

# Les mammifères du Miocène inférieur de Beaulieu (Bouches-du-Rhône, France), comparaison avec Wintershof-West et le problème de la limite MN3/MN4

## *Early Miocene mammals of Beaulieu (Bouches-du-Rhône, France), comparison with Wintershof-West and the problem of the MN3/MN4 boundary*

Jean-Pierre Aguilar<sup>1</sup>, Pierre-Olivier Antoine<sup>1</sup>, Jean-Yves Crochet<sup>1</sup>, Nieves López-Martínez<sup>2</sup>, Grégoire Métails<sup>1</sup>, Jacques Michaux<sup>3</sup> et Jean-Loup Welcomme<sup>1</sup>

**Résumé.** Le niveau biochronologique de Beaulieu est défini par quatre localités, contemporaines du volcanisme daté de  $-17,5 \pm 0,3$  Ma. et dont deux sont en corrélation avec un dépôt marin daté des biozones N6 + N7. La microfaune (rongeurs et lagomorphes) indique un niveau élevé dans la période du «*cricetid vacuum*» (zone B d'AGUILAR (1982) ou MN 3 (DE BRUIJN *et al.*, 1992), probablement plus jeune que Wintershof-West, tandis que la macrofaune indique un âge sub-contemporain. L'âge radiométrique et la polarité normale du basalte permettent une discussion sur la limite MN3/MN4.

**Mots-clés:** Mammifères, Datation radiométrique, Miocène inférieur, Sud de la France, Limite MN3/MN4.

**Abstract.** Beaulieu's biochronological level is defined by four localities, contemporaneous of the volcanism dated  $-17,5 \pm 0,3$  My., among which two of them are in correlation with marine deposits dated in biozones N6 + N7. The microfauna (rodents and lagomorphs) indicates a high level in the time interval named the «*cricetid vacuum*» (zones B of AGUILAR (1982) or MN 3 (DE BRUIJN *et al.*, 1992), probably younger than Wintershof-West, while the macrofauna is indicating their sub-contemporaneity. The radiometric age and the normal polarity of the basalt allow to discuss about the MN3 / MN4 boundary.

**Key-Words:** Mammals, Radiometric data, Early Miocene, South of France, MN3/MN4 boundary.

**Resumen.** El nivel biocronológico de Beaulieu está definido por cuatro localidades, contemporáneas del volcanismo cuya edad es  $-17,5 \pm 0,3$  Ma. y donde dos están correlacionadas con un depósito marino de las biozonas N6 + N7. La microfauna (roedores y lagomorfos) indican un nivel alto en el periodo del «*cricetid vacuum*» (zona B de AGUILAR (1982) o MN 3 (DE BRUIJN *et al.*, 1992), probablemente más joven que Wintershof-West, aunque la macrofauna indica una edad casi contemporánea. La edad radiométrica y la polaridad normal del basalto permiten discutir la límite MN3/MN4.

**Palabras claves:** Mamíferos, Datación radiométrica, Mioceno inferior, Sur de la Francia, Límite MN3/MN4.

---

<sup>1</sup> Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2, case courrier 064, Place E. Bataillon, F 34 095 Montpellier Cedex 5, France.

<sup>2</sup> Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria s/n, Madrid 28040 Spain.

<sup>3</sup> Institut des Sciences de l'Evolution et Laboratoire de Paléontologie de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université Montpellier 2, case courrier 064, Place E. Bataillon, F 34 095 Montpellier Cedex 5, France

E-mail adresses: J.-P. A. : aguilar@isem.univ-montp2.fr - P.-O. A. : poa@isem.univ-montp2.fr - J.-Y. C. : crochet@isem.univ-montp2.fr - N. L.M. : lopezmar@geo.ucm.es - G. M. : metails@isem.univ-montp2.fr - J. M. : michaux@isem.univ-montp2.fr - J.-L. W. : welcomme@isem.univ-montp2.fr

## INTRODUCTION

Le site de Beaulieu, situé près d'Aix-en-Provence dans le sud de la France (Fig. 1), représente une localité importante pour le Miocène inférieur européen. En effet, les niveaux à mammifères qui proviennent de formations laguno-marines et lacustres sont en relation avec des couches marines (N6 + N7) et un épanchement volcanique daté radiométriquement.

Le volcan de Beaulieu, connu de longue date (GUEIRARD, 1964) a fait l'objet de plusieurs travaux (GUEIRARD, 1964, COLOMB *et al.* 1968 ; BAUBRON *et al.* 1975, CHEVAL, 1988 ; CHEVAL *et al.* 1989) de même que les sédiments marins ont été étudiés (BAUBRON *et al.* 1975). Les premiers travaux sur les mammifères sont plus récents (AGUILAR, 1981; ESCARGUEL & AGUILAR, 1997) et des prospections en 1994 ont permis la découverte de sites nouveaux qui ont livré un matériel assez abondant avec des petits et des grands mammifères. À cette occasion, une étude de terrain plus approfondie a confirmé que ces sédiments fossilifères étaient en relation directe avec le volcanisme daté de  $-17,5 \pm 0,3$  Ma. (AGUILAR *et al.* 1996), la datation radiométrique complétant l'information biochronologique apportée par les foraminifères (biozones N6 + N7) et les rongeurs (zone B d'AGUILAR (1982) ou zone MN 3 (DE BRUIJN *et al.* 1992)). La datation radiométrique a été faite sur le basalte provenant de l'ancienne carrière, située à 600 mètres des gisements, tout comme celles réalisées par BAUBRON *et al.* (1975) car les plagioclases y sont mieux conservés.

L'objet de cette note est de compléter l'étude des faunes recueillies dans plusieurs sites aux environs immédiats du château de Beaulieu, Beaulieu 1, le plus anciennement exploité ainsi que celles recueillies dans les trois nouveaux sites, Beaulieu 2A, 2B et 3. La localisation de ces sites est portée sur la fig. 1, les coupes stratigraphiques reportées sur la Fig. 2.

Outre les mammifères, le gisement a livré quelques ostéodermes de crocodiliens et quelques plaques de Testudinidae.

Les fossiles ont été recueillis par lavage-tamisage des marnes (Beaulieu 1, 2A, 2B,) et par attaque acide du calcaire (Beaulieu 3). La quantité de sédiments traités est la suivante:

Beaulieu 1 (600 kilogrammes), Beaulieu 2A (poche dans le basalte) (15 kg), Beaulieu 2B (600 kg), Beaulieu 3 (50 kg).

Le nombre de M1 + M2 de petits mammifères se répartit ainsi:

Beaulieu 1 - Rongeurs (61); Lagomorphes (42)  
 Beaulieu 2A - Rongeurs (19)  
 Beaulieu 2B - Rongeurs (136); Lagomorphes (160); Insectivores (8)  
 Beaulieu 3 - Rongeurs (16); Lagomorphes (25)  
 Le matériel appartient aux collections de l'Université Montpellier 2. M/ et /M signifient respectivement molaire supérieure et inférieure.  
 Toutes les mesures sont exprimées en mm, L et l signifient respectivement longueur et largeur.

## ETUDE SYSTEMATIQUE

### RONGEURS

Les premiers rongeurs de Beaulieu 1 ont été décrits par AGUILAR (1981). Les nouveaux sites découverts en 1994 ont permis de donner une liste faunique préliminaire plus importante (AGUILAR *et al.* 1996). Les éomyidés de ces sites ont été intégrés dans une étude plus générale concernant les gisements du Miocène inférieur du sud de la France (ESCARGUEL & AGUILAR, 1997).

Famille Melissiodontidae SCHAUB 1925  
 Genre *Melissidion* SCHAUB 1920

*Melissidion* aff. *dominans* DEHM 1950  
 Fig. 3a à 3p

#### Matériel et dimensions:

Beaulieu 2 A: 1 M/1 et 1 M2/ fragmentées, non mesurables.

Beaulieu 3: 1 M2/ non mesurable.

Beaulieu 2 B: un fragment de maxillaire avec M1/-M2/ et nombreuses dents isolées: 12 M/1 dont 8 mesurables, 10 M/2, 10 M/3 dont 6 mesurables, 10 M1/ dont 8 mesurables, 8 M2/, 17 M3/.

	n	L min	L moy	L max	l min	l moy	l max
M/1	8	2,65	2,74	2,86	1,93	2,02	2,20
M/2	10	2,42	2,51	2,68	1,90	2,05	2,17
M/3	6	2,57	2,26	2,89	1,94	1,99	2,07
M1/	8	3,21	3,44	3,61	2,27	2,44	2,54
M2/	8	2,36	2,47	2,60	2,04	2,16	2,25
M3/	17	1,57	1,85	1,99	1,99	2,10	2,26

*Discussion:* Ces molaires présentent une morphologie voisine de celles de la population type de Wintershof-West décrite par HRUBESCH (1957) mais,

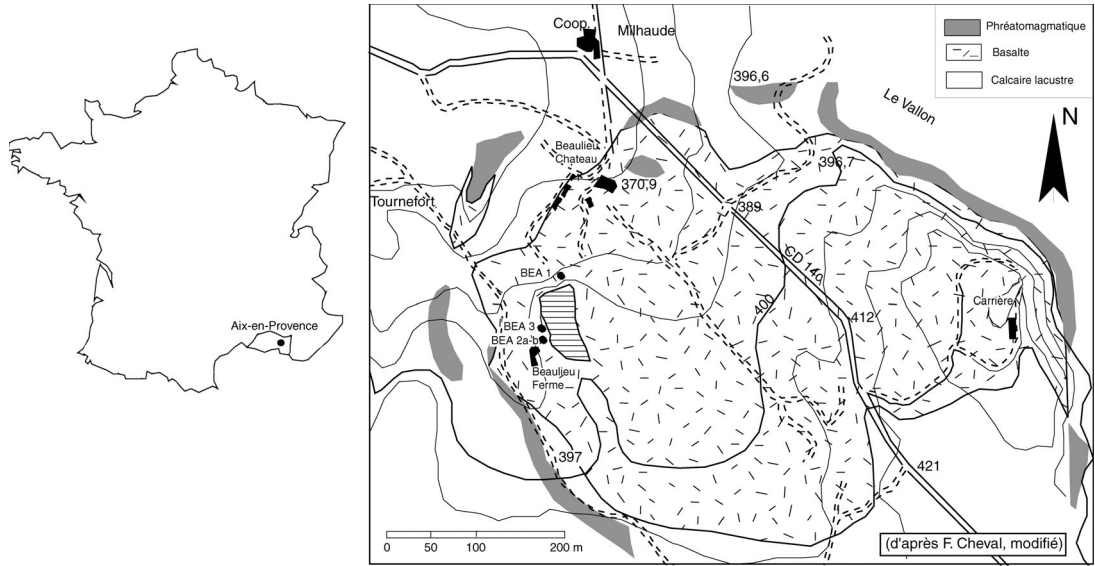


Fig. 1 - Localisation des gisements de Beaulieu.  
 Fig. 1 - Location map of Beaulieu sites.

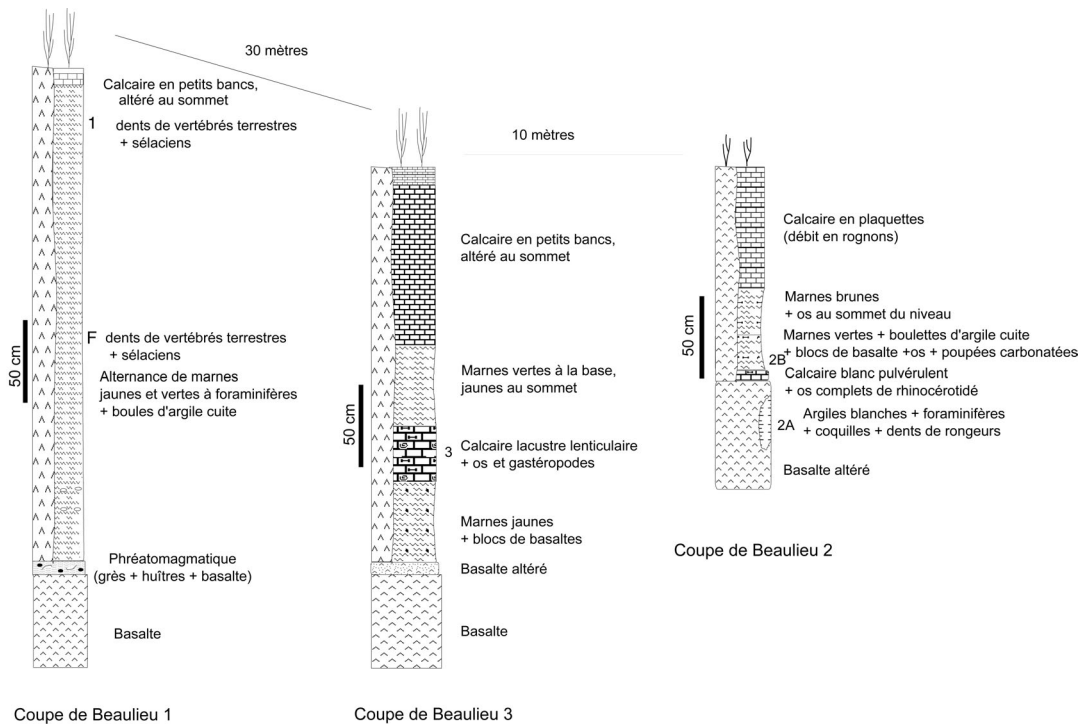


Fig. 2 - Coupe détaillée des sites de Beaulieu 1, 2 et 3.  
 Fig. 2 - Detailed log of the Beaulieu 1, 2 and 3 localities.

comme le précisent ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986) pour certains gisements allemands, la morphologie dentaire complexe chez ce genre ne permet pas de quantifier les caractères morphologiques. Ces populations allemandes montrent une grande variabilité morphologique et c'est également le cas pour la population de Beaulieu, à l'exception des M2 et M3 qui montrent une morphologie stable. MEIN & FREUDENTHAL (1981) décrivent une M/1 de Vieux-Collonges et pensent distinguer des caractères évolués au niveau du métaconide, de l'entoconide et du mésolophide. Comme nous pouvons le voir sur la figure 3, ces caractères se retrouvent chez *M. aff. dominans* de Beaulieu où caractères "primitifs" et "évolués" sont associés sur la même dent.

La différence la plus nette de nos populations avec la population type de Wintershof-West concerne les dimensions (Fig. 4). En effet, les dents de Beaulieu sont en général plus grandes que celles de Wintershof-West ainsi que celles des gisements plus récents de Petersbuch 2 et Erkertshofen 1, 2 (où *Democricetodon* est présent). Pour ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986) l'évolution de *Melissiodon* se traduirait par une diminution de la taille des dents, ainsi que par l'acquisition d'un éperon labial sur le mésoconide des M/3. La découverte dans certains gisements plus récents du sud de la France (AGUILAR *et al.* 1999), comme Baixas et Vieux-Collonges (MEIN & FREUDENTHAL, 1981), d'un *Melissiodon* de taille inférieure à celle de Wintershof-West et de Beaulieu, appuierait cette hypothèse, d'autant plus que les quelques dents provenant de gisements plus anciens que Beaulieu (Serre de Vergès, Ste Catherine 3) ont des dimensions comparables à celles de Wintershof-West et Beaulieu. Toutefois dans le gisement de Schnaitheim, HRUBESCH (1957) signale une population de *Melissidion*, morphologiquement comparable à celle de Wintershof-West mais dont les domaines de variation des dimensions sont très grands. Cette observation soulève le problème de l'existence de deux formes, l'une de grande taille, supérieure à celle de Wintershof-West et comparable à celle de Beaulieu, l'autre de taille inférieure, semblable à celle des gisements allemands plus récents décrits par ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986). Une hypothèse différente de celle proposée par ZIEGLER & FAHLBUSCH (*ibid*) pourrait être formulée: l'existence de deux lignées de *Melissidion* dès le niveau de Schnaitheim qui, rappelons-le, est plus récent que Wintershof-West sur la base du degré d'évolution des

éomyidés (ESCARGUEL & AGUILAR, 1997). Dans ce cas, l'évolution de la lignée de grande forme se traduirait par une augmentation de la taille des dents, et cette lignée serait remplacée par une autre lignée de petite taille dans les niveaux à *Democricetodon* et *Megacricetodon*.

Le matériel de *Melissiodon* des gisements du sud de la France, plus anciens que Beaulieu, n'est pas pour l'instant suffisant pour confirmer ou infirmer l'hypothèse de ZIEGLER & FAHLBUSCH (*ibid*).

Si l'on retient l'hypothèse formulée par ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986), le gisement de Beaulieu serait plus ancien que celui de Wintershof-West, si l'on retient la seconde hypothèse, le gisement de Beaulieu est plus récent.

#### Famille Eomyidae DEPÉRET & DOUXAMI 1902

Les dents d'éomyidés des sites de Beaulieu ont déjà fait l'objet d'une étude détaillée (ESCARGUEL & AGUILAR, 1997). Deux genres y sont représentés: *Ligerimys* STEHLIN & SCHAUB 1951 avec l'espèce *Ligerimys antiquus* FAHLBUSCH 1970 et *Pseudotheridomys* SCHLOSSER 1926 avec l'espèce *Pseudotheridomys bouziguensis* ESCARGUEL & AGUILAR 1997 ou *P. feffari* ALVAREZ SIERRA & DAAMS 1987.

*Discussion:* ESCARGUEL & AGUILAR (1997) ont montré que les populations d'éomyidés de Beaulieu et principalement celle de *Ligerimys antiquus* sont parmi les plus évoluées de tous les gisements du sud de la France dans lesquels elles sont présentes. Il en est de même pour le *Pseudotheridomys bouziguensis* qui pourrait être attribué à l'espèce *P. feffari*. La comparaison avec les gisements ibériques et allemands n'est pas aisée et pourrait témoigner de l'existence de provinces biogéographiques.

#### Famille Gliridae THOMAS 1897

Genre *Glirudinus* de BRUIJN 1966a

*Glirudinus modestus* (DEHM 1950)

(Fig. 5 a-b)

Beaulieu 1: 1 M1/ (1,03 x 1,18)

Beaulieu 2 B: 1 M1/ (0,96 x 1,08)

*Glirudinus gracilis* (DEHM 1950)

(Fig. 5 c)

Beaulieu 2 B: 2 M1/ (1,02 x 1,01; 0,95 x 0,96), 1 M/2 (1,04 x 0,95), 1 M1/ (1,05 x 1,25)

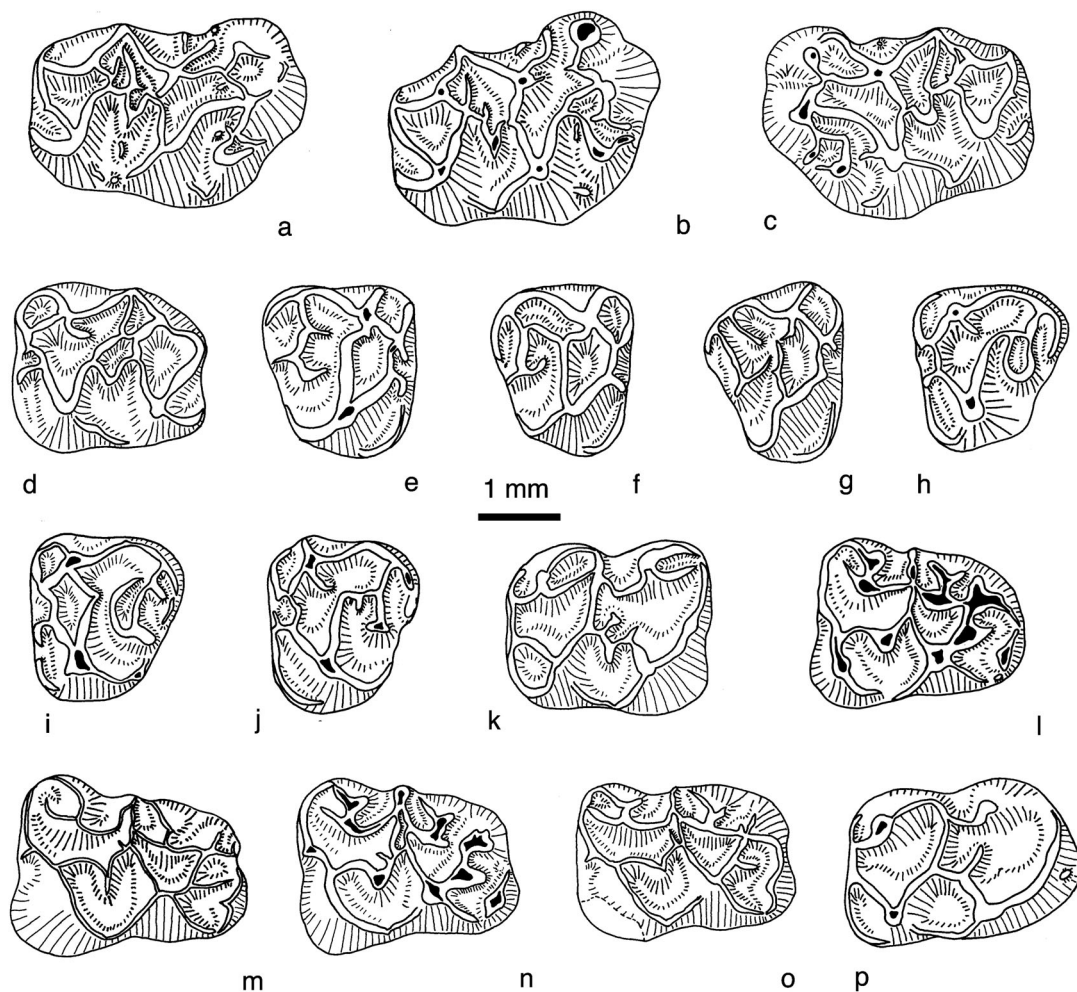


Fig. 3 - *Melissiodon aff. dominans*, Beaulieu 2B - a: M1/ dex. (3,39 x 2,52) BEA n°310; b: M1/ dex. (3,49 x 2,52) BEA n°308; c: M1/ sen. (3,36 x 2,38) BEA n°309; d: M2/ dex. (2,42 x 2,07) BEA n°317; e: M3/ dex. (1,93 x 2,15) BEA n°329; f: M3/ dex. (1,88 x 2,03) BEA n°328; g: M3/ dex. (1,76 x 2,26) BEA n°330; h: M3/ sen. (1,92 x 2,03) BEA n°327; i: M3/ sen. (1,91 x 2,07) BEA n°322; j: M3/ sen. (1,93 x 2,23) BEA n°323; k: M2 sen. (2,49 x 2,17) BEA n°286; l: M1 dex. (2,65 x 2,06) BEA n°273; m: M1 dex. (2,86 x 2,20) BEA n°274; n: M1 dex. (2,78 x 1,93) BEA n°276; o: M1 dex. (2,83 x -) BEA n°279; p: M3 sen. (2,88 x 1,94) BEA n°295.

Genre *Miodyromys* KRETZOI 1943

*Miodyromys biradiculus* MAYR 1979

(Fig. 5 k à r)

Beaulieu 1: 4 M1/, 5 M2/, 4 M3/, 10 M1-2/, 6 M3/  
(mesures in AGUILAR (1981))

Beaulieu 2 A: 2 M1/ (1,10 x -, 1,10 x 1,02), 1 M2/

(1,15 x 1,08), 1 M1/ (1,08 x 1,28), 4 M2/ (1,01 x 1,17; 1,03 x 1,22; 1,13 x 1,32; 1,08 x -)

Beaulieu 2 B: 2 M1/ (1,13 x 1,00 ; 1,13 x 1,03), 2 M2/ (1,19 x 1,15 ; non mesurable) 1 M1/ (1,03 x 1,19), 4 M2/ (0,92 x 1,21 ; 1,00 x 1,10 ; 1,06 x 1,23 ; 1,02 x -), 1 M3/ (0,77 x 1,05)

Beaulieu 3: 3 M1/ (1,13 x 1,05 ; 1,03 x 0,99; 1,01 x 1,00), 1 M2/ (1,12 x 1,05), 1 M1/ (1,10 x 1,19)

*Miodryomys prosper* (THALER 1966)

Beaulieu 2 A: 2 M/2 (1,20 x 1,25 ; non mesurable), 2 M/3 (1,10 x 1,04; 1,09 x 0,97)

Beaulieu 2 B: 1 M/1 (1,27 x 1,07)

Beaulieu 3: 1 M/2 (- x 1,19), 1 M/3 (0,96 x 1,12)

Genre *Prodryomys* MAYR 1979

*Prodryomys brailloni* (THALER 1966)

(Fig. 5 d à i)

Beaulieu 1: 2 M/1 (1,24 x 1,20; 1,32 x 1,25), 2 M/2 (1,26 x 1,25; 1,33 x 1,38), 1 M1/ (1,27 x 1,41), 2 M2/ (1,23 x 1,47; 1,30 x 1,47).

Beaulieu 2 B: 3 M/1 (1,40 x 1,29; 1,47 x 1,28; 1,34 x 1,33), 3 M/2 (1,41 x 1,41; 1,41 x 1,41; 1,38 x -), 1 M/3 (1,37 x 1,22), 4 M1/ (1,28 x 1,37; 1,33 x 1,39; 1,35 x 1,44; 1,34 -), 1 M3/ (0,98 x 1,17).

Beaulieu 3: 1 M1/ (1,44 x 1,58), 1 M2/ (1,39 x 1,58).

Dans le site de Beaulieu 1, cette espèce avait été attribuée par erreur à *Miodryomys hamadryas* (AGUILAR 1981).

*Prodryomys gregarius* (DEHM 1950)

(Fig. 5 j)

Beaulieu 2 B: 1 M1/ (1,54 x 1,54)

*Discussion:* Tous ces glirodés sont reconnus dans le Miocène inférieur du sud de la France (AGUILAR *et al.* 1999) durant la période du “*cricketid vacuum*” qui correspond à la zone B d'AGUILAR (1982). Ils sont également pour la plupart reconnus et bien décrits dans les niveaux allemands (MAYR, 1979; WU, 1993) attribués à la zone MN 3.

Famille Sciuridae GRAY 1821

Genre *Freudenthalia* CUENCA BESCÓS 1988

*Freudenthalia cuencaae* AGUILAR 2002

(Fig. 5 s à u)

Beaulieu 1: 1 M/2 (1,90 x 1,92), 1 P4/ (1,57 x 1,74)

Beaulieu 2 B: 2 P4/ (1,82 x 1,59; - x 1,35), 1 M/2 (1,89 x 1,78), 1 D4/ (1,40 x 1,61), 1 M1/ (1,62 x 1,79), 1 M3/ (1,62 x 1,56)

Beaulieu 3: 1 M/1 (1,83 x 1,69)

*Discussion:* Les molaires inférieures montrent quatre tubercules principaux, un antérolophide bien développé et un mésoconide plus ou moins impor-

tant. La seule molaire supérieure disponible montre quatre tubercules principaux avec le métalophe et le protolophe reliés au protocône. La morphologie de ces molaires correspond bien à celle du genre *Freudenthalia* décrit par CUENCA BESCÓS (1988). Les dimensions de ces molaires et leurs morphologies sont comparables à celles décrites pour la première fois dans des gisements karstiques du Miocène inférieur du sud de la France: Ste Catherine 3-4 et Serre de Vergès (AGUILAR, 2002).

## DISCUSSION SUR L'ÂGE DU GISEMENT D'APRÈS LES RONGEURS

Ces différents sites de Beaulieu sont stratigraphiquement très proches les uns des autres, au maximum 2 mètres d'intervalle les séparent. La microfaune recueillie dans chacun des sites est comparable et seul le niveau 2 B se distingue par sa richesse en *Melissidion*. Le degré évolutif des éomyidés ne permet pas de séparer ces différents niveaux, aussi considérons-nous que ces sites sont sub-contemporains et ont le même âge que le volcanisme qui leur est associé, soit  $-17,5 \pm 0,3$  Ma. (AGUILAR *et al.* 1996).

Si la position du niveau de Beaulieu, d'après les données biochronologiques disponibles, est bien établie par rapport aux gisements du sud de la France, entre Baixas 202 b & c, plus ancien, et Ste Catherine 9, plus récent (ESCARGUEL & AGUILAR, 1997; AGUILAR *et al.* 1997), celle par rapport au gisement de Wintershof-West demeure incertaine. En effet, les travaux effectués sur les éomyidés montrent qu'il existe probablement une différenciation biogéographique en Europe occidentale (discussion in ESCARGUEL & AGUILAR, 1997). L'interprétation retenue alors, Beaulieu plus jeune que Wintershof-West, était fondée sur le degré évolutif des populations d'éomyidés, sachant que les faunes de micromammifères de Wintershof-West sont particulières, en général de taille plus grande, et que le *Ligerimys* de Beaulieu, plus primitif, est plus grand que le *Ligerimys* plus évolué du gisement de Schnaitheim et de celui encore plus récent de Petersbuch 2 (ZIEGLER & FAHLBUSCH, 1986). Les glirodés ne peuvent apporter de précisions biochronologiques. Les méliSSIDontidés, bien représentés dans ces divers gisements, ne peuvent, avec certitude, infirmer ou confirmer notre hypothèse biochronologique, car ils montrent probablement une diversité plus grande que celle supposée jusqu'ici (voir discussion sur le genre

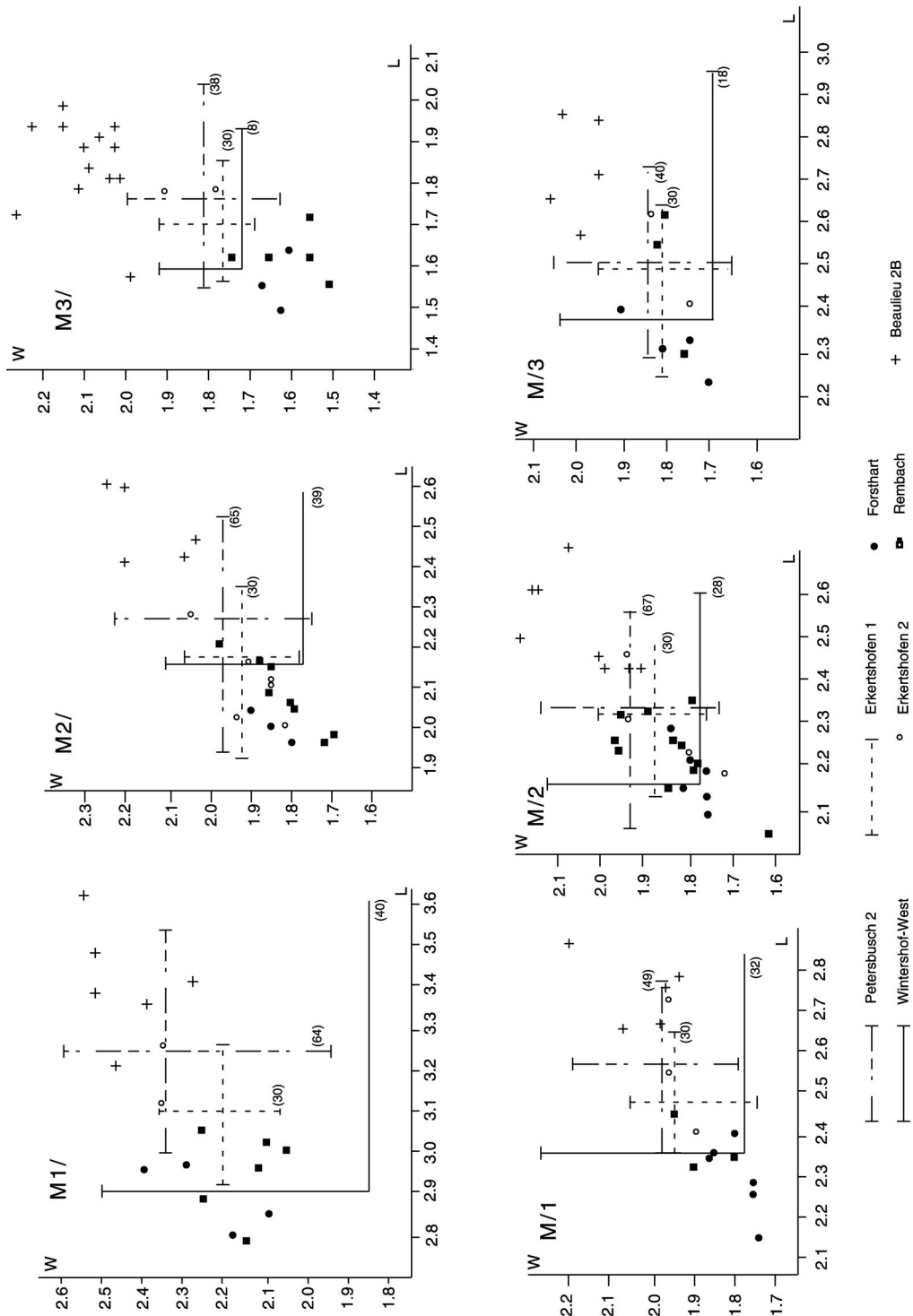


Fig. 4 - Diagrammes de répartition des mesures de *Melissiodion aff. dominans* de Beaulieu 2B et de *Melissiodion dominans* de certains sites du Miocène inférieur d'Allemagne.

Fig. 4 - Diagrams of distribution of *Melissiodion aff. dominans* measurements of Beaulieu 2B and *Melissiodion dominans* of some localities of the early Miocene of Germany.

*Melissiodon*). Il ressort donc de l'étude des rongeurs que l'on ne peut corréliser avec certitude le niveau de Beaulieu avec les niveaux allemands appartenant au « *cricketid vacuum* ». Mais si l'on privilégie les degrés évolutifs des éomyidés et que l'on admet l'existence de deux lignées de *Melissiodon*, le gisement de Beaulieu devrait être sensiblement contemporain de celui de Schnaitheim et un peu plus jeune que celui de Wintershof-West, (Fig. 11).

#### LAGOMORPHES

Les Lagomorphes de Beaulieu ont fait l'objet d'une description sommaire qui a permis de décrire une nouvelle espèce, *Prolagus aguilari* LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1997. On donne ici des descriptions complémentaires, ainsi que des observations concernant leurs rapports avec d'autres faunes de localités importantes pour la biochronologie européenne.

Famille Ochotonidae THOMAS 1897

Genre *Prolagus* POMEL 1853

*Prolagus aguilari* LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1997

Fig. 6

#### Matériel et dimensions:

Beaulieu 1: 12 D2/, 8 D3-4/, 14 P2/, 16 P3/, 32 P4-M2/, 6 D/3, 1 D/4, 19 P/3, 10 P/4-M/2

Beaulieu 2B: 6 D2/, 14 D3-4/, 26 P2/, 66 P3/, 112 P4-M2/, 11 D/3, 2 D/4, 42 P/3, 48 P/4-M/2

Beaulieu 3: 2 D3-4/, 2 P2/, 10 P3/, 20 P4-M2/, 1 D/3, 11 P/3, 5 P/4-M/2

La moyenne statistique des mesures des dents à croissance continue dépend de l'âge des individus de la population. On figure ici seulement le rang des valeurs

extrêmes, en sachant que la mesure des dents adultes est généralement proche de la valeur maximale.

	L. max.	L. min.	l. max.	l. min.
D2/	1,20	1,10	2,36	1,82
D3-4/	1,15	1,10	2,53	2,15
P2/	1,15	0,79	1,61	1,42
P3/	1,74	1,46	2,93	2,58
P4	1,43	1,26	2,88	2,45
M1/	1,34	1,26	2,55	2,45
M2/	1,26		2,35	
D/3	2,02	1,74	1,59	1,08
P/3	2,04	1,42	2,19	1,63
P/4-M/1	1,59	1,55	1,89	1,80
M/2	2,33	2,10	1,52	1,34

*Discussion:* Dans tous les niveaux échantillonnés, l'association de *Prolagus aguilari* de Beaulieu a des particularités qui permettent de la distinguer, en particulier par sa P/3 à antéroconide très grand, bien plus grand que le métaconide, même dans des exemplaires très jeunes (fig. 6: 1-6). Ce caractère est inconnu chez les espèces de *Prolagus* du Miocène inférieur et moyen, à l'exception de la lignée *Prolagus schnaitheimensis* – *Ptychoprolagus forstertensis* TOBIEN 1975 décrite en Europe centrale (TOBIEN, 1975 ; ZIEGLER & FAHLBUSCH, 1986 ; FEJFAR & KVACEK, 1993).

Cependant, *P. aguilari* diffère de la lignée centro-européenne par plusieurs caractères:

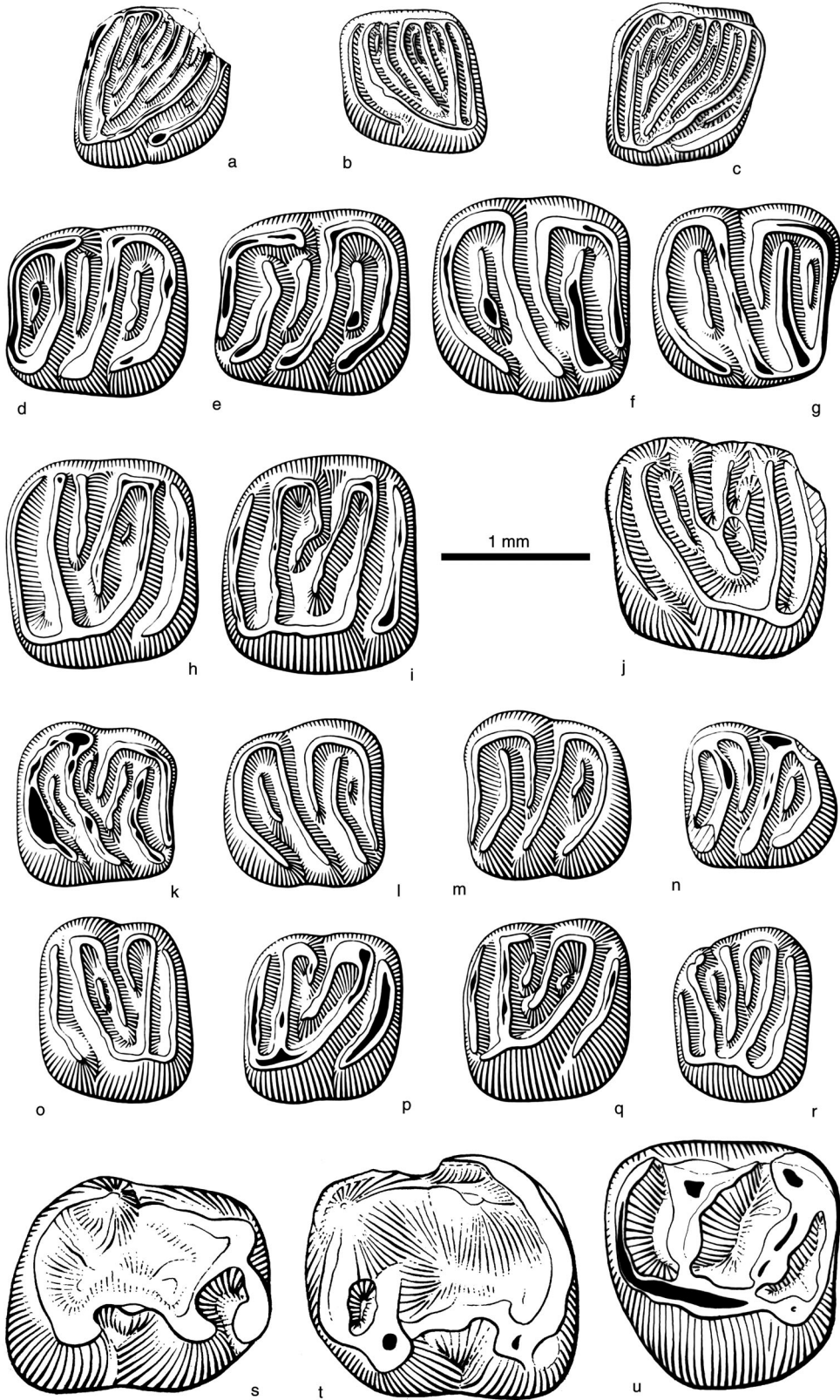
1) la forme de l'antéroconide de la P/3 du *Prolagus* de Beaulieu qui n'est pas toujours aplatie, comme c'est le cas chez *P. schnaitheimensis*, mais arrondie dans environ la moitié des exemplaires;

2) le protoconulide qui est généralement bien développé, alors qu'il est très faible ou absent dans la lignée centro-européenne;

Fig. 5. - Gliridés et sciuridés de Beaulieu. *Glirudinus modestus* : a - M1/ dex. (1,03 x 1,18) BEA n°75; b - M1/ sen. (0,96 x 1,08) BEA n°345. *Glirudinus gracilis* : c - M1/ dex. (1,05 x 1,25) BEA n°349. *Prodryomys brailloni* : d - M1/ sen. (1,24 x 1,20) BEA n°68; e - M1/ sen. (1,32 x 1,25) BEA n°69; f - M2/ dex. (1,33 x 1,38) BEA n°71; g - M2/ dex. (1,26 x 1,25) BEA n°70; h - M1/ dex. (1,27 x 1,41) BEA n°72; i - M2/ dex. (1,30 x 1,47) BEA n°74. *Prodryomys gregarius* : j - M1/ sen. (1,54 x 1,54) BEA n°360. *Miodyromys biradiculus* : k - M1/ dex. (1,08 x 1,11) BEA n°39; l - M2/ dex. (1,10 x 1,14) BEA n°43; m - M2/ sen. (1,12 x 1,13) BEA n°45; n - M3/ sen. (1,05 x 0,98) BEA n°64; o - M1-2/ sen. (1,03 x 1,24) BEA n°54; p - M1-2/ dex. (1,06 x 1,16) BEA n°48; q - M1-2/ sen. (1,12 x 1,22) BEA n°51; r - M3/ dex. (0,91 x 1,18) BEA n°59. *Freudenthalia cuenca* : s - M1/ dex. (1,82 x 1,59) BEA n°340; t - M2/ sen. (1,89 x 1,78) BEA n°341; u - M1/ sen. (1,62 x 1,79) BEA n°343. Les dessins 5b, c, j, s, t, u, ont été réalisés par Laurence Meslin, les autres dessins par Ariane Boyer

Fig. 5 - *Glirids and sciurids of Beaulieu. The drawings 5b, c, j, s, t, u, were realized by Laurence Meslin, the others by Ariane Boyer*





3) le centroflexide qui est généralement profond au lieu de superficiel;

4) l'entoconide qui est majoritairement plus faible que le métaconide, au lieu d'être semblable. Les exemplaires de Beaulieu qui ne présentent pas ces caractères ne montrent pas associés les traits de *P. schnaitheimensis*, mais une mosaïque qui combine les traits des deux espèces. Pour cette raison, avec les données actuelles on peut exclure la coexistence de ces deux espèces à Beaulieu.

Sur la P/3 de *P. aguilari* on observe deux morphotypes qui ne sont pas connus sur la P/3 de la lignée *P. schnaitheimensis* – *P. forsthartensis*: le métaconide isolé dans environ 10 % de l'association (morphotype "artenensis", fig. 6: 1, 4), et un morphotype spécial (morphotype "beaulieu", fig. 6: 2) dans environ 2 %, où une centrofossettide est isolée par un métaisthme qui relie le métaconide avec la partie moyenne du talonide (LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1997). Par contraste, la lignée centro-européenne montre très fréquemment une mésofossettide fermée par une connexion entre le métaconide et l'entoconide totalement extérieur (un endolophide formé dans la paroi linguale de la dent) (voir TOBIEN, 1975 fig. 94, et ZIEGLER & FAHLBUSCH, 1986 fig. 29).

D'autres caractères différentiels entre *P. aguilari* et la lignée *P. schnaitheimensis* – *P. forsthartensis* se trouvent sur les dents supérieures; la P2/ montre un fort développement des flexes, le paraflexe peut même arriver presque à toucher la paroi postérieure de la dent (fig. 6: 7); les molaires supérieures ont des fossettes plus grandes, nombreuses et persistantes (fig. 6: 9); finalement, les parafossettes des dents molariformes supérieures ne montrent pas les crénelations de l'émail (fig. 6: 9) caractéristiques de la lignée centro-européenne (d'où le nom du genre *Ptychoprolagus* TOBIEN 1975, qui fait allusion au plissotement de l'émail).

*Prolagus aguilari* partage avec la lignée citée et avec deux autres espèces (*Prolagus vasconiensis* VIRET 1930, et *P. tobieni* LÓPEZ-MARTÍNEZ 1977) la connexion primitive entre protoconide et métaconide, typique de leur ancêtre *Piezodus* de l'Oligocène et du début du Miocène.

*P. aguilari* diffère de *Prolagus vasconiensis* par une taille plus forte, un antéroconide beaucoup plus grand, des connexions supplémentaires observées sur la P/3, et la paroi labiale de la P3/ généralement oblique à la rangée dentaire (fig. 6: 8), au lieu d'être plus ou moins parallèle. Ces mêmes caractères dis-

tinguent le *Prolagus schnaitheimensis* du *P. vasconiensis*, qui coexistent pendant le Miocène inférieur. Cependant, le premier a un protoconulide très petit et un centroflexide faible à la P/3 (Fig. 6: 10), qui ne montre pas la tendance progressive à diviser le centrolophide, propre de *P. aguilari* et de *P. vasconiensis* avancé. Chez le premier, ce caractère montre une importante variabilité, mais les individus à centroflexide profond sont plus fréquents (56 %), et ils arrivent à 66 % si l'on ajoute les cas à centroflexide complet, lorsque le métaconide est isolé (Fig. 6: 1-6).

En résumé, *Prolagus aguilari* de Beaulieu montre sur la P/3 une mosaïque de caractères entre *P. vasconiensis* (antéroconide rond, centroflexide profond, protoconulide grand) et *P. schnaitheimensis* (antéroconide aplati, centroflexide faible, protoconulide petit), avec des caractères propres (antéroconide grand, métaconide parfois isolé ou à double connexion, entoconide faible).

*P. vasconiensis* pourrait coexister à Beaulieu mélangé avec *P. aguilari*, puisqu'il coexiste en Allemagne avec *P. schnaitheimensis*. Quelques individus à antéroconide petit et rond et à fossettes réduites propres de *P. vasconiensis* trouvés à Beaulieu 3 pourraient appartenir à cette espèce. Bien qu'on ne puisse, pour l'instant, pas exclure la coexistence des deux espèces à Beaulieu, on n'en a pas encore la preuve.

La morphologie de la P/3 de *Prolagus tobieni* à antéroconide large et aplati, petit protoconulide et faible centroflexide, ressemble à quelques individus minoritaires de *P. aguilari* (voir LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1997 fig. 3:10), et, par sa taille très petite peut être confondu avec des jeunes *P. aguilari*. A Beaulieu on trouve aussi des P3/ avec un lagilophe très court, caractéristique de *P. tobieni*, associées à d'autres P3/ à lagilophe très long ainsi qu'à d'autres de type intermédiaire, tous de grande taille. Cette situation ressemble à celle de *Prolagus* des localités du Ramblen du bassin de Calamocha (Miocène inférieur d'Espagne centrale, LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1984, 1997). Là aussi, des associations successives de *Prolagus* à forte variabilité morphologique montrent une mosaïque de caractères qui mélangent ceux de deux espèces bien différenciées, *P. vasconiensis* et *P. tobieni*.

Bien qu'on n'ait pas trouvé à Beaulieu des P2/ à hypostria caractéristiques de *P. tobieni*, on ne peut pas exclure la présence de cette espèce à Beaulieu hors de son aire de distribution connue jusqu'à présent seulement dans le Miocène inférieur et moyen d'Espagne centrale.

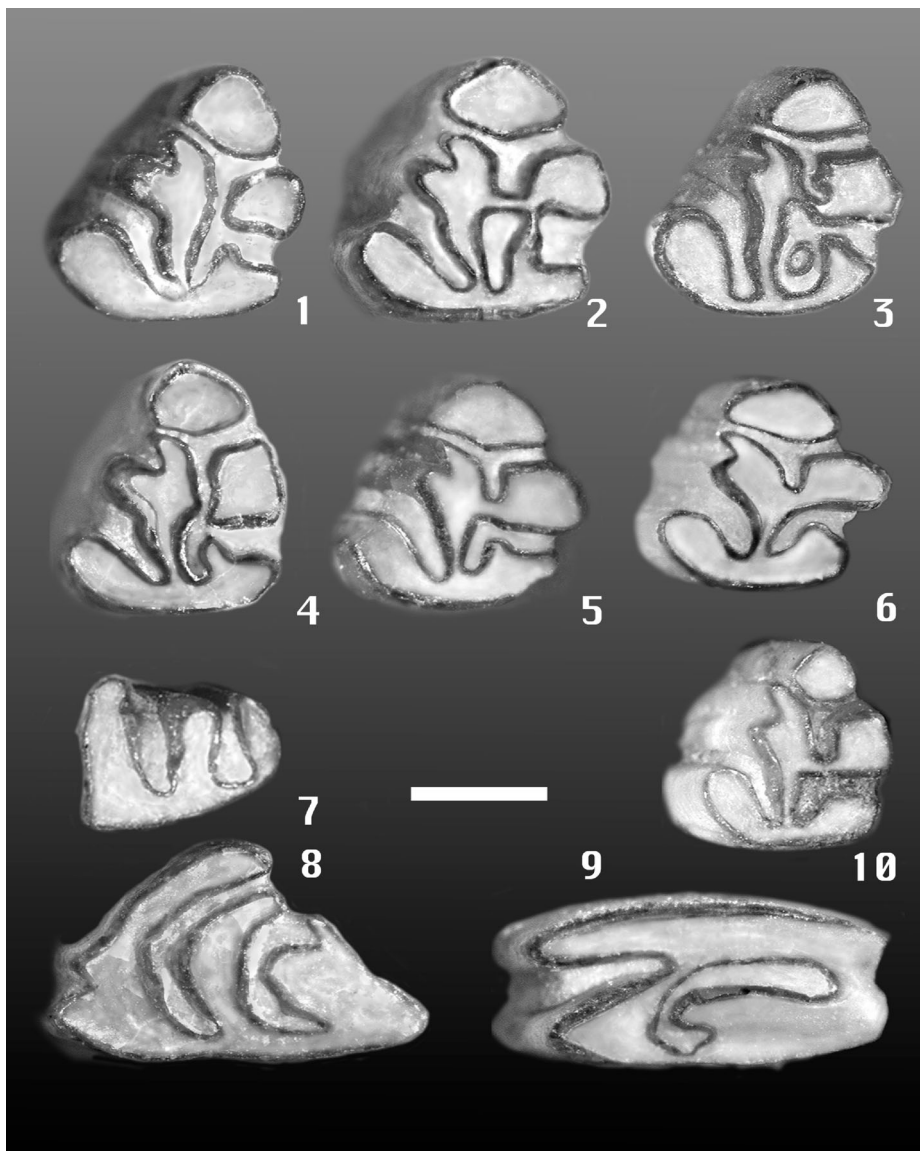


Fig. 6 – Lagomorphes. 1 à 9, *Prolagus aguilari*, de Beaulieu; 1-6, P/3 gauches (fig. 1. Holotype ; figs. 2 et 4 droites renversées); 7, P/2/ gauche; 8, P/3/ droite renversée; 9, M1/ gauche. *Prolagus vasconiensis* de Serre de Vergès: 10, P/3 gauche, comparer la taille et l'antéroconide plus petits. Échelle, 1 mm.

Fig. 6. Lagomorphs. 1 to 9, *Prolagus aguilari*, from Beaulieu ; 1-6, left P/3 (fig. 1, Holotype ; figs. 2 et 4 right P/3 invers) ; 7, left P/2/ ; 8, right P/3/ reverse ; 9, left M1/. *Prolagus vasconiensis* from Serre de Vergès: 10, left P/3, compare smaller size and anteroconid. Scale, 1 mm.

#### DISCUSSION SUR L'ÂGE DU GISEMENT D'APRÈS LES LAGOMORPHES

Au Miocène inférieur, seul *Prolagus vasconiensis* typique est présent (Navarrete en Espagne, Estrepeouy

en France, Mt. Vully en Suisse). Ensuite, on reconnaît en Allemagne deux espèces de *Prolagus* différenciées, alors qu'en Espagne et en France on observe des morphologies en mosaïque où des caractères de deux espèces sont mélangés dans toutes les combinaisons.

Diverses localités du Ramblien en Espagne montrent des populations de *Prolagus* de petites tailles avec un mélange de caractères de *P. vasconiensis* et *P. tobieni*. Dans les localités successives les caractères de *P. vasconiensis* se font plus rares avec le temps, et finalement les caractères de *P. tobieni* dominant dans la localité de Moratilla. Ce remplacement morphologique a été interprété comme une anagenèse (LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1984).

L'espèce *P. aguilari* n'est connue que du seul site de Beaulieu, donc sa répartition spatio-temporelle ne sort pas encore de cette localisation restreinte. Néanmoins, ses ressemblances avec *P. vasconiensis*, *P. schnaitheimensis* et *P. tobieni* indiquent une parenté avec ces espèces, qui coexistent en Europe pendant le Miocène inférieur aussi bien en sympatrie qu'en allopatrie. *Prolagus aguilari* de Beaulieu a des caractères propres et une grande taille, avec une mosaïque de caractères combinés des trois espèces citées. Cette mosaïque ne permet pas déceler avec certitude plus d'une espèce.

Par contraste, les associations de *Prolagus* en Allemagne durant la période dite "cricetid vacuum" permettent de distinguer deux espèces sympatriques, *P. vasconiensis* de petite taille et *P. schnaitheimensis* de grande taille. Avec le temps, la première se fait plus rare et la deuxième serait de plus en plus abondante (ZIEGLER & FAHLBUSCH, 1986). D'après cette interprétation, l'association de Wintershof-West avec seulement 3 % de *P. schnaitheimensis* (N = 165) serait plus ancienne que celle de Schnaitheim avec 60 % (N = 2050, TOBIEN, 1975).

La disparition de *P. vasconiensis* en Allemagne serait plus tardive qu'en France et Espagne. Les gisements de Serre de Vergès, Baixas 202c, Ste Catherine 9 et Ste Catherine 4 montrent une séquence de raréfaction, puis disparition de cette espèce aux dépens de *Lagopsis* qui devient le seul lagomorphe à la limite Miocène inférieur - Miocène moyen. En Espagne le même phénomène est observé durant la même période (LÓPEZ-MARTÍNEZ, 2001, fig. 6). Au même moment en Allemagne, la lignée *P. vasconiensis* - *P. oeningensis* ne disparaît pas, bien qu'elle devienne très rare aux dépens de *P. schnaitheimensis*.

*P. aguilari*, par sa taille et sa morphologie, se rapproche davantage de l'espèce allemande, *P. schnaitheimensis*. Parmi les espèces ibériques, seule *P. vasconiensis fortis* LÓPEZ-MARTÍNEZ & SESE 1990, du Miocène inférieur de San Juan (ALVAREZ-SIERRA *et al.*, 1990), pourrait être compa-

nable en taille avec *P. aguilari*, bien que moins évoluée par les proportions plus réduites de l'antérocondyle. Les traits de *P. aguilari* et l'absence ou rareté de *P. vasconiensis* à Beaulieu rapprochent cette association de lagomorphes de celle de Schnaitheim et de Moratilla, et l'éloigne de celles de Ramblar 1 ou de Wintershof-West, où *P. vasconiensis* est encore dominant.

## MARSUPIAUX ET INSECTIVORES

La plupart des spécimens disponibles sont souvent fragmentaires et roulés.

Les mensurations entre parenthèses sont des estimations.

### MARSUPIAUX

Famille Herpetheriidae TROUËSSART 1879

Genre *Amphiperatherium* FILHOL 1879

*Amphiperatherium frequens* (VON MEYER 1846)

Plusieurs dents (4) et fragments de molaires (6) sont disponibles du site de Beaulieu 2. Elles sont relativement usées, même les deux P4/ lactéales. Leur morphologie et leur taille correspondent à l'espèce *Amphiperatherium frequens* fréquente dans les faunes du Miocène inférieur et moyen.

### LIPOTYPHILA

Famille Erinaceidae BONAPARTE 1838

Sous-famille Galericinae POMEL 1848

Genre *Galerix* POMEL 1848

*Galerix cf. aureliensis* ZIEGLER 1990

La présence de cette espèce commune dans les gisements d'Allemagne (ZIEGLER 1990 a) et du Sud de la France (CALVET *et al.* 1991 ; SIGÉ *et al.* 1997) est illustrée à Beaulieu par la présence de trois spécimens: un fragment de M2/ droite (l'angle antérolabial est manquant; ? x 2,72), une M3/ droite (1,37 x 1,90) et une gauche dont la partie postéro-linguale est fracturée (1,35 x ?). Le petit nombre de spécimens, leur état de conservation et la forte variabilité des M3/ des érinacéidés permettent d'attribuer ce matériel à un *Galerix cf. aureliensis*.

La plus ancienne mention du taxon est datée de la fin de A4 / MN 2 (Bouzigues, SIGÉ *et al.* o.c.). Dans cette région, l'espèce est aussi identifiée à Estagel (B / MN 3). Dans différentes contributions, ZIEGLER (1990 a) signale la présence de l'espèce dans des sites des MN 3 et 4 en Allemagne. A Sandelzhausen (MN 5), le même auteur (ZIEGLER 2000) signale la présence d'une population de *Galerix* qui pourrait être intermédiaire entre *G. aureliensis* et *G. stehlini*. En l'état de la documentation disponible, *G. aureliensis* pourrait être un peu plus ancien dans le Sud de la France qu'en Allemagne.

*Galerix* sp. indet.

Quelques dents isolées attribuables au genre *Galerix* mais de plus petites dimensions que celles de *G. aureliensis* sont recensées à Beaulieu 2: un fragment de P4/ gauche, une M3/ gauche (1,05 x 1,76) et deux M3, une droite et une gauche (1,98 x 1,23 ; 1,98 x 1,37). Si l'homogénéité de ce matériel était confirmée, il pourrait s'agir d'une forme proche de *G. exilis* (BLAINVILLE, 1839) mais il reste difficile dans ce genre de proposer une détermination spécifique sur des dernières molaires.

La présence de *G. exilis* est signalée dans le Miocène inférieur de la vallée moyenne de la Loire au cours du Burdigalien (GINSBURG & MORNAND 1985).

Genre *Lanthanotherium* FILHOL 1888

*Lanthanotherium* sp. indet.

*Inventaire et mensurations* du matériel de Beaulieu 2: M1/ droite fracturée: (2,79 x 3,18) ; M2/ gauche: 2,53 x 1,87 ; M3/ gauche: 1,16 x 1,75 et 1,05 x 1,71 ; M1 gauche: 3,30 x 2,15 M2 gauche: 2,73 x 1,88 ; M2 droite: 2,98 x 2,03.

Les mentions de ce genre sont rares en Europe pour le Miocène inférieur. On relève dans la littérature: *Lanthanotherium piveteaui* CRUSAFONT *et al.*, 1955 de Can Cerda (Burdigalien supérieur, Nord de l'Espagne) et *Lanthanotherium lectourensis* BAUDELLOT & CROUZEL, 1976 de Navère (Burdigalien inférieur, Sud-Ouest de la France). Les deux taxons cités sont illustrés par les seuls holotypes. Celui de la première espèce est un fragment de mandibule avec M1 et M2 et celui de la seconde un autre fragment du même os avec P2 et P4.

Dans ce contexte, le matériel plus abondant de Beaulieu 2 pourrait constituer une donnée nouvelle significative. Mais la nature des spécimens rend difficile les comparaisons. Les molaires de *L. piveteaui* sont plus petites que celles de Beaulieu alors que des formes affines de *L. sansaniense* (LARTET 1851), de plus grande taille, sont signalées à partir de la MN 5 (ZIEGLER, 2000). Dans ces conditions, les spécimens de Beaulieu sont ici attribués à un *Lanthanotherium* indéterminé.

Famille Talpidae GRAY 1825

Sous-famille Uropsilinae DOBSON 1883

Genre *Desmanella* ENGESSER 1972

*Desmanella* sp. aff. *Desmanella* n. sp. in  
ZIEGLER, 1990 b

Trois spécimens sont très probablement attribuables à une espèce du genre *Desmanella* dont les espèces sont toujours de petite taille. Il s'agit d'une M1/ gauche (1,65 x 1,40), d'un fragment lingual d'une M2/ droite et d'un talonide encore inséré sur un fragment mandibulaire (largeur du trigonide: 0,75 ; du talonide: 0,60).

*Description*: Seule la M1/ est utilisable pour effectuer des comparaisons. Cette molaire se caractérise par:

- un aspect assez massif,
- un parastylide légèrement antérieur au reste de la couronne,
- un paracingulum large,
- l'allongement du mésostyle sans toutefois pouvoir affirmer son dédoublement étant donnée l'usure relative de l'ensemble des cuspides,
- un métastylide relativement court,
- des conules forts en relief de part et d'autre du protocône en vue occlusale (une petite vallée sépare ces 3 cuspides jusqu'au collet de la couronne),
- un hypocône bas sur un éperon mais cuspidé avec une petite facette horizontale d'usure, situé dans le prolongement d'une ligne protocône-métaconide,
- le bord postérieur de la couronne peu échancré.

La taille de cette molaire est relativement plus faible que celle des espèces décrites dans le genre.

*Comparaisons*: L'aspect massif de la molaire de Beaulieu rappelle la plupart des espèces nommées du genre *Desmanella*. *Desmanella engesseri* ZIEGLER 1985 (Pertersbuch 2, gisement-type: C 0 ou MN 4a, cf. fig. 9) fait cependant exception: son aspect en vue

occlusale plus gracile est déterminé principalement par l'allongement labial de la couronne (parastyle et aile métastylaire) et un moindre développement des conules. Le même auteur (ZIEGLER, 1998) attribue à un *Desmanella* aff. *engesseri* une population du site d'Oberdorf 4 (C 1 ou MN 4) dont la M1/ est plus trapue (aile métastylaire courte et conules plus développés). Le parastyle est nettement antérieur à la couronne comme à Petersbuch 2.

Mais c'est éventuellement avec le *Desmanella* n. sp. in ZIEGLER (1990 b) (Ulm-Westtangente: MN 2a ; Eggingen-Mittelhart 1 et 2, MP 30/MN 1) que la forme de Beaulieu possède le plus de ressemblance malgré la faiblesse des échantillonnages. En effet, la M1/ figurée d'Ulm-Westtangente est fragmentée comme la M2/ du site ici étudié. Cependant les tailles sont comparables et l'aspect des couronnes est trapu et les conules sont à l'identique sur les 2 M1/. Un caractère original s'observe sur la dent de Beaulieu: la présence d'une petite surface d'usure horizontale à l'emplacement de l'hypocône. De telles surfaces existent plus ou moins régulièrement chez certains spécimens de quelques espèces. La variabilité de ce caractère ne peut être appréciée étant donné le faible nombre de pièces disponibles.

Il n'est donc pas inconcevable que deux lignées de *Desmanella* aient coexisté en Europe occidentale à cette époque.

#### CONCLUSION SUR LES MARSUPIAUX ET INSECTIVORES

La liste des marsupiaux et insectivores Lipotyphla actuellement identifiés à Beaulieu s'établit comme suit:

*Amphipraterium frequens* (VON MEYER 1846)

*Galerix* cf. *aureliensis* ZIEGLER 1990

*Galerix* sp. indet.

*Lanthanotherium* sp. indet.

*Desmanella* sp. aff. *Desmanella* n. sp. in ZIEGLER (1990 b)

En ce qui concernent les seuls Lipotyphla, les attributions proposées (sp. indet., aff., cf.) sont l'expression des manques d'informations publiées pour le Sud de la France sur les représentants de cet ordre de mammifères (CROCHET en préparation). Cette situation contraste avec l'Allemagne du Sud où R. ZIEGLER a très largement contribué à une bonne connaissance des insectivores du Miocène.

#### GRANDS MAMMIFÈRES

CARNIVORA BODWICH 1821

Famille Ursidae FISCHER VON WALDHEIM 1817

Genre *Ballusia* GINSBURG & MORALES 1998

*Ballusia* cf. *ulmensis* (STEHLIN 1917)

*Matériel*: M/3 droite (4.8 x 3.8)

*Description*: dent elliptique et allongée de petite taille, à reliefs écrasés ; protoconide dominant, en position avancée ; paraconide et métaconide très faibles ; talonide plus long que le trigonide, avec hypoconide et hypoconulide encore visibles ; muraille externe oblique, plus haute que la muraille interne.

*Discussion*: Par ses caractères morphologiques, cette dent appartient à un ursidé (Phoberocyoninae, Hemicyoninae ou Ursinae). Sa taille s'accorde bien à celles du *Ballusia elmensis* de Wintershof-West, pour lesquelles DEHM (1950) donne comme longueurs 5.8, 5.7 et 4.8 mm.

Famille Viverridae GRAY 1821

Sous-famille Herpestinae BONAPARTE 1845

Gen. et sp. indet.

*Matériel*: M2/ droite (2.9 x 4.5)

*Description*: cette molaire supérieure porte une petite marque d'usure verticale sur la face antérieure de son coin antéro-labial, mais ne présente pas de traces d'usure sur sa face postérieure ; il s'agit donc probablement d'une M2. La dent est triangulaire et très étirée transversalement. Le paracône est plus gros que le métacône, tandis que le protocône est en position très linguale et légèrement avancée. Le cingulum labial est bas mais net ; il n'existe pas de cingulum lingual.

*Discussion*: Les dimensions et les caractères de cette dent indiquent un animal de la taille de *Broilliana nobilis* de Wintershof-West. Cependant, la dent de Beaulieu en diffère par ses deux tubercules labiaux situés au même niveau, son profil occlusal plus triangulaire, sa longueur plus faible au niveau du protocône qu'au niveau de la ligne paracône-métacône. Par son profil occlusal en triangle très étiré transversalement et la présence d'un cingulum labial, la dent de Beaulieu ressemble beaucoup plus à certains viverridés actuels tels que *Cynictis*, *Surricata*,

*Beogale*, *Mungos* ou *Herpestes*. Elle ne correspond cependant exactement à aucune de ces formes. Finalement, cette dent pourrait appartenir à une petite forme de *Semigenetta*, bien que la M2/ de cette forme ne soit pas connue. Notre attribution reste donc pour l'instant hypothétique.

PERISSODACTYLA OWEN 1848  
 Famille Rhinocerotidae OWEN 1845  
 Sous-tribu Teleoceratina HAY 1902  
 Genre *Diaceratherium* DIETRICH 1931

*Diaceratherium aurelianense* (NOUEL 1866)

Fig. 7

*Matériel*: Deux fragments antéro-lingaux de dents jugales supérieures usées ; un fragment postérieur d'ectométophe de M3/ gauche ; un fragment de diaphyse d'humérus gauche ; une extrémité distale d'ulna gauche ; une extrémité proximale de Mc II gauche ; un fragment postéro-latéral d'extrémité distale de tibia gauche ; un astragale gauche ; une extrémité distale de métapode latéral. Tous ces spécimens appartiennent vraisemblablement à un seul individu adulte.

*Description*: Les éléments dentaires apportent peu d'informations, à l'exception du fragment de M3/. Celui-ci consiste en un ectométophe dépourvu de sillon postérieur. L'émail est épais (jusqu'à 2,7 mm) et la couronne basse. L'ectométophe forme un angle dièdre en vue occlusale: la M3 était quadrangulaire. Le cingulum labial, restreint à la partie postérieure, forme un puissant éperon cingulaire large de 25 mm. Dans la région préservée, l'hypocône est entouré d'un faible cingulum lingual. Sur les deux autres fragments dentaires, le protocône présente une constriction antérieure superficielle.

L'extrémité distale d'ulna est celle d'un rhinocerotid de taille moyenne (DT>40 mm). Un fort tubercule d'insertion était vraisemblablement présent pour le *m. extensor carpi ulnaris*. L'articulation avec le radius s'effectue par l'intermédiaire de deux facettes distinctes superposées, dont la plus distale est en forme d'amande. Distalement, il n'y a pas d'articulation avec le semi-lunaire. La facette distale, pour le pyramidal, est régulièrement convexe sagittalement et légèrement concave transversalement.

L'extrémité proximale de Mc II est robuste (DT=35 ; DAP>37), avec un très puissant tubercule d'insertion du *m. extensor carpi*. La face proximale

est composée de deux facettes articulaires: du côté médial, une facette de contour ovale répond au trapézoïde. Elle est faiblement convexe sagittalement et sigmoïde transversalement ; la facette pour le magnum lui est contiguë, plane, rectangulaire et presque horizontale. La facette pour le trapèze est de grande taille, tout comme les deux facettes pour le Mc III, nettement séparées.

Le fragment d'extrémité distale de tibia présente une apophyse postérieure basse et arrondie. La facette pour la fibula est légèrement concave sagittalement dans sa partie conservée. L'astragale est le seul os complet disponible. Il est trapu (DT=89 ; DAP=52 ; H=71), avec une lèvre latérale beaucoup plus haute que la lèvre médiale. Le *collum tali* est haut. La facette pour la fibula est plane et oblique, séparée de la lèvre latérale par une arête aiguë. La lèvre médiale est régulièrement bombée. Sur la face postérieure, trois facettes répondent au calcaneum. La facette 1 est ovale, très peu biconcave, et dépourvue d'expansion postéro-latérale. La facette 2, plane et subcirculaire, est nettement séparée de la facette 3, en forme d'amande. Le tubercule médial est très saillant médialement, bas et anguleux. L'articulation distale est large et profonde (DT=77 ; DAP=43). La facette pour le naviculaire, de contour losangique, est fortement ensellée: concave transversalement et régulièrement convexe sagittalement, à l'exception d'une brusque inflexion postérieure. La facette pour le cuboïde est large et semi-circulaire.

*Discussion*: Les caractéristiques de l'ulna (tubercule d'insertion, deux facettes pour le radius), du Mc II (facette pour le magnum sub-horizontale) et de l'astragale (robustesse, tubercule médial saillant, facette Cc 1 très peu concave) indiquent un téléocératiné. Les proportions et dimensions des éléments postcrâniens excluent les genres *Prosantorhinus* HEISSIG 1974 et *Brachypotherium* ROGER 1904, ainsi que les espèces *Diaceratherium lamilloquense* MICHEL 1987 et *D. lemanense* (POMEL 1854). Plusieurs traits morphologiques présents sur les spécimens de Beaulieu ne sont pas observés chez *Diaceratherium aginense* (RÉPELIN 1917) de Paulhiac et de Laugnac (RÉPELIN, 1917 ; BONIS, 1973): la facette pour le trapèze extrêmement développée, la facette pour le magnum plane et les facettes pour le Mc III totalement distinctes sur le Mc II, la facette cuboïdienne semi-circulaire et le tubercule médial saillant et anguleux sur l'astragale sont exclusivement observés chez *Diaceratherium aurelianense* (NOUEL 1866), comme l'indique CERDEÑO (1993).

*Discussion biochronologique:* Le rhinocerotidé *Diaceratherium aurelianense* est bien connu dans le Miocène inférieur des Bassins de la Loire et de la Garonne. Selon ANTOINE *et al.* (2000), sa répartition stratigraphique s'étend depuis Les Beilleaux (fin de la MN 3a) jusqu'à Artenay (base de la MN 4). L'astragale de Beaulieu possède des dimensions intermédiaires entre celles des spécimens de Chilleurs-aux-Bois / Neuville-aux-Bois (milieu de la MN 3) et celles des astragales d'Artenay décrits par CERDEÑO (1993). L'échantillonnage est cependant trop faible pour être significatif.

ARTIODACTYLA OWEN 1848  
 Famille Anthracotheriidae GILL 1872  
 Genre *Brachyodus* DEPÉRET 1895

*Brachyodus onoideus* (GERVAIS 1859)

*Matériel:* Scaphoïde droit incomplet, L=32 ; DT=22.5 ; DAP=47.6

Première phalange latérale incomplète, DAP distal > 18.4.

*Description:* le scaphoïde est bas et allongé antéro-postérieurement. La surface articulaire proximale, avec le radius, est bien conservée, surtout dans sa partie dorsale. La surface articulaire distale n'est conservée que dans sa partie antérieure, réservée au magnum. La surface articulaire latéro-distale en contact avec le semilunaire est aussi conservée. Cet os a sensiblement la même longueur et le même diamètre antéro-postérieur qu'un scaphoïde de *Brachyodus onoideus* de Chilleurs-aux-Bois (MNHN, Paris, CH 155) mais est nettement plus large. Les ossements de *Brachyodus* des Faluns d'Anjou (Fs 1818), remaniés des sables continentaux dits du synclinal d'Esvres (GINSBURG, 1989) ont un diamètre antéro-postérieur plus petit que celui de Beaulieu mais le même diamètre transversal.

Le fragment de première phalange appartient bien à *Brachyodus*, comme le montrent le dessin de sa poulie articulaire et la présence d'une crête oblique, fine et allongée en avant de la fossette d'insertion du ligament collatéral de l'articulation interphalangienne proximale.

Finalement les caractères morphologiques et les dimensions du scaphoïde et de la phalange I de Beaulieu s'accordent avec celles de *Brachyodus onoideus*.

RUMINANTIA SCOPOLI 1777  
 Famille Andegamerycidae GINSBURG & MORALES 1989  
 Genre *Andegameryx* GINSBURG 1971

*Andegameryx serum* (OBERGFELL 1957)  
 Fig. 8

*Matériel:* M3/ gauche (8.0 x 9.7).

*Description:* cette molaire supérieure est brachyodonte, tétratuberculée et présente un lobe postérieur très réduit par rapport au lobe antérieur (8.1 contre 9.7). Cette réduction du métaconule ainsi que l'absence de surface de contact sur le bord distal de la dent sont caractéristiques d'une M3/ de ruminant. Le protocône ne porte pas de pli sur sa face labiale ; la postprotocrista est faible et orientée transversalement. Le paracône est de forme pyramidale et possède une forte costulation labiale. Le parastyle est mince et projeté transversalement. Le métacône est de forme pyramidale mais sa face labiale est plate ; le métastyle est très faible et connecté au mésostyle par un faible cingulum labial. Un cingulum lingual peu développé s'étend le long de la base du protocône pour s'interrompre au niveau du métaconule.

*Discussion:* Ces caractères dentaires permettent d'identifier le genre *Andegameryx*. La dent de Beaulieu est nettement plus petite que les seules M3/ connues de l'espèce type *A. andegaviensis* GINSBURG 1971, qui proviennent de Cetina de Aragón (GINSBURG *et al.*, 1994).

Deux autres espèces ont été rapportées à ce genre: *A. laugnacensis* GINSBURG & MORALES 1989, définie dans l'Aquitainien de Laugnac et encore plus grande que l'espèce type *A. andegaviensis*, et *A. serum* (OBERGFELL 1957), définie à Wintershof-West, actuellement restreinte au gisement type, de plus petites dimensions que les deux autres espèces, mais dont les M3/ sont inconnues.

De ce fait, les dimensions de la dent de Beaulieu semblent correspondre à celles que l'on peut inférer pour *A. serum*, au vu des restes dentaires actuellement disponibles pour cette espèce.

Famille Palaeomerycidae LYDEKKER 1883  
 Genre *Oriomeryx* GINSBURG 1985

*Oriomeryx cf. willii* GINSBURG 1985  
 Fig. 9



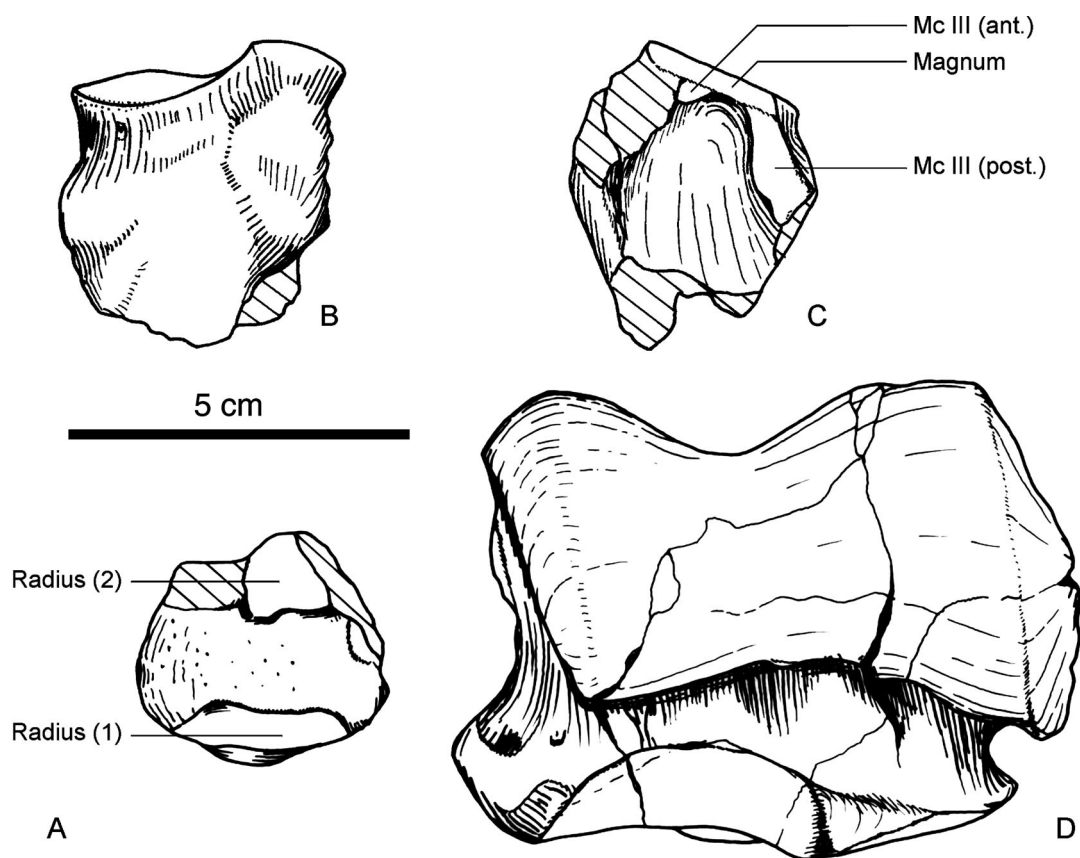


Fig. 7 - *Diaceratherium aurelianense*. A: Extrémité distale d'ulna gauche, montrant deux facettes superposées pour le radius. Vue médiale; B-C: Extrémité proximale de deuxième métacarpien gauche. B, vue antérieure. C, vue latérale; D: Astragale gauche; Vue antérieure. (Echelle : 5 cm). Abréviations: ant., antérieur; post., postérieur; Mc III, facette pour le Mc III; Magnum, facette pour le magnum; Radius, facette pour le radius.

Fig. 7 - *Diaceratherium aurelianense*. A: Distal extremity end of a left ulna showing two radius-facets. Medial view; B-C: Proximal end of a left second metacarpal. B, anterior view. C, lateral view; D: Left astragalus; Anterior view. (Scale : 5 cm). Abbreviations: ant., anterior; post., posterior; Mc III, Mc III-facet; Magnum, magnum-facet; Radius, radius-facet.

**Matériel:** P3/ gauche, 2/3 antérieurs de la muraille labiale.

**Description:** Le fragment de prémolaire conservé est brisé en arrière du sillon qui sépare le paracône du métastyle. Le paracône et le parastyle sont légèrement inclinés postérieurement et séparés par un étroit sillon.

**Discussion:** Le genre *Oriomeryx* est connu par deux espèces, *O. major*, définie à Saint-Gérard-le-Puy (MN2a), et *O. willii* à Wintershof-West (MN3). La P3/ de Beaulieu est plus petite que celles d'*Oriomeryx major* de Saint-Gérard-le-Puy. Sa taille et ses caractéristiques morphologiques semblent correspondre à l'*Oriomeryx willii* de Wintershof-West (MN3a).

tères morphologiques semblent correspondre à l'*Oriomeryx willii* de Wintershof-West (MN3a).

Famille Cervidae GRAY 1821

Genre *Procervulus* GAUDRY 1878

*Procervulus praelucidus* (OBERGFELL 1957)

Fig. 10

**Matériel dentaire et matériel postcrânien:**

**Bois:** 3 bois avec andouillers et pédicules, DT moy: 13.1 ; DAP moy: 10.3.

*Dimensions:* (voir ci-dessous)

	n	L min	L max	L moy	l min	l max	l moy
P2/	3	6,8	7,7	7,1	5,2	6,3	5,7
P3/	2	6,7	7,2	6,95	6,6	7,2	6,9
P4/	1	6,3	6,3	6,3	8,7	8,7	8,7
M1/	1	8,5	8,5	8,5	9,8	9,8	9,8
M2/	7	8,2	9,6	9	9,9	11	10,6
M3/	5	8,4	9,9	9,1	9,6	11,2	10,5
P/2	5	5,3	6,7	5,8	2,5	3,4	3
P/3	4	6,3	6,8	6,5	3,3	4,1	3,7
P/4	3	7,3	7,7	7,4	4,4	4,9	4,7
M/1	4	6,9	8,5	8	6	6,6	6,4
M/2	2	9	9,2	9,1	6,9	7,1	7
M/3	1	12,7	12,7	12,7	6,6	6,6	6,6
DP/3	1	6,7	6,7	6,7	2,9	2,9	2,9

	n	L moy	DT	DT	DAP	DAP
			prox.	distal	prox.	distal
extr. distale humérus	6	-	-	17,5	-	-
scaphoïde	1	9,7	6,6	6,5	11,3	11,3
semilunaire	2	7,8	7,4	7,4	11	11
pyramidal	1	10,8	6,4	6,4	8,9	8,9
magnum	3	5,5	7,8	7,8	8,6	8,6
rotules	2	21,8	12	12	8,6	8,6
astragale	2	20,6	11,7	11,7	10,5	9,6
poulie métap. médian	7	-	-	6,2	-	7,7
phalange I	7	19,8	7,5	7	8,4	6
phalange II antérieure	2	14,8	6,7	5,4	8,5	6,3
phalange II postérieure	3	12,9	6,1	4,9	8,1	6,6
phalange II (dgt latéral)	1	5,4	3,5	3,5	5,3	5,3
phalange III	2	13,6	5,3	5,3	8,6	8,6

*Description:* Les molaires supérieures sont tétra-tuberculées, brachyodontes et de contour sub-carré en vue occlusale. Le protocône est pourvu d'un net pli protocônal ; le métaconule est légèrement réduit sur M3/. Le paracône est pyramidal et sa face labiale est pourvue d'une costulation marquée ; la préparacrista est reliée à un parastyle moyennement développé. Le mésostyle est fort et projeté labialement ; le métacône est triangulaire en vue occlusal et sa face labiale est plate ou parfois pourvue d'une costulation très atténuée. L'émail est ridulé et le cingulum lingual n'est vraiment bien développé qu'entre le protocône et le métaconule ; un entostyle (variable) peu développé émerge de cette région cingulaire sur certaines molaires.

Les prémolaires inférieures ont un protoconide haut, un métaconide bien développé sur P/3 et P/4, un hypoconide d'où part une crête transversale s'étendant jusqu'à l'entoconide, un entostylide bien

développé sur P/4. Un fin cingulum lingual s'étend entre le paraconide et le protoconide.

Sur les molaires inférieures, le métastylide est peu développé et un faible pli *Palaeomeryx* s'étend sur la face distale du protoconide. La M/3 présente un troisième lobe simple sans cuspside accessoire jouxtant l'hypoconulide.

Parmi les appendices frontaux, un semble appartenir à un juvénile (DT=11.7 ; DAP=6.1). Le matériel postcrânien rapporté à cette série est conforme en morphologie et en taille à l'espèce *P. praelucidus*.

*Discussion:* La série de *Procervulus praelucidus* de Beaulieu apparaît légèrement plus petite que celle de Wintershof-West (RÖSSNER, 1995), sans que cette différence métrique soit pour autant significative du point de vue taxinomique.

#### DISCUSSION GÉNÉRALE POUR LES GRANDS MAMMIFÈRES

La macrofaune de Beaulieu possède quelques éléments pouvant être invoqués pour discuter l'âge du gisement. Parmi toute la macrofaune décrite ici, les artiodactyles ruminants et les périssodactyles sont bien représentés et semblent contraindre la position relative de Beaulieu par rapport aux autres localités européennes de la MN3.

La composition faunique des ruminants de Beaulieu est très proche de celle de Wintershof-West et indique donc un âge et/ou des conditions environnementales très proches. Comme cela a été déjà souligné pour les rongeurs, il semble que les mammifères de Wintershof-West soient légèrement plus grands que ceux des gisements sub-contemporains. La composition faunique du gisement référence de la MN3 semble indiquer des conditions environnementales et/ou taphonomiques particulières (gisement karstique). Les rhinocérotidés de Wintershof-West n'ont pas été révisés récemment.

Il est intéressant de noter que le carnivore *Ballusia elmensis* est également présent à Wintershof-West.

#### DISCUSSION GÉNÉRALE

Petits et grands mammifères n'apportent pas exactement les mêmes conclusions sur l'âge de Beaulieu. D'après l'étude des rongeurs et des lagomorphes le gisement de Beaulieu serait contempo-

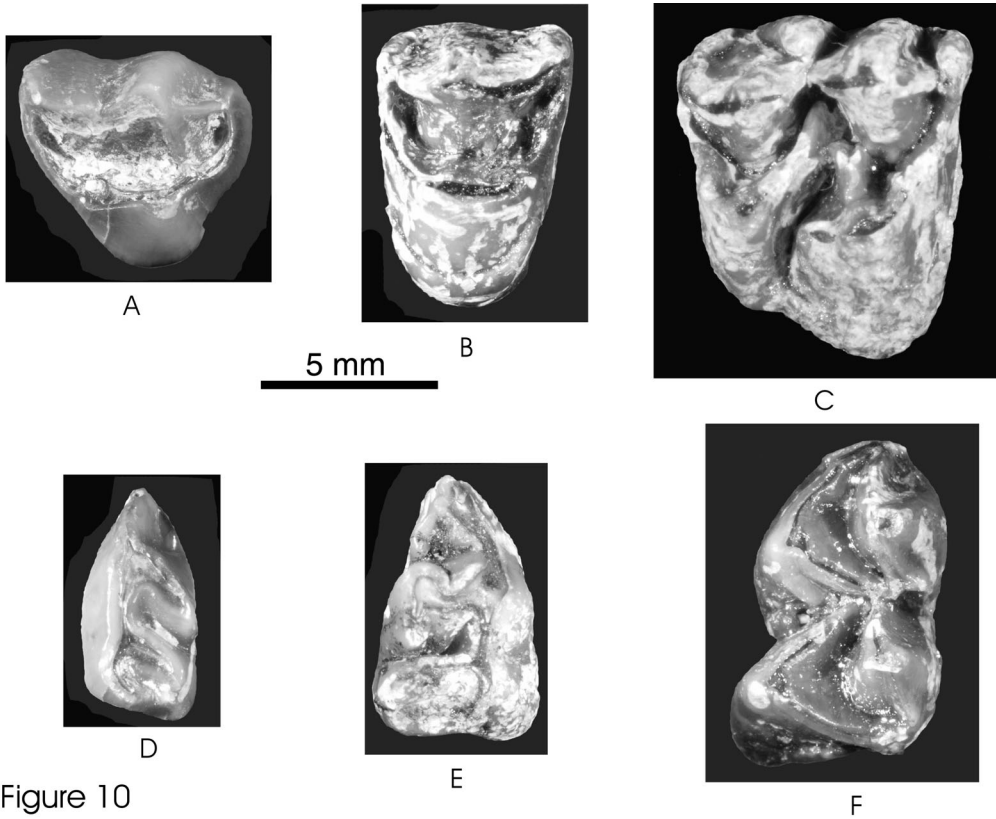


Figure 10

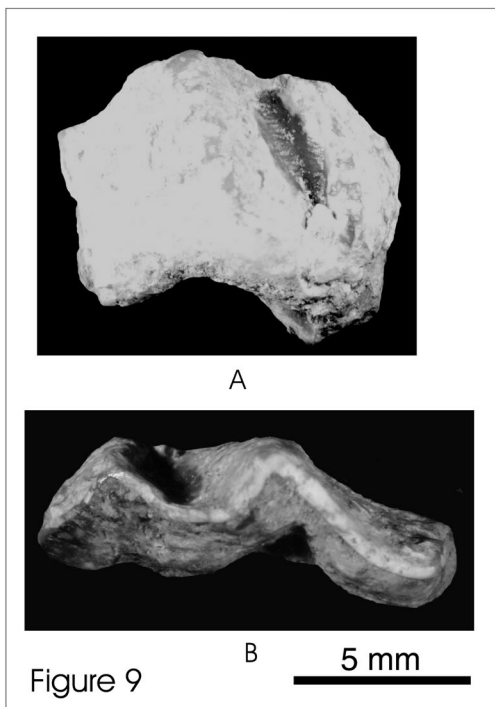


Figure 9

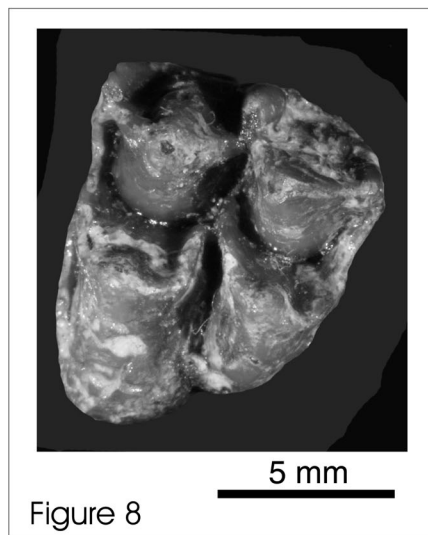


Figure 8

Fig. 8 - *Andegameryx serum*: M3/ sen. - Occlusal view.  
 Fig. 9 - *Oriomeryx cf. willii*: muraille labiale de P3/ sen. - A : vue labiale ; B : vue occlusale. Labial margin of the P3/ sin. - A : Labial view; B : Occlusal view.  
 Fig. 10 - *Procervulus praelucidus* - A : P2/ sen. ; B : P4/ sen. ; C : M3/ dex. ; D : P/3 sen. ; E : P/4 dex. ; F : M/2 sen. Vues occlusales. Occlusal views.

rain de celui de Schnaitheim considéré par différents auteurs comme un peu plus récent que celui de Wintershof-West (Fig. 11). L'étude des grands mammifères, réalisée ici, indique un âge proche de celui de Wintershof-West. Cette conclusion est différente de celle donnée par GINSBURG (1999) qui situe Beaulieu nettement avant Wintershof-West. La position de ce dernier auteur repose sur une interprétation différente des restes de grands mammifères. Elle avait pour conséquence de placer le site de Beaulieu avant un ensemble de localités - Les Beilleaux, La Brosse et Mauvières - dont l'une d'elle, Les Beilleaux, avait livré un rongeur, *Eucricetodon infra-lactorensis*, appartenant à un genre censé avoir disparu des faunes de France (ESCARGUEL & AGUILAR, 1997; AGUILAR *et al.*, 1999) et de la Péninsule ibérique bien avant le niveau du gisement de Beaulieu. La présence de quelques dents d'une espèce de plus grande taille d'*Eucricetodon* dans la faune de Serre de Vergès conforte cette interprétation en soulignant que sur la base des rongeurs et s'il n'y a pas de mélange, le gisement Les Beilleaux ne peut être plus jeune que celui de Beaulieu et qu'il ne peut être également plus jeune que celui de Serre de Vergès.

La position chronologique retenue pour Beaulieu, qui repose sur les lignées d'éomyidés et des lagomorphes, contemporain de Schnaitheim et plus jeune que Wintershof-West, est un argument supplémentaire à l'appui de l'hypothèse avancée sur la coexistence de deux lignées du cricétid *Melissiodon* à la fin du Miocène inférieur.

#### BEAULIEU ET LA LIMITE MN3/MN4

Des prélèvements pour le paléomagnétisme ont été effectués avec F. LEVEQUE. Un seul résultat a été obtenu dans le basalte, il donne une polarité normale (LEVEQUE com. oral., 2002).

L'âge radiométrique ( $17,5 \pm 0,3$  Ma.) et la polarité normale relevée dans le basalte permettent de situer le gisement de Beaulieu dans le Chron C5Dn. Cette attribution fournit le moyen de discuter l'étalement de l'échelle biochronologique mammalienne à la hauteur des zones MN3 et MN4 en Europe. La succession des gisements dans le sud de la France (fig. 11, gauche) montre que Beaulieu, s'il occupe une position élevée dans la zone MN3, n'est pas le dernier niveau de cette zone car le gisement de Ste Catherine 9 est considéré comme un peu plus jeune

sur la base des éomyidés (ESCARGUEL & AGUILAR, 1997). Si cette interprétation est bonne, et sans pouvoir présumer de l'intervalle de temps qui sépare Ste Catherine 9 de Beaulieu, il y a tout lieu de penser que le Chron C5Dn est inclus intégralement dans la zone MN3. Une telle conclusion est en contradiction avec l'interprétation de DAXNER *et al.* (1998) selon laquelle le gisement d'Oberdorf, en Autriche, attribué à la zone MN4, (présence du genre *Democricetodon*) serait corrélé avec le Chron C5Dn. Le gisement d'Oberdorf - appartenant sans conteste à la zone MN 4 et relié à une polarité normale - devrait donc être corrélé avec le Chron C5Cn.3n (16,6 -16,7 Ma.). Par voie de conséquence, les gisements suisses de Tägernastrasse corrélés par KEMPF *et al.* (1997) avec le Chron C5Cr doivent être décalés d'autant vers le haut. Ces derniers, décrits par BOLLIGER (1992) et qui n'ont pas livré de données paléomagnétiques, sont en effet un peu plus jeunes que celui d'Oberdorf.

Si Oberdorf est un des premiers niveaux ayant livré le genre *Democricetodon*, marqueur de la zone MN 4, la limite entre les zones MN 3 et MN 4 doit passer dans le Chron C5Cr, soit entre - 17,2 et -16,8 Ma d'après l'échelle de BERGGREN *et al.* (1995). Cette proposition rejoint celle de DAAMS *et al.* (1999, fig. 1) qui extrapolent la position de la limite MN3/MN4 vers 16,8-16,6, sur la base des taux de sédimentation.

#### CONCLUSION

Les quatre sites fossilifères de Beaulieu (B1, B2A, B2B, B3) ont fourni une importante faune de micromammifères et quelques grands mammifères (Fig. 11, droite) qui définissent un même niveau biochronologique. Les corrélations reconnues dans le secteur de Beaulieu avec une coulée de basalte, de polarité normale et datée de  $17,5 \pm 0,3$  Ma, et des couches marines rapportées aux zones N6 + N7 (BAUBRON *et al.* 1975) confèrent à ce niveau une importance biochronologique non négligeable. Le degré d'évolution des rongeurs éomyidés et des lagomorphes, placent ce niveau dans l'intervalle de temps dénommé «*cricetid vacuum*», et plus particulièrement dans la partie supérieure de la zone B d'AGUILAR (1982) ou de la MN 3 (DE BRUIJN *et al.*, 1992) sans être toutefois le niveau le plus élevé reconnu, en France, dans cet intervalle de temps

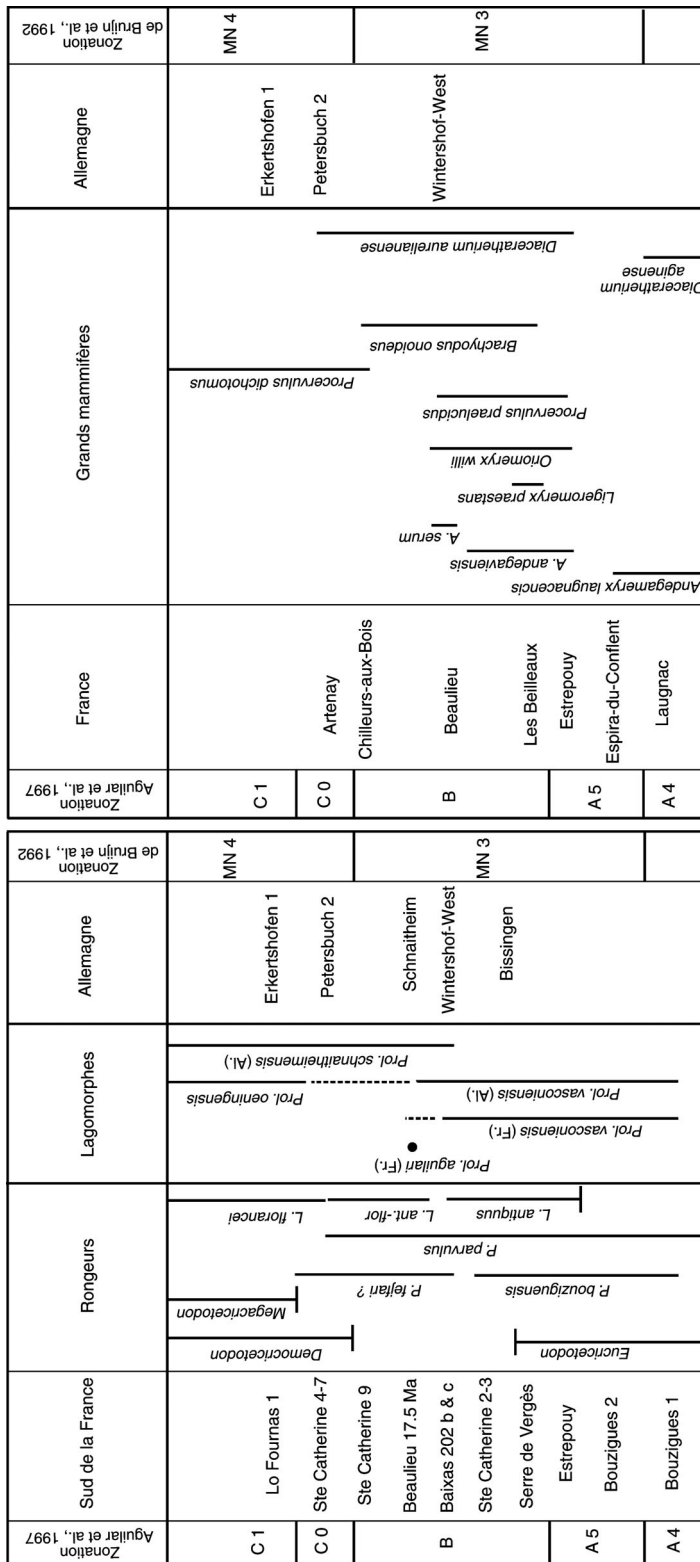


Fig. 11 - Position biochronologique du gisement de Beaulieu et répartition des mammifères dans les sites de Beaulieu.  
 Fig. 11 - Biochronological position of the Beaulieu localities and distribution of their mammals.

(ESCARGUEL & AGUILAR, 1997). Toutefois, en fonction des conclusions obtenues à Beaulieu, les corrélations entre les successions des gisements reconnues ailleurs en Europe (Espagne, Suisse, Autriche), soulèvent des questions qu'il reste à clarifier. Ainsi, si nous pouvons proposer pour Beaulieu un âge sensiblement contemporain des sites de Moratilla (Espagne) et Schnaitheim (Allemagne), nous avons de grandes difficultés pour le comparer avec le gisement de Wintershof-West (Allemagne) qui est le niveau de référence de la zone MN 3 (DE BRUIJN *et al.*, 1992). Les difficultés s'expliquent par le fait que la faune de Wintershof-West est un assemblage original d'espèces exclusives du site ou qui montrent des associations de caractères particuliers.

La limite entre les zones B/C d'AGUILAR (1982) ou MN 3/4 (DE BRUIJN *et al.*, 1992) se voit fixer un âge compris entre 17,2 et 16,8 Ma, compte tenu de la datation radiométrique de Beaulieu ( $17,5 \pm 0,3$  Ma) et de la polarité normale relevée dans le basalte. Ces informations obligent à revoir les corrélations proposées pour les gisements d'Oberdorf et de Tägernastrasse.

Le gisement de Beaulieu pourrait être proposé à la place de celui de Wintershof-West pour représenter le niveau de référence de la MN 3.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les rapporteurs, MM. E. H. LINDSAY et P. PELAEZ-CAMPOMANES pour leurs critiques constructives, ainsi que F. LEVEQUE pour ses informations concernant la magnétostratigraphie.

Publication ISEM 2002 - 029 UMR 5554 du CNRS

## RÉFÉRENCES

- AGUILAR, J.-P. 1981. *Evolution des rongeurs miocènes et paléogéographie de la Méditerranée occidentale*. 203 p., Thèse Science Université Montpellier II.
- AGUILAR, J.-P. 1982. Biozonation du Miocène d'Europe occidentale à l'aide des rongeurs et corrélations avec l'échelle stratigraphique marine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, sér. II*, 294: 49-54.
- AGUILAR, J.-P. 2002. Les sciuridés des gisements karstiques du Miocène inférieur à moyen du sud de la France: nouvelles espèces, phylogénie, paléoenvironnement. *Geobios*, 35: 375-394.
- AGUILAR, J.-P., CLAUZON, G., GOER de HERVE, A., MALUSKI, H., MICHAUX, J. & WELCOMME, J.-L. 1996. The MN 3 fossil mammal-bearing locality of Beaulieu (France): Biochronology, radiometric dating, and lower age limit of the Early Neogene renewal of the mammalian fauna in Europe. *Newsletters on Stratigraphy*, 34 (3): 177-191.
- AGUILAR, J.-P., ESCARGUEL, G. & MICHAUX, J. 1997. Biochronologie du Miocène inférieur et moyen du Sud de la France à partir des faunes karstiques. Le problème du genre *Neocometes*. In *Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe et domaines reliés* J.-P. AGUILAR., S. LEGENDRE & J. MICHAUX (Eds): 575-579. E.P.H.E, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier.
- AGUILAR, J.-P., ESCARGUEL, G. & MICHAUX, J. 1999. A succession of Miocene rodent assemblages from fissure fillings in southern France: palaeoenvironmental interpretation and comparison with Spain. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, Amsterdam*, 145: 215-230.
- ÁLVAREZ-SIERRA, M.A., DAAMS, R., LACOMBA, J.I., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., Van Der MEULEN, A., SESÉ, C. & VISSER, A. 1990. Paleontology and biostratigraphy (micromammals) of the continental Oligocene-Miocene deposits of the North-Central Ebro basin (Huesca, Spain). *Scripta Geologica, Leiden*, 94: 1-77
- ANTOINE, P.-O., BULOT, C. & GINSBURG, L. 2000. Les rhinocérotidés (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orléanien des bassins de la Garonne et de la Loire (France): intérêt biostratigraphique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes, Paris*, 330: 571-576.
- BAUBRON, J.-C., DONVILLE, B., MAGNE, J. & WALLEZ, M.-J. 1975. Datation absolue du volcanisme de Beaulieu (Bouches-du-Rhône, France). Conséquences stratigraphiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, 17 (5): 773-776.
- BAUDELLOT, S. & CROUZEL, F. 1976. Insectivore et lagomorphe à Navère (Lectoure) Burdigalien inférieur du Gers. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 112 (1-2): 47 - 52.
- BERGGREN, W.A., KENT, D.V., SWISHER, C.C. & AUBRY, M.-P. 1995. A Revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy.- (W. A. BERGGREN, KENT, D. V. & HARDENBOL, J. (Eds)). *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Volume n° 54*: 129 - 212
- BOLLIGER, T. 1992. Kleinsäugerstratigraphie in der lithologischen Abfolge der miozänen Hörlischüttung (Ostschweiz) von MN 3 bis MN 7. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 83 (3): 961-1000.
- BONIS, L. de 1973. Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Perissodactyles. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 28: 192 pp.
- BRUIJN, H. de, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J. 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reimsburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, 26 (2/3): 65-118.
- CALVET, M., AGUILAR, J.-P., CROCHET, J.-Y., DUBAR, M. & MICHAUX, J. 1991. Première découverte de mammifères oligocènes et burdigaliens dans les bassins de Paziols -

- Tautavel - Estagel (Aude et Pyrénées-Orientales). Implications géodynamiques. *Géologie de la France*, 1: 33-44.
- CERDEÑO, E. 1993. Etude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène moyen de France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 4ème série, section C, 15 (1-4): 25-77.
- CHEVAL, F. 1988. *Nouvelles données pétrographiques sur le volcan de Beaulieu (Bouches du Rhône)*. 78 p., DEA, Montpellier.
- CHEVAL, F., DAUTRIA, J.-M. & GIROD, M. 1989. Les enclaves de lherzolite à grenat et spinelle du volcan burdigalien de Beaulieu (Bouches-du-Rhône): des témoins d'une remontée du manteau supérieur associée à l'ouverture du bassin océanique provençal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, sér. II*, 309: 1309-1315.
- COLOMB, E., GERVAIS, J. & NURY, D. 1968. Sur l'âge des manifestations volcaniques de Beaulieu (Bouches-du-Rhône). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, sér. D*, 266: 1559-1560.
- CUENCA BESCÓS, G. 1988. Revision de los Sciuridae del Aragoniense y del Ramblense en la fosa de Calatayud-Montalban. *Scripta Geologica*, 87: 1-116.
- CRUSAFONT, M., de VILLALTA, J.F. & TRUYOLS, Y.J. 1955. El burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. Disputacion provincial de Barcelona. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geologico*, XII: 272 p.
- DAAMS, R., VAN DER MEULEN, A., ALVAREZ SIERRA, M.A., PELAEZ-CAMPOMANES, P. & KRIJGSMAN, W. 1999. Aragonian stratigraphy reconsidered, and a re-evaluation of the middle Miocene mammal biochronology in Europe. *Earth and Planetary Science Letters*, 165: 287-294.
- DAXNER-HÖCK, G., HAAS, M., MELLER, B. & STEININGER, F. 1998. Wirbeltier aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tages- baues Oberdorf (Weststeirisches Becken, Österreich). 10. Paläökologie, Sedimentologie und Stratigraphie. *Annalen des Naturhistorischen Museums, Wien*, 99 A: 195-224.
- ESCARGUEL, G. & AGUILAR, J.-P. 1997. Les éomyidés *Pseudotheridomys* et *Ligerimys* (Rodentia, Mammalia) du Miocène inférieur du Sud de la France. Evolution et Biostratigraphie. *Palaeontographica*, 247 (1-4): 25-58.
- FEJFAR O. & KVACEK Z. 1993. Tertiary basins in Northwest Bohemia. *Excursion nr. 3 Paläon. Ges. 63 Jaherstaung, Univ. Karlova, Ceska Geol. Spol.*: 1-35
- GINSBURG, L. 1971. Un ruminant nouveau des faluns miocènes de la Touraine et de l'Anjou. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 42 (5): 996-1002.
- GINSBURG, L. & MORALES, J. 1989. Les Ruminants du Miocène inférieur de Laugnac (Lot-et-Garonne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 11 (4): 201-231.
- GINSBURG, L., MORALES, J. & SORIA, D. 1994. The ruminants (Artiodactyla, Mammalia) from the lower Miocene of Cetina de Aragon (Province of Zaragoza, Aragon, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B*, 97 (2): 141-181.
- GINSBURG, L. & MORNAND, J. 1986. Les mammifères des faluns de l'Anjou-Touraine. *Société d'Etudes Scientifiques de l'Anjou*, 6: 18 p.
- GUEIRARD, S. 1964. Le «volcan» de Beaulieu, près de Rognes (Bouches-du-Rhône). *Bulletin de la Société géologique de France*, 7 (VI): 443-455.
- HRUBESCH, K. 1957. Zahnstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte. Über die Evolution der Melissiodontidae, eine Revision der Gattung *Melissiodon*. *Bayerische Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen, N.F.*, 83: 1-101.
- KEMPF, O., BOLLIGER, T., KÄLIN, D., ENGESSER, B. & MATTER, A. 1997. New magnetostratigraphic calibration of Early to Middle Miocene mammals biozones of the North Alpine Foreland Basin. In *Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe et domaines reliés*, J.-P. AGUILAR., S. LEGENDRE & J. MICHAUX (Eds): 547-561. E.P.H.E, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ N., 1984: Los Lagomorfos (Mammalia) de la sucesión del Mioceno inferior de Calamocha (Teruel). *Coloquios de Paleontología*, 39: 27-44.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ N. 1997. Lignées évolutives, formes intermédiaires et évolution en mosaïque: exemple des lagomorphes européens. In: AGUILAR J.P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (Eds.). Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoires et Travaux E.P.H.E. Institut de Montpellier, 21: 105-120.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. 2001. Paleobiogeographical history of *Prolagus*, an European ochotonid (Lagomorpha). *Lynx*, n.s. 32: 215-231, Praha.
- MAYR, H. 1979. *Gebissmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands*: 380 p. Doctorat, Ludwig-Maximilians University, Munich.
- MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. 1981. Les Cricetidae (Mam. Rod.) du Néogène moyen de Vieux-Collonges. Partie 2: Cricetodontinae incertae sedis, Melissiodontinae, Platacanthomyinae et Anomalomyinae. *Scripta Geologica*, 60: 1-11.
- BERGFELL, F.A. 1957. Vergleichende Untersuchungen an dentitionen und dentale altburdigalier Cerviden von Wintershof-West in Bayern und rezenter Cerviden (ein phylogenetische Studie). *Palaeontographica*, 109: 71-166.
- RÉPELIN, J. 1917. Etudes paléontologiques dans le Sud-ouest de la France (Mammifères. Les rhinocérotidés de l'Aquitainien supérieur de l'Agenais (Laugnac). *Annales du Muséum d'Histoire naturelle de Marseille*, 16: 1-47.
- RÖSSNER, G.E. 1995. Odontologische und schädelanatomische Untersuchungen an *Procervulus* (Cervidae, Mammalia). *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 29: 1-128.
- SIGÉ, B., CROCHET, J.-Y., SUDRE, J., AGUILAR, J.-P. & ESCARGUEL, G. 1997. Nouveaux sites d'âges variés dans les remplissages karstiques du Miocène inférieur de Bouzigues (Hérault, Sud de la France). Partie 1: sites et faunes 1 (Insectivores, Chiroptères, Artiodactyles). *Géobios*, Mém. sp. 20: 477-483.

- TOBIEN, H. 1975. Zur Gebisstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden*, 103: 103-186.
- WU, W. 1993. Neue Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus untermiozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. *Documenta naturae*, 81: 1-149.
- ZIEGLER, R. 1985. Talpiden (Mammalia, Insectivora) aus dem Orleanium und Astaracium Bayerns. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*. München, 25: 131 – 175.
- ZIEGLER, R. 1990 a. Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae (Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozäne Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, (B), 158: 1 – 99.
- ZIEGLER, R. 1990 b. Talpidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozäne Süddeutschlands. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, (B), 167: 1 – 81.
- ZIEGLER, R. 1998. Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Westteirisches Becken, Österreich): 5. Marsupialia, Insectivora und Chiroptera (Mammalia). *Annalen des Naturhistorischen Museums*. Wien, 99 A: 43 –97.
- ZIEGLER, R. 2000. The Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 17. Marsupialia, Lipotyphla and Chiroptera (Mammalia). *Senckenbergia lethaea*, 80 (1): 81 – 127.
- ZIEGLER, R. & FAHLBUSCH, V. 1986. Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Sübwasser-Molasse Niederbayerns. *Zitteliana*, 14: 3-80.