

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

24

N° 132

MARS - AVRIL 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : P^r M. VACHON.

Comité directeur : P^{rs} Y. LE GRAND, C. LÉVI, J. DORST.

Rédacteur général : Dr. M.-L. BAUCHOT.

Secrétaire de rédaction : M^{me} P. DUPÉRIER.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. HALLÉ.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1^{re} série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2^e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3^e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

- pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;
- pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;
- pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 360 F ; Étranger, 396 F.

ZOOLOGIE : France, 250 F ; Étranger, 275 F.

SCIENCES DE LA TERRE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

BOTANIQUE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

Les Rongeurs de l'Éocène d'Europe Leur évolution dans leur cadre biogéographique

par JEAN-LOUIS HARTENBERGER *

Résumé. — L'Europe constitue à l'Éocène un territoire géographiquement isolé des autres régions. Son peuplement mammalien montre à cette époque un fort degré d'endémisme. À l'Éocène supérieur on assiste à une dégradation du climat auparavant tropical humide, qui devient alors moins chaud, et surtout beaucoup plus sec. On a retracé dans ce contexte les principales étapes de l'évolution de la faune de Mammifères éocènes jusqu'à l'Oligocène inférieur. La chronologie relative des événements biogéographiques est fondée sur l'étude des Rongeurs, connus en grand nombre dans une trentaine de gisements. Événements paléogéographiques, paléoclimatiques et biogéographiques apparaissent étroitement liés. On montre que le succès des immigrations dites de la Grande Coupure Oligocène est dû, en grande partie, à l'appauvrissement de la faune endémique au cours de la période qui a précédé ces invasions.

Abstract. — European Eocene Rodents; biogeographical approach of their evolution. Europe in the Eocene period constitutes a territory geographically isolated from other regions. The mammalian population of this period is highly endemic. In the late Eocene, the formerly tropical, humid climate modifies, becoming less warm and above all, far drier. In this context, it has been possible to trace the principal stages in the evolution of the Eocene mammalian fauna as far as the early Oligocene. The relative chronology of biogeographic events is based upon the study of the rodents, present in large numbers in some thirty strata. Paleogeographic, paleoclimatic and biogeographic events would appear to be closely related. It is shown that the success of the immigrations of the Oligocene so-called " Grande Coupure " is due largely to an impoverishment of the endemic fauna in the period preceding these invasions.

INTRODUCTION

Après une étude systématique des faunes de Rongeurs dans les niveaux de l'Éocène et du début de l'Oligocène, on a pu obtenir un modèle phylogénique de l'évolution de ce groupe. Mais les modalités et les causes des tendances évolutives que l'on y constatait demeuraient obscures. Aussi a-t-on tenté de replacer l'histoire de cet ordre au sein de la paléogéographie et de la biogéographie de l'Europe éocène. Ainsi conçu, le problème se trouve éclairé d'un jour nouveau, et on comprend mieux l'évolution de ce groupe de Mammifères, alors que de nouvelles questions ayant trait à la paléocéologie se posent. Il faut aussi souligner que c'est grâce à la précision chronologique obtenue par les études de popula-

* *Laboratoire de Paléontologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier cédex (France).*

tions de Rongeurs fossiles que bien des faits de dynamique évolutive des communautés de Mammifères fossiles se trouvent révélés. C'est donc un essai de synthèse sur l'histoire du peuplement mammalien du début du Tertiaire en Europe qui sera ici tenté.

HISTOIRE DES RONGEURS

Depuis leur première apparition dans les gisements d'Europe de l'Éocène inférieur (niveau de Dormaal) jusqu'au niveau Tongrien de Hoogbutsel, quatre grandes étapes jalonnent l'histoire de ce groupe.

A l'Éocène inférieur les Ischyromyidés (= Paramyidés) nous sont connus par six genres. Ces formes possèdent une musculature masticatrice de type protrogomorphe ; leurs molaires supérieures sont généralement triuspidées, et on ne distingue pas encore de lophes entre les euspides. A la même époque, cette même famille fait son apparition en Amérique du Nord, et d'ailleurs deux genres (*Paramys* et *Microparamys*) sont communs aux deux territoires. D'emblée, les Rongeurs apparaissent avec leurs caractères propres (incisives à croissance continue, vaste diastème, prémaxillaire important, etc.). Mais ils sont alors relativement peu diversifiés puisque l'on n'en connaît que six genres en Europe alors que l'ensemble de la faune de Mammifères est connue par 65 genres au total.

A l'Éocène moyen débute pour l'Europe une longue période d'endémisme, marquée par l'apparition des Théridomyidés et des Gliridés. Ces derniers paraissent dériver assez directement des Ischyromyidés par l'intermédiaire des genres *Microparamys* et *Eoglyravus*. Ils se distinguent par des dents assez planes, parcourues de lophes transverses rectilignes. On notera à cette occasion que si l'on étudie la « stratification » de la faune actuelle de l'Europe, les Gliridés sont le seul groupe de Mammifères ayant une origine aussi ancienne.

Les premiers Théridomyidés apparaissent brutalement dans les niveaux de Bouxwiller et Egerkingen et, pour le moment, il n'est pas possible de les relier avec certitude à des formes plus anciennes. D'emblée leurs représentants ont les caractères typiques du groupe : dents carrées à lophes bien développés, mandibule sciurognathe et foramen infraorbitaire de type hystricomorphe. Théridomyidés et Gliridés ainsi que les deux genres d'Ischyromyidés (*Plesiarctomys* et *Ailuravus*) qui franchissent l'Éocène moyen, ne sont connus que du territoire européen. Comme à l'Éocène inférieur le groupe des Rongeurs est relativement peu diversifié puisque l'on ne connaît que six genres.

La troisième étape de cette histoire des Rongeurs est marquée par la eladogenèse du groupe des Théridomyidés à l'Éocène supérieur. Deux tendances évolutives se manifestent, en effet, dans cette famille : acquisition d'une denture à croissance prolongée ou de type brachyosélénodonte. Si ces deux tendances évolutives se rencontrent sur tout le territoire européen, on constate cependant que la tendance hypsodonte est surtout représentée chez les Théridomyidés d'Europe occidentale (Espagne, France, Belgique, Allemagne du Nord-Ouest), tels *Theridomys* et *Pseudotthinomys*, alors que la tendance brachyosélénodonte est plutôt l'apanage des Théridomyidés des gisements d'Allemagne méridionale tels que *Suevosciurus* et *Pseudosciurus*. Cette eladogenèse de l'Éocène supérieur voit l'apparition d'une dizaine de genres de Théridomyidés auxquels viennent s'ajouter un Gliridé (*Gliravus*) et deux Ischyromyidés panchroniques (*Plesiarctomys* et *Ailuravus*).

Le nombre de genres de Rongeurs a donc pratiquement doublé, alors que la totalité du nombre de genres de Mammifères connus à cette époque est toujours de l'ordre de la soixantaine.

La quatrième étape correspond à la Grande Coupure Oligocène observée par H. G. SRENELIN chez les Mammifères de grande taille. Elle voit l'immigration en Europe des Castoridés, Éomyidés, Cricétidés et Sciuridés, représentés chacun par un genre. Cette immigration n'apporte pas d'aussi grandes modifications qu'on a pu le penser dans la composition des faunes de Rongeurs : d'un point de vue numérique, les formes anciennes sont beaucoup plus abondantes que les nouvelles ; la diversité générique de ces dernières reste faible en regard de la diversité des Théridomyidés. Un autre fait est remarquable : les Ischyromyidés panchroniques que l'on trouve jusque dans les niveaux de l'Oligocène inférieur disparaissent après la Grande Coupure.

L'étude systématique que l'on vient de résumer a permis, d'une part, de construire une échelle chronologique très fine des gisements d'Europe, d'autre part, de faire un certain nombre de constatations quant à la dynamique évolutive des Rongeurs.

RÉSULTATS CHRONOLOGIQUES

L'essentiel de ces résultats est consigné dans le tableau I qui est issu des récents travaux sur les Rongeurs (MICHAX, 1968 ; HARTENBERGER, 1969, 1971*a*, 1971*b*). En regard des principales limites d'étage, on a pu mettre les repères de datation absolue que W. A. BERGGREN (1969) a utilisés pour l'échelle chronologique des zones de foraminifères planctoniques (tableau II).

On constate à la lecture de ce tableau qu'actuellement nous disposons pour la période Yprésien-Tongrien, soit approximativement 22 millions d'années, de 15 niveaux-repères à Rongeurs dans l'échelle chronologique des gisements de Mammifères. Signalons aussi que contrairement à certains auteurs récents (THALER, 1966), nous n'utilisons pas le terme de zone, ou de zonation pour cette échelle chronologique. A l'instar de J. L. FRANZEN (1968), nous avons fait remarquer (HARTENBERGER, 1969) les inconvénients qu'il y avait à utiliser des zones ayant une certaine extension dans le temps, et qui présentent alors tous les inconvénients des autres termes stratigraphiques, sans en avoir les avantages. Aussi nous préférons utiliser une échelle chronologique des gisements à l'aide de niveaux-repères ponctuels. Avec un tel instrument de travail, toute la précision qu'autorisent les Mammifères est conservée intégralement, ce qui affine la perception que l'on peut avoir du déroulement des événements géologiques et biologiques.

DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE DES RONGEURS

Le principal événement mis en évidence au cours de nos études sur les Rongeurs éocènes est la cladogenèse des Théridomyidés à l'Éocène supérieur qui se manifeste, outre l'éclatement en différentes lignées, par l'acquisition du caractère hypsodonte ou du caractère brachyosélénodonte. Chez les Gliridés, au même moment, on note un phénomène d'un tout autre ordre, mais qu'il faut mettre en parallèle avec le précédent événement : alors

TABLEAU II. — Succession chronologique des niveaux-repères à Rongeurs de l'Yprésien au Tongrien, et mise en corrélation avec la stratigraphie de W. A. BERGGREN (1969). La limite Eocène-Oligocène est celle qui est préconisée par le Lexique stratigraphique international.

Courbe des paléotempératures Nlle - Zélande (Devereux, 1967)	Échelle stratigraphique (Berggren, 1969)	Niveaux repères à Rongeurs	Autres localités
	-32 TONGRIEN	HOOGBUTSEL SAN CUGAT LA OÉBRUGE	Ronzon Escamps Montmartre Lasours
	-36,5 PRIABONIEN BARTONIEN	PERRIÈRE FON 4 LE BRETOU ROBIAC LA LIVINIÈRE 2 LISSIEU EGERKINGEN	Malpérié Euzet Sasis Fons 1 Loguarrès
	-45 LUTÉTIEN	BOUXWILLER	Geiseltal
	-49 YPRÉSIEEN	GRAUVES AVENAY MUTIGNY OORMAAL	Mas de Gimel, Messet Condé Pourcy
	-54		

que, du point de vue numérique, les Gliridés primitifs constituent 30 à 50 % des découvertes dans les gisements de Rongeurs, à partir du sommet de l'Éocène supérieur leur proportion baisse notablement (cf. HARTENBERGER, 1971a : 133), puisqu'ils ne représentent alors que 0 à 5 % des Rongeurs.

Ces deux événements ne peuvent en aucun cas être mis en relation avec l'arrivée des groupes allochtones de la Grande Coupure (Cricétidés, Éomyidés, Castoridés) ; ils se situent dans le temps bien avant cette immigration comme le montre clairement la figure 1.

On peut donc dire qu'à l'Éocène supérieur une succession d'événements extérieurs a provoqué au sein de la faune **endémique** de Rongeurs la manifestation d'orientations évolutives nouvelles en même temps qu'une modification dans l'équilibre des espèces. A l'évidence il apparaît qu'en Europe occidentale, chez les Théridomyidés, les formes ayant acquis une denture semi-hypsodonte prolifèrent, remplaçant peu à peu les brachyodontes. Il semble donc logique d'affirmer qu'il y a eu modification des niches écologiques offertes aux Rongeurs, si bien que le régime alimentaire de ces derniers s'est peu à peu modifié, une nourriture plus abrasive qu'auparavant leur étant offerte. Comme aucun Théridomyidé ne présente les caractéristiques des formes typiquement fouisseuses, on peut penser qu'il s'agissait de formes aériennes et arboricoles et peut-être, dans la mesure où ils étaient probablement herbivores, se sont-ils adaptés à un régime où la cellulose entrait pour une grande part. Mais ce sont là des déductions qu'il ne faut avancer qu'avec beaucoup de prudence.

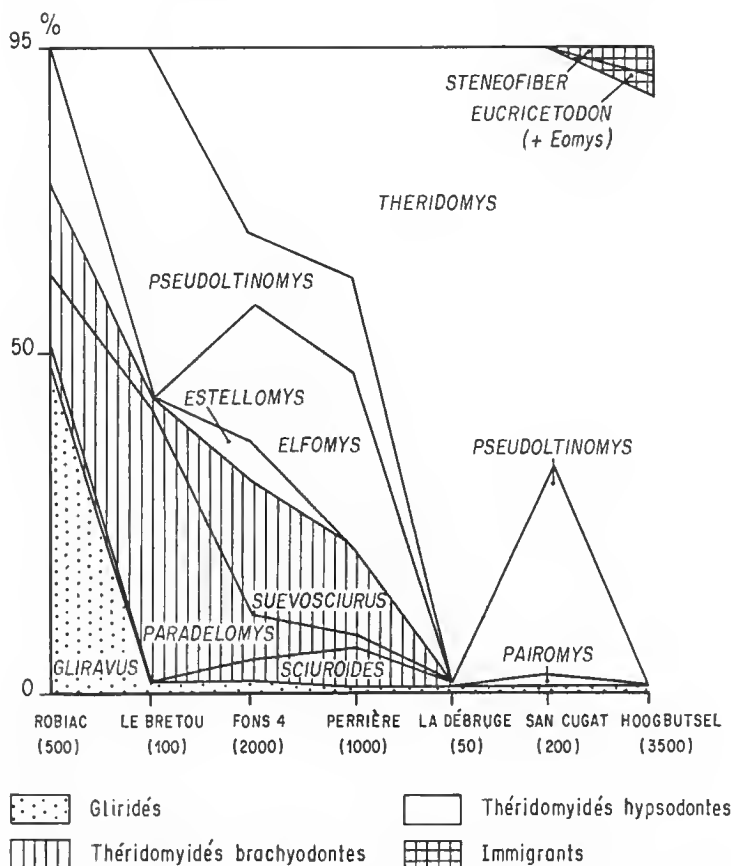


FIG. 1. — Variation du pourcentage de spécimens des différents genres de Théridomyidés et de Gliridés dans les gisements de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène inférieur. On a considéré que *Plesiarctomys* et *Aituvavus* représentaient 5 % des spécimens. Pour chaque gisement, on a indiqué le nombre total de spécimens de Rongeurs.

Un autre fait objectif demande à être expliqué. Au sein des faunes de Mammifères, les Rongeurs constituent un groupe beaucoup plus diversifié à l'Éocène supérieur qu'auparavant. Alors qu'on compte au maximum six genres à l'Éocène inférieur et moyen, il y en a douze à l'Éocène supérieur, le nombre total de genres de Mammifères décrits restant très stable (60 environ) durant tout l'Éocène (fig. 2). On est obligé de constater que les Rongeurs sont un groupe qui réussit mieux que d'autres à partir de l'Éocène supérieur, et qui même en a supplanté certains (Primates).

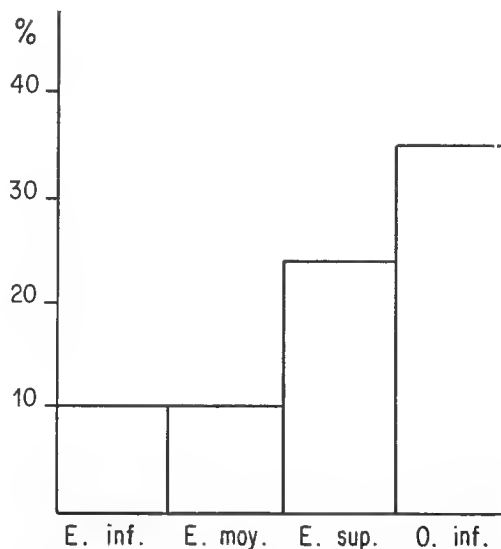


FIG. 2. — Évolution du nombre de genres de Rongeurs par rapport au nombre total de genres de Mammifères. Une augmentation très significative se produit de l'Éocène moyen à l'Éocène supérieur ; celle de l'Oligocène inférieur par rapport à l'Éocène supérieur est essentiellement due à la disparition de nombreux genres chez les autres Mammifères.

Donc, après cette étude, il s'avère nécessaire d'essayer de répondre à plusieurs questions :

- Pourquoi les Thérïdomyidés étaient-ils un groupe endémique ?
- Pourquoi les caractères hypsodontes et brachyosélénodontes apparaissent-ils à l'Éocène supérieur ?
- Pourquoi, durant l'Éocène inférieur et moyen, le groupe des Rongeurs est-il peu diversifié, alors qu'à l'Éocène supérieur il éclate ?

Pour cela, on va essayer de replacer l'histoire des Rongeurs au sein de celle des autres Mammifères et dans son contexte naturel : la paléogéographie de l'Europe éocène.

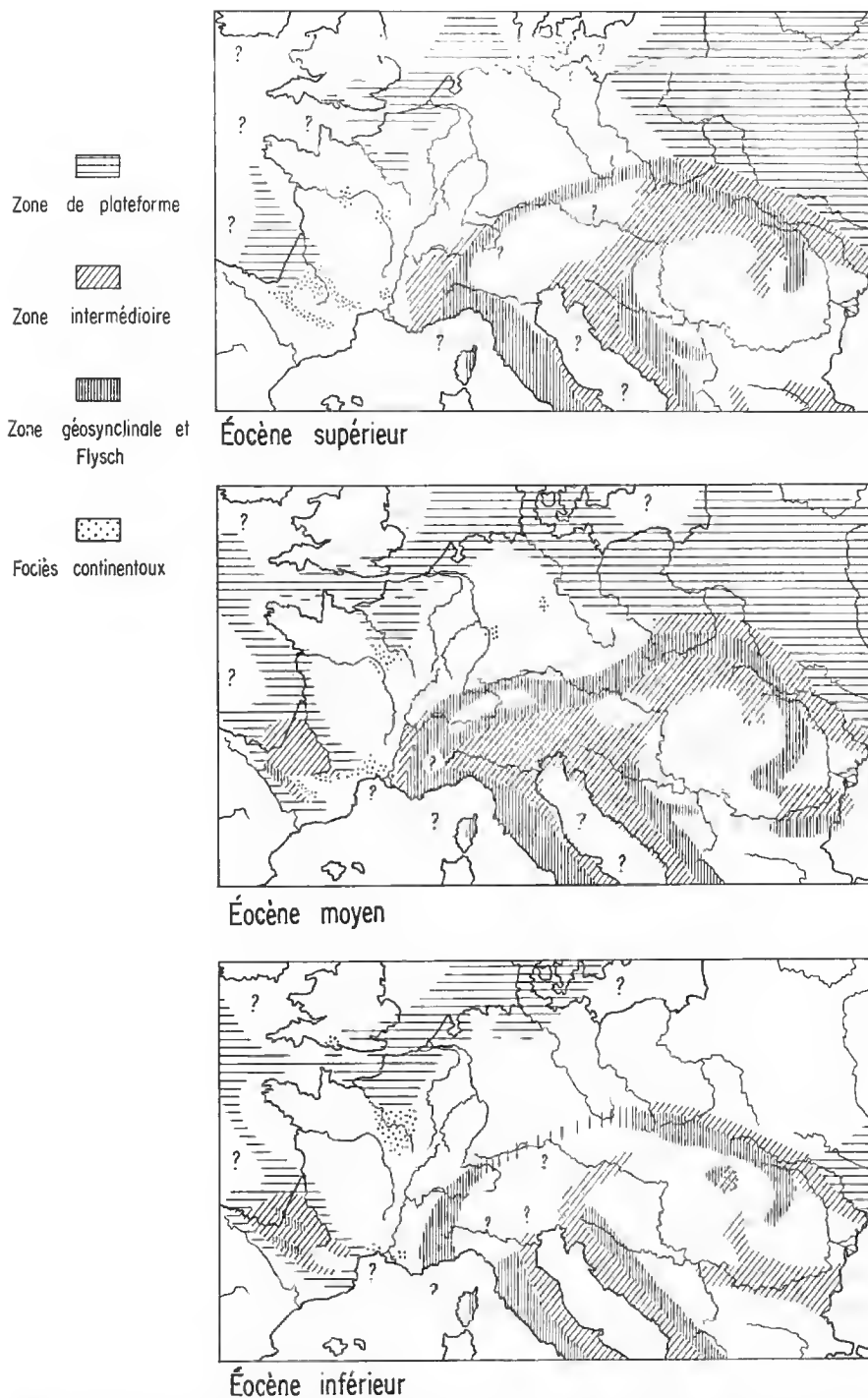


FIG. 3. — Principales zones de sédimentation de l'Europe éocène : Éocène inférieur, d'après DENIZOT (1957), MESZAROS et DUDICH (1966), PLAZIAT (1968), SÉGURET (1970) ; Éocène moyen, d'après DENIZOT (1957), BIGNOT, HOMERIL, LARSONNEUR (1968), MESZAROS et DUDICH (1966), POMEROL (1967), REILLE (1971) ; Éocène supérieur, d'après DENIZOT (1957), MESZAROS et DUDICH (1966), REILLE (1971).

PALÉOGÉOGRAPHIE DE L'EUROPE ÉOCÈNE

RÉPARTITION DES TERRES ÉMERGÉES

Les données géophysiques récentes ont mis en évidence plusieurs faits. Les différentes étapes de l'ouverture de l'Atlantique Nord sont maintenant bien connues (PITMAN et TALWANI, 1972). Ainsi, la séparation du Groënland de l'Europe du Nord est datée du début de l'Éocène (— 53 M).

D'un autre côté, bien que l'on ait moins de preuves, il semble que le domaine européen et le domaine africain étaient plus éloignés l'un de l'autre qu'ils ne le sont actuellement. La tectogenèse pyrénéenne, caractérisée généralement par la phase de serrage intrabartonnienne, constitue aussi un élément ayant modifié la topographie de l'Europe éocène : le géosynclinal pyrénéen se comble au cours de l'Éocène. Enfin, dans les mers épicontinent-

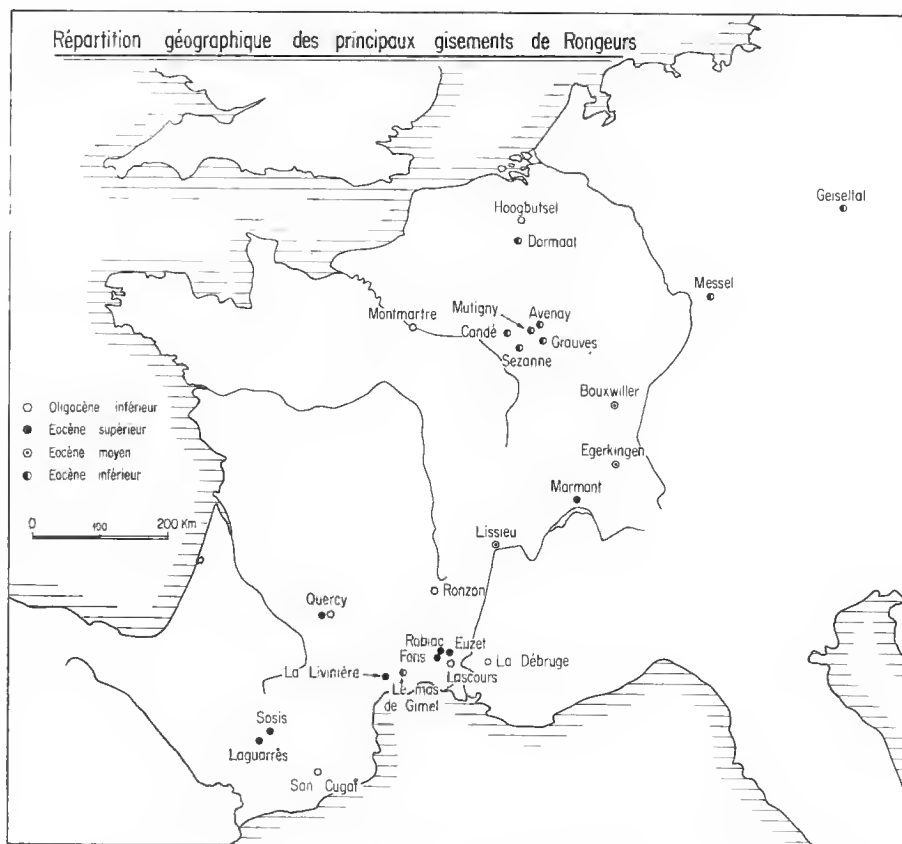


FIG. 4. — Répartition géographique des principaux gisements de Rongeurs.

tales les divers épisodes de sédimentation ont permis de mettre en évidence des transgressions-régressions, et parfois de déterminer avec précision à l'échelle d'un bassin le contour des côtes dessinées par les mers éocènes. L'évolution de cette répartition des terres émergées est résumée à la figure 3. En fait, on constate que l'ensemble de ces phénomènes a contribué à faire du domaine européen un domaine isolé des autres continents, à caractère péninsulaire, voire insulaire, très marqué. Deux types de coupures ont contribué à l'isolement de l'Europe éocène :

- des coupures majeures dues à l'existence de fonds océaniques entre les blocs continentaux (Amérique du Nord-Europe ; Afrique-Europe) ;
- des coupures mineures dues à des mers épicontinentales dont on connaît mal les contours, si ce n'est ceux du maximum d'extension de leurs aires de sédimentation. De plus, ces coupures ont été épisodiques. C'est en particulier le cas de la séparation Europe occidentale-Europe orientale et Asie due à une mer épicontinentale qui couvrit la plate-forme russe durant l'Éocène moyen et supérieur (MESZAROS et DEDICH, 1966) et à laquelle il faudrait ajouter plus à l'est le détroit de Turkaï. A l'Oligocène inférieur cette mer connaîtra une régression importante. Citons aussi le cas de l'Espagne : la mer se retire de la région sous-pyrénéenne à l'Éocène supérieur et on a pu montrer que des reliefs importants existent alors (REILLE, 1971).

C'est dans ce cadre géographique qu'il faut placer les gisements de Vertébrés éocènes (fig. 4). On constatera en se reportant à la figure 3 que, à quelques exceptions près, ces localités appartiennent à la zone littorale.

PALÉOCLIMATOLOGIE

Jusqu'à une date récente, les données paléoclimatologiques permettaient de n'avoir qu'un aperçu très général sur le climat qui avait régné à l'Éocène. Par exemple, se fondant sur l'étude des flores du London Clay de l'Éocène inférieur anglais (REID et CHANDLER, 1933) et celles du Geiseltal (KROTZSCH, 1955), on pensait que l'Europe éocène avait connu un climat beaucoup plus chaud et humide que de nos jours, se rapprochant du climat de type tropical humide. On envisageait aussi une baisse régulière et constante de la température moyenne annuelle au cours de l'Éocène et de l'Oligocène.

Depuis quelques années les observations se sont multipliées dans les domaines d'études des paléoflores, des paléotempératures, de la sédimentologie. Il est cependant toujours très difficile d'établir des corrélations à longue distance entre les résultats, mais il apparaît d'ores et déjà que bien des fluctuations climatiques observées localement correspondent, en fait, à l'expression de phénomènes à l'échelle du globe. En particulier certains auteurs ont envisagé une théorie qui implique une variation cyclique de la température moyenne annuelle avec une périodicité de 30 millions d'années (cf. en particulier DOBMAN, 1966). Données paléobotaniques et sédimentologiques permettent d'avancer que pour l'Éocène inférieur et moyen, le climat de l'Europe a été proche du climat tropical humide. En effet, les résultats de palynologie de MARJIN SHELX (1961 *in* PENNY, 1969) confirment, pour la flore du London Clay, ceux déduits de l'étude des macrorestes végétaux par REID et CHANDLER (*o. c.*). En sédimentologie l'étude des minéraux authigènes montre la richesse en kaolinite et, donc, une pédogenèse active, digne d'un climat tropical humide (STEINBERG,

1969). Pour la période comprenant l'Éocène supérieur et l'Oligocène inférieur, aucune paléoflore européenne de cet âge n'est suffisamment riche et variée pour donner des indications paléoclimatiques. Du point de vue sédimentologique, les nombreuses évaporites de l'Oligocène inférieur témoignent de l'existence d'épisodes climatiques beaucoup plus secs que précédemment, voire arides. Mais si l'on compulse les résultats obtenus hors d'Europe pour cette même période, on constate qu'il est vraisemblable que l'Éocène supérieur ait été marqué par une fluctuation climatique importante, comprenant une baisse notable de la température moyenne annuelle. De part et d'autre du Pacifique, I. DEVENEX (1967), avec les paléotempératures répertoriées dans un log d'une série stratigraphique de Nouvelle-Zélande, et J. A. WOLFE (1971), en étudiant les paléoflores nord-américaines, notent tous deux cette éventualité dans l'Éocène supérieur. Est-ce là la manifestation d'un phénomène climatique à l'échelle du globe ? Il est sans doute trop tôt pour l'affirmer, mais on notera que chez les Rongeurs d'Europe que nous avons étudiés c'est à l'Éocène supérieur que se manifestent des orientations évolutives nouvelles (hypsodontie et brachy-sélénodontie) en rapport étroit avec une modification de leurs niches écologiques.

FAUNES DE MAMMIFÈRES D'EUROPE À L'ÉOCÈNE

Treize ordres de Mammifères sont représentés dans ces faunes au début de l'Éocène, alors que l'on n'en connaît que neuf à la fin. De plus, tous les groupes dominants du début de cette période auront disparu au début de l'Éocène supérieur ou seront devenus marginaux. On peut d'autant mieux porter ces jugements que l'on connaît bien les faunes éocènes ; pour chaque grande étape de leur histoire on a pu identifier une cinquantaine de genres. D'emblée se pose alors un problème au niveau du passage Éocène-Oligocène : on a identifié à ce jour moins de quarante genres dans les faunes lattorfiennes, et moins de trente dans les faunes qui précèdent la Grande Coupure Oligocène. Est-ce dû à la pauvreté des gisements, ou y a-t-il eu réduction effective du nombre de genres à cette époque ?

Avant d'émettre à ce propos des hypothèses, voyons plus en détail les grands moments de l'histoire des Mammifères. Pour synthétiser l'évolution de la composition de la faune depuis l'Éocène jusqu'à l'Oligocène inférieur, on a construit un tableau sur un modèle de G. G. SIMPSON (1969). Le temps étant en ordonnée, on porte en abscisse les pourcentages de genres représentant chaque famille. C'est cette figure 5 que nous commenterons ici.

ÉOCÈNE INFÉRIEUR

Après les travaux de D. E. RUSSELL (1968), les faunes de l'Éocène inférieur (Sparnacien) qui succèdent à celles du Paléocène nous sont maintenant bien connues. Elles sont constituées de quelques formes dérivées de genres thanétiens, et surtout d'ordres nouveaux par rapport à la faune paléocène : Marsupiaux, Carnivores, Pantodontes, Tillodontes, Périssodactyles, Artiodactyles et Rongeurs. Si les quatre premiers étaient déjà connus dans le Paléocène d'Amérique du Nord, les trois derniers sont totalement nouveaux également pour ce continent. Bien des spécialistes considèrent l'apparition de ces trois ordres

comme l'indicateur d'une coupure faunique majeure entre les faunes du Paléocène d'une part, et celles de l'Éocène d'autre part. Il est vrai qu'aucune autre apparition au cours de l'histoire tertiaire des Mammifères, exceptée celle de l'homme, ne sera aussi riche de conséquences que celle de ces trois ordres appelés à dominer les herbivores omnivores.

Si l'on compare maintenant faune européenne et faune américaine, on constate que la moitié des genres identifiés leur sont communs : les échanges fauniques entre les deux contrées ont dû être nombreux. Il faut ajouter qu'apparemment ces deux faunes ont plus de points communs à l'Éocène inférieur qu'au Paléocène supérieur, époque au cours de laquelle 30 % des genres seulement leur sont communs. Ce dernier chiffre doit être avancé

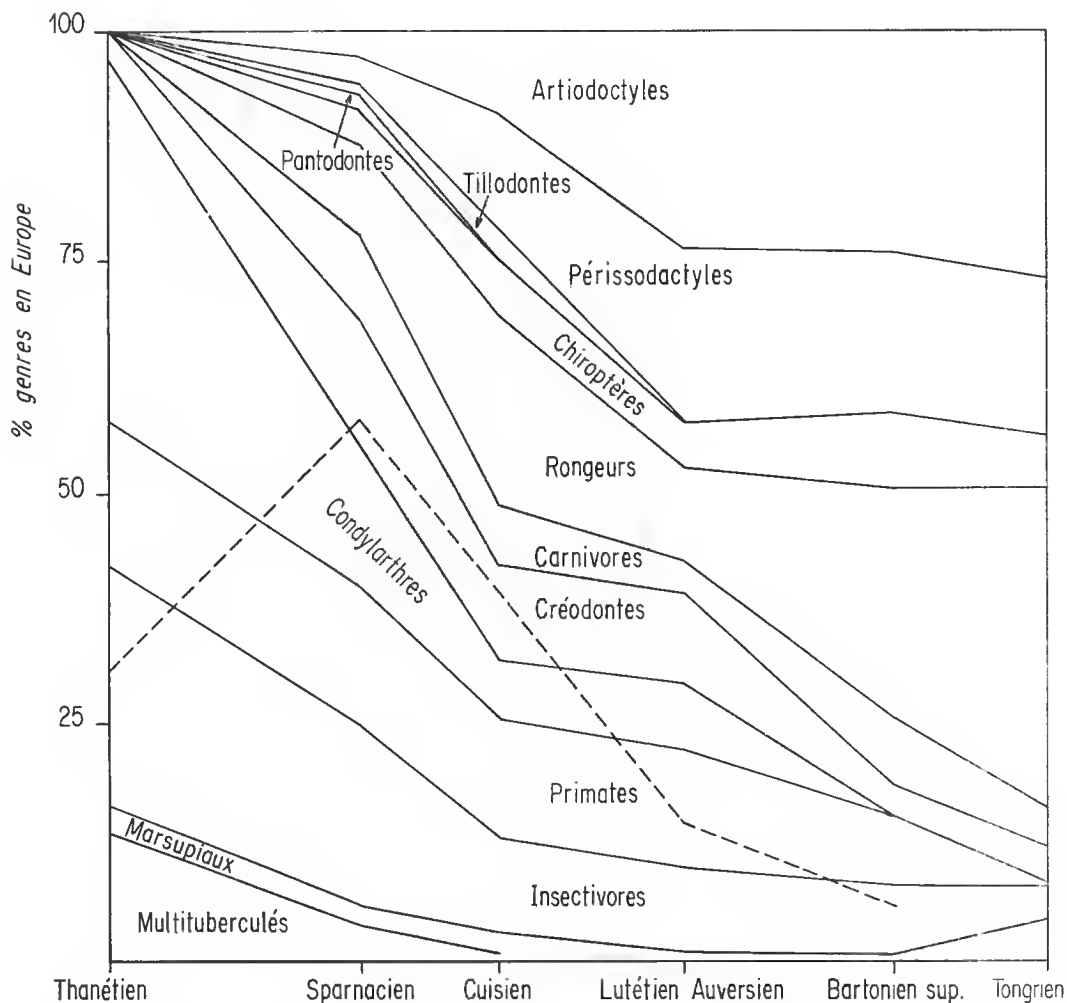


FIG. 5. — Variations dans la composition de la faune éocène d'Europe.
En traits interrompus le rapport nombre de genres antémammaliens/nombre total des genres.

avec prudence : on ne connaît que deux régions où la succession chronologique des gisements couvre cette période, les Montagnes Rocheuses et le Bassin de Paris. Faire des comparaisons avec la région asiatique est beaucoup plus difficile : les gisements de l'Éocène inférieur d'Asie sont très peu nombreux et, de plus, il est vraisemblable que ce continent, du point de vue zoogéographique, était morcelé. On rappellera toutefois que quelques genres ont à cette époque une répartition holarctique : *Coryphodon*, *Hyrachius*, *Palaeosinopa*, *Pachyaena*, *Dissacus*. Pour B. KURTEN (1966), il semble que les échanges Asie-Amérique aient été différents de ceux qui s'établirent entre l'Amérique et l'Europe. Mais cet auteur fonde ses conclusions sur les listes fauniques de l'Asie de l'Éocène moyen et supérieur, et sur les spéculations que l'on peut faire quant à l'origine de ces faunes.

De notre côté, s'il nous paraît difficile d'établir dans quel sens se sont faits les échanges et de déterminer avec précision les centres de dispersion des divers groupes de Mammifères, il nous semble indubitable que les échanges fauniques entre l'Europe et l'Amérique du Nord devaient passer par le nord de la Grande-Bretagne, l'Irlande et le Groënland : c'est en tout cas du début du Tertiaire que l'on date la constitution de la fosse océanique nord-atlantique. La zone de Behring a été la voie privilégiée d'échanges entre Asie et Amérique, et différente donc de la voie européenne.

On notera qu'en Europe certains nouveaux arrivants ne font qu'une apparition fugitive dans les faunes, tels les Tillodontes et les Pantodontes. On remarquera aussi la disparition des Multituberculés peu après l'arrivée des nouveaux immigrants, alors qu'en Amérique du Nord ils se maintiennent jusqu'à l'Éocène supérieur.

Enfin, les genres communs à l'Amérique du Nord et à l'Europe, que l'on rencontrera dans les faunes de l'Éocène moyen-supérieur, seront tous panchroniques (*Peratherium*).

LES ÉVÈNEMENTS DE L'ÉOCÈNE MOYEN

Au début de cette période se produisent diverses apparitions à ce jour mal expliquées : plusieurs familles, en effet, surgissent, qui connaissent dès lors une radiation adaptative telle qu'elles constitueront l'ossature de la faune européenne jusqu'à la Grande Coupure Oligocène. Qui plus est, toutes se caractérisent par leur origine peu claire et resteront des endémiques du territoire européen. On peut citer ainsi : les Palaeotheriidae, les Tarsiidae, les Theridomyidae, la quasi-totalité des Artiodactyles. Sont-ce des immigrants ayant un centre de dispersion inconnu ? Sont-ce des autochtones ? Aucune donnée objective ne permet de le préciser, non plus que le pourquoi de leur radiation adaptative. Si l'on se réfère à ce que l'on sait maintenant de la Grande Coupure Oligocène, et qui sera rapporté plus loin, on verra que celle-ci n'est pas le résultat d'un seul phénomène, en l'occurrence une immigration, mais celui de plusieurs. Et l'on peut penser que pour la « Coupure anté-Éocène moyen » il en est de même.

Si l'on recherche maintenant les raisons de l'endémisme des faunes européennes à l'Éocène moyen et supérieur, la paléogéographie renseignera utilement à leur propos. On a vu qu'après l'Éocène inférieur les ressemblances fauniques entre Europe et Amérique du Nord diminuaient largement et que la formation de la fosse nord-atlantique en était la cause probable. D'autre part, des mers épicontinentales et les géosynclinaux alpins vont isoler l'Europe occidentale des régions asiatiques durant cette période et par là même les échanges fauniques avec ces contrées seront entravés.

ENDÉMISME DE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR

De même qu'à l'Éocène moyen, l'Europe est alors une province à insularité très marquée. Tous les genres que l'on répertorie dans les gisements de l'Éocène supérieur sont soit déjà connus de l'Éocène moyen, soit les descendants directs de ceux-ci. Les échanges entre faune européenne et celles des autres régions ont dû être alors inexistantes ou très réduits : seuls quelques Carnivores et Créodontes (*Miacis*, *Cynohyaenodon*, *Hyaenodon*) sont aussi connus dans l'Éocène supérieur d'Asie. S'agit-il de formes panchroniques ou d'éléments nouveaux venus par migrations ? La pauvreté en documents ne permet pas de répondre.

Sans qu'aucun apport externe ne vienne en troubler l'ordonnance, des transformations vont affecter des éléments de cette faune européenne endémique. Ainsi note-t-on au même moment :

- la disparition des Lophiodontidés, groupe le plus caractéristique des faunes de l'Éocène moyen-supérieur ;
- une accélération évolutive chez les genres *Palaeotherium* et *Plagiolophus* avec acquisition de dents hautes et de cément, et modification de l'appareil locomoteur chez certaines lignées ;
- la disparition des Équidés européens (*sensu* FRANZEN, 1968) ;
- la cladogenèse du groupe des Théridomyidés.

Nous pensons que l'on peut mettre en relation ces événements biologiques, qui transforment profondément la physionomie des faunes mammaliennes européennes, avec un événement paléoclimatique. En effet, c'est à cette époque que le climat européen est devenu nettement plus sec d'une part, et que, d'autre part, plusieurs auteurs (DEVEREUX, *o. c.* ; WOLFE, *o. c.*) notent une chute de la température moyenne, qui a dû se produire à l'échelle du globe. Bien que pour le moment cette fluctuation climatique ne soit pas datée avec précision, et en dépit du fait que pour la région européenne, hormis les Mammifères, il serait souhaitable qu'elle fût confirmée par d'autres données (paléoflores, palynologie, paléotempératures sur des faunes planktoniques), elle constitue une hypothèse de travail intéressante. D'après les données mammalogiques cette fluctuation se situerait aux alentours des niveaux de Robiac-Fons 4.

A la fin de l'Éocène supérieur, apparaissent dans les faunes européennes deux groupes d'Artiodactyles (Anoplothériidés et Caïnothériidés) que l'on a souvent considérés comme des immigrants venus d'Asie. En fait, on doit rappeler que ces deux groupes sont connus uniquement de la région européenne et que leur origine est au moins aussi obscure que celle des familles qui apparaissent à l'Éocène moyen. En l'absence de tout document, il semble prématuré de vouloir préjuger d'un centre de dispersion asiatique pour ces deux familles.

LA GRANDE COUPURE OLIGOCÈNE

Cette notion est due à H. G. STEHLIN (1909), d'après ses observations sur les faunes paléogènes d'Europe. Cet auteur a remarqué, à partir du niveau de Ronzon, l'apparition

d'Ongulés nouveaux, alors que les formes endémiques plus anciennes disparaissaient. Pour lui il s'agissait là d'un changement « subit et profond », dû à une immigration d'origine asiatique. Nous allons voir qu'il faut sans doute nuancer cette opinion, et que la « Grande Coupure Oligocène » est loin d'être seulement le résultat d'une invasion de Mammifères allochtones, ayant amené l'extinction des lignées autochtones.

Pour aborder le problème, il faut analyser les données faunistiques sur la période qui précède la Grande Coupure. Nous disposons des gisements de La Débruge, Lascours, Célas, Montmartre, San Cugat et Frohnstetten, pour ne citer que les plus importants. Dans aucun d'eux les faunes récoltées n'atteignent la diversité de celles des gisements plus anciens. Si l'on peut penser qu'à Lascours et Célas cela provient du fait que l'on n'a trouvé que peu de spécimens, c'est loin d'être le cas dans les autres gisements, connus de longue date et exploités depuis des décennies. A Frohnstetten, par exemple, R. DEHM (1935) fait état de 100 000 spécimens. De plus, même si l'on dresse une liste faunique composite fondée sur l'ensemble de ces faunes locales, on répertorie moins de trente genres, alors que le seul gisement de Robiac de l'Éocène supérieur en a livré plus de quarante. Les gisements qui suivent immédiatement l'immigration oligocène présentent-ils une faune très diverse comme on pourrait s'y attendre ? Il n'en est rien : Hoogbutsel, Ronzon, Eselsberg, Orlinger Tal sont des localités remarquablement pauvres. L'apport faunistique qui se produit alors est largement compensé par de nombreuses disparitions.

D'après ces données, on peut donc dire que la faune européenne du début de l'Oligocène, avant et après la Grande Coupure, se caractérise par un appauvrissement notable : sa diversité générique et spécifique est moindre qu'à l'Éocène (cf. fig. 6).

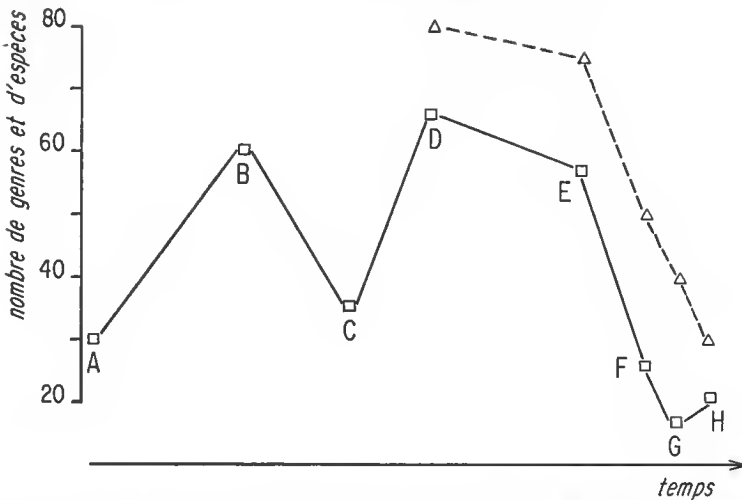


Fig. 6. — Variation du nombre de genres et d'espèces des gisements de Mammifères au début du tertiaire. A, faune thaucienne (Walbeck, Cernay) ; B, faune sparnacienne (Mutigny, Avenay) ; C, faune cuisienne (Grauves, Messel, Mas de Gimel) ; D, faune lutétienne-anversienne (Bonxwiller, Egerkingen, Lissieu) ; E, faune bartonienne (Robiac, Euzet, Fons 4) ; F, faune latterlienne (Montmartre, San Cugat) ; G, faune du Tongrien inférieur (Frohnstetten) ; H, faune du Tongrien supérieur (Ronzon, Hoogbutsel).

Les espaces entre deux faunes sont approximativement proportionnels au temps écoulé. Le point C n'a pas été pris en considération dans l'exposé (les faunes cuisennes sont trop mal connues, et la diminution du nombre de genres qui résulte de cette méconnaissance n'est pas significative).

Quelles causes attribuer à un phénomène aussi général et qui est probablement à l'échelle d'une vaste région ?

Pour répondre à cette question nous tenterons une comparaison avec ce que l'on sait des causes de la répartition et de la densité des Mammifères actuels en Amérique du Nord, d'après une étude de G. G. SIMPSON (1964). Cet auteur a mis en évidence quelques règles générales. La plus importante est qu'à une grande diversité spécifique correspond une grande diversité de niches écologiques, si bien que certaines zones abritent, paradoxalement semble-t-il, un plus grand nombre d'espèces que d'autres qui, à première vue, paraîtraient plus accueillantes. Par exemple, la zone montagneuse de la Sierra Nevada abrite 100 à 115 espèces, alors que la vallée du Mississipi n'en a qu'une soixantaine. Dans le cas des faunes fossiles on peut donc dire que les niches écologiques offertes aux Mammifères de l'Oligocène inférieur étaient moins variées que celles offertes à ceux de l'Éocène moyen et supérieur, ou que les formes qu'elles abritaient étaient moins spécialisées, si bien qu'une seule pouvait occuper l'équivalent de plusieurs niches.

On sait aussi que les zones continentales tropicales abritent plus d'espèces que toute autre : les conditions extérieures étant peu variables, on assiste de ce fait à une spécialisation des espèces dans des niches écologiques très étroites. On peut donc imaginer que la fluctuation climatique de l'Éocène supérieur a été un facteur ayant amené une réduction sensible du nombre d'espèces.

Il est possible aussi qu'une réduction du territoire offert aux Mammifères européens ait été une cause importante de la réduction de leur diversité. On observe en effet en Amérique du Nord, dans toutes les régions péninsulaires, une diminution du nombre d'espèces actuelles, et ce facteur a pu jouer dans le cas des faunes fossiles de l'Europe éocène¹.

En résumé, trois causes principales sont à l'origine de la diminution de la diversité générique et spécifique des faunes européennes de l'Oligocène inférieur, par rapport à celles qui les ont précédées :

- une diversité moindre des niches écologiques ;
- la dégradation du climat, auparavant tropical humide ;
- l'accroissement du caractère péninsulaire, voire insulaire, de cette région.

Dans ces conditions il n'est pas abusif de dire que les immigrants de la Grande Coupure arriveront dans un milieu faunique autochtone sérieusement perturbé à plus d'un titre : l'insularité, l'endémisme, la nécessaire adaptation récente à un nouveau climat. Aussi ne s'étonnera-t-on pas, si pour certains groupes, cette immigration fait figure de raz-de-marée (Rhinocéroïdés), alors que pour d'autres elle est beaucoup plus lente et progressive (Rongeurs). Enfin, on pourrait s'étonner qu'aucun des groupes autochtones n'ait donné naissance, à l'ouverture du filtre-barrière, à une invasion de formes européennes vers l'Asie. Si l'on compare la coupure Europe-Asie existant alors à l'actuelle ligne Wallace, on constate, dans ce cas, que si les influences continentales dans la zone insulaire sont certaines, il n'y a en retour aucune forme qui, accidentellement portée sur le continent, soit susceptible d'y donner lieu à une réelle radiation adaptative. Les faunes insulaires ou péninsulaires

1. La topographie constitue aussi un facteur important dans les causes de la plus ou moins grande diversité spécifique d'une faune, les reliefs entraînant une multiplication des espèces. Nous n'avons pas pris en considération ce facteur du fait que la plus grande partie des gisements étudiés appartenait à la zone littorale éloignée de tout paléorelief.

ne présentent que rarement un dynamisme évolutif tel qu'il leur permet de coloniser un territoire important. En revanche, une faune continentale, par son extension géographique plus vaste, et surtout par les influences internes auxquelles elle est soumise, peut constituer un élément colonisateur puissant, si une barrière naturelle s'abat.

En résumé on voit donc que la Grande Coupure Oligocène revêt plusieurs aspects :

- la faune indigène insulaire ou péninsulaire était appauvrie ;
- les fluctuations climatiques avaient entraîné des changements de biotopes et de niches écologiques de la part de bien des autochtones ;
- les immigrants, par leur caractère continental, présentaient un dynamisme évolutif plus grand que les autochtones ;
- aux faunes de climat tropical humide de l'Éocène inférieur et moyen ont succédé des faunes de milieu sec et peut-être moins chaud.

LES RONGEURS AU SEIN DES FAUNES DE MAMMIFÈRES

Quelle était la place des Rongeurs par rapport aux autres Mammifères éocènes ? Occupaient-ils les mêmes niches écologiques que les actuels, ou des biotopes voisins ? Ce sont là questions un peu gratuites, car faire de tels rapprochements serait vouloir implicitement comparer trop étroitement les équilibres au sein des communautés de Mammifères éocènes et actuels, ce qui est certainement abusif. Cependant, on fera deux remarques très générales que l'on commentera ensuite : les Rongeurs éocènes sont moins diversifiés génériquement que les actuels ; l'Éocène supérieur est un grand moment dans l'histoire du groupe pour la faune holartétique.

Pour le premier propos, on a vu (fig. 2) qu'au début de l'Éocène six genres étaient connus ; à la fin de l'Éocène et au début de l'Oligocène on connaît une douzaine de genres de Rongeurs dans les plus riches gisements. C'est donc un chiffre largement inférieur à ce que l'on observe dans n'importe quelle faune actuelle. Récemment, S. D. WENN (1969), à l'issue d'une étude générale des extinctions et apparitions dans les faunes miopliocènes d'Amérique du Nord, constatait, entre autres, qu'il semblait exister un certain équilibre entre grands herbivores (Ongulés) et petits herbivores (Rongeurs et Lagomorphes = Glires), c'est-à-dire que, lorsque les uns sont très diversifiés génériquement, les autres le sont moins. Ainsi note-t-il qu'au Clarendonian (Tortonien), on compte plus de genres de grands herbivores que de Glires, alors que plus tard c'est au tour des Glires d'être très diversifiés, le nombre de genres de grands herbivores ayant considérablement baissé. Cet auteur suppose que les grands herbivores ont supporté moins facilement la fluctuation climatique pliovillafranchienne que les petites formes, et que celles-ci les ont alors remplacés.

Il faut reconnaître qu'un tel schéma conviendrait assez à ce que l'on observe en Europe au moment de la Grande Coupure (cf. fig. 5). Il est patent que les Rongeurs sont proportionnellement beaucoup plus diversifiés à l'Oligocène inférieur qu'antérieurement, et ceci est moins dû au fait qu'il y a alors plus de genres, qu'à celui que de nombreux Ongulés et Primates ont disparu. Qui plus est, on peut remarquer qu'au moment de l'explosion de l'ensemble Artiodaetyles-Périssodaetyles, à l'Éocène moyen, les Rongeurs stagnent ; on en connaît alors six genres, autant qu'à l'Éocène inférieur. Ce n'est qu'à l'Éocène supérieur, époque où se situerait une fluctuation climatique importante, qu'ils doublent ce

nombre. A première vue, on peut donc établir un parallèle entre ce que S. D. WEBB a pu observer chez les faunes mammaliennes néogènes d'Amérique du Nord et ce que nous constatons chez les faunes éocènes d'Europe. Il nous faut cependant être réservé sur ces conclusions. Les travaux de O. L. STUART (1970) ont montré que bien des Rongeurs actuels, que l'on croyait herbivores, se révélaient être onnivores. Aussi, relier aveuglément phénomènes climatiques, et donc variations du couvert végétal, avec les faits d'observation sur l'évolution des Rongeurs, peut paraître assez aléatoire.

Notre deuxième remarque très générale avait trait au fait que c'est à l'Éocène supérieur que semble se situer l'explosion du groupe des Rongeurs. A cette époque, on voit apparaître la plupart des familles de Rongeurs, et ce très rapidement, semble-t-il. R. W. WILSON (1949) avait déjà fait cette remarque pour les faunes nord-américaines ; ce que l'on a appris depuis des faunes asiatiques, et ce que nous observons en Europe, confirment ces vues. L'Éocène supérieur est pour le groupe des Rongeurs une époque privilégiée. Pour les faunes sud-américaines et africaines les documents sur leur origine manquent encore, mais on sait qu'à l'Oligocène leurs unités taxonomiques étaient individualisées. La rapidité de cette radiation n'est pas exceptionnelle chez les Mammifères ; c'est la simultanéité du phénomène, peut-être à l'échelle du globe, qui l'est plus. Peut-on rapprocher cette réussite des observations de S. D. WEBB (*o. c.*), où l'on voit que la réussite des Glires est la conséquence indirecte des fluctuations climatiques plio-pléistocènes, les grands herbivores les ayant mal supportées ?

Il y a là un problème qu'on ne peut espérer mieux cerner tant que les corrélations stratigraphiques intercontinentales ne seront pas très précises, et surtout tant que des

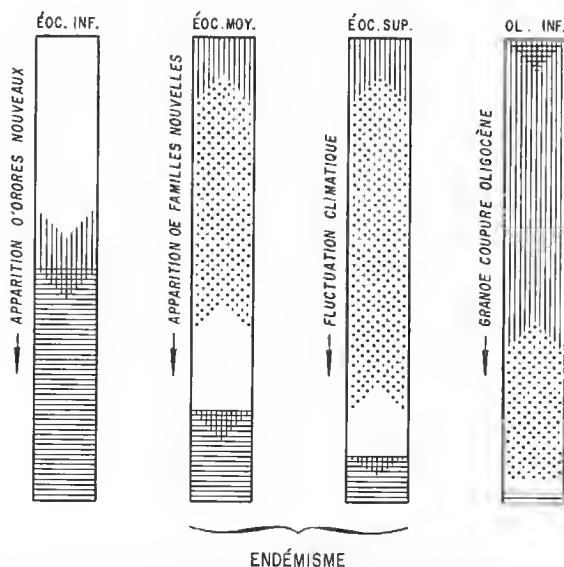


FIG. 7. — Composition de la faune de Mammifères d'Europe et événements marquants de son histoire. Hachures horizontales : formes euraméricaines ; hachures verticales : formes eurasiatiques ; blanc : formes européennes de l'Éocène inférieur et leurs descendants ; pointillé : formes européennes de l'Éocène moyen et leurs descendants.

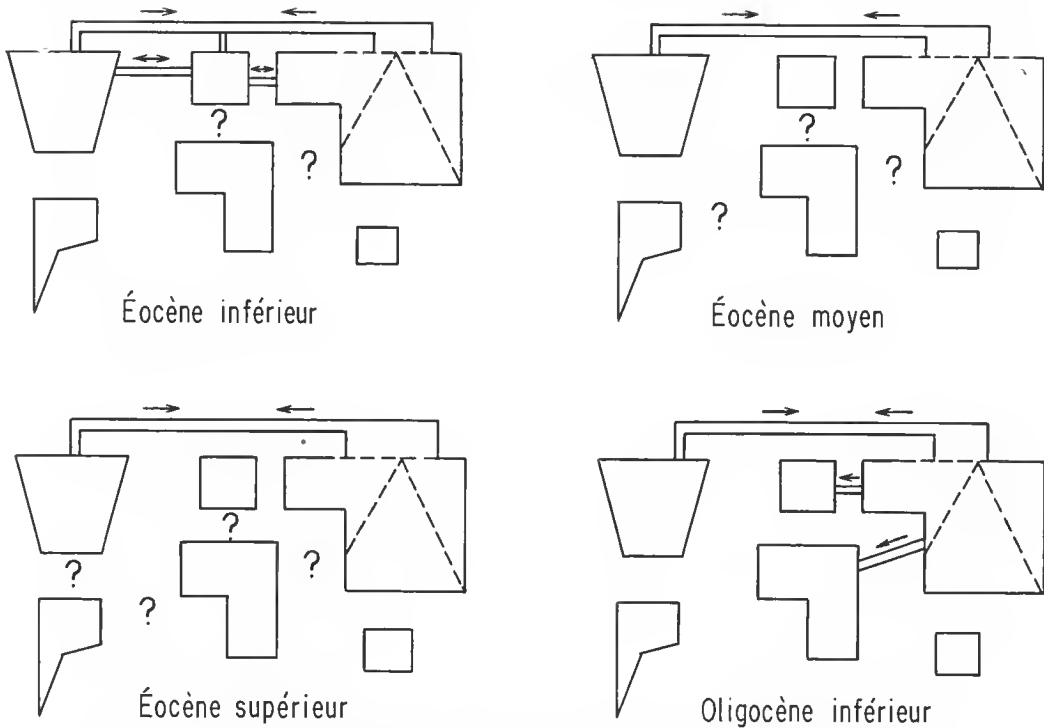


FIG. 8. — Les différentes régions biogéographiques et leurs relations.
 Pour la région asiatique on a envisagé qu'elle pouvait être subdivisée en trois.

continents nous seront aussi peu connus, du point de vue paléomammalogique, que l'est actuellement l'Afrique éocène.

CONCLUSION

Mieux que de longues digressions, les figures 7 et 8 résumeront les données biogéographiques que l'on a, à l'heure actuelle, dans le domaine des Mammifères, ainsi que les relations de la faune européenne avec celles des régions voisines. Comme on pourra le constater, bien des questions se posent encore.

On a tenté de résoudre ici divers problèmes de dynamique évolutive des Rongeurs. Plusieurs des hypothèses avancées demanderaient à être vérifiées chez d'autres ordres, tels les Artiodactyles, par une approche comparable. Un des principaux obstacles aux recherches actuelles est la quasi-nullité des données sur les faunes africaines de l'Éocène, et, à un moindre titre, sur celles d'Asie. Soulignons que seule la précision du cadre chronologique utilisé a autorisé certaines déductions. Enfin, on peut souhaiter que des études, dans d'autres domaines de la paléontologie ou de la géologie, précisent notre connaissance de l'évolution paléoclimatique de l'Europe éocène.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERGGREN, W. A., 1969. — Cenozoic chronostratigraphy, planktonic foraminiferal zonation and the radiometric time scale. *Nature*, **224** : 1072-1075.
- BIGNOT, G., P. HOMMERIL et C. LARSONNEUR, 1968. — Le Lutétien au large du Cotentin. *Mém. BRGM*, **58** : 405-412.
- CAPPETTA, H., J.-L. HARTENBERGER, B. SICÉ et J. SUDRE, 1968. — Une faune de Vertébrés de la zone de Cuis dans l'Éocène continental du Bas-Languedoc (gisement du Mas de Gimel, Grabels, Hérault). *Bull. BRGM*, 2^e série, **3** : 45-48.
- CHANDLER, M. E. J., 1964. — The lower Tertiary floras of Southern England. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, **4** : 1-151.
- DEHM, R., 1935. — Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwabischen Jura. *Abh. Bayer. Akad. Wiss.*, N.F., **29** : 1-86.
- DEHM, R. et T. OETTINGEN-SPIELBERG, 1958. — Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 2) Die mitteleocänen Säugethiere von Ganda Kas bei Basal in Nordwest Pakistan. *Abh. Bayer. Akad. Wiss.*, N.F., **91** : 1-54, 3 pl.
- DENIZOT, G., 1957. — Tertiaire (France, Belgique, Pays-Bas, Luxembourg). *In* : Lexique stratigraphique international (Europe), Éditions CNRS, 217 p., 17 cartes.
- 1968. — Bartonien, Ludien et Tongrien. Colloque sur l'Éocène. *Mém. BRGM*, **58** : 533-552.
- DEVEREUX, I., 1967. — Oxygen isotope palaeotemperature measurements on New Zealand Tertiary fossils. *N. Z. J. Sci. Technol.*, **10** : 988-1011.
- DORMAN, F. H., 1968. — Some Australian oxygen isotope temperatures and a theory for a 30 — Million years temperature cycle. *J. Geol.*, **76** (3) : 297-313.
- FISCHER, K. H., 1969. — Die Tapiroiden Perissodactylen aus der eozaenen Braunkohle des Geiseltales. *Z. gesamt. Geol. min.*, **45** : 1-101 : 10 pl.
- FRANZEN, J. L., 1968. — Revision der Gattung *Palaeotherium*, Perissodactyla, Mammalia. Thèse, Albert Ludwigs Universität zu Freiburg, 2 vol., 181 p., 35 pl., 15 tab.
- HARTENBERGER, J.-L., 1969. — Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Éocène moyen de Bouxwiller, Lissien et Egerkingen. *Palaeovertebrata*, **3** (2) : 28-62, 4 pl.
- 1971a. — Contribution à l'étude des genres *Microparamys* et *Glivarus* (Rodentia) de l'Éocène d'Europe. *Palaeovertebrata*, **4** (4) : 97-137, 5 pl.
- 1971b. — La systématique des Theridomyoidea (Rodentia). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **273** : 1917-1920, 2 pl.
- 1971c. — Les Rongeurs de l'Éocène d'Europe : leur évolution dans leur cadre biogéographique. Thèse, Montpellier, n° CNRS AO 5721 : 1-74, 11 fig.
- 1972. — Les Rongeurs de l'Éocène d'Europe et la Biogéographie. 24^e Congrès géol. int. (Montréal, sect. 7, Paléontologie : 155-161).
- 1973. — Étude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Éocène supérieur. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. sér., **117** : 1-74, 20 fig., 8 pl.
- HINSEN, W., 1958. — Tertiaire Allemagne du Nord. *In* : Lexique stratigraphique international. Éditions CNRS, 77 p., 9 cartes.
- JENKINS, D. G., 1968. — Variations in the number of species and subspecies of planktonic foraminifera as an indicator of New Zealand Cenozoic palaeotemperatures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **5** : 309-313.
- KEITH, M. L., and J. N. WEBER, 1964. — Carbon and oxygen isotopic composition of selected limestones and fossils. *Geochim. cosmochim. Acta*, **28** : 1787-1816.

- KURTEN, B., 1966. — Holarctic land connexions in the early Tertiary. *Commentationes biologicae*, **29** (5) : 1-5.
- LARSONNEUR, C., 1971. — Manche centrale et baie de Seine : géologie du substratum et des dépôts meubles. Thèse, Université de Caen, n° CNRS AO 5404.
- LE PICHON, X., 1968. — Sea-floor spreading and continental drift. *J. Geophys. Res.*, **73** (12) : 3661-3698.
- LETOLLE, R., 1970. — Les paléotempératures isotopiques. Problèmes et perspectives. Colloque d'Orsay, 1970, *Mém. BRGM*, **77** (2) : 753-758.
- MATTAUER, M., et J. HENRY, 1971. — The Pyrenees. In : Data for orogenic studies. Geol. soc. London (à paraître).
- MATTHEW, W. D., 1927. — The evolution of the Mammals in the Eocene. *Proc. zool. Soc. London*, 1927 : 947-985.
- MESZAROS, N., et J. R. DUDICH, 1966. — Esquisse comparative de la parallélisation stratigraphique et de l'évolution paléogéographique de l'Éocène de l'Europe centrale et sud orientale. *Acta. geol. hung.*, **10** : 203-231.
- MICHAUX, J., 1968. — Les Paramyidae de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris. *Palaeovertebrata*, **1** (4) : 135-193, 10 pl.
- OSBORN, H. F., 1910. — The age of Mammals in Europe, Asia and North America. New York, 635 p.
- PENNY, J. S., 1969. — Late Cretaceous and early Tertiary palynology. In : Aspects of palynology, Tschudy R. H. et Scott R. A. ed., Wiley-and-Sons : 331-376.
- PITMAN, W. C., and M. TALWANI, 1972. — Sea-Floor-Spreading in the North Atlantic. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, **83** (3) : 619-646.
- PLAZIAT, J. C., 1968. — Stratigraphie continentale et sédimentologie : l'âge des couches à *Bulimus gerardensis* Vidal de la province de Barcelone. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **7** (10) : 49-55.
- POMEROL, C., 1967. — Esquisse paléogéographique du bassin de Paris à l'ère tertiaire et aux temps quaternaires. *Revue. Géogr. phys. Géol. dyn.*, **9** (2) : 55-86.
- REID, M. E., and M. E. J. CHANDLER, 1933. — The London clay flora. British Mus. (Nat. Hist.), 561 p.
- REILLE, J.-L., 1971. — Les relations entre tectogenèse et sédimentation sur le versant méridional des Pyrénées. Thèse, Université de Montpellier, n° CNRS AO 4916.
- RUSSELL, D. E., 1968. — Succession en Europe des faunes mammaliennes au début du Tertiaire. Colloque sur l'Éocène. *Mém. BRGM*, **58** : 291-296.
- SIMPSON, G. G., 1964. — Species density of North American recent mammals. *Systematic Zool.*, **13** (2) : 57-73.
- 1969. — La géographie de l'évolution. Masson éd., Paris, 203 p.
- SCHMIDT-KITTLER, N., 1971. — Odontologische Untersuchungen an Pseudoseiuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, N. F., H 150 : 1-133, 2 pl.
- STEHLIN, H. G., 1909. — Remarques sur les faunes de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **1** (9) : 488-520.
- STEINBERG, M., 1969. — Sédimentologie des formations continentales de l'Éocène. Colloque sur l'Éocène. *Mém. BRGM*, **69** : 353-357.
- STRAUCH, F., 1968. — Determination of the Cenozoic sea-temperature using *Hiatella arctica* (Linné). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **5** : 213-233.
- STUART, O. L., 1970. — The Rodentia as omnivores. *Q. Rev. Biol.*, **45** (4) : 351-372.
- SUDRE, J., 1969. — Les gisements de Robiac (Éocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, **2** (2) : 95-156.
- THALER, L., 1966. — Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, C, Sciences de la Terre*, **17** : 1-295, 27 pl.

- THENIUS, E., 1959. — Tertiär. 2 : Wirbeltierfaunen. Stuttgart, 328 p., 32 tab., 10 pl.
- TIVOLIER, J., et R. LETOLLE, 1968. — Résultat et interprétation d'analyses isotopiques de faunes malacologiques du Tertiaire parisien. Colloque Paléogène, Orléans. *Mém. BRGM*, **58** : 347-358.
- TOBIEN, H., 1959. — Nagerrreste aus dem Mittelozän von Messel bei Darmstadt. *Notizbl. Amt. Bodenforsch*, **82** : 13-29, 2 pl.
- 1968. — Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. *Eclog. geol. Helv.*, **61** (2) : 549-575.
- VERSCHUREN, J., 1966. — Densités de populations et biomasses de Rongeurs africains en fonction des biotopes. Proc. Colloquium on African Rodents. Brussels-Tervuren (1964). *Annls Mus. r. Afr. Cent., Zool.*, **144** : 171-179.
- WEBB, S. O., 1969. — Extinction-origination equilibria in late Cenozoic land mammals of North-America. *Evolution*, **23** (4) : 688-702, 4 fig., 3 tab.
- WILSON, R. W., 1949. — Early Tertiary Rodents of North-America. *Carnegie Inst.*, **584** : 67-174.
- WOLFE, J. A., 1971. — Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **9** (1) : 27-57.
- WOOD, A. E., 1962. — The early Tertiary Rodents of the family Paramyidae. *Trans. Am. phil. Soc., Philadelphie*, n. ser., **52** (1) : 1-261, 91 fig.
- 1971. — The European Eocene Paramyid Rodent *Plesiartomys*. *Verh. Naturf. Ges. Basel*, **80** (2) : 237-278.
- WOOD, A. E., et B. PATTERSON, 1971. — Relationships among hystricognathous and hystricomorphous Rodents. *Mammalia*, **34** (4) : 628-639. Paris.
- WOZNY, E., 1968. — Stratigraphy of the Tertiary of Northern Poland. Colloque sur l'Éocène. *Mém. BRGM*, **58** : 683-692.

Manuscrit déposé le 19 décembre 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n^o 132, mars-avril 1973,
Sciences de la Terre 24 : 49-70.

Achévé d'imprimer le 30 novembre 1973.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

BAUCHOT, M.-L., J. DAGET, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., 42 (2) : 301-304.

TINBERGEN, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

