

Un nouveau gisement karstique polyphasé miocène moyen de Four (Isère) : étude des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) et description de *Democricetodon fourensis* nov. sp.*

Olivier MARIDET ⁽¹⁾

Didier BERTHET ⁽¹⁾

Pierre MEIN ⁽¹⁾

A new Middle Miocene polyphased karstic locality at Four (Isère): studies of Cricetidae (Mammalia, Rodentia) and description of Democricetodon fourensis nov. sp.

Géologie de la France, n°2, 2000, pp. 71-79, 5 fig., 3 tabl.

Mots-clés : Miocène moyen, Gisement karstique stratifié, Variations environnementales, Cricetidae, Nouvelle espèce, Datation.

Key words: Middle Miocene, Layered karstic locality, Environmental variations Cricetidae, New species, Dating.

Résumé

Le nouveau remplissage karstique de Four (région de La Grive-Saint-Alban, Isère, France) présente la particularité d'être stratifié. Le changement de composition des faunes et l'évolution d'une nouvelle espèce de cricétidé (*Democricetodon fourensis* nov. sp.) à travers ces différentes couches indiquent que le dépôt du remplissage s'est fait en plusieurs étapes. Ces différences reflètent des variations temporelles et environnementales locales qui vont modifier un même biotope sur une courte période de temps durant le Miocène moyen (MN6 et 7-8).

Abridged English version

Karstic fill at a new locality called "Four" has been brought to light in Bajocian limestone in the La Grive-St-Alban area. Thirty eight species were found. The faunal composition is very similar to the other Miocene localities of the region (Guérin et Mein, 1971). Some turtles (one Emydidae and one Testudinidae) and birds (Galliformes) have been identified but the majority of the species are mammals. Amongst Insectivora, *Galerix socialis* is the most abundant and a *Desmanella* is pre-

sent though it has not been identified at the other localities of the La Grive-St-Alban area. The Lagomorpha group shows a great diversity with three species. The rodents are both abundant and show significant diversity. Amongst the rodents, the cricetid family is particularly abundant with six genus: *Democricetodon* Fahlbusch 1964, *Megacricetodon* Fahlbusch 1964, *Fahlbuschia* Mein et Freudenthal 1971, *Cricetodon* Lartet 1851, *Lartetomys* Mein et Freudenthal 1971 et *Eumyarion* Thaler 1966. One of the *Democricetodon* species is a new (*Democricetodon fourensis* nov. sp.) and could have a common ancestor with *Democricetodon gaillardi* from Sansan. Thus *Democricetodon fourensis* nov. sp. may result from differential evolution of *Democricetodon gaillardi* in the La Grive-St-Alban area. Only one tooth of a new *Lartetomys*, with a specific morphology, has been collected showing the largest size of cricetids ever recorded in the Miocene. *Fahlbuschia* cf. *larteti* is a little different compared to other *Fahlbuschia* from the La Grive-St-Alban localities. Except for *Megacricetodon gersii-lemartineli*, the genus *Megacricetodon* is similar to others found on this area. The large mammals are rare with only two Carnivora and four Artiodactyla. One of the Carnivora is a new Ailuridae. The Artio-

dactyla show no differences compared to others from this area. The faunal list is given in the table 1.

The particularity of this karstic fill is that it is layered; four red clay beds with fossils are separated by three yellow siliceous clay beds devoid of fossils. The red clay beds are named n1 to n4 and the yellow siliceous clay beds i1 to i3. Initial sampling was done without separating the different beds, but after the sampling they were separated according to the different coloured clay fills. The genus *Fahlbuschia*, *Democricetodon brevis* and *D. aff. freisingensis* are only present on the lower red clay bed (n1). The new species (*Democricetodon fourensis* nov. sp.) can be found in all the red clay beds. *Megacricetodon* is present with one species in the n1 bed (*Megacricetodon gersii-lemartineli*), with three other species in the other red clay beds (*Megacricetodon minor*, *Megacricetodon gregarius* and *Megacricetodon* sp.).

Democricetodon fourensis nov. sp. which is the only cricetid species found in all red beds shows an evolution in the size of its teeth. The size of this species increases from the n2 fill to the n3-n4. The size increase of this new species is

* Manuscrit déposé le 27 décembre 1999, accepté le 22 septembre 2000.

(1) FRE 2158 CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, 43 boulevard du 11 novembre F69622 Villeurbanne cedex, France.

indicated by a Mann-Whitney test on the molar measurements ($p < 0.2$). These variations in size and faunal composition suggest a different age for each red clay beds, indicating that this karstic locality is a true polyphased filling. Indeed, the yellow siliceous clay levels can be interpreted as periods of decantation between two periods of active filling demonstrating that there is no weathering.

F. cf. larteti found in the n1 red clay bed shows more primitive morphology than *F. larteti* (La Grive-St-Alban) known in MN7-8 zone. Thus the n1 bed can be attributed to the upper MN6 or lower MN7-8 zone whereas the other upper levels (n2 to n4), with *M. gregarius* and *M. minor*, belong to the MN7-8 zone. Three phases of filling can be individualised in the locality : a lower filling (n1) with the exclusive presence of *F. cf. larteti*, *D. aff. freisingensis*, *D. brevis* and *M. gersii-lemartineli*, and a medium (n2) and a upper filling (n3-n4) separated by the size evolution of *Democricetodon fourensis* nov. sp.

Differences in the faunal composition suggest temporal but also environmental variations. The lack of *Fahlbuschia* in the medium and upper levels could be attributed to an increase in humidity (Freudenthal et Mein, 1989). This episode between *Fahlbuschia* and *Democricetodon* (fig. 1) can be correlated with the grow of the turtle population on the n2 to n3-n4 beds, supporting the idea of an environmental change through increasing humidity. The presence of *Desmanella* in the karstic fill can also be attributed to a more humid environment than in the other localities of the region. In fact, a stratified locality like "Four" is a way of observing the effects of general climatic changes on a same biotope over a short period time.

Présentation du gisement

Comme de nombreux gisements du Miocène moyen de la région Centre-Est de la France, celui de Four est un remplissage karstique d'argile rouge dans des formations calcaires bajociennes. Il est situé sur la commune de Four, à quelques kilomètres des localités connues de la région de La Grive-Saint-Alban et de l'Isle d'Abeau (Guérin et Mein, 1971). La plupart des remplissages classiques

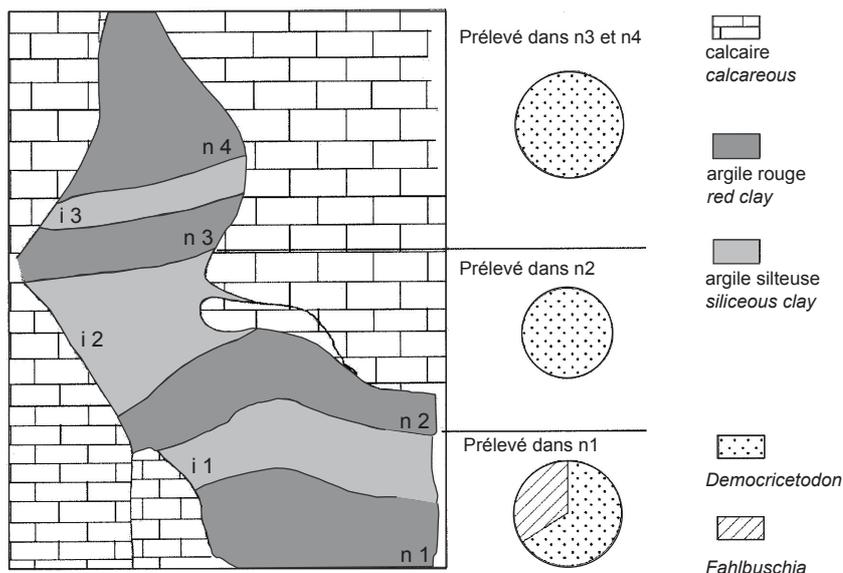


Fig. 1.- Schéma du remplissage karstique de Four, avec la composition relative en *Democricetodon* et *Fahlbuschia*, illustrant le changement de faune entre les parties inférieure et supérieure du gisement. Les effectifs relatifs des deux genres correspondent uniquement au matériel extrait lors des dernières fouilles. (Effectif : n1 F.=9/D.=23 ; n2 D.=26 ; n3 D.=33).

Fig. 1.- Schematic diagram of the karstic filling at Four, including the relative composition in *Democricetodon* and *Fahlbuschia*, showing the faunal change between the lower and upper parts of the locality. The relative number of individuals of the both genii are solely from the material of the latest excavation. (Sample size : n1 F.=9/D.=23 ; n2 D.=26 ; n3 D.=33).

ont été mis à jour lors de l'exploitation des carrières de calcaire à la fin du siècle dernier. Le gisement de Four, moins riche, a été découvert plus récemment.

La fissure contenant le remplissage s'est formée le long d'un plan de faille qui coupe la formation calcaire. La particularité de ce gisement est d'être stratifié par l'intercalation de couches d'argile silteuse jaunâtre entre les dépôts d'argile rouge. Seule l'argile rouge est fossilifère ; dans ce contexte, les couches d'argile silteuse résulteraient de phases de décantation. Ces différents bancs sont nommés, depuis la base, n1 à n4 pour l'argile rouge et i1 à i3 pour l'argile silteuse (fig. 1).

La faune de vertébrés

Un premier prélèvement a été fait sur l'ensemble du remplissage, en 1997, sans distinguer les niveaux. Par la suite, les différentes couches ont été échantillonnées séparément. Le matériel fossile est déposé dans les collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1. La liste faunique est fournie dans le tableau 1, la dernière colonne comprenant la liste des espèces récoltées lors du premier échantillonnage. Les pièces fossiles issues de

ce nouveau gisement ont été comparées avec le matériel disponible à l'Université de Lyon.

Les tortues sont peu abondantes dans le gisement, les deux espèces présentes *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Emydidae, Chélonien) et *Testudo* sp. (Testudinidae, Chélonien) sont celles rencontrées dans les autres remplissages de la région.

Un tarso-métatarse avec un ergot témoigne de la présence d'un galliforme, groupe très courant dans les karsts miocènes de la région de La Grive-Saint-Alban.

Les mammifères constituent la majorité des restes contenus dans les différents bancs. Parmi les insectivores présents, *Galerix socialis* est le plus abondant. L'ensemble des insectivores est semblable à ceux des autres gisements de la région à l'exception de la présence du talpidé *Desmanella* uniquement connu dans le remplissage de Four dans la région. Les lagomorphes sont très diversifiés puisque l'on retrouve les trois espèces connues durant le Miocène moyen d'Europe : *Eurolagus fontannesii*, *Lagopsis verus* et *Prolagus oeningensis*. Les

grands mammifères sont rares, ils sont représentés par des dents isolées, et parmi eux un nouveau carnivore ailuridé (Ginsburg *et al.*, sous presse). Les quatre espèces d'artiodactyles sont identiques à celles que l'on trouve dans les autres remplissages de La Grive-Saint-Alban, par contre aucun proboscidiien ou périssodactyle, présents dans les autres gisements de la région, n'a encore été trouvé.

Les rongeurs sont à la fois abondants et diversifiés, parmi eux les cricétidés sont particulièrement bien représentés dans ce gisement. Six genres de cricétidés peuvent être reconnus : *Democrice-tonodon* Fahlbusch 1964, *Megacricetodon* Fahlbusch 1964, *Fahlbuschia* Mein et Freudenthal 1971, *Cricetodon* Lartet 1851, *Lartetomys* Mein et Freudenthal 1971 et *Eumyarion* Thaler 1966. *Democrice-tonodon*, *Megacricetodon* et *Fahlbuschia* sont les trois genres les plus abondants, leur mensurations sont données dans les tableaux 2 et 3. Parmi ces genres, *Democrice-tonodon* et *Fahlbuschia* se succèdent dans la composition des faunes entre les différents niveaux n1 et n2-4 (fig. 1).

Famille Cricetidae Rochebrune 1883

Genre *Cricetodon* Lartet 1851

Une seule espèce est présente : *Cricetodon* cf. *jotae* (1 M2, 1 m1, 1 m3 ; FSL 465135), elle a été trouvée lors de la première fouille, son niveau d'origine n'est donc pas connu. Les dents sont proches de *Cricetodon* cf. *jotae* de La Grive L7 ; on peut cependant noter sur la m1 deux caractères archaïques : une liaison postérieure du métaconide, fait rare chez *C. jotae* (Mein et Freudenthal, 1971), ainsi qu'un entoconide nettement isolé du reste de la dent. Par opposition, les mensurations de la m1 issue de Four (2,87 x 1,80 mm) sont plus grandes que celles des deux seules m1 trouvées à La Grive L7 (2,25 x 1,60 et 2,25 x 1,55 mm).

On peut noter que la répartition des deux espèces de *Cricetodon* de la région n'est pas homogène. *Cricetodon* cf. *jotae*, présent à La Grive L7 et à Four, n'a jamais été trouvé à La Grive M. A l'inverse *Cricetodon albanensis*, présent à La Grive M et L7, est absent de Four.

	Niveau n1	Niveau n2	Niveau n3-n4	Niveau indéterminé
Reptilia				
Chelonia				
<i>Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri</i> (Bergounioux, 1931)	+	+	+	+
<i>Testudo</i> sp.	+	+	+	+
Aves				
Galliformes				
<i>Miophasianus</i> sp.				+
Mammalia				
Insectivora				
<i>Desmanella</i> indet.				+
<i>Galerix socialis</i> (von Meyer, 1865)	+	+	+	+
<i>Miosorex grivensis</i> (Depéret, 1892)				+
<i>Plesiodimylus chantrei</i> (Gaillard, 1897)	+	+	+	+
<i>Postpalerinaceus intermedius</i> (Gaillard, 1899)	+	+	+	+
<i>Talpa minuta</i> Blainville 1840	+	+	+	+
Lagomorpha				
<i>Eurolagus fontannesii</i> (Depéret, 1887)	+	+	+	+
<i>Lagopsis verus</i> (Hensel, 1846)	+	+	+	+
<i>Prolagus oeningensis</i> (König, 1825)	+	+	+	+
Rodentia				
Cricetidae indet.				+
<i>Cricetodon</i> cf. <i>jotae</i> Freudenthal, 1973				+
<i>Megacricetodon minor</i> (Lartet, 1851)		+	+	+
<i>Megacricetodon gregarius</i> (Schaub, 1925)		+	+	+
<i>Megacricetodon gersii</i> Aguilar, 1982-Iemartineli Aguilar, 1995	+			
<i>Megacricetodon</i> sp.		+	+	
<i>Democrice-tonodon</i> cf. <i>brevis</i> (Schaub, 1925)	+			+
<i>Democrice-tonodon</i> aff. <i>freisingensis</i> Fahlbusch, 1966	+			+
<i>Democrice-tonodon</i> <i>fourensis</i> nov. sp.	+	+	+	+
<i>Fahlbuschia</i> cf. <i>larteti</i> (Schaub, 1925)	+			+
<i>Lartetomys</i> nov. sp.				+
<i>Eumyarion latior</i> (Schaub & Zapfe, 1953)	+			
<i>Anomalomys gaudryi</i> Gaillard, 1902				+
<i>Neocometes brunonis</i> Schaub & Zapfe, 1953				+
<i>Keramidomys</i> sp.				+
<i>Microdyromys complicatus</i> de Bruijn, 1968				+
<i>Miodyromys aegercii</i> Baudelot, 1972				+
<i>Eomuscardinus sansaniensis</i> (Lartet, 1851)				+
<i>Muscardinus</i> sp.				+
<i>Spermophilinus bredai</i> (von Meyer, 1848)				+
Carnivora				
Ailuridae indet.		+		
<i>Rhodamictis</i> indet.				+
Artiodactyla				
<i>Albanohyus pygmaeus</i> (Depéret, 1892)				+
<i>Euprox furcatus</i> (Hensel, 1859)				+
<i>Micromeryx flourensianus</i> Lartet, 1851				+
<i>Palaeomeryx eminens</i> von Meyer, 1847				+

Tabl. 1.- Liste faunique du gisement et position des taxons dans les différents niveaux. La colonne de droite correspond à une première récolte dans laquelle les niveaux n'ont pas été distingués.

Table 1.- Faunal list of the deposit and taxons location in the various horizon. The right column corresponds to a first sampling where the various horizons have not been distinguished.

Genre *Democrice-tonodon* Fahlbusch 1964

La majorité des dents de la famille des cricétidés de ce gisement appartient à une nouvelle espèce.

Deux autres espèces sont également reconnues (tabl. 2) : *D. brevis* (3 M1, 2 M2, 1 M3, 1 m1, 1 m2, 2 m3 ; FSL 465175)

qui ne présente pas de différence par rapport à la population type (La Grive-Saint-Alban, fissure indéterminée d'après Schaub, 1925) et *D. aff. freisingensis* (2 M1, 1 M2, 1 m2 ; FSL 465134) dont l'anté-rocône est rarement divisé et la taille est plus réduite que celle de *D. freisingensis* de Steinheim.

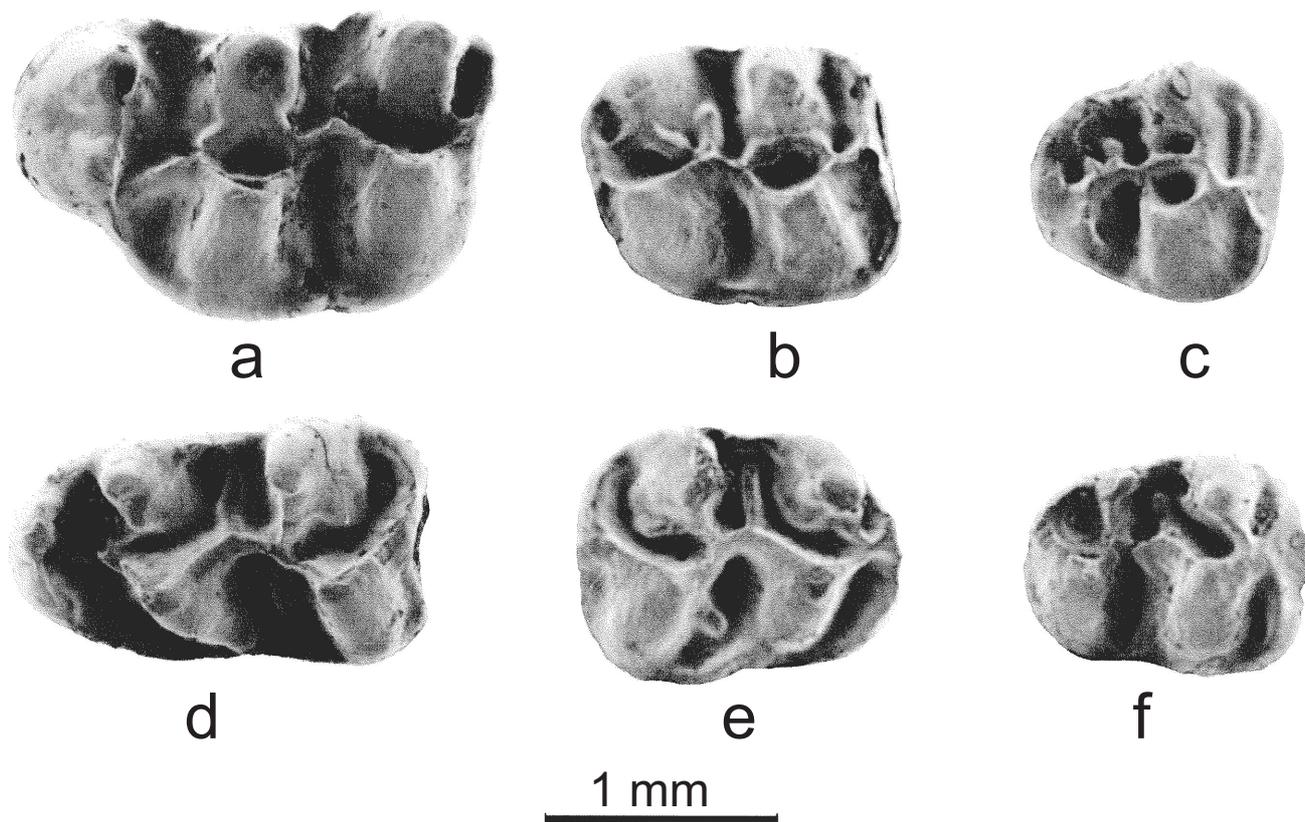


Fig. 2.- *Democricetodon fourensis* nov. sp. du niveau n2. (a : M1, type de l'espèce, FSL 465181 ; b : M2, FSL 465182 ; c : M3, FSL 465183 ; d : m1, FSL 465184 ; e : m2, FSL 465185 ; f : m3, FSL 465186). Prises de vue effectuées sur un microscope électronique Hitachi S800 au grossissement 40, du service de microscopie électronique de l'Université Claude Bernard Lyon1.

Fig. 2.- *Democricetodon fourensis* nov. sp. from the n2 level. (a: M1, type species, FSL 465181; b: M2, FSL 465182; c: M3, FSL 465183, d: m1, FSL 465184, e: m2, FSL 465185, f: m3, FSL 465186). The photomicrographs were taken using our Hitachi electronic microscope with a 40 enlargement, belonging to the Electronic Microscopy Service of the Claude Bernard Lyon 1 University.

Dans les niveaux n2 à n4, seule la nouvelle espèce subsiste, alors que dans la partie inférieure elle est associée à *D. aff. freisingensis* et *D. brevis*.

Democricetodon fourensis nov. sp.
(fig. 2, a-f)

- Derivatio nominis : du nom de la localité type.
- Holotype : M1 supérieure gauche provenant de la couche n2, FSL 465181, déposée dans les collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1.
- Localité type : gisement de Four, niveau 2, département de l'Isère, centre-est de la France.
- Hypodigme : outre le type, la population du niveau n2 est enregistrée dans les collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1, FSL 465172, 465182, 465183,

465184, 465185, 465186 : elle contient 5 M1, 4 M2, 4 M3, 3 m1, 4 m2, et 5 m3.

- Autres niveaux : les autres spécimens de *D. fourensis* nov. sp. sont déposés dans les collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1. 4 dents proviennent de la couche n1 : 2 M1, 1 M2, 1 m2, FSL 465174. 20 dents proviennent des couches n3 et n4 : 5 M1, 3 M2, 3 M3, 2 m1, 3 m2, et 4 m3, FSL 465172.
- Mensurations : voir le tableau 3

Diagnose : M1 avec un antérocone long et étroit, séparé du protocône et du paracône par une vallée très large. Antérolophule oblique qui joint le protocône à la partie linguale de l'antérocone. Double connexion entre le protocône et le paracône. Une excroissance du contour de la dent en vue occlusale est également présente.

Mésolophe des M1 et M2 toujours déporté du côté postérieur de la dent et en contact avec le métacône.

Antérolophide de la m1 toujours long. Postérolophide très écarté de l'entoconide créant un large sinus postéro-lingual.

Diagnose différentielle : *D. fourensis* nov. sp. diffère de *D. brevis* (Schaub 1925), *D. gracilis* Fahlbusch 1964 et *D. crassus* Freudenthal 1969 par sa plus grande taille mais également par un antérocone plus long.

Pour la M1, la double connexion entre le protocône et le paracône paraît systématique chez *D. fourensis* nov. sp. alors qu'elle ne l'est pas chez les autres espèces de *Democricetodon*.

D. affinis (Schaub 1925) et *D. gaillardi* (Schaub 1925) présentent un éperon labial

FOUR n1

<i>Megacricetodon gersii-lemartineli</i>							
	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	1	1,68			1,12		
M3	1	0,93			0,92		
m1	1	1,52			0,97		

Fahlbuschia cf. larteti

	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	15	2,330±0,070		2,22-2,44	1,560±0,047		1,49-1,64
M2	18	1,770±0,056		1,64-1,87	1,530±0,039		1,47-1,61
M3	7	1,250±0,022		1,22-1,28	1,280±0,043		1,22-1,34
m1	14	2,030±0,064		1,92-2,14	1,390±0,049		1,32-1,51
m2	14	1,850±0,068		1,71-1,93	1,490±0,047		1,39-1,53
m3	5	1,450±0,050		1,40-1,52	1,250±0,030		1,21-1,29

Democricetodon aff. freisingensis

	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	2	1,925		1,95-1,90	1,270		1,31-1,23
M2	1	1,50			1,26		
m2	1	1,41			1,16		

Democricetodon brevis

	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	3	1,686±0,012		1,70-1,68	1,176±0,070		1,25-1,11
M2	2	1,305		1,31-1,30	1,195		1,25-1,14
M3	1	0,93			0,99		
m1	1	1,59			1,11		
m2	1	1,30			1,03		
m3	2	1,110		1,13-1,1	0,855		0,86-0,85

Tabl. 2.- Mesures (en mm) des populations de *Megacricetodon gersii-lemartineli*, *M. gregarius*, *M. minor*, *M. indet.*, *Democricetodon brevis*, *D. aff. freisingensis* et *Fahlbuschia cf. larteti*. (n : effectif, Lmax : longueur maximale, Lmin : longueur minimale, lmax : largeur maximale, lmin : largeur minimale).

Table 2.- Size (in mm) of *Megacricetodon gersii-lemartineli* populations, *M. gregarius*, *M. minor*, *M. indet.*, *Democricetodon brevis*, *D. aff. freisingensis* and *Fahlbuschia cf. larteti*. (n: sample size, Lmax: maximal length, Lmin: minimal length, lmax: maximal width, lmin: minimal width).

de l'antérolophule absent chez *D. fourensis* nov. sp. De plus *D. affinis* présente sur la M1 et la M2 des mésolophes courts contrairement à *D. fourensis* nov. sp.

D. mutilus (Fahlbusch 1964) se singularise par un antérocone plus petit et moins large que celui de *D. fourensis* nov. sp.

D. freisingensis (Fahlbusch 1964) se caractérise par un éperon labial de l'antérolophule très long qui atteint le bord labial de la dent et une double connexion entre l'hypocône et le métacône. Ces caractères ne sont jamais observés sur la M1 de *D. fourensis* nov. sp.

D. hanniae Aguilar et al. 1999 et *D. sudrei* Aguilar et al. 1999 sont tous deux de grande taille et présentent des antérocones et antéroconides simples contrairement à *D. fourensis*.

• Description du matériel

M1 (fig. 2a)

L'antérocone est bifide, il est séparé du paracône et du protocône par une large

FOUR n2, n3-4

<i>Megacricetodon gregarius</i>							
	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	11	1,840±0,063		1,79-1,94	1,221±0,055		1,14-1,32
M2	6	1,326±0,056		1,30-1,35	1,120±0,052		1,05-1,14
M3	5	0,925±0,019		0,90-0,94	0,888±0,022		0,86-0,9
m1	5	1,798±0,071		1,71-1,98	1,072±0,045		1,02-1,10
m2	6	1,341±0,040		1,29-1,39	1,098±0,054		1,04-1,17
m3	6	1,112±0,035		1,06-1,15	1,892±0,038		1,83-1,9

Megacricetodon minor

	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	3	1,506±0,035		1,50-1,54	1,013±0,065		0,95-1,08
M2	2	1,245		1,30-1,19	1,035		1,06-1,01
m1	4	1,330±0,028		1,29-1,35	0,830±0,008		0,82-0,84
m2	1	1,10			0,87		

Megacricetodon indet.

	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	1	1,71			1,13		

Democricetodon fourensis nov. sp.

n1	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	2	1,865		1,83-1,90	1,235		1,22-1,25
M2	1	1,37			1,240		
m2	1	1,36			1,160		
n2	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	6	1,925±0,049		1,185-1,97	1,325±0,028		1,30-1,37
M2	4	1,507±0,036		1,48-1,56	1,305±0,017		1,28-1,32
M3	4	1,222±0,089		1,09-1,27	1,152±0,038		1,10-1,19
m1	3	1,676±0,045		1,63-1,72	1,063±0,015		1,05-1,08
m2	4	1,527±0,036		1,50-1,58	1,237±0,015		1,22-1,25
m3	5	1,406±0,080		1,33-1,49	1,110±0,062		1,06-1,18
n3-n4	n	Lmoy±	σ	Lmin-Lmax	lmoy±	σ	lmin-lmax
M1	5	1,990±0,033		1,95-204	1,322±0,028		1,29-1,35
M2	5	1,536±0,039		1,50-1,60	1,286±0,036		1,25-1,34
M3	6	1,248±0,053		1,20-1,33	1,198±0,051		1,12-1,25
m1	4	1,720±0,072		1,65-1,82	1,127±0,052		1,08-1,19
m2	7	1,504±0,033		1,47-1,56	1,177±0,032		1,12-1,21
m3	5	1,464±0,045		1,43-1,54	1,120±0,019		1,10-1,14

Tabl. 3.- Mesures (en mm) de la population de *Democricetodon fourensis* nov. sp., dans chacun des bancs du remplissage. (n : effectif, Lmoy : longueur moyenne, Lmin : longueur minimale, Lmax : longueur maximale, lmoy : largeur moyenne, lmin : largeur minimale, lmax : largeur maximale, σ : écart type).

Tabl. 3.- Size (in mm) of *Democricetodon fourensis* nov. sp., population from each horizon of the filling. (n: sample size, Lmoy: mean length, Lmin: minimal length, Lmax: maximal length, lmoy: mean width, lmin: minimal width, lmax: maximal width, σ: standard error).

vallée. Cette dernière est tronquée par un antérolophule oblique qui joint le protocône à la partie linguale de l'antérocone. La connexion entre le protocône et le

paracône est toujours double. Le mésolophe est de taille moyenne à grande, il peut atteindre le cingulum labial généralement très développé. Ce dernier

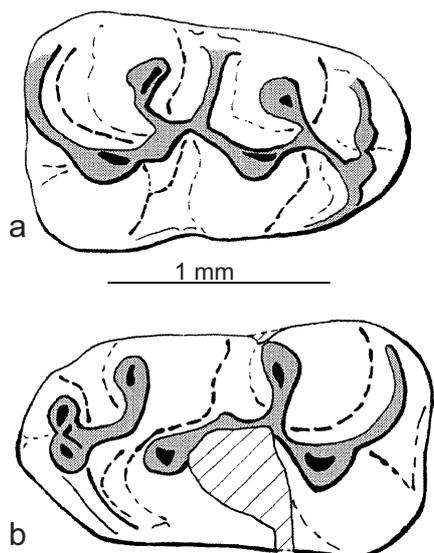


Fig. 3.- a : FSL 598403: m1 droite de *Democricetodon fourensis* nov. sp. (1,73 x 1,11 mm). b : FSL 598402: m1 gauche de *Democricetodon fourensis* nov. sp. (1,72 x 1,08 mm).

Fig. 3.- a : FSL 598403: m1 right of *Democricetodon fourensis* nov. sp. (1.73 x 1.11 mm), b, FSL 598402: m1 left of *Democricetodon fourensis* nov. sp. (1.72 x 1.08 mm).

ferme la vallée labiale dans 5 cas sur 6. Un autre cingulum fortement développé ferme cette vallée entre le protocône et l'hypocône du côté lingual. Le postérolophe est long.

Sur le contour de la dent, la participation de l'antérocone à la longueur est grande (environ 1/3). En vue occlusale, le métacône de la M1 s'individualise du contour labial alors que le paracône reste plus en retrait. L'antérocone est parfois individualisé. Du côté lingual, le protocône forme une excroissance par rapport à l'hypocône.

M2 (fig. 2b)

Les antérolophes sont longs. Le protocône présente toujours une double connexion avec le paracône. La connexion entre l'hypocône et le métacône est très variable : on observe une double connexion avec deux métalophules (6), une double connexion passant par le mésolophe (2), une connexion simple avec une ébauche de métalophule proximal (3) ou une connexion simple par un métalophule proximal (1). Le mésolophe peut être moyen à long et peut toucher le bord labial de la dent (2 cas sur 12) où un cingulum ferme la vallée entre le paracône et le métacône.

M3 (fig. 2c)

Le postérolophe est long. Du côté lingual, l'antérolophe n'est présent que dans quatre cas sur 12, alors que du côté labial il est généralement long. La connexion entre le protocône et le paracône est généralement double.

Cependant on peut aussi observer dans quelques cas un protolophule distal qui forme presque une deuxième connexion entre le protocône et le paracône.

m1 (fig. 2d, fig. 3a et b)

L'antéroconide est généralement simple mais il peut être bifide (2 cas sur 9). Cette division de l'antéroconide, fait rare chez *Democricetodon*, est illustrée sur la figure 3a et 3b. L'antérolophide lingual est long et arrive en dessous du protoconide. Le mésolophide peut être vestigial à long et peut toucher le cingulum labial (2 cas sur 8). Du côté lingual, un cingulum ferme la vallée. Un postérolophulide long atteint le bord labial de la dent.

L'hypoconide s'exprime beaucoup plus dans le contour occlusal que le protoconide. Il en résulte une dépression entre ces deux cuspidés du côté labial.

m2 (fig. 2e)

L'antérolophide lingual est très court et le labial long qui se poursuit au niveau du protoconide. Le mésolophide est moyen à long mais n'atteint pas le cingulum lingual qui ferme la vallée. Du côté labial un cingulum peu développé ferme la vallée entre le protoconide et l'hypoconide. Cette molaire est généralement plus large à l'arrière.

m3 (fig. 2f)

L'antérolophide est long du côté labial et court du côté lingual. Un entostylide partant du bord lingual de la dent peut être observé (2 cas sur 12), mais il n'atteint jamais un mésolophide qui peut être absent (4), à l'état vestigial (3), long (5) ou toucher le bord lingual de la dent (1). Du côté labial, un cingulum très développé ferme la vallée entre le protoconide et l'hypoconide, et présente souvent un stylide vestigial.

• Affinités de *D. fourensis* nov. sp.

Les caractères morphologiques particuliers de cette espèce ne permettent pas de

la placer dans la lignée *D. mutilus-affinis* ; en effet bien que la taille semble intermédiaire entre *D. mutilus* et *D. affinis*, la forme plus allongée et la taille proportionnellement plus grande de l'antérocone par rapport à la longueur de la M1 excluent *D. fourensis* nov. sp. de cette lignée. Par ailleurs l'absence de crête mésolabiale de l'hypoconide chez *D. fourensis* nov. sp. semble l'écarter de *D. freisingensis* et *D. brevis*. De même, *D. crassus* et *D. gracilis* présentent des antérocones très courts qui ne permettent pas un rapprochement avec *D. fourensis* nov. sp.. *D. gaillardi* semble présenter plus d'affinités morphologiques avec cette nouvelle espèce, qui pourrait lui être affiliée. Cette hypothèse est d'autant plus intéressante qu'elle permet d'expliquer pourquoi *D. gaillardi*, que l'on trouve en Allemagne (Steinheim ; Heissig, 1995) et dans le Sud-Ouest de la France (Sansan, Sos Matilon ; De Bruijn *et al.*, 1992, Duranthon et Cahuzac, 1997), n'est pas présent dans la région de La Grive-Saint-Alban : *D. fourensis* nov. sp. résulterait d'une évolution différenciée à partir de *D. gaillardi* dans la région du Centre-Est de la France.

Genre *Megacricetodon* Fahlbusch 1964

Megacricetodon gersii Aguilar 1980-*lemartini* Aguilar 1995 est issu de n1 (1 M1, 1 m1, 1 M3 ; FSL 465168), sa détermination repose sur la présence de seulement trois dents. L'effectif de cette population est trop faible pour permettre de la placer précisément, d'après sa taille, au sein de la lignée *collongensis-rousillonensis* (Aguilar, 1995).

Description : M1 avec un antérocone divisé dont la partie labiale est plus développée que la partie linguale. Absence de mésolophe et d'éperon labial sur l'antérolophule de la M1. Antéroconide simple et très large selon l'axe labio-lingual sur la m1. Absence de mésolophide sur la m1. La M3 présente une forme plus particulière avec un postérolophule très long partant du métacône, longeant la dent sur sa bordure postérieure à la bordure linguale où il touche l'hypocône.

M. minor (Lartet 1851) (3 M1, 2 M2, 4 m1, 1 m2 ; FSL 465170) et *M. gregarius* (Schaub 1925) (11 M1, 6 M2, 5 M3, 5 m1, 6 m2, 6 m3 ; FSL 465167) ont pu être identifiés dans les niveaux n2 à n4.

Un maxillaire avec une dent plus petite que les autres reste indéterminé, l'absence d'un foramen palatin arrivant au niveau de la première molaire supérieure confirme qu'il ne s'agit pas de *Democricetodon* (Mein et Freudenthal, 1971) mais de *Megacricetodon*. Les mensurations de ce *Megacricetodon* sont fournies dans le tableau 2.

Genre *Fahlbuschia* Mein et Freudenthal 1971

Fahlbuschia cf. *larteti* (1 fragment de mandibule, 15 M1, 18 M2, 7 M3, 14 m1, 14 m2, 5 m3 ; FSL 465177): les dernières fouilles effectuées ont permis de montrer qu'il était uniquement présent dans n1.

Description : M1 avec un mésolophe vestigial (6 cas sur 11) ou absent (5 cas sur 11). L'antérocone de la M1 est simple. Double connexion du métalophule de la M2 avec le postérolophule. Double liaison du métaconide de la m1. Les connexions du métaconide peuvent être discontinues (7 cas sur 15). Le mésolophide de la m1 est le plus souvent absent (10 cas sur 15). Le mésolophide de la m2 est moyen ou vestigial.

Fahlbuschia cf. *larteti* diffère peu de *F. larteti* (Schaub 1925) issu des gisements d'âge MN7-8 de La Grive M et La Grive L7 (Freudenthal et Mein, 1989). Toutefois, certains critères morphologiques de *F. larteti* (La Grive M et L7) n'existent pas dans la population de Four, tels que : un éperon ou une double connexion sur l'antérolophule de la M1 ; un mésolophe de taille moyenne sur la M1 ; la déconnexion du métaconide de la m1 ; l'absence de mésolophide sur la m1 ; une crête mésolabiale de l'hypoconide (non décrite par Freudenthal et Mein, 1989).

L'ensemble de ces différences de *Fahlbuschia* cf. *larteti* peuvent être interprétées comme des caractères ancestraux en comparaison de *F. larteti* (Schaub, 1925). Les mensurations de *Fahlbuschia* sont données dans le tableau 2.

Genre *Lartetomys* Mein et Freudenthal 1971

Une seule deuxième molaire inférieure (1 m2 ; FSL 465129), issue des fouilles de 1997 et dont le niveau d'origine est

inconnu, permet d'affirmer que ce *Lartetomys* possède une taille supérieure à tous les cricétidés miocènes d'Europe (3,31 x 2,68 mm). Bien que proche de *Lartetomys mirabilis* de Vieux-Collonges, cette dent est attribuée à une nouvelle espèce, *Lartetomys* nov. sp., en raison de sa taille très importante et de ses caractères morphologiques spécifiques : son mésolophe est long, son antérolophe lingual est réduit à la base de la couronne sans rejoindre l'antérocone et la liaison postérieure du métalophé terminal touche le postérolophe.

Genre *Eumyarion* Thaler 1966

Eumyarion latior (1 M1, 1 M2, 1 m1, 1 m2, 1 m3 ; FSL 465137) est la seule espèce présente de ce gisement. Les cinq dents ne montrent pas de différence notable par rapport aux populations d'*Eumyarion latior* des fissures L7 et M de La Grive-Saint-Alban. Elles ont toutes été trouvées lors des premières fouilles, le niveau d'origine est donc inconnu.

Genre indéterminé (fig. 4)

Une troisième molaire inférieure (FSL 465180) présente une partie postérieure surdéveloppée ainsi qu'une crête mésolinguale reliant le cingulum lingual au paraconide. Cette dent, qui présente une structure avec un plan cricétin, ne correspond à aucune dent déjà observée. Cette dent pourrait être attribuée à une population inconnue de cricétidés mais peut également résulter d'une morphologie aberrante d'espèces déjà connues (Mein, 1986).

Âge des niveaux

Pour le niveau n1, le peu d'effectif de *Megacricetodon gersii-lemartineli* ne permet pas de bien positionner le niveau n1 qui pourrait être attribué à la zone MN6 ou MN7-8. *Fahlbuschia* cf. *larteti* présente des caractères primitifs qui indiquent un âge plus ancien pour Four n1 que celui des autres gisements de la région datés de la zone MN7-8 (de Bruijn, 1992). Bien que *Fahlbuschia larteti* ne soit connu que dans la zone MN7-8, il n'est pas possible d'exclure une appartenance de ce niveau au sommet de la zone MN6.

A partir du niveau n2, la composition de la faune de rongeurs change (fig. 1). Le genre *Fahlbuschia* disparaît. *Megacri-*

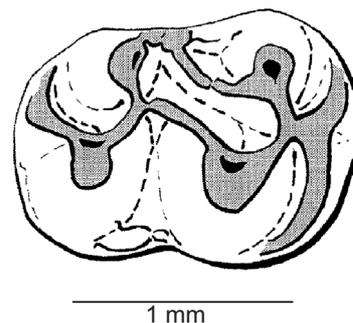


Fig. 4.- FSL 465180 : m3 droite de Cricetidae indet. (1,58 x 1,16 mm).

Fig. 4.- FSL 465180: m3 right of Cricetidae indet. (1.58 x 1.16 mm).

cetodon est représenté par les deux espèces *M. gregarius* et *M. minor*, toutes deux connues dans la zone MN7-8. La morphologie et les mensurations ne montrent pas de différence significative par rapport aux populations de La Grive M et L7. Ces deux espèces sont les seules à permettre de donner un âge aux niveaux n2, n3 et n4 qui sont alors attribuables à la zone MN7-8.

Les mensurations des dents de *D. fourensis* nov. sp. ne permettent pas de donner un âge aux différents niveaux de Four par rapport aux autres gisements de la région. Toutefois, deux constatations peuvent être faites sur le niveau n1, permettant de suspecter une différence d'âge notable avec les niveaux supérieurs. D'une part, les quelques dents de *D. fourensis* nov. sp. trouvées dans n1 sont toujours de taille inférieure à celles du niveau n2. D'autre part, le changement de composition de la faune dans le niveau n2 par rapport à n1 implique une durée pour sa mise en place.

Concernant les niveaux n2 et n3-4, un test de Mann-Whitney indique une différence de taille à $p < 0.2$, ce qui constitue un résultat peu significatif mais, qui laisse supposer, compte tenu des faibles effectifs, une évolution dans la taille de *D. fourensis* nov. sp.

Aucune différence n'a pu être mise en évidence entre les niveaux n3 et n4. Les effectifs très faibles de *D. fourensis* nov. sp. dans n1 ne permettent pas l'application de tests statistiques.

Les différences observées tant sur la composition des faunes que sur la répartition des tailles des dents corroborent

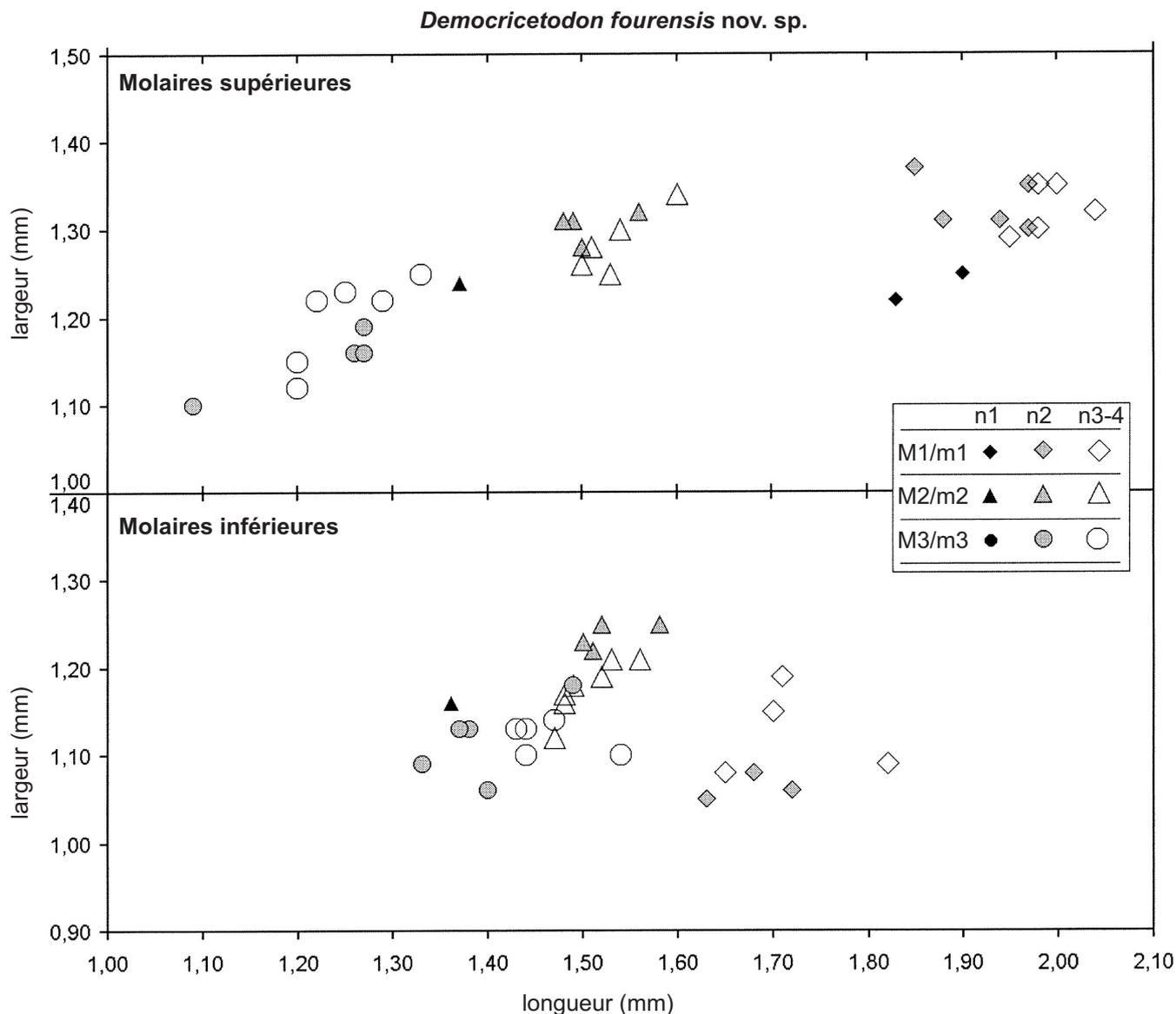


Fig. 5.- Diagramme de dispersion de la longueur et de la largeur des molaires de *Democricetodon fourensis* nov. sp. dans chaque niveau de remplissage.

Fig. 5.- Length and width dispersion diagram for the *Democricetodon fourensis* nov. sp. molars in each levels of the filling.

l'absence de remaniement expliquant, par ailleurs, la préservation des couches de décantation i1, i2 et i3 qui séparent les niveaux fossilifères. La taille des molaires de *D. fourensis* nov. sp., selon les niveaux, est présentée par un diagramme sur la figure 5.

Trois phases de remplissage d'âges différents peuvent donc être individualisées. Four inférieur (n1) : séparé du reste du dépôt par la présence de *F.* cf. *larteti*, *D.* aff. *freisingensis*, *D. brevis* et *M.* cf. *gersii* (sommet MN6 ou base MN7-8) ; Four moyen (n2) et Four supérieur (n3-4) séparés par une évolution

probable de la taille de *D. fourensis* nov. sp. (MN7-8).

Variation environnementale

Le nombre de tortues dans les niveaux n2 à n4 par rapport au niveau n1, est plus important. Les deux espèces de tortues sont *Ptychogaster* (*Temnoclemys*) *batalleri* (Emydidae) et *Testudo* sp. (Testudinidae), étudiées par de Broin (1977) sur les gisements de La Grive-Saint-Alban. L'abondance accrue, dans la partie supérieure du gisement, des Emydidae (formes aquatiques) particulièrement sensibles aux variations d'environnement

(de Broin, 1984) permet de marquer efficacement une augmentation de l'humidité.

La présence de *Desmanella*, généralement issue de milieux saumâtres, suggère également un milieu plus humide que les autres gisements de la région.

Parallèlement à l'augmentation du nombre de tortues et à la présence de *Desmanella*, la composition relative de *Fahlbuschia* et *Democricetodon* change entre les niveaux n1 et n2. D'après Freudenthal et Mein (1989), *Fahlbuschia* et *Democricetodon* seraient mutuellement exclusifs. Lorsque *Democricetodon* est très abondant dans certains gisements (Sansan),

Fahlbuschia est absent (il n'apparaît en Europe qu'après la biozone MN6) ; à l'inverse lorsque *Fahlbuschia* est présent dans certains gisements (La Grive M) *Democricetodon* est moins abondant. Ces différences sont alors interprétées en terme de changement d'humidité d'après l'étude paléoenvironnementale de Daams *et al.* (1988), *Fahlbuschia* serait inféodé à des milieux plus secs que *Democricetodon*. Le relais entre *Fahlbuschia* et *Democricetodon* est illustré sur le schéma du gisement (fig. 1) et semble corroborer l'hypothèse présentée par Freudenthal et Mein (1989).

On peut donc, ici, supposer qu'une augmentation de l'humidité entre Four inférieur (n1) et Four moyen (n2) est l'un des facteurs qui contribue à ce changement de faune. Cependant aucun changement climatique brutal n'intervient, pour

la région Languedoc-Roussillon, dans l'intervalle MN6-MN7-8 d'après Aguilar *et al.* (1999). Cette variation environnementale répondrait donc à un signal local propre à renforcer la particularité de cette faune par rapport aux autres de la même période.

Conclusions

La richesse de ce gisement est bien moindre que dans la plupart des gisements karstiques de la région. D'autres fouilles seront nécessaires, dans un avenir proche, afin de compléter la liste faunique et de mieux caractériser les variations environnementales qui s'expriment dans les différentes périodes de remplissage de ce même gisement.

Cette localité est la seule de la région à présenter différents bancs qui ont une

réelle valeur stratigraphique. Ce gisement permet d'allier l'abondance fossilifère relative des remplissages karstiques avec un contexte de dépôt stratifié comparable aux remplissages de bassin et donc l'observation de l'impact des variations environnementales sur un même biotope.

Remerciements

Nous tenons à remercier B. Guevel pour le don de son matériel provenant de la première fouille effectuée dans le gisement, l'équipe du service de microscopie électronique de l'Université Claude Bernard Lyon 1 pour son aide à la réalisation des prises de vue, C. Mourer-Chauviré pour sa détermination du galliforme, J.P. Aguilar pour ses précieuses remarques en tant que rapporteur sur cette publication et S. Legendre pour ses conseils à la réalisation de cette étude.

Références

- Aguilar J.P. (1980) - Nouvelle interprétation de l'évolution du genre *Megacricetodon* au cours du Miocène. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat, 355-364.
- Aguilar J.P. (1995) - Evolution de la lignée *Megacricetodon collongensis-Megacricetodon roussillonensis* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) au cours du Miocène inférieur et moyen dans le sud de la France. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **24**, 1-45.
- Aguilar J.P., Escarguel G., Michaux J. (1999) - A succession of Miocene rodent assemblages from fissure fillings in southern France: palaeoenvironmental interpretation and comparison with Spain. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, Amsterdam, **145**, 215-230.
- Broin F. de (1977) - Contribution à l'étude des chéloniens, chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mém. Muséum Nation. Hist. nat.*, N.S., (C), Science de la Terre, Paris, **38**, 1-133.
- Broin F. de (1983 ou 84) - Rôle des tortues comme indicateurs de climat. Simposium internacional sobre quelonios fosiles : Comunicaciones del simposium internacional sobre quelonios fosiles. *Scripta Geologica Salmanticensia*, Ediciones universidad de Salamanca, vol. 1, 99-103.
- Brujin H., Daams R., Daxner-Höck G., Fahlbusch V., Ginsburg L., Mein P., Morales J. (1992) - Report of the RCNMNS working group on fossil mammals, Reinsburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, Berlin-Stuttgart, **26**, (2/3), 65-118.
- Daams R., Freudenthal M., Meulen A.J. Van der (1988) - Ecostratigraphy of micromammal faunas from the Neogene of Spain. *Scripta Geologica*, Leiden, Spec. Issue 1, 287-302.
- Duranthon F., Cahuzac B. (1997) - Eléments de corrélation entre échelles marines et continentales: les données du bassin d'Aquitaine au Miocène. In: Aguilar J.-P., Legendre S. et Michaux J. (eds.), Actes du Congrès Biochrom'97. *Mém. Trav. EPHE, Institut de Montpellier*, **21**, 591-608.
- Fahlbusch V. (1964) - Die *Cricetodon* (Mamm.) der oberen Süßwasser Molasse Bayerns. *Abh. Bayer. Akad. Wissensch., Math.-Naturwissensch. Klasse*, N.F., Munich, **118**, 1-136.
- Freudenthal M., Mein P. (1989) - Description of *Fahlbuschia* (Cricetidae) from various fillings near La Grive-Saint-Alban (Isère, France). *Scripta Geologica*, Leiden, **89**, 1-11.
- Ginsburg L., Maridet O., Mein P. (sous presse) - Première découverte d'un Ailuridae (Carnivora, Mammalia), dans le Miocène moyen de Four près de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Geodiversitas*.
- Guérin C., Mein P. (1971) - Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine rhodanien. *Docum. Lab. Géol. Univ. Lyon*, 131-170.
- Heissig K. (1995) - Die Entwicklung der großen *Democricetodon*-Arten und die Gattung *Collimys* (Cricetidae, Mamm.) im späten Miozän. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. hist. Geol.*, Munich, **35**, 87-108.
- Lartet E. (1851) - Notice sur la colline de Sansan. *Ann. Département du Gers, J.A. Portes*, Auch.
- Mein P. (1986) - Quelques dents fossiles de morphologie aberrante. In: Russell D. E., Santoro J.P. et Sigogneau-Russell D. (eds), Proceedings of the VIIIth International Symposium on Dental Morphology, *Mém. Muséum nation. Hist. nat.*, (C), Science de la Terre, Paris, **53**, 277-284.
- Mein P., Freudenthal M. (1971) - Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. *Scripta Geologica*, Leiden, **2**, 1-37.
- Schaub S. (1925) - Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs. *Abh. schweizer. palaeontol. Gesellsch.*, Basel, **45**, 1-100.
- Thaler L. (1966) - Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Muséum nation. Hist. nat.*, (C), Science de la Terre, Paris, **17**, 1-295.