



Paléontologie générale

L'espèce en paléontologie : de l'utilisation du binôme linnéen chez les rongeurs fossiles (Mammalia, Rodentia)

The Linnaean binomial nomenclature in palaeontology: Its use in the case of rodents (Mammalia, Rodentia)

Monique Vianey-Liaud^{a,*}, Helder Gomes-Rodrigues^b, Jacques Michaux^a

^a Laboratoire de paléontologie, UMR2/CNRS-UMR5554 université Montpellier 2, cc 064, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

^b Institut de génomique fonctionnelle, ENS/CNRS-UMR5242, université Lyon 1, 46, allée d'Italie, 69364 Lyon cedex 07, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 7 septembre 2010

Accepté après révision 30 novembre 2010

Disponible sur internet le 8 janvier 2011

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Mots clés :

Espèce

Lignée

Macroévolution

Rongeurs

Keywords:

Species

Lineage

Macroevolution

Rodents

RÉSUMÉ

Indépendamment des nombreux concepts d'espèces élaborés, biologistes et paléontologues peuvent, pour étudier aussi bien les diversités biologiques présentes et passées que l'évolution des espèces, employer un même concept qui permet d'appréhender la multiplicité des formes offertes par les êtres vivants. Mais le développement présent de leurs disciplines apporte un éclairage réciproque, longtemps inaccessible, des images morphologique (ressemblance, différence, variabilité) et génétique (liens de parenté et d'interfécondité) de l'espèce. Cela a permis de relier les observations qui relèvent les unes du « temps court » de la biologie et de l'écologie et les autres du « temps long » de la géologie. Mais, l'essor récent de l'étude du développement ouvre l'accès aux modalités du changement morphologique qui souligne, aux côtés de la multiplication des espèces, l'autre trait de l'évolution, la descendance avec modification. Plusieurs exemples pris au sein de l'ordre des rongeurs (Rodentia, Mammalia) illustreront cette situation, en abordant successivement la question de la reconnaissance des espèces, puis celle, corrélative, de la mesure des paléobiodiversités, avant d'envisager l'interprétation de l'image de l'évolution tirée de l'enregistrement paléontologique qui résulte du travail des paléontologues.

© 2011 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

ABSTRACT

Many species concepts have been proposed, but biologists and palaeontologists can use the same concept to interpret present and past biodiversity as well as evolution at the species level. But the present development of many disciplines creates the opportunity of reciprocal enlightenment of the pictures obtained of species according to different criteria: morphology, hybridization, and affiliation. Observations of long (geological) and short (biological, ecological) time intervals can consequently be more easily integrated. The increase in number of developmental studies is also an important event for understanding morphological evolution. In this context, the present work aims to comment on a few studies done on rodents (Rodentia, Mammalia), which successively deal with species recognition, estimation of past biodiversity, and the pictures given by fossils of morphological evolution.

© 2011 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : monique.vianey-liaud@univ-montp2.fr (M. Vianey-Liaud).

Abridged English version

An abundant literature on species concepts has developed since the mid twentieth century. With continuous advances in biology and palaeontology, it has become clear that there is no single definition of species. This article focuses on the use of this concept by palaeomammalogists as applied to rodents. To them, the species is an operational category that allows the naming of a specimen or an assemblage of specimens (population) collected in a given locality, and that is defined by a set of qualitative and quantitative features (e.g. shape and size), and their variability. Rodents possess several qualities that make them an essential tool for evolutionary studies: a key adaptation (complex masticatory apparatus: ever-growing incisors coupled with grinding jugal teeth), which is mainly at the origin of their adaptive radiations during the Cenozoic, and high reproductive rates producing abundant populations and therefore numerous fossils. These fossils are mainly teeth because they are highly mineralized and thus can be well preserved. Teeth appear to be useful tools for phylogenetic and palaeoecological analyses because of their peculiar properties: size constant after eruption, pattern highly controlled by phylogeny but displaying various features in relation to food processing that allow diet inferences for extinct species.

Better than other groups, fossil rodents show the prerequisites necessary to define an extant rodent species by biologists. To do this, any evolutionary study of the fossil record of rodents requires rich fossil bearing localities (example of the rodents Zegdoumyidae). The analysis of morphological variability through simple biometric methods or more sophisticated morphometrics, compared with what is known of local populations of extant rodents, is a means to ensure the closeness of the fossil species with the biological taxon (example of two sympatric species of Mongol Oligocene Cricetidae). Thus, in order to make palaeoenvironmental inferences, the analysis of palaeobiodiversity could be usefully compared to the analysis of extant local diversity (Oligocene Quercy rodents' faunas versus African local extant rodents' faunas). Following rodent assemblages through time, it is possible to define chrono-species and reconstruct evolutionary lineages (examples in Plio-Quaternary Arvicolidae and Oligocene Theridomyidae). The identification of chronospecies among evolutionary lineages is however difficult when the degree of temporal resolution increases. From millions of years to hundreds of thousands of years, morphological changes that accompany spatio-temporal and palaeoenvironmental changes bring palaeontologists closer to questions of evolutionary biology and ecology. These lineages are based on observations of morphological trends. Although lineages do not document direct ancestor – descendant links, because fossilization has severely restricted the representation of many components of past species, they provide the best and only possible morphological picture of evolutionary processes. Rodent lineages have a fossil record sometimes relatively constricted in time and, for the youngest palaeospecies, they may show intraspecific-level connections with extant species: thus the continuity of evolutionary history

may be approximated. As a result, evolutionary rhythms and modes can be analyzed. If fossil lineages can document changes in dental pattern, palaeontologists can then understand the origin of form and of morphological changes. The teeth of rodents are again central to the study of genetic and developmental processes, although studies of evo-devo are still in their infancy. The model of rodents opens new perspectives in this wide field of investigations, together with the perspective of field discoveries.

1. Introduction

Quelle que soit leur culture, les hommes ont toujours pu désigner, parmi la multitude des individus qui composent le monde vivant, ceux qui les intéressaient pour la chasse ou leur collecte. Cette procédure, inconsciente mais efficace, a été peu à peu formalisée et, à partir de Linné, l'image de ce monde vivant est celle d'un ensemble d'espèces. Des individus qui se ressemblent entre eux ou qui descendent de parents communs appartiennent à une même espèce. Les espèces, également sur la base de leur ressemblance, sont regroupées en ensembles de plus en plus vastes. Reconnaître une espèce revient à faire une hypothèse à partir d'observations limitées à quelques individus. La description des fossiles (restes, empreintes ou encore traces d'activité que les êtres vivants du passé ont laissés) a suivi d'emblée cette procédure, mais dans leur cas, seule la ressemblance en rapport avec les organes conservés, coquilles, dents ou autres, fournit le critère de reconnaissance spécifique. L'espèce est ainsi, pour le paléontologue, une catégorie opérationnelle qui lui permet de nommer un spécimen ou un ensemble de spécimens récoltés dans un ou plusieurs gisements. Toutefois, les assemblages de fossiles extraits d'un gisement ne sont pas tout à fait comparables aux collectes des zoologistes. Il s'agit de fragments et non d'individus complets, et, selon les cas, les fossiles témoignent d'une catastrophe ou d'une accumulation de restes sur de nombreuses années ; ces fossiles peuvent même provenir de gisements préexistants et être remaniés. Les restes d'individus ayant appartenu à une espèce disparue représentent un assemblage a priori considéré comme l'équivalent de la population du biologiste. La variabilité au sein d'un tel assemblage refléterait la variabilité observée au sein des populations naturelles. Toutefois, les modalités de l'accumulation fossilifère peuvent faire que la variabilité observée intègre l'effet d'un autre facteur. Par exemple, lorsque la durée de l'accumulation est suffisamment longue pour que, pendant ce même laps de temps, une variation de taille ou de forme affecte ces organismes dont on retrouve les fossiles, ou encore, qu'un tri au cours de la sédimentation se soit produit. Là encore, la comparaison avec l'actuel apporte des éléments de réponse (Vianey-Liaud et Legendre, 1986). Les fossiles ont en revanche une qualité exceptionnelle, celle d'avoir un âge géologique, ce qui confère à l'espèce une dimension temporelle. Ainsi, premières et dernières présences d'espèces indiquent que celles-ci ont une existence temporelle propre, une durée d'existence. Apparitions et disparitions d'espèces révèlent tout simplement l'évolution. Ainsi, reconnaître une espèce à partir de fossiles, attitude peu différente de celle du naturaliste explorant le monde

vivant actuel, revient à la décrire et à lui donner une place par rapport aux autres espèces connues, qu'elles soient éteintes (paléoespèce) ou non (espèce actuelle). Son existence même soulève de nombreuses questions : quelle est l'origine de cette espèce, a-t-elle eu des descendants, faisait-elle partie de riches ensembles d'espèces ou bien est-elle unique, comment s'est opérée la transformation morphologique qui fait que cette espèce soit reconnue différente de celles qui l'entourent, ou qui l'ont précédée, ou encore qui lui ont succédé ? Le présent article présentera quelques travaux paléontologiques qui portent sur le groupe des rongeurs (Rodentia, Mammalia) et abordent trois questions. En pratique, qu'est-ce que l'espèce pour le paléontologue qui étudie les rongeurs ? Quelle valeur ont les richesses spécifiques passées (« paléobiodiversités ») qu'il mesure ? Comment rend-il compte aujourd'hui de la descendance avec modification au sens de Darwin ?

2. Les rongeurs et l'espèce

En tant que mammifères, les rongeurs possèdent des dents fortement minéralisées, très résistantes lors de la fossilisation. Ils possèdent des incisives à croissance permanente et des dents jugales broyeuses dont la morphologie, complexe, est riche de caractères morphologiques : la couronne a souvent un relief décomposable en éléments distincts et en nombre variable. Dans beaucoup de groupes de rongeurs dont les dents jugales sont à croissance limitée, une fois les racines fermées, les dimensions de la couronne des dents ne varient plus ; seule l'allure de la surface occlusale, qui est fonctionnelle, change avec l'usure. Dans d'autres groupes, dont les dents jugales sont à croissance prolongée ou continue, la surface occlusale change d'aspect (dessin des crêtes, des triangles, de leurs connexions, etc.), au fur et à mesure de la croissance de la couronne. La variation ontogénétique des dents est forte et la comparaison des changements qui se produisent dans différentes espèces est utilisée pour comprendre la transformation de la morphologie dentaire adulte au cours de l'évolution (Chaline, 1974, 1990). Les dents peuvent aussi renseigner sur le régime alimentaire des espèces aux réserves près, tout d'abord, qu'elles ne constituent qu'un des éléments du système digestif (avec l'estomac, l'intestin, le caecum). Ensuite, le régime alimentaire d'une espèce peut non seulement être divers, mais aussi varier avec les saisons (Butet, 1994) et il faut encore pouvoir établir des correspondances univoques entre la forme des dents et les divers types d'aliments ingérés (Herrmann, 2002), ou encore, entre ces derniers et les traces laissées par eux sur la dent, que l'animal soit un rongeur ou un ongulé (Merceron et al., 2007). L'interprétation paléocéologique n'est donc pas immédiate.

La diversité des rongeurs commence brutalement à la limite Paléocène–Eocène (–55 Ma) et se manifeste par la multiplication des patrons dentaires (dents jugales), phénomène appelé radiation. D'autres radiations ont suivi au sein des grandes lignées initiées à l'Eocène, qu'accompagnent ou non des épisodes de migrations et des extinctions, au gré des variations de la géographie des masses continentales et des climats. Si les grands traits de cette histoire qui conduit à la grande diversité actuelle des

rongeurs sont connus, les modalités et les causes de ces radiations sont encore loin d'être élucidées. Les rongeurs aujourd'hui représentent 2277 espèces, à comparer aux 5416 espèces de mammifères (Wilson et Reeder, 2005).

Cette grande richesse en espèces, associée à leur taille généralement petite, bien que le plus gros d'entre eux (Rinderknecht et Blanco, 2008) ait pu approcher la tonne en Amérique du Sud, et leur fort taux de reproduction, font qu'ils peuvent être extrêmement abondants en nombre d'individus dans les gisements fossilifères et ce tout au long de leur histoire. Toutes ces qualités ont été longuement soulignées depuis les années 1970, quand la recherche des rongeurs fossiles a été conduite dans le but de décrire et comprendre les modalités de l'évolution sur le temps long, en France, surtout sous l'impulsion de R. Lavocat et L. Thaler. Les premiers résultats (Chaline, 1972 ; Thaler, 1966) furent prometteurs. Ils ont ouvert tout un champ d'investigation, exploré en Europe dès la fin des années 1960 et au début des années 1970 par les équipes de Paléontologie des universités de Montpellier, Dijon, Lyon ainsi qu'en Allemagne (Munich, Mayence) et en Hollande (Leyde, Utrecht), liste évidemment non limitative.

La seconde moitié du xx^e siècle a vu un changement majeur du contexte dans lequel travaillaient les paléontologues : d'abord, la formalisation de la théorie moderne de l'évolution, ensuite, le développement de la phylogénie moléculaire. L'accès à la généalogie des espèces par la phylogénie moléculaire n'a pas été sans soulever des difficultés aux paléontologues dont le travail porte sur la seule morphologie. Morphologie, interfécondité et généalogie donnent autant d'images de l'espèce communément comprise qui ne se correspondent pas toujours. L'instant présent, en recoupant les multiples branches du continuum qui lie les êtres vivants, offre des situations si diverses, qu'un unique concept de l'espèce est impossible. Mais la phylogénie moléculaire a donné aussi accès au temps. Si les fossiles ont perdu leur position d'indicateurs temporels exclusifs, ils permettent l'étalonnage des divergences des séquences des protéines ou de l'ADN, en millions d'années ce qui apporte une information chronologique indépendante en rapport avec l'histoire du vivant. L'intérêt du registre fossile n'a en fait pas diminué pour autant, puisque seul il documente des espèces qui ont existé, ou bien des combinaisons de caractères, inconnues jusqu'ici. Les fossiles occupent une position temporelle déterminable, alors que les ancêtres communs qu'ils soient déduits de l'étude morphologique ou moléculaire reçoivent un âge extrapolé. Ce rappel resterait toutefois très incomplet, si l'on ne rappelait pas que la seconde moitié du xx^e siècle a vu encore : l'essor de la cladistique qui renouvelle l'analyse des caractères, qu'ils soient moléculaires ou morphologiques, la réintégration définitive de l'étude du développement des organismes dans les sciences de l'évolution et des progrès majeurs dans le pouvoir de résolution de l'analyse morphologique (analyse de la forme et tests statistiques associés).

Cette situation nouvelle fait qu'à côté de l'exploration géologique de zones géographiques peu connues, toujours sources de résultats « paléontologiques » majeurs tant le registre fossile est incomplet, se développent des programmes de recherche sur des groupes actuels bien documentés par des fossiles. Ces programmes en intégrant

documentation actuelle et fossile, autorisent la confrontation des données morphologiques et moléculaires. Ils suscitent aussi bien des recherches sur le terrain que la révision des collections muséologiques, et que le développement de techniques d'études nouvelles. Et l'on attend maintenant de l'essor des connaissances sur le développement des organismes quelques voies de recherche qui conduiraient à comprendre le changement des morphologies que révèlent les séries fossiles.

Développer plus la question de l'espèce n'est pas l'objectif de cette revue. Une présentation des plus complètes a été donnée, pour ne prendre que la littérature en langue française récente, par Lherminier (2009), Lherminier et Solignac (2005), ou encore Samadi et Barberousse (2009). On renvoie également le lecteur à la littérature récemment publiée (Heams et al., 2009; Mayr, 1993, 2001) à propos de la situation présente de la théorie moderne de l'évolution (ou théorie synthétique de l'évolution). Le présent travail entend au contraire illustrer, par un choix d'exemples pris dans le groupe des Rongeurs, la pratique actuelle des paléontologues dans l'étude des diversités passées, des anciennes communautés, et de la transformation des morphologies, expression qui désigne aussi bien la descendance avec modification, que la formation de nouvelles espèces. Selon les assemblages de fossiles étudiés, le paléontologue accède à la microévolution lorsqu'il ne peut trancher en faveur d'une distinction spécifique, ou à la macroévolution, dès lors que les différences sont importantes et signent une distinction spécifique (Mayr, 2001).

3. De l'espèce à la paléobiodiversité

Les critères morphologiques appliqués aux dents des espèces actuelles de rongeurs sont utilisés pour l'étude du matériel paléontologique; il en est de même des critères d'estimation de leur variabilité. Mais avant d'aller plus loin, il faut rappeler que le paléontologue effectue un travail d'historien pour lequel il dispose maintenant d'un spectre très enrichi de méthodes qui vont des plus anciennement utilisées aux plus sophistiquées. Jusqu'au milieu du xx^e siècle, les taxons sont nommés sur la base d'un type, dont les caractères morphologiques (et la taille) sont inscrits dans la diagnose. La variabilité morphologique, qui exprime une partie de la variabilité génétique, n'intervient pas dans cette définition. À partir des années 1960–1970, le rapprochement paléontologues (notamment ceux des rongeurs)–néontologistes a entraîné l'intégration de la variation dans l'analyse des fossiles, conséquence logique de l'essor du concept biologique de l'espèce (Chaline, 1966; Chaline et Thaler, 1977; Thaler, 1966, 1983), le type gardant sa valeur de référentiel. Comme ceci exigeait des fossiles relativement abondants, ce fut également l'occasion du développement des techniques de lavage – tamisage et de l'exploitation intensive des gisements livrant des petits mammifères.

À l'occasion de l'exploration de territoires nouveaux, un matériel même limité peut représenter une découverte majeure et dans cette circonstance, une dent ou quelques dents recevront une dénomination spécifique. Des recherches ultérieures permettraient ou non de vérifier

si le pari de la définition de nouveaux taxons était justifié au vu du nouveau matériel. Il en est ainsi du gisement du Glib Zegdou, en Algérie, (Gevin et al., 1975) qui a livré, lors de sa découverte, des restes peu abondants de rongeurs (Vianey-Liaud et al., 1994). Parmi la vingtaine de dents isolées récoltées, on a pu reconnaître 4 taxons (3 genres et 4 espèces) permettant de définir une nouvelle famille, les Zegdomyidae. À partir de l'analyse des caractères dentaires, des hypothèses ont été proposées quant à l'origine et les affinités des Zegdomyidae. L'exploitation ultérieure intensive du gisement (Adaci et al., 2007) a permis d'augmenter le nombre de dents, et donc d'en appréhender plus complètement la variabilité. Un nouveau genre au moins est documenté, mais les genres reconnus initialement sont confirmés, tout comme les hypothèses phylogénétiques. Il semble en revanche que les deux espèces de *Glibia* n'en formeraient qu'une, des intermédiaires morphologiques étant à présent documentés (Marivaux et al., in press).

3.1. Morphologie et discrimination spécifique

Au vu des nombreux exemples pris chez les campagnols (Muroidea, Arvicolinae) néogènes et actuels, une fois la ségrégation établie d'après la morphologie, la variation unimodale de quelques mensurations linéaires offre un bon critère spécifique (Brunet-Lecomte et Chaline, 1990; Chaline, 1972, 1990). Cette démarche est tout autant appliquée sur des groupes de rongeurs paléogènes aussi différents que les Theridomyidae (Vianey-Liaud, 1976, 1979), les Cricetidae (Comte, 1985) ou les Eomyidae (Comte et Vianey-Liaud, 1989). Une distribution bimodale des dimensions conduit à considérer deux espèces. Quelquefois, des caractères discrets variables viennent s'ajouter à la variabilité métrique qui, si les variants morphologiques ne sont pas uniformément répartis, peuvent conforter la discrimination des deux espèces. Le cas inverse est présenté dans l'étude (sous-pressé) menée par Gomes Rodrigues sur les rongeurs Cricetidae de l'Oligocène de la région d'Ulanatal (Mongolie Intérieure, Chine). L'étude a porté notamment sur plus de 5000 dents, inégalement réparties entre 7 localités appartenant à 3 niveaux stratigraphiques superposés (Vianey-Liaud et al., 2006). Parmi elles, la grande majorité a été attribuée au genre *Eucricetodon* Thaler. Les auteurs antérieurs avaient étudié les quelques spécimens existant alors d'*Eucricetodon* de Mongolie (Kowalski, 1974; Lindsay, 1978) et ils avaient également noté d'importantes variations de taille et de certains caractères morphologiques. Mais la pauvreté de l'échantillon ne permettait pas de caractériser plus d'un seul taxon spécifique. Ils l'attribuaient à *Eucricetodon asiaticus* dont le spécimen type avait été décrit auparavant (Matthew et Granger, 1923) de la Hsanda Gol Formation (Mongolie, Vallée des Lacs).

Une première analyse métrique d'un échantillon de 2675 dents de Ulanatal (Tableau 1) montre une variation relativement importante des longueurs pour les différentes catégories de molaires. Ce seul critère métrique produit un histogramme unimodal qui permet de conclure à la présence d'une seule espèce. Par ailleurs, la gamme de variation des longueurs est d'amplitude conforme à la

Tableau 1

Effectif complet (et mesuré) des différentes dents d'*Eucrietodon* de l'un des plus riches gisements de l'Oligocène inférieur d'Ulantatal (Mongolie). Le coefficient de variation des longueurs des dents (coefficient de Pearson = 100 σ /Lmoy.) peut être comparé à celui de populations monospécifiques actuelles (Vianey-Liaud et Legendre, 1986).

Table 1

Total number, and in brackets the number of measured specimens, of *Eucrietodon* teeth from one of the richest Lower Oligocene locality of Ulantatal (Mongolia). The calculated coefficient of variation of tooth length (Pearson coefficient = 100 σ /Lmean) is comparable to values from current single-species populations (Vianey-Liaud and Legendre, 1986).

	M1/	M2/	M3/	m/1	m/2	m/3	total dents	100 σ /Lmoy.
UTL4	555 (423)	510 (469)	265 (234)	463 (419)	565 (508)	317 (272)	2675 (2324)	5,28–7,12

norme de variabilité intraspécifique des dents de rongeurs à couronnes basses (brachyodontes) du groupe des rats, souris, hamsters actuels (Vianey-Liaud et Legendre, 1986). Cependant, dans ce cas précis, le rapport longueur/largeur des molaires (M1) supérieures donne une distribution bimodale et discrimine bien deux populations qui rassemblent des morphotypes différents (métalophe proverse à transverse contre métalophe rétroverse). Mais, si les rapports moyens sont significativement différents, le chevauchement est important. Le développement des méthodes d'analyses dites morphométriques a permis de résoudre une telle difficulté, ces méthodes ne s'appuyant plus sur des mesures linéaires mais sur l'analyse de formes complexes, comme le contour des dents, celui-ci étant sensé intégrer les légères variations de la position et du volume des éléments constitutifs de la couronne, variation à laquelle l'observateur est sensible, mais il ne peut subdiviser son échantillon de manière reproductible. Une des méthodes d'investigation utilise les « Transformées de Fourier Elliptiques » (Renaud et al., 1996). Dans le cas cité ici, elle apporte un argument supplémentaire et significatif à la discrimination de deux espèces à UTL4. L'une des espèces, chez qui la forme de la M1 est généralement massive, est rapportée à *E. asiaticus*. L'autre dont le contour de la M1, nettement effilé, dessine une forme plutôt gracile pourrait constituer une nouvelle espèce d'*Eucrietodon*. Dans le cas où les représentations de la variation de ces contours que donnent les analyses multivariées (Fig. 1) montrent encore un recouvrement, les tests statistiques indiquent néanmoins des différences significatives. L'existence des morphotypes intermédiaires témoigne ici plutôt en faveur d'un lien phylogénétique étroit entre ces espèces qu'en l'existence d'une unique espèce très variable.

Les analyses morphométriques révèlent souvent le chevauchement partiel des domaines qui se rapportent à de bonnes espèces comme, par exemple, avec les deux espèces de souris actuelles *Mus spretus* et *Mus musculus*, ou encore les deux espèces de mulots *Apodemus sylvaticus* et *Apodemus flavicollis*. A la différence des résultats d'analyses biométriques simples (Darviche et Orsini, 1982) (L , l , rapport L/l) ou plus complexes, qui indiquent clairement des différences, il est important de rappeler que les deux espèces de *Mus* sont très difficiles à discriminer sur la base de la seule morphologie de leurs molaires et qu'il en est de même pour les deux espèces d'*Apodemus*. Dans le cas de l'étude de ces derniers, des populations éteintes ont été ajoutées à l'analyse. Le chevauchement des domaines de variation est maintenu, ainsi que la position des groupes, ce qui traduit une stabilité morphologique de

l'espèce, fait fort intéressant, en rapport avec la durée temporelle des espèces à laquelle les fossiles donnent accès (Renaud et al., 2005 ; Renaud et al., 2006). Ces mulots aux morphologies dentaires très similaires ont donc coexisté dans une même région durant au moins 3 Ma, sans qu'il y ait de variation phénotypique (Michaux et Pasquier, 1974). Une même conclusion vaut aussi avec l'exemple des espèces d'Ulantatal présenté ci-dessus qui, à la différence des mulots, diffèrent aussi quelque peu par leur morphologie. Les gisements d'Ulantatal révéleraient alors la co-occurrence, en sympatrie, de deux espèces proches durant une période estimée à 8 Ma (Vianey-Liaud et al., 2006).

L'analyse morphologique aussi poussée que possible ne permet pas de lever toutes les ambiguïtés, puisque les résultats relèvent d'une mesure de la divergence, accompagnée d'un test de probabilités. Dans un tel contexte, si le groupe étudié inclut des populations fossiles et actuelles, l'apport de la phylogénie moléculaire devient décisif. Les rongeurs campagnols en apportent un remarquable exemple. Du fait que les campagnols rassemblent aujourd'hui de nombreux genres et espèces et qu'ils sont également abondants à l'état de fossiles, leurs dents offrent la possibilité, non seulement de confronter les images moléculaires et morphologiques chez plusieurs espèces, mais encore d'intégrer des populations disparues dont l'âge et la localisation géographique sont connus. Ainsi, dans le cas de l'espèce actuelle *Microtus (Terricola) pyrenaicus*, dont la parenté avec les autres espèces du sous-genre est établie par la phylogénie moléculaire, les fossiles montrent que celle-ci est différenciée au moins depuis 200 000 ans. En effet, l'analyse morphologique multivariée montre que des dents d'assemblages fossiles d'âge connu occupent une position proche de celle des populations actuelles de l'espèce et éloignée de la position occupée par les espèces immédiatement les plus apparentées au *M. (T.) pyrenaicus* (Fig. 4A et B dans Tougard et al., 2008, et Fig. 2). Si la question de l'origine des espèces actuelles se présente de manière beaucoup plus favorable depuis que les analyses combinent morphologie et phylogénie moléculaire, il n'en demeure pas moins que cette démarche ne s'applique plus aux groupes constitués d'espèces disparues.

3.2. Paléobiodiversités

Tout un secteur de l'activité des paléontologues vise à comprendre l'origine des gisements (taphonomie), interpréter les faunes récoltées et établir leur âge géologique

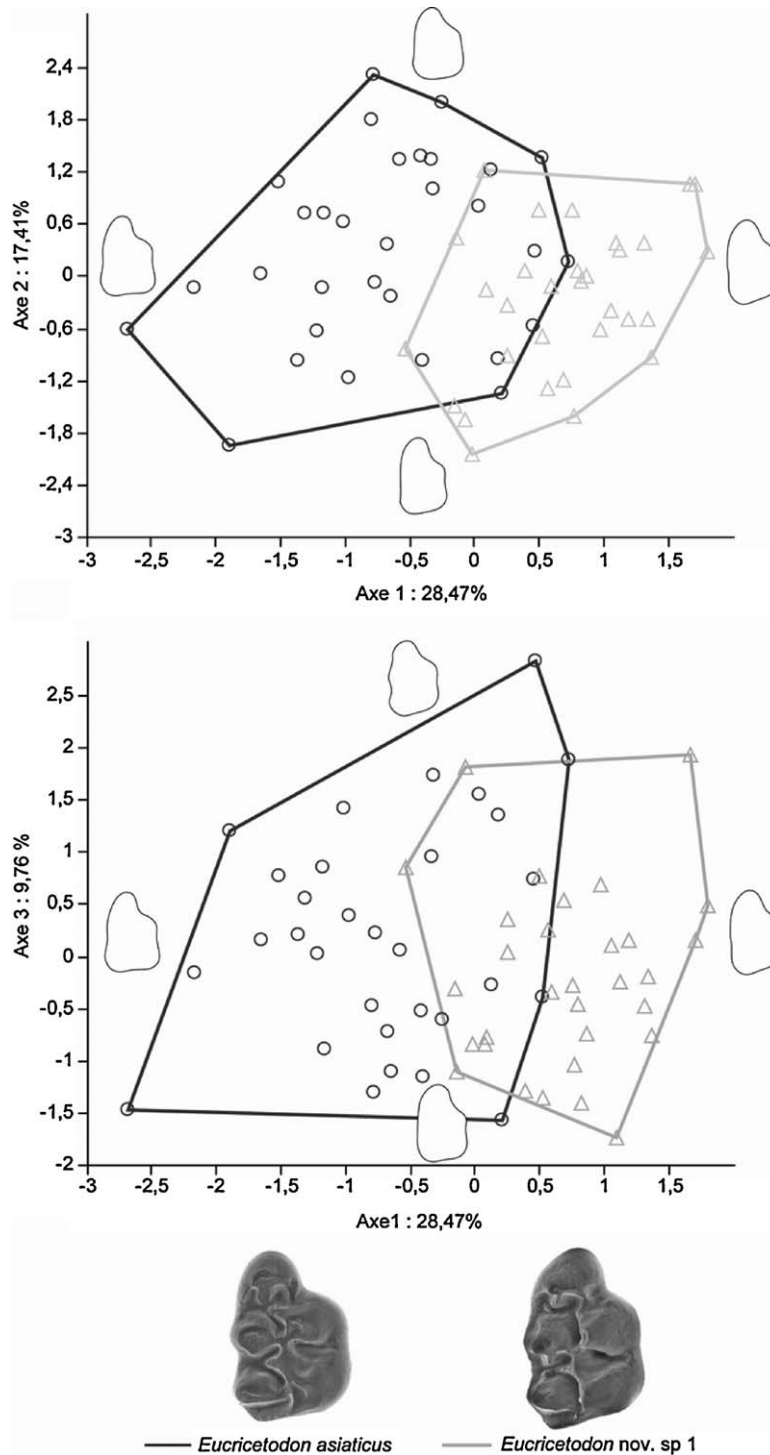


Fig. 1. ACP réalisée sur les coefficients des 8 premières harmoniques décrivant le contour des M1 de populations d'*Eucricetodon* provenant du site Oligocène supérieur UTL4 (Ulantatal, Mongolie chinoise).

Fig. 1. PCA performed on the coefficients of the first 8 harmonics describing the m1 outlines of *Eucricetodon* populations from the Upper Oligocene site UTL4 (Ulantatal, Chinese Mongolia).

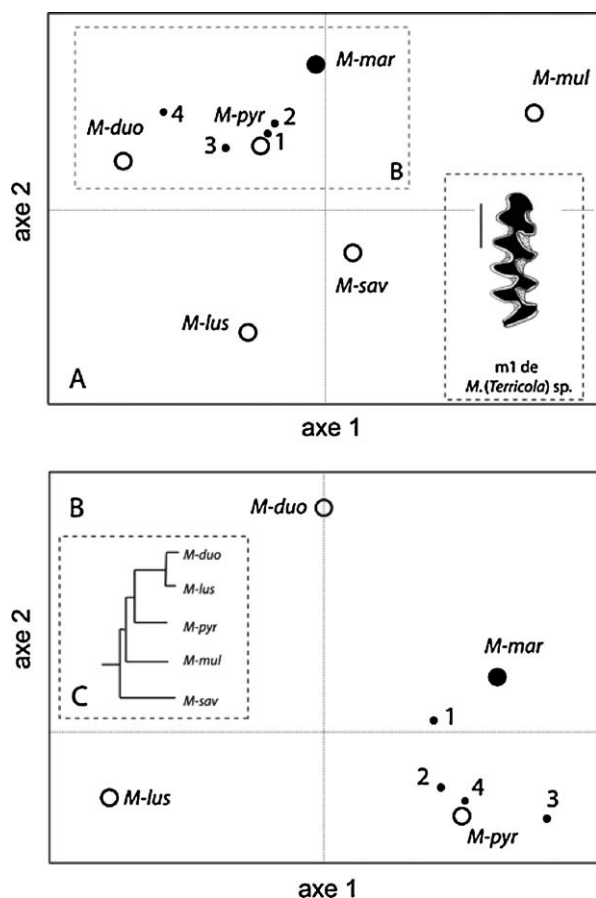


Fig. 2. Morphologie, paléontologie et phylogénie moléculaire : le cas des campagnols *Microtus (Terricola)* : A et B. Analyse discriminante : projections des centroïdes de la distribution des caractères mesurés sur divers lots de *m1*. ○ : espèces actuelles ; ● : espèce éteinte ; ● : populations fossiles d'autant plus récentes par rapport à l'espèce éteinte de 1 à 4. Cartouche A : dessin d'une *m1* de *M. (Terricola)* ; C, arbre moléculaire des espèces étudiées. Les deux analyses discriminantes donnent une position relative des populations comparées, compatible avec leur degré de parenté. Les observations appuient l'interprétation d'une descendance directe entre l'espèce *M. (T.) mariaclaudae* (éteinte) et *M. (T.) pyrenaicus* (actuel). Les schémas sont repris et simplifiés des figs. 3 et 4 de Tougard et al. (2008).

Fig. 2. Morphology, palaeontology and molecular phylogeny: the case of *Microtus (Terricola)* voles: A and B: Discriminant analysis: projected centroids of the distribution of the measured traits in different samples of *m1*. ○ : extant species; ● : extinct species; ● : fossil populations, by reference to the extinct species, more recent from 1 to 4. Box A: *M. (Terricola)* *m1* in occlusal view; C, molecular tree of the studied species. Both discriminant analyses give a relative position of the compared populations consistent with their degree of relationship. The observations support the interpretation of a direct descent from the species *M. (T.) mariaclaudae* (extinct) to *M. (T.) pyrenaicus* (extant). Patterns are taken and simplified from figs. 3 and 4 of Tougard et al. (2008).

en les intégrant à des échelles chronologiques relatives ou étalonnées en millions d'années. Un point important de la taphonomie consiste à comprendre ce que représentent les ensembles de fossiles extraits des gisements. En effet, leur durée de formation peut être instantanée, comme dans le cas de quelques *Lägerstätten* (conservation exceptionnelle de quelques individus ou accumulation

exceptionnelle), mais la plupart du temps elle peut recouvrir plusieurs générations des organismes fossilisés (restes accumulés sur plusieurs saisons, voire sur plusieurs décennies ou plus). Par ailleurs, une incertitude accompagne toujours les corrélations entre gisements, la présence des mêmes espèces dans des sites distincts, compte tenu que ces espèces ont des durées de vie pour beaucoup d'entre elles longues de plusieurs centaines de milliers ou de millions d'années, n'implique pas qu'ils soient contemporains au sens commun du terme. Les divers gisements considérés comme contemporains par les paléontologues définissent plutôt une tranche de temps dont on cherche à diminuer le plus possible l'épaisseur. Par extrapolation, on utilise le terme de « ligne temps » dont l'épaisseur ne sera pas en deçà de quelques dizaines mais le plus souvent seulement de quelques centaines de milliers d'années (Aslan et Behrensmeier, 1996). L'intervalle de temps documenté par l'échantillon du zoologiste ou dans une collection conservée en musée est de l'ordre de quelques siècles au plus.

Les assemblages de fossiles permettent-ils une mesure de la diversité passée ? Seul le nombre des espèces est ici pris en compte. Les faunes locales actuelles de rongeurs apportent un référentiel pour l'interprétation des faunes fossiles. On dispose d'inventaires comme ceux des parcs naturels, ou encore de décomptes faits à partir de listes données pour diverses zones géographiques, par exemple les listes disponibles pour la partie steppique et désertique de l'Algérie, données dans les travaux les plus récents (Kowalski et Rzebiak Kowalska, 1991). S'observe ainsi la variation de la diversité en rapport avec le climat, ainsi la chute de diversité depuis la forêt tropicale humide jusqu'aux savanes les moins arborées en Afrique (Happold, 2001). Une hypothèse préalable est tout simplement que la variation de diversité biologique constatée aujourd'hui en latitude, donc en rapport avec le climat, permettrait d'interpréter des variations de diversité au cours du temps dans un même secteur, des facteurs comme la température et les précipitations produisant les mêmes effets sur les rongeurs, qu'ils relèvent de faunes éteintes ou non (Tableau 2).

C'est ainsi que les rongeurs d'une succession chronologique de localités richement fossilifères de l'Oligocène du Quercy (Vianey-Liaud et Michaux, 2003) ou d'Auvergne ont contribué à l'interprétation paléoclimatique de cet intervalle de temps d'environ 5 millions d'années (Vianey-Liaud et Legendre, 1986). D'Aubrelong 1 à Garouillas, les environnements documentés sont relativement tempérés, plutôt arides et ouverts, alors que la fin de l'Oligocène voit la fermeture des milieux s'amorcer (augmentation de l'humidité et des températures) (Legendre, 1995; Vianey-Liaud, 1991, 2009). Les diversités oligocènes en Europe occidentale constatées montrent une augmentation de la diversité spécifique des rongeurs avec l'augmentation de température et d'humidité, marquée par la fermeture du milieu. Cela correspondrait assez bien avec les inventaires présentés par Happold (2001). Cependant, Dauphin et al. (1994) indiquent, pour l'Algérie, une diversité plus grande en espaces désertiques qu'en espaces plus fermés. Quoi qu'il en soit, dans tous les cas, les paléobiodiversités observées sont du même ordre de grandeur que

Tableau 2

Liste des espèces de faunes locales de rongeurs actuelles et fossiles. D'après Happold* (2001) et Kowalski et Rzebik Kowalska** (1991). Pour l'Algérie, la diversité indiquée entre parenthèses comprend les espèces domestiques de *Rattus* et *Mus*.

Table 2

List of species of extant and fossil rodent local faunas, according Happold* (2001) and Kowalski and Rzebik Kowalska** (1991). For Algeria, the diversity given in brackets includes commensal species (*Rattus*, *Mus*).

Nom des localités fossiles	Âge (ma)	nb sp	Nom des localités actuelles	nb sp
Coderet (Auvergne)	23,1	21	*Makokou (Gabon)	31
Pech du Fraysse (Quercy)	24,5 env.	18	*Kruger (Afrique du Sud)	20
Garouillas (Quercy)	28	14		
Pech Crabit (Quercy)	31	12	**Algérie steppe	9 (12)
La Plante 2 (Quercy)	32	10	**Algérie désert	12 (14)
Aubrelong 1 (Quercy)	33	10	*Liwonde (Malawi)	11

les diversités locales actuelles, dans des conditions environnementales relativement comparables. S'il ne s'agit pas d'une « preuve » indiscutable, c'est tout de même un indice de la fiabilité des méthodes utilisées pour séparer les paléoespèces de rongeurs, dans les sites richement fossilifères.

La diversité a aussi une signification écologique en rapport avec l'hypothèse qu'une faune représente une communauté : les espèces qui la composent se répartissent en prédateurs et proies, ou encore, en groupes de taille ou de poids des espèces proies, dans lesquels se répartissent les membres des divers groupes de mammifères présents. Le nombre total des espèces ou encore leur nombre en fonction du groupe de poids des individus qui les représentent ne sont pas quelconques, ce qui ressort, pour les faunes actuelles, des distributions du poids des espèces, prédateurs exceptés, représentées par une courbe dénommée cénogramme (Legendre, 1986). Les faunes actuelles se répartissent en fonction d'un petit nombre de profils distribués, en fonction de la valeur moyenne et de la saisonnalité des températures et des précipitations. Celles-ci agissent sur le nombre des espèces qui servent à la construction du cénogramme, et sur celui des espèces qui composent les divers groupes de poids. Des faunes fossiles d'une aire géographique donnée se succédant dans le temps peuvent montrer un changement du profil de leur cénogramme, ce qui signe une modification climatique dans le secteur documenté.

La détermination des espèces reste toutefois importante, puisque le changement de profil des cénogrammes résulte d'arrivées ou de départs d'espèces dont on est en droit de penser qu'elles ne sont pas toujours aléatoires, mais au contraire l'effet d'un facteur du milieu. En conséquence, la position des dernières ou premières présences d'espèces par rapport à celle du changement de profil des cénogrammes reflète la dynamique de la communauté mammalienne régionale commandée par le climat. Une succession de faunes pléistocènes en Israël, montre que l'immigration des premières espèces de rongeurs indicateurs d'une plus grande aridité a précédé le moment où le profil des cénogrammes change. Deux rythmes sont ainsi distingués, celui, lent, du changement des communautés, celui, rapide, des modifications de répartitions d'espèces, distinction que seule la capacité à reconnaître des espèces rend possible (Fig. 5 et tab. 2, dans Montuire et Girard, 1998).

4. Filiation des espèces, séries morphologiques et lignées

L'évolution étant acceptée, la distinction dans l'enregistrement paléontologique entre espèces parentes, parce qu'elles proviennent de la division d'une espèce antérieure (cladogenèse), et celles parentes, parce que l'une est l'ancêtre direct de l'autre (anagenèse) nécessite des hypothèses supplémentaires. Pour lever cette indétermination, un concept propre à cette discipline fut ajouté, celui de chrono-espèce introduit par Simpson (1961). Il permet de ne pas s'écarter de la pratique classique de la description des espèces (ressemblance), tout en introduisant l'hypothèse d'une filiation directe, c'est-à-dire d'une lignée sans rameaux collatéraux. Reconnaître deux ou plusieurs chrono-espèces revient tout simplement à reconnaître une transformation de la morphologie, suffisante pour envisager une situation dans laquelle ces espèces, trouvées ensemble dans un même gisement, seraient reconnues comme distinctes. Des chrono-espèces successives forment une lignée qui entend rendre compte du fait de la continuité du processus évolutif, en dépit du caractère discontinu de l'enregistrement. Tout autant que l'espèce, la lignée est une hypothèse. Dès les débuts de la paléontologie, de multiples successions d'espèces fossiles recueillies (ammonites, trilobites, mammifères) dans des strates successives, ou issues de faunes d'âge relatif connu, ont révélé des transformations morphologiques ordonnées. Pour les mammifères et leurs dents, il s'agit très souvent d'un accroissement de la taille des dents, de la hauteur des couronnes, de la longueur des crêtes, etc. Si la morphologie de nouveaux fossiles illustre une meilleure gradation de la transformation morphologique que celle reconnue jusqu'alors, l'hypothèse initiale sera remise en cause (Thaler, 1986). L'existence d'une ou de plusieurs lignées aux côtés de celle qui est discutée servira de test: l'ordre des chrono-espèces de ces lignées ne doit pas s'en trouver modifié. L'exploitation de cette polarité a permis la datation de gisements ou de terrain, dès l'acceptation du fait de l'évolution au XIX^e siècle, ainsi avec A. Gaudry (1896). Les paléontologues et les géologues ont pu vérifier à de multiples reprises que des datations fondées sur les tendances évolutives étaient souvent confortées, lorsqu'un contrôle indépendant était possible (superposition des terrains, datations radio-isotopiques). Les rongeurs Theriomyidae de l'Oligocène d'Europe occidentale apportent

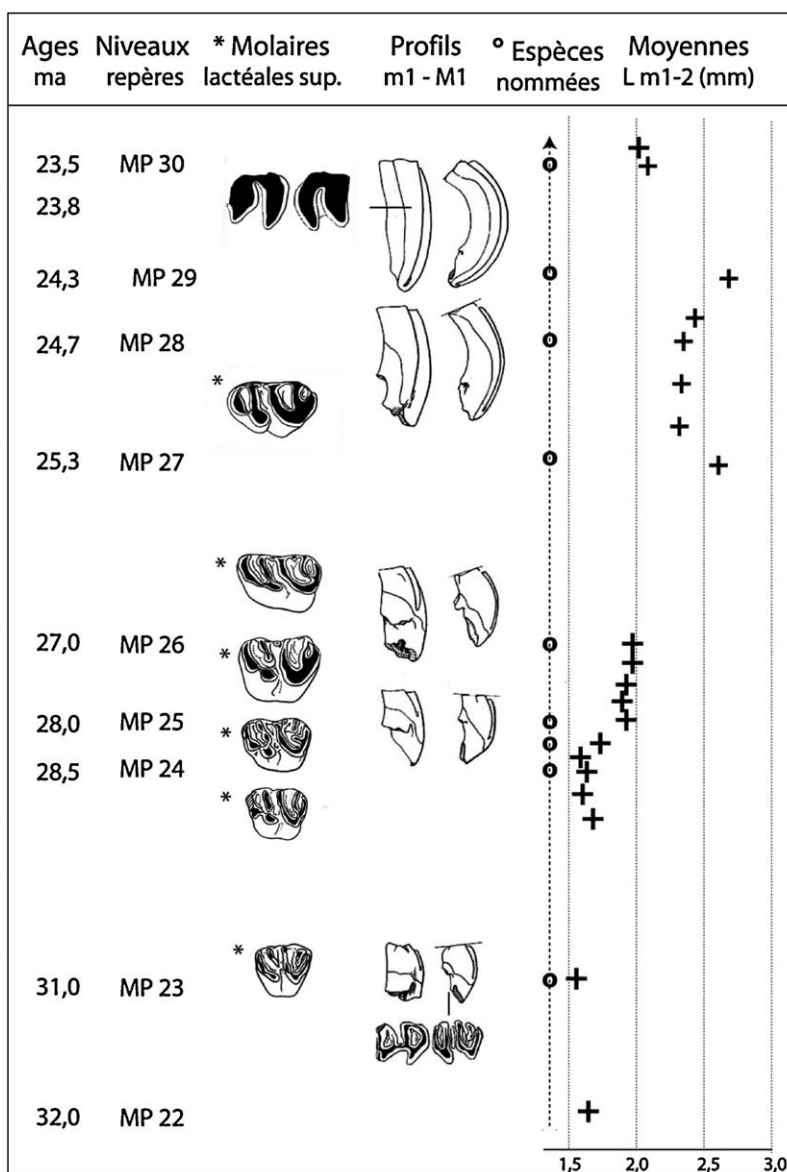


Fig. 3. Représentation schématique de l'évolution de la lignée des *Issidoromys* à l'Oligocène en Europe occidentale dans son cadre chronologique (MP : mammifère paléogène, niveau standard ; ma : millions d'années). Les espèces sont indiquées dans la colonne centrale, et quelques schémas illustrent les tendances générales des transformations dentaires : profils des molaires supérieures et inférieures montrant l'augmentation de l'hypsodontie ; schémas occlusaux de *Issidoromys medius* et *I. pseudanaema* montrant que les vallées (synclinaux ou synclinides) s'effacent chez les formes hypsodontes ; vues occlusales de quelques molaires lactéales (DP4) supérieures montrant un accroissement de taille (longueur notamment) plus important que celui des molaires.

Fig. 3. Schematic representation of the evolution of the Western European lineage of *Issidoromys* during the Oligocene (MP: Palaeogene mammal standard level; my: million years). Species are listed in the middle column, and a few diagrams illustrate the general trends of changes in dental morphology; Profiles of upper and lower molars illustrate increased hypsodonty; occlusal patterns of *I. medius* and *I. pseudanaema* show that the valleys (synclines or synclinids) fade with increasing hypsodonty; occlusal views of some upper deciduous molars (DP4) illustrate a size increase (especially length) greater than that of molars.

de très beaux exemples de lignées et de tendances évolutives, ainsi, la sous-famille des *Issidoromyinae* et celle des *Theridomyinae*.

4.1. *Issidoromyinae*

L'évolution morphologique ordonnable y est fréquente (Fig. 3). La distinction des chrono-espèces repose sur

une analyse morphométrique de toutes les catégories dentaires : dimensions linéaires (longueur, hauteur des couronnes – la largeur, fortement influencée par l'usure de la couronne dans les formes aux couronnes les plus hautes, a été écartée), mais aussi surface des couronnes (face occlusale). Cette procédure a permis de calculer des indices de forme qui rendent compte de la transformation des couronnes, en fonction de leur hauteur (le

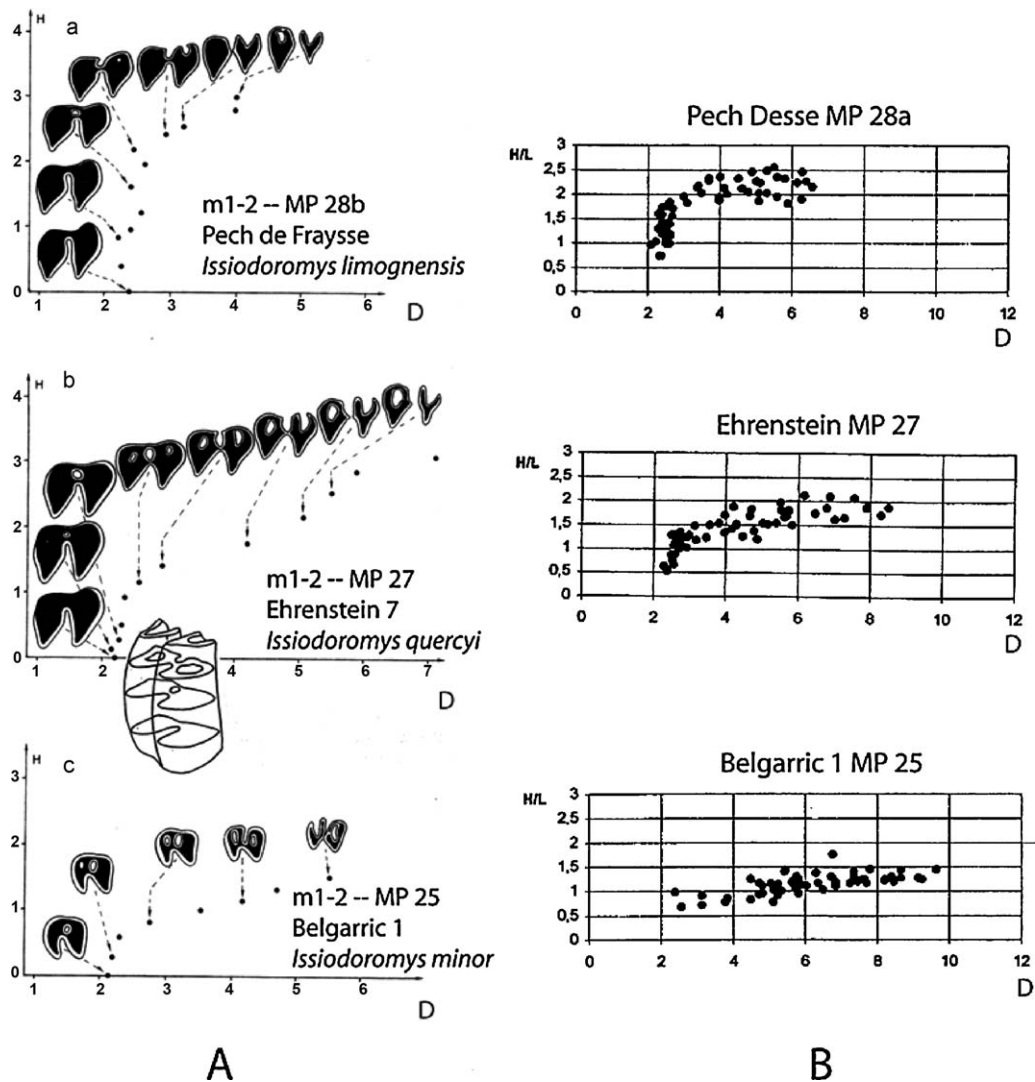


Fig. 4. Caractérisation de 3 stades évolutifs d'*Issiodoromys* (*I. minor* grade 2, *I. quercyi*, *I. limognensis*) par un indice exprimant la simplification de leur surface occlusale (D : périmètre de toutes les indentations d'émail/surface d'un cercle de même périmètre ; plus la dent est simple, et moins D est important). On a mesuré D pour une seule dent abrasée artificiellement, ce qui simule l'aspect de la surface occlusale pour l'individu de plus en plus âgé, cet âge étant estimé par la hauteur (H) de la couronne ou le rapport d'hypsodontie (H/L). Dans les 3 cas présentés, on constate d'abord que les populations réelles de dents provenant d'une localité donnée correspondent à des populations comprenant tous les âges, excepté les très âgés (l'abrasion artificielle est probablement allée plus loin que les cas existant dans la nature). Ensuite, le nombre de dents ayant un indice D minimum (voisin de 2) augmente au fur et à mesure que l'hypsodontie croît. Si l'on avait représenté l'espèce la plus hypsodonte (*I. bransatensis*), aux molaires totalement dépourvues de racines (croissance continue), les schémas seraient quasiment tous sur une droite parallèle à y, pour D voisin de 2.

Fig. 4. Characterization of 3 developmental stages of *Issiodoromys* (*I. minor* grade 2, *I. quercyi*, *I. limognensis*) by an index expressing the simplification of occlusal outline (D: total length of the enamel ridge/area of the circle with a perimeter of similar length; the more simple the tooth, the less D is important). D was measured on an artificially abraded tooth simulating the change with wear of the occlusal surface when the individual get older; the height (H) of the crown or the hypsodonty ratio (H/L) gives an estimation of individual age. In the 3 illustrated cases, it can be noticed first, that the real populations of teeth from a given locality correspond to populations including all age classes except the very old stage obtained by artificial abrasion (the latter probably had gone further than was possible in nature) and second, the number of teeth with a low D index (close to 2) increases gradually as hypsodonty increases. If the most hypsodont species (*I. bransatensis*) would have been used, which molars are totally devoid of roots (evergrowing), the obtained patterns would have been more or less arranged on lines parallel to the Y-axis (ratio D close to 2).

degré d'hypsodontie) qui augmente des espèces les plus anciennes aux plus récentes (Schmidt-Kittler et Vianey-Liaud, 1987, et Fig. 4). Les proportions relatives des différentes catégories dentaires ont été aussi utilisées, ainsi que la taille relative des molaires lactéales par rapport aux molaires définitives. Autre indice important, le degré de développement de la couronne au moment de la ferme-

ture des racines. Cet exemple a le mérite d'indiquer que, si une unique catégorie de dents peut suffire à reconnaître une espèce, un matériel plus riche apportera les moyens de reconnaître des changements, en apparence de moindre importance, que les tests statistiques se montreront ou non être significatifs, en conséquence de quoi, de nouvelles chrono-espèces seront reconnues. Il arrive en effet qu'il y

ait parfois un fort recouvrement entre populations successives. Dans de tels cas, une décision arbitraire est arrêtée, et ces populations sont attribuées au même taxon spécifique. C'est le cas des riches populations de trois localités oligocènes du Quercy (Belgarric1, Garouillas, Rigal – Jouet1) attribuées à l'espèce *Issiodoromys minor*. Cette espèce a été définie au départ sur un holotype isolé, d'un gisement non daté (Schlosser, 1884). Bien que toutes trois soient attribuées à *I. minor*, des différences, notamment de la hauteur des couronnes et de la fréquence de structures de la surface occlusale, ont conduit à séparer cette espèce en grades évolutifs successifs (*I. minor* 1, 2, 3). Les arguments apportés par les tendances observées dans les autres lignées associées dans les gisements ont permis de proposer l'antériorité chronologique pour Garouillas par rapport à Rigal-Jouet1. Or, les dents d'*I. minor* de Garouillas sont plus longues que celles de Rigal – Jouet1, tandis que l'hypsodontie de *I. minor* de Garouillas est inférieure à celle de Rigal – Jouet1. Ainsi, on a pu inférer une fluctuation de la taille globale, en relation avec des conditions environnementales particulières à Garouillas (Vianey-Liaud et al., 1995). Les datations indirectes de ces gisements font que ces trois stades se succèdent probablement sur moins de 500 000 ans, ce qui atteint les limites du pouvoir de séparation habituel des « chrono-espèces » de rongeurs, qui va de –250 000 à –750 000 ans pour les rongeurs néogènes (Aguilar et Michaux, 1987).

4.2. Theridomyinae

Décrits initialement à partir d'un matériel, certes de qualité mais réduit (squelettes quasi complets), leur documentation a été par la suite très enrichie suite aux récoltes dans les phosphorites du Quercy (Fig. 5). La description et l'interprétation de ce matériel nouveau et abondant n'ont pas été toutefois sans soulever des difficultés, mais cette fois d'une nature différente. Une espèce est reconnue sur la base d'un matériel de dents jugales supérieures ou inférieures, et le paléontologue peut argumenter les attributions spécifiques respectives des dents supérieures ou inférieures en démontrant la complémentarité de leurs surfaces occlusales. Cependant, les patrons dentaires des Theridomyinae diffèrent beaucoup de ceux des formes qui les ont précédés et dont ils dérivent. Une grande homogénéité caractérise aussi bien les espèces anciennes (couronnes basses avec cuspidés, conules, arêtes, etc.), que les formes récentes ou dérivées (couronnes hautes, avec surfaces occlusales planes, lamelles d'email transversales, etc.). Des différences de degré dans l'état de ces mêmes caractères, autant aux dents supérieures qu'aux inférieures, distinguent ces espèces dérivées. Que l'on s'appuie sur des dents supérieures ou inférieures, le rattachement de ces espèces à une quelconque lignée de Theridomyinae ne posait en général pas de problème jusqu'au jour où, dans un même gisement, des dents inférieures de même patron se sont trouvées devoir être rapportées à des espèces qui appartenaient à des lignées différentes ! Des espèces très proches dans l'actuel, pourraient montrer une telle situation qu'une étude fine sur d'autres caractères permettrait de séparer. De telles espèces sont dites jumelles. Serait-on, avec ces Theridomyinae, dans la même situation

(Chaline et Thaler, 1977) ? La prise en compte des faunes qui encadrent le gisement ayant fourni l'espèce ou les espèces litigieuses a permis d'écarter cette interprétation. Les mêmes tendances évolutives qui affectent les dents se produisent dans les différentes lignées : il y a évolution parallèle. Elle efface les différences héritées des espèces anciennes et en même temps accentue la ressemblance des descendants. Ceux-ci ont des dents qui se ressemblent ; il y a convergence morphologique. Mais la documentation montre que ces transformations se font à un rythme différent, fait qui n'aurait pu être mis en évidence sans la connaissance des populations qui se succèdent dans chacune des lignées. Il est alors apparu que fortuitement, les dents inférieures d'espèces appartenant à des lignées distinctes, se ressemblaient plus entre elles que ne le font leurs dents supérieures.

Après plus de 30 ans d'enrichissement de la documentation fossile, et grâce au développement des méthodes d'analyses morphométriques très fines, il en ressort qu'un patron de molaires inférieures initialement décrit avec l'« *Archeomys* » a été réalisé d'une part 5 fois en 3,5 millions d'années, et d'autre part, à des moments différents de l'Oligocène (Mödden et Vianey-Liaud, 1997 ; Vianey-Liaud, 1979, 1998, 2009 ; Vianey-Liaud et Marandat, 1999). De plus, à côté des genres *Archeomys* et *Blainvillimys*, un troisième genre est impliqué, *Protechimys*. Toutefois, la ressemblance n'est pas synonyme d'identité, car l'examen attentif de la variabilité des dessins dentaires dans les populations successives a révélé qu'il y avait plusieurs modalités de mise en place de ces patrons quasi identiques : différences dans l'origine des crêtes, leur inclinaison, leur courbure, l'angulosité de la courbure, etc. Des différences de même ordre étant aussi observées aux dents supérieures, il est clair qu'il y a moyen de regrouper dents supérieures et inférieures des mêmes espèces, puisque leurs dents obéissent aux mêmes règles dans leur développement. Quand quelques pièces sont des os maxillaires ou dentaires, d'autres traits distinctifs sont observés.

L'interprétation du paléontologue est donc bien une hypothèse provisoire et c'est en cela que son travail est important, puisque toute remise en cause révèle la complexité du processus évolutif qui s'oppose à toute conclusion définitive, et en même temps, ses observations renvoient aux modalités et mécanismes de la transformation des organes, questions qui sortent de son domaine de compétences.

4.3. Des modalités aux mécanismes : la génétique évolutive du développement ou « évo-dévo »

La possibilité de reconnaître des premières et dernières présences d'espèces, ainsi que des séries d'espèces qui illustrent une transformation morphologique, fait de la documentation paléontologique des rongeurs un matériel de choix pour contribuer à l'étude de l'évolution. Toutefois, la lignée n'en demeure pas moins imprécise ; en effet, rien n'indique qu'il sera possible de retrouver, à l'aide de fossiles, le cheminement complexe qui conduit à la naissance d'une espèce. À tout moment, l'aire de répartition d'une espèce peut s'étendre, se réduire, se fragmenter, des « isolats » se former et leurs membres voir

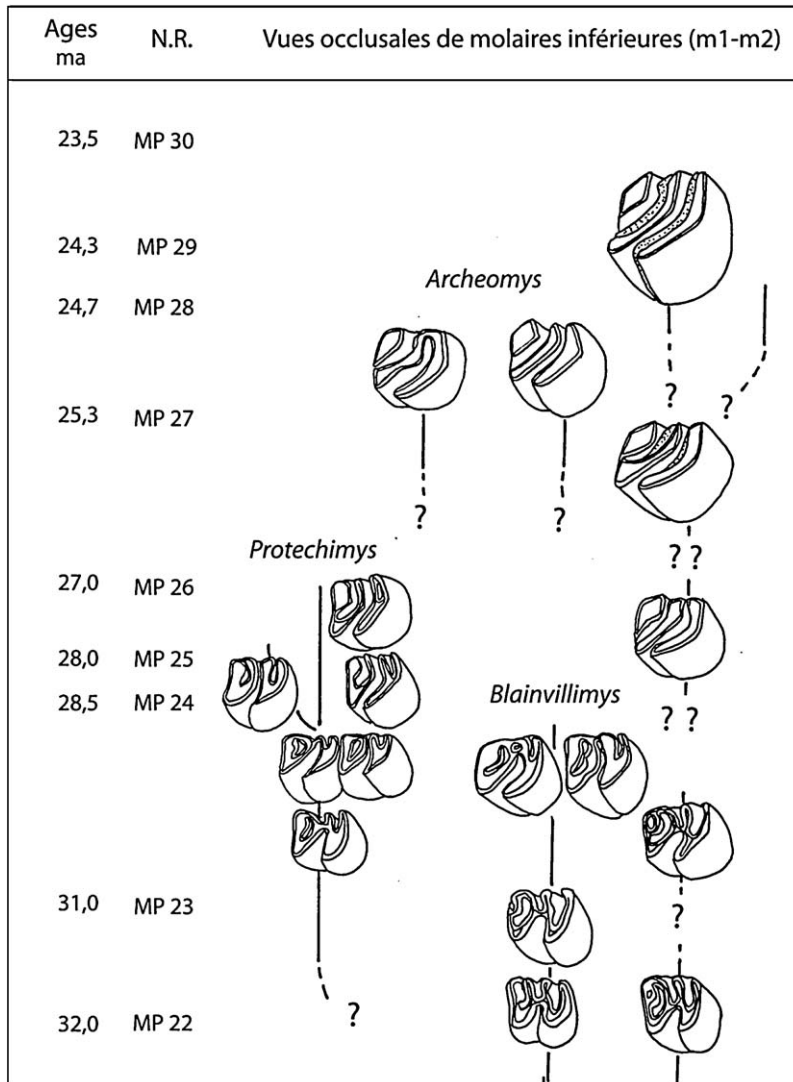


Fig. 5. Évolution parallèle du motif téniodonte (lamelles accolées, obliques, parallèles, séparées par des vallées sur toute la hauteur de la couronne) chez les Theridomyinae oligocènes *Archeomys*, *Blainvillimys* et *Protechimys*. L'analyse de la lignée des *Protechimys*, très bien documentée, montre qu'à partir d'un schéma des molaires inférieures de type *Blainvillimys*, on a tous les intermédiaires qui conduisent au schéma de type *Archeomys*. Au cours du Chattien (à partir de MP27) plusieurs lignées sont attribuées au genre *Archeomys* sur la base de leurs dents inférieures, mais se distinguent par la taille, l'inclinaison différente des bandes d'émail, et par la persistance plus ou moins constante de petits îlots labiaux sur les dents supérieures. La documentation étant dispersée, et beaucoup moins complète que pour *Protechimys*, il n'est pas impossible que des homoplasies aient faussé la perception actuelle de ces lignées.

Fig. 5. Parallel evolution of the teniodont pattern (oblique or parallel contiguous enamel lamellae separated by valleys along the entire height of the crown) in the Oligocene Theridomyinae *Archeomys*, *Blainvillimys* and *Protechimys*. The analysis of the very well documented *Protechimys* lineage, shows that all intermediaries are known from a pattern of lower molars of the *Blainvillimys* type, to the *Archeomys* pattern. During the Chattian (from MP27 and up) several lineages are attributed to the genus *Archeomys* on the basis of their lower teeth, but they differ by their upper teeth in size, in the inclination of their enamel lamellae, and in the more or less constant occurrence of small buccal islands. The documentation being scattered and far less complete than for *Protechimys*, it is not impossible that parallel evolution resulted in homoplasy distorting the present recognition of the lineages.

leur morphologie se modifier, puis étendre leur répartition. Pourra-t-on documenter ces phénomènes ? Si les liens directs « ancêtres » - « descendants » entre assemblages fossiles, traités en tant qu'espèces, n'ont qu'une très faible probabilité d'être documentés et suivis pas à pas, un fait d'observation demeure : l'évidence d'un côté, de variations morphologiques ordonnées – les tendances évolutives – et de l'autre, de nombreux cas de stabilité morphologique (stase). Comment expliquer les tendances en l'absence de preuves directes apportées par les fossiles ?

Ici, les études d'évo-dévo présentent un intérêt majeur et deux groupes de rongeurs occupent le devant de la scène, les rats et souris (Murinae) et les campagnols (Arvicolinae). Les premiers ont l'avantage de fournir une espèce modèle avec la souris grise (*Mus musculus*), les seconds, une morphologie dentaire qui se prête aisément aux analyses morphométriques, et les deux groupes sont bien documentés à l'état fossile. Des recherches conduites récemment avec des Murinae ont permis de mettre en évidence que la variation des proportions des premières molaires supé-

rieures, estimée par analyse de leur contour, est commune aux espèces du groupe étudié quelles soient éteintes ou actuelles. Ce fait trouve son explication dans un héritage commun, celui des modalités du développement des dents. Cette propriété expliquerait qu'un environnement favorisant certains variants plutôt que d'autres entraînerait sur la durée une divergence morphologique de plus en plus forte (Arthur, 2002 ; Renaud et al., 1996). Les campagnols, en raison de leur grande diversité spécifique tant passée qu'actuelle, ont des dents dont la structure offre la possibilité d'élargir le champ d'application des modèles de développement établis à partir de la souris (Renvoisé et al., 2009). Il y a ici aussi une explication simple de la double polarité reconnue par les paléontologistes, polarité morphologique et polarité temporelle, qui est à la base de l'efficacité toujours démontrée des rongeurs et des mammifères en général, pour la datation des terrains cénozoïques.

Les études d'évo-dévo visent à comprendre les changements évolutifs qu'observe un paléontologue ou bien un zoologiste qui compare des espèces apparentées, à partir de ce que l'on peut connaître du développement des dents chez une espèce modèle, ces changements qui distinguent des espèces appartenant par exemple à des genres ou des familles différentes, sont qualifiés de macro-évolutifs. Il est admis depuis le début du xx^e siècle, en fonction de la relation nécessaire entre ontogenèse et phylogenèse (Hall, 2000), que les différences observées entre les morphologies adultes résultent de modifications de l'ontogenèse de l'espèce ancestrale. Ceci explique l'intérêt de recherches sur le développement des dents, recherche, tant descriptives, qu'expérimentales (Kangas et al., 2004 ; Kavanagh et al., 2007). D'autres se concentrent également sur des anomalies dentaires issues de souches mutantes sélectionnées et pouvant être reliées à des morphotypes particuliers connus dans le registre fossile, et impliqués dans des évolutions morphologiques parfois majeures (Charles et al., 2009a,b ; Kristenova et al., 2002). Les anomalies dentaires sont liées à des modifications génétiques qui, correspondant généralement à des pertes de fonctions de certains gènes impliqués dans l'ontogenèse, influent sur le nombre ou la forme des dents (Charles et al., 2009a, 2009b ; Peterkova et al., 2005). Cette nouvelle approche s'avère être une des rares à réconcilier les mécanismes biologiques et les patrons morphologiques qui incluent, entre autres, le matériel fossile. On retrouve ici, comme pour la relation entre ontogenèse et phylogenèse, la question du rôle des mutations dans l'origine des nouveautés que nous révèle l'étude de l'évolution. Deux options sont en effet possibles, comme le résume Arthur (2002) : ou la sélection naturelle n'exploite qu'une faible part de la variation disponible qui se fait dans n'importe quelle direction et à amplitude réduite, ou bien, la direction de la variation n'est pas quelconque et son amplitude peut être plus forte, car elle dépend pour l'essentiel de la nature même de l'organe considéré, la variation étant contrainte par la complexité même du développement de l'organe.

Bien que, pour l'instant, l'évo-dévo ne s'intéresse quasiment pas aux processus micro-évolutifs, la découverte de mutants qui correspondent à des changements morpholo-

giques « mineurs », pouvant correspondre à des variations intra ou interspécifique connues, apparaîtrait comme capitale pour la compréhension des phénomènes de spéciation chez les rongeurs, comme chez l'ensemble des mammifères actuels et disparus.

5. Conclusion

Spécialistes des rongeurs fossiles et spécialistes des actuels se sont rapprochés au cours de ces 50 dernières années, du fait que certains groupes de rongeurs offrent la possibilité d'études exigeant l'apport de la plupart des disciplines regroupées au sein des sciences de l'évolution. Ainsi, à la question « ce que le paléontologue appelle « espèce » correspond-il à l'espèce du biologiste, lorsque les rongeurs sont étudiés ? » la réponse avancée par L. Thaler en 1983 reste valable : « Les principes mêmes sur lesquels est fondé le concept d'espèce biologique font qu'il ne peut pas y avoir de solution générale au problème de son identification chez les fossiles. C'est groupe par groupe qu'il faut s'efforcer de trouver des critères, toujours indirects, permettant de cerner avec quelque sécurité la *biospecies*. Dans la plupart des cas, on n'y parviendra pas. La situation la plus favorable est celle des groupes bien représentés à la fois à l'état fossile et dans la nature actuelle... ». Effectivement, l'impulsion donnée par L. Thaler s'est révélée féconde et a permis de développer l'étude des modalités de l'évolution, les paléontologues ayant considérablement enrichi de par le monde la documentation fossile dans l'espace et le temps. Un certain nombre de secteurs géographiques (Europe, Amérique du Nord, Afrique du Sud, pour ne citer que les plus riches) apportent les matériaux nécessaires. L'analyse de la variabilité morphologique d'un matériel fossile sensé représenter une espèce dans un gisement donné, par le biais de méthodes biométriques, qu'elles soient simples ou très élaborées comme maintenant, est le seul moyen de s'assurer de la proximité entre le taxon éteint ainsi défini, et un taxon actuel. Ce préalable acquis, les paléobiodiversités pourront être comparées aux diversités locales dans l'objectif d'inférences paléoécologiques. L'attribution spécifique de populations fossiles issues de sites différents, même situés dans une aire géographique restreinte, soulèvera toujours des problèmes, car s'y ajoute l'incertitude sur la contemporanéité des gisements qui n'est établie en général qu'à quelques centaines de milliers d'années près dans le Cénozoïque. Ici encore, la nature présente et la variabilité de la population de référence de l'espèce éteinte serviront de référence, d'autant plus que les rongeurs fossiles étudiés appartiendront à des groupes actuels, eux-mêmes diversifiés.

Le paléontologue fournit des images de l'évolution qui se distribuent selon un petit nombre de motifs (les « patterns » des Anglo-Saxons). Celles-ci aident-elles à la compréhension des transformations morphologiques ? Suivre l'espèce dans le temps et l'espace reste un objectif toujours lointain. Les hiatus morphologiques entre espèces s'effacent parfois au point de ne plus pouvoir être interprétés quand la documentation s'enrichit et que l'échelle de temps se rétrécit. Passant du million d'années à la centaine de milliers d'années, voire à la dizaine de milliers d'années, les différences très faibles entre morphologies

qui accompagnent ce que l'on constate pour une espèce dans la nature actuelle deviennent impossibles à traiter. Comment reconnaître l'effet d'une fluctuation de climat sur les individus qui peuvent se déplacer et être remplacés par les membres d'une autre population de la même espèce, de celui consécutif à l'établissement d'un frein à l'hybridation entre populations ? En revanche, d'autres images restent spectaculaires, celles qui illustrent des transformations morphologiques orientées et que les lignées présentées plus haut illustrent au mieux. Même si les lignées ne documentent sûrement pas des liens directs ancêtres – descendants, du fait que la fossilisation a largement restreint la représentation des nombreux composants des espèces du passé et que l'histoire des populations n'est pas accessible, ces images doivent recevoir une explication.

Avec un registre paléontologique parfois très serré dans le temps et, pour les plus récentes paléo-espèces, des relations reconnues avec des espèces actuelles, les rongeurs fossiles présentent l'avantage d'un suivi temporel possible de l'histoire des faunes. Ainsi, modalités et rythmes évolutifs peuvent être analysés. Si les lignées fossiles permettent de suivre les transformations des patrons dentaires, il reste au paléontologue à en comprendre l'origine. Les dents des rongeurs occupent ici encore une place privilégiée dans l'étude des processus développementaux et génétiques, même si les études d'évo-dévo qu'elles suscitent n'en sont qu'à leurs débuts. Ainsi pour comprendre l'origine de la forme et aller au plus près des processus évolutifs, le modèle rongeur est aussi indispensable aux paléomammalogistes qu'aux biologistes.

Dans cet exposé, nous nous sommes restreints à la délimitation de l'espèce chez les rongeurs fossiles, en abordant leur utilisation pour décrire et comprendre les modalités évolutives. Mais les allers - retours avec différentes disciplines de la biologie (écologie, pour la reconstitution des paléoenvironnements, phylogénie moléculaire pour l'analyse des relations de parenté, morphométrie pour la définition des caractères, biogéographie et phylogéographie, etc.) sont nombreux et riches de potentialités. Enfin, le développement des études sur les rongeurs fossiles, et la réflexion sur la délimitation des espèces qui l'accompagne, ont aussi beaucoup profité du fort pouvoir de datation de ces fossiles. En effet, datations et corrélations sont fondées non seulement sur les classiques première et dernière apparitions des taxons, mais aussi sur les étapes des lignées évolutives étalonnées temporellement. Elles servent de référentiel biochronologique très efficace, que mettent encore en valeur les méthodes géologiques de datation (radiochronologie, magnétostratigraphie). Si les études paléobiologiques des rongeurs ont connu une forte expansion, les rongeurs n'ont pas encore dit leur dernier mot, et les perspectives ne manquent pas; exploration et découvertes de nouveaux gisements, avec de nouveaux taxons éclairant les relations phylogénétiques et paléobiogéographiques; développement des analyses morphofonctionnelles pour comprendre les radiations adaptatives; poursuite des études de génétique du développement pour approcher l'origine des formules et patrons dentaires.

Remerciements

Merci à Sylvie Agret de la plate-forme morphométrie de l'ISEM et à Lionel Hautier pour leur aide et leurs précieux conseils. Les auteurs ont aussi bénéficié des remarques constructives des relecteurs.

Publication ISEM n° 2010-089.

References

- Adaci, M., Tabuce, R., Mahboubi, M., Bensalah, M., Fabre, P.H., Hautier, L., Marivaux, L., Mebrouk, F., Lazzari, V., Otéro, O., Peigné, S., Tong, H., Jaeger, J.J., 2007. Nouveaux sites à vertébrés paléogènes dans la région des Gour Lazib et Glib Zegdou (Sahara Nord-occidental, Algérie). *C. R. Palevol* 6, 535–544.
- Aguilar, J.P., Michaux, J., 1987. Essai d'estimation du pouvoir séparateur de la méthode biostratigraphique des lignées évolutives chez les rongeurs néogènes ? *Bull. Soc. géol. France* III 6 (8), 1113–11124.
- Arthur, W., 2002. Biased embryos and evolution. In: Cambridge University Press, 248 p.
- Aslan, A., Behrensmeier, A.K., 1996. Taphonomy and Time Resolution of Bone Assemblages in a Contemporary Fluvial System: the East Fork River Wyoming. *Palaios* 11 (5), 411–421.
- Brunet-Lecomte, P., Chaline, J., 1990. Morphological evolution and phylogenetic relationships of the European ground voles (Arvicolidae Rodentia). *Lethaia* 24, 45–53.
- Butet, A., 1994. Nutritional conditions and annual fluctuations in *Apodemus sylvaticus* populations. *Russian Journal of Ecology* 25, 111–119.
- Chaline, J., 1966. Un exemple d'évolution chez les Arvicolidés (Rodentia) : les lignées *Allophaiomys*–*Pitymys* et *Microtus*. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. D* 263, 1202–1204.
- Chaline, J., 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Cahiers de Paléontologie Paris*, 410.
- Chaline, J., 1974. Palingénèse chez les Campagnols (Arvicolidae, Rodentia). *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* 278, 437–440.
- Chaline, J., 1990. An approach to studies of fossil arvicolids. In: Fejfar, O., Heinrich, W.D. (Eds.), *International Symposium on the evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, Prague, pp. 45–84.
- Chaline, J., Thaler, L., 1977. Les problèmes de l'espèce chez les rongeurs : approche biologique et approche paléontologique. Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Soc. Zool. Fr* 2, 359–381.
- Charles, C., Lazzari, V., Tafforeau, P., Schimmang, T., Tekine, M., Klein, O., Viriot, L., 2009a. Modulation of Fgf3 dosage in mouse and men mirrors evolution of mammalian dentition. *PNAS* 106, 22364–22368.
- Charles, C., Pantalacci, S., Tafforeau, P., Headon, D., Laudet, V., Viriot, L., 2009b. Distinct impacts of Eda and Edar losses of function on mouse dentitions. *PLoS ONE* 4, e4985.
- Comte, B., 1985. Éléments nouveaux sur l'évolution des genres *Eucricetodon* et *Pseudocricetodon* (Eucricetodontinae, Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. *Palaeovertebrata* 15, 1–69.
- Comte, B., Vianey-Liaud, M., 1989. Eomyidae (Rodentia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. *Palaeontographica Stuttgart A* 209 (1–4), 33–91.
- Darviche, D., Orsini, P., 1982. Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques : *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. *Mammalia* 46, 205–217.
- Dauphin, Y., Kowalski, K., Denys, C., 1994. Assemblage Data and Bone and Teeth Modifications as an Aid to paleoenvironmental Interpretations of the Open-Ait Pleistocene Site of Tighenif (Algeria). *Quaternary Research* 42, 340–349.
- Gaudry, A., 1896. Essai de paléontologie scientifique. Masson, 230 p.
- 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. Sci., Paris Ser. D* 280, 967–967.
- Hall, B., 2000. Balfour, Garstang and de Beer. The First Century of Evolutionary Embryology. *Amer. Zool.* 40, 718–728.
- Happold, D.C.D., 2001. Ecology of African Small Mammals. Recent research and perspectives. *African Small Mammals*. In: *Proceedings of the 8th International Symposium of African Small Mammals*. IRD Editions, Paris, pp. 375–414.
- Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein, M., 2009. Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution. Syllepse Edit., 1102.
- Herrmann, N., 2002. Food-specialization and structural parameters of dental patterns of Arvicolinae (Rodentia, Mammalia). *Senckenbergiana Lethaea* 82, 153–165.

- Kangas, A., Evans, A., Thesleff, I., Jernvall, J., 2004. Nonindependence of mammalian dental characters. *Nature* 432, 211–214.
- Kavanagh, K., Evans, A., Jernvall, J., 2007. Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. *Nature* 449, 427–432.
- Kowalski, K., 1974. Middle Oligocene Rodents from Mongolia. Results of the Polish – Mongolian expeditions. Part V. *Paleontologia Polonica* 30, 147–178.
- Kowalski, K., Rzebik Kowalska, B., 1991. Mammals of Algeria. Polish Academy of Sciences. Ossolineum, 370.
- Kristenova, P., Peterka, M., Lisi, S., Gendrault, J.L., Lesot, H., Peterkova, R., 2002. Different morphotypes of functional dentition in the lower molar region of tabby (EDA) mice. *Orthodontics and craniofacial research* 5, 205–214.
- Legendre, S., 1986. Analysis of Mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of Southern France. *Palaeovertebrata* 16 (4), 191–212.
- Legendre, S., 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène MP25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn et Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. *Palaeontographica A* 236 (1–6), 327–343.
- Lherminier, P., 2009. Le mythe de l'espèce. *Ellipses*, 239.
- Lherminier, P., Solignac, M., 2005. De l'espèce. Syllepse Edit., 694.
- Lindsay, E., 1978. *Eucricetodon asiaticus* (Matthew et Granger, 1923) an Oligocene Rodent (Cricetidae) from Mongolia. *J. Paleont.* 52, 590–595.
- Marivaux, L., Adaci, M., Bensalah, M., Gomes Rodrigues, H., Hautier, L., Mahboubi, M., Mebrouk, F., Tabuce R., Vianey-Liaud, M., (in press). Zegdomyidae (Rodentia, Mammalia), the stem animaluroid rodents from the Early to Middle Eocene of Algeria (Gour Lazib, Western Sahara): new dental evidence. *Journal of Systematic Palaeontology*.
- Matthew, W.D., Granger, G., 1923. Nine new rodents from the Oligocene of Mongolia. *Amer. Mus. Novitates*, 102, 1–10.
- Mayr, E., 1993. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York, 382 p.
- Mayr, E., 2001. What evolution is. Basic Books, New York, 318 p.
- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., Kaiser, T.M., 2007. Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabánya. Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *J. Hum. Evol.* 53, 331–349.
- Michaux, J.L., Pasquier, L., 1974. Dynamique des populations de mulots (Rodentia *Apodemus*) en Europe durant le Quaternaire. Premières données. *Bull. Soc. geol. France*, 431–439.
- Mödden, C.M., Vianey-liaud, M., 1997. The upper Oligocene tribe Archeomyini (Theridomyidae, Rodentia, Mammalia): systematics and biostratigraphy. In: Aguilar, J.P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), BIO-CHROM, Montpellier, Avril 1997, pub. Mémoires Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier 21., pp. 361–374.
- Montuire, S., Girard, C., 1998. Adaptation to environmental changes: communities need more time than species. *Paläont. Zeitschrift* 72, 241–248.
- Peterkova, R., Lesot, H., Viriot, L., Peterka, M., 2005. The supernumerary cheek tooth in tabby/EDAmice: a reminiscence of the premolar in mouse ancestors. *Archives of Oral Biology* 50, 219–225.
- Renaud, S., Michaux, J., Jaeger, J.J., Auffray, J.C., 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia Muridae) molars: non progressive evolutionary pattern in gradual lineage. *Paleobiology* 22, 255–265.
- Renaud, S., Michaux, J., Schmidt, D.N., Aguilar, J.P., Mein, P., Auffray, J.C., 2005. Morphological evolution, ecological diversification and climate change in rodents. *Proc. R. Soc. B* 272, 609–617.
- Renaud, S., Auffray, J.C., Michaux, J., 2006. Conserved phenotypic variation patterns, evolution along lines of least resistance, and departure due to selection in fossil rodents. *Evolution* 60, 1701–1717.
- Renvoisé, E., Evans, A., Jebrane, A., Labrue, C., Laffon, R., Montuire, S., 2009. Evolution of mammal tooth patterns: new insights from a developmental prediction model. *Evolution* 63, 1327–1340.
- Rinderknecht, A., Blanco, R.E., 2008. The largest fossil rodent. *Proc. Roy. Soc. B* 275 (1637), 923–928.
- Samadi, S., Barberousse, A., 2009. Notion : espèce 155–174. Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution. In: Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein, M. (Eds.), Syllepse Edit., 1102 p.
- Schlosser, M., 1884. Die Näger des europäischen Tertiär. *Paleontographica* 31, 223–328.
- Schmidt-Kittler, N., Vianey-Liaud, M., 1987. Morphometric analysis and evolution of the dental pattern of the genus *Issiodoromys* (Theridomyidae Rodentia) of the European Oligocene as a key to its evolution. *Proc. Konink. Neder. Akad. Wetensch. B* 90 (3), 281–306.
- Simpson, G.G., 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York, 247p.
- Thaler, L., 1966. Les rongeurs fossiles du Bas – Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, NSC XVII, 295.
- Thaler, L., 1983. Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives. In: Chalaine, J. (Ed.), Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Evolution Biologique. Coll. Internat, CNRS 330 (1983), pp. 327–335.
- Thaler, L., 1986. Approche paléontologique et génétique de l'évolution des rongeurs. *Comptes rendus (série générale)* 3 (2), 105–120.
- Tougaard, C., Brunet-Lecomte, P., Fabre, M., Montuire, S., 2008. Evolutionary history of two allopatric *Terricola* species (Arvicolinae Rodentia) from molecular, morphological, and palaeontological data. *Biol. J. Linn. Soc.* 93, 309–323.
- Vianey-Liaud, M., 1976. Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Éocène supérieur à l'Oligocène inférieur en Europe occidentale. *Palaeovertebrata Montpellier* 7 (1–2), 1–115.
- Vianey-Liaud, M., 1979. Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. *Palaeontographica A* 166 (4–6), 136–236.
- Vianey-Liaud, M., 1991. Les rongeurs de l'Eocène terminal et de l'Oligocène comme indicateurs de leur environnement. *Pal. Pal. Pal.* 85, 15–28.
- Vianey-Liaud, M., 1998. La radiation des Theridomyinae (Rodentia) à l'Oligocène inférieur: modalités et implications biochronologiques. *Geologica et Paleontologica, Marburg* 32, 253–285.
- Vianey-Liaud, M., 2009. Diversité, datation et paléoenvironnement de la faune de mammifères oligocène de Cavalé (Quercy, SO France): contribution de l'analyse morphométrique des Theridomyinae (Mammalia, rodentia). *Geodiversitas* 31 (4), 909–941.
- Vianey-Liaud, M.M., Jaeger, J.J., Hartenberger, J.L., Mahboubi, M., 1994. Les rongeurs de l'Eocène d'Afrique Nord-Occidentale (Glib Zegdou (Algérie) et Chambi (Tunisie)) et l'origine des Anomaluridae. *Palaeovertebrata* 23 (1–4), 93–118.
- Vianey-Liaud, M., Comte, B., Lévêque, F., 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène MP25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés: Rongeurs. *Palaeontographica A* 236 (1–6), 257–326.
- Vianey-Liaud, M., Schmidt-Kittler, N., Marivaux, L., 2006. The Tataromyinae (Ctenodactylidae, Rodentia) from the Oligocene of Ulanatal (Inner Mongolia, China). *Palaeovertebrata Montpellier* 34 (3–4), 111–206.
- Vianey-Liaud, M., Legendre, S., 1986. Les faunes des phosphorites du Quercy: principes méthodologiques en paléontologie des mammifères; homogénéité chronologique des gisements de mammifères fossiles. *Eclogae geol. Helv., Bâle* 79 (3), 917–944.
- Vianey-Liaud, M., Marandat, B., 1999. Les phosphatières du Quercy: un immense intérêt paléontologique. *Spelunca* 73, 30–36.
- Vianey-Liaud, M., Michaux, J., 2003. Evolution « graduelle » à l'échelle géologique chez les rongeurs fossiles du Cénozoïque européen. *C. R. Palevol* 2, 455–472.
- Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. Mammal Species of the World. In: A Taxonomic and Geographic Reference, 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.