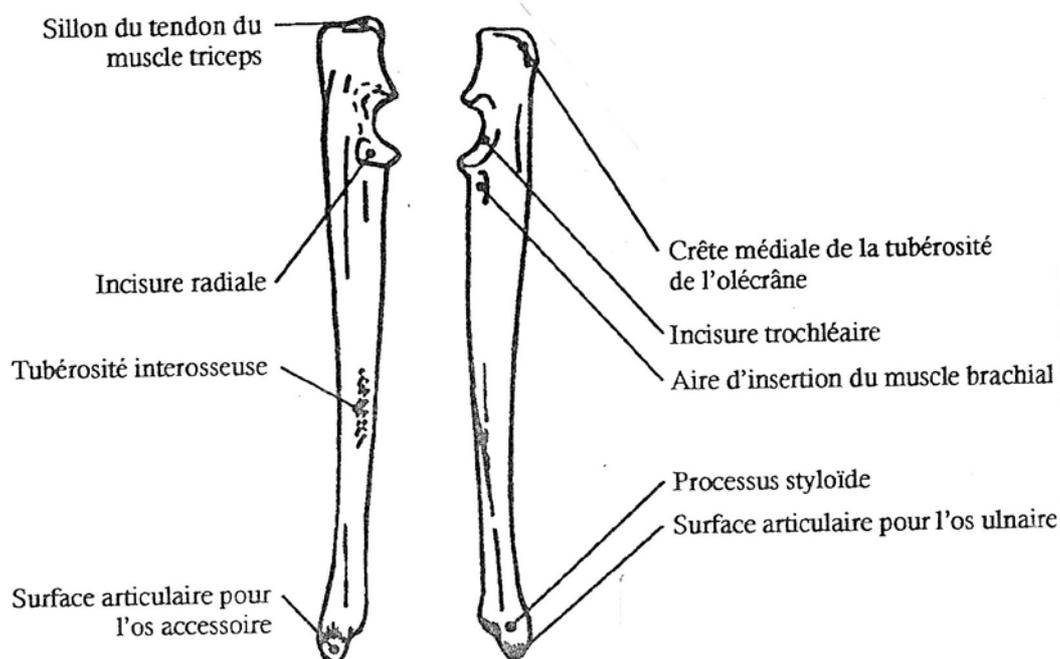


Figure.7- Ulna : en haut, AU 1094 (= U1) ; à gauche, AU 2109 (= U2) diaphyse incomplète, à droite, AU 2400 (= U3) diaphyse incomplète : faces latérale et médiale. Environ grandeur naturelle.

Pourtant cet os joue un rôle prépondérant dans l'extension et la flexion du coude.

Malgré de nombreuses diaphyses cassées lors de la fouille, les différents spécimens ont pu être répartis en 3 groupes comme les humérus et les radius distingués précédemment : U1 qui comprend 37 spécimens, U2, 2 (AU 2109, 2895) et U3, un seul (AU 2400).

U1 et U2 ressemblent beaucoup à l'ulna de la genette. Ils sont adaptés à des mouvements de flexion/extension et à une posture digitigrade de la main compatible avec une locomotion terrestre (Fig. 7).

U3 a une diaphyse large telle qu'elle s'observe chez les espèces à locomotion arboricole ou pratiquant le grimper. Les insertions musculaires brachiales sont larges et bien développées, or ce muscle intervient dans les mouvements du coude. La facette articulaire pour la tête du radius est peu concave en rapport avec des capacités de rotation du radius sur l'ulna importante (Fig. 7). Le sommet de l'olécrâne est parcouru par un sillon peu profond tandis que la tubérosité occupe les deux tiers de la surface. Il présente beaucoup d'affinités avec celle des carnivores grimpeurs pratiquant la descente contrôlée, c'est-à-dire la tête la première (Laborde 1986, Taylor 1970).

La plantigradie ne semble pas donner lieu au développement de caractères particuliers sur l'ulna. Dans l'ensemble du matériel étudié, aucun signe d'une adaptation à ce type démarche n'a été relevé.

2.3. Association des segments osseux

Des essais de reconstitution du squelette des pattes antérieures des Carnivores d'Aubrelong1 ont été tentés sur la base de la congruence de la taille, des articulations et des adaptations locomotrices mises en évidence.

Les associations ont été rendues possible aussi, grâce à quelques os retrouvés en connexion anatomique notamment radius et ulna attribués à R1 et U1 caractérisés par des adaptations à une locomotion terrestre. Deux extrémités distale d'humérus du groupe H1 sont en connexion avec l'extrémité proximale du radius de type R1, ce qui permet donc d'authentifier l'association H1+R1+U1 qui réunit la plus grande partie du matériel.

Les deux autres regroupements sont moins aisés à établir car ils comportent qu'un très petit nombre de spécimens. L'ensemble H2 a été confronté à R2 car ces os ont des caractères d'adaptation au grimper. Ils ont donc été associés. En revanche aucun ulna U2 ne s'articule bien avec R2 et H2. C'est un argument supplémentaire pour envisager l'éventualité de la présence d'une quatrième espèce qui, non identifiée dans le matériel dentaire, serait représentée seulement par des os du squelette postcrânien. H3, R3 et U3 ont été rapprochés sur la base de leurs adaptations très nettes à l'arboricolisme; leurs articulations sont tout à fait cohérentes.

CONCLUSION

L'abondance du matériel postcrânien rapporté aux Carnivores dans le gisement d'Aubrelong 1 a permis de distinguer 3 ensembles d'après la taille et la morphologie en accord avec les déterminations spécifiques faites à partir des restes dentaires. Les rapprochements ont été faits sur la base des proportions dont le côté subjectif n'échappera pas au lecteur. Mais il n'existe pas d'étude mettant en évidence l'existence ou non de corrélations entre les dimensions des os longs, la mandibule et le crâne chez les Carnivores actuels et à plus forte raison, encore moins chez les fossiles.

Bien que les reliefs osseux soient insuffisants pour rendre compte des masses musculaires, notamment sur le plan superficiel qui ne s'insère pas directement sur l'os, sur les 3 lots, ont été relevés des caractères qui indiquent des modes de locomotion différents : un terrestre coureur, un terrestre avec des tendance vers l'arboricolisme, et le troisième aussi terrestre, avec des adaptations en relation avec le grimper. D'après l'ensemble des données, chaque type a de façon conjoncturelle été attribué à une espèce : pour le coureur *Anictis simplicidens*, le plus abondant en matériel osseux et dentaire, pour le grimpeur « *Cynodictis* » *palmidens* un matériel plus rare, et *Amphicynodon gracilis* pour l'arboricole.

Néanmoins ces attributions sont faites sous réserves de confirmations par l'étude du squelette des pattes postérieures, et doivent être accueillies avec précaution, en attendant que les Phosphorites du Quercy livrent plusieurs squelettes en connexion pour confirmer ou infirmer ces déterminations.

Références bibliographiques

BARONE R. (1986) – Anatomie comparée des mammifères domestiques. T.1 : Ostéologie. 3^e édit. Vigot frères, Paris, 761p.

- BARONE R. (1989) – Anatomie comparée des mammifères domestiques. T2. Arthrologie et myologie 3^e édit. *Vigot frères*, Paris, 924p.
- CATALA M.P. (2001) - Étude morpho-fonctionnelle des segments osseux du membre antérieur des Carnivores d'Aubrelong 1 (Oligocène inférieur, Quercy). *Thèse Doct. vétérin.*, 247p. Présence graphique edit.
- CIROT E. (1992) – Etude phylogénétique de quelques genres d'Arctoïdea de l'Oligocène eurasiatique. Comparaison des données morphologiques et moléculaires. *Thèse Doct. Univ. Poitiers* n°496, 2 vol.
- GÈZE B. (1938) - Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Géol. France*, 5 (8) : 123 - 146.
- GÈZE B. (1974) – Sur le remplissage des « poches à phosphorite » d'Aubrelong (comune de Bach, Lot) *Palaeovertebrata*, 6 : 21 - 25
- GINSBURG L. (1961) – Plantigradie et digitigradie chez les carnivores fissipèdes. *Mammalia*, 25 (1) : 1 – 21
- HILDEBRAND M. (1988) – Analysis of vertebrate structure. *John Wiley and sons Inc.*, New York ,701p.
- LABORDE C. 1986) – Description de la locomotion arboricole de *Cryptoprocta ferox* (Carnivore Viverridé malgache) *Mammalia*, 50, 3: 369 – 377.
- LABORDE C. (1987) - Caractères d'adaptation des membres au mode de vie arboricole chez *Cryptoprocta ferox* par comparaison avec d'autres Carnivores Viverridés. *Ann. Sci. Nat., Zool & Bio. Animale*, 8 : 25-39.
- LANGE B. (1970) - Sur l'existence d'un gisement fossilifère d'âge oligocène inférieur dans les phosphorites du Quercy. *C. R. somm. Séances Soc. Géol. France*, 5 : 151.
- LANGE– BADRÉ B. (1979) – Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Série C, sciences de la terre* T. XLII, 249p.
- LEACH D. (1977) - The forelimb musculature of marten (*Martes americana*, Turton) and fischer (*M. pennati* Erxleben). *Can. J. Zool*, 55:31 – 41.
- TAYLOR M.E. (1970) – Locomotion of some east African Viverrids. *J. Mamm.*, 51,1: 42 -51.
- TAYLOR M.E. (1974) - The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *J. Morphol.*, 148 : 227 – 254.

HUIT NOUVELLES FAUNES ÉOCÈNES ET OLIGOCÈNES DES PHOSPHORITES DU QUERCY

E. MAITRE ⁽¹⁾, **M. HUGUENEY** ⁽¹⁾, **J. G. ASTRUC** ⁽²⁾, **J.-Y. CROCHET** ⁽³⁾, **G. ESCARGUEL** ⁽¹⁾,
M. GODINOT ⁽⁴⁾, **S. LEGENDRE** ⁽¹⁾, **B. MARANDAT** ⁽³⁾, **C. MOURER-CHAUVIRÉ** ⁽¹⁾, **J.-C. RAGE** ⁽⁴⁾,
J. A. RÉMY ⁽³⁾, **R. SIMON-COINÇON** ⁽⁵⁾, **J. SUDRE** ⁽³⁾, **P. VALETTE** ⁽⁶⁾ & **B. SIGÉ** ⁽¹⁾

(1) UMR-CNRS 5125, Paléoenvironnements et Paléobiosphère, 2 rue Raphaël Dubois, 69622 VILLEURBANNE Cedex. E-mail : elodie.maitre@univ-lyon1.fr, marguerite.hugueney@univ-lyon1.fr, gilles.escarguel@univ-lyon1.fr, serge.legendre@univ-lyon1.fr, cecile.mourer@univ-lyon1.fr, bernard.sigé@univ-lyon1.fr ;

(2) Géologue régional honoraire BRGM Midi-Pyrénées, 12 rue Michel-Labrousse, BP 1342, F-31106 Toulouse. E-mail : jean.astruc@wanadoo.fr ;

(3) Institut des Sciences de l'Evolution, UMR-CNRS 5554, Université Montpellier 2, cc064m Place E. Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5. E-mail : crochet@isem.univ-montp2.fr, marandat@isem.univ-montp2.fr, jean.a.Rémy@wanadoo.fr, jean.SUDRE@wanadoo.fr ;

(4) UMR-CNRS 5143, Département Histoire de la Terre, Muséum d'Histoire naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05. E-mail : godinot@mnhn.fr, jcrage@mnhn.fr ;

(5) Ecole des Mines de Paris, centre d'informatique géologique, 35 rue St-Honoré, F-77305 Fontainebleau et UMR Sisyphe, laboratoire de géologie appliquée, Université Pierre et Marie Curie, 4 place Jussieu, F-75005 Paris. E-mail : simon@cig.ensmp.fr ;

(6) : Association Phosphatières du Cloup d'Aural, 10 rue des Bruyères, 31650 St-Orens. E-mail : valette.philippe@free.fr

Résumé – Quelques sites nouvellement découverts et/ou exploités dans le paléokarst du Quercy font l'objet d'une brève présentation géomorphologique, d'un inventaire faunique et d'une évaluation biochronologique préliminaires. Ils ont fourni des restes de vertébrés amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères variés, dont certains sont l'objet d'études en cours (e.g. insectivores amphilemuridés, chiroptères, rongeurs). Ils représentent six localités d'âge éocène supérieur (St-Antonin-Noble-Val et Monteils en Aveyron ; Pépénut dans le Tarn ; Bouziès, Liauzu et Théron dans le Lot), et deux d'âge oligocène supérieur (Coânac-Château et Pélix tous deux dans le Lot). Au plan géomorphologique, quatre de ces sites (St-Antonin, Monteils, Bouziès, Liauzu) sont des conduits endokarstiques naturels. Les autres sites sont des poches exploitées et vidées (Coânac-Château) ou sondées par les mineurs phosphatiers et où subsistent des restes de remplissages (Pélix, Pépénut), ou bien encore d'anciens déblais d'exploitation (Théron). L'association des différents taxons et la présence d'espèces biochronologiquement significatives permettent de proposer des âges, plus ou moins précis, pour les faunes étudiées. A St-Antonin, le glyptosaurinae indique un âge antérieur à la Grande Coupure ; les rongeurs et chauves-souris semblent préciser le niveau-repère MP 17a. *Hyaenodon requieni*, présent à Bouziès, est caractéristique du niveau-repère MP 17a. La faune de Liauzu, quasi exclusivement composée de chiroptères, semble plus ancienne que celle de Sainte-Néboule et pourrait correspondre au niveau-repère MP 17b. A Pépénut, les quatre espèces de rongeurs et les trois de chauves-souris paraissent caractériser le niveau-repère MP 17b. Les spécimens de *Palaeotherium* sp., de taille moyenne, et d'*Amphimeryx* cf. *murinus* de Théron témoignent du niveau-repère MP 18 pour la faune de cette localité. La coexistence d'*Amphimeryx* cf. *murinus* et de certaines espèces de rongeurs et de chauves-souris situe le gisement de Monteils également au niveau-repère MP 18. Enfin, à l'Oligocène, les rongeurs indiquent respectivement pour Coânac-Château le niveau-repère MP 25 (à peine plus récent que Lebratières 14, contemporain de Mas-de-Gaston et plus ancien que le Garouillas et Rigal-Jouet), et pour Pélix, le niveau-repère MP 27-28.

Abstract – Some localities that have recently been discovered and/or exploited in the Quercy paleokarst are the subject of preliminary geomorphological presentation, faunistic inventory, and biochronological assessment. They have yielded amphibian, reptilian, avian, and various mammalian remains, among which some are under study (e. g. amphilemurid insectivores, bats, and rodents). They include six middle or late eocene localities (St-Antonin-Noble-Val and Monteils, Aveyron dept.; Pépénut, Tarn dept.; Bouziès, Liauzu, and Théron, Lot dept.), and two oligocene localities (Coânac-Château and Pélix, both in the Lot dept.). Geomorphologically four of these localities, St-Antonin, Monteils, Bouziès, and Liauzu, appear as endokarstic natural ducts, of metric section, truncated by erosion. The others are worked and emptied phosphatic pockets (Coânac-Château), or pockets drilled by the phosphate miners, and where some remains of fillings are still present (Pélix, Pépénut), or old mining waste (Théron). The association of different taxa and the presence of biochronologically significant species make it possible to propose more or less accurate datings for the different faunas studied. At St-Antonin-Noble-Val the Glyptosaurinae indicates an age anterior to the Grande Coupure; rodents and bats correspond to the European Paleogene mammalian reference level MP 17a. *Hyaenodon requieni*, present at Bouziès, is a characteristic element of the reference level MP 17a. The Liauzu fauna, which only includes bats, seems to be older than that of Sainte-Néboule and could correspond to the reference level MP 17b. At Pépénut the four rodent species and the three bat species probably correspond to

reference level MP 17b. At Théron the medium-sized *Palaeotherium* sp. and *Amphimeryx* cf. *murinus* indicate reference level MP 18. At Monteils, the presence of *Amphimeryx* cf. *murinus*, together with several rodent and bat species, also corresponds to reference level MP 18. Lastly, for the Oligocene, the rodents identified at Coânac-Château correspond to reference level MP 25 (slightly older than Lebratières 14, contemporaneous with Mas-de-Gaston, and older than Le Garouillas and Rigal-Jouet), and at Pélis to reference level MP 27-28.

Mots clefs – Quercy, Eocène-Oligocène, vertébrés, nouvelles localités, systématique, indications paléoenvironnementales.

Key words – Quercy, Eocene-Oligocene, Vertebrates, new localities, systematics, paleoenvironmental data.

INTRODUCTION

Le Quercy, réputé pour recéler de très nombreux gisements fossilifères d'âges très variés (de l'Eocène inférieur au Miocène inférieur), est encore actuellement prospecté. Huit localités (Fig. 1), dont six sont éocènes (Bouziès [BZ], Liauzu [Li], Monteils [MTS], Pépénut [Pé], St-Antonin-Noble-Val [SA], Théron [Th]) et deux oligocènes (Coânac-Château [CC] et Pélis [PI]), sont ici nouvellement rapportées. Elles se situent dans le département du Lot (Bouziès, Liauzu, Théron, Coânac-Château, Pélis), du Tarn (Pépénut) ou de l'Aveyron (Saint-Antonin-Noble-Val, Monteils) et se présentent dans des contextes sédimentaires variés.

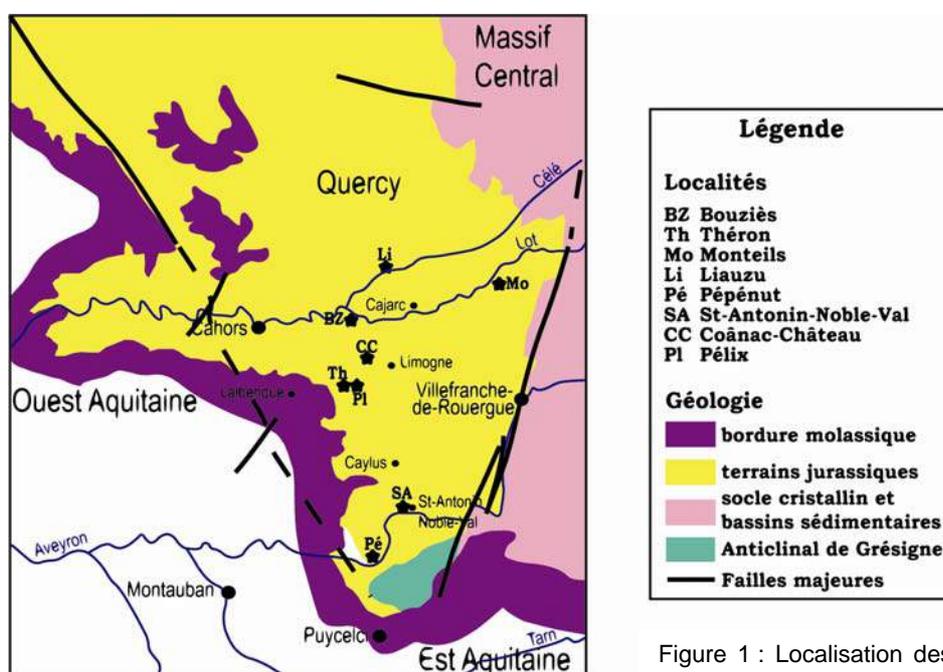


Figure 1 : Localisation des nouvelles faunes éocènes et oligocènes du Quercy

La microfaune contenue dans les sédiments est plus ou moins riche et diversifiée selon les sites. L'inventaire des différents taxons, et parfois des spécimens, est présenté ici.

Une étude comparative de la taille et de la morphologie permet de proposer, pour chacune d'entre elles, un âge sur l'échelle des niveaux-repères des faunes mammaliennes paléogènes d'Europe (Schmidt-Kittler, 1987 ; Biochrom'97, 1997).

La présence de certains groupes, notamment de vertébrés inférieurs et d'organismes végétaux (charophytes), apporte également des précisions quant aux conditions paléoenvironnementales locales.

1. CONTEXTE GÉOMORPHOLOGIQUE ET SÉDIMENTAIRE

Les gisements étudiés, distribués dans la partie méridionale du plateau jurassique du Quercy, correspondent à différents aspects typiques de la morphologie paléokarstique, et accessoirement de son altération récente par l'activité humaine.

Quatre d'entre eux (St-Antonin-Noble-Val, Monteils, Bouziès, Liauzu) se présentent comme des conduits endokarstiques de section d'ordre métrique, tronqués par l'érosion, à l'état naturel (Bouziès, Liauzu) ou plus ou moins retaillés (les deux autres).

Leur caractère commun est de se situer nettement, fortement pour St-Antonin et Bouziès, en contrebas de la surface du plateau jurassique, et a fortiori de sa surface paléogène avant la forte érosion plio-quadernaire du causse quercinois. Les remplissages conservés dans ces conduits sont en général des argiles brunes, litées, très enrichies en petits pisolites limonitiques (Monteils, Fig. 2) quelquefois agrégés en blocs compacts (St-Antonin), ou encore à forte teneur en grains sableux anguleux (Bouziès), voire à dominance d'un sable clair à grains anguleux, agrégé et compact (Liauzu, Fig. 2). Ces sédiments ont été transportés à l'état de boues liquides, en condition de forte énergie, leur partie lourde déposée par l'effet de siphons naturels. Les fossiles inclus sont fragmentaires, souvent roulés, de taille variable, généralement petite, parfois visibles à l'affleurement (Monteils, St-Antonin).

Trois autres sites correspondent à des poches, à l'origine souterraines et comblées par des remplissages argileux, et tardivement décapées par l'érosion du plateau. Elles ont été l'objet de travaux plus ou moins poussés pour la recherche et l'extraction du phosphate. L'une très étendue en surface, profonde à son maximum d'une vingtaine de mètres (Coânac-Château) a été vidée de son remplissage. Un renforcement de la paroi calcaire préserve les restes d'une argile rouge fine et homogène, fossilifère. Les deux autres sont de petites poches partiellement vidées. Dans l'une subsiste à l'état de placages une argile brun-beige fossilifère (Pélix); l'autre est un petit sondage dont le déblai est une argile brun-rouge à pisolites (Pépénut). Enfin à Théron subsistent deux anciens déblais d'un remplissage sondé, puis obturé, d'une argile de couleur gris-clair atypique, fossilifère.

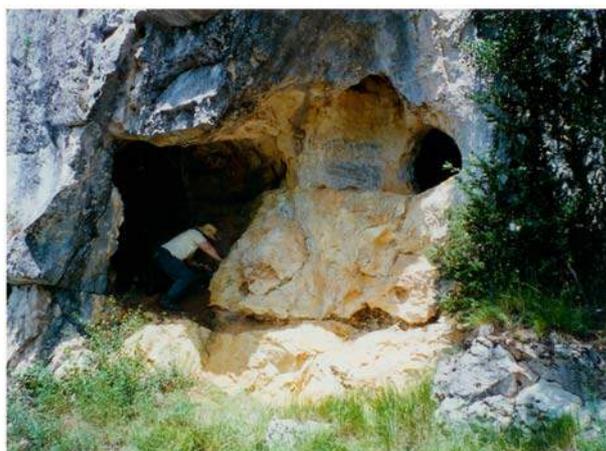


Figure 2 : Photos du gisement de Monteils (à gauche) et de celui de Liauzu (à droite)

2. CONTENU FAUNIQUE

Remarques: les dimensions sont données en mm, sous la forme longueur x largeur ; les pré- ou molaires supérieures sont représentées par P-M / et les pré- ou molaires inférieures par P-M/ .

2.1. Localités éocènes

2.1.1. BOUZIES (Fig. 3)

Cette localité a livré des restes fossiles :

1/ de périssodactyles du type ?*Palaeotherium* sp., de grande taille (il s'agit d'un fragment d'épiphyse proximale de tibia droit, dont le diamètre transversal (≥ 58 mm) ne pourrait correspondre à

aucun autre taxon dans le contexte du gisement, les contours sont fortement érodés, notamment du côté latéral, et ne permettent que peu d'observations) ;

2/ de créodontes, *Hyaenodon requieni* (P/2 inférieure droite, avec une couronne, un peu ébréchée à l'avant, bunodonte et globuleuse, présentant un émail finement ridulé. La cuspidé principale, un peu déportée en avant, est inclinée vers l'intérieur par rapport au grand axe de la dent; elle est carénée distalement et séparée par un léger sillon d'un talonide simple et bas. Il y a un cingulum circulaire très fin et sans doute continu. La dent a deux racines probablement divergentes ; la mésiale est brisée au collet; la distale très robuste). Ce type de prémolaire inférieure ne se rencontre pas chez un périssodactyle : les prémolaires antérieures des choeropotamidés sont moins dissymétriques, le talonide moins isolé de la cuspidé principale et celle-ci n'est pas inclinée vers l'intérieur ;

3/ de chauves-souris, avec l'espèce *Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri*, une autre espèce de ce même genre, et une du genre *Palaeophyllophora*.

2.1.2. LIAUZU (Fig. 3)

Les spécimens provenant du site de Liauzu correspondent à trois taxons seulement : un carnivore amphicyonidé, *Cynodictis lacustris*, et deux chiroptères hipposideridés (une forme indéterminée et *Palaeophyllophora oltina*)

2.1.3. MONTEILS (Fig. 3)

Ce gisement présente une faune tout particulièrement diversifiée. Elle se compose :

1/ d'amphibiens représentés par des urodèles indéterminés et deux anoures : *Thaumastosaurus* cf. *bottii* (leptodactylidé) et un possible ranidé.

2/ de reptiles qui appartiennent aux lézards et aux serpents. Les lézards comprennent des anguidés (un glyptosauriné indéterminé et un anguiné : cf. *Anguis*), des amphisbaenes indéterminés, et deux autres lézards indéterminables au niveau familial. Les serpents sont attribués à un aniliidé, probablement *Eoanilius europae*, et à des boidés (*Cadurceryx filholi* ?, *Cadurcoba insolita*, et au moins une troisième forme qui reste indéterminée).

3/ d'oiseaux : *Primocolius minor* (tarsométatarse droit, partie distale) et oiseaux indéterminés (scapula droite, partie crâniale, métatarse I, fragment de phalange postérieure). L'espèce *Primocolius minor* a été décrite dans les gisements de Perrière et d'Escamps, d'âge Eocène supérieur (MP 17b et 19) (Mourer-Chauviré, 1988), et n'est pas connue, pour le moment, dans d'autres gisements. La partie distale de l'os est aplatie et élargie. Sur la face dorsale, le foramen vasculaire distal est situé au fond d'un sillon profond, et l'ouverture du canalis interosseus distalis est située dans le même sillon, mais nettement plus distalement. Les trois trochlées sont incomplètement conservées mais on peut voir que la trochlée externe était nettement plus courte que les deux autres, et qu'elle se prolongeait sur la face plantaire par une aile dirigée plantairement. La trochlée médiane est relativement étroite et présente un sillon articulaire médian bien marqué. La trochlée interne ne se prolonge pas par une aile en direction plantaire. La diaphyse est relativement étroite. Le tarsométatarse de Monteils diffère de celui de la famille éteinte des Sandcoleidae, parce que les trochlées sont petites, qu'elles ne sont pas largement écartées par rapport à l'axe de la diaphyse, parce que la fossa metatarsi I est très peu marquée et située sur l'angle plantaro-médial de la diaphyse, et enfin parce que la trochlée interne ne présente pas une aile dirigée plantairement. Il diffère de celui du genre *Selmes*, décrit dans l'Eocène moyen de Messel et représenté aussi dans le Quercy par un tarsométatarse d'âge inconnu (cf. *Selmes absurdipes*, Mayr & Mourer-Chauviré, 2004). En effet chez *Selmes* les trochlées interne et externe sont toutes deux pratiquement de même longueur et nettement plus courtes que la trochlée médiane, tandis que chez *Primocolius* la trochlée interne est beaucoup plus allongée que l'externe et atteint presque la longueur de la trochlée médiane. Il diffère de celui du genre *Masillacolius*, de l'Eocène moyen de Messel, parce que chez celui-ci les trois trochlées sont pratiquement de la même longueur (Mayr & Peters, 1998), tandis que chez *Primocolius* la trochlée externe est nettement plus courte que les deux autres. Ce tarsométatarse diffère enfin de celui du genre *Oligocolius*, décrit dans l'Oligocène inférieur d'Allemagne (Mayr, 2000). Dans ce genre la trochlée externe est plus étroite dans le sens médio-latéral et la diaphyse est proportionnellement plus large. L'ordre des Coliiformes comporte actuellement une seule famille, les colidés, avec deux genres qui vivent en Afrique, au Sud du Sahara, mais il était beaucoup plus diversifié au Paléogène où il comportait deux familles et au moins 11 genres éteints, présents en Europe et en Amérique du Nord. La famille des Coliidae, à laquelle appartient le genre *Primocolius*, a vécu en Europe au moins jusqu'au Miocène moyen (La Grive-Saint-Alban, fente M, âge MN 7, Ballmann, 1969) ;

4/ de mammifères

- marsupiaux (*Peratherium cayluxi*, *Peratherium cuvieri*, *Amphiperatherium ? exile*, *Amphiperatherium minutum*) ;

- carnivores (*Miacis/Paramiacis exilis*) ;

- d'insectivores nyctithériidés notamment *Saturninia pelissiei* (17 spécimens dentaires complets ou subcomplets), *Saturninia gracilis* (5 spécimens, dont 2 rangées partielles), *Saturninia* sp. indet. (1 molaire inférieure isolée), d'insectivores pseudorhynchocyonidés, *Pseudorhynchocyon cayluxi* (1 molaire supérieure très usée) ou encore amphilémuridés (? *Macrocranion* sp. et ? *Echinolestes* sp.).

- rongeurs, représentés par 10 espèces de 10 genres différents : *Gliravus meridionalis*, *Glamys priscus*, *Treposciurus romani*, *Microsuevosciurus* sp., *Paradelomys spelaeus*, *Theridomys golpei*, *Patriotheridomys* sp., *Blainvillimys gousnatensis*, *Pseudoltinomys phosphoricus*, *Elfomys parvulus*.

- chauves-souris, par une espèce de *Vespertiliavus* et une de *Vaylatsia*, par *Palaeophyllophora quercyi* et par deux espèces du genre *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*), dont une indéterminée et *H. (Ps.) schlosseri*.

- artiodactyles, avec l'espèce *Amphimeryx* cf. *murinus* (molaires supérieures, 3 droites et 1 gauche, de taille moyenne (4,7x5,5), 1 molaire inférieure usée (4,2x3) et 1 P4/), et l'espèce *Haplomeryx* cf. *zitteli* (1 molaire supérieure gauche, tétrasélénodonte, quadrangulaire et très creusée dans la vallée transverse médiane, de dimension 4,2x5), *Dichodon* cf. *frohnstettense* (partie antérieure d'une prémolaire inférieure très allongée).

- microchoeridés, *Pseudoloris parvulus*, attestée par du matériel dentaire varié.

De façon assez exceptionnelle, d'autres types de restes fossiles (du matériel floristique) ont pu être observés. Ce sont deux gyrogonites de charophytes, déterminables comme *Chara* sp., un genre de vaste répartition, connu depuis l'Eocène jusque dans l'Actuel. Il semble important de souligner cette présence puisqu'il s'agit de la première mention de charophyte en contexte paléokarstique, et pour le Quercy (détermination et information de Mme Monique Feist, ISEM, Montpellier).

2.1.4. PEPENUT (Fig. 3)

La faune de Pépénut apparaît beaucoup moins variée que celle de Monteils au niveau des ordres représentés ; cependant, ceux qui le sont semblent relativement diversifiés.

Amphiperatherium sp. atteste la présence des marsupiaux ; les rongeurs coexistent sous la forme de 4 espèces (*Treposciurus mutabilis*, *Suevosciurus intermedius*, *Paradelomys crusafonti*, *Pseudoltinomys* aff. *phosphoricus*) ; et les spécimens de chiroptères se rapportent à *Vespertiliavus* aff. *gracilis*, *Palaeophyllophora quercyi*, une espèce du genre *Vaylatsia*, *Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) *schlosseri*, *H. (Ps.) morloti*, et une espèce indéterminée d'hipposideridés, soit six formes distinctes.

2.1.5. SAINT-ANTONIN-NOBLE-VAL (Fig. 3)

Quelques lézards (un glyptosauriné et un gekkonidé indéterminés) et serpents indéterminés (seulement des dents) sont attestés dans le matériel de cette localité.

Dans les taxons mammaliens figurent des insectivores nyctithériidés, notamment *Saturninia beata* (6 spécimens dentaires complets ou fragments), *Saturninia pelissiei* (6 spécimens subcomplets), *Saturninia gracilis* (5 spécimens dentaires subcomplets), *Saturninia* sp. indet. (1 M/3) et *Saturninia* indéterminé. (1 P4/), dont l'importante diversité semble relativement atypique pour un faible nombre total de spécimens.

Deux espèces d'apatemyidés, *Heterohyus quercyi* (1 M2/ d.) et *Heterohyus nanus* ? (2 spécimens subcomplets (1 M/1 et 1 M3/ usée, rapportée avec doute), et une espèce d'amphilémuridés (*Gesneropithecus grisollensis*) complètent la liste des insectivores s.l.

On note la présence d'un marsupial, *Amphiperatherium minutum* et de cinq espèces de rongeurs :

- ***Elfomys tobieni*** Thaler, 1966 : Matériel : 1 M/2 d. (1,38x1,13). Morphologie : cette molaire inférieure, non-usée, présente des caractéristiques morphologiques et dimensionnelles typiques de cette espèce primitive d'*Elfomys* : antéroconide développé et bien séparé du protoconide, amorce de mésolophide, protolophide incurvé bifide, base du sinuside externe relativement haute sur la couronne, préfigurant l'acquisition d'une morphologie hypsodonte ;

- ***Pseudoltinomys mamertensis*** ;

- ***Paradelomys crusafonti*** Thaler, 1966 : Matériel : 1 M1/ g. (1,62x1,78), 1 D/4 g. (1,93x1,40), 1 P/4 g. (1,57x1,33), 1 M/1 g. (1,84x1,58), 1 M/3 g. (1,90x1,37). Morphologie : la M1/, très usée, présente une silhouette carrée et des cuspidés globuleuses ; le sinus lingual est légèrement proverse ; l'antérolophe et le postérolophe sont faiblement connectés aux cuspidés jugales ; les conules sont très peu marqués ; il n'y a pas de mésostyle. La D/4 possède un protoconide bien individualisé, mais réduit et

décalé postérieurement ; le mésoconide n'est pas individualisé ; l'hypolophide est complet. La P/4 possède une seule cuspidé antérieure ; l'hypolophide est complet et élevé. La M/1 présente un antéroconide bien individualisé ; le mésoconide est globuleux et faiblement relié à l'hypoconide, trait atypique chez cette espèce ; le métalophide et l'hypolophide sont complets ; le postérolophide est bas. La morphologie de la M/3 est illisible (spécimen très usé) ;

- **Treposciurus mutabilis** ;

- **Sciuroides aff. intermedius** Schlosser, 1884 : Matériel : 1 M1-2/ d. (2,10×2,14), 1 M1-2/ g. (2,07×2,24), 1 M/2 d. (2,26×2,00), 1 M/3 g. (2,39×1,72). Morphologie : une M1-2/ présente une morphologie typique, avec notamment une double liaison sub-complète entre l'hypocône et le métacône. L'autre spécimen, très usé, est illisible. La M/2 montre un mésoconide bien individualisé et un antéroconide bas. Le spécimen de M/3, très usé, est illisible.

Cinq espèces de chiroptères (*Vespertiliavus gracilis*, *Palaeophyllophora quercyi*, *Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri*, une espèce du genre *Vaylatsia* et un hipposideridé indéterminé) caractérisent également cette faune.

Enfin, a été retrouvée une canine supérieure de microchoeridé [sillon du côté antérieur et 2e crête typiques de ces canines chez *Necrolemur* (Godinot, 2003, Fig 16)]. Cette dent, bien qu'incomplète, sort de la variabilité du *Necrolemur* de La Bouffie, en étant un peu plus grande, et haute à la fois dans sa partie antérieure et dans sa partie postérieure. Il s'agit de *Necrolemur major*.

2.1.6. THERON (Fig. 3)

Ces sédiments ont livré des restes de vertébrés inférieurs plus ou moins déterminables. Les amphibiens comprennent l'urodèle *Megalotriton cf. filholi* et un anoure indéterminé. Les reptiles sont représentés par des lézards et des serpents. Chez les lézards ont été reconnus un lacertidé (? *Plesiolacerta lydekkeri*) et des anguïdes (un glyptosauriné et un anguiné indéterminés). Les serpents ne sont représentés que par deux boïdés indéterminés.

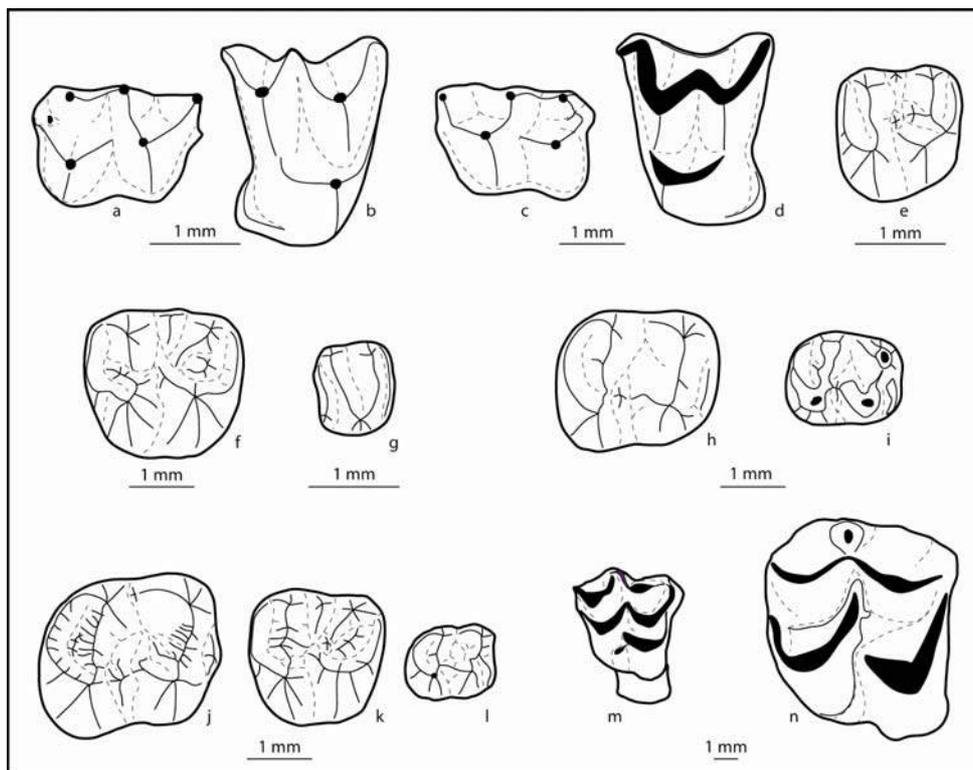


Figure 3 : Illustration de quelques taxons des localités étudiées

-a, b : *Hipposideros Pseudorhinolophus* sp., Bouziès, M/1 d., M/2 d. ; -c, d : *Palaeophyllophora oltina*, Liauzu, M/1 g., M/2 g. ; -e : *Elfomys parvulus*, Monteils, M1-2/ g. ; -f : *Treposciurus romani*, Monteils, M1-2/ g. ; -g : *Gliravus meridionalis*, Monteils, M1-2/ d. ; -h : *Treposciurus mutabilis*, Pépénut, M/1 d. ; -i : *Paradelomys crusafonti*, Pépénut, M/1 d. ; -j : *Treposciurus mutabilis*, St-Antonin-Noble-Val, M/2 d. ; -k : *Suevosciurus aff. intermedius*, St-Antonin-Noble-Val, M/1-2 g. ; -l : *Pseudoltinomyx mamertensis*, St-Antonin-Noble-Val, M/3 d. ; -m : *Amphimeryx cf. murinus*, Théron, M ?/ d. ; -n : bachitheriidé, Pélix, M ?/.

Les marsupiaux sont représentés par *Peratherium ?cuvieri* / *?elegans* ; les chiroptères par *Vespertiliavus schlosseri* et une espèce indéterminée d'emballonuridés, *Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri*, deux espèces du genre *Palaeophyllophora* (*P. quercyi*, *P. olina*), et une espèce de *Vaylatsia* et de *Cuvierimops*.

A ceux-ci s'ajoutent deux rongeurs theridomyidés (*Theridomys golpei* et *Blainvillimys* aff. *gousnatensis*), deux artiodactyles dont *Amphimeryx* cf. *murinus* (représenté par une molaire supérieure droite (4x4,5), typiquement sans cingulum antérieur, une M1/, plus petite, très usée (3,2x4,4), une demi-molaire inférieure et peut-être une prémolaire inférieure antérieure, P/1 ?, biradiculée, mais très courte), et un artiodactyle indéterminé (suggéré par un fragment de molaire supérieure montrant un métacône sélénodonte mais avec une muraille externe différente de celle d'*Amphimeryx*), et enfin une espèce indéterminée de périssodactyle du genre *Palaeotherium*, de taille moyenne, déterminée à partir d'une paroi externe d'une prémolaire supérieure droite. Ce spécimen est identifié comme un fragment de germe dont la calcification n'est pas terminée : la région du collet et le cingulum manquent ; l'ectolophe devait être relativement allongé verticalement (> 17,5 mm), mais, à défaut de connaître son inclinaison on ne peut évaluer le degré d'hypsodontie. Le bord libre présente 2 cuspides, para- et métacône, bien séparées par une échancrure assez profonde. La surface de l'ectolophe est relativement plane ; il n'y a pas de mésostyle partant de la région cervicale, mais seulement sur 5 mm une petite "épine" mésostylique peu proéminente, partant de la face occlusale.

2.2. Localités oligocènes

2.2.1. COANAC-CHATEAU (Fig. 4)

Des spécimens dentaires d'un marsupial, *Amphiperatherium minutum*, ont été retrouvés, ainsi que ceux d'un chiroptère molossidé, *Cuvierimops* sp. (sous forme d'une petite population donnant une représentation assez complète des éléments dentaires). Cependant, cette faune est composée essentiellement de rongeurs :

Théridomorphes :

***Issiodoromys minor*, stade 2 ; *Protechimys variabilis* ; *Theridomys ludensis* ;**

Cricétidés :

Eucricetodon* cf. *huberi : Matériel : M1/ g. =1,87x1,23 ; M2/ g. =1,50x1,36 ; M2/ g. =1,40x1,31 ; M3/ g. =1,15x1,20 ; M3/ g. =1,07x1,10 ; M3/ g. =0,97x1,09 ; M/1 d. cassée ; M/2 g. =1,50x1,17 ; M/3 g. =1,36x1,18 ; M/3 g. =1,36x1,16 ; M/3 g. =1,40x1,15. Morphologie : robuste, très bunodonte et à crêtes simples, bien caractérisée par le mésolophide long de la M/1, alors qu'il a tendance à se réduire sur M/2 et M/3 et par le sinuside devenant très oblique.

Pseudocricetodon moguntiacus : Matériel : M1/ g. (sur max.) =1,77x1,13 ; M1/ g. =1,49x0,94 ; M1/ g. =1,55x1,03 ; M2/ d. cassée ; M/2 d. =1,26x0,98 ; M/2 d. =1,29x1,02 ; M/2 g. (très usée) =1,10x1,10 ; M/3 g. =1,13x0,93 ; M/3 g. =1,09x0,96 ; M/3 g. =1,12x0,99. Morphologie : simple, pratiquement sans crêtes accessoires, les mésolophes et mésolophides sont courts ; les M/3 sont un peu plus réduites à l'arrière que chez *P. montalbanensis*.

Gliridés :

Gliravus ? tenuis : Matériel : M1/ d. =0,91x1,09 ; M2/ d. =0,94x1,19 ; M2/ d. =0,94x1,08 ; M1/ d. =1,01x1,05 ; M/2 g. =0,93x1,00 ; M/2 g. =0,96x1,02 ; M/3 d. =0,97x1,02. Morphologie : la taille des dents, un peu plus forte que celle de *G. garouillensis*, correspond tout à fait à *G. tenuis* ; le schéma dentaire très simple ne comportant pas de crêtes accessoires également. Contrairement à *G. majori*, l'antérolophe et le postérolophe, indépendants, ne dépassent pas le niveau du protocône.

Gliravus garouillensis : Matériel : D4/ d. =0,80x0,77 ; P4/ g. =0,60x0,79 ; M2/ g. =0,80x1,01 ; M3/ g. =0,60x0,82 ; P4/ g. =0,67x0,62 ; P4/ d. =0,67x0,63 ; M/1 d. =0,86x0,90 ; M/1 g. =0,85x0,79 ; M/3 g. =0,86x0,88 ; M/3 d. =0,77x0,85.

2.2.2. PELIX (Fig. 3)

Cette dernière localité est caractérisée par 5 espèces de rongeurs (*Issiodoromys quercyillimognensis*, *Eucricetodon dubius*, *Eomys zitteli*, une espèce du genre *Archaeomys* et une du genre *Pseudocricetodon*), et par deux espèces indéterminées d'artiodactyles : un cainotheriidé et un bachitheriidé, du sous-ordre Ruminantia (Blondel, 1997).

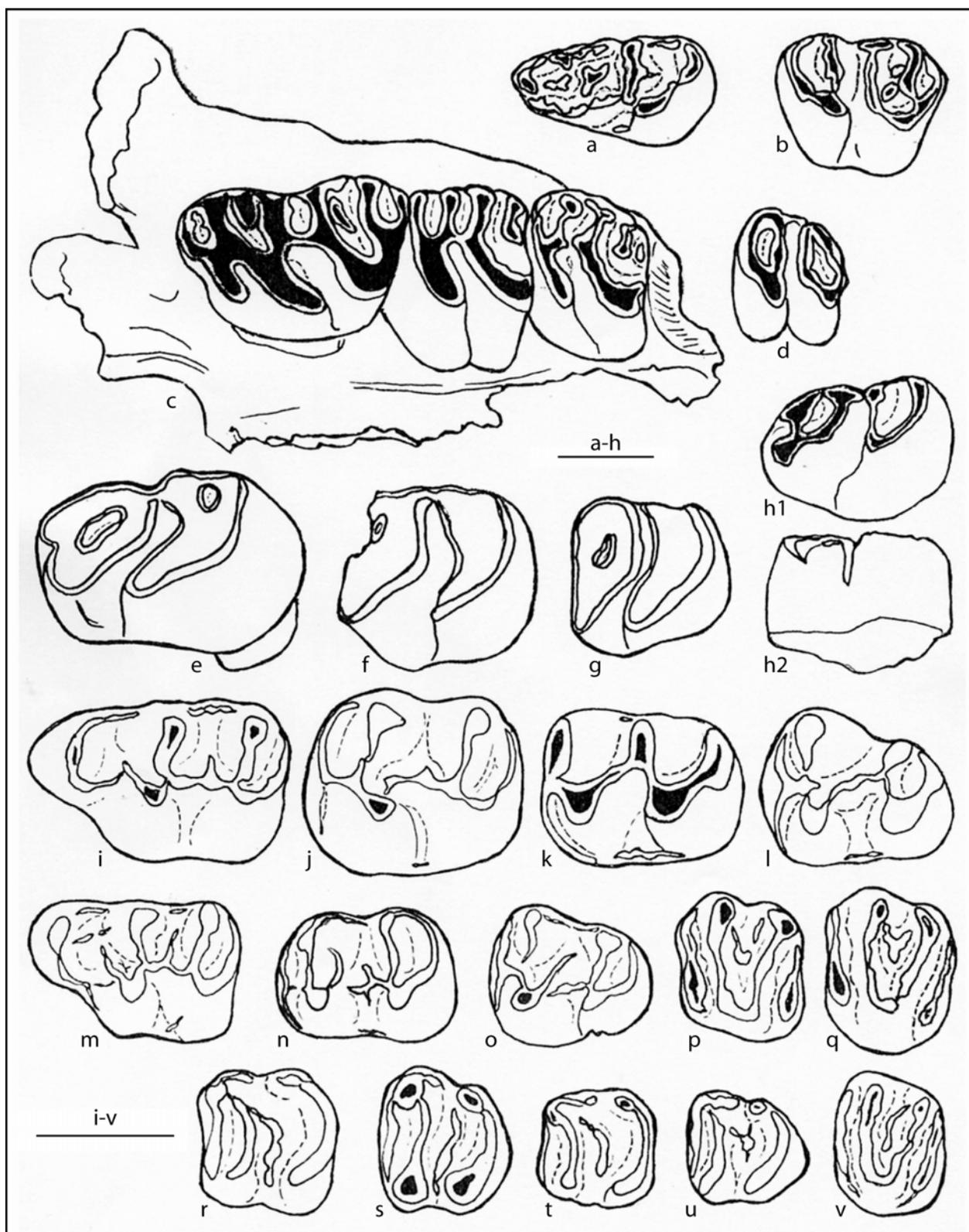


Figure 4 : Illustration des rongeurs de Coânac-Château

-**a, b** : *Issiodoromys minor* Filhol, stade 2, D/4 g., D4/ g. ; -**c-h** : *Protechimys variabilis* Vianey-Liaud : **c** : max. d. avec D4/-M2/ inversé, **d** : M3/ d. inversée, **e** : P/4 g., **f** : M/1-2 g., **g** : M/3 g., **h** : P/4 d. inversée : **h1** : vue occlusale, **h2** : vue linguale ; -**i-l** : *Eucricetodon* cf. *huberi* Schaub : **i** : M1/ g., **j** : M2/ g., **k** : M/2 g., **l** : M/3 g. ; -**m-o** : *Pseudocricetodon moguntiacus* Bahlo : **m** : M1/ g., **n** : M/2 d. inversée, **o** : M/3 g. ; -**p-s** : *Gliravus? tenuis* Bahlo : **p** : M1/ d. inversée, **q** : M2/ d. inversée, **r** : M/1 d. inversée, **s** : M/3 d. inversée ; -**t-v** : *Gliravus garouillensis* Vianey-Liaud **t** : M/1 d. inversée, **u** : M/3 g., **v** : M2/ g. Les échelles représentent 1 mm.

3. BIOCHRONOLOGIE DÉDUITE

Sur la base de l'ensemble de ces déterminations, résumées dans la figure 5, les considérations ci-après reprennent les éléments d'intérêt biochronologique pour les faunes étudiées.

3.1. Bouziès

La P/2 de *Hyaenodon requieni*, espèce dont le type provient d'Euzet (Gard, MP 17a). Le spécimen ici étudié en possède les dimensions moyennes, la morphologie et l'inclinaison particulière de la cuspide principale (Depéret, 1917 : 194).

Palaeophyllophora sp., de dimensions inférieures à l'espèce de Crégols, indiquerait le niveau-repère MP 17a ou 17b. Il peut être conclu que ce gisement est proche du niveau-repère MP 17a.

3.2. Saint-Antonin-Noble-Val

Le glyptosauriné indique un âge antérieur à la Grande Coupure.

Chez les insectivores, *Saturninia beata* a des dimensions standard, *Saturninia pelissiei* est identique à la forme des Clapiès (MP 17a), *Saturninia gracilis* présente les dimensions comparables à celles de Perrière (MP 17b) et plus petites qu'à celui de Sainte-Néboüle (MP 18), *Saturninia* sp. indet. est de taille supérieure au stade *gracilis* de Sainte-Néboüle (MP 18), *Heterohyus quercyi* se rapproche par sa taille du type de Mémerlin (locus et âge indéterminés) et enfin, *Heterohyus nanus* ? présente une taille plus petite que les *H. nanus* recensés du Quercy (Sigé, 1997).

Les rongeurs et les chiroptères indiqueraient des stades correspondant au niveau-repère MP 17a, de façon relativement homogène avec le reste de la faune.

Cette datation est relativement bien confirmée par la présence du microchoeridé, *Necrolemur major*, qui montre une différence de taille assez nette avec le spécimen de la Bouffie, mais qui se rapproche de la forme *N. major* du niveau Fons 4, grande forme intermédiaire entre *N. antiquus* et le *Microchoerus* de Perrière (MP 17b).

3.3. Liauzu

Les spécimens de *Palaeophyllophora oltina* témoignent, de par leur taille, du niveau-repère MP 17b et *Cynodontis lacustris* suggère la proximité de la Débruge (MP 18).

3.4. Pépénut

Les rongeurs indiquent un stade proche du niveau-repère MP 17b, de même que les chiroptères avec des espèces de morphologie et de taille comparables à celles des espèces de Perrière et Malpérié (MP 17b).

3.5. Théron

La présence de *Megalotriton* n'est pas très informative puisque, si la présence du genre avant la Grande Coupure est certaine, il pourrait avoir subsisté dans les niveaux inférieurs de l'Oligocène (Duffaud, 2000).

De même qu'à St-Antonin-Noble-Val, le glyptosauriné (anguidé) atteste un âge sous la Grande Coupure de façon stricte, compte tenu de l'état de nos connaissances actuelles.

En ce qui concerne le matériel attribué à *Palaeotherium* sp., les espèces bartoniennes, *P. pomeli* et *P. ruetimayeri* aux prémolaires plus étroites, et *P. castrense* dont les P4/ (seules prémolaires à posséder des cuspidés bien séparées) sont plus grandes, ont pu être écartées. Parmi les espèces ludiennes, *P. curtum*, *robustum* et *muehlbergi*, de même que *P. crassum crassum*, ont des prémolaires habituellement pourvues de mésostyle. Le spécimen pourrait finalement correspondre soit à une P4/ de *P. medium euzetense* du niveau d'Euzet (MP 17a), soit à une P3/ d'un *P. medium* plus tardif (La Débruge, MP 18 ou Montmartre, MP 19) ou de *P. crassum renevieri* (Mormont-Entreroches, MP 19) (Franzen, 1968). *Theridomys golpei* et *Blainvillimys* aff. *gousnatensis* indiquent les niveaux-repères MP 17b-MP 18.

		BZ	Li	Mo	Pé	SA	Th	CC	PI
AMPHIBIENS	UR/ ANOURES	Leptodactylidae <i>Thaumastosaurus cf. bottii</i> ? Ranidae indet. Anoure indet.		●			●		
	UR/	<i>Megalotriton cf. fiholi</i>					●		
REPTILES	LEZARDS	Lacertidae ? <i>Plesiolacerta lydekkeri</i> Gekkonidae Gekkonidae indet. Anguinae Anguinae cf. <i>Anguis</i> Amphisbaene indet. Glyptosaurinae indet. Anguinae indet. lézards indet.		●		●	●		
	SERPENTS	Aniliidae ? <i>Eoanilius europae</i> Boidae <i>Cadurceryx filholi</i> ? <i>Cadurcoba insolita</i> Boidae indet. A Boidae indet. B serpents indet.		●			●	●	
OISEAUX	COLIIF	Coliidae <i>Primocolius minor</i> indet.		●					
	MARSUPIAUX	Didelphidae <i>Amphiperatherium ? exile</i> <i>A. minutum</i> <i>A. sp.</i> <i>Peratherium ? cuvieri/? elegans</i> <i>P. cayluxi</i> <i>P. cuvieri</i>		●	●	●	●	●	
MAMMIFERES	LEPTI-CTIDES	Pseudorhyncocyonidae <i>Pseudorhyncocyon cayluxi</i>		●					
	APATOTHERES	Apatemyidae <i>Heterohyus quercyi</i> <i>Heterohyus nanus ?</i>				●	●		
	LIPOTYPHLES	Nyctitheriidae <i>Saturninia pelissiei</i> <i>Saturninia gracilis</i> <i>Saturninia beata</i> <i>Saturninia sp. indet</i> Amphilemuridae <i>Gesneropithex grisollensis</i> ? <i>Macrocranium sp.</i> ? <i>Echinolestes sp.</i>		●		●	●		
	CHIROPTERES	Hipposideridae <i>Hipposideros (Pseudorhinolophus) schlosseri</i> <i>H. (Ps.) morloti</i> <i>H. (Ps.) sp. A</i> <i>H. (Ps.) sp. B</i> <i>Palaeophyllophora quercyi</i> <i>P. oltina</i> <i>P. sp.</i> <i>Vaylatsia sp. A</i> <i>V. sp. B</i> <i>V. sp. C</i> Hipposideridae indet. A Hipposideridae indet. B Hipposideridae indet. C	●	●	●	●	cf.		
			●	●	●	●	cf.	●	
			●	●	●	●	●	●	

Figure 5a : Récapitulatif des listes fauniques (Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères)

Quant à *Amphimeryx* cf. *murinus*, il est présent à Escamps et dans tous les gisements compris entre MP 18 et MP 21 inclus (Sudre, 1978).

Enfin, les chiroptères sont représentés par des spécimens plus grands qu'à Perrière et Malpérié (MP 17b).

Ce gisement semble être biochronologiquement proche du niveau-repère MP 18.

3.6. Monteils

Thaumastosaurus, les glyptosaurinés, *Cadurceryx filholi*, ainsi que les possibles *Eoanilius europae* et *Cadurcoba insolita* indiquent un âge infra-Grande Coupure ; *Thaumastosaurus* et *Eoanilius europae* ont la même distribution (MP16-MP19, s'étend peut-être au MP 20). *Cadurceryx filholi* semble descendre jusqu'à MP 13 hors-Quercy (avec un petit doute sur l'espèce), et dans le Quercy, c'est très exactement la même répartition que *Thaumastosaurus* et *Eoanilius europae* (i.e. avec présence douteuse dans MP 20). *Cadurcoba insolita* va de MP 14 à MP 20 de façon sûre ; donc, il n'y a pas de précision sous la Grande Coupure avec les vertébrés inférieurs.

Peratherium cayluxi, uniquement connu dans les faunes de Gousnat et de La Débruge, indique le niveau-repère MP 18.

Saturninia pelissiei est de dimensions semblables à celles de la forme des Clapiès, MP 17a, (qui inclut le matériel type) ; les spécimens de *Saturninia gracilis* sont semblables à ceux des stades de Malpérié et Perrière (MP 17b) et plus petits que ceux de Sainte-Néboüle (MP 18) ; *Saturninia* sp. indet. est de taille supérieure à *S. gracilis*, mais inférieure à celles des autres espèces et enfin, *Pseudorhynchocyon cayluxi* se rapproche en taille d'un spécimen de Perrière.

Les nombreux rongeurs indiquent, de façon concordante, le niveau-repère MP 18.

3.7. Coânac-Château

- *Issiodoromys minor* Filhol, 1876, stade 2

Discussion : entre MP 24 et MP 25, la taille des molaires d'*Issiodoromys* ne varie pas beaucoup mais la taille des dents de lait augmente régulièrement. A Coânac, les D/4 (N=4 ; L moy=2,24 ; L extrêmes=2,15-2,30) et les D4/ (N=4 ; L moy=1,84 ; L extrêmes=1,78-1,93) sont, en moyenne, plus longues qu'à Lébratières 14 (MP 24) (L moy D/4=2,10 ; L moy D4/=1,82) et sont très proches des valeurs de Belgarric1 (L moy D/4=2,25 ; L moy D4/=1,82) ; on peut donc, comme à Belgarric 1, attribuer ces dents à *I. minor*, stade 2 (Schmidt-Kittler *et al.*, 1997). Vianey-Liaud (1998) indique qu'un *I. minor* d'un niveau d'évolution équivalent à celui de Lebratières 14, St-Martin-de-Castillon et Vialenc - *I. minor*, stade 1 - existe à Wolfsheim (Allemagne) ; ce gisement se situe dans la même formation et au même niveau que la localité-repère du MP 24, Heimersheim, qui ne contient pas d'*Issiodoromys*. Les localités-repères représentant par définition le sommet de leur niveau, Heimersheim représente le sommet de MP 24, caractérisé par *I. minor*, stade 1. Les gisements de Belgarric, Mas-de-Gaston et Coânac, à *Issiodoromys* plus évolué = *I. minor*, stade 2, appartiennent donc à la base de MP 25 ; ils sont cependant moins évolués que Garouillas, localité-repère de MP 25, qui contient un *I. minor* plus avancé = *I. minor*, stade 3 (Schmidt-Kittler *et al.*, 1997).

- *Protechimys variabilis* Vianey-Liaud, 1998

Discussion : cette espèce, décrite à Mas-de-Gaston (MP 25), se distingue de l'espèce de MP 24, *P. lebratierensis*, « par la disparition très fréquente de la crête longitudinale sur les D4/, P/4 et M1-2-3/ » (Vianey-Liaud, 1998), alors que les dimensions ne sont pas très différentes. A Coânac, la crête longitudinale est absente dans 1/3 P/4, 5/5 M/1-2, 1/1 M/3, 4/5 D4/, 2/4 M1-2/. Les 2/3 des dents montrent donc une crête longitudinale interrompue ou absente, alors qu'à Lébratières 14 (MP 24) la proportion est seulement de 8 sur 157. Ces dents présentent donc un niveau d'évolution plus avancé que *P. lebratierensis* et sont à déterminer comme *P. variabilis* ; elles corroborent l'attribution du gisement de Coânac-Château au niveau MP 25. L'os maxillaire présente les mêmes caractéristiques que celles figurées par Vianey-Liaud pour *P. lebratierensis*.

- *Theridomys ludensis* Vianey-Liaud, 1985

Discussion : une M/1g. (1,80x1,35) est bien caractéristique de cette espèce signalée en MP 24 et MP 25.

- *Eucricetodon cf. huberi* (Schaub, 1925)

Discussion : les dimensions des dents se placent dans les limites inférieures des diagrammes donnés par Vianey-Liaud *et al.*, 1995 pour *E. huberi* de gisements d'âge MP 25 (Garouillas, Rigal-Jouet, ...) ce qui tendrait à indiquer un âge à peine plus ancien.

- *Pseudocricetodon moguntiacus* (Bahlo, 1975)

Discussion : ces dents correspondent par leurs dimensions à celles attribuées à *P. moguntiacus* à Garouillas et autres gisements MP 25 du Quercy (Vianey-Liaud *et al.*, 1995) et sont généralement un peu plus grandes que celles de *P. montalbanensis* (MP 23) ou *P. simplex* (MP 26). (Rappelons que les diagrammes de distribution de *P. moguntiacus* donnés par Bahlo, 1975 semblent bien mettre en évidence la présence de 2 espèces, *P. moguntiacus* étant la plus petite).

- *Gliravus garouillensis* Vianey-Liaud, 1994

Discussion : par ses dimensions et sa structure très simple (en particulier, 1 seul centrolophe), cette forme rappelle *Glamys priscus* (Stehlin & Schaub, 1951) mais quelques particularités justifient son attribution à *Gliravus garouillensis* (Vianey-Liaud, 1994). Comme chez *G. majori*, l'unique molaire supérieure montre un seul centrolophe dirigé vers le métacône (alors qu'il se dirige préférentiellement vers le paracône chez *Glamys*), antéro- et postérolophes débordent lingualement le niveau du protocône formant un bourrelet qui ne borde cependant pas entièrement la face linguale comme c'est le cas chez *G. majori*. Molars inférieures à mésoconide absent ou très réduit et mésolophide court, ne dépassant pas le niveau de l'hypoconide; M/3 montrant une réduction nette du talonide, en longueur mais surtout en largeur, avec centrolophide représenté seulement par un tubercule central isolé.

- *Gliravus? tenuis* Bahlo, 1975

Discussion : Freudenthal (2004) range l'espèce *tenuis* dans son nouveau genre *Schizoglriravus*, créé pour l'espèce un peu plus compliquée de Montalban, *S. montalbanensis*, prétextant que *Gliravus* est un « genre-poubelle » et le réservant à l'espèce-type, *G. majori* et aux deux espèces espagnoles très voisines, *G. alvarezae* (MP 25; Daams *et al.*, 1989) et *G. caracensis* (MP25 ; Lacomba & Morales, 1987). En dehors de la structure sous-orbitaire, le plus souvent inconnue et parfois difficile d'interprétation, le caractère dentaire le plus distinctif serait la forme rectangulaire de la P4/ de *G. majori* s'opposant à la forme triangulaire à ovoïde de celle des Gliridés contemporains. La P4/ de *G. caracensis* figurée (Fig. 12, p. 254) est assez triangulaire, les 2 P4/ figurées de Pajera sont plus simples mais cependant moins rectangulaires que la P4/ de *G. majori*. On connaît donc très peu la variabilité de la forme de P4/ chez *Gliravus* et diviser ce genre revient, dans l'état actuel des connaissances, à créer un nouveau « genre-poubelle ».

Les rongeurs permettent donc de proposer un âge MP 25, plus ancien que ceux du Garouillas et de Rigal-Jouet, et un peu plus récent que celui de Lebratières 14 (MP 24). *Cuvierimops* sp. a une morphologie semblable à celle de la forme du Garouillas (MP 25) et est de taille proche.

3.8. Pélix

Les rongeurs représentent des stades morphologiques et des gammes de taille correspondant aux espèces des niveaux-repères MP 27-28.

4. INFORMATIONS PALÉOENVIRONNEMENTALES

Les gisements du Quercy, plutôt fermés, ne présentent généralement pas d'indices de présence d'eaux courantes, si ce n'est en de rares endroits (e.g. Pasturat, Crémat). La composition faunique permet une approche, dans une certaine mesure, des conditions paléoenvironnementales des faunes (Legendre, 1983). En effet, l'assemblage fossile de Monteils, avec des urodèles relativement nombreux et quelques anoues, et, en outre, l'occurrence de charophytes, suggèrent fortement la présence d'eau. Elle devait être présente au moins à l'état de mares temporaires développées à la faveur d'un tapis argileux et mises en relation avec le milieu souterrain lors d'une crue ou de fortes précipitations. Cette localité, fortement liée à un point d'eau, se démarque de la quasi totalité des gisements du Quercy.

CONCLUSION

La mise à jour de huit nouvelles localités dans le Quercy témoigne, encore une fois, de la richesse paléontologique de cette région. Ces découvertes nous permettent de compléter le registre faunique et

d'enrichir la palette de dispersion biochronologique des faunes, avec pour l'Eocène supérieur : St-Antonin-Noble-Val et Bouziès pour le niveau-repère MP 17a, Liauzu et Pépénut pour le niveau-repère MP 17b, Théron et Monteils pour le niveau-repère MP 18, et pour l'Oligocène tardif : Coânac-Château autour du niveau-repère MP 25 et Pélix, correspondant aux niveaux-repères MP 27-28. Des études, plus détaillées, sont en cours pour certains groupes présents dans ces sites (rongeurs, insectivores amphilemuridés, chiroptères).

Enfin, des informations paléoenvironnementales peuvent également être déduites de la composition faunique. Ainsi, la présence de vertébrés inférieurs, plutôt diversifiés pour un gisement quercinois, et de charophytes observées pour la première fois en contexte paléokartiques, atteste pour Monteils une humidité certaine et probablement la présence d'eau.

Remerciements. Nos remerciements vont à M. et Mme d'Armagnac pour l'accès au gisement de Coânac-Château, à M. Henri Tussac (Cahors) pour ses découvertes de localités et l'information communiquée aux chercheurs, et au musée Amédée Lemozi à Pech Merle (Cabreret) pour le prêt de spécimens.

Références bibliographiques

- BAHLO E. (1975) – Die Nagetierfauna von Heimersheim bei Alzey (Rheinhessen, Westdeutschland) aus dem Grenzbereich Mittel/Oberoligozän und ihre stratigraphische Stellung. *Abhandlungen Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, Wiesbaden, vol. 71, 1-182.
- BALLMANN P. (1969) – Les oiseaux miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Geobios*, Lyon, vol. 2, 157-204.
- BIOCHROM'97 (1997) – Synthèses et tableaux de corrélations. In: J.-P. Aguilar, S. Legendre, J. Michaux (Eds.), *Actes du congrès Biochrom'97, Mémoires et Travaux de l' Ecole Pratique des Hautes Etudes, Sciences de la Vie et de la Terre*, Montpellier, n°21, 769-805.
- BLONDEL C. (1997) – Les ruminants de Pech-Desse et Pech-du-Fraysse (Quercy MP 28) ; évolution des ruminants de l'Oligocène d'Europe occidentale. *Geobios*, Lyon, vol. 30, n°4, 573-591.
- DAAMS R., FREUDENTHAL M., LACOMBA J.I. & ALVAREZ-SIERRA M.A. (1989) - Upper Oligocene micromammals from Pareja, Loranca Basin, prov. of Guadalajara, Spain. *Scripta Geologica*, Leiden, vol. 89, 27-56.
- DEPERET C. (1917) – Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard). *Annales de l'Université de Lyon*, n. sér. I, Sciences, Médecine, vol. 40, 1-228.
- DUFFAUD S. (2000) – Les faunes d'amphibiens du Crétacé supérieur à l'Oligocène inférieur en Europe : paléobiodiversité, évolution, mise en place. Thèse du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- FRANZEN J.L. (1968) – Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). Inaugural-Dissertation, Albert-Ludwigs Universität zu Freiburg i. Br., vol. 1, 1-181.
- FREUDENTHAL M. (2004) – Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Eocene and Oligocene of the Sierra Palomera (Teruel, Spain). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, vol.12, 97-173.
- GODINOT M. (2003) – Variabilité morphologique et évolution des *Necrolemur* (Primates, Omomyiformes) des niveaux-repères MP 17 à MP 20 du sud de la France. *Coloquios de Paleontologia*, vol. Ext. 1, 203-235.
- LACOMBA J. I. & MORALES J. (1987) – Los micromamíferos del Oligoceno superior de Carrascosa del Campo (Prov. Cuenca, Espana). In Schmidt-Kittler N. (ed.): *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleogeology of the European Paleogene. Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, vol. 10, 289-300.
- LEGENDRE S. (1983) – Approche paléontologique des représentants du groupe *Tadarida* (Mammalia, Chiroptera, Molossidae). Thèse 3^e cycle, Université Montpellier 2.
- MAYR G. (2000) – A new mousebird (Coliiformes: Coliidae) from the Oligocene of Germany. *Journal für Ornithologie*, Berlin, vol. 141, 85-92.
- MAYR G. & MOURER-CHAUVIRÉ C. (2004) – Unusual tarsometatarsus of a mousebird from the Paleogene of France and the relationships of *Selmes Peters*, 1999. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lincoln, vol. 24, n° 2, 366-372.
- MAYR G. & PETERS D. S. (1998) – The mousebirds (Aves: Coliiformes) from the Middle Eocene of Grube Messel (Hessen, Germany). *Senckenbergiana lethaea*, Frankfurt a. M., vol. 78, n° 1/2, 179-187.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1988) – Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. II. Oiseaux. *Palaeontographica*, ser. A, Stuttgart, vol. 205, 29-50.
- SCHMIDT-KITTLER N. (1987) – European Reference Levels and Correlation Tables. In Schmidt-Kittler N. (ed.): *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleogeology of the European Paleogene. Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, vol. 10, 13-31.
- SCHMIDT-KITTLER N., VIANEY-LIAUD M., MÖDDEN C. & COMTE B. (1997) – New data for the correlation of Mammal localities in the European Oligocene: biochronological relevance of the Theridomyidae. Actes du Congrès Biochrom'97 Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe et domaines reliés. Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J., eds, *Mémoires et Travaux de l' Ecole Pratique des Hautes Etudes, Sciences de la Vie et de la Terre*, Montpellier, n°21, 375-395.
- SIGÉ B. (1997) – Les mammifères insectivores des nouvelles collections de Sossis et sites associés (Eocène supérieur, Espagne). *Geobios*, Lyon, vol. 30, n° 1 : 91-113.

- SUDRE J. (1978) – Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale (Systématique et Evolution). *Mémoires et Travaux de l' Ecole Pratique des Hautes Etudes, Sciences de la Vie et de la Terre*, Montpellier, n°7, 1-229.
- VIANEY-LIAUD M. (1994) – La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe Occidentale, et sa descendance oligocène. *Münchner Geowissenschaft Abhandlungen A*, vol. 26, 117-160.
- VIANEY-LIAUD M. (1998) – La radiation des Theridomyinae (Rodentia) à l'Oligocène inférieur : modalités et implications biochronologiques. *Geologica et Palaeontologica*, Marburg, vol. 32, 253-285.
- VIANEY-LIAUD M., COMTE B. & LEVEQUE F. (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocene, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 13. Rongeurs. *Paleontographica*, ser. A, Stuttgart, vol. 236(1-6), 257-326.

AN UNUSUAL AVIAN CORACOID FROM THE PALEOGENE QUERCY FISSURE FILLINGS IN FRANCE

G. MAYR ⁽¹⁾ & C. MOURER-CHAUVIRÉ ⁽²⁾

(1) Forschungsinstitut Senckenberg, Sektion Ornithologie, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt a. M., Germany. E-mail : Gerald.Mayr@senckenberg.de

(2) UMR 5125 "Paléoenvironnements et Paléobiosphère", Université Claude Bernard - Lyon 1, Campus de La Doua, 2 rue Dubois, Géode, 69622 Villeurbanne Cedex, France. E-mail : Cecile.Mourer@univ-lyon1.fr

Abstract - We report on an avian coracoid from the Quercy fissure fillings, in France, now recognized to belong to a Middle Eocene to Upper Oligocene sequence. It shares characteristic derived features with the corresponding bone of modern Psophiidae (Trumpeters), most notably a medial crest along the wide shaft and pneumatic openings on the extremitas sternalis. If assignment to trumpeters can be confirmed by future material, the specimen would be the first fossil record of trumpeters and a further example of a characteristic South American taxon, of which stem lineage representatives occurred in the Paleogene of Europe.

Résumé - Cette étude concerne un coracoïde d'oiseau provenant des remplissages karstiques des Phosphorites du Quercy, dont les âges sont en majorité compris entre l'Eocène moyen et l'Oligocène supérieur. Ce coracoïde partage des caractères dérivés avec celui des Psophiidae, ou Agamis, actuels, principalement une diaphyse large s'étendant par une crête du côté médial et des orifices pneumatiques à l'extrémité sternale. Si l'attribution aux Psophiidae pouvait être confirmée dans le futur par la découverte d'éléments nouveaux, ce spécimen serait le plus ancien reste de Psophiidae connu jusqu'à présent. Plusieurs familles actuellement uniquement sud-américaines sont représentées dans le Paléogène d'Europe par des formes appartenant à des "stem-groups" de ces familles. La présence d'un Psophiidae dans le Quercy serait un nouvel exemple montrant que certains éléments caractéristiques de l'avifaune sud-américaine sont des relictés de groupes qui étaient également présents au Paléogène dans l'Hémisphère Nord.

Key words - Fossil bird, Quercy, Eocene-Oligocene, Grues, Psophiidae ? Paleobiogeography.

Mots clefs - Oiseau fossile, Quercy, Eocène-Oligocène, Grues, Psophiidae ?, Paléobiogéographie.

INTRODUCTION

The Quercy fissure fillings in France are among of the most important localities for Paleogene avian fossils and have yielded a great number of mainly Middle Eocene to Upper Oligocene bird bones.

Although the fossil remains from these localities are well-studied (Mourer-Chauviré, 1995 a, and this volume), there is still a number of previously unrecognized taxa among the undescribed material (CMC, GM, pers. obs.).

Here we report on a coracoid from the old collections of the Paris Museum which exhibits characteristic derived features of the corresponding bone of modern Psophiidae (trumpeters). These primarily frugivorous birds include a single extant genus (*Psophia*) with three very similar species that occur in humid equatorial forests of the Amazon Basin (Sherman, 1996). Recent studies have shown trumpeters to be the sister group of Aramidae (limpkin) and Gruidae (cranes), and the clade formed by these three taxa in turn is the sister group of a clade including Heliornithidae (sungrebes) and Rallidae (rails) (Livezey, 1998; Mayr & Clarke, 2003; Mayr & Ericson, 2004; Fain & Houde, 2004; Cracraft *et al.*, 2004). So far no fossil taxa were assigned to the Psophiidae.

1. SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Aves Linnaeus, 1758
 Grues (sensu Livezey, 1998)
 Family, genus, and species indet.

Referred specimen: MNHN QU 16929 (left coracoid, Fig. 1A-C), deposited in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Locality and horizon: Unknown locality and horizon of the Quercy fissure fillings in France.

Measurements (in mm): Length, 21.4, mediolateral width of cotyla scapularis, 2.1.



Figure 1. Coracoid of MNHN QU 16929 (A, B, C) and modern *Psophia crepitans* (Psophiidae) (D, E, F) in comparison. A, D, dorsal aspect; B, E, ventral aspect; C, F, detail of dorsal aspect of extremitas sternalis showing pneumatic openings. Scale bars equal 5 mm.

Description and comparison (osteological terminology follows Baumel & Witmer, 1993): The bone measures only about half of the size of the coracoid of modern *Psophia crepitans*. It is nearly complete, only the tip of the processus procoracoideus, as well as small parts of the margo medialis and the processus lateralis are broken.

In its proportions, specimen MNHN QU 16929 is intermediate between the coracoid of rails and that of trumpeters (Fig. 2). Especially the shape of the extremitas omalis is more similar to that of rails in that the facies articularis humeralis is shorter and situated closer to the cotyla scapularis. The fossil differs from both,

rails and trumpeters, in the presence of a distinct, pit-like depression in the sulcus supracoracoideus (Fig. 2), which is here considered to be an autapomorphy of MNHN QU 16929.

The processus acrocoracoideus is more protruding than in *Psophia*, the facies articularis clavicularis does not form a small hook. The cotyla scapularis is shallower than that of rails, similar to the condition seen in modern Psophiidae.

The foramen nervi supracoracoidei is proportionally larger than in *Psophia* and situated closer to the cotyla scapularis than in modern Psophiidae and Rallidae (Fig. 2).

As in modern Psophiidae, there is a marked crest along the medial margin of the shaft, from the processus procoracoideus to the extremitas sternalis. In modern Psophiidae this crest is even more pronounced than in the fossil. An incipient medial crest also occurs in some Rallidae in which it is, however, not as strongly developed than in the fossil specimen; the shaft of the coracoid is distinctly narrower in all rails. The medial margin of the shaft of MNHN QU 16929 further lacks the notch that is characteristic for Rallidae (Fig. 2).

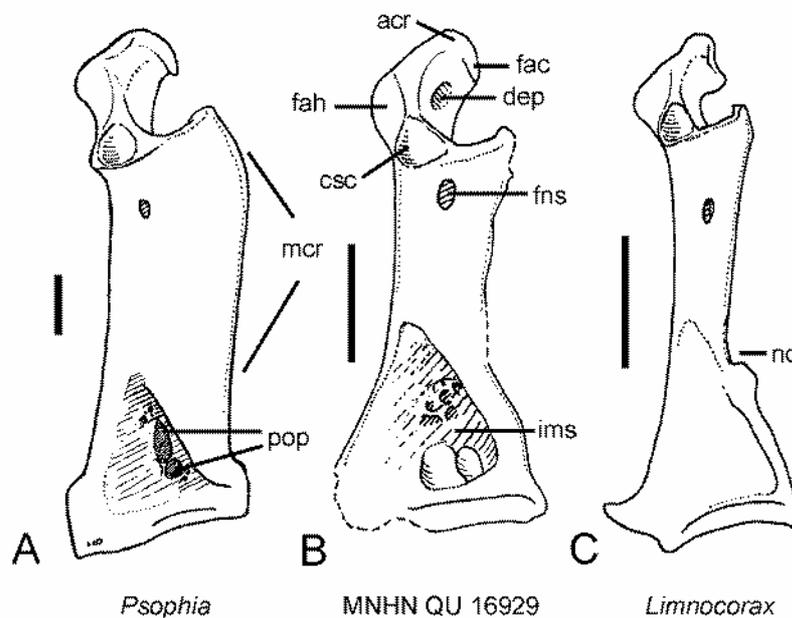


Figure 2. Dorsal view of the left coracoid in comparison. A, *Psophia crepitans* (Psophiidae); B, MNHN QU 16929; C, *Limnocorax flavirostris* (Rallidae). Abbreviations: acr - processus acrocoracoideus, csc - cotyla scapularis, dep - depression in sulcus supracoracoideus, fac - facies articularis clavicularis, fah - facies articularis humeralis, fns - foramen nervi supracoracoidei, ims - impressio musculi sternocoracoidei, mcr - crest along margo medialis, no - notch in margo medialis, pop - pneumatic openings. Scale bars equal 5 mm.

Also as in modern Psophiidae, the deeply excavated impressio musculi sternocoracoidei on the extremitas sternalis exhibits an irregular surface and many pneumatic foramina along its medial margin (Fig. 2; note that some of the openings visible in Fig. 1C are due to erosion of the bone). Pneumatic foramina on the extremitas sternalis are also found in few other taxa (Mayr and Clarke, 2003: character 67). However, in Gruidae, the anseriform Anhimidae (screamers) and Anseranatidae (magpie goose), and in Opisthocomidae (hoazin) they are situated in a single large opening; in Diomedeidae (albatrosses) and Cathartidae (New World vultures) they are not situated in a deeply excavated impressio musculi sternocoracoidei. The only taxon of which the dorsal surface of the extremitas sternalis of the coracoid exhibits a similar morphology to *Psophia* and the Quercy fossil is the Nkulengu Rail *Himantornis haematopus* (Rallidae). In all other aspects,

the coracoid of *H. haematopus* is, however, very similar to that of other rails and differs from MNHN QU 16929 (Olson, 1973: Fig. 2).

2. DISCUSSION

The avian coracoid is among the more diagnostic skeletal elements and the specimen described in this study exhibits a distinctive, derived morphology which it only shares with modern Psophiidae. In particular, it resembles extant Psophiidae in the wide shaft which bears a marked crest along its medial margin, and by the deeply excavated impressio musculi sternocoracoidei on the extremitas sternalis which exhibits many pneumatic foramina.

MNHN QU 16929 is however only about half of the size of modern *Psophia* and also shows some overall resemblance to the coracoid of rails, although it lacks the notch on the medial margin of the shaft which appears to be an apomorphy of crown group Rallidae (Fig. 2). Underlying the hypothesis that Rallidae and Heliornithidae are the sister taxon of the clade (Psophiidae + (Aramidae + Gruidae)) (see introduction), the more rail-like extremitas omalis of MNHN QU 16929 may be plesiomorphic for Grues. The pneumatic openings on the sternal extremity of the coracoid of *Himantornis* most likely are an apomorphy of this taxon as these are absent in Heliornithidae, the sister taxon of Rallidae (Mayr, 2004a: Fig. 4).

The coracoid is known for most other avian taxa from Quercy that have been associated with the Gruiformes, such as the Idiornithidae (genera *Elaphrocnemus*, *Idiornis*, *Oblitavis*) (Mourer-Chauviré, 1983, 2003), the Ameghinornithidae (Mourer-Chauviré, 1981, 1983), and the Messelornithidae (Mourer-Chauviré, 1995 b), and it is clearly distinguished from MNHN QU 16929. However, three putative rails which were assigned to *Quercyrallus* Brodkorb, 1963, are based on incomplete humeri (*Qu. arenarius* Milne-Edwards, 1892, *Qu. quercy* Cracraft, 1973) and a femur (*Qu. dasypus* Milne-Edwards, 1892) (Cracraft, 1973), and direct comparison with MNHN QU 16929 is thus not possible. *Qu. arenarius*, the type species of the genus *Quercyrallus*, is much too small to be conspecific with the species described herein, and "*Qu. dasypus*" was synonymized with the galliform *Palaeortyx gallica* by Mourer-Chauviré (1992). *Qu. quercy* does not exhibit derived characteristics that would allow assignment to the Psophiidae, and the coracoid of other Paleogene Rallidae exhibits a morphology very similar to their modern relatives (Mayr & Smith, 2001; Mayr, 2006). We thus consider it unlikely that MNHN QU 16929 belongs to *Quercyrallus quercy*.

Discovery of stem lineage Psophiidae outside the New World would add to the mounting evidence that some characteristic elements of the South American avifauna are relicts of groups that also occurred in the Paleogene of the Northern Hemisphere (Olson, 1989; Mourer-Chauviré, 1999; Mayr, 2005, contra Cracraft, 2001). Other avian groups that were once considered to be of South American origin but of which stem lineages representatives have been reported from the Tertiary of Europe include Nyctibiidae (potoos, Mourer-Chauviré, 1989; Mayr, 2001), Trochilidae (hummingbirds, Mayr, 2004b), and Cariamidae (seriemas, Mourer-Chauviré, 1983).

Acknowledgements. We thank Professor D. Goujet (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) for the loan of the fossil material, M. Louette (Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren) for the loan of a skeleton of *Himantornis haematopus*, S. L. Olson (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.) for his comments on our manuscript, and S. Tränkner for taking the photographs.

References

- BAUMEL J. J. & WITMER L. M. (1993) - Osteologia. - In BAUMEL J. J., KING A. S., BREAZILE J. E., EVANS H. E. & VANDEN BERGE J. C. (eds) : Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. *Publ. Nuttall Ornithol. Club*, 23, 45-132.
- CRACRAFT J. (1973) - Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 151, 1-127.
- CRACRAFT J. (2001) - Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. *Proc. Roy. Soc. London*, B, 268, 459-469.
- CRACRAFT J., BARKER F. K., BRAUN M., HARSHMAN J., DYKE G. J., FEINSTEIN J., STANLEY S., CIBOIS A., SCHIKLER P., BERESFORD P., GARCIA-MORENO J., SORENSON M. D., YURI T. & MINDELL D. P. (2004) -

- Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life. *In* Cracraft J. & Donoghue M. (eds) : Assembling the tree of life. pp. 468-489. *New York, Oxford University Press.*
- FAIN M. G. & HOUDE P. (2004) - Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution*, 58, 2558-2573.
- LIVEZEY B. C. (1998) - A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, 353, 2077-2151.
- MAYR G. (2001) - Comments on the osteology of *Masillapodargus longipes* Mayr 1999 and *Paraprefica major* Mayr 1999, caprimulgiform birds from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). *N. Jb. Geol. Pal., Mh.*, 2001, 65-76.
- MAYR G. (2004a) - Phylogenetic relationships of the early Tertiary Messel rails (Aves, Messelornithidae). *Senckenbergiana lethaea*, 84, 317-322.
- MAYR G. (2004b) - Old World fossil record of modern-type hummingbirds. *Science*, 304 (5672), 861-864.
- MAYR G. (2005) - The Paleogene fossil record of birds in Europe. *Biological Reviews*, 80, 515-542.
- MAYR G. (2006) - A rail (Aves, Rallidae) from the early Oligocene of Germany. *Ardea*, 94, 23-31.
- MAYR G. & CLARKE J. (2003) - The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, 19, 527-553.
- MAYR G. & ERICSON P. (2004) - Evidence for a sister group relationship between the Madagascan mesites (Mesitornithidae) and the cuckoos (Cuculidae). *Senckenbergiana biologica*, 84, 119-135.
- MAYR G. & SMITH R. (2001) - Ducks, rails, and limicoline waders (Aves: Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes) from the lowermost Oligocene of Belgium. *Geobios*, 34, 547-561.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1981) - Première indication de la présence de Phorusrhacides, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire européen : *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France. *Geobios*, 14, 637-647.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1983) - Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). 1. Sous-ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae). *Systématique et biostratigraphie. Palaeovertebrata*, 13, 83-143.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1989) - Les Caprimulgiformes et les Coraciiformes de l'Eocène et de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et description de deux genres nouveaux de Podargidae et Nyctibiidae. *In* Ouellet H. (ed.) : Acta XIX congressus internationalis ornithologici. *University of Ottawa Press*, Ottawa, 2047-2055.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1992) - The Galliformes (Aves) from the Phosphorites du Quercy (France): systematics and biostratigraphy. *In* Campbell K. E. (ed.) : Papers in Avian Paleontology honoring Pierce Brodkorb. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County., Sci. Ser.*, 36, 67-95.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1995 a) - Dynamics of the avifauna during the Paleogene and the Early Neogene of France. Settling of the recent fauna. *Acta zool. cracov.*, 38, 325-342.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1995 b) - The Messelornithidae (Aves: Gruiformes) from the Paleogene of France. *In* Peters D. S. (ed.) : Acta palaeornithologica. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181: 95-105.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1999) - Les relations entre les avifaunes du Tertiaire inférieur d'Europe et d'Amérique du Sud. *Bull. Soc. Géol. France*, 170, 85-90.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (2003) - Birds (Aves) from the Middle Miocene of Arrisdrift (Namibia). Preliminary study with description of two new genera: *Amanuensis* (Accipitriformes, Sagittariidae) and *Namibiavis* (Guriformes, Idiornithidae). *In* Pickford M. and Senut B. (eds) : Geology and Palaeobiology of the Central and Southern Namib. Vol. 2: Paleontology of the Orange River Valley. Ministry of Mines and Energy. Geological Survey of Namibia, Memoir 19, 103-113.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., this volume - The avifauna of the Eocene and Oligocene Phosphorites du Quercy (France): An updated list.
- OLSON S. L. (1973) - A classification of the Rallidae. *Wilson Bull.*, 65, 381-416.
- OLSON S. L. (1989) - Aspects of global avifaunal dynamics during the Cenozoic. *In* Ouellet H. (ed.) : Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici. *University of Ottawa Press*, Ottawa, 2023-2029
- SHERMAN P. T. (1996) - Family Psophiidae (trumpeters). *In* del HOYO J., ELLIOTT A. & SARGATAL J. (eds) : Handbook of the birds of the world, vol. 3, 96-107. *Lynx Edicions*, Barcelona.

THE AVIFAUNA OF THE EOCENE AND OLIGOCENE PHOSPHORITES DU QUERCY (France): AN UPDATED LIST

C. MOURER-CHAUVIRÉ

UMR 5125 "Paléoenvironnements et Paléobiosphère", Université Claude Bernard - Lyon 1, Campus de La Doua, 2 rue Dubois, Géode, 69622 Villeurbanne Cedex, France. E-mail : Cecile.Mourer@univ-lyon1.fr

Abstract - The excavations which have been carried out during the last forty years in the Phosphorites du Quercy made it possible to find fossil avifaunas accurately dated by associated micro- and macromammals, and to also date some of the taxa gathered during the nineteenth century excavations. This work gives an updated list of the Quercy avifauna and includes the description of a new family, the Cypselavidae.

Résumé - Les fouilles qui ont été entreprises durant les quarante dernières années dans les Phosphorites du Quercy ont permis de trouver des avifaunes fossiles datées avec précision par les restes de micro ou de macromammifères qui leur sont associés. Elles ont également permis de dater certains des taxons récoltés au cours de l'ancienne exploitation des gisements au XIXème siècle. Le présent travail donne une liste actualisée de l'avifaune du Quercy et comporte la description d'une nouvelle famille, les Cypselavidae.

Key words - Fossil birds, Quercy, Eocene-Oligocene, systematic list, new family.

Mots clefs - Oiseaux fossiles, Quercy, Eocène-Oligocène, liste systématique, nouvelle famille.

INTRODUCTION

At the end of the XIXth century the karstic fillings of Quercy were exploited for the extraction of the phosphorite, which was used as a fertilizer. Hundreds of fissures were then emptied. During the year 1886 only, 30 000 tons of phosphatic ore were extracted from the Quercy. The extraction works were made by countrymen who separated by hand the phosphate from the clay. The phosphate was then transported to a few factories where it was ground and calcined. Most of the vertebrate remains were put together with the phosphate ore, and thus lost, but the most beautiful pieces were put aside by the quarrymen. Originally the word "phosphorite" designated the phosphatic concretions deposited on the cave walls, after the filling of these caves by clays and other detritic materials. Then, by extension, this word has designated the caves themselves. The expression "Phosphorites du Quercy" corresponds to the geographical region where these karstic fillings have been exploited for the production of phosphatic ore.

The collections of fossils which were gathered during the mining exploitation period of the phosphorites have no accurate localities and dating. The localities which are indicated on some bones generally correspond to the centres of treating of the ore.

From 1965 onwards, research teams from the Universities of Paris and Montpellier have undertaken the prospection and the paleontological exploitation of the sediments which have been left in situ, or of the waste of the last century excavations. The analysis of the fossils collected during these new excavations shows that each gallery or sinkhole has been relatively quickly filled up, and that in each distinct fissure the fauna is homogenous.

The biochronological study made it possible to give an accurate dating to the material of all the fissures that have been exploited during these new excavations. This paleontological exploitation is still going on and new elements are found every year (Legendre *et al.*, 1997). The faunas span a period of time

STRATA

Série 1, vol. 13, p. 135 – 149, 2 tabl., 1 pl.

2006

mainly comprised between the end of the Middle Eocene (Mammalian reference-level MP 16) and the middle of the Late Oligocene (MP 28), however a few older faunas (MP 10/11, MP 13 and MP 14), or younger ones (Early Miocene), have been recently reported (Legendre *et al.*, 1997). The present list includes the avifauna of the locality of Vielase, dated at the boundary between the Early and the Middle Eocene (MP 10/11) (Legendre *et al.*, 1992). So the fossil birds identified as yet correspond to the mammalian reference-levels MP 10/11 to MP 28, and their age is from approximately - 49 Ma to approximately - 26 Ma (Escarguel *et al.*, 1997; Legendre & Lévêque, 1997).

THE BIRD FAUNAS

The first comprehensive study on the Quercy fossil birds was published by Milne-Edwards in 1892, and, simultaneously, a few remains were described by Lydekker (1891). Then the Quercy birds were studied again by Gaillard (1908, 1939) and some groups were the subjects of studies by Cracraft and Rich (1972), Cracraft (1973), Collins (1976 a), Mlikovsky (1989 a and b). All these studies concerned the material from the old collections, the age of which was not accurately known.

New studies have been realized on the material from the new excavations undertaken in the Quercy from 1965 and thus accurately dated, also including the material from the XIXth century collectings. It has not been always possible to find again, among the material from the new excavations, the same taxa as those which were present in the old collections, but it has been possible to be more specific about the age of some of them (Mourer-Chauviré, 1978, 1980, 1981, 1982, 1983, 1985, 1987, 1988 a, b, and c, 1991, 1992 a, b, and c, 1993, 1995 a and b, 2002; Mourer-Chauviré and Cheneval, 1983, Mayr & Mourer-Chauviré, 2000, 2004, 2006; Göhlich & Mourer-Chauviré, 2005; Sigé *et al.*, 1998; Maitre *et al.*, this volume; Mayr and Mourer-Chauviré, this volume; Mourer-Chauviré & Sigé, this volume).

A first updated list of the Quercy avifauna has been published in 1995 (Mourer-Chauviré, 1995 c) and the global results of thirty years of researches have been published in 1997 (Legendre *et al.*, 1997). The present systematic list corresponds to the Quercy avifauna, as known at the present day. The modifications brought by Mlikovsky (2002) in the systematics of this avifauna have not been taken into consideration because they are unfounded (Mourer-Chauviré, 2004).

The distribution of the taxa so far identified in the localities of the new excavations is given in Tables 1 and 2.

Systematic list

O. PELECANIFORMES

F. Phalacrocoracidae

Still undescribed genus and species. Old collections only

O. CICONIIFORMES

F. Ardeidae

Genus *Proardea* Lambrecht, 1933

Proardea amissa (Milne-Edwards, 1892). Old collections only

F. Cathartidae (see Mourer-Chauviré, 2002)

Genus *Diatropornis* Oberholser, 1899

Diatropornis ellioti (Milne-Edwards, 1892). Middle and Late Eocene

Genus *Parasarcoramphus* Mourer-Chauviré, 2002

Parasarcoramphus milneedwardsi Mourer-Chauviré, 2002. Old collections only

O. ACCIPITRIFORMES

F. Accipitridae

Genus *Aquilavus* Lambrecht, 1933

Aquilavus hypogaeus (Milne-Edwards, 1892). Old collections only

Aquilavus corroyi (Gaillard, 1939). Old collections only

F. Sagittariidae (see Mourer-Chauviré and Cheneval, 1983)

Genus *Pelargopappus* Stejneger, 1885 (syn. *Amphiserpentarius* Gaillard, 1908)

Pelargopappus schlosseri (Gaillard, 1908) (syn. *Pelargopsis stehlini* Gaillard, 1908, and

Pelargopsis trouessarti Gaillard, 1908). Early and Late Oligocene

F. Horusornithidae Mourer-Chauviré, 1991

Genus *Horusornis* Mourer-Chauviré, 1991

Horusornis vianeyliaudae Mourer-Chauviré, 1991. Late Eocene

F. Falconidae

Still undescribed genus and species. Late Eocene and Early Oligocene

O. GALLIFORMES (see Mourer-Chauviré, 1992 b)

F. Gallinuloididae Lucas, 1900

Genus *Taoperdix* Milne-Edwards, 1869

Taoperdix sp. Middle Eocene

F. Paraortygidae Mourer-Chauviré, 1992

Genus *Paraortyx* Gaillard, 1908

Paraortyx lorteti Gaillard, 1908 (syn. *Palaeortyx cayluxensis* Milne-Edwards, 1892). Late Eocene and Early Oligocene

Paraortyx brancoi Gaillard, 1908. Late Eocene

Genus *Pirortyx* Brodkorb, 1964

Pirortyx major (Gaillard, 1939). Late Oligocene

F. Quercymegapodiidae Mourer-Chauviré, 1992

Genus *Quercymegapodius* Mourer-Chauviré, 1992

Quercymegapodius depereti (Gaillard, 1908). Late Eocene

Quercymegapodius brodkorbi Mourer-Chauviré, 1992. Middle and Late Eocene

F. Phasianidae

Subf. Phasianinae

Genus *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869

Palaeortyx brevipes Milne-Edwards, 1869 (syn. *Palaeortyx ocyptera* Milne-Edwards, 1892). Late Oligocene

Palaeortyx gallica Milne-Edwards, 1869 (syn. *Quercyrallus dasypus* (Milne-Edwards, 1892)). Late Oligocene

Palaeortyx prisca (Milne-Edwards, 1869) (syn. *Palaeortyx intermedia* Ballmann, 1966). Late Oligocene (Göhlich & Mourer-Chauviré, 2005)

Palaeortyx phasianoides Milne-Edwards, 1869. Old collections only (Göhlich & Mourer-Chauviré, 2005)

O. GRUIFORMES

Suborder Cariamae (see Mourer-Chauviré, 1983)

F. Idiornithidae Brodkorb, 1965

Genus *Elaphrocnemus* Milne-Edwards, 1892 (syn. pars *Filholornis* Milne-Edwards, 1892)

Elaphrocnemus phasianus Milne-Edwards, 1892 (syn. *Filholornis paradoxa* Milne-Edwards, 1892, *Filholornis debilis* Milne-Edwards, 1892, and *Telecrex peregrinus* Milkovsky, 1989). Late Eocene and Early Oligocene

Elaphrocnemus crex Milne-Edwards, 1892. Early and Late Oligocene

Elaphrocnemus brodkorbi Mourer-Chauviré, 1983. Old collections only

- Genus *Idiornis* Oberholser, 1899
Idiornis gallicus (Milne-Edwards, 1892) (syn. *Filholornis gravis* Milne-Edwards, 1892). Middle and Late Eocene
Idiornis cursor (Milne-Edwards, 1892) (syn. *Orthocnemus major* Milne-Edwards, 1892). Early and Late Oligocene
Idiornis minor (Milne-Edwards, 1892). Late Eocene
Idiornis gaillardi Cracraft, 1973. Middle and Late Eocene
Idiornis gracilis (Milne-Edwards, 1892). Early and Late Oligocene
Idiornis itardiensis Mourer-Chauviré, 1983. Early and Late Oligocene
- Genus *Propelargus* Lydekker, 1891
Propelargus cayluxensis Lydekker, 1891. Old collections only
Genus *Occitaniavis* Mourer-Chauviré, 1983 (syn. pars *Geranopsis* Lydekker, 1891)
Occitaniavis elatus (Milne-Edwards, 1892). Late Eocene
- Genus *Oblitavis* Mourer-Chauviré, 1983
Oblitavis insolitus Mourer-Chauviré, 1983. Old collections only

- F. Ameghinornithidae Mourer-Chauviré, 1981 (see Alvarenga & Höfling, 2003, and Mayr, 2005 a)
- Genus *Strigogyps* Gaillard, 1908 (syn. pars *Ameghinornis* Mourer-Chauviré, 1981, and *Aenigmavis* Peters, 1987)
Strigogyps dubius Gaillard, 1908 (syn. *Strigogyps minor* Gaillard, 1939, pars *Ameghinornis minor* Mourer-Chauviré, 1981, and *Aenigmavis sapea* Peters, 1987). Old collections only.
- Genus *Ameghinornis* Mourer-Chauviré, 1981
A part of the material attributed by Mourer-Chauviré (1981) to the species *Ameghinornis minor* cannot be referred to the species *Strigogyps dubius*. It can be attributed either to a large flightless species of the Idiornithidae, such as the genus *Propelargus* (Mayr, 2005 a), or to a new species. Old collections, Middle Eocene ? and Early Oligocene

Suborder Grues

F. Messelornithidae Hesse, 1988

- Genus *Itardiornis* Mourer-Chauviré, 1995
Itardiornis hessae Mourer-Chauviré, 1995. Late Eocene and Early Oligocene

F. Rallidae

- Genus *Quercyrallus* Lambrecht, 1933
Quercyrallus arenarius (Milne-Edwards, 1892). Old collections only
Quercyrallus quercy Cracraft, 1973. Old collections only

aff. F. Psophiidae

Undescribed genus and species. Old collection only (Mayr & Mourer-Chauviré, this volume)

F. Gruidae

Still undescribed genus and species. Old collections only

Suborder Otides

F. Otididae

Still undescribed genus and species. Old collections only

O. CHARADRIIFORMES

F. Recurvirostridae

- Genus *Recurvirostra* Linnaeus, 1758
Recurvirostra sanctaeneboulae Mourer-Chauviré, 1978. Late Eocene

F. Scolopacidae

- Genus *Totanus* Bechstein, 1803
Totanus edwardsi Gaillard, 1908. Old collections only

Eocene localities	VIE	BRT	LAV	BFI	PRA	SLM	PRR	SNB	GOU	MON	ESC	LST	ROS 1,2 & X 19	PÉC	GARR UUT
Mammalian Reference level MP	10/11	16	16	17 a	17 a	17 a	17 b	18	18	18	19	19	19	19	-
<i>Diatropornis ellioti</i>		+	+				+								
<i>Horusornis vianeyliaudae</i>				+											
<i>Taoperdix</i> sp.		+													
<i>Paraortyx lorteti</i>							+				+		+		
<i>Paraortyx brancoi</i>								+			+		+		
<i>Quercymegapodius depereti</i>								+			+				
<i>Quercymeapodius brodkorbi</i>			+	+									+		
<i>Elaphrocnemus phasianus</i>											+		+		
<i>Idiornis gallicus</i>			+				+				+				
<i>Idiornis minor</i>				+			+								+
<i>Idiornis gaillardi</i>		+		+		+						+			
<i>Occitaniavis elatus</i>													+		
<i>Ameghinornis</i> sp.			? +												
<i>Itardiornis hessae</i>				+				+							
<i>Recurvirostra sanctaeneboulae</i>								+							
<i>Aegialornis gallicus</i>		+	+	+	+										
<i>Aegialornis leenhardti</i>			+		+										
<i>Aegialornis wetmorei</i>		+			+										
<i>Aegialornis broweri</i>								+							
<i>Cypselavus gallicus</i>			+		+			+			+				
<i>Jungornis</i> n. sp.							+								
<i>Scaniacypselus szarskii</i>	+														
cf. <i>Scaniacypselus</i>							+								
<i>Necrobyas rossignoli</i>							+						cf. +		
<i>Nocturnavis incerta</i>											+				
<i>Palaeoglaux perrierensis</i>						+	+								
<i>Quercypsitta sudrei</i>				+											
<i>Quercypsitta ivani</i>				+											
<i>Archaeotrogon venustus</i>							+				+				
<i>Ventivorus ragei</i>		+													
<i>Quercypodargus olsoni</i>			+												+
<i>Primocolius sigei</i>		+					+				+				
<i>Primocolius minor</i>							+			+	+				
<i>Geranopterus alatus</i>									+				+	+	
<i>Geranopterus milneedwardsi</i>							+								
Indeter. <i>Geranopteridae</i>							+								
<i>Palaeotodus escampsiensis</i>											+				
<i>Sylphornis bretouensis</i>		+													

Table 1. Distribution of the different taxa identified from the Eocene localities of the new excavations in Phosphorites du Quercy.

VIE: Vielase, BRT: Le Bretou, LAV: Lavergne, BFI: La Bouffie, PRA: Les Pradigues, SLM: Salême, PRR: Perrière, SNB: Sainte-Néboule, GOU: Gousnat, MON: Monteils, ESC: Escamps, Escamps 1, Escamps 4, LST: Lostanges, ROS 1, 2 & X: Rosières 1, Rosières 2 and Rosières X, PÉC: Pécarel, GARR UUT: Garrigues coll. Univ. Utrecht.

Oligocene localities	ABL1	RAV	PLA2	MGT	BAR	ROQ	MOU	PCT	ITD	BEL	BELT UUT	GAR	MDP	PDS	PFR	FON UUT	BOU UUT	PHA MNH N
Mammalian Reference Level MP	21	21	22	22	22	23	23	23	23	25	-	25	26	28	28	-	-	-
<i>Pelargopappus schlosseri</i>																		
<i>Paraortyx lorteti</i>		+							+									
<i>Pirortyx major</i>				+														
<i>Palaeortyx brevipes</i>										+								
<i>Palaeortyx gallica</i>																		
<i>Palaeortyx prisca</i>																		
<i>Elaphrocnemus phasianus</i>		+																+
<i>Elaphrocnemus crex</i>																		
<i>Idiornis cursor</i>																		
<i>Idiornis gracilis</i>																		
<i>Idiornis itardiensis</i>																		
<i>Ameghinornis sp.</i>																		
<i>Itardiornis hessae</i>																		
<i>Leptoganga sepultus</i>																		
<i>Cypselavus gallicus</i>																		
<i>Necrobias harpax</i>																		
<i>Necrobias edwardsi</i>																		
<i>Necrobias minimus</i>																		
<i>cf. Sophiornis quercynus</i>																		
<i>Archaeotrogn venustus</i>																		
<i>Archaeotrogon zitteli</i>																		
<i>Archaeotrogon cayluxensis</i>																		
<i>Palaeotodus itardiensis</i>																		
Passeriform Suboscine																		

Table 2. Distribution of the different taxa identified from the Oligocene localities of the new excavations of Phosphorites du Quercy.

ABL 1: Aubrelong 1, RAV: Ravet-Lupovici, PLA 2: La Plante 2, MGT: Mas de Got A, Mas de Got B, BAR: Baraval, ROQ: Roqueprune, MOU: Mounayne, PCT: Pech Crabit, ITD: Itardiès, BEL: Belgarric, BELT UUT: Belgarite 4A coll. Univ. Utrecht, GAR: Le Garouillas, MDP: Mas de Paufié, PDS: Pech Desse, PFR: Pech du Fraysse, FON UUT: Fonbonne 1 coll. Univ. Utrecht, BOU UUT: Boussac 1, Boussac 2, coll. Univ. Utrecht, PHA MNHN: Phalip, coll. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

O. COLUMBIFORMES

F. Pteroclididae

Genus *Archaeoganga* Mourer-Chauviré, 1992

Archaeoganga pinguis Mourer-Chauviré, 1992. Old collections only

Archaeoganga larvatus (Milne-Edwards, 1892). Old collections only

Archaeoganga validus (Milne-Edwards, 1892). Old collections only

Genus *Leptoganga* Mourer-Chauviré, 1993

Leptoganga sepultus (Milne-Edwards, 1869). Late Oligocene

O. APODIFORMES

F. Aegialornithidae Lydekker, 1891

Genus *Aegialornis* Lydekker, 1891 (syn. *Tachyornis* Milne-Edwards, 1892)

Aegialornis gallicus Lydekker, 1891 (syn. *Tachyornis hirundo* Milne-Edwards, 1892, and

Cypseloides mourerchauvirae Mlikovsky, 1989, see Mayr, 2003). Middle and Late Eocene

Aegialornis leenhardti Gaillard, 1908. Middle and Late Eocene

Aegialornis wetmorei Collins, 1976. Middle and Late Eocene

Aegialornis broweri Collins, 1976. Late Eocene

F. Cypselavidae nov. fam.

The genus *Cypselavus*, with the unique species *C. gallicus*, was described by Gaillard (1908) and placed in the family Aegialornithidae. It was then placed in the recent family Apodidae by Lambrecht (1933: = Micropodidae), and by Brodkorb (1971), and again in the family Aegialornithidae by Mourer-Chauviré (1978). Later it was transferred to the recent family Hemiprocnidae by Peters (1985) and this position was followed by Mourer-Chauviré (1988 b, 1995 b, 1996). Bochenski (1997) also placed it in the Hemiprocnidae, but he included in the genus *Cypselavus* two species, *C. gallicus* Gaillard, 1908, from the Phosphorites du Quercy, and *C. intermedius* Gaillard, 1939, from the Early Miocene of Chavroches (Allier). Actually the genus *Cypselavus* includes only one species, *C. gallicus*. The other species, *C. intermedius*, was placed in synonymy with the species *Cypselus ignotus* Milne-Edwards, 1871, and in the recent genus *Cypseloides* by Collins (1976 b), then in the extinct genus *Procypseloides* by Harrison (1984). The species *Cypselavus intermedius* Gaillard, 1939, is now designated as *Procypseloides ignotus* (Milne-Edwards, 1871).

Mourer-Chauviré (1978) has described the remains of *Cypselavus gallicus* from the locality of Sainte-Néboule (Late Eocene) and she also referred to this species some remains from the localities of Lavergne (Middle Eocene), Les Pradigues, Perrière, and Escamps (Late Eocene), and Pech Crabit (Early Oligocene). These remains include several humeri, a coracoid and a distal part of ulna. Karkhu (1988), when describing the genus *Jungornis*, considered that the coracoid could not belong to the genus *Cypselavus*, because it showed morphological characteristics which brought it closer to the Jungornithidae and differentiated it from the Hemiprocnidae. For this coracoid he created the genus *Palescyvus*, in the family Jungornithidae, and the species *P. escampensis*. However, there is no reason to think that the coracoid belongs to a family different from that of the humeri and it is more likely that the coracoid and the humeri belong to the same taxon. A possible synonymy of *Palescyvus* and *Cypselavus* was also considered by Mayr (2003). As this taxon can no longer be placed in the Hemiprocnidae a new family is described here for the genus *Cypselavus*. The genus *Palescyvus* Karkhu, 1988, and species *P. escampensis* Karkhu, 1988, are placed in synonymy with *Cypselavus* and *C. gallicus* respectively.

Type genus: *Cypselavus* Gaillard, 1908

Other included genera: *Argornis* Karkhu, 1999, and *Parargornis* Mayr, 2003

Temporal and geographic distribution: Middle Eocene, Late Eocene, and Early Oligocene of Phosphorites du Quercy, France, Middle Eocene of Messel, Germany, and Late Eocene of Caucasus, Russia.

Diagnosis: Humerus moderately elongated. Tuberculum ventrale strongly projecting ventrally. No pneumatic foramen in the fossa pneumotricipitalis. Crista deltopectoralis high and tapering, and forming a hook directed cranially. Proximal edge of this crista concave. Processus m. extensor metacarpi radialis and tubercle of m. tensor propatagialis pars brevis situated very close together. Processus m. extensor metacarpi radialis situated approximately at one-quarter of the length of the bone from its distal end. Tubercle of m. pronator superficialis weakly developed. On the coracoid, acrocoracoid incurved sternally and almost reaching the processus procoracoideus. Sternal facet very wide dorsoventrally on the medial side, and dorsoventrally narrow on the lateral side. Angulus medialis projecting at the same level as the angulus lateralis. Angulus medialis relatively wide.

Remarks: The family Cypselavidae differs from the recent family Hemiprocnidae by the characteristics indicated in the diagnosis. Furthermore in the Cypselavidae and in the Jungornithidae there is a processus lateralis on the coracoid, on the lateral side, and situated proximally compared to the sternal facet. This processus lateralis is absent in the Hemiprocnidae. The family Cypselavidae differs from the extinct family Jungornithidae mainly by the characteristics of the humerus which is much shorter and more robust in the Jungornithidae, with a wider distal part and a tubercle of m. pronator superficialis more projecting. The morphological differences on the coracoid are less evident, but in the Cypselavidae the sternal part is proportionally wider lateromedially, and the angulus medialis is wider and more rounded than in the Jungornithidae. In addition, in the Cypselavidae, the humerus is almost equal in size or slightly longer than the coracoid, while in the Jungornithidae the humerus is shorter than the coracoid.

The family Jungornithidae is characterized by a distal extension of the humeral head, but some individuals of *Cypselavus* also show such a distal extension. It is not so strongly indicated as in *Jungornis* but it is quite visible (Pl. 1, a-b). The presence of this extension of the humeral head is not a synapomorphy of the Jungornithidae and the Trochilidae only. It confirms the fact that the Cypselavidae belong to the same clade as the Jungornithidae and the Trochilidae, as was indicated by Mayr (2005 b) for the genera *Argornis* and *Parargornis*.

Genus *Cypselavus* Gaillard, 1908 (syn. *Palescyvus* Karkhu, 1988)

Cypselavus gallicus Gaillard, 1908 (syn. *Palescyvus escampensis* Karkhu, 1988). Middle and Late Eocene, and Early Oligocene

F. Jungornithidae Karkhu, 1988

Genus *Jungornis* Karkhu, 1988

Jungornis n. sp. Late Eocene (Mourer-Chauviré and Sigé, this volume)

F. Apodidae

Genus *Scaniacypselus* Harrison, 1984

Scaniacypselus szarskii (Peters, 1985). Early/Middle Eocene.

This species, described in the Middle Eocene locality of Messel, Germany (Peters, 1985; Mayr & Peters, 1999) has been identified from a left humerus, from the locality of Vielase (MP 10/11; Legendre *et al.*, 1992) (Pl. 1, c-d). The other avian remains found in this locality are six indetermined vertebrae and a distal part of indetermined left tarsometatarsus.

cf. *Scaniacypselus* Late Eocene (Mourer-Chauviré and Sigé, this volume)

O. CUCULIFORMES

F. Cuculidae

Genus *Dynamopterus* Milne-Edwards, 1892

Dynamopterus velox Milne-Edwards, 1892. Old collections only

Dynamopterus boulei Gaillard, 1939. Old collections only

O. STRIGIFORMES

F. Tytonidae

Subf. Necrobyinae Mourer-Chauviré, 1987

Genus *Necrobyas* Milne-Edwards, 1892

Necrobyas harpax Milne-Edwards, 1892. Early Oligocene

Necrobyas rossignoli Milne-Edwards, 1892. Late Eocene

Necrobyas edwardsi Gaillard, 1939. Late Oligocene

Necrobyas medius Mourer-Chauviré, 1987. Old collections only

Necrobyas minimus Mourer-Chauviré, 1987. Early Oligocene

Genus *Nocturnavis* Mourer-Chauviré, 1987

Nocturnavis incerta (Milne-Edwards, 1892). Late Eocene

Genus *Palaeobyas* Mourer-Chauviré, 1987

Palaeobyas cracrafti Mourer-Chauviré, 1987. Old collections only

Genus *Palaeotyto* Mourer-Chauviré, 1987

Palaeotyto cadurensis Mourer-Chauviré, 1987. Old collections only

Subf. Selenornithinae Mourer-Chauviré, 1987

Genus *Selenornis* Mourer-Chauviré, 1987

Selenornis henrici (Milne-Edwards, 1892). Old collections only

F. Palaeoglaucidae Mourer-Chauviré, 1987 (Peters, 1992)

Genus *Palaeoglaux* Mourer-Chauviré, 1987

Palaeoglaux perrierensis Mourer-Chauviré, 1987. Late Eocene

F. Sophiornithidae Mourer-Chauviré, 1987

Genus *Sophiornis* Mourer-Chauviré, 1987

Sophiornis quercynus Mourer-Chauviré, 1987. Old collections and Late Oligocene ?

O. PSITTACIFORMES

F. Quercypsittidae Mourer-Chauviré, 1992

Genus *Quercypsitta* Mourer-Chauviré, 1992

Quercypsitta sudrei Mourer-Chauviré, 1992. Late Eocene

Quercypsitta ivani Mourer-Chauviré, 1992. Late Eocene

O. CAPRIMULGIFORMES

F. Archaeotrogonidae Mourer-Chauviré, 1980

Genus *Archaeotrogon* Milne-Edwards, 1892

Archaeotrogon venustus Milne-Edwards, 1892. Late Eocene, Early and Late Oligocene

Archaeotrogon zitteli Gaillard, 1908. Early and Late Oligocene

Archaeotrogon cayluxensis Gaillard, 1908. Late Oligocene

Archaeotrogon hoffstetteri Mourer-Chauviré, 1980. Old collections only

F. Caprimulgidae

Genus *Ventivorus* Mourer-Chauviré, 1988

Ventivorus ragei Mourer-Chauviré, 1988. Middle Eocene

F. Podargidae

Genus *Quercypodargus* Mourer-Chauviré, 1988

Quercypodargus olsoni Mourer-Chauviré, 1988. Middle Eocene

F. Nyctibiidae

Genus *Euronyctibius* Mourer-Chauviré, 1988

Euronyctibius kurochkini Mourer-Chauviré, 1988. Old collections only

? F. Aegothelidae

Still undescribed genus and species. Early Oligocene. It has been suggested (Mayr 2005, b) that this material could belong to the Aegialornithidae.

? F. Steatornithidae

Still undescribed genus and species. Late Oligocene. It has been suggested (Mayr 2005, b) that this material could belong to the Archaeotrogonidae.

O. COLIIFORMES

F. Coliidae

Genus *Primocolius* Mourer-Chauviré, 1988

Primocolius sigei Mourer-Chauviré, 1988. Middle and Late Eocene

Primocolius minor Mourer-Chauviré, 1988. Late Eocene

Genus *Selmes* Peters, 1999

cf. *Selmes absurdipes* Peters, 1999 (Mayr & Mourer-Chauviré, 2004). Old collections only

O. CORACIIFORMES sensu stricto

F. Geranopteridae Mayr and Mourer-Chauviré, 2000

Genus *Geranopterus* Milne-Edwards, 1892

Geranopterus alatus Milne-Edwards, 1892. Old collections and Late Eocene

Geranopterus milneedwardsi Mayr & Mourer-Chauviré, 2000. Old collections and Late Eocene

Indetermined Geranopteridae Late Eocene (Mourer-Chauviré & Sigé, this volume)

Coraciiformes s. s. incertae sedis

Species A. Old collections (Mayr & Mourer-Chauviré, 2000)

Species B. Old collections (Mayr & Mourer-Chauviré, 2000)

O. ALCEDINIFORMES

? F. Alcedinidae

Still undescribed genus and species. Late Eocene and Early Oligocene

? F. Meropidae

Still undescribed genus and species. Late Oligocene

F. Todidae

Genus *Palaeotodus* Olson, 1976

Palaeotodus escampsiensis Mourer-Chauviré, 1985. Late Eocene

Palaeotodus itardiensis Mourer-Chauviré, 1985. Early Oligocene

O. UPUPIFORMES

? F. Upupidae

Still undescribed genus and species. Late Eocene

O. INCERTAE SEDIS

F. ? Leptosomidae (see Mayr, 2002)

Genus *Plesiocathartes* Gaillard, 1908

Plesiocathartes europaeus Gaillard, 1908. Old collections only.

O. PICIFORMES

F. Sylphornithidae Mourer-Chauviré, 1988

Genus *Sylphornis* Mourer-Chauviré, 1988

Sylphornis bretouensis Mourer-Chauviré, 1988. Middle Eocene. This family was originally described in the Coraciiformes but Mayr (2004) considers it as a stem-group Piciformes.

O. PASSERIFORMES

Suborder Suboscines, indetermined family. Late Oligocene (MP 26)

Acknowledgements. For the loan of the fossil material I thank my colleagues of the Paris Muséum national d'Histoire naturelle, of the Lyon Muséum d'Histoire naturelle, of the Université des Sciences et Techniques du Languedoc, at Montpellier, and the colleagues who were formerly at the Université Pierre et Marie Curie - Paris 6. I thank Gerald Mayr for comments on the manuscript. The SEM photographs have been made by A. Armand and the plate has been prepared by N. Podevigne, both from the Université Claude Bernard - Lyon 1.

References

- ALVARENGA H. M. F. & HÖFLING E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 43 (4): 55-91.
- BOCHENSKI Z. 1997. List of European fossil bird species. *Acta zoologica cracoviensia*, 40 (2): 293-333.
- BRODKORB P. 1971. Catalogue of fossil birds: part 4 (Columbiformes through Piciformes). *Bulletin of the Florida State Museum*, 15 (4): 163-266.
- COLLINS C. T. 1976 a. Two new species of *Aegialornis* from France, with comments on the ordinal affinities of the Aegialornithidae. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 27: 121-127.
- COLLINS C. T. 1976 b. A review of the Lower Miocene Swifts (Aves: Apodidae). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 27: 129-131.
- CRACRAFT J. 1973. Systematics and Evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the Suborder Grues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 151 (1): 127 pp.
- CRACRAFT J. & RICH P. V. 1972. The systematics and evolution of the Cathartidae in the Old World Tertiary. *Condor*, 74: 272-283.
- ESCARGUEL G., MARANDAT B. & LEGENDRE S. 1997. Sur l'âge numérique des faunes de mammifères du Paléogène d'Europe occidentale, en particulier celles de l'Eocène inférieur et moyen. Actes du Congrès Biochrom' 97, J. P. Aguilar, S. Legendre et J. Michaux (Eds.). *Mémoires et Travaux de l'E. P. H. E., Institut de Montpellier*, 21: 443-460.
- GAILLARD C. 1908. Les oiseaux des Phosphorites du Quercy. *Annales de l'Université de Lyon, nouvelle série*, 23: 178 pp.
- GAILLARD C. 1939. Contribution à l'étude des oiseaux fossiles. *Nouvelles Archives du Muséum de Lyon*, 15 (2): 1-100.
- GÖHLICH U. B. & MOURER-CHAUVIRÉ C. 2005. Revision of the Phasianids (Aves: Galliformes) from the Lower Miocene of Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France). *Palaeontology*, 48 (6): 1-20.
- HARRISON C. J. O. 1984. A revision of the fossil swifts (Vertebrata, Aves, Suborder Apodi), with description of three new genera and two new species. *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 21 (4): 157-177.
- KARKHU A. A. 1988. Novoe semeictvo trijeobraznik iz Paleogena Evropi [A new family of Swift-like birds from the Paleogene of Europe]. *Paleontologičeskii Žurnal*, 1988 (3): 78-88 (in Russian).
- KARKHU A. A. 1999. A new genus and species of the Family Jungornithidae (Apodiformes), from the Late Eocene of the Northern Caucasus, with Comments on the Ancestry of Hummingbirds. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89: 207-216.
- LAMBRECHT K. 1933. Handbuch der Palaeornithologie. *Gebrüder Borntraeger*, Berlin, 1024 pp.
- LEGENDRE S. & LÉVÊQUE F. 1997. Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale : vers une intégration à l'échelle globale. Actes du Congrès Biochrom' 97, J. P. Aguilar, S. Legendre et J. Michaux (Eds.). *Mémoires et Travaux de l'E. P. H. E., Institut de Montpellier*, 21: 461-473.
- LEGENDRE S., MARANDAT B., SIGÉ B., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., MURATET B., & ASTRUC J.-G. 1992. La faune de mammifères de Vielase (phosphorites du Quercy, Sud de la France): Preuve paléontologique d'une karstification du Quercy dès l'Eocène inférieur. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1992 (7): 414-428.
- LEGENDRE S., SIGÉ B., ASTRUC A., BONIS L. de, CROCHET J.-Y., DENYS C., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LÉVÊQUE F., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C., RÉMY J. A., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. 1997. Les Phosphorites du Quercy : 30 ans de recherche. Bilan et perspectives. *Geobios*, Mémoire spécial 20: 331-345.
- LYDEKKER R. 1891. Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Natural History). *British Museum Publications*, London, 368 pp.
- MAITRE E., HUGUENEY M., ASTRUC J. G., CROCHET J.-Y., ESCARGUEL G., GODINOT M., LEGENDRE S., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C., RÉMY J. A., SIMON-COINÇON R., SUDRE J., VALETTE P. & SIGÉ B. this volume. Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy.
- MAYR G. 2002. A new species of *Plesiocathartes* (Aves: ?Leptosomidae) from the Middle Eocene of Messel, Germany. *PaleoBios*, 22 (1): 10-20.
- MAYR G. 2003. A new Eocene swift-like bird with a peculiar feathering. *Ibis*, 145: 382-391
- MAYR G. 2004. The phylogenetic relationships of the early Tertiary Primoscenidae and Sylphornithidae and the sister taxon of crown group piciform birds. *Journal of Ornithology*, 145 (3): 188-198.

- MAYR G. 2005 a. "Old World phorusrhacids" (Aves, Phorusrhacidae): a new look at *Strigogyps* ("*Aenigmavis*") *sapea* (Peters, 1987). *PaleoBios*, 25 (1): 11-16.
- MAYR G. 2005 b. The Paleogene fossil record of birds in Europe. *Biological Reviews*, 80: 515-542.
- MAYR G. & MOURER-CHAUVIRÉ C. 2000. Rollers (Aves: Coraciiformes s. s.) from the Middle Eocene of Messel (Germany) and the Upper Eocene of the Quercy (France). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (3): 533-546.
- MAYR G. & MOURER-CHAUVIRÉ C. 2004. Unusual tarsometatarsus of a mousebird from the Paleogene of France and the relationships of *Selmes* Peters, 1999. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (2): 366-372.
- MAYR G. & MOURER-CHAUVIRÉ C. 2006. Three-dimensionally preserved cranial remains of *Elaphrocnemus* (Aves, Cariamae) from the Paleogene Quercy fissure fillings in France. *Neues Jahrbuch Monatshefte*, 2006(1): 15-27.
- MAYR G. & MOURER-CHAUVIRÉ C. this volume. An unusual avian coracoid from the Paleogene Quercy fissure fillings in France.
- MAYR G. & PETERS D. S. 1999. On the systematic position of the Middle Eocene swift *Aegialornis szarskii* PETERS 1985 with description of a new swift-like bird from Messel (Aves, Apodiformes). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1999 (5): 312-320.
- MILNE-EDWARDS A. 1892. Sur les oiseaux fossiles des dépôts éocènes de phosphate de chaux du Sud de la France. *Comptes Rendus du second Congrès Ornithologique international*, Budapest: 60-80.
- MLIKOVSKY J. 1989 a. A new swift (Aves: Apodidae) from the late Eocene of France. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 90, ser. A: 59-62.
- MLIKOVSKY J. 1989 b. A new guineafowl (Aves: Phasianidae) from the late Eocene of France. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 90, ser. A: 63-66.
- MLIKOVSKY J. 2002. Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe. *Ninox Press*, Praha, 406 pp.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1978. La poche à phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de Vertébrés du Ludien supérieur. 6. Oiseaux. *Palaeovertebrata*, 8 (2-4): 217-229.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1980. The Archaeotrogonidae from the Eocene and Oligocene deposits of "Phosphorites du Quercy", France. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 330: 17-31.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1981. Première indication de la présence de Phorurhacidae, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire européen : *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France. *Geobios*, 14 (5): 637-647.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1982. Les oiseaux fossiles des Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur à Oligocène supérieur) : Implications paléobiogéographiques. In E. Buffetaut, P. Janvier, J. C. Rage and P. Tassy (Eds.), *Phylogénie et Paléobiogéographie. Livre jubilaire en l'honneur de Robert Hoffstetter*. *Geobios*, mémoire special n° 6: 413-426.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1983. Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). 1. Sous ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae). Systématique et Biostratigraphie. *Palaeovertebrata*, 13 (4): 83-143.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1985. Les Todidae (Aves, Coraciiformes) des Phosphorites du Quercy (France). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, serie B, 88 (4) : 407-411.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1987. Les Strigiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France) : Systématique, Biostratigraphie et Paléobiogéographie. In C. Mourer-Chauviré (Ed.), *L'évolution des Oiseaux d'après le témoignage des fossiles. Table Ronde internationale du CNRS. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 99: 89-135.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1988 a. Le gisement du Breton (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. II. Oiseaux. *Palaeontographica*, Abteilung A, 205: 29-50.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1988 b. Les Aegialornithidae (Aves: Apodiformes) des Phosphorites du Quercy. Comparaison avec la forme de Messel. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 107: 369-381.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1988 c. Les Caprimulgiformes et les Coraciiformes de l'Eocène et de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et description de deux genres nouveaux de Podargidae et Nyctibiidae. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, University of Ottawa Press, 2: 2047-2055.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1991. Les Horusornithidae nov. fam. (Aves, Accipitriformes) à articulation intertarsienne hyperflexible de l'Eocène du Quercy. *Geobios*, mémoire spécial n° 13: 183-192.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1992 a. Un ganga primitif (Aves, Columbiformes, Pteroclididae) de très grande taille dans le Paléogène des Phosphorites du Quercy (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, t. 314, sér. II: 229-235.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1992 b. Les Galliformes (Aves) of Phosphorites du Quercy (France) : Systematics and Biostratigraphy. *Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County*, 36: 67-95.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1992 c. Une nouvelle famille de Perroquets (Aves, Psittaciformes) dans l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy. *Geobios*, mémoire spécial n° 14: 169-177.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1993. Les Gangas (Aves, Columbiformes, Pteroclididae) du Paléogène et du Miocène inférieur de France. *Palaeovertebrata*, 22 (2-3): 73-98.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1995 a. The Messelornithidae (Aves: Gruiformes) from the Paleogene of France. In D. S. Peters (Ed.) *Acta palaeornithologica. Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181: 95-105.

- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1995 b. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 3. Oiseaux. *Palaeontographica*, Abt A, 236: 33-38.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1995 c. Dynamics of the Avifauna during the Paleogene and the Early Neogene of France. Settling of the Recent fauna. *Acta zoologica cracoviensia*, 38 (3): 325-342.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 1996. Paleogene Avian Localities of France. In J. MLIKOVSKY (Ed.): Tertiary Avian Localities of Europe. *Acta Universitatis Carolinae, Praha*, 39 (3-4): 567-598.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 2002. Revision of the Cathartidae (Aves: Ciconiiformes) from the Middle Eocene to the Upper Oligocene Phosphorites du Quercy, France. In Zhonghe Zhou and Fucheng Zhang (eds.): Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, 1-4 June 2000. *Science Press*, Beijing, 97-111.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 2004. [Review of] Jiri Mlikovsky. 2002. Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe. *The Auk*, 121 (2): 623-627.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. and CHENEVAL J. 1983. Les Sagittariidae fossiles (Aves, Accipitriformes) de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et du Miocène inférieur de Saint-Gérard-le-Puy. *Geobios*, 16 (4): 443-459.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. & SIGÉ B. this volume. Une nouvelle espèce de *Jungornis* (Aves, Apodiformes) et de nouvelles formes de Coraciiformes sensu stricto dans l'Eocène supérieur du Quercy.
- PETERS D. S. 1985. Ein neuer Segler aus der Grube Messel und seine Bedeutung für den Status der Aegialornithidae (Aves: Apodiformes). *Senckenbergiana lethaea*, 66 (1-2): 143-164.
- PETERS D. S. 1992. A new species of Owl (Aves: Strigiformes) from the Middle Eocene Messel Oil Shale. *Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County*, 36: 161-169.
- SIGÉ B., HUGUENEY M., CROCHET J.-Y., LEGENDRE S., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-Y. & SIMON-COINÇON R. 1998. Baraval, nouvelle faune de l'Oligocène inférieur (MP 22) des Phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des remplissages karstiques. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 134: 85-90.

Plate 1

a-b : *Cypselavus gallicus*, left humerus, locality of Les Pradigues, n° PRA 1164,

a - cranial view

b - caudal view

This humerus clearly shows a distal extension of the humeral head. This extension is variably present in the other specimens of *C. gallicus*. It is a characteristic feature of the extinct family Jungornithidae and of the recent family Trochilidae. In caudal view this humerus has been photographed obliquely and not in a plane parallel to the plane of the bone. This brings about a slight modification in its proportions.

c-d : *Scaniacypselus szarskii*, left humerus, proximal part and shaft, locality of Vielase, n° FSL 367077

c - cranial view

d - caudal view



UNE NOUVELLE ESPÈCE DE *JUNGORNIS* (AVES, APODIFORMES) ET DE NOUVELLES FORMES DE CORACIIFORMES S. S. DANS L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR DU QUERCY

C. MOURER-CHAUVIRÉ & B. SIGÉ

UMR 5125 "Paléoenvironnements et Paléobiosphère", Université Claude Bernard - Lyon 1, Campus de La Doua, 2 rue Dubois, Géode, 69622 Villeurbanne Cedex, France. E-mails : Cecile.Mourer@univ-lyon1.fr ; bernard.sige@wanadoo.fr

Résumé - Cette étude concerne des restes d'oiseaux de très petite taille, provenant du gisement de Perrière, daté de l'Eocène supérieur. Ces restes comportent un humérus qui peut être attribué à une nouvelle espèce de *Jungornis*. La famille des Jungornithidae est le groupe-frère des Trochilidae, ou Colibris, dont la répartition actuelle est uniquement américaine. La forme de Perrière est plus ancienne que l'unique autre espèce de ce genre, décrite dans l'Oligocène inférieur du Caucase. Cela montre que, dès l'Eocène supérieur, certaines formes avaient déjà entrepris une diversification qui a abouti à l'émergence de cette famille actuelle extrêmement spécialisée. Cela confirme aussi que les ancêtres de cette famille étaient présents dans l'Ancien Monde (Mayr, 2004). Les autres restes appartiennent à une autre famille d'Apodiformes, à des Caprimulgiformes, et à des Coraciiformes sensu stricto, qui peuvent être attribués à la famille éteinte des Geranopteridae. La présence de ces formes montre que ce dernier ordre était également très diversifié à l'Eocène supérieur.

Abstract - Some remains of very small birds have been found in the Late Eocene locality of Perrière. They include a humerus which can be attributed to a new species of *Jungornis*. The family Jungornithidae is the sister-group of the family Trochilidae, the Hummingbirds, whose extant members exclusively occur in the New World. The Perrière form is older than the only other species of that genus, described from the Early Oligocene of Caucasus. This shows that, as early as the Late Eocene, some birds have begun a diversification that led to the emergence of this highly specialized recent family. This also confirms that the ancestors of this family were present in the Old World (Mayr, 2004). The other remains belong to another family of Apodiformes, to Caprimulgiformes, and to Coraciiformes sensu stricto, attributed to the extinct family Geranopteridae. The presence of the later shows that the Coraciiformes were also already highly diversified in the Late Eocene.

Mots clefs - Oiseaux fossiles, Quercy, Eocène supérieur, Apodiformes, Coraciiformes, nouvelle espèce.

Key words - Fossil birds, Quercy, Late Eocene, Apodiformes, Coraciiformes, new species.

INTRODUCTION

Quelques restes d'oiseaux de très petite taille ont été trouvés par l'un de nous (B. S.) dans un matériel nouveau provenant du gisement de Perrière, dans les Phosphorites du Quercy. Ce gisement correspond au début de l'Eocène supérieur, niveau-repère MP 17 b, âge numérique 36,5 Ma (Escarguel *et al.*, 1997). Les éléments nouveaux comportent une nouvelle espèce du genre *Jungornis*, une ulna qui peut être attribuée au genre *Scaniacypselus*, et plusieurs éléments correspondant à des Coraciiformes sensu stricto. Le nouveau matériel appartient aux collections de l'Université Claude Bernard - Lyon 1; un humérus, partie distale, PRR 2632, et une ulna, partie distale, PRR 2627, proviennent des collections de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. La terminologie anatomique suit généralement Baumel et Witmer (1993) mais certains termes anatomiques sont empruntés à Ballmann (1976), Howard (1929) et Zusi & Bentz (1982).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre Apodiformes
Famille Jungornithidae Karkhu, 1988

Karkhu (1988) a créé la famille des Jungornithidae pour l'espèce *Jungornis tesselatus*, de l'Oligocène inférieur du Caucase. Ensuite il a placé dans cette famille le genre *Argornis*, de l'Eocène supérieur du Caucase (Karkhu, 1999), mais ce genre a un humérus moins spécialisé que celui de *Jungornis*. Mayr (2003 a) a décrit dans l'Eocène moyen de Messel le genre *Parargornis*, qui ressemble beaucoup au genre *Argornis*, et qui est également moins spécialisé que *Jungornis*. Une analyse phylogénétique a montré que les Jungornithidae sensu Karkhu (1999) sont paraphylétiques et que le genre *Jungornis* est le groupe-frère des Trochilidae, ou Colibris (Mayr, 2003 b). Ici nous considérons que la famille des Jungornithidae comporte uniquement le genre *Jungornis*.

Jungornis Karkhu, 1988
Jungornis geraldmayri n. sp.
Pl. 1, a-b

Holotype : Humérus droit presque complet, FSL 367070.

Locus typicus : Gisement de Perrière, Phosphorites du Quercy, France.

Stratum typicum : Eocène supérieur, Priabonien, niveau-repère MP 17 b, âge environ 36.5 Ma.

Matériel : Holotype seulement.

Dimensions : Longueur totale, 7 mm ; largeur proximale telle qu'elle est préservée, 3,3 mm ; largeur distale, environ 3,1 mm ; largeur de la diaphyse au milieu, 1,45 mm.

Étymologie : Cette espèce est dédiée à notre collègue Gerald Mayr en hommage à ses travaux sur les oiseaux fossiles, en particulier sur ceux des gisements paléogènes d'Allemagne.

Diagnose : Humérus très court, avec des extrémités proximale et distale larges et une diaphyse étroite. Le caput humeri présente une extension distale sur la face caudale. Cet humérus se distingue de celui de *Jungornis tesselatus* par les caractères suivants : extension distale du caput humeri moins marquée, impression du muscle supracoracoideus se prolongeant plus loin distalement, taille plus faible.

Remarque : La présence d'un Jungornithidae a été signalée dans le Quercy dans le gisement de Vielase, daté de la limite Eocène inférieur/Eocène moyen (MP 10/11) (Legendre *et al.*, 1992). Mais il s'agissait d'une erreur d'identification et le matériel cité correspond en réalité à l'espèce *Scaniacypselus szarskii*, famille Apodidae, et à un oiseau indéterminé (Mourer-Chauviré, ce volume).

Description et comparaison (Fig. 1)

L'humérus de *J. geraldmayri* est presque complet. A la partie proximale il manque la partie la plus caudale du tuberculum ventrale, le rebord ventral de la crista bicipitalis est un peu ébréché et la pointe de la crista deltopectoralis est incomplète. A la partie distale il manque également la partie distale de la crête qui borde le sulcus scapulotricipitalis du côté médial.

Cet humérus présente les caractéristiques du genre *Jungornis* tel qu'il a été défini par Karkhu (1988). Il est très court mais la diaphyse est étroite, ce qui est différent des Apodidae qui ont une diaphyse beaucoup plus massive. Il présente une extension distale du caput humeri, ce qui est la caractéristique principale du genre *Jungornis*, et qui existe aussi, mais de façon plus développée, chez les Trochilidae. Le tuberculum ventrale n'est pas conservé mais on peut voir qu'il n'y avait pas de foramen pneumatique.

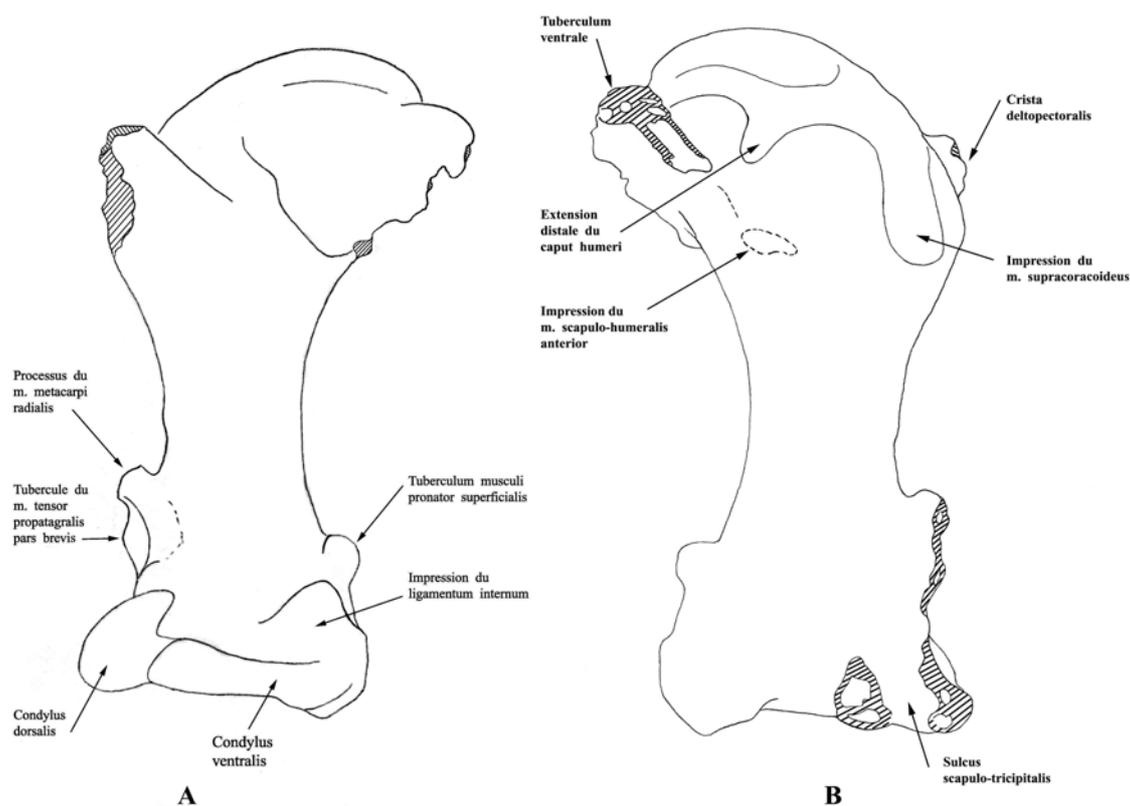


Figure 1. Schéma de l'humérus droit de *Jungornis geraldmayri* n. sp.
 A : face crâniale
 B : face caudale

Le caput humeri se prolonge très loin en direction distale, du côté dorsal, et l'impression du m. supracoracoideus se situe très loin distalement, pratiquement au niveau de la crista deltopectoralis (voir Karkhu, 1992, fig. 1). Au centre de la partie proximale de la face caudale, l'impression du m. scapulohumeralis anterior (Ballmann, 1976, fig. 14) forme un petit tubercule bien visible.

A la partie distale, du côté dorsal, le processus du m. extensor metacarpi radialis a une forme de cheville, bien saillante. Il est situé à environ 1/3 de la longueur totale de l'os, à partir de l'extrémité distale. Plus distalement se trouve le tubercule du m. tensor propatagialis pars brevis (Zusi et Bentz, 1982), qui est moins saillant que le processus du m. extensor metacarpi radialis. Ces deux tubercules forment une crête longitudinale le long du bord dorsal de la partie distale.

Du côté ventral on trouve le tubercule du m. pronator superficialis (Mayr, 2003 b), qui est assez saillant, et distalement, sur la face crâniale, on trouve l'empreinte du ligamentum internum (Ballmann, 1976). La fossa m. brachialis est absente. Le condylus ventralis est très allongé dans le sens dorsoventral et très aplati dans le sens proximodistal.

Sur la face caudale le sulcus humerotricipitalis est bien marqué distalement. Le sulcus scapulotricipitalis est bordé par deux crêtes bien nettes. Le processus flexorius est bien saillant du côté distal.

L'humérus de *J. geraldmayri* se distingue de celui de *J. tessellatus* parce que l'extension distale du caput humeri est un peu moins marquée et que les deux fosses qui la bordent de chaque côté, dorsal et ventral, sont également moins profondes que chez *J. tessellatus*. Il s'en distingue également parce que le

bord distal de l'impression du m. supracoracoideus se situe presque au même niveau que le bord distal de la crête deltopectorale, tandis que chez *J. tessellatus* il se situe moins loin distalement (voir Karkhu, 1988, fig. 6, b et c, et Karkhu, 1992, fig. 1C).

Par le moindre développement de l'extension distale du caput humeri la forme du Quercy est moins dérivée que *J. tessellatus*, mais par le fait que l'impression du m. supracoracoideus se prolonge plus loin distalement, elle est plus dérivée que celle-ci. On peut en conclure que *J. tessellatus* n'est pas le descendant direct de *J. geraldmayri*, mais qu'il appartient à une autre lignée. De plus les deux espèces sont séparées par une longue période de temps, le gisement de Perrière étant daté d'environ 36,5 Ma, tandis que *J. tessellatus* est daté de l'Oligocène inférieur, soit un âge compris entre 33,7 et env. 30 Ma (Escarguel *et al.*, 1997).

Discussion

La présence d'une extension distale du caput humeri et d'un processus saillant pour l'insertion du m. pronator superficialis sont des apomorphies du clade qui inclut *Jungornis* et les Trochilidae actuels (Mayr, 2003 b). Cette extension distale du caput humeri permet l'extrême supination de l'humérus, qui elle-même est fonctionnellement liée à la capacité de voler sur place (Karkhu, 1999). On retrouve cette même extension distale dans le genre *Eurotrochilus*, décrit par Mayr (2004) dans l'Oligocène inférieur d'Allemagne. *Eurotrochilus* a été classé dans la famille actuelle des Trochilidae et il est considéré comme faisant partie du "stem-group" des Trochilidae.

Les humérus de *Jungornis tessellatus*, du Caucase, et de *J. geraldmayri*, du Quercy, diffèrent de ceux d'*Eurotrochilus* et des Trochilidae actuels parce que l'extension distale du caput humeri est plus étroite, et la diaphyse moins massive. Ils en diffèrent également parce que chez eux le processus du m. extensor metacarpi radialis est situé proportionnellement plus près de l'extrémité distale (G. Mayr, comm. pers.). En outre chez *J. tessellatus* l'ulna est relativement allongée, tandis que chez les Trochilidae actuels et fossile l'ulna est très raccourcie (Mayr, 2004).

Famille Apodidae Hartert (1897)
cf. *Scaniacypselus* Harrison, 1984
Pl. 1, k

Une extrémité distale et diaphyse d'ulna gauche, PRR 2627, est désignée comme cf. *Scaniacypselus*. Le condylus dorsalis ulnae est très étroit et mince, en forme de lame, et très saillant distalement. Il est séparé du condylus ventralis par un profond sulcus intercondylaris, et il s'étend plus loin distalement que le condylus ventralis. Le condylus ventralis ulnae est un peu plus large que le condylus dorsalis et il est aplati sur la face distale. Le tuberculum carpale est de forme quadrangulaire, il est peu saillant et aplati sur la face crâniale. La diaphyse est très fine. Ces caractères correspondent bien avec la description donnée par Harrison (1984) pour la partie distale de l'ulna de *Scaniacypselus wardi*. Nous avons pu également voir des photos des différents éléments de *S. wardi* communiquées par S. Chapman à Gerald Mayr.

Les dimensions de ce spécimen sont les suivantes (en mm) : longueur conservée, 12,7; largeur distale, 2,5; largeur de la diaphyse au milieu 1,7. Par comparaison avec l'ulna de *S. wardi*, qui mesure 16,2 mm, on peut estimer sa longueur totale à environ 19 mm. La forme de Perrière est donc plus grande que les deux espèces connues de ce genre, *S. wardi*, de l'Eocène moyen du Danemark, et *S. szarskii*, de l'Eocène moyen de Messel (longueur moyenne de l'ulna 13,3 mm) (Peters, 1985; Mayr & Peters, 1999).

Cette ulna est différente de l'ulna attribuée à l'espèce *Cypselavus gallicus* (LAV 1138; Mourer-Chauviré, 1978, pl. II, fig. 9-10) et provenant de Lavergne, autre gisement du Quercy. Mais en réalité cette ulna semble trop petite pour avoir appartenu à *C. gallicus*. Il faut dire que, lorsque ce matériel a été décrit, en 1978, la diversité de très petits Apodiformes présents dans les gisements éocènes était insoupçonnée.

L'ulna de Lavergne diffère de la forme de Perrière parce que le condylus dorsalis est assez large et qu'il ne s'étend pas plus loin distalement que le condylus ventralis.

L'ulna de Perrière diffère aussi de celle des Aegialornithidae (Mourer-Chauviré, 1988, pl. 1, fig. c-e) parce que dans cette famille les deux condyles, dorsal et ventral, se situent au même niveau distalement, le condyle dorsal n'est pas en forme de lame, et le tuberculum carpale est très nettement séparé et saillant du côté crânial.

Cette ulna est trop grande pour avoir appartenu à l'espèce *J. geraldmayri*. En effet, chez *J. tesselatus*, dont l'humérus est un peu plus grand que celui de *J. geraldmayri*, la longueur de l'ulna est de 13,0 mm et la largeur de la diaphyse au milieu de 1,3 mm (Karkhu, 1988). Elle est donc attribuée au genre *Scaniacypselus* en raison de sa ressemblance avec celle de *S. wardi*, mais il n'est pas exclu qu'elle ait pu appartenir à un autre genre d'Apodiforme.

Ordre Caprimulgiformes
 Famille Archaeotrogonidae Mourer-Chauviré, 1980
Archaeotrogon Milne-Edwards, 1892
Archaeotrogon venustus Milne-Edwards, 1892

Cette espèce est représentée par une partie proximale d'ulna droite, FSL 367075. Sa largeur, 4,3 mm, est comprise dans l'intervalle de variation de l'espèce *A. venustus* (Mourer-Chauviré, 1980). Cette espèce, déjà signalée à Perrière, est connue sur une très longue période, puisqu'on la trouve depuis le niveau-repère MP 17 b, jusqu'au niveau-repère MP 28, ce qui correspond à environ 11 Ma (Escarguel *et al.*, 1997). En réalité elle est très rare dans les gisements éocènes, et elle devient abondante seulement dans les gisements oligocènes.

Ordre Coraciiformes sensu stricto
 Famille Geranopteridae Mayr et Mourer-Chauviré, 2000
 Pl. 1, c-j

Le terme de Coraciiformes sensu stricto est utilisé ici pour désigner un clade comprenant les familles éteintes Primobucconidae, Eocoraciidae et Geranopteridae, et les familles actuelles Coraciidae et Brachypteraciidae (Mayr *et al.*, 2004).

La famille des Primobucconidae comporte uniquement le genre *Primobucco* créé par Brodkorb (1970) pour décrire une aile, *Primobucco mcgrewi*, provenant de l'Eocène inférieur de la Green River Formation (Wyoming, Etats Unis), mais ultérieurement d'autres éléments ont été attribués à cette espèce (Houde & Olson, 1989). Deux autres espèces du genre *Primobucco* ont été décrites dans l'Eocène moyen de Messel (Allemagne), *P. perneri* et *P. frugilegus*, et un tarsométatarse de l'Eocène inférieur de Condé-en-Brie (France) a été signalé comme Primobucconidae g. et sp. indéterminés (Mayr *et al.*, 2004).

La famille des Eocoraciidae comporte un seul genre, *Eocoracias*, de l'Eocène moyen de Messel (Mayr & Mourer-Chauviré, 2000).

La famille des Geranopteridae comporte un seul genre, *Geranopterus*, et trois espèces, *G. alatus* et *G. milnedwardsi*, d'âge probablement Eocène supérieur (Phosphorites du Quercy, France), et *G. bohemicus*, du Miocène inférieur (République tchèque) (Mayr & Mourer-Chauviré, 2000).

Matériel : deux carpométacarpes droits, partie proximale, FSL 367071 et 367072; humérus droit, partie distale et diaphyse, FSL 367074; humérus droit, partie distale, PRR 2632. Le tarsométatarse droit, partie distale, FSL 367073, est tentativement attribué à la même forme que les carpométacarpes.

Description et comparaisons

Le tarsométatarse (Pl. 1, i-j) présente, à l'extrémité distale, un canalis intersosseus distalis qui n'est pas ossifié sur la face plantaire et qui forme donc un sillon profond et étroit qui va du foramen distal jusqu'à l'échancrure intertrochléenne latérale. La présence de ce sillon et d'un tubercule situé sur la face ventrale du métacarpien mineur et dirigé ventralement, sont les deux caractères dérivés qui définissent le clade des Coraciiformes sensu stricto (Mayr *et al.*, 2004).

Les carpométacarpes ont une forme caractéristique du genre *Geranopterus*, avec l'os metacarpale alulare très saillant en direction crâniale (Pl. 1, e-h). C'est dû au fait que le processus alularis s'avance fortement crânialement et s'éloigne de la diaphyse du métacarpien majeur. Cette forme est très différente de celle que l'on voit chez les Coraciidae et les Brachypteraciidae actuels où le processus alularis s'avance moins crânialement. Il y a une fosse très nette entre le processus pisiformis et le processus extensorius mais elle est moins profonde que dans le genre *Geranopterus* où elle se prolonge sous le processus pisiformis (voir Mayr & Mourer-Chauviré, 2000, fig. 9, L). Dans les deux spécimens, mais particulièrement chez FSL 367072, qui est mieux conservé, et comme chez *Geranopterus*, le processus extensorius forme une pointe arrondie qui se recourbe à son extrémité en direction ventrale, tandis que chez les Coraciidae et Brachypteraciidae actuels ce processus est plus allongé crânialement et se termine par un tubercule arrondi, légèrement recourbé chez les Brachypteraciidae et pas du tout recourbé chez les Coraciidae. Chez *Geranopterus* il y a une dépression bien marquée du côté dorsal du métacarpien alulaire mais cette dépression est moins marquée chez les 2 spécimens de Perrière. Le processus intermetacarpalis n'est pas conservé, mais on peut voir d'après la cassure qu'il était présent et bien développé sur l'exemplaire FSL 367071. Par ce caractère les formes de Perrière diffèrent des Primobucconidae chez qui le processus intermetacarpalis est très petit (Mayr *et al.*, 2004). Le métacarpien mineur est conservé dans sa partie proximale. Il est large et aplati et présente un tubercule du côté ventral, juste distalement par rapport à sa soudure avec le métacarpien majeur. Distalement par rapport à ce tubercule on distingue une dépression sur la face caudale, mais pas de foramen, comme dans le genre *Geranopterus*, tandis que dans les familles actuelles des Coraciidae et des Brachypteraciidae il y a une pointe saillante et un petit foramen situé juste distalement (voir Mayr & Mourer-Chauviré, 2000, fig. 9, M-P, et fig. 10).

L'humérus FSL 367064 est mal conservé mais les détails sont bien visibles sur l'humérus distal PRR 2632 (Pl. 1, c-d). La partie distale est étirée du côté ventral. Sur la face crâniale on voit du côté ventral une très profonde impression du m. brachialis, qui s'étend obliquement sur la moitié de la largeur de l'os, et qui est bordée par un rebord épais du côté ventral et distal. Le condylus ventralis est allongé dans le sens dorsoventral et porte une facette allongée correspondant au contact avec le rebord de la cotyla ventralis de l'ulna. L'epicondylus ventralis est saillant du côté ventral et distal, mais aussi du côté caudal. Le tuberculum supracondylare dorsale est situé légèrement proximale par rapport au condylus dorsalis et il est très saillant. Sur l'humérus FSL 367064 on voit que la diaphyse était mince et sinueuse. Ces caractères correspondent bien à ceux du genre *Geranopterus*, mais chez ces petites formes l'extrémité distale est plus étirée du côté ventral, l'impression du m. brachialis est plus profonde et le tuberculum supracondylare dorsale est plus saillant.

Le tarsométatarse FSL 367073 présente les caractères suivants : forme de très petite taille; trochlée externe non conservée; trochlée médiane très allongée, se prolongeant proximale sur la face dorsale de la diaphyse et nettement en relief par rapport à cette surface; trochlée interne située très en arrière par rapport à la trochlée médiane, et prolongée par une aile bien marquée dirigée plantairement; foramen vasculaire distal situé au fond du sillon de l'extenseur externe (Howard, 1929) qui est profond et visible sur toute la longueur conservée de la diaphyse; du côté latéral, le rebord latéral de ce sillon forme une crête étroite; fossa metatarsi I très allongée et située plutôt sur la face médiale de la diaphyse; diaphyse étroite, de section triangulaire au niveau de la cassure, à ce niveau on voit le début de la crista medianoplantaris qui montre que l'os devait être assez allongé (Pl. 1, i-j).

Ce tarsométatarse diffère des Primobucconidae parce que la trochlée médiane se prolonge proximale sur la face dorsale de la diaphyse et diffère des Geranopteridae parce que les trochlées sont

plus allongées, la trochlée interne est située nettement en arrière en direction plantaire, la trochlée médiane est en relief par rapport à la surface de la face dorsale, et la trochlée externe est nettement plus courte que la trochlée médiane. Il ressemble superficiellement à l'extrémité distale de tarsométatarse de l'Eocène inférieur d'Angleterre, décrite sous le nom de *Procuculus minutus* (Harrison & Walker, 1977; Harrison, 1982), mais dont la position systématique n'est pas résolue pour le moment (Baird & Vickers-Rich, 1997). Il en diffère parce que chez *Procuculus* le canalis interosseus distalis est ossifié sur la face plantaire, la trochlée externe est très étroite (dans la forme de Perrière la trochlée externe n'est pas conservée mais on peut voir d'après la cassure qu'elle était assez large), et la fossa metatarsi I est beaucoup plus courte.

Dimensions : Tableau 1

Tableau 1. Geranopteridae, genres et espèces indéterminés. Dimensions des restes en mm. Les astérisques indiquent que les os sont légèrement incomplets et qu'ils ont été mesurés qu'ils sont conservés.

Lot H1	Lot H2	Lot H3
AU 677, 680, 694, 702, 740, 755, 756, 759, 867, 874, 896 921, 923, 987, 1057, 1079, 2339, 2355, 2403, 2451, 2729	AU 2193	AU 2727 396, 855

Ces petits Coraciiformes s. s. de Perrière représentent au moins deux espèces en fonction de la taille, une plus grande avec les carpométacarpes et, éventuellement, le tarsométatarse, et une plus petite avec les humérus qui sont trop petits pour avoir appartenu à la même espèce que les carpométacarpes.

Remerciements. Pour le prêt du matériel fossile nous remercions le Service des Collections de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, à Montpellier. Les photos au microscope électronique ont été réalisées par A. Armand et la planche a été préparée par N. Podevigne, tous deux de l'Université Claude Bernard - Lyon 1. Nous remercions également R. Mourer de son aide dans la réalisation de la figure 1 et G. Mayr, du Forschungsinstitut Senckenberg, de nous avoir communiqué des photos de l'humérus d'un nouveau spécimen d'*Eurotrochilus inexpectatus* et de *Scaniacypselus wardi*, ainsi que de ses remarques constructives sur notre manuscrit.

References bibliographiques

- BAIRD R. F. & VICKERS-RICH P. (1997) - *Eutreptodactylus itaboraiensis* gen. and sp. nov., an early cuckoo (Aves: Cuculidae) from the Late Paleocene of Brazil. *Alcheringa*, 21, 123-127.
- BALLMANN P. (1976) - Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien), zweiter teil. *Scripta geologica*, 38, 59 pp.
- BAUMEL J. J. & WITMER L. M. (1993) - Osteologia. In Baumel J. J. (Ed.) : Handbook of Avian Anatomy. Nomina Anatomica Avium. 2nd edition. *Nuttall Ornithological Club*, 23, 45-132.
- BRODKORB P. (1970) - An Eocene puffbird from Wyoming. *Contributions to Geology*, 9, 13-15.
- ESCARGUEL G., MARANDAT B. & LEGENDRE S. (1997) - Sur l'âge numérique des faunes de mammifères du Paléogène d'Europe occidentale, en particulier celles de l'Eocène inférieur et moyen. Actes du Congrès Biochrom'97 (J. P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux eds). *Mémoires et Travaux de l'E. P. H. E., Inst. Montpellier*, 21, 443-460.
- HARRISON C. J. O. (1982) - Cuculiform, Piciform and Passeriform Birds in the Lower Eocene of England. *Tertiary Research*, 4 (2), 71-81.
- HARRISON C. J. O. (1984) - A revision of the fossil swifts (Vertebrata, Aves, Suborder Apodi), with description of three new genera and two new species. *Meded. Werkg. Tert. Kwart. Geol.*, 21 (4), 157-177.
- HARRISON C. J. O. & WALKER C. A. (1977) - Birds of the British Lower Eocene. *Tertiary Research*, special paper, 3, 52 pp.
- HOUE P. & OLSON S. L. (1989) - Small arboreal nonpasserine birds from the Early Tertiary of Western North America. In H. Ouellet (ed.) : Acta XIX Congressus internationalis ornithologici. *University of Ottawa Press*, 2030-2036.
- HOWARD H. (1929) - The avifauna of the Emeryville shellmound. *University of California Publications in Zoology*, 32 (2), 301-394.

- KARKHU A. A. (1988) - A new family of Swift-like Birds from the Paleogene of Europe. *Paleontological Journal*, 1988, 3, 78-88.
- KARKHU A. A. (1992) - Morphological divergence within the order Apodiformes as revealed by the structure of the humerus. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series, 36, 379-384.
- KARKHU A. A. (1999) - A new genus and species of the Family Jungornithidae (Apodiformes), from the Late Eocene of the Northern Caucasus, with Comments on the Ancestry of Hummingbirds. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89, 207-216.
- LEGENRE S., MARANDAT B., SIGÉ B., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., MURATET B. & ASTRUC J.-G. (1992) - La faune de mammifères de Vielase (phosphorites du Quercy, Sud de la France): Preuve paléontologique d'une karstification du Quercy dès l'Eocène inférieur. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh*, 1992, 7, 414-428.
- MAYR G. (2003 a) - A new Eocene swift-like bird with a peculiar feathering. *Ibis*, 145, 382-391.
- MAYR G. (2003 b) - Phylogeny of early Tertiary swifts and hummingbirds (Aves: Apodiformes). *The Auk*, 120 (1), 145-151.
- MAYR G. (2004) - Old World Fossil Record of Modern-Type Hummingbirds. *Science*, 304, 861-864.
- MAYR G. & MOURER-CHAUVIRÉ C. (2000) - Rollers (Aves: Coraciiformes s. s.) from the Middle Eocene of Messel (Germany) and the Upper Eocene of the Quercy (France). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (3), 533-546.
- MAYR G., MOURER-CHAUVIRÉ C. & WEIDIG I. (2004) - Osteology and systematic position of the Eocene Primobucconidae (Aves, Coraciiformes sensu stricto), with first records from Europe. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2 (1), 1-12.
- MAYR G. & PETERS D. S. (1999) - On the systematic position of the Middle Eocene swift *Aegialornis szarskii* PETERS 1985 with description of a new swift-like bird from Messel (Aves, Apodiformes). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh*, 1999 (5): 312-320.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1978) - La poche à phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de Vertébrés du Ludien supérieur. 6. Oiseaux. *Palaeovertebrata*, 8 (2-4), 217-229.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1980) - The Archaeotrogonidae from the Eocene and Oligocene deposits of "Phosphorites du Quercy", France. *Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County*, 330, 17-31.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1988) - Les Aegialornithidae (Aves: Apodiformes) des Phosphorites du Quercy. Comparaison avec la forme de Messel. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 107, 369-381.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., ce volume - The avifauna of the Eocene and Oligocene Phosphorites du Quercy (France): An updated list.
- PETERS D. S. (1985) - Ein neuer Segler aus der Grube Messel und seine Bedeutung für den Status der Aegialornithidae (Aves: Apodiformes). *Senckenbergiana lethaea*, 66 (1-2), 143-164.
- ZUSI R. & BENTZ G. D. (1982) - Variation of a muscle in Hummingbirds and Swifts and its systematic implications. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 95 (2), 412-420.

Planche 1

a-b : *Jungornis geraldmayri* n. sp., humérus droit, holotype, n° FSL 367070

- a - face crâniale
- b - face caudale

c-j : Geranopteridae, genres et espèces indéterminées

c-d : Humérus droit, partie distale, n° PRR 2632

- c - face crâniale
- d - face caudale

e-f : Carpométacarpe droit, partie proximale, n° FSL 367071

- e - face ventrale
- f - face dorsale

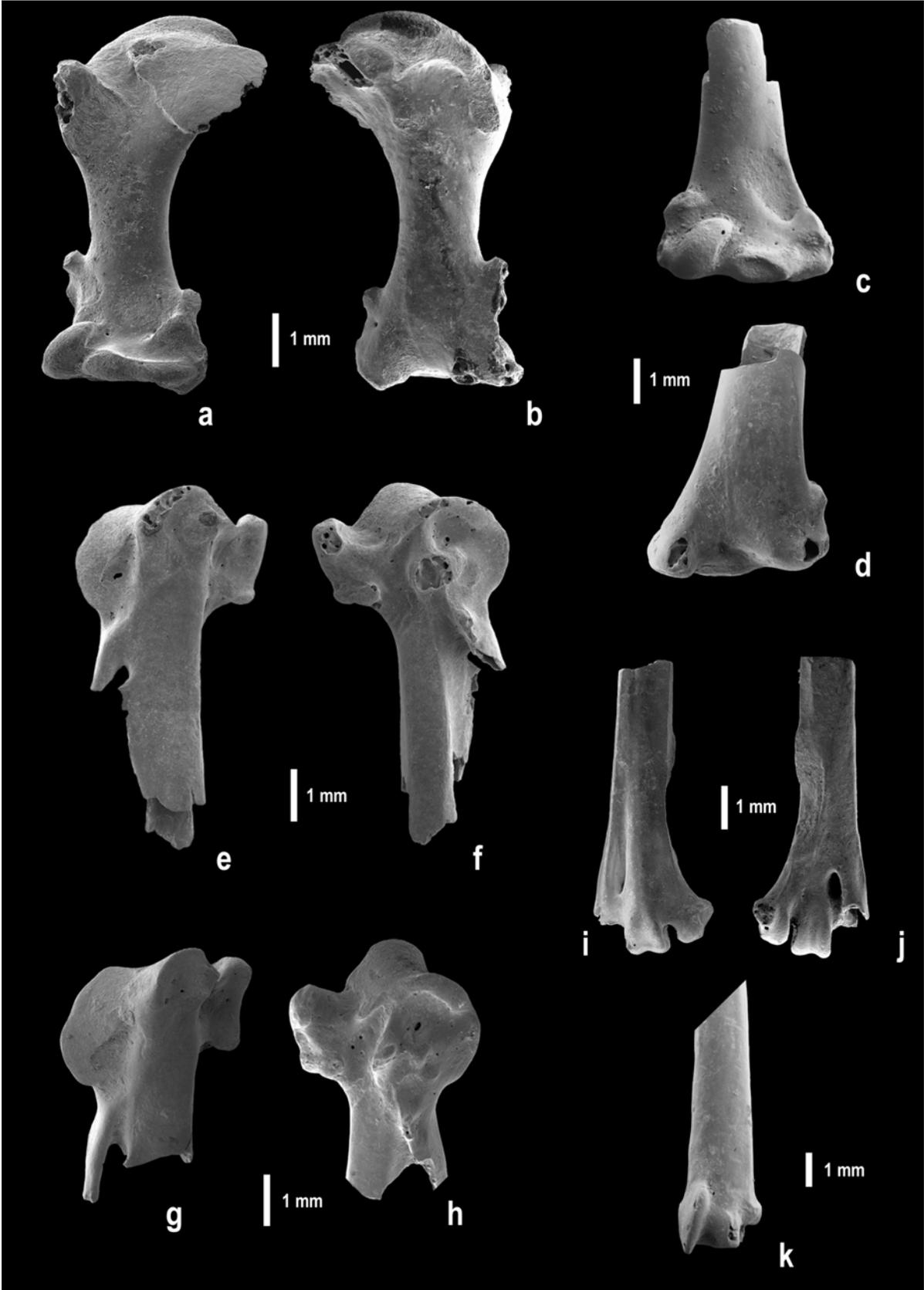
g-h : Carpométacarpe droit, partie proximale, n° FSL 367072

- g - face ventrale
- h - face dorsale

i-j : Tarsométatarses droit, partie distale, n° FSL 367073

- i - face dorsale
- j - face plantaire

k : cf. *Scaniacypselus*, ulna gauche, partie distale, n° PRR 2627, face ventrale.



THE LOWER VERTEBRATES FROM THE EOCENE AND OLIGOCENE OF THE PHOSPHORITES DU QUERCY (FRANCE): AN OVERVIEW

J.-C. RAGE

UMR CNRS 5143, UPMC, Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France. E-mail : jcrage@mnhn.fr

Abstract - The Phosphorites du Quercy (southwestern France) consist of more than 100 fossiliferous fissure-fill sites. Lower vertebrates from these localities include some fishes and amphibians, but mostly are reptiles. The precise provenances and geological ages of fossils collected during the nineteenth and the beginning of the twentieth centuries ('old collections') are unknown. The new excavations, which have produced the 'new collections', have shown that the ages range from the early Eocene (MP 8+9) to the early Miocene (MN 3), but almost all localities range from the late middle Eocene (MP 16) to the late Oligocene (MP 28). The list of all taxa of lower vertebrates from the Phosphorites is provided. In addition to species of undetermined geographic origin (probably European), the faunas from the Eocene include forms with North and South American affinities. The middle and late Eocene faunas contain endemic species. At the Eocene-Oligocene transition, a prominent event (the 'Grande Coupure') led to the extinction of most of the species present during the Eocene. Almost all taxa with American affinities died out at that time. During the Oligocene, the invasion of migrants probably from Asia and presumed local evolution of the few taxa that survived the 'Grande Coupure', replaced the former European-American faunas.

Résumé - Les Phosphorites du Quercy correspondent à plus de cent gisements. Les vertébrés inférieurs de ces gisements comprennent surtout des amphibiens et reptiles, les poissons étant extrêmement rares. Les reptiles sont beaucoup plus nombreux que les amphibiens. Les gisements précis et l'âge géologique des fossiles trouvés au XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècles («anciennes collections») ne sont pas connus. Les nouveaux travaux sur les Phosphorites («nouvelles collections») ont montré que les âges vont de l'Eocène inférieur (MP 8+9) au Miocène inférieur (MN 3), mais presque tous les gisements sont compris entre l'Eocène moyen tardif (MP 16) et l'Oligocène supérieur (MP 28). La liste de tous les taxons de vertébrés inférieurs des Phosphorites est donnée. Les faunes éocènes comprennent des taxons d'origine géographique non déterminée (probablement européenne) auxquels s'ajoutent des formes à affinités nord et sud américaines ainsi que, pour l'Eocène moyen et supérieur, des espèces marquées par l'endémisme. A la limite Eocène-Oligocène, un événement marquant, la «Grande Coupure», a conduit à l'extinction de la plus grande partie des amphibiens et reptiles; pratiquement toutes les espèces à affinités américaines ont été éliminées par cet événement. Pendant l'Oligocène, les quelques taxons qui avaient survécu à la Grande Coupure, une probable spéciation locale et, surtout, des immigrations d'origine asiatique probable ont formé de nouvelles faunes qui ont remplacé celles de l'Eocène, lesquelles étaient de nature euro-américaine.

Key Words - Amphibians, Reptiles, Eocene, Oligocene, Phosphorites du Quercy, France.

Mots clés - Amphibiens, Reptiles, Eocène, Oligocène, Phosphorites du Quercy, France.

INTRODUCTION

The Phosphorites du Quercy (hereafter referred to as 'the Phosphorites') are phosphatic sediments that in-fill fissures in limestone plateaus of the Quercy region (southwestern France). These fissure-fills often contain fossil vertebrates, and they have produced rich and diverse faunas. The fossils are generally disarticulated, well-preserved bones. Collections from the Phosphorites were obtained during two separate periods : (1) from the late 1860s to the beginning of the twentieth century, and (2) from the late 1960s to present.

The Phosphorites were discovered in 1865 (Gèze, 1938), and they were worked for phosphate until the beginning of the twentieth century. During this first phase, the quarries were worked by non-paleontologists (quarrymen), consequently most of the fossils were destroyed or lost. Most specimens

recovered lack provenance data. Moreover, when a provenance was recorded for a specimen, only a toponym was provided (e.g. Caylux, Lamandine, Bach, etc), which does not correspond to identified fossiliferous sites, as they are only village names close to the fossiliferous sites. The fossils collected during that period make up the 'old collections'. A number of taxa were erected on the basis of specimens from these collections.

Paleontological investigation of the fissure-fills began in the 1960's by the Université des Sciences et Techniques du Languedoc at Montpellier and the Université Paris 6, with the support of the CNRS. Today, numerous localities are known. They have been dated from the early Eocene to the early Miocene (see below). The fossils recovered from these localities are collectively referred to as the 'new collections'.

Lower vertebrates (i.e., fishes, amphibians, reptiles) from all localities have not been studied yet. The present article is an updated overview of our present knowledge.

1. THE 'OLD COLLECTIONS'

As mentioned above, the precise provenance and the geological age of the fossil vertebrates from the old collections are unknown. Nevertheless, despite this situation, 30 genera (four amphibian and 26 reptile genera) and 43 species (six amphibian and 37 reptile species) have been named based on specimens from the old collections (Tabl. 1, 2). Among these taxa, 11 genera and five species are not valid because they are junior synonyms or junior homonyms. Although the names of 37 species are taxonomically valid, 13 of these species are regarded as *nomina dubia* (Tabl. 2) because they are based upon specimens that are not sufficiently informative from a paleoanatomical point of view. Consequently, it is not possible to identify these species in the new collections. Five of the valid and well-defined species, based on the old collections, have not been found in the new collections. These include: *Arambourgia gaudryi* (crocodilian); '*Placosaurus*' *europaeus* (lizard); '*Palaeopython*' *neglectus*, '*Paleryx*' *cayluxi*, and *Plesiotortrix edwardsi* (snakes). *A. gaudryi*, '*P.*' *europaeus*, '*P.*' *neglectus* and *P. edwardsi* are each known only by their type specimen, which comes from the old collections. '*P.*' *cayluxi*, known only by the holotype (now lost), was recovered from the Phosphorites. However, a distorted vertebra from the late middle Eocene of Robiac (MP 16; southeastern France) may belong to this species.

Also, there have been some misidentifications of taxa among specimens from the early collections. For example, *Necrodasypus* was described as a mammal but, in fact, it is a lizard (*Placosaurus*). The anuran *Thaumastosaurus* was first interpreted as a lizard, and some lizards were mistaken for snakes.

It should be added that peculiar specimens were found during the old excavations. These specimens, generally called 'mummies', are in fact natural casts that show the external morphology. Such 'mummies' include one salamander, a few anurans and snakes. The new excavations have not produced additional mummies.

2. THE 'NEW COLLECTIONS'

The second wave of collecting (from the late 1960's to present), has resulted in the discovery and rediscovery of numerous fissure-fills. Excavations have yielded rich and diverse vertebrate faunas. Implementation of screen-washing techniques has resulted in the recovery of many small specimens. Fossils collected during the new excavations are here referred to as the 'new collections'. All fissure-fills have been precisely dated. Presently, more than 100 fossiliferous localities have been recovered and dated. Their ages range from the early Eocene (standard level MP 8+9; locality of Pasturat; Astruc *et al.*, 2003) to the early Miocene (zone MN 3; locality of Crémat; Sigé *et al.*, 1991). However, nearly all of them range from MP 16 (late middle Eocene) to MP 28 (late Oligocene) (about standard levels MP and zones MN, see Schmidt-Kittler, 1987 and Steininger, 1999).

About 80 species of lower vertebrates have been identified, but not all of them have been described. Some of them are provisionally identified by a letter (e.g., 'Salamandridé F', 'Boidae C',...). Moreover, some uncertainties remain; for example: is *Megalotriton* aff. *M. filholi* from Oligocene localities of the Phosphorites a species distinct from *M. filholi* that has been identified in the Eocene, or is *Anguis* sp. (or any genus whose species is or are not identified) represented by one or more species (Tabl. 3)?

Nineteen species based on the old collections have been found during the new excavations; therefore, the stratigraphical ranges of these species are now established (Tabl. 3). Ten genera and 22 species have been erected on the basis of specimens collected during the new excavations (Tabl. 1, 2).

3. SYSTEMATIC ACCOUNT

The fauna from the Phosphorites is skewed towards the terrestrial component. Reptiles largely outnumber other groups of lower vertebrates. In terms of the minimum number of species, reptiles presently comprise about 83.5% of the fauna of lower vertebrates (lizards: 40.5%, snakes: 31%, chelonians: 8.3%, crocodylians: 3.6%). But, it should be kept in mind that chelonians and crocodylians have not been thoroughly studied. Further works will perhaps increase the number of species in these groups, but probably not significantly. The proportion of amphibians is clearly lower, only about 15.4% of the species of lower vertebrates belong to amphibians (salamanders: 8.3%, anurans: 7.1%). Few fishes have been recovered, and they have not been identified. However, at least one species of fish was present, which comprises about 1% of the fauna. Because of uncertainties regarding the stratigraphic ranges of chelonians and crocodylians, it is not possible to compare percentages of taxa from the Eocene to those from the Oligocene. Parenthetically, the lower vertebrates from the only known Miocene locality of the Phosphorites have not been studied, so its faunal composition cannot be compared to those of the Eocene and Oligocene faunal complexes at this time.

Provisional lists of lower vertebrate fossil taxa were published by de Bonis *et al.* (1973) and Crochet *et al.* (1981).

3.1. FISHES

Fishes are very rare in the Phosphorites. In terms of number of specimens, they represent a very small component of the lower vertebrate fauna (less than 1%). Fish taxa have been listed as coming from only two localities. Curiously, these localities are the oldest and youngest ones: early Eocene of Pasturat (indeterminate fishes; Astruc *et al.*, 2003) and early Miocene of Crémat (Cyprinidae indeterminate; Sigé *et al.*, 1991). Fishes are also known from some other localities of the Phosphorites but they have not been published.

3.2. AMPHIBIA

Salamanders and anurans are present in the fissure-fills of the Phosphorites, however, the Albanerpetontidae (Allocaudata) have not been recovered. The Albanerpetontidae are salamander-like amphibians of uncertain affinities. They are known in Europe from the Middle Jurassic to the Pliocene (Venczel & Gardner, 2005). Apparently, their paleoenvironmental requirements are not inconsistent with presence in the Phosphorites. On the other hand, it should be noted that they have not been recovered from the Eocene, at worldwide scale, and that only recently they have been reported from the Oligocene of Germany (Böhme & Ilg, 2003; Wiechman, 2003). However, these Oligocene albanerpetontids have not been formally described. Taking this in account, the absence of albanerpetontids from the Phosphorites is not so surprising.

3.2.1. Caudata

Salamanders (Caudata) are somewhat common in the Phosphorites. Although they have not been thoroughly studied, they are of interest from both a biostratigraphic and paleobiogeographic point of view.

Salamanders from the Phosphorites were possibly first reported by Filhol (1873a). In that paper he described a 'mummy' tetrapod and referred to it as a large-sized lizard. However, this account perhaps pertains to a 'mummy' he subsequently assigned to an indeterminate salamander (Filhol, 1877: figs 419-420). But, the fact that Filhol (1873a) regarded the fossil as a large-sized animal casts some doubts on this possibility. The first unequivocal salamander (*Megalotriton filholi*) from the Phosphorites was reported by Zittel (1890). Later, De Stefano's (1903a) redescribed *M. filholi* and named two new taxa, *Megalotriton portisi* and *Heteroclitotriton zitteli* (Tabl. 1, 2).

Aside from taxa based on the old collections, salamanders from the Phosphorites were reported and/or described only by Rage & Vergnaud-Grazzini (1978), Estes (1981), Augé & Rage (1995), and Duffaud (2000). Up to seven species may be present, only three of them being named (Table 3). They all belong to the Salamandridae.

Tabl. 1. GENERA BASED ON SPECIMENS FROM THE OLD COLLECTIONS OF THE PHOSPHORITES	
ORIGINAL DESCRIPTION	PRESENT STATUS (SYNONYMY)
Caudata:	
<i>Megalotriton</i> Zittel, 1890.....	unchanged
<i>Heteroclitotriton</i> De Stefano, 1903.....	<i>Salamandra</i> Laurenti, 1768
Anura:	
<i>Thaumastosaurus</i> De Stefano, 1903.....	unchanged
<i>Enigmatosaurus</i> Nopcsa, 1908.....	<i>Thaumastosaurus</i> De Stefano, 1903
Crocodylia:	
<i>Arambourgia</i> Kälin, 1939.....	unchanged
Lacertilia:	
<i>Pseudolacerta</i> De Stefano, 1903.....	unchanged
<i>Palaeochamaeleo</i> De Stefano, 1903.....	<i>Uromastyx</i> Merrem, 1820
<i>Quercygama</i> Augé & Smith, 1997.....	unchanged
<i>Cadurcogekko</i> Hoffstetter, 1946.....	unchanged
<i>Cadurcosaurus</i> Filhol, 1882.....	<i>Dracaenosaurus</i> Pomel, 1846
<i>Pseudeumeces</i> Hoffstetter, 1944.....	unchanged
<i>Brevisaurus</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Ayalasaurus</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Necrodasyus</i> Filhol, 1894.....	<i>Placosaurus</i> Gervais, 1852
<i>Protrachysaurus</i> De Stefano, 1903.....	<i>Placosaurus</i> Gervais, 1852
<i>Proiguana</i> Filhol, 1876.....	<i>Placosaurus</i> Gervais, 1852
<i>Paraplacosauriops</i> Augé & Sullivan, 2006.....	unchanged
<i>Necrosaurus</i> Filhol, 1876.....	unchanged
<i>Palaeovaranus</i> Filhol, 1877.....	<i>Necrosaurus</i> Filhol, 1876
<i>Odontomophis</i> de Rochebrune, 1884.....	<i>Necrosaurus</i> Filhol, 1876
<i>Palaeosaurus</i> Filhol, 1873 - non <i>Palaeosaurus</i> von Meyer, 1831.....	<i>Necrosaurus</i> Filhol, 1876
<i>Eurheloderma</i> Hoffstetter, 1957.....	<i>Necrosaurus</i>
<i>Omoityphlops</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged
Serpentes:	
<i>Palaeopython</i> de Rochebrune, 1880.....	unchanged
<i>Scytalophis</i> de Rochebrune, 1880 - non <i>Scytalophis</i> Kaup, 1856.....	<i>Rageophis</i> Wallach, 1986
<i>Palaelaphis</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged
<i>Plesiotritrix</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged
<i>Tachyophis</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged
<i>Rageophis</i> Wallach, 1986.....	unchanged
<i>Cadurceryx</i> Hoffstetter & Rage, 1972.....	unchanged
GENERA BASED ON SPECIMENS FROM THE NEW COLLECTIONS OF THE PHOSPHORITES	
Lacertilia:	
<i>Cadurciguana</i> Augé, 1987.....	unchanged
<i>Escampcerta</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Gracilicerta</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Quercycerta</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Mediolacerta</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Orthoscincus</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Eocordyla</i> Augé, 2005.....	unchanged
Serpentes:	
<i>Eoanillus</i> Rage, 1974.....	unchanged
<i>Cadurcoba</i> Rage, 1978.....	unchanged
<i>Platyspondylia</i> Rage, 1974.....	unchanged

Table 1. List of genera erected on the basis of specimens from the Phosphorites du Quercy (mainly based on Augé 2005, Estes 1981 and 1983, Rage 1984b, Rocek & Lamaud 1995, Wallach 1986).

Tabl. 2. SPECIES BASED ON SPECIMENS FROM THE PHOSPHORITES DU QUERCY	
ORIGINAL DESCRIPTION	PRESENT STATUS (SYNONYMY)
Caudata:	
<i>Megalotriton filholi</i> Zittel, 1890.....	unchanged
<i>Megalotriton portisi</i> De Stefano, 1903.....	<i>Megalotriton filholi</i> Zittel, 1890
<i>Heteroclitotriton zitteli</i> De Stefano, 1903.....	<i>Salamandra sansaniensis</i> Lartet, 1851
Anura:	
<i>Thaumastosaurus bottii</i> De Stefano, 1903.....	unchanged
<i>Bufo serratus</i> Filhol, 1876.....	unchanged, <i>nomen dubium</i>
<i>Rana plicata</i> Filhol, 1876.....	unchanged, <i>nomen dubium</i>
Chelonii:	
<i>Testudo phosphoritum</i> Bergounioux, 1935.....	<i>Cheirogaster phosphoritum</i> (Bergounioux, 1935)
<i>Ptychogaster (?) cayluxensis</i> Lydekker, 1889.....	<i>Temnoclemmys cayluxensis</i> (Lydekker, 1889)
Crocodylia:	
<i>Alligator gaudryi</i> De Stefano, 1905.....	<i>Arambourgia gaudryi</i> (De Stefano, 1905)
Lacertilia:	
<i>Lacerta lamandini</i> Filhol, 1877.....	<i>Geiseltaliellus lamandini</i> (Filhol, 1877)
<i>Palaeochamaeleo europaeus</i> De Stefano, 1903.....	<i>Uromastyx europaeus</i> (De Stefano, 1903)
<i>Agama galliae</i> Filhol, 1877.....	<i>Quercygama galliae</i> (Filhol, 1877)
<i>Cadurcogekko piveteaui</i> Hoffstetter, 1946.....	unchanged
<i>Plestiodon cadurcense</i> Filhol, 1877.....	<i>Pseudeumeces cadurcensis</i> (Filhol, 1877)
<i>Cadurcosaurus sauvagei</i> Filhol, 1882.....	<i>Dracaenosaurus crozeti</i> Gervais, 1852
<i>Brevisaurus smithi</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Ayalasaurus tenuis</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Lacerta mucronata</i> Filhol, 1877.....	<i>Pseudolacerta mucronata</i> (Filhol, 1877)
<i>Varanus ? margariticeps</i> Gervais, 1876.....	<i>Placosaurus margariticeps</i> (Gervais, 1876), <i>nomen dubium</i>
<i>Plestiodon quercyi</i> Filhol, 1882.....	<i>Paraplocosauriops quercyi</i> (Filhol, 1882)
<i>Necrodasyus galliae</i> Filhol, 1894.....	<i>Placosaurus galliae</i> (Filhol, 1894), <i>nomen dubium</i>
<i>Proguana europaea</i> Filhol, 1876.....	<i>'Placosaurus' europaeus</i> (Filhol, 1876)
<i>Iguana europaea</i> Filhol, 1877.....	<i>'Placosaurus' europaeus</i> (Filhol, 1876)
<i>Propseudopus cayluxi</i> De Stefano, 1903.....	<i>Placosaurus cayluxi</i> (De Stefano, 1903), <i>nomen dubium</i>
<i>Protrachysaurus gaudryi</i> De Stefano, 1903.....	<i>Placosaurus gaudryi</i> (De Stefano, 1903), <i>nomen dubium</i>
<i>Placosaurus leenhardti</i> Leenhardt, 1926.....	<i>Paraplocosauriops quercyi</i> (Filhol, 1882)
<i>Palaeosaurus cayluxi</i> Filhol, 1873.....	<i>Necrosaurus cayluxi</i> (Filhol, 1873)
<i>Eurheloderma gallicum</i> Hoffstetter, 1957.....	unchanged
<i>Omoityphlops priscus</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged, <i>nomen dubium</i>
<i>Typhlops edwardsi</i> de Rochebrune, 1884.....	<i>Omoityphlops priscus</i> de Rochebrune, 1884, <i>nomen dubium</i>
Serpentes:	
<i>Python cadurcensis</i> Filhol, 1876.....	<i>Palaeopython cadurcensis</i> (Filhol, 1876)
<i>Palaeopython filholi</i> de Rochebrune, 1880.....	unchanged
<i>Palaeopython neglectus</i> de Rochebrune, 1884.....	<i>'Palaeopython' neglectus</i> de Rochebrune, 1884
<i>Coluber lafonti</i> Filhol, 1877.....	<i>Rageophis lafonti</i> (Filhol, 1877), <i>nomen dubium</i>
<i>Plesiotortrix edwardsi</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged
<i>Palaelaphis antiquus</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged, <i>nomen dubium</i>
<i>Palaelaphis robustus</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged, <i>nomen dubium</i>
<i>Pymophis gracilis</i> de Rochebrune, 1884.....	<i>'Pymophis' gracilis</i> de Rochebrune, 1884, <i>nomen dubium</i>
<i>Tachyophis nitidus</i> de Rochebrune, 1884.....	unchanged, <i>nomen dubium</i>
<i>Elaphis boulei</i> De Stefano, 1905.....	unchanged, <i>nomen dubium</i>
<i>Paleryx cayluxi</i> De Stefano, 1905.....	<i>'Paleryx' cayluxi</i> De Stefano, 1905
<i>Natrix mlynarskii</i> Rage, 1988.....	unchanged
<i>Cadurceryx filholi</i> Hoffstetter & Rage, 1972.....	unchanged
Lacertilia:	
<i>Cadurciguana hoffstetteri</i> Augé, 1987.....	unchanged
<i>Pseudolacerta quercyini</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Cadurcogekko rugosus</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Lacerta filholi</i> Augé, 1988.....	unchanged
<i>Mediolacerta roceki</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Escampcerta amblyodonta</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Gracilicerta sindexi</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Quercycerta maxima</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Orthoscincus malperiensis</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Eocordyla mathisi</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Ophisaurus roqueprunensis</i> Augé, 1992.....	<i>Dopasia roqueprunensis</i> (Augé, 1992)
<i>Dopasia frayssensis</i> Augé, 2005.....	unchanged
<i>Placosaurus estesi</i> Sullivan & Augé, 2006.....	unchanged
Serpentes:	
<i>Eoanilius europae</i> Rage, 1974.....	unchanged
<i>Bavarioboa bachensis</i> Szyndlar & Rage, 2003.....	unchanged
<i>Bavarioboa vaylatsae</i> Szyndlar & Rage, 2003.....	unchanged
<i>Bavarioboa crocheti</i> Szyndlar & Rage, 2003.....	unchanged
<i>Cadurcobia insolita</i> Rage, 1978.....	unchanged
<i>Platyspondylia leptia</i> Rage, 1978.....	unchanged
<i>Platyspondylia sudrei</i> Rage, 1988.....	unchanged
<i>Dunnophis cadurcensis</i> Rage, 1974.....	unchanged
<i>Coluber cadurci</i> Rage, 1974.....	unchanged

Table 2. List of species erected on the basis of specimens from the Phosphorites du Quercy (mainly based on Augé 2005, Estes 1981 and 1983, Rage 1984b, Szyndlar & Rage 2003).

Tabl. 3. LOWER VERTEBRATES FROM THE NEW EXCAVATIONS OF THE PHOSPHORITES DU QUERCY		
Taxa	Stratigraphic ranges in the Phosphorites	Global stratigraphic ranges
CAUDATA		
Salamandridae		
<i>Megalotriton filholi</i> Zittel, 1890 *	MP 18-19	identical
<i>Megalotriton</i> aff. <i>M. filholi</i>	MP 21-23	identical
<i>Salamandra sansaniensis</i> Lartet, 1851	MP 22-25	MP17-21?, MP22-MN7
'Salamandridé C' in Duffaud, 2000	MP 10/11? and MP 16-19	MP 6?, MP 7-19
<i>Chelotriton paradoxus</i> Pomel, 1853	MP 25	MP 25-MN 7+8
'aff. <i>Triturus</i> ' = 'Salamandridé F' in Duffaud, 2000	MP 16-17	identical
' <i>Triturus</i> ' = 'Salamandridé G' in Duffaud, 2000	MP 18-23	identical
ANURA		
Discoglossidae		
<i>Latonia</i> aff. <i>L. vertaizoni</i> (Friant, 1944)	MP 22-23	identical
Pelobatidae		
<i>Eopelobates</i> aff. <i>E. anthracinus</i> Parker, 1929	MP 19-21	MP 19-30/MN 1, MN 4?
<i>Pelobates</i> sp.	MP 22-23	MP 22-Recent
Pelodytidae		
cf. <i>Pelodytes</i>	MP 16-19	MP 13?, MP 16-Recent
Ranidae		
cf. <i>Rana</i>	MP 16-23	MP 16-Recent
Leptodactylidae		
<i>Thaumastosaurus bottii</i> De Stefano, 1903 *	MP 16-19, MP 20?	identical
CHELONII		
Chelydridae		
<i>Chelydropsis sanctihenrici</i> Broin, 1977	MP 28	MP 26-28
Testudinidae		
<i>Temnoclemmys cayluxensis</i> (Lydekker, 1889) *	MP 28	identical
<i>Temnoclemmys</i> aff. <i>T. cayluxensis</i>	MP 16	identical
<i>Cheirogaster phosphoritarum</i> (Bergounioux, 1935) *	MP 28	identical
<i>Provencemys laurenti</i> (Bergounioux, 1934)	MP 23	MP 23-28
<i>Dithyrosternum</i> sp.	MP 19	identical
' <i>Ergilemys</i> ' sp.	MP 18-28	MP 18-MN 6
' <i>Palaeochelys</i> s.l.- <i>Mauremys</i> ' group indet.	MP 18	MP 7-Recent
CROCODYLIA		
Diplocynodontidae		
<i>Diplocynodon</i> sp.	MP 18 and MP 28	Middle Eocene-Miocene
LACERTILIA		
Iguanidae		
<i>Cadurciguana hoffstetteri</i> Augé, 1987 *	MP 16-19	identical
<i>Geisekallellus lamandini</i> (Filhol, 1877) *	MP 16?, MP 17-19	identical
<i>Pseudolacerta mucronata</i> (Filhol, 1877) *	MP 16?, MP 17-19	identical
<i>Pseudolacerta quercyini</i> Augé, 2005 *	MP 16-19	identical
Agamidae		
<i>Uromastyx europaeus</i> (De Stefano, 1903) *	MP 22	identical
<i>Quercygama galliae</i> (Filhol, 1877) *	MP 23? and MP 25	identical
Gekkonidae		
<i>Cadurcogekko piveteaui</i> Hoffstetter, 1946 *	MP 16-19	identical
<i>Cadurcogekko rugosus</i> Augé, 2005 *	MP 17 and 18 or 19	identical
Lacertidae		
<i>Plesiolacerta lydekkeri</i> Hoffstetter, 1942	MP 16-21	MP 14-21
<i>Escampcerta amblyodonta</i> Augé, 2005 *	MP 17-19	identical
<i>Gracilicerta sindexi</i> Augé, 2005 *	MP 16-19	identical
<i>Quercycerta maxima</i> Augé, 2005 *	MP 17	identical
<i>Lacerta filholi</i> Augé, 1988 *	MP 22-28	MP 22-MN 2
<i>Mediolacerta roceki</i> Augé, 2005 *	MP 23-28	MP 23-30
<i>Pseudeumeces cadurcensis</i> (Filhol, 1877) *	MP 25-28	MP 25-28, MP 30?
? Teiidae		
<i>Brevisaurus smithi</i> Augé, 2005 *	MP 17	identical
? Cordylidae		
<i>Eocordyla mathisi</i> Augé, 2005 *	MP 16-17	identical

Table 3. List of lower vertebrates found in the Phosphorites du Quercy during the new excavations. Asterisks denote species erected on the basis of specimens from the Phosphorites (see table 2) (mainly based on Augé 2005, Augé & Sullivan 2006, Broin 1977, Duffaud 2000, Hervet 2004, Rage 1984b, Sullivan & Augé 2006, Szyndlar & Rage 2003).

Tabl. 3 (continued). LOWER VERTEBRATES FROM THE NEW EXCAVATIONS OF THE PHOSPHORITES DU QUERCY		
Taxa	Stratigraphic ranges in the Phosphorites	Global stratigraphic ranges
LACERTILIA (continued)		
Scincidae		
<i>Ayalasaurus tenuis</i> Augé, 2005 *	MP 18 or 19	identical
<i>Orthoscincus malperiensis</i> Augé, 2005 *	MP 17	identical
Scincomorpha, families indeterminate		
Scincoidea indeterminate 'Forme B' in Augé, 2005	MP 17-19	identical
Scincomorpha indeterminate 'Forme B' in Augé, 2005	MP 17	identical
Anguidae		
<i>Anguis</i> sp.	MP 16-25	MP8+9?, MP 14-Recent
<i>Placosaurus estesi</i> Sullivan & Augé, 2006 *	MP 17	identical
<i>Paraplacosauriops quercyi</i> (Filhol, 1882) *	MP 16	identical
<i>Dopasia roqueprunensis</i> Augé, 1992 *	MP 23-28	MP 21-28
<i>Dopasia coderetensis</i> Augé, 2005	MP 23	MP 23-30
<i>Dopasia frayssensis</i> Augé, 2005 *	MP 28	identical
<i>Helvetisaurus picteti</i> (Hoffstetter, 1942)	MP 17-19	identical
Varanidae		
cf. <i>Sanjwa</i> ?	MP 19	MP 1/5-Middle Oligocene
Necrosauridae		
<i>Necrosaurus cayluxi</i> (Filhol, 1873) *	MP 16-19	identical
<i>Necrosaurus eucarinatus</i> (Kuhn, 1940)	MP 17-19	MP 12-19
Helodermatidae		
<i>Eurheloderma gallicum</i> Hoffstetter, 1957 *	MP 16-19	identical
? Amphisbaenidae		
gen. and sp. indeterminate	MP 16-28	identical
Lacertilia incertae sedis		
gen. and sp. indeterminate	MP 17	identical
SERPENTES		
Scolecophidia, family indeterminate		
gen. and sp. indeterminate	MP10/11 and MP 16-18	identical
Aniliidae		
<i>Coniophis</i> sp.	MP 16-19	Albian-Upper Eocene
<i>Eoanilius europae</i> Rage, 1974 *	MP 16-19, MP 20?	identical
<i>Eoanilius</i> aff. <i>E. oligocenicus</i> Szyndlar, 1994	MP 22	MP 22-28
Boidae		
<i>Palaeopython cadurcensis</i> (Filhol, 1876) *	MP 16-19	identical
<i>Palaeopython filholi</i> de Rochebrune, 1880 *	MP 19-20	identical
<i>Bavarioboa bachensis</i> Szyndlar & Rage, 2003 *	MP 26	identical
<i>Bavarioboa vaylatsae</i> Szyndlar & Rage, 2003 *	MP 26	identical
<i>Bavarioboa crocheti</i> Szyndlar & Rage, 2003 *	MP 28	identical
<i>Cadurcobia insolita</i> Rage, 1978 *	MP 14-20	identical
<i>Cadurceryx filholi</i> Hoffstetter & Rage, 1972 *	MP 16-19, MP 20?	MP13?, MP16-19, MP20?
<i>Bransateryx vireti</i> Hoffstetter & Rage, 1972	MP 25-28	MP 22-MN 2
'Boidae C' in Crochet et al., 1981	MP 16-21	identical
'Boidae D' in Crochet et al., 1981	MP 17? and MP 19	identical
'Boidae F' in Crochet et al., 1981	MP 23	identical
'Boidae H' in Crochet et al., 1981	MP 22	identical
'Boidae K' in Crochet et al., 1981	MP16?, MP17-19, MP20?	identical
'Boidae L' in Crochet et al., 1981	MP 16-19	identical
Tropidophiidae		
<i>Dunnophis matronensis</i> Rage, 1973	MP 10/11-MP 13	MP 7-13
<i>Dunnophis cadurcensis</i> Rage, 1974 *	MP 16-19	identical
<i>Platyspondylia sudrei</i> Rage, 1988 *	MP 16-19, MP 20?	identical
<i>Platyspondylia lepta</i> Rage, 1974 *	MP 28	MP 28-30
Russellophiidae		
gen. and sp. indeterminate	MP 16	identical
Colubridae		
<i>Coluber cadurci</i> Rage, 1974 *	MP 21-25	MP 21-30, MN 2?
<i>Natrix mlynarskii</i> Rage, 1988 *	MP 22	identical

Table 3. List of lower vertebrates found in the Phosphorites du Quercy during the new excavations. Asterisks denote species erected on the basis of specimens from the Phosphorites (see table 2) (mainly based on Augé 2005, Augé & Sullivan 2006, Broin 1977, Duffaud 2000, Hervet 2004, Rage 1984b, Sullivan & Augé 2006, Szyndlar & Rage 2003)

3.2.2. Anura

Frogs have been recovered from numerous localities, but they are not common. The first fossil frogs from the Phosphorites were reported by Filhol (1873a) who described, but did not name, an incomplete 'mummified' frog from the old collections. Subsequently, he named it *Rana plicata* (Filhol, 1876) and provided illustrations (Filhol, 1877). In 1876, Filhol also described *Bufo serratus*, which is based on another 'mummified' specimen; the latter species was figured later as *Bufo servatus* (Filhol, 1877). These two taxa are regarded as *nomina dubia* (*nomina vana* according to Sanchiz, 1998). Aside from these 'mummies', only one taxon (*Thaumastosaurus bottii*) was based on a specimen from the old collections. De Stefano (1903b) named *Thaumastosaurus* on an incomplete skull (specimen is now lost), and he regarded it as a problematic lizard (*incertae sedis*). On the basis of De Stefano's illustrations, Hoffstetter (1945) later demonstrated that *Thaumastosaurus* (= *Enigmatosaurus*) is a frog. Moreover, he suggested that it is member of the Pelobatidae, though subsequent evaluations of material from the new collections demonstrate that it is a leptodactylid frog (Rage, 1981; Rocek & Lamaud, 1995).

In addition to *Thaumastosaurus*, the new collections have yielded discoglossids, pelobatids, pelodytids, and ranids (Tabl. 3). More recently, Sanchiz (1998: 154) reported microhylids and rhacophorids from Escamps, a late Eocene locality (MP 19) of the Phosphorites; but these specimens were not described, so the presence of these two families (Microhylidae and Rhacophoridae) is questionable. Taxa pertaining to the extinct Palaeobatrachidae (Late Cretaceous-Pleistocene), rather common in other European Cenozoic localities, are not present in the fissure-fills of the Phosphorites. Like the fishes, palaeobatrachids were highly aquatic animals, so their absence in the terrestrial-dominated environment of the Phosphorites is not surprising. It should be noted that the earliest representatives of the living genus *Pelobates* occur in the early-middle Oligocene (MP 23), perhaps the early Oligocene (MP 22) of the Phosphorites (Duffaud, 2000). Similarly, the Phosphorites have produced the earliest ranid (MP 16, late middle Eocene); these fossils cannot be distinguished from the living *Rana*, but assignment to this genus has not been demonstrated (Rage, 1984a). A pelodytid occurs as early as the level MP 16 in the Phosphorites (Crochet *et al.*, 1981; Rage 1988). This pelodytid cannot be definitely distinguished from the extant genus *Pelodytes*. It perhaps documents the earliest representative of the family, but a doubtful pelodytid was reported from an older level (MP 13), outside the Phosphorites (Duffaud & Rage, 1997).

3.3. REPTILIA

Reptiles are represented by chelonians, crocodiles, and squamates (lizards and snakes). Small forms (i.e. squamates) largely outnumber large taxa (chelonians and crocodiles). Numerous taxa were erected on the basis of specimens from the old collections. Chelonians and crocodiles have not been adequately studied, while squamates have been the subject of many papers (references are listed in Augé, 2005; Rage, 1984b; Szyndlar & Rage, 2003).

3.3.1. Chelonii

Although remains of chelonians are relatively common in the Phosphorites (mainly as disarticulated carapace and plastral elements) they have been rarely studied. Chelonians from the Phosphorites were first noted by Gervais (1876), but he did not provide any detailed identifications. De Stefano (1905) described two forms referred to as *Ocadia* sp. and *Ptychogaster* sp. Two species were subsequently based on specimens from the old collections: *Testudo phosphoritarum* Bergounioux, 1935 (today referred to the genus *Cheirogaster*) and *Ptychogaster cayluxensis* Lydekker, 1889 (presently referred to the genus *Temnoclemmys*). Additional specimens of these two species have been found during the new excavations and thus have been dated (Lapparent, 2000, 2002). No new taxa have been established based on specimens from the new collections.

At least seven species are currently recognized from the Phosphorites; however, they have not all been identified (Tabl. 3). At species level, only *Temnoclemmys* aff. *T. cayluxensis* has been identified from

the Eocene part of the Phosphorites (Broin, 1988). The other species, including *Temnoclemmys cayluxensis*, have been reported from Oligocene localities (Tabl. 3).

Remark: The most recent review of chelonians from the Phosphorites is that of Claude and Tong (this volume). There are a few taxonomic disagreements between the latter work which was based on a part of the material, and the present report that reviewed only bibliographic data antedating Claude and Tong's study.

3.3.2. Crocodylia

Crocodyles were first, and briefly, reported from the Phosphorites by Gervais (1876). Filhol (1877) referred a fragmentary mandible to *Diplocynodon gracile* (sic), (i.e., *Diplocynodon gracilis* Vaillant, 1872). This taxon was later cited in some articles (e.g., De Stefano, 1905). Berg (1966) questioned the validity of the species and Buffetaut (1978) doubted this assignment. De Stefano (1905) described *Alligator gaudryi* on the basis of a nearly complete skull. Kälin (1939) erected the genus *Arambourgia* for the reception of the species, but this genus is considered by some to be synonymous with *Allognathosuchus* Mook, 1921 (see Buffetaut, 1978). However, Brochu (2004) separated the two genera. According to Kälin (1939) the provenance of *A. gaudryi* would be Memerlin, but this cannot be definitely accepted. If the type locality is really Memerlin, then the geological age of this skull (the only known specimen referred to the species) is late Eocene (MP 18 or 19; Rémy *et al.*, 1997). Berg (1966: 75) referred one tooth from the old collections to *Pristichampsus*. But, Rossmann (1988: 111) regarded it only as a possible pristichampsine.

Additional crocodyles have been recovered in the new collections, but they are not common and are very fragmentary consisting mostly of isolated teeth, vertebrae, and osteoderms. Material in the new collections confirm the presence of *Diplocynodon*, but species-level identification is not possible. *Diplocynodon* sp. is known from the late Eocene and late Oligocene levels of the Phosphorites (Buffetaut, 1978).

In summary, two, perhaps three distinct taxa are known from the Phosphorites: the alligatorid *A. gaudryi*, the diplocynodontid *Diplocynodon*, and perhaps an indeterminate pristichampsine.

3.3.3. Squamata

By far, the squamates (lizards and snakes) represent the greatest part of the faunas of lower vertebrates, both in terms of numbers of taxa and specimens from the fissure-fills of the Phosphorites. Squamates were identified from the Phosphorites as early as 1873. Filhol (1873a) reported on a 'mummified' portion of a snake and, as noted previously, also on a 'mummy' that may be either a lizard or a salamander. He also erected *Palaeosaurus cayluxi*, a fossil lizard, but without describing it (Filhol, 1873b). Gervais (1873) assigned a vertebra to the snake genus *Palaeophis*, a highly aquatic snake, but the figure that Gervais published demonstrates the vertebra belongs to the boid *Palaeopython*.

More recently, there have been a number of studies that deal, in part or in full, with lizards from the Phosphorites, most notably those of Estes (1983), Augé (2005) and Sullivan & Augé (2006). As far as snakes are concerned, two articles (Rochebrune, 1884; Rage, 1974) were solely devoted to fossil Serpentes from the Phosphorites. Snakes from these localities have been also described in various other studies that are listed in Rage (1984b) and Szyndlar & Rage (2003).

Based on the current evidence, lizards from the Phosphorites include more than 30 valid species (Table 3). However, some species have yet to be identified and named (e.g., *Anguis* sp., 'genus and species indeterminate', etc). At least 10 families of lizards have been identified from the Phosphorites: Iguanidae, Agamidae, Gekkonidae, Lacertidae, Scincidae, Anguidae, Varanidae, Necrosauridae, Helodermatidae, one family of amphisbaenians (?Amphisbaenidae), and perhaps Cordylidae. It is possible that some indeterminate taxa may belong to other families (Augé, 2005).

Snakes are less numerous than lizards. Twenty-five species have been identified. Several of them have not been named yet (e.g., *Coniophis* sp., 'Boidae C', etc). These snakes belong to at least six families: 'Aniliidae', Boidae, Tropicophiidae, Russellophiidae, Colubridae, and an indeterminate family of scolecophidians. More than half of these species belong to the Boidae (Tabl. 3).

4. DISCUSSION

4.1. STRATIGRAPHY

It has been widely held that amphibians and reptiles have little stratigraphic significance. But, Holman (1976) and Sullivan & Holman (1996) for North America, and Rage (1984c) for Europe, have demonstrated that this assertion is largely untrue. In addition, thanks to the number of localities and to their extensive stratigraphic range, the Phosphorites have even shown that herpetofaunas may be indicative of precise stratigraphic levels. In the Phosphorites, only some species can be used as precise stratigraphic markers, i.e., species with short stratigraphic ranges (see Tabl. 3), but assemblages of species may be characteristic; that is to say, stratigraphy founded on herpetofaunas is based on appearances and extinctions of taxa, not on evolution of lineages. These assemblages permit us to identify intervals of four or three standard levels, or in some cases even one standard level.

4.2. PALEOGEOGRAPHY

Several taxa from the Phosphorites have affinities with North American taxa. These include the glyptosaurines *Placosaurus*, *Paraplacosauriops* (Anguidae), *Eurheloderma* (Helodermatidae), the tropidophiid snake *Dunnophis*, Teiidae, if *Brevisaurus smithii* really belongs to this family, and perhaps the varanid *Saniwa* (Augé, 2005; Augé & Sullivan, 2006; Rage, 1984b; Sullivan & Augé, 2006). In addition, some taxa have South American affinities. These include the leptodactylid frog *Thaumastosaurus* and the boine snake *Palaeopython* (Rage, 1981, 1999; Rocek & Lamaud, 1995). Moreover, iguanid lizards and tropidophiid snakes may either demonstrate close relationships with North America or more remote affinities with South America (Rage, 1999). Except for the helodermatids that apparently were still present in the Oligocene of the Phosphorites (Augé 2005), all these forms with North and/or South American affinities are restricted to the Eocene part of the Phosphorites.

After the Eocene, migrant taxa reached Europe and were present in the Oligocene. Their geographic origin is uncertain, but the arrival of the first immigrant taxa coincided with the opening of the Turgai barrier (an epicontinental sea) that separated Europe from Asia. In addition, the Oligocene lower vertebrate immigrants arrived with mammals of Asiatic origin. None of the amphibians and reptiles suggests African origins. Therefore, as mammals, amphibians and reptiles that reached Europe during the Oligocene likely came from Asia.

4.3. HISTORY OF THE FAUNA

Two faunal complexes can be distinguished in the Phosphorites: (1) an Eocene faunal complex (from MP 10 or MP 11 to MP 20); and (2) an Oligocene faunal complex (from MP 21 to MP 28). These faunas differ from one another and are separated by a significant hiatus called the 'Grande Coupure', which may be translated as the 'Great Break'.

The faunas from the earliest levels of the Phosphorites (MP 8+9, MP 11 to 15) are poorly known. As far as the herpetofaunas are concerned, only MP 10 or MP 11, MP 13, and MP 14 have been documented. The faunas from the period MP 16-MP 19 are very rich and diverse, squamates being the most numerous. The lower vertebrate faunal assemblages from the Eocene include forms that share affinities with taxa from North and South America (see above) as well as some local endemic species. Aside from these taxa, species of indeterminate geographic affinities are also present; they are probably European. The American taxa are 'hold-overs' from the early Eocene, a period during which North America and Europe were still united. South American taxa likely reached Europe through North America, due to the terrestrial connection

that linked South and North America during the Late Cretaceous-early Paleocene. On the other hand, Europe definitely separated from North America by the late early Eocene ; since the Turgai Sea still separated it from Asia, Europe was isolated. This isolation was probably the cause of the presence of peculiar forms that may be regarded as endemic to Europe (at least western Europe) during the middle and late Eocene: the large salamandrid *Megalotriton*, the strange snakes *Cadurceryx*, '*Paleryx*' *cayluxi*, and perhaps *Platyspondylia*, a problematic tropidophiid snake peculiar to Europe.

The standard level MP 20 is very poor, and the few taxa it has produced are not distinct from those of MP 19. But, between MP 19 (latest Eocene) and MP 21 (beginning of the Oligocene), a pronounced faunal turnover, the 'Grande Coupure', took place. Forty-four or 45 species of amphibians and reptiles were present in the Phosphorites before the 'Grande Coupure' (Table 3). Only four to six of them (i.e., 9.1% to 13.3%) survived this event. More specifically, squamates showed the greatest turnover; only 5.3% of the species survived. Among the taxa with American affinities, only the Helodermatidae apparently remained in existence there after the 'Grande Coupure'.

During the earliest Oligocene (MP 21), the faunas of amphibians and reptiles were poor and not diverse. They were subsequently increased by immigrations and presumably autochthonous evolution. Several taxa probably came from Asia (see above). Thus, European-Asiatic faunas replaced the former European-American faunas after the 'Grande Coupure'.

Acknowledgements. I thank T. Pélissié and B. Sigé who organized the symposium on the Phosphorites du Quercy. I am especially grateful to the members of the crews who have worked the Phosphorites. I also thank Z. Roček (Academy of Sciences, Prague) and R.M. Sullivan (State Museum of Pennsylvania, Harrisburg) for reading the manuscript and for constructive comments, and M. Augé and F. de Lapparent (MNHN) for discussion and information.

References

- ASTRUC J.G., HUGUENEY M., ESCARGUEL G., LEGENDRE S., RAGE J.C., SIMON-COINÇON R., SUDRE J. & SIGÉ B. (2003) – Puycelci, nouveau site à vertébrés de la série molassique d'Aquitaine. Densité et continuité biochronologique dans la zone Quercy et bassins périphériques au Paléogène. *Geobios*, Lyon, n° 36, fasc. 6, 629-648.
- AUGE M. (2005) – Evolution des lézards du Paléogène en Europe. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, vol. 192, 369 p.
- AUGE M. & RAGE J.C. (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 2. Amphibiens et Squamates. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, Bd 236, Lfg 1-6, 11-32.
- AUGE M. & SULLIVAN R.M. (2006) – A new genus, *Paraplicosauriops* (Squamata, Anguillidae, Glyptosaurinae), from the Eocene of France. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, vol. 26, n° 1, 133-137.
- BERG D.E. (1966) – Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebechus* ? aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt / Hessen. *Abh. Hess. Landes. Bodenforsch.*, Wiesbaden, Heft 52, 105 p.
- BÖHME M. & ILG A. (2003) – fosFARbase, www.wahre-staerke.com/
- BONIS L. DE, CROCHET J.Y., RAGE J.C., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1973) – Nouvelles faunes de vertébrés oligocènes des Phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, n° 174, fasc. 28, 105-113.
- BROCHU C. (2004) – Alligatorine phylogeny, the law of the unspecialized, and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, vol. 24, n° 3 (suppl.), 41A-42A.
- BROIN F. DE (1977) – Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, C, t. 38, ix + 366p.
- BROIN F. DE (1988) – Ordre Chelonii. In Rage J.C. : Le gisement du Breton (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. I. Amphibiens et reptiles. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, Bd. 205, Lfg 1-6, 7-8.
- BUFFETAUT E. (1978) – La poche à phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 4 - crocodiliens. *Palaeovertebrata*, Montpellier, vol. 8, fasc. 2-4, 191-199.
- CLAUDE J. & TONG H. (2006) – Les faunes chéloniennes du Quercy: mise à jour des connaissances. *Strata*, Toulouse, série 1, vol. 13, 79-84.
- CROCHET J.Y., HARTENBERGER J.L., RAGE J.C., REMY J.A., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1981) – Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la "Grande Coupure" découvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, t. 3, C, n° 3, 245-266.
- DE STEFANO G. (1903a) – Sui Batraci Urodeli delle Fosforiti del Quercy. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, Rome, vol. 22, 40-50.

- DE STEFANO G. (1903b) – I Sauri del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, Milan, vol. 42, 382-418.
- DE STEFANO G. (1905) – Appunti sui Batraci e sui Rettili del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. III. Coccodrilli - Serpenti - Tartarughe. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, Rome, vol. 24, 2-67.
- DUFFAUD S. (2000) – Les faunes d'amphibiens du Crétacé supérieur à l'Oligocène inférieur en Europe : paléobiodiversité, évolution, mise en place. PhD thesis Mus. natn. Hist. nat., Paris, vol. text 221p. + vol. figs.
- DUFFAUD S. & RAGE J.C. (1997) – Les remplissages karstiques polyphasés (Eocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (Phosphorites du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes notamment pour l'Eocène moyen (MP13). 2.- Systématique: Amphibiens et reptiles. In Aguilar J.P. & Michaux J. (eds): *BiochroM'97. Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, vol. 21, 729-735.
- ESTES R. (1981) – Gymnophiona, Caudata. *Handbuch der Paläoherpetologie*, Part 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, xv + 115p.
- ESTES R. (1983) – Sauria terrestria, Amphisbaenia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, Part 10A. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, xxii + 249p.
- FILHOL H. (1873a) – Sur des pièces fossiles provenant de Batraciens, de Lacertiens et d'Ophidiens, trouvés dans les dépôts de phosphates de chaux de l'Aveyron. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, t. 77, 1556-1557.
- FILHOL H. (1873b) – Sur les Vertébrés fossiles trouvés dans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bull. Soc. philom. Paris*, t. 10, 85-89.
- FILHOL H. (1876) – Sur les reptiles fossiles des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Philom. Paris*, t. 11, 27-28.
- FILHOL H. (1877) – Recherches sur les phosphorites du Quercy. Masson, Paris, 561p.
- GERVAIS P. (1873) – Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatés des départements de Tarn-et-Garonne et du Lot. *J. Zool.*, Paris, 2, 356-380.
- GERVAIS P. (1876) – Zoologie et paléontologie générales. 2° sér., Arthus Bertrand, Paris, 72p.
- GEZE B. (1938) – Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. géol. Fr.*, vol. 8, n° 1-2, 123-146.
- HERVET S. (2004) – Systématique du groupe '*Palaeochelys* sensu lato-*MauRémys*' (Chelonii, Testudinoidea) du Tertiaire d'Europe occidentale: principaux résultats. *Ann. Paléont.*, Paris, vol. 90, fasc. 1, 13-78.
- HOFFSTETTER R. (1945) – A propos de deux fossiles des Phosphorites du Quercy: *Enigmatosaurus Bottii* (G. de Stefano 1903) et *Amphignathodon* sp. J. Piveteau 1927. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, t. 15, 167-169.
- HOLMAN J.A. (1976) – Snakes and stratigraphy. *Michigan Acad.*, Ann Arbor, vol. 8, n° 4, 387-396.
- KÄLIN J. (1939) – Ein extrem kurzschnauziger Crocodilide aus den Phosphoriten des Quercy : *Arambourgia* (nov. gen.) *gaudryi* De Stefano. *Abh. Schweiz. Palaeont. Gesell.*, Basel, Bd 62, 1-18.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE (2000) – Les chéloniens de Sansan. In Ginsburg L. (ed.): La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, t. 183, 219-261.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE (2002) – A giant tortoise from the late Pliocene of Lesvos Island (Greece) and its possible relationships. *Ann. Géol. Pays hellén.*, Athens, t. 39, fasc. A, 99-130.
- RAGE J.C. (1974) – Les serpents des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, vol. 6, fasc. 3-4, 274-303.
- RAGE J.C. (1981) – Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur: migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cret. Res.*, London, vol. 2, iss. 1, 65-84.
- RAGE J.C. (1984a) – Are the Ranidae (Anura, Amphibia) known prior to the Oligocene? *Amph.-Rept.*, Leiden, vol. 5, n° 3-4, 281-288.
- RAGE J.C. (1984b) – Serpentes. *Handbuch der Paläoherpetologie*, Part 11. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, xi + 80p.
- RAGE J.C. (1984c) – La 'Grande Coupure' éocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles) : problèmes du synchronisme des événements paléogéographiques. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, t. 26, n° 6, 1251-1257.
- RAGE J.C. (1988) – Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. I. Amphibiens et Reptiles. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, Bd 205, Lfg 1-6, 3-27.
- RAGE J.C. (1999) – Faunes à affinités sud-américaines dans le Paléogène d'Europe: état de la question. Allons-nous vers une nouvelle interprétation? *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, t. 170, n° 6, 951-954.
- RAGE J.C. & VERGNAUD-GRAZZINI C. (1978) – La poche à phosphates de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 2. Amphibiens. Etude préliminaire. *Palaeovertebrata*, Montpellier, vol. 8, fasc. 2-4, 175-179.
- RÉMY J.A., CROCHET J.Y., SIGE B., SUDRE J., BONIS L. DE, VIANEY-LIAUD M., GODINOT M., HARTENBERGER J.L., LANGE-BADRE B. & COMTE B. (1987) – Biochronologie des phosphorites du Quercy : mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowiss. Abh.*, Munich, A, 10, 169-188.
- ROCEK Z. & LAMAUD P. (1995) – *Thaumastosaurus bottii* de Stefano, 1903, an anuran with Gondwanan affinities from the Eocene of Europe. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, vol. 15, n° 3, 506-515.
- ROCHEBRUNE A.T. DE (1884) – Faune ophiologique des Phosphorites du Quercy. *Mém. Soc. Sci. nat. Saône-et-Loire*, Chalon-sur-Saône, t. 5, 149-164.
- ROSSMANN T. (1998) – Studien an känozoischen Krokodilen : 2. Taxonomische Revision der Familie Pristichampsidae Efimov (Crocodilia: Eusuchia). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, Bd 210, H. 1, 85-128.
- SANCHIZ B. (1998) – Salientia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, Part 4. Verlag Dr Friedrich Pfeil, Munich, xii + 275p.

- SCHMIDT-KITTLER N. (1987) – European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowiss. Abh.*, Munich, A, 10, 15-31.
- SIGE B., AGUILAR J.P., MARANDAT B. & ASTRUC J.G. (1991) – Extension au Miocène inférieur des remplissages phosphatés du Quercy. La faune de vertébrés de Crémat (Lot, France). *Geobios*, Lyon, n° 24, fasc. 4, 497-502.
- STEININGER F.F. (1999) – Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene 'European Land Mammal Mega-Zones' (ELMMZ) and the Miocene 'Mammal-Zones (MN-zones)'. In Rössner G.E. & Heissig K. (eds): *Land Mammals of Europe*. Verlag Dr Friedrich Pfeil, Munich, 9-24.
- SULLIVAN R.M. & AUGÉ M. (2006) – Redescription of the holotype of *Placosaurus rugosus* Gervais 1848-1852 (Squamata, Anguillidae, Glyptosaurinae) from the Eocene of France and a revision of the genus. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, vol. 26, n° 1, 127-132.
- SULLIVAN R.M. & HOLMAN J.A. (1996) – Squamata. In Prothero D.R. & Emry J.R. (eds): *The terrestrial Eocene-Oligocene transition in North-America*. Cambridge University Press, 354-372.
- SZYNDLAR Z. & RAGE J.C. (2003) – Non-erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe. *Inst. Syst. Evol. Animals*, Kraków, 109p.
- VENCZEL M. & GARDNER J.D. (2005) – The geologically youngest albanerpetontid amphibian, from the lower Pliocene of Hungary. *Palaeontology*, London, vol. 48, part 6, 1273-1300.
- WALLACH V. (1986) – Status of the fossil snake *Scytalophis* de Rochebrune. *J. Herpetol.*, Washington, vol. 20, n° 3, 448-449.
- WIECHMANN M.P. (2003) – Albanerpetontidae (Lissamphibia) aus dem Mesozoikum der Iberischen Halbinsel und dem Neogen von Süddeutschland. PhD thesis Freie Universität Berlin, 179p. www.diss.fu-berlin.de/2004/224/
- ZITTEL K. von (1890) – *Handbuch der Palaeontologie*. 1, Palaeozoologie. III, Band Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). Munich & Leipzig, xii + 900p.

L'APPORT DES FAUNES DU QUERCY A LA CONNAISSANCE DES GRANDS MAMMIFÈRES

J. A. RÉMY & J. SUDRE

Laboratoire de Paléontologie de l'ISE-M, Université Montpellier II. E-mails: J.A.R.: jean.a.Rémy@wanadoo.fr; J.S.: jean.sudre@wanadoo.fr

Résumé - Les campagnes de fouilles effectuées depuis une quarantaine d'années dans les Phosphorites du Quercy ont apporté une importante contribution à la connaissance des grands mammifères paléogènes. En dépit du caractère résiduel du sédiment exploitable dans de nombreux sites, près de 200 taxons, dont un certain nombre d'espèces nouvelles, ont été mis au jour (sur un total d'env. 280 si l'on inclut les anciennes collections). Les Périssodactyles n'ont fourni que des restes assez fragmentaires, sauf au Garouillas. Au contraire les Artiodactyles sont abondants et très diversifiés dans la plupart des gisements avec plus de 110 espèces réparties dans une quinzaine de familles. Chez les Carnivores, les Créodontes sont bien représentés malgré leur appauvrissement progressif. Quant aux Fissipèdes, ils sont particulièrement nombreux, contrairement à leur rareté dans les gisements stratifiés, on y a distingué près de 80 taxons à rapporter à 25 ou 26 genres, ce qui suggère que certaines poches aient pu servir de tanières à ces animaux. Les Primates Adapidés sont assez bien documentés. Les nombreux taxons non encore retrouvés témoignent que les gisements du Quercy conservent de larges potentialités de recherches concernant les grands mammifères.

Summary - The late field work campaigns carried out for some forty years in the Quercy Phosphorites have supplied a prominent contribution to the knowledge of the Paleogene large mammals. In spite of scarcity of the remaining deposits in most of the outcrops, about 200 taxa, with many new species, have been recovered (as an amount of ca 280 ones, old collections included). The Perissodactyls have delivered but fragmentary samples, except at the Garouillas. On the contrary, the Artiodactyls are numerous and variegated, with more than 110 species distributed in about fifteen families. The Creodonts are fairly documented, yet they gradually vanish. As for the Fissipeds, they are particularly numerous, contrary to their usual scarcity in stratified deposits; about 80 species, related to 25 or 26 genera, have been recorded, which suggests that some cavities might have been used as lairs by these animals. The Adapid Primates are fairly well documented. Many taxa not yet recovered give evidence of the valuable potentialities of research concerning large mammals still remaining in the Quercy localities.

Mots-clés Phosphorites du Quercy, Mammifères paléogènes, Périssodactyles, Artiodactyles, Créodontes, Fissipèdes, Primates.

Key-words Quercy Phosphorites, Paleogene mammals, Perissodactyls, Artiodactyls, Creodonts, Fissipeds, Primates.

INTRODUCTION

Les Phosphorites du Quercy ont livré une documentation considérable sur les grands mammifères paléogènes. Les anciennes collections étaient spécialement riches en spécimens de grande taille, au détriment des micromammifères qui étaient sous-représentés, et elles ont donné lieu à de nombreuses publications dès la fin du 19^{ème} siècle (Gervais 1867-1869, Gaudry 1878, Filhol 1877, 1880, Stehlin 1903 à 1916). Or il faut bien constater que les résultats des campagnes de fouilles reprises depuis 1965 inversent cette proportion; les nouvelles récoltes se sont en effet révélées souvent décevantes dans le domaine des animaux de grande taille. L'impression différente qui ressort des anciennes collections provenait en grande partie d'artefacts d'échantillonnage. Au 19^{ème} siècle le ramassage des fossiles par les ouvriers lors de la manutention de tonnages importants d'argile phosphatée privilégiait la découverte des gros spécimens au détriment des petits qui devaient le plus souvent passer inaperçus. Dans de nombreux cas, en outre,

les nouvelles fouilles n'ont disposé que de placages résiduels favorables à la conservation des petites pièces plutôt que des grandes, ou encore de déblais dont on avait déjà extrait jadis le gros matériel.

Ainsi, dans de nombreux gisements, les grands mammifères ne sont bien souvent représentés que par des spécimens très fragmentaires, débris de mâchoires ou dents isolées, et cela d'autant plus qu'il s'agit d'animaux de plus grande taille. Quelques gisements font heureusement exception: Perrière, Aubrelong 1, Itardies, le Garouillas, et à un degré un peu moindre Ste-Nébole. En dépit de ces limitations et de ces handicaps, les fouilles récentes ont fourni des résultats importants et prometteurs de différente nature.

Tout d'abord, une grande partie des taxons anciennement répertoriés dans le Quercy ont été retrouvés et de nombreux autres ont été découverts, ne serait-ce parfois que par des pièces médiocres (Rémy *et al.* 1987). D'autre part le grand nombre des taxons représentés chez les grands mammifères a largement contribué à la mise en évidence de la parfaite homogénéité de la quasi-totalité des gisements quercynois. En enrichissant les listes fauniques, ils ont aussi concouru au choix de plusieurs sites du Quercy comme gisements-repères dans l'échelle des mammifères paléogènes de l'Europe occidentale. Enfin, en assignant des repères chronologiques à de nombreux taxons jusque là non datés, et grâce à l'apport de données anatomiques nouvelles, les travaux récents dans le Quercy ont abouti à une meilleure connaissance de l'histoire évolutive de nombreuses lignées.

Les ossements fossiles des Phosphorites du Quercy sont habituellement bien conservés voire même hyperminéralisés (Rémy 1974), souvent peu déformés, ce qui est précieux pour les études anatomiques des grands animaux. Cette excellente conservation a permis par exemple de mettre au jour en diverses occasions, à partir de ce matériel du Quercy, la morphologie externe de l'encéphale (Dechaseaux 1969, Rémy 1978, 2004).

Le renouvellement faunique de la limite Éocène - Oligocène, qualifié par Stehlin (1909) de "Grande Coupure" a été analysé dans divers travaux systématiques et mis en relation avec une modification de la paléogéographie du continent laurasiatique et un changement important des conditions climatiques, dans le sens d'une aridification (Legendre 1989). Les grands mammifères ont joué un rôle essentiel pour la mise en lumière de cet événement. Dans ce cadre, les ongulés du Quercy, ont également été mis à contribution pour rechercher, à partir d'analyses isotopiques de l'émail dentaire, si ces changements faunistiques s'accompagnaient de variations du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{18}\text{O}$, comme c'est le cas en milieu marin. Ces travaux n'ont cependant pas fourni de résultats convaincants; en raison d'altérations dues à la diagenèse, le signal isotopique fourni par la carbo-hydroxylapatite de l'émail ne semble pas avoir conservé un degré de résolution suffisamment précis pour fournir des données concernant les régimes alimentaires et les paléoenvironnements, ni d'ailleurs pour permettre des corrélations avec le milieu marin (Blondel *et al.* 1997).

1. LES PÉRISSODACTYLES

Cet ordre qui regroupe actuellement les chevaux, les tapirs et les rhinocéros, comprend les plus grands des mammifères du Quercy. Abondants dans les anciennes collections, ils sont moins bien documentés par les nouvelles campagnes de fouilles. Sur un total d'une quarantaine de taxons, espèces et sous-espèces, répartis entre 14 genres, que le Quercy a livrés, celles-ci ont cependant permis d'en retrouver une trentaine. A noter que 10 espèces ont été définies d'après du matériel quercynois (mais provenant essentiellement des anciennes collections).

La famille des Lophiodontidés, une famille endémique de très grands Périssodactyles d'allure tapiroïde, qui dominaient largement les faunes de l'Éocène inférieur et moyen dans les gisements stratifiés, s'est au contraire révélée très rare dans le Quercy, même en ce qui concerne les récoltes du 19ème S. et l'on n'a trouvé jusqu'à maintenant que des restes insignifiants de ces animaux.

Stehlin (1903) signalait comme seul document indiscutable une molaire supérieure (actuellement introuvable) de la collection Javal qui était conservée à l'École des Mines de Paris. Quant aux nouvelles fouilles, elles n'ont livré que 2 spécimens, un fragment de dent jugale provenant du Bretou, attribué à *Lophiodon* sp. d'après la microstructure de l'émail (Rémy 1988) et une prémolaire inférieure de Cazals déterminée comme *L. aff. remense* (Astruc *et al.* 2003). Ce dernier spécimen est toutefois particulièrement

intéressant par son caractère primitif, en contribuant à dater le gisement dans une fourchette de temps allant du niveau paléomammalogique MP 10 au MP 12. Ceci a confirmé que les premiers remplissages karstiques du Quercy devaient être nettement plus anciens que tous les autres datés jusqu'alors (à l'exception de Vielase).

On ignore si la rareté des Lophiodontidés dans le Quercy est d'origine taphonomique ou écologique; rappelons que la même particularité caractérise aussi la faune de Messel (MP 11) très riche par ailleurs en grands mammifères (Tobien 1988).

Le bilan est nettement moins négatif en ce qui concerne les Palaeothériidés, une famille de Périssodactyles hippomorphes, également cantonnée en Europe occidentale. Apparus à l'Éocène inférieur, ils ont pris le relais des Lophiodontidés à partir de la fin de l'Éocène moyen et ont ensuite occupé une grande place dans les peuplements de mammifères jusqu'au renouvellement faunistique de la "Grande Coupure" à la limite Éocène - Oligocène. Dans les anciennes collections du Quercy, leurs restes sont relativement abondants, avec parfois des pièces d'un grand intérêt anatomique ou taxonomique; on peut citer par exemple le crâne remarquablement conservé de *Plagiolophus minor* figuré ici (Pl. 1-3, pl. 2-1). Plusieurs espèces provenant de ces anciennes collections, *Plagiolophus javali* et 3 espèces de *Pachynolophus*, sont même inconnues en dehors du Quercy.

Les fouilles récentes ont par contre été peu fructueuses en Palaeothériidés, sauf à Perrière. Elles ont permis cependant de retrouver la plupart des taxons, quoique le plus souvent sous forme de dents isolées ou au mieux de fragments de mâchoires (Pl. 1-4). Les principales étapes de l'histoire évolutive du groupe y sont néanmoins attestées.

Dans les gisements anciens à rapprocher du niveau MP 16 (Le Bretou, Lavergne), la diversité spécifique est la plus grande, bien qu'elle n'atteigne pas celle des gisements stratifiés contemporains. On y rencontre une majorité de formes relativement primitives, pourvues de dents aux couronnes basses avec une structure encore archaïque de la dentine, des animaux mangeurs de feuillages tendres, qu'on regroupe sous le nom de Pachynolophinés.

Ce groupe s'éteint progressivement à partir du début de l'Éocène supérieur, probablement en relation avec les dégradations progressives du climat et de l'environnement évoquées plus haut. Le genre qui subsiste le plus longtemps est le genre *Anchilophus*, dont on retrouve encore un indice à Rosières 2 au niveau MP 19 (Rémy *et al.* 1987), alors qu'en dehors du Quercy les Pachynolophinés ne sont pas connus au-dessus du niveau MP 18.

La sous-famille nominale (Palaeothériinés) regroupe des formes à tendance hypsodonte, c'est-à-dire à dents hautes, mieux adaptés à s'alimenter sur une végétation devenue plus coriace. Ils s'épanouissent à cette époque en atteignant leur maximum de diversification à Escamps, gisement-repère MP 19, avec 4 lignées de *Palaeotherium*, (c'est moins cependant que dans le Bassin Parisien où jusqu'à 7 espèces cohabitent), et 3 lignées de *Plagiolophus*. Mais dès le début de l'Oligocène (après la "Grande Coupure"), ils sont affectés par la concurrence de nouveaux immigrants et ils s'éteignent définitivement vers le milieu de l'Oligocène, avec un dernier représentant, *Plagiolophus javali*, connu uniquement dans le Quercy et notamment au Garouillas (MP 25) (Filhol 1877, 1880, Rémy 1995). Les gisements du Quercy ont livré ainsi le dernier Pachynolophiné et le dernier Palaeothériiné.

Les nouveaux Périssodactyles qui envahissent l'Europe occidentale après la Grande Coupure ne sont que médiocrement documentés dans la plupart des faunes quercynaises datées, comme les précédents. Mais la très riche poche du Garouillas constitue à cet égard une exception remarquable. L'étude de cette faune a permis d'y reconnaître des représentants de 2 superfamilles.

Les animaux apparentés aux rhinocéros (la superfamille des Rhinoceroidea) appartiennent à 3 genres à rapporter à 3 familles différentes. Quelques données originales ont été recueillies sur deux d'entre eux, *Eggsodon* et *Ronzotherium* (de Bonis & Brunet 1995). Mais la documentation la plus importante concerne le genre *Cadurcotherium* (de Bonis 1995a). Plusieurs crânes et des os du squelette appendiculaire parfois en connexion anatomique (Pl. 2-2 et 2-3) ont permis de compléter nos connaissances sur l'espèce *Cadurcotherium cayluxi* qui n'était connue jusqu'alors que par des fragments de mâchoires provenant principalement des anciennes collections. On a pu établir ainsi que cette espèce qui est rattachée à la

famille des Aymnodontidés, une famille principalement asiatique de rhinocéros fossiles sans cornes et à fortes canines transformées en défenses, possédait des membres allongés aux proportions voisines de celles des rhinocéros actuels et avait eu tendance à développer une trompe.

Quant aux Chalicotherioidea, curieux animaux possédant, au lieu de sabots comme les autres Périssodactyles, des phalanges unguéales fendues évoquant les pangolins, ils sont représentés par une seule espèce, l'espèce-type du genre *Schizotherium* (*S. priscum*), qui avait été repérée dès le 19^{ème} S. dans les anciennes collections, mais restait mal connue. Les nouvelles récoltes (de Bonis 1995b) ont livré des mâchoires (Pl. 2-4), des métapodes et des phalanges, qui ont grandement amélioré sa documentation et ont permis de préciser son âge biochronologique.

On avait enfin signalé jadis la présence d'un Tapiridé dans les Phosphorites, *Protapirus priscus*, qui était connu par un maxillaire figuré par Gaudry (1878). Cette pièce semble avoir disparu et l'espèce n'a pas été retrouvée lors des fouilles récentes.

2. LES ARTIODACTYLES

Les Artiodactyles (qui regroupent les ongulés à doigts pairs comme les porcs, les ruminants, les hippopotames, les chameaux et les girafes des faunes actuelles) occupent des catégories de taille inférieure à celles des Périssodactyles. Ils sont mieux représentés qu'eux dans le Quercy. À l'Éocène ils sont plus diversifiés morphologiquement sur le plan dentaire, ce qui se traduit par un plus grand nombre de taxons de rang familial (9) ou sous-familial. Par ailleurs, ils les dominent numériquement alors que c'est généralement l'inverse dans les gisements stratifiés.

Globalement peu de taxons nouveaux ont été décrits, le bilan actuel fait cependant état d'environ 110 espèces recensées entre les niveaux MP 14 et MP 29, à répartir dans plus de 15 familles; dans cet inventaire 8 espèces nouvelles ont été définies d'après du matériel du Quercy ; 12 y sont signalées pour la première fois, alors que 24 espèces citées dans l'ancienne littérature n'ont pas été retrouvées (Sudre 1978 , Sigé *et al.* 1979, Rémy *et al.* 1987). Ce bilan est provisoire, certains groupes n'ayant pas été étudiés de façon approfondie, soit en raison de l'absence ou de la rareté des données (Chœropotamidés, Mixtothériidés, Anoplothériidés à l'Éocène; Anthracothériidés, Suidés et Tayassuidés à l'Oligocène) soit au contraire en raison de leur abondance et des difficultés d'analyse (Cainothériidés).

Aucun artiodactyle n'a pour l'instant été identifié dans les trois plus anciens gisements du Quercy: Vielase (MP 10, Legendre *et al.* 1992), Cuzal (MP13, Marandat *et al.* 1993) et Cazals (Astruc *et al.* 2003). À ce jour les plus anciens sont connus à Laprade (MP 14, Sudre *et al.* 1990). Ils sont ensuite représentés à partir du Bretou (MP 16) puis, pratiquement en continuité, jusque dans l'Oligocène élevé (Pech du Fraysse, MP 28b). Le matériel identifiable est souvent constitué de dents isolées, parfois réduites à un spécimen unique. Exceptionnellement des mâchoires et des éléments déterminables du squelette appendiculaire ont été recueillis, mais surtout sur les sites oligocènes.

2.1. Les faunes éocènes

Pour l'ensemble des gisements éocènes la plupart des familles d'Artiodactyles sont représentées (à l'exception des Chœropotamidés) mais inégalement, celles incluant les très petites formes, obtenues par lavage-tamassage, étant privilégiées (Hyperdichobuninés, Robiacinés, Xiphodontidés et Amphimérycidés).

Certaines des espèces identifiées à Laprade, bien que classiques et présentes dans les gisements contemporains, sont signalées pour la première fois dans le Quercy (*Dichobune robertiana* et *Pseudamphimeryx schlosseri*). Ce constat reflète la rareté des faunes de cet âge dans la région. Dans cette localité se trouve représentée une forme, mal connue encore, se situant probablement à la charnière entre les familles Mixtothériidés / Robiacinés (Sudre *et al.* 1990).

La faune du Bretou riche d'une quinzaine d'espèces d'artiodactyles est la seule du Quercy rattachée au MP 16 (Sudre 1988) alors que de très nombreuses faunes documentent la période comprise entre le MP

16 et la fin de l'Éocène, c'est à dire les faunes dites ludiennes (MP 17 à MP 20) dont celles de Ste-Néboule (MP 18) et d'Escamps (MP 19). Sur le plan de la biochronologie, c'est d'ailleurs l'étude de ces faunes qui a permis de distinguer trois niveaux-repères au Ludien supérieur.

Les fouilles effectuées à Escamps ont livré du matériel permettant de confirmer que la patte postérieure de l'Amphimérycidé *Amphimeryx murinus* possédait un cuboïde soudé au naviculaire (Sudre 1978) comme c'est le cas chez les Ruminants. Des données recueillies dans les gisements plus anciens de La Bouffie et de Les Clapies (MP 17) montrent que cette fusion est également réalisée chez le genre apparenté *Pseudamphimeryx* (*P. pavloviae* de la Bouffie et *P. salesmei* de Salesmes, Sudre et Blondel 1995). Comme ce groupe s'enracine dans une forme autochtone de l'Éocène moyen (*P. schlosseri* de Laprade), il est clair que ce caractère à valeur ordinale s'est réalisé plusieurs fois, chez les Amphimérycidés européens d'une part, et d'autre part chez les Ruminantia vrais d'origine asiatique présents en Europe seulement à partir de l'Oligocène inférieur. Ces observations qui mettent l'accent sur la notion de grade adaptatif, et sur l'importance des convergences, soulignent les difficultés pour appréhender les relations des différentes familles au sein des Ruminantia.

La "Grande-Coupure" de la limite Éocène / Oligocène, est caractérisée par un renouvellement des faunes avec extinction de la plupart des familles autochtones et la mise en place de familles d'origine asiatique. Seuls les Dichobunidés, Dacrythériidés, et Anoplothériidés auront des prolongements résiduels dans l'Oligocène, période qui verra par contre l'explosion des Cainothériidés.

2.2. Les faunes oligocènes

L'échantillonnage recueilli sur les gisements oligocènes est assez disparate, mais certains sites ont fourni en abondance du post-crânien identifiable, notamment pour l'Anoplothériidé *Diplobune minor* à Itardies (Pl. 1-2), et surtout, pour des Ruminants dans les gisements d'Itardies, du Garouillas, de Pech Desse et de Pech du Fraysse.

Diplobune minor était un animal tout à fait singulier avec une denture antérieure rappelant les hyracoides et, à la patte postérieure, un doigt II très écarté de l'axe de la patte. L'interprétation de ces éléments a permis de proposer une hypothèse sur son mode vie (Sudre 1974, 1983).

Les Ruminants, inclus maintenant dans les familles des Lophiomérycidés, Gélocidés, Bachithériidés et Moschidés ont donné lieu à de nombreux travaux (Blondel 1993, 1996, Sudre 1995). On retiendra que les Gélocidés sont rares, les Lophiomérycidés également, sauf exception (Garouillas) et les Bachithériidés relativement communs, abondants parfois, jusqu'au niveau de Pech Desse où a été définie l'espèce *Bachitherium lavocati* (MP 28a, Sudre 1986). L'étude de ce matériel a permis d'établir plusieurs mises au point systématiques (Sudre 1984, 1986, Sudre & Blondel 1996), de démêler l'histoire du groupe et de connaître précisément l'extension chronologique des différentes lignées (Blondel 1996). L'analyse des éléments du squelette appendiculaire identifiés pour *Gelocus communis*, *Bachitherium curtum*, *Lophiomeryx chalaniati*, *Bachitherium insigne*, *Prodremotherium elongatum*, a fourni des éléments permettant de situer ces espèces dans leur contexte environnemental (Blondel 1998).

Quelques points importants méritent d'être soulignés:

- L'état très primitif des Lophiomérycidés relativement aux autres familles de Ruminants ; bilan établi d'après l'analyse de la très importante population du *L. chalaniati* du Garouillas, et de l'étude de son squelette appendiculaire.

- la présence du genre ubiquiste *Iberomeryx* (qui inclut *Cryptomeryx*) connu également au Ladakh, au Pakistan, en Russie méridionale et apparenté à des formes du S-E asiatique.

- la présence du petit Gélocidé *Pseudogelocus* cf. *scotti* qui était seulement connu dans les gisements de l'Oligocène inférieur du Sud de l'Allemagne (Sudre et Blondel 1996).

- la diversité insoupçonnée des lignées de *Bachitherium* dans le gisement du Garouillas (MP 25, Sudre 1995).

- la disparition des Lophiomérycidés et des Bachithériidés au niveau de Pech Desse montre la non contemporanéité entre ce gisement et Pech du Fraysse et conduit naturellement à distinguer deux sous-niveaux dans le MP 28: MP 28A pour Pech Desse, MP 28B pour Pech du Fraysse (Blondel 1996).

Si les autres grands mammifères comme les Suidés, Tayassuidés et Anthracothériidés ne sont documentés que par des éléments isolés et fragmentaires, les Cainothériidés sont très abondants dans pratiquement tous les gisements du Quercy. Il serait souhaitable à partir du matériel recueilli, maintenant daté, d'analyser l'évolution de ces petits ongulés dont la morphologie dentaire est restée très stable durant l'Oligocène mais qui semblent représentés par de nombreuses lignées.

3. LES CRÉODONTES

Cet ordre regroupe des carnassiers archaïques, disparus aujourd'hui, mais qui ont subsisté jusqu'au début du Pliocène. Dans les anciennes collections des Phosphorites du Quercy, les Créodontes se révèlent relativement diversifiés avec une trentaine de taxons représentés. Même si une douzaine d'entre eux n'ont pas été retrouvés lors des récentes campagnes de fouilles, celles-ci ont contribué à préciser l'histoire évolutive du groupe en Europe occidentale (Lange Badré 1977, 1979).

Dans les sites anciens rapprochés de MP 16 et 17a, les Créodontes sont variés avec un dernier Oxyaenidé et des genres archaïques de Hyænodontidés, *Cynohyaenodon*, *Paracynohyaenodon*, *Pterodon* et *Prototomus*. Un évènement important, à la base de l'Éocène supérieur est l'apparition du genre *Hyænodon* appelé à une réussite persistante. Le genre se diversifie rapidement et va comporter jusqu'à cinq espèces à museau court qui se relaient dans les gisements de l'Éocène supérieur.

La Grande Coupure amène la disparition du genre *Pterodon*, mais le déclin des Hyænodontidés est momentanément stoppé par l'arrivée d'espèces asiatiques de *Hyænodon*, caractérisées par leur museau allongé qui les différencie des espèces éocènes brachyrhynques. Il semble y avoir eu deux vagues d'immigration successives, l'une au niveau MP 21 (Mas de Got, La Plante 2), la seconde au niveau MP 22 (Itardies, Roqueprune 2, Raynal, Pech Crabit 1) où apparaît également le genre *Thereutherium*.

Ces formes ne donnent cependant lieu à aucune cladogenèse et l'appauvrissement des Créodontes se poursuit puisque dans les derniers gisements du Quercy, ne subsistent plus que 2 espèces de *Hyænodon*.

4. LES FISSIPÈDES

Les Carnivores Fissipèdes, auxquels appartiennent les Carnivores modernes, sont abondamment représentés dans les anciennes collections du Quercy, à la fois en nombre de spécimens et en diversité spécifique et ils ont donné lieu à de nombreuses publications générales dès la fin du 19^e S. et le début du 20^e, avec des auteurs comme Filhol (1877, 1880), Schlosser (1887, 1888, 1890) et Teilhard de Chardin (1915) qui ont distingué dès cette époque un grand nombre de taxons, autour de 80 espèces et sous-espèces réparties dans 25 ou 26 genres.

La plupart de ces taxons ont été définis dans le Quercy. Toutefois, la fragmentation de certains genres en nombreux taxons de rang inférieur, établis sans que la notion de variabilité intrapopulationnelle puisse être prise en compte ou envisagée, a pu laisser planer des doutes sur la validité de certains d'entre eux. Il n'en reste pas moins que les Fissipèdes se sont révélés particulièrement diversifiés dans le Quercy et beaucoup mieux documentés que dans les gisements stratifiés contemporains.

La pertinence des études anciennes était évidemment limitée par l'absence de repères chronologiques. D'où l'intérêt des nouvelles fouilles dans le Quercy qui ont permis de connaître la répartition dans le temps des diverses formes retrouvées et fourni des informations précieuses sur l'évolution de l'ordre au Paléogène.

On constate d'abord que dans les niveaux éocènes, les Fissipèdes se révèlent peu diversifiés et représentés essentiellement par la famille primitive des Miacidés et par le genre *Cynodictis*. Après la Grande Coupure au contraire une diversification importante intervient progressivement, avec l'apparition successive de nouveaux genres en plusieurs vagues d'immigrations (de Bonis 1974). C'est donc une histoire inverse de celle des Créodontes qui n'ont fait que décroître au cours du temps.

Dans les gisements oligocènes des niveaux MP 21 à 25, le genre *Amphicynodon* représente un taxon de base pour les arctoïdes modernes et *Cephalogale* est le premier témoin de la famille des Ursidés. Au niveau MP 25, les Nimravidés sont encore bien diversifiés avec 3 genres (Pl. 2-11), accompagnés de Viverridés (*Stenoplesictis* [Peigné & de Bonis 1999]), de Mustélidés et de l'énigmatique *Stenogale*.

Mais le maximum de diversité se rencontre dans les derniers niveaux oligocènes, à Pech Desse et Pech du Fraysse, malgré la disparition des Nimravidés. On compte à ce niveau pas moins de 16 espèces réparties entre 9 genres avec en outre l'introduction dans le Quercy d'une nouvelle famille, celle des Amphicyonidés (Rémy *et al.* 1987) et le développement de formes modernes (*Plesictis*, *Amphictis*) chez les Mustélidés qui évoquent les carnivores de l'Aquitainien (de Bonis 1976).

Quels enseignements généraux tirer de ces nouvelles récoltes de Fissipèdes? Même si une dizaine de taxons inconnus jusque là ont été répertoriés, la documentation les concernant est encore très incomplète, puisque de nombreuses espèces des anciennes collections n'ont pas encore été retrouvées. Mais les nouvelles fouilles ont enrichi les connaissances en livrant également des éléments anatomiques plus complets, notamment crâniens, car les documents anciens, sur lesquels avaient été fondées la plupart des taxons, n'étaient le plus souvent que des mandibules ou des fragments de mandibules.

On constate par ailleurs que certains genres, comme les mustélidés hypercarnivores, sont déjà très spécialisés lorsqu'ils font leur apparition dans le Quercy. Ce qui suggère une longue histoire antérieure (de Bonis 1974).

Enfin, beaucoup de gisements ne livrent qu'un nombre limité d'espèces. Cette sélectivité pourrait laisser supposer que certaines fissures ont dû servir de tanières à ces animaux (de Bonis, o.c.). Ce type particulier de biotope pourrait expliquer en même temps l'abondance inhabituelle de cet ordre de mammifères dans les gisements quercynois.

5. LES PRIMATES

Les grandes formes de Primates de l'Éocène supérieur appartiennent à la famille des Adapidés incluant les genres classiques *Adapis* et *Leptadapis*, ainsi que le nouveau genre *Cryptadapis* (Godinot 1984). Les crânes d'*Adapis* et *Leptadapis* découverts par le passé dans le Quercy (anciennes collections) constituent toujours des références incontournables pour la connaissance de ces genres.

Leptadapis qui est le plus grand de ces Adapidés est présent dans tous les gisements du MP 17 (A et B). Bien que le matériel recueilli soit peu abondant, il témoigne d'une certaine diversité des lignées dans ces niveaux (*Leptadapis magnus* 1 à Aubrelong-2, Lebratières-1 et les Pradigues ; *L. magnus* 2 à la Bouffie et les Pradigues, *Leptadapis* sp. à Rosières-5), certaines d'entre elles ayant pu avoir des prolongements dans des niveaux plus récents (*Leptadapis* indet. à Gousnat et Célarié).

Les mêmes remarques s'appliquent au genre *Adapis* et aux formes affines connues dans les niveaux MP18-MP20, les fouilles ayant permis d'identifier *A. parisiensis* (Rosières-1, -2), *A. betillei* (Sindou D, Tabarly), *Adapis* indet. (Mas de Labat-1) et de définir le nouveau genre *Cryptadapis* (*C. tertius* à Ste-Néboule, Godinot 1984). Des éléments du squelette appendiculaire d'*Adapis parisiensis* (Rosières-2) (Pl. 1-9) ont en outre été décrits (Godinot & Jouffroy 1984). Bien que les Adapidés soient connus à Robiac (MP 16; Sudre 1969), aucune forme n'a encore été découverte dans le gisement pénécotemporain du Bretou; nous ne sommes pas en mesure d'établir si la légère différence d'âge constatée entre ces deux localités est responsable de cette absence.

CONCLUSION

Si la quasi totalité du matériel récolté au cours des 40 dernières années de recherche se rapporte aux cinq ordres de mammifères qui viennent d'être passés en revue, il faut cependant ajouter la présence d'un Pangolin du genre *Necromanis* à Pech du Fraysse. On doit rappeler en outre que les anciennes collections renfermaient également des indices d'un second Pangolin et de deux oryctéropes (ordre des Tubulidentés), des animaux qui sont d'ailleurs toujours rares dans les faunes, ainsi que des restes d'un Paroxyclaenidé, témoin de l'ordre archaïque des Condylarthres, qui provenait vraisemblablement d'un niveau ancien de l'Éocène moyen (Sigé *et al.* 1979).

Les gisements des Phosphorites du Quercy se sont finalement révélés comme un territoire exceptionnel pour la connaissance de l'histoire des grands mammifères paléogènes, mais un quart environ des quelques 280 taxons qui y ont été dénombrés n'ont pas encore été redécouverts. Ces lacunes montrent, s'il en était besoin que les récentes campagnes de fouilles n'ont certainement pas épuisé toutes les possibilités de recherches dans ce vaste ensemble et qu'elles doivent être poursuivies avec constance et assiduité.

Références bibliographiques

- ASTRUC J.-G., HUGUENEY M., ESCARGEL G., LEGENDRE S., RAGE J.-C., SIMON-COINÇON R., SUDRE J. & SIGÉ B. (2003) - Puycelci, nouveau site à vertébrés de la série molassique d'Aquitaine. Densité et continuité biochronologique dans la zone Quercy et bassins périphériques au Paléogène. *Géobios*, 36 : 629-648, 18 fig.
- BLONDEL C. (1993) - Évolution et relations des ruminants oligocènes des phosphorites du Quercy. Précisions à propos des genres *Prodremotherium* FILHOL, 1877 et *Dremotherium* GEOFFROY, 1833. *Diplôme d'études approfondies*, Université de Montpellier II (non publié).
- BLONDEL C. (1996) -. Les Ruminants de Pech Desse et de Pech du Fraysse (Quercy; MP28); évolution des Ruminants de l'Oligocène d'Europe ; *Géobios* 30 (4): 573-591.
- BLONDEL C. (1998) - Le squelette appendiculaire de sept ruminants oligocènes d'Europe; implications paléoécologiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences; Sciences de la Terre et des Planètes*, Paris, 326: 527-532.
- BLONDEL C., BOCHERENS H. & MARIOTTI A. (1997) - Stable carbon and oxygen isotopes ratios in ungulate teeth from french Eocen and Oligocene localities. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 168 (6): 775-781.
- BONIS L. de (1974) - Premières données sur les Carnivores Fissipèdes provenant des fouilles récentes dans le Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier (6) 1: 27-32.
- BONIS L. de (1976) - Découverte d'un crâne d'*Amphictis* (Mammalia, Carnivora) dans l'Oligocène supérieur des phosphorites du Quercy (Lot). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, Série D (283) 13 septembre 1976: 327-330, 1 fig.
- BONIS L. de (1995a) - Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 9. Perissodactyla: Amynodontidae. *Palaeontographica*, Stuttgart, A (236): 157-175, 2 pl., 6 fig., 6 tab.
- BONIS L. de (1995b) - Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 11. Perissodactyla: Chalicotherioidea. *Palaeontographica*, Stuttgart, A (236): 191-204, 2 pl., 6 fig., 3 tabl.
- BONIS L. d. & BRUNET M. (1995) - Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 10. Perissodactyla: Allaceropinés et Rhinocerotidae. *Palaeontographica*, Stuttgart, A (236): 177-190, 5fig., 2 tabl., 3 pl.
- DECHASEAUX C. (1969) - Moulages endocrâniens d'artiodactyles primitifs. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* (5) 195-248.
- FILHOL H. (1877) - Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des Mammifères. *Bibliothèque de l'École des Hautes Études, Section Sciences Naturelles*, Paris, : 1-338, pl.1-28.
- FILHOL H. (1880) - Mémoire relatif à quelques mammifères fossiles provenant des dépôts de phosphorite du Quercy. *Bulletin de la Société des Sciences Physiques et Naturelles de Toulouse*, 5 : 19-156, 10 pl.
- GAUDRY A. (1878) - Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques - Mammifères tertiaires. Savy éd. (Paris): 293 p, 312 fig.
- GERVAIS P. (1867-1869) - Zoologie et Paléontologie générales éd. (Paris), VII + 263 p., 41 fig., 50 pl.
- GODINOT M. (1984) - Un nouveau genre témoignant de la diversité des Adapinés (Primates, Adapidae) à l'Éocène terminal. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 299, sér. II (18): 1291-1296, 1 pl.

- GODINOT M. & JOUFFROY F.K. (1984) - La main d'*Adapis* (Primate, Adapidé) in Buffetaut É., Mazin J.-M. et Salmon E. (éd.) *Actes du Symposium paléontologique G. Cuvier*, Montbéliard : 221-242.
- LANGE BADRÉ B. (1977) - Les Créodontes des Phosphorites du Quercy. Doctorat d'État, Paris: 1-332, 31 pl.
- LANGE BADRÉ B. (1979) - Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, série C, Sciences de la Terre*, 42 : 1-249, 30 pl., 32 fig., 48 diagrammes.
- LEGENDRE S. (1989) - Les communautés de mammifères du Paléogène (Éocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, A 16: 1-110.
- LEGENDRE S., MARANDAT B., SIGÉ B., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., MURATET B. & ASTRUC J.G. (1992) - La faune de mammifères de Viélase (Phosphorites du Quercy ; Sud de la France). Preuve paléontologique d'une karstification du Quercy dès la fin de l'Éocène inférieur ; *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 7: 414-428.
- MARANDAT B., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LEGENDRE S., RÉMY J.A., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1993) - Une nouvelle faune à mammifères d'âge éocène moyen (Lutétien supérieur) dans les Phosphorites du Quercy, *Géobios* 26: 617-623.
- PEIGNÉ S. & BONIS L. de (1999) - The genus *Stenoplesictis* FILHOL (Mammalia, Carnivora) from the Oligocene deposits of the Phosphorites of Quercy, France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19 (3): 566-575.
- PEIGNÉ S. & BONIS L. de (2003) - Juvenile cranial anatomy of Nimravidae (Mammalia, Carnivora): biological and phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 138 (4): 477-493 (17).
- RÉMY J. A. (1974) - Observations sur des remaniements structuraux post mortem dans des dents de Mammifères fossiles provenant des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata* (6) 3-4: 163-176, 4 pl.
- RÉMY J. A. (1978) - Description d'un moulage endocrânien de *Plagiolophus minor* (Palaeotheriidae, Perissodactyla). *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*, 5 : 17 p., 2 fig., 1 pl.
- RÉMY J. A. (1988) - Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Éocène supérieur. VIII. Périssodactyles. *Palaeontographica*, Stuttgart, A (205): 155-172, 2 pl., 2 fig., 9 tab.
- RÉMY J. A. (1995) - Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 8. Périssodactyles: Palaeotheriidae. *Palaeontographica*, Stuttgart, A (236): 151-155, 4 fig., 1 pl.
- RÉMY J. A. (2004) - Le genre *Plagiolophus* (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) : Révision systématique, morphologie et histologie dentaires, anatomie crânienne, essai d'interprétation fonctionnelle. *Palaeovertebrata*, Montpellier, (33) 1-4 : 17-281, 65 fig., 45 tabl., 17 pl.
- RÉMY J. A., CROCHET J.-Y., SIGÉ B., SUDRE J., de BONIS L., VIANEY-LIAUD M., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LANGE BADRÉ B. & COMTE B. (1987) - Biochronologie des phosphorites du Quercy: Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen, München*, (A) (10): 169-188, 1 fig., 4 tab.
- SCHLOSSER M. (1887 à 1890) - . Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen aus europäischen Verwandten. *Beiträge Paläontologie Oesterreich-Ungarns und des Orients (Mojsisovics und Neumayr)*, VI (1887): 1-227; VII (1888): 1-162; VIII (1890): 1-107 [387-492.]
- SIGÉ B., CROCHET J.-Y., HARTENBERGER J.-L., RÉMY J. A., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1979) - Catalogue des Mammifères du Quercy. In *Fossilium Catalogus. I: Animalia*. Westphal F. ed., La Haye. 126: 1-99.
- STEHLIN H. G. (1903 à 1916) - Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critisher Catalog der Materialien. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, Zurich, 1er Teil, 30 (1903) : VI + 153, 5 fig., pl. 1-3; 2er Teil, 31 (1904) : 154-445, 25 fig., pl. 4-9; 3er Teil, 32 (1905): 447-595, 34 fig., pl. 10-11; 4er Teil, 33 (1906): 597-690, 34 fig., pl. 12; 5er Teil, 35 (1908): 691-837, 36 fig., pl.13, 14; 6er Teil, 36 (1910): 839-1164, 110 fig., pl. 15-20; 7er Teil I, 38 (1912): 1165-1298, 46 fig.; 7er Teil II, 41 (1916): 1297-1552, fig. 290-371, pl. 21-22.
- STEHLIN H. G. (1909) - Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (9): 488-520.
- SUDRE J. (1969) - Les gisements de Robiac et leurs faunes de mammifères. *Palaeovertebrata*, Montpellier , 2 (3) : 95-156, 21 fig.
- SUDRE J. (1974) - D'importants restes de *Diplobune minor* à Itardies (Quercy) *Palaeovertebrata*, Montpellier, 6 (1) : 47-54, 3 fig.
- SUDRE J. (1978) - Les artiodactyles de l'Éocène moyen et supérieur d'Europe occidentale; Systématique et Évolution. *Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études*, Institut de Montpellier 7: 1-229.
- SUDRE J. (1983) - Interprétation de la denture et description des éléments du squelette appendiculaire de l'espèce *Diplobune minor* (FILHOL, 1877); apports à la connaissance de l'anatomie des Anoplotheriines BONAPARTE, 1850. *Actes du Symposium Paléontologique G. Cuvier*, Montbéliard.
- SUDRE J. (1984) - *Cryptomeryx* SCHLOSSER 1886 Tragulidé de l'Oligocène d'Europe; relations du genre et considérations sur l'origine des ruminants. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 14 (1): 1-31.

- SUDRE J. (1986) - Le genre *Bachitherium* FILHOL (Mammalia, Artiodactyla), diversité spécifique, extension chronologique, phylogénie ; *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris (2), 303 (8): 749-752.
- SUDRE J. (1988) - Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn et Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Éocène supérieur ; VII, Artiodactyles. *Palaeontographica*, Stuttgart, A (2058): 129-154.
- SUDRE J. (1995) - Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn et Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 12, les Artiodactyles. *Palaeontographica*, Stuttgart, A 36: 205-256.
- SUDRE J. & BLONDEL C. (1995) - Le tarse des Amphimerycidae; Paraphylie des Ruminantia. *Journées spécialisées de la Société géologique de France, de la Société Française d'Écologie et de la Société Française de Limnologie*, Paris.
- SUDRE J. & BLONDEL C. (1996) - Sur la présence de petits gelocidés dans l'Oligocène inférieur du Quercy (France) ; considérations sur les genres *Pseudogelocus* SCHLOSSER 1902 *Paragelocus* SCHLOSSER 1902, et *Iberomyx* GABUNIA 1964; *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 3: 169-182.
- SUDRE J., SIGÉ B., RÉMY J. A., MARANDAT B., HARTENBERGER J.-L., GODINOT M. & CROCHET J.-Y. (1990) - Une faune du niveau d'Egerkingen (MP 14, Bartonien inférieur) dans les phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 20 (1): 1-32.
- TEILHARD de CHARDIN P. (1915) - Les carnassiers des phosphorites du Quercy. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, IX : 103-191, 13 figs., pls. XII-XX, 8 tabs.
- TOBIEN H. (1988) - A *Lophiodon* premolar (Mammalia, Perissodactyla, Tapiromorpha) from the Middle Eocene of Messel (NE of Darmstadt, Hessen, FRG). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt a. M., (107): 299-307, 1 pl.

Planche 1

Quelques spécimens de grands mammifères des Phosphorites du Quercy.

Échelle: 5 cm.

Fig. 1 - *Diplobune minor* (Artiodactyle, Anoplothériidé), Itardies, tête.

Fig. 2 - *Diplobune minor* (Artiodactyle, Anoplothériidé), Itardies, patte arrière gauche.

Fig. 3 - *Plagiolophus minor* (Périsodactyle, Palaeothériidé), anciennes collections, tête; **3a**, moulage endocrânien.

Fig. 4 - *Palaeotherium medium suevicum* (Périsodactyle, Palaeothériidé), Tabarly, fragment de maxillaire avec P2/P4/.

Fig. 5 - *Hyaenodon rossignoli* (Créodonte, Hyaenodontidé), Célarié, tête.

Fig. 6 - *Prototomus bulbosus* (Créodonte, Hyaenodontidé), Célarié, tête.

Fig. 7 - *Hyaenodon leptorhynchum* (Créodonte, Hyaenodontidé), anciennes collections, mandibule gauche.

Fig. 8 - *Cynodictis lacustris neboulensis* (Fissipède, Canidé), Ste-Néboule, mandibule gauche.

Fig. 9 - *Adapis parisiensis* (Primate, Adapidé), Rosières 2, membre antérieur gauche (avant-bras, carpe et métacarpiens). In GODINOT & JOUFFROY 1983, pl. 1, fig. a. Photo reproduite avec l'aimable autorisation des auteurs.

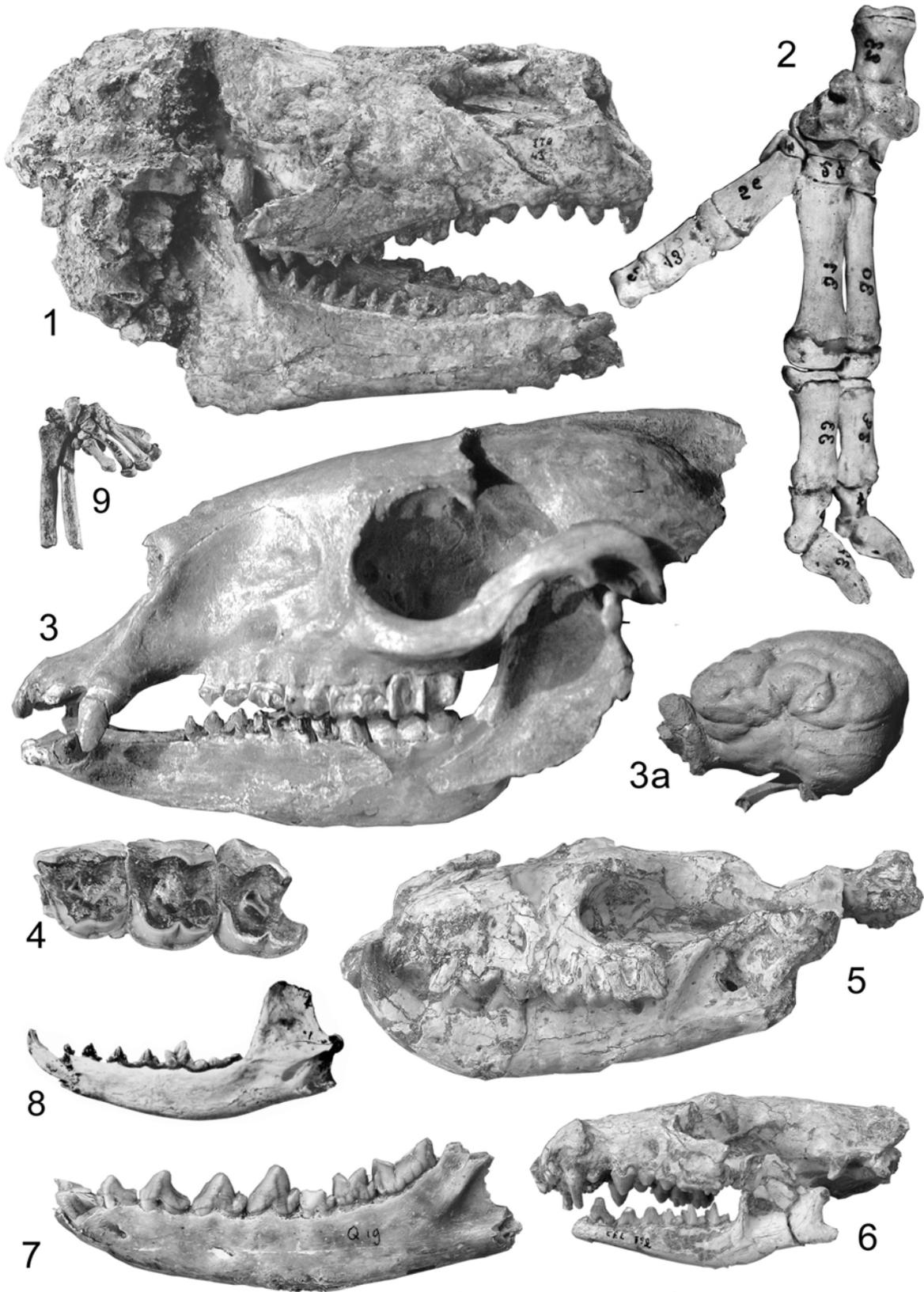


planche 1

Planche 2

Illustrations de quelques spécimens de grands mammifères des Phosphorites du Quercy.

Fig. 1 - *Plagiolophus minor* (Périssodactyle, Palaeothériidé), anciennes collections. Crâne avec positionnement du moulage endocrânien; **1a**, vue dorsale; **1b**, vue latérale gauche. In Rémy 1978, fig. 1.

Fig. 2 - *Cadurcotherium cayluxi* (Périssodactyle, Amynodontidé), Le Garouillas. Crâne en vue latérale droite. In de Bonis 1995a, fig. 1.

Fig. 3 - *Cadurcotherium cayluxi* (Périssodactyle, Amynodontidé), Le Garouillas. Patte postérieure gauche. In de Bonis 1995a, fig. 5.

Fig. 4 - *Schizotherium priscum* (Périssodactyle, Chalicothériidé) Le Garouillas. Maxillaire avec P4/-M3/ droites et gauches. In de Bonis 1995b, fig. 1.

Fig. 5 - *Bachitherium guirounetensis* (Artiodactyle, Bachithériidé). Le Garouillas. Maxillaire gauche avec P3/-M3/. In Sudre 1995, fig. 25.

Fig. 6 - *Lophiomeryx chalaniati*. (Artiodactyle, Lophiomérycidé) Le Garouillas. Maxillaire gauche avec P2/-M3/. In Sudre 1995, fig. 11a.

Fig. 7 - *Amphimeryx murinus* (Artiodactyle, Amphimérycidé). Tabarly. Maxillaire gauche avec P4/-M3/. In Sudre 1978, pl. 19, fig. 4.

Fig. 8 - *Xiphodon gracile* (Artiodactyle, Xiphodontidé). Escamps. Maxillaire droit avec P3/-M2/. In Sudre 1978, pl. 15, fig. 1.

Fig. 9 - *Pseudamphimeryx pavloviae* (Artiodactyle, Amphimérycidé). Les Pradigues. Maxillaire gauche avec M1/-M3/. In Sudre 1978, pl. 18, fig. 3.

Fig. 10 - *Robiacina* aff. *quercyi* (Artiodactyle, Anoplothéridé). Anciennes collections. Maxillaire gauche avec P1/-M2/. In Sudre 1978, pl. 14, fig. 2.

Fig. 11 - cf. *Hoplophoneus* ou *Eusmilus* indet. (Fissipède, Nimravidé). Itardies. In Peigné & de Bonis 2003, fig. 1a (crâne) et 4b (mandibule).

Fig. 12 - M1/ supérieures droites de 3 genres d'Adapidés (Primates). **12a**, *Leptadapis magnus* de Perrière; **12b**, *Cryptadapis tertius* de Ste-Néboule; **12c**, *Adapis parisiensis* d'Escamps. In Godinot 1984, pl. 1, fig. g à i.

Les Fig. 2 à 6 ont été reproduites avec l'aimable autorisation de Schweizerbart-Publishers (<http://www.schweizerbart.de>), la fig.11 avec celle de S. Peigné et la fig. 12 avec celle de M Godinot.

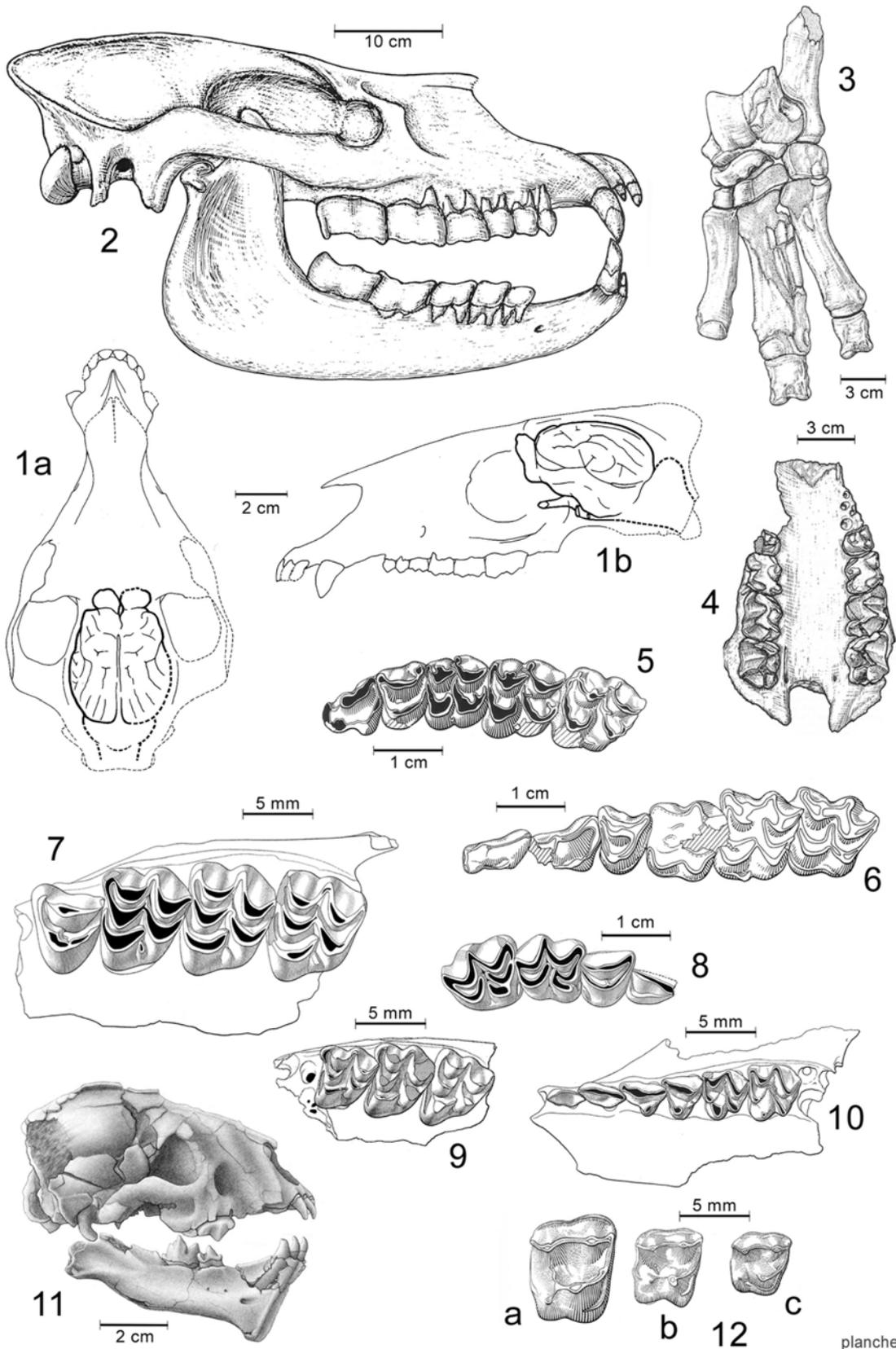


planche 2

MARSUPIAUX, INSECTIVORES S.L., CHIROPTÈRES, CRÉODONTES ET CARNIVORES PALÉOGÈNES D'EUROPE DÉCRITS OU RÉVISÉS D'APRÈS LES NOUVELLES COLLECTIONS DU QUERCY (SW FRANCE)

B. SIGÉ ⁽¹⁾ & J.-Y. CROCHET ⁽²⁾

(1) Paléoenvironnements et Paléobiosphère (UMR 5125 du CNRS), Université Claude Bernard – Lyon 1, bât. Geode, 2 rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne, France. E-mail : bernard.sige@univ-lyon.fr

(2) Institut des Sciences de l'Evolution (UMR 5554 du CNRS), Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, Montpellier, France. E-mail : crochet@isem.univ-montp2.fr

Résumé – Pour 58 espèces et 23 genres de marsupiaux, insectivores *auct.*, chiroptères, créodontes, carnivores, nouvellement décrits ou révisés d'après des fossiles éocènes ou oligocènes du Quercy, Sud-Ouest de la France, ce mémoire rassemble les données de systématique, description ou révision, compléments, remarques, localités de présence dans les gisements du Quercy et hors-Quercy, et l'extension biochronologique connue.

Abstract – This paper deals with 58 species and 23 genera among marsupials, insectivores *auct.*, bats, creodonts and carnivores described or revised from Eocene or Oligocene fossil data from the Quercy area (SW France). The reported data relate to systematic assessment, original description, revision, significant complements, remarks, localities of occurrence in Quercy and outside Quercy, and the known biochronological extent.

Mots clés – mammifères, Paléogène, Quercy, Europe, taxonomie

Key Words – mammals, Paleogene, Quercy, Europe, taxonomic data

INTRODUCTION

Quatre décennies d'investigations dans les poches à phosphate du Quercy et d'études au laboratoire ont étendu la connaissance des vertébrés terrestres du Paléogène d'Europe dans leur continuum évolutif, enrichissant et questionnant celui-ci dans sa chronologie et son environnement. Une démarche antérieure a établi l'inventaire des espèces mammaliennes, de tous les ordres représentés, décrites des sites du Quercy depuis l'origine des découvertes (1872) jusqu'à un siècle plus tard (Sigé *et al.* 1979). Dans le contexte actuel et la dispersion des données systématiques, le besoin va croissant d'un rassemblement des informations utiles aux chercheurs, s'agissant tout autant des taxons décrits sur la base des Nouvelles Collections, bien repérées et bien datées dans leur contexte écologique et évolutif, que des taxons anciennement décrits, du Quercy et d'ailleurs, dont la connaissance se trouve éclairée, complétée et précisée grâce aux nouvelles collections. Cela vaut quand ces taxons anciens peuvent être raisonnablement réhabilités dans une systématique moderne, appuyée sur des données bien repérées dans l'espace-temps et sur une caractérisation étendue, morpho-anatomique et populationnelle. Si cet effort intégratif n'est pas fait dans les études modernes, le problème devient celui d'une double taxonomie, l'ancienne en devenir d'obsolescence et la nouvelle qui potentiellement la recouvre, les deux offrant à quelques auteurs la ressource d'un jeu de synonymies infondées, tendant à brouiller, voire occulter la perspective évolutionniste des faits biochronologiques et phylogéniques. Une telle déviance nous paraît sous-tendue par un créationnisme cryptique, dont la permanence se manifeste en avatars renouvelés des sciences naturelles. L'ambition intégrative s'applique ici à divers groupes objets d'études récentes ou en cours, nommément les marsupiaux, divers groupes de placentaires entomophages ("insectivores" des anciens auteurs), les chiroptères, et pro parte les carnassiers créodontes et carnivores. L'apport présent est celui d'un rappel des informations concernant, au niveau spécifique : l'attribution systématique, la référence originale, le gisement-

type, les références de révision ou compléments, les localités du Quercy et hors-Quercy où l'espèce est représentée, d'éventuelles remarques, et l'extension chronologique connue. Au niveaux générique et familial il s'agit de l'attribution systématique, la référence originale, l'espèce-type, les données et remarques complémentaires éventuelles.

Cinquante huit taxons sont traités au titre de 28 taxons spécifiques nouveaux (i.e. créés depuis la reprise des fouilles dans les années 60) et 30 redéfinis, 23 taxons génériques (7 nouveaux, 16 redéfinis), et 2 taxons familiaux nouveaux, dans les groupes ordinaux et familiaux suivants : Marsupialia Herpetotheriidae (13 espèces); Lipotyphla Nyctitheriidae (7), Talpidae (4), Amphilemuridae (5), Erinaceidae (2), Soricidae (1); Leptictida Pseudorhynchocyonidae (1); Apatotheria Apatemyidae (3); Chiroptera Palaeochiropterygidae (2), Vespertilionidae (1), Emballonuridae (3), Hipposideridae (8); Creodonta Hyaenodontidae (6); Carnivora Viverravidae (1), Amphicyonidae (1).

A l'exception des formes carnassières considérées par ailleurs (Rémy & Sudre, ce volume), les taxons de micromammifères entomophages traités ici sont remplacés, avec ceux des Glires, dans le contexte biochronologique et paléobiogéographique des micromammifères d'Europe, in Sigé & Hugueney (ce volume).

Abréviations courantes : A-C : Anciennes Collections, N-C : Nouvelles Collections.

1. GROUPE-ESPÈCE

1.1. *acutidentatus* de BLAINVILLE, 1840, sp., TR (= taxon redécrit)

- . systématique: *Geotrypus*, Talpidae, Lipotyphla;
- . référence originale: de Blainville, 1840, 96, pl. 11 (*Talpa acutidentata*);
- . gisement-type: Cournon (hors-Quercy, Massif Central, France);
- . révision: Crochet, 1995, 62-67, fig. 23-31, d'après le matériel de Pech-du-Fraysse;
- . localités du Quercy: *ibid.*; cette publication* : Espeyrasse*; Le Garouillas (cf.), L'Escoufle, Pech-du-Fraysse, Phalip, Rigal-Jouet;
- . localités hors-Quercy: Lavocat 1951, Hugueney 1972, Crochet 1995 : Coderet, Cournon;
- . extension chronologique: MP 24 - 25, 28, 30 (Oligocène inférieur p.p. et Oligocène supérieur).

1.2. *ambiguum* FILHOL, 1877, sp., TR

- . systématique: *Amphiperatherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Filhol, 1877, 257-258, fig. 386 (*Amphiperatherium ambiguum*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . révision: Crochet, 1980, 110-116, fig. 124-132, d'après le nouveau matériel du Quercy, notamment Ravet;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, cette publication*: Aubrelong 1, Cavalé*, Coânac 1, Coulou, Coustal*, Coyrou 1-2*, Escamps, Itardiès, La Couaille, La Plante 2, Le Garouillas, Mas de Got, Pech Crabit, Ravet, Roqueprune 4, Rosières 1, Sindou D, Tabarly;
- . localités hors-Quercy: Crochet 1980, 110, Hooker & Weidmann 2000 : Bernloch, Möhren 13, Mormont-Entreerches, Ronzon, Ruch;
- . extension chronologique: MP 19 à 23 (Eocène supérieur p.p. et Oligocène inférieur p.p.).

1.3. *angustidens* FILHOL, 1872, sp., TR

- . systématique: *Quercygale*, Viverravidae, Carnivora;
- . référence originale: Filhol, 1872, 92-94, pl. 17, fig. 33-35 (*Viverra angustidens*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . révision: Crochet 1988, 62-63, fig. 12-14 ;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987: La Bouffie, Lavergne, Le Bretou (cf.), Les Clapiès, Les Pradigues, Perrière;
- . localités hors-Quercy: Crochet l.c. : Euzet, Fons 4, Mormont, Robiac;
- . extension chronologique: MP 16 à 17b (Eocène moyen p.p. à Eocène supérieur p.p.).

1.4. *antiqua* FILHOL, 1890, sp., TR

- . systématique: *Myxomygale*, Talpidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Filhol, 1890, 176 (*Myxomygale antiqua*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . révision du spécimen-type : Crochet 1974, 114-116, fig. 3
- . localités du Quercy: cette espèce n'a pas été retrouvée lors des nouvelles recherches;
- . localités hors-Quercy: Lavocat 1951, 25, Crochet en préparation: Les Chauffours;
- . extension chronologique: MP 28 (Oligocène supérieur p.p.).

1.5. *antiquum* de BLAINVILLE, 1840, sp., TR

- . systématique: *Peratherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: de Blainville 1840, 105, pl. 11 (*Erinaceus (Centetes) antiquus*);
- . gisement-type: Cournon (hors-Quercy, Massif Central, France);
- . révision: Crochet 1980, 188-194, fig. 214-218, d'après le matériel du Pech-du-Fraysse;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987: Pech Desse, Pech-du-Fraysse, Portal;
- . localités hors-Quercy: Crochet 1980, 171: Burgmagersheim 1, Coderet, Cournon, Ehrenstein 4, La Colombière, Nant d'Avril, Venelles;
- . extension chronologique: MP 28 – 30 (Oligocène supérieur p.p.).

1.6. *antiquus* de BLAINVILLE, 1840, sp., TR

- . systématique: *Geotrypus*, Talpidae, Lipotyphla;
- . référence originale: de Blainville, 1840, 97, pl. 11 (*Talpa antiqua*);
- . gisement-type: Les Chauffours (hors-Quercy, Massif Central, France);
- . révision: Crochet, 1995, 61-62, fig. 21-22, pl. 1, surtout d'après le matériel de Pech-du-Fraysse;
- . localités du Quercy: *ibid.*, cette publication* : Lébratières 14 (cf.), l'Escoufle (cf.), Les Sorcières (cf.)*, Mas de Pauffié, Pech Desse, Pech du Fraysse, Portal;
- . localités hors-Quercy: *ibid.*, 68: Aubenas-les-Alpes (cf.), Cournon, Gaimersheim, Oensingen-Ravellen, Saint-Menoux (cf.), Wolfwil;
- . extension chronologique: MP 24 – 29 (Oligocène inférieur p.p. à supérieur).

1.7. *aubrelongensis* CROCHET, 1974, sp., TN (= taxon nouveau)

- . systématique: *Darbonetus*, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Crochet, 1974, 135-137, fig. 12, pl. 1, 1a & b (*Darbonetus aubrelongensis*);
- . gisement-type: Aubrelong 1 (Lot, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, cette publication* : Aubrelong 1, Cavalé*, Coulou, Itardiès, La Couaille, ? La Plante, Mas de Got, Pech Crabit 1, Ravet, Roqueprune 2 & 4;
- . extension chronologique: MP 21 - 23 (Oligocène inférieur p.p.).

1.8. *beata* CROCHET, 1974, sp., TN

- . systématique: *Saturninia*, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Crochet, 1974, 127, fig. 8 (*Cryptotopos beatus*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . révision: Sigé 1976, 44-46, fig. 55-56, d'après le matériel du Quercy, N-C;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, Maitre *et al.* 2006b* : Aubrelong 2, Célarié-Ocre, Gousnat, La Bouffie, Le Bretou, Les Clapiès, Les Pradigues, Les Sorcières, Malpérié, Perrière, St-Antonin-N-V*, Ste-Néboule, Salème;
- . localités hors-Quercy: Sigé o.c., 46: (?) : Fons 1, Fons 4, Neustadt;
- . extension chronologique: MP 16 – 18 (Eocène moyen p.p. et supérieur p.p.).

1.9. *bonisi* SIGÉ, 1990, sp., TN

- . systématique: *Stehlinia*, Palaeochiropterygidae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé, 1990, 1134-35, fig. 7 (*Stehlinia bonisi*);
- . gisement-type: Le Garouillas (Lot, Quercy, SW France);

- . compléments: Sigé, 1995, 106-107, fig. 31, pl. 1-4, 6-7;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Belgarric, Le Garouillas, L'Escoufle, Pécofi;
- . extension chronologique: MP 25 (Oligocène inférieur p.p.);

1.10. *bourdellense* CROCHET, 1979, sp., **TN**

- . systématique: *Amphiperatherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Crochet, 1979, 369, fig. 5 (*Amphiperatherium bourdellense*);
- . gisement-type: Le Bretou (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . compléments: Crochet 1980, 68-74, fig. 54-66;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Le Bretou;
- . localités hors-Quercy: *ibid.*: Arcis-le-Ponsart, Avenay, Brasles (sables de), Condé-en-Brie, Fons 4, Grisolles, La Livinière 2, Mas-de-Gimel, Robiac-Nord & Sud, St-Papoul, Sézanne-Broyes;
- . extension chronologique: MP 9 – 17 (Eocène inférieur p.p. à Eocène supérieur p.p.)

1.11. *bretouense* CROCHET, 1979, sp., **TN**

- . systématique: *Peratherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Crochet, 1979, 373, fig. 12 (*Peratherium bretouense*);
- . gisement-type : Le Bretou (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . compléments: Crochet 1980, 157-160, fig. 180-188;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Le Bretou;
- . extension chronologique: MP 16 (Eocène moyen p.p.).

1.12. *bulbosus* LANGE-BADRÉ, 1979, sp., **TN**

- . systématique: *Prototomus* ?, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Lange-Badré, 1979, 42-43, pl. 6, fig. 1a (*Prototomus ? bulbosus*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 179-180: Célerié-ocre, Perrière;
- . localités hors-Quercy: Crochet *et al.* 1983, 51: Fons 6;
- . extension chronologique: MP 17 et ?18-19 (Eocène supérieur).

1.13. *cayluxi* FILHOL, 1873, sp., **TR**

- . systématique: *Peratherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Filhol, 1873, 89 (*Peratherium cayluxi*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision, région de Caylus (A-C);
- . révision: Crochet, 1980, 209-213, fig. 233-236;
- . localités du Quercy: *ibid.*, Maitre *et al.* 2006b*: Gousnat, Monteils*;
- . localités hors-Quercy: Crochet l.c.: La Débruge;
- . extension chronologique: MP 18 à 19 (Eocène supérieur p.p.).

1.14. *cayluxi* FILHOL, 1876, sp., **TR**

- . systématique: *Amphidozotherium*, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Filhol, 1876, 48, pl. 2, fig. 9-11 (*Amphidozotherium cayluxi*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision, région de Caylus (A-C);
- . révision: Crochet, 1974, 130-134, Sigé, 1976, 80-85, fig. 95-100, d'après le matériel du Quercy (N-C), notamment Escamps;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 180, Legendre *et al.* 1995, 65: Coyrou 1-2, Escamps, Rosières 2, Sindou D, Tabarly;
- . localités hors-Quercy: Hooker & Weidmann 2000, 67: Eclépens C;
- . extension chronologique: MP 19 à 20 (Eocène supérieur).

1.15. *cayluxi* FILHOL, 1877, sp., **TR**

- . systématique: *Neurogymnurus*, Erinaceidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Filhol, 1877, 52 (*Neurogymnurus cayluxi*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision, région de Caylus (A-C);

- . révision: Crochet 1995, 51-56, fig. 13;
- . localités du Quercy: ibid.: Belgarric 1, Le Garouillas, L'Escoufle, Rigal-Jouet 1, Mas de Pauffié;
- . localités hors-Quercy: ibid.: Antoingt, Bumbach 1, Cuculles, Les Matelles, ? Monclar-du-Quercy, Montalban, Mümliswil-H, Oensingen, St-Vincent-de-Barbeyrargues, ? Wolfwil, Wynau 1;
- . extension chronologique: MP ? 23 à 25 – ? 27 (Oligocène inférieur p.p. à Oligocène supérieur p.p.).

1.16. *cayluxi* FILHOL, 1892, sp., TR

- . systématique: *Pseudorhynchocyon*, Pseudorhynchocyonidae, Leptictida;
- . référence originale: Filhol, 1892, 134, fig. 1-2 (*Pseudorhynchocyon cayluxi*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision, région de Caylus (A-C);
- . révision: Sigé, 1974a, 34-37 & 42, fig. 1-2, pl. 1, fig. 1-2, Sigé 1975, 667-70, fig. 5-7, Sigé 1978, 246, fig. 1; cette espèce créée sur un fragment mandibulaire édenté a été redéfinie d'après le matériel d'Escamps (Quercy, N-C) et le groupe familial européen a été mieux connu grâce au matériel de Messel, W Allemagne, MP 11 (e.g. Storch & Lister 1985);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 177, 180, Maitre *et al.* 2006b*, cette publication**: Aubrelong 2**, Escamps, Gousnat, La Bouffie**, Les Clapiès**, Malpérié, Monteils*, Perrière, Sainte-Néboule;
- . remarque: le caractère apocryphe du matériel, issu de fouilles clandestines et d'échanges, publié par Mathis, 1989, s'oppose à la validité taxonomique des taxons allégués, pour la plupart ersatz de *Pseudorhynchocyon cayluxi* (contra McKenna & Bell 1997, 218) ;
- . extension chronologique: MP 17 - 19 (Eocène supérieur p.p.).

1.17. *cuvieri* FISCHER, 1829, sp., TR

- . systématique: *Peratherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Fisher, 1829 (*Didelphys cuvieri*);
- . gisement-type: gypse de Montmartre (hors-Quercy, Bassin de Paris, France);
- . révision: Crochet 1978, 237-241, fig. 3, Crochet 1980, 170-176, fig. 201-202, pl. 1 & 2c; la redéfinition de l'espèce repose sur le matériel de Sainte-Néboule;
- . localités du Quercy: Crochet 1980, 171, Maitre *et al.* 2006b*, cette publication** : Aubrelong 2, Bouyssou 2,3**, ? Cantagrel**, Coânac 1, ? Coustal**, Escamps, Gousnat, Lébratières 1, Lostange**, Mas de Labat, Monteils*, Perrière, Rosières 1,2,4, Ste-Néboule, Sindou D, Tabarly, ? Théron*;
- . localités hors- Quercy: Crochet ibid., Hooker & Weidmann 2000* : Côtja, Gösgen-Kanal, La Débruge, Montmartre, Mormoiron, Mormont-Enteroches*;
- . extension chronologique: MP 17 - 20 (Eocène supérieur).

1.18. *elegans* AYMARD, 1846, sp., TR

- . systématique: *Peratherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Aymard, 1846, 248 (*Didelphis elegans*);
- . gisement-type: Ronzon (hors-Quercy, Massif Central, France);
- . révision: Crochet 1980, 176-188, fig. 203-212, d'après le matériel du Quercy, N-C;
- . localités du Quercy: Crochet 1980, 171, Sigé *et al.* 1998, 86, Maitre *et al.* 2006b*, cette publication**: Aubrelong 1, Baraval, Belgarric 1, Cavalé**, Espeyrasse, Genébrières 2, La Plante 2, ? Lébratières 3, Mas de Got, Mas de Pauffié, Mège, Mounayne, Pech Crabit 1, ? Piatzé, Ravet, Rigal-Jouet, Roqueprune 2,3, ? Théron*;
- . localités hors-Quercy: Crochet 1980, 105 : Calaf, "Issoire", La Sauvetat, Lovagny, Montalban, Mümliswyl, Neustadt, Ronzon, Treuchtlingen 1, Wynau 1;
- . extension chronologique: MP 18 ? - 27 (Eocène supérieur p.p. - Oligocène).

1.19. *exile* GERVAIS, 1848-1852, sp., TR

- . systématique: *Amphiperatherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Gervais, 1848-1852 (*Didelphis exile*);
- . gisement-type: Cournon (hors-Quercy, Massif Central, France);
- . révision: Crochet 1980, 119-127, fig. 135-140, d'après le matériel de Pech-du-Fraysse;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, Maitre *et al.* 2006b*: Escamps, Itardiès, Mas de Gaston, ? Monteils*, Pech Crabit, Pech Desse, Pech du Fraysse, Portal, Rosières 2;

- . localités hors-Quercy: Crochet 1980, Hooker & Weidmann 2000*: Antoingt, Aubenas-Nord, Coderet, Cournon, Ehrenstein 4, Gaimersheim, Günzenheim, Heimersheim, Hochheim, Hoogbutsel, Humilly, La Colombière, La Montagne du Charbon, Lascours, Le Bourgado, Les Chauffours, Method près Yverdon, Mormont-Entreroches*, Rickenbach, Weissenburg 8;
- . extension chronologique: MP 18 – 30 (Eocène supérieur p.p. à Oligocène); cependant l'espèce est rare avant le MP 28.

1.20. *fontense* CROCHET, 1979, sp, TN

- . systématique: *Amphiperatherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Crochet 1979, 375, fig. 9 (*Amphiperatherium fontense*);
- . gisement-type: Fons 4 (hors-Quercy, Bas-Languedoc, France);
- . révision: Crochet 1980, 105-110, fig. 119-123, d'après le matériel du Quercy, N-C;
- . localités du Quercy: Crochet 1980, 105: La Bouffie, Lavergne, Le Bretou, Les Pradigues;
- . localités hors-Quercy: ibid., Hooker & Weidmann 2000*: Fons 2, 4, Gösgen-PumpStation, Les Alleveys*, Mormont-Eclepens B*, Robiac-Nord et Sud;
- . extension chronologique: MP 16 -18 (Eocène moyen p.p. à supérieur p.p.).

1.21. *garouillasensis* SIGÉ, 1990, Sp, TN

- . systématique: *Vaylatsia*, Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé 1990, 1133, fig. 2-3 (*Vaylatsia garouillasensis*);
- . gisement-type: Le Garouillas (Lot, Quercy, SW France);
- . compléments: Sigé 1995, 89-90, fig. 13, 15-18;
- . localités du Quercy: ibid.: Belgarric, La Garrigue, Le Garouillas, L'Escoufle, Pécofi, Phalip, Rigal-Jouet;
- . extension chronologique: MP 25 (Oligocène inférieur p.p.).

1.22. *gerscheli* SIGÉ, 1990, Sp, TN

- . systématique: *Vespertiliavus*, Emballonuridae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé 1990, 1132-33, fig. 1 (*Vespertiliavus gerscheli*);
- . gisement-type: Le Garouillas (Lot, Quercy, SW France);
- . compléments: Sigé 1995, 80-81, fig. 2-5;
- . localités du Quercy: ibid.: Le Garouillas, L'Escoufle, Pécofi, Rigal-Jouet;
- . extension chronologique: MP 25 (Oligocène inférieur p.p.).

1.23. *gracilis* REVILLIOD, 1920, Sp, TR

- . systématique: *Vespertiliavus*, Emballonuridae, Chiroptera;
- . référence originale: Revilliod, 1920, 105, fig. 26-30 (*Vespertiliavus gracilis*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . révision: Sigé 1988, 78-85, fig. 8-14; la revalidation du taxon repose sur l'assimilation du type à la population du Bretou (N-C);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 177,180, Sigé *et al.* 1998, 87, Maitre *et al.* 2006b* : Aubrelong 2, Baraval (cf.), La Bouffie, Lavergne, Le Bretou, Les Pradigues, Malpérié, Pech d'Isabeau, Pépénut (aff.)*, St-Antonin-N-V*;
- . extension chronologique: MP 16 -17b (Eocène moyen p.p. à supérieur p.p.).

1.24. *gracilis* STEHLIN, 1940, Sp, TR

- . systématique: *Saturninia*, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Stehlin, 1940, 301-306, fig. 1c-2c, 4c-5c (*Saturninia gracilis*);
- . gisement-type: Gösgen-Kanal (hors-Quercy, Soleure, Suisse), nec La Débruge;
- . compléments: Crochet 1974, 123-126, fig. 5-7, Sigé 1976, 12-24, fig. 2-16;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 177,180, Maitre *et al.* 2006b* : Aubrelong 2, Célerié-Ocre, Coânac 1, Escamps, Gousnat, La Bouffie, La Cantine 2, Le Bretou, Les Clapiès, Les Pradigues, Les Sorcières, Malpérié, Monteils*, Perrière, Rosières 1, 2, St-Antonin-N-V*, Ste-Néboule, Salème, Sindou D, Tabarly;
- . extension chronologique: MP 16 -20 (Eocène moyen p.p. à supérieur p.p.).

1.25. grisollensis LOUIS & SUDRE, 1975, Sp., TR

- . systématique: *Gesneropithex*, Amphilemuridae, Lipotyphla;
- . référence originale: Louis & Sudre 1975, 81, fig. 2, pl. 1, fig. 1,2,5 (*Gesneropithex grisollensis*);
- . gisement-type: Grisolles (hors-Quercy, E Bassin de Paris, France);
- . révision: Maitre *et al.* à paraître, d'après le matériel de Grisolles et du Quercy, N-C;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Saint-Antonin-N -V;
- . extension chronologique: MP 16 (Eocène moyen p.p.).

1.26. lamandini FILHOL, 1876, Sp, TR

- . systématique: *Amphiperatherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Filhol 1876, 289 (*Didelphis lamandini*);
- . gisement-type: Lamandine-Haute (A-C), (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . compléments et révision: Crochet 1980, 92-97, fig. 98-103; la revalidation du taxon repose sur l'assimilation de l'hémimandibule type à la population d'Escamps (Quercy, N-C);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 180,183, cette publication* : Cavalé*, Escamps, Itardiès, Mas de Labat 1, Pécarel, Pech Crabit 1, Rosières 4, Ste-Néboule, Sindou D, ? Vielase;
- . localités hors Quercy: Crochet 1980, 93 : Bernloch, ? Grisolles;
- . extension chronologique: MP ? 10/11 - 25 (? Eocène inférieur p.p. à Oligocène inférieur).

1.27. lapradensis SIGÉ, 1990, Sp, TN

- . systématique: *Vespertiliavus*, Emballonuridae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé in Sudre *et al.* 1990, 11-16, fig. 5-7 (*Vespertiliavus lapradei*); correction du nom: Sigé in Marandat *et al.* 1993, 620;
- . gisement-type: Laprade (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: *ibid.*: Cuzal, Laprade;
- . extension chronologique: MP 13 -14 (Eocène moyen p.p.).

1.28. lavergnense CROCHET, 1979, Sp, TN

- . systématique: *Peratherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Crochet 1979, 375 , fig. 13 (*Peratherium lavergnense*);
- . gisement-type: Lavergne (Lot, Quercy, SW France);
- . compléments: Crochet 1980, 163-170, fig. 190-200;
- . localités du Quercy: *ibid.*, 163: ? Aubrelong 1, Aubrelong 2, ? Escamps, La Bouffie, Lavergne, Les Clapiès, Les Pradigues, Les Sorcières, Palembert, Salesmes, ? Tufal;
- . localités hors-Quercy: *ibid.*: Euzet, Fons 1, Fons 4, Grisolles, ? Hoogbutsel, ? Lascours, Sossis;
- . extension chronologique: MP 16 -17, ? 21 (Eocène moyen p.p. et supérieur p.p. à ? Oligocène inférieur).

1.29. lavocati SIGÉ & MENU 1992, Sp, TN

- . systématique: *Leuconoe*, Vespertilionidae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé & Menu 1992, 46-47, fig. 1-2 (*Leuconoe lavocati*);
- . gisement-type: Le Garouillas (Lot, Quercy, SW France);
- . compléments: Sigé & Menu 1995, 109-110, pl. 2, fig. 1-2, 4-5;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Belgarric, Le Garouillas, Rigal-Jouet;
- . extension chronologique: MP 25 (Oligocène inférieur p.p.).

1.30. magnus CROCHET, 1988, Sp, TN

- . systématique: *Paracynohyaenodon*, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Crochet 1988, 57-61, fig. 9-11 (*Cynohyaenodon magnus*);
- . gisement-type: Le Bretou (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . compléments: Crochet 1991, 104-108, fig.4-5;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Le Bretou;
- . localités hors-Quercy: *ibid.*: Robiac;
- . extension chronologique: MP 16 (Eocène moyen p.p.).

1.31. minor FILHOL, 1877, Sp, TR

- . systématique: *Prototomus* ?, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Filhol 1877, 28, fig.197-198 (*Cynohyaenodon minor*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments: Lange-Badré 1979, 35-42, pl. 4, 5, 7a, Crochet 1988, 57, fig. 7-8;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987: Lavergne, Le Bretou (cf.), Les Pradigues, Malpérié, Salème;
- . localités hors-Quercy: Lange-Badré l.c.: Obergösgen;
- . extension chronologique: MP 16 -17 (Eocène moyen p.p. et supérieur p.p.).

1.32. minor REVILLIOD, 1922, Sp, TR

- . systématique: *Stehlinia*, Palaeochiropterygidae, Chiroptera;
- . référence originale: Revilliod, 1922, 147, fig. 56 (*Paleunycteris minor*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments: Sigé 1974 b, 254-265, fig. 1-5; la revalidation repose sur l'assimilation du type à la population d'Escamps (Quercy, N-C);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 180, Sigé *et al.* 1998: Baraval, Escamps, Rosières 2, 3;
- . localités hors-Quercy: Hooker & Weidmann 2000, 62: Eclépens B, Les Alleveys;
- . extension chronologique: MP 19 - 22 (Eocène supérieur p.p. à Oligocène inférieur p.p.).

1.33. minutum AYMARD, 1846, Sp, TR

- . systématique: *Amphiperatherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Aymard, 1846, 249 (*Didelphis minutus*);
- . gisement-type: Ronzon (hors-Quercy, Massif Central, France);
- . compléments: Crochet 1980, 74-89, fig. 70-87, pl. 2, fig. a et b, Escarguel 1997, 86-88;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, Sigé *et al.* 1998, 86, Maitre *et al.* 2006b*, cette publication**: Aubrelong 1, Aubrelong 2, Baraval, Belgarric 1, Boyssou 3, 3bis, Cantagrel**, Cavalé**, Célarié, Cloup d'Aural 1**, Coânac 1, Coânac-Château*, Coyrou 1-2**, Escamps, Garrhan, Gousnat, Itardiès, La Plante 2, Lavergne, Lébratières 1, Le Bretou, Le Garouillas, Les Clapiès, Les Pradigues, Lostange, Malpérié, Mas de Got, Mas de Labat 1, 2, Mas de Pauffié, Mège, Monteils*, Mounayne, Pécarel, Pech Crabit, Perrière, Ravet, Roqueprune 2, 4, Rosières 1,2,4, St-Antonin-N-V*, Ste-Néboule, Sindou D, Tufal;
- . localités hors-Quercy: Crochet 1980: Baby, Euzet, Grisolles, Hoogbutsel, La Débruge, Lascours, Möhren 13, Montalban, Montmartre, Neustadt, Pouquette, Ronzon, Weissenburg 8;
- . remarque: l'abondant matériel du Quercy (N-C) a permis de décrire la variabilité de l'espèce à différents stades de la lignée;
- . extension chronologique: MP 16 -25 (Eocène moyen p.p. à Oligocène inférieur).

1.34. mvli SIGÉ, 1990, Sp, TN

- . systématique: *Vaylatsia*, Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé 1990, 1133-34, fig. 4-5;
- . gisement-type: Le Garouillas (Lot, Quercy, SW France);
- . compléments: Sigé 1995, 95, fig. 19, 23;
- . localités du Quercy: Belgarric, La Garrigue, La Plante 3, Le Garouillas, L'Escoufle, Rigal-Jouet;
- . extension chronologique: MP 25 (Oligocène inférieur p.p.).

1.35. nanus AYMARD, 1846, Sp., TR

- . systématique: *Tetracus*, Erinaceidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Aymard, 1846, 243-244 (*Erinaceus nanus*);
- . gisement-type: Ronzon (hors-Quercy, Massif Central, France);
- . compléments et révision: Crochet 1974, 140-145, fig. 13; 1995, 45-51, fig. 5-12; les populations du Quercy (N-C) ont permis de redéfinir ce taxon, en particulier pour la denture supérieure qui restait inconnue;
- . localités du Quercy: Crochet 1995, Maitre *et al.* 2006b*, cette publication**: Aubrelong 1, Cavalé**, Coânac-Château*, Coustal**, Coyrou 1-2, Espeyrasse, Garrhan, Itardiès, La Garrigue, La Plante 2, L'Escoufle, Lébratières 14, Le Garouillas, Mas de Got, Mège, Mounayne, Pech-Crabit 1, Ravet, Rigal-Jouet, Roqueprune 1, 2, 4;

- . localités hors-Quercy: Crochet o.c.: Balm, Farges, Hamstead Beds, Hoogbutsel, Malemort, Montalban, Ruch;
- . extension chronologique: MP 20 -26 (Eocène supérieur p.p. à Oligocène supérieur p.p.).

1.36. *nanus* TEILHARD, 1922, Sp., TR

- . systématique: *Chardinyus* (subgen.), *Heterohyus*, Apatemyidae, Apatotheria;
- . référence originale: Teilhard 1922, 93, fig. 41, pl. 4, fig. 20-21 (*Heterohyus nanus*);
- . gisement-type: Mémerlin (Lot, Quercy, SW France), remplissage exact inconnu, A-C;
- . compléments: Sigé 1975, 659-664, fig. 1-2, pl. 1, fig. 8-13, pl. 2, fig. 3-8; 1997a, 93-96;
- . localités du Quercy: *ibid.*, Maitre *et al.* 2006b* : Malpérié, Mémerlin (fissure inconnue), Perrière, ? St-Antonin-N-V*;
- . localités-hors-Quercy: Sigé 1997a, Koenigswald 1990 : Lascours, Messel, Robiac-Nord, Robiac-Sud, Roc de Santa, Sossis;
- . extension chronologique: MP 11, 16 -19 (? Eocène moyen à Eocène supérieur p.p.).

1.37. *neboulensis* de BONIS, 1978, sSp., TN

- . systématique: *Cynodictis*, Amphicyonidae, Carnivora;
- . référence originale: de Bonis, 1978, 303-310, fig. 1-4 (*Cynodictis lacustris neboulensis*);
- . gisement-type: Sainte-Néboule (Lot, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 180, Maitre *et al.* 2006b* : ? Liauzu*, Sainte-Néboule, Sindou D
- . extension chronologique: MP 18 (Eocène supérieur p.p.).

1.38. *neboulensis* MAITRE, ESCARGUEL, SIGÉ, 2006, Sp., TN

- . systématique: *Echinolestes*, Amphilemuridae, Lipotyphla;
- . référence originale: Maitre *et al.*, 2006a, 818-819, fig. 2h (*Echinolestes neboulensis*);
- . gisement-type: Sainte-Néboule (Lot, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: *ibid.*: Sainte-Néboule;
- . extension chronologique: MP 18 (Eocène supérieur p.p.).

1.39. *oltina* DELFORTRIE, 1872, Sp., TR

- . systématique: *Palaeophyllophora*, Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Delfortrie, 1872, 511, fig. 1-10 (*Vespertilio oltinus*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy, commune de Bédouer, Sainte-Néboule (A-C);
- . compléments et révision: Revilliod 1917, 43; 1922, 157-159, Sigé 1978, 259-261, fig. 1-2, pl. 1, fig. 5, pl. 2, fig. 1-6; la revalidation du taxon repose sur l'assimilation du type à la population de Sainte-Néboule (Quercy, N-C);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 180, Maitre *et al.* 2006b* : Crégols, Lostange, Ste-Néboule, Théron*;
- . extension chronologique: MP 18 - 19 (Eocène supérieur p.p.).

1.40. *oltinus* MAITRE, ESCARGUEL, SIGÉ, 2006, Sp., TN

- . systématique: *Amphilemur*, Amphilemuridae, Lipotyphla;
- . référence originale: Maitre *et al.*, 2006a, 816, fig. 2a (*Amphilemur oltinus*);
- . gisement-type: Les Clapiès (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: *ibid.*: Les Clapiès;
- . extension chronologique: MP 17a (Eocène supérieur p.p.).

1.41. *pelissiei* SIGÉ, 1997, Sp., TN

- . systématique: *Saturninia*, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Sigé, 1997a, 107, fig. 25-26 (*Saturninia pelissiei*);
- . gisement-type: Les Clapiès (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: Sigé o.c., 107, Maitre *et al.* 2006a* : Aubrelong 2, Les Clapiès, Malpérié, Monteils*, St-Antonin-N-V*, Tufal;
- . extension chronologique: MP 17a - 18 (Eocène supérieur p.p.).

1.42. perrierense CROCHET, 1979, Sp., **TN**

- . systématique: *Peratherium*, Herpetotheriidae, Marsupialia;
- . référence originale: Crochet, 1979, 376, fig. 15 (*Peratherium perrierense*);
- . gisement-type: Perrière (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . compléments: Crochet 1980, 205-209, fig. 228-232;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Malpérié, Perrière;
- . localités hors-Quercy: *ibid.*, Hooker & Weidmann 2000: Mormont-Eclépens, Sossis;
- . extension chronologique: MP 17 (Eocène supérieur p.p.).

1.43. primaevus FILHOL, 1884, Sp., **TR**

- . systématique: *Quercysorex*, Soricidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Filhol, 1884, 63 (*Amphisorex primaevus*);
- . gisement-type, et unique: Lamandine-Haute (A-C), (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . compléments: Crochet 1974, 117-118, Engesser 1976, 652-654;
- . extension chronologique: d'après les spécimens et taxons des A-C dont la provenance rapportée est Lamandine-Haute, il s'agit clairement d'une faune oligocène (Sigé *et al.* 1979, 89).

1.44. prisca REVILLIOD, 1920, Sp., **TR**

- . systématique: *Vaylatsia*, Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Revilliod, 1920, 64, fig. 14-15 (*Rhinolophus prisca*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments et révision: Sigé 1978, 261-265; 1988, 96-97; 1995, 89,94 : par ses implications, fonctionnelles et au-delà, l'anatomie du coude osseux des espèces du Quercy traditionnellement attribuées au genre *Rhinolophus*, rhinolophidé, soutient leur réattribution au genre *Vaylatsia*, hipposidéridé;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 180, 183, Sigé *et al.* 1998, 87 : (*cf.*) : Baraval, Célarié Ocre, Coânac 1, Escamps, Gousnat, Itardiès, Lostange, Mas de Got, Mas de Labat 1, Pécarel, Pech Crabit 1,2, Roqueprune 3, Rosières 1,2,4, Ste-Néboule, Sindou D, Tabarly;
- . localités hors-Quercy: Hooker & Weidmann 2000, 60 : Enteroches;
- . extension chronologique: MP 18 - 23 (Eocène supérieur p.p. à Oligocène inférieur p.p.).

1.45. pygmaeus SIGÉ, 1990, Sp., **TN**

- . systématique: *Gervaisysus* (subgen.), *Heterohyus*, Apatemyidae, Apatotheria;
- . référence originale: Sigé in Sudre *et al.* 1990, 8-9, fig. 3 (*Heterohyus (Gervaisysus) pygmaeus*);
- . gisement-type: Laprade (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: *ibid.*; cette publication* : A-C sans localisation*, La Bouffie, Laprade;
- . localités-hors-Quercy: *ibid.* : Fons 6;
- . extension chronologique : MP 14 - 17 (Eocène moyen p.p. à Eocène supérieur p.p.).

1.46. quercyi REVILLIOD, 1917, Sp., **TR**

- . systématique: *Palaeophyllophora*, Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Revilliod, 1917, 43-44, fig. 9, p. 16;
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments et révision: Sigé 1978, 255-258, pl. 1, fig. 3-4, 6; la revalidation du taxon repose sur l'assimilation du type à la population de Sainte-Néboule (Quercy, N-C);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 177, 180, 183, Legendre *et al.* 1995, 65, Sigé *et al.* 1998, 87, Maitre *et al.* 2006b* : Aubrelong 1, Baraval, Célarié-Ocre, Coulou, Coyrou 1-2, Crégols, Garrhan, Itardiès, La Couaille, La Plante 2, Lébratières 15, Le Bretou, Les Bories, Lostange, Mas de Got, Mas de Labat 1, Mège, Mémerlin NR, Monteils*, Mounayne, Pécarel, Pech-Crabit 1,2, Pépénut*, Perrière, Roqueprune 1,2,4, St-Antonin-N-V*, Ste-Néboule, Salème, Tabarly, Théron*;
- . localités hors-Quercy: Hooker & Weidmann 2000, 57: Eclépens B, Les Alleveys;
- . extension chronologique: MP 16 - 23 (Eocène moyen p.p. à Oligocène inférieur p.p.).

1.47. quercyi MAITRE, ESCARGUEL, SIGÉ, 2006, Sp., TN

- . systématique: *Echinolestes*, Amphilemuridae, Lipotyphla;
- . référence originale: Maitre *et al.*, 2006 a, 819, fig. 2 e-g (*Echinolestes quercyi*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . extension chronologique: MP 17 d'après la filiation ascendante présumée avec *E. nebulensis* (Eocène supérieur p.p.).

1.48. schlosseri MARTIN, 1906, Sp., TR

- . systématique: *Paracynohyaenodon*, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Martin 1906, 426, pl. 16, 5-5a (*Paracynohyaenodon schlosseri*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments et révision: Lange-Badré 1979, 44-46, pl. 8, 1-3, Crochet 1991, 101-104, fig. 1-3, 9;
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, Crochet o.c.: Lavergne, La Bouffie, Les Pradigues;
- . extension chronologique: MP 16 - 17 (Eocène moyen p.p. à Eocène supérieur p.p.).

1.49. schlosseri REVILLIOD, 1917, Sp., TR

- . systématique: *Pseudorhinolophus*, Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Revilliod, 1917, 48, fig. 7, p. 15 (*Pseudorhinolophus schlosseri*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments et révision: Sigé 1978, 251-254, pl. 1, fig. 1-2, 7, 1988, 89-92, fig. 25-28. La revalidation du taxon repose sur l'assimilation du type à la population de Sainte-Néboule (Quercy, N-C);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 177, 180, 183, Legendre *et al.* 1995, 65, Sigé *et al.* 1998, 87, Maitre *et al.* 2006b* : Aubrelong 1, Baraval, Bouziès*, Célarié-Ocre, Coyrou 1-2, Gousnat, Escamps, La Couaille, Le Bretou, Les Pradigues, Les Sorcières, Lostange, Malpérié, Mas de Got, Monteils*, Mounayne, Nougayrac, Pécarel, Perrière, Ravet, Rosières 3,4,5, St-Antonin-N-V*, Ste-Néboule, Salème, Sindou D;
- . extension chronologique: MP 16 - 23 (Eocène moyen p.p. à Oligocène inférieur p.p.).

1.50. simplicidens LANGE-BADRÉ, 1975, Sp., TN

- . systématique: *Quercytherium*, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Lange-Badré, 1975, 677, fig. 1B (*Quercytherium simplicidens*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments: Lange-Badré 1979, 50-54, fig. 9, pl. 8, Crochet 1991, 110-113, fig. 11;
- . localités du Quercy: espèce non retrouvée *in situ* à ce jour;
- . localités-hors-Quercy: Crochet 1991: Fons 6;
- . extension chronologique: MP 17 (Eocène supérieur p.p.).

1.51. soricodon REVILLIOD, 1922, Sp., TR

- . systématique: *Paradoxonycteris*, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Revilliod, 1922, 150, fig. 59 (*Paradoxonycteris soricodon*);
- . gisement-type: Mormont (hors-Quercy, Jura, Suisse; fissure et âge exacts imprécisés);
- . compléments: Sigé 1976, 93, Hooker & Weidmann 2000, 65-66, fig. 40 (a-c); ce taxon attribué à l'origine aux chiroptères est réduit au spécimen-type très délabré, à l'exclusion de tout amalgame finalisé (contra Hooker & Weidmann l.c.); il est attribué avec doute aux amphidozothériinés, sur la base morphologique du matériel du Quercy, N-C (Sigé o.c.);
- . extension chronologique: MP ? (Eocène supérieur probable).

1.52. storchi MAITRE, ESCARGUEL, SIGÉ, 2006, Sp., TN

- . systématique: *Macrocranion*, Amphilemuridae, Lipotyphla;
- . référence originale: Maitre *et al.*, 2006a, 816-817, fig. 2b (*Macrocranion storchi*);
- . gisement-type: *ibid.*: Pasturat (Lot, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: *ibid.*: Pasturat;
- . extension chronologique: MP 8+9 (Eocène inférieur p.p.).

1.53. *sudrei* SIGÉ, 1975, Sp., TN

- . systématique: *Gardonyus* (subgen.), *Heterohyus*, Apatemyidae, Apatotheria;
- . référence originale: Sigé 1975, 657--659, pl. 1-2 (*Heterohyus* (*Gardonyus*) *sudrei*);
- . gisement-type: *ibid.*: Robiac-Nord (hors-Quercy, Bas-Languedoc, France);
- . localités du Quercy: *ibid.*, 657: ? Aubrelong 2, La Bouffie;
- . localités-hors-Quercy: *ibid.*, 657: Fons 2, Grisolles, Robiac-Sud;
- . extension chronologique: MP 16 – 17 (Eocène moyen p.p. à supérieur p.p.).

1.54. *tenebrosum* FILHOL, 1880, Sp., TR

- . systématique: *Quercytherium*, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Filhol, 1880, 1579, pl. 4, fig. 12-14 (*Quercytherium tenebrosum*);
- . gisement-type: phosphorites du Quercy sans précision (A-C);
- . compléments et révision: Lange-Badré 1979, 46-50, pl. 8, Crochet 1991, 108-110, fig. 10;
- . localités du Quercy: espèce non retrouvée à ce jour;
- . localités-hors-Quercy: Crochet l.c.: Euzet, Robiac;
- . extension chronologique: MP 16 –17 (Eocène moyen p.p. à supérieur p.p.).

1.55. *trassounius* SIGÉ, 1988, Sp., TN

- . systématique: *Pseudorhinolophus*, Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé, 1988, 92-93, fig. 29-31 (*Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) *trassounius*);
- . gisement-type: Le Bretou (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . localités du Quercy: Rémy *et al.* 1987, 177: Aubrelong 2, Le Bretou, Les Pradigues, Perrière;
- . extension chronologique: MP 16 - 17b (Eocène moyen p.p. à supérieur p.p.).

1.56. *tuberi* CROCHET, 1995, Sp., TN

- . systématique: *Darbonetus*, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Crochet, 1995, 42-44, fig. 1-4 (*Darbonetus tuberi*);
- . gisement-type et unique: Le Garouillas (Lot, Quercy, SW France);
- . extension chronologique: MP 25 (Oligocène inférieur p.p.).

1.57. *vaclusensis* CROCHET, 1995, Sp., TN

- . systématique: *Myxomygale*, Talpidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Crochet, 1995, 56-58, fig. 15-20 (*Myxomygale vaclusensis*);
- . gisement-type: St-Martin-de-Castillon (hors-Quercy, Vaucluse, SE France);
- . localités du Quercy: Crochet 1995, 56: La Garrigue, L'Escoufle, Le Garouillas, Rigal-Jouet 1;
- . localités hors-Quercy: *ibid.*: Aubenas-les-Alpes, Les Matelles, St-Martin-de-Castillon, St-Vincent-de-Barbeyrargues;
- . extension chronologique: MP 23-25 (Oligocène inférieur p.p.).

1.58. *zbrjdi* SIGÉ, 1990, Sp., TN

- . systématique: *Pseudorhinolophus*, Hipposideros, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé, 1990, 1134, fig. 6 (*Hipposideros* (*Pseudorhinolophus*) *zbrjdi*);
- . gisement-type: Belgarric (Tarn-et-Garonne, Quercy, SW France);
- . compléments: Sigé 1995, 100-105;
- . localités du Quercy: *ibid.*: Belgarric, La Garrigue, Le Garouillas, L'Escoufle, Pécofi, Rigal-Jouet;
- . extension chronologique: MP 25 (Oligocène inférieur p.p.)

2. GROUPE-GENRE**2.1. *Amphidozotherium* FILHOL, 1876, G., TR**

- . systématique: Amphidozotheriinae, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Filhol, 1876, 48;
- . espèce-type: *cayluxi* Filhol, 1976, TR;
- . compléments et révision: Crochet 1974, 130; Sigé 1976, 79-80.

2.2. *Amphiperatherium* FILHOL, 1879, G., TR

- . systématique: Herpetotheriidae, Didelphimorphia, Marsupialia;
- . référence originale: Filhol, 1879, 204;
- . espèce-type: *frequens* v. Meyer, 1846 (*Oxygomphius frequens*);
- . compléments et révision: Crochet 1977, 358, 1980, 59; ce genre a été redéfini sur la base du matériel du Quercy, N-C.

2.3. *Chardinyus* SIGÉ, 1975, ssG., TN

- . systématique: *Heterohyus*, Apatemyidae, Apatotheria;
- . référence originale: Sigé, 1975, 667;
- . espèce-type: *nanus* Teilhard, 1922, TR.

2.4. *Darbonetus* CROCHET, 1974, G., TN

- . systématique: Amphidozotheriinae, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Crochet, 1974, 134-135;
- . espèce-type: *aubrelongensis* Crochet, 1974, TN;
- . compléments: Crochet 1995, 42.

2.5. *Echinolestes* MAITRE, ESCARGUEL, SIGÉ 2006, G., TN

- . systématique: Amphilemuridae, Erinaceomorpha, Lipotyphla;
- . référence originale: Maitre *et al.*, 2006a, 818-819 ;
- . espèce-type: *quercyi* Maitre, Escarguel, Sigé, 2006a, TN

2.6. *Gardonyus* SIGÉ, 1975, ssG., TN

- . systématique: *Heterohyus*, Apatemyidae, Apatotheria;
- . référence originale: Sigé, 1975, 667;
- . espèce-type: *sudrei* Sigé, 1975, TN.

2.7. *Geotrypus* POMEL, 1848, G., TR

- . systématique: Scaptonychini, Talpinae, Talpidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Pomel, 1848, 159-160;
- . espèce-type: *antiquus* de Blainville, 1840, TR;
- . révision: Crochet 1995, 58-61; ce genre a été redéfini sur la base du matériel du Quercy, N-C.

2.8. *Gervaisyus* SIGÉ, 1990, ssG., TN

- . systématique: *Heterohyus*, Apatemyidae, Apatotheria;
- . référence originale: Sigé (in Sudre *et al.*) 1990, 8;
- . espèce-type: *pygmaeus* Sigé, 1990, TN.

2.9. *Leuconoe* BOIE, 1830, G., TR

- . systématique: Leuconoformes, Vespertilionidae, Chiroptera;
- . référence originale: Boie, 1830, 256; genre actuel et fossile redéfini sur la base odontologique (Menu 1987, 83; Menu *et al.* 2002, 322);
- . espèce-type: *daubentoni* Laisler in Kuhl 1818-19, taxon actuel classique.

2.10. *Myxomygale* FILHOL, 1890, G., TR

- . systématique: Urotrichini, Talpinae, Talpidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Filhol, 1890, 176;
- . espèce-type: *antiqua* Filhol, 1890, TR;
- . compléments: Crochet 1995, 42.

2.11. *Neurogymnurus* FILHOL, 1877, G., TR

- . systématique: Galericinae, Erinaceidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Filhol, 1877, 52;

- . espèce-type: *cayluxi* Filhol, 1877, TR;
- . compléments: Crochet 1995, 51.

2.12. *Paracynohyaenodon* MARTIN, 1906, G., TR

- . systématique: Proviverrinae, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Martin, 1906, 424;
- . espèce-type: *schlosseri* Martin, 1906, TR;
- . compléments: Lange-Badré 1979, 43-44, Crochet 1991, 101.

2.13. *Paradoxonycteris* REVILLIOD, 1922, G., TR

- . systématique: ? Amphidozotheriinae, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Revilliod, 1922, 150;
- . espèce-type: *soricodon* Revilliod, 1922, TR;
- . compléments: Sigé 1976, 93, Hooker & Weidmann 2000, 65-66 (la diagnose révisée de ces auteurs repose sur un amalgame injustifié).

2.14. *Peratherium* AYMARD, 1850, G., TR

- . systématique: Herpetotheriidae, Didelphimorphia, Marsupialia;
- . référence originale: Aymard, 1850, 81;
- . espèce-type: *elegans* Aymard, 1850 (*Didelphis elegans*), TR;
- . compléments et révision: Crochet 1977, 358; 1980, 143; ce genre est redéfini sur la base des matériaux du Quercy, N-C.

2.15. *Pseudorhynchocyon* FILHOL, 1892, G., TR

- . systématique: Pseudorhynchocyonidae, Leptictida;
- . référence originale: Filhol, 1892, 134;
- . espèce-type: *cayluxi* Filhol, 1892, TR;
- . compléments et révision: voir *cayluxi*;
- . orthographe originale v. McKenna & Bell 1997, 104; extension chronologique erronée, ibid.

2.16. *Quercygale* KRETZOI, 1945, G., TR

- . systématique: Viverravinae, Miacidae, Carnivora;
- . référence originale: Kretzoi 1945, 80;
- . espèce-type: *angustidens* Filhol, 1872 (*Viverra angustidens*), TR;
- . compléments et révision: Cray 1973, 90-91.

2.17. *Quercytherium* FILHOL, 1880, G., TR

- . systématique: Proviverrinae, Hyaenodontidae, Creodonta;
- . référence originale: Filhol 1880, 1579;
- . espèce-type: *tenebrosum* Filhol, 1880, TR;
- . compléments: Lange-Badré 1979, 46, Crochet 1991, 108.

2.18. *Quercysorex* ENGESSER, 1976, G., TN

- . systématique: Heterosoricinae, Soricidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Engesser 1976, 652;
- . espèce-type: *primaevus* Filhol, 1884, TR;
- . compléments: Engesser o.c., 652-654.

2.19. *Saturninia* STEHLIN, 1940, G., TR

- . systématique: Nyctitheriinae, Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Stehlin 1940, 298;
- . espèce-type: *gracilis* Stehlin, 1940, TR;
- . compléments: Crochet 1974, 122, Sigé 1976, 11;
- . remarque: aucun caractère morphologique ne soutient la distinction de *Saturninia* (taxon senior) et

Cryptotopos Crochet 1974 (contra McKenna & Bell 1997, 287). Les amalgames récents (Hooker & Weidmann 2000, 64) autour de spécimens incomplets et sans contexte (*Cryptotopos*) ou très délabrés et reconstruits (*Paradoxonycteris*), sans consultation du matériel de référence impliqué, se déjugent d'eux-mêmes.

2.20. *Stehlinia* REVILLIOD, 1919, G., TR

- . systématique: Palaeochiropterygidae, Vespertilionoidea, Chiroptera;
- . référence originale: Revilliod 1919, 93-96;
- . espèce-type: *gracilis* Revilliod, 1922 (133-135), (*Nycterobius gracilis*);
- . compléments: Sigé 1974, 269-270, Sigé 1997 b, 741-744;
- . remarque: le statut familial est reconsidéré in Sigé 1997, l.c.

2.21. *Tetracus* AYMARD, 1850, G., TR

- . systématique: Galericinae, Erinaceidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Aymard, 1850, 81;
- . espèce-type: *nanus* Aymard, 1850 (*Erinaceus nanus*), TR;
- . compléments: Crochet 1974, 140, 1995, 45 : redéfinition d'après les matériaux du Quercy (N-C).

2.22. *Vaylatsia* SIGÉ, 1990, G., TN

- . systématique: Hipposideridae, Chiroptera;
- . référence originale: Sigé 1990, 1133;
- . espèce-type: *garouillasensis*, TN.

2.23. *Vespertiliavus* SCHLOSSER, 1887, G., TR

- . systématique: Emballonuridae, Chiroptera;
- . référence originale: Schlosser 1887, 70;
- . espèce-type: *bouguignati* Filhol, 1876 (45) (*Vespertilio Bouguignati*);
- . compléments: Revilliod, 1920, 81, 98-99, Barghoorn 1977, 1-29, Sigé 1988, 79, Sigé in Sudre *et al.* 1990, 11-16, Sigé 1995, 80-89.

3. GROUPE-FAMILLE

3.1. *Amphidozotheriinae* SIGÉ, 1976, ssF, TN

- . systématique: Nyctitheriidae, Lipotyphla;
- . référence originale: Sigé 1976, 79;
- . genre-type: *Amphidozotherium* Filhol, 1876, TR.

3.2. *Pseudorhynchocyonidae* SIGÉ, 1974, F, TN

- . systématique: Leptictida;
- . référence originale: Sigé 1974, 45 (*Pseudorhynchocyoninae*);
- . genre-type: *Pseudorhynchocyon* Filhol, 1892, 134, TR;
- . nouveau rang: Storch & Lister 1985, 4-5.

Remerciements. Les auteurs remercient les collègues qui ont concouru à leurs recherches, notamment Mmes Marguerite Huguency (Lyon), Christine Bibal (Montpellier), Brigitte Badré (Paris), ainsi que Thierry Smith (Bruxelles) pour sa profitable lecture.

Références bibliographiques

Pour la période des origines à 1993 inclus, le lecteur est renvoyé aux références in extenso compilées dans la série Bibliography of Fossil Vertebrates (Memoirs, The Geological Society of America), dont les cotes figurent ici après le signe =. Cette série est en outre accessible par internet (Bibliography of fossil vertebrates on line, google : <http://www.bfvol.org>). Les ouvrages non recensés dans la BFV et ceux postérieurs à 1993 figurent à la suite, sous la forme usuelle.

- AYMARD, A. (1846 = 1846 A), (1850 = 1850 A), BLAINVILLE, H.M.D. de (1840 = 1840 F), BONIS, L. de (1878 = 78-0467),
 CRAY, P. E. (1973 = 77-1155), CROCHET, J.-Y. (1974 = 77-1163), (1977 = 77-1166), (1978 = 78-0295), (1979 = 80-0412), (1980 = 80-0411), (1988 = 88-1199), (1991 = 91-849), CROCHET, J.-Y. *et al.* (1983 = 83-1411),
 DELFORTRIE, E. (1872 = 1872 E), ENGESSER, B. (1976 = 77-1651),
 FILHOL, H. (1872 = 1872 B), (1873 = 1872 B), (1876 = 1876 A), (1877 = 1877 A), (1879 = 1879 A), (1880 = 1880 A), (1884 = 1884 C), (1890 = 1890 G), (1892 = 1892 B), FISCHER, J. B. (1829 = 1829 A),
 GERVAIS, P. (1848-1852 = 1852 A), HUGUENEY, M. (1972 = 1972 A), KÖENIGSWALD, W. v. (1990 = 90-802),
 KRETZOI, N. (1945 = 1945),
 LANGE BADRÉ, B. (1975 = 77-3172), (1979 = 79-1001), LAVOCAT, R. (1951 = 1951 C), LOUIS, P. & SUDRE, J. (1975 = 77-3370),
 MARANDAT, B. *et al.* (1993 = 93-1001), MARTIN, R. (1906 = 1906 A), MATHIS, C. (1989 = 89-847), MENU, H. (1987 = 87-506), MEYER, H. v. (1846 = 1846 D),
 POMEL, A. (1848 = 1848 C), RÉMY, J. A. *et al.* (1987 = 87-1355), REVILLIOD, P. (1917 = 1917 B), (1919 = 1919 A), (1920 = 1920 A), (1922 = 1922 C),
 SCHLOSSER, M. (1887 = 1887 B), SIGÉ, B. (1974a = 77-4881), (1974b = 77-4882), (1975 = 77-4883), (1976 = 77-4887), (1978 = 78-1104), (1988 = 88-1200), (1990 = SIGÉ in Sudre *et al.* 1990), SIGÉ, B. *et al.* (1979 = 70-1512), SIGÉ, B. & MENU, H. (1992 = 92-471), STEHLIN, H. G. (1940 = 1941 B), STORCH, G. & LISTER, A. M. (1985 = 85-1183),
 SUDRE, J. *et al.* (1990 = 90-420),
 TEILHARD de CHARDIN, P. (1922 = 1922 A)
- BARGHOORN, S. F. (1977) – New Material of *Vespertiliavus* Schlosser (Mammalia, Chiroptera) and Suggested Relationships of Emballonurid Bats Based on Cranial Morphology. *Am. Mus. Novitates*, New York, n° 2618, 1-29.
- BOIE, F. (1830) – Naturgeschichtliche Beiträge II. Leuconoe Boie, Eine neue Fledermausgattung. *Isis von Oken*, Bd. 3, 256-257.
- CROCHET, J.-Y. (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 4. Marsupiaux et Insectivores. *Palaeontographica* Abt. A, Stuttgart, Bd. 236, 39-75.
- ESCARGUEL, G. (1997) – Implications phylétiques et applications biochronologiques de l' "analyse mandibulaire". Etude de cas pour différents ordres : marsupiaux, insectivores, rongeurs, périssodactyles. Actes du Congrès BiochroM'97, J.-P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, vol. 21 : 83-96.
- HOOKE, J.J. & WEIDMANN, M. (2000) – The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland. Systematic revision and resolution of dating problems. *Schweiz. Pal. Abhandl.*, Basel, vol. 120 : 1-140.
- KUHL, H. (1818-1819) – Die deutschen Fledermäuse. *Annalen der wetterauischen Gesellschaft für die Gesamte Naturkunde*, 4 (1), 11-49 (1818) [= *Neue Annalen*, Bd.1], 2 (2), 185-215 (1819).
- LEGENDRE, S., MARANDAT, B., RÉMY, Jean Albert, SIGÉ, B., SUDRE, J., VIANEY-LIAUD, M., CROCHET, J.-Y., GODINOT, M. (1995) – Coyrou 1-2, une nouvelle faune de mammifères des phosphorites du Quercy, niveau intermédiaire (MP 20-21) proche de la "Grande Coupure". *Géologie de la France*, n° 1, 1995 : 63-68.
- MAITRE, E., ESCARGUEL, G. & SIGÉ, B. (= Maitre *et al.* 2006a). Amphilemuridae (Lipotyphla, Mammalia) éocènes d'Europe occidentale : nouvelles données taxonomiques. *Comptes-Rendus Palevol*, 5 (6) : 813-820.
- MAITRE, E., ESCARGUEL, G. & SIGÉ, B. (= Maitre *et al.* à paraître) – Amphilemuridae (Lipotyphla, Mammalia) éocènes d'Europe occidentale, nouvelles données, systématique et phylogénie.
- MAITRE, E., HUGUENEY, M., ASTRUC, J. G., CROCHET, J.-Y., ESCARGUEL, G., GODINOT, M., LEGENDRE, S., MARANDAT, B., MOURER-CHAUVIRÉ, C., RAGE, J.-C., RÉMY, J. A., SIMON-COINÇON, R., SUDRE, J., VALETTE, P. & SIGÉ, B. (= Maitre *et al.* 2006b) – Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy. *Strata*, sér. 1, vol. 13, 113-125.
- McKENNA, M. C. & BELL, S. K. (1997) – Classification of Mammals Above the Species Level. Columbia University Press, New York, 631 p.
- MENU, H., HAND, S. & SIGÉ, B., 2002 – Oldest Australian vespertilionid (Microchiroptera) from the early Miocene of Riversleigh, Queensland. *Alcheringa*, Sydney, vol. 26, 319-331.
- RÉMY, J. A. & SUDRE J. (2006) – L'apport des faunes du Quercy dans la connaissance des grands mammifères. *Strata*, sér. 1, vol. 13, 175-187.
- SIGÉ, B. (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 5. Chiroptères. *Palaeontographica* Abt. A, Stuttgart, Bd. 236, 74-124.
- SIGÉ, B. (1997a) – Les Mammifères insectivores des nouvelles collections de Sossis et sites associés (Eocène supérieur, Espagne). *Geobios*, Lyon, vol. 30 (1) : 91-113.
- SIGÉ, B. (1997b) – Les remplissages karstiques polyphasés (Eocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (phosphorites du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes, notamment pour l'Eocène

- moyen (MP 13). 3. Systématique : Euthériens entomophages. Actes du Congrès Biochrom'97, J.-P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, vol. 21 : 737-750.
- SIGÉ, B., HUGUENEY, M., CROCHET, J.-Y., LEGENDRE, S., MOURER-CHAUVIRÉ, C., RAGE, J.-C., & SIMON-COINÇON, R., (1998). Baraval, nouvelle faune de l'Oligocène inférieur (MP 22) des phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des remplissages karstiques. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, vol. 134 : 85-90.
- SIGÉ, B. & MENU, H. (1995) – Vespertilionidae (pars, pp. 109-105 in SIGÉ 1995)

LES MICROMAMMIFÈRES DES GISEMENTS A PHOSPHATE DU QUERCY (SW FRANCE)

B. SIGÉ & M. HUGUENEY

Paléoenvironnements et Paléobiosphère (UMR 5125 du CNRS), Université Claude Bernard – Lyon 1, bât. Geode, 2 rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France. E-mail: bernard.sige@univ-lyon.fr

Résumé – Le mémoire fait un bilan des données anciennes et récentes relatives aux micromammifères des sites paléokarstiques éocènes et oligocènes du Quercy, SW de la France : entomophages marsupiaux et placentaires de divers ordres et familles d'une part, et d'autre part glires, essentiellement rongeurs. Sont rappelés les cadres zoologique, géologique et biochronologique, l'inventaire systématique et ses lacunes. Le registre fossile, géographiquement très concentré, est commenté dans ses grandes phases, documentées de façon sub-continue depuis l'Eocène inférieur jusqu'à la transition Oligo-Miocène, à travers 30 Millions d'années d'évolution des environnements et des organismes. Cette histoire, où se succèdent \pm 272 espèces dénombrées jusqu'ici, est celle d'une alternance de phases d'échanges entre l'Europe et d'autres aires continentales (Amérique du Nord et Asie), et de phases de relatif isolement, où différents groupes réalisent une évolution endémique originale.

Abstract – The paper is an appraisal of previous and recent data dealing with the reported micromammals from the Eocene and Oligocene fillings of the Quercy paleokarstic area, SW France. The fossil material relates first to insectivore-eating species among marsupials and placentals belonging to various groups and, second, glires among which mostly rodents. The zoological, geological, biochronological frames are recorded, as well as the systematic contents and its main gaps. Concentrated on a regional area, the Quercy fossil data provide an almost continuous information from the early Eocene up to the Oligo-Miocene transition. This deals with more or less 30 Million years of evolution of environments and organisms. This story, with about 272 micromammal species recorded up to now, consists of alternate periods of faunal exchanges between Europe and other continental areas (North America and Asia), and periods of relative isolation where various natural groups carry out original endemic evolution.

Mots clés – micromammifères, Quercy, Europe, Eocène, Oligocène, échanges intercontinentaux, évolution endémique

Key Words – micromammals, Quercy, Europe, Eocene, Oligocene, faunal exchanges, endemic evolution

INTRODUCTION

La visée de ce mémoire est un bilan actualisé concernant l'ensemble des micromammifères, connus par des publications, provenant des sites à phosphate du Quercy, depuis l'origine des découvertes et récoltes dans le dernier quart du dix-neuvième siècle et jusqu'à présent. Cette connaissance consiste dans les données d'identification des fossiles et de leur interprétation sur divers plans, systématique, évolutif, phylogénétique, biogéographique, biochronologique, paléobiologique, environnemental. Ce bilan actualise, pour partie, celui du Catalogue des Mammifères du Quercy (Sigé *et al.*, 1979), voulu exhaustif quant aux taxons des Anciennes Collections.

1. MICROMAMMIFÈRES

Quoique le sens paraisse évident, l'emploi commode et fréquent du terme micromammifère justifie d'être commenté. Dans la nature actuelle il est réservé aux espèces de nombreux groupes, ordinaires et familiaux, dont la masse corporelle individuelle est inférieure à 500 grammes. Cette limite pondérale est transposable aux fossiles d'après la taille des molaires, très fortement corrélée à la masse chez tous les mammifères (Legendre, 1989). L'intervalle est vaste entre les très petits de quelques grammes (e.g. soricidés ou chiroptères) et ceux qui atteignent le demi-kilo. Il inclut une grande diversité de formes aux

registres biologiques fortement variés, et cela surtout dans les milieux de type tropical, comme l'étaient ceux du Quercy paléogène. Cette diversité, traduite dans la classification, s'exprime dans l'anatomie, la morphologie, notamment dentaire, et le mode de vie (activité diurne ou nocturne, aptitudes locomotrices, régime alimentaire, type d'habitat, etc). En relation avec leur taille et masse, les micromammifères ont en commun des aptitudes et contraintes physiques et physiologiques, comme un métabolisme élevé, la nécessité d'une alimentation fréquente, en bonne part opportuniste, de maintien du corps dans des conditions physiques strictes de thermorégulation, sans déshydratation, une forte exposition à la prédation, généralement une courte durée de vie, une fréquence élevée de reproduction et des portées nombreuses, le recours à des habitats protecteurs, nids ou terriers, etc. Certains micromammifères ont pu acquérir des aptitudes et spécialisations originales qui ne sont pas réalisées chez les grands mammifères (notamment l'aptitude au vol). Le partage de ces caractères et contraintes reliées à la petite taille confère une valeur pratique et un sens, plutôt physiologique, écologique et comportemental, au concept de micromammifères.

2. CADRE GÉOLOGIQUE ET BIOCHRONOLOGIQUE DES FAUNES DU QUERCY

L'origine commune des fossiles consiste dans les sédiments vadoses (d'origine extérieure) transportés par les eaux, venus colmater les réseaux souterrains creusés par l'érosion dans l'épaisse plateforme jurassique du Quercy. L'évolution complexe du niveau de base et les variations induites ont résulté dans un fonctionnement polyphasé de la sédimentation endokarstique, faisant alterner dans les réseaux souterrains des phases de remplissage et des phases de reprise d'érosion et déblaiement. Il en résulte, sur la durée totale de l'activité paléokarstique (i.e. depuis l'émersion de la plateforme au Crétacé supérieur jusqu'au début du Néogène, avec en outre une reprise Plio-Quaternaire), une grande diversité chronologique des dépôts, ici plus ou moins complètement évacués et remplacés, ailleurs devenus inertes, et conservés. Cette notion simple a été longtemps occultée par les mélanges, dans les anciennes collections du Quercy, de spécimens recueillis in situ par les mineurs phosphatiers, puis généralement rassemblés en lots de provenance variée, et encore brassés au cours des transactions ultérieures. Ces matériaux artificiellement mélangés, certains typiques de la faune éocène d'Europe et d'autres de la faune oligocène, ont induit auprès du milieu scientifique (éloigné du terrain pendant cette période d'activité minière) la notion d'un mélange constitutif des remplissages, notion dont le premier et percutant démenti a été celui de Bernard Gèze (1938) à propos des poches d'Aubrelong. Le caractère polyphasé du processus sédimentaire et la coexistence, parfois proche, et très exceptionnellement en contact observable, de dépôts d'âge différent, n'excluent en aucune manière l'homogénéité sédimentaire et chronologique des dépôts unitaires, structurés et stratifiés. L'analyse fine, sédimentologique et paléontologique, de tels dépôts observables en coupe, comme celui de Baraval, soutient la réalité de cette homogénéité, du taux sédimentaire élevé et de la faible durée de temps impliquée dans le remplissage (Le Gall, 2001). Au-delà, cette analyse renforce la significativité des âges biochronologiques (et a fortiori des âges numériques, e.g. Escarguel *et al.*, 1997) attribués aux faunes des gisements du Quercy (et par extension à toutes faunes unitaires, y-compris non-karstiques) sur le principe des stades évolutifs des lignées mammaliennes représentées (Sigé & Legendre, 1997). La condition de prise en compte de ces âges est le crédit accordé au principe et à la réalité des lignées. S'excluent de cette démarche les tenants rigoureux de la phylogénie cladistique.

Par suite les nombreux remplissages du Quercy sont très variés par leur âge. Celui-ci a été étendu bien au-delà des limites inférieure et supérieure traditionnellement assignées à ces dépôts d'après leurs fossiles et leur corrélation aux faunes des bassins sédimentaires. Les données nouvelles s'étendent en outre aux terrains lacustres qui ont scellé le paléokarst sur la fin de la période oligocène (Chattien terminal – Aquitaniens), par le gisement de La Salle dans le calcaire à "*Helix*" (= *Wenzia ramondi*).

L'extension stratigraphique et chronologique des limites, venue trente ans après le début des fouilles et nonobstant la dissuasion et rétorsion des tutelles, est récente. Vers l'ancien, la faune du Bretou du MP 16 (Eocène moyen supérieur), un temps revendiquée la plus ancienne (Hartenberger *et al.*, 1974), a été remplacée à ce titre par des faunes des MP 14 (Laprade, Sudre *et al.*, 1990), 13-14 (Parnac, Gréalou, Astruc *et al.*, 2000, 2003), 13 (Cuzal, Marandat *et al.*, 1993), 10-11 (Vielase, Legendre *et al.*, 1992), 10 (Cazals, Astruc *et al.*, 2003), 8+9 (Pasturat, Astruc *et al.*, *ibid*). Plus ancien ne peut-être exclu dans la zone paléokarstique du grand Quercy, où des indices sont reconnus. Vers le récent, en dépit de l'ennoyage du

cause jurassique sous les dépôts lacustres aquitaniens, la faune de Crémat du Miocène inférieur, MN3 (Sigé *et al.*, 1991) montre la reprise d'un karst actif, lié à une circulation souterraine.

Pour la période classique, depuis l'Eocène moyen supérieur (MP 16) jusqu'à l'Oligocène supérieur (MP 28), la représentation de la faune est chronologiquement très serrée, par un nombre de localités qui n'a cessé de s'accroître (e.g. Maitre *et al.*, 2006b, ce volume). De nombreuses localités restent inédites, et leur nombre total, au-delà de 130, n'est pas établi précisément. Un tableau (Tab. 1) récapitule la distribution stratigraphique et chronologique actuellement connue des faunes du Quercy. Leurs fréquences en fonction des âges sont représentées dans un histogramme récent, déjà caduc mais conservant valeur indicative (Astruc *et al.*, 2003, fig. 3). Les périodes déficientes ou lacunaires restent celles de l'Eocène inférieur et moyen; certaines lacunes paraissent davantage conceptuelles (e.g. MP 27, *ibid*, 635).

3. INVENTAIRE SYSTÉMATIQUE

Dans le cas des faunes paléogènes du Quercy, les micromammifères sont :

1/ des animaux à régime alimentaire prédateur-entomophage opportuniste, terrestres, fousseurs, arboricoles, à mode locomoteur quadrupède, ou propulseur, ou encore aptes au vol actif. Dans ces différents registres il s'agit de petits marsupiaux (Metatheria) ou placentaires (Eutheria) de divers groupes de rang ordinal. Plusieurs de ceux-ci étaient regroupés par les anciens auteurs sous le terme d'insectivores, rassemblement hétérogène sans valeur phylogénique, mais toutefois commode (N.B. la classification supra-spécifique suit généralement McKenna & Bell, 1997, sauf le cas particulier des nyctithères, ici retenus dans les érinacéomorphes à l'égal des talpidés leurs vraisemblables parents). D'autres micromammifères sont les petits primates de la famille des microchoéridés (N.B. par convention les "plus grands" primates, adapidés, des faunes du Quercy, de même que quelques petits carnassiers, créodontes et carnivores, sont pris en compte au titre des Grands Mammifères dans un bilan parallèle à celui-ci, v Rémy & Sudre, 2006, ce volume). L'autre grand groupe de petits placentaires entomophages est celui des chiroptères.

2/ des animaux à régime alimentaire basalement végétarien, à base de graines, fruits, herbes, feuilles. Il s'agit ici des Glires, avec des rongeurs très variés, et marginalement des lagomorphes.

Deux tableaux, l'un (Tab. 2) pour les micromammifères entomophages s.l., l'autre (Tab. 3) pour les Glires (rongeurs + lagomorphes), donnent le détail de la composition, pour les gisements du Quercy, de ces deux grands ensembles, avec les principales subdivisions systématiques, ordres, familles, genres, espèces et leurs auteurs, gisements-types dans le Quercy quand ils sont connus, et principales références. Ces tableaux permettent une appréciation des espèces identifiées nommées, à l'exception des nombreuses formes en nomenclature ouverte (sauf dans les cas où elles ont valeur représentative pour un taxon de rang supérieur). A l'exception de quelques rares restant inédites, les localités fossilifères du Quercy sont recensées, avec leur âge MP, dans les Tableaux 4 et 5.

4. LACUNES ET FORMES RARES

Quoique très divers, le registre des micromammifères du Quercy comporte des lacunes, certaines remarquables et significatives. L'extrême rareté de certaines formes dans les périodes bien documentées est assimilable à ces manques et semble procéder d'une causalité du même ordre. Par contre l'absence de formes connues ailleurs n'est pas significative dans les périodes anciennes du Quercy (infra MP 16), documentées par peu de localités, celles-ci restreintes en taxons et/ou spécimens. Chez les entomophages terrestres, les groupes archaïques attestés ailleurs en Europe dans les mêmes grandes périodes le sont ici par des formes sub-monotypiques, relictés, comme *Pseudorhynchocyon*, *Didelphodus*, *Paroxyclaenus*, rares à l'échelle du Quercy. L'absence à ce jour de pantolestidés, classiques et relativement communs de l'Eocène moyen (e.g. *Buxolestes*) est marquante (N.B. problème du matériel allégué à ce titre : v Sigé & Crochet 2006, § *Pseudorhynchocyon cayluxi*). Chez les groupes plus modernes, certains représentants ante-Grande Coupure des Erinaceomorpha (*i.e.* les amphilémuriidés, Maitre *et al.*, 2006a) sont présents en de rares sites par de rares documents. Semblablement se note une certaine rareté des érinacéidés oligocènes, avec notamment la réduction à un unique spécimen d'*Amphechinus arvernensis* (Anciennes

Collections), (Crochet 1974, 146-148). Les nyctithères dilambdodontes (*Euronyctia*), communs aux mêmes époques en situation de bassin (e.g. Smith, 2006, ce volume), sont très rares en contexte paléokarstique, où par contre sont bien représentées les formes rectodontes (e.g. *Saturninia*). Cette ségrégation écologique des nyctithères a été interprétée en termes de morphologie fonctionnelle et adaptative (Sigé, 1997, 103-104). Les talpidés, absents des faunes quercinoises de l'Eocène supérieur, sont attestés dès cette époque en contexte de bassin (*Eotalpa* des Headon Beds). Par un spécimen unique, *Exœdaenodus schaubi* est le seul témoin au Quercy des dimylidés. Pour les Soricomorpha, on note leur faible représentation en général : les plésiosoricidés dont témoigne *Butselia* dans l'Oligocène inférieur, notamment de Belgique, sont absents. Un unique spécimen des Anciennes Collections (*Quercysorex primaevus*) représente les hétérosoricinés; quant aux soricinés une seule forme, *Srinitium marteli*, est signalée à L'Escoufle (MP 24-25) (Crochet, 1995, 44). Alors que les équivalents marsupiaux y sont spécifiquement divers et fournis, la documentation restreinte et sélective des entomophages placentaires dans les gisements du Quercy semble relever d'une causalité d'ordre géographique et écologique, quoiqu'une autre hypothèse argumente une densité fortement différentielle des taxons, et un état incomplet des données (Escarguel & Legendre, 2006, ce volume). Les groupes absents ou rares au Quercy sont présents ailleurs, dans des contextes différents, notamment par la présence des eaux en surface, alors que sur le plateau karstifié ces eaux sont essentiellement souterraines. Les rares restes témoignant de ces groupes au Quercy sont interprétables comme résultant d'une prédation et transport, sur un modèle actualiste (e.g. Maitre *et al.*, à paraître, à propos des amphilémuridés).

Les chiroptères sont communs, divers et représentés par un matériel abondant dans les gisements du Quercy. De façon quasi-exclusive, ils documentent la faune cavernicole et sont fossilisés pratiquement dans leurs habitats. Les chiroptères arboricoles ne sont pas représentés, alors qu'il en existait, en proportion égale voire supérieure, dans le milieu forestier sur la cause lui-même et sa proche périphérie. En témoignent le vespertilionidé du Batut dans l'Eocène supérieur du bassin de Varen à proximité de St-Antonin-Noble-Val (Muratet *et al.*, 1985), comme d'autres formes européennes, en grande part inédites, dans l'intervalle chronologique du Quercy. *Archaeopterus transiens*, de l'Oligocène inférieur de Vénétie en Italie est un mégachiroptère vraisemblable (Habersetzer & Storch, 1987), et ce sous-ordre est différencié dès l'Eocène en Asie du Sud-Est (Ducrocq *et al.*, 1993). Le seul indice de mégachiroptère au Quercy est une canine inférieure, douteuse, du Mas de Pauffié (MP 26). A l'exception de *Rousettus* les très divers mégachiroptères actuels, tous paléotropicaux, ne sont pas cavernicoles; des formes fossiles proches de *Rousettus* sont décrites du paléokarst miocène méditerranéen (Aguilar *et al.*, 1986, Sigé & Aguilar, 1987).

Chez les rongeurs les écureuils volants (Petauristinae), écologiquement liés à la présence de grands arbres, ne sont pas connus dans le Quercy, alors qu'ils sont attestés en Allemagne au début de l'Oligocène. De même les castoridés semblent absents des faunes quercinoises, à l'exception de l'espèce signalée à Portal, MP 28 (v infra).

5. GRANDES PHASES DE L'ÉVOLUTION DES FAUNES

Les micromammifères du Quercy restituent dans une bonne mesure trois grandes phases et un événement majeur de l'histoire évolutive des faunes d'Europe occidentale au long de l'ère tertiaire.

5.1. Faune tropicale ouest-holarctique de l'Eocène inférieur

Cette première phase était inconnue dans le Quercy jusqu'aux années 90. Elle y exprime et corrobore une réalité classique du peuplement mammalien d'Europe occidentale. Au Quercy, il s'agit d'un petit nombre de gisements, présentement trois, de l'Eocène inférieur, Pasturat (= Pa) MP 8+9, Cazals (= Ca) MP 10, Vielase (= Vi) MP 10. Ils sont signalés ou étudiés *in* Legendre *et al.*, 1992 (Vi), Astruc *et al.*, 2003 (Pa, Ca), Maitre *et al.*, 2006a (Pa). Les micromammifères de ces gisements sont en majeure part des représentants de taxons anciens dont la dispersion s'étend de part et d'autre de l'Atlantique Nord. Cette communauté faunique ouest-holarctique est classiquement imputée à l'effet actif ou récent, à cette époque ancienne (ca 52 à 50 Ma) d'une communication terrestre au Nord de l'océan Atlantique en formation. Ces taxons partagés sont les suivants : ? *Peradectes* (Vi), *Apatemyidae* (Vi), *Apatemys* (Pa), *Didelphodus* (Pa, Vi), *Macrocranion* (Pa), *Archaeonycteridae* (Vi), *Ischyromyidae* (Vi, Ca). Ils sont représentés par ailleurs dans les gisements

de l'Eocène inférieur ouest-européen, notamment du Bassin de Paris. De rares formes dénotent précocement une tendance endémique, comme à Vielase MP 10 le microchœridé *Pivetonia* sp.

5.2. Faune tropicale endémique et relictuelle de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale

Une deuxième phase couvre une partie importante de l'Eocène moyen (MP 13, 14, 16), dont manque la partie inférieure, et de façon dense et complète l'Eocène supérieur (MP 17a, 17b, 18, 19, 20). Pour cette période deux des faunes quercinoises sont choisies comme faunes-types de l'échelle MP, Perrière du 17b, Escamps du 19. Cette séquence a sa limite supérieure naturelle avec l'événement faunistique de la Grande Coupure (v infra), du moins son acmé. Cette grande période va de ca 44 à ca 34 Ma.

Le peuplement micromammalien est le mélange d'un fonds relictuel, relativement peu évolutif, et de formes qui réalisent une évolution et une radiation de caractère endémique, dans un cadre géographique concentré sur la zone ouest-européenne, manifestant peu d'échanges, dans l'état des données, avec les aires continentales les plus proches (Afrique, plaque arabique, Asie continentale). Les formes relictuelles sont des taxons généralement monotypiques, survivants plutôt conservateurs de souches holarctiques anciennes, *Pseudorhynchocyon* (Leptictida), *Heterohyus* (Apatotheria), *Paroxyclaenus* (d'un groupe européen endémique des Pantolestes). Des chiroptères archaïques persistent à l'état relictuel dans l'Eocène moyen et supérieur, par des archéonyctéridés ou des formes reliées (e.g. vraisemblablement *Necromantis*, questionnable comme mégadermatidé). Des rongeurs anciens, ischyromyidés, sont également prolongés, quoique raréfiés, dans ces faunes (jusqu'au MP 18 à Sainte-Néboule).

L'évolution originale, de caractère endémique, l'apparition de types nouveaux, et leur diversification, surviennent rapidement dans certains groupes. Les amphilémuridés sont en voie de nette différenciation, dont témoignent au Quercy (et ailleurs en Europe) des formes génériques et spécifiques variées, dont certaines nouvelles (Maitre *et al.*, 2006a). Les nyctithères (*Saturninia* sur la séquence MP 13 à 20, les amphidozothériinés dès le MP 19 et en raréfaction dans l'Oligocène) ont une diversification spécifique et des populations fournies, dénotant leur adéquation écologique, arboricole, sur le plateau paléokarstique. Une situation assez parallèle est celle des didelphidés, diversifiés en lignées spécifiques souvent de grande longévité. Chez les chiroptères des types variés d'emballonuridés, formes anciennes des MP 13-14, proches de *Tachypteran*, puis *Vespertiliavus* plus moderne dès Laprade (MP 14), vespertilionoïdés (*Stehlinia* diversifié dès Cuzal, MP 13, et ailleurs en dehors du Quercy), témoignent de radiations spécifiques, considérées endémiques européennes par défaut d'informations concurrentes. Dès le MP 16 et au-delà, les faunes du Quercy montrent la présence d'hipposidéridés variés, par trois unités basiques (*Pseudorhinolophus*, *Palaeophyllophora*, *Vaylatsia*) dont chacune réalise une radiation endémique de lignées durables. *Vespertiliavus*, *Stehlinia*, et à peine plus tard les molossidés avec *Cuvierimops*, complètent cette faune par leurs propres radiations, plus ou moins amples ou à l'opposé restreintes (*Cuvierimops*).

Dans la même période les petits primates tarsiiformes, microchœridés, réalisent une diversification originale, endémique, par différentes petites formes dès l'Eocène moyen MP 13 et 14 à Cuzal et Laprade (*Pivetonia* cf. *isabena*, *Nannopithecus* cf. *filholi*), puis une gamme plus étendue au MP 16 et 17 (*Pseudoloris parvulus*, *Necrolemur* cf. *antiquus*, *N. major*), lignées prolongées plus ou moins au-delà par d'autres stades, dont *N. antiquus* et *Microchœrus*.

Dans la période finale de l'Eocène la faune de micromammifères entomophages du Quercy, quoique moins bien documentée que les précédentes, reflète une diminution de la diversité générale, en même temps que l'apparition de certains taxons. Dès le MP 19 à Escamps, *Amphidozotherium cayluxi* et formes reliées (Sigé, 1976) documentent un groupe particulier de nyctithères (amphidozothériinés) qui se prolongera dans l'Oligocène. Plusieurs taxons et lignées ont leur dernière manifestation avant la limite Eo-Oligocène (Sigé & Crochet, 2006, ce volume), ainsi : *Amphiperatherium bourdellense* MP 17, *A. fontense* 18, *Peratherium bretouense* 16, *P. cuvieri* 20, *P. perrierense* 17; *Pseudorhynchocyon cayluxi* 19, *Heterohyus nanus* 19, *H. sudrei* 17, *H. pygmaeus* 17, *Saturninia gracilis* 20, *S. pelissiei* 18, *S. beata* 18, *Gesneropithecus grisollensis* 16, *Echinolestes quercyi* ?17, *Amphilemur oltinus* 17a; les chiroptères également perdent

certaines lignées (e.g. *Necromantis*). Cette réduction progressive de la diversité, dans l'écosystème forestier tropical humide de la période, est sans doute lié à une réduction des ressources alimentaires jusque-là pérennes, comme par l'apparition ou l'accentuation d'un cycle saisonnier, dans un contexte de détérioration climatique. Cette réduction de diversité, comme l'apparente (et précoce) immigration d'*Amphidozotherium*, s'inscrivent dans le bilan des extinctions et immigrations de la Grande Coupure (v infra).

Chez les Glires et essentiellement les rongeurs, au passage Eocène moyen MP 16 – Eocène supérieur MP 17a, le groupe ancien des rongeurs ischyromyidés disparaît presque totalement (*Plesiarctomys* est cependant présent à Ste-Néboule, MP 18), alors que se développent les thériddyidés – groupe endémique à diversification strictement européenne (Hartenberger, 1973a, 1973b, 1990). Ils sont apparus à l'Eocène moyen avec déjà plusieurs genres différents – ce qui laisse envisager une immigration – et connaissent leur apogée à l'Eocène supérieur – Oligocène inférieur. Ils se répartissent en deux groupes bien différents par leurs modalités évolutives :

1/ des formes qui resteront brachyodontes et évolueront par modification de l'ornementation de leur surface occlusale (granulations, tubercules et crêtes supplémentaires, séléodontie); elles s'éteindront à l'Oligocène inférieur;

2/ des formes, d'abord brachyodontes, dont la hauteur de la couronne dentaire augmente progressivement, acquérant l'hypsodontie à des vitesses plus ou moins rapides selon les groupes et les périodes; leur évolution se poursuivra jusqu'à la fin de l'Oligocène. A noter la présence semblant fugace, à Lavergne MP 16, d'un genre hyperhypsodonte, *Bernardia* (Vianey-Liaud, 1991b), et le développement de *Patriotheridomys* par hypsodontie progressive, de MP 18 à MP 20 (Vianey-Liaud & Ringeade, 1993). Ces deux genres sont peut-être arrivés également par immigration, et dans ce cas la question de leur origine géographique est posée.

Les rongeurs de petite taille sont représentés par les gliridés, attestés en Europe dès l'Eocène inférieur, qui ne subissent pas immédiatement d'importantes diversifications; leur radiation interviendra seulement à la fin de l'Eocène, pour donner naissance à au moins 5 sous-familles qui, pour la plupart, se poursuivront jusque dans le Miocène inférieur. Au Quercy, ce sont les genres *Glamys* et *Gliravus* qui sont les mieux représentés et qui poursuivront leur évolution jusqu'au MP 28.

A l'Eocène supérieur une différenciation géographique dans la composition des faunes – qui se poursuivra dans l'Oligocène inférieur – a pu être mise en évidence : dans le Jura souabe on observe une abondance des formes brachyodontes et la rareté des *Theridomys* et *Issiodoromys*; inversement, au Quercy ce sont les *Theridomys* et *Issiodoromys* qui sont les plus abondants. Les milieux seraient plus humides et la forêt plus dense en Allemagne du Sud, alors qu'en Angleterre à la même époque, les milieux seraient plus ouverts et plus arides que dans le sud de la France (Legendre, 1989 ; Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1975).

Les fluctuations du nombre des espèces dans le Quercy suivent grossièrement celles de la courbe isotopique obtenue en domaine marin, les disparitions étant corrélées à de basses températures océaniques. En particulier, une chute de diversité se produit dès le niveau MP 18 et se poursuivra par la disparition de nombreuses formes endémiques avec un maximum au MP 20. C'est l'un des deux volets de la Grande Coupure de Stehlin. Il est mis en relation avec une chute importante de température océanique à la fin de l'Eocène (TEE = Terminal Eocene Event; e.g. Legendre, 1987a), événement replacé au début de l'Oligocène (Early Oligocene cooling; e.g. Prothero & Berggren, Eds. 1992). La diversité spécifique maximale des rongeurs à la fin de l'Eocène est observée à Gousnat (MP 18), avec 12 espèces et principalement des thériddyidés brachyodontes ou faiblement hypsodontes. Au niveau d'Escamps (MP 19), quelques formes évoluent vers une hypsodontie assez forte, indiquant l'extension probable d'espaces plus ouverts à proximité des milieux forestiers. La diversité des thériddyidés brachyodontes à faiblement hypsodontes décroît beaucoup jusqu'au début de l'Oligocène, en relation probable avec le maximum du refroidissement climatique.

5.3. Renouveau de la Grande Coupure et faune recomposée de l'Oligocène

Dès le premier niveau oligocène (MP 21), les faunes du Quercy enregistrent l'arrivée de familles

immigrantes, nouvelles pour l'Europe (Lopez-Martinez & Thaler, 1974). Parmi les entomophages terrestres, l'érinacéidé *Tetracus* arrive très tôt (MP 20-21, Legendre *et al.*, 1995). L'arrivée des autres familles (talpidés, soricidés, ...) semble s'échelonner plus tardivement (avec toutefois, comme déjà noté, l'incidence d'une relative inadéquation de ces formes à l'égard du plateau calcaire karstifié). Notons toutefois que *Quercysorex primaevus*, d'âge inconnu car provenant des Anciennes Collections, et encore jamais retrouvé, est une forme d'hétérosoriciné extrêmement primitive et pourrait provenir d'un niveau ancien de l'Oligocène. Les premiers représentants, attestés à Ravet (MP 21), des lagomorphes ochotonidés, ne s'installeront pas durablement. Ils réapparaîtront, hors-Quercy, dans les derniers niveaux de l'Oligocène. Les rongeurs aplodontidés (immigrants via l'Asie d'une lointaine origine américaine), les sciuridés – représentés par des écureuils terrestres – resteront relativement rares au cours de l'Oligocène, alors que les écureuils volants (pétauristinés) n'atteindront pas le Quercy. Les castoridés en sont absents, bien qu'ils soient connus en Belgique dès le MP 21 à Hoogbutsel, puis en MP 24-25 dans le Sud-Est de la France; *Steneofiber* est toutefois signalé dans les niveaux supérieurs du Quercy (à Portal, MP 28), en même temps que ce genre est signalé dans le paléokarst de Gaimersheim en Allemagne (Freudenberg, 1941). Les éomyidés ne sont pas rencontrés au Quercy avant le MP 23, bien qu'ils soient connus dès le MP 21 dans le Nord du Massif Central à Ronzon; leur radiation sera bien plus tardive (MP 28). Parmi les cricétidés les premiers Eucricetodontinae apparaissent au MP 21 avec *Atavocricetodon atavus*; les arrivées de *Pseudocricetodon* (MP 23), *Paracricetodon* (MP 25), *Melissiodon* (MP 25-26) semblent plus tardives. *Heterocricetodon* au MP 26 pourrait dériver sur place d'un Pseudocricetodontinae; quelques-uns de ces genres sont signalés plus précocement en Allemagne et en Roumanie (Baciu & Hartenberger, 2001; Legendre, 1987b). Un certain nombre de ces cricétidés (genres *Eucricetodon*, *Pseudocricetodon* et *Melissiodon*) se poursuivront dans le Miocène jusqu'en MN3-4.

Outre son volet d'extinctions de la période finale de l'Eocène, la Grande Coupure est représentée de façon spectaculaire par le renouvellement faunique de l'Oligocène inférieur et prolongé par la suite, qui inclut aussi dans son cortège des grands mammifères (Brunet, 1979 ; Rémy & Sudre, 2006, ce volume). Cette immigration résulte de l'établissement de voies de passages terrestres au Nord-Est de l'Europe, en particulier par la fermeture du détroit de Turgai, permettant des échanges avec un centre de diversification asiatique, et même au-delà avec l'Amérique. Cependant les conditions climatiques ne deviennent favorables que plus tard à l'implantation durable et à la diversification. Pour les entomophages terrestres, l'érinacéidé *Neurogymnurus* n'est signalé qu'à partir du MP 25 au Quercy; ce même genre et *Tetracus* n'y dépassent pas le MP 26, alors qu'*Amphexinus*, connu ailleurs comme arrivant tardif, n'est signalé au Quercy que dans les Anciennes Collections (i.e. sans précision d'âge). Les talpidés, envisagés de nature autochtone européenne (Crochet, 1995, 71), sont diversifiés à partir du MP 24, et ils poursuivent ce développement dans les niveaux ultérieurs. Les petits soricidés, très rares au Quercy, sont signalés au MP 25, alors que les plus grands (hétérosoricinés, exception faite du *Quercysorex* présumé précoce, v ante) n'apparaissent pas avant le MP 28, par *Dinosorex* à Pech Desse. Dans ce même site est signalé (Rémy *et al.*, 1987) un plésiosoricidé, *Plesiosorex*, forme connue dès le MP 26 à Marseille St-André. Une diversification importante et sans doute des immigrations, comme aussi dans la plupart des familles de rongeurs, se produisent en Europe autour du MP 25.

La Grande Coupure au sens strict n'est pas très sensible chez les chiroptères, du moins la faune cavernicole implantée dans le Quercy, où les diverses lignées de l'Eocène semblent pour la plupart se prolonger dans les niveaux de l'Oligocène inférieur (e.g. Sigé & Legendre, 1983). Des apparitions y seront vraisemblablement détectées (Maitre, en progrès), comme le suggère un vespertilionidé myotodonte de Baraval (MP 22). Enfin, un groupe de micromammifères entomophages terrestres, bien établi et spécifiquement diversifié, celui des didelphimorphes, comporte certaines lignées qui, dans les deux genres *Peratherium* et *Amphiperatherium*, se prolongent depuis l'Eocène jusqu'à des niveaux élevés dans l'Oligocène, la Grande Coupure ne semblant pas produire ici un effet direct sensible.

Après la Grande Coupure, la grande majorité des rongeurs arrivants sont des formes brachyodontes. Les théridomyidés, plus hypsodontes, vont se cantonner dans l'exploitation des milieux ouverts selon deux orientations différentes : chez les issidoromyinés la surface dentaire occlusale se réduit à deux lobes, tandis que la hauteur de la couronne augmente très fortement; chez les théridomyinés l'évolution va dans le

sens de la formation de lamelles concentriques reliées par du ciment (téniodontie), renforçant la résistance de la dent à l'abrasion (Legendre *et al.*, 1991, Vianey-Liaud, 1991a, 1998, Vianey-Liaud & Ringeade, 1993). Du MP 25 au MP 28, la diversification des thériodomyidés avec augmentation de l'hypsodontie s'accroît, alors que les thériodomorphes peu hypsodontes se raréfient, pour disparaître au MP 26; ces disparitions concernent en majeure partie des survivants de la Grande Coupure. Au MP 26, les dipodidés, formes plutôt steppiques, s'installent à la faveur de milieux où se marque une nette tendance d'ouverture et d'aridité.

Cette même période, MP 25-26, enregistre des apparitions chez les chiroptères. Dans les faunes du MP 25, Le Garouillas etc (Sigé & Menu, 1995) sont présents, par plus d'une espèce, des vespertilionidés myotodontes (*Leuconoe*), attestés ailleurs en milieu non karstique, et également dans les karsts d'Allemagne (Ziegler, 2000). Au Mas de Pauffié (MP 26) est notée : la présence de nyctérididés, famille actuelle tropicale de l'Ancien Monde, déjà rapportée en milieu non karstique à Verneuil, Massif Central (Hugueney, 1984); et encore, avec doute, celle de mégachiroptères, attestée en Languedoc dès la fin de l'Oligocène et au-delà, en contexte karstique (Sigé & Aguilar, 1987).

La période des derniers remplissages oligocènes du Quercy (MP 28), bien documentée par les faunes de Pech-Desse, Pech-du-Fraysse, Portal, voit s'initier le retour de conditions plus chaudes et humides, mieux exprimées encore, et ailleurs, à la fin de l'Oligocène. Notamment chez les rongeurs, les formes de milieu fermé prédominent, et s'amorce une diversification des éomyidés, accompagnée d'une forte représentation pouvant aller jusqu'à la pullulation. Comme noté plus haut les soricomorphes s'enrichissent de nouveaux taxons. Précurseur d'un groupe original diversifié dans le Néogène européen, le dimyлід *Exoedaenodus* des Anciennes Collections, non retrouvé à ce jour, provient vraisemblablement d'une des dernières faunes. Des chiroptères nouveaux, comme l'actuel *Taphozous*, emballonuridé de vaste répartition paléotropicale, apparaissent dans ces faunes et y témoignent d'immigrations récentes, possiblement sporadiques (Rémy *et al.*, 1987).

5.4. Relais vers les faunes néogènes

Après ceux du MP 28 les remplissages karstiques du Quercy sont scellés par les dépôts lacustres du bassin d'Aquitaine progradant vers l'Est et le Nord, et l'activité paléokarstique est interrompue et fossilisée. Des témoins de la faune mammalienne peuvent toutefois être obtenus dans ces sédiments de couverture. Un faciès favorable dans le calcaire à "*Helix*" *ramondi* a livré à La Salle deux espèces de rongeurs (un cricéidé, *Adelomyarion vireti*, et un éomyidé, *Rhodanomys transiens*), attestant la présence d'Oligocène terminal et attribuables au MP 30 (Sigé *et al.*, 1995).

Après une lacune de ca 7 millions d'années une reprise karstique est attestée à Crémat, en Quercy, par un remplissage phosphaté exploité, et fossilifère (Sigé *et al.*, 1991). Riche de 24 espèces de mammifères, dont 13 de rongeurs, et particulièrement 8 de gliridés, il s'insère parfaitement dans le cortège faunique des gisements miocènes du MN 3 (Burdigalien inférieur), à ca 21 MA. Sa faune de chiroptères (notamment par les hipposidéridés et les molossidés) en fait un relais vers les faunes paléokarstiques miocènes du Bas-Languedoc, et de celles plus continentales de Suisse et d'Allemagne (e.g. Rachi, 1983).

Remerciements. Les auteurs ont reçu à divers égards un soutien apprécié d'Elodie Maitre, Serge Legendre, Jean-Pierre Aguilar, Marc Godinot, Bernard Marandat, Nicole Ferrière.

Références bibliographiques

La compilation des auteurs cités comme impliqués dans la connaissance des micromammifères du Quercy menaçant de prendre une longue place dans ce court mémoire, le choix est fait d'en donner ici une liste abrégée et renvoyer le lecteur aux références in extenso compilées dans la série Bibliography of Fossil Vertebrates (Memoirs, The Geological Society of America), accessible par internet (Bibliography of fossil vertebrates on line, google : <http://www.bfvol.org>). Cette série étant interrompue après le volume 1993, les références des travaux cités parus après cette date, ou absents de cette série, sont données in extenso.

LISTE ABRÉGÉE

- AGUILAR, J.-P., *et al.* 1986; AYMARD, A. 1846; AYMARD, A. in PICTET, F. J. 1853;
 BAHLO, E. 1975 ; BLAINVILLE, H.M.D. de 1838-1840 ; BRAVARD, A. in GERVAIS, P. 1848-1852, BRUNET, M. 1979;
 CHANTRE, E. & GAILLARD, C. 1897; COMTE, B. & VIANEY-LIAUD, M. 1987; CROCHET, J.-Y. 1974, 1979, 1995;
 CRUSAFONT-PAIRO, M. 1967;
 DAAMS, R. 1981; DE BRUIJN, H. 1966; DEHM, R. 1935, 1937, 1950; DELFORTRIE, E. 1872; DEPÉRET, C. 1892,
 1917; DUCROCQ, S. *et al.* 1993;
 ENGESSER, B. 1976, 1982;
 FILHOL, H. 1872, 1873, 1874, 1876, 1877, 1880, 1883, 1884, 1890, 1892; FISCHER, P. 1829; FREUDENBERG, H.
 1941;
 GAD, J. 1987; GERVAIS, P. 1848-1852; GÈZE, B. 1938; GODINOT, M. 1988;
 HABERSETZER, J. & STORCH, G. 1987; HAND, S. 1984; HARTENBERGER, J.-L. 1969, 1971, 1973a, 1973b, 1976,
 1990; HARTENBERGER, J.-L. & SCHMIDT-KITTLER, N. 1987; HUGUENEY, M. 1967, 1969, 1971, 1976, 1984;
 HÜRZELER, J. 1944;
 LAIZER, L. de & PARIEU, de 1839; LAVOCAT, R. 1952; LEGENDRE, S. 1987a, 1987b, 1989; LEGENDRE, S. *et al.*
 1991, 1992; LOPEZ, N. & THALER, L. 1974; LOUIS, P. & SUDRE, J. 1975;
 MAJOR, C.J.F. 1873; MARANDAT, B. *et al.* 1993; MAYR, H. 1979; MISONNE, X. 1957; MURATET, B. *et al.* 1985;
 PICTET, F.J. 1855; POMEL, A. 1852, 1853;
 RACHL, R. 1983; RÉMY, J.A. *et al.* 1987; REVILLIOD, P. 1917, 1920, 1922;
 SCHLOSSER, M. 1884, 1887; SCHMIDT-KITTLER, N. 1971; SCHMIDT-KITTLER, N. & VIANEY-LIAUD, M. 1975, 1979,
 1987; SCHREUDER, A. 1940; SIGÉ, B. 1968, 1975, 1976, 1978, 1988, 1990, 1991; SIGÉ, B. & AGUILAR, J.-P.
 1987; SIGÉ, B. & LEGENDRE, S. 1983; SIGÉ, B. *et al.* 1979, 1991; STEHLIN, H.G. 1916, 1940; STEHLIN, H.G.
 & SCHAUB, S. 1951; SUDRE, J. *et al.* 1990;
 TEILHARD, P. 1922; THALER, L. 1966, 1969;
 VIANEY-LIAUD, M. 1972, 1974, 1975, 1976, 1977, 1985, 1989, 1991a, 1991b; VIANEY-LIAUD, M. & RINGEADE, M.
 1993; VIRET, J. 1930;
 WEITHOFER, A. 1887; WOOD, A.E. 1970.

LISTE IN EXTENSO

- ASTRUC, J.G., ESCARGUEL, G., MARANDAT, B., SIMON-COINÇON, R. & SIGÉ, B. (2000) – Floor-age constraining of
 a tectonic paroxysm of the Pyrenean orogen. Late Middle Eocene mammal age of a faulted karstic filling of the
 Quercy phosphorites, south-western France. *Geodinamica Acta*, 13 : 271-280.
 ASTRUC, J.G., HUGUENEY, M., ESCARGUEL, G., LEGENDRE, S., RAGE, J.-C., SIMON-COINÇON, R., SUDRE, J. &
 SIGÉ, B. (2003) – Puycelci, nouveau site à vertébrés de la série molassique d'Aquitaine. Densité et continuité
 biochronologique dans la zone Quercy et bassins périphériques au Paléogène. *Geobios*, 36 : 629-648.
 BACIU, C. & HARTENBERGER J.-L (2001) – Un exemple de corrélation marin-continentale dans le Priabonien de
 Roumanie, remarques sur la Grande Coupure. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 333, 441-
 446.
 BARGHOORN, S. F. (1977) – New Material of *Vespertiliavus* Schlosser (Mammalia, Chiroptera) and Suggested
 Relationships of Emballonurid Bats Based on Cranial Morphology. *Am. Mus. Novitates*, New York, n° 2618, 1-29.
 CROCHET, J.-Y. (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy
 (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 4. Marsupiaux et Insectivores. *Palaeontographica*
 Abt. A, Stuttgart, Bd. 236, 39-75
 ESCARGUEL, G. (1999) – Les rongeurs de l'Eocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. Systématique,
 phylogénie, biochronologie et paléobiogéographie des niveaux repères MP 7 à MP 14. *Palaeovertebrata*, 28 (2-4,
 89-351.
 ESCARGUEL, G. & LEGENDRE, S. (2006) – Deep-time analysis of a meta-community dynamics : the case study of the
 Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif-Central, France). *Strata*, sér. 1, vol. 13, 243-271.
 ESCARGUEL, G., MARANDAT, B. & LEGENDRE, S. (1997) – Sur l'âge numérique des faunes de mammifères du
 Paléogène d'Europe occidentale, en particulier celles de l'Eocène inférieur et moyen. In Aguilar J.-P., Legendre S.
 & Michaux J. (eds), Actes du congrès BiochroM'97, *Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Études*,
 Institut de Montpellier, 21 : 443-460.
 FREUDENTHAL, M. (1986) – The Early Oligocene rodent fauna of Olalla 4A (Teruel, Spain). *Scripta Geologica*, Leiden,
 112 : 1-67.
 LE GALL C. (2001) – Evaluation de la durée de dépôt d'un remplissage paléokarstique : le cas de Baraval (phosphorites
 du Quercy). *Mémoire de D.E.A. Paléontologie et Environnements sédimentaires*, Université Claude Bernard –
 Lyon 1, 50 p. (inédit).

- LEGENDRE, S., MARANDAT, B., RÉMY, J. A., SIGÉ, B., SUDRE, J., VIANEY-LIAUD, M., CROCHET, J.-Y., GODINOT, M. (1995) – Coyrou 1-2, une nouvelle faune de mammifères des phosphorites du Quercy, niveau intermédiaire (MP 20-21) proche de la “Grande Coupure”. *Géologie de la France*, n° 1, 1995 : 63-68.
- MAITRE, E., ESCARGUEL, G. & SIGÉ, B. (= Maitre *et al.* 2006a). Amphilemuridae (Lipotyphla, Mammalia) éocènes d'Europe occidentale : nouvelles données taxonomiques. *Comptes-Rendus Palevol*, 5 (6) : 813-820.
- MAITRE, E., HUGUENEY, M., ASTRUC, J. G., CROCHET, J.-Y., ESCARGUEL, G., GODINOT, M., LEGENDRE, S., MARANDAT, B., MOURER-CHAUVIRÉ, C., RAGE, J.-C., RÉMY, J. A., SIMON-COINÇON, R., SUDRE, J., VALETTE, P. & SIGÉ, B. (= Maitre *et al.* 2006b) – Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy. *Strata*, sér. 1, n° 13, 113-125.
- MAITRE, E., ESCARGUEL, G. & SIGÉ, B. (= Maitre *et al.* à paraître) – Amphilemuridae (Lipotyphla, Mammalia) éocènes d'Europe occidentale, nouvelles données, systématique et phylogénie. *Palaeontographica* (soumis).
- McKENNA, M. C. & BELL, S. K. (1997) – Classification of Mammals Above the Species Level. *Columbia University Press*, New York, 631 p.
- MENU, H., HAND, S. & SIGÉ, B. (2002) – Oldest Australian vespertilionid (Microchiroptera) from the early Miocene of Riversleigh, Queensland. *Alcheringa*, Sydney, vol. 26, 319-331.
- PROTHERO, D.R. & BERGGREN, W. A., eds. (1992) – Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. *Princeton University Press*, 568 p.
- RÉMY, J. A. & SUDRE J. (2006) – L'apport des faunes du Quercy dans la connaissance des grands mammifères. *Strata*, sér. 1, vol. 13, 175-187.
- SIGÉ, B. (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 5. Chiroptères. *Palaeontographica* Abt. A, Stuttgart, Bd. 236, 74-124.
- SIGÉ, B. (1997) – Les Mammifères insectivores des nouvelles collections de Sosis et sites associés (Eocène supérieur, Espagne). *Geobios*, Lyon, vol. 30 (1) : 91-113.
- SIGÉ, B. & CROCHET, J.-Y. (2006) – Marsupiaux, insectivores s.l., chiroptères, créodontes et carnivores paléogènes d'Europe décrits ou révisés d'après les nouvelles collections du Quercy (SW France). *Strata*, sér. 1, vol. 13, 189-210.
- SIGÉ, B., HUGUENEY, M., CROCHET, J.-Y., LEGENDRE, S., MOURER-CHAUVIRÉ, C., RAGE, J.-C., & SIMON-COINÇON, R., (1998). Baraval, nouvelle faune de l'Oligocène inférieur (MP 22) des phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des remplissages karstiques. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, vol. 134 : 85-90.
- SIGÉ, B. & LEGENDRE, S. (1997) – Un outil de la stratigraphie du Tertiaire continental : l'échelle de niveaux-repères de mammifères. Principes et spécificité; intérêt relié des faunes karstiques. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), Actes du congrès BiochroM'97, *Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Etudes*, Institut de Montpellier, 21 : 47-54.
- SIGÉ, B. & MENU, H. (1995) – Vespertilionidae (pars, pp. 109-105 in SIGÉ 1995).
- SMITH, R. (2006) – Le genre *Euronyctia* (Nyctitheridae, Mammalia) en Europe occidentale. *Strata*, sér. 1, vol. 13, 227-239.
- STORCH, G., SIGÉ, B. & HABERSETZER, J. (2002) : *Tachypteron franzeni* n. gen., n. sp., earliest emballonurid bat from the Middle Eocene of Messel (Mammalia, Chiroptera). *Paläontologische Zeitschrift*, 76 (2) : 189-199.
- VIANEY-LIAUD, M. (1994) – La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe occidentale et sa descendance oligocène. *Münchner Geowissenschaft Abhandlungen A*, 26 : 117-160.
- VIANEY-LIAUD, M. (1998) – La radiation des Theridomyinae (Rodentia) à l'Oligocène inférieur : modalités et implications biochronologiques. *Geologica et Palaeontologica*, Marburg, 32 : 253-285.
- VIANEY-LIAUD, M. (2003) – Gliridae (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène européen : origine de trois genres miocènes. *Coloquios de Paleontologia*, Madrid, vol. extr. 1 : 669-698.
- ZIEGLER, R. (2000) – The bats (Chiroptera, Mammalia) from the Late Oligocene Fissure Fillings Herrlingen 8 and Herrlingen 9 near Ulm (Baden-Württemberg). *Senckenbergiana lethaea*, 80, 2 : 647-683.

Systeme	Etage	MN/MP	Agés num.*	Faunes du Quercy gisements principaux	
Miocène inférieur	Burdigalien	4	20,00	Crémat	
		3	21,00		
	Aquitanién	2	22,00		
		1	23,00		
Oligocène	Chattien	30	23,70	La Salle	
		29	24,78		
		28	25,66		
		27	26,00		
		26	26,87		
	Rupélien	25	28,25	Pech du Fraysse, etc Mas de Pauffié, etc Le Garouillas, etc Lébratières 14 Itardies, etc Mas de Got, etc Aubrelong 1, etc	
		24	29,53		
		23	30,56		
		22	30,17		
		21	33,00		
Eocène	supérieur	20	34,37	Coyrou 1-2 Tabarly, etc Escamps, etc Ste-Néboule, etc Perrière, etc Aubrelong 2, etc	
		19	34,44		
		18	35,50		
		17b	36,52		
		17a	37,38		
	moyen	Bartonien	16	38,39	Le Bretou, etc Laprade Cuzal Parnac, ? Gréalou
			15	39,89	
		14	41,68		
		13	44,64		
		Lutétien	12	45,16	
inf.	Yprésien	11	46,28	Vielase, Cazals Pasturat	
		10	50,01		
		8 + 9	52,03		
Paléo. sup.	Thanétien	6	53,59		
		5	58,00		
		1-5	62,00		

Tableau 1. Distribution stratigraphique, biochronologique et chronologique des faunes de micromammifères du Quercy. Les âges numériques sont ceux élaborés par Escarguel *et al.*, 1997. G.C. : Grande Coupure ; 1 : faune ouest-holarctique de l'Eocène inférieur ; 2 : faune relictuelle et endémique de l'Eocène moyen et supérieur ; 3 : faune recomposée et endémique de l'Oligocène.

TAXONS SUPERIEURS Tableau 2a	ESPECE *: type du Quercy	AUTEUR	COMPLEMENTS	MP	GISEMENTS.QUERCY (cap.: LOCALITE-TYPE)
DIDELPHIMORPHIA					
Paradectidae					
? <i>Paradectes</i>					
Herpetotheriidae					
<i>Amphiperatherium</i>					
	? <i>mutigenensis</i>	Crochet 1979	Legendre et al. 1992	10	Quercy N-C: Vielase
	<i>ambiguum*</i>	Filhol 1877	v Sigé & Crochet 2006 (= réf. SC-6)	19-23	QUERCY A-C; Quercy N-C: Aubrelong 1 etc, v SC-6
	<i>basibeigense</i>	Crochet 1979	Sudre et al. 1990	14	Quercy N-C: Laprade
	<i>bourdellense*</i>	Crochet 1979	v SC-6	9-17	Quercy N-C: LE BRETOU
	<i>exile</i>	(Gervais 1848-1852)	v SC-6	18-30	Quercy N-C: Escamps etc, v SC
	<i>fontense</i>	Crochet 1979	v SC-6	16-18	Quercy N-C: La Bouffie etc, v SC-6
	<i>goethei</i>	Crochet 1979	Sudre et al. 1990, Marandat et al. 1993	13-14	Quercy N-C: Laprade, Quzal
	<i>lamandini*</i>	Crochet 1979	v SC-6	? 10-25	LAMANDINE-HTE, A-C; Quercy N-C: Carvalé etc, v SC-6
	<i>minutum</i>	(Aymard 1846)	v SC-6	16-25	Quercy N-C: Aubrelong 1 etc, v SC-6
	sp. indet.		Legendre et al. 1992	13	Quercy N-C: Quzal
<i>Peratherium</i>	<i>antiquum</i>	(de Blainville 1840)	v SC-6	28-30	Pech-Desse etc, v SC-6
	<i>bretoinense*</i>	Crochet 1979	v SC-6	16	Quercy N-C: LE BRETOU
	<i>cavixyi*</i>	Filhol 1873	v SC-6	18-19	QUERCY A-C; Quercy N-C: Gousnat etc, v SC-6
	<i>cuvieri</i>	(Fischer 1829)	v SC-6	17-20	Quercy N-C: Aubrelong 2 etc, v SC-6
	<i>elegans</i>	(Aymard 1846)	v SC-6	18-27	Quercy N-C: Aubrelong 1 etc, v SC-6
	<i>giselense</i>	Crochet 1979	Marandat et al. 1993	13-17b	Quercy N-C: Quzal
	<i>lavergnense*</i>	Crochet 1979	v SC-6	16-17, ? 21	Quercy N-C: LAVERGNE, autres v SC-6
	<i>matronense</i>	Crochet 1979	Legendre et al. 1992	10	Quercy N-C: Vielase
	<i>parmenense*</i>	Crochet 1979	v SC-6	17	Quercy N-C: PERRIERE, Malpétié
	sp. indet.		Legendre et al. 1992	13	Quercy N-C: Vielase
CIMOLESTA					
Cimolestidae					
	<i>Didelphodus</i>	sp.	Legendre et al. 1992, Astruc et al. 2003	8+9-10	Quercy N-C: Pasturat, Vielase
APATOTHERIA					
Apatemyiidae					
	<i>Apatemyis</i>	sp.	Astruc et al. 2003	8+9	Quercy N-C: Pasturat
<i>Heterohyus</i>	<i>nanus*</i>	Teilhard 1922	v SC-6	11, 16-19	MEMERLIN A-C; Quercy N-C: Malpétié etc, v SC-8
<i>Charadryus</i> sub-gen	<i>sudrei</i>	Sigé 1975	v SC-6	16-17	Quercy N-C: ? Aubrelong 2 etc, v SC-8
<i>Gardonyus</i> sub-gen	<i>pygmaeus*</i>	Sigé 1990	v SC-6	14-17	Quercy N-C: Laprade, v SC-8
<i>Gervaisius</i> sub-gen					
LEPTICTIDA					
Pseudorhynchocyonidae					
	<i>Pseudorhynchocyon</i>	<i>cayuxi*</i>	Filhol 1892	17-19	QUERCY A-C; Quercy N-C: Aubrelong 2, etc, v SC-6
PANTOLESTA					
Paroxycloaenidae					
	<i>Paroxycloaenus</i>	<i>lemuroides*</i>	Teilhard 1922	ca 13	MEMERLIN A-C; Quercy N-C: Quzal
LIPOTYPHILA					
ERINACEOMORPHA					
Nyctitheriidae					
<i>Nyctitheriinae</i>	<i>beala*</i>	(Crochet 1974)	v SC-6	16-18	QUERCY A-C; Quercy N-C: Aubrelong 2, etc, v SC-6
<i>Saturmia</i>	<i>gracilis</i>	Stehlin 1940	v SC-6	16-20	Quercy N-C: Aubrelong 2 etc, v SC-6
	<i>intermedia</i> (cf)	Sigé 1976	Sudre et al. 1990	14	Quercy N-C: Laprade
	<i>mermeriensis</i> (cf)	Sigé 1976	Sudre et al. 1990, Marandat et al. 1993	14	Quercy N-C: Laprade, Quzal
	<i>pelissiei*</i>	Sigé 1997	v SC-6	17a-18	Quercy N-C: LES CLAPIES; autres v SC-6
	<i>tobieni</i>	(Sigé 1976)	Sigé 1997, Smith 2006	19-20	Quercy N-C: Escamps, Coârnac 1
<i>Eurocycla</i>					

Tableau 2a. Micromammifères entomophages des faunes du Quercy : liste des genres et espèces décrits ou signalés dans les gisements; références principales, âge et localités.

TAXONS SUPERIEURS Tableau 2b	ESPECE *: type du Quercy	AUTEUR	COMPLEMENTS	MP	GISEMENTS QUERCY (cap.: LOCALITE-TYPE)
Amphidozootheriinae					
<i>Amphidozootherium</i>		Filhol 1876	v SC-6	19-20	QUERCY A-C, Quercy N-C, Coyrou 1-2, etc, v SC-6
<i>Carbonelus</i>	<i>aubrelongensis</i> *	Crochet 1974	v SC-6	21-23	QUERCY N-C, AUBRELONG 1, etc, v SC-6
	<i>tubert</i> *	Crochet 1995	v SC-6	25	QUERCY N-C, LE GAROUILLAS, etc, v SC-6
Talpidae					
<i>Geotrypus</i>	<i>acidentatus</i>	(de Blainville 1840)	v SC-6	24-30	QUERCY N-C, Espeyrasse, etc, v SC-6
	<i>aridius</i>	(de Blainville 1840)	v SC-6	24-29	QUERCY N-C, Lébratelles 14, etc, v SC-6
	<i>jungi</i> (cf)	Lavocat 1952	Remy et al. 1987	28	QUERCY N-C, Pech-du-Frayse, Portal
<i>Mygalopa</i>	<i>anernensis</i>	Schreuder, 1940	Remy et al. 1987	28	QUERCY N-C, Pech-du-Frayse
<i>Myxomygale</i>	<i>aridius</i> *	Filhol 1890	v SC-6	?	QUERCY A-C
	<i>vauculensis</i>	Crochet 1995	v SC-6	23-25	QUERCY N-C, La Garrigue etc, v SC-6
<i>Paratalpa</i>	<i>micheli</i>	Lavocat 1952	Remy et al. 1987	28	QUERCY N-C, Portal
Dimylidae					
<i>Excedaenodus</i>	<i>schaubi</i> *	Hurzeler 1944	Sigé et al. 1979	?	QUERCY A-C, environs de Bach
Amphilemuridae					
<i>Amphilemur</i>	<i>olivus</i> *	Maitre et al. 2006a	v SC-6	17a	QUERCY N-C, LES CLAPIES
<i>Echinolestes</i>	<i>nebulensis</i> *	Maitre et al. 2006a	v SC-6	18	QUERCY N-C, Ste-NEBOULE
	<i>quercy</i> *	Maitre et al. 2006a	v SC-6	? 17	QUERCY A-C
<i>Gesnerophthex</i>	<i>grisolensis</i>	(Louis & Sudre 1975)	v SC-6	16	QUERCY N-C, St-Antoinin-N-V
<i>Macrocranium</i>	<i>storchi</i> *	Maitre et al. 2006a	v SC-6	8+9	QUERCY N-C, PASTURAT
Erinaceidae					
<i>Amphichinus</i>	<i>anernensis</i>	(de Blainville 1840)	Crochet 1974, Sigé et al. 1979	? 23-26	QUERCY A-C
<i>Galerix</i>	sp. indet	Filhol, 1877	Sigé et al. 1991	MN3	QUERCY N-C, Crémât
<i>Neurogymnurus</i>	<i>cayluxi</i> *	(Aymard 1846)	Crochet 1995, v SC-6	? 23-27	QUERCY A-C, Quercy N-C, Belgarric 1 etc, v SC-6
<i>Tetracus</i>	<i>nanus</i>	(Aymard 1846)	Crochet 1995, v SC-6	20-26	QUERCY N-C, Aubrelong 1 etc, v SC-6
SORICOMORPHA					
Plesiosoricidae					
<i>Plesiosorex</i>	<i>soricinoides</i>	(de Blainville 1840)	Remy et al. 1987	28	QUERCY N-C, Pech Desse
Soricidae					
Heterosoricinae					
<i>Quercysorex</i>	<i>primaevus</i> *	(Filhol 1884)	Engesser, 1976	21-28	QUERCY A-C, Lamandine-Haute
<i>Soricinae</i>	sp.	Hugueney 1976	Remy et al. 1987	28	QUERCY N-C, Pech-du-Frayse
<i>Dinosorex</i>	<i>martelli</i>		Crochet 1995	25	QUERCY N-C, L'Escouffe
<i>Sminthum</i>					
? MEGACHIROPTERA					
? Pteropodidae					
Gen. indet	sp.		Remy et al. 1997	26	QUERCY N-C, Mas de Paulfié
MICROCHIROPTERA					
Archaeorycterididae					
Gen. indet	sp.		Sigé 1991, Legendre et al. 1992		QUERCY N-C, Vielase
Emballonuridae					
Gen. indet A	sp.		Storch et al. 2002, 196	13	QUERCY N-C, Cuzal
Gen. indet B	sp.		Storch et al. 2002, 196	13-14	QUERCY N-C, Parnac
<i>Taphozous</i>	sp.		Remy et al. 1987	28	QUERCY N-C, Pech Desse
<i>Vespertilivus</i>	<i>bourguignati</i> *	Filhol 1876	Sigé 1988, v SC-6	?	QUERCY A-C, qq localités v Sigé et al. 1979
	<i>gracilis</i> *	Revilleod 1920	Sigé 1995, v SC-6	16-17b	QUERCY A-C, Quercy N-C, Le Bretou par assimilation du lectotype
	<i>garschelli</i> *	Sigé 1990	in Sudre et al. 1990, v SC-6	25	QUERCY N-C, LE GAROUILLAS
	<i>lapradei</i> *	Sigé 1990	Revilleod 1920	13-14	QUERCY N-C, LAPRADE, Cuzal
	<i>schlessen</i> *	Revilleod 1920	nec schlessen in Barghoorn 1977	17a	QUERCY A-C, env. Caylus; Quercy N-C; qq loci (cf) v Remy et al. 1987
	<i>wingel</i> *	Revilleod 1920		17b	QUERCY A-C, Quercy N-C; qq loci (cf) v Remy et al. 1987
Hipposideridae					
<i>Asella</i> (cf)	sp.		Sigé et al. 1991	MN3	QUERCY N-C, Crémât
<i>Hipposideras</i>	<i>collongensis</i> (cf)	(Depéret 1892)	Sigé et al. 1991	MN3	QUERCY N-C, Crémât
<i>Brachipposideras</i> subg.	<i>bouziguensis</i>	(Sigé 1968)	Sigé et al. 1991	MN3	QUERCY N-C, Crémât
<i>Pseudorhinolophus</i> subg.					

Tableau 2b. Micromammifères entomophages des faunes du Quercy : liste des genres et espèces décrits ou signalés dans les gisements; références principales, âge et localités.

TAXONS SUPERIEURS Tableau 2c	ESPECE	AUTEUR	COMPLEMENTS	MP	GISEMENTS QUERCY (cap.: LOCALITE-TYPE)
<i>Pseudomorphotaphus</i>	<i>dubius*</i> <i>helophygas*</i> <i>montoti</i> <i>schlosseri*</i> <i>welthoferi*</i> <i>zbrigi*</i> <i>otina*</i>	(Welthofer 1887) (Welthofer 1887) (Pictet 1855) Reveillod 1917 Reveillod 1917 Sige 1990 (Delfortrie 1922)	Sige et al. 1979, Sige 1995, 105 Sige et al. 1979, Sige 1995, 105 Reveillod 1917, Remy et al. 1987 Sige 1978, v. S-C-6 Sige et al. 1979 Sige 1995, v. S-C-6 Sige 1978, v. S-C-6	? ? 16-19 16-23 ? 25 18-19	QUERCY A-C QUERCY A-C Quercy A-C, Quercy N-C. (cf) Aubrelong 2 etc. v. Remy et al. 1987 QUERCY A-C, Quercy N-C. Ste-Néboule par assimilation du lectotype QUERCY A-C Quercy N-C. BELGARRIC, autres v. S-C-6 Quercy A-C. Ste-NEBOULE, Quercy N-C. Ste-Néboule par assimilation du lectotype; quelques localités v. S-C-6 QUERCY A-C, Quercy N-C. Ste-Néboule par assimilation du lectotype; nombreuses localités v. S-C-6
<i>Paraphyllophora</i> <i>Vaylatsia</i>	<i>robusta*</i> <i>antiquus*</i> <i>garouillensis*</i> <i>mwii*</i> <i>prisca*</i> <i>pumilio*</i>	Reveillod 1922 (Filhol 1872) Sige 1990 Sige 1990 (Reveillod 1920) (Reveillod 1920)	spécimen unique; (= ? <i>Palaeophyllophora</i>) taxon hétérogène v. Sige et al. 1979 Sige 1995, v. S-C-6 Sige 1995, v. S-C-6 synon. générique v. Sige 1995 ibid	16-28 25 25 17-23 16-28	QUERCY A-C QUERCY A-C Quercy N-C. LE GAROUILLAS; autres localités v. S-C-6 Quercy N-C. LE GAROUILLAS; autres localités v. S-C-6 QUERCY A-C, Quercy N-C. v. Remy et al. 1987 QUERCY A-C
Nycteridae					
Gen. indet ? Megadermatidae <i>Nectromantis</i>	<i>adchaster*</i> <i>grandis*</i> <i>plumifrons*</i> sp.	Welthofer 1887 Reveillod 1920 Reveillod 1920	Sige et al. 1979, Marandat et al. 1993 syn. <i>adchaster</i> in Hand 1984 syn. <i>adchaster</i> in Hand 1984 Marandat et al. 1993	13-17b 13	Quercy N-C. Mas de Pauiffé, Lazerev QUERCY A-C. Lemandrine, Quercy N-C. Cuzal, Perrière, Rosières 5 QUERCY A-C QUERCY A-C Quercy N-C. Cuzal
Vespertilionoidea <i>Stehlinia</i>	<i>bonisi*</i> <i>gracilis*</i> <i>minor*</i> <i>quercyi*</i>	Sige 1990 Reveillod 1919 (Reveillod 1922) (Reveillod 1922)	synon. générique Sige 1975; Sige 1995 Sige 1975, S-C-6	25 17 19-22 17b	Quercy N-C. LE GAROUILLAS; autres v. S-C-6 QUERCY A-C, Quercy N-C. v. Remy et al. 1987 QUERCY A-C, Quercy N-C. Escamps etc. Remy et al. 1987 QUERCY A-C, Quercy N-C. Perrière
Vespertilionidae <i>Leuconoe</i>	<i>lavocati*</i> <i>sabodorensis</i> sp.	Sige & Menu 1992 (Reveillod 1922)	Sige & Menu 1995, S-C-6 Sige & Menu 1995 Sige et al. 1998	25 25 22	Quercy N-C. LE GAROUILLAS; Belgarric, Rigal-Jouet Quercy N-C. Le Garouillas Quercy N-C. Baraval
Gen. indet Molossidae <i>Cuvierimops</i> <i>Mormopterus</i> <i>Hydromops</i> subg. <i>Tadarida</i> <i>Mops</i> subg. Gen. indet	<i>helveticus</i> <i>monsiepidis</i> sp.	(Reveillod 1920) (Rachl 1983)	Remy et al. 1987, Sige 1995 Sige et al. 1991 Sige et al. 1991 Reveillod 1922, Remy et al. 1987	17a-25 MN3 MN3 17b	Quercy N-C. div. loci v. Remy et al. 1987 Quercy N-C. Crémât Quercy N-C. Crémât Quercy A-C, Quercy N-C.
PRIMATES TARSIFORMES Microchoeridae <i>Pivertonia</i>	<i>isabenaef(cf)</i> sp. "sp. 2" <i>filholi (cf)</i> <i>antiquus*</i> cf 1	Crusafont-Pairo 1967 Filhol 1880 (Chantre & Gaillard 1937) (Filhol 1874)	(Godinot in) Marandat et al. 1993 (Godinot in) Legendre et al. 1992 (Godinot in) Remy et al. 1987 (Godinot in) Sudre et al. 1990 (Godinot in) Remy et al. 1987 ibid. Godinot 1988 (=) <i>Microchoerus</i> sp. 1 in Remy et al. 1987 (Godinot in) Remy et al. 1987	13 10 ? 17b 13-14 17a-17b 16 17a ?	Quercy N-C. Cuzal Quercy N-C. Vielasse QUERCY A-C Quercy N-C. Malpéné etc Quercy N-C. Laprade, Cuzal QUERCY A-C. Raynat, Quercy N-C. Remy et al. 1987 Quercy N-C. Le Bretou, Lavergne QUERCY A-C, Quercy N-C. Remy et al. 1987, Maitre et al. 2006 QUERCY A-C, Quercy N-C. Aubrelong 2 etc QUERCY A-C, Quercy N-C. Remy et al. 1987, Maitre et al. 2006
<i>Microchoerus</i> <i>Nannopithec</i> <i>Nectrolemur</i>	<i>major</i> <i>zitteli*</i> <i>parvulus*</i> (et cf)	Stehlin 1916 Schlosser 1887 (Filhol 1890)		16-19	
<i>Pseudoloris*</i>					

Tableau 2c. Micromammifères entomophages des faunes du Quercy : liste des genres et espèces décrits ou signalés dans les gisements; références principales, âge et localités.

espèces	espèces (suite)	Genres
<i>alsaticus</i> (<i>Protadelomys</i>)	<i>macrodon</i> (<i>Parallomys</i>)	<i>Adelomyarion</i>
<i>altus</i> * (<i>Patriotheridomys</i>)	<i>major</i> (<i>Eomys</i>)	<i>Archaeomys</i>
<i>altus nebulensis</i> * (<i>Patriotheridomys</i>)	<i>major</i> * (<i>Protechimys</i>)	<i>Atavocricetodon</i>
<i>angustidens</i> * (<i>Plesispermophilus</i>)	<i>major</i> * (<i>Pseudotomomys</i>)	<i>Bernardia</i> *
<i>antiquus</i> (<i>Eomys</i>)	<i>majori</i> * (<i>Gliravus</i>)	<i>Blainvillimys</i>
<i>antiquus</i> (<i>Glirudinus</i>)	<i>mamertensis</i> (<i>Pseudotomomys</i>)	<i>Branssatoglis</i>
<i>antiquus</i> * (<i>Ligerimys</i>)	<i>marandati</i> * (<i>Bernardia</i>)	<i>Butseloglis</i>
<i>atavoides</i> (<i>Atavocricetodon</i>)	<i>margaritae</i> (<i>Theridomys</i>)	<i>Efomys</i>
<i>atavus</i> (<i>Atavocricetodon</i>)	<i>matfaueri</i> (<i>Masillamys</i>)	<i>Eoglravus</i>
<i>atavus</i> (<i>Plesispermophilus</i>)	<i>mayoi</i> * (<i>Protechimys</i>)	<i>Eomyodon</i>
<i>avus</i> * (<i>Blainvillimys</i>)	<i>medius</i> * (<i>Issiodoromys</i>)	<i>Eomys</i> *
<i>biradiculus</i> (<i>Miodromys</i>)	<i>meridionalis</i> (<i>Gliravus</i>)	<i>Estellomys</i>
<i>blainvillei</i> (<i>Blainvillimys</i>)	<i>micio</i> (<i>Butseloglis</i>)	<i>Eucricetodon</i>
<i>brachydens</i> (<i>Theridomys</i>)	<i>minimus</i> (<i>Microsuevosciurus</i>)	<i>Glamys</i>
<i>brailioni</i> (<i>Prodromomys</i>)	<i>minimus</i> (<i>Remys</i>)	<i>Gliravus</i> *
<i>bruijni</i> (<i>Gliravus</i>)	<i>minor</i> * (<i>Issiodoromys</i>)	<i>Glirudinus</i>
<i>cadurcensis</i> * (<i>Paracricetodon</i>)	<i>minor</i> * (<i>Pseudosciurus</i>)	<i>Hartenbergeromys</i>
<i>cadurcensis</i> * (<i>Sciurodon</i>)	<i>minus</i> * (<i>Eomys</i>)	<i>Heterocricetodon</i> *
<i>cartieri</i> (<i>Protadelomys</i>)	<i>misonnei</i> (<i>Branssatoglis</i>)	<i>Heteroxerus</i>
<i>cayluxi</i> * (<i>Sciurumys</i>)	<i>modestus</i> (<i>Glirudinus</i>)	<i>Hystrix</i> (?)
<i>cayluxi</i> * (<i>Sciurus</i>)	<i>moguntiacus</i> (<i>Pseudocricetodon</i>)	<i>Issiodoromys</i>
<i>civracensis</i> (<i>Blainvillimys</i>)	<i>montalbanensis</i> (<i>Pseudocricetodon</i>)	<i>Ligerimys</i>
<i>confluens</i> * (<i>Paracricetodon</i>)	<i>murinus</i> (<i>Peridyromys</i>)	<i>Masillamys</i>
<i>crusafonti</i> (<i>Paradelomys</i>)	<i>mutabilis</i> (<i>Treposciurus</i>)	<i>Melissiodon</i> *
<i>curvistriatus</i> (<i>Toeniodus</i>)	<i>nanooides</i> (<i>Atavocricetodon</i>)	<i>Microdyromys</i>
<i>cuvieri</i> (<i>Pseudotomomys</i>)	<i>nanus</i> (<i>Efomys</i>)	<i>Microsuevosciurus</i>
<i>dehmi</i> (<i>Steneofiber</i>)	<i>parvulus</i> (<i>Efomys</i>)	<i>Miodromys</i>
<i>depereti</i> (<i>Tamomys</i>)	<i>pauffiensis</i> * (<i>Issiodoromys</i>)	? <i>Myoxus</i>
<i>dominans</i> (<i>Melissiodon</i>)	<i>paulhiacensis</i> (<i>Heteroxerus</i>)	<i>Otinomys</i> *
<i>dubius</i> * (<i>Eucricetodon</i>)	<i>philippi</i> (<i>Pseudocricetodon</i>)	<i>Palaeosciurus</i>
<i>dubius</i> * (<i>Palaeosciurus</i>)	<i>phosphoricus</i> * (<i>Pseudotomomys</i>)	<i>Paracricetodon</i> *
<i>ehingensis</i> (<i>Suevosciurus</i>)	<i>planus</i> (<i>Branssatoglis</i>)	<i>Paradelomys</i>
<i>ehrensteinensis</i> (<i>Sciuroides</i>)	<i>platyceps</i> * (<i>Otinomys</i>)	<i>Parallomys</i>
<i>euzetensis</i> (<i>Theridomys</i>)	<i>praecursor</i> * (<i>Eucricetodon</i>)	<i>Patriotheridomys</i> *
<i>gaillardi</i> (<i>Pseudotomomys</i>)	<i>praemurinus</i> (<i>Microdyromys</i>)	<i>Peridyromys</i>
<i>garimondi</i> (<i>Remys</i>)	<i>primaevus</i> * ("Myoxus")	? <i>Peridyromys</i> / <i>Myomimus</i>
<i>garouillensis</i> * (<i>Gliravus</i>)	<i>priscus</i> (<i>Glamys</i>)	<i>Plesiarctomys</i>
<i>gemellus</i> (<i>Blainvillimys</i>)	<i>promyaron</i> (<i>Plesiosminthus</i>)	<i>Plesiosminthus</i>
<i>gervaisi</i> (<i>Plesiarctomys</i>)	<i>prosper</i> (<i>Miodromys</i>)	<i>Plesispermophilus</i> *
<i>gervaisi</i> (<i>Protechimys</i>)	<i>pusillus</i> (<i>Eomyodon</i>)	<i>Prodromomys</i>
<i>gigas</i> * (<i>Eomys</i>)	<i>quercinus</i> * (<i>Quercymys</i>)	<i>Prolagus</i>
<i>glirulus</i> (<i>Glirudinus</i>)	<i>quercinus</i> * (<i>Tamomys</i>)	<i>Protadelomys</i>
<i>golpei</i> (<i>Theridomys</i>)	<i>quercyi</i> * (<i>Archaeomys</i>)	<i>Protechimys</i> *
<i>goti</i> * (<i>Palaeosciurus</i>)	<i>quercyi</i> * (<i>Eomys</i>)	<i>Pseudocricetodon</i>
<i>gousnatensis</i> * (<i>Blainvillimys</i>)	<i>quercyi</i> * (<i>Issiodoromys</i>)	<i>Pseudodromomys</i>
<i>gracilis</i> * (<i>Protechimys</i>)	<i>quercyi</i> * (<i>Melissiodon</i>)	<i>Pseudotomomys</i>
<i>gregarius</i> * (<i>Blainvillimys</i>)	<i>quercyi</i> * (<i>Sciurumys</i>)	<i>Pseudosciurus</i>
<i>hammeli</i> (<i>Eoglravus</i>)	<i>quercyi</i> * (<i>Tamomys</i>)	<i>Quercymys</i> *
<i>hartenbergeri</i> (<i>Efomys</i>)	<i>rigali</i> * (<i>Sciurumys</i>)	<i>Remys</i>
<i>hautefeuillei</i> (<i>Hartenbergeromys</i>)	<i>robiacensis</i> (<i>Glamys</i>)	<i>Rhodanomys</i>
<i>helbingi</i> (<i>Heterocricetodon</i>)	<i>romani</i> (<i>Treposciurus</i>)	<i>Sciurodon</i> *
<i>helveticus</i> (<i>Archaeomys</i>)	<i>rotundidens</i> * (<i>Blainvillimys</i>)	<i>Sciuroides</i>
<i>huberi</i> (<i>Eucricetodon</i>)	<i>ruetimyeri</i> (<i>Paradelomys</i>)	<i>Sciurumys</i> *
<i>huerzeleri</i> (<i>Archaeomys</i>)	<i>schaubi</i> (<i>Melissiodon</i>)	<i>Sciurus</i>
<i>huerzeleri</i> (<i>Eomys</i>)	<i>schlosseri</i> * (<i>Heterocricetodon</i>)	<i>Shamolagus</i>
<i>huerzeleri</i> (<i>Eucricetodon</i>)	<i>simplicidens</i> (<i>Pseudodromomys</i>)	<i>Steneofiber</i>
<i>huerzeleri</i> (<i>Plesiarctomys</i>)	<i>spectabilis</i> * (<i>Paracricetodon</i>)	<i>Suevosciurus</i>
<i>ibericus</i> (<i>Pseudodromomys</i>)	<i>spelaeus</i> * (<i>Paradelomys</i>)	<i>Tamomys</i> *
<i>incertus</i> * (<i>Pseudocricetodon</i>)	<i>stehlini</i> * (<i>Heterocricetodon</i>)	<i>Theridomys</i>
<i>infralactorensis</i> (<i>Eucricetodon</i>)	<i>sudrei</i> (<i>Patriotheridomys</i>)	<i>Titanomys</i>
<i>intermedius</i> * (<i>Archaeomys</i>)	<i>tenuis</i> (<i>Gliravus</i>)	<i>Toeniodus</i>
<i>intermedius</i> * (<i>Suevosciurus</i>)	<i>tobieni</i> (<i>Efomys</i>)	<i>Treposciurus</i>
<i>lamandini</i> * (<i>Hystrix</i> ?)	<i>transiens</i> (<i>Rhodanomys</i>)	
<i>langei</i> * (<i>Blainvillimys</i>)	<i>variabilis</i> * (<i>Protechimys</i>)	
<i>lavocati</i> (<i>Heteroxerus</i>)	<i>varians</i> (<i>Blainvillimys</i>)	
<i>lebratierensis</i> * (<i>Protechimys</i>)	<i>varleti</i> (<i>Theridomys</i>)	
<i>legidensis</i> (<i>Microdyromys</i>)	<i>vasconiensis</i> (<i>Prolagus</i>)	
<i>limognensis</i> * (<i>Issiodoromys</i>)	<i>vireti</i> (<i>Adelomyarion</i>)	
<i>lophidens</i> (<i>Ligerimys</i>)	<i>vireti</i> (<i>Heteroxerus</i>)	
<i>ludensis</i> * (<i>Theridomys</i>)	<i>wildi</i> (<i>Eoglravus</i>)	
<i>lugdunensis</i> (<i>Protadelomys</i>)	<i>zitteli</i> * (<i>Eomys</i>)	

Tableau 3a. Micromammifères glires des faunes du Quercy, liste alphabétique des espèces et leurs genres (l'astérisque signale les espèces décrites du Quercy).

FAMILLE & Genre	espèce (* type Quercy)	auteur	synonymie	âge	gisements Quercy (cap. : LOCALITE-TYPE)	1
CASTORIDAE <i>Stenociber</i>	<i>demmi</i>	(Freudenthal, 1941)	<i>Chalcicomys demmi</i>	MP28	Portal	
SCIURIDAE <i>Heteromys</i>	<i>levocefi</i> nov. sp. <i>paulhiacensis</i> <i>vireti</i>	Higuerney, 1989 Black, 1965 Black, 1965 (Schlosser, 1884)		MP28 MP22-26 MP23 MN3	Pech-du-Frayssse, Portal Belganc, Garouillas, Lagangue, L'Escouffe, Rigal-Joubert Iardies (cf.) Crémat	
<i>Palaeosciurus</i>	<i>dubius*</i> <i>gati*</i> <i>caylux*</i>	Vianey-Liaud, 1974 Filhol, 1884	<i>Sciurus dubius</i>	?	QUERCY AC (Mouillac) MAS-DE-GOT, Aubrel. 1 (cf.), Baravel, Iard., Miège, Moun., P.Crabit, Plante2, Roquepr.2-3 QUERCY AC (Caylux)	
ISCHYROMYIDAE <i>Hartenbergeromys</i> <i>Hyatrix</i> (?) <i>Mesakimys</i> <i>Plesiarctomys</i>	<i>harteifeuillsi</i> <i>lemarchoni*</i> <i>maltaueni</i> <i>gervaisi</i> <i>huetzeleri</i> sp.	Escarguel, 1999 Filhol, 1877 Escarguel, 1999 Bravard in Gervais, 1848-1852 Wood, 1970	?	MP10 ?	Cazals, Viellase QUERCY AC (Bosc Nègre), Escamps, près Lamardine basse Viellase (cf.) Rosières 2	
ALLOMYIDAE <i>Paralimys</i> <i>Plesioemphylus*</i>	<i>macrodon</i> <i>angustobans*</i> <i>afavus</i> <i>caducensis*</i> <i>promynton</i>	(Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979) Filhol, 1883 Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1979 Schlosser, 1884	<i>Plesioemphylus macrodon</i>	MP18-19	Quercy AC, Le Bherou Rosières 1, Ste-Néhoule	
DIPODIDAE <i>Plesioamblytus</i>	<i>pusillus</i> <i>antiquus</i> <i>gigas*</i> <i>huetzeleri</i> <i>major</i> <i>minus*</i> <i>quercyi*</i> <i>zitteri*</i> sp.	Schaub, 1930 (Falibusch, 1969) Aymard in Pictet, 1853 Comte & Vianey-Liaud, 1987 Engesser, 1982 Freudenthal, 1941 Comte & Vianey-Liaud, 1987 Comte & Vianey-Liaud, 1987 Schlosser, 1884	<i>Pseudotendromys pusillus</i>	MP28 MP22-23 MP28 MP29?? MP28 MP25 MP28 MP26/28 MP23	Pech-du-Frayssse QUERCY AC, Iardies, La Plante 2, Mas-de-Got Aubrelongi, Gucciole, Miège, Ravet QUERCY AC (Mouillac), Aubrel. 1 (cf.), Belg. 1, Garouil, Lagangue Mas-de-Gaston, Rigal-J. Espeyrasse, La Devèze, Mas-Pauiffié, Pech-Desse, Pech-du-Frayssse, Portal	
EMYIDAE <i>Emygon</i> <i>Emys*</i>	<i>antiquus</i> <i>foehdians</i> <i>transiens</i>	Falibusch, 1970 (Deim, 1950) Higuerney, 1989	<i>Emys lophidens</i>	MN3 MN3 MP30	Crémat Le Salle	
MURIDAE <i>Abelomyanion</i> <i>Atavocricetodon</i>	<i>vireti</i> <i>afavus</i>	Higuerney, 1989 (Misonne, 1957)	<i>Cricetodon afavus</i> ?= <i>C. minus</i> * Schlosser, 1884; QUERCY AC (Mouillac)	MP21-23/28?	Le Salle Aubrelongi, ?Bach AC, Coulob, Gardiol 3, Garman, Iardies, La Couaille, La Plante 2 Lébazères 13, 15, Les Bories, Mas-de-Got, Mas-de-Labat 2, Miège, Pech Crabit Genabrières (cf.), ?Pech Desss, Ravet, Reynal, Rocqueprune 2,3,4	
<i>Eurocricetodon</i>	<i>afavobas</i> <i>renobas</i> <i>dubius*</i> <i>huberi</i> <i>huetzeleri</i> <i>infrafalciensis</i> <i>praecursor*</i>	Freudenthal, 1966 Freudenthal, 1966 (Schaub, 1925) (Schaub, 1925) Vianey-Liaud, 1972 Viret, 1930 Schaub, 1925	<i>Cricetodon dubius</i> = <i>E. quercyi</i> Vianey-Liaud, 1972 <i>Cricetodon huberi</i>	MP22 MP22 MP27-28 MP 28 MP25-26 MP26 MN3 ?MP29	Baravel Baravel Pech-du-Frayssse, Pélix, Portal PECH-DUFRAY-SSE Belganc 1, Colhac-Château, Espeyrasse (af.), Gani, Garouillas, La Garrigue Mas-de-Gaston, Mas-de-Pauiffié, Platz, Rigal-Joubert AC Quercy, Mas-de-Pauiffié Crémat QUERCY AC	

Tableau 3b. Micromammifères glires des faunes du Quercy, genres et espèces décrits (*) ou signalés dans les gisements; synonymies, âge et localités; AC= anciennes collections.

FAMILLE & Genre	espèce (* type Quercy)	auteur	synonymie	âge	gisements Quercy (cap. : LOCALITE-TYPE)
Heterocricetodon*	helbingi schlosseri* stehlini* dominans quercyi* schaubi sp.	Schaub, 1951 Schaub, 1925 Schaub, 1925 Denm, 1950 Schaub, 1920 Denm, 1935		MP28 ? MN3 MP28 MP25-26 MP 24 MP25-26	Pech-Desse, Pech-du-Fraysse (cf.) QUERCY AC (Mouillac) QUERCY AC (Bach) Crémât QUERCY AC (Mouillac), Pech-Desse, Pech-du-Fraysse, Portal Garouillas, Rigal-Jouët Lebratères 14
Paracricetodon*	cadurocensis*	(Schlosser, 1884)	<i>Cricetodon cadurocense</i>	MP 24	QUERCY AC, Belgarnic 1, Garl, Garouillas, La Garrigue, Mas-de-Gaston, Phalip, Piazzé, Rigal-Jouët, Rousselou
Pseudocricetodon	confuens* spectabilis* sp. incertus* mognaticus mocratibensis philippi	Schaub, 1925 (Schlosser, 1884) Schlosser, 1884 (Ballo, 1975) Thaler, 1969	<i>Cricetodon spectabilis</i>	MP 24-26 MP25-26 MP25-26/28? MP22-228 MP26-28	QUERCY AC (Mouillac) Espeyrasse, Genebrières 2, Lebratères 14 QUERCY AC (Mouillac), Belgarnic, Espeyrasse, Garl, Garouillas, Mas-de-Paulfié, Pech-Desse, Pech-du-Fraysse, Rigal-Jouët Belgarnic 1, Coanac-Château, Garl, Garouillas, Genebrières 2 (cf), La Plante 3, Mas-de-Paulfié, Piazzé, Portal (cf), Rigal-Jouët
GLIRIDAE					
Branstatorglis	missonnei planus nicio	Hugueney, 1971 Vianey-Liaud, 1984 (Ballo, 1975) (Misonne, 1957)	<i>Clyodromys planus</i> <i>Pendromys nicio</i>	MP23 MP20-25 MP21-23,28	Itardès Aubelong 1, Garouillas Aubelong 1, Baraval, Gardol 3, Itardès, La Plante 2, Mas-de-Got, Mega, Mounayne, Pech-Crabit, Pech-Desse
Engliravus	hammeli widi	(Thaler, 1966) Hartenberger, 1971	<i>Giravus hammeli</i>	MP22-23 MP13	ITARDÈS Cuzal
Glarys	precus	(Stehlin & Schaub, 1951)	<i>Giravus precus</i>	MP10 MP16-25	Vielasse Escamps, Itardès, Garouillas, Gousirat, Guirrola, La Bouffie, La Plante 2, Lavergne, Les Sorcières, Malpéré, Mas-de-Got, Montais, Pech-Crabit, Perrière
Gliravus*	roborensis brujini	Hartenberger, 1971 Hugueney, 1967	<i>Giravus roborensis</i>	MP16 MP25-28	Le Bieciu Belgarnic 1, Espeyrasse, Garl, Garouillas, L'Escouffe, Mas-de-Paulfié, Pech-Desse, Pech-du-Fraysse, Portal, Rigal-Jouët
Gliradnus	garouillensis* majori* madrionalis lenuis antiquus* glirulus madrastus legobensis premmunus sp. bireducivus prospar primaeus* murnus	Vianey-Liaud, 1984 Stehlin & Schaub, 1951 Hartenberger, 1971 Baho, 1975 Vianey-Liaud, 2003 (Denm, 1935) (Thaler, 1966) Daams, 1961 (Freudenberg, 1941) Mayer, 1979 (Thaler, 1966) Schlosser, 1884 (Pomel, 1853)	<i>Giravus garouillensis</i> <i>Giravus majori</i> <i>Giravus madrionalis</i> <i>Giravus lenuis</i> <i>Giravus antiquus</i> <i>Giravus glirulus</i> <i>Giravus madrastus</i> <i>Giravus legobensis</i> <i>Giravus premmunus</i> <i>Giravus sp.</i> <i>Giravus bireducivus</i> <i>Giravus prospar</i> <i>Giravus primaeus</i> <i>Giravus murnus</i>	MP25 MP17-22 MP22-28 MP23-25 MP28 MN3 MN3 MP28 MP25 MN3 MN3 MP28-MN3 MP28 MN3 MN3 MN3	QUERCY AC Calière A, Malpéré, Montels, Perrière La Plante 2 ITARDÈS, Garouillas, Mounayne Pech-Desse, Pech-du-Fraysse, Portal Crémât Crémât Pech-Desse, Pech-du-Fraysse Garouillas Garouillas Crémât Crémât QUERCY AC (Mouillac) Crémât, Pech-Desse, Pech-du-Fraysse, Portal Pech-du-Fraysse Crémât Crémât Crémât
Microdyromys	premmunus sp.	(Freudenberg, 1941)	<i>Dyromys premmunus</i>	MP28	
Microdyromys	bireducivus prospar primaeus* murnus	Mayer, 1979 (Thaler, 1966) Schlosser, 1884 (Pomel, 1853)	<i>Dyromys bireducivus</i> <i>Dyromys prospar</i> <i>Dyromys primaeus</i> <i>Dyromys murnus</i>	MP28 MN3 MN3 MP28-MN3	Pech-Desse, Pech-du-Fraysse Garouillas Crémât Crémât QUERCY AC (Mouillac)
Pendromys	brujini	(Thaler, 1966)	<i>Pendromys brujini</i>	MP28	
Pendromys/Myomimus	rov. sp.	(Thaler, 1966)	<i>Myomimus rov.</i>	MP28-MN3	
Pendromys	brujini	de Bruijn, 1966	<i>Dyromys brujini</i>	MP28	
Pseudodyromys	ibencus simplicidens	de Bruijn, 1966	<i>Dyromys ibencus</i> <i>Dyromys simplicidens</i>	MN3 MN3	

Tableau 3b. Micromammifères glires des faunes du Quercy, genres et espèces décrits (*) ou signalés dans les gisements; synonymies, âge et localités; AC= anciennes collections.

FAMILLE & Genre	espèce (* type Quercy)	auteur	synonymie	âge	gisements Quercy (cap. : LOCALITE-TYPE)
Theridomyidae <i>Archeomys</i>	<i>helveticus</i> <i>fuertzeri</i>	Vianey-Liaud, 1977 Thaler, 1966	= <i>Archeomys chinchilloides</i> Gervais, 1848-52 p.p. = <i>Elemyllomys geminatus</i> Thaler, 1966	MP28 MP26	Pech-du-Frayssé Més-de-Paulfié
<i>Bernardia*</i> <i>Blarin/llomys</i>	<i>intermedius*</i> <i>quercyi*</i> sp. <i>maronagai*</i> <i>avus*</i> <i>blarin/llisi</i> <i>civacensis</i> <i>gema/llis*</i> <i>gousnatensis*</i> <i>gregarius*</i> <i>langer*</i> <i>rouzédens*</i>	Vianey-Liaud, 1977 Modden, 1933 Vianey-Liaud, 1931 (Steinl & Schaub, 1951) Gervais, 1948 Vianey-Liaud & Ringdaale, 1993 Vianey-Liaud, 1989 (Vianey-Liaud, 1976) (Schlosser, 1884) Vianey-Liaud, 1972 (Schlosser, 1884)	<i>Paracheomys</i> (Taeniodont) avus <i>Pseudochomys gousnatensis</i> p.p. = <i>Theridomys speciosus</i> AC Schlosser, 1884	MP28 MP28 MP27/28 MP16 MP24 MP25 MP18 MP22-23 MP18 MP22-23 MP21-22 MP18-20 MP22-25	PECH-DULFRAY'SSE, Portal PECH-DESSE PECH-DESSE, Félix LAVERGNE QUERCY AC, Lebratères14 Belgicq 1, Gerouilles, L'Escourie, Més-de-Gaston, Rigal-Jouet Gousnat (aff.), Malpère, Perrère, Ste-Néboule LAPLANTE 2, Baraval, Mourayne, Tabarly GOUSNAT, Montels, Théron QUERCY AC (Mouillac), Baraval, Cayrol, Coulou, Gardiol 3, Més-de-Got, La Plante 2 AUBRELONG 1, La Couraille, Garban, Més-de-Labar 2, Ravet QUERCY AC (Mouillac), Célière, Côhnac 1, Coyrou 1-2, Escamps, Lostange, Rosières 1-2, Sindou D, Tabarly
<i>Elomys</i>	<i>varians</i> <i>harfenbergen</i> <i>nanus</i> <i>parvulus</i> <i>tobleri</i> now sp. sp. sp.	Thaler, 1969 Vianey-Liaud & Ringdaale, 1993 (Thaler, 1966) Harenberger, 1971 (Thaler, 1966)	= <i>Elmyllomys heimen</i> Vianey-Liaud, 1972	MP19 MP19 MP16-18 MP17 MP14 MP16-19 MP17 MP28	Célière A, Escamps ?Rosières 1 Gousnat, La Bouffie, Les Clapiès, Les Soc, Malp, Montels, P-dfsabeau, Perrère Le Bretou, St-Antoinh-Noble-Vai Laprade Aubrelong 2, La Cantine, Lavergne, Rosières 1,2, Salèrne Salèrne
<i>Estelomys</i> <i>Isiodromys</i>	<i>limognensis*</i> <i>medius*</i> <i>minor*</i>	Schmid-Kittler & Vianey-Liaud, 1987 (Vianey-Liaud, 1976) (Schlosser, 1884)	<i>Pseudochomys nanus</i> <i>Mesillomys tobleri</i>	MP21-23 MP24-25	PECH-DULFRAY'SSE, Portal PLANTE 2, Baraval, Coulou, Guirrolle, M-à-Get, Mège, Mourayne, P-Crabit, Roquepr.2 QUERCY AC (Mouillac), Belgicq 1, Côhnac-Château, Gerouilles, Genebières 1 et 2, La Garguie, La Plante 3, Lebrat 14, L'Escourie, Més-de-Gaston, Philipp, Platze, Rigal-Jouet
<i>Microsuvaculurus</i>	<i>paufflensis*</i> <i>quercyi*</i> <i>minimus</i> <i>sp</i> <i>platyceps*</i>	Vianey-Liaud, 1976 (Schlosser, 1884) (Major, 1873) (Filhol, 1877)	<i>Elomys medius</i> <i>Nesolevoban* minor</i>	MP26 MP27-28 MP14-19 MP18-20 ?	MAS-DE-PAUFIE, Escampresse, Genebière 2, La Devèze QUERCY AC (Mouillac), Pech-Desse, Pélix Escamps, Gousnat, Laprade, Malpère, Montels Aubrel 2, Côhnac 1, Gousnat, la Bouf., La Cart. 2, Les Clap., Lavergne, Lebrat 1, Montels QUERCY AC (Mouillac), Escamps, Lostange, Sindou D, Rosières 2, Tabarly MOUILLAC
<i>Paradelomys</i>	sp. <i>crusafonti</i> <i>ruellmeyeri</i> <i>speleus*</i>	Thaler, 1966 (Schlosser, 1884) Harenberger, 1973	<i>Sauridens minimus</i> <i>Theridomys platyceps</i> = <i>Trechomys insignis</i> AC Schlosser, 1884	16-19 MP16-21 ? MP17-21	Rosières 1 Les Clapiès, Coyrou 1-2, Gousnat, La Bouffie, La Centime 2, Lavergne, Le Bretou, Pradigues, Socières, Malpère, P-dfsabeau, Pèpenut, Rosières 5, St-Antoinh, St-Lizier, Salèrne, Tabarly QUERCY AC (Mouillac)
<i>Protichthomys*</i>	sp. <i>atius*</i> <i>atius reticulensis*</i> <i>sutrei</i> <i>alsaticus</i> <i>carliardi</i> <i>lugdunensis</i> <i>gervaisi</i>	Vianey-Liaud, 1975 Vianey-Liaud & Ringdaale, 1993 Vianey-Liaud & Ringdaale, 1993 Harenberger, 1959 (Steinl & Schaub, 1951) Harenberger 1959 (Thaler, 1966)	<i>Sauridens retulmeyeri</i>	MP17-19 MP18-20 MP18 MP18 MP13-14 MP14 MP25 ? ? ?	Les Pradigues, Montels, Pècelan, Rosières 1, 2, 4, Ste-Néboule, Sindou D, Tabarly Célière A, Escamps, Les Clapiès, Lostange, Pech-d'isabeau, Tuda ESCAMPS, Coyrou 1-2, Mémérin, Montels, Rosières 1,2,4, Sindou D, Tabarly STENEBOULE GOUSNAT Cuzal Parnac (cf.), Prapoux (aff.) Laprade Belgicq 1, Garri, Gerouilles, L'Escourie, Rigal-Jouet, Phallic, Platze, Rousselou BACH BACH

Tableau 3b. Micromammifères glires des faunes du Quercy, genres et espèces décrits (*) ou signalés dans les gisements; synonymies, âge et localités; AC= anciennes collections.

FAMILLE & Genre	espèce (* type Quercy)	auteur	synonymie	âge	gisements Quercy (cap. : LOCALITE-TYPE)
Proechimys (suite)	<i>gracilis*</i>	Schlösser, 1884		MP25	QUERCY AC (Mouillac), Belgarric 1, Na, La Plante 3, Phalip, Pipet, Rigal-Jouet 1, Rousselou
	<i>febratlerensis*</i>	Vianey-Liaud, 1988		MP24	LEBRATERIES 14
	<i>major*</i>	Schlösser, 1884	= <i>Monerchascornys major</i> Mayo, 1983	MP26	QUERCY AC (Mouillac), Bach AC, Espeyrasse, Gendrières 2, La Devèze, Mas-de-Paufilé
	<i>major*</i>	Mödden, 1938	= <i>Archaeomys chinchilloides</i> Gervais, 1848-52 p. p.	?MP26-27	QUERCY AC (Mouillac)
	<i>variabilis*</i>	Vianey-Liaud, 1988		MP25	MAS-DE-GASTON, Coñnac-Château
Pseudomomys	<i>cuvieri</i>	(Pomel, 1852)	<i>Isopychus cuvieri</i>	MP18-20	Escamps, Coñnac 1, Coyrou 1-2, Rosières 1,2,4, Sindou D, Sse-Nécaule, Tabarly
	<i>gallardi</i>	Lavocat, 1952	?= <i>Trechomys intermedius*</i> , Schlösser, 1884	MP 21-23	QUERCY AC (Mouillac), Aubrelong 1, Garmian, La Couaille, Mége, Pecti-C'abot, Ravet
	<i>major*</i>	Vianey-Liaud, 1976	?= <i>Trechomys pusillus*</i> , Schlösser, 1884	?	QUERCY AC (Mouillac)
Pseudosciurus	<i>marmoratus</i>	Hartenberger, 1973		MP21-23	LA PLANTE 2, Baraval, Coulou, Guirrolle Ilardies, Mas-de-Got, Mége, Mounaygne,
	<i>phoebeformis*</i>	Hartenberger, 1973		MP16-17	Pecti-C'abot, Raynal, Roquepune 2,3
	sp.			MP17-18	PERRIERE, Gousnat, Malcéris, Montails, Pépénut
	<i>minor*</i>	Schlösser, 1884	? (assements)	MP14-19	Cregis, Laprade, Lostonge
	<i>quercinus*</i>	Thaler, 1966		?	QUERCY AC (Escamps)
Reims	<i>garmianoi</i>	Thaler, 1966		MP17	Malpénis
	<i>minimus</i>	Hartenberger, 1973		MP 17	La Bouffie, Lavergne, Le Bratou
Sciuroides	sp.	Schmidt-Kittler, 1971		MP17-19	Aubrelong 2, Les Clapiés
	<i>caylux*</i>	Schlösser, 1884		MP 16-20	La Bouffie
Sciuromyx*	<i>quercy*</i>	(Steulin & Schaub, 1951)	<i>Pseudosciuromyx quercy</i>	MP25	Aubrelong 2, Célérier A, Coyrou 1-2, Escamps, Le Bretou, Les Sorcières, Salème, Sind D
	<i>rgali*</i>	Mödden, 1938		MP22-23	QUERCY AC (Mouillac), Coulou, Gacrol 3, Mas-de-Got, Mége, La Nauze 2, La Plante 2, Roquepune 2,4
Surosciurus	<i>ehingensis</i>	Denim, 1937		MP25	QUERCY AC (Mouillac), Lagarigue, Phalip, Rousselou
	<i>intermedius*</i>	(Schlosser, 1884)	<i>Sciuroides intermedius</i>	MP22-23	BELGARRIC 1, Belgarric Na, Rigal-Jouet
Tarmomys*	sp.			MP16-17	Mas-de-Got, Itardes
	<i>depereti</i>	(Steulin & Schaub, 1951)	<i>Sciuroides depereti</i>	MP 21	QUERCY AC (Escamps), Malpénis, Pépénut, Première, St-Antoinn, St-Lizier
Theridomys	<i>quercy*</i>	Hartenberger & Schmidt-Kittler, 1971		MP16-17	Mas-de-Labat 2
	<i>brechydens</i>	Gad, 1987		MP 21	Lavergne, Pecti-d'Isabeau
Tosnicidus	<i>euzelensis</i>	Depéret, 1917		MP 21	RAVET
	<i>golpei</i>	Hartenberger, 1973		?	QUERCY AC (Escamps)
Troposcutus	<i>luobensis*</i>	Vianey-Liaud, 1985		MP19-20	Escamps (cf.), Coñnac 1, Coyrou 1-2
	<i>marginifera</i>	Vianey-Liaud, 1989		MP17	Aubrelong 2, La Bouffie, Les Clapiés, Malpénis, Perrière, Salème
Tosnicidus	<i>verletii</i>	Hartenberger, 1976		MP18	Gousnat (aff.), Montails, Théron
	<i>curvistratus</i>	(Lalizer & Fariou, 1839)	<i>Echimyx curvistratus</i>	MP25	RIGAL-JOQUET, Belgarric, Coñnac-Château, Gerl, Garouillas, Lebratières 14, L'Escouffe,
Troposcutus	<i>mulabius</i>	Schmidt-Kittler, 1971		MP 22-23	Mas-de-Gacch, Pipet
	<i>romani</i>	(Hartenberger, 1973)	<i>Troposcutus romani</i>	MP 14	Itardes, La Plante 2
LAGOMORPHA	<i>vasconensis</i>	Viret, 1930		MP 14	Leprade
	<i>shamoilegus</i>			MP 23	Coulou, Quercy AC
Tilamomys	sp.			MP16-17	Aubrelong 2, La Bouffie, La Carrière 2, Les Clapiés, Les Sorcières, Malpénis
	sp.			MP14-18	Pecti-d'Isabeau, Pépénut, Perrière, Rosières 5, St-Antoinn-Noble-Val, St-Lizier
	<i>romani</i>	(Hartenberger, 1973)		MP 16-20	Laprade, Le Bretou, Montails
	sp.			MN3	Célérier, Coyrou 1-2, Gousnat, Lavergne, Les Clapiés, Salème, Turfal
	<i>vasconensis</i>			MN3	Crémât
	sp.			MP21-22	Ravet, Baraval
	sp.			MN3	Crémât

Tableau 3b. Micromammifères glires des faunes du Quercy, genres et espèces décrits (*) ou signalés dans les gisements; synonymies, âge et localités; AC= anciennes collections.

Gisements et dépt.	âge	Gisements et dépt.	âge	Gisements et dépt.	âge
Aubrelong 1 (46)	21	La Couaille (46)	21-22		
Aubrelong 2	17a	La Garrigue (46)	25	Palembert (82)	19
Baraval (46)	22	La Nauze 2 (82)	22	Parnac 1, 2 etc (46)	13-14
Belgarric (82)	25	Lapize (46)	?	Pasturat (46)	8-9
Bouziès (46)	17a	La Plante 2 (46)	22	Pécarel (46)	20
Cantagrel (12)	17b	La Plante 3	25	Pech Crabit 1,2 (46)	23
Cavalé (46)	22-23	La Rode (46)	?	Pech d'Isabeau (46)	17b
Cazals (81)	10	La Salle (82)	30	Pech-Desse (82)	28
Célarie-Brun (82)	17-18	Lacan (46)	19	Pech-du-Fraysse (82)	28
Célarie-Ocre	19	Laprade (82)	14	Pélix (46)	27-28
Clapassou (82)	17-19	Lavergne (46)	16	Pendaré (82)	22
Cloup d'Aural (46)	?/28	Lazédev/La Devèze (82)	26	Pépénut (81)	17b
Coânac 1 (46)	19	Le Bretou (82)	16	Perrière (82)	17b
Coânac-Château	25	Le Garouillas, Gari (46)	25	Phalip (82)	25
Coulou (46)	23	Lébratières 1 (46)	17a	Piatzé (46)	25
Coustal (46)	17	Lébratières 12,13,15	22	Pipet (46)	25
Coyrou 1-2 (82)	20	Lébratières 14	24	Portal (82)	28
Coyrou 3	17	Les Bories (46)	22	Ravet (82)	21
Crégols (46)	18	Les Clapiès (82)	17a	Raynal (82)	23
Crémat (46)	MN3	Les Pradigues (82)	17a	Rigal-Jouet (82)	25
Cuzal (46)	13	Les Sorcières (46)	17b	Roqueprune 1,2,3,4 (82)	23
Escamps (46)	19	Liauzu (46)	17b-18	Rosières 1,2,3,4 (46)	19
Espeyrasse (46)	26	Lostange (46)	19	Rosières 5	17b
Gardiol 3 (82)	23	Malpérié (82)	17b	Rousselou (82)	25
Garrhan (81)	21	Mas de Labat 1 (46)	18	Salème (46)	17a
Genébrières 1 (82)	24	Mas de Labat 2	21	St-Antonin-Noble-Val (82)	17a
Genébrières 2	26	Mas de Gaston (46)	25	St-Lizier (81)	16
Gousnat (82)	18	Mas de Got (46)	22	Ste-Néboule (46)	18
Gréalou (46)	13-14	Mas de Pauffié (46)	26	Sindou D (46)	18
Guirolle (46)	21-22	Mège (82)	23	Tabarly (82)	20
Itardiès (82)	23	Mémerlin-Mus. (46)	18	Théron (46)	18
L'Escoufle (82)	25	Monteils (12)	18	Trifon (46)	17
La Bouffe (46)	17a	Mounayne (46)	23	Tufal (82)	17a
La Cantine 2 (81)	17	Nougayrac (46)	19	Vielase (12)	10

Tableau 4. Gisements et faunes paléokarstiques (La Salle excepté) des vertébrés du Quercy : localités et faunes principales dans l'ordre alphabétique, départements (12 Aveyron, 46 Lot, 81 Tarn, 82 Tarn-&Garonne), âges biochronologiques MP. Certaines localités mal datées ne figurent pas dans ce tableau.

Eocène inférieur et moyen	Eocène supérieur		Oligocène inférieur, supérieur & Miocène inférieur		
8 + 9 Pasturat	17 a Aubrelong 2 Bouziès La Bouffie	18 Crégols Gousnat Mas de Labat 1 Mémerlin-Muséum Monteils Sainte-Néboule Sindou D Théron	21 Aubrelong 1 Garrhan Mas de Labat 2 Ravet	24 Genébrières 1 Lébratières 14	28 Cloup d'Aural p.p. Pech-Desse Pech-du-Fraysse Portal
10 Cazals Vielase			11 — 12 Salème Trifon	21 + 22 Guirolle La Couaille	
13 Cuzal	17 a + b Coustal Coyrou 3 La Cantine 2	19 Célarié-Ocre Coânac-1 Escamps Lacan Lostange Nougayrac Palembert Rosières 1, 2, 3, 4			22 Baraval Cavalé La Nauze 2 La Plante 2 Lébratières 12, 13, 15 Les Bories Mas de Got Pendaré
13 + 14 Parnac 1, 2, 3 etc Gréalou			17 b Cantagrel Les Sorcières	20 Coyrou 1-2 Pécarel Tabarły	
14 Laprade	17 b + 18 Liauzu	Eocène sup. indif. Albanhac Célarié-Brun Clapassou Glaudys Les Trémouls Mas de Bonhomme			26 Espeyrasse Genébrières 2 Lazédev/La Devèze Mas de Pauffé
15 Malpérié Pech d'Isabeau			27	27 Mounayne Pech Crabit 1, 2 Raynal Roqueprune 1, 2, 3, 4	
16 Lavergne Le Bretou Saint-Lizier	27 + 28	MN 1 + 2			MN 3 Crémat

Tableau 5. Gisements et faunes paléo-karstiques des vertébrés du Quercy par classes d'âge biochronologique MP et MN; classement sur ca 30 millions d'années, dont une grande partie sans long hiatus de l'Eocène moyen supérieur, MP 16, à l'Oligocène sub-supérieur, MP 28.

LE GENRE *EURONYCTIA* (NYCTITHERIIDAE, MAMMALIA) EN EUROPE OCCIDENTALE

R. SMITH

Département de Paléontologie, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, rue Vautier 29, B-1000 Bruxelles; Belgique. E-mail: richardsmithpal@hotmail.com

Résumé – Deux nouvelles espèces d'insectivores nyctitheriidés, sont décrites sur la base de mandibules et de dents jugales isolées. *Euronyctia belgica* n. sp. provenant du gisement de Boutersem-TGV (Oligocène inférieur, MP 21, Belgique) et *E. saturninensis* n. sp. provenant du gisement de La Débruge (Eocène supérieur, MP 18, Vaucluse) sont comparées aux autres espèces du genre connues à ce jour. Les caractères morphologiques des dents de *E. saturninensis* permettent de situer cette espèce dans la lignée *E. grisollensis*, *E. montana*, *E. tobieni*. L'espèce *E. belgica* caractérisée par une nette dilambdodontie, appartiendrait à une lignée distincte de la première et issue de *E. grisollensis* ou d'un de ses ancêtres. La découverte de *E. belgica* dans l'Oligocène permet d'établir que le genre *Euronyctia* a survécu au delà de la Grande Coupure.

Abstract – Two new species of nyctitherid insectivores, are described on the basis of mandibles and isolated cheek teeth. *Euronyctia belgica* n. sp. from the locality of Boutersem-TGV (Lower Oligocene, MP 21, Belgium) and *E. saturninensis* from the locality of La Débruge (Upper Eocene, MP 18, Vaucluse) are compared with the other species of the genus described so far. The morphological characters of the teeth of *E. saturninensis* make it possible to classify this species in the lineage of *E. grisollensis*, *E. montana*, *E. tobieni*. The species *E. belgica* characterized by a pronounced dilambdodonty would belong to a lineage distinct from the first and resulting from *E. grisollensis* or one of its ancestors. The discovery of *E. belgica* in the Oligocene allows us to establish that the *Euronyctia* genus survived beyond the «Grande Coupure».

Mots clés – Mammifère, Nyctitheriidae, nouvelles espèces, Oligocène inférieur, Eocène supérieur.

Key words – Mammal, Nyctitheriidae, new species, Lower Oligocene, Upper Eocene.

INTRODUCTION

Le genre *Euronyctia* fut introduit par Sigé (1997) pour séparer un taxon aux dents présentant une tendance dilambdodonte marquée, du genre *Saturninia* rectodonte auquel de nombreuses espèces étaient jusqu'alors attribuées. Le genre *Euronyctia* fut reconnu en Espagne, en France, en Allemagne et en Angleterre. Il était représenté par les espèces suivantes: *E. montana* Sigé, 1997, *E. grisollensis* (Sigé 1976) *E. tobieni* (Sigé 1976) et *Euronyctia* sp. indet. (Sigé 1997). Sa répartition stratigraphique était limitée aux niveaux MP16 à MP20 de l'Eocène supérieur (Sigé 1997).

Des fouilles entreprises par l'auteur, en septembre 1999, sur le chantier du TGV, à Boutersem, dans l'Oligocène basal (Fig. 1), ont abouti à la constitution d'une importante collection de vertébrés. De nombreux restes de poissons, amphibiens, reptiles, mammifères et oiseaux ont été découverts. Les oiseaux ont été étudiés par Mayr & Smith (2001). Les mammifères sont représentés par les familles suivantes: Didelphidae (Marsupialia), Plesiosoricidae (Soricomorpha), Vespertilionidae (Chiroptera), Theridomyidae, Gliridae, Cricetidae, Eomyidae (Rodentia). De nombreux restes dentaires d'insectivores ont été recueillis (Smith 2003, 2004 a). Parmi ceux-ci, quelques centaines de dents de Nyctitheriidae (Lipotyphla) ont été reconnues. Ces dents ont pu être attribuées à cinq taxons différents dont le genre *Oligonyctia* récemment publié (Smith, 2004 b), le genre *Sigenyctia* (Smith, 2006) et celui qui est ici rapporté au genre *Euronyctia*.

La similitude des faunes de Boutersem TGV et de celles de Hoogbutsel est attestée par la présence des rongeurs théridomiidés (Vianey-Liaud 1972), cricéidés (Freudenthal 1988) et gliridés (Vianey-Liaud 1994). Le gisement de Hoogbutsel, découvert par Glibert et de Heinzelin de Braucourt (1952) est attribué au niveau repère MP21 de l'Oligocène inférieur (Biochrom'97 1997). A l'exception de *Tetracus nanus* Aymard, 1846, absent à Boutersem TGV, les mêmes espèces d'insectivores se retrouvent dans les deux gisements belges.

Par ailleurs, l'étude du matériel type de *Saturninia gracilis* Stehlin, 1940 provenant de La Débruge, conservé au Naturhistorisches Museum (Bâle, Suisse), a permis de reconnaître parmi les spécimens de deux provenances attribués par Stehlin à cette espèce, une dizaine de spécimens attribuables au genre *Euronyctia*.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les types ainsi que les fossiles figurés d'*Euronyctia belgica* n. sp. sont déposés dans les collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (IRSNB). Les autres spécimens sont conservés dans la collection de l'auteur. Les spécimens d'*Euronyctia saturninensis* n. sp. provenant de La Débruge (Db) sont conservés au Naturhistorisches Museum, Bâle, Suisse (NMB). La classification systématique utilisée ici est celle de McKenna & Bell (1997). La terminologie dentaire est basée sur celle de Van Valen (1966). Les mesures sont exprimées en millimètres.

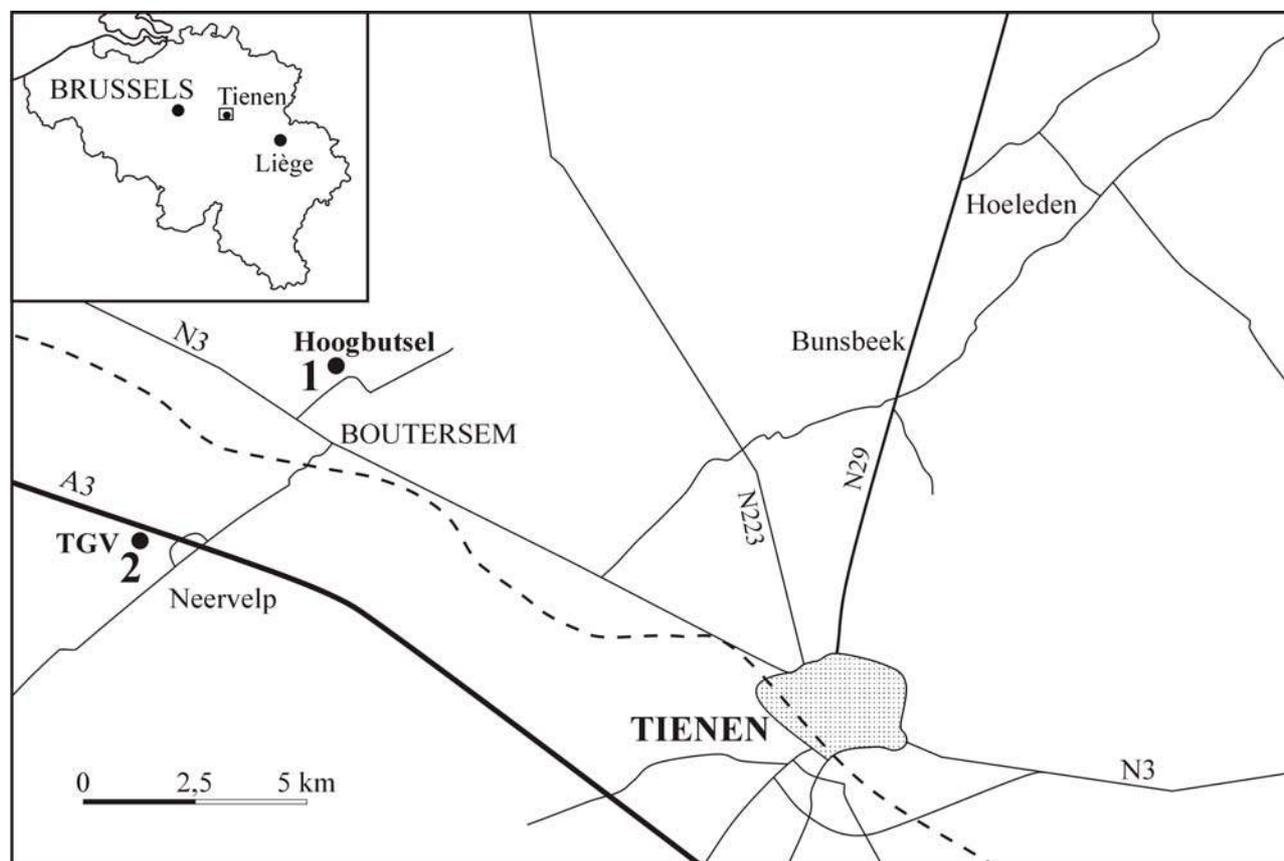


Figure 1. – Situation des gisements de Hoogbutsel (1) et de Boutersem TGV (2).

2. SYSTÉMATIQUE

Ordre Lipotyphla Haeckel, 1866

Famille Nyctitheriidae Simpson, 1928

Sous-famille Nyctitheriinae Simpson, 1928

Genre *Euronyctia* Sigé, 1997

Espèce-type *Euronyctia montana* Sigé, 1997

Euronyctia belgica n. sp.

(Figs. 2–4)

Holotype. – IRSNB M 1914 (anciennement BOU-269-RS), hémi-mandibule droite.

Paratypes. – IRSNB M 1915 (anc. BOU-283-RS), DP/4 droite; IRSNB M 1916 (anc. BOU-270-RS), M/1 droite; IRSNB M 1917 (anc. BOU-569-RS), M/3 gauche; IRSNB M 1918 (anc. BOU-488-RS), P/4 gauche; IRSNB M 1919 (anc. BOU-274-RS), M1/ droite; IRSNB M 1920 (anc. BOU-254-RS), M2/ droite; IRSNB M 1921 (anc. BOU-271-RS), M3/ gauche.

Étymologie. – Pour évoquer les localités belges où la nouvelle espèce fut découverte.

Matériel examiné. – Mandibule gauche portant P/4, M/2: BOU-598-RS; **DP/4**: BOU-395-RS, BOU-428-RS, BOU-579-RS, BOU-607-RS, BOU-634-RS, BOU-649-RS, BOU-681-RS; **P/4**: BOU-352-RS; **M/1**: BOU-438-RS, BOU-606-RS, BOU-622-RS, BOU-631-RS, BOU-644-RS, BOU-716-RS; **M/2**: BOU-425-RS, BOU-645-RS; **M/3**: BOU-581-RS; **P/4**: BOU-446-RS; **M1/**: BOU-104-RS, BOU-572-RS, BOU-648-RS; **M2/**: BOU-412-RS, BOU-429-RS, BOU-454-RS, BOU-455-RS, BOU-501-RS, BOU-536-RS, BOU-647-RS; **M3/**: BOU-530-RS, BOU-620-RS, BOU-689-RS.

Niveau-type. – Membre de Boutersem, Tongrien supérieur continental (Oligocène inférieur), niveau MP21 de l'échelle biochronologique des mammifères paléogènes d'Europe (Biochrom'97, 1997: p. 779).

Localité-type. – Boutersem TGV, Brabant flamand, Belgique (Fig. 1).

Autre localité. – Hoogbutsel, Brabant flamand, Belgique (Fig. 1).

Diagnose. – *Euronyctia* de taille proche de celle de *E. tobieni*, aux molaires supérieures et inférieures nettement dilambdodontes. Présence d'un mésostyle et d'un précingulum ténu. Talons des P4/, M1/, M2/ très larges, de forme arrondie pourvus d'un hypocône bien marqué. Postcingulide et cingulide antéro-labial bien développés. Présence d'une encoche sur la crête oblique (à l'emplacement d'un mésoconide). Angle formé par le bord lingual et le bord postérieur de M/1 et M/2, au niveau de l'entoconide, proche de 90°.

Description

1. Dentaire

La branche horizontale est longue et fine; mince à sa partie antérieure et s'épaississant progressivement dans la partie postérieure. En vue latérale, le bord inférieur est sub-rectiligne sous les dents, faiblement concave postérieurement à M/3, puis convexe sous la fosse massétérique. Le bord alvéolaire est sub-rectiligne de M/3 à P/4 puis s'incline légèrement vers le bas, dans la partie antérieure à P/4. Le foramen mentonnier est situé sous la racine postérieure de P/3, au tiers supérieur de la hauteur de la mandibule. La branche montante forme, avec la branche horizontale, un angle proche de l'angle droit. Le processus coronoïde est très élevé et légèrement penché en avant. Le bord antérieur de ce processus, épais à la base, est faiblement sinueux et un peu en surplomb sur la branche montante. Le bord postérieur est concave pour la partie visible sur le spécimen. La tête du processus condyalaire est située un peu plus

haut que la moitié de la hauteur de la branche montante. Elle est bien plus haute que la surface occlusale des dents. Elle est de forme ovale, allongée, décentrée vers l'intérieur et oblique. Le processus angulaire, très fin, est court (légèrement incomplet sur le spécimen). La fosse massétérique large et longue, de forme ovale, faiblement oblique, est profonde. Du côté interne, une crête courbe relie la tête du processus condyalaire au bord alvéolaire. Le foramen mandibulaire se situe sous cette crête, à la moitié de la distance entre le bord de la branche montante et la tête du processus condyalaire.

2. Dentition inférieure

DP/4 a, en vue occlusale, la forme d'un triangle rectangle. Ses cuspides sont peu élevées. La différence de hauteur entre le trigonide et le talonide est peu importante. Le paraconide est projeté antérieurement. Le protoconide est massif, le métaconide situé plus postérieurement que le protoconide. Le talonide est large et son bassin assez profond. L'hypoconulide médian forme, postérieurement, une saillie triangulaire. La crête oblique, sigmoïde, est ascendante jusqu'à l'apex du métaconide. Une crête postérieure verticale est présente sur le protoconide et forme avec la crête oblique une gouttière assez large atteignant la base labiale de la dent. L'entoconide est situé plus postérieurement que l'hypoconide. Cette dent présente un précingulide discret ainsi qu'un postcingulide mieux marqué.

P/4 est plus courte que DP/4. Son talonide est plus étroit et moins profond. Le protoconide et le métaconide sont plus élevés. Le paraconide est moins développé. Le protoconide est situé moins antérieurement que sur DP/4. La crête postérieure du protoconide est faiblement concave et n'atteint pas la base labiale de la dent. La gouttière disto-labiale est présente. L'entoconide et l'hypoconide sont situés sur un même axe. Le précingulide est très faible et le postcingulide, lorsqu'il est présent, est à peine ébauché.

M/1 et M/2 ont, en vue occlusale, une forme trapézoïdale. Elles présentent une morphologie proche de celle des DP/4. Ces molaires sont peu élevées. Les cuspides sont massives. L'entoconide est incliné lingualement. Le talonide est court et large. Le précingulide et le postcingulide sont relativement larges. La crête oblique atteint le sommet du métaconide. Le net relief formé par cette crête de même que la présence d'une encoche située sur celle-ci, à l'emplacement d'un mésoconide, sont caractéristiques de ce genre et s'observent de (D)P/4 à M/3. En vue occlusale, les crêtes antérieure et postérieure de l'entoconide forment un angle droit. L'hypoconulide médian, de forme triangulaire, est saillant postérieurement. M/1 se distingue de M/2 par son trigonide plus étroit et légèrement plus allongé antérieurement. Elle est un peu plus longue que M/2.

M/3 est nettement plus petite que les autres molaires inférieures. Son talonide, bas et court, est plus étroit que le trigonide. L'entoconide est complètement réduit, tandis que l'hypoconulide est très développé. Ce dernier est situé très postéro-lingualement. Le postcingulide est absent.

3. Dentition supérieure

P4/ présente un paracône bien développé, arqué postérieurement. Il est séparé du métacône, plus discret, par une entaille peu profonde. La crête métastylaire, très longue, se termine par un métastyle discret. Le lobe métastylaire, relativement étroit, est très allongé postérieurement. La crête parastylaire est courte et le parastyle bien marqué. Le lobe parastylaire arrondi, est proéminent. Le protocône est relié au paraconule par une préprotocrista courte. Le talon de la dent est très large et de forme arrondie. L'hypocône a le même développement que le parastyle. La centrocrête est faiblement dilambdodonte. Un cingulum labial bien net va du parastyle au métastyle.

M1/ présente un bord labial oblique, irrégulier. Le paracône légèrement plus élevé que le métacône n'est pas plus puissant que lui. La centrocrête est fortement dilambdodonte. Cette dilambdodontie est encore accentuée par la présence d'un petit mésostyle sur le cingulum labial. La dent est pourvue de larges paracingulum et métacingulum. Le lobe parastylaire est aigu et le parastyle est nettement saillant antérieurement. Les paraconules et métaconules sont fortement développés. Toutes leurs crêtes sont bien marquées. Le paraconule, formant saillie antérieurement, est le plus proche du protocône. Le talon est fort

large, de forme arrondie et pourvu d'un hypocône assez développé. Un précingulum ténu est présent à la base antérieure du protocône.

M2/ se distingue de M1/ par l'aspect plus symétrique de ses paracône et métacône, son bord labial plus court et incurvé au milieu, son lobe métastylaire plus arrondi et sa paracrête plus développée. C'est sur ce rang dentaire que l'ectolophe en W est le mieux marqué.

M3/ présente un bord labial soutenu par une crête très oblique. Le paracône est mieux développé que le métacône qui délimite le bord postéro-labial de la dent. La crête parastylaire est longue et sinueuse, le parastyle et le paraconule sont bien visibles. Le paracingulum long et large se prolonge jusqu'à la profossa. Le métaconule ne se distingue pas bien sur tous les spécimens. Le mésostyle est toujours bien visible.



Figure 2. – *Euronyctia belgica* n. sp.; hémimandibule droite portant P/4 et M/2 IRSNB M 1914, holotype; A : vue labiale; B : vue occlusale; C : vue linguale.

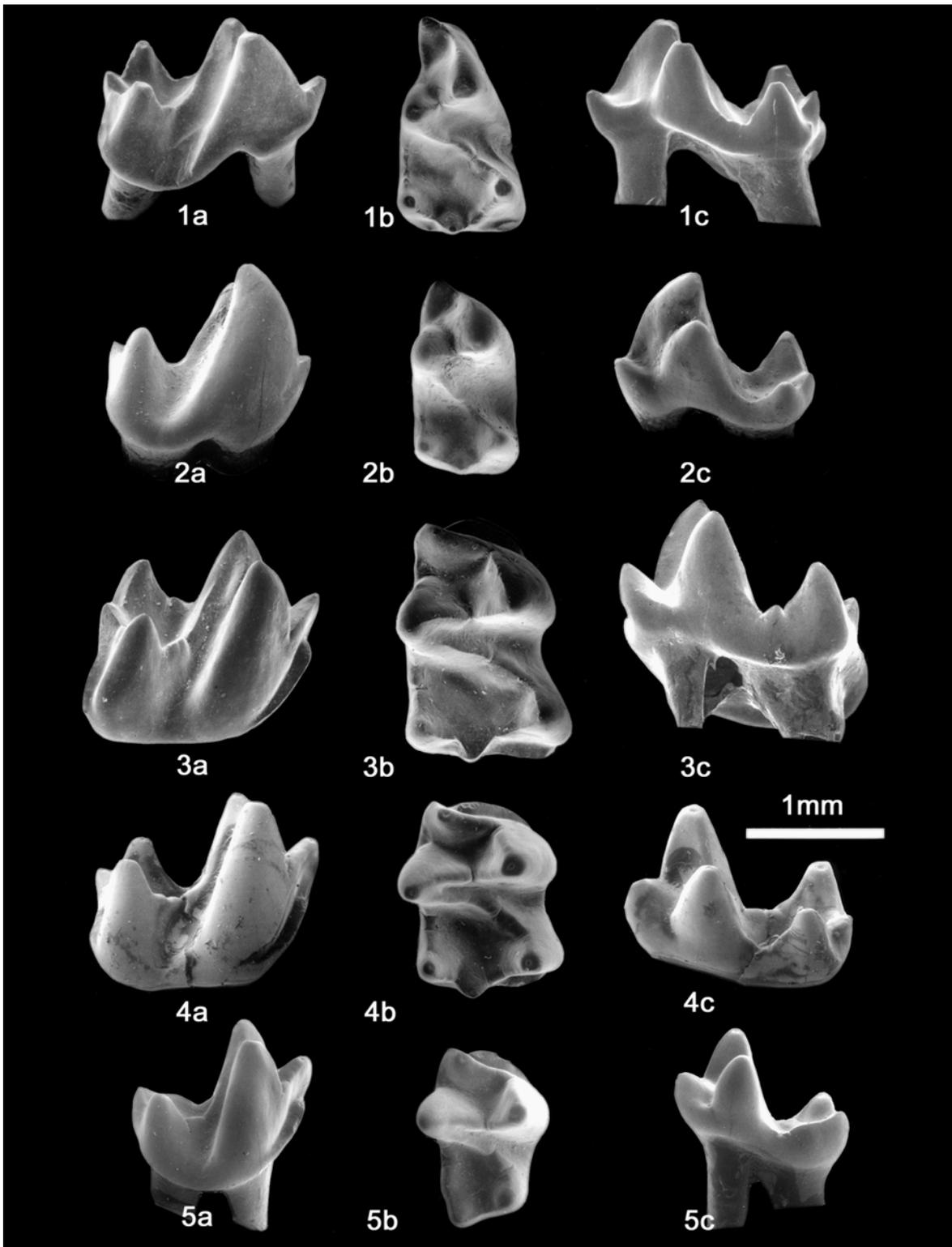


Figure 3. – *Euronyctia belgica* n. sp., dentition inférieure; 1: DP/4 droite IRSNB M 1915. 2: P/4 droite IRSNB M 1914. 3: M/1 droite IRSNB M 1916. 4: M/2 droite IRSNB M 1914. 5: M/3 gauche inversée IRSNB M 1917. A: vues labiales; B: vues occlusales; C: vues linguales.

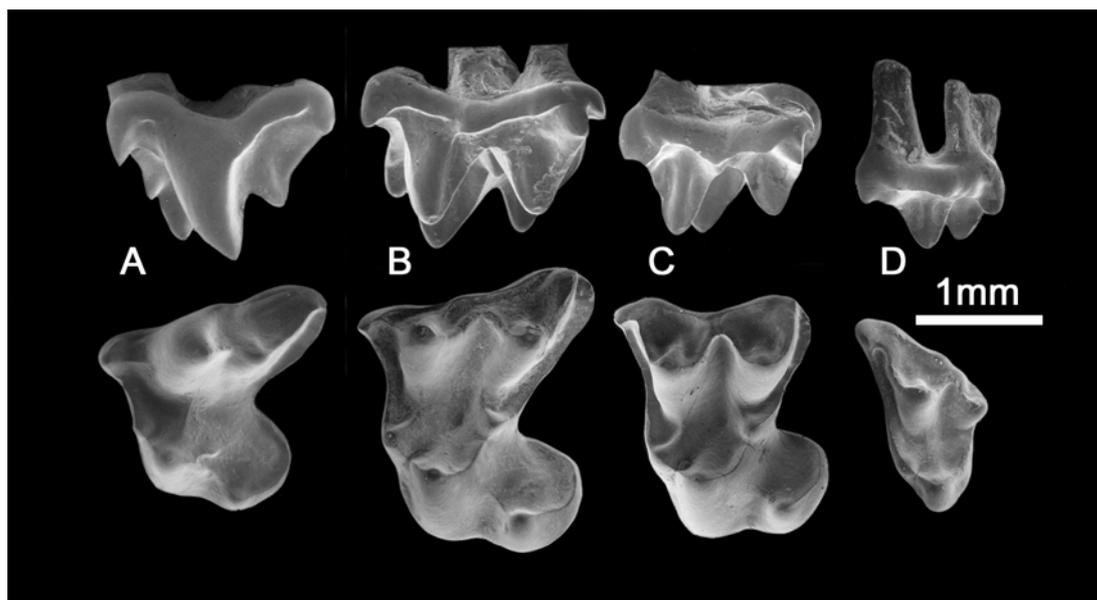


Figure 4. – *Euronyctia belgica* n. sp.; dentition supérieure; **A**: P4/ gauche IRSNB M 1918. **B**: M1/ droite inversée IRSNB M 1919. **C**: M2/ droite inversée IRSNB M 1920. **D**: M3/ gauche IRSNB M 1921. Au-dessus: vues labiales; en-dessous: vues occlusales.

Comparaisons

Bien que les dents d'insectivores soient rares dans les collections provenant de Hoogbutsel, conservées à l'IRSNB, deux M/2 droites d'*Euronyctia belgica* y ont été formellement reconnues. Les mesures de ces dents sont les suivantes: HG 545; L = 1,5; I = 1,1 et HG 4299; L = 1,45; I = 1,1. Aucune différence morphologique n'a été observée entre les M/2 de Hoogbutsel et celles de Boutersem TGV; mais il faut néanmoins remarquer que les dents de Hoogbutsel sont légèrement inférieures à la taille minimum de celles de Boutersem TGV. Le matériel provenant de Hoogbutsel étant trop réduit, aucune conclusion ne peut cependant être déduite de cette observation.

En taille, les dents de *E. belgica* sont proches de celles de *E. tobieni* de l'Eocène terminal. Les molaires inférieures des deux espèces possèdent une crête oblique ascendante en relief et un postcingulide. Toutefois la morphologie des dents de ces deux espèces est sensiblement différente. La crête oblique des molaires ainsi que de P/4 et DP/4 est ininterrompue chez *E. tobieni* alors qu'elle présente une entaille, à l'emplacement d'un mésoconide, chez celles de *E. belgica*. L'entoconide est positionné nettement plus lingualement sur *E. belgica* ce qui a pour conséquences que le bord labial est plus rectiligne et que le bassin du talonide est plus large. Le cingulide antéro-labial et le postcingulide sont plus larges sur *E. belgica* et l'hypoconulide y est plus saillant postérieurement. Le talonide est proportionnellement plus court sur les molaires de la nouvelle espèce. Les dents supérieures des deux espèces présentent elles aussi des formes très proches ainsi que de la structure dilambdodonte. Cependant, chez *E. belgica*, le paracône et le métacône moins développé de la P4/ sont nettement inclinés postérieurement alors qu'ils sont dirigés verticalement chez *E. tobieni*. Le bord labial de la P4/ et des molaires est plus sinueux sur les dents de la nouvelle espèce que sur celles de *E. tobieni*. Chez *E. belgica*, les molaires présentent un mésostyle mieux développé jusque sur la M3/ ainsi qu'un léger précingulum, absent sur l'espèce allemande. Enfin le talon, de forme sub-carrée sur les P4/, M1/ et M2/ de *E. tobieni* est arrondi sur les dents de *E. belgica*.

Euronyctia montana et *E. grisollensis* possèdent également des dents morphologiquement proches de *E. belgica*. Toutefois, ces espèces se différencient de la nouvelle espèce belge par leurs dents de plus petite taille. *E. montana* et *E. grisollensis* possèdent des dents supérieures sans mésostyle, sans précingulum, un talon moins développé et aux dents inférieures un postcingulide plus discret.

***Euronyctia saturninensis* n. sp.**
(Figs 6–8)

Holotype. – NMB Db 594a, fragment de mandibule droite montrant P/3-M/1, M/3.

Paratypes. – NMB Db 592a, hémi-mandibule droite portant P/4-M/3 ; NMB Db 882, M3/ gauche.

Matériel examiné. – NMB Db 520a, fragment de mandibule droite portant M/2-M/3 ; NMB Db 537a, fragment de mandibule droite portant P/3-M/1 ; NMB Db 595a, fragment de mandibule droite portant P/4-M/1 ; NMB Db 883, M3/ gauche.

Etymologie. – Le nom rappelle la localité de Saint-Saturnin et le genre *Saturninia* avec lequel cette espèce fut confondue à sa création.

Niveau-type. – Ludien (Eocène supérieur), niveau MP18 de l'échelle biochronologique des mammifères paléogènes d'Europe (Biochrom'97, 1997: p. 780).

Localité-type. – La Débruge, Saint Saturnin (Vaucluse), France (Fig. 5).

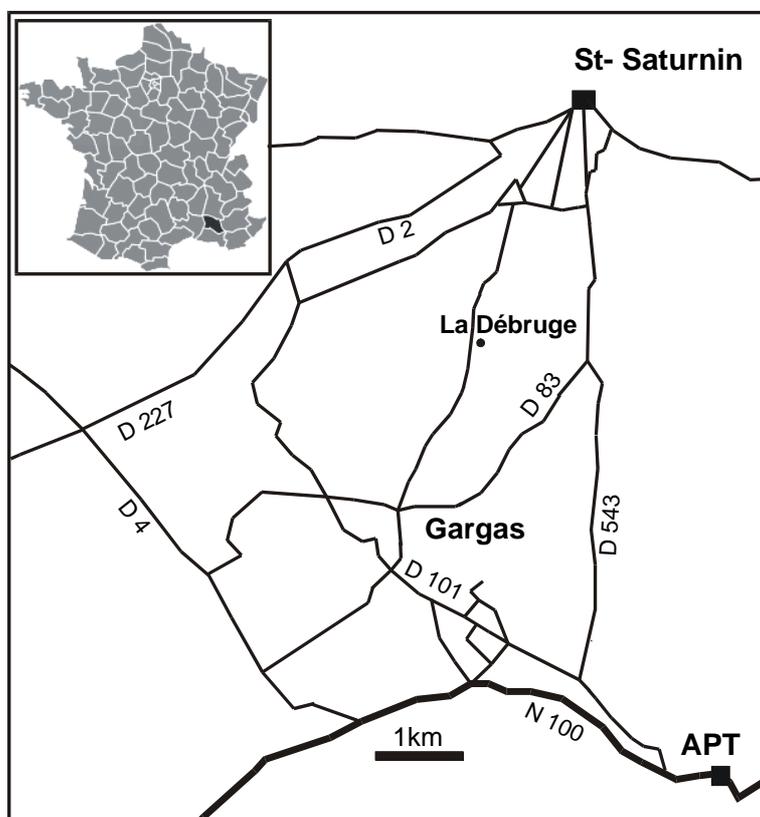


Figure 5. – Situation du gisement de La Débruge. Le département du Vaucluse est représenté en noir sur la carte de France.

Diagnose. – *Euronyctia* morphologiquement proche de *E. montana*. S'en distingue essentiellement par la P/4 plus allongée, aux cuspides plus hautes, dont l'entoconide est plus éloigné du métaconide, dont le paraconide est projeté du côté lingual et le méplat antérieur présente une surface plus importante. L'hypoconide des molaires inférieures est pincé antéro-postérieurement et le postcingulide est large.

Description

1. Dentition inférieure

P/3 possède un protoconide qui est la partie principale de la dent. Il n'y a pas de métaconide. Le paraconide est bien marqué. La crête reliant le protoconide à l'hypoconide est faiblement oblique et tranchante. Le bassin du talonide est fortement réduit et présente deux cuspidés minuscules (entoconide et hypoconide).

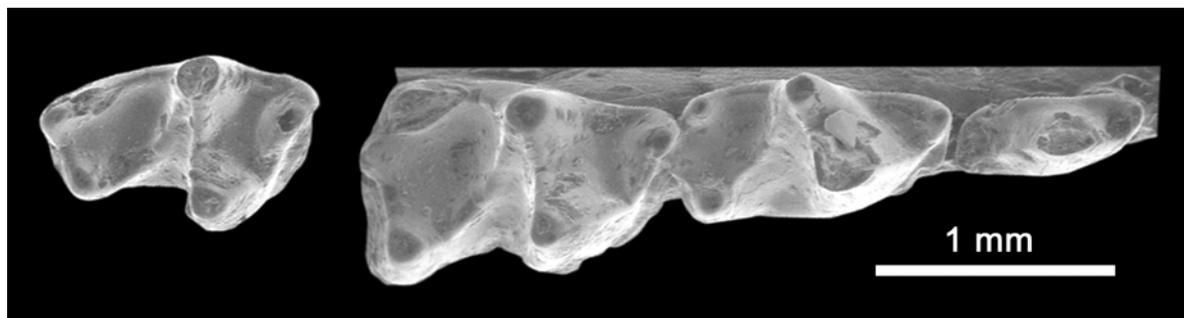


Figure 6. – *Euronycitia saturninensis* n. sp.; fragment de mandibule droite montrant P/3-M/1, M/3. NMB Db 594a ; holotype.

P/4 a un trigonide qui, en vue occlusale, représente la moitié de la surface de la dent. Les protoconide et métaconide sont élevés. Le talonide est important avec un bassin relativement profond. Selon les spécimens examinés, ce bassin présente une forme de croissant plus ou moins prononcée. L'entoconide, l'hypoconide et l'hypoconulide sont bien développés. Ce dernier est proche de l'hypoconide. La crête oblique relie l'hypoconide au sommet du métaconide. Le bord lingual de la dent présente, en vue occlusale, un aspect variable, mais arrondi au niveau de l'entoconide. Celui-ci est variablement désaxé labialement par rapport au bord lingual. Le précingulide et le postcingulide sont bien développés.

<i>Euronycitia belgica</i>							<i>Euronycitia saturninensis</i>								
		N.	Min.	Max.	Moy.	E. type	C. V.			N.	Min.	Max.	Moy.	E. type	C. V.
DP/4	L	7	1,40	1,60	1,50	0,06	4,30								
	I	7	0,85	1,00	0,94	0,05	5,67								
P/3	L							2	0,80	0,85	0,83	0,04	4,29		
	I							2	0,40	0,45	0,43	0,04	8,32		
P/4	L	3	1,40	1,45	1,42	0,03	2,04	4	1,30	1,50	1,40	0,08	5,83		
	I	3	0,75	0,80	0,78	0,03	3,69	4	0,80	1,00	0,88	0,10	10,94		
M/1	L	7	1,60	1,70	1,66	0,04	2,71	4	1,45	1,60	1,56	0,07	4,80		
	I	7	1,10	1,20	1,16	0,05	4,09	4	1,10	1,30	1,23	0,10	7,82		
M/2	L	4	1,60	1,65	1,61	0,02	1,55	2	1,50	1,60	1,55	0,07	4,56		
	I	4	1,05	1,15	1,10	0,04	3,71	2	1,30	1,30	1,30	0,00	0,00		
M/3	L	2	1,25	1,30	1,28	0,04	2,77	2	1,20	1,30	1,25	0,07	5,66		
	I	2	0,80	0,85	0,83	0,04	4,29	2	0,80	1,10	0,95	0,21	22,33		
P4/	L	1			1,75										
	I	1			1,75										
M1/	L	4	1,80	1,95	1,86	0,06	3,38								
	I	4	2,10	2,20	2,14	0,05	2,24								
M2/	L	8	1,50	1,60	1,56	0,05	3,18								
	I	8	1,85	1,95	1,91	0,04	1,85								
M3/	L	4	1,00	1,15	1,09	0,06	5,79	2	0,85	0,95	0,90	0,07	7,86		
	I	4	1,40	1,50	1,50	0,05	3,27	2	1,50	1,65	1,58	0,11	6,73		

Tableau 1. – Dimensions en mm des dents de *Euronycitia belgica* n. sp. de Boutersem TGV et de *E. saturninensis* n. sp. de La Débruge. L: longueur; I: largeur; Coefficient V: Coefficient de variation.

M/1 et M/2, présentent un protoconide et un hypoconide très pincés (en vue occlusale). De ce fait, la crête oblique est fort oblique. L'entocristide est relativement courte et l'hypoconulide est plus proche de l'entoconide que médian. Les cuspides sont plutôt fines. M/2 n'est que légèrement plus courte que M/1.

M/3 est légèrement plus courte que M/2. Son talonide est allongé ; il est plus long que le trigonide. L'hypoconulide se trouve dans le prolongement de l'entoconide sur le bord lingual rectiligne. La crête oblique, joignant le sommet de l'hypoconide à celui du métaconide, est longue et sub-parallèle à l'entocristide.

2. Dentition supérieure

M3/ est la seule dent supérieure reconnue dans le matériel du Naturhistorisches Museum (Bâle, Suisse). En vue occlusale, elle est de forme plus ou moins triangulaire. Le bord labial est fortement oblique et sinueux. Le bord antérieur est sub-rectiligne, le bord postérieur est concave. Le lobe parastylaire est long et étroit. Le parastyle est discret. La centrocrête est fortement dilambdodonte, mais on n'observe pas de mésostyle sur le cingulum labial. Bien que le métaconule soit imperceptible, une légère prémétaconulecrista est présente. Le paraconule, proche du protocône, est bien développé. Une postprotocrista incomplète est visible à la base du paracône, mais elle n'atteint pas le paraconule. Le paracingulum long et étroit se prolonge jusque dans la profossa. Les paracône, métacône et protocône sont peu massifs. Le précingulum est bien visible.

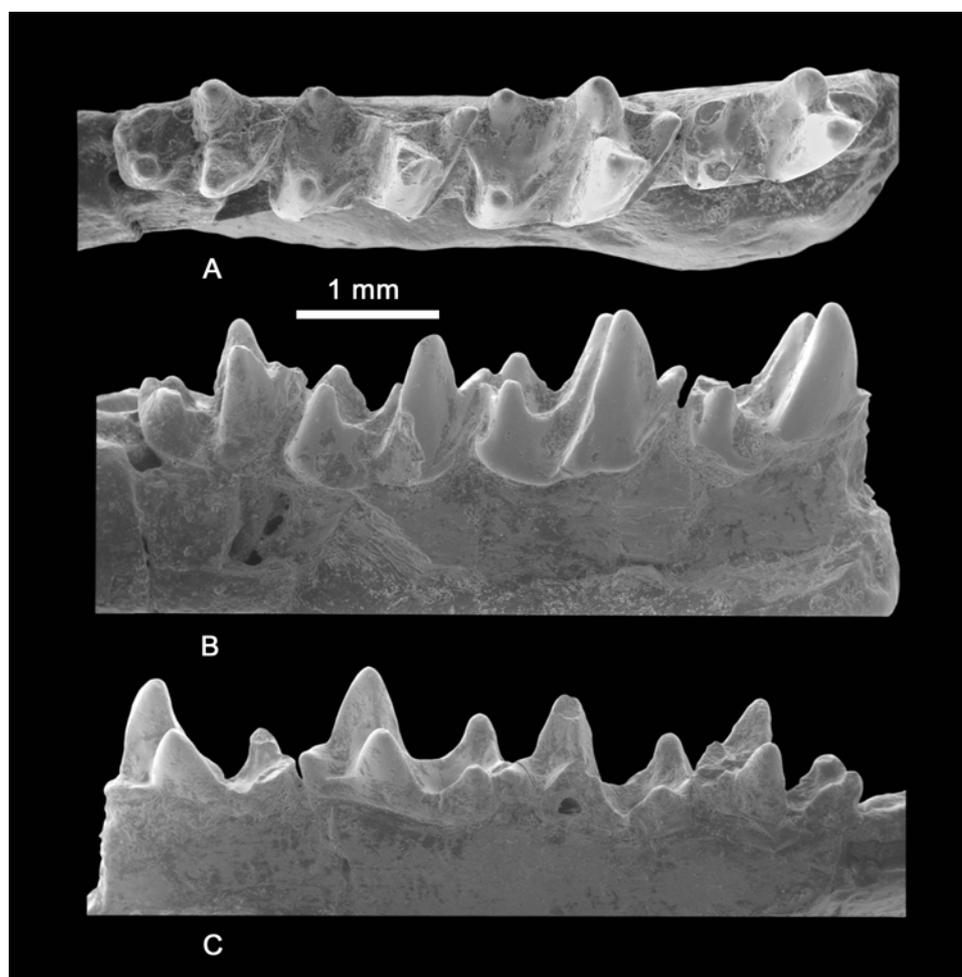


Figure 7. *Euronyctia saturnisensis* n.sp.
Fragment de mandibule droite montrant P/4 – M3.
NMB Db 592a, paratype

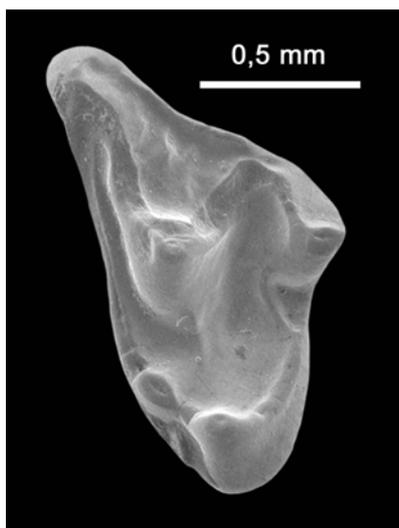


Figure 8. – *Euronyctia saturninensis* n. sp.; M3/ gauche, NMB Db 882 ; paratype.

Comparaisons

Les dents d' *Euronyctia saturninensis* sont morphologiquement proches de celles d' *E. tobieni*. Elles s'en distinguent toutefois par la taille (voir Tabl. 2). Les dents d' *E. saturninensis* sont toujours plus courtes que celles de *E. tobieni*. Comme il a été dit plus haut, c'est la P/4 qui est la dent la plus diagnostique pour séparer les différentes espèces d' *Euronyctia*.

La P/4 d' *E. saturninensis* diffère de celle de *E. belgica* par la forme de son talonide dont le bord lingual est concave, alors qu'il est rectiligne chez *E. belgica*, l'hypoconide et l'entoconide sont plus proches chez *E. saturninensis*, tandis qu'il est médian sur l'espèce belge. Elle diffère de celle de *E. tobieni* par son talonide nettement plus large aux trois cuspidés bien développées et à la crête oblique inclinée plus labialement au départ de l'hypoconide.

Elle se distingue encore davantage de celles de *E. grisollensis* et de *E. montana* par sa longueur plus importante.

Espèce	Localité	Pays	Niveau	L. P/4	L. M/1	L. M/3
<i>Euronyctia belgica</i> n. sp.	Boutersem	Belgique	MP 21	1,42	1,66	1,28
<i>Euronyctia tobieni</i> (Sigé, 1976)	Neustadt	Allemagne	MP 20	1,60	1,65	1,40
<i>Euronyctia saturninensis</i> n. sp.	La Débruge	France	MP 18	1,40	1,56	1,25
<i>Euronyctia montana</i> Sigé, 1997	Sossís	Espagne	MP 17	1,19	1,42	1,14
<i>Euronyctia grisollensis</i> (Sigé, 1976)	Grisolles	France	MP 16	1,11	1,21	1,11

Tableau 2. – Répartition des diverses espèces du genre *Euronyctia* des niveaux MP 16 à MP 21 ; L. P/4 = longueur de la P/4 ; L. M/1 = longueur de la M/1 ; L. M/3 = longueur de la M/3.

3. DISCUSSION

La comparaison des mesures des dents inférieures des différentes espèces du genre *Euronyctia* (voir Tableau 2) est basée sur les travaux de Tobien (1971), Sigé (1976), Sigé (1997), et la présente publication. Chaque auteur ayant sa manière propre de positionner les dents en vue occlusale, la mesure des largeurs est parfois différente d'après le manipulateur. Seules les longueurs ont donc été prises en considération car elles représentent des mesures plus objectives. Dans la mesure du possible, ce sont des moyennes. Pour *E.*

grisollensis et *E. montana* les mesures des M/1 et M/2 ne sont pas distinctes, une petite différence de taille est donc possible. La comparaison de ces mesures montre une augmentation de taille inversement proportionnelle à l'âge des espèces, excepté pour *E. belgica*. On peut en déduire que la taille des dents des espèces éocènes augmente avec le temps, ce qui est interprété comme un caractère évolutif.

Toutefois, l'évolution du genre se marque essentiellement par différents stades de dilambdodontie. La morphologie de la P/4 est, actuellement, l'élément le plus discriminant pour distinguer les différentes espèces d'*Euronyctia*. Si l'on peut voir une continuité évolutive pour les espèces *E. grisollensis*, *E. montana*, *E. saturninensis* et, vraisemblablement *E. tobieni*, il n'en va pas de même pour *E. belgica* dont le bord lingual rectiligne des molaires inférieures s'écarte complètement de la tendance à la concavité postérieure du talonide présentée par les espèces précédentes. Les caractères nettement plus primitifs de cette P/4 semblent indiquer que *E. belgica* pourrait appartenir à une autre lignée issue de *E. grisollensis* ou d'un de ses ancêtres.

4. CONCLUSION

Les cinq espèces du genre *Euronyctia* actuellement connues sont détaillées dans le Tableau 2. Le genre est stratigraphiquement représenté depuis le Bartonien (niveau repère MP 16) jusqu'à l'Oligocène inférieur (niveau repère MP 21). Géographiquement, il est, jusqu'à présent, connu en Europe, depuis l'Espagne jusqu'en Allemagne, en passant par la France et la Belgique.

Les deux espèces : *E. belgica*, des gisements de Boutersem TGV et de Hoogbutsel (Oligocène inférieur de Belgique) et *E. saturninensis*, du gisement de La Débruge (Eocène supérieur de Provence, France) s'ajoutent aux trois espèces de l'Eocène supérieur, préalablement connues. Leur morphologie est bien dans le prolongement évolutif décrit par Sigé (1997). *E. saturninensis* présente des caractères morphologiques intermédiaires entre *E. montana* et *E. tobieni*.

La découverte de *E. belgica* indique que le genre, présent depuis l'Eocène supérieur, traverse la limite Eocène-Oligocène de même que la « Grande Coupure » (voir Hooker *et al*, 2004 : 166) jusqu'au niveau MP 21 de l'Oligocène inférieur. De plus, la morphologie dentaire, particulièrement celle de la P/4, montre que deux lignées évolutives, au moins, sont présentes chez ce genre.

Remerciements. Merci à Bernard Sigé (Université Claude Bernard, Lyon) qui m'a aimablement reçu à Lyon, m'a permis de comparer les fossiles belges avec ceux des gisements qu'il avait étudiés et m'a aidé par ses conseils et la lecture du manuscrit; à Burkart Engesser (Naturhistorisches Museum, Bâle, Suisse) pour l'accueil à Bâle et le prêt du matériel utilisé dans ce travail, à Geert Dewaele et Hugo Van Laer qui, au nom de la Société de construction du TGV, ont autorisé les fouilles et ont apporté une aide technique à leur réalisation. De l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, mes remerciements s'adressent à Thierry Smith pour la relecture du manuscrit; à Jacques Herman et Piet Laga qui m'ont introduit sur le site de Boutersem TGV; à feu Pierre Hoffman pour l'aide sur le terrain; à Julien Cillis, Hugo De Potter et Pieter Missian pour l'iconographie.

Références bibliographiques

- AYMARD, A. (1846) – Essai monographique sur un nouveau genre de mammifère fossile trouvé dans la Haute-Loire et nommé *Entelodon*. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Commerce du Puy*, 12: 241-267.
- BIOCHROM'97 (1997) – Synthèses et tableaux de corrélations / Syntheses and correlation tables, In: Aguilar, J.-P., Legendre, S. & Michaux, J. (eds), Actes du Congrès Biochrom'97. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Sciences de la Vie et de la Terre*, 21: 769-805.
- FREUDENTHAL, M. (1988) – Redescription of *Eucricetodon atavus* (Misonne, 1957) (Rodentia) from Hoogbutsel (Belgium). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 58: 19-207.
- GLIBERT, M. & DE HEINZELIN DE BRAUCOURT, J. (1952) – Le gîte des vertébrés tongriens de Hoogbutsel. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 28 (52): 1-22.
- HAECKEL, E. (1866) – Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entstehenden formen der Organismen, begründet durch die Deszendenz-Theorie, Berlin, 2 vol., 462 pp.

- HOOKEER, J. J., COLLINSON, J. W. & SILLE, N. P. (2004) – Eocene–Oligocene mammalian faunal turnover in the Hampshire Basin, UK: calibration to the global time scale and the major cooling event. *Journal of the Geological Society, London*, 161 (2): 161-172.
- MAYR, G. & SMITH, R. (2001) – Ducks, rails and limicoline waders (Aves: Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes) from the lowermost Oligocene of Belgium. *Geobios*, 34 (5): 547-561.
- MCKENNA, M. C. & BELL, S. K. (1997) – Classification of Mammals Above the Species Level. Columbia University Press, New York: 631 p.
- SIGÉ, B. (1976) – Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Nyctithériidés. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Série C, Sciences de la Terre*, 34: 140 pp.
- SIGÉ, B. (1997) – Les mammifères insectivores des nouvelles collections de Sossis et sites associés (Eocène supérieur, Espagne). *Géobios* 30 (1): 91-113.
- SIMPSON, G. G. (1928) – A new mammalian fauna from the Fort Union of Southern Montana. *American Museum Novitates*, 297: 1-15.
- SMITH, R. (2003) – Les vertébrés terrestres de l'Oligocène inférieur de Belgique (Formation de Borgloon, MP 21): inventaire et interprétation des données actuelles. Early Oligocene terrestrial vertebrates from Belgium (Borgloon Formation, MP 21): catalog and interpretation of recent data. In: N. López-Martínez, P. Peláez-Campomanes and M. Henández Fernández (Editors), En torno a fósiles de mamíferos: datación evolución y paleoambiente. *Coloquios de Paleontología*, pp. 647-657.
- SMITH, R. (2004 a) – Insectivores (Mammalia) from the earliest Oligocene (MP 21) of Belgium. *Netherlands Journal of Geosciences / Geologie en Mijnbouw*, 83 (3): 187-192.
- SMITH, R. (2004 b) – Nouveau nyctithère (Mammalia, Lipotyphla) de l'Oligocène inférieur de Belgique (Formation de Borgloon, MP 21). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 74 (suppl.): 197-204.
- SMITH, R. (2006) – *Sigenyctia oligocaena* n. gen. n. sp., nyctithère (Mammalia, Lipotyphla) de l'Oligocène inférieur de Belgique (Formation de Borgloon, MP21). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 76: 131-136.
- STEHLIN, H.G., (1940) – Zur Stammesgeschichte des Soriciden. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 33(2): 298-306.
- TOBIEN, H. (1971) – Mikromammalier aus dem alttertiären Melanienton von Nordhessen. Teil 1: Marsupialia, Insectivora, Primates. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden*, 99: 9-29.
- VAN VALEN, L. M. (1966) – Deltatheridia, a new order of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 132 (1) : 1-126.
- VIANEY-LIAUD, M. (1972) – L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle. Sciences de la Terre, 3ème série* 98 (18): 296-370.
- VIANEY-LIAUD, M. (1994) – La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe occidentale, et sa descendance Oligocène. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 26: 117-160.

ASPECTS MACRO – ECOLOGIQUES

NEW METHODS FOR ANALYSING DEEP-TIME META-COMMUNITY DYNAMICS AND THEIR APPLICATION TO THE PALEOGENE MAMMALS FROM THE QUERCY AND LIMAGNE AREA (MASSIF CENTRAL, FRANCE)

G. ESCARGUEL & S. LEGENDRE

UMR-CNRS 5125 "Paléoenvironnements & Paléobiosphère", Université Claude Bernard – Lyon 1. 2, rue Dubois. F-69622 Villeurbanne Cedex. E-mail: Gilles.Escarguel@univ-lyon1.fr, Serge.Legendre@univ-lyon1.fr

Résumé – Nous présentons ici quelques résultats préliminaires concernant la dynamique évolutive à long-terme de la méta-communauté mammalienne paléogène de la région du Quercy et de la Limagne (Massif Central, France). Différentes techniques d'analyse – calcul de taux d'évolution taxonomique ; analyse statistique de poly-cohortes de pré-naissance et de survie ; analyse de la diversification intra-groupe – sont appliquées à un jeu de données comportant 331 lignées phylétiques de mammifères enregistrées dans 170 faunes locales et 17 unités biochronologiques couvrant l'intervalle Eocène supérieur-Miocène inférieur (MP16-MN2a). Les principaux résultats sont : les trois guildes d'euthériens analysées séparément (Ferae, Glires et Ungulata) sont caractérisées par différents coefficients d'ajustement temporel et taux intrinsèques d'évolution de la richesse phylétique ; les limites Eocène/Oligocène et Oligocène inférieur/supérieur sont deux périodes critiques dans les dynamiques temporelles d'apparition/immigration et d'extinction/émigration de la méta-communauté ; à partir de la "Grande Coupure de Stehlin", la méta-communauté présente une dynamique évolutive hautement structurée, contrôlée par une alternance régulière de phases d'extinction/émigration et d'apparition/immigration. Ces premiers résultats montrent que le jeu de données analysé offre la possibilité, quasiment unique, de tester plusieurs hypothèses macroécologiques actuellement débattues.

Abstract – This study presents some preliminary results about the long-term evolutionary dynamics of the Paleogene mammalian meta-community of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). We apply various quantitative analytical tools – computation of taxonomical evolutionary rates; statistical testing and comparison of pre-nascence and survivorship poly-cohort curves; analysis of within-group diversification – to a dataset including 331 mammalian phyletic lineages recorded within 170 published local faunas and 17 biochronological units in the Late Eocene-Early Miocene time span (MP16-MN2a). Main results are: three eutherian guilds (Ferae, Glires and Ungulata) are characterized by distinct coefficients of temporal scaling and intrinsic rates of phyletic richness evolution; the Eocene/Oligocene and Early/Late Oligocene limits are critical times in the origination/immigration and extinction/emigration dynamics of the meta-community; from the "Grande Coupure de Stehlin" onward, the meta-community shows a highly structured evolutionary dynamic driven by a regular alternation of extinction/emigration and origination/immigration phases. These first results indicate that the analyzed data set represents a rather unique opportunity to test several currently debated macroecological hypotheses.

Mots clés – Macroécologie, diversité phylétique, taux d'évolution, poly-cohorte de pré-naissance et de survie, diversification, modèle nul.

Keywords – Macroecology, phyletic diversity, evolutionary rate, pre-nascence and survivorship poly-cohort; diversification; null model.

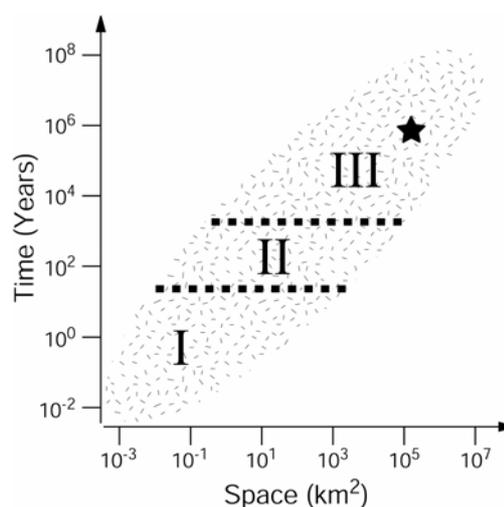
"[Meta-communities are] sets of local communities that are linked by dispersal of multiple interacting species." (Leibold et al., 2004)

"[A meta-ecosystem is] a set of ecosystems connected by spatial flows of energy, materials and organisms across ecosystem boundaries." (Loreau et al., 2003)

INTRODUCTION

Space and time are distinct, but dependent dimensions of biological evolution. The evolutionary dynamics of local populations which come together to form a community, of regional meta-populations which come together to form a meta-community, and of faunas and floras which come together to form a biogeographical province are not the same, thus legitimating different methodological approaches depending on the spatio-temporal scale of the studied phenomena (Fig. 1; see, e.g., Wiens, 1989; Ricklefs & Schluter, 1993; Allen & Holling, 2002; Ricklefs, 2004). In the current context of growing academic and public debates on conservation policies, studies of meta-community dynamics recently offered significant advances, indicating this regional scale level as an ecologically meaningful level of functional organization (e.g., Ricklefs, 1987, 2004; Ricklefs & Schluter, 1993; Hubbell, 2001; Hillebrand & Blenckner, 2002; Loreau *et al.*, 2003; Arita & Rodríguez, 2004; Leibold *et al.*, 2004). A quick examination of the available literature on this topic shows that the recent scientific interest in meta-community has resulted in an exponential improvement of the empirical and theoretical knowledge on their functional dynamics during the last decade. Nevertheless, the understanding of their evolutionary dynamics has not progressed at the same rhythm. Indeed, time scales at which meta-communities evolve, ranging from thousands to millions of years, are definitely not accessible to neontologists, but require a deep-time historical approach based on paleobiological data, searching for the controlling parameters that drive the observed long-term changes through time (Webb *et al.*, 2002; Ricklefs, 2004; Maridet *et al.*, accepted).

Figure 1. Spatio-temporal scaling in evolutionary biology: a multilevel perspective. I- study of individuals' structures and evolutionary dynamics: organism ecology, eco-physiology; II- study of populations' structures and evolutionary dynamics: population genetics and ecology, community ecology; III- study of meta-populations' structures and evolutionary dynamics: landscape ecology, macroecology. The star locates the spatio-temporal resolution of the present study.



In this paper we present some preliminary results about the evolution of the mammalian meta-community of the Massif Central (Quercy and Limagne Area, France) from the Late Eocene (c. 39 M.y.) to the Early Miocene (c. 22 M.y.). The quality and density of information obtained over the last 40 years by vertebrate paleontologists in this region allows in-depth quantitative analysis of the mammalian meta-community dynamics. The time resolution available in this study, varying from c. 0.5 to 1.5 million years (Escarguel *et al.*, 1997), markedly departs from a usual ecological time resolution. However, it is worth noting that the time intervals considered here are descriptive biochronological units characterized at the regional as well as continental level by relatively homogenous faunal assemblages without marked phases of origination, extinction or migration events (since amongst others, such events are used to define the biochronological units; see Sigé & Legendre, 1997). Consequently, each taxonomical assemblage defined for each biochronological unit can reasonably be considered as a stable pool of species regionally – while not necessary locally – coexisting throughout the corresponding time span. Obviously, such considerations do not preclude the meta-community from its own spatial dynamics, involving local extinction and (re)colonization events. When combined with fossilization and sampling probabilities, such dynamics fully explain the intra-regional local assemblages heterogeneities.

During the studied time span of c. 17 millions years, significant climatic and environmental changes occurred and strongly influenced the diversity and body size structure of local mammalian communities (Legendre, 1986, 1987a-c, 1989). The aim of the present study is to further evaluate to what extent the regional, meta-community level also experienced changes during that time span. As far as we know, the data set analyzed here is qualitatively and quantitatively unique. Indeed, even if many paleobiological global database projects are currently developed (e.g., the FAUNMAP [FauNmap working Group, 1994] and MIOMAP [Carrasco *et al.*, 2005] databases, the Paleobiology database [see Schiermeier, 2003], the NOW database [Fortelius, 2006]), we are not aware of any other continental or marine data set systematically homogenized at the phyletic lineage level (see below for details) over an ecologically and evolutionary meaningful spatial and temporal framework. By its very nature, this data set offers the great scientific opportunity to follow the long-term dynamics and evolution of a regional terrestrial meta-community in a fluctuating meta-ecosystem. Hence, it constitutes a key-element into several current “hot” macroecological debates (see Rosenzweig, 1995; Maurer, 1999; Gaston & Blackburn, 2000; Hubbell, 2001; Chase & Leibold, 2003):

- What are the modalities, rates, and control parameters of the evolution of local (α), differentiation (β) and regional (γ) diversities through time (e.g., Koleff & Gaston, 2002; Davis, 2005)?
- Within a meta-community, how does the local diversity heterogeneity level evolve, and what are the controlling parameters (e.g., Cramer & Willig, 2005)?
- How does the degree of saturation of local communities evolve, and what are the controlling parameters (e.g., Lande, 1996; Loreau, 2000)?
- Are local communities species assemblages randomly sorted from a common regional pool?
- The “niche vs. dispersal-assembly” and “functional equivalence hypothesis” debates (e.g., Morton & Law, 1997; Hubbell, 2005; Chase, 2005);
- How does the phyletic and phylogenetical evolution shape the structural and functional properties of communities and meta-communities (e.g., Brooks & McLennan, 1991; Webb *et al.*, 2002)?

The methods presented and discussed hereafter are elements of the analytical toolkit required to address such questions based on deep-time information. They fall into two distinct categories called *non-taxic* and *semi-taxic*. *Non-taxic* methods are taxon-free techniques which allow the study of the evolutionary dynamics of biological diversity without any reference to the taxonomical (and phylogenetical) hierarchy underlying the analyzed data set. By semi-taxic methods we mean analyses focusing on the evolution of a single, higher taxonomical (and phylogenetical) level of interest with reference to another, a lower level of interest. The analysis of the temporal evolution of taxonomical lower rank/higher rank richness indices, such as the intra-familial species richness ratio (= Nb. Species/Nb. Family; Jablonski & Fleassa, 1986; Legendre, 1987c), falls into that category. Here we exemplify this second methodological category by introducing a new analytical tool called *Within-Group Diversification Analysis*. A third methodological category called *taxic* (not to confuse with Levinton’s [1988] “taxic approach”), which fully uses the taxonomical (and phylogenetical) information in order to assess temporal changes in biodiversity, is not used here. It can be exemplified by the *Taxonomical Distinctness Analysis* (Warwick & Clarke, 1995, 1998, 2001; Clarke & Warwick, 1998, 1999, 2001), whose application to diachronic paleobiological data sets is not straightforward and calls for further methodological investigations (Escarguel & H eran, in progress).

When considered together, these different approaches yield distinct and complementary insights into meta-community evolutionary dynamics.

1.1. DATA SET

The results presented in this paper are based on the analysis of a fraction of a wider, taxonomically homogenized incidence (i.e., presence/absence) data set which has been developed at the phyletic lineage and locality levels for the Western Europe Paleogene and Neogene by the second author for more than 20 years (see Legendre, 1986, 1987a-c, 1989; Legendre *et al.*, 1991; Legendre & Hartenberger, 1992; Legendre & Bachelet, 1993; Escarguel *et al.*, 1997; Legendre *et al.*, 1997; Legendre & Girard, 1999; Legendre *et al.*, this volume). Hence, the incidence table analyzed in this work records the observed occurrences of 331 mammalian (marsupialian and placentalian, excluding bats) phyletic lineages within 170

published local faunas. From it, synthetic regional lists are drawn up for each of the 17 biochronological units included in the analyzed time span: 15 Paleogene Mammal Reference Levels (MP16 to MP30; Schmidt-Kittler, 1987; BiochroM'97, 1997) and 2 Neogene Mammal Zones (MN1 and MN2a; Lindsay *et al.*, 1989; BiochroM'97, 1997). We did not retain the Late Oligocene MP 27 Reference Level (type-locality: Boningen, Switzerland), which is not recorded in the studied area and is a very poorly substantiated biochronological unit from both paleontological and numerical age aspects (Legendre & Bachelet, 1993; Escarguel *et al.*, 1997; Legendre & Lévêque, 1997; BiochroM'97, 1997). For the sake of simplicity, each biochronological unit has been calibrated according to its "bioage", which is a good first order approximate of mean numerical ages of their correlated localities (Legendre & Bachelet, 1993; Escarguel *et al.*, 1997). Hence, The MP 16 Reference Level received an age of 39 M.y., 38 M.y. for MP 17a, 37 M.y. for MP 17b and so on, with a time interval of 1 m.y. between each biochronological unit.

The definition of the phyletic lineages is based on primary literature, including several monographies (see references *in Rémy et al.*, 1987; Legendre, 1989; Legendre & Bachelet, 1993; Escarguel *et al.*, 1997; Hugueney, 1997; Legendre *et al.*, this volume). When contradictions arose among authors, a conservative decision was generally adopted by favoring those hypotheses with the minimum number of independent lineages and within-lineage ghost ranges, and with the most parsimonious within and between-lineages pattern of body-size changes. Taxonomical group specialists were frequently consulted at all steps of the data set construction. Among them, we are most indebted to B. Sigé, J.-Y. Crochet, J.-L. Hartenberger, M. Hugueney, J. A. Rémy, J. Sudre and M. Vianey-Liaud for their generous help. Analysis at the evolutionary lineage level (hereafter called phyletic lineage level) rather than at the species or genus taxonomical level roots into evolutionary rather than strictly typological considerations about the very nature of the biological entities under study. A phyletic lineage is a chronological series of interbreeding individual organisms, locally interacting (population level) for space, food, sexual partnership, and so on, and regionally evolving through time (meta-population level) as the result of the dual mechanisms of the accidental origin of genetic variation and the design action of development and natural selective demands (see Franzen, 1968; Hartenberger, 1973; Thaler, 1983; Gingerich, 1985; Fahlbusch, 1989; Bock, 2000). On the one hand, it eliminates the spurious, somewhat artificial problem of pseudo-origination and extinction at the species level, a phyletic lineage being defined by one or more successive chrono-species, i.e., arbitrary morphological evolutionary stages within a hypothesized continuous anagenetical line of descent. On the other hand, from an evolutionary point of view, it is ecologically and phylogenetically much more accurate than the genus level, a one-to-one correspondence between a phyletic lineage and a genus being rarely observed. Hence, the data set analyzed in this work can be viewed as a collection of 331 distinct evolutionary hypotheses, each one partially or totally acting and interacting upon each other as mutual tests of time consistency of the underlying biochronological framework (Sigé & Legendre, 1997).

The 331 identified phyletic lineages were split up into 60 families and 12 orders (Fig. 2). The intra-ordinal phyletic richness shows a significant inverse exponential distribution, whereas an inverse exponential or a logarithmic model satisfactorily describe the intra-family phyletic richness distribution. All other things being equal, the geometry of the two distributions of phyletic lineages within families and orders can be compared by computing the unbiased Heip's index of evenness (e.g., Magurran 2004):

$$E = \frac{e^{H'} - 1}{S - 1}$$

where

$$H' = -\sum_{i=1}^{i=S} n_i \ln(n_i)$$

is Shannon's entropy and n_i is the standardized number of phyletic lineages identified in each of the $S = 60$ families or 12 orders. At the Ordinal level, we have $E = 0.569$ (95% bootstrapped Confidence Interval: 0.517-0.675); at the Family level, we have $E = 0.665$ (95% bootstrapped C.I.: 0.639-0.744). Hence, the two distributions do not significantly differ in their S -standardized geometry, a situation compatible with the hypothesis that the familial and ordinal taxonomic levels for Paleogene mammals are self-organized critical categories displaying self-similar complexity (for a discussion of the meaning and consequences of this

characteristics, see Minelli *et al.*, 1991; Burlando, 1993; Vandewalle & Ausloos, 1995; Chu & Adami, 1999; Schwämmle & Brigatti, submitted).

In addition to the ordinal and family levels, three supra-ordinal groups were considered for the sake of evolutionary dynamic comparisons: Ferae (= Creodonta + Carnivora), Glires (= Lagomorpha + Rodentia), and Ungulata (= Artiodactyla + Perissodactyla). To a first order of approximation, these three “super-orders” correspond to three major eutherian guilds: predatory mammals (Ferae), primary consumer small mammals (Glires), and primary consumer large mammals (Ungulata).

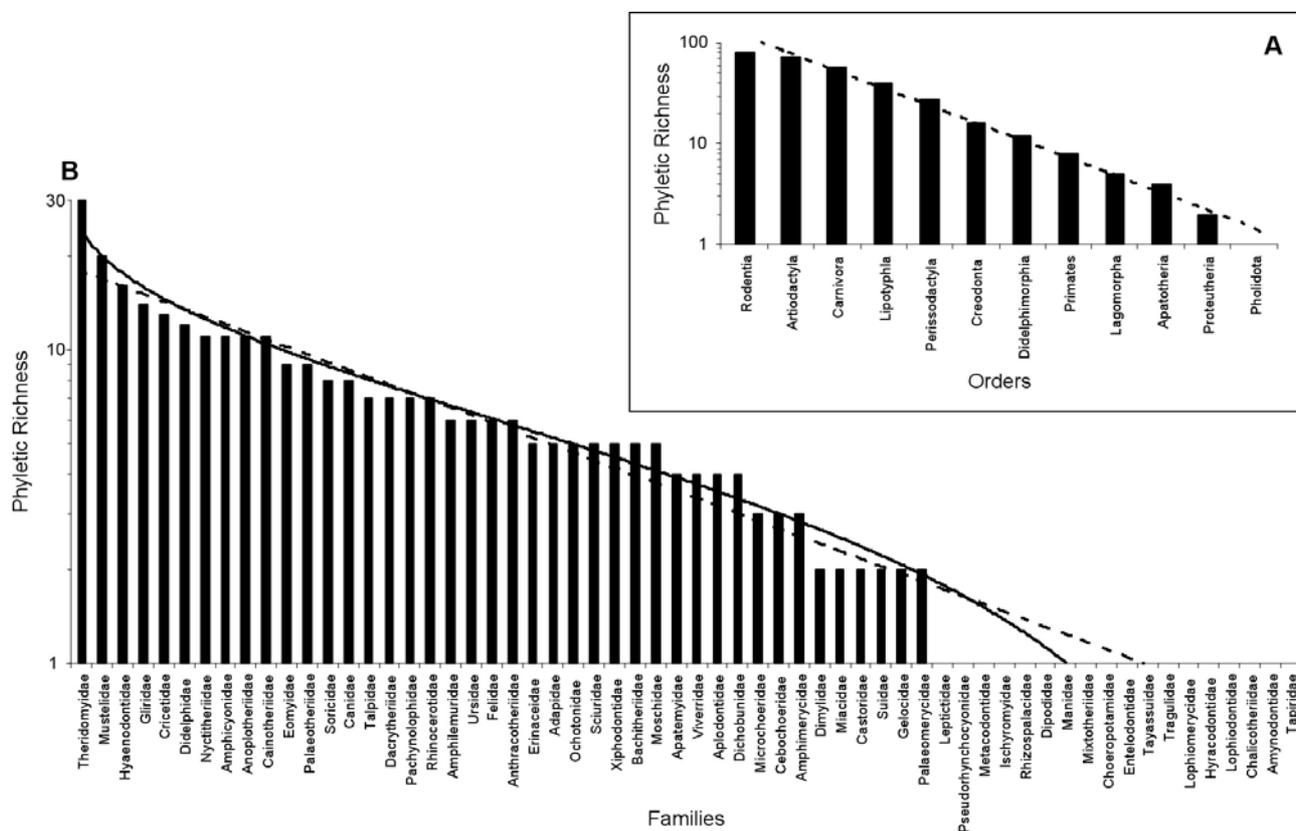


Figure 2. Ordinal (A) and familial (B) distributions of the 331 phyletic lineages analyzed. Dotted line: underlying inverse exponential model (Orders: $N = 171 \times e^{(-0.397R)}$, $R^2 = 0.982$; Families: $N = 18.7 \times e^{(-0.055R)}$, $R^2 = 0.956$); plain curve: underlying logarithmic model (Families: $N = [-5.89 \times \ln(R)] + 23.9$, $R^2 = 0.963$).

The synthetic, 331 phyletic lineages \times 17 biochronological units incidence table records 948 observed occurrences. Based on the currently available sampling, 119 of the 331 identified phyletic lineages (36%) show discontinuous time ranges which can be made continuous (under the likely working hypothesis that most if not all the gaps are mere sampling artifacts and not genuine absences corresponding to regional extinctions and subsequent immigrations from adjacent areas) by adding 258 inferred occurrences. Hence, the resulting “total” incidence table records 1206 observed (78.6%) and inferred (21.4%) occurrences. Based on the available data, both observed (S_{obs}) and total (S_{tot}) phyletic richness values are statistically independent of the number of localities (m) sampled in each biochronological unit (highest correlation values obtained with an exponential model: $S_{obs} = 45.9 \times e^{0.016m}$, $R^2 = 0.079$ NS; $S_{tot} = 64.2 \times e^{0.009m}$, $R^2 = 0.108$ NS). The high parallelism observed between the two, “observed” and “total” curves (Fig. 3A), associated to the highly significant negative linear relationship existing between the observed and inferred phyletic richness estimated for each biochronological unit (Fig. 3B), clearly indicates the good congruence and complementarity of the two, observed and inferred richness signals, which strongly supports the above

mentioned working hypothesis of sampling artifact. For this reason, we will only describe and discuss in the next sections of this paper results obtained with the “total” (observed + inferred) incidence table.

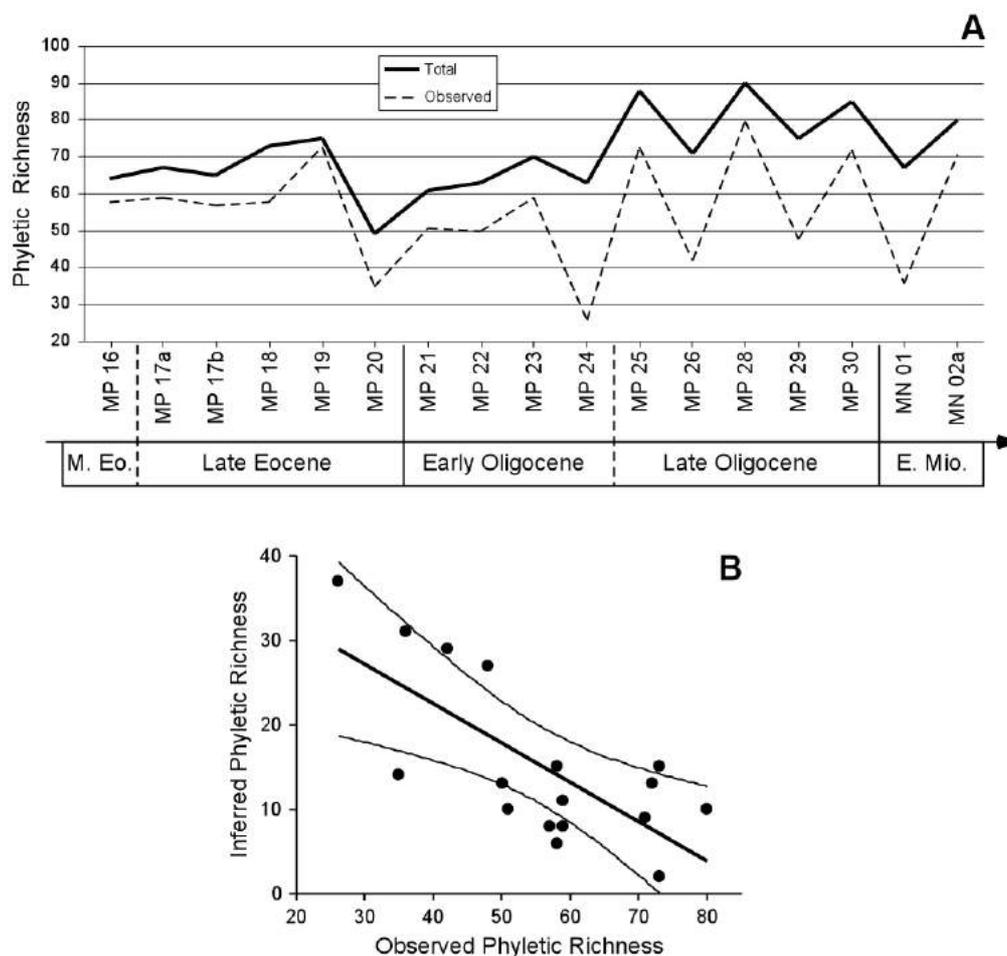


Figure 3. **A**- “Observed” and “total” phyletic richness curves. **B**- Linear relation and 95% confidence interval belts between the observed and inferred phyletic richness ($IR = -0.47 \times OR + 41.2$, $r = -0.725$, $p = 10^{-3}$).

2. METHODS

The deep-time study of a meta-community dynamics implies a careful multilevel investigation of the nature and intensity of the observed time changes: *what does evolve, and to what extent does it evolve?* In the following pages, we methodologically detail three such statistically controlled “nested” approaches that we selected for their complementarity. Firstly, the *Log Rate versus Log Interval Analysis* is aimed at capturing a global picture of the time series dynamics. Then, the *Individual and Global (Poly-)Cohort Analysis* allows the separation of the origination/immigration from the extinction/emigration parts of such dynamics. Finally, the *Within-Group Diversification Analysis* gives insights into the impact of such differential origination/immigration and extinction/emigration dynamics on the meta-community taxonomical structure. When considered together, they outline an insightful picture of the tempo and mode of the evolution of a meta-community, and give rise to new, stimulating, theoretical as well as analytical questions.

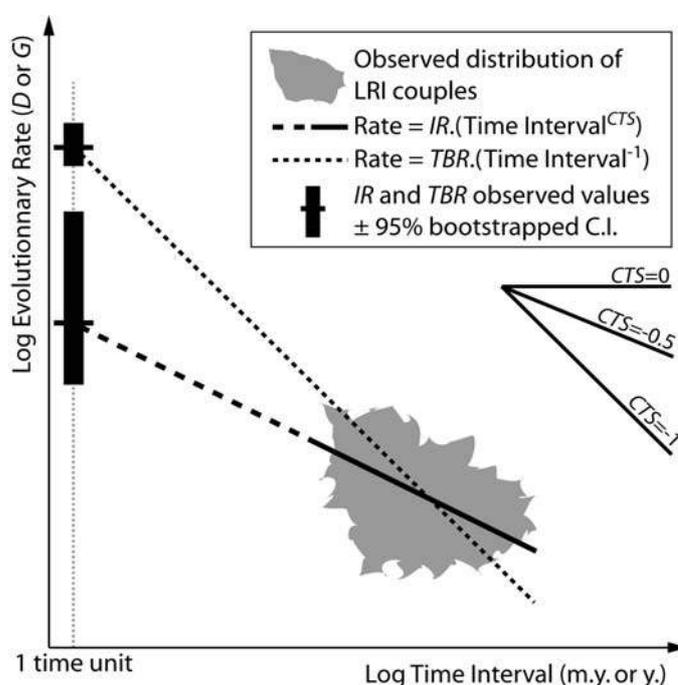
N.B.: For convenience, we will use hereafter the terms “origination” and “extinction” instead of “origination/immigration” and “extinction/emigration”, respectively.

2.1. Log Rate versus Log Interval (LRI) Analysis

Evolutionary rates are quantities of proportional change per time unit. They are inversely related to the duration of the time intervals over which they are measured (Gingerich, 1983, 1993, 1996, 2001; see also Sadler, 1981, McShea & Raup, 1986; Foote, 1994; Roopnarine, 2003). Consequently, rates computed over different time intervals are incommensurate: their comparison requires previous temporal scaling. From this fundamental fact, mostly due to an averaging effect of successive contradictory changes (reversals) over time, Gingerich (1993, 1996) derived a straightforward and robust method for inferring statistical estimates of various measures (Fig. 4):

- the *coefficient of temporal scaling* (*CTS*) of rate on time interval, which is the slope of the Rate-Interval log-linear relation (the “LRI-line”), and ranges between -1 (constrained stasis) and 0 (directional evolution), the intermediate 0.5 value corresponding to a *perfect* random time series;
- the *intrinsic rate* of evolution (*IR*), i.e., the expected evolutionary rate on a standard, 1 time unit interval (e.g., generation, year or m.y.), which is the intercept of the LRI-line in the log-log space;
- the *theoretical base rate* (*TBR*) of the analyzed time series under the assumption of stasis (LRI-slope = -1), which is the sum of the log-time interval and log-rate median values.

Figure 4. Schematic Log Rate versus Log Interval (LRI) graph showing the geometric significance of the three descriptors of interest: the coefficient of temporal scaling (*CTS*) and the intrinsic rate of evolution (*IR*), which are the slope and the intercept of the observed “LRI-line”, respectively; the theoretical base rate (*TBR*) under stasis (see text for details). *CTS*-value allows the characterization of time series under directional evolution ($CTS = 0$), random walk ($CTS = -0.5$), and dynamic equilibrium or stasis ($CTS = -1$).



Confidence intervals on these three parameters can be estimated using nonparametric bootstrap (random resampling with replacement of the observed data). Among others, these results allow the statistical testing of the analyzed evolutionary time series against randomness (null hypothesis) by distinguishing two opposite, *nonrandom* alternate hypothesis: constrained stasis resulting from stabilizing processes ($CTS \rightarrow -1$), and constrained directionality ($CTS \rightarrow 0$).

As far as we know, Ph. Gingerich only applied this analytical protocol to the study of morphological rates of evolution within phyletic lineages. In this case, the biological link between two samples is of a genealogical nature: they can be morphologically compared because one is considered to be the anagenetical ancestor of the other – their differences root into genetical and developmental events. Yet, this protocol is also operationally valid and biologically legitimate for “taxonomical rates of evolution” as proportional richness differences among taxonomical samples (assemblages) per time unit. Here, the biological link between two assemblages is of an ecological nature: they can be compared because one is considered to be the historical and functional precursor of the other – their differences root into origination,

extinction, and migration events. Hence, at two distinct levels of biological integration, structural information is conveyed through time by a functionally homogeneous evolutionary entity – on the one hand, a set of individuals which come together over generations to form a phyletic lineage; on the other hand, a set of populations (local level) or meta-populations (regional level) which come together over seasons to form an evolving community or meta-community. In the *great play* of the evolution of life, the meta-community is the *compagny* where the morphological rates of evolution measure *actor* dynamics, whereas the taxonomical rates of evolution measure *role* dynamics through time.

In this paper, we derive such “taxonomical rate” using two different units: Haldane’s (1949) *darwin* unit (noted **D**), and a new one that we propose to call the “*gingerich*” (noted **G**). Actually, this second unit can be viewed as an operational generalization of Gingerich’s (1993) *haldane* unit when the standard deviation associated to the compared descriptor is not computable or not available, making the computation of the pooled standard deviation impossible. Taking N_i and N_j as the taxonomic richness of assemblages i and j , we have:

$$D_{ij} = \frac{|\ln(N_i) - \ln(N_j)|}{dt_{ij}}$$

and

$$G_{ij} = \frac{|\left[\frac{\ln(N_i)}{N_\mu}\right] - \left[\frac{\ln(N_j)}{N_\mu}\right]|}{dt_{ij}},$$

with

$$N_\mu = \ln(\sqrt{N_i \times N_j}) = \frac{\ln(N_i) + \ln(N_j)}{2},$$

where N_μ is the log-transformed geometric mean of the two taxonomic richness values N_i and N_j , and dt_{ij} is the estimated time interval between i and j , expressed in million of years when computing D_{ij} or in years when computing G_{ij} . Hence, a taxonomical rate expressed in the *darwin* unit is an average per taxon rate of absolute change, i.e., an estimate of the absolute difference between the per taxon rates of origination and extinction during the time interval dt_{ij} (see Maurer, 1999: 201). The choice of a 1-year reference time interval for G roots into energetic, thus ecological and functional rather than strictly phylogenetical considerations – even though the Darwinian natural selection plays at the generational time level, which is a yearly or so level in the vast majority of species. Indeed, whatever the surrounding climate and environment, one year is the shortest extrinsic (physical) time cycle duration *potentially* driving any ecosystem organization and functioning. At the individual, population and species levels, most life history traits are temporally controlled by this annual cycle, making individual and population interactions also yearly controlled. Thus, one can consider that the basic timescale of functional interactions of individuals and populations within communities and meta-communities is an annual timescale, making the concept of a yearly rate of taxonomical richness change meaningful.

The conceptual relationship between the *haldane* and *gingerich* rate units is the logical consequence of the monotonous, positive relation existing for most biological descriptors (including the taxonomical richness) between a mean value and its associated amount of variation (e.g., standard deviation; see Sokal and Rohlf, 1995). Such positive relation obviously makes the pooled standard deviation as used in Gingerich’s *haldane*, which is a weighted mean of samples’ standard deviations, monotonous to its associated mean. Thus, the characteristics and advantages of the *gingerich* unit over the *darwin* one are basically the same as those discussed by Gingerich (1993, 1996, 2001) for the *haldane* unit: (i) the rate is expressed in a biologically meaningful time unit, and (ii) being expressed in y^{-1} , it is a unit and magnitude-free quantity allowing for direct comparisons among distinct taxonomical groups and biodiversity measures (e.g., richness, abundance, biomass).

Whether expressed in *darwin* or in *gingerich*, a taxonomical rate of evolution accounts for the intensity of changes in taxonomical richness through time, regardless of the *direction* and *cause* of this change. Thus, the slope of the LRI-line linking the taxonomical rate to dt accounts for the way the taxonomical richness

evolves in the analyzed time series. A value of -1 indicates a statistical constancy (dynamic equilibrium, or stasis) of taxonomical richness through time; whereas a value of 0 indicates that the taxonomical richness monotonously changes directionally through time. Between these two constrained, non-random opposite cases, a value of 0.5 indicates that, at the level of the entire analyzed time span, the time series cannot be distinguished from a *perfect* random walk. Complementary, the (extrapolated) rate value for a unit time interval accounts for its associated intrinsic rate of change.

2.2. Cohort and Poly-Cohort Analysis

Since Simpson's (1944, 1953) milestones in evolutionary studies, Cohort and Poly-Cohort (or Pseudo-Cohort) Analysis are standard analytic tools in order: (i) to investigate the *within taxon* survivorship for a given time span generally corresponding to its complete *existence domain* ("global" analysis; e.g., Van Valen, 1973, 1979; Raup, 1975; Foote, 1988; Pearson, 1992, 1995, 1996; Arnold *et al.*, 1995), and (ii) to compare *within taxon* evolutionary rates changes through time ("nested" analysis; e.g., Raup, 1978, 1986; Foote, 1988; Hartenberger, 1988; Jaeger & Hartenberger, 1989; Jaeger, 1994). Whether "global" or "nested", the most common approach in the field involves the construction of survivorship curves, which are plots of the elapsed time against the number of taxa surviving after that time. Thus, in the case of "nested" analyses of successive taxonomical levels, survivorship curves are plots of the percentage of taxa from a given taxonomical or ecological assemblage defined at time t_0 still existing at time $t_0 + t$. Consequently, such a graph simply shows the forward decay of the assemblage by extinction of its constituent taxa. Conversely, "prenascence" curves (*sensu* Foote, 2001) are plots of the elapsed time against the number of taxa originating before that time: they show the backward decay of the group by origination of its constituent taxa. A cohort can then be defined as a set of taxa originating (forward analysis of *birth* cohort) or becoming extinct (backward analysis of *death* cohort) during a given time interval, whereas a poly-cohort is a set of taxa existing during a given time interval.

We suggest here that the n "nested" survivorship and prenascence (poly-)cohorts constructed for a complete time span divided into n successive time intervals can be recorded and visualized within a $n \times n$ nonsymmetrical "(poly-)cohort matrix" (Fig. 5). The graphic display of this matrix using a simple contour graph readily allows the localization of time breakpoints in the dynamics of origination or extinction of the analyzed taxonomical data set – since the survivorship (lower triangle) and prenascence (upper triangle) contour lines are expected to be parallel to the "target" assemblage axis (the matrix's diagonal) if and only if the extinction and origination rates are constant through time.

"Global" and "nested" forward analyses of large Phanerozoic databases, most of them compiled at the genus or family levels, put to the fore the *more or less perfect* inverse log-linearity of most resulting survivorship curves, expressed by the following equation:

$$S_t = S_0 \times e^{-q \times t},$$

where S_0 and S_t are respectively the numbers of survivors at time t_0 and after a time t , and q is the rate (= probability) of taxonomical extinction per time unit. Consequently, S_t/S_0 is the (poly-)cohort's probability that a taxon will survive at least t units of time. Such an algebraic relationship between t and S_t indicates constancy in the probability of extinction for the members of the taxonomical assemblages regardless of their age. Independently of its causal interpretation (see Salthe, 1975; McCune, 1982; Hoffman, 1991), this empirical "Law of Stochastically Constant Extinction Intensity" (*sensu* Van Valen, 1985) simply means that, *like* the randomness of the radioactive decay, extinction within a taxonomical or ecological assemblage showing such a relationship is a memory-free process, i.e., the age of a taxon does not control its fate: old taxa have statistically the same (Poisson) risk of extinction as do young taxa. Assuming such an exponential survivorship model, mean taxon duration (D) – and its evolution through time – can simply be deduced from poly-cohort survivorship curves (which are "extended" forward Lyellian curves; Pease, 1987):

$$D = \frac{t_{50\%}}{\ln(2)} = q^{-1},$$

where $t_{50\%}$ is the median time duration of the poly-cohort (its *half-life time*), i.e., the time required for the poly-cohort to lose 50% of its initial taxonomical richness.

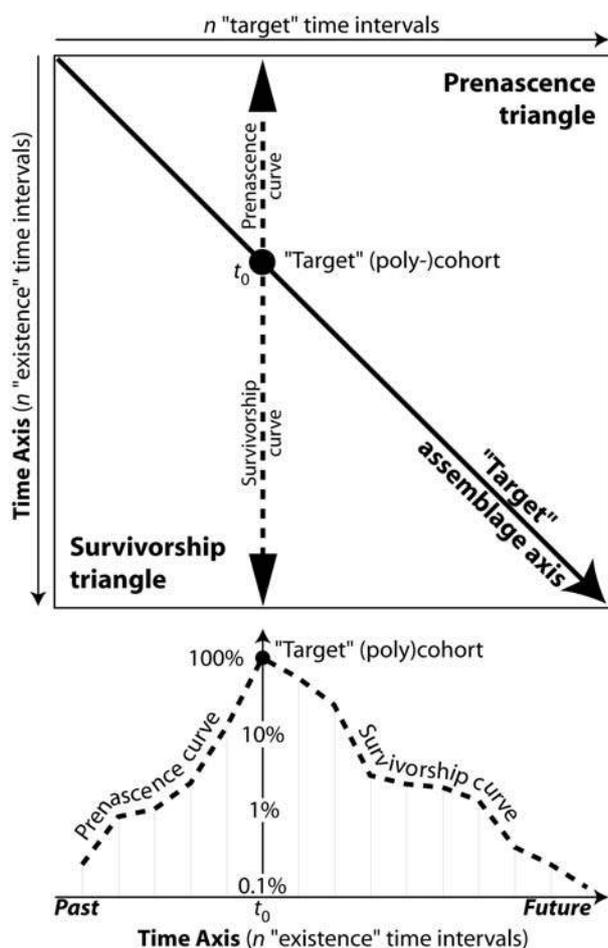


Figure 5. The (poly-)cohort matrix. Reading is top-down on the time axis and left-right on the “target” time intervals axis: each column of the matrix records the prenascence (upper triangle) and survivorship (lower triangle) percentages of a “target” taxonomical assemblage located on the diagonal “100% cell”.

Since its appearance in paleobiological literature, (Poly-)Cohort Analysis has received a huge amount of theoretical considerations and mathematical treatments, most of them linked to problems of interpretation and reliability induced by the intrinsically incomplete nature of the fossil record. One way to investigate such questions has been to explore the statistical properties and significance of such taxonomical survivorship (and prenascence) curves (e.g., Raup, 1975; Foote, 1988; Pearson, 1992, 1995, 1996; Arnold *et al.*, 1995). In this work, we explicitly address two distinct questions involving “nested” (poly-)cohort survivorship and prenascence curves based on a nonparametric bootstrap approach (Monte-Carlo resampling procedure) close to the one proposed by Foote (1988).

First, we will discuss the question involving the null hypothesis that, for a given (poly-)cohort, *extinction risk is constant (and Poisson) within its “existence domain”, and so, that the (poly-)cohort survivorship percentages are log-linearly arranged through time*, in order to statistically detect time intervals with non-stochastically too high or too low extinction rates (forward analysis) or origination rates (backward analysis). Indeed, whatever the quality of the available data set, if background extinction and origination phenomena are real stochastic processes, then the steplike pattern of most observed “nested” survivorship and prenascence curves does not *necessarily* indicate that extinction and origination processes are fundamentally discontinuous. The approach presented hereafter is aimed at constructing such a null model using a standard Monte-Carlo procedure of random re-sampling with replacement (nonparametric bootstrap, assuming that the available data are a representative and independent sample from the unknown *true complete* data). Then, the bootstrapped distributions are compared with the “constrained-to-the-origin”

nonparametric Theil's (1950) line regressed from the median bootstrapped percentages (the slope of the Theil's line is the median of the slopes of the $n(n-1)/2$ segments joining two points in a sample of n).

Second, we present a new, complementary approach considering prenascence and/or survivorship percentages as similarity values between time intervals in order to hierarchically classify them based on the "origination and/or extinction-controlled" degree of closeness of their respective taxonomical assemblages. In some way, such a global analysis of a set of (poly-)cohort prenascence and/or survivorship curves can be viewed as an "origination and/or extinction-based" methodological alternative to the more classical taxonomical similarity analysis of diachronic assemblages (Legendre & Legendre, 1998).

2.2.1. Individual (Poly-)Cohort Analysis

Let us consider the example of a "nested" survivorship curve. The question is: departing from time t_0 with 100%, does the survivorship percentage observed at time $t_0 + t$ correspond to what should be expected if *survivorship percentages were log-linearly arranged in the time series*? A straightforward extension of this first question is: do the survivorship percentages observed for all time intervals of the t_0 (poly-)cohort's existence domain correspond to what should be expected if *survivorship percentages were log-linearly arranged from time t_0 onward*? Clearly, the same type of question can be addressed for origination probabilities when considering a "nested" prenascence curve.

A standard way to answer this extended question is to perform an Epstein's test for survivorship (or prenascence) curve's straightness (Epstein, 1960a, b; see Raup, 1975). Indeed, as already pointed out by Raup (1975) and Van Valen (1979), the n survivorship percentages computed for a given (poly-)cohort are not mutually independent values because they are elements of a time series, prohibiting standard statistical procedures for testing a set of points for linearity. When applied to survivorship curves, Epstein's test is based on the computation, for each of the n taxon of a given (poly-)cohort, of its "total life", i.e., the sum of the longevities of all taxa of the (poly-)cohort that become extinct before it. The computational protocol is as follows; let L_i be the longevity of taxon i , then rank the n L_i from the shortest to the longest such as: $L_1 \leq L_2 \leq L_3 \leq \dots \leq L_n$. For each of the n ranked taxa, compute T_i such as:

$$\begin{aligned} T_1 &= [n.L_1] \\ T_2 &= L_1 + [(n-1).L_2] \\ T_3 &= L_1 + L_2 + [(n-2).L_3] \\ &\dots \\ T_i &= L_1 + L_2 + \dots + [(n-i+1).L_i] \\ &\dots \\ T_{n-1} &= L_1 + L_2 + \dots + [2.L_{n-1}] \\ T_n &= L_1 + L_2 + \dots + [1.L_n] \end{aligned}$$

Epstein (1960a) proved that under the null hypothesis of *log-linear survivorship*, the sum of the $n-1$ first "total lives" has a normal distribution with theoretical mean and associated standard deviation:

$$\hat{T} = \frac{(n-1)T_n}{2} \quad \text{and} \quad s_T = \sqrt{\frac{(n-1)T_n^2}{12}}.$$

Hence,

$$z = \frac{\left(\sum_{i=1}^{i=n-1} T_i \right) - \hat{T}}{s_T}$$

is a dimensionless standardized (centered-reduced) normal variable for which departure from 0 indicates the type-I error risk in accepting the alternate hypothesis of *non log-linearity of the survivorship curve* while H_0 is actually true. Even if initially designed for the study of survivorship curves, application of Epstein's test to prenascence curves is straightforward, the "total life" of a taxon being then the sum of the longevities of all taxa of the (poly-)cohort that originated after it.

Nevertheless, Epstein's "total life" method is a *global test for log-linearity* and does not indicate, in the case where a significant departure from log-linearity is detected, what point(s) in the curve cause(s) such a departure. This question of *outlier detection* typically involves, firstly, an estimate of the statistical confidence

intervals linked to observed survivorship or pre-nascence percentages. Such distributions are readily obtained by generating random sets (10,000 in this work) of taxa from the complete original data set using a standard nonparametric bootstrap procedure. Secondly, once confidence intervals have been estimated for each time interval of the existence domain of the studied (poly-)cohort, median values of log-standardized bootstrapped percentages – which are robust estimates of the *true* percentages for the taxonomical assemblage under analysis – are linearly regressed against time. In this paper, we used the Theil's (or Kendall's) nonparametric procedure to estimate the slope (e.g., Sokal & Rohlf, 1995: 539), and then inferred the intercept by forcing the line to pass through the 100% starting point of the (poly-)cohort. Thus, given the available data, regressed percentages for each time interval of the (poly-)cohort's existence domain are robust estimates of the survivorship (or pre-nascence) percentages, under the null hypothesis that *survivorship (or pre-nascence) percentages are log-linearly arranged*, and thus that *extinction (or origination) probability is constant (and Poisson) within the considered (poly-)cohort*. They can be directly compared to the bootstrapped distributions for each time interval of the (poly-)cohort's existence domain. If the considered (poly-)cohort is made of n successive time intervals (excluding the 100% starting point), then n p -values can be computed, each of them being the type-I error risk in accepting *non log-linearity of survivorship (or pre-nascence) percentages* (H_1) while log-linearity (H_0) is true for one given time interval of the (poly-)cohort's existence domain.

As it will be exemplified hereafter, the results returned by this bootstrapped procedure for a given (poly-)cohort differ substantially from the Epstein's test, even when corrected for multiple test comparison (e.g., by using the Holm's [1979] procedure for stepwise correction of n non-independent p -values; see Wright, 1992). At this time, it is not possible to interpret such discrepancy between the two approaches: further works involving simulations are required to better understand the behaviour of these two statistical procedures. It is worth noting here that Epstein's test has already been shown to be very sensitive to slight variations in the survivorship plot (Hoffman & Kitchell, 1984). Our first results could indicate that it is actually an over-liberal statistical test for pre-nascence and survivorship log-linearity, particularly when the (poly-)cohort existence domain is made up of fewer than about ten successive time units.

2.2.2. Global (Poly-)Cohort Analysis

In addition to this step-by-step statistical investigation of a (poly-)cohort matrix, we introduce a new, complementary way to analyze the *global structure properties* of such a matrix. This approach consists of considering pre-nascence and/or survivorship percentages as similarity values between time intervals. If only the upper (pre-nascence) or lower (survivorship) triangular part of the (poly-) cohort matrix is considered, the similarity between time intervals A (the older) and B (the younger) is the pre-nascence or survivorship percentage (noted $\%_{AB}$ and $\%_{BA}$, respectively) between these two time intervals. When both pre-nascence and survivorship triangular matrices are considered simultaneously, the similarity between A and B is the arithmetic mean of the $\%_{AB}$ and $\%_{BA}$ values. As such similarity values are *standardized counts of co-occurrences of taxa*, they first need to be transformed in order (i) to make their mean and variance independent, and (ii) to unskew their distribution (initially highly right-skewed; Sokal and Rohlf 1995: 415). Several transformations are available, among them the square-root and various forms of angular transformations. In this work, we used the customized angular transformation

$$s_{AB} = \frac{2}{\pi} \times \sin^{-1} \left(\sqrt{\ln_2(p_{AB} + 1)} \right)$$

where $p_{AB} \in [0; 1]$ is the proportion corresponding to $\%_{AB}$, the correction factor $2/\pi$ making s_{AB} varying between 0 and 1.

The visualization of such a pre-nascence and/or survivorship (poly-)cohort similarity matrix is then achieved using standard Cluster Analysis techniques. In this work, we used the Neighbor-Joining method (Saitou & Nei, 1987) as implemented in the PHYLIP package (Felsenstein, 2005), a Minimum Evolution algorithm allowing the heuristic recovery of the additive topology which minimizes the total sum of branch lengths. As origination and extinction are not *a priori* assumed to be stochastically constant through time, such an additive method is preferable to others, more usual hierarchical clustering techniques such as Single and Complete Linkage, UPGMA, and UPGMC, which assume evolutionary rates to be constant (the "clock hypothesis"; see Escarguel, 2005), i.e., each leaf of the reconstructed tree to be equally distant to the root of

the topology. Indeed, the former methods yield additive trees with unconstrained branch lengths (phenograms) while the latter ones yield ultrametric trees with constrained branch lengths (dendrograms), a criterion which is clearly more restrictive than additivity (additive matrices are not *necessary* ultrametric ones, while ultrametric matrices are *obligatory* additive ones; Le Calvé, 1985; see Lapointe & Legendre, 1992: 170-171).

As the Neighbor-Joining method deals with distances (i.e., metric dissimilarities), the similarity s_{AB} is converted into dissimilarity (d_{AB}) using the square-root transformation $d_{AB} = \sqrt{1 - s_{AB}}$. So defined, the prenascence (D_P) and survivorship (D_S) dissimilarity triangular matrices are perfect metrics (Gower & Legendre, 1986).

Such a Cluster Analysis is then applied to several (1,000 in this work) bootstrapped prenascence and/or survivorship matrices obtained from the bootstrapped taxonomical lists as generated for the LRI Analysis (see previous section). As classically done in phylogenetical analysis since Felsenstein (1985), the comparison of resulting bootstrapped topologies, e.g., by computing a consensus tree, finally allows the estimation (to a first order of approximation; see Efron *et al.*, 1996) of the statistical levels of confidence associated to each cluster inferred from the available data set.

2.3. Within-Group Diversification Analysis

Complementary to the previous so-called *non-taxic* approaches, we introduce a new, *semi-taxic* method to describe and investigate statistically the taxonomical evolution of a meta-community through time. In some way, this new approach, which we call "Within-Group Diversification Analysis", is a methodological generalization of the nonparametric procedure described by Hubbard and Gilinsky (1992) in order to statistically detect mass extinctions.

The objective of Within-Group Diversification Analysis is to study the diversification dynamics of a given, higher taxonomical level (e.g., order or family) with reference to a given, lower taxonomical level (e.g., genus or lineage). It is based on the computation, for each couple of successive time intervals, of the proportion of *Higher-level Taxonomical Groups (HTG)* whose *Lower-level Taxonomical Richness (LTR)* increases (x), remains stable (y) and decreases (z) ($\Rightarrow x + y + z = 1$). Hence, Within-Group Diversification Analysis does not focus on the intensity in taxonomical richness variations through time, but on the distribution of *LTR* variations within the *HTG*. Then, such proportions can be tested against the null hypothesis of *statistically uniform temporal repartition of increase, stability and decrease in LTR per HTG from a given time interval to the next*. For this, expected distributions of x , y and z under H_0 are estimated by generating random replicates (10,000 in this work) of the original data set according to the observed mean proportions \bar{x} , \bar{y} and \bar{z} computed at the level of the complete data set. Finally, the comparison between the observed values of x , y and z and their associated null distributions allows the detection of time intervals of non-stochastically too high or too low proportion(s) of increase, stability and decrease in *LTR* per *HTG*, i.e., periods of *HTG* diversification, stability or regression.

The determination of an adequate null hypothesis is a crucial problem here. For example, the null model consisting of an equal probability of x , y and z ($= 1/3$) is intuitively not satisfactory. Indeed, whatever the number of lower level taxa originating and becoming extinct between two successive time intervals, there are numerous ways to obtain an increase or decrease in *LTR*, while there is only one way to obtain a stable *LTR* (the *LTR* remains unchanged, the number of originations compensating the number of extinctions). Moreover, the mean proportion of *HTG* showing a stable *LTR* (\bar{y} -value) can logically be expected to be positively correlated to the mean longevity of the lower level taxa. Hence, even if the originations and extinctions of lower level taxa are stochastically distributed through time in the *real* data set, x , y and z probabilities are likely to differ, depending on the *general incidence structure* of the observed data set. On the other hand, the use of reference probabilities inferred from the complete data set (\bar{x} , \bar{y} and \bar{z} as maximum-likelihood estimates of the *true* proportions of the three types of events) allows the generation of random sets of taxa compatible with the *general structure* of the incidence table under study.

A simple example illustrates the procedure (Tabl. 1). Let us consider the occurrences of genera belonging to five families along six successive time intervals, yielding to the corresponding Generic Richness per Family table (table 1, upper part) and associated proportions of families showing an increasing (x), stable (y) or decreasing (z) Generic Richness from one time interval to the next (table 1, lower part). Mean values of x , y and z for the complete data set are directly deduced from the pairwise computed proportions. From them, the expected distributions of x , y and z under the null hypothesis of *statistically homogeneous and uniform temporal repartition of increase, stability and decrease in Generic Richness per Family through time* are estimated for each couple of successive time intervals in the following way. Let w be the number of families recorded in the considered couple of successive time intervals (e.g., $w = 4$ in the first couple of the above example). Then, w numbers p_i uniformly distributed between 0 and 1 are randomly generated. If $p_i \in [0; \bar{x}]$, one family whose Generic Richness increases is counted; if $p_i \in]\bar{x}; \bar{x} + \bar{y}]$, one family whose Generic Richness remains stable is counted; if $p_i \in]\bar{x} + \bar{y}; 1]$, one family whose Generic Richness is counted. From the w random numbers p_i , we thus obtain 3 random values x^* , y^* and z^* such as $(x^*/w) + (y^*/w) + (z^*/w) = 1$, with associated mathematical expectancies \bar{x} , \bar{y} and \bar{z} , respectively. For the considered couple of successive time intervals, these three random values are, in their standardized form, the expected proportions of families showing an increase, stability or decrease in Generic Richness when the null hypothesis of *statistically homogeneous and uniform temporal repartition of increase, stability and decrease in Generic Richness per Family through time* is true. Hence, reiterating this procedure a large number of times for each couple of successive time intervals allows the construction of the Probability Distribution Functions of x , y and z under H_0 . Finally, the locations of the observed x , y and z -values vis-à-vis these three null distributions for a given couple of successive time intervals, give the type-I error probabilities in accepting the alternate hypothesis that *the observed proportion of increase, stability and decrease in Generic Richness per Family is non-stochastically too high or too low* while the null hypothesis is true.

Generic Richness:	Time intervals:					
	# 1	# 2	# 3	# 4	# 5	# 6
Family A	1	2	3	3	2	1
Family B	0	2	2	5	8	7
Family C	10	5	2	1	0	0
Family D	0	0	0	1	5	8
Family E	1	1	1	5	5	6
Proportion of Increase (x)	2/4	1/4	3/5	2/5	2/4	
Proportion of Stability (y)	1/4	2/4	1/5	1/5	0/4	
Proportion of Decrease (z)	1/4	1/4	1/5	2/5	2/4	
Mean proportion for the complete database: $\bar{x} = 10/22$, $\bar{y} = 5/22$ and $\bar{z} = 7/22$						

Table 1. Example of the Within-Group Diversification Analysis procedure: evolution of the generic richness of five families (A-E) through six successive time intervals (see detailed explanations in the text).

It is worth noting that, even if the three types of *events* are linked to one another (as their sum equals 1 by definition), a significantly non-stochastic proportion of occurrence of a given type does not *necessarily* lead to a significant value for another one. In other words, the significance levels linked to the three proportions do not *a priori* directly control one another: knowing one of them does not allow the prediction of the values of the other two. Thus, at the scale of the complete data set, the three types of events are *a priori* statistically independent, i.e., the respective significances of their observed probabilities are not statistically linked.

3. RESULTS AND COMMENTS

3.1. Log Rate versus Log Interval (LRI) Analysis

LRI graphs for all marsupialian and placentalian mammals, predatory eutherians (Ferae), primary consumer small eutherians (Glires), and primary consumer large eutherians (Ungulata) are given in figures 6

and 7. For both *darwin* and *gingerich* units, the analysis at the all-mammal level suggests an evolution of the phyletic richness closer to a dynamic equilibrium ($CTS = -1$) than to a random walk ($CTS = -0.5$), whereas analyses for the three “super-orders” suggest an evolution closer to a random walk. Hence, the analysis at the regional meta-community level of all mammals suggests the existence of some kind of stabilizing process(es) controlling the total phyletic richness. This result contrasts with the significant variations observed in origination and extinction rates as well as in intra-family phyletic richness (see Legendre 1987a; Legendre & Hartenberger, 1992; Legendre & Girard, 1999; Legendre *et al.*, this volume, and hereafter). When paralleled with the marked, climatically-controlled qualitative and quantitative variations in the assemblages of phyletic lineages observed at the local community level (Legendre 1986, 1987b, 1989), it strongly suggests that the inter-community (β) mammalian diversity was inversely correlated to the intra-community (α) diversity throughout the analyzed time span.

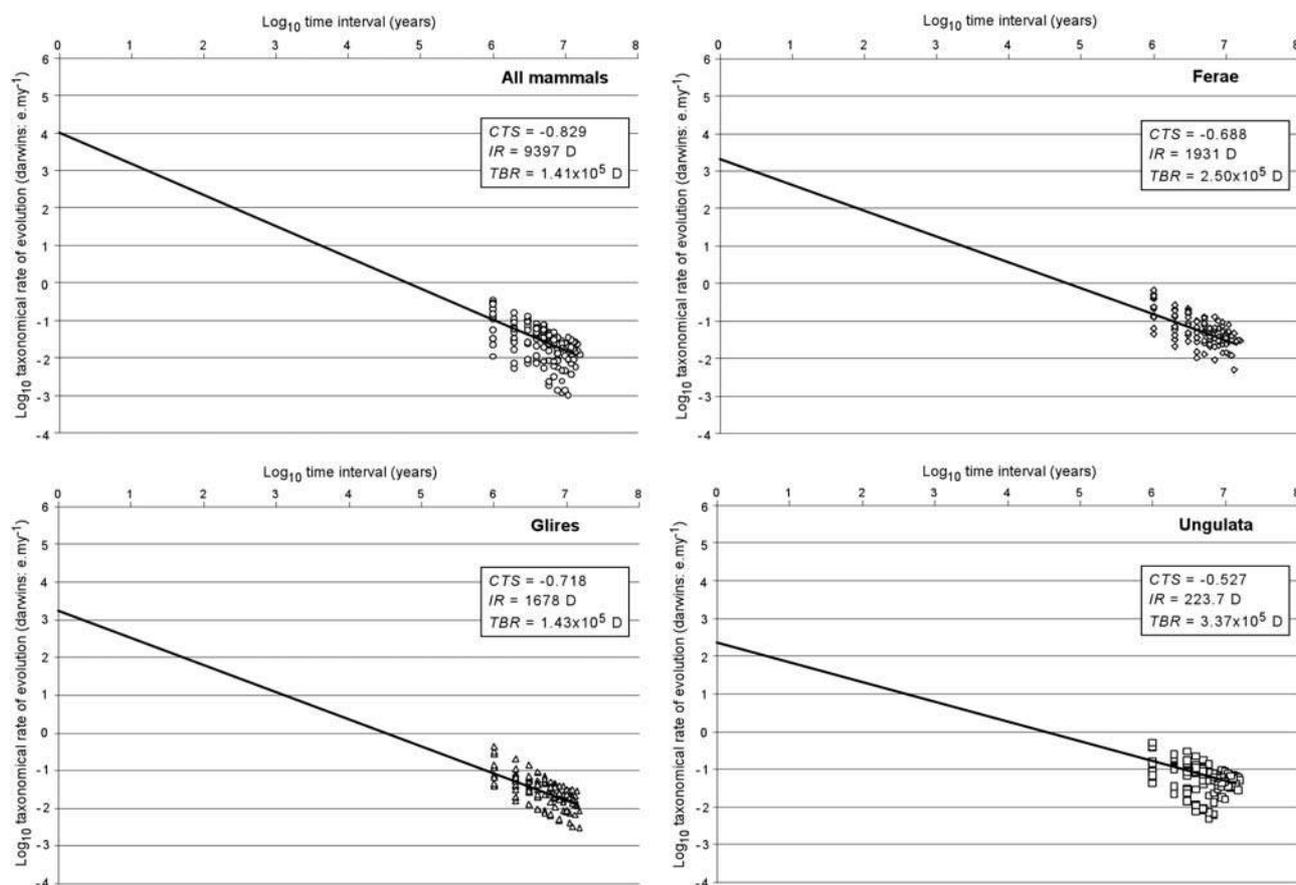


Figure 6. Log Rate (in *darwin* unit) versus Log Interval (LRI) graphs showing the temporal scaling of the taxonomical rate of evolution for all marsupialian and placentalian mammals, predatory eutherians (Ferae), primary consumer small eutherians (Glires), and primary consumer large eutherians (Ungulata). The LRI-line was estimated using a robust Maximum Likelihood Least Amplitude Deviation method (*vide* Gingerich, 1993).

Ferae and Glires appear to have had very similar dynamics, with a coefficient of temporal scaling of *c.* -0.7. Nevertheless, the analysis using the *gingerich* unit (Fig. 7) suggests that Ferae actually had an intrinsic rate of phyletic richness changes more than two times higher than Glires. On the contrary, ungulates, in spite of rather high phyletic and family richness levels (figure 2; see Rémy *et al.*, 1987), show an intrinsic rate *c.* 20 times lower than Glires and *c.* 40 times lower than Ferae. Such ranking in the intrinsic dynamics of the phyletic richness evolution of these three eutherian guilds deserves some preliminary comments.

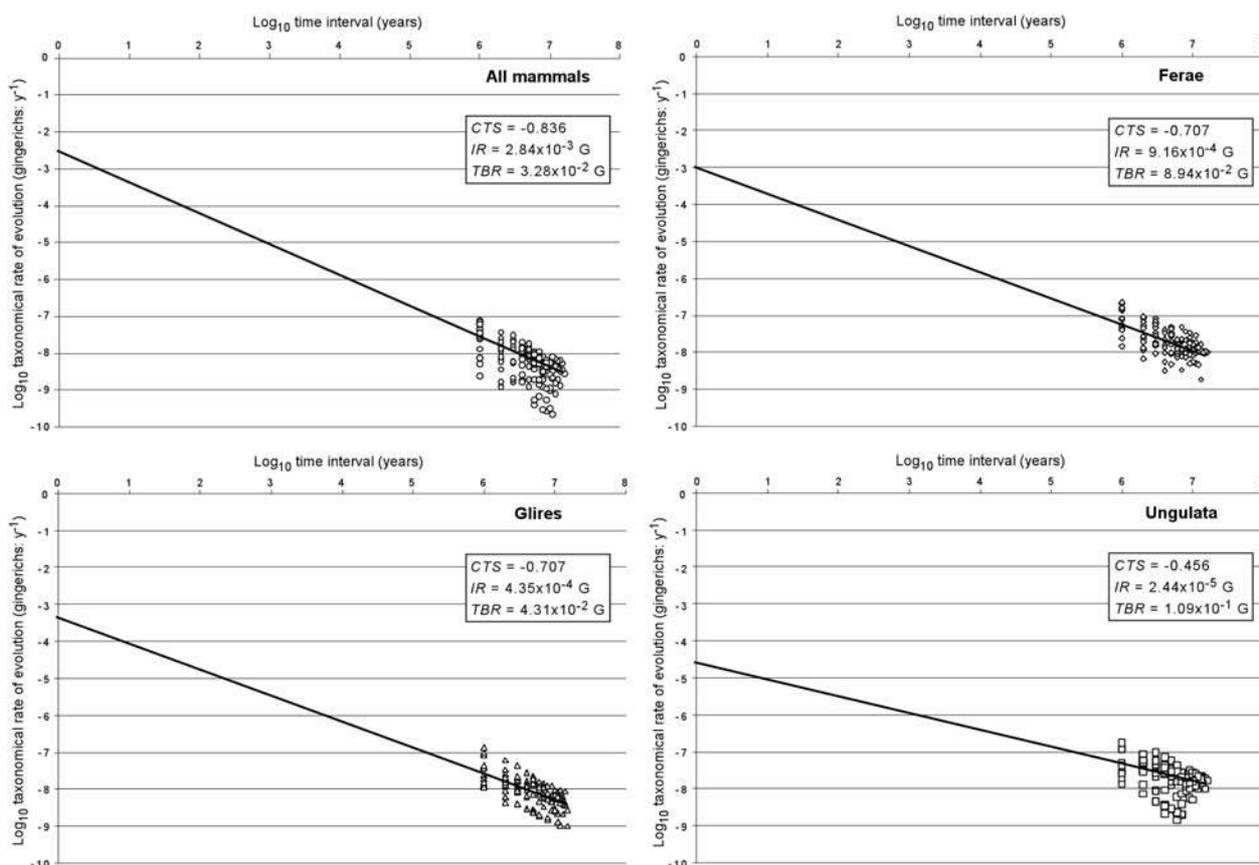


Figure 7. Log Rate (in *gingerich* unit) versus Log Interval (LRI) graphs showing the temporal scaling of the taxonomical rate of evolution for all marsupialian and placentalian mammals, predatory eutherians (Ferae), primary consumer small eutherians (Glires), and primary consumer large eutherians (Ungulata). The LRI-line was estimated using a robust Maximum Likelihood Least Amplitude Deviation method (*vide* Gingerich, 1993).

Concerning the primary consumers, allometrical scaling of most life history traits to adult body size (e.g., metabolic rate, growth rate, fecundity rate, birth and death rates, intrinsic rate of increase, lifespan, life expectation at birth, etc.), combined with distinct “body-weight standardized” demographic tactics at the ordinal level, clearly opposes Glires and Ungulata along an axis of iteroparity (Stearns, 1983; Gaillard *et al.*, 1989; Promislow & Harvey, 1990). Glires are characterized by species with relatively high fecundity and high age at first reproduction, while Ungulates show relatively low fecundity and low age at first reproduction. Hence, ungulate populations experience a statistically slower demographic turn-over, and then comparatively more stable population dynamics than Glires. Thus, they can logically be expected to show a lower intrinsic rate of phyletic richness variations through time (see also Pimm [1999] and Erb *et al.* [2001] for a distinct, but fully congruent approach). This hypothesis is strongly supported by independent evidence on the significantly higher correlations observed between species richness and climatic parameters (e.g., temperatures and precipitations) for three systematic groups of murid rodents (arvicolines: Montuire *et al.*, 1997; murines: Aguilar *et al.*, 1999; sigmodontines: Legendre *et al.*, 2005) than for ungulates (Brayard, 2001; Héran, 2002). These results clearly indicate that these three rodent taxa, as well as probably many other extant and fossil ones, are much more dependent and sensitive to local environmental conditions than large primary consumer mammals.

Conversely, all body weights being equal, predatory mammals show significantly wider home ranges and lower individual densities and biomass per unit area, than primary consumer mammals, including Glires and ungulates (Clutton-Brock & Harvey, 1978; Peters, 1983; Brown & Maurer, 1986; Carbone & Gittleman, 2002; Jetz *et al.*, 2004). These differences are mostly due to energetic reasons linked to the high mean trophic positions of predators in food webs. When combined with the various and intricate “bottom-up” and

“top-down” forces that make up and regulate any ecosystem functioning (Schulze, 1995; Polis & Strong, 1996), the hypothesis that predatory mammals are more diversification prone than primary consumer ones appears straightforward and strongly echoes the inferred higher intrinsic rate for Ferae (see Cardillo *et al.*, 2003).

3.2. Poly-Cohort Analysis

A preliminary “global” Poly-Cohort survivorship Analysis (Fig. 8) illustrates the statistical constancy in the probability of extinction of the 331 analyzed phyletic lineages regardless of their previous durations. This situation corresponds to Van Valen’s (1985) “Law of Stochastically Constant Extinction Intensity” and suggests that during the analyzed time span, the mammalian meta-community of the Quercy and Limagne Area obeyed the “Red Queen Hypothesis” (Van Valen, 1973; Legendre 1989).

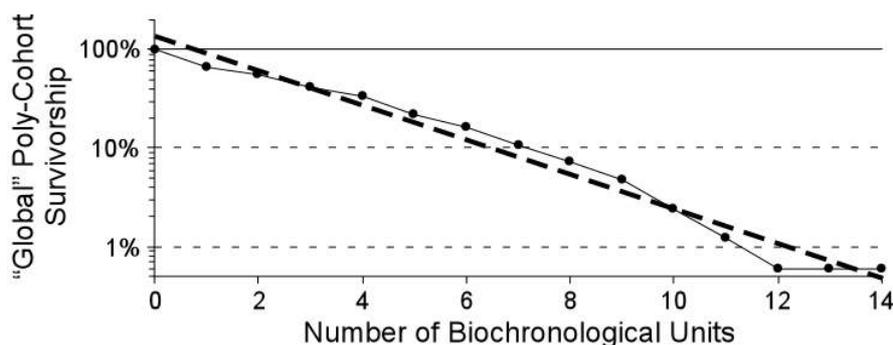


Figure 8. “Global” poly-cohort survivorship curve associated to the “total” data set. The fitted inverse exponential curve $S = 1.356 \times e^{(-0.402 \pm 0.018)N}$ ($R^2 = 0.976$) indicates a statistically constant probability of phyletic lineage extinction per biochronological unit of c. 40%, corresponding to a mean phyletic lineage duration of 2.49 biochronological units (i.e., c. 2.5 m.y.) and a poly-cohort’s median time duration of 1.73 biochronological units.

3.2.1. Individual Poly-Cohort Analysis

The matrix representation of both “nested” pre-nascence and survivorship poly-cohorts (Fig. 9) allows the visualization of a remarkable feature of the origination and extinction dynamics of the Paleogene mammalian meta-community. Indeed, the geometry of the contour lines indicates a relative independence in the evolutionary dynamics of the Eocene and Oligocene meta-communities, manifested in concerted direction changes in the contour lines: Eocene poly-cohorts show sub-horizontally oriented Oligocene survivorship contour lines, whereas Oligocene ones show sub-vertically oriented Eocene pre-nascence contour lines. These associated changes of direction create the graphical bottleneck observed around the matrix’s diagonal at the Eocene/Oligocene limit: the “Grande Coupure de Stehlin” (1909; see, e.g., Legendre & Hartenberger, 1992).

This situation means that the Oligocene extinction rates of the Eocene poly-cohorts and the Eocene origination rates of the Oligocene poly-cohorts were noticeably lower than their time counterparts. This rather counterintuitive and paradoxical result is worthy of attention: the phyletic lineages which appeared in the meta-community during the Eocene and survived to the “Grande Coupure” experienced simultaneously slower origination and extinction rates than the lineages which appeared during the Oligocene. Thus, the “Grande Coupure” shows itself as a time of significant change in the origination *and* extinction dynamics of the mammalian meta-community. This situation is illustrated in figure 10 for three distinct poly-cohorts: MP 19 (Late Eocene), MP 21 (Early Oligocene) and MP 25 (early Late Oligocene). The disconnecting of the Eocene and Oligocene origination and extinction dynamics is clearly visible, e.g., on the MP 25 pre-nascence curve. Table 2 summarizes the results of the Epstein’s “total life” method and nonparametric bootstrap tests obtained for all the analyzed poly-cohorts. Beyond the discrepancies observed between the two statistical techniques (which remain to be more thoroughly analyzed from a methodological point of view), the Early Oligocene poly-cohorts show highly nonrandom structures for both origination and extinction dynamics, supporting the graphical analysis of figures 9 and 10.

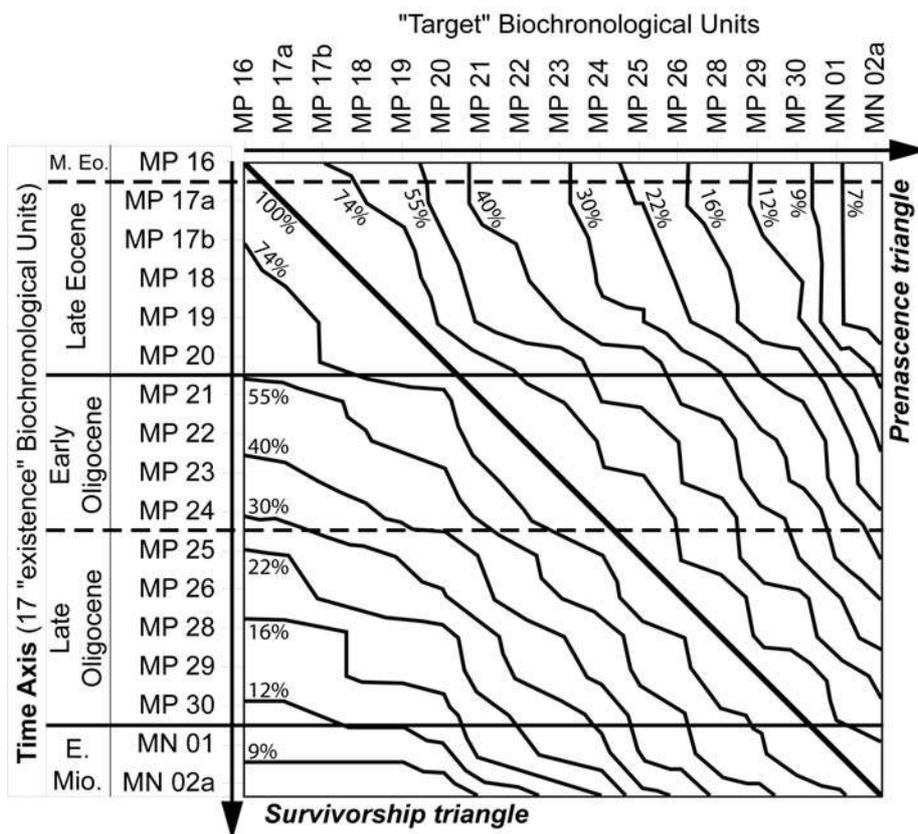


Figure 9. "Nested" prenascence and survivorship poly-cohort matrix of the "total" data set. The contour lines are log-regularly distributed between 100% (matrix's diagonal) and c. 5%. Matrix reading is top-down, each column corresponding to the prenascence (upper triangle) and survivorship (lower triangle) curves of a "target" poly-cohort located on the matrix's diagonal.

	M. Eo.	Late Eocene					Early Oligocene				Late Oligocene				E. Miocene		
	MP16	MP17a	MP17b	MP18	MP19	MP20	MP21	MP22	MP23	MP24	MP25	MP26	MP28	MP29	MP30	MN01	MN02a
Epstein's Test - Prenascence curve			***	***	***	***	***	***	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
M. Eocene	MP16	NS	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	* (-)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	
Late Eocene	MP17a	NS (-)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	** (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	
	MP17b	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	** (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	
	MP18	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (+)	** (-)	* (-)	* (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	
	MP19	* (+)	* (+)	* (+)	NS (+)	* (+)	*** (-)	** (-)	* (-)	NS (-)	* (-)	NS (-)	* (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	
Early Oligocene	MP20	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (+)	** (-)	*** (-)	** (-)	* (-)	** (-)	* (-)	** (-)	* (-)	** (-)	NS (-)	NS (-)	
	MP21	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	** (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	** (-)	NS (-)	* (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	
	MP22	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	* (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	
	MP23	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	** (+)	NS (-)	NS (-)	* (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	
Late Oligocene	MP24	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	*** (-)	* (-)	** (-)	NS (-)	NS (-)	* (-)	
	MP25	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	* (+)	NS (+)	** (+)	*** (+)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (-)	
	MP26	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	* (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	** (+)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	
	MP28	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	* (+)	** (+)	NS (+)	** (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	
Early Miocene	MP29	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (+)	* (-)	NS (+)	NS (-)	
	MP30	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	* (+)	NS (+)	NS (+)	NS (+)	* (+)	NS (+)	NS (-)	
	MN01	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	* (-)	NS (+)	
Early Miocene	MN02a	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (-)	NS (-)	NS (-)	NS (+)	NS (+)	NS	
Epstein's Test - Survivorship curve	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	***	**	***	***	***	***	***	***		

Table 2. Significance matrix for Epstein's (upper and lower rows) and nonparametric bootstrap (10,000 iterations) tests for log-linearity of each of the analyzed prenascence and survivorship poly-cohort curves (see methods for details). Matrix reading is identical to figures 5 and 9. Observed percentage greater (+) or lower (-) than expected under H₀: NS: p ≥ 0.05, *: 0.01 ≤ p < 0.05, **: 0.001 ≤ p < 0.01, ***: p < 0.001.

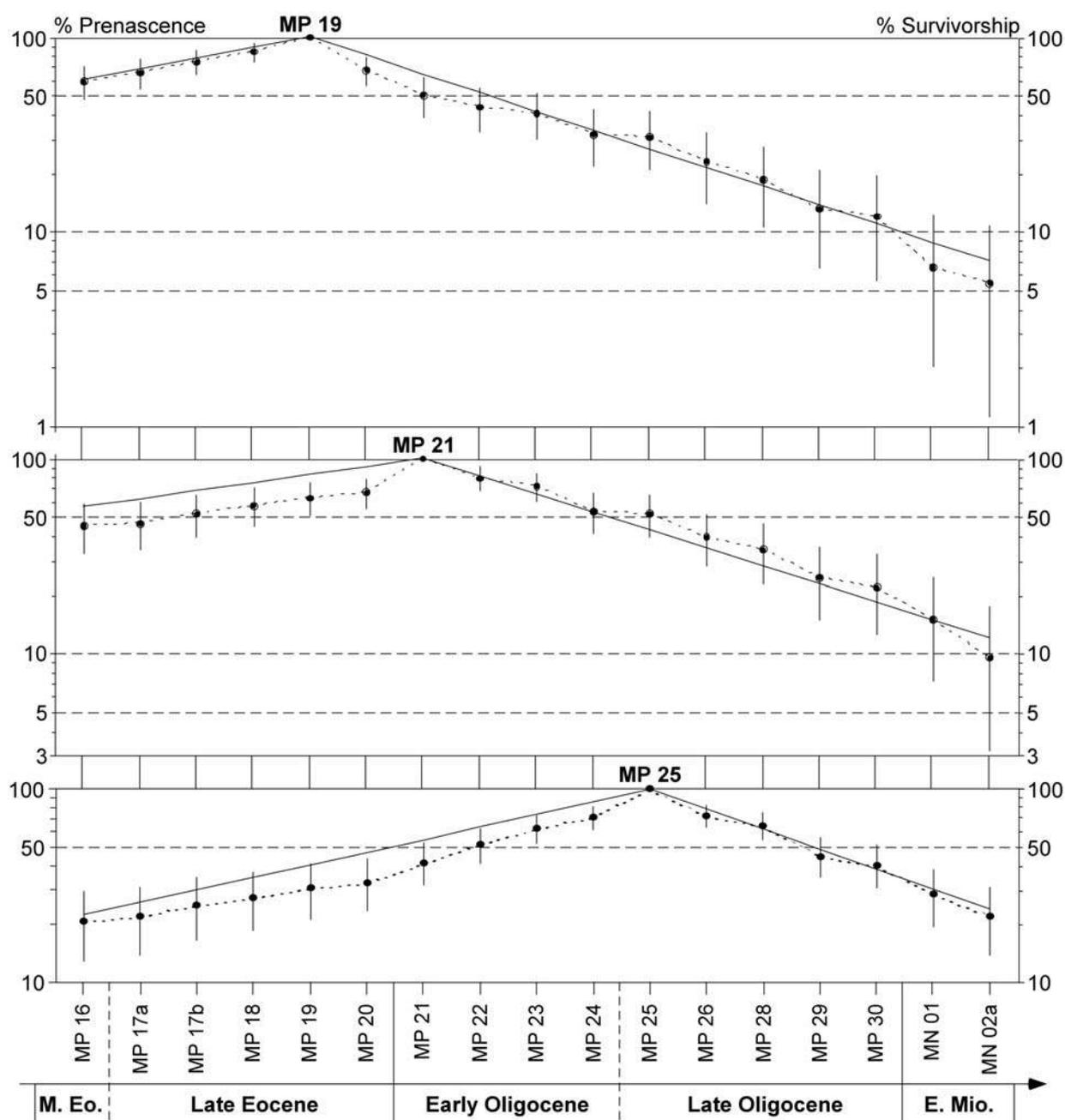


Figure 10. Prenascence and survivorship curves for three distinct poly-cohorts: MP 19 (Late Eocene), MP 21 (Early Oligocene) and MP 25 (early Late Oligocene). Black circles and dotted lines: observed prenascence and survivorship percentages; vertical bars: associated 95% bootstrapped confidence intervals estimated from 10,000 iterations; solid line: regressed Theil's line (see methods for details). Biochronological units where the regressed curve falls outside the bootstrapped 95% C.I. correspond to time intervals with significantly (i.e., non-randomly) too high or too low Prenascence or survivorship percentages (e.g., MP 20 and MP 21 for the MP 19 poly-cohort; MP 20 to MP 24 for the MP 25 poly-cohort).

3.2.2. Global Poly-Cohort Analysis

In addition to this first analysis of the pre-nascence and survivorship structure of the evolving meta-community, the similarity between the 17 analyzed biochronological units was investigated based either on the separate origination and extinction dynamics (Fig. 11) or on both dynamics considered simultaneously (Fig. 12).

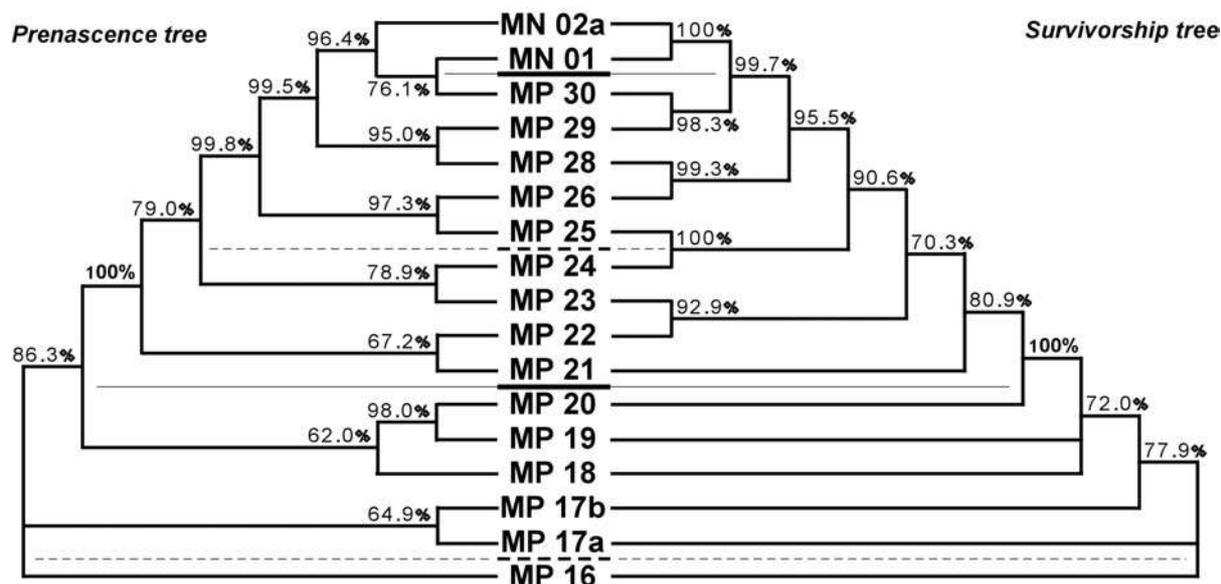


Figure 11. Neighbor-Joining majority rule consensus trees (1,000 nonparametric bootstrap replicates) corresponding to the separate analysis of the origination dynamics as recorded in the pre-nascence upper triangular matrix (left) and of the extinction dynamics as recorded in the survivorship lower triangular matrix (right) of figure 9. The percentages at the nodes are the bootstrapped confidence intervals; branch lengths are for graphic convenience only; the horizontal bold lines indicate main chronological divisions (see, e.g., figure 9).

The three resulting consensus topologies are well resolved and supported. They allow the characterization of several clusters of biochronological units which are all correctly time ordered. The highest bootstrap support is found for both pre-nascence and survivorship trees between pre- and post-“Grande Coupure” biochronological units, confirming that this faunal event is a time of significant change for the mammalian meta-community evolutionary dynamics. It is worth noting that the “pre-nascence tree” (Fig. 11-left) locates this major breakpoint (associated to a 100% bootstrap support) between MP 20 and MP 21 Reference Levels, whereas the “survivorship tree” (Fig. 11-right) antedates it between MP 19 and MP 20. On the one hand, this shift could be, at least partially, a sampling artifact due to the relative lack of paleontological documentation for the MP 20 Reference Level. On the other hand, it could also be, at least partially, *real*. In this case, it would indicate that a noticeable extinction phase chronologically preceded the “Grande Coupure” migration event, between MP 20 and MP 21 Reference Levels. Hence, based on the available evidence, it cannot be excluded that in the studied area, the “Grande Coupure” actually corresponded to a complex faunal remodeling event with a main immigration phase bringing new phyletic lineages to an already markedly impoverished meta-community. Finally, when both origination and extinction signals are considered simultaneously (Fig. 12), the major faunal breakpoint recorded in the analyzed time series is located between MP20 and MP21 due to the greater magnitude of the origination signal when compared to the extinction one during the time span around the Eocene/Oligocene boundary in this region.

The Oligocene/Miocene limit appears well supported by the survivorship data, but not by the pre-nascence data, indicating that no significant origination events occurred at that time.

The Eocene biochronological units show a two-fold main structure of origination, opposing MP 16, 17a & 17b to MP 18, 19 & 20 (Fig. 11-left). This suggests that a significant phase of origination occurred between MP 17b and MP 18 Reference Levels. Nevertheless, when both origination and extinction signals are simultaneously taken into account, the Eocene Reference Levels assemblages are all significantly distinct (Fig. 12). During the Oligocene, Reference Levels MP 22 and MP 23 on the one hand, and MP 24 and MP 25 on the other hand, are significantly clustered on the joint evidence of both pre-nascence and survivorship similarities considered together (Fig. 12). These two groupings corroborate well with numerical ages, which indicate high superposition levels of the time intervals covered by the several fossil localities correlated to these Reference Levels (Legendre & Bachelet, 1993; Escarguel *et al.*, 1997; Legendre & Lévêque, 1997).

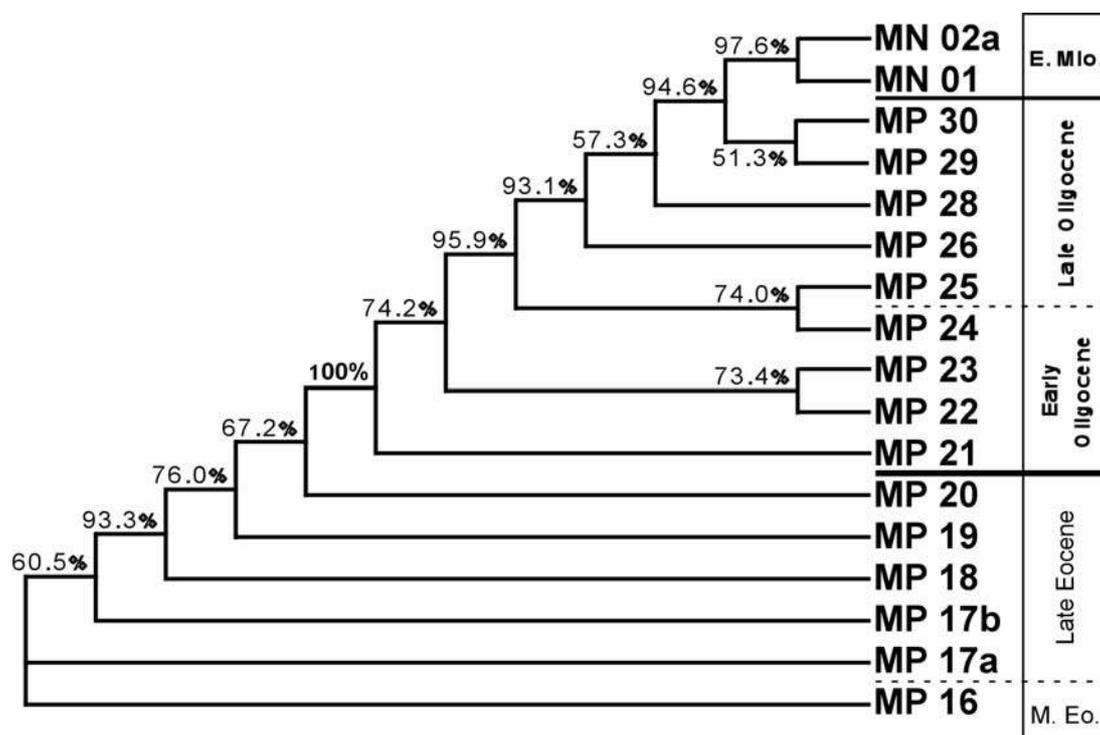


Figure 12. Neighbor-Joining majority rule consensus trees (1,000 nonparametric bootstrap replicates) corresponding to the simultaneous analysis of the pre-nascence and survivorship triangular matrices of figure 9. Same legend as for figure 11.

The most striking feature actually comes from the comparison of the pre-nascence and survivorship clusters inferred for the Oligocene biochronological units (Fig. 11). These clusters, which are all well supported (bootstrap C.I. > 65%), show a perfectly regular pairwise alternating structure between pre-nascence and survivorship couples of biochronological units, from MP 21 onward. It must be remembered that the estimate of the inter-assemblage similarities are independently based on the pre-nascence and survivorship percentages, which are not computationally linked quantities. Indeed, the "pre-nascence similarity" between biochronological units *A* (the older) and *B* (the younger) deals with the proportion of phyletic lineages existing in *B* which are already present in *A*, whereas their "survivorship similarity" deals with the proportion of phyletic lineages existing in *A* which are still present in *B*. Hence, we do not believe that such a temporal structuring between the pre-nascence and survivorship trees is an artefactual output of the way the pairwise similarities are computed. Moreover, the Eocene biochronological units do not show this pairwise alternating structure. We think that this structure indicates that the post-"Grande Coupure" evolving mammalian meta-community was subjected to a periodic oscillation between an extinction-dominated phase and a following origination-dominated phase (see next result section and Legendre *et al.*, this volume). Thus, consecutively to the initial "Grande Coupure" origination phase (between MP 20 and MP 21 Reference levels), the analyzed data set would record five such "extinction/origination

cycles", each of them representing c. 2 m.y.: [MP 21-MP 23], [MP 23-MP 25], [MP 25-MP 28], [MP 28-MP 30], and [MP30-MN 02a]. At this time, the very nature of the mechanisms underlying this periodic signal, if *real*, remains to be elucidated. On the one hand, they could be related to some driving parameters of the meta-ecosystem (e.g., climate or primary production). On the other hand, they also could be intrinsic to the meta-community, which would behave as a complex adaptive system exhibiting self-organized dynamics around a meta-stable equilibrium state initially perturbed by the "Grande Coupure" event (Sneppen *et al.*, 1995; Levin, 1998, 2002; Kay *et al.*, 1999; Kay, 2000; Solé & Goodwin, 2000; Solé *et al.*, 2001). In this latter, conceptually exciting case, the "Grande Coupure de Stehlin" would have acted on the meta-community as a structural breakpoint from both diversity (*S*) and inter-species connectivity (*C*) points of view, making it nonlinearly evolve along the stable/unstable phases boundary of the (*S*, *C*) stability diagram, from an Eocene to an Oligocene steady-state with two very distinct macroecological evolutionary dynamics. More empirical, analytical and theoretical work is clearly needed here to better understand the meaning of this result.

Within-Group Diversification Analysis

In complement to the previous analyses, we performed a Within-Group Diversification Analysis of the total data set at the family level, i.e., focusing on the proportion of mammalian families showing an increasing (*x*), stable (*y*), or decreasing (*z*) phyletic richness from one biochronological unit to the next one (Fig. 13). Firstly, it is worth noting that the three proportions are statistically independent of the total phyletic as well as family richness of each couple of successive time intervals. Secondly, observed *x* and *y*-values are shown to be uncorrelated ($r = 0.088$, Student-*t* = 0.344, $p = 0.74$); whereas the two other couples of proportions are highly significantly negatively correlated through time ($[x, z]: r = -0.812, p = 1.3 \times 10^{-4}$; $[y, z]: r = -0.653, p = 6.1 \times 10^{-3}$).

A comparison of the observed *x*, *y* and *z*-values against their associated null distributions allows the clarification of the dynamics evidenced by the pre-nascence and survivorship Poly-Cohort Analysis. During the entire analyzed time span, the observed proportion of families showing a stable phyletic richness fluctuates in a random way. From MP 16 to MP 19 Reference Levels (Eocene times), the three proportions are compatible with the null hypothesis of random intra-family phyletic richness variations. Then, the time interval between MP 19 and MP 20 shows a significantly too low proportion of families with an increasing phyletic richness, and conversely a significantly too high proportion of families with a decreasing phyletic richness. As for the analysis of the poly-cohort "survivorship tree" (Fig. 11-right), the time location of this highly significant event is possibly artefactually shifted backward. The Oligocene times are characterized by a joint phase-opposed oscillation of the *x* and *z*-values precisely echoing the regular pairwise alternating structure observed on the pre-nascence and survivorship trees (Fig. 11). Initially (Early Oligocene), the *x* and *z*-values do not fall outside their associated null distributions. Then, two successive time intervals, between MP 24 and MP 25 and between MP 28 and MP 29 Reference Levels, show significant couples of *x* and *z*-values, the former corresponding to a phase of intra-family diversification around the Early/Late Oligocene limit, and the latter to a phase of intra-family recession – followed by a smaller one around the Oligocene/Miocene limit.

A Within-Group Diversification Analysis performed at the ordinal level (graphs not shown here) provides basically the same information, except that a significant phase of ordinal recession is added between MP 23 and MP 24, before the ordinal (and family) diversification observed around the Early/Late Oligocene limit.

Hence, the Within-Group Diversification Analysis gives information on the meta-community evolutionary dynamics which are complementary to the Poly-Cohort Analysis. Indeed, this allows the "location" in the taxonomical hierarchy of the systematical level(s) which are non-randomly affected by the significant events identified by the Poly-Cohort Analysis.

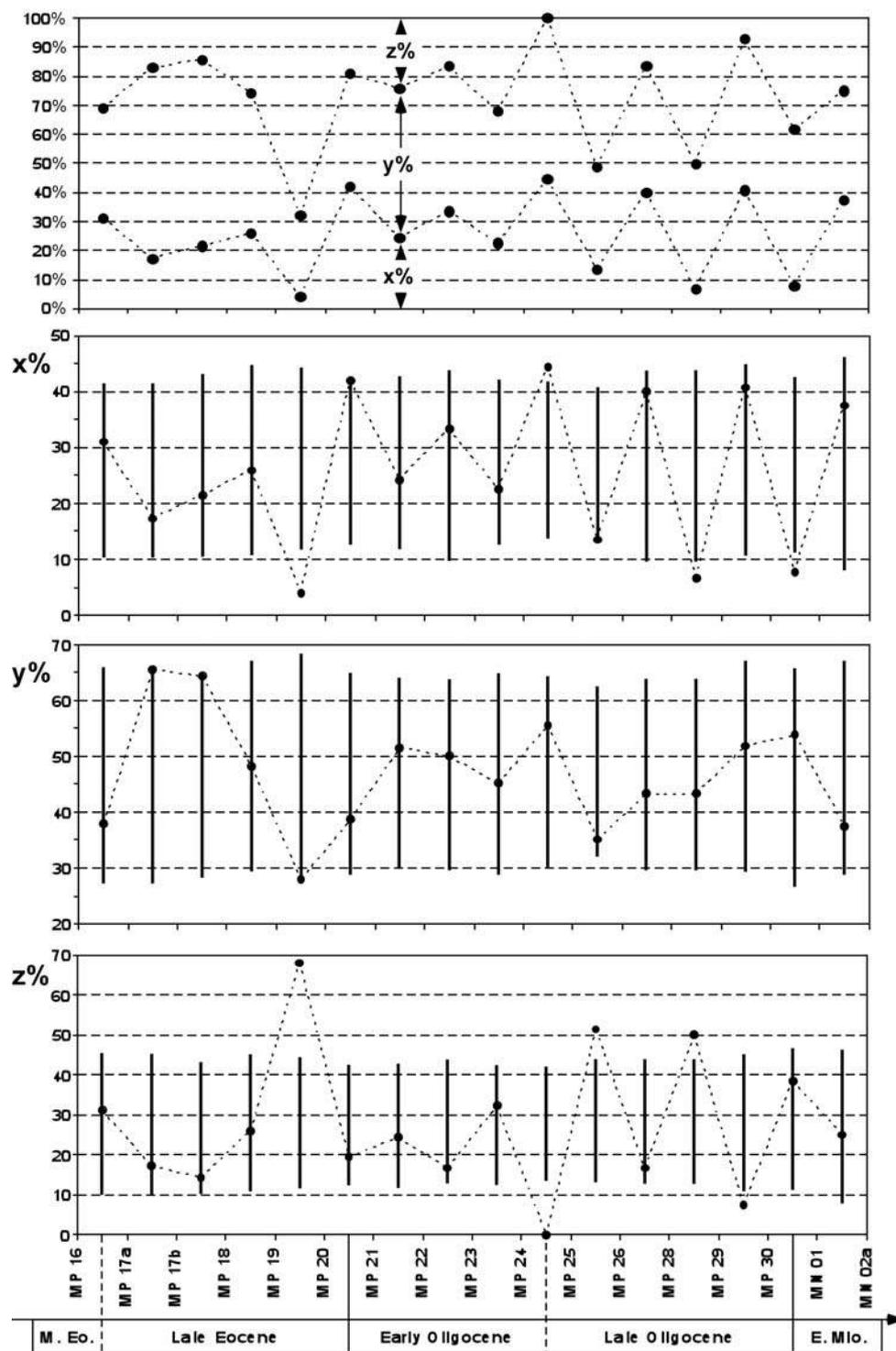


Figure 13. Within-Family Diversification Analysis. Top: cumulated curves of the observed percentage of families showing an increasing ($x\%$), stable ($y\%$), or decreasing ($z\%$) phyletic richness from one biochronological unit to the next; below: observed $x\%$, $y\%$ and $z\%$ curves (filled circles and dashed lines) against 95% confidence intervals under the null hypothesis of *statistically uniform temporal repartition of increase, stability and decrease in phyletic richness per family through time* (vertical bars; see text for details).

4. PERSPECTIVES

The results presented in this study, if promising, are preliminary. At this time, no definitive conclusions can be drawn from them, but they all strongly indicate that the available data, as well as the adopted spatial and temporal scales, return biologically, ecologically and evolutionary meaningful and non-trivial insights not deducible from previous results at the local community level. Hence, the Paleogene mammalian meta-community of the Quercy and Limagne area do have a nonrandom deep-time evolutionary dynamics whose mechanisms largely remain to be understood. Further methodological and analytical work will be necessary, but at this time some research axis can already be identified, closely echoing the macroecological questions mentioned at the beginning of this paper:

- to go further into the statistical comparative analysis of local α -diversity versus regional γ -diversity evolution and controlling parameters: *how does the taxonomical composition of the meta-community affect the local assemblages?*
- to go further into the study of the temporal scaling of taxonomical evolutionary rates by comparing time series obtained at various spatial and temporal resolution levels: *how to make meaningful comparisons between extant (historical) and deep-time community or meta-community taxonomical richness changes through time?*
- to go further into the statistical and paleobiological study and macroecological understanding of the periodic structure evidenced for the Oligocene times by pre-nascence and survivorship Poly-Cohort Analysis: *do meta-communities exhibit self-organized dynamics around meta-stable equilibrium states?*
- to go further into the Within-Group Diversification Analysis by working on non-taxonomical, functional categories (e.g., size, diet, etc.): *what are the parameters controlling the taxonomical composition of the meta-community and driving its evolution through time?*

Finally, an overall perspective comes to light: the necessity to maintain an intense activity (and funding...) of the field and lab work for fossil locality prospecting, data collecting and paleontological systematics, which is the only way to improve the quality and quantity of data (e.g., Astruc *et al.*, 2003; Maitre *et al.*, 2006, this volume).

In this time of growing concern on ecological and environmental global changes, paleontologists have *more than ever* something to say about the extant Nature, its organization and the deep mechanisms – not only patterns... – of its evolution. A multi-disciplinary research avenue is in front of us: *don't collectively miss the bus!...*

Acknowledgments. We are mostly indebted to Thierry Pélissié and Jacques Rey in giving us the great opportunity to make here a detailed presentation of some methods and ideas linked to the deep-time macroecological approach we try to develop. But this work obviously would not exist without data to analyze. Hence, we also thank all of those workers who, by patiently collecting and studying mammal fossils from the Quercy and Limagne areas over the last 40 years, have made it possible. We give a very special thanks to Bernard Sigé, indefatigable advocate of the paleontological study of the Quercy, to which we kindly dedicate these few pages: definitely, *there is still something to do in the Quercy (and Limagne) Area!...*

We thank Catherine Girard, Giovanni Aloisi, Arnaud Brayard and Bernard Sigé for comments on a draft version of this paper. Régis Chirat pointed out some key references about ecological self-organization and criticality. We are most thankful to Emmanuel Fara for a detailed and very helpful review of this paper. Graham Stringer improved the english wording.

The material (taxonomical lists associated to each studied locality) on which this work is based is available on request to S.L. All computations presented in this paper (including *LRI-Analysis*, *Prenascence and Survivorship Poly-Cohort Analysis*, *Within-Group Diversification Analysis*, and also Clarke & Warwick's *Taxonomic Distinctness Analysis*) have been completely automated in an open source software package written in IDL language (Research Systems, Inc.[®]) and available on request to G.E.

This work was supported by the "Institut Français de la Biodiversité".

REFERENCES

- AGUILAR J.-P., LEGENDRE S., MICHAUX J. & MONTUIRE S. (1999) – Pliocene mammals and climatic reconstruction in the Western Mediterranean area. In Wrenn J.H., Suc J.-P. & Leroy S.A.G. (eds), *The Pliocene: time of change*, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 109-120.

- ALLEN C.R. & HOLLING C.S. (2002) – Cross-scale structure and scale breaks in ecosystems and other complex systems. *Ecosystems*, **5**, 315-318.
- ARITA H.T. & RODRIGUEZ P. (2004) – Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 15–21.
- ARNOLD A.J., PARKER W.C. & HANSARD S.P. (1995) – Aspects of the post-Cretaceous recovery of the Cenozoic planktic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, **26**, 319-327.
- ASTRUC J.G., HUGUENEY M., ESCARGUEL G., LEGENDRE S., RAGE J.-C., SIMON-COINÇON R., SUDRE J. & SIGÉ B. (2003) – Puycelci, nouveau site à vertébrés de la série molassique d'Aquitaine. Densité et continuité biochronologique dans la zone Quercy et bassins périphériques au Paléogène. *Geobios*, **36**, 629-648.
- BIOCHROM'97 (1997) – Tables de corrélation. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), *Actes du congrès Biochrom'97*, Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, **21**, 769-805.
- BOCK W.J. (2000) – Towards a new metaphysics: the need for an enlarged Philosophy of Science. *Biology and Philosophy*, **15**, 603-621.
- BRAYARD A. (2001) – *Ongulés et climats: Y-a-t-il un contrôle climatique de la diversité des ruminants?* Unpublished M.Sc. thesis, Université Claude Bernard-Lyon 1.
- BROOKS D.R. & McLENNAN D.A. (1991) – *Phylogeny, ecology, and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN J.H. & MAURER B.A. (1986) – Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, **324**, 248-250.
- BURLANDO B. (1993) – The fractal geometry of evolution. *Journal of Theoretical Biology*, **163**, 161-172.
- CARBONE C. & GITTLEMAN J.L. (2002) – A common rule for the scaling of carnivore density. *Science*, **295**, 2273-2276.
- CARDILLO M., HUXTABLE J.S. & BROMHAM L. (2003) – Geographic range size, life history and rates of diversification in Australian mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 282-288.
- CARRASCO M.A., KRAATZ B.P., DAVIS E.B. & BARNOSKY A.D. (2005) – *Miocene Mammal Mapping Project (MIOMAP)*. University of California Museum of Paleontology [available at : <http://www.ucmp.berkeley.edu/miomap/>].
- CHASE J.M. (2005) – Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology*, **19**, 182-186.
- CHASE J.M. & LEIBOLD M.A. (2003) – *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- CHU J. & ADAMI C. (1999) – A simple explanation for taxon abundance patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**, 15017-15019.
- CLARKE K.R. & WARWICK R.M. (1998) – A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 523-531.
- CLARKE K.R. & WARWICK R.M. (1999) – The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series*, **184**, 21-29.
- CLARKE K.R. & WARWICK R.M. (2001) – A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, **216**, 265-278.
- CLUTTON-BROCK T.H. & HARVEY P.H. (1978) – Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature*, **273**, 191-195.
- CRAMER M.J. & WILLIG M.R. (2005) – Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos*, **108**, 209-218.
- DAVIS E.B. (2005) – Mammalian beta diversity in the great basin, western USA: palaeontological data suggest deep origin of modern macroecological structure. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 479-490.
- EFRON B., HALLORAN E. & HOLMES S. (1996) – Bootstrap confidence levels for phylogenetic trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **93**, 7085-7090.
- EPSTEIN M.J. (1960a) – Tests for the validity of the assumption that the underlying distribution of life is exponential. Part I. *Technometrics*, **2**, 83-101.
- EPSTEIN M.J. (1960b) – Tests for the validity of the assumption that the underlying distribution of life is exponential. Part II. *Technometrics*, **2**, 167-183.
- ERB J., BOYCE M.S. & STENSETH N.C. (2001) – Population dynamics of large and small mammals. *Oikos*, **92**, 3-12.
- ESCARGUEL G. (2005) – Mathematics and the lifeway of *Mesopithecus*. *International Journal of Primatology*, **26**, 801-823.
- ESCARGUEL G., MARANDAT B. & LEGENDRE S. (1997) – Sur l'âge numérique des faunes de mammifères du Paléogène d'Europe occidentale, en particulier celles de l'Eocène inférieur et moyen. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), *Actes du congrès Biochrom'97*, Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, **21**, 443-460.
- FAHLBUSCH V. (1989) – Evolutionary lineages in mammals. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, (NF), **28**, 213-224.
- FAUNMAP WORKING GROUP (1994) – FAUNMAP: a database documenting late Quaternary distributions of mammal species in the United States. *Illinois State Museum Scientific Papers*, **25**, 1-288 (vol. 1), 289-690 (vol. 2) [available at : <http://www.museum.state.il.us/research/faunmap/>].
- FELSENSTEIN J. (1985) – Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**, 783-791.
- FELSENSTEIN J. (2005) – PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.65. Distributed by the author. Department of Genetics, University of Washington, Seattle [available at : <http://evolution.gs.washington.edu/phylip.html>].

- FOOTE M. (1988) – Survivorship analysis of Cambrian and Ordovician trilobites. *Paleobiology*, **14**, 257-271.
- FOOTE M. (1994) – Temporal variation in extinction risk and temporal scaling of extinction metrics. *Paleobiology*, **20**, 424-444.
- FOOTE M. (2001) – Evolutionary rates and the age distributions of living and extinct taxa. In Jackson J.B.C., Lidgard S. & McKinney F.K. (eds.), *Evolutionary patterns. Growth, form, and tempo in the fossil record*. The University of Chicago Press: 245-294.
- FORTELIUS M. (coord) (2006) – *Neogene of the Old World Database of Fossil Mammals (NOW)*. University of Helsinki [available at : <http://www.helsinki.fi/science/now/>].
- FRANZEN J.L. (1968) – *Revision der Gattung Palaeotherium Cuvier 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia)*. Ph.D. thesis, University Albert Ludwigs, Freiburg, 181p.
- GAILLARD J.-M., PONTIER D., ALLAINÉ D., LEBRETON J. D., TROUVILLIEZ J. & CLOBERT J. (1989) – An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, **56**, 59-76.
- GASTON K.J. & BLACKBURN T.M. (2000) – *Patterns and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- GINGERICH P.D. (1983) – Rates of evolution: effects of time and temporal scaling. *Science*, **222**, 159-161.
- GINGERICH P.D. (1985) – Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions. *Paleobiology*, **11**, 27-41.
- GINGERICH P.D. (1993) – Quantification and comparison of evolutionary rates. *American Journal of Science*, **293-A**, 453-478.
- GINGERICH P.D. (1996) – Rates of evolution in divergent species lineages as a test of character displacement in the fossil record: tooth size in Paleocene Plesiadapis (Mammalia, Proprimates). In Godinot M. & Gingerich P.D. (eds), *Paléobiologie et évolution des mammifères paléogènes: volume jubilaire en hommage à Donald E. Russell*, *Palaeovertebrata*, **25**, 193-204.
- GINGERICH P.D. (2001) – Rates of evolution on the time scale of the evolutionary process. *Genetica*, **112-113**, 127-144.
- GOWER J.C. & LEGENDRE P. (1986) – Metric and Euclidean properties of dissimilarity coefficients. *Journal of Classification*, **3**, 5-48.
- HALDANE J.B.S. (1949) – Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution. *Evolution*, **3**, 51-56.
- HARTENBERGER J.-L. (1973) – Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mémoires de la Société géologique de France*, N.S., **57**, 1-76.
- HARTENBERGER J.-L. (1988) – Etudes sur la longévité des genres de Mammifères fossiles du Paléogène d'Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, sér. II, **306**, 1197-1204.
- HERAN M.-A. (2002) – *Ongulés et climat: fonctions de transferts ongulés/climat; applications à quelques faunes pliocènes d'Europe occidentale*. Unpublished M.Sc. thesis, University Claude Bernard-Lyon 1.
- HILLEBRAND H. & BLECKNER T. (2002) – Regional and local impact on species diversity - from pattern to processes. *Oecologia*, **132**, 479-491.
- HOFFMAN A. (1991) – Testing the Red Queen Hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, **4**, 1-7.
- HOFFMAN A. & KITCHELL J.A. (1984) – Evolution in a pelagic planktic system: a paleobiologic test of models of multispecies evolution. *Paleobiology*, **10**, 9-33.
- HOLM S. (1979) – A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, **6**, 65-70.
- HUBBARD A.E. & GILINSKY N.L. (1992) – Mass extinctions as statistical phenomena: an examination of the evidence using χ^2 tests and bootstrapping. *Paleobiology*, **18**, 148-160.
- HUBBELL S.P. (2001) – *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Monographs in Population Biology, **32**, 375p.
- HUBBELL S.P. (2005) – Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, **19**, 166-172.
- HUGUENEY M. (1997) – Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le Miocène inférieur du Centre de la France : synthèse réactualisée. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), *Actes du congrès BiochroM'97*, Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, **21**, 417-430.
- JABLONSKI D. & FLESSA K.W. (1986) – The taxonomic structure of shallow-water marine faunas: implications for phanerozoic extinctions. *Malacologia*, **27**, 43-66.
- JAEGER J.-J. (1994) – The evolution of biodiversity among the Southwest European Neogene rodent (Mammalia, Rodentia) communities: pattern and process of diversification and extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **111**, 305-336.
- JAEGER J.-J. & HARTENBERGER J.-L. (1989) – Diversification and extinction patterns among Neogene perimediterranean mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, **325**, 401-420.
- JETZ W., CARBONE C., FULFORD J. & BROWN J.H. (2004) – The scaling of animal use. *Science*, **306**, 266-268.
- KAY J.J. (2000) – Ecosystems as self-organizing holarctic systems: narratives and the second law of thermodynamics. In Jørgensen S.E. & Müller F. (eds), *Handbook of ecosystem theories and management*, CRC Press, Lewis Publishers, 135-160.
- KAY J.J., REGIER H.A., BOYLE M. & FRANCIS G. (1999) – An ecosystem approach for sustainability: addressing the challenge of complexity. *Futures*, **31**, 721-742.

- KOLEFF P. & GASTON K.J. (2002) – The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 363-375.
- LANDE R. (1996) – Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**, 5-13.
- LAPOINTE F.-J. & LEGENDRE P. (1992) – A statistical framework to test the consensus among additive trees. *Systematic Biology*, **41**, 158-171.
- Le CALVE G. (1985) – Distances à centre. *Statistique et Analyse des Données*, **10**, 29-44.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L. (1998) – *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Compagny, Amsterdam, 2nd English edition, Developments in environmental modelling, **20**, 853p.
- LEGENDRE S. (1986) – Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of Southern France. *Palaeovertebrata*, **16**, 191-212.
- LEGENDRE S. (1987a) – Concordance entre paléontologie continentale et les événements paléocéanographiques : exemple des faunes de mammifères du Paléogène du Quercy. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, (III), **304**, 45-50.
- LEGENDRE S. (1987b) – Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène : structures et milieux. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A), **10**, 201-212.
- LEGENDRE S. (1987c) – Mammalian faunas as paleotemperature indicators: concordance between oceanic and terrestrial paleontological evidence. *Evolutionary Theory*, **8**, 77-86.
- LEGENDRE S. (1989) – Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A), **16**, 1-110.
- LEGENDRE S. & BACHELET B. (1993) – the numerical ages: a new method of datation applied to Paleogene mammalian localities from Southern France. *Newsletters in Stratigraphy*, **29**, 137-158.
- LEGENDRE S., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., MARANDAT B., REMY J.A., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1991) – Evolution de la diversité des faunes de mammifères d'Europe occidentale au Paléogène (MP 11 à MP 30). *Bulletin de la Société géologique de France*, **162**, 867-874.
- LEGENDRE S. & GIRARD C. (1999) – Impact des crises dans les domaines marins et terrestres : évolution de la biodiversité des conodontes (Dévonien, Montagne Noire) et des mammifères (Paléogène, Quercy). *Geobios*, **32**, 275-284.
- LEGENDRE S. & HARTENBERGER J.-L. (1992) – Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene. In Prothero D.R. & Berggren W.A. (eds), *Eocene/Oligocene climatic and biotic evolution*, Princeton University Press, 516-528.
- LEGENDRE S. & LEVEQUE F. (1997) – Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale : vers une intégration à l'échelle globale. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), *Actes du congrès BiochroM'97*, Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, **21**, 461-473.
- LEGENDRE S., MONTUIRE S., MARIDET O. & ESCARGUEL G. (2005) – Rodents and climate: a new model for estimating past temperatures. *Earth and Planetary Science Letters*, **235**, 408-420.
- LEGENDRE S., MOURER-CHAUVIRE C., HUGUENEY M., MAITRE E., SIGÉ B. & ESCARGUEL G. (this volume) – Dynamique de la diversité des mammifères et des oiseaux paléogènes du Massif Central. *Strata*, ser. 1, **13**, 273-280.
- LEGENDRE S., SIGÉ B., ASTRUC J.-G., BONIS L. de, CROCHET J.-Y., DENYS C., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LEVEQUE F., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRE C., RAGE J.-C., REMY J.-A., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1997) – Les phosphorites du Quercy : 30 ans de recherche. Bilan et perspectives. *Geobios*, **M.S. 20**, 331-345.
- LEIBOLD M.A., HOLYOAK M., MOUQUET N., AMARASEKARE P., CHASE J.M., HOOPES M.F., HOLT R.D., SHURIN J.B., LAW R., TILMAN D., LOREAU M. & GONZALEZ A. (2004) – The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- LEVIN S.A. (1998) – Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, **1**, 431-436.
- LEVIN S.A. (2002) – Complex adaptive systems: exploring the known, the unknown and the unknowable. *Bulletin of the American Mathematical Society*, N.S., **40**, 3-19.
- LEVINTON J. (1988) – *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge
- LINDSAY E.H., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds) (1989) – European Neogene Mammal Chronology. *NATO ASI Series*, Plenum Press, (A), **180**, 658 p.
- LOREAU M. (2000) – Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*, **3**, 73-76.
- LOREAU M., MOUQUET N. & HOLT R.D. (2003) – Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, **6**, 673-679.
- MAGURRAN A.E. (2004) – *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Publishing, 256p.
- MAITRE E., ESCARGUEL G. & SIGÉ B. (2006) – Amphilemuridae (Lipotyphla, Mammalia) éocènes d'Europe occidentale : nouvelles données taxonomiques. *Comptes Rendus Palévol*, **5**, 813-820.

- MAITRE E., HUGUENEY M., ASTRUC J.-G., CROCHET J.-Y., ESCARGUEL G., GODINOT M., LEGENDRE S., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRE C., RAGE J.-C., REMY J.A., SIMON-COINÇON R., SUDRE J., VALETTE P. & SIGÉ B. (this volume) – Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy. *Strata*, ser. 1, **13**, 113-127.
- MARIDET O., ESCARGUEL G., COSTEUR L., MEIN P., HUGUENEY M. & LEGENDRE S. (accepted) – Small Mammal (rodents and lagomorphs) European Biogeography from the Late Oligocene to the mid Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*.
- McCUNE A.R. (1982) – On the fallacy of constant extinction rates. *Evolution*, **36**, 610-614.
- MAURER B.A. (1999) – *Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective*. University of Chicago Press, Chicago.
- McSHEA D.W. & RAUP D.M. (1986) – Completeness of the geological record. *Journal of Geology*, **94**, 569-574.
- MINELLI A., FUSCO G. & SARTORI S. (1991) – Self-similarity in biological classifications. *Biosystems*, **26**, 89-97.
- MONTUIRE S., MICHAUX J., LEGENDRE S. & AGUILAR J.-P. (1997) – Rodents and climate: 1. A model for estimating past temperatures using arviculids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **128**, 187-206.
- MORTON R.D. & LAW R. (1997) – Regional species pools and the assembly of local ecological communities. *Journal of Theoretical Biology*, **187**, 321-331.
- PEARSON P.N. (1992) – Survivorship analysis of fossil taxa when real-time extinction rate vary: the Paleogene planktonic foraminifera. *Paleobiology*, **18**, 115-131.
- PEARSON P.N. (1995) – Investigating age-dependency of species extinction rates using dynamic survivorship analysis. *Historical Biology*, **10**, 119-136.
- PEARSON P.N. (1996) – Cladogenetic, extinction and survivorship patterns from a lineage phylogeny: the Paleogene planktonic foraminifera. *Micropaleontology*, **42**, 179-188.
- PEASE C.M. (1987) – Lyellian curves and mean taxonomic durations. *Paleobiology*, **13**, 484-487.
- PETERS R.H. (1983) – *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PIMM S.L. (1991) – *The balance of nature*. University of Chicago Press, Chicago.
- POLIS G.A. & STRONG D.R. (1996) – Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, **147**, 813-846.
- PROMISLOW D.E.L. & HARVEY P.H. (1990) – Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology, London*, **220**, 417-437.
- RAUP D.M. (1975) – Taxonomic survivorship curves and Van Valen's Law. *Paleobiology*, **1**, 82-96.
- RAUP D.M. (1978) – Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiology*, **4**, 1-15.
- RAUP D.M. (1986) – Biological extinction in earth history. *Science*, **231**, 1528-1533.
- RÉMY J.A., CROCHET J.-Y., SIGÉ B., SUDRE J., de BONIS L., VIANEY-LIAUD M., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LANGE-BADRE B. & COMTE B. (1987) – Biochronologie des phosphorites du Quercy : mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A), **10**, 169-188.
- RICKLEFS R.E. (1987) – Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167-171.
- RICKLEFS R.E. (2004) – A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1-15.
- RICKLEFS R.E. & SCHLUTER D. (eds) (1993) – *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- ROOPNARINE P.D. (2003) – Analysis of rates of morphologic evolution. *Annual Reviews in Ecology and Evolutionary Systematics*, **34**, 605-632.
- ROSENZWEIG M.L. (1995) – *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SADLER P.M. (1981) – Sediment accumulation rates and the completeness of stratigraphic sections. *Journal of Geology*, **89**, 569-584.
- SAITOU N. & NEI M. (1987) – The Neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, **4**, 406-425.
- SALTHER S.N. (1975) – Some comments on Van Valen's law of extinction. *Paleobiology*, **1**, 356-358.
- SCHIERMEIER Q. (2003) – Palaeobiology: Setting the record straight. *Nature*, **424**, 482-483. [Paleobiology database available at : <http://paleodb.org>].
- SCHMIDT-KITTLER N. (ed) (1987) – International symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of the European Paleogene, Mainz, February 18th-21st 1987. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A), **10**, 1-310.
- SCHULZE E.-D. (1995) – Flux control at the ecosystem level. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 40-43.
- SCHWÄMMLE V. & BRIGATTI E. (submitted) – Speciation view of macroevolution: are micro and macroevolution decoupled? *Physical Review Letters* [available at : <http://arxiv.org/q-bio.PE/0509032>].
- SIGÉ B. & LEGENDRE S. (1997) – Un outil de la stratigraphie du tertiaire continental : l'échelle de Niveaux-Repères de mammifères. Principes et spécificité ; intérêt relié des faunes karstiques. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J.

- (eds), *Actes du congrès Biochrom'97*, Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, **21**, 47-54.
- SIMPSON G.G. (1944) – *Tempo and mode in Evolution*. Columbia Univ. Press, New York, 237p.
- SIMPSON G.G. (1953) – *The major features of Evolution*. Columbia Univ. Press, New York, 434p.
- SNEPPEN K., BAK P., FLYVBJERG H. & JENSEN M.H. (1995) – Evolution as a self-organized critical phenomenon. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **92**, 5209-5213.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J. (1995) – *Biometry*. W. H. Freeman and Compagny, 3rd Edition, 887p.
- SOLE R.V., ALONSO D., BASCOMPTE J. & MANRUBIA S.C. (2001) – On the fractal nature of ecological and evolutionary dynamics. *Fractals*, **9**, 1-16.
- SOLE R.V. & GOODWIN B. (2000) – *Signs of life: how complexity pervades biology*. Basic Book, Perseus Book Group, 322p.
- STEARNS S.C. (1983) – The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos*, **41**, 173-187.
- STEHLIN H.G. (1909) – Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, **9**, 488-520.
- THALER L. (1983) – Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives. Colloque C.N.R.S. n° 330 "Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique", 327-335.
- THEIL H. (1950) – A rank invariant method of linear and polynomial regression analysis, I, II, III. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.*, (A) **53**, 386-392, 521-525, 1397-1412.
- VANDEWALLE N. & AUSLOOS M. (1995) – Self-Organized Criticality in Phylogenetic-like tree growths. *Journal de Physique I*, **5**, 1011-1025.
- VAN VALEN L. (1973) – A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, **1**, 1-30.
- VAN VALEN L. (1979) – Taxonomic survivorship curves. *Evolutionary Theory*, **4**, 129-142.
- VAN VALEN L. (1985) – How constant is extinction? *Evolutionary Theory*, **7**, 93-106.
- WARWICK R.M. & CLARKE K.R. (1995) – New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, **129**, 301-305.
- WARWICK R.M. & CLARKE K.R. (1998) – Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 532-543.
- WARWICK R.M. & CLARKE K.R. (2001) – Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **39**, 207-231.
- WEBB C.O., ACKERLY D.D., McPEEK M.A. & DONOGHUE M.J. (2002) – Phylogenies and Community Ecology. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- WIENS J.A. (1989) – Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385-397.
- WRIGHT S.P. (1992) – Adjusted p-values for simultaneous inference. *Biometrics*, **48**, 1005-1013.

DYNAMIQUE DE LA DIVERSITÉ DES MAMMIFÈRES ET DES OISEAUX PALÉOGÈNES DU MASSIF CENTRAL (QUERCY ET LIMAGNES, FRANCE)

S. LEGENDRE, C. MOURER-CHAUVIRÉ, M. HUGUENEY, E. MAITRE, B. SIGÉ & G. ESCARGUEL

UMR CNRS 5125 "Paléoenvironnements et Paléobiosphère", Université Lyon 1, Bât. Géode, Campus de la Doua, 69622 Villeurbanne Cedex, France. E-mail : Serge.Legendre@univ-lyon1.fr

Résumé – Les dynamiques de la diversité (*sensu* richesse spécifique) des mammifères et des oiseaux dans une même région, le Massif Central (essentiellement Quercy et Limagnes) depuis la fin de l'Eocène jusqu'au début du Miocène, sont comparées. Même si le nombre des espèces d'oiseaux est nettement inférieur à ce qu'il devrait par comparaison avec l'actuel, les bilans fauniques (= apparitions - disparitions régionales) pour chacun des dix-sept niveaux varient de façon cyclique et parallèle pour les deux groupes, à l'exception de trois niveaux (MP17b, 18 et 19).

Abstract – We analyse the late Middle Eocene to Early Miocene mammal and bird dynamics of diversity (*sensu* species richness) in one region, the French Massif Central (mainly Quercy and Limagnes). Compared to extant faunas, the number of bird species is very low. Nevertheless, the faunal balances (= regional appearances – disappearances) calculated for each of the seventeen levels vary cyclically and in the same way for both groups, except during three levels (MP 17b, 18, and 19).

Mots-clés – Mammifères, Oiseaux, Massif Central, France, Paléogène, Richesse spécifique

Key words – Mammals, Birds, Massif Central, France, Paleogene, Species richness

INTRODUCTION

L'analyse de la dynamique de la diversité de différents groupes d'animaux et végétaux permet de mettre en évidence l'impact des événements importants qui marquent leur histoire. Plusieurs analyses ont déjà été réalisées à une échelle globale (e.g., Sepkoski, 1978, 1979, 1984 ; Benton, 1995) et, pour les mammifères en particulier, à des échelles plus restreintes, continentales ou régionales (e.g., Rose, 1981 ; Prothero, 1985 ; Hartenberger 1987 ; Legendre *et al.*, 1991 ; Costeur *et al.*, 2004 ; Maridet *et al.*, accepté ; Escarguel & Legendre, ce volume). Les objectifs de ces études étaient de mettre en évidence les rythmes et modalités des phénomènes d'extinctions et de radiations (e.g., Raup & Sepkoski, 1982 ; Benton, 1995 ; Courtillot & Gaudemer, 1996 ; Jablonski, 1998), les impacts particuliers d'un événement (e.g., Prothero, 1985), le lien des niveaux et fluctuations de diversité avec le climat (e.g., Legendre 1987 ; Legendre *et al.*, 1991 ; Barnosky & Carrasco, 2002 ; Costeur *et al.*, 2004 ; Maridet *et al.*, accepté), ou des schémas qualitatifs de distributions des faunes (e.g., Fortelius *et al.*, 2002 ; Jernvall & Fortelius, 2002)

Pour évaluer les modalités de réponse du Vivant aux variations de l'environnement, il faut pouvoir distinguer les éléments liés aux caractéristiques particulières (physiologiques, biologiques, écologiques) des groupes analysés. Pour cela, la comparaison de différents groupes pour lesquels ces caractéristiques sont connues peut permettre cette évaluation (e.g., Legendre & Girard, 1999). Le travail présenté ici veut comparer l'évolution de la diversité (*sensu* richesse taxonomique) de deux groupes de vertébrés supérieurs, les mammifères et les oiseaux, pour une même période, le Paléogène supérieur et le début du Néogène, dans la même région, le Massif Central.

1. DONNÉES ET MÉTHODES

La région analysée comporte deux ensembles fauniques principaux, les phosphorites du Quercy, au Sud Ouest du Massif Central et les Limagnes, plus au Nord. Ces données sont complétées par des faunes plus ponctuelles, comme celles du Castrais ou de petits bassins des bordures du Massif Central (voir Muratet *et al.*, 1981, 1985). Les faunes de vertébrés des phosphorites du Quercy sont nombreuses pour la période qui couvre la fin de l'Eocène et l'Oligocène (Rémy *et al.*, 1987), alors que les faunes des Limagnes documentent la fin de l'Oligocène et le début du Miocène (Hugueney, 1997). Les listes fauniques des mammifères ont été élaborées à partir des compilations existantes (Rémy *et al.*, 1987 ; Hugueney, 1997) complétées par des travaux plus récents sur de nouvelles faunes (Astruc *et al.*, 2003 ; Hugueney *et al.*, 2003 ; Le Gall, 2001 ; Legendre *et al.*, 1995 ; Maitre *et al.*, ce volume ; Muratet *et al.*, 1985 ; Sigé *et al.*, 1995, 1998), des monographies (Bonis *et al.*, 1995 ; Rage *et al.*, 1988) et des révisions systématiques (Berthet, 2003 ; Maitre *et al.*, 2006 ; Vianey-Liaud, 1994, 1998, 2003). Pour les oiseaux, les données sont reprises de la compilation de 1995 (Mourer-Chauviré, 1995), complétée par les travaux récents (Mourer-Chauviré *et al.*, 2004). Les données actualisées pour le Quercy sont présentées ailleurs dans ce volume (Mourer-Chauviré, ce volume). Les listes fauniques sont disponibles sur demande auprès du premier auteur.

L'échelle biochronologique utilisée est celle des niveaux repères MP pour le Paléogène (Schmidt-Kittler, 1997) et la zonation MN pour le Néogène (Bruijn *et al.*, 1992), révisée au congrès Biochrom'97 (Biochrom'97, 1997). La période analysée s'étend sur une partie du Paléogène et le début du Néogène, soit entre MP 16 (Bartonien supérieur) et MN 2a (Aquitaniens).

Les différentes localités prises en compte dans ce travail sont rapprochées d'un niveau repère. Une liste composite est établie pour chaque intervalle ainsi défini. Les espèces indéterminées (sp. et sp. indet.) dans les listes sont éliminées lorsqu'elles peuvent correspondre à une espèce présente pour l'intervalle, mais provenant d'autres localités (risque de doublon). Lorsque, d'après le nombre d'espèces associées dans le genre ou la famille dans la localité, cette mention (sp. et sp. indet.) indique une espèce supplémentaire, ou lorsqu'elle est mentionnée comme une lignée distincte, elle est conservée dans la liste composite.

Mammifères																	
MP/MN	16	17a	17b	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27-28	29	30	1	2a
N localités	5	10	8	10	14	4	13	10	17	11	27	6	6	9	7	6	7
N total	66	68	66	73	74	49	61	63	71	64	89	71	90	74	81	60	70
N observé	60	59	57	58	72	35	51	50	60	26	73	42	82	49	71	37	70
Apparitions	-	20	11	19	14	4	29	17	16	12	28	9	28	14	15	8	21
Disparitions	18	13	12	13	29	17	15	8	19	3	27	9	30	8	29	11	-
Bilan	-	+2	-2	+7	+1	-25	+12	+2	+8	-7	+25	-18	+19	-16	+7	-21	+10

Oiseaux																	
MP/MN	16	17a	17b	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27-28	29	30	1	2a
N localités	2	3	1	3	3	1	3	4	4	0	5	1	3	5	3	0	1
N total	19	24	23	21	22	13	19	13	17	10	19	18	27	23	22	19	59
N observé	15	18	17	10	17	1	11	8	15	0	10	1	24	16	9	0	59
Apparitions	-	10	8	5	5	0	7	1	5	0	9	1	10	12	3	0	40
Disparitions	5	9	7	4	9	1	7	1	7	0	2	1	16	4	3	0	-
Bilan	-	+5	-1	-2	+1	-9	+6	-6	+4	-7	+9	-1	+9	-4	-1	-3	+40

Tableau 1 – Nombres de faunes locales et d'espèces de mammifères et d'oiseaux par niveau, avec les premières et dernières occurrences (apparitions et disparitions régionales) et le bilan faunique (= apparitions - disparitions), dans les faunes du Massif Central pour le Paléogène (MP 16-30) et le début du Néogène (MN 1-2a).

	Test de <i>runs</i>		Corrélation de rang [Mammifères-Oiseaux]
	Mammifères	Oiseaux	
Diversité totale :			
	$H_{1a} : p = 0,826$	$H_{1a} : p = 0,848$	$\rho = 0,584; p = 6,6 \times 10^{-3}$
	$H_{1b} : p = 0,055$	$H_{1b} : p = 0,047$	$\tau = 0,446; p = 6,5 \times 10^{-3}$
Nombre de premières occurrences :			
	$H_{1a} : p = 0,821$	$H_{1a} : p = 0,425$	$\rho = 0,637; p = 4,6 \times 10^{-3}$
	$H_{1b} : p = 0,057$	$H_{1b} : p = 0,335$	$\tau = 0,480; p = 5,4 \times 10^{-3}$
Nombre de dernières occurrences :			
	$H_{1a} : p = 0,816$	$H_{1a} : p = 0,855$	$\rho = 0,576; p = 1,11 \times 10^{-2}$
	$H_{1b} : p = 0,061$	$H_{1b} : p = 0,043$	$\tau = 0,443; p = 1,04 \times 10^{-2}$
Bilan faunique :			
	$H_{1a} : p = 0,989$	$H_{1a} : p = 0,989$	$\rho = 0,789; p = 3 \times 10^{-4}$
	$H_{1b} : p = 1 \times 10^{-3}$	$H_{1b} : p = 8 \times 10^{-4}$	$\tau = 0,644; p = 4 \times 10^{-4}$

Tableau 2 – Test de *runs* (voir Sokal & Rohlf, 1995 : 801-803) et corrélations de rang de Spearman (ρ) et de Kendall (τ) associés à la diversité totale, aux nombres de premières et dernières occurrences (apparitions et disparitions régionales) et au bilan faunique (= apparitions - disparitions). Hypothèses alternatives (H_1) des tests de *runs* : H_{1a} = série temporelle organisée de façon linéaire (nombre non-aléatoirement trop faible de phases successives d'augmentation ou de diminution du paramètre considéré) ; H_{1b} = série temporelle organisée de façon cyclique (nombre non-aléatoirement trop élevé de phases successives d'augmentation ou de diminution du paramètre considéré). Valeurs de p (tests de *runs* et tests de Mantel [1967] associés aux corrélations de rang) estimées par 10 000 permutations dans tous les cas.

Pour chaque niveau, on obtient ainsi une richesse spécifique observée. Lorsqu'une lignée n'est pas représentée dans un niveau, mais qu'elle est présente dans l'un des niveaux qui précèdent et l'un de ceux qui suivent, sa présence est inférée. Ces espèces dont la présence est non-observée, mais inférée, viennent s'ajouter aux espèces effectivement observées pour fournir une richesse spécifique totale du niveau. Pour évaluer ces présences dans les premier (MP 16) et dernier niveaux (MN 2a), les données de localités antérieures ou postérieures de la région, ou de régions proches (Languedoc-Roussillon, Vallée du Rhône, Bassin d'Aquitaine, Bassin de la Loire) ont été utilisées. Ces faunes étant plus rares, le nombre des espèces inférées est vraisemblablement sous-estimé pour ces deux niveaux. Au final, pour les oiseaux comme pour les mammifères, les diversités observée, inférée et totale (= observée + inférée) sont toutes indépendantes du nombre de faunes locales échantillonnées pour chaque niveau (voir Escarguel & Legendre, ce volume). Ainsi, pour la diversité totale (valeurs de p estimées par un test de Mantel (1967) ; 10 000 permutations) :

- mammifères : ρ de Spearman = 0,119; $p = 0,320$;
 τ de Kendall = 0,061; $p = 0,378$;
- oiseaux : ρ de Spearman = 0,129; $p = 0,307$;
 τ de Kendall = 0,101; $p = 0,314$.

Les apparitions et disparitions locales s'appuient sur l'interprétation des populations en terme de lignées évolutives, qui peuvent être composées d'une succession de chrono-espèces. Ceci permet d'éviter la prise en compte de pseudo-apparitions et pseudo-extinctions liées au changement de stade évolutif dans la lignée (voir Escarguel & Legendre, ce volume). L'apparition, ou la disparition, d'une lignée sont définies ici comme étant, dans l'intervalle considéré (MP 16-MN 2a), la première, ou la dernière, occurrence dans la région. Un bilan faunique est ensuite calculé (Legendre, 1987) ; il est défini comme la différence entre les espèces apparues dans le niveau, et celles qui ont disparu (c'est-à-dire celles qui sont présentes pour la dernière fois dans le niveau précédent). De ce fait, le bilan ne peut être calculé pour le premier niveau de la séquence analysée (MP 16), pour lequel on ne connaît pas le nombre de disparitions qui se produisent entre MP 15 et MP 16.

2. RÉSULTAT ET DISCUSSION

Le tableau 1 récapitule, par niveau, les données brutes obtenues pour chacun des groupes : nombre de localités, richesse spécifique totale et observée, nombre de première et dernières occurrences des taxons, ainsi que le bilan faunique. Le nombre d'espèces inférées (= total - observé) est faible par rapport à celui des espèces réellement observées dans chacun des niveaux.

Les variations de la richesse spécifique des mammifères et des oiseaux sont illustrées dans la figure 1. Comme on le constate sur le graphique, le niveau de diversité des oiseaux est environ trois fois inférieur à celui des mammifères, alors que dans la nature actuelle, en domaine intertropical, la relation est inverse, les oiseaux présentant des niveaux de richesse spécifique habituellement trois à quatre fois plus élevés que les mammifères (e.g., Gentry, 1990).

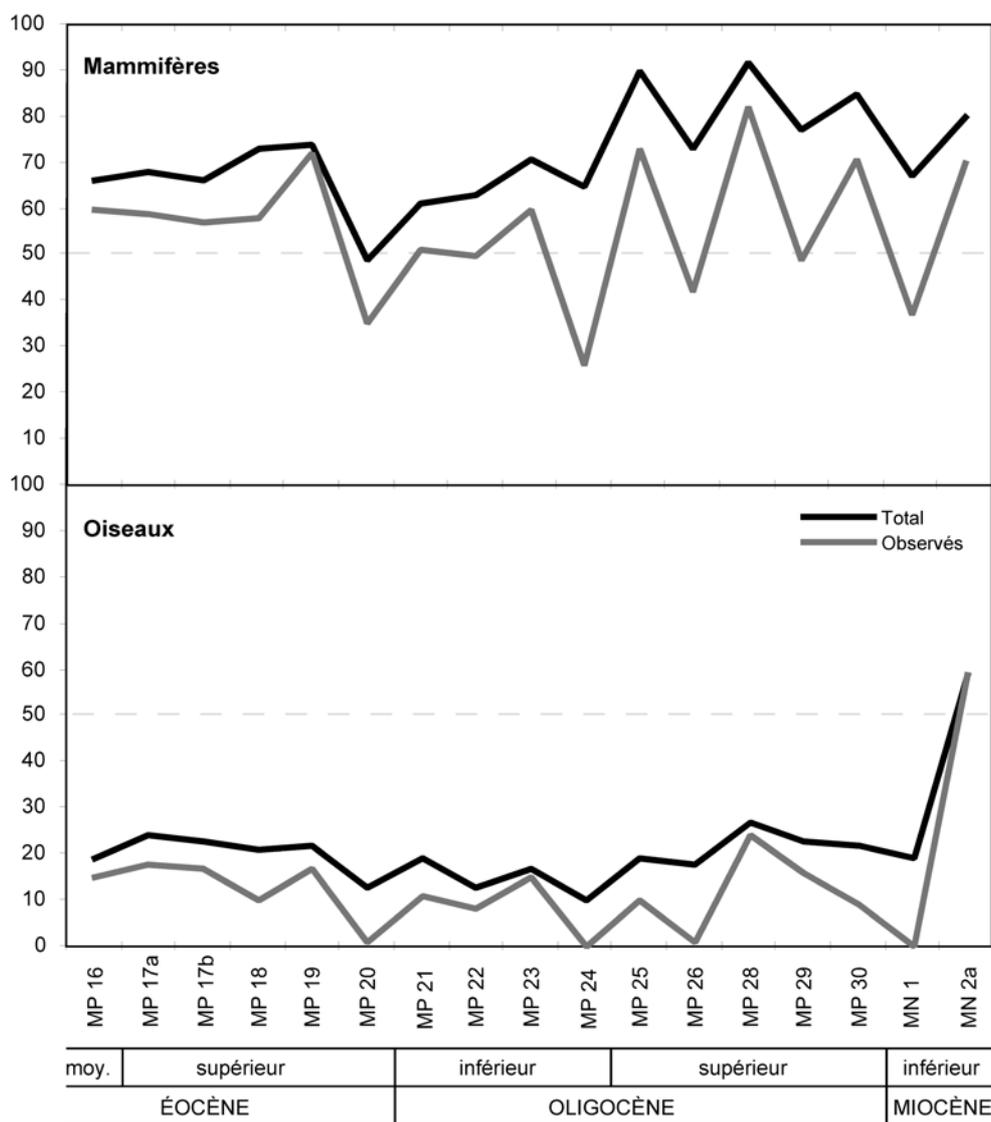


Figure 1 – Evolution de la richesse spécifique pour les mammifères et les oiseaux du Massif Central de la fin de l'Eocène au début du Miocène. La différence entre nombre d'espèces observées et la richesse totale correspond aux lignées absentes dans le niveau, mais dont la présence a été inférée parce qu'elle est avérée dans un niveau qui précède et un qui suit.

Les figures 2 et 3 présentent, pour les oiseaux et les mammifères, l'évolution du pourcentage d'apparition et d'extinction régionales ainsi que celle du bilan faunique relatif. Aucune structuration temporelle des premières et dernières occurrences n'émerge graphiquement (Fig. 2) et statistiquement (Tabl. 2). En revanche, la combinaison de ces deux quantités en un bilan faunique fait apparaître, à partir du niveau repère MP 20, une oscillation remarquablement régulière de ce descripteur (Fig. 3). Cette oscillation, statistiquement robuste et très significative (Tabl. 2), se traduit par une alternance de sens (augmentation, puis réduction) ou d'intensité (forte, puis faible) des fluctuations relatives des effectifs : à un niveau repère où le nombre de lignées augmente ou diminue fortement, succède un niveau repère où le nombre de lignée fluctue en sens inverse – cas le plus fréquemment observé –, voire reste quasi-inchangé – p. ex., MP 21-MP 23 pour les mammifères, MP 29-MN 1 pour les oiseaux.

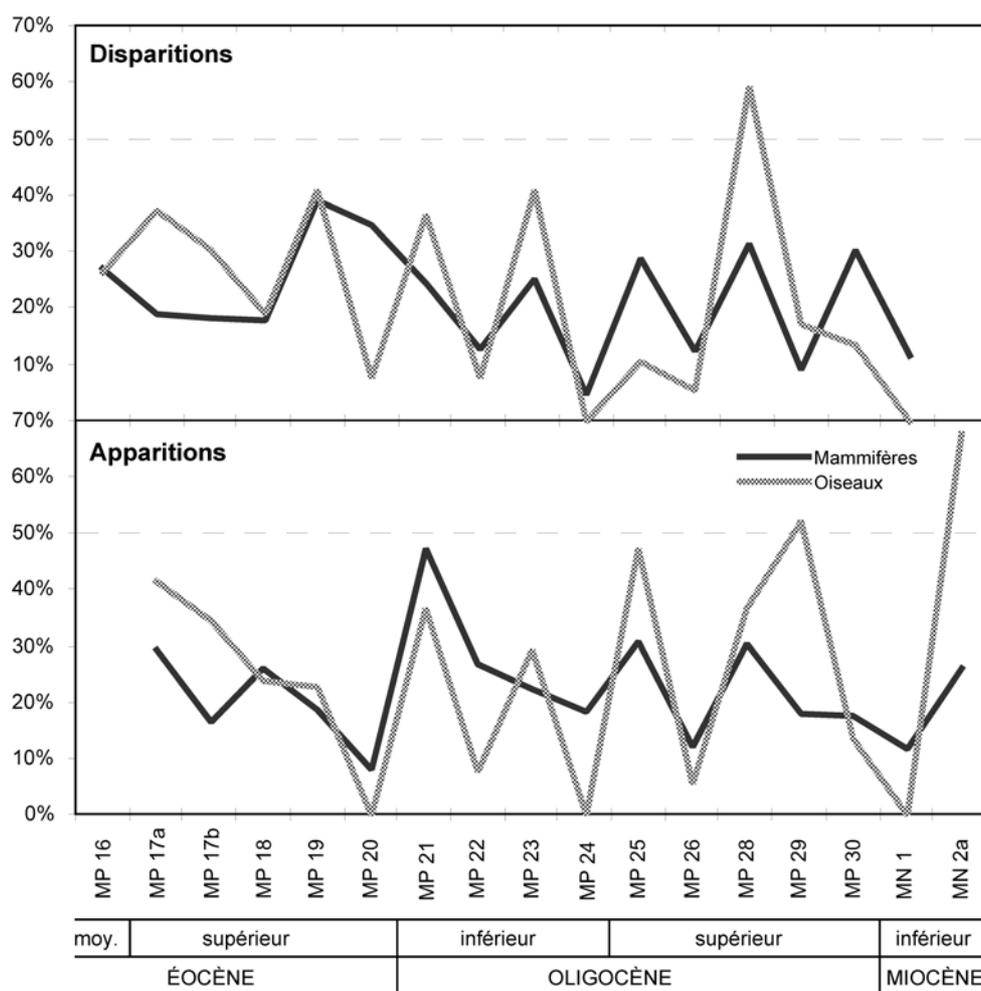


Figure 2 – Evolution du nombre relatif des disparitions et des apparitions régionales par niveau pour les mammifères et les oiseaux du Massif Central de la fin de l'Eocène au début du Miocène.

Concernant les mammifères, dont la séquence est analysée plus en détail par ailleurs (Escarguel & Legendre, ce volume), cette alternance n'est liée à aucun artéfact méthodologique identifiable, mais semble bien correspondre à un signal réel contenu dans les données. Par ailleurs, à l'exception des niveaux repères MP 17b à MP 19, l'évolution des bilans fauniques est parallèle entre oiseaux et mammifères (Tabl. 2, Fig. 3). L'amplitude relative plus importante observée chez les oiseaux résulte très vraisemblablement du plus petit nombre total d'espèces enregistrées pour ce groupe, qui amplifie le signal relatif par rapport aux mammifères, plus nombreux.

Malgré la très vraisemblable sous-représentation des oiseaux par rapport aux mammifères dans les données analysées, il est remarquable que l'évolution de ces deux ensembles fauniques présente cette alternance et ce parallélisme, qui apparaît donc robuste à l'intensité des échantillonnages réalisés, et donc à la « qualité » des registres fossiles analysés. Aux échelles d'espace et de temps considérées ici, c'est, à notre connaissance, la première fois qu'une telle alternance est reportée dans la littérature. À ce jour, la possibilité de généraliser ce résultat à d'autres groupes systématiques, d'autres régions ou d'autres périodes, ainsi que la (les) cause(s), mécanisme(s) et implication(s) écologiques et évolutives de ce phénomène, nous restent inconnues. Même si les écologies de ces deux groupes ne sont pas semblables, ce sont tous deux des vertébrés homéothermes, qui subissent des contraintes similaires liées au climat. Il est alors possible que les variations climatiques, qui déterminent la nature de la végétation et le niveau de production primaire, soit la contrainte première des deux groupes, qui occupent des positions comparables dans les réseaux trophiques (voir Escarguel & Legendre, ce volume, pour une approche distincte et complémentaire).

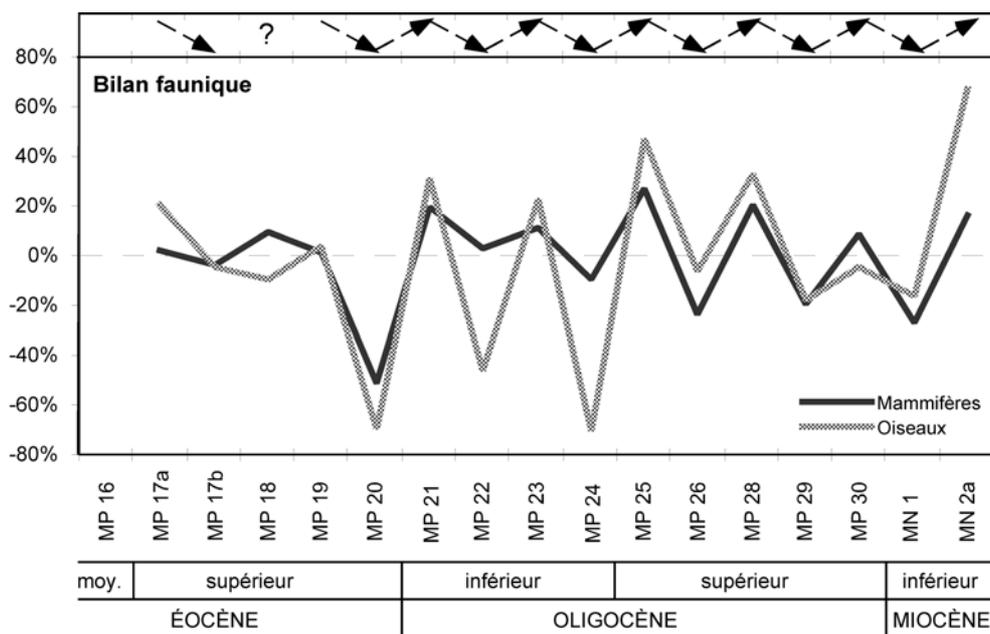


Figure 3 – Evolution du bilan faunique relatif par niveau pour les mammifères et les oiseaux du Massif Central de la fin de l'Eocène au début du Miocène.

Remerciements. Nous tenons à remercier les organisateurs des Journées Bernard Gèze, en particulier Thierry Pélissié qui en a eu l'initiative. Nous remercions également tous les collègues et étudiants qui ont contribué, depuis 40 ans pour le Quercy et bien plus pour les Limagnes, à la collecte du matériel qui est à la base de cette étude. Sophie Montuire (Dijon) a réalisé une relecture profitable de cet article. Ce travail s'intègre dans un projet financé par l'Institut Français de la Biodiversité.

Références bibliographiques

- ASTRUC J.G., HUGUENEY M., ESCARGUEL G., LEGENDRE S., RAGE J.-C., SIMON-COINÇON R., SUDRE J. & SIGÉ B. (2003) – Puycelci, nouveau site à vertébrés de la série molassique d'Aquitaine. Densité et continuité biochronologique dans la zone Quercy et bassins périphériques au Paléogène. *Geobios*, **36**, 629-648.
- BARNOSKY A.D. & CARRASCO M.A. (2002) – Effects of Oligo-Miocene global climate changes on mammalian species richness in the northwestern quarter of the USA. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 811–841.
- BENTON M.J. (1995) – Diversification and extinction in the history of life. *Science*, **268**, 52-58.
- BERTHET D. (2003) – Le genre *Cainotherium* (Mammalia, Artiodactyla). Étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléobiogéographiques, extinction. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, **159**, 1- 205.

- BIOCHROM'97 (1997) – Synthèses et tableaux de corrélations. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (Eds.), Actes du Congrès Biochrom'97. *Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier*, **21**, 769–805.
- BONIS L. DE, ASTRUC J.G., MARANDAT B., AUGÉ M., RAGE J.-C., MOURER-CHAUVIRÉ C., CROCHET J.-Y., SIGÉ B., MENU H., CIROT E., RÉMY J.A., BRUNET M., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., COMTE B., LÉVÊQUE F. & LEGENDRE S. (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. *Palaeontographica, A*, **236**, 1-343.
- BRUIJN H. DE, DAAMS R., DAXNER-HÖCK G., FAHLBUSCH V., GINSBURG L., MEIN P. & MORALES J. (1992) – Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reischensburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, **26**, 65-118.
- COSTEUR L., LEGENDRE S. & ESCARGUEL G. (2004) – European large mammals palaeobiogeography and biodiversity during the Neogene. Palaeogeographic and climatic impacts. *Revue de Paléobiologie, Genève*, vol. spec. **9**, 99-109.
- COURTILLOT V. & GAUDEMER Y. (1996) – Effects of mass extinctions on biodiversity. *Nature*, **381**, 146-148.
- FORTELIUS M., ERONEN J., JERNVALL J., LIU L., PUSHKINA D., RINNE J., TESAKOV A., VISLOBOKOVA I., ZHANG Z. & ZHOU L. (2002) – Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 1005–1016.
- ESCARGUEL G. & LEGENDRE S. (2006) – New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Strata*, ce volume.
- GENTRY A.H., Ed. (1990) – *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven, 627 p.
- HARTENBERGER J.-L. (1987) – Modalité des extinctions et apparitions chez les mammifères du Paléogène d'Europe. *Mémoires de la Société géologique de France, N.S.*, **150**, 133-143.
- HUGUENEY M. (1997) – Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le Miocène inférieur du Centre de la France : synthèse réactualisée. In Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (Eds.) : Actes du Congrès Biochrom'97. *Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier*, **21**, 417–430.
- HUGUENEY M., BERTHET D., BODERGAT A.-M., ESCUILLIÉ F., MOURER-CHAUVIRÉ C. & WATTINNE A. (2003) – La limite Oligocène-Miocène en Limagne : changements fauniques chez les mammifères, oiseaux, ostracodes des différents niveaux de Billy-Créchy (Allier, France). *Geobios*, **36**, 719-731.
- JABLONSKI D. (1998) – Geographic variation in the molluscan recovery from the End-Cretaceous extinction. *Science*, **279**, 1327-1330.
- JERNVALL J. & FORTELIUS M. (2002) – Common mammals drive the evolutionary increase of hypsodonty in the Neogene. *Nature*, **417**, 538-540.
- LE GALL C. (2001) – Evaluation de la durée de dépôt d'un remplissage paléokarstique : le cas de Baraval (phosphorites du Quercy). Mémoire de D.E.A. Paléontologie et Environnements sédimentaires, Université Claude Bernard – Lyon 1, 50 p. (inédit).
- LEGENDRE S. (1987) – Concordance entre paléontologie continentale et les événements paléocéanographiques : exemple des faunes de mammifères du Paléogène du Quercy. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, Sér. 3, **304**, 45-50.
- LEGENDRE S., CROCHET J.-Y., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., MARANDAT B., RÉMY J.A., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1991) – Evolution de la diversité des faunes de mammifères d'Europe occidentale au Paléogène (MP 11 à MP 30). *Bulletin de la Société géologique de France*, **162**, 867-874.
- LEGENDRE S. & GIRARD C. (1999) – Impact des crises dans les domaines marins et terrestres : évolution de la diversité des conodontes (Dévonien, Montagne Noire) et des mammifères (Paléogène, Quercy). *Geobios*, **32**, 275-284.
- LEGENDRE S., MARANDAT B., RÉMY J.A., SIGÉ B., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., CROCHET J.-Y. & GODINOT M. (1995) – Coyrou 1-2, une nouvelle faune de mammifères des phosphorites du Quercy, niveau intermédiaire proche de la « Grande Coupure ». *Géologie de la France*, **1995** (1), 63–68.
- MAITRE E., ESCARGUEL G. & SIGÉ B. (2006) – Amphilemuridae (Lipotyphla, Mammalia) éocènes d'Europe occidentale : nouvelles données taxonomiques. *Comptes Rendus Palevol*, **5**, 813-820.
- MAITRE E., HUGUENEY M., ASTRUC J. G., CROCHET J.-Y., ESCARGUEL G., GODINOT M., LEGENDRE S., MARANDAT B., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C., RÉMY J. A., SIMON-COINÇON R., SUDRE J., VALETTE P. & SIGÉ B. (2006) – Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des Phosphorites du Quercy. *Strata*, ce volume.
- MANTEL N. (1967) – The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, **27**, 209-220.
- MARIDET O., ESCARGUEL G., COSTEUR L., MEIN P., HUGUENEY M. & LEGENDRE S. (accepté) – Small mammal (rodents and lagomorphs) European biogeography from the Late Oligocene to the mid Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1995) – Dynamics of the avifauna during the Paleogene and the Early Neogene of France. Setting of the recent fauna. *Acta zoologica cracoviensis*, **38**, 325-342.

- MOURER-CHAUVIRÉ C. (2006) – The avifauna of the Eocene and Oligocene Phosphorites du Quercy (France): an updated list. *Strata*, ce volume.
- MOURER-CHAUVIRÉ C., BERTHET D. & HUGUENEY M. (2004) – The late Oligocene birds of the Créchy quarry (Allier, France), with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes, Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae). *Senckenbergiana lethaea*, **84**, 303-315.
- MURATET B., CROCHET J.-Y., HARTENBERGER J.-L., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1985) – Nouveaux gisements à mammifères de l'Eocène supérieur et leur apport à la chronologie des épisodes sédimentaires et tectoniques à la bordure sud-ouest du Massif central. *Géologie de la France*, **1985** (3), 271–286.
- MURATET B., FEIST M., HARTENBERGER J.-L., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1981) – Un gisement fluvio-lacustre à vertébrés et charophytes d'âge éocène terminal à la bordure orientale du Quercy. Implications sur la tectonique tertiaire du Sud-Ouest du Massif Central. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, Sér. 2, **294**, 123-126.
- PROTHERO D.R. (1985) – North American mammalian diversity and Eocene-Oligocene extinctions. *Paleobiology*, **11**, 385-405.
- RAGE J.-C., MOURER-CHAUVIRÉ C., CROCHET J.-Y., SIGÉ B., HARTENBERGER J.-L., GODINOT M., SUDRE J., RÉMY J.A. & LEGENDRE S. (1988) – Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. *Palaeontographica*, A, **205**, 1-189.
- RAUP D.M. & SEPKOSKI J.J. Jr. (1982) – Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**, 1501-1503.
- RÉMY J.A., CROCHET J.-Y., SIGÉ B., SUDRE J., BONIS L. DE, VIANEY-LIAUD M., GODINOT M., HARTENBERGER J.-L., LANGE-BADRÉ B. & COMTE B. (1987) – Biochronologie des phosphorites du Quercy : mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **10**, 169–188.
- ROSE K.D. (1981) – Composition and species diversity in Paleocene and Eocene mammal assemblages: an empirical study. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **1**, 367-388.
- SCHMIDT-KITTLER N., ed. (1987) – International symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of the European Paleogene, Mainz, February 18th-21st 1987. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **10**, 1-311.
- SEPKOSKI J.J. Jr. (1978) – A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders. *Paleobiology*, **4**, 223-251.
- SEPKOSKI J.J. Jr. (1979) – A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, **5**, 246-267.
- SEPKOSKI J.J. Jr. (1984) – A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, **10**, 246-267.
- SIGÉ B., AGUILAR J.-P., ASTRUC J.G., MARANDAT B., RIVELINE J. & VILLATTE J. (1995) – Sur l'âge mammalogique (MP 30; Chattien terminal, Oligocène supérieur) du « calcaire à *Helix ramondi* » de La Salle (Causse du Sud Quercy, Sud-Ouest de la France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Mh., **1995** (11), 697–710.
- SIGÉ B., HUGUENEY M., CROCHET J.-Y., LEGENDRE S., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C. & SIMON-COINÇON R. (1998) – Baraval, nouvelle faune de l'Oligocène inférieur (MP 22) des phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des remplissages karstiques. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **134**, 85–90.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J. (1995) – *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3ème ed., W.H. Freeman, New York, 887 p.
- VIANEY-LIAUD M. (1994) – La radiation des Gliridae (Rodentia) à l'Eocène supérieur en Europe occidentale et sa descendance oligocène. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **26**, 117–160.
- VIANEY-LIAUD M. (1998) – La radiation des Theridomyinae (Rodentia) à l'Oligocène inférieur : modalités et implications biochronologiques. *Geologica et Palaeontologica*, **32**, 253–285.
- VIANEY-LIAUD M. (2003) – Gliridae (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène européen : origine de trois genres miocènes. In López-Martínez N., Peláez-Campomanes P. & Henández Fernández M. (Eds.) : En torno a fósiles de mamíferos : datación evolución y paleoambiente, En honor al Dr. Remmert Daams. *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. **1**, 669-698.

TABLE DES MATIERES

Pages

Préface	3
Avant-Propos	5
ASPECTS HISTORIQUES, ETHIQUES, ENVIRONNEMENTAUX	
E. BUFFETAUT :	
La « ruée vers les phosphates » du XIX ^{ème} siècle : une aubaine pour la paléontologie des Vertébrés crétacés	11
M. DURAND-DELGA :	
De la découverte des phosphorites du Quercy au renouveau de leur étude avec Bernard Gèze	25
F. DURANTHON & F. RIPOLL :	
Documents photographiques inédits d'Eugène Trutat sur l'exploitation des phosphorites du Quercy	37
E. MAUDUIT :	
Les phosphatières du Quercy : état des lieux et mesures de protection au titre de l'archéologie	51
TH. PÉLISSIÉ :	
Risques de pollution de l'aquifère karstique par les anciennes décharges sauvages dans les phosphatières du Quercy	59
PALEOBIOLOGIE	
M. AUGÉ :	
Répartition de taille chez les lézards des Phosphorites du Quercy	69
J. CLAUDE & H. TONG :	
Les faunes chéloniennes fossiles du Quercy : mise à jour des connaissances	79
J.-Y. CROCHET, J.-P. AGUILAR, J. G. ASTRUC, N. BOULBES, G. ESCARGUEL, J. MICHAUX, S. MONTUIRE, TH. PÉLISSIÉ, R. SIMON-COINÇON & B. SIGÉ :	
Reprises plio-pleistocènes du paléokarst quercinois	85
D. DE FRANCESCHI, C. LE GALL, G. ESCARGUEL, M. HUGUENEY, S. LEGENDRE, R. SIMON-COINÇON, TH. PÉLISSIÉ & B. SIGÉ :	
Une paléoflore des phosphatières du Quercy (Sud Ouest France) : première découverte, résultats et perspectives	97
B. LANGE-BADRÉ :	
Quelques caractères morpho-fonctionnels du membre antérieur de petits mammifères carnivores d'Aubrelong 1 (Oligocène inférieur, Lot, France)	103
E. MAITRE, M. HUGUENEY, J. G. ASTRUC, J.-Y. CROCHET, G. ESCARGUEL, M. GODINOT, S. LEGENDRE, B. MARANDAT, C. MOURER-CHAUVIRÉ, J.-C. RAGE, J. A. RÉMY, R. SIMON-COINÇON, J. SUDRE, P. VALETTE & B. SIGÉ:	
Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy	113
G. MAYR & C. MOURER-CHAUVIRÉ :	
An unusual avian coracoid from the paleogene Quercy fissure fillings in France	129
C. MOURER-CHAUVIRÉ :	
The avifauna of the Eocene and oligocene phosphorites du Quercy (France) : An updated list	135

C. MOURER-CHAUVIRÉ & B. SIGÉ : Une nouvelle espèce de <i>Jungornis</i> (Aves, Apodiformes) et de nouvelles formes de Coraciiformes s.s. dans l'Eocène supérieur du Quercy	151
J.-C. RAGE : The lower Vertebrates from the Eocene and Oligocene of the phosphorites du Quercy (France) : an overview	161
J. A. RÉMY & J. SUDRE : L'apport des faunes du Quercy à la connaissance des grands mammifères	175
B. SIGÉ & J.-Y. CROCHET : Marsupiaux, insectivores s./., chiroptères, créodontes et carnivores paléogènes d'Europe décrits ou révisés d'après les nouvelles collections du Quercy (SW France) ...	189
B. SIGÉ & M. HUGUENEY : Les micromammifères des gisements à phosphates du Quercy (SW France)	207
R. SMITH : Le genre <i>Euronyctia</i> (Nyctitheriidae, Mammalia) en Europe occidentale	229
ASPECTS MACRO-ÉCOLOGIQUES	
G. ESCARGUEL & S. LEGENDRE : New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France)	245
S. LEGENDRE, C. MOURER-CHAUVIRÉ, M. HUGUENEY, E. MAITRE, B. SIGÉ & G. ESCARGUEL : Dynamique de la diversité des mammifères et des oiseaux paléogènes du Massif Central (Quercy et Limagnes, France).....	275