

LES INSECTIVORES ET CHIROPTERES DU PALEOGENE MOYEN D'EUROPE DANS L'HISTOIRE DES FAUNES DE MAMMIFERES SUR CE CONTINENT.

BERNARD SIGÉ

LABORATOIRE DE PALÉONTOLOGIE, UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER—II, PLACE EUGÈNE BATAILLON 34060—
MONTPELLIER CEDEX. FRANCE

ABSTRACT

This essay attempts to integrate the paleontological data now available for Middle Paleogene European insectivores and bats within the general history of mammals of this period in Europe, a history to which new paleogeographic and paleoclimatic syntheses have recently made an important contribution.

The Palaeocene was characterized by relatively depauperate faunas at both the ordinal and generic level. In the Lower Eocene the first appearance of perissodactyls, artiodactyls and rodents reflects a major change in terrestrial communities. At this time the fauna shows a pronounced Holarctic character, indicating considerable faunal exchange between both sides of the Atlantic Ocean before it formed a barrier.

The Middle Eocene faunas are characterized by a high level of endemism, including an explosive radiation of ungulates and an intensive differentiation within many other groups. Among insectivores, the most notable changes resulted from the differentiation of *Buxolestes* (Pantolestidae), *Saturninia* (Nyctitheriidae), new apatemyids and adapisoricids, and a new endemic group related to leptictids: the pseudoryncocyonines. At the same time, an original subfamily of bats, the Palaeochiropteryginae, and the first representatives of the vespertilionoids and rhinolophoids appear in Europe.

During the Upper Eocene intensive endemic evolution continues. Among insectivores one notes the differentiation of new pantolestids, and important radiations of nyctitheriids and apatemyids. However, some facts suggest the occurrence of restricted and sporadic exchanges between Europe and Asia as early as this period. This seems to be the case with bats, whose familial diversity suddenly increases with the appearance of rhinolophids, megadermatids, molossids, and emballonuroids. Also characteristic of this period is strong faunal impoverishment, which affects relatively quickly and completely the proteutherians, apatemyids, adapisoricids, nyctitheriids, paleochiropterygoids and archaic megadermatids.

The period of endemism definitely ends in the Lower Oligocene with two phases of immigration. The first, at the beginning of the Upper Ludian, consists of the arrival of new anoplotheriids, of the cainotheriids, and of the gelocids. Among lipotyphlan insectivores, the amphidozotheriines appear at this time. At the beginning of the Stampian a more important migration occurs with the arrival of many groups of asiatic relationships. Among bats this discontinuity is not very pronounced, but the insectivores clearly reflect it: true erinaceids and plesiosoricids first appear in the Lower Stampian. The earliest soricids, talpids, and dimylids are only documented in the Middle and Upper Oligocene.

On doit à Hartenberger une intégration récente (20) de l'histoire des mammifères de l'Eocène d'Europe au sein des données paléogéographiques et paléoclimatiques disponibles pour cette période et ce continent. Une accumulation d'informations nouvelles sera nécessaire avant qu'il y ait lieu de retoucher sensiblement le schéma général dégagé par cet auteur. Certaines précisions seront seulement apportées au rappel qui en sera fait ici. L'histoire des groupes considérés dans le présent travail— insectivores et chiroptères—, en même temps qu'elle peut être éclairée par son contexte géographique et faunique, fournit à ce dernier un appréciable complément.

I—CHRONOLOGIE

La succession des faunes terrestres du Tertiaire ancien connues en Europe, depuis le Montien jusqu'au Stampien,

s'étend sur une quarantaine de millions d'années, depuis environ—61 MA jusqu'à—22.5 MA (1).

Pour la plus grande partie de cette période, on dispose d'une échelle relativement fine de niveaux—repères, fondée sur la définition des stades évolutifs de certaines lignées—guides de mammifères (essentiellement chez les perissodactyles paléothériidés et les rongeurs). Le positionnement de cette échelle par rapport aux étages stratigraphiques classiques manque encore de précision. D'autre part, pour les niveaux les plus anciens, ou l'établissement d'une telle biochronologie est problématique, faute de lignées sûres, la succession des différents gisements repose sur la nature de leurs associations fauniques et éventuellement leur position stratigraphique dans les bassins sédimentaires.

Pour la partie supérieure de la période envisagée ici, c'est-à-dire depuis l'Eocène inférieur jusqu'à l'Oligocène

supérieur, un modèle de succession et de corrélation des principales faunes mammaliennes d'Europe est progressivement défini et précisé (12, 19, 77, 10, 57). Les rares faunes plus anciennes, dans le Paléocène, sont celle du Montien de Mons, dont l'étude est à peine engagée (18, 17), puis celles de Walbeck et ultérieurement de Cernay dans le Thanétien (49, 52).

II—CADRE PALEO GEOGRAPHIQUE ET PALEOCLIMATIQUE

Relativement à la transition Paléocène-Eocène, et d'autre part à l'ensemble du Paléogène moyen, les principales données paléogéographiques, paléoclimatiques, et paléocéologiques sont rassemblées dans des synthèses récentes (20, 42, 51).

L'histoire de l'Europe éocène est celle d'un continent affecté par un isolement initié à l'Ouest à partir de l'Eocène inférieur, rompu à l'Est une dizaine de millions d'années plus tard, et dont le climat d'abord tropical humide s'est altéré à la fin de cette période.

Entre l'Amérique du Nord et l'Europe, l'Atlantique Nord ne commence à agir comme une barrière géographique qu'à la fin de l'Eocène inférieur. La période sparnacienne correspond en effet à un moment d'importants échanges fauniques entre les deux territoires.

Bien que les données soient faibles, une communication directe de l'Europe avec le continent asiatique semble possible à l'Eocène inférieur, mais dès l'Eocène moyen une séparation effective entre l'Europe occidentale et les domaines plus orientaux paraît imputable à la zone géosynclinale alpine et à une mer recouvrant la plateforme russe. L'interruption de l'effet de ces barrières, amorcée pendant l'Eocène supérieur et achevée pendant l'Oligocène inférieur, se fait de telle façon que l'Europe semble se mettre successivement en communication avec différents territoires asiatiques.

Au Sud, une relation entre l'Europe et l'Afrique est improbable pendant tout l'Eocène, mais jusqu'ici la rareté des fossiles paléogènes africains n'a pas permis à ce sujet d'affirmations définitives. Les apports récents concernant l'Eocène continental du Sahara (16, 70) ne modifient pas l'état de cette question.

A ce cadre d'ensemble s'ajoute la notion d'un certain morçèlement: la zone géosynclinale pyrénéenne fonctionne comme telle jusqu'à l'Eocène supérieur, susceptible d'isoler une province ibérique. Un endémisme de la faune mammalienne d'Angleterre est sensible à l'Eocène supérieur (69). Ce phénomène est prolongé à l'Oligocène inférieur par une diversification régionale dans les faunes de rongeurs d'Angleterre, d'Allemagne, ainsi que d'Espagne (76, p. 238).

Bien qu'incomplètes, ou extrapolées de données extérieures à l'Europe, diverses informations permettent par recoupement de saisir les grandes lignes de l'évolution

climatique du continent. Après la période paléocène, marquée par une nette détérioration, les conditions de l'Eocène inférieur et moyen correspondent en général à celles du climat tropical humide, avec une fluctuation mineure à l'Eocène moyen. La fin de l'Eocène supérieur et la première moitié de l'Oligocène enregistrent à l'échelle du globe un processus marqué d'abaissement des températures moyennes annuelles. En outre, une tendance sèche, à épisodes arides, est attestée en Europe au commencement de l'Oligocène par la nature évaporitique de certains dépôts sédimentaires.

III—L'EOCENE ANCIEN (s. I.).

1.—Paléocène.

Succédant à la faune mammalienne du Crétacé supérieur et à celle du Paléocène inférieur, riches surtout d'inconnues, la faune du Paléocène supérieur d'Europe (49, 52) est caractérisée par une relative pauvreté ordinaire et générique. Les groupes présents dès cette époque sont les suivants

- Multituberculés néoplagiulacidés, cimolodontidés, téniolabidés (33, 17);
 - Proteuthériens leptictidés, pantolestidés, mixodectidés, paléoryctidés;
 - Lipotyphlés adapisoricidés;
 - Primates plésiapidés;
 - Condylarthres arctocyonidés, mésonychidés, hypsodontidés, méniscothériidés.
- S'y ajouteraient, de façon encore sujette à doute ou discussion;
- Marsupiaux didelphidés (49, 5, p. 19)¹;
 - Proteuthériens pentacodontidés (18);
 - Lipotyphlés nyctithériidés (18);
 - Apatothériens apatemyidés (71, p. 8);
 - Chiroptères (53, note 5, p. 33);
 - Primates paromomyidés et carpolestidés (cas de *Berruvius* et *Saxonella*, respectivement) (25).

2.—Eocène inférieur.

A l'Eocène inférieur, le peuplement mammalien (49, 39, 47, 53, 54) comporte tous les ordres déjà présents ou soupçonnés auparavant, et en outre:

- des ordres issus de la radiation ordinaire paléocène, mieux documentée en Amérique du Nord (65): Dermoptères, Hyénodontes, Carnivores, Pantodontes, Tillodontes.
- Périssodactyles, Artiodactyles, et Rongeurs.

Le caractère essentiellement nouveau des trois derniers ordres, tant en Europe qu'en Amérique du Nord, reflète un changement important dans la composition des com-

1.—Il semble que l'on puisse maintenant écarter, pour le matériel en cause, l'hypothèse d'une attribution aux marsupiaux (D. E. Russell *in verbis*).

munautés terrestres, en d'autres termes une coupure faunique majeure à la fin du Paléocène. En outre, la diversité familiale et générique est différente, et généralement plus importante dans plusieurs des ordres anciennement représentés. Quelques familles ont cependant disparu. Enfin plusieurs des nouveaux ordres européens sont diversifiés au niveau générique, voire familial.

On peut ainsi dénombrer cette époque :

- Multituberculés cimolodontidés (37, 34);
- Marsupiaux didelphidés;
- Proteuthériens leptictidés, pantolestidés, mixodectidés, paléoryctidés;
- Lipotyphlés adapisoricidés, nyctithériidés;
- Apatothériens apatemyidés;
- Chiroptères icaronyctéridés, paléochiroptérygidés;
- Primates plésiadapidés, paromomyidés, omomyidés, adapidés incl. notharctinés;
- Condylarthres arctocyonidés, mésonychidés, hyopsodontidés, phénacodontidés, paroxyclénidés;
- Dermoptères plagioménidés;
- Hyénodontes oxyénidés, hyenodontidés;
- Carnivores miacidés;
- Pantodontes coryphodontidés;
- Tillodontes tillothériidés;
- Périsodactyles équidés², hélalétides, éomoropidés;
- Artiodactyles dichobunidés;
- Rongeurs ischyromyidés.

Cette faune de l'Eocène inférieur, dont les genres sont pour la moitié euraméricains (50), où certains éléments (mésonychidés, éomoropidés, cf. *Hyracolestes* (47) indiquent la possibilité de relations eurasiatiques directes, revêt un cachet holarctique affirmé, qui traduit l'existence de faciles et nombreux échanges et brassages fauniques, tout au moins de part et d'autre de l'Atlantique Nord en formation. Cette faune, de ce fait, reflète mieux la radiation familiale holarctique de l'Eocène inférieur que la faune européenne paléocène ne reflétait la radiation ordinale majeure des placentaires.

Plusieurs des groupes présents à l'Eocène inférieur, ou certains sous-groupes parmi eux, ne semblent pas destinés à se prolonger en Europe au-delà de cette période : Multituberculés; Proteuthériens leptictinés, mixodectidés,³ paléoryctidés; Primates plésiadapidés; Condylarthres arctocyonidés, hyopsodontidés; Dermoptères; Pantodontes; Tillodontes.

IV—L'EOCENE MOYEN (s. 1.)

Pendant la période qui couvre la fin de l'Eocène inférieur, l'Eocène moyen proprement dit, et le commence-

ment de l'Eocène supérieur (c'est-à-dire depuis le Cuisien jusqu'à l'Auvervien), certains groupes se prolongent sans changements de grande ampleur perçus à ce jour (c'est-à-dire sans accélération évolutive importante, sans différenciation intensive au niveau générique ou spécifique). Ainsi, en l'état des informations actuelles, les Lipotyphlés nyctithériidés; Primates paromomyidés⁴; Condylarthres mésonychidés, phénacodontidés; Hyénodontes oxyénidés, hyénodontidés; Carnivores miacidés; Périsodactyles éomoropidés; Rongeurs paramyiné, microparamyiné, *Pseudoparamys*.

Le phénomène majeur de cette période consiste en un renouvellement faunique à caractère endémique.

Il se traduit à un niveau familial ou sous-familial par l'apparition de groupes originaux, inconnus jusqu'alors en dehors d'Europe. L'origine de certains reste cependant mal explicable, suggérant une possible immigration. D'autres semblent davantage résulter d'une différenciation autochtone. Tous ces nouveaux groupes sont les suivants :

- Primates tarsiidés microchoeriné;
- Périsodactyles, d'abord lophiodontidés, ensuite paléothériidés⁵;
- Artiodactyles anoplothériidés, cébochoeridés, mixothériidés, anthracothériidés, amphimérycidés, xiphodontidés;
- Rongeurs ailuravinés, gliridés, théridomyidés.

Le renouvellement de cette période se traduit également à un niveau générique par l'apparition de nouveaux types, voire une diversification plus ou moins intense à l'intérieur de groupes familiaux anciens ou même nouveaux. Ce phénomène est particulièrement net chez les :

- Primates adapidés;
- Condylarthres phénacodontidés, paroxyclénidés;
- Périsodactyles hélalétidés, équidés, paléothériidés;
- Artiodactyles dichobunidés, anoplothériidés, cébochoeridés, anthracothériidés;
- Rongeurs ischyromyidés (*Masillamys*, *Plesiarctomys*).

Au total, l'effet de changement est considérable, et le nombre de genres se trouve fortement accru chez les primates, condylarthres, périsodactyles, artiodactyles, rongeurs. On peut ainsi parler à bon droit d'une explosion adaptative des ongulés à cette période.

Ce phénomène est prolongé par une différenciation spécifique intensive dans plusieurs groupes. A titre d'exemple, cinq lignées du seul genre *Lophiodon* sont dénombrées dans le gisement lutétien de Bouxwiller (30).

A côté de ses nombreux éléments originaux, la faune de l'Eocène moyen conserve des groupes à caractère holarctique, notamment les didelphidés, paromomyidés,

2.—Le sens donné dans le présent mémoire aux noms familiaux équidés et paléothériidés correspond à la classification adoptée par Franzen (12).

3.—Les mixodectidés sont attestés désormais jusque dans le niveau des Sables de Cuis (D. E. Russell, communication personnelle).

4.—Un document caractéristique (M/3 dr. BCHS 153 du Naturhistorisches Museum de Bâle) signale la présence du genre *Phenacolemur* dans la faune lutétienne de Bouxwiller.

5.—cf. note 2.

mésonychidés, hyénodontidés, miacidés, éomoropidés. Mais il semble s'agir là plus vraisemblablement de types persistants, issus d'ancêtres européens, que de témoins d'échanges récents.

L'ensemble de la diversification des mammifères de l'Eocène moyen *s. l.* correspond à une adaptation plus raffinée de leur part aux conditions du milieu, peut-être aussi à une certaine augmentation des possibilités écologiques offertes par celui-ci.

Si l'on considère à présent les éléments de systématique disponibles pour les insectivores et chiroptères de cette époque, on constate que le processus général d'évolution de la faune mammalienne—tel qu'il a été analysé—les éclaire de façon assez satisfaisante.

Certains groupes apparaissent comme le prolongement sur place, sans évolution spectaculaire, de souches anciennes à caractère holarctique.

Ainsi, chez les proteuthériens pantolestidés se produit la différenciation autochtone d'un nouveau type générique, *Buxolestes*, relativement peu éloigné de ses collatéraux nord-américains (29).

Les Lipotyphla nyctithériidés voient semblablement se dégager un type nouveau, *Saturninia*, peu éloigné structuralement de la souche holarctique des *Leptacodon* (62).

Un renouvellement plus important, au niveau générique, semble se produire chez les Lipotyphla adapisoridés. La liste des genres répertoriée par Van Valen (75), avec *Amphilemur*, *Macrocranion*, et *Messelina*, des gisements allemands, peut donner une certaine idée de ce renouvellement, sous réserve des modifications systématiques attendues pour cette famille (54).

Chez les apatothériens, autres insectivores issus d'un stock euraméricain ancien, et qui semblent avoir déjà connu une diversification à l'Eocène inférieur, une nouvelle radiation est enregistrée dans les niveaux circonscrivant l'Eocène moyen (Bouxwiller, Geiseltal, Egerkingen), déterminant alors l'apparition d'espèces relativement grandes (61).

Des phénomènes plus spectaculaires, symptomatiques du sens général de l'évolution de la faune, ont lieu chez les proteuthériens leptictidés et chez les chiroptères.

C'est en effet dès la fin de l'Eocène inférieur qu'apparaît, avec *Leptictidium* de Messel, le premier représentant caractérisé d'un groupe nouveau de leptictidés, les pseudorhyncocyoninés. Un autre type plus avancé encore dans la réalisation de structures endémiques, *Pseudorhyncocyon*, se manifeste dès le niveau du Geiseltal. Ce groupe typiquement européen résulte duquelque vraisemblance de l'évolution sur place de leptictinés ancestraux (59, 61).

Chez les chiroptères paléochiroptérygoïdés, à côté d'un groupe attesté plus précocement (archéonyctéridinés), et qui connaît au niveau de Messel une certaine diversité spécifique (trois espèces), apparaît au Cuisien la sous-

famille originale des paléochiroptéryginés. Elle compte à l'Eocène moyen deux genres et trois espèces (55).

Mais surtout, dès le commencement de l'Eocène supérieur (Egerkingen, Chamblon), d'autres types nouveaux se manifestent. Ainsi apparaissent les vespertilionoïdés, avec *Stehlinia* (genre diversifié dès ce moment (60)), et les rhinolophoïdés, avec *Hipposideros*. L'origine de ces formes peut être raisonnablement recherchée chez des chauves-souris généralisées de l'Eocène inférieur, et à caractère holarctique affirmé ou soupçonnable (icaronyctérididés, archéonyctéridinés). En l'absence d'informations paléontologiques directement contradictoires, les paléochiroptéryginés, les vespertilionoïdés et les rhinolophoïdés (ces deux derniers ensembles promis à un large succès adaptatif et à une vaste répartition, ubiquiste pour les vespertilionoïdés, étendue à tout l'Ancien Monde pour les rhinolophoïdés) sembleraient pouvoir être considérés à leur origine et dans les premiers temps de leur évolution comme des groupes endémiques européens. Fait remarquable, les vespertilionoïdés et les rhinolophoïdés seraient alors les seuls mammifères issus de l'endémisme européen à avoir évolué, avec un très large épanouissement biogéographique, au delà du Paléogène et jusqu'à l'époque actuelle. On verra plus loin quels arguments indirects conduisent à revenir sur cette interprétation.

V—L'EOCENE SUPERIEUR (Ludien supérieur inclus)

Le schéma qui paraissait jusqu'à présent le plus vraisemblable était le suivant:

A partir des éléments constitutifs réunis entre le Cuisien et l'Auversien, l'ensemble des mammifères d'Europe évolue sur place pendant l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur, sans évidence d'échanges importants avec d'autres territoires, jusqu'à la phase d'immigration de l'Oligocène inférieur (incluant son mouvement précurseur du début du Ludien supérieur). Une possibilité de communication bartonienne, partielle, entre l'Europe et l'Asie, était cependant suggérée de plusieurs façons. 1° : par la ressemblance, à l'Eocène supérieur, de certains types carnassiers archaïques européens, asiatiques, et nord-américains (hyénodontidés, miacidés). Cette ressemblance peut témoigner de la poursuite d'une évolution parallèle depuis les vieilles souches holarctiques, mais aussi bien d'échanges restreints. 2° : par l'existence dans la faune européenne de l'Eocène supérieur de plusieurs éléments sans ancêtres autochtones plausibles (cas par exemple de *Simamphicyon*, de divers artiodactyles). Une autre indication de possibilité d'échanges entre l'Europe et l'Asie a été plus récemment relevée dans les affinités entre un primate omomyidé de l'Eocène supérieur d'Asie et une forme européenne de l'Eocène moyen (23). Ainsi qu'on le verra plus loin, la faune des chiroptères du Bartonien supérieur et Ludien inférieur

d'Europe soutient nettement l'hypothèse d'échanges pendant l'Eocène supérieur.

Il semble toutefois s'agir d'échanges restreints, éventuellement paradiques et répartis tout au long de cette période.

Pendant l'Eocène supérieur en effet, le caractère endémique de la faune s'accroît notablement. D'une façon imputable en majeure partie à ce dernier phénomène, la diversification de la phase précédente est prolongée par la présence de nombreux types nouveaux. On peut citer à ce titre :

- Primates adapidés (*Gesneropithecus*⁶, *Pronycticebus*), tarsiidés (*Microchoerus*, *Pseudoloris*);
- Hyénodontes hyénodontidés (*Hyaenodon*, *Quercytherium*);
- Carnivores (rusidés: *Simamphicyon*, canidés: *Cynodictis*, viverridés: *Palaeoprionodon*);
- Périsso-dactyles paléothériidés (*Leptolophus*);
- Artiodactyles cébochoeridés (*Acotherulum*), anoplothériidés (*Robiacina*), xiphodontidés (*Xiphodon*), amphimérycidés (*Amphimeryx*), anthracothériidés (*Lophiobunodon*); choeropotamidés (*Choeropotamus*);
- Rongeurs gliridés (*Gliravus*), thériddyidés (sciuroïdés, pseudosciuridés, thériddyinés, issiodoromyinés, rémyinés).

Dans la plupart des groupes, la plupart des genres, aussi bien ceux qui étaient présents dès la fin de l'Eocène moyen que les nouvellement apparus, comprennent plusieurs lignées indépendantes. Cette diversité spécifique, qui paraît correspondre à un processus général et intensif de cladogénèse chez les mammifères de cette époque, est particulièrement nette chez *Peratherium*, *Adapis*, *Prodissoptalis*, *Pterodon*, *Hyaenodon*, *Lophiodon*, les équidés sauf *Lophiotherium*, les paléothériidés, la majorité des artiodactyles, la majorité des thériddyidés.

Une autre particularité de la faune de cet âge, surtout sensible dès la fin de l'Eocène (Ludien inférieur), réside dans une transformation morphologique relativement rapide enregistrée dans l'évolution de certaines lignées spécifiques. Ce phénomène est bien documenté chez les paléothériidés (44, 12) et les thériddyidés (19). Entre autres tendances, la plus significative, commune aux deux groupes, paraît être celle de l'acquisition d'une denture hypsodonte.

Enfin, c'est au cours de la période couverte par l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur, et particulièrement cette dernière partie, que disparaît de la faune d'Europe occidentale un grand nombre de lignées, de genres, et de groupes familiaux.

—Condylarthres: les seuls qui persistent dans l'Eocène supérieur sont les paroxyclénidés, avec *Paroxyclaenus*

de Mémerlin, dernier témoin occidental du groupe. Cette famille encore mal connue, peut-être hétérogène, aurait avec un autre genre (*Kochictis*) un représentant dans l'Oligocène supérieur de Roumanie (74, 11).

—Primates: plusieurs genres d'adapidés et de tarsiidés et certaines lignées d'*Adapis* ne se prolongent pas au-delà du Bartonien. Et seules quelques unes des lignées ultérieures (*Anchomomys*, *Gesneropithecus*, *Pronycticebus*, *Adapis magnus*, *A. parisiensis*, *Necrolemur*, *Microchoerus*, *Pseudoloris*) semblent atteindre, sans le dépasser, le Ludien supérieur.

—Hyénodontes: bien que l'on ne dispose pas encore d'indications très précises sur l'extension chronologique des différents taxons, plusieurs genres s'éteignent apparemment au cours de l'Eocène supérieur, certains précocement (*Prodissoptalis*); d'autres se prolongent dans le Bartonien supérieur, le Ludien inférieur ou supérieur (*Oxyaena*, *Proviverra*, *Cynohaenodon*, *Paracynohaenodon*, *Quercytherium*, *Pterodon*). *Hyaenodon* comptera cependant plusieurs lignées dans l'Oligocène.

—Carnivores: les miacidés *Miacis* et *Quercygalie* ne paraissent pas aller au-delà du Ludien. L'ursidé *Simamphicyon* est confiné au Bartonien supérieur.

—Périsso-dactyles: les hélalétidés (d'abord *Hyrachyus*, ensuite *Chasmotherium*), les lophiodontidés (tous les *Lophiodon*), les équidés (*Pachynolophus*, *Anchilophus*, *Lophiotherium*) et la plupart des paléothériidés (*Leptolophus*, tous les *Plagiolophus* sauf *Pl. minor* et *Pl. fraasi*, tous les *Palaeotherium*) s'éteignent au cours de l'Eocène supérieur—Oligocène inférieur. Une lignée nouvelle (*Pseudopalaeotherium*) se manifesterait dans le Stampien inférieur (13).

—Artiodactyles: les extinctions sont générales dans cet ordre, réparties semble-t-il tout au long de la période. Toutes les lignées de dichobunidés éocènes disparaissent successivement, le dernier *Dichobune* après le Stampien inférieur (3). Les choeropotamidés ne dépassent pas le Ludien, ni aucun cébochoeridé. L'extinction des différents mixtothériidés paraît plus précoce. Les genres d'anthracothériidés éocènes disparaissent progressivement, et aucun ne se perpétue dans l'Oligocène moyen. Les dernières lignées de xiphodontidés et d'amphimérycidés sont attestées jusque dans le Ludien supérieur. L'extinction des genres d'anoplothériidés s'étale depuis le Bartonien supérieur jusqu'au Ludien supérieur, ou peu après pour *Tapirulus* (2), et implique les *Anoplothierium* récemment apparus. Seul *Diplobune* aura un prolongement affirmé dans l'Oligocène.

—Rongeurs: de nombreuses extinctions affectent aussi cet ordre, mais en général assez tardive-

6.—Szalay (72), qui ne mentionne d'ailleurs pas le matériel de Robiac rapporté par Sudre (68) à *Gesneropithecus*, considère ce genre comme un insectivore d'affinités adapisoriciennes. Son opinion n'est pas suivie ici.

ment, dans l'Oligocène (Ludien supérieur ou Stampien inférieur), et concernent aussi bien les genres anciens (comme *Plesiarctomys*) que des formes récentes (*Oltinomys*, *Patriotheridomys*). Plusieurs genres ou sous-genres éocène seront assez longuement prolongés et bien représentés dans l'Oligocène (*Gliravus*, *Theridomys*, *Pseudoltinomys*, *Suevosciurus*).

Au total, ces extinctions de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène inférieur appauvrissent considérablement la faune de mammifères, restreignant sa diversité. Hartenberger (20) a donné une estimation quantitative de cet appauvrissement, et a imputé ce processus aux effets combinés du fort endémisme européen, et de la dégradation climatique entraînant une moindre diversité des niches offertes. Sans doute aussi faut-il voir l'intervention des mêmes facteurs dans l'évolution accélérée observée chez certains paléothériidés et théridomyidés de la période considérée.

Le sort des différents groupes envisagés ici—insectivores et chiroptères—se conforme assez bien au schéma de l'évolution générale de la faune tel qu'il vient d'être retracé. En outre, la faune des chauves-souris fournit un argument important à l'hypothèse, jusqu'ici peu développée, d'échanges fauniques bartoniens.

Parmi les proteuthériens, les deux types connus de leptictidés endémiques européens (pseudorhyncocyoninés), tels qu'ils sont différenciés depuis l'Eocène moyen, se perpétuent (discrètement) à travers l'Eocène supérieur, et atteignent le Ludien supérieur (Escamps, Baby) (60).

Le cas des proteuthériens pantolestidés offre un intérêt paléobiogéographique incontestable: Quelques pièces fragmentaires de Fons 1 et Fons 4 (14), et une molaire supérieure d'Escamps (2), initialement attribuées à ce groupe, se sont révélées appartenir à des petits hyénodontes et des pseudorhyncocyoninés. *Galethylax* Gervais (15, p. 132), du gypse de Bicêtre (et non des phosphorites du Quercy!) semble ne présenter, ainsi que l'observe Jaeger (29), aucune affinité avec les pantolestidés, dont Van Valen (15) l'a rapproché⁷. En fait, aucun pantolestidé confirmé n'est connu dans l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur ou moyen d'Europe occidentale méridionale (incluant le Bassin parisien), évidence négative d'une disparition plus ou moins précoce du groupe dans ce territoire. Par contre, les pantolestidés sont représentés—parfois assez abondamment—dans les faunes du Ludien inférieur, Ludien supérieur et même du Stampien inférieur d'une zone plus septentrionale: *Dyspterna* est connu des Headon Beds jusqu'aux Lower Hampstead Beds d'Angleterre, *Opsiclaenodon* des

Headon Beds, *Cryptopithecus* du Ludien supérieur de Frohnstetten, et *Androconus* du Stampien inférieur de Belgique.

Jusqu'à cette période, les pantolestidés de cette région voient donc l'apparition de nouveaux types, dont la disparition successive intervient à l'Oligocène inférieur et moyen. Mais le sort apparemment différent de ces animaux dans les provinces septentrionale et méridionale d'Europe ajoute un argument important à ceux avancés par Sudre (69) sur l'hypothèse d'une certaine séparation faunique établie dès l'Eocène supérieur au Nord de la France.

L'évolution des Lipotyphla pendant l'Eocène supérieur est bien différente suivant que l'on considère les adapisoricidés ou les nyctithériidés.

Les adapisoricidés, apparemment, et malgré l'apparition de types nouveaux à l'Eocène moyen, ne se prolongent pas dans l'Eocène supérieur (*Amphidozotherium*, précédemment associé au groupe par Van Valen (75), est ici attribué aux nyctithériidés). L'extinction des descendants de cette ancienne souche holarctique a lieu plus précocement en Europe (53) qu'en Amérique du Nord (Oligocène moyen avec *Ankylodon*), ou en Asie (Oligocène inférieur avec *Ictopidium*).

Les nyctithériidés, par contre, connaissent à l'Eocène supérieur une diversification importante (61): cinq lignées de *Saturninia* sont attestées au Bartonien supérieur, et un type générique quelque peu différent (*Scraeva*) se différencie en outre dans la province septentrionale. La radiation des nyctithères profite-t-elle du déclin des adapisoricidés, précipite-t-elle ce déclin, ou s'agit-il simplement d'un relais entre deux groupes voisins par les faibles dimensions, la morphologie, et le registre écologique (entomophage et certainement arboricole)? Chez les nyctithères comme chez les autres mammifères, plusieurs lignées semblent sans descendance au-delà du Ludien inférieur, et certaines autres après le Ludien supérieur. Ce processus implique d'ailleurs *Amphidozotherium*, dont l'apparition tardive est discutée plus loin. La famille se prolongera cependant jusque dans l'Oligocène moyen.

Comme les nyctithères, les apatothères de l'Eocène supérieur d'Europe présentent l'évidence d'une radiation nouvelle, et les différentes lignées sont généralement de plus faibles dimensions que celles de l'Eocène moyen (60). Seule la province septentrionale (Angleterre) voit l'individualisation d'une lignée d'assez grande taille. La différenciation morphologique dans ce groupe atteint d'autre part un niveau assez important pour que l'on puisse distinguer différents sous-genres. Les diverses lignées d'apatemyidés ne se prolongent pas au-delà du Ludien inférieur ou supérieur. Le processus de leur extinction parallélise étroitement celui des primates, dont on les a longtemps rapprochés. Il semble bien, dans le cas des apatemyidés, que l'on puisse invoquer

7.—Les relations de ce fossile paraissent devoir être recherchées autant chez les carnivores, éventuellement les miacidés, que chez les marsupiaux, hyénodontes ou pantolestidés, auxquels il a été successivement soupçonné d'appartenir.

leur spécialisation avancée comme un facteur intrinsèque de leur disparition de la faune européenne. En dépit de leur moindre diversité, les apatemyidés nord-américains ont persisté jusqu'à l'Oligocène moyen, avec le genre *Sinclairiella*⁸.

Chez les chiroptères, la diversité réalisée dès le début de l'Eocène supérieur (Egerkingen) va s'augmenter considérablement.

Deux faits incitent à interpréter ce phénomène comme le résultat d'une immigration plutôt que celui d'une évolution endémique de la faune autochtone : 1°-le degré systématique élevé des éléments nouveaux (une super-famille, trois familles); 2°-la diversité spécifique présentée d'emblée par certains des genres nouveaux.

Les différents groupes de chauves-souris connus à cette époque sont les suivants:

—De rares paléochiroptérygoïdés persistent dans la faune de l'Eocène supérieur, ainsi que l'attestent certains documents, notamment du gisement de Robiac (67).

—Dès le Bartonien supérieur (faune du Bretou), différentes lignées de *Vespertiliavus* signalent la présence des emballonuroïdés. L'hypothèse d'une différenciation autochtone de ce groupe devrait exclure les éléments trop évolués des faunes antérieures (kérivoulidés, hipposidéridés), et faire appel à des ancêtres paléochiroptérygoïdés, de type icaronyctéridé ou paléochiroptérygoïdé généralisés. On ne connaît cependant pas, dans les niveaux précédant ceux de l'Eocène terminal, de formes réalisant ou annonçant une transition entre *Icaronycteris* ou *Archaeonycteris*, par exemple, et *Vespertiliavus*, dont le crâne est bien différent et la denture déjà nettement évoluée.

—Au Ludien inférieur (niveau—repère de Perrière) coexistent trois des quatre familles récentes de rhinolophidés:

- les hipposidéridés représentés antérieurement avec *Hipposideros*, voient à ce moment l'apparition d'un type nouveau, *Palaeophyllophora*. Celui-ci conserve des structures dentaires vestigiales déjà perdues chez *Hipposideros*, qui peut donc être difficilement invoqué à titre ancestral.
- les rhinolophidés *s.s.* sont attestés dès la fin de l'Eocène (Le Bretou, Mormont) par différentes lignées de *Rhinolophus* (22). Ils se distinguent des hipposidéridés européens antérieurs par la conservation de structures dentaires vestigiales, et en outre par des caractères nettement évolués du membre antérieur.
- des mégadermatidés apparaissent en Europe au

Ludien inférieur (genre *Necromantis* dans la faune de Perrière, de Lamandine). Ils présentent au niveau de la denture et du crâne un certain assemblage de caractères primitifs et évolués. On ne connaît pas dans les niveaux pré-ludiens d'hipposidéridé susceptible de représenter une forme de passage vers *Necromantis*.

—A la même époque (Ludien inférieur), les vespertilionidés européens comprennent déjà leurs deux ensembles majeurs:

- les kérivoulidés (*Stehlinia*) antérieurement apparus, qui comptent à ce niveau différentes lignées, sont rattachables à l'ensemble des vespertilionidés *s.l.*
- des molossidés figurent dans plusieurs ensembles fauniques subcontemporains (La Bouffie, Lébra-tières 1, les Pradigues, Malpérié, Perrière). Les caractères évolués du membre antérieur semblent acquis dès ce moment dans ce groupe. La denture conserve par contre des éléments archaïques (par exemple une P_4 sub-molariforme) perdus chez les *Stehlinia*. Les ancêtres de ces molossidés éocènes pourraient être soit des vespertilionidés suffisamment primitifs et autres que *Stehlinia*, mais inconnus, soit plus vraisemblablement des paléochiroptérygoïdés de l'Eocène moyen ou supérieur, susceptibles de subir un processus d'évolution accélérée du membre antérieur. Aucun document européen n'est à ce jour interprétable dans un tel sens.

Cette faune de chauves-souris de l'Eocène terminal atteint un degré de diversité familiale qui ne sera plus jamais réalisé en Europe.

Ainsi qu'on vient de le voir, les éléments qui apparaissent au niveau du Bartonien supérieur et Ludien inférieur ne sont pas interprétables comme le résultat d'une différenciation autochtone endémique. Une origine par immigration peut être envisagée dès lors qu'il s'agit de plusieurs arrivées simultanées, à un degré systématique élevé.

Les chiroptères viennent donc renforcer l'impression qu'on pouvait avoir préalablement, s'agissant d'autres mammifères, et engagent à concevoir la réalité d'échanges fauniques entre l'Europe et d'autres territoires pendant l'Eocène supérieur. Ces échanges amorceraient précocement la fin de la période d'endémisme européen. Leurs modalités restent obscures, mais certains éléments (cf. *ante*) font envisager une communication de l'Europe avec un domaine asiatique.

Par comparaison avec les autres mammifères terrestres, il est beaucoup plus facile à des chiroptères de franchir des barrières géographiques marines de faible extension. Là pourrait résider l'explication de leur prépondérance au sein des immigrants de cette période. Par corollaire, l'absence notable de chauves-souris, à une exception

8.—Genre auquel West (78, p. 16-17) a abusivement référé les documents de Robiac (et non Aix) signalés par Sudre (67).

familiale près, parmi les nombreux groupes immigrants de l'Oligocène inférieur (cf. plus loin) trouverait sa simple explication dans leur arrivée anticipée en Europe.

Cette hypothèse d'une immigration de plusieurs familles de chauves-souris pendant l'Eocène supérieur implique leur différenciation préalable dans un territoire extra-européen, où auraient évolué les principaux groupes souches: rhinolophoidés, vespertilionoidés, et emballonuroïdés ancestraux. Cependant, aucun chiroptère éocène n'est décrit hors d'Europe à l'exception d'*Icaronycteris* du Wyoming (31, 32), paléochiroptère généralisé. C'est donc essentiellement l'analyse de la documentation européenne qui conduit à cette notion d'une aire de différenciation étrangère pour les rhinolophidés, mégadermatidés, molossidés, emballonuridés.

On a cependant noté, à propos des rhinolophoidés et vespertilionoidés, qu'ils apparaissent dès la transition Eocène moyen—Eocène supérieur comme certains des groupes endémiques européens classiques, et qu'il est tentant de les interpréter au même titre que ces derniers. La nécessité se dégage désormais de revenir sur cette interprétation.

Dans l'hypothèse où les *Stehlinia* et l'*Hipposideros* d'Egerkingen témoignent de la différenciation initiale en Europe des vespertilionoidés et rhinolophoidés, il faut admettre que les formes les plus anciennes de ces deux ensembles ont réalisé précocement une vaste dispersion, excédant le domaine européen.

Il est également possible de ne plus associer les vespertilionoidés et rhinolophoidés aux groupes issus de l'endémisme européen, d'admettre la possibilité de leur différenciation étrangère et précoce depuis la souche paléochiroptérygoïde, et de voir à la fin de l'Eocène moyen ou au début de l'Eocène supérieur une pulsion de dispersion amenant en Europe des représentants primitifs de ces deux ensembles.

Ce dernier schéma implique une vaste distribution antérieure des paléochiroptérygoïdés. Celle-ci est vraisemblable en dépit du manque de documentation paléontologique. On doit par exemple faire appel à une souche paléochiroptérygoïde généralisée pour expliquer la différenciation—hors d'Europe—des emballonuroïdés qui apparaissent en immigrants probables dans l'Eocène supérieur.

Si l'on considère à présent le phénomène des extinctions, les genres de chiroptères éocènes sont prolongés pour la plupart par plusieurs lignées (anciennes et nouvelles, ces dernières généralement plus grandes) dans la faune de l'Oligocène moyen et supérieur. Mais l'ordre connaît également des extinctions à l'Eocène supérieur et à l'Oligocène inférieur. Les plus notables sont celles des paléochiroptérygidés (paléochiroptéryginés et archéonyctéridinés), déjà peu représentés dans cette période. Avec sa denture apparemment insectivore, *Archaeopterus*

de Monteviale (Stampien inférieur) serait un représentant plus vraisemblable—et le dernier connu—des icaronyctéridés que des mégachiroptères (54). La forme archaïque qu'est *Necromantis* n'est attestée à ce jour que dans le Ludien inférieur (Perrière). Il faut attendre l'Oligocène supérieur (St-Victor-la-Coste) (57) pour retrouver des mégadermatidés dans les faunes européennes. Cette occurrence intermittente renforce la notion d'un centre de dispersion extra-européen.

VI—LES IMMIGRATIONS DE L'OLIGOCÈNE INFÉRIEUR

Dans le contexte faunique de l'Oligocène inférieur, en voie d'appauvrissement accéléré depuis la fin de l'Eocène, se situent les événements qui marquent décidément la fin de l'endémisme européen. Ils consistent en un vaste mouvement d'immigration, comportant différentes phases. Ces immigrations impliquent la rupture de certaines des barrières géographiques qui isolaient jusque-là l'Europe occidentale des autres territoires continentaux. Ainsi qu'on l'a vu, cette notion d'isolement demande désormais à être relativisée pour l'Eocène supérieur. D'après le caractère oriental affirmé de quelques uns des immigrants, il semble que l'Europe s'est trouvée ouverte à la communication vers l'Est.

1.—Immigration anoplothérienne.

Une première phase d'immigration oligocène peut être située entre le Ludien inférieur et le Ludien supérieur. Dans les faunes de cette dernière époque apparaissent en effet plusieurs formes et groupes nouveaux, difficilement rattachables, jusqu'ici, à des lignées autochtones. Les éléments classiquement connus à ce titre sont des artiodactyles:

- deux genres d'anoplothériidés, plurispécifiques dès leur apparition: *Anoplotherium* et *Diplobune*;
- les cainothériidés, groupe représenté dès le Ludien supérieur par les genres *Oxacron* et *Paroxacron*, et promis à une forte expansion dans le Paléogène supérieur;
- les gélocidés, présents dès le Ludien supérieur (*Phanero-meryx gelyense*) (21), sont les premiers représentants en Europe du sous-ordre Ruminantia.

Parmi les groupes considérés ici, un cas semble s'apparenter à ceux qui viennent d'être cités. Le Ludien supérieur voit en effet la venue soudaine—nette au niveau du gisement d'Escamps—de nyctithériidés nouveaux, évolués par rapport aux formes autochtones, et déjà diversifiés (amphidozothériinés). Certaines lignées parmi ceux-ci (*Amphidozotherium cayluxi* par exemple) sont vouées, comme les *Anoplotherium*, à une disparition rapide, mais le groupe est prolongé dans le Stampien (par *Darbonetus* par exemple) (8, 61).

Les formes ancestrales de certains de ces nouveaux-venus (notamment les anoplothères et les amphidozothères)

ne peuvent être très éloignées de celles des représentants autochtones des mêmes groupes. Ces immigrants n'ont pas, en effet, de plus proches parents morphologiques que leurs collatéraux endémiques. Cette constatation peut amener à concevoir leur immigration comme le résultat de la mise en communication, au début du Ludien supérieur, de deux domaines continentaux relativement voisins, dont les faunes n'auraient évolué indépendamment que pendant un temps limité, à partir d'éléments ancestraux communs. C'est là une première hypothèse. Mais le cas des gélocidés, dont les collatéraux de l'Oligocène inférieur sont asiatiques (73) fait soupçonner une réalité plus complexe.

2.—Immigration de la Grande Coupure.

Une autre phase d'immigration se produit à la fin du Ludien supérieur, marquant le commencement du Stampien. Ce mouvement provoque un changement qualitatif très important dans la faune européenne, désigné depuis Stehlin (66) sous le nom de Grande Coupure.

C'est en effet dès ce moment qu'apparaissent en Europe occidentale les premiers représentants de nouvelles familles appartenant à divers ordres de mammifères. Ces familles se rattachent le plus souvent à des unités taxonomiques de rang élevé (ordres, sous-ordres, ou superfamilles) inconnues jusque-là sur le continent européen. Une liste renouvelée de ces immigrants, mentionnant l'évidence paléontologique de leur première manifestation, est fournie par Lopez et Thaler (36). Il s'agit des groupes suivants:

- Lagomorphes (ochotonidés);
- Myomorphes (cricétidés);
- Aplodontoidés (aplodontidés);
- Sciuroidés (sciuridés);
- Castoroidés (castoridés);
- Géomyoidés (éomyidés);
- Félidés (N. B. Les féloïdés sont représentés antérieurement en Europe par les viverridés);
- Entéodontoidés (entéodontidés);
- Rhinocérotoïdés (rhinocérotoïdés);
- “Néanthracothères” (*Anthracotheurium* et les autres genres oligocènes).

Les groupes entomophages cités par Lopez et Thaler seront considérés plus loin. Le cas des arctoïdés ursidés, également cité par ces auteurs, nécessite une rediscussion préalable du statut du *Simanphicyon* bartonien dans une systématique cohérente des carnivores paléogènes d'Europe.

D'autres groupes importants, également mentionnés, se manifestent en Europe à partir du Stampien (Périsodactyles tapiridés, chalicothériidés, amynodontidés; Artiodactyles suidés, hypertragulidés; Carnivores mustélidés, procyoninés; Pholidotes manidés). Quoique leur présence dès le Stampien inférieur ne soit pas établie, ces

familles peuvent avoir suivi, sinon accompagné, celles qui sont attestées plus précocement.

Le dynamisme évolutif des arrivants de la Grande Coupure est supérieur à celui des autochtones, et se traduit par leur expansion parfois précoce (cas des rhinocérotoïdés, des “néanthracothères”), mais plus généralement acquise à l'Oligocène supérieur avec le rétablissement en Europe de conditions climatiques plus favorables.

Cette constatation, le degré taxonomique élevé des différences entre les groupes immigrants et les groupes autochtones, et l'existence avérée de collatéraux asiatiques (contemporains ou plus anciens) pour certains des nouveaux venus (lagomorphes, cricétidés, chalicothériidés, amynodontidés, hypertragulidés, mustélidés) sont les arguments allégués par les auteurs (20, 36) pour justifier la mise en relation du territoire européen occidental, à faune endémique appauvrie, avec un centre de différenciation majeur, asiatique, et de caractère nettement continental (c'est-à-dire très vaste et offrant de larges ressources écologiques).

Chez les placentaires entomophages, cette immigration de la fin de l'Oligocène inférieur a un retentissement très inégal.

La Grande Coupure est relativement peu sensible dans la faune des chiroptères. Les super-familles établies à la fin de l'Eocène restent les mêmes. Au niveau familial est enregistrée au Stampien inférieur une seule apparition, celle des vespertilionidés *s.s.*, avec “*Myotis*” *misonnei*⁹ de Hoogbutsel. Une manifestation plus précoce du groupe, quoique restant à prouver, pourrait logiquement accompagner celles des familles immigrantes de l'Eocène supérieur. Un autre vespertilionidé (*Myotis salodorensis* REV.) est connu du Stampien moyen à Oensingen (Suisse), et des formes modernes, myotodontes (37) sont attestées dès l'Oligocène supérieur (2). Cette manifestation tardive des vespertilionidés ne représente d'ailleurs pas forcément une immigration, et l'hypothèse d'une différenciation autochtone, depuis les kérivoulidés, ne peut être exclue.

En dehors de ce cas, aucun type ostensiblement nouveau ne se manifeste dans les familles établies dès l'Eocène (hipposidéridés, rhinolophidés, molossidés, kérivoulidés, emballonuridés). Et dans ces familles, les lignées spécifiques propres à l'Oligocène se sont vraisemblablement différenciées sur place.

La Grande Coupure est par contre beaucoup mieux marquée chez les insectivores. La faune arboricole et terrestre des petits prédateurs—entomophages—omnivores se trouve fortement appauvrie par la disparition accomplie ou en voie d'achèvement des micro-primates, des

9.—Cette forme, décrite par Quinet (42) est un vespertilionidé relativement évolué, mais sa nyctalodontie caractérisée ne permet cependant pas de reconnaître un vrai *Myotis*.

apatemyidés, des pseudorhyncocyoninés, des pantoles-tidés, de certains des nyctithères. Dans ce contexte surviennent dès le Stampien inférieur les premiers témoins de différents groupes importants (cités au titre d'immigrants par Lopez et Thaler):

—érinacéidés: le premier vrai hérisson européen semble être *Tetracus nanus* de Ronzon, confirmé dans le Stampien inférieur à Ravet (2). *Amphechinus* et *Neurogymnurus*, classiques dans les anciennes collections des phosphorites, n'ont pas encore été retrouvés associés à de nouvelles faunes enbi datées du Quercy. Mais il s'agit de genres connus par ailleurs dans l'Oligocène moyen et supérieur (9).

—plésiosoricides: les plus anciens en Europe de ces soricomorphes archaïques (ou érinacéomorphes avancés ?) sont représentés par *Butselia biveri* du Stampien inférieur de Hooghbutsel (43), espèce trouvée dans un horizon contemporain à Yarmouth, Ile de Wight (4).

—soricidés: la faune décrite par Palmowski et Wachen-dorf (40) de la localité karstique d'Herrlingen (Allemagne), attribuée par ces auteurs à l'Oligocène inférieur, paraît plutôt, d'après son association faunique, appartenir à l'Oligocène moyen. Dans cette faune sont reconnus un Talpidé gen. indet. (pl. 15, fig. 2), qui est en réalité un nyctithériidé, et surtout un *Sorex herrlingensis*, identifié par Crochet (8) à *Domina primaeva*, hétérosoriciné des phosphorites associé par sa provenance (Lamandine-Haute et non Lamandine-Basse) à des éléments stampiens (9). Un autre hétérosoriciné, *Trimylus* sp., est cité à Herrlingen.

Un autre grand groupe de Lipotyphla modernes, celui des talpidés, se manifeste dans l'Oligocène moyen d'Europe. L'âge exact de *Myxomygale antiqua* des phosphorites reste inconnu, et l'âge prétendu stampien du Bourgado, où Richard (47) signale un humérus de talpidé indéterminé, prête à discussion (26). Hugueney (27) identifie cependant, avec réserves, *Myxomygale* cf. *antiqua* dans la faune de St-Martin-de-Castillon (Oligocène moyen). Il s'agit en tout cas d'un talpidé. Mais la présence du groupe s'exprime très nettement au commencement de l'Oligocène supérieur, en même temps qu'une forte diversification (cf. liste faunique révisée du Pech du Fraysse) (2).

Restent enfin les dimyлідés, petit groupe européen oligo-miocène longtemps rapproché des érinacéidés (75, 4), plus raisonnablement désormais des soricomorphes (55). Le plus ancien connu est *Exoedaenodus schaubi* des phosphorites (Bach). L'âge du spécimen type reste incertain (Oligocène moyen ou supérieur); aucun autre matériel référent à ce taxon—ni au groupe—n'a encore été retrouvé dans le Quercy. Mais la même forme a été reconnue dans le gisement stampien supérieur de Gaimersheim (39). Trois autres genres, *Dimylus*, *Dimyloides* et *Pseudocordylodon*, sont aquitaniens, les autres plus récents (28, 55).

Pour aucun des groupes d'insectivores apparus en Europe à l'Oligocène moyen, on ne connaît de formes asiatiques ancestrales éventuelles, et peut-être cela est-il partiellement imputable à l'insuffisance de la documentation. Erinacéidés, soricidés, et talpidés sont rapportés de l'Oligocène moyen et supérieur d'Asie. D'autre part, le plus ancien soricidé nord-américain confirmé (45) est à ce jour *Domina thomsoni* du Chadronien (Oligocène inférieur). Il faut bien admettre une communication par l'Asie pour expliquer la présence du même genre, et en tout cas du même groupe (hétérosoricinés), en Europe dès l'Oligocène moyen. Mais il est établi (62) que la période de l'Oligocène inférieur coïncide avec un net regain des échanges fauniques mammaliens entre l'Eurasie et l'Amérique du Nord. Le calcul par Simpson des ressemblances fauniques entre l'Asie centrale et l'Amérique du Nord d'une part, et entre l'Europe et l'Amérique du Nord d'autre part, les premières assez élevées (17 % des genres communs), les secondes nettement plus faibles (5 %) corrobore la nécessité d'une communication asiatique. Cette notion n'exclut pas un rôle éventuel de l'Asie continentale comme centre de dispersion des soricidés, vers l'Amérique du Nord d'une part, vers l'Europe d'autre part.

On pourrait espérer conduire un raisonnement semblable à propos des talpidés, compte tenu de la présence de certains représentants dans l'Oligocène inférieur nord-américain. Mais ces derniers appartiennent à un groupe (proscalopinés) nettement différent des talpidés oligocènes européens (talpinés d'une part, y compris *Myxomygale*, (8), desmaninés d'autre part, attestés dès l'Oligocène supérieur (27). Et les talpinés eux-mêmes ne sont connus en Amérique du Nord qu'au Miocène, plus tardivement encore en Asie. L'association des talpidés aux insectivores immigrants de la Grande Coupure n'est donc pas clairement cautionnée par des arguments paléontologiques.

Il est assez clair qu'on ne dispose pas, chez les Lipotyphla autochtones européens actuellement connus à la fin de l'Eocène et à l'Oligocène inférieur (c'est-à-dire essentiellement les nyctithères), de formes pouvant faire figure d'ancêtres directs pour les premiers soricidés, plésiosoricidés, et érinacéidés. On ne saurait toutefois négliger complètement des fossiles européens plus anciens, rares mais réels, que certains caractères rendent intéressants dans une perspective évolutive. A ce titre il faut rappeler une molaire inférieure d'Azillanet (Bartonien inférieur?) et une dent assez semblable, mais endommagée, du Bartonien supérieur de Sosis. Ces spécimens isolés ont été décrits comme des Lipotyphla indéterminés, à côté des nyctithériidés de l'Eocène supérieur (61). Les structures qu'ils exposent pourraient les faire attribuer à des soricomorphes, et évoquent en particulier celles de talpidés. Selon l'hypothèse envisagée dans le travail cité,

ces pièces pourraient représenter un phylum européen tôt séparé d'une souche nyctithérienne (ou même leptictidienne) parallélisant précocement les soricomorphes talpidés (s'entend au plan de la morphologie dentaire). Cependant, si l'on considère que les talpidés ne sont associables que par vraisemblance, et défaut d'arguments contraires, à un contexte d'immigration, et que l'on ne connaît pas à ce jour de talpidés talpinés ancestraux ou collatéraux oligocènes extra-européens, une autre hypothèse pourrait invoquer les fossiles d'Azillanet et de Sosis comme témoins de formes ascendantes ou proches ascendantes des talpidés.

Dans cette tentative d'intégration faunistique des connaissances acquises sur les insectivores et les chiroptères d'Europe, l'impression se dégage d'un bilan général encourageant: des progrès sensibles sont réalisés ou en cours dans de nombreux groupes et pour la plupart des périodes du Paléogène. D'un point de vue systématique, deux groupes majeurs se prêtent encore mal à l'intégration faunistique: les hyénodontes (ex-créodontes), et les carnivores. D'un point de vue stratigraphique, les connaissances relatives à l'Europe s'accroissent assez rapidement, en même temps que des progrès sont réalisés dans d'autres continents moins étudiés jusqu'ici. Un complément important peut être attendu, pour le Paléocène d'Europe, des recherches récemment engagées dans le Montien de Mons (17, 18) et dans le Heersien d'Orple-Grand (24)). L'analyse des faunes de l'Eocène inférieur et supérieur, et de l'Oligocène, reprise sur la base d'une documentation fortement accrue, est assurée d'un solide développement, devant permettre d'aboutir à une compréhension plus exacte et plus fine des phénomènes d'origine, de différenciation, de dispersion, d'endémisme, d'échanges inter-continentaux, d'extinction, etc. Les indices recueillis, ici et là, laissent en outre espérer—signe réconfortant de notre ignorance—que beaucoup de formes nouvelles restent à décrire dans les niveaux les mieux connus.

La période paléogène où l'information apparaît actuellement la plus lacunaire en Europe, du moins la plus stagnante, est celle qui circonscrit l'Eocène moyen. Les gisements productifs sont rares, ou ont cessé d'être exploitables, et l'effort le plus important reste ici celui de la prospection. Les anciennes localités encore accessibles à des travaux, en particulier Bouxwiller, et peut-être Argenton, méritent un ~~renouveau de recherches~~, même coûteuses.

Plus avant, la période anté-tertiaire en Europe, et particulièrement la plus récente, le Crétacé, constitue un des plus irritants trous noirs de la paléontologie mammalienne, puisqu'en regard de nombreux gisements virtuels, les connaissances se ramènent, pour le Crétacé inférieur à la faune du Wealdien d'Angleterre (7, 63) et aux fossiles signalés en Espagne (cf. bibliographie in

Simpson: 63), et pour le Crétacé supérieur à la seule dent thérienne et vraisemblablement euthérienne de Fons 0 (35). Il s'agit là pourtant d'une période critique pour la compréhension de l'évolution, la radiation et la dispersion initiales des placentaires (notamment celles des insectivores *s.l.*, des rimates, des condylarthres) et des marsupiaux, pour la compréhension systématique de chacun de ces deux grands groupes (cas de *Deltatheridium*) et leur dichotomie. D'autres problèmes encore, systématiques, chronologiques, paléobiogéographiques, se posent pour les autres mammifères connus dans le Crétacé (6): multituberculés, triconodontes, symmérodontes, pantothères.

REMERCIEMENTS.

Pour leur précieux concours, à différents moments de l'élaboration de ce mémoire, l'auteur remercie vivement Mme M. Vianey Liaud, MM-D. E. Russell et G. Lebas.

LITTÉRATURE

1. BERGGREN, W. A., 1969. Cenozoic chronostratigraphy, Planctonic Foraminiferal zonation and time Radiometric Time Scale. *Nature*. **224**: 1072-1075.
2. BONIS L. de, CROCHET J. -Y., RAGE J. -G., SIGÉ B., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., 1973. Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. Nat. Hist.*, (3) 174, *Sci. Terre* **28**: 105-113.
3. BRUNET M., 1970. Villebramar (Lot-et-Garonne): très important gisement de Vertébrés Stampien inférieur du Bassin d'Aquitaine. *C. R. Acad. Sci. Paris*. **270**: 2535-2538.
4. BUTLER P. M., 1972. The problem of insectivore classification. p. 253-265, 6 fig. in *Studies in Vertebrata Evolution*. Edimburg, Oliver and Boyd.
5. CLEMENS W. A., 1966. Fossil Mammals of the Type Lance Formation Wyoming. Part II. Marsupialia. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, **62**: 122 p.
6. CLEMENS W. A., 1971. Mammalian evolution in the Cretaceous. p. 179-180, 3 fig. in *Early Mammals*. *Zool. Jour. Linn. Soc.* **50**.
7. CLEMENS W. A. Jr., LEES P. M., 197. A review of English Early Cretaceous Mammals. p. 117-130, 5 pl., in *Early Mammals*. *Zool. Jour. Linn. Soc.* **50**.
8. CROCHET J. -Y., 1974. Les Insectivores des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*. **6** (1-2): 111-159.
9. CROCHET J. Y., HARTENBERGER, J. -L., REMY J. A., SIGÉ B., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., 1972. Catalogue des Mammifères du Quercy. *Préirage I-IV*, 73 p.
10. CROCHET J. -Y., HARTENBERGER J. -L., SIGÉ B., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., 1975. Les nouveaux gisements du Quercy et la biochronologie du Paléogène d'Europe. *Essai de corrélation*. *Séme Reun. Sc. Terre*, Montpellier, p. 114.
11. GRUSAFONT-PAIRO M., RUSSELL D. E., 1967. Un nouveau Paroxyclaenidé de l'Eocène d'Espagne. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, (2) **38** (4): 757-773.
12. FRANZEN J. -L., 1968. Revision der gattung *Palaeotherium*, *Perissodactyla*, *Mammalia*. *These Albert-Ludwigs Univ. zu Freiburg*. 2 vol., 181 p.
13. FRANZEN J. L., 1972. *Pseudopalaeotherium longirostratum* n. g., n. sp. (*Perissodactyla*, *Mammalia*) aus dem unterstampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). *Senckenb. Lethae*. **53** (5): 315-331.

14. GARIMOND S., REMY J. A., SUDRE, J., 1975. Nouvelles données sur le renouvellement des faunes de mammifères à l'Eocène supérieur d'après les gisements de Fons (Gard). *Coll. internat. C.N.R.S.* 218: 611-625, 1 Fig.
15. GERVAIS P., 1848-1852. Zoologie et Paléontologie françaises. 1^o édit., Arthus Bertrand, Paris.
16. GEVIN P., LAVOCAT R., MONGEREAU N., SUDRE J., 1975. Découverte de Mammifères dans la moitié inférieure de l'Eocène continental du Nord-Ouest du Sahara. *C. R. Acad. Sc. Paris.* **280**: 567-568.
17. GODFRIAUX I., AGUILAR J. -P., THALER L., 1975. Exploitation par puits du Montien continental à Mammifères de Hainin (Belgique). *3eme Reun. Sc. Terre*, Montpellier, p. 170.
18. GODFRIAUX I., THALER L., 1972. Note sur la découverte de dents de Mammifères dans le Montien continental du Hainaut (Belgique). *Bull. Acad. roy. Belg.* : 536-541.
19. HARTENBERGER J. -L., 1973a. Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. *Mem. Soc. geol. Fr. N. S.* **52-1** (117-1): 1-76.
20. HARTENBERGER J. -L., 1973b. Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe. Leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (3) 132, *Sci. Terre* **24**: 49-70.
21. HARTENBERGER J. -L., SIGE B., SUDRE, J., 1969. Les gisements de Vertébrés de la région montpelliéraine. 1. Gisements éocènes. *Bull. B.R.G.M.* (2) **1** (1): 7-18.
22. HARTENBERGER J. -L., SIGE B., SUDRE, J., 1974. La plus ancienne faune de mammifères du Quercy: Le Bretou. *Palaeovertebrata* **6** (3-4): 177-196.
23. HARTENBERGER J. -L., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M., 1975. Les Mammifères de l'Eocène supérieur de Chine (gisement de River Section); leur place dans l'histoire des faunes eurasiatiques. *3eme Reun. Sc. Terre*, Montpellier, p. 186.
24. HERMAN J., SIGE B., 1975. Présence du genre paléocène *Adapisorex* (Lipotyphla, Mammalia) dans les sables d'Orp-le-Grand (Heersien) à Maret en Brabant (Belgique). *Geobios.* **8** (4): 231-233.
25. HOFFSTETTER R., 1974. Phylogeny and Geographical Deployment of the Primates. *Jour. Hum. Evol.* **3**: 327-350.
26. HOFFSTETTER R., RAGE J. -C., 1972. Les Erycinae fossiles de France (Serpentes, Boidae). Compréhension et histoire de la sousfamille. *Ann. Paleont.* **58**: 46 p.
27. HUGUENEY M., 1972. Les Talpidés (Mammalia, Insectivora) de Coderet-Bransat (Allier) et l'évolution de cette famille au cours de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe. *Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon.* **50**: 81 p.
28. HÜRZELER J., 1944. Beitrag zur Kenntnis der Dimyilidae. *Schweiz. Pal. Abh.* **65**: 1-44.
29. JAEGER J. -J., 1970. Pantolestidae nouveaux (Mammalia, Insectivora) de l'Eocène moyen de Bouxwiller (Alsace). *Palaeovertebrata.* **3**(3): 63-82..
30. JAEGER J. -J., 1971. La faune de Mammifères du Lutétien de Bouxwiller (Bas-Rhin) et sa contribution à l'élaboration de l'échelle biochronologique de l'Eocène européen. *Bull. Serv. Carte géol. Als. Lor.* **24** (2-3): 93-105.
31. JEPSEN G. L., 1966. Early Eocene Bat from Wyoming. *Science.* **154** (3754): 1333-1339.
32. JEPSEN G. L., 1970. Origins and Evolution (64 p., 19 fig.) in *Biology of Bats* (1). Academic Press, New-York—London.
33. KIELAN JAWOROWSKA Z., 1974. Migrations of the Multituberculata and the Late Cretaceous connections between Asia and North America. *Ann. S. Afr. Mus.*, **64**: 231-243.
34. KÜHNE W. G., 1967. A Multituberculata from the Eocene of the London Basin. *Proc. Geol. Soc. London.*, **1658**: 199-202.
35. LEDOUX J. -C., HARTENBERGER, J. -L., MICHAUX J., SUDRE, J., THALER L., 1966. Découverte d'un mammifère dans le Crétacé supérieur à dinosaures de Champ-Garimond près de Fons (Gard). *C. R. Ac. Sci. Paris.* **62**: 1925-1928.
36. LOPEZ N., THALER L., 1974. Sur le plus ancien Lagomorphe européen et la "Grande Coupure" oligocène de Stehlin. *Palaeovertebrata.* **6** (3-4): 243-251.
37. LOUIS P., 1966. Note sur un nouveau gisement situé à Condé-en-Brie (Aisne) et renfermant des restes de Mammifères de l'Eocène inférieur. *Ann. A.R.E.R.S.*, Reims. 12 p.
38. MENU H., SIGÉ B., 1971. Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *C. R. Acad. Sci. Paris.* **272**: 1735-1738.
39. MICHAUX J., 1968. Les Paromyidae (Rodentia) de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris. *Palaeovertebrata.* **1** (4): 135-193.
40. MÜLLER A., 1967. Die Geschichte der Familie Dimyilidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands. *Bayer. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. Abhandl.* N. F. **129**: 93 p.
41. PALMOWSKI J., WACHENDORF H., 1966. Eine unteroligozane Wirbeltierfauna aus einer Spaltenfüllung in Herrlingen/Blau (Wurttemberg). *Mitt. Bayer Staatsamml. Palaont. hist. Geol.*, **6**: 229-245.
42. POMEROL Ch., 1973. Stratigraphie et Paléogéographie. Ere Cénozoïque. Doin, Paris. 269 p.
43. QUINET G. E., 1965. *Myotis misonnei* n. sp., chiroptère de l'Oligocène de Hoogbutsel. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg.* **41** (29): 11 p.
44. QUINET G. E., MISONNE X., 1965. Les insectivores zalambdodontes de l'Oligocène inférieur belge. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg.* **41** (19): 13 p.
45. REMY J. A., 1967. Les Palaeotheriidae (Perissodactyla) de la faune de Mammifères de Fons I (Eocène supérieur). *Palaeovertebrata* **1** (1): 1-46.
46. REPENNING C. A., 1967. Subfamilies and Genera of the Soricidae. *Geol. Survey Prof. papers.* **565**: 74 p.
47. RICH T. H. V., 1971. Deltatheridia, Carnivora, and Condylarthra (Mammalia) of the Early Eocene, Paris Basin, France. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sc.* **88**: 72 pp.
48. RICHARD M., 1946. Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mem. Soc. geol. Fr.*, n.s. **52**: 380 p.
49. RUSSELL, D. E., 1964. Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. C.* **13**, 324 p.
50. RUSSELL D. E., 1968. Succession en Europe des faunes mammaliennes au début du Tertiaire. in *Coll. sur l'Eocène. Mem. B.R.G.M.*, **58**: 291-296.
51. RUSSELL D. E., 1975. Paleocology of the Paleocene-Eocene Transition in Europe. *Contrib. Primat.*, **5**: 28-61.
52. RUSSELL D. E., LOUIS P., POIRIER M., 1966. Gisements nouveaux de la faune cernaysienne (Mammifères paléocènes de France). *Bull. S.G.F.*, (7), VIII: 845-856.
53. RUSSELL D. E., LOUIS P., SAVAGE D. E., 1973. Chiroptera and Dermoptera of the French Early Eocene. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sc.* **95**: 1-57.
54. RUSSELL D. E., LOUIS P., SAVAGE D. E. 1915. Les Adapisoricidés de l'Eocène inférieur de France. Réévaluation des formes considérées affines. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat* (3) 321, *Sci. Terre* **45**: 129- 93.
55. RUSSELL D. E., SIGE B., 1970. Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata.* **3** (4): 83-182.
56. SCHMIDT-KITTLER N., 1973. Dimyiloides—Neufunde aus der oberoligozänen Spaltenfüllung "Ehrenstein 4" (Süddeutschland) und die systematische Stellung der Dimyiliden (Insectivora, Mammalia). *Mitt. Bayer. Staatsamml. Palaont. hist. Geol.* **13**: 115-139.
57. 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. Sc. Paris.* **281**: 511-514.
58. SIGÉ B., 1967. Les Chiroptères oligocènes de St-Victor-la-Coste

- (Gard). Etude préliminaire. *C. R. somm. Soc. geol. Fr.* **1967** (4): 163.
59. SIGÉ B., 1974. *Pseudorhyncocyon cayluxi* FILHOL 1892, insectivore géant des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*. **6**(1-2): 33-46.
60. SIGÉ B., 1974. Données nouvelles sur le genre *Stehlinia* (Vespertilionoidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe. *Palaeovertebrata*. **6** (3-4): 16 p.
61. SIGÉ B., 1975. Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Apatemyidés et Leptictidés. *Coll. intern. C.N.R.S.* **218**: 653-673.
62. SIGÉ B. 1976. Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Nyctithériidés, *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, N.S. (c) **34**: 140 p.
63. SIMPSON G. G., 1965. The Geography of Evolution. Chilton Bk Co. Philadelphia.
64. SIMPSON G. G., 1971. Mesozoic mammals revisited. p. 181-198 in Early Mammals. *Zool. Jour. Linn. Soc.*, **50**.
65. SLOAN R. E., 1969. Cretaceous and Paleocene Terrestrial Communities of Western North America. *Proc. North Amer. Paleont. Conv.* : 427-453.
66. STEHLIN H. G., 1909. Remarques sur les faunules de mammifères du Bassin de Paris. *Bull. S.G.F.*, **9** (4): 488-620.
67. SUDRE J., 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*. **2**(3): 95-156.
68. SUDRE J., 1969. Acquisitions récentes pour la faune des Mammifères de Robiac (Eocène supérieur). *C. R. Soc. geol. Fr.*, **1969**(4): p.25.
69. SUDRE J., 1974. L'endémisme des faunes de Mammifères du Sud de l'Angleterre à l'Eocène supérieur. *2eme Reun. Sc. Terre Ponta-Mousson*, p. 362.
70. SUDRE J., 1975. Un Prosimien du Paléogène ancien du Sahara nordoccidental: *Azibius trecki* n.g., n. sp. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **280**: 1539-1542.
71. SZALAY F., 1968. Origins of the Apatemyidae (Mammalia, Insectivora). *Am. Mus. Novit.* **2352**: 11 p.
72. SZALAY, F. S., 1971. Relationships of the alleged primate *Gesneropithecus peyeri* Hürzeler, 1946. *Jour. Mammal.* **52** (4): 824-826.
73. TROFIMOV B. A., 1957. Nouvelles données sur les Ruminantia les plus anciens d'Asie. *Curs. y conf., Inst. Lucas Mallada.*, **4**: 137-141.
74. VAN VALEN L., 1965. Paroxyclaenidae, an extinct family of Eurasian mammals. *Jour. Mammal.* **46**: 388-397.
75. VAN VALEN L., 1967. New Paleocene Insectivores and Insectivore classification. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **145** (5): 219-284.
76. VIANEY-LIAUD M., 1974. Les Rongeurs de l'Oligocène inférieur d'Escamps. *Palaeovertebrata*, **6** (3-4): 197-241.
77. VIANEY-LIAUD M., 1975. Caractéristiques évolutives des rongeurs de l'Oligocène d'Europe occidentale. *Coll. intern. C.N.R.S. (Evol. des. vertébrés)* **218**: 765-776.
78. WEST, R. M., 1973. Review of the North American Eocene and Oligocene Apatemyidae (Mammalia, Insectivora). *Spec. public. Mus. Tex. Tech. Univ.* **3**: 42 p.