



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

## Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com



## Windows into deep time – Cenozoic faunal change in long continental records of Eurasia



### *Fenêtres dans les profondeurs du temps – Changements faunistiques cénozoïques dans de longs registres continentaux eurasiens*

#### Prologue

*This thematic issue*

Well before the publication of his evolutionary theory, Charles Darwin was aware that geologists and paleontologists would be strong critics, and for good reasons. The theory postulated that innumerable intermediate links between different organisms must have existed, and in Darwin's time transitional fossil forms were unknown, posing "...the most obvious and gravest objection which can be urged against my theory" (Darwin, 1859: 279–280). However, he was able to overcome this criticism with a categorical argumentation on the incompleteness of the fossil record that occupied a whole chapter of his most famous work. Darwin viewed the record "...as a history of the world imperfectly kept [...] only here and there a short chapter has been preserved, and of each page, only here and there a few lines" (Darwin, 1859: 310–311). With the increasing paleontological sampling that followed, some of those "intermediate links" would ultimately be discovered, thus providing extraordinary support to the theory. However, the fact that the fossil record is incomplete is undeniable, and this is especially clear for terrestrial ecosystems. As a consequence of such patchiness, the fossil record of terrestrial animals (such as mammals) is patchy as well. In order to reconstruct their evolutionary history, we depend on combining data from a number of localities isolated in time, and often geographically distant from one another. The locality is the basal unit in mammal paleontology, and some localities are so renowned, their names have almost mythical meaning in the field. Messel, Rancho La Brea, Sansan, Can Llobateres, to name but a few, are widely known. Such localities dominate our thinking. Yet, a locality represents only a short period in the vast geological history from a given place. Therefore, as Darwin said, the history of the world is not only recorded in a book of which only a few chapters have been preserved, but it is also

#### Avant-propos

*Ce fascicule thématique*

Bien avant la publication de sa théorie sur l'Évolution, Darwin savait qu'il aurait des critiques sévères de la part des géologues et paléontologistes, et pour de bonnes raisons. Cette théorie postulait que d'innombrables liens intermédiaires devaient avoir existé entre différents organismes et, à l'époque de Darwin, les formes fossiles transitionnelles étaient inconnues, ce que Darwin considérait comme « l'objection la plus évidente et la plus grave qui soit à l'encontre de sa théorie » (Darwin, 1859 : 279–280). Cependant, il fut capable de surmonter cette critique, avec une argumentation catégorique sur un enregistrement fossile incomplet qui occupe un chapitre entier de son plus célèbre travail. Darwin considérait ce registre comme « une histoire du monde imparfaitement conservée [...] dont seulement ici ou là un chapitre court a été préservé, et sur chaque page subsistent çà et là quelques lignes » (Darwin, 1859 : 310–311). Avec l'augmentation de l'échantillonnage paléontologique qui a suivi, certains de ces « liens intermédiaires » ont finalement été découverts, en fournissant des preuves extraordinaires à la théorie. Cependant, le fait que le registre fossile fût incomplet était indéniable, et particulièrement clair dans le cas des écosystèmes terrestres. La conséquence de cet ensemble fait de pièces éparses est que l'enregistrement fossile des animaux terrestres (tel que celui des mammifères) est, lui aussi, fait d'éléments épars. Pour reconstituer leur histoire évolutive, il faut combiner des données en provenance de nombre de localités isolées dans le temps et souvent distantes géographiquement les unes des autres. La localité est l'unité de base dans l'étude de la paléontologie des mammifères et certaines de ces localités sont très renommées et ont parfois une signification mythique sur le terrain. Ainsi, Messel, Rancho La Brea, Sansan, Can Llobateres, pour n'en nommer que quelques-unes, sont célèbres. De telles

“written in a changing dialect” (Darwin, 1859: 310). Particularly as modern paleontology is more and more interested in the dynamics of faunal change and responses to environmental and ecological shifts, we can expect little from scattered dots on the globe, no matter how valuable their records are.

The most obvious and simple solution is to gather the data from all these spots in a database. The earliest attempts date back to the 19th century, and were published shortly after Darwin’s work (Phillips, 1860). However, databases would not become popular until the 1970s and 1980s, when they were used to investigate changes in diversity, biotic composition, origination and extinction throughout life’s history (e.g., Benton, 1985; Raup, 1972; Raup and Sepkoski, 1982, 1986; Sepkoski, 1981; Sepkoski and Miller, 1985). Early databases were compiled from published literature by small teams and required years to assemble and correct the raw data (e.g., Sepkoski, 1982, 1992). At the same time, teams working in rich fossiliferous areas started building large databases to conduct similar analyses at a more local scale (e.g., Barry et al., 1985, 1991). Still, paleontological databases would not become commonplace until the advent of the Internet by the later 1990s. By then, major databases were compiled with the aid of many contributors from multiple countries, and the data were made public for download. Popular databases currently include the NOW (‘New and Old Worlds’; previously ‘Neogene Old World’) database of fossil mammals (Fortelius, 2015), created in 1996, or the Paleobiology Database (<https://www.paleobiodb.org/cgi-bin/bridge.pl>), which comprises global data on fossil organisms from all times and was created in 1998. The analysis of such huge datasets allows for the study of large-scale evolutionary and ecological patterns, but there are some drawbacks. The quality of the data is uneven and the ages of most sites are poorly constrained, so only a rough correlation to unequal time periods on the scale of one million years, or in the best cases to regional biozones, is available. There may be some circularity in the logic when the fossils themselves are used for age assessment. Such pitfalls imply that at present only a relatively coarse temporal resolution can be achieved, so that the analyses will not detect patterns occurring at finer time scales.

Fortunately, the fossil record is not only isolated localities around the globe. Long and continuous local to regional records do exist and have proven to be particularly valuable sources of information for the analysis of patterns occurring at shorter time scales. Various basins all over the world have provided sections with multiple localities in superposition, and the means to correlate different sections within the basin. This allows for a detailed record of the local faunal changes. Moreover, such sections are often suitable for magnetostratigraphical correlation, not only providing accurate dates for the section at hand, but also allowing long distance correlations with other basins and with known global events. In the best cases, dating accuracy allows for the study of patterns occurring at the scale of 100,000 years. The analysis of such sections is arduous, but dedicated research teams all over

localités dominant nos pensées. Jusqu’à présent, une localité ne représente qu’une courte période dans la vaste histoire géologique d’un emplacement donné. C’est pourquoi, comme le disait Darwin, l’histoire du monde n’est pas seulement enregistrée dans un livre dont seuls quelques chapitres ont été préservés, mais elle est aussi « écrite dans un dialecte changeant » (Darwin, 1859, 310). En particulier, comme la paléontologie moderne s’intéresse de plus en plus à la dynamique du changement faunique et aux réponses aux dérives environnementales et écologiques, nous ne pouvons attendre que peu, à partir d’exemples dispersés à la surface du globe, quelle que soit l’utilité de ces enregistrements épars.

La solution la plus évidente et la plus simple est de rassembler toutes les données provenant de ces différents points dans une base de données. Les plus anciennes tentatives datent du XIX<sup>e</sup> siècle et furent publiées peu après le travail de Darwin (Phillips, 1860). Néanmoins, les bases de données ne devinrent connues que dans les années 1970 et 1980, lorsqu’elles furent utilisées pour l’investigation des changements dans la diversité, la composition biotique les origines et extinctions au cours de l’histoire de la vie (e.g., Benton, 1985 ; Raup, 1972 ; Raup et Sepkoski, 1982, 1986 ; Sepkoski, 1981 ; Sepkoski et Miller, 1985). Les bases de données anciennes ont été compilées à partir de la littérature publiée par de petites équipes et ont nécessité des années pour qu’on puisse assembler et corriger les données brutes (Sepkoski, 1982, 1992). Au même moment, des équipes travaillant sur de riches zones fossilifères commençaient à bâtir de grandes bases de données, pour effectuer des analyses similaires à une échelle plus locale (Barry et al., 1985, 1991). Toutefois, les bases de données paléontologiques ne devaient pas devenir courantes jusqu’à l’avènement de l’Internet dans les années 1990. Ensuite, des bases de données majeures furent compilées avec l’aide de multiples contributeurs de nombreuses régions et les données furent rendues publiques pour le téléchargement. Les bases de données connues comportent couramment la base de données NOW (« New and Old World » ; précédemment « Neogene Old World ») pour les mammifères fossiles (Fortelius, 2015), créée en 1996, ou la « Paleobiology Database » (<https://www.paleobiodb.org/cgi-bin/bridge.pl>), qui comporte des données globales sur les organismes de toutes les périodes et fut créée en 1998. L’analyse de telles banques de données énormes permet l’étude de modalités évolutives et écologiques à grande échelle, mais comporte quelques inconvénients. La qualité des données est inégale et les âges des différents sites sont difficilement contraints. De telle sorte que seule une corrélation grossière pour des périodes de temps inégales, à l’échelle d’environ 1 Ma, ou, dans les meilleurs cas, pour des biozones régionales, est disponible. Il peut y avoir une certaine circularité dans la logique, lorsque les fossiles eux-mêmes sont utilisés pour la détermination de l’âge. De tels pièges impliquent qu’actuellement, seule une résolution temporelle relativement grossière peut être établie, si bien que les analyses ne peuvent détecter des modalités qui s’observent à une échelle de temps plus fine.

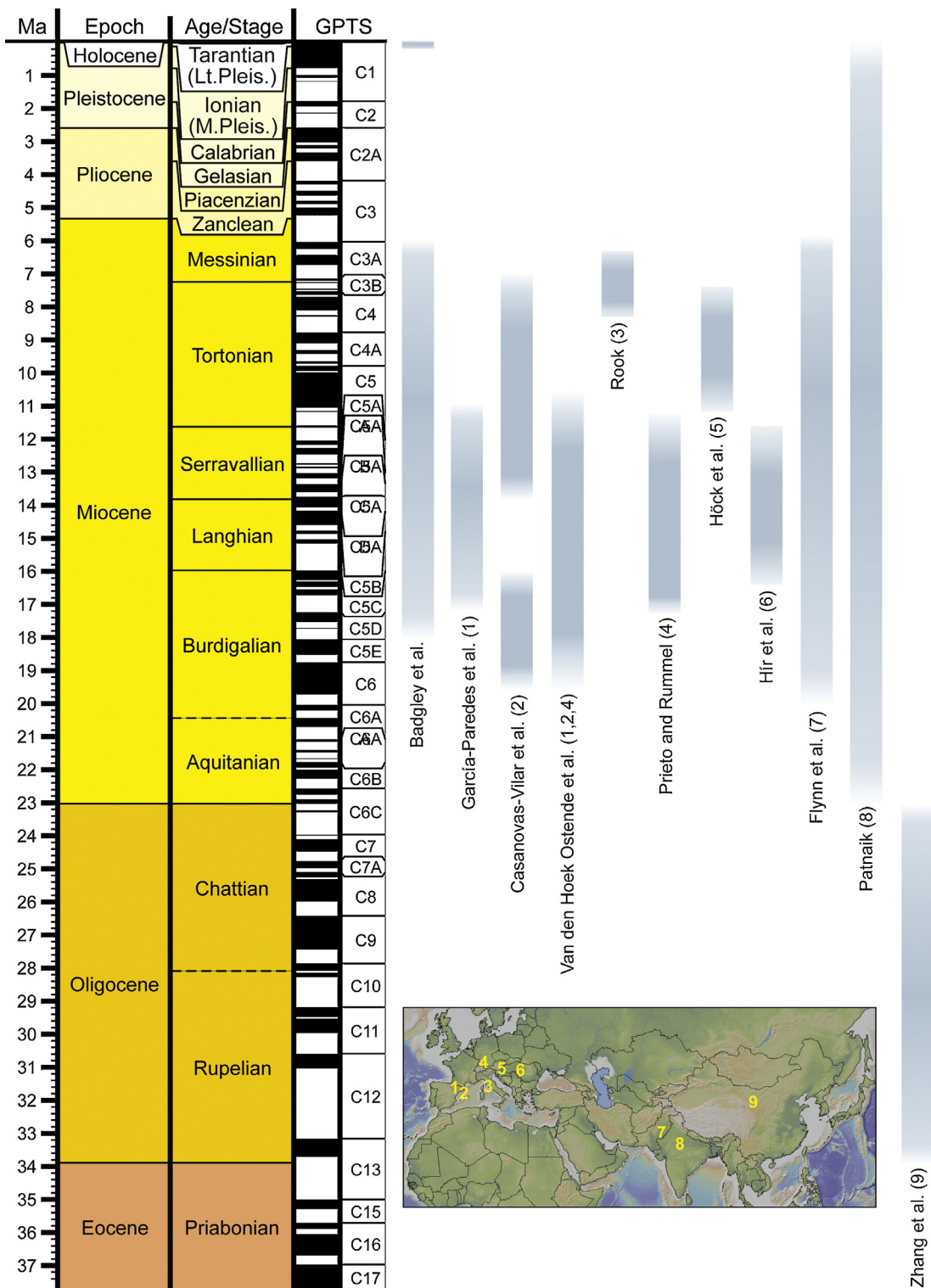
the world have meticulously recorded the data from their study area in multidisciplinary projects, in some cases spanning decades of work. As a result, we are no longer dependent on only isolated points that provide disconnected glimpses of short episodes, but have true windows into deep time, providing insight in the development of entire ecosystems from the past. These windows, of course, come with some costs, as they present a geographically limited view. But the high resolution allows us to integrate into our view more isolated localities in the same biogeographic region. Within a sea of data, these windows provide the anchors around which we can build a moving picture.

Finally, it is of great interest to relate scattered windows in their temporal and geographical context, as the similarities and differences between coetaneous records may also reveal patterns occurring at larger scales. For that reason two of us (ICV and LJF) organized a symposium entitled “Windows into deep time: dynamics of faunal change in long continental successions” in the frame of the 12th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists (EAVP) held at Torino (Piedmont, Italy) in June, 2014. This symposium brought together presentations showing the progress made in a selection of exceptional records from the Cenozoic of all Eurasia and at the same time offered an excellent opportunity to discuss the recent advances and the potential of the study of such records. The idea of compiling a thematic issue related to that symposium came naturally after realizing that the number of such records had dramatically increased. Furthermore, at the same time, our knowledge of classical study areas, such as the Siwaliks of Pakistan or the Calatayud-Montalbán Basin of Spain, had notably improved. Only some stages of this progress had already been published in the recent literature, either as journal papers, special issues (e.g., [Badgley and Beherensmeyer, 1995](#); [Freudenthal, 1988](#)) or book chapters (e.g., [Agustí et al., 1999](#); [Bernor et al., 1996](#); [Lindsay et al., 1990](#); [Wang et al., 2013](#)), but information on so many different records had never been compiled into a single volume. With this in mind, we asked the contributors to provide short papers that summarized all aspects of these exceptional records, from the geological setting and chronology to the dynamics of faunal change. The goal was to assemble works that could be useful to any paleontologist interested in excellent Cenozoic continental records in Eurasia. We hope that this issue is a starting point for related research and offers updated information for the regions considered.

This thematic issue includes eleven contributions that cover a broad geographical range, from the Iberian Peninsula to China ([Fig. 1](#)). Most works focus on the Neogene, particularly the Miocene, with one contribution concerning a rich Oligocene section ([Zhang et al., 2016 in this issue](#)). The contributions are arranged into four sections, the first one showing the potential of this kind of record for generating ecological and evolutionary hypotheses, and the remaining three devoted to broad regions: the Mediterranean, central Europe and Asia.

Heureusement, l'enregistrement fossile ne concerne pas que des localités isolées autour du globe. Des enregistrements longs et continus, locaux à régionaux, existent, et il a été prouvé qu'ils constituent des sources d'information particulièrement valables, pour l'analyse de modalités développées à de plus courtes échelles de temps. Des bassins variés à travers le monde ont fourni des sections avec de multiples localités superposées et le moyen de corrélérer différentes sections au sein d'un même bassin. Ceci permet un enregistrement détaillé des changements fauniques locaux. En outre, de telles sections conviennent pour la corrélation magnéto-stratigraphique, ne fournissant pas seulement des dates précises pour la section étudiée, mais permettant aussi des corrélations à longues distances avec d'autres bassins et des événements globaux. Dans les meilleurs des cas, la précision de la datation permet l'étude de modalités à l'échelle de 100 000 ans. L'analyse de telles sections est ardue, mais des équipes dédiées à ce type de recherches de par le monde ont méticuleusement enregistré les données de leur zone d'étude dans des projets multidisciplinaires, qui, dans certains cas, couvrent des décades de travail. Le résultat est que nous ne sommes plus dépendants des seules localités isolées qui apportent des coups d'œil déconnectés sur des épisodes courts, mais que nous disposons de vraies fenêtres dans les profondeurs du temps, fournissant un regard sur le développement, depuis le passé, d'écosystèmes entiers. Ces fenêtres ont un coût, puisqu'elles donnent une vision géographiquement limitée. Mais la haute résolution permet d'intégrer dans nos observations des localités plus isolées dans la même région biogéographique. Dans un océan de données, ces fenêtres fournissent des ancrages autour desquelles peut être construite une image mouvante.

Finalement, il est de grand intérêt de considérer des fenêtres dispersées dans leur contexte géographique et temporel, puisque les similarités et différences entre des enregistrements contemporains peuvent révéler des modalités développées à plus grandes échelles. Pour cette raison, deux d'entre nous (ICV et LJF) ont organisé un symposium intitulé « Fenêtres dans les profondeurs du temps : dynamique des changements fauniques dans de longues successions continentales » dans le cadre de la XII<sup>e</sup> réunion annuelle de l'Association européenne des paléontologistes des vertébrés (EAVP), qui s'est tenue à Turin (Piémont, Italie) en juin 2014. Ce symposium a réuni une série de présentations montrant les progrès réalisés dans une sélection de registres exceptionnels dans le Cénozoïque de toute l'Eurasie et, en même temps, a offert l'opportunité de discuter des récentes avancées et du potentiel que constitue l'étude de ces registres. L'idée de compiler un fascicule thématique en guise d'actes du symposium nous est venue naturellement, après avoir réalisé que le nombre de tels enregistrements avait visiblement augmenté. En outre, au même moment, notre connaissance des zones d'étude classiques, telles que les Siwaliks au Pakistan ou le Bassin Calatayud-Montalbán en Espagne, avaient beaucoup progressé. Et seules certaines étapes de ces progrès ont été publiées dans la littérature récente, sous forme, soit d'articles de périodiques, soit de fascicules spéciaux (e.g., [Badgley et Behrensmeier, 1995](#) ; [Freudenthal, 1988](#)), ou de chapitres de livres (e.g., [Agustí et al., 1999](#) ; [Bernor](#)



**Fig. 1.** Time interval and geographical range covered by the contributions to this thematic issue (see main text for further details). Numbers next to author names refer to areas indicated on the map. Geological Time Scale (2012) produced with TSCreator (<http://www.tscreator.org>), base map from GeoMapApp (<http://www.geomapp.org>).

**Fig. 1.** Intervalle de temps et aire géographique couvertes par les contributions à ce numéro thématique (voir texte principal pour plus de détails). Les numéros à côté de noms d'auteurs se réfèrent aux zones indiquées sur la carte. L'échelle du temps géologique (2012) a été produite avec TSCreator (<http://www.tscreator.org>). Fond de carte de GeoMapApp (<http://www.geomapp.org>).

### *The role of long fossil records in ecological and evolutionary theory*

The first part may well be entitled “What can you do with a long fossil record?” and serves as a perfect introduction to this issue. It includes a single paper by [Badgley et al. \(2016 in this issue\)](#) that studies the role of climatic changes and geographical barriers, such as mountain ranges, in the dynamics of mammalian faunas. This is a hypothesis-testing work; it proposes different biogeographic scenarios with expected ecological and evolutionary changes for each case. From that starting point, the validity of the hypothesis is assessed using three examples of the mammalian fossil record: Miocene faunas of Pakistan and Spain, and the Quaternary of South Africa. [Badgley et al. \(2016 in this issue\)](#) nicely exemplify the potential of long continental records for examining macroecology and macroevolution.

#### *Mediterranean*

This section includes four papers dealing with the Iberian and Italian peninsulas. [García-Paredes et al. \(2016 in this issue\)](#) provide a complete overview of the well-known mammal record of the Calatayud-Montalbán Basin, in East-central Spain. This record ranges from the Early to the beginning of the late Miocene, and has served for the definition of the Ramblian and Aragonian land mammal ages. It has been studied for more than 60 years and its extremely rich micromammal record with excellent time control stands out as the best in Europe. This work introduces the detailed local biostratigraphy and also shows the correlation between the major changes in the small mammal faunas and Miocene global climatic events. [Casanovas-Vilar et al. \(2016 in this issue\)](#) review the similarly long record of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia, Spain), the type area for the Vallesian land mammal age of the late Miocene. This record covers almost the entire Miocene and is rich in both small and large mammals. This work provides updated information on the local biostratigraphy, particularly for the late Aragonian and the Vallesian, and significant improvements on the chronology of many sites. In addition, Vallesian diversity dynamics are studied taking into account the biases introduced by uneven sampling throughout the succession. The results question the timing and severity of the so-called “Vallesian Crisis”, a regional extinction event that implied the disappearance of many forest-adapted taxa at around 9.7 Ma. In their turn, [Van den Hoek Ostende et al. \(2016 in this issue\)](#) focus their attention in the insectivores, comparing the record across Iberian basins and to sequences of central Europe. This work shows that the Miocene insectivore faunas of Iberia are repeated subsets of those of central Europe. Most taxa appear earlier in central Europe and survive later there than in the Iberian Peninsula. The authors relate this pattern to the preference of insectivores for humid environments, which were more widespread and stable in central Europe during the Miocene. The paper by [Rook \(2016 in this issue\)](#) presents a unique case study. The Baccinello–Cinigiano Basin is the only long-term record from an insular ecosystem, namely the archipelago that during the late Miocene existed in what is now southern Tuscany (Italy). This record

[et al., 1996](#) ; [Lindsay et al., 1990](#) ; [Wang et al., 2013](#)). Mais ces informations sur des registres si nombreux, et si différents, n’avaient jamais été compilées dans un volume unique. Avec cette idée en tête, nous avons demandé aux contributeurs d’écrire des articles courts qui résument tous les aspects de ces registres exceptionnels, depuis leur contexte géologique et chronologique jusqu’à la dynamique des changements fauniques. Le but était de rassembler des travaux qui puissent être utiles à tout paléontologiste intéressé par d’excellents registres cénozoïques continentaux en Eurasie. Nous espérons que ce fascicule thématique soit un point de départ pour la recherche concernée et offre une information actualisée sur les régions considérées.

Ce fascicule thématique comporte 11 contributions, qui couvrent un large champ géographique, depuis la péninsule Ibérique jusqu’à la Chine ([Fig. 1](#)). La plupart des travaux sont focalisés sur le Néogène, et plus particulièrement le Miocène, avec une seule contribution concernant une riche coupe oligocène ([Zhang et al., 2016 dans ce numéro](#)). Les contributions sont organisées en quatre parties, la première montrant le potentiel de ce type de registre pour proposer des hypothèses écologiques et évolutives, et les trois autres relatives à trois vastes régions : la Méditerranée, l’Europe centrale et l’Asie.

#### *Rôle des longs registres fossiles dans la théorie écologique et la théorie de l’Évolution*

La première section pourrait bien s’intituler « Que pouvons-nous faire d’un long registre fossile ? » et sert d’introduction parfaite à ce fascicule. Elle comporte un article unique de [Badgley et al. \(2016 dans ce numéro\)](#), qui étudie le rôle des changements climatiques et des barrières géographiques, telles les chaînes de montagnes, dans la dynamique des faunes mammaliennes. Ceci est un travail testant une hypothèse ; il propose différents scénarios, avec des changements écologiques et évolutifs attendus pour chaque cas. À partir de ce point de départ, la validité des hypothèses repose sur trois exemples de registre mammalien fossile : faunes miocènes du Pakistan et d’Espagne et faune quaternaire d’Afrique du Sud. [Badgley et al. \(2016 dans ce numéro\)](#) expliquent très bien le potentiel que représentent de longs registres continentaux pour l’examen de la macro-écologie et de la macro-évolution.

#### *Méditerranée*

Cette section comporte quatre articles relatifs aux péninsules Ibérique et Italienne. [García-Paredes et al. \(2016 dans ce numéro\)](#) fournissent une vue d’ensemble complète sur le registre mammalien bien connu du bassin Calatayud-Montalbán, dans le Centre-Est de l’Espagne. Le registre s’étend du début du Miocène inférieur jusqu’au début du Miocène supérieur et a servi à la définition des âges Ramblien et Aragonien des mammifères continentaux. Il a été étudié depuis plus de 60 ans et sa richesse en micromammifères, avec un excellent contrôle du temps, le désigne comme le meilleur d’Europe. Le travail introduit la biostratigraphie locale détaillée et montre la corrélation entre les changements majeurs dans les faunes de petits mammifères et les événements climatiques globaux au

is well known for having yielded the great ape *Oreopithecus bambolii* accompanied by a set of endemic mammals that includes large-sized rodents and unique ruminants in the absence of mammalian carnivores other than otters. Furthermore, this insular succession is well-dated thanks to a combination of magnetostratigraphy, biostratigraphy and radiometric dating of interbedded tuff layers. Finally, the continental ancestors for some taxa are known, so it is possible to reconstruct their evolution in isolation for more than 2 million years.

### Central Europe

This section includes three papers. [Prieto and Rummel \(2016 in this issue\)](#) review the Miocene small mammal record of Southern Germany, which includes several basins, most notably the Bavarian Alpine Foreland Basin, an area that has been studied since the end of the 19th century. The correlation of the main sites is based on diverse sources, including high-resolution stratigraphy and magnetostratigraphy; radiometric dating of interbedded bentonites (weathered volcanic ash) and even a binary meteor impact that formed the Ries and Steinheim craters. The study of the cricetid rodent succession now refines local biostratigraphy and allows for a correlation with the adjacent Swiss Alpine Foreland Basin biozones. The periods of major turnover in the rodent faunas of both areas coincide and appear to be associated with major climatic changes. [Daxner-Höck et al. \(2016 in this issue\)](#) provide an updated review of the rich mammal record from the Austrian late Miocene. Three main basins are analyzed: northern Alpine Foreland Basin, Vienna Basin and Pannonian Basin. The ages of the sites are accurately constrained after correlation with the detailed Lake Pannon mollusk biozones, further complemented with the use of magnetostratigraphy and cyclostratigraphy. The authors also analyze diversity dynamics of the small mammal faunas from the early Vallesian to the middle Turolian. A distinct episode of diversification is recognized by the end of the early Vallesian, coinciding with the retreat of Lake Pannon. On the other hand, the results are not congruent with the concept of a “Vallesian Crisis” extinction event in the area, since diversity remains mostly unchanged throughout this period. [Hír et al. \(2016 in this issue\)](#) introduce the important record of the Carpathian Basin of Hungary and Romania. This record covers the middle Miocene and the beginning of the late Miocene and is extremely rich in small vertebrates. It has not been as thoroughly studied as other records in this issue, so that time-resolution is yet to be improved. However, it deserves special attention because of the role of the region in faunal interchanges between Europe and Asia Minor. This paper provides an introduction to the Carpathian record, critically reviews and updates the taxonomy of the mammalian fauna, and further outlines the potential of the area.

### Asia

This section includes three papers. [Flynn et al. \(2016 in this issue\)](#) revisit the well-known Siwaliks faunal succession of northern Pakistan, which covers most of the

Miocène. [Casanovas-Vilar et al. \(2016 dans ce numéro\)](#) passent en revue le registre également long du bassin de Vallès-Penedès (Catalogne, Espagne), la zone type pour l'âge Vallésien des mammifères continentaux du Miocène supérieur. Le registre couvre presque tout le Miocène et est riche à la fois en petits et grands mammifères. Ce travail fournit une information actualisée sur la biostratigraphie locale et en particulier pour l'Aragonien terminal et le Vallésien, ainsi que des améliorations significatives sur la chronologie de nombreux sites. En outre, les dynamiques de diversité vallésienne sont étudiées, en tenant compte des biais introduits par un échantillonnage inégal au travers de la succession. Les résultats questionnent la période et l'intensité de la « Crise Vallésienne », un événement d'extinction régionale qui implique la disparition de nombreux taxons adaptés à la forêt aux environs de 9,7 Ma. À leur tour, [Van den Hoek Ostende et al. \(2016 dans ce numéro\)](#) focalisent leur attention sur les insectivores, en comparant les registres au travers des bassins ibériques aux séquences de l'Europe centrale. Ce travail montre que les faunes d'insectivores miocènes d'Ibérie sont des sous-ensembles répétés de ceux de l'Europe centrale. La plupart des taxons apparaissent plus tôt en Europe centrale et survivent plus tard que ceux de la péninsule Ibérique. Les auteurs rapportent cette distribution à la préférence des insectivores pour les environnements humides, qui étaient plus étendus et stables au Miocène. L'article de [Rook \(2016 dans ce numéro\)](#) présente une unique étude de cas. Le bassin Baccinello–Cingiano est le seul enregistrement sur le long terme, en provenance d'un écosystème insulaire, à savoir l'archipel qui existait pendant le Miocène supérieur dans ce qu'est actuellement le Sud de la Toscane (Italie). Le registre est bien connu pour avoir fourni le grand singe *Oreopithecus bamboli*, qu'accompagne un ensemble de mammifères endémiques, qui inclut des rongeurs de grande taille et de seuls ruminants, en l'absence de carnivores mammaliens autres que les loutres. En outre, la succession insulaire est bien datée, grâce à une combinaison de la magnéto-stratigraphie, de la biostratigraphie et de la datation radiométrique de lits de tufs interstratifiés. Enfin, les ancêtres continentaux de plusieurs taxons sont connus, ce qui permet de reconstituer leur évolution, en période d'isolement, pendant plus de 2 Ma.

### Europe centrale

Cette section comporte trois articles. [Prieto et Rummel \(2016 dans ce numéro\)](#) passent en revue l'enregistrement fossile des petits mammifères du Miocène d'Allemagne du Sud, en tenant compte de plusieurs bassins, plus particulièrement le Bassin nord-alpin, une région que a été étudiée depuis la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. La corrélation des principaux sites se fonde sur divers arguments, comprenant des données de stratigraphie à haute résolution et de magnéto-stratigraphie, la datation radiométrique de bentonites intercalées (cendres volcaniques érodées), et même un double impact météoritique ayant formé les cratères du Ries et de Steinheim. L'étude de la succession des rongeurs cricétidés a affiné la biostratigraphie locale, permettant ainsi une corrélation avec les biozones définies pour la partie suisse du bassin molassique nord-alpin. Les périodes

Neogene. A major focus is the highly fossiliferous 18 to 6 Ma interval, but even this span shows uneven sampling. The Siwaliks have become the archetypical example of a long continental fossil succession, and have been intensively studied since the 1920s. Time control is based on a combination of magneto- and biostratigraphy so the ages of many fossil horizons can be interpolated with an accuracy of 100,000 years. In addition, information on the paleoenvironmental changes has been recovered from many different sources, including stable oxygen and carbon isotopes of soil carbonates and mammalian tooth enamel. Flynn et al. (2016 in this issue) describe mammalian diversity dynamics with a particular focus on the changing proportions of endemic versus immigrant species and their relation to ecological stability and degree of isolation of the region. Patnaik (2016 in this issue) draws together the somewhat dispersed geology of separate deposits in India, with new dating and paleontological studies, to build a comprehensive faunal record that can be compared on a regional scale. A major advancement for South Asia is the ability to tie paleobotanical data to the vertebrate story. He finds a strong correlation of faunal change with tectonic and climatic events. Finally, the contribution by Zhang et al. (2016 in this issue) represents the only Paleogene record in this collection. This work reviews the rich Ulantatal Formation of western Nei Mongol (Inner Mongolia, China), which was discovered in the late 1970s and has been intensively surveyed during the last decades. This long succession includes superposed mammal localities that cover most of the Oligocene and are the basis for the definition of the Ulantatalian mammal age of China. Whereas it was evident early on that fossils came from at least three faunal units, careful fieldwork by Zhang et al. (2016 in this issue) determined that fossils come from perhaps 50 levels and span much of the Oligocene.

### Conclusion

This thematic issue outlines the importance of long and continuous fossil records and includes a selection of the best Cenozoic examples from Eurasia. The enclosed papers emphasize the role of such records in ecological and evolutionary theory (Badgley et al., 2016 in this issue) and include updated reviews and new data from well-known regions, such as the classical Siwaliks (Flynn et al., 2016 in this issue), the Vienna Basin (Daxner-Höck et al., 2016 in this issue), or the Calatayud-Montalbán (García-Paredes et al., 2016 in this issue; Van den Hoek Ostende et al., 2016 in this issue) and the Vallès-Penedès basins (Casanovas-Vilar et al., 2016 in this issue; Van den Hoek Ostende et al., 2016 in this issue) of Spain. In addition, a number of lesser known records are introduced including those from the Carpathian Basin (Hír et al., 2016 in this issue), the Neogene of India (Patnaik, 2016 in this issue), the Ulantatal Formation (Inner Mongolia, China; Zhang et al., 2016 in this issue), and the Baccinello–Cinigiano Basin (Tuscany; Rook, 2016 in this issue), the latter representing the only long record that corresponds to an insular ecosystem. The present volume is not intended to be a complete coverage of all such records of Eurasia, since several of comparable quality could be added. Notable examples are the Teruel Basin (Spain; Van

correspondant aux principaux changements des faunes de rongeurs des deux régions coïncident et semblent être associées à des changements climatiques majeurs. Daxner-Höck et al. (2016 dans ce numéro) présentent une revue à jour du registre riche en mammifères du Miocène supérieur d'Autriche. Trois principaux bassins sont analysés, le Bassin d'avant-pays nord-alpin, le bassin de Vienne et le Bassin pannonien. Les âges de ces sites sont contraints avec précision, d'après la corrélation avec les biozones à mollusques détaillées du lac Pannon, complétée plus tard grâce à l'utilisation de la magnéto-stratigraphie et de la cyclostratigraphie. Les auteurs analysent aussi la dynamique de la diversité des faunes de petits mammifères du Vallésien inférieur au Turolien moyen. Un épisode distinct de diversification est reconnu à la fin du Vallésien inférieur, coïncidant avec le retrait du lac Pannon. Par ailleurs, les résultats ne sont pas congruents avec le concept d'un événement d'extinction de type « Crise Vallésienne » dans la région, car la diversité reste pratiquement inchangée pendant cette période. Hír et al. (2016 dans ce numéro) abordent l'étude de l'important registre du bassin des Carpates de Hongrie et de Roumanie. Le registre couvre la période entre le Miocène moyen et le début du Miocène supérieur, et est extrêmement riche en petits vertébrés. Il n'a pas été étudié de manière aussi complète que les autres registres de ce fascicule, si bien que la résolution temporelle est encore à améliorer. Cependant, il mérite une attention particulière du fait du rôle de la région dans les échanges fauniques entre Europe et Asie Mineure. L'article fournit une introduction au registre des Carpates, le réétudie de manière critique et met à jour la taxonomie de la faune mammalienne, et souligne ensuite le potentiel de cette zone.

### Asie

La section se compose de trois articles. Flynn et al. (2016 dans ce numéro) revisitent la succession faunique des Siwaliks, bien connue dans le Nord Pakistan, qui couvre la majeure partie du Néogène. L'accent principal est mis sur l'intervalle très fossilifère 18–6 Ma, mais même cet intervalle révèle un échantillonnage très inégal. Les Siwaliks sont devenues l'exemple archétype d'une longue succession fossilifère continentale, et ont été très étudiées depuis les années 1920. Le contrôle du temps est basé sur une combinaison magnéto- et biostratigraphique, telle que les âges de nombreux horizons fossilifères peuvent être interpolés avec une précision de 100 000 ans. De plus, l'information sur les changements paléoenvironnementaux a été reconstituée à partir de nombreuses sources différentes, incluant les isotopes stables de l'oxygène et du carbone des carbonates du sol et de l'émail dentaire des mammifères. Flynn et al. (2016 dans ce numéro) décrivent la dynamique de diversité faunique, un accent particulier étant mis sur les proportions de changement des espèces endémiques par rapport aux espèces immigrantes et leurs relations avec la stabilité écologique et le degré d'isolement de la région. Patnaik (2016 dans ce numéro) retrace la géologie quelque peu dispersée de dépôts séparés en Inde, en la combinant avec de nouvelles datations et des études paléontologiques, pour établir un registre faunique

Dam et al., 2001, 2006), the North Alpine Foreland Basin of Switzerland (Kälin and Kempf, 2009) and Bavaria (Germany; Abdul Aziz et al., 2008, 2010), the Sinap Formation (Turkey; Fortelius et al., 2003) or the Yushe Basin (China; Tedford et al., 2013). The reader may find relevant information in the recent literature, but this volume provides a unique compendium of key records that is not only focused in biostratigraphy and chronology but also on paleoecology and diversity dynamics. We hope that this publication will be useful as an updated overview on the fossil record of the areas considered.

#### Acknowledgements

We would like to express our gratitude to all the contributors; without their enthusiasm and dedication this volume would not exist. We deeply acknowledge all speakers and enthusiastic participants of the symposium “Windows into deep time: dynamics of faunal change in long continental successions” organized in the frame of the 12th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists (EAVP) held at Torino (Piedmont, Italy) in June 2014. We also thank the organizing committee of the meeting, and especially M. Delfino, G. Carnevale and M. Pavia for giving us the opportunity to organize our symposium. This thematic issue would not have been possible without the expert assistance of M. Laurin, H. Paquet, M. Barry (*Comptes rendus Palevol*) and of J.-M. Blengino (Elsevier), who guided us through the editorial process and were always ready to help; H. Paquet also performed the French translation of this prologue. ICV acknowledges the support by the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2014-54373-P and RYC-2013-12470) and the Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris I de Recerca (2014 SGR 416) of the Generalitat de Catalunya. LJF thanks the American School for Prehistoric Research for support.

compréhensible, qui puisse être comparé à l'échelle régionale. Une avancée majeure pour le Sud de l'Asie est la possibilité de relier les données paléobotaniques à l'histoire des vertébrés. L'auteur trouve une forte corrélation des changements fauniques avec les événements tectoniques et climatiques. Enfin, la contribution de Zhang et al. (2016 dans ce numéro) représente le seul registre paléogène de ce fascicule. Ce travail revisite la riche formation Ulantatal de Nei Mongol ouest (Mongolie intérieure, Chine), qui a été découverte à la fin des années 1970 et a été largement prospectée durant les dernières décades. Cette longue succession inclut des localités mammaliennes superposées qui couvrent la majeure partie de l'Oligocène et sert à la définition de l'âge mammalien Ulantatalien de Chine. Bien qu'il fût évident tôt que les fossiles provenaient d'au moins trois unités fauniques, Zhang et al. (2016 dans ce numéro), par un travail soigneux sur le terrain, ont pu déterminer que les fossiles provenaient peut-être de 50 niveaux s'étalant sur une grande partie de l'Oligocène.

#### Conclusion

Le fascicule thématique souligne l'importance d'enregistrements fossiles, longs et continus et comporte une sélection des meilleurs exemples du Cénozoïque d'Eurasie. Les articles ici présentés mettent en évidence le rôle de tels registres dans la théorie écologique et de l'évolution (Badgley et al., 2016 dans ce numéro) et incluent des revues de mise à jour et de nouvelles données en provenance de régions très connues, telles que les classiques Siwaliks (Flynn et al., 2016 dans ce numéro), le bassin de Vienne (Daxner-Höck et al., 2016 dans ce numéro), le bassin Catalyud-Montalban (García-Paredes et al., 2016 dans ce numéro; Van den Hoek Ostende et al., 2016 dans ce numéro) et les bassins Vallès-Penedès (Casanovas-Vilar et al., 2016 dans ce numéro; Van den Hoek Ostende et al., 2016 dans ce numéro) d'Espagne. Y sont associés des registres moins connus, incluant ceux du bassin des Carpates (Hír et al., 2016 dans ce numéro), du Néogène d'Inde (Patnaik, 2016 dans ce numéro), de la Formation Ulantatal, Mongolie intérieure, Chine (Zhang et al., 2016 dans ce numéro) et du bassin de Baccinello-Cinigiano, Toscane (Rook, 2016 dans ce numéro), le dernier représentant le seul registre long qui corresponde à un écosystème insulaire. Le présent volume ne prétend pas couvrir l'ensemble des enregistrements de ce type en Eurasie, car certains autres, de qualité comparable, pourraient y être ajoutés. Des exemples notables sont le bassin de Teruel (Espagne; Van Dam et al., 2001, 2006), le bassin d'avant-pays nord-alpin de Suisse (Kälin et Kempf, 2009) et de Bavière (Allemagne; Abdul Aziz et al., 2008, 2010), la formation Sinap (Turquie; Fortelius et al., 2003) ou le bassin de Yushe (Chine, Tedford et al., 2013). Le lecteur pourra trouver une information conséquente sur la littérature récente, et le volume fournit une compilation unique des registres clés qui ne sont pas seulement focalisés sur la biostratigraphie et la chronologie, mais aussi sur la paléoécologie et la dynamique de la diversité. Nous espérons que cette publication sera utile en tant que vue d'ensemble et de mise à jour sur les registres fossiles des zones considérées.



## Remerciements

Nous souhaitons exprimer notre gratitude à tous nos auteurs ; ce volume n'aurait pas existé sans leur enthousiasme et leur dévouement. Nous remercions beaucoup tous les intervenants et les participants enthousiastes au symposium « Windows into deep time: dynamics and faunal change in long continental successions », organisé dans le cadre de la XII<sup>e</sup> réunion annuelle de l'Association européenne des paléontologues des vertébrés (EAVP), qui s'est tenue à Turin (Piémont, Italie) en juin 2014. Nos remerciements vont également au comité d'organisation de la réunion et tout particulièrement à M. Delfino, G. Carnevale et M. Pavia, qui nous ont donné l'opportunité d'organiser ce symposium. Le fascicule thématique n'aurait pu voir le jour, sans l'assistance experte de M. Laurin, H. Paquet et M. Barry, ainsi que de J.-M. Blengino (Elsevier), qui nous ont guidés dans les arcanes du système éditorial de la série *Palevol* des *Comptes rendus de l'Académie des sciences* et qui ont toujours été prêts à nous aider ; H. Paquet a, en outre, effectué la traduction en français du prologue. ICV exprime ses remerciements, pour leurs subventions respectives, au Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2014-54373 et RYC-2013-12470) et à l'Agencia de Gestio d'Ajuts Universitaris y Recerca (2014 SGR 416) de la Generalitat de Catalunya. L.J.F remercie également l'American School for Prehistoric Research pour la subvention qui lui a été accordée.

## References

- Abdul Aziz, H., Böhme, M., Rocholl, A., Zwing, A., Prieto, J., Wijbrans, J.R., Bachtadse, V., Ulbig, A., 2010. Integrated stratigraphy and <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar chronology of the Early to Middle Miocene Upper Freshwater Molasse in western Bavaria (Germany). *Int. J. Earth Sci.* 97, 115–134.
- Agustí, J., Rook, L., Andrews, P. (Eds.), 1999. *Hominoid evolution and climatic change in Europe. Volume 1: the evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Badgley, C., Beherensmeyer, A.K. (Eds.), 1995. Long records of continental ecosystems: Paleogene of Wyoming-Montana and Neogene of Pakistan. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 115, 1–340.
- Badgley, C., Domingo, M.S., Barry, J.C., Morgan, M.E., Flynn, L.J., Pilbeam, D., 2016. Continental gateways and the dynamics of mammalian faunas. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Barry, J.C., Johnson, N.M., Raza, S.M., Jacobs, L.L., 1985. Neogene mammalian faunal change in southern Asia: correlations with climatic, tectonic and eustatic events. *Geology* 13, 637–640.
- Barry, J.C., Morgan, M.E., Winkler, A.J., Flynn, L.J., Lindsay, E.H., Jacobs, L.L., Pilbeam, D., 1991. Faunal interchange and Miocene terrestrial vertebrates of southern Asia. *Paleobiology* 17, 231–245.
- Benton, M.J., 1985. Mass-extinction among non-marine tetrapods. *Nature* 316, 811–814.
- Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Mittmann, H.-W., 1996. *The evolution of western Eurasian neogene mammal faunas*. Columbia University Press, New York.
- Casanovas-Vilar, I., Madern, M., Alba, D.M., Cabrera, L., García-Paredes, I., Van den Hoek Ostende, L.W., DeMiguel, D., Robles, J.M., Furió, M., Van Dam, J., Garcés, M., Angelone, C., Moyà-Solà, S., 2016. The Miocene mammal record of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia). *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Daxner-Höck, G., Harzhauser, M., Gölich, U.B., 2016. Fossil record and dynamics of Late Miocene small mammal faunas of the Vienna Basin and adjacent basins, Austria. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, 1st edn. John Murray, London.
- Flynn, L.J., Pilbeam, D., Barry, J.C., Morgan, M.E., Mahmood Raza, S., 2016. Siwalik synopsis: a long stratigraphic sequence for the Later Cenozoic of South Asia. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Freudenthal, M. (Ed.), 1988. *Biostratigraphy and paleoecology of the Neogene micromammalian faunas from the Calatayud-Teruel Basin (Spain)*. *Scripta Geol. Spec. Issue* 1, 1–302.
- Fortelius, M., Kappelman, J., Sen, S., Bernor, R.L. (Eds.), 2003. *Geology and paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey*. Columbia University Press, New York.
- Fortelius, M. (Ed.), 2015. *New and Old Worlds Database of Fossil Mammals (NOW)*. University of Helsinki <http://www.helsinki.fi/science/now/>.
- García-Paredes, I., Álvarez-Sierra, M.A., Van den Hoek Ostende, L.W., Hernández-Ballarín, V., Hordijk, K., López-Guerrero, P., Oliver, A., Peláez-Campomanes, P., 2016. The Aragonian and Vallesian high-resolution micromammal succession from the Calatayud-Montalbán Basin (Aragón, Spain). *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Hír, J., Venczel, M., Codrea, V., Angelone, C., Van den Hoek Ostende, L.W., Kirscher, U., Prieto, J., 2016. Badenian and Sarmatian s. str. from the Carpathian area: overview and ongoing research on the Hungarian and Romanian small vertebrate evolution. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Kälin, D., Kempf, O., 2009. High-resolution stratigraphy from the continental record of the Middle Miocene northern Alpine Foreland Basin of Switzerland. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 254, 177–235.
- Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), 1990. *European Neogene mammal chronology*. Plenum Press, New York.
- Phillips, J., 1860. *Life on the Earth*. Macmillan, Cambridge, UK.
- Patnaik, R., 2016. Neogene-Quaternary mammalian paleobiogeography of the Indian Subcontinent: an appraisal. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Prieto, J., Rummel, M., 2016. Some considerations on the small-mammal evolution in southern Germany, with emphasis on Late Burdigalian–Earliest Tortonian (Miocene) cricetid rodents. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Raup, D.M., 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science* 177, 1065–1071.

- Raup, D.M., Sepkoski Jr., J.J., 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 215, 1501–1503.
- Raup, D.M., Sepkoski Jr., J.J., 1986. Periodic extinction of families and genera. *Science* 231, 833–836.
- Rook, L., 2016. Geopaleontological setting, chronology and palaeoenvironmental evolution of the Baccinello-Cinigiano Basin continental successions (Late Miocene, Italy). *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Sepkoski Jr., J.J., 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology* 7, 36–53.
- Sepkoski Jr., J.J., 1982. A compendium of fossil marine families. *Contrib. Biol. Geol.* 51, 1–125.
- Sepkoski Jr., J.J., 1992. A compendium of fossil marine families. 2nd edition. *Contrib. Biol. Geol.* 83, 1–156.
- Sepkoski Jr., J.J., Miller, A.I., 1985. Evolutionary faunas and the distribution of Paleozoic marine communities in space and time. In: Valentine, J.W. (Ed.), *Phanerozoic diversity patterns: profiles in macroevolution*. Princeton University Press, Princeton, N.J., pp. 153–190.
- Tedford, R.H., Qiu, Z.-X., Flynn, L.J. (Eds.), 2013. Late Cenozoic Yushe Basin, Shanxi Province, China: geology and fossil mammals. Volume I: history, geology, and magnetostratigraphy. Springer, Dordrecht.
- Van Dam, J.A., Alcalá, L., Alonso Zarza, A., Calvo, J.P., Garcés, M., Krijgsman, W., 2001. The Upper Miocene mammal record from the Teruel-Alfambra region (Spain). The MN system and continental stage/age concepts discussed. *J. Vert. Paleontol.* 21, 367–385.
- Van Dam, J.A., Abdul Aziz, H., Álvarez-Sierra, M.A., Hilgen, F.J., Van den Hoek Ostende, L.W., Lourens, L.J., Mein, P., Van der Meulen, A.J., Pélaez-Campomanes, P., 2006. Long-period astronomical forcing of mammal turnover. *Nature* 443, 687–691.
- Van den Hoek Ostende, L.W., Furió, M., Madern, A., Prieto, J., 2016. Enters the shrew, some considerations on the Miocene palaeobiogeography of Iberian insectivores. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Wang, X., Flynn, L.J., Fortelius, M. (Eds.), 2013. *Fossil mammals of Asia*. Neogene biostratigraphy and chronology. Columbia University Press, New York.
- Zhang, Z., Liu, Y., Wang, L., Kaakinen, A., Wang, J., Mao, F., Tong, Y., 2016. Lithostratigraphic context of Oligocene mammalian faunas from Ulan-tatal, Nei Mongol, China. *C. R. Palevol* 15 (this issue).

Isaac Casanovas-Vilar<sup>a,\*</sup>

Lawrence J. Flynn<sup>b</sup>

Lars W. Van den Hoek Ostende<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICTA-ICP, Carrer de les Columnes s/n, Campus de la UAB, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain

<sup>b</sup> Department of Human Evolutionary Biology, Harvard University, 11 Divinity Avenue, Cambridge, MA 02138, USA

<sup>c</sup> Naturalis Biodiversity Center, PO Box 9517, Leiden, 2300 RA, The Netherlands

\* Corresponding author.

E-mail address: isaac.casanovas@icp.cat  
(I. Casanovas-Vilar)

Received 6 July 2016

Accepted 10 July 2016

Available online 9 September 2016