Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 130 (2007)

Artikel: Equisse de l'histoire des mammifères et gisements fossilifères de suisse

Autor: Becker, Damien / Rauber, Gaëtan

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89654

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 06.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

ESQUISSE DE L'HISTOIRE DES MAMMIFÈRES ET GISEMENTS FOSSILIFÈRES DE SUISSE

DAMIEN BECKER & GAËTAN RAUBER

Section d'archéologie et paléontologie, République et Canton du Jura, Office de la culture, Hôtel des Halles, 2900 Porrentruy, Suisse - damien.becker@palaeojura.ch

Mots-clés : mammifère, évolution, *event*, paléobiogéographie, paléoécologie, Suisse

Résumé

L'évolution des mammifères est une longue histoire parsemée d'apparitions, d'extinctions, de renouvellements et de changements paléobiogéographiques. Le présent article propose une rétrospective de cette grande histoire en retraçant ses étapes majeures et en mettant en évidence son enregistrement en Suisse. Les grands événements comme la « Grande Coupure », le « *Proboscidean Datum Event* », l' « *Hipparion Datum Event* » ou encore l' « Extinction de la mégafaune glaciaire » sont exposés. L'ensemble des données présentées repose sur des travaux personnels des auteurs, parfois inédits, et sur une bibliographie particulièrement riche, composée tant de travaux historiques que de nouvelles découvertes publiées récemment.

Abstract

The evolution of mammals is a long history showing many palaeobiogeographic changes, apparitions, extinctions and turnovers. This paper gives a review of this past story, putting forward its major steps and its record in Switzerland. The major events as the *"Grande Coupure"*, the "Proboscidean Datum Event", the "Hipparion Datum Event" or still the *"Extinction de la mégafaune glaciaire"* are presented. The data are based partly on the author works, sometimes unpublished, and on a relatively rich and diverse bibliography, including both historical works and the most recent advancements in this field.

AVANT-PROPOS

Les mammifères apparaissent voici près de 220 millions d'années, à la même époque que les dinosaures. De grands changements climatiques et tectoniques, contrôlant radiations, diversifications, apparitions et extinctions, ont fait basculer plusieurs fois leur destin. Se contentant d'un rôle de subalternes pendant près de 150 millions d'années, ils entrent sur le devant de la scène après la disparition des dinosaures il y a 65 millions d'années. À l'heure actuelle, ils représentent un groupe de vertébrés dominants, très variés et largement répandus. Des chameaux dans les déserts aux ours blancs sur les banquises, des baleines dans les océans aux chauves-souris dans les airs, ils tiennent un rôle prépondérant dans de nombreux habitats. L'histoire de l'homme constitue un chapitre pleinement intégré à la longue biographie de la classe des Mammalia.

Depuis près de deux siècles, les paléontologues, dont les illustres représentants de l'école bâloise comme Ludwig Rütimeyer, Hans Georg Stehlin, Johannes Hürzeler et Burkart Engesser, ont parcouru le sol helvétique, arpentant carrières et affleurements divers. De

découverte en découverte, ils ont largement contribué à la connaissance de l'histoire des mammifères. Cet article dévoile les grandes lignes de l'évolution de ce groupe et met en perspective son utilité en paléontologie. L'ère du Mésozoïque et l'époque du Paléocène, pratiquement dépourvues d'enregistrement local, sont présentées de manière globale afin de remonter à la lointaine origine triasique des mammifères et de mieux appréhender leur avènement au début du Cénozoïque. Les périodes plus récentes sont traitées à partir de gisements suisses choisis, tout en gardant un œil sur les principaux événements à l'échelle mondiale (figs. 1 et 2).

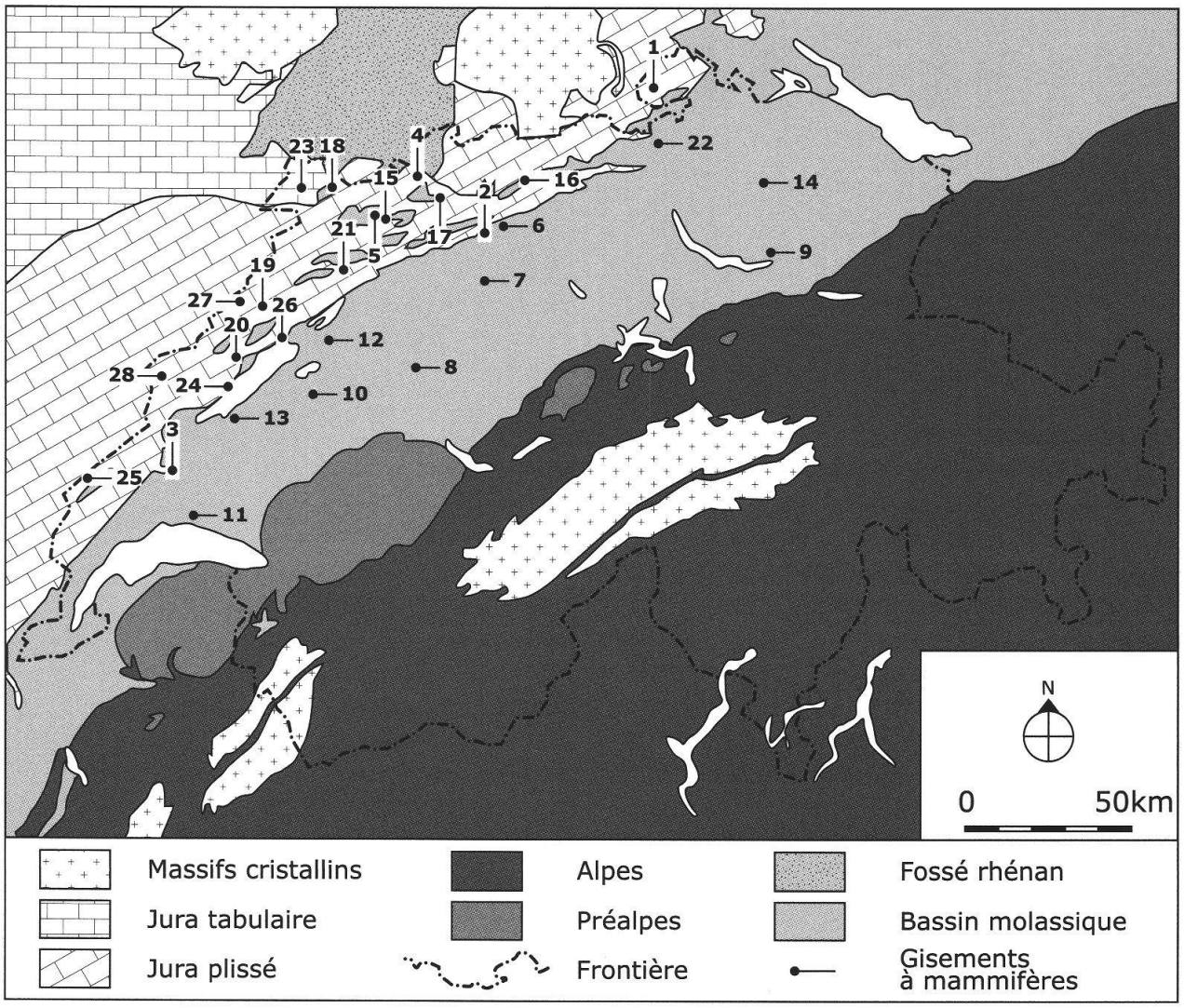


Figure 1 : Localisation des gisements suisses à mammifères cités dans l'article : 1. Hallau (SH) ; 2. Egerkingen (SO) ; 3. Mormont (VD) ; 4. Kleinblauen (BL) ; 5. Beuchille (JU) ; 6. Rickenbach (SO) ; 7. Wischberg (BE) ; 8. Engehalde (BE) ; 9. Eschenbach (SG) ; 10. Wallenried (FR) ; 11. Béthusy (VD) ; 12. Brüttelen (BE) ; 13. Cheyres (VD) ; 14. Elgg (ZH) ; 15. Montchaibeux (JU) ; 16. Anwil (BL) ; 17. Nebelbergweg (SO) ; 18. Charmoille (JU) ; 19. Vue-des-Alpes (NE) ; 20. Cotencher (NE) ; 21. Saint-Brais (JU) ; 22. Niederweningen (ZH) ; 23. Vâ Tche Tchâ (JU) ; 24. Vaumarcus (NE) ; 25. Praz-Rodet (VD) ; 26. Champréveyres (NE) ; 27. Bichon (NE) ; 28. Grands Bois (NE).

Figure 2 (page 7) : Tableau chronologique synthétique des évènements tectoniques, climatiques et biotiques majeurs en lien avec l'histoire des mammifères et leur enregistrement fossile en Suisse (modifié d'après ZACHOS *et al.*, 2001 ; VIGNEAU-HERMELLIN, 2000).

Ma	Événements tectoniques et climatiques majeurs	Événements biotiques majeurs	Principales faunes à mammifères en Suisse
Pléistocène sup.	*Last Glacial Maximum*	Extinction de la mégafaune glaciaire Premiers Cro-magnons (France)	Les élans des Grands Bois Le Cro-magnon du Bichon Le campement magdalénien de Champréveyres Le mammouth de Praz-Rodet Le rhinocéros laineux de Vaumarcus Le mammouth de Vâ Tche Tchâ Les Néandertaliens de Saint-Brais et de Cotencher
0,13	Dernière glaciation (Würm ou Weichselien)	*Out of Africa* (premiers *Homo sapiens* hors d'Afrique) Premiers *Homo sapiens* (Afrique)	
Pléistocène moy.	Complète et permanente Partielle ou éphémère		
0,78		Premiers Néandertaliens (Espagne)	
Pléistocène inf.			
1,8		Premiers *Homo* en Eurasie Premiers *Homo* en Afrique	
Pliocène	Début des périodes glaciaires européennes Fin du plissement du Jura	*Great American Interchange*	*Kowalskia*, *Baranomys* de la Vue-des-Alpes
	Poursuite du refroidissement	Premiers australopithèques (Afrique)	
5,3	Crise du Messinien	Premiers hominidés (Afrique) *Hipparion Datum Event*	L'hipparion de Charmoille Le dinothère du Montchaibeux
Miocène	Refroidissement progressif *Mid-Miocene Climatic Optimum* Collision Afrique/Plaque arabique/Eurasie	Expansion des prairies à graminées *Proboscidean Datum Event*	Le diacerathère d'Eschenbach
23,0	*Terminal Oligocene Crisis*		Le ronzothère de Rickenbach
Oligocène			L'anthracothère de la Beuchille
33,9	*Terminal Eocene Event*	Grande Coupure	Le paléothère d'Egerkingen
Éocène	Europe isolée du reste du Monde Rupture du contact entre Amérique du Nord et Europe	Premiers représentants des principales familles modernes de mammifères	
55,8	*Paleocene-Eocene Thermal Maximum*		
Paléocène	Début de la collision Inde/Asie Amérique du Nord et Europe reliées par le Groenland Début de l'orogenèse alpine	Premiers primates Premiers représentants des principaux ordres modernes de mammifères Extinction de la plupart des mammifères archaïques rescapés du Mésozoïque	
65,5	Impact de météorite du Yucatán (Mexique), volcanisme du Deccan (Inde)	Crise Crétacé/Tertiaire (extinction de masse)	
Crétacé	Ouverture de l'Atlantique sud	Premiers placentaires, marsupiaux et monotrèmes Premières plantes à fleurs (angiospermes)	
145,5	Ouverture de l'Atlantique nord		
Jurassique		Première diversification et radiation des mammmifères mésozoïques	
199,6	Début de la rupture de la Pangée (formation de la Téthys)	Premiers vrais mammifères	Les haramiyides et les morganucodontides d'Hallau
Trias			
251,0		Crise Permien/Trias (extinction de masse)	

Calotte glaciaire de l'hémisphère nord

Calotte glaciaire de l'Antarctique

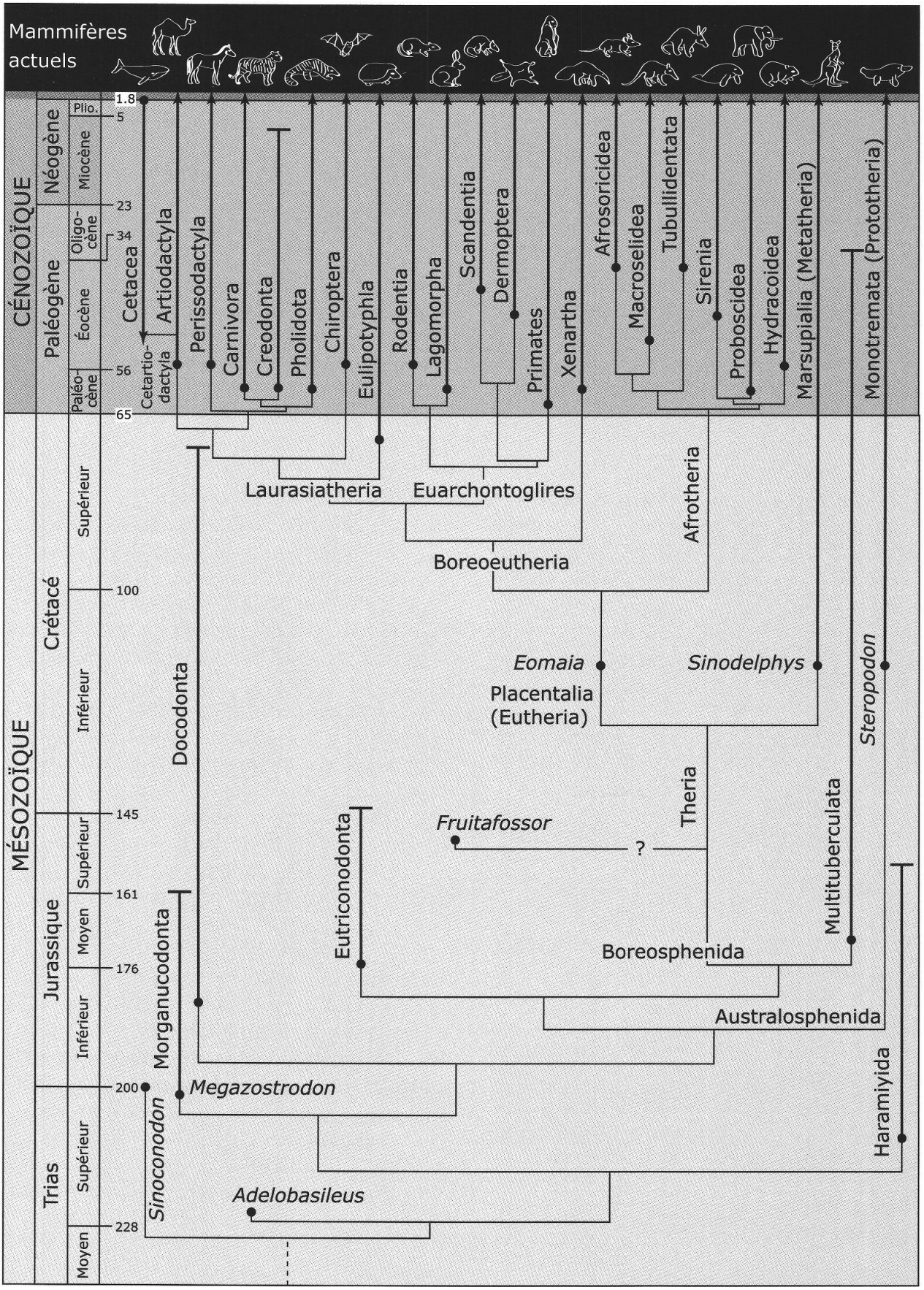
LES MAMMIFÈRES AU TEMPS DES DINOSAURES

Les découvertes de mammifères fossiles sur le sol helvétique sont presque exclusivement restreintes aux 56 derniers millions d'années de l'histoire de la Terre, soit depuis l'Éocène. Néanmoins, PEYER (1956) documente dans les dépôts d'Hallau, dans la région de Schaffouse, des restes de microvertébrés triasiques, dont quelques dents isolées appartenant à des mammifères. Cette localité, datée du sommet du Keuper moyen (environ -210 Ma ; GRADSTEIN *et al.*, 2004) à la base de l'Hettangien (environ -200 Ma ; GRADSTEIN *et al.*, 2004), constitue l'unique jalon suisse de mammifères mésozoïques connu jusqu'à ce jour. CLEMENS (1980) révise ce matériel et détermine des spécimens affiliés aux ordres primitifs, aujourd'hui éteints, des haramiyides et des morganucodontides. SIGOGNEAU-RUSSEL & HAHN (1994) incluent Hallau dans le recensement des gisements à mammifères du Trias supérieur d'Europe centrale.

Malgré la pauvreté de l'enregistrement du Mésozoïque en Suisse, ce chapitre va s'attarder sur l'origine des mammifères afin de comprendre les grandes lignes de leur évolution, de leur diversification et de leur classification. Depuis la publication en 1758 de la dixième édition de *Systema naturae* de Carl von Linné, qui généralise le système binominal de classification des êtres vivants en le basant sur le genre et l'espèce et qui met en place la classe des Mammalia (LINNAEUS, 1758), les chercheurs se sont acharnés à définir et à classer les mammifères. L'anatomie comparée, la paléontologie, l'étude de l'ADN d'espèces actuelles et fossiles, le cladisme, la phylogénie évolutive et la phylogénie moléculaire sont autant d'outils et de méthodes classificatoires amenant bien souvent des querelles d'experts. Sans entrer dans le détail, un bon arrangement du monde des mammifères devrait tenir compte des liens de parenté entre les taxons, de leurs origines géographiques, de leur évolution et par conséquent du temps géologique. L'arbre phylogénétique présenté en figure 3 est construit sur les connaissances accumulées dans la littérature. Il tente d'illustrer les relations évolutives entre les différents ordres de mammifères actuels et fossiles en tenant compte de l'évolution, de la biogéographie et de la stratigraphie.

Le plus ancien reste attribué à un mammifère est un crâne incomplet et mal préservé du Trias supérieur (-225 Ma) d'Amérique du Nord (*Adelobasileus* ; LUCAS & LUO, 1993). Un *Sinoconodon* daté du Jurassique inférieur de Chine (-200 Ma) semble pourtant occuper une position plus primitive dans la phylogénie des mammifères. Les caractères crâniens observés lui confèrent actuellement le titre du descendant le moins dérivé de l'ancêtre commun de la classe Mammalia (CROMPTON & LUO, 1993 ; LUO *et al.*, 2001a). Cependant, le premier « vrai » mammifère fossile raisonnablement bien préservé et complet appartient à la famille des morganucodontidés, connue principalement dans les terrains du Jurassique inférieur (-200 Ma) d'Europe, d'Amérique du Nord, de Chine et d'Afrique. Le squelette complet du *Megazostrodon* d'Afrique du Sud (JENKINS & PARRINGTON, 1976) possède l'ensemble des caractères mammaliens primitifs (fig. 4) : une mandibule constituée exclusivement du dentaire (l'articulation cranio-mandibulaire se fait par le biais de la fosse mandibulaire du processus zygomatique de l'os temporal et du condyle mandibulaire du dentaire), des dents hétérodontes (incisives, canines, prémolaires et molaires bien différenciées), une oreille moyenne (appareil auditif miniaturisé, composé de l'étrier, de l'enclume et du marteau). Les représentants de ce genre

Figure 3 (page 9) : Arbre phylogénétique des mammifères (basé sur diverses sources dont MCKENNA & BELL, 1997 ; HARTENBERGER 2001 ; COLBERT *et al.*, 2001 ; KEMP 2005 ; BENTON 2005).


Mammifères actuels
CÉNOZOÏQUE
MÉSOZOÏQUE
Néogène
Paléogène
Crétacé
Jurassique
Trias
Plio.
Miocène
Oligo-cène
Éocène
Paléo-cène
Supérieur
Inférieur
Moyen
1.8
5
23
34
56
65
100
145
161
176
200
228
Cetacea
Cetartio-dactyla
Artiodactyla
Perissodactyla
Carnivora
Creodonta
Pholidota
Chiroptera
Eulipotypla
Rodentia
Lagomorpha
Scandentia
Dermoptera
Primates
Xenartha
Afrosoricidea
Macroselidea
Tubullidentata
Sirenia
Proboscidea
Hydracoidea
Marsupialia (Metatheria)
Monotremata (Prototheria)
Laurasiatheria
Euarchontoglires
Afrotheria
Boreoeutheria
Eomaia
Sinodelphys
Placentalia (Eutheria)
Steropodon
Theria
Fruitafossor
?
Multituberculata
Eutriconodonta
Boreosphenida
Australosphenida
Docodonta
Morganucodonta
Megazostrodon
Haramiyida
Sinoconodon
Adelobasileus

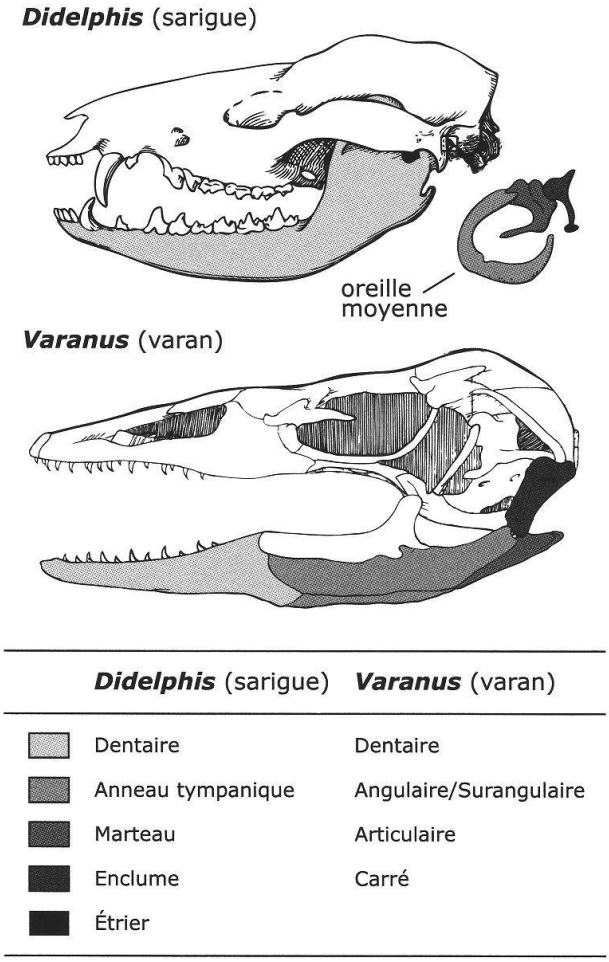


Figure 4 : Comparaison d'une mandibule mammalienne actuelle (sarigue) et d'une mandibule reptilienne actuelle (varan). Chez le varan, les os qui composent l'oreille moyenne des mammifères (sarigue) participent encore à l'articulation de la mandibule avec le crâne (modifié d'après HARTENBERGER, 2001).

étaient d'agiles petits insectivores, endothermiques, nocturnes, disposant d'un type de locomotion rapide et variable, de poils, de glandes sudoripares et mammaires, et par conséquent probablement de dents de lait (BENTON, 2005).

Les travaux récents sur le groupe des mammifères jurassiques et crétacés ont révélé une diversité inattendue dans les régimes alimentaires, les poids, les tailles et les types de locomotion (MARTIN, 2006). La représentation monotone du petit mammifère insectivore et nocturne des anciens auteurs est dès lors considérablement bousculée. Cette image surprenante d'une première diversification amorcée dès le Jurassique moyen repose essentiellement sur la découverte et la description de nouveaux taxons (tab. 1).

Au Crétacé, quatre groupes principaux de mammifères coexistent : les eutriconodontes (anciennement les triconodontes), les multituberculés, les monotrèmes et les Tribosphenida. Ces derniers, également nommés Boreosphenida (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004), regroupent les mammifères « modernes » pourvus d'un complexe dentaire coupeur et broyeur. On y distingue notamment la lignée des thériens qui regroupe les placentaires, les marsupiaux et d'autres lignées mineures qui ont disparu à la fin du Crétacé. En fait, l'ensemble des mammifères mésozoïques, excepté les multituberculés, évolue en diversifiant et spécialisant leurs structures dentaires en vue d'améliorer l'occlusion et le broyage de leur bol alimentaire. Mais seuls les Boreosphenida amèneront la « vraie » dent tribosphénique (fig. 5).

Les eutriconodontes, éteints avant la fin du Crétacé, forment le groupe le plus ancien. Ce sont principalement de petits insectivores graciles, terrestres et plantigrades à rapprocher des morganucodontidés, notamment par la structure de leurs dents jugales présentant trois cuspides principales disposées en ligne (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004). Les multituberculés, connus dès la fin du Jurassique, possèdent des molaires aux multiples tubercules émoussés, disposés en rangées parallèles. Leurs représentants étaient d'agiles petits mammifères omnivores et arboricoles. Ils ont été très prospères à la fin du Crétacé et au début du Cénozoïque. Par la suite, ils ont été progressivement évincés par leurs concurrents « modernes » et ont disparu durant l'Oligocène inférieur, il y a environ 30 millions d'années. Les monotrèmes constituent le groupe de mammifères actuels le plus primitif et forment probablement un taxon d'origine très ancienne, dérivé dès le Jurassique, voire dès le Trias

Taxon	Description	Stratigraphie	Pays	Référence
Repenomamus giganticus	eutriconodonte carnivore de plus de 12 kg, prédateur de dinosaures de petites tailles	Crétacé inférieur	Chine	Hu *et al.*, 2005
Fruitafossor windscheffelia	fouisseur insectivore-omnivore, proche du tatou actuel	Jurassique supérieur	Amérique du Nord	Luo & Wible, 2005
Haldanodon exspectatus	docodonte fouisseur semi-aquatique et omnivore, proche de la taupe et du desman actuels	Jurassique supérieur	Portugal	Martin, 2005
Castorocauda lustrasimilis	docodonte piscivore et semi-aquatique, proche du castor et de la loutre actuels	Jurassique moyen	Mongolie	Ji *et al.*, 2006

Tableau 1 : Principaux spécimens illustrant la diversité inattendue des mammifères du Jurassique moyen et du Crétacé inférieur.

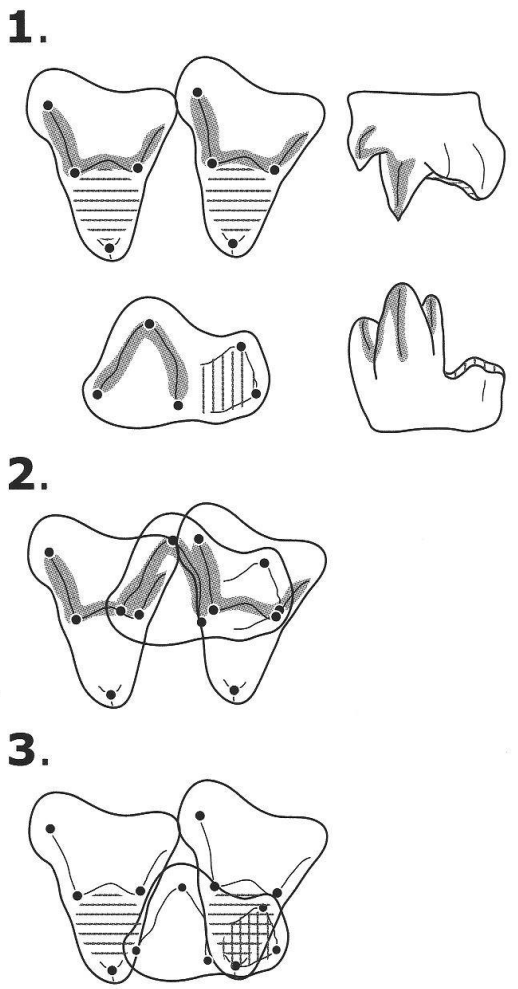


Figure 5 : Schéma simplifié de l'occlusion dentaire des molaires tribosphéniques qui permet le découpage et le broyage du bol alimentaire (modifié d'après Pough *et al.*, 2004) : **1.** avant l'occlusion ; **2.** début de l'occlusion ; **3.** occlusion complète.

(Colbert *et al.*, 2001). Pendant longtemps, leur enregistrement fossile, particulièrement rare, n'était connu qu'à partir du Miocène. Il y a une vingtaine d'années, un fragment de mandibule de *Steropodon* a été retrouvé dans le Crétacé inférieur d'Australie. Cette pièce présente des molaires inférieures avec des motifs en forme de *V* montrant une approche vers un type de structure tribosphénique (Archer *et al.*, 1985). Luo *et al.* (2001b) et Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) suggèrent alors l'existence d'une deuxième lignée de mammifères d'origine australe et présentant des similitudes avec la structure dentaire tribosphénique, les Australosphenida. Ils y regroupent les monotrèmes ainsi que les Ausktribosphenida, taxons éteints ayant vécu entre le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur en Argentine, à Madagascar et en Australie. Finalement, les premiers marsupiaux et placentaires apparaissent au Crétacé inférieur. Leurs plus vieux représentants ont été découverts en Chine dans le célèbre site de Jehol (-125 Ma). *Sinodelphys szalayi*, le premier marsupial (Luo *et al.*, 2003) et *Eomaia scansoria*, le premier placentaire (Ji *et al.*, 2002), étaient de petits animaux agiles, arboricoles et nocturnes. Ils mesuraient une quinzaine de centimètres de long pour un poids de 20 à 25 grammes. Tous deux étaient dotés de poils et de griffes.

Depuis la théorie de la météorite du Yucatán tueuse de dinosaures (Alvarez *et*

al., 1980), de nombreuses hypothèses, dont celle des éruptions volcaniques du Deccan en Inde ou encore celle d'un refroidissement planétaire graduel, ont tenté d'expliquer la disparition des dinosaures. Les récents travaux ne semblent toujours pas parvenir à s'accorder pour parler d'un événement catastrophique (COURTILLOT, 1999) ou d'une multi-causalité graduelle (ARCHIBALD, 1996 ; MACLEOD *et al.*, 1997 ; ADATTE, 2003). Il n'en demeure pas moins qu'une extinction de masse marque subitement la fin du Crétacé, il y a 65 millions d'années. Cet événement, appelé communément la crise Crétacé/Tertiaire (K/T), voit disparaître près de 70 % des espèces sur l'ensemble du globe, dont notamment les dinosaures et les ptérosaures sur le continent, les ammonites, les bélemnites et encore bon nombre de taxons planctoniques dans les océans.

10 MILLIONS D'ANNÉES D'ATTENTE POUR UNE CONQUÊTE

Au début du Tertiaire, le globe terrestre se trouve dépourvu d'animaux de grande taille, laissant vacant un bon nombre de niches écologiques et permettant une redistribution des cartes de la vie. C'est à ce moment que s'amorce incontestablement la radiation des mammifères qui supportera la diversification de tous les modèles adaptatifs actuels sur terre, dans les océans et dans les airs. Un climat uniforme chaud et humide se met en place, permettant la colonisation de l'ensemble des terres émergées par des forêts tropicales et subtropicales. Seules les aires arctiques sont peuplées par des forêts polaires composées d'arbres à larges feuilles caduques, inconnues dans nos environnements modernes. La configuration des plaques tectoniques montre un agencement différent de l'actuel. Les continents australs sont isolés, séparés des continents holarctiques (régions terrestres au nord du tropique du Cancer : partie nord du Mexique, Amérique du Nord, Groenland, Afrique au nord du Sahara, Eurasie au nord de l'Himalaya) par un immense océan formant une ceinture marine est–ouest, la Téthys (ancêtre de la Méditerranée). L'Europe et l'Asie sont partiellement séparées par une mer intérieure peu profonde, la mer de Turgaï, localisée le long de la marge orientale de l'Oural actuel (fig. 6). Les voies d'échanges nordiques se font alors essentiellement par la Béringie et la route de l'Atlantique Nord. Cette dernière, appelée *DeGeer Route*, relie l'île d'Ellesmere (nord-est du Canada) à l'Europe via le Groenland (MCKENNA, 1983). La Béringie quant à elle correspond au classique pont terrestre situé au niveau du détroit de Béring, qui relie l'Alaska à la Sibérie orientale durant les périodes de bas niveau marin du Cénozoïque. L'Afrique est complètement isolée et sera pendant près de 50 millions d'années le siège d'une faune endémique qui engendrera le groupe des Afrotheria (*e.g.* proboscidiens, tubulidentés, afrosoricides). L'Amérique du Sud, l'Antarctique et l'Australie sont encore en connexion et représentent l'assise de l'essor des monotrèmes, éternels fossiles vivants, et des marsupiaux. Ces derniers ont vraisemblablement déjà connu une première diversification et radiation à la fin du Crétacé et, bien qu'ils aient été fortement touchés par la crise K/T, seront présents en Eurasie jusqu'au Miocène inférieur (BENTON, 2005).

Durant les 10 premiers millions d'années du Tertiaire (époque du Paléocène), la radiation mammalienne, bien qu'active, engendre une faune encore « archaïque » composée des taxons rescapés de la K/T. Quatre sous-classes sont alors représentées : les multituberculés, les monotrèmes, les marsupiaux et les placentaires. Le fait marquant de l'évolution des mammifères durant cette époque est l'apparition des premiers représentants des principaux ordres modernes. On retrouve notamment le premier proboscidien (*Phosphatherium* ; GHEERBRANT *et al.*, 1996) et le premier primate (*Altiatlasius* ; SIGÉ *et al.*, 1990) au Maroc ainsi que le premier périssodactyle (*Radinskya* ; McKenna *et al.*, 1989) et le premier rongeur

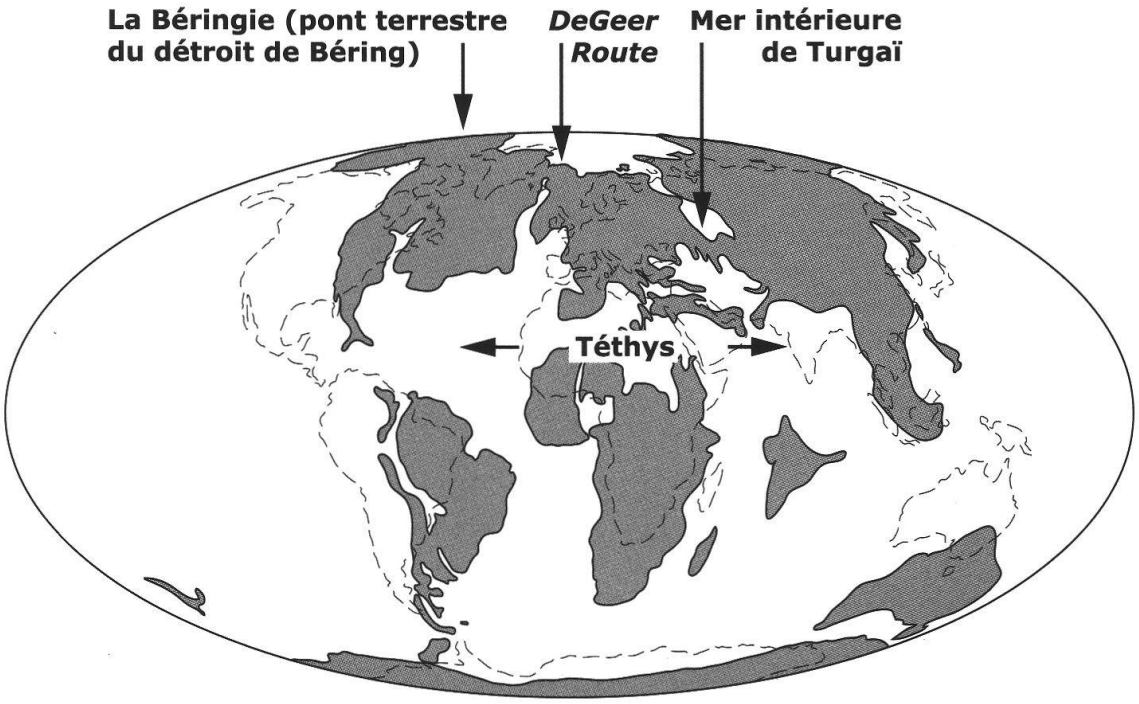


Figure 6 : Carte paléogéographique des terres émergées au Paléocène, -60 millions d'années (modifiée d'après SCOTESE, 1997).

(*Tribosphenomys* ; FLYNN, 1994) en Chine. Il faudra pourtant attendre le début de l'Éocène (-56 Ma) pour que la nature reprenne son cours normal et que diverses espèces animales et végétales se développent pour rétablir une certaine diversité. C'est également à partir de l'Éocène que les lignées expérimentales de mammifères « archaïques » finissent par céder définitivement la place aux mammifères « modernes ». Du reste, certains auteurs comme AGUSTÍ & ANTÓN (2002) parlent du Paléocène en tant qu'époque étrange, voire « noire », ressemblant d'avantage à une extension du Crétacé qu'à une partie intégrante du monde moderne. Ceci s'applique particulièrement bien au continent européen qui ne présente pratiquement aucun représentant des ordres « modernes » durant cette époque.

La Suisse est malheureusement privée de gisements à mammifères paléocènes. En effet, alors que le domaine alpin commence à se mettre en place et que le Bassin molassique n'est pas encore formé, la mer alpine est installée au sud et les régions septentrionales émergées se trouvent dans un contexte d'érosion karstique (BERGER *et al.*, 2005a et b). Jusqu'à aujourd'hui, aucune cavité karstique à remplissage paléocène n'a été découverte. Les plus vieux sédiments en milieu karstique sont datés de l'Éocène moyen (HOOKER, 1987 ; HOOKER & WEIDMANN, 2001).

LES PALÉOTHÈRES ET LES FAUNES ENDÉMIQUES EUROPÉENNES

Durant la majeure partie de l'Éocène (-56 à -34 Ma), la mer de Turgaï se transforme en un détroit connecté à la Téthys, le détroit de Turgaï, et sépare l'Europe de l'Asie (fig. 7). Au tout début de cette époque, le climat est marqué par un brusque réchauffement majeur qui durera quelques dizaines de milliers d'années. Cet événement appelé « *The Paleocene-Eocene Thermal Maximum* » coïncide avec la période la plus chaude de tout le Cénozoïque, dont la température moyenne globale atteint environ 20 ^{0}C (ZACHOS *et al.*, 2001, 2005). Il

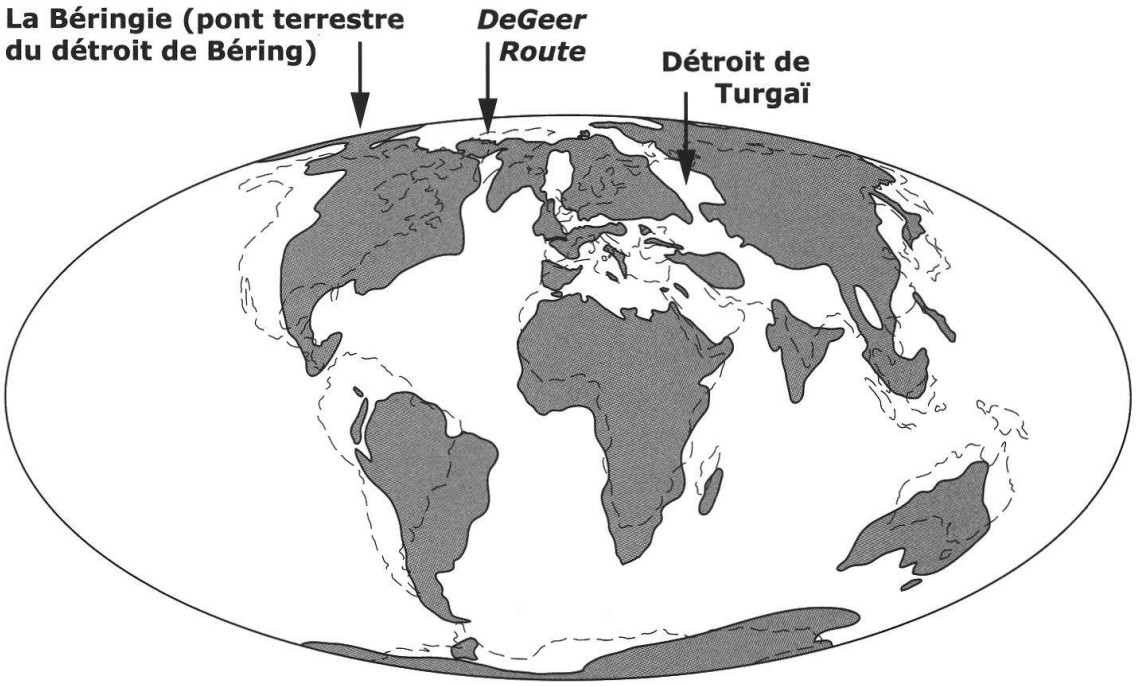


Figure 7 : Carte paléogéographique des terres émergées à l'Éocène, -45 millions d'années (modifiée d'après SCOTESE, 1997).

s'ensuit durant l'Éocène une saisonnalité plus marquée associée à une expansion des forêts tropicales jusque dans les hautes latitudes et des forêts tempérées mixtes dans les régions polaires. Dans ce contexte, le niveau marin global est particulièrement haut, transformant l'Europe en un complexe d'îles émergées ressemblant à un archipel. Pourtant jusqu'à la fin de l'Éocène inférieur (-48 Ma), les continents asiatique, nord-américain et européen forment encore une vaste lande continue de terres émergées, la Béringie et la *DeGeer Route* étant encore actives (fig. 7).

Au début de l'Éocène, il y a plus de 50 millions d'années, *Indodyus*, petit mammifère de la taille d'un raton découvert au Cachemire, en Inde, adoptait un mode de vie semi-aquatique. Cet artiodactyle appartient à la famille des raoellidés, mais il possède des caractères crâniens, une oreille, des membres postérieurs et une composition chimique dentaire proches des cétacés (THEWISSEN *et al.*, 2007). Sa récente découverte a ainsi démontré que le retour à une vie aquatique de certains mammifères avait débuté avant l'émergence des premiers « vrais » représentants des cétacés. C'est seulement plus tard, il y a environ 50 millions d'années, que le Pakistan devenait, grâce à *Pakicetus*, le berceau de ce groupe de mammifères aquatiques. Cet animal de la taille d'un loup possédait de vraies dents et des membres capables de le supporter. C'était un prédateur d'affût semi-aquatique, comme certains crocodiles actuels, qui passait la plupart de son temps sur les berges des rivières, dans l'attente d'une proie venant s'abreuver. Défini comme le plus ancien et le plus primitif ancêtre connu des baleines, *Pakicetus* est notamment à l'origine de formes dérivées comme *Basilosaurus*, redoutable prédateur d'une vingtaine de mètres de long qui colonisait les eaux de la Téthys il y a près de 40 millions d'années. Aujourd'hui, les spécialistes pensent que les cétacés ont gagné les milieux marins durant les 10 millions d'années séparant

Pakicetus de *Basilosaurus*. Cependant, des études basées sur la biologie moléculaire (PROTHERO, 1992 ; THEWISSEN & MADAR, 1999) et sur la morphologie de l'astragale (MUIZON, 2001 ; ROSE, 2001) avaient déjà montré que les cétacés étaient à rapprocher des artiodactyles, d'où la création de l'ordre des cétartiodactyles par MONTGELARD *et al.* (1997). À l'heure actuelle, les relations de parenté entre artiodactyles et cétacés sont toujours sujettes à d'âpres discussions. BOISSERIE *et al.* (2005) regroupent notamment dans un clade les familles des hippopotames et des anthracothères. Ils en font le groupe frère des cétacés, alors que THEWISSEN *et al.* (2007) considèrent les raoellidés et les cétacés comme des groupes frères.

Durant l'Éocène inférieur et moyen (-56 à -37 Ma), les taxons souches de certaines familles « modernes » sont signalés dans différentes localités du globe. Ainsi, les premiers vrais Rhinocerotidae (*Teletaceras*), Tapiridae (*Protapirus*) et Equidae (*Pliolophus*) marquent le début de l'âge florissant des périssodactyles en Amérique du Nord (ROSE, 2006). Des restes de *Pliolophus* sont également connus dans l'Éocène inférieur d'Angleterre (ROSE, 2006), mettant en évidence une probable activité du couloir migratoire de la *DeGeer Route* (MACFADDEN, 1992). Pourtant, ce sont plutôt les représentants d'ordres « modernes » qui sont signalés en Europe. Le périssodactyle primitif *Hyracotherium leporinum* est notamment répertorié dans des dépôts de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris (LUCAS, 1998 ; AUBRY *et al.*, 2005). Cette espèce avait la taille d'un petit chevreau (30 à 60 cm au garrot). Elle était pourvue d'un corps léger et de membres allongés et graciles fonctionnant sur un modèle à trois doigts (même si ses pattes avant en possédaient quatre). Adaptée à la course, elle se déplaçait avec agilité, possédant des pattes postérieures plus longues que les pattes antérieures (fig. 8). Le genre *Hyracotherium*, longtemps considéré comme l'ancêtre du cheval actuel, a récemment été défini comme groupe paraphylétique (HOOKER, 1994 ; FROEHLICH, 1999, 2002 ; ROSE, 2006 ; AGUSTÍ & ANTÓN, 2002). *H. leporinum* est aujourd'hui classé parmi les paléothères, à la base de la bifurcation Equidae/Palaeotheriidae. Les autres espèces, anciennement attribuées au genre *Hyracotherium*, sont réparties dans six noms génériques différents, dont *Pliolophus*.

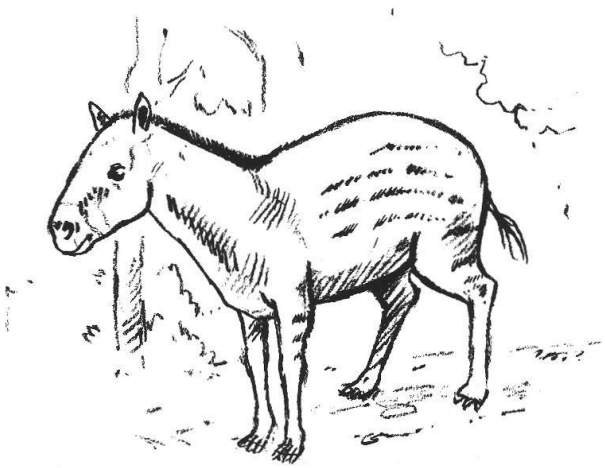


Figure 8 : Esquisse d'un *Hyracotherium leporinum*, le premier représentant de la famille des Palaeotheriidae, -45 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

Dès l'Éocène moyen (-48 Ma), la *DeGeer Route* cesse définitivement d'exister à cause de l'expansion océanique de l'Atlantique Nord et les échanges Amérique du Nord – Eurasie ne se font plus que par la Béringie. L'Europe se retrouve alors complètement isolée et présente une faune endémique jusqu'à la fin de l'Éocène (-34 Ma). Les Equidae vont alors se développer en Amérique du Nord et les Palaeotheriidae en Europe, mettant en évidence une séparation vicariante de deux familles de périssodactyles (MACFADDEN, 1992). *Hyracotherium* et *Pliolophus* disparaissent rapidement au profit de paléothères plus évolués comme *Palaeotherium* qui va dominer le monde des mammifères européens. Ce taxon est d'allure beaucoup plus massive, montrant de nombreuses similarités avec les tapirs actuels, d'où son nom populaire de « cheval-tapir » (fig. 9). Il possède une lèvre

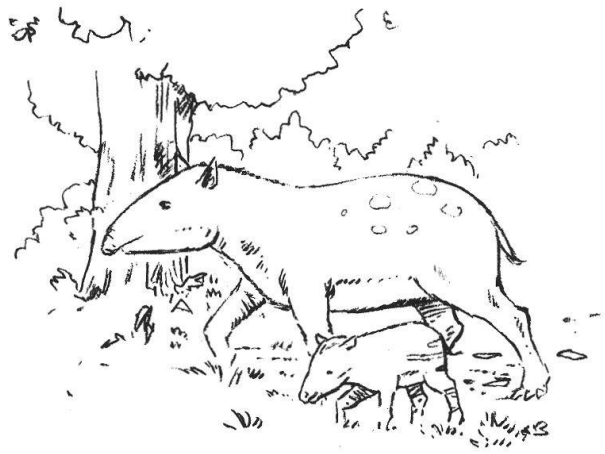


Figure 9 : Esquisse d'un *Palaeotherium*, le « cheval-tapir » européen, -40 millions d'années (dessin Yilmaz Tayfun).

supérieure préhensile, sorte de trompe naissante, et des molaires brachyodontes lophodontes (dent présentant une faible hauteur de couronne et dont la surface d'abrasion est composée de lames transversales). Ce type de dents, observé dans d'autres lignées de l'Éocène (*e.g. Lophiodon*), marque une importante étape dans l'adaptation des mammifères à un nouveau régime alimentaire, le régime folivore (à base de feuilles tendres). En effet, les faunes « archaïques » du Paléocène, principalement arboricoles, étaient moins spécialisées et se contentaient de régimes insectivores et frugivores. Les forêts de l'époque étaient composées d'arbres à feuilles pérennes protégées par une épaisse cuticule cireuse indigeste.

Le territoire suisse, en particulier le Jura, fut un témoin privilégié de l'existence de ces faunes mammaliennes, caractéristiques de l'endémisme européen de l'Éocène. Alors que le littoral septentrional de la mer alpine s'est déplacé quelque peu en direction du nord, le soubassement calcaire de la future chaîne du Jura est soumis à un phénomène d'altération et d'érosion mécanique superficielle formant des paléosols. Ces derniers, au caractère latéritique typique des climats tropicaux (chaud et humide), semblent souvent remobilisés dans des zones déprimées ou des fissures, en même temps que des restes fossiles (Aubert, 1975 ; Hamel, 1998). Les dépôts sédimentaires résultants, que l'on peut fréquemment observer le long des anticlinaux jurassiens actuels, appartiennent au groupe lithostratigraphique du Sidérolithique (Thurmann, 1836 ; Fleury, 1909 ; Picot, 2002). Les localités d'Egerkingen (SO) et du Mormont (VD), internationalement connues, sont les plus beaux exemples de faunes éocènes en Suisse (Rütimeyer, 1862, 1891 ; Stehlin, 1903, 1904, 1905a et b, 1906, 1908, 1910, 1912, 1916 ; Hürzeler, 1946). Egerkingen est aujourd'hui considérée comme le niveau biostratigraphique de référence européenne pour la zone à mammifères MP14 de l'Éocène moyen (Hooker, 1987) – de l'anglais *Mammal Paleogene*, 14 indiquant la position stratigraphique relative de cette zone qui correspond à l'intervalle -42,8 à -42,4 Ma (Luterbacher *et al.*, 2004). Outre les nombreux représentants de *Palaeotherium*, les travaux de Rütimeyer et de Stehlin décrivent encore toute une communauté mammalienne associée, dont plusieurs genres primitifs de périssodactyles (*e.g. Chasmotherium*, *Lophiodon*, *Plagiolophus*, *Propaleotherium*), de suiformes (*e.g. Oxacron*), de ruminants (*e.g. Gelocus*) et de primates (*e.g. Adapis*). D'autres articles plus récents (Hartenberger, 1969, 1970, 1973 ; Hooker, 1987) signalent encore des restes de marsupiaux, d'eulipotyphles (musaraignes, hérissons, taupes et solénodontes), de rongeurs (*e.g.* Theridomyidae, Pseudosciuridae) et de carnivores (*e.g.* Hyaenodontidae). La faune du Mormont, sujette à une récente révision par Hooker & Weidmann (2000), est un peu plus jeune. L'ensemble de ces cavités fossilifères a permis de mettre au jour trois niveaux biostratigraphiques différents (MP16, MP17 et MP19) datés de la fin de l'Éocène moyen à l'Éocène supérieur (-40,4 à -34,0 Ma ; Luterbacher *et al.*, 2004). Comme à Egerkingen, la communauté mammalienne présente un large spectre de taxons caractéristiques de l'endémisme européen durant l'Éocène. On retrouve notamment les représentants des

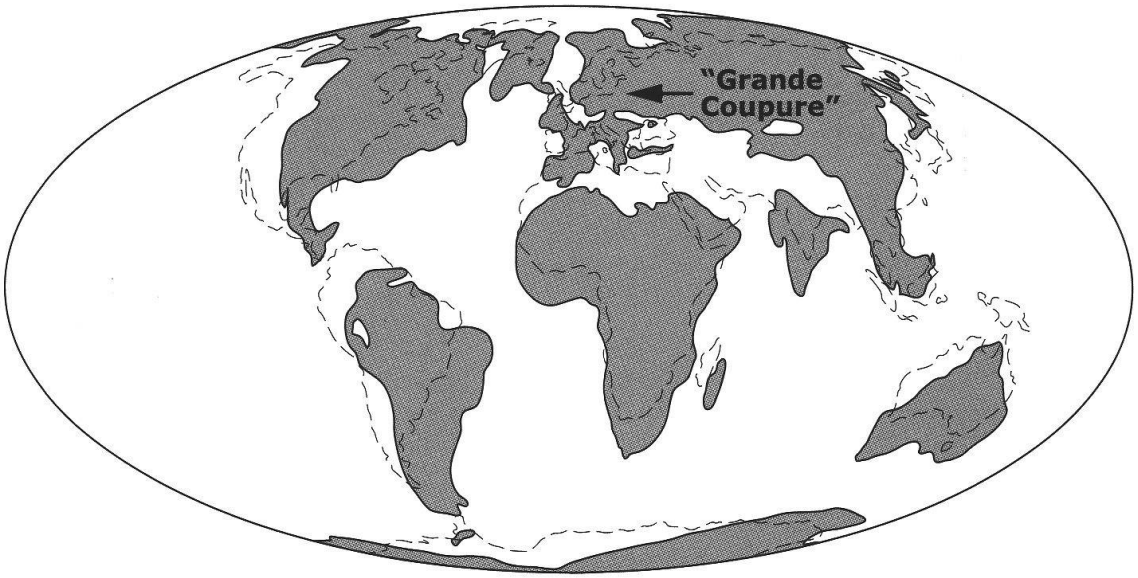


Figure 10 : Carte paléogéographique des terres émergées à l'Oligocène inférieur, -30 millions d'années (modifiée d'après SCOTESE, 1997).

Palaeotherium et des *Lophiodon*, associés à des marsupiaux (*Amphiperatherium*, *Peratherium*), des rongeurs (*e.g.* Gliridae, Pseudosciuridae, Theridomyidae), des artiodactyles (*e.g.* Ruminantia « archaïques », Cainotheriidae), des primates (*e.g.* Adapidae, Omomyidae), d'autres périssodactyles ainsi que des ordres aujourd'hui éteints (*e.g.* Creodonta).

Les espèces arboricoles à semi-terrestres de petites tailles (<10 kg) et à régimes alimentaires insectivores ou frugivores sont très bien représentées dans les ensembles fauniques d'Egerkingen et du Mormont. On note également la présence d'espèces terrestres folivores relativement grandes, comme *Lophiodon*, le plus grand mammifère éocène européen (près de 200 kg). Par contre, les mégaherbivores (>1000 kg), que l'on peut rencontrer dans des gisements de l'Oligocène, font complètement défaut. L'environnement forestier de ces communautés semble bien se différencier des forêts du Paléocène, bien que les conditions climatiques dominantes demeurent tropicales. La couverture végétale est probablement moins dense. La présence d'espèces de grande taille (*Lophiodon*) laisse même supposer l'existence de petites clairières. D'autre part, les folivores répertoriés plaident en faveur de forêts à feuilles caduques et donc d'un contraste saisonnier plus marqué.

LES ANTHRACOTHÈRES ET L'INVASION ASIATIQUE

À l'approche de la limite Éocène/Oligocène, il y a près de 34 millions d'années, la Terre connaît une nouvelle crise globale : « *The Terminal Eocene Event* » (TEE ; MILLER, 1992). Cet événement, lié principalement à la dérive des continents, provoque un changement climatique drastique dont les effets les plus marquants sont une baisse générale du niveau des océans et de la température, une forte accentuation du contraste saisonnier ainsi que l'apparition d'une calotte glaciaire au pôle Sud (ZACHOS *et al.*, 2001). Le détroit de Turgaï qui séparait l'Europe de l'Asie va subitement s'assécher, entraînant la création de nouveaux ponts terrestres (fig. 10). Des échanges fauniques sont dès lors possibles et les mammifères endémiques européens sont rapidement remplacés par une nouvelle communauté asiatique aux caractères « modernes et adaptés ». Suite à cette vague migratoire, l'Europe voit soudainement arriver rhinocé-

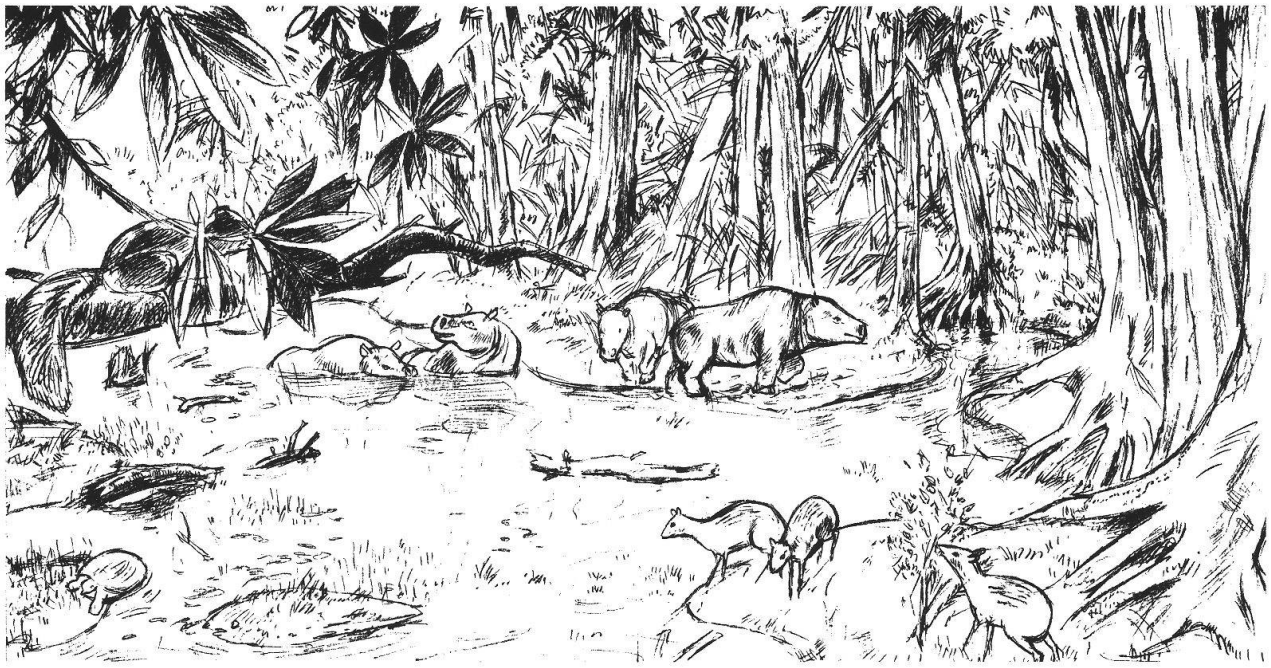


Figure 11 : Reconstitution de la forêt marécageuse de la Beuchille, -30 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz). En avant-plan : *Gliravus* sp. = écureuil (à gauche) et *Iberomeryx minor* (à droite) ; en arrière-plan : *Anthracotherium bumbachense*.

ros, ruminants primitifs, suidés, hamsters, écureuils, lapins, anthracothères et chalicothères (sortes de « chevaux-gorilles » aux pattes antérieures griffues ; fig. 26). Le groupe des primates est particulièrement touché. Les adapidés et les omomyidés, si diversifiés dans l'Éocène nord-américain et européen, vont disparaître. Seuls quelques adapiformes se maintiennent au cours de l'Oligocène d'Amérique du Nord et quelques formes plus tardives, les sivaladapidés, perdurent jusque dans le Miocène asiatique. Dès lors, l'histoire des singes se réfugie en Afrique avant de se redéployer dans l'Ancien Monde au Miocène moyen (DE BONIS, 2001). Les mammalogistes parlent de ce bouleversement faunique à la limite Éocène/Oligocène sous le terme de « Grande Coupure », expression utilisée pour la première fois au début du XXe siècle par le paléontologue bâlois Hans Georg STEHLIN (1909). En fait, si « *The Terminal Eocene Event* » a marqué globalement les biomes marins, au niveau terrestre, c'est essentiellement l'Eurasie qui est touchée, d'où le maintien de l'utilisation du terme « Grande Coupure ».

Le Jura, qui fut témoin de cette vague migratoire, est une nouvelle fois une région privilégiée de Suisse. De nombreux fossiles à cachet post- « Grande Coupure », c'est-à-dire d'origine asiatique, ont été répertoriés dans les sites de l'Oligocène basal (environ -31 Ma) de la Beuchille (JU) et de Kleinblauen (BL). À cette époque, divers systèmes alluviaux et courants marins originaires principalement du fossé rhénan alimentaient le nord-ouest de la Suisse (PICOT *et al.*, sous presse). Le climat, sans doute encore plus contrasté qu'à l'Éocène, devait présenter des conditions plus tempérées. De nombreuses inondations ensablaient et envasaient régulièrement de vastes plaines d'épandages fluviatiles où se juxtaposaient forêts denses et diversifiées, zones marécageuses et parcelles plus ouvertes à arbustes et buissons. Cet éventail de biotopes, composés entre autres de pins, de séquoias, d'aulnes, de noyers et de fougères, abritait alors de jeunes communautés de mammifères fraîchement débarqués d'Asie (fig. 11). Les principaux taxons déterminés appartiennent aux groupes des rhinocéros,

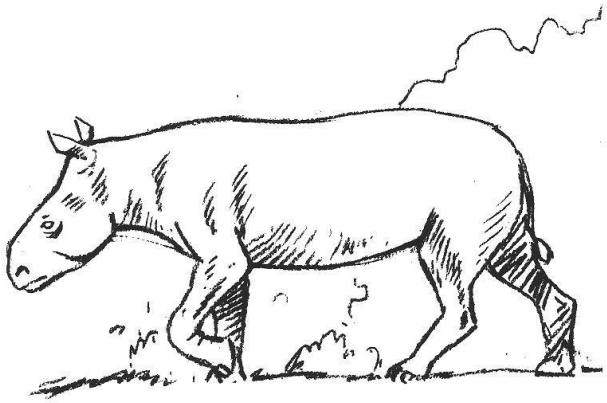


Figure 12 : Esquisse d'un *Ronzotherium filholi*, le rhinocéros coureur sans corne, -30 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

Figure 13 : Esquisse d'un *Iberomeryx minor*, le petit ruminant primitif aux jambes d'allumettes, -30 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

des ruminants, des anthracothères et des rongeurs (Stehlin, 1914 ; Becker, 2003 ; Becker *et al.*, 2004). Les trois espèces les plus caractéristiques sont *Ronzotherium filholi*, *Iberomeryx minor* et *Anthracotherium bumbachense* véritables chefs de file emblématiques des communautés mammaliennes oligocènes de l'Europe de l'Ouest.

Ronzotherium filholi était un animal de plus d'une tonne. Contrairement aux rhinocéros actuels, il ne possédait pas de cornes et avait une allure très gracile, ce qui lui permettait de courir avec aisance, un peu comme un cheval actuel (fig. 12). Il était probablement folivore et avait une préférence pour les milieux forestiers ouverts tels que les savanes arborées. *Iberomeryx minor* était un petit ruminant sans corne. Son plus proche parent actuel est sans doute le grand chevrotain malais *Tragulus napu*. Ce dernier ne pèse pas plus de 10 kg pour une hauteur au garrot d'à peine 30 à 35 cm. Ses membres ont une forme typique d'allumette et ses grands yeux ronds font penser à un comportement nocturne. Cet animal vit toujours à proximité d'une source d'eau douce et préfère les biotopes forestiers denses. Ainsi, la présence d'*I. minor* suppose une importante couverture végétale et la présence de milieux aquatiques. La structure de ses molaires témoigne d'un régime mixte composé à la fois de feuilles et de fruits. Sa taille et son poids modestes suggèrent un mode de locomotion favorisant la course et les changements rapides de direction adaptés aux milieux forestiers plutôt fermés (fig. 13). Quant à *A. bumbachense* – littéralement la bête à charbon de Bumbach (BE) –, il semble être, sur bien des points, très proche des hippopotames actuels. Dans tous les cas, une inféodation aux milieux palustres et un mode de vie quasi-amphibien sont plus que supposés (fig. 14).

LES RONZOTHÈRES MARQUENT LA FIN D'UNE ÉPOQUE

Suite à la crise Éocène/Oligocène (TEE et « Grande Coupure »), le climat semble encore montrer une forte influence tropicale. Les environnements demeurent à caractère forestier, mais se différencient de l'Éocène par une physionomie plus ouverte. Dès la fin du Rupélien (-28,5 Ma ; Gradstein *et al.*, 2004), le climat se durcit par une accentuation de la saisonnalité et un refroidissement progressif (Prothero, 1994 ; Cerdeño, 1998). Les conditions générales sont alors subtropicales, bien que certains auteurs parlent d'un régime composite à influences tropicale, méditerranéenne et tempérée en Europe (Schuler, 1990 ; Becker, 2003).

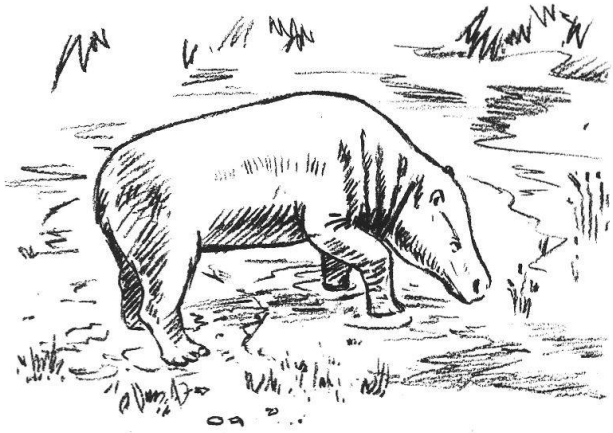


Figure 14 : Esquisse d'un *Anthracotherium bumbachense*, la « bête à charbon », -30 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

Dans ce contexte de lente détérioration des milieux de vie de l'Oligocène, le climat semble stabiliser son contraste saisonnier, tout en devenant graduellement un peu plus froid et un peu plus humide. De même, les communautés mammaliennes oligocènes demeurent plutôt stables, les changements se faisant graduellement. Janis (1993) qualifie même l'Oligocène d'époque « tranquille » dans le « Livre de la vie » du célèbre paléontologue américain, Stephen Jay Gould.

Dans l'hémisphère nord, l'Oligocène est l'époque des plus grands mammifères que la Terre ait jamais connus. Ces derniers colonisent des habitats partiellement ouverts. Au Balouchistan, on trouve *Indricotherium*, le plus grand mammifère terrestre de tous les temps. Avec une allure de « rhinocéros-girafe », ce grand mangeur de feuilles tendres pesait près de 15 tonnes pour 5,5 mètres au garrot (fig. 15). En Extrême-Orient et en Amérique du Nord, les brontothères, des brouteurs de végétaux tendres, remplissent les mêmes rôles écologiques que les rhinocéros. Les plus grands spécimens peuvent mesurer près de 2,5 mètres au garrot, possèdent une double corne osseuse recouverte de peau et de puissantes épaules de lutteur (fig. 16). Ces deux taxons de mégaherbivores oligocènes font partie de deux familles majeures éteintes de périssodactyles, les Hyracodontidae et les Brontotheriidae (Prothero & Schoch, 1989).

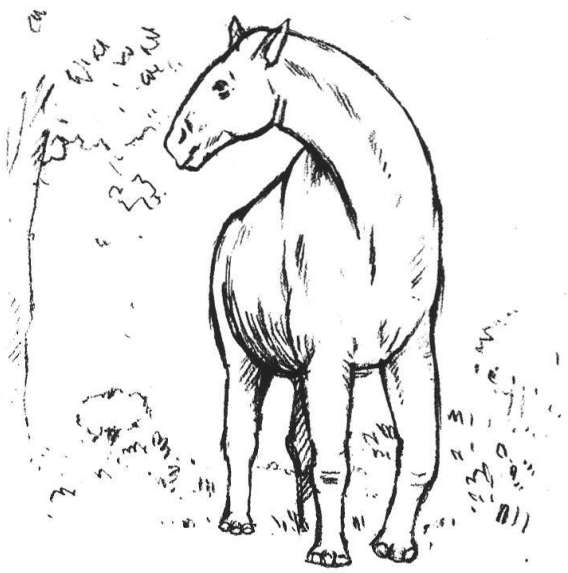


Figure 15 : Esquisse d'un *Indricotherium*, le plus grand mammifère terrestre de tous les temps, -28 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

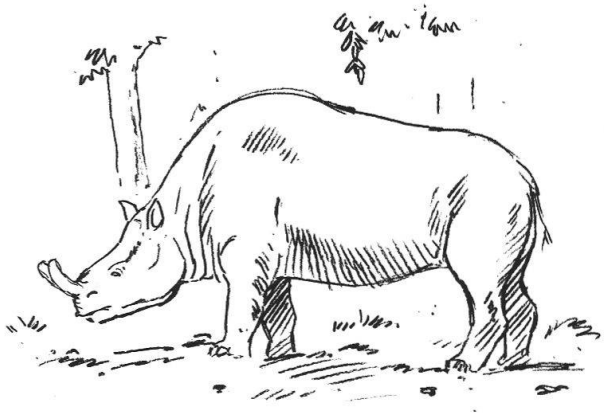


Figure 16 : Esquisse d'un *Brontotherium*, le lutteur aux cornes osseuses, -28 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

En Suisse, la « tranquille » époque de l'Oligocène est marquée par l'omniprésence des ronzothères et des anthracothères. Les dépôts molassiques fluviolacustres de l'Oligocène supérieur de Rickenbach (SO) ont piégé les tout derniers représentants européens des genres *Anthracotherium* (*A.* cf. *magnum*) et *Ronzotherium* (*R. romani* ; Brunet & Vianey-Liaud, 1987). Ce niveau biostratigraphique européen de référence (MP29 ; -24,0 à -23,2 Ma ; Luterbacher *et al.*, 2004) marque véritablement la fin d'une

époque. Plusieurs études mettent en évidence une crise climatique, enregistrée dans les dépôts de l'Oligocène terminal du Bassin molassique, qui est caractérisée par une baisse brutale de la température et de l'humidité (BERGER, 1989, 1990a et b ; SCHLUNEGGER *et al.*, 2001 ; BECKER *et al.*, 2002 ; BECKER, 2003, 2004). À L'échelle globale, ZACHOS *et al.* (2001) mettent même en évidence une glaciation à la limite Oligocène/Miocène. BECKER *et al.* (soumis) nomment cette crise climatique « *The Terminal Oligocene Crisis* » en faisant principalement référence au bouleversement faunique qui en découle.

Le *Ronzotherium romani* de Rickenbach n'a que très peu évolué par rapport au *Ronzotherium filholi* du début de l'Oligocène. Il s'apparente toujours à un classique rhinocéros coureur et sans corne, se nourrissant principalement d'une végétation tendre. Sa taille et son poids sont relativement importants. Il symbolise avec *Anthracotherium magnum* un des derniers témoins des environnements forestiers de l'Oligocène européen (composition de forêts marécageuses et de régions boisées plus ouvertes ; fig. 17). Pourtant, une étude très récente sur l'ensemble de la faune mammalienne présente l'environnement de Rickenbach comme un milieu plutôt ouvert et sec de type prairie ou savane légèrement arborée (EMERY *et al.*, 2007). Cette interprétation laisse supposer que la crise climatique de la fin de l'Oligocène pourrait déjà avoir été amorcée quelques centaines de milliers d'années avant.

LES DIACÉRATHÈRES POUR UNE TRANSITION

Depuis la « Grande Coupure », la tectonique des plaques n'a pas provoqué de grands changements dans la configuration des terres émergées. Cependant, en Europe occidentale, « *The Terminal Oligocene Crisis* » affecte brutalement l'évolution des faunes et des flores. Des changements à répétition, tant climatiques qu'environnementaux et biologiques vont marquer tout un intervalle de temps correspondant à la transition Oligocène–Miocène (de -23,2 à -17,6 Ma). Les environnements deviennent rapidement et brièvement plus secs et plus froids dès l'entame de la crise, pour redevenir plus chaud au début du Miocène puis, dès le Burdigalien (-20,5 Ma ; GRADSTEIN *et al.*, 2004), à nouveau plus humide. La diversité des communautés mammaliennes, en particulier celle des rhinocérotidés, des suiformes et des ruminants, est alors marquée par un bouleversement général. Une association faunique typique de la transition Oligocène–Miocène s'installe dès lors (BECKER *et al.*, soumis). Un groupe de rhinocéros, les diacérathères, illustre particulièrement bien cette transition. Cette lignée, originaire de l'Oligocène supérieur d'Asie, fait une première apparition en Europe à La Milloque (*Diaceratherium lamilloquense*), célèbre gisement français du Bassin d'Aquitaine à peine plus jeune que la localité de Rickenbach (MICHEL, 1983 ; BRUNET *et al.*, 1987). Durant le Miocène inférieur, les diacérathères connaissent successivement une explosion de leur diversité puis une phase de stabilisation et d'expansion géographique.

L'histoire du Bassin molassique suisse est marquée de très près par l'évolution des diacérathères durant le Miocène inférieur. Les sites les plus importants sont Wischberg (BE), Engehalde (BE), Eschenbach (SG), Béthusy (VD), Brüttelen (BE) et Cheyres (VD). La localité de Wischberg ainsi que celle de Saulcet en France sont les seuls gisements européens recensés, où deux espèces de diacérathères (*D. lemanense* et *D. asphaltense*) sont présentes (SCHAUB & HÜRZELER, 1948 ; BECKER *et al.*, soumis). Engehalde et Eschenbach sont connus pour leurs deux crânes complets de *D. lemanense* (OOSTER & FISCHER-OOSTER, 1871 ; BECKER *et al.*, 2006 ; BÜRGIN *et al.*, sous presse ; BECKER *et al.*, soumis), alors que le matériel de Béthusy et de certains autres sites de la Molasse grise de Lausanne est composé de restes relativement importants de *D. agi-*

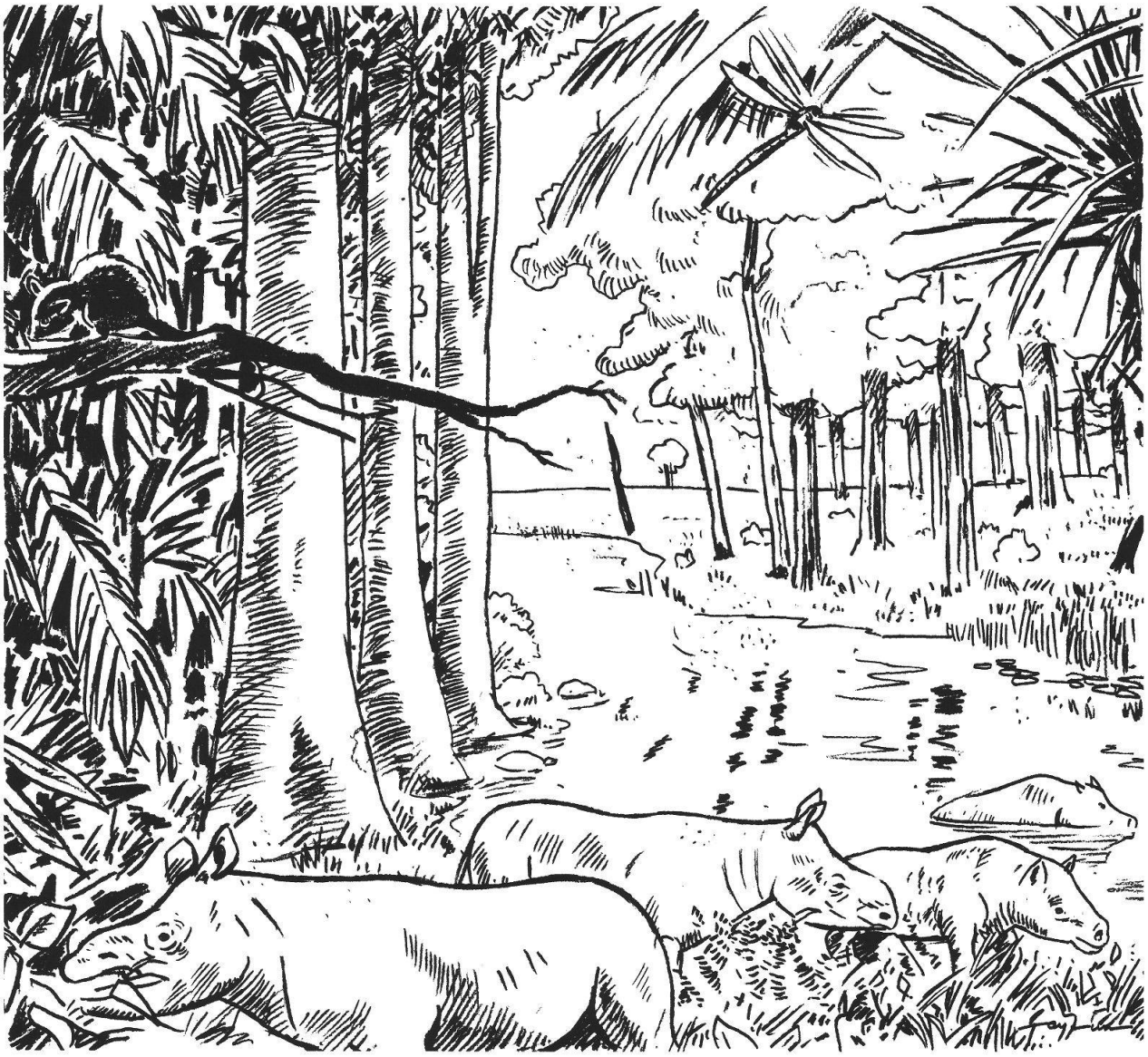


Figure 17 : Reconstitution de la plaine alluviale arborée de Rickenbach, -24 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz). En avant-plan : *Ronzotherium romani* (au milieu) et *Anthracotherium* cf. *magnum* (à droite).

nense (Engesser *et al.*, 1993). Brüttelen et Cheyres sont principalement intéressantes pour leurs faunes de micromammifères à valeur biostratigraphique (Berger, 1985 ; Kälin, 1997a), mais ces localités font également partie de rares sites suisses où la présence de *D. aurelianense* est signalée (Becker, 2003). Les représentants des diacérathères arborent des types anatomiques beaucoup plus lourds et beaucoup moins gracieux que les ronzothères de l'Oligocène. Leur mode de vie est souvent comparé au mode semi-aquatique des hippopotames actuels (Cerdeño & Nieto, 1995 ; Cerdeño, 1998). Cependant, dans le détail, les premiers diacérathères sont encore relativement graciles. On parle volontiers d'un type de locomotion médiportal ou intermédiaire (*D. lamilloquense*, *D.* aff. *lemanense*, *D. lemanense*). Lors de la phase d'explosion de leur diversité, différents types anatomiques coexistent, des vrais marcheurs (*D. asphaltense*, *D. tomerdingense*) aux formes intermédiaires (*D. lemanense* ; fig. 18). Finalement, lorsqu'émergent les dernières espèces de la lignée, seul le type

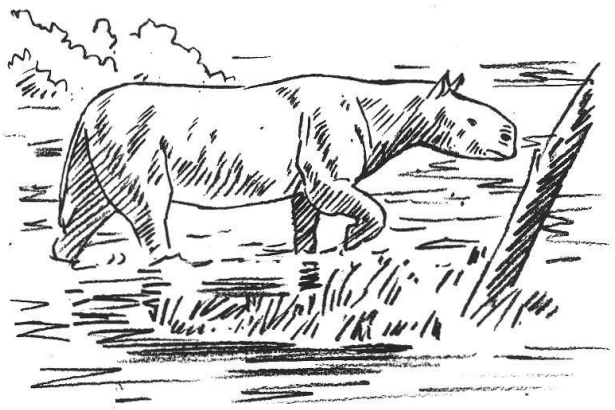


Figure 18 : Esquisse d'un *Diaceratherium lemanense*, le dernier précurseur des rhinocéros marcheurs, -23 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

lourd et pur marcheur est présent (*D. aginense*, *D. aurelianense*). L'évolution écologique et spatio-temporelle de cette lignée aura marqué la transition Oligocène–Miocène par des réponses adaptatives aux pressions climatiques et environnementales. Au début de la « *Terminal Oligocene Crisis* », les formes intermédiaires des diacérathères primitifs semblent encore dépendantes d'environnements forestiers relativement denses et humides, qui ne devaient exister que sous forme de zones refuges. Au début du Miocène, les diversifications des types anatomiques s'apparentent aux différentes niches écologiques présentes dans un environnement en mosaïque (du bushland aux zones forestières). Avec le retour de climats chauds et humides dès l'Aquitanien supérieur (-22,5 Ma ; STEININGER, 1999) et durant le Burdigalien, les classiques diacérathères marcheurs (*D. aginense* et *D. aurelianense*) semblent s'installer dans des environnements forestiers partiellement ouverts et proches de sources d'eau. À la fin du Burdigalien, *D. aurelianense* est présent de la péninsule ibérique jusqu'en Allemagne en passant par la France et la Suisse. Finalement, il y a environ 17,5 millions d'années, un étranglement écologique, provoqué par la combinaison du « *Proboscidean Datum Event* » (TASSY, 1989), de l'amorce du « *Mid-Miocene Climatic Optimum* » (ZACHOS, 2001 ; BÖHME, 2003) et de la compétition avec un nouveau migrant asiatique (BECKER *et al.*, soumis), les brachypothères (« vrais » rhinocéros marcheurs à membres courts), va causer l'extinction des diacérathères. Le détail du « *Proboscidean Datum Event* » et du « *Mid-Miocene Climatic Optimum* » est traité dans le chapitre *Les dinothères et la stabilité du Moyen-Orient*.

FRIBURGOMERYX DE FRIBOURG

Les environnements forestiers oligocènes de l'hémisphère nord étaient dominés par les périssodactyles tels que rhinocéros, chevaux et brontothères. Durant la transition Oligocène–Miocène, alors que les diacérathères répondent tant bien que mal aux pressions climatiques, certains groupes d'artiodactyles, en particulier les ruminants, commencent à prendre les devants pour amorcer leur proche diversification. En effet, les artiodactyles qui comprennent les tylopodes (*e.g.* chameaux), les suiformes et les ruminants se développent principalement après le Miocène moyen, lors de l'expansion des grandes étendues de prairies en Amérique du Nord et en Asie.

Actuellement, on dénombre près de quatre-vingts genres d'artiodactyles contre seulement six genres de périssodactyles. En écologie, ce remplacement est souvent cité comme exemple de compétition à grande échelle, affirmant que les suiformes omnivores et les ruminants sont capables de balayer tout autre herbivore sur leur passage (JANIS, 1976). Pourtant, si l'on retrace les tendances évolutives des périssodactyles et des artiodactyles, il n'existe pas vraiment de preuves que le déclin de l'un ait réellement correspondu à l'essor de l'autre. CIFELLI (1981) suggère qu'artiodactyles et périssodactyles sont relativement indépendants. Ce sont principalement les changements environnementaux et climatiques qui ont favorisé les uns ou les autres, sans qu'il y ait directement

compétition. Cependant, les ruminants sont capables d'extraire plus de valeur nutritive d'une quantité donnée de nourriture, ce qui peut être un gros avantage dans un contexte de pénurie de biomasse liée à une végétation saisonnière (JANIS *et al.*, 2002).

Il y a un peu plus de 22 millions d'années, le Plateau suisse était doté d'un vaste réseau fluviatile alimenté par de grands cônes alluviaux bordant le nord des Alpes. La localité de Wallenried (FR), au centre de ce plateau, a dévoilé une faune très particulière et somme toute typique de l'Aquitanien européen (BECKER *et al.*, 2001). Des restes de petits mammifères (Rodentia et Lagomorpha) ont permis de dater ce gisement du niveau à mammifères MN2 (*Mammal Neogene Zone 2* ; -22,5 à -20,5 Ma ; STEININGER, 1999). Le spectre faunique et végétal présent est caractérisé par une distribution équilibrée d'espèces à affinités aquatiques (crocodiles, certaines tortues), dulcicoles (Cyprinidae, charophytes) et terrestres (mammifères, *Ophisaurus*, Helicidae). Le milieu de vie interprété ressemblait à la vaste plaine d'inondation d'un système fluviatile à méandres. Il était composé de paysages partiellement boisés, se rangeant sous le terme général de « savane ». Le climat à dominance subtropicale humide était marqué par une brève saison sèche ne conduisant probablement jamais à un assèchement complet de la région. Parmi les mammifères, on trouve deux espèces encore primitives de ruminants sans corne ni bois, dont la dentition brachyodonte (faible hauteur de couronne) et sélénodonte (surface abrasive composée de croissants longitudinaux) est typique des broyeurs de feuilles. *Andegameryx* cf. *laugnacensis* était un petit bovoidé d'une quinzaine de kilos prospère dans les milieux forestiers européens du Miocène inférieur. Les restes du deuxième herbivore appartiennent à un cervoidé primitif d'une vingtaine de kilos. Le matériel s'y rapportant est composé principalement de restes dentaires dont la morphologie n'était pas connue jusqu'à sa découverte. Ainsi, l'espèce *Friburgomeryx wallenriedensis* est née en l'honneur de la région de Fribourg et de la localité de Wallenried (fig. 19 ; BECKER *et al.*, 2001).

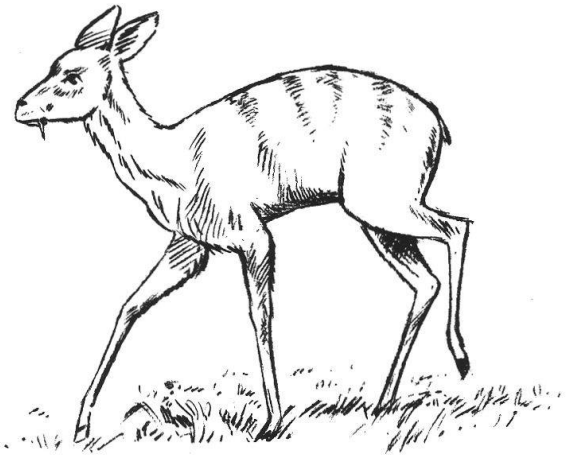


Figure 19 : Esquisse d'un *Friburgomeryx wallenriedensis*, le ruminant primitif de Fribourg, -22 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

Les poids intermédiaires de ces deux ruminants sont caractéristiques des habitats plutôt fermés. La structure de leurs dents est propre à une alimentation mixte peu spécialisée, composée d'une nourriture variée de feuilles dicotylédones, d'arbrisseaux, de plantes herbacées, de fruits et de bourgeons. Ce régime alimentaire, que l'on peut observer chez les espèces actuelles vivant dans les environnements forestiers tropicaux à subtropicaux, montre une proportion de plantes herbacées ingurgitées souvent inférieure à 10 %. De tels ruminants folivores sont souvent bien adaptés à survivre durant la basse saison où la disponibilité de nourriture devient minimale. Les restes de métapodes et de phalanges, bien que rares à Wallenried, permettent quelques considérations morphofonctionnelles. Ils présentent des caractères biométriques typiques des ruminants se déplaçant sur des sols humides et mous. Ce type de sol exige une adaptation à des surfaces de locomotion variées. *A.* cf. *laugnacensis* et *F. wallenriedensis* devaient posséder des membres antérieurs et postérieurs à grande mobilité, permettant aux doigts de s'écarter afin de maximaliser

Figure 20 : Reconstitution de la rivière à méandres de Wallenried (dessin Tayfun Yilmaz). En avant-plan : *Friburgomeryx wallenriedensis* (au milieu) et *Andegameryx* cf. *laugnacensis* (à droite).

les surfaces d'appui. Ils devaient certainement vivre dans un environnement forestier subtropical au sens large, mais en aucun cas dans un environnement complètement ouvert (fig. 20). En ce qui concerne les micromammifères, les cricétidés (Rondentia) et plus spécialement les lagomorphes montrent souvent des adaptations à des climats relativement chauds et secs, alors que les gliridés (Rodentia) confirment la présence d'une couverture forestière (BERGER, 1985). Finalement, la présence de reptiles est un bon indicateur d'une température élevée et constante (très rarement en dessous de 15°C).

LES DINOTHÈRES ET LA STABILITÉ DU MOYEN-ORIENT

Dès le Burdigalien, les faunes mammaliennes européennes de la transition Oligocène–Miocène laissent gentiment la place à un renouvellement faunique typique du Miocène. *Anchitherium* gagne l'Eurasie depuis l'Amérique du Nord par la Béringie, il y a environ 21 millions d'années, pour coloniser les forêts européennes (fig. 21). Ce petit cheval frugivore et folivore, nommé la « bête rapide », possédait trois doigts et des couronnes dentaires basses. Durant la même période, *Ligeromeryx* et *Procervulus*, les premiers cervidés à protobois sont signalés en France et en Allemagne (GENTRY *et al.*, 1999). Puis, il y a environ 18 millions d'années, un événement tectonique et paléobiogéographique majeur marque l'arrivée des premiers proboscidiens en Europe, via un pont terrestre reliant l'Afrique et le sud-ouest de l'Asie. Cette migration va se faire en deux temps avec les arrivées successives des *Gomphotherium* (environ -17,5 Ma) et des *Deinotherium* (environ -16,5 Ma). Cet événement, appelé « *Proboscidean Datum Event* », découle du rapprochement des plaques afro-arabiques (fig. 22 ; ANTUNES, 1989 ; TASSY, 1989 ; ANTOINE *et al.*, 1997 ;

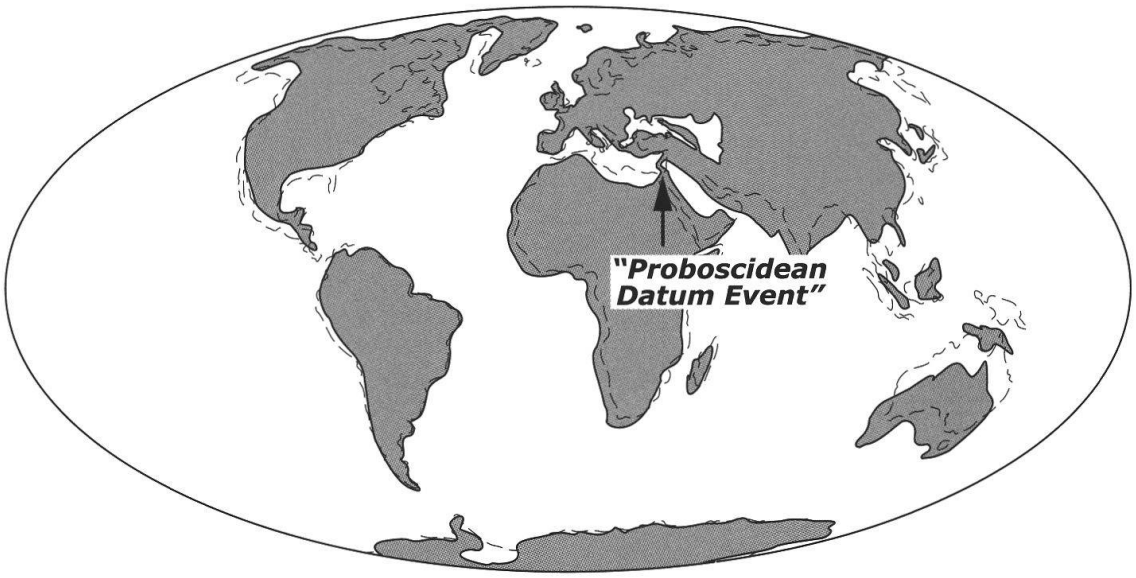


Figure 22 : Carte paléogéographique des terres émergées au Miocène inférieur, -18 millions d'années (modifiée d'après SCOTESE, 1997).

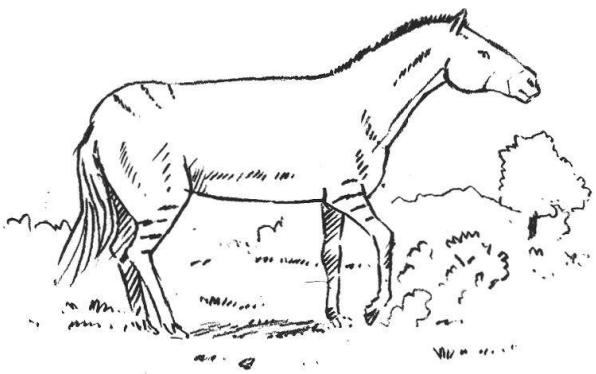


Figure 21 : Esquisse d'un *Anchitherium*, la « bête rapide », -21 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

GÖHLICH, 1999). Il s'ensuit la fermeture de la Téthys, l'arrêt de la circulation océanique équatoriale et une continentalisation des climats sur le pourtour méditerranéen, avec notamment une tendance à la sécheresse et l'apparition d'une nouvelle forme de végétation formée de broussailles épineuses (chaparral). La disparition de ce couloir de migration durant le Langhien (environ -16,0 Ma ; STEININGER, 1999) permet à nouveau une connexion entre la mer indo-pacifique, la Téthys et la Paratéthys ainsi que le développement de climats presque tropicaux (WHYBROW & ANDREWS, 2000). Cette période correspond au « *Mid-Miocene Climatic Optimum* », entre -17 et -15 Ma selon ZACHOS *et al.* (2001). Outre l'arrivée des premiers proboscidiens, le « *Proboscidean Datum Event* » permet également la venue des premiers « singes » en Europe, *Pliopithecus*, il y a environ 15 millions d'années. Par la suite, durant le Miocène supérieur, le rapprochement définitif du bloc afro-arabique et de l'Eurasie stabilise le Moyen-Orient, du moins au niveau tectonique.

En Suisse, dès le Miocène moyen, le climat devient de plus en plus contrasté et une période semi-aride perdure jusqu'au Serravalien (environ -13.0 Ma ; STEININGER, 1999). Dans des dépôts sableux de cet étage, le plus vieux dinothère suisse, *Prodeinotherium bavaricum* (fig. 23), est signalé dans la localité du Montchaibeux (JU ; BACHMANN, 1875 ; STEHLIN, 1914 ; KÄLIN, 1993, 1997b). Cette espèce présente une taille encore relativement petite (2,5 à 3 m au garrot). Son descendant, *Deinotherium giganteum*, est une forme plus évoluée et plus grande (3,5 à 4,5 m au garrot), caractéristique du Miocène supérieur dans toute l'Europe. En fait, les dinothères, dont le milieu de vie est essentiellement forestier, appartiennent à

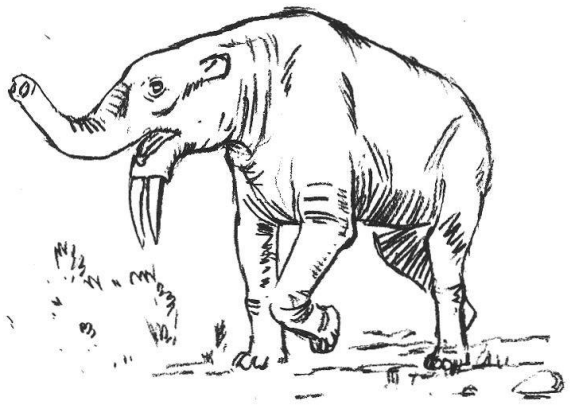


Figure 23 : Esquisse d'un *Prodeinotherium bavaricum*, le précurseur de la « bête terrible », -13 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

l'ordre des proboscidiens au même titre que les éléphants, les mammouths et les gomphothères. Ils se distinguent par la morphologie de leur squelette et particulièrement par leur dentition. Le caractère le plus frappant réside dans la position et la forme de leurs défenses. Elles sont constituées par les incisives supérieures (courbées vers le haut) chez les éléphants, et par les incisives inférieures (courbées vers le bas) chez les dinothères. Toujours durant le Serravalien, une riche faune à peine plus jeune que celle du Montchaibeux a été découverte à Anwil, dans la région bâloise (STHELIN, 1914 ; HÜRZELER, 1939 ; ENGESSER, 1972). La communauté mammalienne, composée notamment d'*Anchitherium* et de *Stenofiber* (castor), montre de fortes affinités avec les milieux forestiers humides. Cet environnement pourrait correspondre aux forêts à feuillage estival de l'« Oehningien » que MAI (1995) inféode à un contexte climatique tempéré chaud (15 ^{0}C de moyenne annuelle) et humide (500 mm/an).

Probablement en lien avec le « *Proboscidean Datum Event* », les primates, qui s'étaient éteints en Europe au début de l'Oligocène, refont une brève apparition durant le Miocène moyen et supérieur. Seule l'espèce *Oreopithecus bambolii* persiste jusqu'à la « Crise du Messinien » (-5 Ma ; voir le chapitre : *Kowalskia*, *Baranomys* et le plissement du Jura) en Italie (KÖHLER *et al.*, 1999). En Suisse, BIEDERMANN (1863), STEHLIN (1914) et HÜRZELER (1954) signalent la présence de *Pliopithecus platyodon* dans les dépôts à lignite du Miocène moyen d'Elgg (ZH). Cette espèce est caractéristique des zones à mammifères MN5-6 (-17,0 à -13,5 Ma ; STEININGER, 1999). Elle est principalement arboricole, aime vivre aux abords de sources d'eau comme les lacs ou les marécages et est spécialisée dans une nourriture à base de feuilles.

HIPPARION RÉGLÉ COMME UNE HORLOGE

Une nouvelle détérioration climatique globale a lieu à la fin du Miocène moyen, il y a environ 12 millions d'années. Les températures chutent brutalement, les climats se contrastent de plus en plus, l'Antarctique oriental se recouvre d'une épaisse calotte glaciaire et le niveau marin global s'abaisse (JANIS, 1989 ; WHYBROW & ANDREWS, 2000 ; ZACHOS *et al.*, 2001). Le climat d'Europe occidentale demeure à forte connotation tempérée, contrôlant des environnements forestiers à feuillage estival (MAI, 1995). À la base du Miocène supérieur (-11,1 Ma ; STEININGER, 1999), l'Amérique du Nord et l'Eurasie sont à nouveau reliées par la Béringie. La réactivation de ce couloir migratoire est à l'origine d'un événement paléobiogéographique : la dispersion sur l'ensemble des continents holartiques du « petit cheval » originaire d'Amérique du Nord, l'hipparion (fig. 24 ; MACFADDEN, 1992). Cette colonisation supposée synchrone est appelée « *Hipparion Datum Event* » (BERGGREN & VAN COUVERING, 1974) et marque la base de la zone à mammifères MN9 (-11,1 à -9,7 Ma ; STEININGER, 1999). Sitôt arrivés en Afrique du Nord, les hipparions holarctiques se répandent immédiatement sur l'ensemble du continent africain, pour y rester jusqu'au début du Pléistocène, il y a moins de 2 millions d'années (KOUFOS *et al.*, 2005). En Europe occidentale, le premier

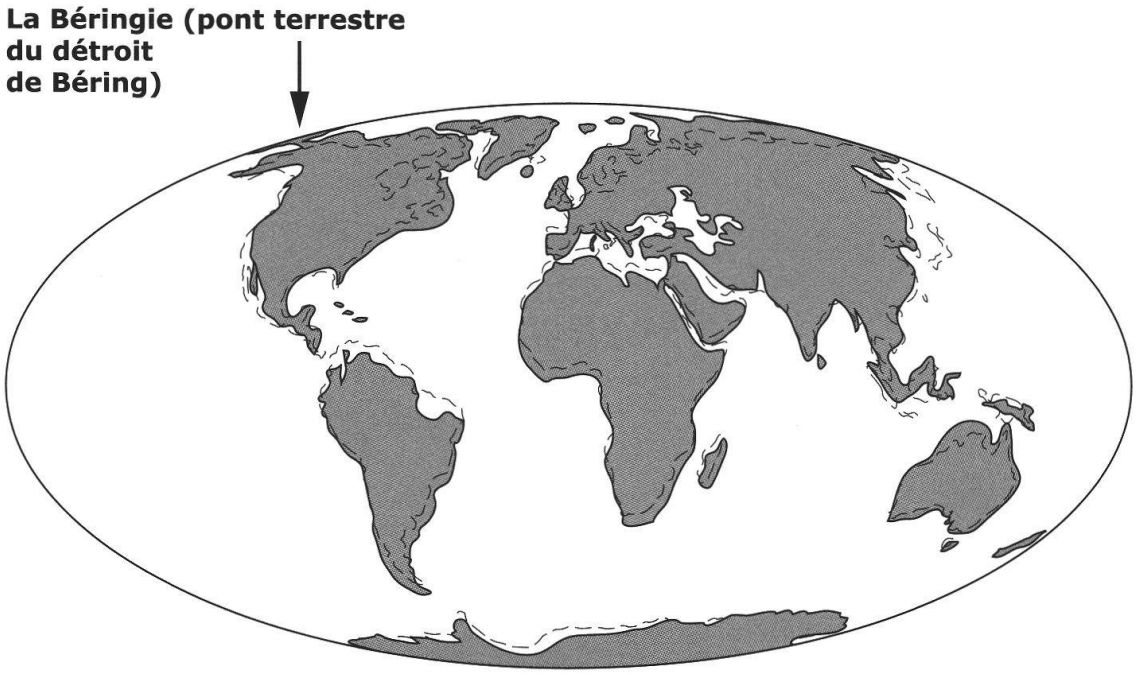


Figure 24 : Carte paléogéographique des terres émergées au Miocène supérieur, -11 millions d'années (modifiée d'après SCOTESE, 1997).

hipparion signalé s'appelle *Hippotherium primigenium*. On trouve également cette espèce en Europe orientale, en Algérie et en Mongolie. L'*Hippotherium primigenium* de la localité allemande d'Höwenegg, au nord-ouest du lac de Constance, est datée à -10,8 ± 0,4 Ma (datation radiométrique ; KRIJGSMAN *et al.*, 1996). Il est probablement un des plus vieux représentants du groupe en Europe et possède des caractères archaïques qui le placent près du début de la radiation des hipparions dans tout l'Ancien Monde (BERNOR *et al.*, 1997).

Les seuls restes helvétiques d'hipparions ont été signalés à Charmoille (JU), dans la partie orientale de l'Ajoie (STEHLIN, 1914 ; SCHÄFER, 1961 ; LINIGER, 1967). Ce gisement, découvert au début du siècle passé, constitue le plus beau gisement à grands mammifères de Suisse. Une quinzaine d'espèces différentes y ont été décrites, dont une incroyable faune de mégaherbivores. Les sédiments qui le constituent sont composés essentiellement de sables et de marnes déposés dans la partie distale d'un vaste cône de déjection issu des Vosges. Cette localité est datée de la zone à mammifères MN9 grâce notamment à la présence d'*H. primigenium*. Elle représente à l'heure actuelle, avec la faune à micromammifères du Nebelbergweg, l'un des deux plus jeunes affleurements datés du Bassin molassique suisse (KÄLIN, 1993, 1997b ; KÄLIN & ENGESSER, 2001). La communauté mammalienne de Charmoille, très proche de celle des célèbres gisements allemands d'Eppelsheim (GUÉRIN, 1980 ; FRANZEN, 2000) et d'Höwenegg (HÜNERMANN, 1989 ; ZAPFE, 1989 ; BERNOR *et al.*, 1997), évoque une faune typique du Miocène supérieur européen. *Hippotherium primigenium* était un petit cheval tridactyle de la taille d'un poney (fig. 25). Sa denture présente des hauteurs de couronnes élevées, résistant bien à l'abrasion. Ses doigts latéraux sont moins développés que chez les *Anchitherium* du Miocène inférieur. Le poids du corps reposait essentiellement sur le doigt central, ce qui facilite les déplacements dans les espaces ouverts. Cependant, le régime alimentaire de ce petit cheval semblait être encore adapté à celui d'un folivore, ce qui suggère

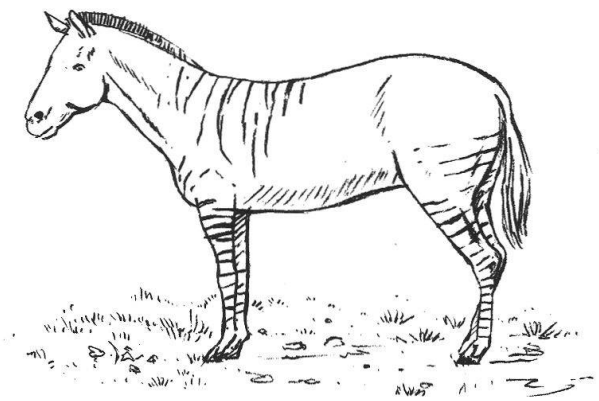


Figure 25 : Esquisse d'un *Hippotherium primigenium*, le petit cheval à trois doigts, -11 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

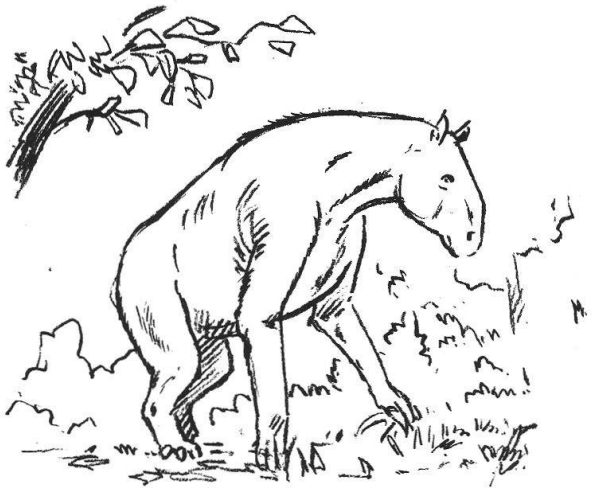


Figure 26 : Esquisse d'un *Chalicotherium goldfussi*, le « cheval-gorille », -11 millions d'années (dessin Tayfun Yilmaz).

tout de même un biotope plutôt boisé (BERNOR *et al.*, 1997). Parmi les autres grands herbivores emblématiques qui habitaient, il y a près de 11 millions d'années, les forêts tempérées chaudes et humides de cette région, on note encore *Chalicotherium goldfussi*, *Aceratherium incisivum* et *Deinotherium giganteum* (SCHÄFER, 1961 ; SCHÄFER & ZAPFE, 1971 ; KÄLIN, 1997b ; BECKER, 2003). *Chalicotherium goldfussi* appartient au groupe des chalicothères, périssodactyles arrivés en Europe lors de la « Grande Coupure ». Ce grand mammifère herbivore, surnommé également « cheval gorille », était un animal tout à fait étrange. Son arrière-train ressemblait à celui d'un paresseux et sa tête à celle d'un cheval, alors que ses bras allongés lui donnaient une stature comparable à celle d'un gorille (fig. 26). Muni de pattes antérieures griffues, il était capable de se tenir debout, par instants, pouvant ainsi atteindre une hauteur de trois à quatre mètres. La mécanique de ses membres antérieurs devait probablement lui permettre d'arracher les branches et les feuilles de grands arbres et peut-être même d'amener de la nourriture jusqu'à sa bouche. *Aceratherium incisivum*, littéralement « bête sans corne à incisives », était un rhinocéros de taille moyenne, sans corne, mais avec une lèvre supérieure préhensile comme chez les tapirs actuels. Il vivait de préférence dans des biotopes à dominante forestière avec tendance palustre ou lacustre. Finalement, *D. giganteum*, la « gigantesque bête terrible », représente l'héritier naturel des niches écologiques du *P. bavaricum* du Montchaibeux (voir le chapitre : *Les dinothères et la stabilité du Moyen-Orient*).

Le continent africain, conjointement à la radiation des hipparions sur ses terres, va également être le théâtre de l'émergence de la lignée des hominidés. Durant le Miocène supérieur, les environnements boisés et humides d'Afrique de l'Est et les paysages diversifiés du Tchad (lacs, cours d'eau, marécages, îlots forestiers, savanes arborées, prairies herbeuses) ont vu apparaître les premiers hominidés près de 3 millions d'années avant les premiers australopithèques (*Australopithecus anamensis* ; -4 Ma ; Kenya ; LEAKEY *et al.*, 1995). *Sahelanthropus tchadensis*, baptisé « Toumaï » ou « espoir de vie », est le plus vieil hominidé connu (BRUNET *et al.*, 2002, 2005). Son âge respectable de près de 7 millions d'années a pratiquement doublé la longueur dans le temps des racines de l'homme, alors que son origine tchadienne, à l'ouest du rift est-africain, a complètement relancé les

débats sur notre origine, infirmant la théorie de l'*East Side Story* du paléoanthropologue français YVES COPPENS (1975, 1983). Ce dernier expliquait la séparation entre les hominidés et les grands singes par la formation du rift est-africain : à l'ouest, la forêt dense et humide aurait vu le développement des chimpanzés et des gorilles, tandis qu'à l'est un paysage de savane aurait favorisé l'émergence des australopithèques, puis des premiers représentants du genre *Homo*.

KOWALSKIA, BARANOMYS ET LE PLISSEMENT DU JURA

À la fin du Miocène et durant le Pliocène, une série d'événements tectoniques, écologiques et biogéographiques majeurs vont marquer l'ensemble de la planète. Le refroidissement global déjà en vigueur au début du Néogène continue à progresser. L'Antarctique occidental et l'Arctique connaissent une légère expansion des calottes glaciaires et le niveau global des océans s'abaisse considérablement. Pendant le Messinien (fin du Miocène supérieur), entre -7,2 et -5,3 millions d'années (GRADSTEIN *et al.*, 2004), la Méditerranée est complètement isolée suite à la fermeture du détroit de Gibraltar. Victime d'un déficit hydrique et d'une restriction des échanges avec le réservoir océanique, elle subit une grave crise environnementale qui débute il y a près de 6 millions d'années. Cet événement, appelé « Crise de salinité » ou « Crise du Messinien », se traduit par l'installation d'une mosaïque de lagunes sursalées, entourées de vastes aires émergées, ravinées et souvent encroûtées de sel (ROUCHY & SAINT-MARTIN, 1992). La faune et la flore méditerranéennes sont profondément affectées avant d'être restaurées lors du retour très rapide des conditions marines, grâce à la réouverture du détroit de Gibraltar à la limite Miocène/Pliocène (-5,3 Ma ; GRADSTEIN *et al.*, 2004). Par la suite, le Pliocène inférieur est marqué par une légère tendance au réchauffement jusqu'à -3,2 millions d'années. C'est alors que les glaciations de l'hémisphère nord s'amorcent (ZACHOS *et al.*, 2001) et que les biomes continentaux prennent un aspect très semblable à celui d'aujourd'hui. D'ailleurs, certains auteurs n'hésitent pas à parler du Pliocène comme un « avant-goût des grandes glaciations » (VIGNEAU-HERMELLIN, 2000) ou même comme la « fin d'un monde » (AGUSTÍ & ANTÓN, 2002). La toundra et la taïga commencent à se développer dans les régions polaires, le reste de l'hémisphère nord étant dominé par des forêts et des prairies tempérées. Plus au sud, des déserts font leur apparition et la majeure partie des continents austraux est dominée par des forêts et des prairies tropicales.

L'époque du Pliocène (-5,3 à -1,8 Ma ; GRADSTEIN *et al.*, 2004) coïncide avec l'époque des australopithèques et des premiers représentants du genre *Homo* en Afrique, des grands échanges fauniques américains et du développement du cheval moderne en Europe. Entre -4,0 et -2,5 millions d'années, six espèces d'australopithèques vont en partie cohabiter et se succéder entre le Tchad, l'Afrique orientale et l'Afrique du Sud, dont Lucy (*Australopithecus afarensis* ; Éthiopie ; JOHANSON *et al.*, 1978) et Abel (*Australopithecus bahrelghazali* ; Tchad ; BRUNET *et al.*, 1995, 1996). Vers -2,5 millions d'années, *Homo habilis et Homo rudolfensis*, esquissent le début de la radiation des premiers hominidés aptes à fabriquer des outils (PICQ, 2001). Il y a 3 millions d'années, l'Isthme de Panama se forme dans le Nouveau Monde et réunit les Amériques du Nord et du Sud (fig. 27). Les mammifères sud-américains, après plus de 50 millions d'années d'isolement, entrent en contact avec leurs homologues nordiques. Ratons laveurs, écureuils, cerfs, lapins, chiens, chevaux, chameaux, ours, pumas, félins à dents de sabre et mastodontes migrent vers le sud, alors qu'opossums, tatous, glyptodontes, paresseux géants, fourmiliers, singes et porcs-épics s'installent au nord. Cette grande vague migratoire est appelée « *The Great American Interchange* » (MARSHALL,

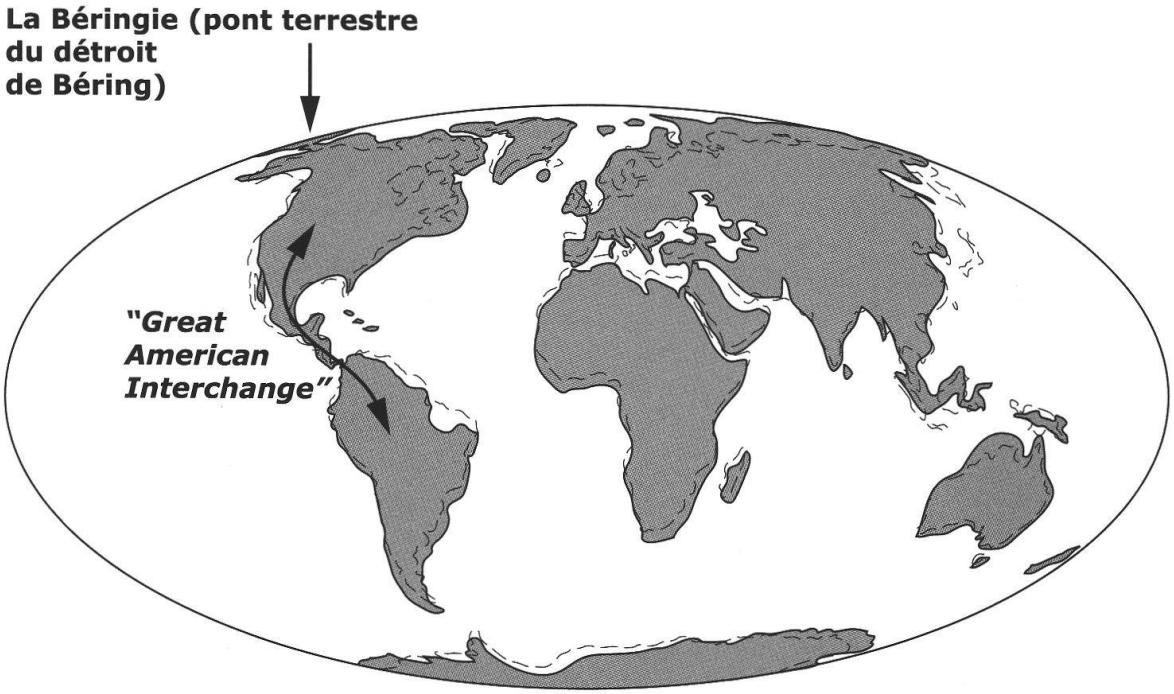


Figure 27 : Carte paléogéographique des terres émergées au Pliocène, -3 millions d'années (modifiée d'après SCOTESE, 1997).

1988). Contrairement aux idées reçues, ce ne sont pas les envahisseurs nordiques « supérieurs » qui vont causer l'extinction de nombreux groupes de mammifères sud-américains. L'Amérique du Sud ne subit que de très légères pertes et la plupart des mammifères nouvellement arrivés parviennent à s'insérer dans des niches écologiques vacantes, sans causer d'extinctions. Les groupes de mammifères sud-américains aujourd'hui disparus étaient soit déjà en voie d'extinction ou disparurent près de 2,5 millions d'années plus tard, au Pléistocène supérieur (BENTON, 2005). Depuis l'Amérique du Nord, le genre *Equus* traverse la Béringie à la fin du Pliocène et remplace les hipparions moins grands et moins souples. Il donnera naissance au cheval moderne en Europe, le zèbre en Afrique et l'hémione en Asie (VIGNEAU-HERMELLIN, 2000). Les autres représentants du groupe des périssodactyles déclinent fortement, seuls quelques chalicothères, tapirs et rhinocéros subsistent. Les grands ongulés artiodactyles comme les cerfs, les girafes et les bovidés, capables de résister aux périodes de pénuries alimentaires, s'en sortent bien mieux.

Et la Suisse durant le Pliocène ? Le sol helvétique est pratiquement dépourvu de tout enregistrement sédimentaire et fossilifère. Les Alpes sont pratiquement en place et le Jura est en phase terminale de plissement, alors que la sédimentation dans le Bassin Molassique, scellée par les niveaux à hipparion de Charmoille, était déjà terminée à la base du Miocène supérieur. Les seuls gisements à mammifères pliocènes sont ceux de la fente karstique de la galerie de reconnaissance du tunnel routier sous la Vue-des-Alpes (NE) et des dépôts fluvioglaciaires d'Irchel (ZH). La faune de micromammifères de la Vue-des-Alpes, datée du Pliocène inférieur, comprend une vingtaine de taxons (BOLLIGER *et al.*, 1993). Elle est composée entre autres de campagnols (*Mimomys*), de mulots (*Apodemus*) et de hamsters (*Kowalskia*, *Baranomys*) qui ont permis une datation à la zone à mammifères MN15 (-4,2 à -3,6 Ma ; FEJFAR *et al.*, 1998). Ce gisement est exceptionnel pour la

Suisse et même pour les régions au nord des Alpes, car les faunes de micromammifères de cet âge y sont très rares. La communauté mammalienne de la Vue-des-Alpes montre une affinité avec les faunes contemporaines d'Europe centrale, alors que les faunes méditerranéennes sont très différentes. Les restes de dents et d'os découverts seraient le produit de chasse de rapaces nocturnes qui auraient accumulé leurs pelotes de réjection dans un abri-sous-roche, un puits de surface ou une galerie d'entrée. Par la suite, les eaux de surface, qui empruntent temporairement le système karstique, dissocient les pelotes de réjection, mélangent les fossiles au sédiment amené de l'extérieur et enfin transportent le tout jusque dans des zones éloignées et profondes du système karstique. L'assemblage est homogène, il ne comprend pas de formes remaniées plus anciennes ou plus récentes et semble donner une image, bien sûr incomplète, de la faune contemporaine de l'ultime phase de colmatage du réseau karstique profond. Certains taxons présents ont permis d'esquisser grossièrement un paysage forestier (gliridés) humide (soricidés) et dense (*Apodemus*). Les dépôts fluvio-glaciaires d'Irchel ont également révélé quelques restes de micromammifères – des campagnols (*Mimomys*) et des lemmings (*Lemmus*) – qui ont permis d'attribuer ce gisement au Pliocène terminal (MN17 ; Bolliger *et al.*, 1996 ; -2,4 à -1,9 selon Fejfar *et al.*, 1998). L'environnement plutôt froid et ouvert ainsi que la datation, tous deux déduits de cette faune, s'accordent relativement bien avec le changement de dynamique sédimentaire qui s'opère vers -2,6 millions d'années et qui marque les premiers signes de refroidissement à travers la planète (Braillard, 2005), quelques 800 000 ans avant le début formel du Quaternaire (-1,81 Ma ; Gradstein *et al.*, 2004). Irchel représente le premier enregistrement sédimentaire et fossilifère lié aux glaciers alpins en Suisse. Par conséquent, la faune à micromammifères de la Vue-des-Alpes pose un jalon unique entre les derniers sédiments molassiques fossilifères (gisement à hipparion de Charmoille ; voir le chapitre : *Hipparion réglé comme une horloge*) et les premiers dépôts fluvio-glaciaires d'Irchel. Les données biostratigraphiques et sédimentologiques du remplissage de la Vue-des-Alpes ont permis des considérations sur la chronologie du plissement du Jura. Les matériaux de remplissage du karst révèlent un caractère résiduel très affirmé qui témoigne d'une longue altération, en climat plutôt chaud et humide. Ces observations s'accordent avec le contexte climatique qui régnait durant le Pliocène inférieur, avant la détérioration de la fin du Pliocène et des temps glaciaires (Zachos *et al.*, 2001). Le sédiment, dépourvu d'éléments détritiques molassi-

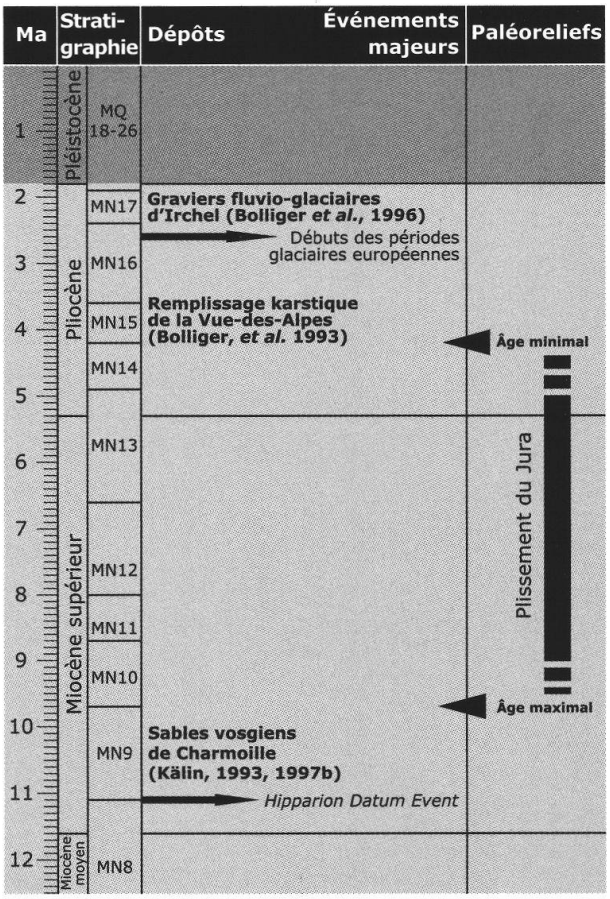


Figure 28 : Stratigraphie synthétique du plissement du Jura basée sur des données biostratigraphiques, sédimentaires et tectoniques (d'après Bolliger *et al.*, 1993 ; Kälin 1993, 1997b ; Kemna & Becker-Haumann 2003 ; Braillard, 2006).

ques ou glaciaires, ne montre pas la moindre trace de déformation. Ce remplissage est probablement postérieur à la dernière étape du plissement jurassien dans cette région. Cet événement tectonique est donc plus ancien que la zone à mammifères MN15, c'est-à-dire plus vieux que 4 millions d'années environ. Cette donnée, combinée avec l'âge maximal du plissement du Jura, permet de préciser un intervalle de temps entre -9,7 et -4,2 millions d'années. En effet, les sables vosgiens de Charmoille, correspondant à la biozone MN9 (-11.1 à -9.7 Ma ; STEININGER, 1999), sont les derniers sédiments connus à s'être déposés avant la dernière phase de plissement, il y a environ 11 millions d'années (KÄLIN, 1997b ; fig. 28).

LES MAMMOUTHS JETTENT UN FROID

Le Quaternaire, dernière période de l'histoire du globe, se divise en deux époques : le Pléistocène et l'Holocène. Cette dernière, qui a débuté il y a 11 500 ans, correspond à l'interglaciaire dans lequel nous vivons actuellement, alors que la base du Quaternaire est située traditionnellement à la limite Pliocène/Pléistocène (-1,81 Ma ; GRADSTEIN *et al.*, 2004). Dès cette limite, l'histoire des mammifères est largement imprégnée par des oscillations climatiques extrêmes, au rythme d'un cycle glaciaire tous les 100 000 ans. Chaque glaciation, plus ou moins marquée, dure environ 80 000 ans avant de laisser la place, pendant quelques 20 000 ans, à une période interglaciaire plus chaude. Durant les périodes froides, une calotte glaciaire d'une épaisseur allant jusqu'à 3 000 mètres occupe une grande partie de l'hémisphère nord (Groenland, Amérique du Nord, Sibérie). Les températures descendent jusqu'à -30 °C l'hiver et le niveau des océans s'abaisse d'une centaine de mètres, favorisant des voies migratoires. L'agencement des terres émergées montre une configuration moderne des continents et les contacts entre l'Amérique du Nord, l'Eurasie et l'Afrique ne se font plus qu'épisodiquement. De nombreuses régions de l'hémisphère nord sont marquées par l'extension de prairies froides et arides, alors que les territoires austraux sont dominés par des savanes sèches et des déserts (DEBROISE, 2000). Mammouths (*Mammuthus primigenius*), bisons des steppes (*Bison priscus*) et rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*) vont alors suivre l'extension des steppes froides jusque dans les régions méridionales. Durant les interglaciaires, des forêts tempérées recouvrent des territoires immenses. Des communautés de mammifères composées d'hippopotames (*Hippopotamus antiquus*), d'éléphants des forêts (*Elephas antiquus*) ou encore d'ours bruns (*Ursus arctos*) occupent des régions aussi nordiques que les berges de la Tamise en Angleterre, alors que les mammouths et consorts se retirent dans des zones restreintes, nommées refuges, par exemple dans le nord sibérien (GUÉRIN & PATOU-MATHIS, 1996 ; LISTER, 2004).

Les deux lignées emblématiques des mammifères pléistocènes sont celles du mammouth et de l'homme. Les mammouths sont des animaux mythiques contemporains de l'homme préhistorique, qui ont de tout temps fait rêver les paléontologues, au même titre que les dinosaures et les hominidés. Ils appartiennent à la même famille que les éléphants africains et asiatiques actuels, et en sont d'ailleurs les derniers représentants dans nos régions. Ils sont, comme l'homme, originaires d'Afrique. Durant le Pliocène, les premiers mammouths (*Mammuthus subplanifrons*) occupent les environnements tropicaux d'Afrique du Sud, il y a plus de 4 millions d'années. Puis entre -3 et -4 millions d'années, *Mammuthus africanavus* atteint les régions subsahariennes, l'Afrique du Nord et l'Afrique Orientale. Enfin, à l'aube du Quaternaire, lorsque les premiers signes de refroidissement se font ressentir en Europe, les mammouths quittent le continent africain et *Mammuthus meridionalis*, un des plus grands mammouths ayant jamais existé, apparaît en Europe

(- 2,6 Ma ; Angleterre, Italie, Roumanie). De cette espèce descendent les mammouths américains (*Mammuthus columbi* et *Mammuthus exilis*) et probablement le mammouth des steppes (*Mammuthus trogontherii*) qui vécut en Eurasie entre -600 000 ans et -150 000 ans. Le « vrai » mammouth adapté au froid s'appelle *Mammuthus primigenius*, nommé populairement mammouth à toison laineuse. Il apparaît, il y a 500 000 ans, à l'est de la Sibérie et se répand sur tout le continent eurasiatique et même en Amérique du Nord via la Béringie, il y a 130 000 ans. L'extinction des mammouths intervient, il y a environ 10 000 ans, juste après une dernière et éphémère phase froide nommée Dryas. Cependant, certains spécimens de petite taille auraient survécu sur l'île de Wrangel, au large du nord-est sibérien, jusqu'à -3 700 ans (fig. 29 ; TASSY, 2004).

Quant à la lignée des hominidés, conjointement aux premiers représentants du genre *Homo* (*H. habilis* et *H. rudolfensis*), les paranthropes ou « australopithèques robustes » survivent en Afrique jusqu'à -1 million d'années (*Paranthropus robustus* ; PICQ, 2001). En Géorgie, aux portes

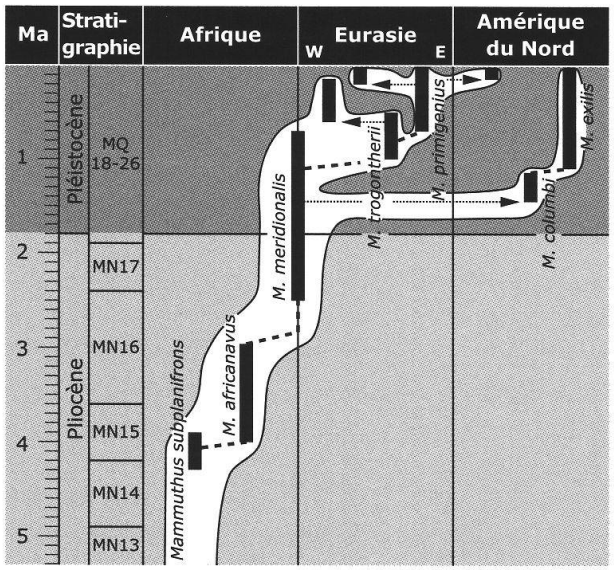


Figure 29 : Schéma illustrant l'évolution et la dispersion du genre *Mammuthus* (modifié d'après TASSY, 2004).

de l'Europe, LORDKIPANIDZE *et al.* (2007) signalent une des premières présences du genre *Homo* hors d'Afrique dans le site de Dmanisi (-1,77 Ma ; cf. *H. habilis*). Les nombreux restes décrits semblent appartenir à une forme intermédiaire entre l'*H. habilis* africain et les formes plus évoluées d'*H. erectus*. À peine plus tôt (-1,9 Ma), mais en Afrique, *Homo ergaster* abandonne définitivement le comportement encore partiellement arboricole de ses prédécesseurs et devient le premier « homme grand » à allure gracile. Entre -1,5 et -0,5 million d'années, un schéma récent suppose une lignée *H. ergaster – H. erectus* en Asie et une lignée *H. ergaster – H. heidelbergensis* dans la partie occidentale de l'Ancien Monde (fig. 30 ; HUBLIN, 2001). Ces derniers, découverts initialement en Europe, mais par après également en Afrique et en Asie occidentale, seraient à l'origine des hommes de Néandertal et peut-être même des hommes modernes. *Homo erectus*, d'une forme moins gracile, serait quant à lui limité à des populations pléistocènes (-1,1 à -0,3 Ma) ayant précédé l'arrivée de l'*H. sapiens* en Extrême-Orient (Qafeh en Israël ; environ -100 000 ans ; SCHWARCZ *et al.*, 1988). Le plus ancien *H. sapiens* a été découvert en Éthiopie dans la vallée de l'Omo et est daté à -195 000 ans (MACDOUGALL *et al.*, 2005). Cette présence en Afrique du plus vieil homme moderne connu jusqu'à aujourd'hui renforce la théorie dite *« Out of Africa »*, selon laquelle tous les hommes modernes partagent une origine commune récente en Afrique (STRINGER *et al.*, 1996 ; MANICA *et al.*, 2007). En Europe, le premier *H. sapiens* serait apparu il y a 46 000 ans dans les Balkans (MELLARS, 2006), alors que l'on retrouve le célèbre homme de Cromagnon en France il y a 35 000 ans. Quant à *H. neanderthalensis*, issu d'*H. heidelbergensis* européen, son plus vieux représentant est signalé en Espagne dans le site de Sima de los Huesos daté à environ -500 000 ans (ARSUAGA *et al.*, 1997). Il représente l'espèce du genre *Homo* strictement euro-

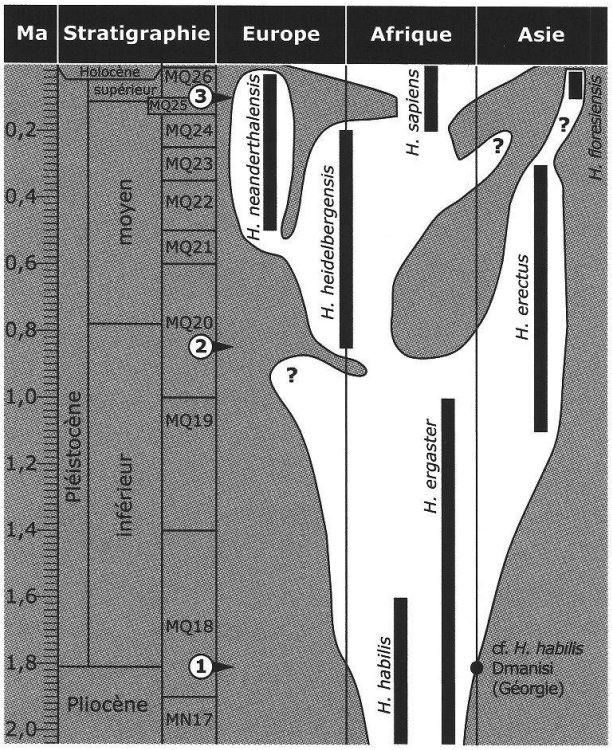


Figure 30 : Schéma illustrant l'évolution du genre *Homo* selon une lignée *Homo ergaster – Homo erectus* en Asie et une lignée *Homo ergaster – Homo heidelbergensis* en Europe (modifié d'après HUBLIN, 2001). Ce schéma s'oppose au shéma classique qui stipule une seule lignée *Homo ergaster – Homo erctus – Homo sapiens*. Les récentes découvertes de cf. *Homo habilis* de Dmanisi (Géorgie ; LORDKIPANIDZE *et al.*, 2007) et de *Homo floresiensis* de Flores (Java ; BROWN *et al.*, 2004) sont intégrées. Les 3 vagues de migrations hors d'Afrique du genre *Homo* sont figurées : **1.** cf. *H. habilis* de Dmanisi aux portes de l'Europe (Géorgie) et *H. erctus* en Asie (-1,8 Ma) ; **2.** *H. heidelbergensis* en Europe (-0,9 Ma) ; **3.** *H. sapiens* au Moyen-Orient (-0,1 Ma) puis dans les Balkans (-0,046 Ma). C'est sur cette trosième vague de migrations qu'est fondée l'hypothèse de l'origine unique ou *« Out of Africa »*, qui situe le départ de la civilisation humaine dans un berceau africain (STRINGER *et al.*, 1996 ; MANICA *et al.*, 2007).

péenne et aurait pu côtoyer *H. sapiens* jusqu'à -28 000 ans (FINLAYSON *et al.*, 2006). Certains auteurs préfèrent chercher l'origine d'*H. neanderthalensis* auprès d'une espèce ancestrale, *H. antecessor*, au lieu d'*H. heidelbergensis* européen. Des restes de prénéanderthaliens datés à environ -800 000 ans et déterminés comme *H. antecessor* ont été signalés dans les sites de Gran Dolina en Espagne (BERMÙDEZ DE CASTRO *et al.*, 1997) et de Ceprano en Italie (MANZI *et al.*, 2001). Finalement, nous pouvons encore signaler la récente découverte d'hominidés nains nommés *Homo floresiensis* dans la grotte de Liang Bua sur l'île de Flores (est de Java ; BROWN *et al.*, 2004). Cette nouvelle espèce aurait vécu ente -95 000 et -12 000 ans. Elle mesure à peine un mètre de hauteur et suppose une évolution insulaire d'*Homo erectus*.

En Suisse, les restes de mammouths et de faunes glaciaires correspondent en principe au Pléistocène supérieur et sont concentrés essentiellement dans les régions au nord des Alpes. Les gisements les plus connus sont ceux de Praz-Rodet (VD) et de Niederweningen (ZH). Le *M. primigenius* de Praz-Rodet était piégé dans des graviers fluvio-glaciaires du Pléistocène terminal. Le matériel découvert correspond au squelette d'un individu juvénile, complet à près de 80 % (WEIDMANN, 1969). De récentes analyses au radiocarbone donnent un âge d'environ -16 300 ans (RIOND, 2007). Cette datation place le mammouth de Praz-Rodet parmi les derniers représentants d'Europe occidentale (STUART *et al.*, 2002). Il est également considéré, avec le rhinocéros laineux de Vaumarcus (NE), daté à environ -16 800 ans (datation radiocarbone calibrée d'après les données de MOREL & HUG, 1996), comme le plus récent mégaherbivore glaciaire de Suisse. Le contexte fossilifère de la localité de Niederweningen est complètement différent. Plusieurs individus ont été piégés dans une vaste tourbière datée à près de -45 000 ans. Ce site historique était déjà connu à la fin du XIXe siècle. En 2003 et 2004, de nouvelles fouilles ont été menées et ont permis la découverte d'un squelette complet à 50 % d'un *M. primigenius* adulte (FURRER *et al.*, 2007). Dans un système sédimentaire différent des graviers fluvio-glaciaires

et des tourbières, le modelé karstique du plateau d'Ajoie dans le Jura a permis l'accumulation de nombreux restes de faune glaciaire dans des dolines. Ces dépressions circulaires ont fonctionné comme des pièges naturels à fossiles de mammouths et autres grands mammifères lors de la dernière glaciation, entre -115 000 et -10 000 ans. Cependant, en raison de la dynamique sédimentaire des dolines (ruissellement, sous tirage...), le matériel mis au jour ne se trouve qu'en éléments isolés. La Combe de Vâ Tche Tchâ (JU), au même titre que Praz-Rodet et Niederweningen, mérite d'être citée dans cet article. Ce site a révélé près d'une demi-douzaine de dolines dans lesquelles ont été systématiquement mis au jour des restes d'une faune glaciaire datée à environ -35 000 ans. Si l'on se réfère aux restes de mammouths congelés de Sibérie et d'Alaska, les grands *M. primigenius* de la Combe de Vâ Tche Tchâ devaient mesurer plus de 3 m au garrot pour un poids de 4 à 6 tonnes. Ils possédaient une épaisse fourrure brun-roux composée de longs poils de plus d'un mètre de long, pendant sous leur ventre. Leur profil était marqué par une bosse de graisse au sommet de leur crâne et une autre sur leur garrot, ainsi que par un dos fortement incliné vers l'arrière. Leurs incisives supérieures étaient transformées en défenses spiralées vers l'extérieur. Elles pouvaient atteindre une longueur de 4,5 m pour un poids de près de 120 kg (fig. 31). Leurs arrières-dents se composaient, à l'image des éléphants actuels, de six générations successives de gigantesques molaires sur chacune de leurs demi-mâchoires, leur procurant le statut de véritable machine à broyer les végétaux. Chaque jour, ils pouvaient ingurgiter jusqu'à 300 kg de graminées, de fougères, de mousses et de divers rameaux (Guérin & Patou-Mathis, 1996). Grégaires, ils vivaient dans de vastes prairies ou steppes froides et arides à rares bouquets d'arbres, de buissons et de fourrés. Ils étaient accompagnés des classiques rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*),

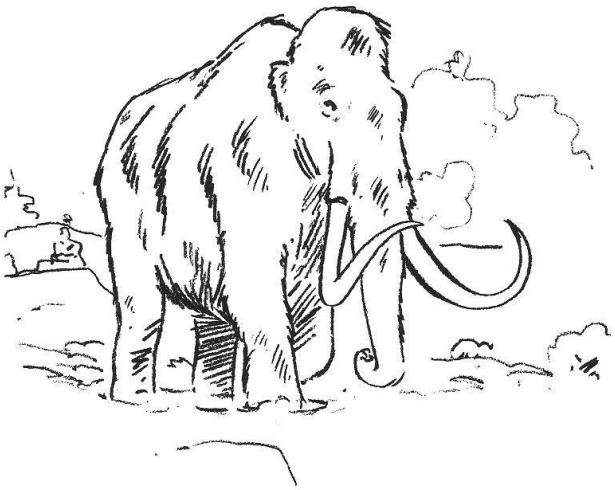


Figure 31 : Esquisse d'un *Mammuthus primigenius*, le dernier représentant de la lignée des mammouths (dessin Tayfun Yilmaz).

bisons des steppes (*Bison priscus*), chevaux sauvages (*Equus caballus germanicus*) et de rongeurs tels que des lemmings (*Lemmus* sp.) et des campagnols (*Arvicola* sp.). Ce spectre faunique, composé de mégaherbivores (>1000 kg) et de grands herbivores (>100 kg) purs brouteurs, mais a priori dépourvu de formes intermédiaires (10 à 100 kg), semble très cohérent avec les milieux « steppiques » de l'époque (étés frais, hivers froids et végétation saisonnière abondante, mais en grande partie dépourvue d'arbres). La microfaune semble certes adaptée aux zones ouvertes, mais pourrait tout de même indiquer un environnement partiellement humide. Cette communauté pourrait s'accorder avec un interstade, peut-être l'interstade de Denekamp (environ -35 000 ans ; Van Vliet-Lanoë & Guillocheau, 1995), un peu plus clément, aux conditions climatiques boréales et aux précipitations continentales (fig. 32).

En ce qui concerne l'homme, les premiers habitants indigènes suisses appartiennent au groupe des néandertaliens, dont la culture dans nos régions a été baptisée Moustérien. On en a retrouvé des traces dans les grottes de Cotencher près de Neuchâtel (Dubois & Stehlin, 1933 ; Bernard-Guelle, 2002) et de Saint-Brais dans le Jura (Koby, 1956)

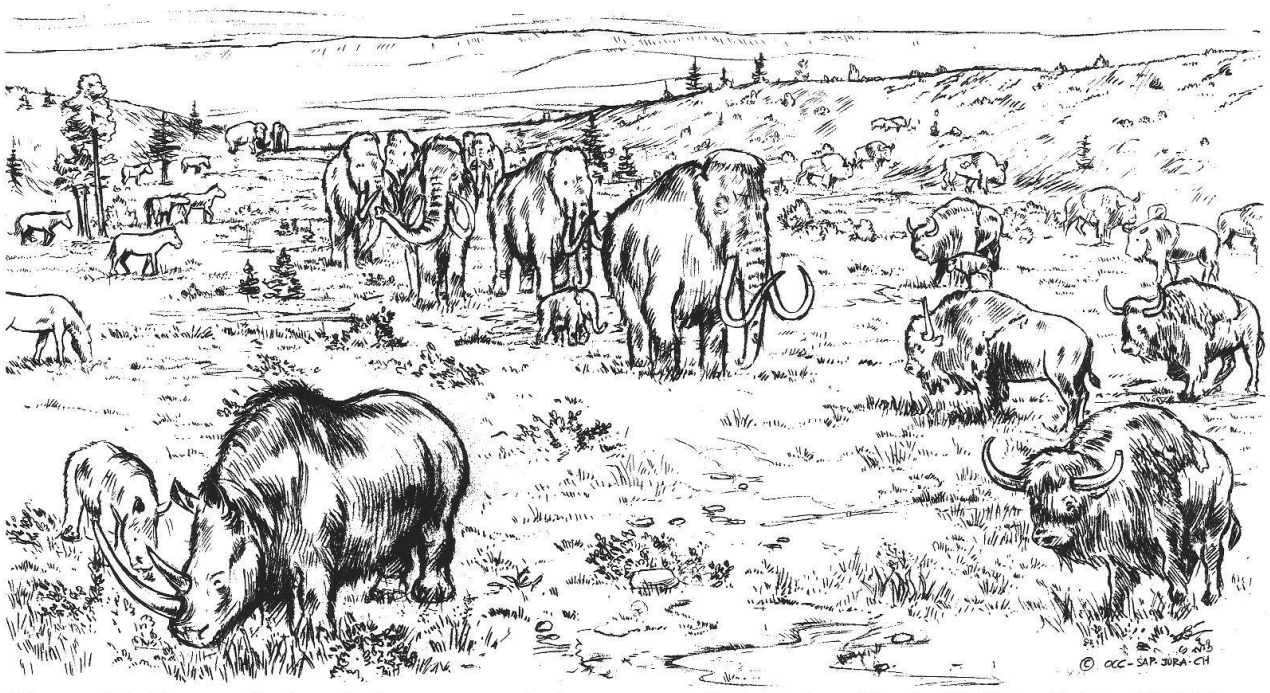


Figure 32 : Reconstitution de la steppe en buissons partiellement humide de Vâ Tche Tchâ, -35 000 ans (dessin Tayfun Yilmaz). En avant-plan : *Coelodonta antiquitatus* (à gauche) et *Bison priscus* (à droite) ; au milieu : *Mammuthus primigenius* ; en arrière-plan : *Equus caballus germanicus* (à gauche).

qui sont toutes deux datées aux alentours de -40 000 ans. Certains dépôts de la grotte de Cotencher se seraient mis en place durant un interstade bien marqué pendant lequel une faune inféodée à des milieux tempérés aurait vécu (*e.g. Dicerorhinus mercki*, le rhinocéros des forêts claires). Du reste, des analyses polliniques de ces mêmes dépôts indiquent un milieu végétal nettement tempéré avec une prédominance des arbres et des arbustes (noisetier, pin, bouleau, tilleul et charme) sur les plantes (fougères principalement). L'histoire des mammifères de l'époque glaciaire en Suisse se termine dans la région de Neuchâtel par les découvertes archéozoologiques du campement magdalénien de Champréveyres (environ -13 000 ans ; MOREL & MÜLLER, 1997) et du squelette de l'homme de Cro-Magnon de la grotte du Bichon (environ -12 000 ans ; MOREL, 1993). L'avis nécrologique de ce dernier raconte que ce chasseur aurait été tué par sa proie, un ours.

L'ACTUEL, UN ANALOGUE FAUNIQUE ?

Il y a encore 30 000 ans, la faune mammalienne qui occupait nos régions était plus diversifiée qu'elle ne l'est aujourd'hui. Puis, il y a environ 10 000 ans, la quasi-totalité de ces animaux disparaît. On parle alors de l' « Extinction de la mégafaune glaciaire ». La structure de cette « mégafaune » du Pléistocène tardif ne subsistera presque intacte que dans l'Afrique subsaharienne et en Asie du Sud, des régions où l'on trouve encore actuellement l'association rhinocéros et éléphants. Les changements du climat et de la végétation, la disparition de la steppe à mammouths, le passage de la toundra sèche

à la toundra marécageuse et l'émergence des hommes chasseurs sont autant de raisons qui ont pu induire le déclin d'une majeure partie de cette « mégafaune ». Certains parlent même de « chronique d'une mort annoncée » (STUART, 2004), même si les espèces disparaissent à des époques différentes. La plupart d'entre elles ont été affectées par le dernier maximum glaciaire (« *Last Glacial Maximum* » ; -20 000 à -16 000 ans), durant lequel la majeure partie de l'Europe centrale et septentrionale devint inhospitalière (froid intense, glaciation étendue, détérioration de la végétation).

Les espèces survivantes à l'âge glaciaire sont aujourd'hui dispersées dans diverses régions du monde, dans des associations végétales et des communautés animales très différentes de celles de leurs ancêtres. Par exemple, les hyènes et les lions répandus en Europe, qui se nourrissaient de rennes, sont aujourd'hui essentiellement confinés à l'Afrique subsaharienne, tandis que les rennes le sont dans les toundras arctiques. De même, le lemming des toundras d'aujourd'hui coexistait dans les steppes à mammouths avec l'actuel écureuil terrestre des prairies d'Asie centrale.

La communauté mammalienne glaciaire n'a plus d'homologue actuellement, même si des espèces subsistent encore, mais dispersées dans plusieurs écosystèmes. C'est pourquoi on parle à leur sujet de « faune non analogue » (LISTER, 2004).

Les conditions climatiques et de végétation du Quaternaire furent, en de nombreux endroits du monde, d'un type qui n'existe plus nulle part actuellement. À l'époque, la végétation d'une partie de l'Eurasie septentrionale était une sorte d'hybride entre la steppe et la toundra actuelle. Elle faisait vivre diverses espèces d'herbivores aujourd'hui reléguées dans d'étroites ceintures végétales ou qui ont disparu juste avant (rhinocéros laineux) ou pendant (mammouths laineux, cerfs géants) l'actuel interglaciaire. Des espèces survivantes ont été reléguées dans des zones restreintes (bisons, chevaux sauvages, rennes, élans). D'ailleurs, MOREL (1998) signale des restes d'élans datés d'environ -2 500 ans dans le gouffre des Grands Bois de la région des Verrières (NE). Ces grands cervidés auraient même vécu jusqu'au XIIe siècle en Suisse. Bien que moins directement affectées par les modifications du milieu, des populations de carnivores (hyènes et lions des cavernes) ont également disparu. Comparée à celle du Pléistocène, ce serait plutôt la faune actuelle de nos régions, appauvrie et étroitement localisée, qui paraît insolite et non l'inverse (LISTER, 2004).

REMERCIEMENTS

Cette rétrospective de l'histoire des mammifères suisses a été possible grâce à de multiples discussions ainsi qu'aux encouragements et aux collaborations de nombreux collègues. Les auteurs tiennent à remercier explicitement les personnes suivantes : Pierre-Olivier Antoine, Denis Aubry, Jacques Ayer, Jean-Pierre Berger, Luc Braillard, Jean-Paul Billon-Bruyat, Loïc Bocat, Toni Bürgin, Loïc Costeur, Burkart Engesser, Bernhard Hostettler, Wolfgang Hug, Daniel Marty, Ursula Menkveld-Gfeller, Urs Oberli, Amalric Oriet, Boris Oriet, Laureline Scherler, Marc Weidmann et Tayfun Yilmaz. Ce travail a également bénéficié du soutien financier du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (projet FNRS 200021-115995), de l'Office de la culture de la République et Canton du Jura et de l'Office fédéral des routes (OFROU).

BIBLIOGRAPHIE

ADATTE, T. 2003. Évolution de la biosphère et extinctions en masse, conjonction de causes : exemple de la limite Crétacé-Tertiaire. *Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles.* 126 (1) : 5-27.

AGUSTÍ, J. & ANTÓN, M. 2002. Mammoths, Sabertooths, and Hominids. 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe. *Columbia University Press, New York* : 1-313.

ALVAREZ, L.W., ALVAREZ, W., ASARO, F. & MICHEL, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Creaceous-Tertiary extinction. *Science* 208 : 1095-1108.

ANTOINE, P.-O., DURANTHON, F. & TASSY, P. 1997. L'apport des grands mammifères (Rhinocérotidés, Suoïdés, Proboscidiens) à la connaissance des gisements du Miocène d'Aquitaine. 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 : 581-590.

ANTUNES, M. 1989. The Proboscideans Data, Age, and Paleogeography : Evidence from the Miocene of Lisbon. In LINDSAY, E., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Eds). European Neogene Mammal Chronology. *NATO Advanced Science Institutes Series, Life Sciences* 180 : 253-262.

ARCHER, M., FLANNERY, T.F., RITCHIE, A. & MOLNAR, R. 1985. First Mesozoic mammal from Australia – an Early Cretaceous monotreme. *Nature* 318 : 363-366.

ARCHIBALD, J.D. 1996. The Dinosaur Extinction and the End of an Era : What the Fossils Say. *Columbia University Press, New York* : 1-237.

ARSUAGA, J.L., MARTINEZ, I., GRACIA, A. & LORENZO, C. 1997. The Sima de los Huesos Crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33 : 219-281.

AUBERT, D. 1975. L'évolution du relief jurassien. *Eclogae geologicae Helvetiae* 68 : 1-64.

AUBRY, M.-P., THIRY, M., DUPUIS, C. & BERGGREN, W.A. 2005. The Sparnacian deposits of the Paris Basin : a lithostratigraphic classification. *Stratigraphy* 2 : 65-100.

BACHMANN, I. 1875. Beschreibung eines Unterkiefers von *Dinotherium Bavaricum* H. v. Meyer aus dem Berner Jura. *Mémoires de la Société paléontologique suisse* 2 : 1-20.

BECKER, D., RÖSSNER, G., PICOT, L. & BERGER, J.-P. 2001. Early Miocene ruminants from Wallenried (USM, Aquitanian/Switzerland) : biostratigraphy and paleoecology. *Eclogae geologicae Helveticae* 94 : 547-564.

BECKER, D., PICOT, L. & BERGER, J.-P. 2002. Stable Isotopes (^{13}C, ^{18}O) on charophytes gyrogonites example from the Brochene Fluh section (Late Oligocene-Early Miocene/Switzerland). *Geobios* 35 : 89-97.

BECKER, D. 2003. Évolution paléoécologique et paléoclimatologique de la Molasse du Jura et sud-rhénane : utilisation des Périssodactyles (Mammalia) et des Minéraux argileux. Thèse de l'Université de Fribourg, *Geofocus* 9 : 1-327.

BECKER, D. 2004. Rhinocerotoidea and clay minerals of the Jura Molasse (Oligo-Miocene, Switzerland) : implications for paleoecology and paleoclimates. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3) : 37A.

BECKER, D., LAPAIRE, F., PICOT, L., ENGESSER, B. & BERGER, J.-P. 2004. Biostratigraphie et paléoécologie du gisement à vertébrés de La Beuchille (Oligocène, Jura, Suisse). *Revue de Paléobiologie, volume spécial* 9 : 179-191.

BECKER, D., BÜRGIN, T. & OBERLI, U. 2006. A juvenile skull of *Diaceratherium lemanense* (Rhinocerotidae) from the Aquitanian Molasse of Switzerland : Systematics, Biostratigraphy and Paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(3) : 40A.

BECKER, D., BÜRGIN, T., OBERLI, U. & SCHERLER, L. (soumis). *Diaceratherium lemanense* (Rhinocerotidae) from Eschenbach (eastern Switzerland) : systematics, palaeoecology, palaeobiogeography. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie.*

BENTON, M.J. 2005. Vertebrate Palaeontology. Third edition. *Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Victoria* : 1-455.

BERGER, J.-P. 1985. La transgression de la Molasse marine supérieure (OMM) en Suisse occidentale. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 5 : 1-207.

BERGER, J.-P. 1989. Paläoökologie und Paläoklimatologie einiger oligozänen Floren der westschweizerischen subalpinen Molasse. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 109 : 207-228.

BERGER, J.-P. 1990a. Le rôle des environnements de dépôt pour les reconstitutions climatiques : les gisements à végétaux de la Molasse grise de Lausanne (Miocène inférieur, Suisse occidentale). *Paléobiologie continentale, Montpellier* 17 : 345-353.

BERGER, J.-P. 1990b. Floral changes in the Molasse of Western Switzerland (Oligo-Miocene) : paleoclimatic implications. *Symposium paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary, Prague Proceeding Volume* : 189-194.

BERGER, J.-P., REICHENBACHER, B., BECKER, D., GRIMM, M., GRIMM, K., PICOT, L., STORNI, A., PIRKENSEER, C., DERER, C. & SCHAEFER, A. 2005a. Paleogeography of the Upper Rhine Graben (URG) and the Swiss Molasse Basin (SMB) from Eocene to Pliocene. *International Journal of Earth Sciences* 94 : 697-710.

BERGER, J.-P., REICHENBACHER, B., BECKER, D., GRIMM, M., GRIMM, K., PICOT, L., STORNI, A., PIRKENSEER, C. & SCHAEFER, A. 2005a. Eocene-Pliocene time scale and stratigraphy of the Upper Rhine Graben (URG) and the Swiss Molasse Basin (SMB). *International Journal of Earth Sciences* 94 : 711-731.

BERGGREN, W.A. & COUVERING, J.A. VAN 1974. The late Neogene : Biostratigraphy, geochronology and paleoclimatology of the last 15 millions years in marine and continental sequences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 16 : 1-216.

BERMUDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L., CARBONELL, E., ROSAS, A., MARTINEZ, I. & MOSQUERA, M. 1997. A hominid from the lower pleistocene of Atapuerca, Spain : possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276 : 1392-1395.

BERNARD-GUELLE, S. 2002. Un site moustérien dans le Jura suisse : la grotte de Cotencher (Rochefort, Neuchâtel) revisitée. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 101 : 741-770.

BERNOR, R.L., TOBIEN, H., HAYEK, L.-A.C. & MITTMANN, H.-W. 1997. *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Höwenegg (Hegau, Germany). *Andrias* 10 : 1-230.

BIEDERMANN, W.G.A. 1863. Pretefacten aus der Umgegend von Winterthur. Volume 2. Die Braunkohlen von Elgg. *Bleuler-Hausheer, Winterthur*.

BÖHME, M. 2003. Miocene Climatic Optimum : evidence from Lower Vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195 : 389-401.

BOISSERIE, J.-R., LIHOREAU, F., & BRUNET, M. 2005. The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 : 1537-1541.

BOLLIGER, T., ENGESSER, B. & WEIDMANN, M. 1993. Première découverte de mammifères pliocènes dans le Jura neuchâtelois. *Eclogae geologicae Helvetiae* 86 : 1031-1068.

BOLLIGER, T., FEJFAR, O., GRAF, H. & KÄLIN, D. 1996. Vorläufige Mitteilung über Funde von pliozänen Kleinsäugern aus den höheren Deckenschottern des Irchels (Kt. Zürich). *Eclogae geologicae Helvetiae* 89 : 1043-1048.

BONIS, L. DE 2001. Quand les grands singes dominent l'Ancien Monde. In COPPENS, Y. & PICQ, P. (Eds.). Aux Origines de l'humanité. Volume 1. *Fayard* : 120-165.

BRAILLARD, L. 2005. Morphogenèse des vallées sèches du Jura tabulaire d'Ajoie (Suisse) : rôle de la fracturation et étude des remplissages quaternaires. *Actes de la Société jurassienne d'Émulation 2005* : 33-65.

BRAILLARD, L. 2006. Rôle de la tectonique et de la stratigraphie dans la formation des vallées sèches de l'Ajoie (JU-Suisse). Thèse de l'Université de Fribourg, *Geofocus* 14 : 1-224.

BROWN, P., SUTIKNA, T., MORWOOD, M.J., SOEJONO, R.P., JATMIKO, WAYHU SAPTOMO, E. & AWE DUE, R. 2004 : A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431 : 1055-1061.

BRUNET, M. & VIANEY-LIAUD, M. 1987. European Reference Levels and Correlation Tables. Mammalian references levels MP21-30. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 : 30-31.

BRUNET, M., BONIS, L. de & MICHEL, P. 1987. Les grands Rhinocerotidae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe occidentale : intérêt biostratigraphique. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 : 59-66.

BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINTZ, E., MOUTAYE, A.H.E. & PILBEAM, D. 1995. The first Australopithecine 2,500 kilometers west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378 : 373-374.

BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINTZ, E., MOUTAYE, A.H.E. & PILBEAM, D. 1996. *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'hominidé ancien de la region de Koro Toro (Tchad). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 322 : 907-913.

BRUNET, M., GUY, F., PILBEAM, D., MACKAYE, H.T., LIKIUS, A., AHOUNTA, D., BEAUVILAIN, A., BLONDEL, C., BOCHERENS, H., BOISSERIE, J.-R., DE BONIS, L., COPPENS, Y., DEJAX, J., DENYS, C., DURINGER, P., EISENMANN, V., FANONE, G., FRONTY, P., GERAADS, D., LEHMANN, T., LIHOREAU, F., LOUCHART, A., MAHAMAT, A., MERCERON, G., MOUCHELIN, G., OTERO, O., CAMPOMANES, P.P., DE LEON, M.P., RAGE, J.-C., SAPANET, M., SCHUSTER, M., SUDRE, J., TASSY, P., VALENTIN, X., VIGNAUD, P., VIRIOT, L., ZAZZO, A. & ZOLLIKOFER, C. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418 : 145-151.

BRUNET, M., GUY, F., PILBEAM, D., LIEBERMAN, D.E., LIKIUS, A., MACKAYE, H.T., PONCE DE LEON, M.S., ZOLLIKOFER, C.P.E. & VIGNAUD, P. 2005. New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature* 434 : 752-759.

BÜRGIN, T., BECKER, D. & OBERLI, U. (sous presse). Ein fossils Nashorn vom Uznaberg. *Berichte der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* 91.

CERDEÑO, E. & NIETO, M. 1995. Evolution of Rhinocerotidae in western Europe. Influence of climatic changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114 : 325-338.

CERDEÑO, E. 1998. Diversity and evolutionary trends of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141 : 13-34.

CIFELLI, R.L. 1981. Patterns of evolution among the Artiodactyla and Perissodactyla (Mammalia). *Evolution* 35 : 433-440.

CLEMENS, W.A. 1980. Rhaeto-Liassic mammals from Switzerland and West Germany. *Zitteliana* 5 : 51-92.

COLBERT, E.H., MORALES, M. & MINKOFF, E.C. 2001. Colbert's Evolution of the Vertebrates. A History of the Backboned Animals Through Time. Fifth edition. *A John Wiley & Sons, Inc. Publication, New York, Chichester, Weinheim, Singapore, Toronto* : 1-560.

COPPENS, Y. 1975. Évolution des hominidés et de leur environnement au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 281 : 1693-1696.

COPPENS, Y. 1983. Les plus anciens fossiles d'Hominidae. Recent Advances in the Evolution of Primates. *Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia* 50 : 1-9.

CROMPTON, A.W. & LUO, Z.-X. 1993. Relationship of the Liassic mammals *Sinoconodon, Morganuconodon oehleri*, and *Dinnetherium*. In Szalay, F.S., Novacek, M.J. & Mckenna, M.C. (Eds.). Mammalian Phylogeny : Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials. *Springer-Verlag, New-York* : 30-43.

COURTILLOT, V. 1999. Evolutionary Catastrophes. The Science of mass Extinction. *Cambridge University Press, Cambridge*. 1-188.

DEBROISE, A. 2000. L'homme au cœur des glaciations. *Science & Vie (hors série)* 213 : 130-134.

DUBOIS, A. & STEHLIN, H.G. 1933. La grotte de Cotencher, station moustérienne. *Mémoires de la Société paléontologique suisse* 52-53 : 1-292.

EMERY, E., TÜTKEN, T., BECKER, D., FLÜCKIGER, P. & BERGER, J.-P. 2007. Rickenbach unter den Tropen... vor 25 Millionen Jahren! Bestimmung des Paläoklimas und der Paläoökologie anhand der Untersuchungen an fossilen Nashhornzähnen aus der Sammlung des Naturmuseums Olten. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft des Kantons Solothurn* 40 : 51-64.

ENGESSER, B. 1972. Die obermiozäne Säugertierfauna von Anwil (Baselland). *Tätigkeitsbericht der naturforschenden Gesellschaft in Baselland* 28 : 37-363.

ENGESSER B., GINSBURG, L., WEIDMANN, M. & BUCHER, H. 1993. Les faunes de Mammifères et l'âge de la Molasse grise de Lausanne (Aquitanien). *Bulletin de Géologie de Lausanne* 321 : 209-259.

FEJFAR, O., HEINRICH, W.D. & LINDSAY, E.H. 1998. Updating the Neogene rodent biochronology in Europe. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO* 60 : 533-539.

FINLAYSON, C., PACHECO, F.G., RODRÍGUEZ-VIDAL, B., FA, J.D.A., LÓPEZ, J.M.G., PÉREZ, A.S., FINLAYSON, G., ALLUE, E., PREYSLER, J.B., CÁCERES, I., CARRIÓN, J.S., JALVO, Y.F., GLEED-OWEN, C.P., JIMENEZ ESPEJO, F.J., LÓPEZ, P., LÓPEZ SÁEZ, J.A., RIQUELME CANTAL, J.A., SÁNCHEZ MARCO, A., GUZMAN, F.G., BROWN, K., FUENTES, N., VALARINO, C.A., VILLALPANDO, A., STRINGER, C.B., RUIZ, F.M. & SAKAMOTO, T. 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 443 : 850-853.

FLEURY, E. 1909. Le Sidérolithique suisse. *Mémoire de la société fribourgeoise des sciences naturelles* 6 : 1-260.

FLYNN, L.J. 1994. Paleontology – roots of rodent radiation. *Nature* 370 : 97-98.

FRANZEN, J.L. 2000. Aus dem Grunde des Urrheins Ausgrabungen bei Eppelsheim. *Natur und Museum* 130 : 169-180.

FROEHLICH, D.J. 1999 : Phylogenetic systematics of basal perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 : 140-159.

FROEHLICH, D.J. 2002 : Quo vadis eohippus ? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 134 : 141-256

FURRER, H., GRAF, H.G. & MÄDER, A. 2007. The mammoth site of Niederweningen, Switzerland. *Quaternary International* 164-165 : 85-97.

GENTRY, A.W., RÖSSNER, G.E. & HEIZMANN, E.J. 1999. Suborder Ruminantia. In RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (Eds.). The Miocene Land Mammals of Europe. *Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München* : 225-258.

GHEERBRANT, E., SUDRE, J. & CAPPETTA, H. 1996. A Palaeocene proboscidean from Morocco. *Nature* 383 : 68-70.

GÖHLICH, U.B. 1999. Order Proboscidea. In Rössner, G.E. & Heissig, K. (Eds.). The Miocene Land Mammals of Europe. *Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München* : 157-168.

GRADSTEIN, F.M., OGG, J.G., SMITH, A.G., AGTERBERG, F.P., BLEEKER, W., COOPER, R.A., DAVYDOV, V., GIBBARD, P., HINNOV, L.A., HOUSE, M.R. (†), LOURENS, L., LUTERBACHER, H.-P., MCARTHUR, J., MELCHIN, M.J., ROBB, L.J., SHERGOLD, J., VILLENEUVE, M., WARDLAW, B.R., ALI, J., BRINKHUIS, H., HILGEN, F.J., HOOKER, J., HOWARTH, R.J., KNOLL, A.H., LASKAR, J., MONECHI, S., POWELL, J., PLUMB, K.A., RAFFI, I., RÖHL, U., SANFILIPPO, A., SCHMITZ, B., SHACKLETON, N.J., SHIELDS, G.A., STRAUSS, H., DAM, J. van, VEIZER, J., KOLFSCHOTEN, TH. van & WILSON, D. 2004. Geologic Time Scale 2004. *Cambridge University Press* : 1-500.

GUÉRIN, C. 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des laboratoires de géologie de Lyon* 79 : 1-1185.

GUÉRIN, C. & PATOU-MATHIS, M. 1996. Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe. *Masson, Paris* : 1-291.

HAMEL, M. 1998. Minéralogie et sédimentologie du Sidérolithique et de son substratum mésozoïque à Vicques-Courcelon (bassin de Delémont). *Diplôme de l'Université de Lausanne (inédit)* : 1-153.

HARTENBERGER, J.-L. 1969. Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Éocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu. *Palaeovertebrata* 3 : 27-61.

HARTENBERGER, J.-L. 1970. Les mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Éocène d'Europe. *Bulletin de la Société géologique de France* 12 : 886-893.

HARTENBERGER, J.-L. 1973. Étude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mémoire de la Société géologique de France (N.S.)* 52 : 1-76.

HARTENBERGER, J.-L. 2001. Une brève histoire des mammifères. Bréviaire de mammalogie. *Belin, Paris* : 1-288.

HOOKER, J.J. 1987. Mammalian Reference Levels MP14-16. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 : 26-27.

HOOKER, J.J. 1994. The beginning of the equoid radiation. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112 : 29-63.

HOOKER, J.J. & WEIDMANN, M. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland. *Mémoires suisses de Paléontologie* 120 : 1-143.

HU, Y., MENG, J., WANG, Y. & LI, C. 2005. Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs. *Nature* 433 : 149-152.

HUBLIN, J.-J. 2001. La conquête du vieux continent. In COPPENS, Y. & PICQ, P. (Eds.). Aux Origines de l'humanité. Volume 1. *Fayard* : 348-377.

HÜNERMANN, K.A. 1989. Die Nashornskelette (*Aceratherium incisivum* KAUP 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). *Andrias* 6 : 5-116.

HÜRZELER, J. 1939. Säugetierfaunulae aus dem oberen Vindobonien der Nordschweiz. *Eclogae geologicae Helvetiae* 32 : 193-203.

HÜRZELER, J. 1946. Catalogue des mammifères éocènes du Mormont. Collection du Musée géologique de Lausanne déterminée par MM. Stehlin, Schaub et Hürzeler. *Manuscript dactylographié (inédit), Musée de Bâle* : 1-7.

HÜRZELER, J. 1954. Contribution à l'odontologie et à la phylogénèse du genre *Pliopithecus* Gervais. *Annales de paléontologie* 40 : 1-63.

JANIS, C.M. 1976. The evolutionary strategy of the Equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* 30 : 757-774.

JANIS, C.M. 1989. A climatic explanantion for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Palaeontology* 32 : 463-481.

JANIS, C. 1993. Victoire par forfait. In GOULD, S.J. (Ed.). Le livre de la vie. *Éditions du Seuil, Paris* : 168-217.

JANIS, C.M., DAMUTH, J. & THEODARA, J.M. 2002. the origins and evolution of the North American grassland biome : the story from the hoofed mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177 : 183-198.

JENKINS, F.A. Jr. & PARRINGTON, F.R. 1976. The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philosophical Transactions of the Royal Society* B173 : 387-431.

JI, Q., LUO, Z.-X., YUAN, C.-X., WIBLE, J.R., ZHANG, J.-P, & GEORGI, J.A. 2002. The earliest known eutherian mammal. *Nature* 416 : 816-822.

JI, Q., LUO, Z.-X., YUAN, C.-X. & TABRUM, A.R. 2006. A Swimming mammaliform from the Middle Jurassic and Ecomorphological Diversification of Early Mammals. *Science* 311 : 1123-1127.

JOHANSON, D.C., WHITE, T.D. & COPPENS, Y. 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates : Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia* 28 : 1-14.

KÄLIN, D. 1993. Stratigraphie und Säugetierfaunen der oberen Süsswassermolasse der Nordwestschweitz. *Thèse de l'Université de Zurich (inédit)* : 1-238.

KÄLIN, D. 1997a. The mammal zonation of the upper Marine Molasse of Switzerland reconsidered. A local biozonation of MN2-MN5. 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 : 515-535.

KÄLIN, D. 1997b. Litho- und Biostratigraphie der mittel- bis obermiozänen Bois de Raube-Formation (Nordwestschweiz). *Eclogae geologicae Helvetiae* 90 : 97-114.

KÄLIN, D. & ENGESSER, B. 2001. Die jungmiozäne Säugetierfauna vom Nebelbergweg bei Nunningen (Kanton Solothurn, Schweiz). *Mémoires suisses de Paléontologie* 121 : 1-61.

KEMNA, H.A. & BECKER-HAUMANN, R. 2003. Die Wanderblock-Bildungen im Schweizer juragebirge südlich von Basel : Neue Daten zu einem alten Problem. *Eclogae geologicae Helvetiae* 96 : 71-83.

KEMP, T.S. 2005. The Origin & Evolution of Mammals. *Oxford Universitiy Press, Oxford, New York* : 1-331.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z., CIFELLI, R.L. & LUO, Z.-X. 2004. Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, Evolution, and Structure. *Columbia University Press, New York* : 1-630.

KOBY, F.-E. 1956. Une incisive néandertalienne trouvée en Suisse. *Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel* 67 : 1-15.

KÖHLER, M., MOYÀ-SOLÀ, S. & ANDREW, P. 1999. Order Primates. In RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K. (Eds.). The Miocene Land Mammals of Europe. *Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München* : 91-104.

KOUFOS, G.D., KOSTOPOULOS, D.S. & VLACHOU, T.D. 2005. Neogene/Quaternary mammalian migrations in Eastern Mediterranean. *Belgian Journal of Zoology* 135 : 181-190.

KRIJGSMAN, W., GARCÉS, M., LANGEREIS, C.G., DAAMS, R., DAM, J. van, MEULEN, A.J. van der, AGUSTÍ, J. & CABRERA, L. 1996. A new chronology for the middle to late miocene continental record in Spain. *Earth and Planetary Science Letters* 142 : 367-380.

LEAKEY, M.G., FEIBLE, C.S., MCDOUGALL, I. & WALKER, A. 1995. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376 : 565-571.

LINIGER, H. 1967. Pliozän und tektonik des Juragebirges. Mit einem Anhang von Franz Hoffmann : Sedimentpetrogreaphische Untersuchungen an den Vogesensanden, Vogesenschotter und Sundgauschottern. *Eclogae geologicae Helvetiae* 60 : 407-490.

LINNAEUS, C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Volume 1. Regnum animale. Edito decima, reformata. *Laurentii Salvii, Stockholm.*

LISTER, A. 2004. Les mammifères de la période glaciaire. *Dossier pour la Science (hors série)* 43 : 56-63.

LORDKIPANIDZE, D., JASHASHVILI, T., VEKUA, A., PONCE DE LEÓN, M.S., ZOLLIKOFER, C.P.E., RIGHTMIRE, G.P., PONTZER, H., FERRING, R., OMS, O., TAPPEN, M., BUKHSIANIDZE, M., AGUSTI, J., KAHLKE, R., KILADZE, G., MARTINEZ-NAVARRO, B., MOUSKHELISHVILI, A., NIORADZE, M. & ROOK, L. 2007. Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449 : 305-310.

LUCAS, S.G. 1998. Fossil mammals and the Paleocene/Eocene series boundary in Europe, North America and Asia. In AUBRY, M.-P., LUCAS, S. & BERGREEN, W.A. (Eds.). Late Paleocene-Early Eocene Climatic and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records. *Columbia University Press, New York* : 451-500.

LUCAS, S.G. & LUO, Z.-X. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas : the oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 : 309-334.

LUO, Z.-X. & WIBLE, J.R. 2005. A Late Jurassic Digging Mammal and Early Mammalian Diversification. *Science* 308 : 103-107.

LUO, Z.-X., CROMPTON, A.W. & SUN, A.-L. 2001a. A new mammal from the Early Jurassic and evolution of mammalian characters. *Science* 292 : 1535-1540.

LUO, Z.-X., CIFELLI, R.L. & KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 2001b. Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* 409 : 53-57.

LUO, Z.-X., JI, Q., WIBLE, J.R. & YUAN, C.-X. 2003. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* 302 : 1934-1940.

LUTERBACHER, H.P., ALI, J.R., BRINKHUIS, H., GRADSTEIN, F.M., HOOKER, J.J., MONECHI, S., OGG, J.G., POWELL, J., RÖHL, U., SANFILIPPO, A. & SCHMITZ, B. 2004. The Paleogene Period. In GRADSTEIN, F.M., OGG, J.G. & SMITH, A.G. (Eds.). A Geological Time Scale. *Cambridge University Press, Cambridge* : 384-408.

MACDOUGALL, I., BROWN, F.H. & FLEAGLE, J.G. 2005. Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature* 433 : 733-736.

MACFADDEN, B.J. 1992. Fossil horses. Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. *Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, Madrid* : 1-369.

MACLEOD, N., RAWSON, P.F., FOREY, P.L., BANNER, F.T., BOUDAGHER-FADEL, M.K., BROWN, P.R., BURNETT, J.A., CHAMBERS, P., CULVER, S., EVANS, S.E., JEFFERY, C., KAMINSKI, M.A., LORD, A.R., MILNER, A.C., MILNER, A.R., MORRIS, N., OWEN, E., ROSEN, B.R., SMITH, A.B., TAYLOR, P.D., URQUHAET, E. & YOUNG, J.R. 1997. The Cretaceous-Tertiary biotic transition. *Journal of the Geological Society* 154 : 265-292.

MCKENNA, M.C. 1983. Cenozoic palaeogeography of North Atlantic land bridges. In BOTT, M.H.P., SAVOX, S., TALWANI, M. & THIEDE, J. (Eds.). Structure and Development of the Greenland-Scotland Ridge. *Plenum Press, New York* : 351-399.

MCKENNA, M.C. & BELL, S.K. 1997. Classification of mammals above the species level. *Columbia University Press, New York* : 1-631.

MAI, D.H. 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. *Verlag, Jena, Stuttgart, New York.*

MANICA, A., AMOS, W., BALLOUX, F. & HANIHARA, T. 2007. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature* 448 : 346-348.

MANZI, G., MALLEGNI, F. & ASCENZI, A. 2001. A cranium for the earliest Europeans : Phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 : 10011-10016.

MARSHALL, L.G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76 : 380-388.

MARTIN, T. 2005. Postcranial anatomy of *Haldanodon exspectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Portugal and its bearing for mammalian evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145 : 219-248.

MARTIN, T. 2006. Early Mammalian Evolutionary Experiments. *Science* 311 : 1109-1110.

MCKENNA, M.C., MINCHEN, C., SUYIN, T. & ZHEXI, L. 1989. *Radinskya yupingae*, a perissodactyl-like mammal from the late Paleocene of southern China. In PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (Eds.). The Evolution of Perissodactyls. *Oxford University Press, New York* : 399-417.

MELLARS, P. 2006. A new radiocarbon revolution and the dispersal of modern humans in Eurasia. *Nature* 439 : 931-935

MICHEL, P. 1983. Contribution à l'étude des Rhinocérotidés oligocènes (La Milloque, Thézels, Puy de Vaurs). *Thèse de l'University Poitiers (inédit)* : 1-209.

MILLER, K.G. 1992. Middle Eocene to Oligocene stable isotopes, climate, and deep-water history : the Terminal Eocene Event ? In PROTHERO, D.R. & BERGGREN, W.A. (Eds). Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. *Princeton University Press, Oxford* : 160-177.

MONTGELARD, C., CATZEFLIS, F. M. & DOUZERY, E. 1997. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution* 14 : 550-559.

MOREL, P. 1993. Une chasse à l'ours brun il y a 12 000 ans : nouvelle découverte à la grotte du Bichon (La Chaux-de-Fonds). *Archéologie suisse* 16 : 110-117.

MOREL, P. & HUG, B. 1996. Découverte d'un crâne tardiglaciaire de rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) dans le lac de Neuchâtel, au large de Vaumarcus (NE), paléontologie et conservation. *Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles* 121 : 45-52.

MOREL, P & MÜLLER, W. 1997. Hauterive-Champréveyres. Un campement magdalénien au bord du lac de Neuchâtel. Étude archéozoologique. *Archéologie neuchâteloise* 23 : 1-149.

MOREL, P. 1998. Les os d'élans *Alces alces* (L. 1758) holocènes du gouffre 1 des Grands Bois (Jura neuchâtelois, Les Verrières NE). Nouvelle datation radiocarbone et brève mise au point des connaissances actuelles. *Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles* 121 : 45-52.

MUIZON, C. 2001. Walking with Whales. *Nature* 413 : 259-260.

OOSTER, W.-A. & FISCHER-OOSTER, C. von 1871. Merkwürdige Thier- und Pflanzenreste der schweizerischen Vorwelt. *Protozoe Helveticae, Mittheilungen aus dem Berner Museum der Naturgeschichte* 2 : 1-8.

PEYER, B. 1956. Über Zähne von Haramiyden, von Triconodonten und von wahrscheinlich synapsiden Reptilien aus dem Rhät von Hallau. *Mémoires suisses de Paléontologie* 72 : 1-72.

PICQ, P. 2001. À la recherche des premiers hommes. Des fossiles, des outils et des incertitudes. In COPPENS, Y. & PICQ, P. (Eds.). Aux Origines de l'humanité. Volume 1. *Fayard* : 262-299.

PICOT, L. 2002. Le Paléogène des synclinaux du Jura et de la bordure sud-rhénane : paléontologie (Ostracodes), paléoécologie, biostratigraphie et paléogéographie. Thèse de l'Université de Fribourg, *Geofocus* 5 : 1-240.

PICOT, L., BECKER, D., CAVIN, L., PIRKENSEER, C., LAPAIRE, F., RAUBER, G., HOCHULI, P.A., SPEZZAFERRI, S. & BERGER, J.-P. (sous presse). Sédimentologie et paléontologie (foraminifères, ostracodes, poissons, palynomorphes, nannofossiles) des paléoenvironnements côtiers des dépôts de la molasse marine oligocène rhénane dans le Jura suisse. *Swiss Journal of Geosciences*.

POUGH, F.H., JANIS, C.M. & HEISSER, J.B. 2004. Vertebrate life. 7th edition. *Prentice Hall*. 1-752.

PROTHERO, D.R. 1992. Ungulate Phylogeny : Molecular vs. morphological Evidence. In SZALAY, F.S., NOVACEK, M.J. & MCKENNA, M.C. (Eds.). Mammal Phylogeny : Placentals. *Springer-Verlag, New York* : 173-181.

PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. 1989. Origin and evolution of the Perissodactyls. In PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (Eds.). The Evolution of Perissodactyls. *Clarendon Press, Oxford University Press, New York, Oxford* : 504-529.

PROTHERO, D.R. 1994. Mammalian evolution. In PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (Eds.). Major Features of Vertebrate Evolution. *Paleontological Society Short Courses in Paleontology* 7 : 238-270.

RIOND, M. 2007. Growth lines and scratches on the tusks of Praz Rodet mammoth (Vallée de Joux, VD). *Abstract, 5th Swiss Geoscience Meeting, Geneva* 2007 : 215-216.

ROSE, K.D. 2001. The Ancestry of Whales. *Science* 293 : 2216-2217.

ROSE, K.D. 2006. The Beginning of the Age of Mammals. *The Johns Hopkins University Press, Baltimore* : 1-428.

ROUCHY, J.M. & SAINT-MARTIN, J.P. 1992. Late Miocene events in the Mediterranean as recorded by carbonate-evaporite relations. *Geology* 20 : 629-632.

RÜTIMEYER, L. 1862. Eocaene Säugerthiere aus dem Gebiet des schweizerischen Jura. *Neue Denkschriften der schweizerischen Naturwissenschaften* 19 : 1-98.

RÜTIMEYER, L. 1891. Die Eocäne Säugethier-Welt von Egerkingen. Gesammtdarstellung und dritter Nachtrag zu den „Eocaene Säugerthiere aus dem Gebiet des schweizerischen Jura" (1862). *Mémoires suisses de Paléontologie* 18 : 1-153.

SCHÄFER, H. 1961. Die pontische Säugetierfauna von Charmoille (Jura bernois). *Eclogae geologicae Helvetiae* 54 : 559-566.

SCHÄFER, H. & ZAPFE, H. 1971. *Chalicotherium grande* BLAINV. und *Chalicotherium goldfussi* KAUP. Odontologische und osteologische Unterschiede. *Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel* 81 : 157-199.

SCHAUB, S. & HÜRZELER, J. 1948. Die Säugetierfauna des Aquitanien vom Wischberg bei Langenthal. *Eclogae geologicae Helveticae* 41 : 354-366.

SCHLUNEGGER, F., MELZER, J. & TUCKER, G.E. 2001. Climate, exposed source-rock lithologies, crustal uplift and surface erosion : a theoretical analysis calibrated with data from the Alps/North Alpine Foreland Basin system. *International Journal of Earth Sciences* 90 : 484-499.

SCHULER, M. 1990. Palynologie et biostratigraphie de l'Eocene et de l'Oligocène inférieur dans les fossés rhénan, rhodanien, et de Hesse. *Document BRGM* 190 : 1-535.

SCHWARCZ, H.P., GRÜN, R., VANDERMEERSCH, B., BAR-YOSEF, O. & VALLADAS, H. 1988. ESR dates for the hominid burial site of Qafzeh in Israel. *Journal of Human Evolution* 17 : 733-737.

SCOTESE, C.R. 1997. Paleogeographic Atlas. *Department of Geology, University of Texas at Arlington, PALEOMAP Progress Report* 90-0497 : 1-37.

SIGÉ, B., JAEGER, J.-J., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M. 1990. *Altiatlasius koulchii* n. gen. sp. Primate omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc et les origines des euprimates. *Paleontographica* A214 : 31-56.

SIGOGNEAU-RUSSEL, D. & HAHN, G. 1994. Late Triassic micovertebrates from central Europe. In FRASER, N.C. & SUES H.-D. (Eds.). In theShadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic Tetrapods. *Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne* : 199-213.

STEHLIN, H.G. 1903. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Erster Teil : Die Fundorte. Die Sammlungen. *Chasmotherium – Lophiodon. Mémoires suisses de Paléontologie* 30 : 1-153.

STEHLIN, H.G. 1904. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Zweiter Teil : *Palaeotherium – Plagiolophus – Propalaeotherium. Mémoires suisses de Paléontologie* 31 : 155-258.

STEHLIN, H.G. 1905a. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Zweiter Teil (Fortsetzung) : *Palaeotherium – Plagiolophus – Propalaeotherium. Mémoires suisses de Paléontologie* 32 : 259-445.

STEHLIN, H.G. 1905b. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Dritter Teil : *Lophiotherium – Anchilophus – Pachynolophus*. Nachträge – Schlussbetrachtungen über die Perissodactylen. *Mémoires suisses de Paléontologie* 32 : 446-595.

STEHLIN, H.G. 1906. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Vierter Teil : *Dichobune – Mouillacitherium – Meniscodon – Oxacron. Mémoires suisses de Paléontologie* 33 : 596-690.

STEHLIN, H.G. 1908. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Fünfter Teil : *Choeropotamus – Cebochoerus – Coeromorus – Haplobunodon – Rhagatherium – Mixototherium. Mémoires suisses de Paléontologie* 35 : 691-837.

STEHLIN, H.G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifères de couches eocènes et oligocènes du bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France* 9 : 488-520.

STEHLIN, H.G. 1910. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Sechster Teil : *Catodontherium – Dacrytherium – Leptotherium – Anoplotherium – Diplobune – Xiphodon – Pseudamphimeryx – Amphimeryx – Dichodon – Haplomeryx – Tapirulus – Gelocus.*

Nachträge – Artiodactyla incertae sedis. Schlussbetrachtungen über die Artiodactylen. Nachträge zu den Perissodactylen. *Mémoires suisses de Paléontologie* 36 : 838-1164.

STEHLIN, H.G. 1912. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Siebenter Teil, erste Häfte : *Adapis*. *Mémoires suisses de Paléontologie* 35 : 1165-1298.

STEHLIN, H.G. 1914. Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Basel* 21 : 165-185.

STEHLIN, H.G. 1916. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materielen. Siebenter Teil, zweite Häfte : *Caenopithecus – Necrolemur-Microchoerus – Nannopithex – Anchomomys – Periconodon – Amphichiromys – Heterochiromys*. Nachträge zu Adapis. Schlussbetrachtungen zu den Primaten. *Mémoires suisses de Paléontologie* 41 : 1299-1552.

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.). The Miocene Land Mammals of Europe. *Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München* : 175-188.

STRINGER, C. & MCKIE, R. 1996. African Exodus : The Origins of Modern Humanity. *Henry Holt and Compagny, New York.* 1-240.

STUART, A. 2004. L'extinction des grands mammifères. *Dossier pour la Science (hors série)* 43 : 64-69.

STUART, A.J., SULERZHITSKY, L.D., ORLOVA, L.A., KUZMIN, Y.V. & LISTER, A.M. 2002. The latest wolly mammoths (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) in Europe and Asia : a review of the current evidence. *Quaternary Science Reviews* 21 : 1559-1569.

TASSY, P. 1989. The "Proboscidean Datum Event" : how many proboscideans and how many events? *In* : LINDSAY, E.H., FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. (Eds.). European Neogene Mammal Chronology. *NATO Advanced Science Institutes Series, Life Sciences* 180 : 237-252.

TASSY, P. 2004. La familles des mammouths. *Dossier pour la Science (hors série)* 43 : 7-13.

THEWISSEN, J.G.M. & MADAR, S.I. 1999. Ankle morphology of the earliest Cetaceans and its implications for the phylogenetic relations among Ungulates. *Systematic Biology* 48 : 21-30.

THEWISSEN, J.G.M., COOPER, L.N., CLEMENTZ, M.T., BAJPAI, S. & TIWARI, B.N. 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* 450 : 1190-1194.

THURMANN, J. 1836. Essai sur les soulèvements jurassiques. Second cahier, contenant la carte orographique et géologique des soulèvements du Jura bernois. *Verlag Michel & Co, Porrentruy.*

VAN VLIET-LANOË, B. & GUILLOCHEAU, F. 1995. Évolution de l'enregistrement pédosédimentaire depuis 150 ka en France du NO et en Belgique : biorhexistasie et bilans sédimentaires. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 320 : 419-426.

VIGNEAU-HERMELLIN, M. 2000. La revanche des mammifères. *Science & Vie (hors série)* 213 : 110-120.

WEIDMANN, M. 1969. Le mammouth de Praz-Rodet (Le Brassus, Vaud). *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 70 : 229-240.

WHYBROW, P.J. & ANDREWS, P. 2000. Response of Old World terrestrial vertebrate biotas to Neogene climate change. The Last 145 Million Years. In CLUVER, S.J. & RAWSON, P.F. (Eds.). Biotic Response to Global Change. *Cambridge University Press, Cambridge* : 350-398.

ZACHOS, J., PAGANI, M., SLOAN, L., THOMAS, E. & BILLUPS, K. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292 : 686-693.

ZACHOS, J.C., RÖHL, U., SCHELLENBERG, S.A., SLUIJS, A., HODELL, D.A., KELLY, D.C., THOMAS, E., NICOLO, M., RAFFI, I., LOURENS, L.J., MCCARREN, H. & KROON, D. 2005. Rapid Acidification of the Ocean during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. Science 308 : 1611-1615.

ZAPFE, H. 1989. *Chalicotherium goldfussi* KAUP aus dem Vallesien vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). *Andrias* 6 : 117-128.