**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft
**Band:** 79 (1986)
**Heft:** 3

**Artikel:** Les faunes des phosphorites du Quercy : principes méthodologiques en paléontologie des mammifères : homogénéité chronologique des gisements de mammifères fossiles
**Autor:** Vianey-Liaud / Legendre, Serge
**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-165856

**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:** 15.07.2025

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

| Eclogae geol. Helv. | Vol. 79 | Nr. 3 | Pages 917–944 | Bâle, novembre 1986 |
|---|---|---|---|---|

# Les faunes des phosphorites du Quercy: Principes méthodologiques en paléontologie des mammifères; homogénéité chronologique des gisements de mammifères fossiles

Par MONIQUE VIANEY-LIAUD[1]) et SERGE LEGENDRE[2])

## RÉSUMÉ

L'homogénéité chronologique des faunes de gisements karstiques et plus particulièrement de celles des phosphorites du Quercy a été récemment mise en doute. Le présent travail montre qu'il s'agit d'une assertion qui ne repose sur aucune véritable argumentation scientifique et qui a pour origine une confusion délibérée entre anciennes collections et nouvelles récoltes du Quercy. A l'occasion de cette démonstration, on explicite des principes et méthodes qui servent actuellement de base aux études paléontologiques chez les mammifères.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die chronologische Gleichartigkeit der Faunen aus karstischen Fundstellen, besonders jener aus den «Phosphorites du Quercy», ist kürzlich angezweifelt worden. Diese Arbeit zeigt, dass es sich um eine Behauptung handelt, die sich auf keine echte wissenschaftliche Beweisführung stützt und die wahrscheinlich ihren Ursprung in der Verwechslung zwischen alten Sammlungen und neuen Kollektionen hat. Anhand dieser Beweisführung werden Prinzipien und Methoden erklärt, die jetzt als Grundlage für die paläontologischen Studien bei den Säugetieren dienen.

## ABSTRACT

The chronological homogeneity of the faunas from karstic localities, and particularly those from the "Phosphorites du Quercy", has been recently denied. The present paper show that this assertion is not supported by any really scientific argument, and that it is probably based on a confusion between ancient and new collections from Quercy. Taking the opportunity offered by this demonstration, we propose some basic principles and methods actually used in the mammalian paleontological studies.

*«Je cherche autant à détruire mon hypothèse qu'à la vérifier.»*
CLAUDE BERNARD

[1]) Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution (UA 327), USTL, place E.-Bataillon, F–34060 Montpellier Cedex, France.

[2]) Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution (UA 327), USTL, place E.-Bataillon, F–34060 Montpellier Cedex, France, et Johannes-Gutenberg-Universität, Mainz, Institut für Geowissenschaften, Postfach 3980, D–6500 Mainz, BRD.

## Introduction

La fiabilité, par conséquent la validité, du matériel paléontologique provenant de remplissages karstiques comme support d'études biochronologiques et biostratigraphiques ont été récemment déniées (MAYO 1983, ENGESSER et al. 1984). Cette négation concerne essentiellement les phosphorites du Quercy et ses faunes de vertébrés. Il apparaît donc nécessaire de faire une mise au point sur l'homogénéité chronologique des gisements, qu'ils soient karstiques ou stratifiés. A cette occasion, quelques principes d'ordre méthodologique à la base des études paléontologiques modernes sont d'abord rappelés, en particulier concernant l'analyse de la variabilité des espèces. Des précisions sont ensuite une nouvelle fois données sur l'origine des différentes collections, anciennes et nouvelles, de vertébrés du Quercy, ainsi que sur les résultats des études entreprises sur la base du matériel recueilli depuis 1965; une liste exhaustive de ces travaux est fournie en annexe. Enfin, les postulats et la dialectique qui sous-tendent la négation évoquée plus haut sont discutés. Nous tenons à préciser que la critique qui est faite concerne les principes et l'argumentation utilisés pour discréditer les faunes de sites karstiques et non les conclusions et résultats de ces travaux: ceci déborde du cadre de cet article et fera l'objet de publications spécifiques dans le domaine de la systématique des rongeurs et de la biostratigraphie.

## I. «Homogénéité» chronologique des gisements de vertébrés fossiles

### *A. Eléments géologiques*

Nous n'avons pas ici l'ambition, ni la place, de discuter de la nature des gisements en général. L'analyse comparée des différents types de gisements nécessiterait la rédaction de traités pluridisciplinaires (sédimentologie, géochimie, paléontologie, etc.). Nous pouvons affirmer, avec peu de risques d'être contredits, que leurs conclusions seraient qu'il n'existe pas deux types de gisements, les karstiques et les stratifiés, mais que les catégories en sont beaucoup plus nombreuses.

En ce qui concerne les mammifères fossiles, ils se trouvent dans des gisements stratifiés de bassins vastes ou restreints, à sédimentation de faible ou haute énergie, à fond stable ou subsident, affectés ou non par la tectonique et les influences climatiques, en milieu marin littoral ou en milieu continental, aquatique ou sub-terrestre. Ils se trouvent également dans des gisements karstiques, de fissures ou vastes réseaux, formés sous climat chaud ou froid, humide ou aride, en régime hydrographique variable.

L'analyse conjointe du contexte sédimentaire et des fossiles permet de tester l'homogénéité chronologique des gisements. Il est difficile d'apprécier la durée réelle d'un dépôt sédimentaire, mais dans des cas exceptionnels, des datations isotopiques sont possibles entre les couches extrêmes d'un gisement.

Les remplissages karstiques présentent la caractéristique d'être souvent épais, et il semble logique que leur base soit plus ancienne que leur sommet. Le tout est de pouvoir apprécier l'importance de l'écart chronologique. Les études de remplissages récents apportent quelques renseignements sur la vitesse de comblement des cavités karstiques. Les données précises sont peu nombreuses, et elles sont fondées, lorsqu'elles existent, sur l'analyse concomitante des sédiments, des faunes, des flores et les datations isotopiques

au Carbone 14. Par exemple, le remplissage de la Salpêtrière (Gard, France) d'une épaisseur de 2 m s'est déposé en 20000 ans environ (MISKOWSKY 1974). Dans la grotte de l'Hortus (Hérault, France), il a fallu 15000 ans pour que s'accumulent les 5 m de remplissage (MISKOWSKY *o.c.*). J.-G. Astruc *(in verbis)* a trouvé une semelle de caoutchouc sous 2 m de sédiment dans une galerie karstique en fonctionnement.

Ainsi, les rares données récentes disponibles, concernant des remplissages s'effectuant sous climat tempéré à froid, montrent que 2 m de sédiment peuvent se déposer dans une cavité karstique en un laps de temps allant de quelques dizaines d'années à quelques milliers d'années. La vitesse de remplissage dépend de nombreux facteurs (régime climatique et hydrographique, forme et profondeur des cavités) et la durée de sédimentation n'excède pas le degré de résolution de la méthode paléontologique. A l'heure actuelle en effet, les méthodes biochronologiques permettent de différencier des stades évolutifs de lignées séparés par 500000 ans en moyenne. Dans les périodes plus récentes, ce pouvoir de résolution peut être amélioré jusqu'à 200000 ans.

Quelle que soit la vitesse de sédimentation, le paléontologue fait des prélèvements aussi peu épais que possible. Souvent, compte tenu de la faible extension spatiale des gisements à vertébrés continentaux, il ne peut se limiter à une tranche «virtuelle» de sédiment, qu'il s'agisse d'un niveau stratifié ou karstique (d'autant plus que l'épaisseur d'un squelette bien conservé de grand mammifère peut être de plusieurs dizaines de centimètres). Appliquant ces méthodes empiriques, les faunes du Quercy nouvellement récoltées en place (cf. chapitre II.A.2) étudiées et publiées jusqu'ici proviennent de tranches de sédiments d'une vingtaine de centimètres d'épaisseur, très rarement supérieure à 50 cm.

En ce qui concerne le remaniement d'un sédiment, il peut advenir dans tous les types de dépôts. Tous les indices permettant de le déceler doivent être pris en compte, et résultent de l'analyse du sédiment et de la faune. Le fait que les gisements karstiques sont souvent de superficie réduite, et qu'il puisse exister sur une petite aire géographique des remplissages d'âges différents, implique que l'on doive être précis dans l'exploitation de ces localités.

Un autre problème posé par les remplissages karstiques est leur «indépendance» sédimentaire. Leur isolement ne permet pas de relation géométrique avec les remplissages voisins ou avec les sédiments stratifiés. Cependant, il paraît illusoire de penser qu'il est plus facile de dater des gisements stratifiés les uns par rapport aux autres que des gisements karstiques. Sauf exception (par exemple le Crétacé–Paléogène d'Amérique du Nord ou le Néogène d'Espagne), les bassins stratifiés continentaux du Tertiaire sont souvent restreints, avec des couches sans relations géométriques visibles les unes par rapport aux autres, souvent affectées par la tectonique et riches en variations de faciès. Les continuités stratigraphiques horizontales sont rares, tout autant que les superpositions. Mis à part les cas exceptionnels où des couches volcaniques sont intercalées et permettent des datations géochimiques (comme dans le Néogène d'Afrique de l'Est) et faute de disposer d'informations magnétostratigraphiques généralisées, la datation des gisements à vertébrés dans les bassins stratifiés se fait essentiellement à partir des faunes et des flores fossiles. La comparaison chronologique ou corrélation des gisements stratifiés, lorsqu'ils ne sont pas en relation de continuité sédimentaire parfaite, ou lorsqu'ils ne sont pas réellement superposés dans le même bassin, se fait de la même façon que la comparaison chronologique des gisements karstiques: on compare des micro-bassins sédimentaires

(remplissages) constitués d'un seul objet sédimentaire déposé en un temps géologiquement court.

### *B. Principes méthodologiques*

Ainsi, il revient en général au paléontologue, par l'analyse des fossiles suivant ses propres méthodes, de tester l'homogénéité chronologique d'un gisement. Pour cela, il considère dans chaque gisement les espèces et les assemblages fauniques. Il s'agit de vérifier que leur structure est comparable à celle des espèces et des assemblages actuels: la référence à l'actuel est l'un des principes de base des études paléontologiques.

#### 1. Les espèces

Chez les animaux à reproduction sexuée, «les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables» (MAYR 1974). Une population naturelle est constituée par «la communauté des individus à panmixie potentielle dans un lieu donné» (MAYR 1966, 1974). Il est maintenant universellement reconnu que ces populations ne sont pas composées d'individus identiques entre eux: la variation est l'une des caractéristiques des espèces vivantes. Grâce à elle, l'espèce n'est pas une entité rigide, installée une fois pour toutes dans une niche écologique donnée. L'existence d'un réservoir de variations sur lequel la sélection peut jouer lui permet éventuellement de s'adapter à de nouvelles conditions du milieu. Cette variabilité est un moyen d'expliquer les phénomènes évolutifs par l'adaptation des espèces à des milieux qui se modifient au cours de temps (AYALA 1978, LUCOTTE 1978).

Ainsi, en paléontologie, une approche populationnelle, tenant compte de la variation des individus, est à la base de la définition d'une espèce fossile. Elle s'écarte depuis SIMPSON (1953, par exemple) des concepts typologiques de l'espèce qui ont eu cours chez les auteurs jusque dans la première moitié du XXe siècle. L'introduction de cette notion de variabilité en paléontologie a permis de faire faire à «l'espèce paléontologique» un pas vers une réalité biologique.

Il va sans dire, mais peut-être vaut-il mieux le rappeler, que toute analyse de la variabilité doit se faire sur une population fossile la plus «réelle» possible, c'est-à-dire provenant d'un même gisement, ou d'un même niveau.

L'étendue de la variation, dans une population, n'est pas une donnée arbitraire laissée à la seule évaluation éventuellement finaliste du chercheur: elle peut être appréciée sur les populations actuelles. Il n'est pas dans notre intention de faire une présentation exhaustive de la variation chez les mammifères. Il s'agit seulement de rappeler quelques références de base qui nous permettront ensuite de tirer quelques conclusions sur la variabilité de populations fossiles.

L'analyse de la variabilité morphologique peut être réalisée de façon descriptive et quantitative (fréquences des structures variables, dimensions des éléments ou des structures squelettiques). Rappelons que tous les éléments ou structures de la morphologie n'ont pas la même signification et que dans toute interprétation des structures observées, il faut, par exemple, faire la part des caractères liés à la croissance ou au sexe de l'individu de l'ensemble des autres caractères. Par ailleurs, la définition de la variabilité d'une population nécessite un échantillon suffisant, et ne peut être valablement obtenue à partir de

quelques rares pièces. C'est l'amplitude de la variabilité par référence à l'actuel, qui permet de déduire l'homogénéité ou l'hétérogénéité d'une population fossile.

Les parties du squelette des mammifères fossiles les plus généralement mesurées sont les dents. Chez les mammifères actuels, la répartition statistique des mensurations des dents obéit généralement à une loi normale (distribution de Gauss). Tester l'homogénéité spécifique de ces mensurations provenant d'une population revient le plus souvent à tester sa normalité. Divers tests statistiques sont utilisés (Chi 2, Kolmogorov-Smirnov par exemple). Pour des populations dont la répartition des dimensions apparaît normale, et dont l'effectif est suffisant, une bonne façon d'estimer la variabilité est l'estimation du coefficient de Pearson. SIMPSON et al. (1960) ont montré que chez les mammifères actuels en général, la variabilité normale des mensurations dentaires des populations se traduit par un coefficient compris entre 4 et 10. Des études ultérieures montrent qu'il faut agrandir cet intervalle et surtout le moduler suivant les ordres de mammifères et types dentaires considérés (cf. tabl. 1). Chez les primates, GINGERICH (1974) et GINGERICH et al. (1979) ont montré une répartition de la variation de 3,4 à 11,6 pour les molaires. Pour

Tableau 1: *Variabilité de la taille dans des populations de mammifères actuels, estimée d'après le coefficient de variation de Pearson, calculé pour les longueurs des molaires. Ces coefficients ne sont considérés que pour un nombre de mesures égal ou supérieur à 15.*

| AUTEUR | SYSTEMATIQUE | LOCALISATION | DENTS | N | v=100 σ/M |
|---|---|---|---|---|---|
| Simpson *et al.* (1960) | Mammifères en général | — | – | – | 4 - v - 10 |
| Gingerich (1974) | Primates : diverses espèces | cf. Tabl. 1, p. 896 | $M_1 \rightarrow M_3$ | 14→221 | 3,4 - v - 11,6 |
| Gingerich & Ryan (1979) | Primates Indridae : *Avahi laniger* | Madagascar (tabl. 1, p. 145) | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 30→31<br>30→31 | 4,2 - v - 5,9<br>3,4 - v - 5,6 |
| | *Propithecus verreouxi* | Madagascar | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 56→60<br>55→56 | 4,2 - v - 5,5<br>3,5 - v - 4,4 |
| Gingerich & Schoeninger (1979) | Primates (37 à 45 espèces) | divers | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | –<br>– | v. moy. : 6,1 9<br>v. moy. : 5,8 7,5 |
| Gingerich & Winckler (1979) | Carnivores : *Vulpes vulpes* | Michigan (USA) | $M^1 \rightarrow M^2$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 51<br>44→51 | 4,0 - v - 7,2<br>4,2 - v - 12,2 |
| Willig (1983) | Chiroptères : diverses espèces | divers | rangée dentaire | 15 | 2,2 - v - 4,4 |
| Pasquier (1974) | Rongeurs Muridae : *Apodemus sylvaticus* | Nord de la France | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 168<br>88 | 5,48 - v - 5,75<br>4,29 - v - 6,02 |
| | id | St - Mathieu (France) | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M^1 \rightarrow M^3$ | 186<br>177→184 | 4,37 - v - 8,16<br>4,26 - v - 5,73 |
| | *Apodemus flavicollis* | France | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 34→39<br>38→40 | 4,42 - v - 8,25<br>4,16 - v - 6,90 |
| | id. | Kirchdorf (Allemagne) | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 57→60<br>53→57 | 5,28 - v - 8,11<br>5,61 - v - 7,24 |
| Darviche (1978) | *Mus musculus bactrianus* | Birdjand (Iran) | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 20→22<br>18→20 | 3,97 - v - 7,27<br>2,97 - v - 7,28 |
| Thohari (1983) | *Rattus tiomanicus* | Indonésie | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 15<br>15 | 4,87 - v - 7,04<br>4,41 - v - 6,49 |
| | *Rattus exulans* | Indonésie | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \rightarrow M_3$ | 15<br>15 | 4,77 - v - 6,62<br>4,40 - v - 6,99 |
| Darviche et Orsini (1982) | *Mus musculus* | Midi de la France | $M^1 \rightarrow M^3$<br>$M_1 \quad M_3$ | 34<br>33→34 | 3,37 - v - 8,20<br>2,96 - v - 7,30 |

celles de quelques carnivores étudiés par GINGERICH & WINCKLER (1979), le coefficient est compris entre 4 et 12. Il en va de même pour les Equidae (EISENMANN 1980). Pour d'autres groupes, l'étendue de la variation du coefficient de Pearson semble plus limitée. Il s'agit des chiroptères, par exemple, étudiés par WILLIG (1983) (de 2,2 à 4,4) et HAND (1985) (jusqu'à 6,16), ou alors des rongeurs Muridae étudiés par PASQUIER (1974), DARVICHE (1978), DARVICHE & ORSINI (1982) et THOHARI (1983). Chez ces rongeurs, le coefficient minimum observé est supérieur à 2 (2,35), et le maximum inférieur à 9 (8,36).

Ainsi, l'amplitude de la variabilité, estimée par le coefficient de Pearson, varie légèrement d'un ordre de mammifères à l'autre, et probablement aussi en fonction des grands types dentaires, dans l'intervalle 2–12. Une population fossile donnée présente une variabilité normale lorsque celle-ci n'excède pas celle des famille et/ou ordre actuels auxquels elle est référée. Cette population fossile peut être alors considérée comme homogène chronologiquement. Pour les familles et ordres fossiles qui n'ont aucun représentant actuel, on se réfère aux familles et ordres apparentés et/ou à ceux montrant des types et adaptations dentaires comparables.

Lorsque la variation d'une population fossile excède celle de l'actuel, cela est un indice d'hétérogénéité, qui peut avoir au moins deux explications: deux espèces différentes sont mélangées et l'hétérogénéité est alors taxonomique, ou bien la population regroupe des individus d'une même espèce déposés dans le gisement pendant un temps suffisamment long pour que des phénomènes évolutifs se soient produits, l'hétérogénéité est alors chronologique.

## 2. Assemblages et communautés

Une population paléontologique homogène, replacée dans son contexte phylétique, peut fournir, par le stade évolutif atteint, une indication quant à la position biochronologique du gisement par rapport aux autres gisements renfermant d'autres populations de cette lignée. Cet âge relatif peut être testé. Les différentes lignées qui constituent l'assemblage faunique d'un gisement donnent chacune une position relative de la localité dans une échelle biochronologique. L'ensemble de ces données doit concorder pour que l'on puisse considérer cet assemblage comme homogène. Ainsi, ce n'est pas une lignée unique, dans une faune, qui permet de tester l'homogénéité de cette faune, mais la conjonction des différentes composantes dans un ensemble cohérent et constitué d'éléments interprétés indépendamment, qui indique l'âge et l'homogénéité chronologique du site fossilifère.

L'ensemble des espèces d'un gisement paléontologique «homogène» constitue alors une communauté écologique. Cette communauté fossile peut elle aussi être testée. Elle est considérée comme chronologiquement homogène lorsqu'elle ne s'écarte pas significativement, dans sa structure, en termes de diversité et configuration spécifique, de faunes supposées contemporaines. Cette argumentation repose sur des bases empiriques, susceptibles d'évoluer avec de nouvelles découvertes dans le site, et liées à différentes conditions, en particulier taphonomiques et paléoécologiques. Pour donner une assise plus solide à l'analyse des communautés, l'un d'entre nous a développé une méthode qui permet également de faire référence aux communautés de mammifères actuelles (LEGENDRE, 1986).

Ainsi, la méthode appliquée par le paléontologue permet de vérifier l'homogénéité d'une faune d'un gisement ponctuel à trois niveaux, celui des espèces, celui de l'assemblage des espèces, et celui de la communauté qu'elles représentent.

## II. Les gisements à vertébrés fossiles du Quercy

Après avoir rappelé quelques principes généraux des méthodes d'études paléontologiques, voici maintenant l'application qui en a été faite pour les phosphorites du Quercy.

### *A. Origine des collections de vertébrés fossiles du Quercy*

#### 1. Les anciennes collections

Au plan historique, les phosphorites du Quercy furent signalées par DAUBREE en 1871 et les premiers travaux paléontologiques furent publiés en 1872 par DELFORTRIE, FILHOL et GERVAIS. A partir de là, et jusqu'en 1965, les travaux vont se référer au matériel recueilli au cours de l'exploitation industrielle des phosphates, qui cessa au tout début du XXe siècle.

Pendant l'exploitation minière, les propriétaires interdisaient l'accès des carrières à phosphates: ainsi, les scientifiques à cette époque n'ont *jamais* recueilli eux-mêmes les fossiles *in situ*. La récolte était faite par les ouvriers carriers qui revendaient aux collectionneurs les pièces qu'ils avaient mises de côté. Les fossiles ainsi récupérés étaient référencés le plus souvent par rapport au village le plus proche du lieu d'exploitation[3]). Les collections ainsi constituées, et qui se trouvent réparties dans de nombreux musées dans le monde, manquent donc totalement de précision quant à leur provenance géographique exacte.

Ainsi, les anciennes collections du Quercy constituent-elles un ensemble d'origine géographique et chronologique imprécise. Les termes géographiques «Bach, Escamps, Caylus, Mouillac...» ne peuvent en aucun cas être considérés comme désignant les localités fossilifères réelles, mais comme des assemblages artificiels de circonstance, liés aux anciennes traditions de récolte. Ces assemblages sont à juste titre apparus hétéroclites à certains paléontologues, comme STEHLIN & SCHAUB (1951) qui, n'ayant jamais examiné de remplissage *in situ*, en ont déduit que les faunes fossiles des poches à phosphorites représentaient un mélange de faunes d'âges différents. En fait, ce mélange s'est produit *a posteriori*, entre les mains des carriers et des collectionneurs. C'est cette réalité que certains paléontologues modernes ont démontrée à l'aide des nouvelles récoltes.

#### 2. Les nouvelles récoltes

Après la fin de l'exploitation minière du Quercy, rares ont été les paléontologues qui sont allés dans cette région. Leurs investigations, peu poussées, les avaient conduit à penser que les poches à phosphorite ne contenaient plus trace de remplissage fossilifère. L'opinion générale, fondée sur les anciennes collections, restait imprégnée de l'idée d'un mélange originel des faunes dans les cavités. Un précurseur, B. GEZE (1938 a, b), a montré cependant que deux localités près du château d'Aubrelong (Aubrelong 1 et Aubrelong 2)

---

[3]) Par exemple, près du village de Mouillac, plus d'une vingtaine de poches disséminées sur quelques hectares, ont été exploitées pour le phosphate. Leur remplissage ne s'est pas effectué de façon synchrone. Un fossile des anciennes collections portant la mention d'origine «Mouillac» peut donc provenir de l'une quelconque de ces fissures. Que dire alors de la mention «Caylus» (capitale du Quercy industriel à cette époque) ou bien «Quercy»!

correspondaient à des remplissages homogènes quant à leur âge. A partir de 1965, une prospection paléontologique systématique de la région du Quercy a été entreprise. Les premières investigations, engagées simultanément par le Laboratoire de Paléontologie de Montpellier II et ceux du Museum National d'Histoire Naturelle et de Paris VI, ayant été positives, prospections et fouilles se sont poursuivies et développées sous la forme d'une étroite collaboration des Laboratoires de Montpellier II et Paris VI.

Sur près de 200 localités visitées à ce jour, plus de 70 renferment des restes de vertébrés fossiles, et 63 ont été publiées. Ce sont les nouveaux gisements du Quercy, qui ont livré les «nouvelles collections» du Quercy. Chacune des localités nouvelles est bien repérée géographiquement (coordonnées Lambert, fichier des gisements): elle reçoit une dénomination particulière et ne peut et ne doit être confondue avec aucune autre. Les remplissages nouvellement exploités sont très divers (volume, épaisseur, sédimentation, richesse en fossiles etc.). Lorsque le sédiment est suffisamment riche et abondant, des fouilles paléontologiques classiques sont effectuées, le résidu de fouille étant recueilli et tamisé au laboratoire. Pour la majorité des sites, l'épaisseur du sédiment fouillé est faible; lorsqu'elle est importante, les différents points de prélèvement sont distingués (comme Escamps A, B, C).

Au Mas Got, deux fouilles ont été pratiquées dans le gisement (en A et B); les fossiles étudiés et publiés pour chacune proviennent respectivement d'une couche de 50 cm et d'une couche de 30 cm d'épaisseur. Au Mas de Pauffié, un petit remplissage en fond de galerie de 20 cm d'épaisseur sur une surface d'environ 2 $m^2$ a fourni la faune de rongeurs étudiée par M. Vianey-Liaud (1976, 1979). Le volume tamisé à Belgarric est du même ordre. On pourrait poursuivre longtemps cette énumération qui montre que, dans la plupart des sites exploités, le matériel étudié provient d'une relativement faible épaisseur de sédiment.

Certaines cavités étaient complètement vidées, mais le déblai, fossilifère, a été conservé à proximité. Lorsqu'un déblai, situé très près d'une cavité, est bien isolé d'autres poches karstiques et d'autres déblais, il n'y a aucune ambiguïté quant à son origine. La faune recueillie par tamisage du déblai peut être considérée comme bien localisée et provenant d'un seul site. C'est par exemple le cas pour La Bouffie ou pour Lavergne.

### *B. Homogénéité des faunes des remplissages karstiques du Quercy*

Au commencement de la reprise de l'exploitation des gisements du Quercy, nous avons voulu vérifier, en premier lieu, avant d'entreprendre de grandes fouilles, si le «mélange historique», déduit de l'observation des anciennes collections était une réalité *in situ*. Il s'agissait au préalable de retrouver des remplissages en place, ce qui a été fait. A partir de là deux approches complémentaires sont utilisées pour tester l'isochronie ou l'hétérochonie à l'échelle géologique des remplissages ainsi découverts: l'étude de la faune et celle du sédiment.

Celle qui nous était naturelle, l'approche paléontologique, consistait à comparer la composition des associations et la variabilité spécifique des faunes au sein des remplissages du Quercy avec celles des faunes provenant d'autres gisements fossilifères contemporains et aussi avec celles des faunes actuelles. Cette approche nous a permis de conclure à l'homogénéité des faunes fossiles de la grande majorité des divers remplissages du Quercy. Elle nous a permis jusqu'ici de déceler un seul cas d'hétérogénéité, sur les soixante

trois faunes publiées. Il s'agit du site de Célarié. Dans ce cas, l'examen complémentaire du sédiment et du type de fossilisation a permis d'avancer un début d'explication à cette hétérogénéité et de séparer au moins deux faunes (CROCHET et al. 1981; travail en cours). Ce mélange pourrait être la conséquence d'une réactivation de la cavité suivie d'une deuxième phase de remplissage.

Tous les gisements fossilifères doivent être échantillonnés ou fouillés avec soin; aucun n'est à l'abri d'un remaniement éventuel, de variations de faciès nombreuses dans les dépôts continentaux. Les gisements karstiques ne font pas exception à la règle. Nous nous y sommes soumis pour les gisements du Quercy. Les résultats ont dépassé nos espérances:

— les faunes sont apparues homogènes;
— les restes fossiles sont généralement très abondants et leur état de conservation souvent excellent. Si dans beaucoup de sites les éléments dentaires constituent le matériel le plus nombreux (des milliers de pièces), dans certains les restes squelettiques parfois en connexion sont nombreux (artiodactyles, carnivores et chiroptères à Itardies; rongeurs Sciuridae au Mas de Got B; périssodactyles Rhinocerotidae à Garouillas; chiroptères à Crégols, par exemple).

Nous ne reviendrons pas ici sur tous les éléments qui ont permis de corroborer l'homogénéité chronologique des faunes du Quercy; on se reportera pour cela aux travaux référencés en annexe; nous discuterons seulement quelques données sur la variabilité des espèces et sur la structure des communautés.

## 1. Les espèces

Chaque fois que nous voulons tirer des conclusions de la variabilité d'espèces étudiées, nous prenons soin de considérer un échantillon suffisamment important (15 spécimens au minimum, si le gisement est peu riche, mais plus généralement 30 et au-delà). En dessous de 15, les résultats obtenus sont biaisés par le petit nombre. Compte tenu de leur abondance dans le matériel fossile, seules les dents, essentiellement les molaires, sont considérées ici. La longueur est très généralement la dimension dentaire la moins variable. C'est pour cela que le tableau 2, que nous allons commenter, est établi sur cette dimension. Ce tableau montre la variabilité (estimée par le coefficient de Pearson) de différentes espèces de mammifères fossiles provenant de divers gisements stratifiés, karstiques, du Quercy et d'ailleurs, du Paléocène au Pliocène. Tous ces mammifères ont des dents brachyodontes. La référence pour une comparaison est fournie par les espèces actuelles (tabl. 1).

On remarquera que:

a) chez les primates, chiroptères et rongeurs Muridae, la variabilité est analogue à celle des populations actuelles;

b) les mammifères appartenant à des familles pour lesquelles nous n'avons pas de référence directe peuvent cependant être comparés à ceux qui montrent des types dentaires voisins:

— les marsupiaux présentent une variabilité «normale», généralement peu élevée, comme chez les chiroptères;
— les rongeurs brachyodontes Gliridae, Cricetidae et Dipodidae montrent une variabilité comparable à celle des Muridae;

Tableau 2: *Variabilité des longueurs des molaires (et quelquefois des prémolaires) de populations de mammifères fossiles brachyodontes. Les coefficients de variation ne sont pris en compte que pour un nombre de mesures égal ou supérieur à 15, provenant de remplissages karstiques (K) ou de gisements stratifiés (S) et lorsqu'il n'y a qu'une espèce reconnue dans le gisement.*

| AUTEUR | SYSTEMATIQUE | LOCALISATION | POSITION STRATIGRAPHIQUE | DENTS | N | v = 100 σ/M |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Gingerich (1974) | Primates : *Plesiadapis tricuspidens* | Berru (France) (S) | Paléocène | $M_1 \rightarrow M_3$ | 22→53 | 4,6-v-5,4 |
| (1977) | *Teilhardina belgica* | Dormaal (Belgique) (S) | Eocène inf | $M_1 \rightarrow M_3$ | (9)→17 | (2,6)-v-8,3 |
| Legendre (1980) | Chiroptères : *Mormopterus helveticus* | Port-La-Nouvelle (K) (France) | Miocène | $P^4 \rightarrow M^3$ | 17→20 | 3,7-v-5,2 |
| | | | | $P_2 \rightarrow M_2$ | 19→20 | 3,2-v-6,3 |
| Sigé (1978) | *Paleophyllophora quercyi* | Sainte-Néboule (K) (France) | Eocène sup. | $M_1 \rightarrow M_3$ | 20 | 1,83 |
| | *Pseudorhinolophus schlosseri* | | Eocène sup. | $P_4 \rightarrow M_3$ | 47 | 2,08 |
| Crochet (1980) | Marsupiaux Didelphidae : *Amphiperatherium maximun* | Condé en Brie (S) (France) | Eocène inf. | $M^3$ | 20 | 6,01 |
| | | | | $M_1$ | 22 | 4,13 |
| | *Amphiperatherium exile* | Pech du Fraysse (K) (France) | Oligocène sup. | $M^1$ | 21 | 4,65 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_4$ | 17→47 | 4,22-v-4,78 |
| | *Peratherium cuvieri* | Sainte-Néboule (K) (France) | Eocène sup. | $M^2$ | 19 | 3,99 |
| | | | | $M_2 \rightarrow M_4$ | 16→25 | 3,23-v-3,68 |
| | *Peratherium elegans* | Ronzon (France) (S) | Oligocène inf. | $M_2 \rightarrow M_4$ | 18→25 | 3,89-v-4,90 |
| | *Peratherium cntiquum* | Pech du Fraysse (K) (France) | Oligocène sup. | $M^1 \rightarrow M^3$ | 19→21 | 4,00-v-6,77 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_4$ | 41→68 | 5,23-v-6,88 |
| Comte (1985) | Rongeurs Cricetidae : *Eucricetodon dubius* | Pech Desse (K) (France) | Oligocène sup. | $M^1 \rightarrow M^2$ | 53→57 | 3,80-v-5,38 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_3$ | 53→24 | 4,14-v-4,69 |
| | | Pech du Fraysse | Oligocène sup. | $M^1 \rightarrow M^3$ | 24→35 | 4,78-v-7,34 |
| | | | | $M_1 \; M_3$ | 56→43 | 5,03-v-6,88 |
| Logally (1978) | Rongeurs Cricetidae : *Eucricetodon dubius* (= *E. praecursor*) | Gaimersheim (K) (Allemagne) | Oligocène sup. | $M^1 \rightarrow M^3$ | 98→67 | 6,57-v-8,97 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_3$ | 157→117 | 6,88-v-7,58 |
| | *Eucricetodon atavus* | Mörhen 13 (K) (Allemagne) | Oligocène sup. | $M^1 \rightarrow M^3$ | 129→19 | 3,69-v-5,83 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_3$ | 132→57 | 4,40-v-5,73 |
| Daams (1981) | Rongeurs Gliridae : *Microdyromys complicatus* | Sansan (France) (S) | Miocène | $M^{1\text{-}2} \rightarrow M^3$ | 206→44 | 5,1-v-6,1 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_2$ | 204-153 | 5,9-v-6,5 |
| | id. | Armantes (Espagne) (S) | Miocène | $M^{1\text{-}2} \rightarrow M^3$ | 33→18 | 5,7-v-6,0 |
| | | | | $M_2$ | 25 | 4,1 |
| | *Microdyromys monspeliensis* | Las Planas 4A (S) (Espagne) | Miocène | $M^{1\text{-}2}$ | 28 | 6,6 |
| | id. | Bunol (Espagne (S) | Miocène | $M^{1\text{-}2}$ | 56 | 5,2 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_2$ | 34→23 | 6,0-v-6,08 |
| | *Microdyromys legidensis* | St-Victor-La-Coste (K) (France) | Oligocène sup. | $M^{1\text{-}2}$ | 19 | 4,4 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_2$ | 19→28 | 5,6-v-5,7 |
| Hugueney et Vianey-Liaud (1979) | Rongeurs Dipodidae : *Plesiosminthus promyarion* | Pech Desse (France) (K) | Oligocène sup. | $M^1 \rightarrow M^2$ | 35→16 | 3,30-v-4,81 |
| | | | | $M^1 \rightarrow M^3$ | 57→16 | 4,29-v-4,46 |
| | | Pech du Fraysse (K) (France) | Oligocène sup. | $M^1 \rightarrow M^2$ | 63→41 | 6,20-v-6,63 |
| | | | | $M^1 \rightarrow M^3$ | 22→21 | 4,26-v-6,00 |
| | *Plesiosminthus myarion* | Saulcet (France) (S) | Miocène inf. | $M^1 \rightarrow M^3$ | 28→19 | 4,09-v-7,27 |
| | | | | $M^1 \rightarrow M^3$ | 24→15 | 3,79-v-4,87 |
| | | Chavroches (France) (S) | Miocène inf. | $M^1 \rightarrow M^3$ | 49→15 | 3,89-v-7,43 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_3$ | 48→36 | 3,61-v-6,36 |
| Pasquier (1974) | Rongeurs Muridae : *Apodemus occitanus* | Balaruc II (France) (K) | Pliocène | $M^1 \rightarrow M^2$ | 84→85 | 4,72-v-6,76 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_2$ | 83→18 | 4,38-v-4,59 |
| | *Apodemus dominans* | Weze (Pologne) (K) | Pliocène | $M^1$ | 22 | 4,89 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_2$ | 38→14 | 6,24-v-6,36 |
| | | Rebielice (Pologne) (K) | Pliocène | $M^1 \rightarrow M^2$ | 61→18 | 3,58-v-5,13 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_2$ | 84→33 | 4,38-v-5,56 |
| | | Schernfeld (K) (Allemagne) | Pliocène | $M^1 \rightarrow M^3$ | 91→36 | 4,65-v-6,49 |
| | | | | $M_1 \rightarrow M_3$ | 70 | 4,33-v-4,89 |

c) au sein d'une même famille la variabilité des espèces provenant de gisements karstiques n'est pas différente de celle des espèces provenant de gisements stratifiés;

d) la variabilité des espèces provenant de gisements du Quercy est normale (par exemple les marsupiaux, les Cricetidae ou les Dipodidae de Pech du Fraysse).

Tous les animaux considérés ci-dessus possèdent des dents brachyodontes. La molaire brachyodonte est un organe qui n'est pas affecté par la croissance. Sa variabilité reflète la variabilité générale de la taille. Chez les animaux hypsodontes, un facteur de variation supplémentaire intervient, avec le prolongement de la croissance dentaire chez l'adulte. Le tableau 3 a été réalisé pour des mammifères hypsodontes, essentiellement des rongeurs, représentant deux grands types. En A, quelques rongeurs Arvicolidae (CHALINE & MICHAUX 1973; BARTOLOMEI et al. 1975), et quelques Equidae (EISENMANN 1980) possèdent des dents à couronne prismatique dont les parois sont verticales. Au cours de la croissance de l'individu, le dessin de la surface d'usure et l'allure des flancs de la couronne varie peu. La variabilité des populations considérées, provenant de gisements stratifiés (Equidae) ou karstiques (Arvicolidae) n'est pas différente de celle des actuels pour les Equidae, et des autres rongeurs considérés dans le tableau 2 pour les Arvicolidae.

En B et C, il s'agit de rongeurs peu (B) ou nettement (C) hypsodontes et dont la couronne présente une courbure et une asymétrie des bords labio-lingual (dents supérieures) ou antéro-postérieur (dents inférieures). Au cours de la croissance de l'individu, le dessin de la surface d'usure et l'allure des flancs de la couronne varient généralement beaucoup (STEHLIN & SCHAUB 1951; VIANEY-LIAUD 1976, 1979; SCHMIDT-KITTLER 1984). Les deux populations regroupées en B sont des Theridomyidae peu hypsodontes provenant l'une d'un gisement karstique du Quercy, l'autre d'un gisement stratifié de Belgique. Dans les deux cas, la variabilité et à peu près semblable, et normale, même pour les catégories de dents *a priori* hétérogènes (M 1–2/1–2). La partie C du tableau est consacrée à divers grades évolutifs du genre *Archaeomys* depuis des formes moyennement hypsodontes (*A. gracilis, A. gervaisi*) jusqu'à des formes très hypsodontes (*A. intermedius, A. laurillardi*). Chez les premières, la variabilité est encore normale, bien que supérieure à celle observée chez les Muridae, Dipodidae, Cricetidae ou Arvicolidae. La variabilité s'accroît nettement (9 à 17,5) chez les *Archaeomys* hypsodontes. Cet accroissement n'est pas le fait des seules populations provenant de remplissages karstiques du Quercy, mais se retrouve dans les gisements stratifiés. La variabilité plus forte semble bien liée au type particulier d'hypsodontie de ces Theridomyidae (dissymétrie des flancs opposés de la couronne), qui provoque une variation morphologique importante au cours de la croissance. Il reste à conforter cette conclusion par l'analyse de populations actuelles présentant le même type d'hypsodontie.

Ainsi, les populations de mammifères fossiles provenant aussi bien de gisements karstiques que de gisements stratifiés présentent une variabilité comparable à celle des populations actuelles. Les cas de variabilité plus forte présentés ci-dessus correspondent à des espèces dont l'hypsodontie est particulière (asymétrique) et ne sont pas liés au type de gisement (karstique ou stratifié). Si l'on considère un gisement, Pech du Fraysse par exemple, dans lequel on rencontre un *Archaeomys* hypsodonte, les autres mammifères associés dans le gisement (marsupiaux, rongeurs dipodidés ou cricétidés) montrent une variabilité normale.

Tableau 3: *Variabilité des longueurs des molaires (et quelquefois des prémolaires) de populations de mammifères fossiles hypsodontes provenant de remplissages karstiques (K) ou de gisements stratifiés (S). Les coefficients de variation ne sont pris en compte que pour un nombre de mesures égal ou supérieur à 15, et lorsqu'il n'y a qu'une espèce reconnue dans le gisement.*

| AUTEUR | SYSTEMATIQUE | LOCALISATION | POSITION STRATIGRAPHIQUE | DENTS | N | v=100 σ/M |
|---|---|---|---|---|---|---|
| A : MAMMIFERES A DENTS PRISMATIQUES, COURONNE VERTICALE | | | | | | |
| Chaline et Michaux (1975) | Rongeurs Arvicolidae : *Mimomys occitanus* | Sète (France) (K) | Pliocène | $M_1$ | 114 | 6,2 |
| Bartolomei *et al.* (1975) | *Pliomys lenki* | La Fage (K) (France) | Pléistocène | $M_1$ | 36 | 5,73 |
| | | Koneprusy (K) (Tchécoslovaquie) | Pléistocène | $M_1$ | 135 | 6,04 |
| | | Holstejin (K) (Tchécoslovaquie) | Pléistocène | $M_1$ | 70 | 6,62 |
| Eisenman (1980) | Périssodactyles Equidae: *Equus stenonis vireti* | St-Vallier (S) (France) | Pliopléistocène | $M^1$<br>$M^2$ | 15<br>15 | 5,51<br>4,61 |
| | *Equus mosbachensis* | Mindet (S) (Allemagne) | Pliopléistocène | $M^1$ | 14 | 4,36 |
| | *Equus* sp. | Est-Turkana (S) (Afrique) | Pliopléistocène | $M^2$ | 19 | 7,85 |
| | | Est-Turkana (S) | Pliopléistocène | $M^2$ | 26 | 5,56 |
| | *Equus tabeti* | Aïn Anech (S) (Algérie) | Pléistocène inf. | $M^3$ | 41 | 6,00 |
| | *Equus mauritanicus* | Ternifine (S) | Pléistocène moyen | $M^3$ | 54 | 5,48 |
| B : MAMMIFERES A COURONNE DISSYMETRIQUE ; COURBE $B_1$ = Faiblement hypsodontes | | | | | | |
| | Rongeurs Theridomyidae: *Blainvillimys langei* | Aubrelong 1 (K) (France) | Oligocène inf. | $M^{1-2} \rightarrow M^3$<br>$M_{1-2}$ | 47→23 | 6,10-v-9,48 |
| | *Theridomys aquatilis* | Hoogbutsel (S) (Belgique) | Oligocène inf. | $D^4 \rightarrow M^3$<br>$P_4 \rightarrow M_3$ | 64→127<br>57→139 | 5,14-v-6,59<br>6,10-v-8,21 |
| | *Pseudoltinomys cuvieri* | Escamps (K) (France) | Eocène sup. | $M^{1-2}$<br>$M_{1-2}$ | 33<br>30 | 5,05<br>4,35 |
| | *Pseudoltinomys gaillardi* | Ravet (K) (France) | Oligocène inf. | $M^{1-2}$<br>$M_{1-2}$ | 47<br>40 | 5,58<br>4,62 |
| $B_2$ = Espèces d'hypsodontie croissante (de haut en bas) | | | | | | |
| Vianey-Liaud (1979) | Rongeurs Theridomyidae: *Archaeomys gracilis* | Belgarric (K) (France) | Oligocène moyen | $D^4 \rightarrow M^{1-2}$<br>$P_4 \rightarrow M_3$ | 25→123<br>20→92 | 4,71-v-11,83<br>7,09-v-10,70 |
| | | Rigal-Jouet (K) (France) | Oligocène moyen | $P^4 \rightarrow M^3$ | 17→36 | 8,53-v-11,05 |
| | *Archaeomys gervaisi* | Rigal-Jouet (K) (France) | Oligocène moyen | $P^4 \rightarrow M^3$<br>$P_4 \rightarrow M_3$ | 31→112<br>20→65 | 8,58-v-11,74<br>7,00-v-9,87 |
| | *Archaeomys intermedius* | Pech Desse (K) (France) | Oligocène sup. | $P^4 \rightarrow M^3$<br>$P_4 \rightarrow M_3$ | 15→58<br>21→83 | 10,85-v-17,60<br>11,90-v-15,59 |
| | | Pech du Fraysse (France) (K) | Oligocène sup. | $M^{1-2} \rightarrow M^3$<br>$D_4 \rightarrow M_3$ | 17→92<br>19→220 | 10,69-v-15,50<br>9,31-v-13,86 |
| | *Archaeomys laurillardi* | Coderet (S) (France) | Oligocène sup. | $P^4 \rightarrow M^3$<br>$P^4 \rightarrow M^{1-2}$ | 22→60<br>17→47 | 10,02-v-14,59<br>12,48-v-16,65 |
| | *Archaeomys laurillardi helveticus* | Rickenbach (S) (Suisse) | Oligocène sup. | $P^4 \rightarrow M^{1-2}$<br>$M_{1-2}$ | 21→40<br>21 | 11,73-v-12,67<br>12,43 |

## 2. Assemblages et communautés fossiles du Quercy

Les espèces qui constituent les assemblages fauniques dans les nouvelles localités du Quercy représentent de nombreux ordres et familles de mammifères. Les rongeurs, mais également plusieurs autres groupes, fournissent des éléments de datation. A ce jour, aucune contradiction n'est apparue entre les propositions biochronologiques résultant pour un gisement donné de l'étude de ces différents groupes. L'homogénéité chronologique des faunes est ainsi vérifiée à un deuxième niveau, celui des assemblages, et prend en compte pour sa démonstration des groupes taxonomiques variés. L'homogénéité n'est pas déduite de l'étude d'une ou deux espèces dans le gisement mais de la confrontation de

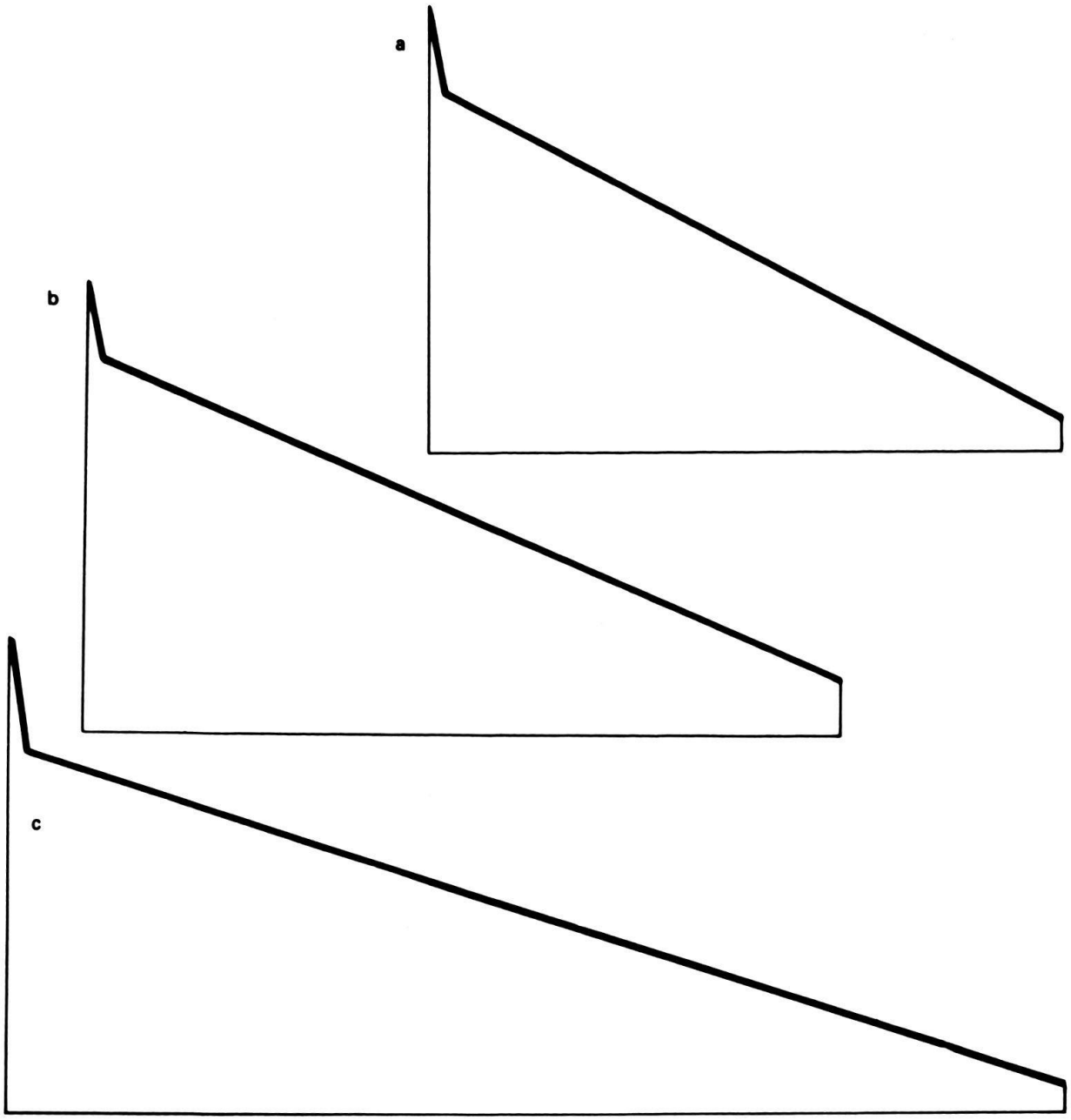


Fig. 1. Cénogrammes des faunes du Marinésien supérieur d'une localité karstique du Quercy, Le Bretou (a), d'un gisement stratifié, Robiac (b), et d'une faune actuelle de forêt tropicale humide du Gabon, Makokou (c).

nombreuses données indépendantes. Les résultats, pour les phosphorites du Quercy, sont cohérents et les nouvelles localités à ce niveau apparaissent également «homogènes» (cf. résultats des travaux cités en annexe).

En outre, les associations fauniques du Quercy ont leur équivalent dans des gisements stratifiés considérés comme contemporains: Le Bretou et Robiac, Aubrelong 1 et Hoogbutsel, Mas de Got et Villebramar ou Pech du Fraysse et Cournon par exemple.

L'analyse des communautés du Quercy, par la méthode des cénogrammes, montre qu'elles se structurent de la même façon que les faunes des gisements stratifiés, et des équivalents se retrouvent dans la nature actuelle. Ainsi, la faune du Bretou (Quercy) fournit un cénogramme très semblable à celui quasi contemporain de Robiac (gisement stratifié). Les communautés de forêt équatoriale humide de l'ouest africain (région de Makokou, Gabon) présentent un cénogramme tout à fait semblable à ceux de ces deux gisements (fig. 1). De la même façon, les gisements de Pech du Fraysse (remplissage karstique du Quercy) et de Cournon (gisement stratifié) présentent des cénogrammes voisins (fig. 2).

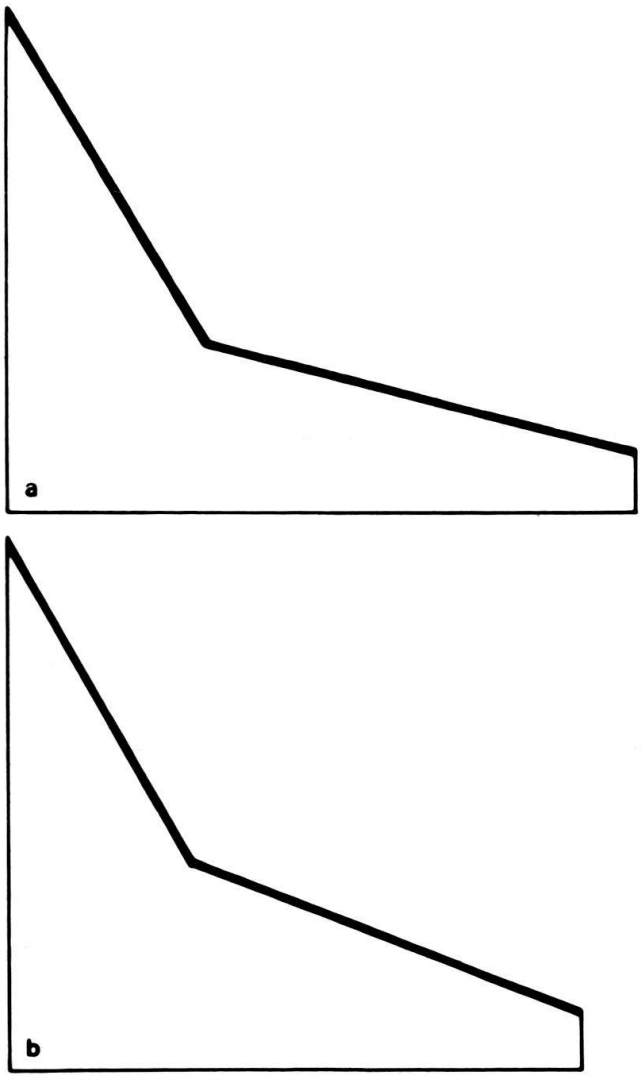


Fig. 2. Cénogrammes de faunes de l'Oligocène supérieur provenant d'un remplissage karstique, Pech du Fraysse (a) et d'un site stratifié, Cournon (b).

Cette méthode d'analyse des communautés fossiles met d'autre part en évidence la similitude des cénogrammes obtenus pour des faunes des phosphorites du Quercy considérées comme contemporaines. A titre d'exemple, sont fournis ici les cénogrammes des faunes du Mas de Got, La Plante 2, Pech-Crabit et Itardies (fig. 3), et de celles de Perrière et Malpérié (fig. 4). Cette similitude, et les structures comparables des cénogrammes, tant au sein des faunes du Quercy pour un même niveau, qu'entre les faunes contemporaines de gisements karstiques quercynois et de sites stratifiés, sont des arguments supplémentaires en faveur de l'homogénéité de ces faunes. Ces éléments sont renforcés par la comparaison possible avec les faunes actuelles, et sont l'objet d'un travail en cours.

## III. Discussion

Le problème à l'origine du présent article était l'affirmation de principe d'une hétérogénéité chronologique des faunes de remplissages karstiques, à laquelle est opposée une homogénéité chronologique des faunes de gisements stratifiés. Cette assertion qui postule la relation karst/faunes mélangées et bassin/faunes ponctuelles est illustrée d'après les

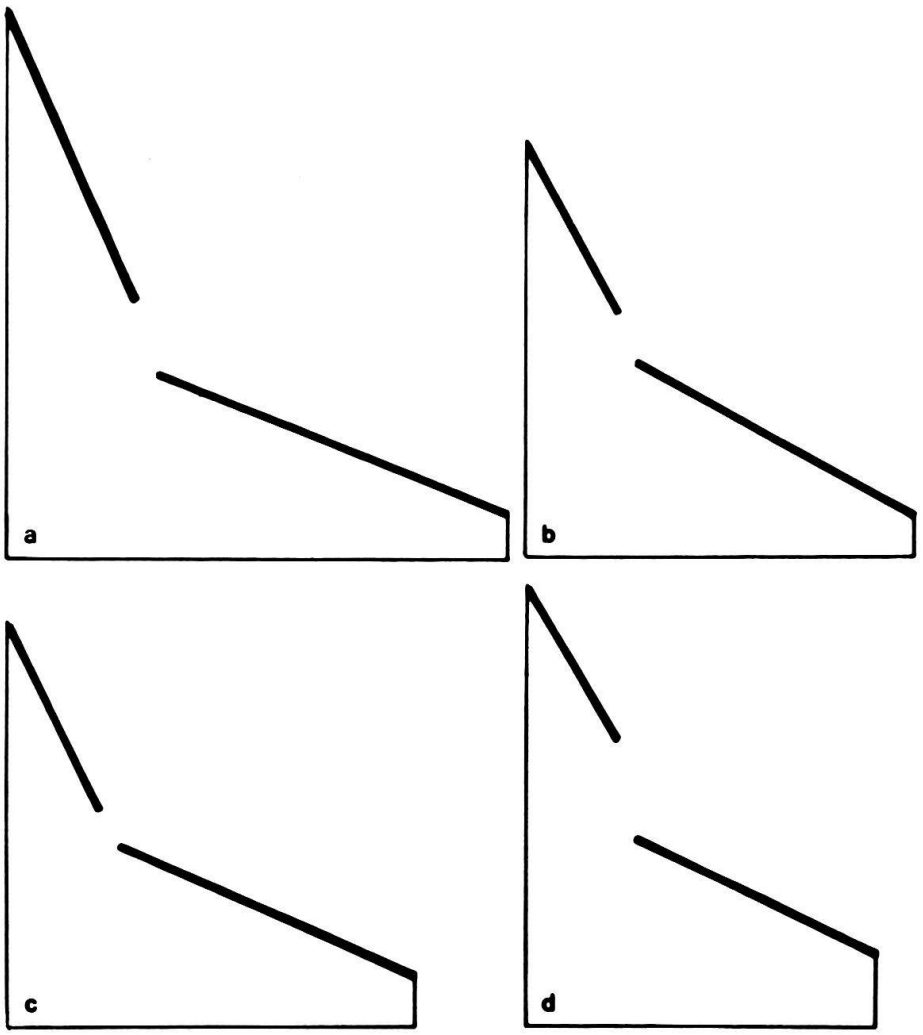


Fig. 3. Cénogrammes de faunes du Stampien inférieur des phosphorites du Quercy: Pech Crabit (a), Itardies (b), Mas de Got (c) et La Plante 2 (d).

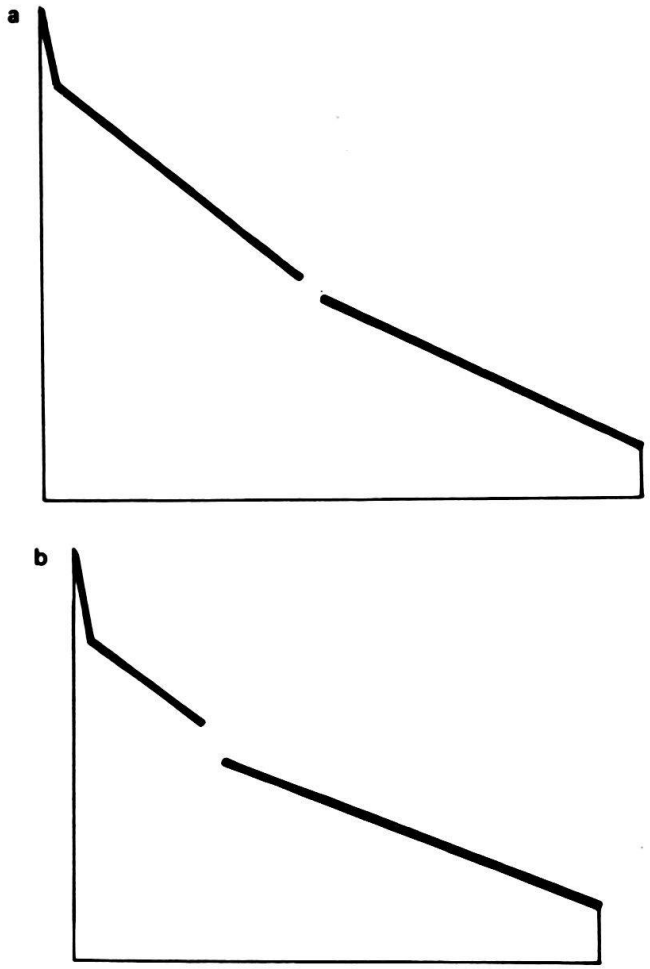


Fig. 4. Cénogrammes de deux faunes contemporaines (Ludien inférieur) des phosphorites du Quercy: Perrière (a) et Malpérié (b).

faunes des phosphorites du Quercy d'une part et celles de la molasse subalpine suisse d'autre part (MAYO 1983, ENGESSER et al. 1984). En conséquence, tout intérêt évolutif et biochronologique de l'étude des vertébrés fossiles contenus dans les remplissages karstiques a été nié, *par principe,* par ces auteurs.

Nous n'avons pas la volonté d'entamer une discussion sur le fond et les résultats scientifiques des travaux de ces auteurs. Ceux-ci sont utilisés ici pour illustrer les particularités de la démarche et les problèmes posés par les postulats méthodologiques qui sous-tendent ces articles. En effet, dans ces travaux, de nombreux éléments nous semblent sujets à caution, et certains paraissent même déroger aux normes de l'argumentation scientifique. Il s'agit:

— de la conviction personnelle des auteurs en ce qui concerne les faunes des remplissages karstiques;
— d'une compréhension particulière de la notion de variation au sein des espèces;
— de dérogations à certains principes scientifiques.

## 1. Homogénéité et hétérogénéité des faunes karstiques

L'hétérogénéité des faunes karstiques est posée en principe préliminaire par MAYO (1983, p. 832): «Es sei hier festgehalten, dass ich in dieser Untersuchung den Fundstücken

von stratifizierten Fundstellen gegenüber solchen von Spaltenfüllungen den Vorzug gegeben habe, muss man doch immer in Betracht ziehen, dass die in Spalten gefundenen Archaeomyinae eine Mischung verschiedenaltriger Populationen sein könnten.» Cette affirmation se trouve plusieurs fois répétée: «Einmal mehr zeigt sich, dass wir in Spaltenfüllungen Mischungen von verschiedenaltrigen Formen vorliegen haben» (MAYO 1983, p. 847); «Es legt auch die Vermutung nahe, ... dass die Spaltenfüllungen eine Mischung von Individuen aus verschiedenen Populationen enthalten» (MAYO 1983, p. 848); «Meine Ansicht bezüglich dieser Spaltenfüllungen weicht von Vianey-Liauds (1973 und 1979) Auffassung darin ab, dass ich annehme, dass die dort belegte Fauna im geologischen Sinn nicht gleichzeitig ist, sondern dass dort Formen über relativ lange Zeitperioden zur Ablagerung kamen. Gaimersheim, Pech Desse und Pech du Fraysse sind gute Beispiele für die Spaltenfüllungen mit Mischungen von verschiedenaltrigen Arten?» (MAYO 1983, p. 902). «Da die Fauna von Mas-de-Pauffié aus einer Spaltenfüllung stammt, könnte sie verschiedenaltrige Formen enthalten» (MAYO 1983, p. 904). «A notre point de vue, un examen détaillé du matériel provenant de gisements stratifiés pourrait indiquer que les remplissages de poches contiennent probablement des formes d'âges différents» (ENGESSER et al. 1984, p. 33).

La science n'étant en aucun cas le domaine de la vérité révélée, l'utilisation d'une «conviction personnelle» comme argument scientifique ne peut être retenue. La démonstration de cette opinion prétend s'appuyer sur des faits objectifs qui font abstraction des données et résultats obtenus depuis 20 ans sur ces faunes de remplissages karstiques. L'un des arguments utilisés est la référence faite à d'autres auteurs: «Ich schliesse mich der Meinung von STEHLIN (1951, in: STEHLIN & SCHAUB) an, wonach die Spaltenfüllungen des mittleren Oligozäns des Quercy während wesentlich längerer Zeiträume abgelagert wurden, als dies im allgemeinen in der neueren Literatur angenommen wird» (MAYO 1983, p. 896–897.) Dans ce cas, Stehlin a travaillé sur les anciennes collections, réels mélanges de faunes comme il a été vu au chapitre précédent, et cet argument ne peut en aucun cas être appliqué aux résultats de la littérature nouvelle qui s'appuient sur une exploitation scientifique, depuis 1965, de nouveaux gisements (inconnus de Stehlin!) et les études des divers groupes de vertébrés (cf. Annexe). Il est regrettable que, malgré les nombreuses mises au point et avertissements concernant les anciennes collections à la suite de la redécouverte paléontologique du Quercy en 1965, l'amalgame entre ces deux ensembles de fossiles puisse encore être soutenu à l'heure actuelle. Ainsi qu'il a été rappelé au chapitre précédent, les nouvelles faunes sont homogènes, contrairement aux anciennes collections.

## 2. Variation

Une autre conviction érigée en principe concerne l'étendue de la variation au sein des populations. Cette variabilité n'est pas observée, mais déterminée a priori par l'auteur. En effet: «Diejenigen Exemplare einer Population, welche gegenüber der Mehrzahl der Stücke viele abweichende Merkmale zeigen, sind eher als Vertreter von seltenen Arten anzusehen als innerhalb der intraspezifischen Variationen abweichende Individuen. In diesen Fällen ist eine offene Nomenklatur (cl., aff., sp.) vorzuziehen» (MAYO 1983, p. 832).

Un exemple illustre cette démarche finaliste et concerne l'espèce *Archaeomys major*. Le matériel des anciennes collections du Quercy est ici séparé en deux lots, «représentant»

deux espèces. Les caractères qui permettent cette distinction sont présentés ainsi: «Einige Stücke von beträchtlicher Grösse und mit einem evoluierten Zahnmuster besitzen eine I. und IV. Synklinale an den $M^1$–$M^2$. Davon zeigen einige sogar einen Infraorbitalkanal mit einem kräftigeren äusseren Grat (Exemplare: NMB: QT 104, 175, 183 und 239)» (MAYO 1983, p. 848). Ce dernier caractère est donné pour quatre exemplaires sur les 17 cités dans la liste du matériel. Le synclinal I, s'il n'est pas observé sur $M^1$ du lectotype, est présent sur les autres pièces attribuées à *A. major,* de même que le synclinal IV (MAYO 1983, p. 842–844). Il reste la dimension des dents: les moyennes des longueurs et largeurs des $M^1$ et $M^2$ sont significativement plus grandes pour *A.* cf. *major* que pour *A. major,* mais n'est-ce pas prévisible lorsque l'on choisit les spécimens représentant les deux «populations» dans un même lot! Il faut aussi préciser que le lectotype ($D^4$–$M^2$ sup. g., juvénile) est plus petit, ou à la limite inférieure des mesures observées, que cette «population» MAYO 1983, p. 840–850). Du même lot, MAYO (1983, p. 851–856) extrait deux spécimens plus petits pour en faire les types de deux nouvelles espèces! (fig. 5).

Sur la base de ce lot, doublement mélangé car provenant de plusieurs «localités» des anciennes collections, MAYO (1983, p. 847–848) définit une «population» et affirme que celle-ci présente une beaucoup plus grande variabilité qu'une population de gisement stratifié, avec comme exemple Mümliswil. Pour ce dernier gisement, l'échantillon d'une nouvelle espèce *A. muemliswilensis* représentant chaque élément décrit n'excède pas le nombre de 13, et est le plus souvent compris entre 6 et 10 (MAYO 1983, p. 857–880). Malgré l'indigence du matériel, cet auteur prétend appréhender l'ensemble de la variation de l'espèce, tant morphologique que biométrique. Et ainsi, trois spécimens de deux autres localités constituent une espèce différente bien que proche (*A.* cf. *muemliswilensis*) et sept spécimens d'une troisième localité représentent une troisième espèce, nouvelle *(A. oensingensis)*. Ce matériel supporte également une analyse biométrique, dans laquelle des coefficients de variations sont calculés pour deux spécimens (voir tableaux in MAYO 1983), et un test de Student est effectué pour comparer cinq spécimens de Mümliswil à deux spécimens d'Oensingen[4]).

## 3. Principes

Le dernier point que nous voudrions aborder concerne quelques dérogations à certains principes scientifiques.

Une démarche scientifique normale consiste à récolter des données, interpréter les faits qui déterminent les hypothèses et conclusions qui peuvent en être déduites. Or, dans le cas des travaux de MAYO (1980–1983), il apparaît qu'une démarche inverse est suivie: le résultat est fixé *a priori,* et les faits sont établis ensuite pour confirmer ces conclusions.

Ce résultat est ici une échelle biostratigraphique de la Molasse suisse (MAYO 1983, tabl. 55, 56; ENGESSER et al. 1984, tabl. 1). Cette échelle ne concordant pas avec celles proposées depuis THALER (1966) jusqu'à RUSSELL et al. (1982) et CROCHET et al. (1984), une argumentation est élaborée qui va permettre de prouver la justesse de l'échelle proposée. Pour l'Oligocène moyen, les échelles biostratigraphiques sont basées en général sur l'étude des rongeurs, et les faunes qui définissent les différents niveaux proviennent pour l'essentiel des gisements karstiques. La raison en est la pauvreté des faunes de sites

[4]) Il faut noter que le résultat de ce test est faux, l'on obtient en effet une valeur de t égale à 1,05 ($X_1$ = 1,44 et non 2,73 comme il est écrit dans le tabl. 13): les deux mesures ne sont donc pas statistiquement différentes.

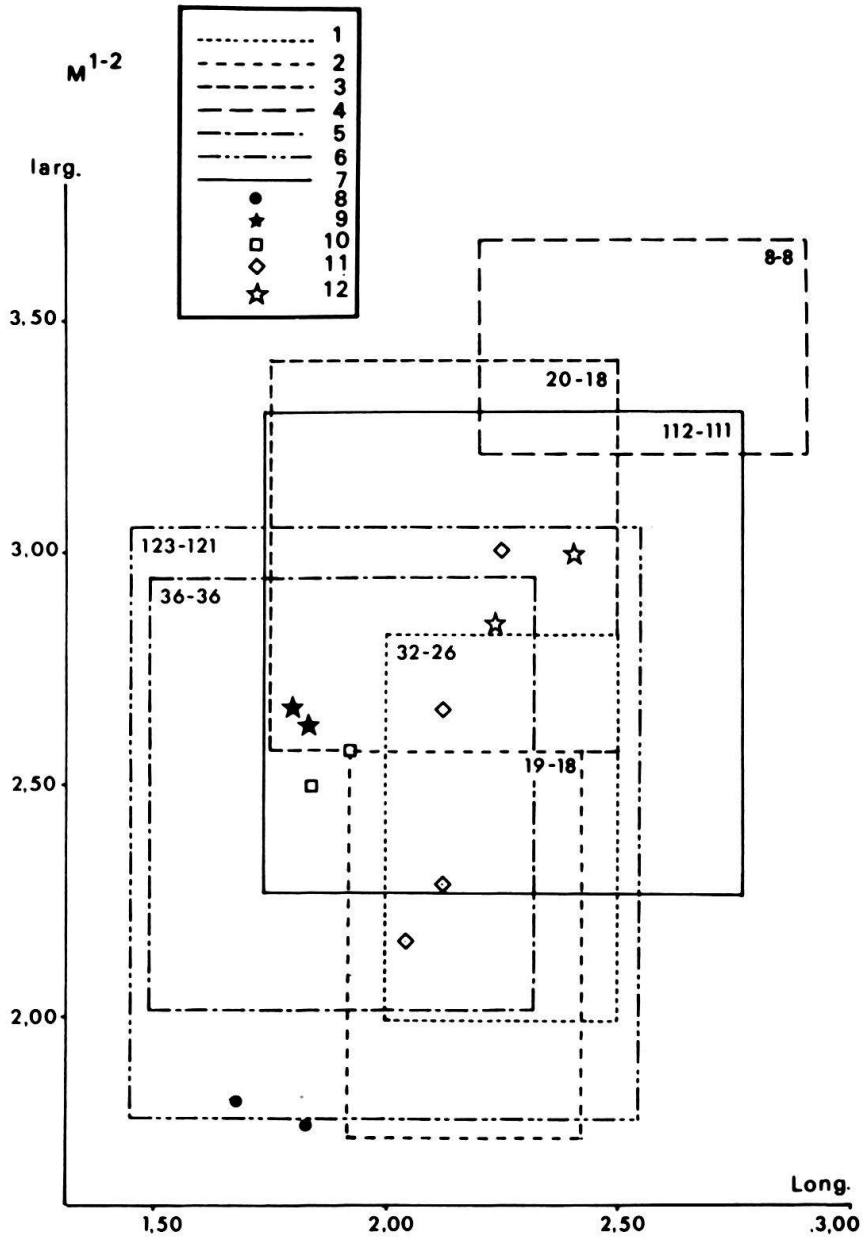


Fig. 5. Diagramme de répartition des dimensions (Longueur et largeur, maximum et minimum) des $M^{1-2}$ supérieures de différentes espèces d'*Archaeomys*. 1: *A.* cf. *major* (A.C., Quercy, MAYO 1983); 2: *A. major* (A.C., Quercy, MAYO 1983); 3: *A. muemliswilensis* (Mümliswil, MAYO 1983); 4: *A. major* (La Devèze, Quercy, VIANEY-LIAUD 1979); 5: *A. gracilis* (Belgarric, Quercy, VIANEY-LIAUD 1979); 6: *A. gracilis* (Rigal-Jouet, Quercy, VIANEY-LIAUD 1979); 7: *A. gervaisi* (Rigal-Jouet, Quercy, VIANEY-LIAUD 1979); 8: *A. eomajor* (A.C., Quercy, MAYO 1983); 9: *A. paroensingensis* (A.C., Quercy, MAYO 1983); 10: *A. oensingensis* (Oensingen, MAYO 1983); 11: *A. chinchilloïdes* (A.C., Quercy, MAYO 1981); 12: *A. gervaisi* (Oensingen, VIANEY-LIAUD 1979) = *A.* aff. *gervaisi* in MAYO (1985). Afin d'homogénéiser les données, les $M^1$ et les $M^2$ sont mêlées. Dans les coins supérieurs des rectangles (droit pour les espèces 2, 3, 4, 7; gauche pour les espèces 1, 5, 6) sont indiqués les nombres des échantillons utilisés pour la longueur et pour la largeur.

Les spécimens représentant *A. oensingensis* et *A.* aff. *gervaisi* de la localité d'Oensingen-Ravellen et *A. muemliswilensis* de la localité de Mümliswil-Hardberg pour MAYO (1983), correspondent à ceux considérés comme *A. gervaisi* par THALER (1966) et VIANEY-LIAUD (1979, 1982).

Les spécimens regroupés par MAYO (1983) sous le nom de *A.* cf. *major* ou *A. major*, des A.C. Quercy, ne correspondent pas à de réelles populations fossiles.

stratifiés connues pour cette période. Il s'agit donc de convaincre le lecteur que les travaux basés sur ces faunes sont erronés, et quel meilleur argument, dans cette optique, que celui d'un mélange chronologique de faunes dans les localités karstiques? De ce fait, «... kann die Korrelation weit auseinanderliegender Spaltenfüllungen zu beträchtlichen Irrtümern führen» (MAYO 1983, p. 897).

L'argumentation est donc la suivante. – Par principe, les faunes de remplissages peuvent être mélangées. On ne peut donc tenir compte de la variabilité indiquée par les populations provenant de ce type de localités. De nouvelles espèces sont définies sur le matériel provenant de sites stratifiés dès lors que la morphologie ou les dimensions s'écartent un tant soit peu du type des espèces définies dans une localité karstique. La variation du matériel du site stratifié de ces nouvelles espèces définit l'étendue de la variation des espèces d'*Archaeomys*. Celle-ci étant plus faible que celle des populations de remplissages indique un mélange dans les faunes des phosphorites du Quercy (MAYO 1983, p. 902).

Cette argumentation n'est cependant pas suffisante. Il faut de plus démontrer que les schémas évolutifs admis dans les lignées-guides de rongeurs (les Archaeomyinae en l'occurrence) sont erronés. A cet effet, des spécimens des anciennes collections du Quercy, donc sans âge, sont utilisés pour revalider des taxons tombés en désuétude (*A. chinchilloides*)[5]) ou pour définir de nouvelles espèces (*A. eomajor* et *A. paroensingensis*). Ces taxons sont alors intégrés dans un schéma phylétique, ce qui permet de leur attribuer un âge (MAYO 1983, p. 851). Cet âge sert alors de preuve pour exclure une espèce de l'ascendance d'autres espèces, ce qui permet de faire abstraction de ces lignées dans les corrélations, tout en appuyant l'idée de mélange dans les populations représentant ces espèces.

Ces raisonnements circulaires sont à la limite de la falsification scientifique. En effet, si l'on extrait d'un échantillon déjà faible un morphotype pour en faire une espèce nouvelle selon le principe de l'auteur exposé plus haut, il est certain que ce morphotype ne peut plus intervenir dans la variation de l'espèce d'origine (cas de *A. oensingensis*, cf. fig. 5). Ainsi, multiplier les espèces sur des échantillons aussi réduits permet alors de fractionner des populations importantes, dont l'une des caractéristiques biologiques est la variabilité. On peut prétendre alors que ces populations sont un mélange de différentes espèces, sans qu'aucune évidence ne soit avancée.

D'un autre côté, une nouvelle espèce (cas de *A. eomajor* et *A. paroensingensis*, MAYO 1983, p. 896–901) fondée sur un spécimen unique non daté[6]), ne peut être actuellement considérée dans une phylogénie au même titre que les «vraies» espèces paléontologiques constituant cette phylogénie. Elle ne représente en fait qu'un morphotype. Cette espèce

---

[5]) Afin de remettre en vigueur cette ancienne espèce, N. Mayo envisage de désigner un néotype. En effet, le type, qui provenait d'une localité imprécisée proche d'Issoire (Auvergne), a été perdu tout comme la localité-type. Alors, N. Mayo propose: «Hierzu würde sich das Stück NMB: QT 201 sehr gut eignen, welches dem von Gervais (1848–1852) abgebildeten ähnlich ist. Die Fundstelle dieses Stückes liegt 190 km von Issoire entfernt.» Or le spécimen QT 201 (Mus. Basel), compte tenu de sa désignation en «QT» provient du Quercy (Anciennes Collections). Cependant, l'auteur n'en souffle mot: il préfère indiquer la distance séparant Cahors (Quercy) d'Issoire (Auvergne). Est-ce que cela est destiné à faire croire au lecteur que ce néotype provient de la région d'Issoire? Il s'agit pourtant de l'une des milliers de pièces des Anciennes Collections du Quercy éparpillées de par le monde au XIXe siècle.

[6]) La désignation d'une espèce sur un spécimen non daté et de provenance géographique vague, bien que d'un point de vue formel non contraire au Code de Nomenclature Zoologique, se place résolument hors du progrès et de ses exigences actuelles.

«monomorphotypique» ne pouvant être datée, elle ne peut en aucun cas servir ensuite à dater des événements évolutifs! L'amalgame de ces «espèces» avec des populations ponctuelles nous semble relever de l'abus scientifique.

Soulignons enfin que la pauvreté de l'échantillon de ces espèces nouvelles, tout comme l'absence de datation précise des fossiles des anciennes collections du Quercy, semblent avoir été des éléments bien utiles dans la «démonstration» de MAYO (1983).

## Conclusion

— Ignorer ou biaiser la variabilité et ses conséquences (notamment systématiques et taxonomiques);
— omettre les travaux récents sur les nouvelles faunes du Quercy et écarter le large éventail de résultats concordants de ces travaux (systématique, évolution, phylogénie, biochronologie, biogéographie, paléoécologie), dans le but de proposer une échelle biostratigraphique personnelle;
— dénier la valeur de ces faunes, et donc des travaux afférents, sur la base d'une «conviction personnelle» en postulant la relation générale karst = faunes mélangées, et bassin = faune homogène;

tout cela ne semble pas relever d'une démarche réellement scientifique et rendait nécessaire une mise au point portant autant sur les principes méthodologiques à la base des études paléontologiques que sur les faunes karstiques.

Cette mise au point nous a permis en particulier d'aborder la variation biométrique des populations de mammifères fossiles et de la comparer à celle des espèces actuelles. Nous avons pu montrer qu'aucun argument géologique ou paléontologique de portée générale ne pouvait étayer le «postulat» du mélange faunique dans les karsts.

Nous avons précisé la nature des fossiles provenant des phosphorites du Quercy: d'une part des anciennes collections qui renferment un mélange dû aux procédés des récoltes et qui n'offrent aucune précision quant à leur âge et leur provenance géographique, et d'autre part celles issues des nouvelles récoltes entamées depuis 1965, qui sont bien localisées géographiquement, et qui correspondent à des ensembles homogènes et datables.

Les faunes des nouvelles récoltes du Quercy ont fait l'objet de nombreux travaux (référencés en annexe) et ont permis d'établir et d'affiner les données phylogéniques et systématiques concernant de nombreux groupes de vertébrés. Les conséquences de ces études ont été d'affiner les échelles biochronologiques et biostratigraphiques dans le Paléogène moyen et supérieur, en particulier dans l'Oligocène moyen, où les faunes provenant de sites stratifiées sont rares ou pauvres.

## Remerciements

Nous voudrions remercier ici tous ceux qui ont accompagné cette réflexion tout au long de son évolution. Bernard Sigé, Marc Godinot, Jean-Louis Hartenberger, Jean Sudre, Jean-Yves Crochet ont lu et discuté les versions successives de ce texte. Les commentaires de Norbert Schmidt-Kittler et Martin Pickford nous ont été précieux. La frappe est l'œuvre de Joëlle Yvanoff-Limant.

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'UA 327, Montpellier II, du CNRS, et financé en partie (S. Legendre) par la Fondation Alexandre von Humbolt.

## BIBLIOGRAPHIE


AYALA, F. (1978): Les mécanismes de l'Evolution. – In: L'Evolution, Pour la Science, p. 36–51.

BARTOLOMEI, G., CHALINE, J., FEJFAR, O., JANOSSY, D., JEANNET, M., KOENIGSWALD, W. v., & KOWALSKI, K. (1985): *Pliomys lenki* (HELLER 1930) (Rodentia, Mammalia) en Europe. – Acta zool. Cracoviensia *20*/10, 393–478.

BILLAUD, Y. (1982): Les paragenèses phosphatées du paléokarst des Phosphorites du Quercy. – Thèse 3e cycle, Univ. Claude-Bernard, Lyon I *1162*, 1–136 [non publiée].

CAVAILLE, A. (1961): Morphologie et karst des Causses du Quercy. – Ann. spéléol. *16*.

— (1974): La région des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/1–2, 5–19.

CHALINE, J., & MICHAUX, J. (1975): Microévolution chez les campagnols (Arvicolidae, Rodentia): la cladogenèse *Mimomys stehlini – Dolomys hungaricus*. – Coll. int. CNRS (Paris) *218*, 749–758.

COMTE, B. (1985): Eléments nouveaux sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Eucricetodontinae, Rodentia, Mammalia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. – Palaeovertebrata (Montpellier) *15*/1, 1–69.

CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., RAGE, J.-Cl., REMY, J.-A., SIGE, B., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1981): Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la «Grande Coupure» découvertes dans les Phosphorites du Quercy. – Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, 4e sér., (C) *3*, 245–266.

CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., HUGUENEY, M., GODINOT, M., LEGENDRE, S., REMY, J.-A., SIGE, B., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1984): Les mammifères. – In: Paléogène, Synthèse géologique du Sud-Est de la France. Mém. Bur. Rech. géol. min. *125*, 392–396.

DAAMS, R. (1981): The dental pattern of the dormice *Dryomys, Myomimus, Microdyromys* and *Peridyromys*. – Spec. Publ., Utrecht micropaleont. Bull., p. 1–115.

DAUBREE, M. (1871): Gisements dans lesquels la chaux phosphatée a été récemment découverte dans les départements du Tarn-et-Garonne et du Lot. – C.R. Acad. Sci. (Paris) *73*, 1028–1036.

DARVICHE, D. (1978): Approche morphologique et biométrique de la biosystématique à la lumière de la génétique biochimique des populations. Application aux genres *Mus et Apodemus* (Mammalia, Rodentia). – Thèse 3e cycle, Montpellier II, p. 1–191 [non publiée].

DARVICHE, D., & ORSINI, P. (1982): Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. – Mammalia *46*/2, 211–217.

DELFORTRIE, M. (1872): Les gîtes de chaux phosphatée dans le département du Lot, leur faune, le mode et l'époque probable de leur formation. – Actes Soc. Linn. (Bordeaux), p. 505–518.

EISENMANN, V. (1980): Les chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures. – Cah. Paléont., Ed. CNRS, Paris, p. 1–186.

ENGESSER, B., MAYO, N.-A., & WEIDMANN, M. (1984): Nouveaux gisements de mammifères dans la Molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise. – Mém. suisses Paléont. *107*, 1–39.

FILHOL, H. (1872): Sur des pièces fossiles provenant de batraciens, de lacertiliens et d'ophidiens trouvées dans les dépôts de phosphates de chaux de l'Aveyron. – C.R. Acad. Sci. (Paris) *77*, 1556–1557.

— (1877): Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. – Ann. Soc. géol. France (Paris) *8*/1, 1–340.

GERVAIS, P. (1872): Sur les mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée du Tarn-et-Garonne et du Lot. – C.R. Acad. Sci. (Paris) *74*, 1367–1371.

GEZE, B. (1938a): Contribution à la connaissance des Phosphorites du Quercy. – Bull. Soc. géol. France (Paris) *5*/8, 123–146.

— (1938b): La genèse des Phosphorites du Quercy. – C.R. Acad. Sci (Paris) *206*, 759–761.

— (1943): Sur les exploitations récentes des Phosphorites du Quercy. – C.R. som. Soc. géol. France (Paris) *1*, 30–31.

— (1949): Les gouffres à phosphates du Quercy. Essai de paléospéléologie. – Ann. spéléol. *4*/2, 89–107.

— (1974): Sur le remplissage des «poches à phosphorite» d'Aubrelong (Commune de Bach, Lot). – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/1–2, 21–25.

GINGERICH, P.D. (1974): Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. – J. Paleont. *48*/5, 895–903.

GINGERICH, P.D., & RYAN, A.S. (1979): Dental and cranial variation in living Indridae. – Primates (Japan) *20*/1, 141–159.

GINGERICH, P.D., SCHOENINGER, M.J., & SMITH, B.H. (1979): Patterns of tooth size variability in the dentition of Primates. – Amer. J. Phys. Anthrop. *51*/3, 457–466.

GINGERICH, P.D., & WINKLER, D.A. (1979): Patterns of variation and correlation in the dentition of the Red Fox, *Vulpes vulpes*. – J. Mamm. *60*/4, 691–704.

HAND, S. (1985): New Miocene Megadermatide (Chiroptera: Megadermatidae) from Australia with comments on megadermatid phylogenetics. – Austral. Mammalogy *8*/1–2, 5–43.

HUGUENEY, M., & VIANEY-LIAUD, M. (1980): Les Dipodidae (Mammalia, Rodentia) d'Europe occidentale au Paléogène et au Néogène inférieur: origine et évolution. – Mém. Jubil. R. Lavocat, Palaeovertebrata (Montpellier) p. 303–342.

LAGALLY, A. (1978): Morphologisch-biostatistische Untersuchungen an *Eucricetodon* (Rodentia, Mammalia) der oligozänen Säugetierlagerstätten Möhren 13 und Gaimersheim (Fränkischer Jura). – Zitteliana *9*, 3–36.

LEGENDRE, S., & SUDRE, J. (1984): La communauté de mammifères de Robiac (Eocène supérieur). – 10e Réun. ann. Sci. Terre, Bordeaux, p. 352.

LEGENDRE, S. (1986): Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of Southern France. Palaeovertebrata (Montpellier) *16*/4.

LONG, C.A. (1968): An analysis of patterns of variation in some representative Mammalia. Part I. A review of estimates of variability in selected measurements. – Trans. Kansas Acad. Sci. *71*/2, 201–255.

LUCOTTE, G. (1978): Variabilité génétique et évolution. In: L'Evolution, Pour la Science, p. 52–64.

MAYO, N.A. (1980): Die Archaeomyinae LAVOCAT 1952 (Rodentia, Mammalia von Oensingen und Mümliswil (Oberoligozän) im Zusammenhang mit der stratigraphischen Einstufung dieser beiden Fundstellen. – Eclogae geol. Helv. *73*/3, 1095–1107.

— (1981): Das Problem der oberoligozänen Nagetierart *Archaeomys chinchilloïdes* GERVAIS 1848 (Mammalia). – Eclogae geol. Helv. *74*/3, 1007–1026.

— (1982): Bemerkungen zur Systematik und Evolution einiger Theridomyidae und Cricetidae (Rodentia, Mammalia) des Oligozäns: Antwort an M. Vianey-Liaud. – Eclogae geol. Helv. *75*/3, 697–719.

— (1983): Neue Archaeomyinae LAVOCAT 1952 (Rodentia, Mammalia) der Schweizer Molasse. Biostratigraphie und Evolution. – Eclogae geol. Helv. *76*/3, 827–910.

MAYR, E. (1966): Animal species and evolution. – Belkap. press. Harvard Univ., p. 1–797.

— (1974): Populations, espèces et évolution. – Hermann, Paris.

MISKOVSKY, J.-Cl. (1974): Le quaternaire du Midi méditerranéen. Stratigraphie et paléoclimatologie. – Mém. Etudes Quaternaires, Univ. Provence, Marseille *3*, 1–331.

PASQUIER, L. (1974): Dynamique évolutive d'un sous-genre de Muridae, *Apodemus (Sylvaemus)*. Etude biométrique des caractères dentaires de populations fossiles et actuelles d'Europe occidentale. – Thèse 3e cycle, Univ. Montpellier II, p. 1–180 [non publiée].

RUSSELL, D.E., HARTENBERGER, J.-L., POMEROL, Ch., SEN, S., SCHMIDT-KITTLER, N., & VIANEY-LIAUD, M. (1982): Mammals and stratigraphy: the Paleogene of Europe. – Mém. extr. p. 1–77.

SCHMIDT-KITTLER, N. (1984): Pattern analysis of occlusal surface in hypsodont herbivores and its bearing on morphofunctional studies. – Proc. (k.) nederl. Akad. Wetensch. (B) *87*/4, 453–480.

SIMPSON, G.G. (1953): The major features of evolution. – Columbia Univ. Ser. *17*, 1–434.

SIMPSON, G.G., ROE, A., & LEWONTIN, R.C. (1960): Quantitative Zoology (p. 1–460). – Harcourt, Brace and Co., New York.

STEHLIN, H.G., & SCHAUB, S. (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. paläont. Abh. *67*, 1–385.

THALER, L. (1965): Une échelle de zones biochronologiques pour les mammifères du Tertiaire d'Europe. – C.R. som. Soc. géol. France (Paris) *4*, 118.

— (1966): Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. – Mém. Mus. natl. Hist. nat. (Paris) [n. s.] (C) *27*, 1–284.

THOHARI, M. (1983): Méthode d'étude des populations naturelles de Muridés. I. Biosystématique des représentants indonésiens du genre *Rattus* (systématique biochimique, cytocaryologie et morphologie). II. Méthodes d'échantillonnage: analyse critique des résultats de ces méthodes appliquées à l'estimation. III. Conclusion générale: perspectives pour l'étude des Muridés ravageurs des cultures en Indonésie. – Thèse 3e cycle, Montpellier II, p. 1–276 [non publiée].

VALVERDE, J.A. (1964): Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés. – Terre et Vie *3*, 121–154.

— (1967): Estructure de una comunidad de vertebrados terrestres. – Monogr. Estacio biol. Donana *1*, 1–120.

VIANEY-LIAUD, M. (1972): L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. – Bull. Mus. natl. Hist. nat. (Paris), Sci. Terre *18*/98, 295–372.

— (1976): Les Issidoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale. – Palaeovertebrata (Montpellier) *7*/1, 1–115.
— (1979): Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. – Palaeontographica (A) *166*/4–6, 136–236.
— (1982): Observation à la note de N. Mayo (1980) sur les Archaeomyinae de Oensingen et Mümliswil (Oligocène de la Molasse suisse). – Eclogae geol. Helv. *75*/3, 689–696.
WILLIG, M.R. (1983): Composition microgeographic variation and sexual dimorphism in caatingas and cenado Bat communities from notheast Brasil. – Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., Pittsburg *23, 1–131.*

## ANNEXE: LES TRAVAUX SCIENTIFIQUES SUR LES NOUVELLES RÉCOLTES DANS LES PHOSPHORITES DU QUERCY

Les campagnes de prospections et de fouilles paléontologiques dans le Quercy ont été effectuées principalement par les laboratoires de Paléontologie de Montpellier II et Paris VI, avec le soutien spécifique du CNRS dans le cadre de deux RCP (Recherches Coopératives sur Programme) [RCP 127: Paléobiologie continentale (1966–1972); RCP 311: Paléokarst du Quercy (1973–1978)]. L'étude géologique et sédimentologique des remplissages commencée par B. GEZE (1938a–b, 1943, 1949, 1974) et A. CAVAILLE (1961, 1974), poursuivie par Y. BILLAUD (1982) est maintenant réalisée en collaboration étroite avec les paléontologistes (ASTRUC, TRAUTH et LEGENDRE, travaux en cours).

Les faunes de vertébrés fossiles obtenues par fouilles et lavages-tamisages ont fait l'objet de nombreux travaux scientifiques qui sont ici présentés par thèmes, et pour chaque thème, dans un ordre chronologique.

## I. Travaux à base systématique

### AMPHIBIENS ET SQUAMATES

RAGE, J.-C. (1973): Présence de *Dunnophis* (Reptilia, Serpentes) dans l'Eocène et l'Oligocène européen. – C.R. som. Soc. géol. France, p. 76–78.
— (1974): Les Serpents des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata (Monpellier) *6*/3–4, 274–303.
— (1978): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. r. Squamates. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 201–215.
RAGE, J.-C., & VERGNAUD-GRAZZINI, C. (1978): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 2. Amphibiens. Etude préliminaire. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 175–179.
RAGE, J.C. (1979): L'évolution des Squamates (Reptiles) et le paléoenvironnement continental à l'Oligocène supérieur en France. – 7e Réun. ann. Sci. Terre, Lyon, 23–25 avril 1979, p. 391.
— (1982):L'histoire des serpents. – Pour la Science *54,* 16–27.
— (1984): La «grande coupure» éocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles): problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. – Bull. Soc. géol. France *26*/6, 1251-1257.

### CROCODILIENS

BUFFETAUT, E. (1978): La poche à Phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 4. Crocodiliens. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 191-200.

### CHELONIENS

BROIN, F. DE (1977): Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. – Mém. Mus. natl. Hist. nat. (Paris) [n.s.] (C) *38,* 1–366.
— (1978): La poche à Phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 3. Chéloniens. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 181–190.

### OISEAUX

MOURER-CHAUVIRE, C. (1978): La poche à Phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 6. Oiseaux. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 217–230.

— (1980): The Archaeotrogonidae from the Eocene, and Oligocene Phosphorites du Quercy, France. – Contr. Sci. nat. hist. Mus. Los Angeles County *330*, 17–31.
— (1981): Première indication de la présence de Phorusracidés, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France. – Géobios *14*/5, 637–647.
BUFFETAUT, E., & RAGE, J.-C. (1982): Observations à la note de C. Mourer-Chauviré: «Première indication ... Géobios 1981, 14 (5): 637–647». – Géobios *15*/2, 267–268.
MOURER-CHAUVIRE, C. (1982): Réponses aux observations de E. Buffetaut et J.-C. Rage à propos de la note «Première indication ... Géobios 1981, 14 (5): 637–647». – Géobios *15*/2, 268–269.
— (1982): Les oiseaux fossiles des Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur à Oligocène supérieur): Implications paléobiogéographiques. In: BUFFETAUT, E., JANVIER, P., RAGE, J.-C. & TASSY, P. (Ed.): Phylogénie et Paléobiogéographie. – Livre Jubil. Robert Hoffstetter, Mém. spéc. Géobios *6*, 413–426.
MOURER-CHAUVIRE, C., & CHENEVAL, J. (1983): Les Saggitarridae fossiles (Aves, Accipitriformes) de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et du Miocène inférieur de Saint-Gérand-le-Puy. – Géobios *16*/4, 443–459.

## MAMMIFÈRES

### Marsupiaux

CROCHET, J.-Y. (1971): Les vertébrés de l'Oligocène supérieur du Pech du Fraysse, poche à phosphate du Quercy (commune de Saint-Projet, Tarn-et-Garonne). – C.R. som. Soc. géol. France *6*, 316–317.
— (1977a): Les Didelphidae (Marsupicarnivora, Marsupialia) holarctiques tertiaires. – C.R. Acad. Sci. (Paris) (D) *284*, 357–360.
— (1977b): Les didelphidés paléocènes holarctiques: historique et tendances évolutives. – Mém. spéc. Géobios *1*, 124–134.
— (1978): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 7. Didelphidés (Marsupiaux). – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 231–242.
— (1979a): Les marsupiaux fossiles d'Europe. – 7e Réun. ann. Sci. Terre, Lyon 1979, p. 137.
— (1979b): Données nouvelles sur l'histoire paléogéographique des Didelphidae (Marsupiala). – C.R. Acad. Sci. (Paris) (D) *288*, 1457–1460.
— (1979c): Diversité systématique des Didelphidae (Marsupiala) européens tertiaires. – Géobios *11*/3, 365–378.
— (1980a): L'occlusion dentaire chez *Peradectes*, *Amphiperatherium* et *Peratherium*, marsupiaux du Tertiaire d'Europe. – Mém. Jubil. R. Lavocat, Palaeovertebrata (Montpellier) p. 79–89.
— (1980b): Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe (p. 1–279). – Fondation Singer-Polignac, Paris.

### Insectivores et Chiroptères

CROCHET, J.-Y. (1974): Les insectivores des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/12, 109–159.
SIGE B. (1974): *Pseudorhyncocyon cayluxi* FILHOL 1892, insectivore géant des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/1–2, 33–46.
— (1974): Données nouvelles sur le genre *Stehlinia* (Vespertilionoidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe. – Paleovertebrata (Montpellier) *6*/3–4, 253–272.
— (1975): Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale: Apatemyidés et leptictidés. – Coll. int. CNRS *218*, 653–673.
— (1976): Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Nyctithériidés. – Mém. Mus. natl. Hist. nat., C, Sci. Terre *34*, 140.
— (1977): Les insectivores et chiroptères du Paléogène moyen d'Europe dans l'histoire des faunes de mammifères sur ce continent. – Jurij A. Orlov Memorial, J. paleont. Soc. India *20*, 178–190.
— (1978): La poche à Phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 8. Insectivores et chiroptères. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 243–268.
SIGE, B., & LEGENDRE, S. (1983): L'histoire des peuplements de chiroptères du bassin méditerranéen: l'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluvio-lacustres. – Mém. Biospéol. *10*, 209–225.

### Rongeurs

VIANEY-LIAUD, M. (1969): Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata (Montpellier) *2*/5, 209–239.

— (1971): Données nouvelles sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* à l'Oligocène en Europe occidentale. – C.R. Acad. Sci. (Paris) *273*, 619–622.

HARTENBERGER, J.-L. (1971): Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. – Palaeovertebrata (Montpellier) *4*, 97–135.

VIANEY-LIAUD, M. (1972a): Contribution à l'étude des cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. – Palaeovertebrata (Montpellier) *5*/1, 1–44.

— (1972b): L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. – Bull. Mus. natl. Hist. nat. (Paris) *98*/18, 295–372.

HARTENBERGER, J.-L. (1972a): Les rongeurs de l'Eocène d'Europe et la biogéographie. – 24e Congr. géol. int., Montréal, 1972, section 7, Paléontologie, p. 155–162.

— (1972b): Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. – Mém. Soc. géol. France [n. s.] (57), *117*, 1–74.

— (1973a): Problèmes biogéographiques des faunes de mammifères du Paléogène d'Europe occidentale. – 1re Réun. ann. Sic. Terre, Paris, p. 219.

— (1973b): Les rongeurs de l'Eocène d'Europe: Leur évolution dans leur cadre biogéographique. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., Sci. Terre *132*, 49–70.

VIANEY-LIAUD, M. (1974a): *Palaeosciurus goti* nov. sp., écureuil terrestre de l'Oligocène moyen du Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciuridés en Europe. – Ann. Paléont. (Vert.), Paris *60*/1, 103–122.

— (1974b): Les rongeurs de l'Oligocène inférieur d'Escamps. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/3–4, 197–241.

— (1975a): Caractéristiques évolutives des rongeurs de l'Oligocène d'Europe occidentale. – Coll. int. CNRS, Paris *218*, 765–776.

— (1975b): L'anatomie crânienne des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia); essai de systématique des cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. – Géol. méditerr. *1*/3, 111–132.

SCHMIDT-KITTLER, N., & VIANEY-LIAUD, M. (1975): Les relations entre les faunes de rongeurs d'Allemagne du Sud et de France pendant l'Oligocène. – C.R. Acad. Sci. (Paris) *281*, 511–514.

HARTENBERGER, J.-L., & SCHMIDT-KITTLER, N. (1976): Un nouveau genre de Theridomyoidea (Mammalia, Rodentia) dans les Phosphorites du Quercy. – Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. *16*, 65–69.

VIANEY-LIAUD, M. (1976): Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale. – Palaeovertebrata (Montpellier) *7*/1–2, 1–115.

HARTENBERGER, J.-L., & VIANEY-LIAUD, M. (1978): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 13. – Rongeurs. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 313–318.

VIANEY-LIAUD, M. (1979): L'évolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. – Paleontographica *166*/4–6, 136–236.

SCHMIDT-KITTLER, N., & VIANEY-LIAUD, M. (1979): Evolution des Aplodontidae oligocènes européens. – Palaeovertebrata (Montpellier) *9*/2, 33–82.

HUGUENEY, M., & VIANEY-LIAUD, M. (1980): Origine et évolution des Dipodidae (Rodentia) paléocènes d'Europe occidentale. – Mém. Jubil. R. Lavocat, Palaeovertebrata (Montpellier) p. 303–342.

VIANEY-LIAUD, M., & HARTENBERGER, J.-L. (1983): Modalités évolutives des rongeurs paléogènes européens. – Coll. int. CNRS, «Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution», Dijon, 10–14 mai 1982, *330*, 225–237.

VIANEY-LIAUD, M. (1985): Possible evolutionary relationships among Eocene Rodents of Asia, Europe and North America. In: LUCKETT, P.W., & HARTENBERGER, J.-L. (Ed.): Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis. – Life Sci., NATO ASI ser. (A) *92*, 277–309.

COMTE, B. (1985): Eléments nouveaux sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Eucricetodontinae, Rodentia, Mammalia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. – Palaeovertebrata (Montpellier) *15*/1, 1–69.

## Lagomorphes

LOPEZ, N., & THALER, L. (1974): Sur le plus ancien Lagomorphe européen et la grande coupure oligocène de Stehlin. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/3–4, 243–252.

## Primates

SUDRE, J. (1978a): Les Artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale; systématique et évolution. – Mém. Trav. EPHE, Inst. Montpellier *7*, 1–229.

— (1978): la poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 9. Primates et artiodactyles. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 269–290.

GODINOT, M. (1983): Contribution à l'étude des primates paléogènes d'Europe. Systématique, locomotion. – Thèse, Montpellier II, 23 juin 1983, p. 1–130 [non publiée].

GODINOT, M., & JOUFFROY, F.-K. (1983): La main d'*Adapis* (Primate, Adapidé). In: BUFFETAUT, E., MAZIN, J.-M., & SALMON, E. (Ed.): Actes du symposium paléontologique G. Cuvier, ville de Montbéliard, p. 221–242.

GODINOT, M. (1984): Un nouveau genre témoignant de la diversité des Adapinés (Primates, Adapidae) à l'Eocène terminal. – C.R. Acad. Sci. (Paris) *299*, sér. II (18), 1291–1296.

— (1985): Evolutionary implications of morphological changes in Palaeogene Primates. In: Evolutionary case histories from the fossil record. – Spec. Pap. Paleont. *33*, 39–47.

Artiodactyles

SUDRE, J. (1974): D'importants restes de *Diplobune minor* FILHOL à Itardies (Quercy). – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/1–2, 47–54.

— (1978a): Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale: systématique et évolution. – Mém. et Trav. Inst. Montpellier, EPHE *7*, 229.

— (1978b): Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale: grands traits de leur histoire évolutive. In: BONS, J. (Ed.): Aspects modernes des recherches sur l'évolution. – Mém. et Trav. Inst. Montpellier, EPHE *1*, 119–132.

— (1978c): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien inférieur. 9. Primates et artiodactyles. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 269–290.

— (1983): Interprétation de la denture et des éléments appendiculaires de l'espèce *Diplobune minor* (FILHOL 1877); apports à la connaissance de l'anatomie des Anoplotheriinae. – In: BUFFETAUT, E., MAZIN, J.-M., & SALMON, E. (Ed): Actes du symposium paléontologique G. Cuvier, ville de Montbéliard, p. 439–458.

— (1984): *Cryptomeryx* SCHLOSSER 1886, tragulidé de l'Oligocène d'Europe; relations du genre et considérations sur l'origine des ruminants. – Paleovertebrata (Montpellier) *14*/1, 1–31.

Périssodactyles

REMY, J.-A. (1974): Observations sur des remaniements structuraux post mortem dans des dents de mammifères fossiles provenant des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/3–4, 163–176.

— (1978): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 10. Paléothériidés (périssodactyles). – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 291–295.

Carnivores et Créodontes

BONIS, L. DE (1974): Premières données sur les carnivores fissipèdes provenant des fouilles récentes dans le Quercy. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/1–2, 27–32.

— (1976): Découverte d'un crâne d'*Amphictis* (Mammalia, Carnivora) dans l'Oligocène supérieur des Phosphorites du Quercy (Lot). – C.R. Acad. Sci. (Paris) (D) *283*, 327–330.

LANGE-BADRE, B. (1978): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 11. Créodontes. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 295–300.

BONIS, M. DE (1978): La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 12. Fissipèdes (Carnivores). – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 301–312.

LANGE-BADRE, B. (1979): Les créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur. – Mém. Mus. natl. Hist. nat. [n. s.] (C) *42*, 1–250.

BONIS, L. DE (1981): Contribution à l'étude du genre *Palaeogale* MEYER (Mammalia, Carnivora). – Ann. Paléont. (Vertébrés), Paris *67*/1, 37–56.

## II. Monographies et études générales

CROCHET, J.-Y. (1971): Les vertébrés de l'Oligocène supérieur du Pech du Fraysse, poche à Phosphate du Quercy (commune de Saint-Projet, Tarn-et-Garonne). – C.R. som. Soc. géol. France *6*, 316–317.

BONIS, L. DE, CROCHET, J.-Y., RAGE, J.-Cl., SIGE, B., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1973): Nouvelles faunes de vertébrés oligocènes des Phosphorites du Quercy. – Bull. Mus. natl. Hist. nat. (3), *174* (Sci. Terre 28), 105–113.

BONIS, L. DE, BRUNET, M., CAVAILLE, A., CROCHET, J.-Y., GEZE, B., GINSBURG, L., LOPEZ, N., HARTENBERGER, J.-L., RAGE, J.-Cl., REMY, J.-A., SIGE, B., SUDRE, J., THALER, L., & VIANEY-LIAUD, M. (1974): Table Ronde sur les Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/1–2, 3–4, 1–303.

HARTENBERGER, J.L., SIGE, B., & SUDRE, J. (1975): La plus ancienne faune de mammifères du Quercy: Le Bretou. – Palaeovertebrata (Montpellier) *6*/3–4, 177–196.

CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., SIGE, B., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1975): Les nouveaux gisements du Quercy et la biochronologie du Paléocène d'Europe. Essai de corrélation. – 3e Réun. ann. Sci. Terre, Montpellier 1975, p. 114.

JAEGER, J.-J., & HARTENBERGER, J.-L. (1975): Pour l'utilisation systématique de niveaux-repères en biochronologie mammalienne. – 3e Réun. ann. Sci. Terre, Montpellier, p. 201.

BONIS, L. DE, CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., HOFFSTETTER, R., RAGE, J.-CL., SIGE, B., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1977): Les Phosphorites du Quercy: un laboratoire naturel de l'évolution des vertébrés. – Courrier CNRS *25*, 6–11.

GEZE, B., RAGE, J.-C., VERGNAUD-GRAZZINI, C., DE BROIN, F., BUFFETAUT, E., MOURER-CHAUVIRE, C., CROCHET, J.-Y., SIGE, SUDRE, J., REMY, J.-A., LANGE-BADRE, B., DE BONIS, L., HARTENBERGER, J.-L., & VIANEY-LIAUD, M. (1978): La Poche à Phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. – Palaeovertebrata (Montpellier) *8*/2–4, 167–326.

SIGE, B., CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., REMY, J.-A., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1979): Catalogue des Mammifères du Quercy. Fossilium Catalogus I; Animalia *126*, 1–99. – Junk, La Haye.

VIANEY-LIAUD, M. (1980): La paléontologie du Quercy: les Phosphorites. – Quercy-Recherche, Cahors *34*, 24–42.

CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., RAGE, J.-CL., REMY, J.-A., SIGE, B., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1981): Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la «Grande Coupure» découvertes dans les Phosphorites du Quercy. – Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4e sér. (C) *3*, 245–266.

RUSSELL, D.-E., HARTENBERGER, J.-L., POMEROL, CH., SEN, S., SCHMIDT-KITTLER, N., & VIANEY-LIAUD, M. (1982): Mammals and stratigraphy: the Paleogene of Europe. – Mém. extraord. Palaeovertebrata (Montpellier), p. 1–77.

LEGENDRE, S., & MARANDAT, B. (1986): Les Phosphorites du Quercy: l'histoire des faunes fossiles de mammifères. In: Rassemblement national spéléologique, Cahors, 1984. Recherches sur les karsts du Quercy et du Sud-Ouest de la France. – Commission sci. Midi-Pyrénées, Comité de spéléologie régional (F.F.S.), p. 53–60.

LEGENDRE, S. (1985): Liste révisée des mammifères de quelques riches gisements du Paléogène moyen et supérieur du Sud de la France. – Géologie de la France *3*, 287–292.

MURATET, B., CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., SIGÉ, B., SUDRE, J., & VIANEY-LIAUD, M. (1985): Nouveaux gisements à mammifères de l'Eocène supérieur et leur apport à la chronologie des épisodes sédimentaires et tectoniques à la bordure sud-ouest du Massif Central. – Géologie de la France *3*, 271–286.

Manuscrit reçu le 28 février 1986
accepté le 21 juillet 1986