

# Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe

P. Mein et M. Freudenthal

Mein, P. et M. Freudenthal: Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. Scripta Geol., 2: 1-37, 2 pls., 1 fig., Leiden, Octobre 1971.

A partir de l'étude des Cricetidae de Vieux-Collonges (Rhône, France) les auteurs sont arrivés à une nouvelle conception de la systématique des Cricetidae tertiaires de l'Europe. Les principaux changements sont les suivants: Le genre *Democricetodon* est rangé parmi les Cricetinae, et non plus parmi les Cricetodontinae. Pour les hamsters oligocènes les nouvelles sous-familles Eucricetodontinae et Paracricetodontinae sont érigées. Les Cricetodontinae dans leur nouveau sens restreint sont subdivisés en plusieurs tribus. Le genre *Cricetodon* est subdivisé en quelques sous-genres nouveaux.

P. Mein, Laboratoire de Géologie, Faculté des Sciences, Lyon, France;  
M. Freudenthal, Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden, Pays-Bas.

Chapitre 1. Introduction	2
Chapitre 2. Classification	4
Chapitre 3. Diagnoses des taxa et discussion de leur évolution	11
Zusammenfassung	31
Summary	32
Bibliographie	33
Planches	36

## Chapitre 1. Introduction

Pendant une étude des Cricetidae du gisement de Vieux-Collonges les auteurs ont été incités à reconsidérer la classification des Cricetidae néogènes de l'Europe. Pour cette étude nous avons à notre disposition les riches collections de la Faculté des Sciences de Lyon, du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, et du Musée National de Géologie et Minéralogie de Leiden.

Les Cricetodontinae tels qu'ils sont conçus généralement, comprennent les genres suivants:

*Cotimus* Black, 1961  
*Cricetodon* Lartet, 1851  
*Cricetulodon* Hartenberger, 1966  
*Democricetodon* Fahlbusch, 1964  
*Eucricetodon* Thaler, 1966  
*Eumyarion* Thaler, 1966  
*Heterocricetodon* Schaub, 1925  
*Megacricetodon* Fahlbusch, 1964  
*Mesocricetodon* Daxner, 1967  
*Paracricetodon* Schaub, 1925  
*Rotundomys* Mein, 1958  
*Ruscinomys* Depéret, 1890

Dans ce travail nous proposerons les nouveaux genres et sous-genres de Cricetidae suivants:

*Hispanomys*, pour désigner un groupe de *Cricetodon* évolué,  
*Pseudoruscinomys*, un deuxième groupe de *Cricetodon* évolué, considéré jusqu'à maintenant comme appartenant à *Ruscinomys*,  
*Deperetomys*, encore un sous-genre de *Cricetodon* évolué,  
*Collongomys*, un nouveau sous-genre de *Megacricetodon*,  
*Fahlbuschia*, pour séparer la lignée *larteti* des *Democricetodon*,  
*Lartetomys*, un nouveau genre de Cricetidae incertae sedis.

En étudiant les caractères crâniens de quelques dizaines d'espèces de Cricetodontinae (au sens classique) de l'Oligocène et du Miocène de l'Europe, nous avons trouvé qu'il s'agit au moins de trois sous-familles distinctes. Le caractère principal que nous avons utilisé est la position du bord postérieur du foramen incisivum:

Dans le genre *Paracricetodon* le foramen incisivum se termine en avant du bord antérieur des M<sup>1</sup>. La mandibule est lourde, avec un diastème plat. *Paracricetodon* doit être considéré comme le seul genre d'une sous-famille dont le nom doit être Paracricetodontinae.

Dans les genres *Democricetodon*, *Rotundomys* (= *Cricetulodon*?) et *Kowalskia* le foramen incisivum montre la même position que chez *Paracricetodon*, mais ici la mandibule est beaucoup plus gracile, inclinée transversalement, et à diastème creux. Par ces caractères, ces genres se rapprochent plus des Cricetinae actuels que des Cricetodontinae. Nous placerons *Democricetodon* et ses descendants

comme *Rotundomys*, dans la sous-famille Cricetinae, ce qui cadre parfaitement avec les idées sur l'évolution exposées par Freudenthal, 1967. Hartenberger, 1967, a noté également des caractères crâniens par lesquels *Democricetodon* se montre plus progressif que *Megacricetodon*. En outre Mein, 1968 a montré que l'humérus de *Democricetodon* (et *Paracricetodon*) possède un foramen entepicondylien, tandis que ceux de *Megacricetodon* et *Cricetodon* n'en ont pas (dans la nouvelle classification proposée ci-après *Fahlbuschia* sera le seul genre de Cricetodontinae où l'humérus possède ce foramen entepicondylien; *Fahlbuschia* ne peut pas être un Cricetinae à cause de la position du foramen incisivum; son attribution aux Cricetodontinae est provisoire).

Le reste des genres mentionnés ci-dessus peut être divisé en deux groupes qu'on peut globalement définir comme Cricetodontes Oligocènes et Cricetodontes Miocènes, la limite entre les deux groupes étant à peu près la fin de l' 'Aquitanién continental' (zone d'Estrepouy). Pour les formes oligocènes et aquitaniennes on peut introduire le nom de sous-famille Eucricetodontinae, dont le genre typique est *Eucricetodon* Thaler, 1966. Ceux-ci sont encore représentés dans des niveaux néogènes un peu plus récents (mentionnés dans la classification suivante). Chez les Eucricetodontinae le foramen incisivum est comme chez les Cricetodontinae ou plus vers l'avant, mais la morphologie dentaire est tellement différente qu'il paraît justifié de séparer ces deux groupes.

Tout cela limite la sous-famille Cricetodontinae aux genres et sous-genres suivants: *Cricetodon*, *Collongomys*, *Deperetomys*, *Fahlbuschia*, *Hispanomys*, *Lartetomys*, *Megacricetodon*, *Mesocricetodon*, *Pseudoruscinomys* et *Ruscinomys*. Ces Cricetodontinae sont caractérisés par un foramen incisivum long, dont le bord postérieur se trouve au niveau du bord antérieur des M<sup>1</sup> ou plus vers l'arrière, entre les M<sup>1</sup>, comme chez les Eucricetodontinae.

Les relations entre les Eucricetodontinae et les Cricetodontinae ne sont pas suffisamment connues. Les Cricetodontinae sont les mieux étudiés, on connaît les différentes lignées évolutives, et on peut les subdiviser en diverses tribus. Les Eucricetodontinae par contre sont sûrement un groupe hétérogène, dans lequel les relations phylogénétiques et les tendances évolutives sont mal connues. La plupart des espèces ne sont représentées que par un matériel tout à fait insuffisant. De ce fait, une classification des Cricetidae oligocènes n'est pas possible actuellement. Certains d'entre eux, par exemple la lignée *Eucricetodon collatus* – *gerandianus* – *infralactorensis* ont parfois été considérés comme des ancêtres possibles des Cricetodontinae. D'autres, comme par exemple *E. incertus*, montrent une tendance tout à fait différente. *Eumyarion*, genre miocène de Cricetidae incertae sedis, ressemble beaucoup aux Eucricetodontinae par sa morphologie dentaire, de sorte qu'on pourrait supposer une parenté entre ces groupes.

Mais, aucun cas n'est connu où une lignée d'Eucricetodontinae se poursuit directement dans une lignée de Cricetodontinae. Les Eucricetodontinae les plus récents se trouvent dans le gisement d'Estrepouy (Gers, France). Les plus anciens Cricetinae ont été trouvés dans les gisements de Villafeliche II A (Zaragoza, Espagne) et Erkertshofen (Bavière, Allemagne); les Cricetodontinae (au sens proposé dans ce travail) apparaissent encore un peu plus tard. Il paraît qu'entre les gisements d'Estrepouy et de Villafeliche II A il existe un laps de temps durant lequel aucun Cricetidae, qui pourrait servir de lien entre les Eucricetodontinae d'un côté, et les Cricetinae et Cricetodontinae de l'autre, n'est connu en Europe. On connaît déjà certains gisements de rongeurs qui se placent dans cette période critique (Bassin de Calatayud-Teruel, Espagne; Wintershof-West, Allemagne), tous dépour-

vus de Cricetodontinae au sens classique. Il paraît alors qu'il faut considérer les premiers Cricetinae et Cricetodontinae du Néogène de l'Europe comme les représentants d'une vague d'immigration, sans relation directe avec les Cricetidae oligocènes d'Europe.

Ci-dessous on trouvera une classification des Cricetidae tertiaires de l'Europe. Les Eucricetodontinae y sont encore un groupe 'poubelle'. La classification ne peut pas être complète pour les formes du Néogène supérieur comme *Promimomys*, *Baranomys*, *Prospalax*, et pour un nombre de Cricetidae post-miocènes, puisque les idées sur ces formes sont encore très préliminaires, et une décision à ce moment serait prématurée.

Nous n'avons pas fait de distinction entre espèces et sous-espèces. Toutes les sous-espèces ont été traitées comme s'il s'agissait d'espèces.

## Chapitre 2. Classification

### Famille Cricetidae Rochebrune, 1883

#### Sous-famille Paracricetodontinae nov. subfam.

##### Genre *Paracricetodon* Schaub, 1925

Espèce-type : *P. spectabilis* (Schlosser, 1884)

autres espèces : *P. cadurcensis* (Schlosser, 1884)

*P. confluens* Schaub, 1925

*P. dehmi* Hrubesch, 1957

#### Sous-famille Eucricetodontinae nov. subfam.

##### Genre *Eucricetodon* Thaler, 1966

Espèce-type : *E. collatus* (Schaub, 1925)

autres espèces : *E. gerandianus* (Gervais, 1848)

*E. infralactorensis* (Viret, 1930)

*E. aquitanicus* Baudelot & De Bonis, 1968

*E. longidens* Hugueney, 1970

##### Genre *Pseudocricetodon* Thaler, 1969

Espèce-type : *P. montalbanensis* Thaler, 1969

autres espèces : *P. thaleri* (Hugueney, 1970)

## Eucricetodontinae incertae sedis:

*gergovianus* Gervais, 1848  
*incertus* Schlosser, 1884  
*murinus* Schlosser, 1884  
*dubius* Schaub, 1925  
*haslachensis* Schaub, 1925  
*hochheimensis* Schaub, 1925  
*huberi* Schaub, 1925  
*praecursor* Schaub, 1925  
*cournonensis* Lavocat, 1951  
*atavus* Misonne, 1957

## Eucricetodontinae (?)

Genre *Heterocricetodon* Schaub, 1925

Espèce-type : *H. stehlini* Schaub, 1925  
autres espèces : *H. schlosseri* (Schaub, 1925)  
*H. helbingi* Stehlin & Schaub, 1951

## Sous-famille Melissiodontinae Stehlin &amp; Schaub, 1951

Genre *Melissiodon* Schaub, 1920

Espèce-type : *M. quercyi* Schaub, 1920  
autres espèces : *M. emmerichi* Schaub, 1925  
*M. schlosseri* Schaub, 1925  
*M. schaubi* Dehm, 1935  
*M. chatticus* Freudenthal, 1941  
*M. dominans* Dehm, 1950  
*M. arambourgi* Crusafont, Villalta & Truyols, 1955  
*M. schalki* Hrubesch, 1957  
*M. bernlochensis* Hrubesch, 1957  
*M. schroderi* Hrubesch, 1957

## Sous-famille Cricetodontinae Stehlin &amp; Schaub, 1951

## Tribus Cricetodontini Simpson, 1945

Genre *Cricetodon* Lartet, 1851Sous-genre *Cricetodon* Lartet, 1851Espèce-type : *C. sansaniensis* Lartet, 1851autres espèces : *C. caucasicus* Argyropulo, 1938*C. meini* Freudenthal, 1963*C. jotae* n.sp. (gisement Manchones)*C. aureus* n.sp. (gisement Vieux-Collonges)*C. albanensis* n.sp. (gisement La Grive M)*C.* sp. (petite espèce de Vieux-Collonges)*C.* sp. (petite espèce de Manchones)*C.* sp. (petite espèce de La Grive L3)*C.* cf. *jotae* (gisement La Grive L7)Sous-genre *Hispanomys* nov. subgenusEspèce-type : *H. aragonensis* Freudenthal, 1966autres espèces : *H. decedens* Schaub, 1925*H. lusitanicus* Schaub, 1925*H. nombrevillae* Freudenthal, 1966*H.* cf. *aragonensis* (in Freudenthal, 1966, p. 308)*H.* cf. *aragonensis* (gisement Montredon)*H.* cf. *nombrevillae* (= *thaleri* Hartenberger, 1966, pro parte)*H. bijugatus* n.sp. (gisement La Grive L3, L5)Sous-genre *Deperetomys* nov. subgenusEspèce-type : *D. hagni* Fahlbusch, 1964autres espèces : *D. rhodanicus* Depéret, 1887

Sous-genre *Pseudoruscinomys* nov. subgenusEspèce-type : *P. schaubi* (Villalta & Crusafont, 1956)autres espèces : *P. lavocati* Freudenthal, 1966*P. thaleri* (Hartenberger, 1966), pro parte.Genre *Ruscinomys* Depéret, 1890Espèce-type : *R. europaeus* Depéret, 1890autres espèces : *R. lasallei* Adrover, 1969

## Cricetodontini incertae sedis:

*Ruscinomys hellenicus* Freudenthal, 1969

## Tribus Megacricetodontini nov. tribus

Genre *Megacricetodon* Fahlbusch, 1964Sous-genre *Megacricetodon* Fahlbusch, 1964Espèce-type : *M. gregarius* (Schaub, 1925)autres espèces : *M. minor* (Lartet, 1851)*M. bourgeoisi* (Schaub, 1925)*M. ibericus* (Schaub, 1944)*M. collongensis* (Mein, 1958)*M. primitivus* (Freudenthal, 1963)*M. crusafonti* (Freudenthal, 1963)*M. bavaricus* Fahlbusch, 1964*M. aff. bavaricus* Fahlbusch, 1964*M. similis* Fahlbusch, 1964*M. minutus* Daxner, 1967*M. debruijni* Freudenthal, 1968*M. sp. de Vieux-Collonges*

Remarque : Le sous-genre *Mesocricetodon* Daxner, 1967 doit – à notre avis – être inclu dans le sous-genre *Megacricetodon*.

Sous-genre *Collongomys* nov. subgenus

Espèce-type : *C. lappi* (Mein, 1958)

*C. depereti* est un synonyme de *C. lappi*

Tribus Fahlbuschiini nov. tribus

Genre *Fahlbuschia* nov. genus

Espèce-type : *F. larteti* (Schaub, 1925)

autres espèces : *F. koenigswaldi* (Freudenthal, 1963)

*F. darocensis* (Freudenthal, 1963)

*F. cf. larteti* (Freudenthal, 1967)

Sous-famille Cricetinae Stehlin & Schaub, 1951

Genre *Democricetodon* Fahlbusch, 1964

Espèce-type : *D. crassus* Freudenthal, 1969 (= *D. minor* Lartet, 1851, sensu Fahlbusch, 1964; nom valable à décider par la Commission Internationale de la Nomenclature Zoologique).

autres espèces : *D. brevis* (Schaub, 1925)

*D. affinis* (Schaub, 1925)

*D. gaillardi* (Schaub, 1925)

*D. vindoboniensis* (Schaub & Zapfe, 1953)

*D. romieviensis* (Freudenthal, 1963)

*D. mutilus* Fahlbusch, 1964

*D. gracilis* Fahlbusch, 1964

*D. freisingensis* Fahlbusch, 1964

*D. franconicus* Fahlbusch, 1967

*D. hispanicus* Freudenthal, 1967

*D. sulcatus* Freudenthal, 1967

*D. sp.* (gisement Vieux-Collonges)

Genre *Rotundomys* Mein, 1966Espèce-type : *R. montisrotundi* (Schaub, 1944)autres espèces : *R. sabadelliensis* (Hartenberger, 1966)*R. hartenbergeri* Freudenthal, 1967Remarque : *R. sabadelliensis* a été décrit originalement comme espèce-type d'un genre *Cricetulodon*. La valeur de ce genre est à revoir.Genre *Kowalskia* Fahlbusch, 1969Espèce-type : *K. polonica* Fahlbusch, 1969autres espèces : *K. magna* Fahlbusch, 1969*K. lavocati* (Mein & Huguéney, 1965)*K. intermedia* Fejfar, 1970Remarque : Le nomen nudum *Neocricetodon schaubi* Kretzoi, 1930 pourrait bien représenter une espèce de *Kowalskia*.Genre *Cricetus* Leske, 1779Espèce-type : *C. cricetus* (L.)Remarque : Les vrais *Cricetus* ne sont connus qu'à partir du Pleistocène. Les espèces Néogènes ne peuvent pas être attribuées à ce genre indubitablement. Il s'agit de'*C.* *kormosi* Schaub, 1930'*C.* *angustidens* Depéret, 1890'*C.* *barrieri* Mein & Michaux, 1970Ces trois espèces appartiennent vraisemblablement tous à un seul genre, ou bien *Cricetus* ou bien un genre nouveau.

## Sous-famille Anomalomyinae Stehlin &amp; Schaub, 1951

Genre *Anomalomys* Gaillard, 1900Espèce-type : *A. gaudryi* Gaillard, 1900autres espèces : *A. gaillardi* Viret & Schaub, 1947*A. cf. gaillardi* Viret & Schaub, 1947*A. sp. in* Kretzoi, 1952

## Sous-famille Platacanthomyinae Alston, 1876

Genre *Neocometes* Schaub & Zapfe, 1953Espèce-type : *N. brunonis* Schaub & Zapfe, 1953autres espèces : *N. similis* Fahlbusch, 1966

## Cricetidae incertae sedis:

Genre *Adelomyarion* Huguency, 1970Espèce-type : *A. vireti* Huguency, 1970Genre *Eumyarion* Thaler, 1966Espèce-type : *E. helveticus* (Schaub, 1925)autres espèces : *E. medius* (Lartet, 1851)*E. latior* (Schaub & Zapfe, 1953)*E. weinfurteri* (Schaub & Zapfe, 1953)*E. bifidus* (Fahlbusch, 1964)*E. aff. medius* (Fahlbusch, 1964)*E. leemanni* (Hartenberger, 1966)*E. sp.* in Freudenthal, 1963

Remarque : Si *Eumyarion* Thaler, 1966 et *Cotimus* Black, 1966 sont des synonymes, *Cotimus* est le nom valable.

Genre *Lartetomys* nov. gen.Espèce-type : *L. mirabilis* n.sp. (gisement Vieux-Collonges)autres espèces : *L. zapfei* n.sp. (gisement Vieux-Collonges)*L. sp.* (gisement Neudorf an der March)Genre *Trilophomys* Depéret, 1890Espèce-type : *T. pyrenaicus* (Depéret, 1890)autres espèces : *T. schaubi* Fejfar, 1961*T. depereti* Fejfar, 1961

### Chapitre 3. Diagnoses des taxa et discussion de leur évolution

On trouvera ci-dessous des diagnoses détaillées pour les sous-familles Cricetodontinae et Cricetinae (sauf les formes quaternaires); les tribus Cricetodontini, Megacricetodontini et Fahlbuschiini; les genres *Cricetodon*, *Democricetodon*, *Eumyarion*, *Fahlbuschia*, *Lartetomys*, *Megacricetodon* et *Ruscinomys*; les sous-genres *Cricetodon*, *Collongomys*, *Deperetomys*, *Hispanomys* et *Pseudoruscinomys*, et pour les espèces ou sous-espèces mentionnées dans la classification précédente, qui ne sont pas fondées sur les Cricetidae de Vieux-Collonges. Les nouvelles espèces de Vieux-Collonges seront décrites dans une prochaine publication: 'Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges (Rhône, France)', par les mêmes auteurs.

Dans les diagnoses, spécialement des mandibules, les comparaisons faites sont fondées sur des orientations standardisées des specimens. Le critère d'une telle orientation est toujours la surface masticatrice de la denture.

Ainsi, pour regarder l'inclinaison de la mandibule, et la position en vue verticale du foramen mentale, il faut placer le spécimen de façon que la surface masticatrice soit strictement horizontale (si la surface n'est pas plate, il faut choisir la surface de la  $M_2$ ). Pour regarder la hauteur de la pointe de l'incisive, la forme du diastème, la position du foramen mentale, la position de la  $M_3$  en relation avec la branche montante, et la position du foramen mandibulare en rapport avec la surface masticatrice, il faut placer la mandibule sur sa face linguale ou labiale, avec la surface masticatrice en position strictement verticale, et l'axe longitudinal de la rangée dentaire horizontal.

Spécialement pour les diagnoses des Cricetodontini il est nécessaire de préciser la terminologie adoptée pour la description des ectolophes. L'ectolophe est formé de deux parties:

l'ectolophe antérieur, qui est un éperon postérieur de l'antérocone ou antérolophe labial,

l'ectolophe postérieur, qui est un éperon postérieur du paracône.

Nous évaluons le degré du développement des ectolophes en regardant l'ensemble  $M^1 - M^2$ ; puisque chaque dent peut avoir deux ectolophes au maximum, le nombre total est quatre; les  $M^3$  ne sont pas prises en considération. Nous définissons comme

*ectolophes nuls*: aucune des quatre connections n'est ébauchée.

*ectolophes faibles*: les connections sont plus ou moins développées, mais aucune ne forme une muraille complète.

*ectolophes partiels*: de une à trois connections sont complètement réalisées.

*ectolophes complets*: la paroi externe des dents forme une muraille continue.

Dans les diagnoses suivantes la taille est caractérisée par les mots très petite, petite, moyenne, grande, et très grande. Il est évident qu'il n'est pas possible de définir exactement des limites entre ces classes, puisqu'il s'agit de limites arbitraires dans une répartition plus ou moins homogène. Quand même, comme point de repère, nous donnons ci-dessous des chiffres approximatifs pour les limites des classes des longueurs de  $M_1$  et  $M^1$ :

	très petite		petite		moyenne		grande		très grande	
	min.	max.	min.	max.	min.	max.	min.	max.	min.	max.
M <sup>1</sup>		16.0	16.0	21.0	22.0	28.0	26.0	32.0	30.0	
M <sub>1</sub>		19.0	19.0	27.0	28.0	34.0	31.0	37.0	37.0	

Ces chiffres ne sont pas des limites absolues; ils peuvent être dépassés.

#### Sous-famille Cricetodontinae Stehlin & Schaub, 1951

##### *Diagnose*

Taille – très petite à très grande.

Crâne – le bord postérieur du foramen incisif se trouve au même niveau que le bord antérieur des M<sup>1</sup>, ou plus en arrière. La surface de la branche inférieure de l'arcade jugale est moins verticale que chez les Cricetinae, le foramen infra-orbitaire est plus large.

Mandibule – L'inclinaison latérale de la mandibule par rapport à la rangée dentaire est toujours moindre que chez les Cricetinae.

Humérus – Contrairement aux Cricetinae le foramen entépicondylien manque; ce foramen est présent seulement dans le genre *Fahlbuschia*: l'attribution de ce genre aux Cricetodontinae n'est pas certaine.

Les caractères crâniens mentionnés sont supposés être valables pour tous les Cricetodontinae, bien que le matériel recueilli ne soit pas toujours suffisant. Pour la position du bord postérieur du foramen incisif, nous avons pu étudier des pièces suffisamment nombreuses pour presque toutes les espèces connues, sans trouver aucun spécimen qui ne s'accorde pas avec la diagnose. Pour les autres caractères, il faudrait des documents bien plus complets que ceux qui sont connus. Une contribution très valable a été fournie par Hartenberger, 1967, et c'est de là que nous avons tiré notre information ainsi que de l'examen des crânes de *Megacricetodon* décrits par Schaub, 1925, et conservés au Muséum des Sciences Naturelles de Lyon; Nous supposons que ces caractères sont assez stables pour que les autres espèces les présentent également.

#### Tribus Cricetodontini Simpson, 1945 (sensu stricto)

##### *Diagnose*

Taille – moyenne à très grande.

Crâne – voir les caractères de la sous-famille.

Mandibule – Le corps de la mandibule est à peu près vertical. En vue verticale le foramen mentale est visible ou à peine caché. Le diastème est plat chez les formes

anciennes, plus creux chez les formes évoluées et hypsodontes. La crête massétérienne inférieure, rectiligne, est fortement développée. En vue latérale la  $M_3$  est complètement visible, ou partiellement cachée par la branche montante. La pointe de l'incisive ne dépasse jamais le niveau de la surface masticatrice. Cette même surface est plus haute que le foramen mandibulaire. La partie antéro-interne du processus angularis est creusée et bien délimitée vers l'avant. L'apophyse coronoïde, petite, n'est pas dans le plan vertical de la mandibule, mais fortement déjetée vers l'extérieur.

Molaires – brachyodontes à très hypsodontes.

Molaires supérieures –  $M^1$  avec plus que trois racines, généralement quatre ou cinq, parfois même six;  $M^2$  avec quatre racines. La  $M^1$  a l'antérocone simple ou bifide. Les mésolophes de  $M^1$  et  $M^2$  sont variables, souvent absents, rarement longs. L'antérolophe et le paracône possèdent souvent des éperons postérieurs, qui montrent une tendance à former des ectolophes continus. Le métacône est largement réuni avec le postérolophe, le postérosinus est par conséquent complètement atrophié.

Molaires inférieures – La  $M_1$  et la  $M_3$  possèdent deux racines, la  $M_2$  en possède deux ou trois; la racine postérieure de  $M_2$  montre une tendance à se diviser. La  $M_1$  a l'antéroconide simple. Les mésolophides de  $M_1$  et  $M_2$  sont courts ou absents. La  $M_3$  est peu réduite, souvent aussi longue que la  $M_1$ , ou même plus longue. Le mésolophide de  $M_3$  est absent ou court, mais souvent assez long.

Incisive supérieure – Lisse ou présentant une cannelure longitudinale; elle ressemble dans ce cas aux incisives des Dipodoidea.

Incisive inférieure – avec 2 côtes longitudinales en saillie sur le milieu de la face antérieure; ces côtes sont visibles quand l'incisive est posée à plat sur sa face interne.

Sauf l'humérus décrit par Mein, 1968, le squelette post-crânial n'est pas suffisamment connu pour l'ajouter à cette diagnose. Quant à l'humérus, l'absence du foramen entépicondylien semble être un caractère stable et typique.

Le creusement du diastème, le sillon des incisives supérieures, la taille, l'hypsodontie, le nombre de racines, la bifurcation de l'antérocone de  $M^1$ , la formation des ectolophes continus, sont des caractères progressifs au cours de l'évolution.

#### *Evolution des Cricetodontini*

Les Cricetodontini présentent une évolution dont les traits caractéristiques peuvent se retrouver dans des lignées différentes et à différents niveaux stratigraphiques. Des tableaux phylétiques ont déjà été proposés par Freudenthal, 1963, Hartenberger & Thaler, 1963, Hartenberger, 1966, Freudenthal, 1967; nous donnons ici un nouveau schéma fondé sur la comparaison directe de presque tous les matériaux de Cricetodontini actuellement connus, en particulier des spécimens récemment récoltés à La Grive-Saint Alban (voir fig. 1).



Le gisement de Vieux-Collonges renfermant plusieurs formes, l'origine des Cricetodontini doit être recherchée dans un niveau plus ancien. Le *Cricetodon caucasicus* Argyopulo, 1939, caractérisé par sa petite taille, sa structure dentaire primitive, et la longueur de  $M_3$  égale à celle de  $M_1$ , pourrait être cette espèce souche.

Dès leur apparition en Europe occidentale les Cricetodontini, représentés uniquement par le sous-genre *Cricetodon*, montrent déjà trois lignées de tailles différentes. La morphologie de la lignée la plus petite est très mal connue. La lignée de taille moyenne se distingue de la lignée de grande taille par sa morphologie dentaire plus moderne (ectolophes, métalophulides des  $M_1$ ). De plus les  $M_3$  sont plus réduites dans la grande lignée.

Nous plaçons dans la lignée moyenne *C. meini* comme ancêtre de *C. jotae*; la première étant une forme française, la deuxième une forme espagnole, le véritable ancêtre de *C. jotae* sera probablement une race géographique de *C. meini* différant de la population type.

La grande lignée, constituée par la séquence *C. aureus* – *C. sansaniensis* – *C. albanensis*, évolue vers la disparition du mésolophide des  $M_1$  et la formation d'ectolophes incomplets.

Avec les populations de *C. cf. jotae* du gisement de La Grive L7 pour la lignée moyenne et de *C. albanensis* de La Grive M pour la grande lignée on atteint les limites du sous-genre *Cricetodon*.

À La Grive M la lignée moyenne est représentée par l'espèce *C. decedens* qui se distingue des précédentes par ses ectolophes bien développés. Ce développement des ectolophes semble un caractère suffisamment important pour placer *C. decedens* dans un nouveau sous-genre de *Cricetodon* que nous nommons *Hispanomys* car il est mieux représenté en Espagne. Les  $M^1$  de *C. decedens* sont caractérisées par la présence d'un entonnoir bordé par le paracône, l'ectolophe et le mésolophe; les  $M_1$  ont un métalophulide double ou antérieur.

Peu après son apparition le sous-genre *Hispanomys* se divise en deux branches; dans l'une, qui conduit à *C. aragonensis* et qui se retrouve dans les niveaux de Montredon et de Masia del Barbo, l'entonnoir des  $M^1$  persiste un certain temps; c'est *C. aragonensis* que nous choisissons comme espèce-type du sous-genre *Hispanomys*.

La deuxième branche commence à La Grive L5 avec *C. bijugatus*, qui, contemporain de *C. decedens*, s'en distingue par la réduction du mésolophe entraînant l'absence d'entonnoir, la position plus oblique des paracônes et la présence constante de métalophulides doubles aux  $M_1$ . Cette branche se poursuit avec *C. nombrevillae* et *C. lusitanicus*, elle est dépourvue d'entonnoir et la longueur de la  $M_3$  se réduit progressivement par rapport à celle de la  $M_1$ ; dans les formes affines de *C. aragonensis* au contraire le rapport de longueur  $M_1/M_3$  reste constant. Chez tous les *Hispanomys* le métalophulide postérieur disparaît et le métalophulide antérieur tend à se déplacer de l'antéroconide vers le protoconide.

À côté du sous-genre *Hispanomys*, on trouve dans la lignée de taille moyenne un deuxième sous-genre que nous nommons *Deperetomys*. Ce sous-genre qui renferme les espèces *C. rhodanicus* et *C. hagni* est caractérisé par des ectolophes de forme bizarre. La formation de ces ectolophes est liée à un accroissement rapide de la taille de telle sorte qu'on pourrait être tenté de placer ces espèces au voisinage de *C. sansaniensis*, mais son origine à partir de *C. cf. jotae* paraît vraisemblable, aussi nous le considérons comme un groupe de la lignée moyenne ayant acquis secondairement une grande taille.

L'évolution de la grande lignée postérieurement à *C. albanensis* est délicate à cause de la pauvreté du matériel disponible. Les caractères utilisés sont: – le mésolophide de la  $M_1$ , – la formation d'un sillon sur la face antérieure de l'incisive supérieure, – l'augmentation de l'hypsodontie, – l'augmentation de taille, – le nombre des racines. Le problème est compliqué car le sillon 'dipodoïde' de l'incisive existe chez *Hispanomys* où il devient de plus en plus net; un autre problème réside dans le fait que tous les descendants de la grande lignée trouvés dans des niveaux plus récents que celui de *C. albanensis* montrent un mésolophide assez bien développé à la  $M_1$ , tandis que chez *C. albanensis* ce mésolophide est déjà nul. On est obligé d'envisager que cette lignée tire son origine non pas de *C. albanensis* lui-même, mais d'une race géographique espagnole de cette espèce ayant conservé des mésolophides moyennement développés. L'existence de cette race est rendue vraisemblable par la présence de *C. sansaniensis* à Armantes VII et par quelques spécimens du Valles-Penedes. A partir de cette race géographique, encore hypothétique, on peut distinguer deux lignées évolutives. L'une est caractérisée par le développement d'un sillon très marqué dans l'incisive supérieure qui atteint son développement maximum avec '*R. schaubi*'. Cette lignée renferme le crâne de '*R. lavocati*' décrit par Hartenberger, 1967 et probablement le type de *C. lavocati* Freudenthal, 1967, dont l'incisive n'est pas connue. Dans cette lignée les ectolophes sont complets; l'antéroconide de  $M_1$  garde une crête descendant le long de sa muraille antéro-externe, crête qui se trouve normalement chez tous les *Cricetodon*. Il y a un accroissement de l'hypsodontie, très évident chez '*R. schaubi*', mais cet accroissement ne modifie pas le contour général des dents; le rapport longueur/largeur des  $M^1$  de '*R. schaubi*' a la même valeur que dans les différentes espèces du genre *Cricetodon*. Nous proposons de considérer cette lignée comme un sous-genre de *Cricetodon* et de l'appeler *Pseudoruscinomys*.

L'autre lignée ne montre jamais la formation d'un véritable sillon dans l'incisive supérieure; l'accroissement de taille et d'hypsodontie est encore plus grand que chez *Pseudoruscinomys*, mais ici le contour des dents se modifie. Par exemple le rapport longueur/largeur des  $M^1$  de *R. europaeus* est nettement plus élevé que chez tous les *Cricetodon*, les dents sont donc devenues plus étroites. L'antéroconide des  $M_1$  est rond avec une paroi parfaitement lisse. Les ectolophes sont complets. Par sa taille et son énorme hypsodontie ce groupe diffère tellement du genre *Cricetodon* qu'il paraît naturel de lui conserver le nom de genre *Ruscinomys* Depéret, 1890.

*R. thaleri* Hartenberger, 1967 est probablement l'espèce qui montre le passage entre *Cricetodon* et *Ruscinomys*; l'incisive et la  $M_1$  de cette espèce sont encore inconnus (la plupart du matériel appartient en fait à un *C. (H.)* cf. *nom-brevillae*), mais la  $M^1$  (Holotype), plus grande que le reste du matériel, montre un rapport longueur/largeur élevé qui l'éloigne de *Cricetodon* et la rapproche déjà de *Ruscinomys*. Le développement d'ectolophes complets, argument souvent utilisé pour relier *Pseudoruscinomys* à *Ruscinomys*, doit être considéré comme une évolution parallèle.

On peut rattacher au genre *Ruscinomys* quelques spécimens de Masia del Barbo II décrits par Freudenthal, 1967. Cet auteur distinguait deux espèces dans ce gisement. A notre avis la plus petite espèce est un *C. (H.)* cf. *aragonensis* tandis que quelques très grandes dents semblent appartenir à la lignée de *Ruscinomys*; la coupure entre les deux formes doit être placée à une taille nettement plus grande que celle précédemment supposée. Enfin on peut attribuer à cette même forme quelques très grandes dents trouvées récemment par notre collègue Jacques Michaux dans un niveau de Masia del Barbo plus récent que le niveau classique.

Genre *Cricetodon* Lartet, 1851

*Diagnose originale* – ‘Rongeurs à dents mâchelières tuberculeuses dans le plan de celles des rats et en même nombre: six à chaque mâchoire. Ces molaires sont moins compliquées de tubercules que celles des rats domestiques. Elles se rapprochent davantage de celles des Hamsters, dont elles diffèrent cependant encore par un tubercule de moins aux molaires antérieures de l’une et de l’autre mâchoire. Le rapprochement plus intime avec le Hamster est également indiqué par l’existence d’un trou artériel au condyle externe de l’humérus, lequel manque dans nos rats domestiques’.

*Remarque* – Il semble probable que Lartet a constaté ce dernier caractère chez un humérus de *Democricetodon*. D’après les recherches de Mein, 1968 le trou entépicondylien fait défaut chez *Cricetodon*.

*Nouvelle diagnose proposée* – Cricetodontini de taille moyenne à grande; les incisives supérieures sont lisses ou munies d’un faible sillon de type ‘dipodoide;’ la  $M^1$  a quatre ou cinq racines; la racine postérieure de la  $M_2$  est simple ou bifide; la  $M^1$  a l’antérocone simple ou bifide; les molaires supérieures ont une tendance à développer des ectolophes; les  $M^1$  possèdent souvent des protostyles et parastyles; les molaires inférieures possèdent souvent des protostylides, ectostylides et ectomésolophides; la  $M_1$  est toujours munie d’une crête labiale descendant du sommet de l’antéroconide; les molaires sont brachyodontes ou hypsodontes, mais la hauteur de la couronne d’une dent peu usée dépasse pas la longueur des racines d’une dent usée.

Pour les caractères de la mandibule, des incisives inférieures, etc., voir la diagnose de la tribu.

Sous-genre *Cricetodon* Lartet, 1851

*Diagnose* – Cricetodontini de taille moyenne à grande; les incisives supérieures sont lisses; les ectolophes des molaires supérieures sont nuls ou faibles; les molaires sont brachyodontes; l’antérocone de  $M^1$  est simple ou bifide; la  $M^1$  a quatre racines; la  $M_2$  en a deux ou trois.

*Remarque* – les ectolophes sont les caractères les plus utilisables pour distinguer les sous-genres de *Cricetodon*.

*Espèce-type* – *C. sansaniensis* Lartet, 1851

*Répartition géographique du sous-genre* – Espagne, France, Suisse, U.R.S.S.

*Répartition stratigraphique* –

gisement le plus ancien: Byelometchetskaya?, Vieux-Collonges.

gisement le plus récent: La Grive St. Alban M.

Comme nous l’avons indiqué dans la classification précédente le sous-genre *Cricetodon* comprend les espèces nouvelles suivantes:

*C. albanensis*,  
*C. aureus*,  
*C. jotae*.

*C. aureus* du gisement de Vieux-Collonges sera décrit dans une prochaine publication, où l'on trouvera ensemble les espèces de *Cricetodon* de ce gisement. Les diagnoses de *C. albanensis* et *C. jotae*, espèces provenant d'autres gisements que Vieux-Collonges, seront données ci-après. Les *Cricetodon* sp. des gisements de Vieux-Collonges, Manchones, et La Grive-St. Alban, mentionnés dans la classification, insuffisamment connus à cause du matériel pauvre, ne seront pas dénommés. Ces formes seront discutées dans la publication sur Vieux-Collonges.

*Cricetodon (Cricetodon) jotae nov. sp.*

*Holotype* – M<sup>1</sup> sin., no. MA 983, figuré par Freudenthal, 1963, pl. I, fig. 19, conservé au Musée de Sabadell.

*Paratypes* – la collection décrite par Freudenthal, 1963, p. 73.

*Localité-type* – Manchones, Zaragoza, Espagne.

*Niveau-type* – *Heteroxerus grivensis* Assemblage Zone (De Bruijn & Van Meurs, 1967).

*Derivatio nominis* – d'après la jota, la fameuse chanson de l'Aragon, où se trouve la localité-type.

*Diagnose* – plus grand que *C. meini*; le métalophulide postérieur est plus rare que chez *C. meini*, le métalophulide antérieur par contre est plus fréquent; les ectolophes sont plus développés, mais aucun ectolophe ne forme une connection continue.

*Mesures* – voir Freudenthal, 1963, 1966.

A part de la localité-type *C. jotae* a été trouvé dans les gisements de Las Planas IV et Arroyo del Val VI, tous deux dans le Bassin de Calatayud-Teruel (Espagne).

*Cricetodon (Cricetodon) albanensis nov. sp.*

*Holotype* – Mandibule droite avec M<sub>1</sub>-M<sub>3</sub>, no. 65484, Fac. des Sciences, Lyon; Pl. 1, fig. 1.

*Paratype figuré* – Maxillaire gauche avec M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup>, no. 65485, Fac. des Sciences, Lyon; Pl. 1, fig. 2.

*Autres paratypes* – Dans les collections de la Fac. des Sciences de Lyon, et du Musée National de Géologie et Minéralogie, Leiden.

*Localité-type* – La Grive-St. Alban, Carrière Milliat, fissure M.

*Niveau-type* – *Heteroxerus grivensis* Assemblage Zone (De Bruijn & Van Meurs, 1967).

*Derivatio nominis* – d'après le nom de la localité: commune de Saint-Alban de Roche.

*Diagnose* – Taille de *C. sansaniensis*, mais ectolophes un peu plus développés que dans cette espèce; la mandibule est un peu plus oblique, de sorte que le foramen mentale est justement caché en vue verticale; le diastème est légèrement creusé; le mésolophide est absent; le métalophulide est toujours antérieur; la  $M^1$  a quatre racines.

A part la localité-type *C. albanensis* a été trouvé à La Grive-St. Alban, fissure L 7.

Mesures:

	n	Longueur			Largeur		
		Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.
L.M <sub>1-3</sub>	50	75	81	86			
M <sub>1</sub>	50	27.0	29.4	32.0	17.6	18.7	19.7
M <sub>2</sub>	50	24.5	26.5	28.6	19.0	20.6	22.3
M <sub>3</sub>	50	24.9	26.4	28.0	18.5	19.8	21.0
L.M <sup>1-3</sup>	50	74	79	84			
M <sup>1</sup>	50	31.8	34.8	37.7	19.9	21.5	23.1
M <sup>2</sup>	50	24.4	26.1	27.7	19.2	20.6	22.0
M <sup>3</sup>	50	19.4	21.1	23.0	17.7	19.2	20.5

#### Sous-genre *Hispanomys* nov. subgenus

*Diagnose* – Cricetodontini de taille moyenne; les incisives supérieures sont munies d'un faible sillon longitudinal; les molaires supérieures ont des ectolophes partiels; la  $M^1$  est à antérocone bifide; elle a quatre racines et souvent une trace d'une cinquième, qui prend son origine à la base de la grande racine antérieure; les molaires sont légèrement plus hautes que chez le sous-genre *Cricetodon*, mais l'hypsodontie n'atteint jamais le degré qu'elle peut atteindre chez *Ruscinomys* et *Pseudoruscinomys*. La taille est inférieure à celle de *Deperetomys* et *Pseudoruscinomys*.

*Espèce-type* – *Cricetodon (Hispanomys) aragonensis* Freudenthal, 1966.

*Répartition géographique du sous-genre* – Portugal, Espagne, France.

*Répartition stratigraphique* –

gisement le plus ancien: La Grive-St. Alban M.

gisement le plus récent: Lobrieu.

Comme indiqué dans la classification précédente, le sous-genre *Hispanomys* comprend une espèce nouvelle,

*Cricetodon (Hispanomys) bijugatus*, dont la diagnose sera donnée ci-après. *C. nombrevillae* et *C. aragonensis* sont élevés au rang d'espèces, après avoir été

décrits comme sous-espèces de *C. decedens*. Ces espèces représentent deux lignées évolutives, dont la première est caractérisée par une forte réduction de la  $M_3$  en rapport avec la  $M_1$ , et par une petite cinquième racine à la  $M^1$ . Par la réduction de la  $M_3$  *C. lusitanicus* se place dans la lignée de *C. nombrevillae*. La plupart des paratypes de *Ruscinomys thaleri* peut être considérée comme un *C. (H.) cf. aragonensis*; l'holotype de *R. thaleri* Hartenberger, 1966 est probablement un vrai *Ruscinomys*. *Cricetodon* sp. de Montredon, Mollon et Lobrieu représentent des *C. (H.) cf. aragonensis*.

*Cricetodon (Hispanomys) bijugatus* nov. sp.

*Holotype* –  $M_1$  sin., no. 65478, Fac. des Sciences, Lyon; Pl. 2, fig. 4a, 4b.

*Paratypes figurés* –  $M_2$  sin., no. 65479;  $M_3$  sin., no. 65480;  $M^1$  dext., no. 65481;  $M^2$  dext., no. 65482;  $M^3$  dext., no. 65483; toutes de la collection de la Fac. des Sciences de Lyon; Pl. 2, fig. 1, 2, 3, 5, 6.

*Autres paratypes* – Dans les collections de la Fac. des Sciences, Lyon, et du Musée National de Géologie et Minéralogie, Leiden.

*Localité-type* – La Grive-St. Alban, Carrière Lechartier, fissure L 3.

*Niveau-type* – *Heteroxerus grivensis* Assemblage Zone (De Bruijn & Van Meurs, 1967). La faune de cette localité, plus récente que celle de La Grive M, est contemporaine des gisements d'Anwill et Giggenhausen.

*Derivatio nominis* – d'après le métalophulide de  $M_1$  qui est toujours double.

*Diagnose* – Taille moyenne; ectolophes partiels; le métalophulide de  $M_1$  est toujours double; le mésolophide y est absent ou court; le mésolophe de  $M^1$  est absent, de sorte que l'entonnoir typique de *C. decedens* et *C. aragonensis* manque.

En plus de la localité-type *C. bijugatus* a été trouvé à La Grive-St. Alban, fissure L 5.

Mesures:

	n	Longueur			Largeur		
		Min.	Moy.	Max.	Min.	Moy.	Max.
$M_1$	50	24.4	26.2	28.0	15.6	16.8	18.1
$M_2$	50	24.0	25.6	27.4	17.2	18.5	19.6
$M_3$	50	23.2	25.2	27.2	15.8	16.9	18.0
$M^1$	50	29.7	32.3	35.0	19.2	20.5	21.8
$M^2$	50	22.9	24.6	26.2	17.8	19.1	20.6
$M^3$	50	18.0	19.9	21.8	15.7	17.5	19.3

Sous-genre *Deperetomys* nov. subgenus

*Diagnose* – Cricetodontini de grande taille, à ectolophes partiels; les ectolophes postérieurs ne sont pas longitudinaux et rectilignes, mais sinueux; en effet il ne s'agit pas de vrais ectolophes postérieurs comme chez les autres sous-genres, mais le mésolophe très long rejoint le métacône, et l'ectolophe postérieur se termine contre le mésolophe; ailleurs le mésolophe est absent, ou, s'il existe, il se termine contre l'ectolophe longitudinal ou même avant.

*Espèce-type* – *Cricetodon (Deperetomys) hagni* Fahlbusch, 1964.

Ce sous-genre est connu des gisements de Giggerhausen, Anwil, et d'un niveau inconnu à La Grive-St. Alban (c.à.d. par l'holotype de *Cricetodon rhodanicus* Depéret, 1887, trouvé en ancienne collection). Planche 1, fig. 3).

Sous-genre *Pseudoruscinomys* nov. subgenus

*Diagnose* – Cricetodontini de grande taille; les ectolophes sont partiels ou complets; les incisives supérieures sont du type 'dipodoïde'; les M<sup>1</sup> ont quatre ou cinq racines, et l'antérocone bifide; la hauteur de la couronne égale celle des dents d'*Hispanomys* chez les formes les plus anciennes, et s'accroît progressivement; la M<sub>1</sub> est munie d'une crête labiale descendant du sommet de l'antéroconide; le métalophulide de la M<sub>1</sub> est antérieur; les racines ne sont pas atrophiées.

*Espèce-type* – *Cricetodon (Pseudoruscinomys) schaubi* (Villalta & Crusafont, 1956).

*Répartition géographique du sous-genre* – Espagne.

*Répartition stratigraphique* –

gisement le plus ancien: Hostalets de Pierola (couches sans *Hipparion*).

gisement le plus récent: Conclud.

Genre *Ruscinomys* Depéret, 1890

*Diagnose originale* – La branche montante a une forme spéciale; elle continue presque en arrière la direction de la branche horizontale, ou ne forme avec elle qu'un angle peu marqué; il en résulte que le niveau du condyle articulaire est à peine plus élevé que le bord supérieur de la couronne des molaires. Il semble y avoir eu une petite apophyse coronoïde, bien que l'os soit brisé en ce point. La forme de cette partie postérieure de la mandibule rappelle beaucoup celle du *Ctenodactylus*, où le niveau du condyle articulaire est encore moins relevé, et qui manque, en outre, de toute trace d'apophyse coronoïde.

Les molaires (Pl. IV, fig. 38a), sont au nombre de trois. Elles décroissent de grandeur d'avant en arrière, et sont pourvues chacune de deux racines distinctes, l'une antérieure, l'autre postérieure. Leur couronne allongée, très comprimée en travers, se compose de deux lobes séparés par un étranglement. Chacun des lobes a la forme d'un losange, dont le grand axe est longitudinal, tandis que le petit

axe, transverse, est disposé obliquement par rapport à la rangée dentaire. De petites colonnettes ou plis d'émail assez aigus marquent les extrémités du losange. La troisième molaire diffère des deux précédentes parce que son second lobe est bien plus petit que le premier.

*Remarque* – La ressemblance au *Ctenodactylus* est due au fait que la mandibule holotype est brisée à la racine de l'apophyse coronale.

*Diagnose proposée* – Cricetodontini de taille très grande, à hypsodontie forte; les incisives supérieures montrent un sillon fugace; les molaires supérieures ont des ectolophes complets;  $M^1$  a l'antérocône bifide et cinq racines s'atrophiant progressivement; la paroi antéro-labiale de l'antéroconide de  $M^1$  est ronde et lisse; les mésolophes des molaires inférieures sont courts et fugaces; la  $M^2$  a une racine antérieure et deux racines postérieures (voir aussi Hugueney & Mein, 1966).

*Espèce-type* – *Ruscinomys europaeus* Depéret, 1890.

*Répartition géographique du genre* – Espagne, France.

*Répartition stratigraphique* –

gisement le plus ancien: Alcoy.

gisement le plus récent: Puimoisson.

#### Tribus Megacricetodontini nov. tribus

##### *Diagnose*

Taille – très petite à moyenne.

Crâne – voir les caractères de la sous-famille.

Mandibule – Généralement le corps de la mandibule est incliné lingualement par rapport à la rangée dentaire; cependant cette inclinaison est moindre que chez *Democricetodon*. En vue verticale le foramen mentale est visible ou caché; ce foramen est placé assez haut sur le diastème. Le diastème est creux. Les crêtes massétériennes sont fortement développées, la crête inférieure est courbe. En vue latérale la  $M^3$  est partiellement (rarement complètement) cachée par la branche montante. La pointe de l'incisive inférieure est presque toujours plus basse que la surface masticatrice (rarement au même niveau). Le foramen mandibulaire est plus haut ou plus bas que la surface masticatrice.

Molaires – brachyodontes, graciles (la largeur est faible par rapport à la longueur).

Molaires supérieures – Toujours avec trois racines longues (une quatrième racine vestigiale peut être présente dans le centre de la  $M^1$ ). L'antérocône de  $M^1$  est bifide et n'a jamais d'éperon postérieur; le paracône de  $M^1$  et  $M^2$  peut en avoir, mais celui-ci ne se développe jamais en ectolophe continu. Les mésolophes de  $M^1$  sont variables. Le postérosinus peut être petit, mais reste présent. La connection entre paracône et protocône est simple, ou double et asymétrique.

Molaires inférieures – Toujours avec deux racines (une troisième racine vestigiale peut être présente sous le centre de la  $M_1$ . La  $M_1$  a l'antéroconide simple ou bifide. Les mésolophides de  $M_1$  et  $M_2$  sont très variables, le mésolophide de  $M_3$  n'est que rarement présent. La  $M_3$  est très réduite, c'est toujours la dent la plus courte de la rangée dentaire inférieure. La  $M_1$  est la dent la plus longue dans la mandibule, et elle a un contour allongé et gracile.

Incisive supérieure – (d'après un crâne écrasé de *M. crusafonti* provenant d'Oeningen, et conservé dans le Musée Teyler, Haarlem, Pays-Bas, et plusieurs crânes de *M. gregarius* de La Grive-St. Alban): opisthodontes, sans stries.

Incisive inférieure – sans stries sur la face antérieure.

Humérus – sans foramen entépicondylien.

La tribu des Megacricetodontini comprend un seul genre, divisé en deux sous-genres: *Megacricetodon* et *Collongomys*.

#### *Evolution*

Le représentant le plus ancien des Megacricetodontini se trouve en Espagne, à Valdemoros I A, Bassin de Calatayud-Teruel. Dans des niveaux un peu plus récents on les trouve en France et aussi en Allemagne. Cela ne veut pas dire que les Megacricetodontini se sont développés en Espagne, puisque l'on ne connaît pas de gisements de l'âge de Valdemoros I A en France ou en Allemagne. Les Megacricetodontini ne peuvent pas être rattachés phylogénétiquement à quelque Cricetidae connu dans des niveaux plus anciens que Valdemoros I A. Il semble qu'on ait affaire à un groupe immigrant.

#### Genre *Megacricetodon* Fahlbusch, 1964

*Diagnose originale* (traduite de l'Allemand) – Crête longitudinale des molaires inférieures et supérieures courte, courbée ou rectiligne; la vallée externe (sinuside) des molaires inférieures généralement un peu courbée en arrière; la vallée interne (sinus) des molaires supérieures généralement courbée en avant: l'antéroconide de la  $M_1$  long, simple ou bifide; l'antéroconide de la  $M^1$  toujours bifide; les crêtes transversales des molaires supérieures sont en général simples, transversales ou dirigées vers l'arrière; le plus souvent  $M^1$  et  $M^2$  ont un éperon postérieur au paracône.

*Diagnose proposée* – Identique à celle de la tribu des Megacricetodontini.

N.B. Dans de rares cas l'antéroconide de  $M^1$  peut être simple.

N.B. A la  $M^2$  la connection entre paracône et protocône peut être double. Chez *Democricetodon* ces deux connections sont symétriques par rapport au protocône, chez *Megacricetodon* elles sont en général asymétriques.

Sous-genre *Megacricetodon* Fahlbusch, 1964

*Diagnose originale* – identique à celle du genre.

*Nouvelle diagnose proposée* – A l'intérieur du genre *Megacricetodon*, le sous-genre nominatif se distingue du sous-genre *Collongomys* par les caractères suivants:

En vue occlusale le foramen mentale de la mandibule est visible, il apparaît labialement d'une droite tangente au bord lingual de la  $M_2$ .

La longueur relative de la  $M_1$  par rapport à la  $M_3$  est grande (chiffres trouvés 1.31 à 1.64, avec une moyenne de 1.52); la  $M_3$  est relativement le plus réduite chez les espèces de grande taille.

L'incisive inférieure, à face antérieure régulièrement convexe, est lisse.

La comparaison avec la diagnose du sous-genre *Collongomys* montrera que la distinction repose sur des caractères minimes et d'observation délicate. La phylogénie oblige cependant de les distinguer. Le gisement de Vieux-Collonges est l'un des plus vieux gisements renfermant le genre *Megacricetodon*; on y trouve côte à côte la plus petite forme du sous-genre *Megacricetodon* et le *Collongomys* dont la taille dépasse même celle des *Megacricetodon* (*Megacricetodon*) du Vallesien. On peut conclure qu'il s'agit de deux lignées tout à fait différentes pour lesquelles une séparation sous-générique s'impose.

*Espèce-type* – *Megacricetodon* (*Megacricetodon*) *gregarius* (Schaub, 1925).

*Répartition géographique du sous-genre* – Portugal, Espagne, France, Suisse, Allemagne, Autriche, Tchécoslovaquie.

*Répartition stratigraphique* –

gisement le plus ancien: Valdemoros I A.

gisement le plus récent: Pedregueras II C.

*Evolution* – voir les remarques de Freudenthal, 1965 et 1968.

N.B. Bien que sortant de notre cadre géographique signalons que le *Cricetodon atlasi* Lavocat, 1961 ressemble beaucoup à *Megacricetodon* par sa morphologie dentaire. Cependant, la disposition des racines de  $M_2$  empêche de l'incorporer dans ce genre.

Sous-genre *Collongomys* nov. subgenus

*Diagnose* – A l'intérieur du genre *Megacricetodon* le sous-genre *Collongomys* se distingue du sous-genre *Megacricetodon* par les caractères suivants:

En vue occlusale le foramen mentale de la mandibule apparaît du côté interne d'une droite tangente au bord lingual de la  $M_2$ .

La longueur relative de la  $M_1$  par rapport à la  $M_3$  est plus faible que chez les plus grandes espèces du sous-genre *Megacricetodon*. L'indice de longueur  $M_1/M_3$  est 1.45.

L'incisive inférieure, dépourvue de stries, montre une bande médiane aplatie sur la face antérieure.

*Espèce-type* (et unique) – *Megacricetodon (Collongomys) lappi* (Mein, 1958).

*Répartition* – Cette espèce très abondante à Vieux-Collonges n'a pas été retrouvée dans aucun autre gisement; on ignore donc totalement son extension horizontale et verticale, et sa phylogénie.

#### Tribus Fahlbuschiini nov. tribus

##### *Diagnose*

Taille – petite à moyenne.

Crâne – voir les caractères de la sous-famille.

Mandibule – Le corps de la mandibule est moyennement à fortement incliné du côté lingual par rapport à la rangée dentaire. En vue occlusale le foramen mentale n'est pas visible, mais caché par la crête du diastème; ce foramen est placé assez bas sur le diastème, et s'ouvre du côté labial. Le diastème est assez creux. Les crêtes massétériennes sont faiblement développées (chez tous les autres Cricetodontinae ces crêtes sont plus fortes). Généralement la  $M_3$  est complètement cachée par la branche montante (en vue latérale). La partie antéro-interne du processus angularis est peu creusée et passe graduellement à la branche horizontale. Le foramen mandibulare est plus bas ou plus haut que la surface masticatrice. L'aspect général de la mandibule est lourd, à cause de la forme de la branche montante. Le crête massétérienne inférieure est courbe.

Molaires – L'antéroconide et l'antérocone des premières molaires sont toujours simples. Les molaires sont larges par rapport à leur longueur. La connection entre paracône et protocône de  $M^2$  est généralement double et symétrique. Il y a une tendance à une forte réduction des troisièmes molaires inférieures et supérieures et des mésolophides et mésolophes. Cela aboutit à une extrême simplification du dessin d'émail. Les molaires supérieures ont trois racines, les molaires inférieures en ont deux.

Incisive inférieure – Avec une bande aplatie montrant trois stries, sur le bord interne de la face antérieure.

#### Genre *Fahlbuschia* nov. genus

*Diagnose* – la même que pour la tribu.

*Espèce-type* – *Fahlbuschia larteti* (Schaub, 1925).

*Répartition géographique du genre* – Espagne, France.

*Répartition stratigraphique* –

gisement le plus ancien: Valdemoros I A (Espagne).

gisement le plus récent: Nombrevilla (Espagne).

*Evolution* – Une lignée évolutive a été décrite par Freudenthal, 1963, 1967. L'origine pré-burdigalienne du genre n'est pas connue. *Fahlbuschia* a le foramen entépicondylien des Cricetinae. Nous avons laissé prévaloir le foramen incisivum, et placé *Fahlbuschia* dans les Cricetodontinae. Il se pourrait bien qu'en réalité les *Fahlbuschiini* représentent un groupe à part, d'une catégorie taxonomique plus élevée. Cette théorie – non démontrable pour le moment – est renforcée par la répartition géographique du genre: l'aire de distribution optimale est l'Espagne, où *Fahlbuschia* se trouve dans pratiquement tous les gisements du Miocène moyen et supérieur; le genre est connu en France, mais là il manque souvent dans les gisements; la France semble être l'aire de distribution marginale. Il manque tout à fait dans les gisements plus orientaux, bien que ceux-ci soient souvent extrêmement riches en Cricetodontinae et Cricetinae. Cette répartition peut être expliquée soit par une évolution sur place en Espagne, soit par une immigration depuis l'Afrique. Une évolution sur place semble improbable, puisque Valdemosos I A, le gisement le plus ancien de *Fahlbuschia* est précédé chronologiquement par une série de gisements riches en rongeurs, dans lesquels les Cricetodontinae font tout à fait défaut. En résumé, on peut supposer que *Fahlbuschia* représente une nouvelle sous-famille de Cricetidae, d'origine africaine. Les gisements africains du Miocène inférieur ne sont pas suffisamment connus pour résoudre ce problème.

#### Sous-famille Cricetinae Murray, 1866

Pour distinguer les Cricetinae fossiles des Cricetodontinae il serait nécessaire de redéfinir les Cricetinae à partir des caractères crâniens, mandibulaires, etc., tandis que la diagnose actuelle est fondée sur les tissus qui ne sont pas fossilisés. Il en va de même pour les Eumyinae, Hesperomyinae, etc . . .

Comme une telle entreprise dépasserait le sujet de ce travail, nous nous contenterons ici de définir les Cricetinae du Miocène de l'Europe d'une façon provisoire.

*Diagnose* – Le foramen incisivum est court; son bord postérieur se trouve en avant du bord antérieur des  $M^1$ . Le corps de la mandibule est très fortement incliné du côté lingual par rapport à la rangée dentaire; en vue occlusale le foramen mentale n'est pas visible. L'humérus est muni d'un foramen entépicondylien.

Par ces caractères *Democricetodon*, *Rotundomys*, *Cricetulodon* et *Kowalskia* diffèrent des Cricetodontinae et, par ces mêmes caractères, ils se rapprochent des Cricetinae actuels. De ce fait, ces genres pourraient bien se trouver parmi les ancêtres des Cricetinae actuels (ou au moins d'une partie entre eux.).

#### Genre *Democricetodon* Fahlbusch, 1964

*Diagnose originale* (traduite de l'Allemand) – Crête longitudinale des molaires inférieures et supérieures très courte, en forme de demi-lune; la vallée externe des molaires inférieures est transversale ou oblique vers l'avant, toujours rectiligne; la vallée interne des molaires supérieures est toujours transversale. L'antéroconide de  $M_1$  est court, large, simple, l'antérocone de  $M^1$  est simple;  $M^2$  montre généralement une double connection symétrique entre protocône et paracône.

N.B. Le genre *Democricetodon*, dans sa conception originale, était sub-

divisé en deux sous-genres, *Democricetodon* et *Megacricetodon*. La diagnose donnée ci-dessus est celle du sous-genre *Democricetodon*.

*Diagnose emendée*

Taille – très petite à petite.

Crâne – le bord postérieur du foramen incisivum se trouve en avant du bord antérieur des M<sup>1</sup>; pour plus de détails voir Hartenberger, 1967.

Mandibule – Le corps de la mandibule est très incliné du côté lingual par rapport à la rangée dentaire. En conséquence le foramen mentale n'est pas visible en vue occlusale. Le diastème est creux. Le foramen est placé bas sur le côté du diastème, et s'ouvre du côté labial. La pointe de l'incisive est plus basse que la surface masticatrice. Les crêtes massétériennes sont faibles ou fortes, la crête inférieure est courbée. Le foramen mandibulare se trouve au niveau de la surface masticatrice ou plus haut qu'elle, la position étant variable à l'intérieur d'une seule population. Le condyle est en position très haute, et peut dépasser le niveau de l'apophyse coronoïde. En vue latérale la M<sub>3</sub> est partiellement ou complètement cachée par la branche montante. La partie antéro-interne du processus angularis est peu creusée et passe graduellement à la branche horizontale.

Molaires – brachyodontes, relativement plus larges que chez *Megacricetodon*.

Molaires supérieures – 3 racines. L'antérocone de M<sup>1</sup> est simple (chez les formes évoluées l'antérocone peut être sillonné). La connection entre paracône et protocone de M<sup>2</sup> est double et symétrique; à la M<sup>1</sup> cette connection est postérieure ou double. Les mésolophes sont variables, mais longs. La vallée interne est transversale et rectiligne.

Molaires inférieures – avec 2 racines très longues. L'antéroconide de M<sub>1</sub> est simple (chez quelques formes évoluées l'antéroconide peut être complexe). L'antérolophide lingual et l'antérosinuside de M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> sont en général un peu plus développés que chez *Megacricetodon*. Les mésolophides sont variables, souvent longs, même à la M<sub>3</sub>. La vallée externe est transversale ou oblique à l'avant.

Incisive supérieure – lisse (d'après un crâne de *D. affinis*).

Incisive inférieure – une bande aplatie avec deux stries vers le milieu de la face antérieure.

Humérus – avec un foramen entépicondylien.

*Remarque* – *D. gaillardi*, sans doute appartenant au genre *Democricetodon* ne s'accorde pas tout à fait avec cette diagnose: la mandibule semble être moins inclinée, le foramen mentale est parfois visible en vue verticale; la pointe de l'incisive est parfois plus haute et le foramen mandibulare parfois plus bas que la surface masticatrice; l'antérocone et l'antéroconide sont bifides.

*Espèce-type* – *Democricetodon crassus* Freudenthal, 1969 (= *D. minor* sensu Fahlbusch, 1964, en attendant la décision de la Comm. Int. Nomenclature Zool.).

*Répartition géographique du genre* – Espagne, France, Allemagne, Suisse, Tchécoslovaquie.

*Répartition stratigraphique* –

- gisement le plus ancien: Villafeliche II A (Espagne);  
Erkertshofen (Allemagne).  
gisement le plus récent: Pedregueras II C (Espagne).

*Evolution* – Les plus anciennes espèces connues (celles de Villafeliche II A et de Erkertshofen) sont sans doute très proches l'une de l'autre; il pourrait s'agir de deux races géographiques de la même espèce. Cette espèce remplit les conditions qu'on peut demander à un ancêtre de toutes les espèces plus récentes. Le gisement de Vieux-Collonges semble prendre une position essentielle pour comprendre les relations des *Democricetodon* du Miocène supérieur. A Vieux-Collonges il est impossible de distinguer plus qu'une seule espèce: *D. mutilus* Fahlbusch, 1964. Mais cette espèce comprend quatre morphotypes, qui préfigurent les espèces qu'on trouve dans les gisements plus récents: *gracilis*, *affinis*, *brevis* et *gaillardi*. Parmi les matériaux de Vieux-Collonges on trouve déjà des dents parfaitement conformes aux dents typiques de chacune de ces quatre espèces. On peut les classer dans deux groupes: *gracilis* + *affinis* et *brevis* + *gaillardi*, et ces groupes mériteront probablement d'être élevés au rang de sous-genres. Le groupe *gracilis* + *affinis* est caractérisé par une denture à dessin simple, le groupe *brevis* + *gaillardi* est caractérisé par la tendance à la complication du dessin d'émail. Dans chaque groupe il y a une lignée d'espèces petites (*gracilis*, *brevis*) et une lignée d'espèces grandes (*affinis*, *gaillardi*). L'espèce-type du genre, *D. crassus* se rapproche de *gracilis*. La position de *D. romieviensis* est incertaine.

Le groupe *brevis* + *gaillardi* a livré l'ancêtre de *Rotundomys*, *Kowalskia*, etc. Cette évolution est marquée par la complication de l'antéroconide de M<sub>1</sub>.

Fahlbusch, 1967 et 1969 considère *Democricetodon* comme un sous-genre du genre nord-américain *Copemys* Wood, 1937. Cette proposition, fondée sur la très grande ressemblance des dentures de *Copemys* et *Democricetodon*, est, à notre avis, un phénomène de parallélisme. Le foramen incisivum court de *Democricetodon* le place parmi les Cricetinae. Par contre le foramen incisivum de *Copemys* se poursuit entre les molaires, comme chez les Hesperomyinae (et diffère de ce que l'on voit chez les Eumyinae). *Copemys* doit probablement être rangé parmi les Hesperomyinae.

#### Autres genres de Cricetinae

Ces dernières années toute une série d'espèces voisines a été décrite sous les noms génériques de *Rotundomys* Mein, 1966, *Cricetulodon* Hartenberger, 1966, *Kowalskia* Fahlbusch, 1969, *Cricetulus* Milne Edwards, 1867, et *Cricetus* Leske, 1779. Il s'agit de formes évoluées du genre *Democricetodon*, et qui sont alors placées dans les Cricetinae. Il paraît vraisemblable que ces espèces représentent au moins cinq lignées évolutives différentes, mais aucune de ces lignées (sauf peut-être *R. hartenbergeri* – *sabadelliensis* – *montisrotundi*) n'est déjà suffisamment

connue pour délimiter les genres. Une division provisoire utilisable paraît la suivante:

*Rotundomys* Mein, 1966 (y compris *Cricetulodon* Hartenberger, 1966) renferme les espèces *hartenbergeri*, *sabadelliensis*, *montisrotundi*. Il s'agit d'un groupe ancien et assez homogène.

Parmi ce groupe (et probablement chez *R. hartenbergeri*) il faut chercher l'origine des espèces *angustidens*, *kormosi*, *barrieri*, placées par leurs auteurs dans le genre *Cricetus*; leur appartenance au genre moderne *Cricetus* n'étant pas démontrée, ils sont indiqués dans notre classification précédente comme '*Cricetus*'. La transition de *Rotundomys* vers '*Cricetus*' est représentée par quelques rares trouvailles de Viladecabals et Los Mansuetos (Espagne). Pour bien délimiter *Rotundomys* de '*Cricetus*', il sera nécessaire de mieux connaître ces stades de transition.

Egalement à partir de *Rotundomys* (ou d'un équivalent plus oriental) a évolué le genre *Kowalskia* Fahlbusch, 1969. Ce genre comprend les espèces *polonica*, *magna*, *intermedia*, et probablement *lavocati*. Pour décider la validité du nom de genre *Kowalskia* il sera nécessaire de mieux connaître *Neocricetodon* Kretzoi, 1930, et de se décider si *Neocricetodon* sensu Kretzoi est un nomen nudum ou non.

Ainsi toutes les espèces néogènes ont été rangées, sauf les espèces décrites récemment par De Bruijn, Dawson, & Mein, 1970 du gisement de Maritsa (Rhodes, Grèce) dont la faune indique une influence plutôt asiatique qu'europpéenne. Il serait prématuré de vouloir décider de la relation de ces espèces avec celles mentionnées ci-dessus.

Cricetidae incertae sedis

Genre *Eumyarion* Thaler, 1966

#### Diagnose

Taille – très petite à petite.

Crâne – voir les caractères crâniens de la sous-famille.

Mandibule – Le corps mandibulaire est légèrement incliné du côté lingual par rapport à la rangée dentaire. En vue occlusale le foramen mentale peut être visible ou caché. Le diastème est plat. La pointe de l'incisive est plus basse que la surface masticatrice; l'incisive est très petite par rapport à la taille de la mandibule. Les crêtes massétériennes sont très fortement développées, la crête inférieure est courbée. Le foramen mandibulare est plus bas que la surface masticatrice. En vue latérale la  $M_3$  est complètement visible ou partiellement cachée par la branche montante. La partie antéro-interne du processus angularis est peu creusée, et passe graduellement dans la branche horizontale.

Molaires – brachyodontes ou légèrement hypsodontes.

Molaires supérieures – Elles ont 3 racines. L'antérocône de  $M^1$  est simple ou

divisé. La vallée interne est parfois transversale, mais le plus souvent courbée fortement en avant.

Molaires inférieures – 2 racines. L'antéroconide de  $M_1$  est simple. Le métaconide de  $M_1$  montre des connections variables avec l'antéroconide, le protoconide et le mésolophide; la branche postérieure du protoconide de  $M_1$  est toujours présente, à côté du mésolophide. La branche postérieure de l'hypoconide est souvent (mais pas toujours) individualisée entre postérolophide et entoconide; chez la  $M_2$  cette crête est plus rare que chez la  $M_1$  (chez tous les autres Cricetidae post-aquitaniens de l'Europe cette crête manque). La vallée externe est parfois transversale, mais plus souvent courbée fortement en arrière.

Incisive inférieure – très petite par rapport à la taille de la mandibule. L'incisive porte deux côtes longitudinales en saillie, sur le milieu de la face antérieure, comme chez *Cricetodon*.

*Espèce-type* – *Eumyarion helveticus* (Schaub, 1925).

*Répartition géographique du genre* – Espagne, France, Suisse, Allemagne, Tchécoslovaquie.

*Répartition stratigraphique* –

gisement le plus ancien: La Romieu (Gers, France).

gisement le plus récent: Can Llobateres (Espagne).

En 1961, Black décrivait *Cotimus alicae* du Miocène de l'Amérique du Nord. Fahlbusch, 1964 attribuait les espèces que nous nommons *Eumyarion* à ce genre nord-américain, à cause de la grande ressemblance du dessin d'émail. Il apparaît maintenant que le dessin d'émail est un caractère tout à fait insuffisant pour prouver la parenté entre les Cricetidae. Ce dessin est parfaitement utilisable pour distinguer des espèces dans un genre et pour suivre l'évolution, mais des dessins identiques peuvent se trouver dans des sous-familles différentes. Par exemple, Fahlbusch, 1968 place *Democricetodon* comme sous-genre dans le genre nord-américain *Copemys*. Si cet auteur était logique avec lui-même, il n'aurait pas reconnu le sous-genre *Democricetodon*, puisqu'il ne trouve pas de différences morphologiques entre *Democricetodon* et *Copemys*. En fait, l'étude des caractères crâniens montre que le genre *Copemys* sensu Fahlbusch, 1968 représente au moins trois sous-familles différentes. Le seul spécimen de *Cotimus* est une mandibule qui est trop cassée pour montrer des différences avec *Eumyarion*. Sans vouloir résoudre le problème de la synonymie de *Cotimus* et *Eumyarion* nous garderons le nom d'*Eumyarion* pour des espèces européennes puisque ce nom est disponible. Cependant, l'un de nous a eu la possibilité d'étudier, grâce à la bienveillance de M. Black à Pittsburgh, les matériaux de Flint Creek, la localité-type de *Cotimus*. Parmi les matériaux non-déterminés on trouve deux incisives inférieures, peut-être attribuables à *Cotimus*. Ces incisives montrent des stries sur la face antérieure, différentes de celles de *Eumyarion*. Evidemment, l'attribution de ces incisives à *Cotimus* n'est pas certaine, et en outre la valeur de la morphologie des incisives n'a jamais été étudiée à fond.

Pratiquement rien n'est connu de l'évolution d'*Eumyarion*. Quelques Cricetidae Oligocènes leur ressemblent, mais il ne paraît pas possible de montrer une

parenté, puisque les derniers représentants des Cricetidae Oligocènes et les premiers *Eumyarion* sont séparés par une période durant laquelle aucun Cricetide n'est connu (sauf des groupes comme *Melissiodon*, qui ne peut sûrement pas former un lien). Vraisemblablement *Eumyarion* est un groupe immigrant dont la source est inconnue. La relation phylogénétique entre les espèces d'*Eumyarion* est incertaine, car le nombre de spécimens en collections est faible.

#### Genre *Lartetomys* nov. genus

*Diagnose* – Cricetidae de très grande taille, à denture simple. La M<sup>1</sup> ne possède que trois racines; le postérosinus de M<sup>1</sup> n'est pas atrophié.

*Espèce-type* – *Lartetomys mirabilis* nov. sp.

*Répartition* – le genre est exclusivement connu des gisements de Vieux-Collonges et de Neudorf an der March.

*Remarques* – A Vieux-Collonges nous avons trouvé deux espèces très rares, dont l'une ressemble un peu à un *Cricetodon* tandis que l'autre pourrait être interprétée comme un *Democricetodon* de taille exceptionnelle. Pour ne pas être obligé de créer encore un autre genre nouveau nous les mettons ensemble dans le genre *Lartetomys*. Il s'agit d'espèces extrêmement rares: *L. mirabilis* est connue par deux spécimens, l'autre espèce, *L. zapfei* nov. sp., est représentée par quatre dents. Une espèce voisine de *L. zapfei* a été décrite par Schaub & Zapfe, 1953, comme *Cricetodon* sp. de Neudorf an der March.

Puisque les caractères du crâne et de la mandibule ne sont pas connus, il n'est pas possible d'attribuer *Lartetomys* à une sous-famille de Cricetidae.

#### Zusammenfassung

Ausgangspunkt dieser Arbeit war eine neue Bearbeitung der Cricetiden Fauna von Vieux-Collonges (Rhône, Frankreich). Aus dieser Bearbeitung ergab sich eine neue Klassifizierung der Cricetidae des Europäischen Tertiärs.

Die wichtigste Änderung, die unsere Klassifizierung von bisherigen Meinungen unterscheidet, ist die Stellung der Gattung *Democricetodon* (und einiger benachbarten Gattungen). *Democricetodon* wurde allgemein als ein Cricetodontinae betrachtet. In letzter Zeit aber hat Fahlbusch dieses Genus als eine Untergattung von *Copemys* betrachtet. Nach unserer Meinung jedoch, die sich auf das Studium der Schädel stützt, gehört *Democricetodon* zu den Cricetinae, und beruht die Ähnlichkeit der Molaren von *Democricetodon* und *Copemys* nur auf Parallelismus. Falls diese beide Genera verwandt sind, so ist das mindestens auf Familien-höhe. *Democricetodon* gehört zu den Cricetinae, *Copemys* zu den Eumyinae oder Hesperomyinae.

Die neuen Subfamilien Paracricetodontinae und Eucricetodontinae umfassen alle paläogene und einige der neogenen Arten, die bisher als Cricetodontinae betrachtet wurden. Das beschränkt die Subfamilie Cricetodontinae auf die Genera

*Cricetodon*, *Megacricetodon*, *Fahlbuschia* nov. gen., *Ruscinomys*, und eine Anzahl von – neuen – Untergattungen innerhalb dieser Genera. Das Genus *Eumyarion* (nach Fahlbusch synonym mit *Cotimus*) betrachten wir vorläufig als Cricetidae incertae sedis.

Das Material von Vieux-Collonges und von einigen nicht publizierten Fundstellen bei La Grive-St. Alban ermöglichte es, die Evolution der genera *Cricetodon* und *Ruscinomys* in Einzelheiten zu verfolgen. Die Unzulänglichkeit der bisher veröffentlichten Theorien über die Entwicklung von *Cricetodon* war hauptsächlich der Tatsache zuzuschreiben, dass die La Grive Fauna ungenügend bekannt war, und keine andere Fundstellen aus jenem Niveau vorlagen. Diese Lücke wird jetzt von drei neuen Arten aus La Grive ausgefüllt.

### Summary

As a result of a revision of the cricetid fauna of Vieux-Collonges (Rhône, France) the present authors felt it useful to propose a new classification of the Cricetidae found in the European Tertiary.

The most important change in the classification as compared to former ideas concerns the position of the genus *Democricetodon* (and some related genera). *Democricetodon* was generally considered a Cricetodontinae. Recently, however, Fahlbusch argued its incorporation in the Cricetini, considering *Democricetodon* as a subgenus of the North American genus *Copemys*. We are of the opinion, however, that cranial characters prove sufficiently that dental similarity between *Copemys* and *Democricetodon* is due to parallelism; relationships between these genera are at least at family level. *Democricetodon* belongs to the Cricetinae, *Copemys* to the Eumyinae or the Hesperomyinae.

The new subfamilies Paracricetodontinae and Eucricetodontinae cover all the Paleogene and some of the Neogene species that were formerly considered as Cricetodontinae. Thus, the subfamily Cricetodontinae is restricted to the genera *Cricetodon*, *Megacricetodon*, *Fahlbuschia* nov. gen., *Ruscinomys*, and a number of new subgenera within these. The position of the genus *Eumyarion* (according to Fahlbusch synonymous with *Cotimus*) is uncertain and we classify it as Cricetidae incertae sedis.

The study of the genus *Cricetodon* at Vieux-Collonges, and the availability of a large collection of *Cricetodon* material from unpublished localities at La Grive-St. Alban, gave us the opportunity to review the ideas on the evolution and the relationships of the genera *Cricetodon* and *Ruscinomys*. As a matter of fact it is impossible to trace the *Cricetodon* evolution in detail without knowledge of the La Grive faunas. In these faunas we recognized three 'missing links', which we describe as new species.

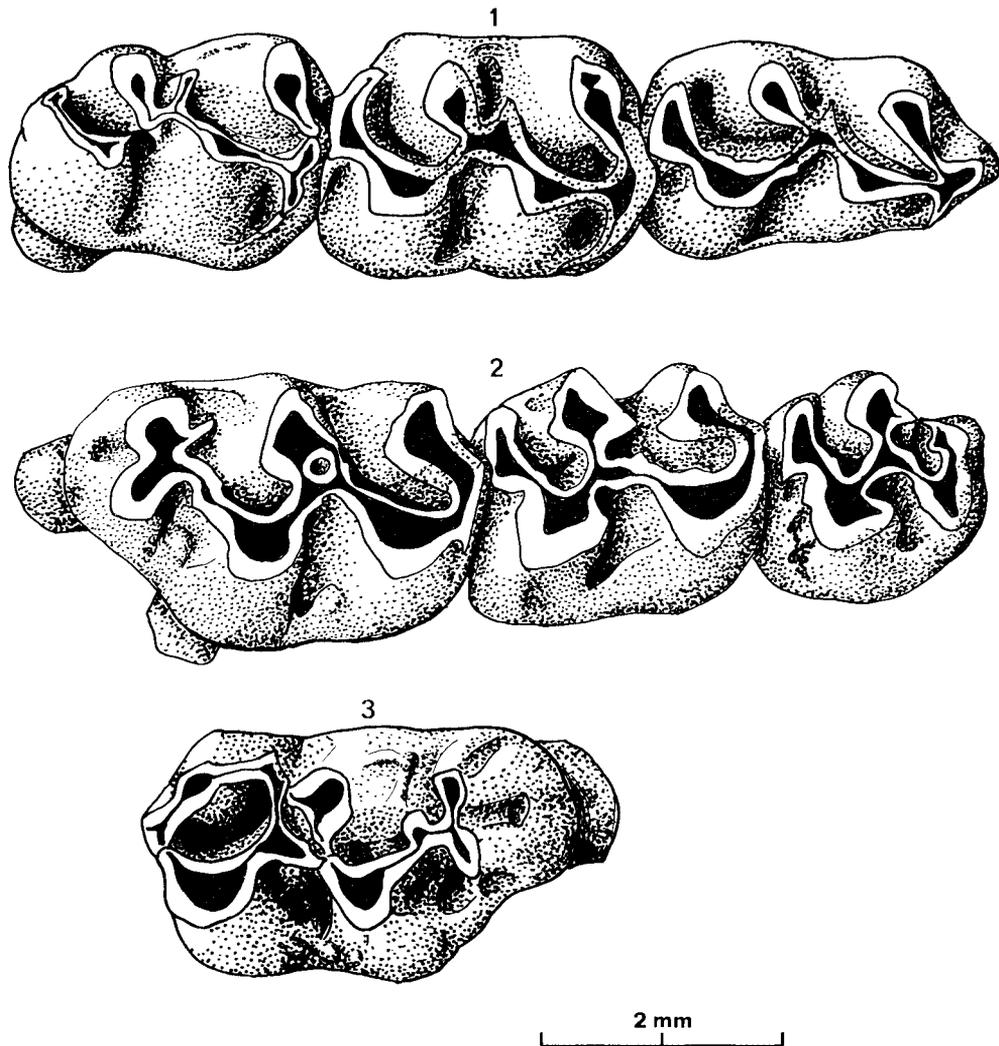
## Bibliographie

- Adrover, R., 1969. Los micromamíferos del Plioceno Inferior de los lignitos de Alcoy: I. *Ruscinomys*. – Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.), 67: 245-272, 15 fig.
- Alker, J., 1968. The occurrence of *Paracricetodon* Schaub (Cricetidae) in North America. – Jour. Mammalogy, 49,3: 529-530, 1 fig.
- Argyropulo, A. I., 1938. On the fauna of Tertiary Cricetinae of the USSR. – C.R. Acad. Sc. USSR, n.ser., 20: 223-226.
- Baudelot, S., 1964. Description du *Cricetodon minus* de Sansan. – Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 99, 1/2: 195-204, 2 figs.
- Baudelot, S. & L. de Bonis, 1968. Contribution à l'étude des rongeurs de l'Aquitaniens moyen et supérieur de l'Agenais. – Idem, 104, 1/2: 160-164, 1 fig.
- Black, C. C., 1961. Fossil mammals from Montana. Pt. 1. Additions to the late Miocene Flint Creek local fauna. – Annals Carnegie Mus, 36,7: 69-76, 5 figs.
- Bruijn, H. de, & P. H. van Meurs, 1967. A biometrical study of the third premolar of *Lagopsis* and *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia) from the Neogene of the Calatayud-Teruel Basin (Aragon, Spain). – Proc. Kon. Akad. Wet., B, 70,2: 113-143, 13 figs.
- Crusafont, M., J. F. de Villalta & J. Truyols, 1955. El Burdigaliense continental de la cuenca del Vallés-Penedés. – Mem. Comun. Inst. Geol. Diput. Prov. Barcelona, 12: 1-272, 54 fig., 11 pls.
- Daxner, G., 1967. Ein neuer Cricetodontide (Rodentia, Mammalia) aus dem Pannon des Wiener Beckens. – Annalen. Naturh. Mus. Wien, 71: 27-36, 3 figs.
- Dehm, R., 1935. Über Tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwabischen Jura. – Abh. Bayerischen Akad. Wiss., Math.-Naturw. Abt., 29: 1-86, 5 pls.
- , 1950. Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – N. Jahrb. Miner. Geol. Paläont., Abh., 91: 321-427, 136 figs., 6 pls.
- Depéret, C., 1887. Recherches sur la succession des faunes de Vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. – Arch. Mus. Lyon, 4: 44-308, 14 pls.
- , 1890. Les animaux pliocènes du Roussillon. – Mém. Soc. Géol. France, Paléont., 3: 1-88, 6 pls.
- Fahlbusch, V., 1964. Die Cricetiden der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – Abh. Bayerischen Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N.F., 118: 1-136, 67 figs., 7 pls.
- , 1967. Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der Miozänen Spaltenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. – Mitt. Bayerischen Staatsamml. Paläont. Hist. Geol. 6: 109-131, 6 figs., 1 pl.
- , 1967. Die Beziehungen zwischen einigen Cricetiden (Mamm., Rodentia) des nord-amerikanischen und europäischen Jungtertiärs. – Paläont Z., 41,3/4: 154-160, 2 pls.
- , 1969. Pliozäne Pleistozäne Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen. – Acta Zool. Cracoviensia, 14,5: 99-138, 4 figs., 11 pls.
- Fejfar, O., 1961. Die Plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei), (CSR). II. Microtidae und Cricetidae inc. sed. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 112,1: 48-82, 15 figs., 4 pls.
- , 1970. Die Plio-Pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei, CSSR). VI. Cricetidae (Rodentia, Mammalia). – Mitt. Bayerischen Staatsamml. Paläont. hist. Geol., 10: 227-296, 7 figs.
- Freudenberg, H., 1941. Die Oberoligozänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. – Palaeontographica, 92 A: 99-164, 70 fig., 4 pls.
- Freudenthal, M., 1963. Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. – Beaufortia, 10, 119: 51-157, 38 figs., 1 pl.
- , 1965. Betrachtungen über die Gattung *Cricetodon*. – Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., B, 68, 5: 293-305.
- , 1966. On the mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin (prov. Zaragoza, Spain). Part 1, The genera *Cricetodon* and *Ruscinomys* (Rodentia) – Idem, B, 69, 2: 296-317, 5 figs., 2 pls.
- , 1967. On the mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin. Part. III: *Democricetodon* and *Rotundomys* (Rodentia). – Idem, B, 70, 3: 298-315, 4 figs., 2 pls.

- Freudenthal, M., 1968. On the mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin. (prov. Zaragoza, Spain). Part IV, The genus *Megacricetodon*. – *Idem*, B. 71, 1: 57-72, 3 figs., 1 pl.
- , 1970. A new *Ruscinomys* (Mammalia, Rodentia) from the Late Tertiary (Pikermian) of Samos, Greece. – *Am. Mus. Novitates*, 2402: 1-10, 1 fig.
- Freudenthal, M. & V. Fahlbusch, 1969. *Cricetodon minus* Lartet, 1851, (Mammalia, Rodentia): Request for a decision on interpretation. *Z.N. (S.) 1854*. – *Bull. Zool. Nomenclature*, 25, 4/5: 178-183.
- Gaillard, C., 1900. Sur un nouveau rongeur miocène. – *C.R. Acad. Sc. Paris*, 130: 191-192.
- Galbreath, E. C., 1966. A record of *Democricetodon* (Order Rodentia) from the Late Tertiary of Northeastern Colorado. – *Trans. Ill. State Acad. Sci.*, 59, 3: 212-213, 1 fig.
- Guerin, C., P. Mein & G. Truc, 1970. Nouveaux mammifères et mollusques continentaux d'âge pliocène terminal au toit du plateau de Valensole (Alpes de Haute-Provence). – *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271, D: 2094-2097.
- Hartenberger, J. L., 1966. Les Cricetidae (Rodentia) de Can Llobateres (Néogène d'Espagne). – *Bull. Soc. géol. France*, 7, 7: 487-498, 6 figs., 1 pl.
- , 1967. Contribution à l'étude de l'anatomie crânienne des Rongeurs. I. – Principaux types de Cricétodontinés. – *Palaeovertebrata*, 1, 2: 47-64, 2 figs., 4 pls.
- Hartenberger, J. L., & L. Thaler, 1963. Sur les rongeurs fossiles du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne). – *C.R. Acad. Sc. Paris*, 256, D: 3333-3336, 3 fig.
- Hrubesch, K., 1957. Zahnstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte. Eine Revision der Gattung *Melissiodon*. – *Abh. Bayerischen Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. N.F.*, 83: 1-101, 125 figs., 5 pls.
- , 1957. *Paracricetodon dehmi* n.sp., ein neuer Nager aus dem Oligozän Mitteleuropas. – *N.Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 105, 3: 250-271, 2 figs., 1 pl.
- Huguene, M., 1969. Les rongeurs de l'Oligocène supérieur de Coderet-Branssat (Allier). – *Doc. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, 34: 1-227, 116 figs., 5 pls.
- Huguene, M. & P. Mein, 1965. Lagomorphes et rongeurs du Néogène de Lissieu (Rhône). – *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon., n.ser.*, 12: 109-123, 3 pls.
- Huguene, M. & P. Mein, 1966. Les rongeurs pliocènes du Roussillon dans les collections lyonnaises. – *Idem*, 13: 243-266, 19 figs., 1 pl.
- Kretzoi, M., 1930. In: Kadić, O. & M. Kretzoi, *Ergebnisse der weiteren Grabungen in der Esterházy-Höhle (Csakvarer Höhlung)*. – *Mitt. Höhlen Karstforsch.*, 1930: 45-49.
- , 1952. Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi. – *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungar.*, 40, 3: 1-42, 2 figs., 2 pls.
- Lartet, E., 1851. Notice sur la colline de Sansan. – (Portes, Auch): 1-47.
- Lavocat, R., 1951. Revision de la faune des mammifères Oligocènes d'Auvergne et du Velay. – *Sciences Avenir, Paris*: 1-153, 26 pls.
- Mein, P., 1958. Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. – *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 5: 1-122, 172 figs.
- , 1966. *Rotundomys*, nouveau genre de Cricetidae (Mammalia, Rodentia) de la faune néogène de Montredon (Hérault). – *Bull. Soc. géol. France*, 7, 7: 421-425, 2 figs.
- , 1968. Détermination de l'humerus de quelques Cricetidae fossiles. – *Colloques Internat. C.N.R.S.*, 163: 515-521, 2 pls.
- , 1969. Réponse au problème posé par M. Freudenthal & Fahlbusch au sujet de *Cricetodon minus* Lartet, 1851 (Mammalia). – *Bull. Zool. Nomenclature*, 26, 3: 122.
- Mein, P. & G. Truc, 1967. Facies et association faunique dans le Miocène Supérieur continental du Haut-Comtat Venaissin. – *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon, n.ser.*, 13: 273-276.
- Mein, P. & J. Michaux, 1970. Un nouveau stade dans l'évolution des rongeurs pliocènes de l'Europe sud-occidentale. – *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, D: 2780-2783, 2 pls.
- Misonne, X., 1957. Mammifères Oligocènes de Hoogbutsel et Hoeleden. I. Rongeurs et Ongulés. – *Bull. Inst. royal Sci. nat. Belgique*, 33, 51: 1-15, 2 pls.
- Roman, F. & J. Viret, 1930. Le Miocène continental de l'Armagnac et le gisement Burdigalien de la Romieu (Gers). – *Livre Jub. Soc. géol. France*, 2: 576-604.
- Roman, F. & J. Viret, 1934. La faune de mammifères du Burdigalien de la Romieu (Gers). – *Mém. Soc. géol. France, n.ser.* 21: 1-67, 25 figs., 12 pls.
- Schaub, S., 1920. *Melissiodon* n. gen., ein bisher übersehener oligocäner Muride. – *Senckenbergiana*, 2: 43-47, 1 fig.

- Schaub, S., 1925. Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. – Abh. Schweizerische Paläont. Gesell., 45: 1-114, 5 pls.
- , 1930. Quartäre und jungtertiäre Hamster. – Idem, 49: 1-50, 27 figs., 2 pls.
- , 1944. Cricetodontiden der Spanischen Halbinsel. – Eclogae Geol. Helveticae 37, 2: 453-457.
- , 1947. Los Cricetodontidos del Vallès-Panadès. – Estudios Geol., 6: 55-67, 5 figs.
- Schaub, S. & H. Zapfe, 1953. Die Fauna der Miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR). Simplicidentata. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math. – naturw. Kl., Abt. I, 162, 3: 181-215, 3 pls., 5 figs.
- Schlosser, M., 1884. Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. – Palaeontographica, 21: 19-162, 8 pls.
- Simpson, G. C., 1945. Principles of classification and a classification of mammals. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 85: 1-350.
- Stehlin, H. G. & S. Schaub, 1951. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweizerische Paläont. Gesell. Abh., 67: 1-385, 619 figs.
- Thaler, L., 1966. Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leur rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie d'Europe. – Mém. Mus. Hist. Nat., n. sér., C, 17: 1-295, 25 figs., 27 pls.
- , 1969. Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne. – Palaeovertebrata 2, 5: 191-207, 9 figs.
- Thenius, E., 1969. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden) 2 (1): 1-368; – Handbuch der Zoologie, 8, 47.
- Vianey-Liaud, M., 1969. Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata, 2, 5: 209-239, 16 figs.
- Villalta, J. F. de & M. Crusafont, 1956. Un nouveau Ruscinomys du Pontien espagnol et sa position systématique. – C.R. Somm. Soc. géol. France, 1956, 7: 91-93, 1 fig.
- Viret, J. & S. Schaub, 1947. Le genre Anomalomys rongeur néogène, et sa répartition stratigraphique. – Eclogae Geol. Helvetiae, 39, 2: 342-352, 7 figs.
- Wood, A. E. & R. W. Wilson, 1936. A suggested nomenclature of the cheek teeth of rodents. – Jour. Paleont., 10, 5: 388-391, 2 figs.

Manuscrit reçu le 15 Juin 1971.



## Planche 1

Figs. 1-2: *Cricetodon (Cricetodon) albanensis* n. sp.

La Grive-Saint-Alban (fente M)

1:  $M_1 - M_3$  inf. dext., holotype, no. F.S.L. 65484.

2:  $M^1 - M^3$  sup. sin., paratype, no. F.S.L. 65485.

Fig. 3: *Cricetodon (Deperetomys) rhodanicus* Depéret, 1887

$M^1$  sup. dext., holotype, no. F.S.L. 65486, figurée in Depéret, 1887, pl. 13, fig. 21.

Grossissement 16 fois.

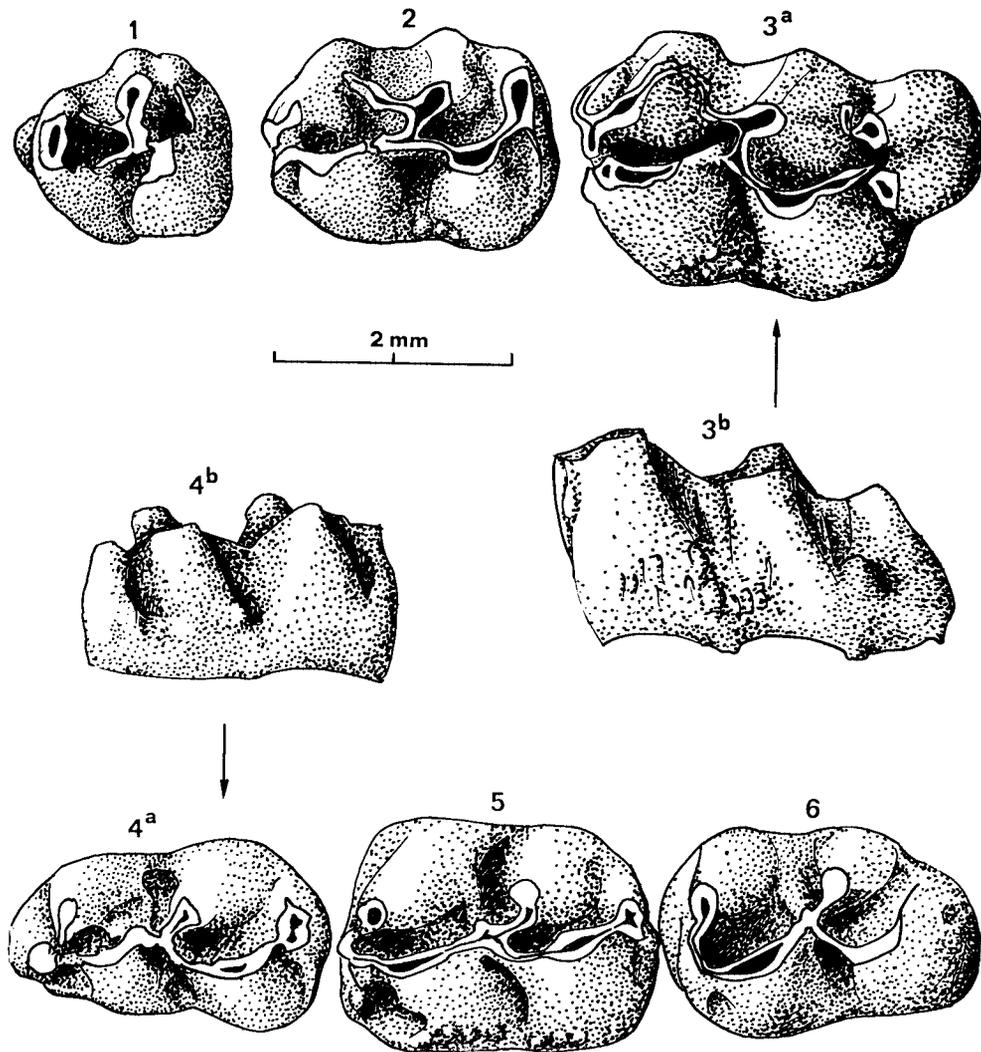


Planche 2

Figs. 1-6: *Cricetodon (Hispanomys) bijugatus* n. sp.

La Grive-Saint-Alban (fente L3)

1: M<sub>3</sub> sup. dext., no. F.S.L. 65483.

2: M<sub>2</sub> sup. dext., no. F.S.L. 65482.

3: M<sub>1</sub> sup. dext., no. F.S.L. 65481; 3a: vue occlusale, 3b: vue latérale.

4: M<sub>1</sub> inf. sin., holotype, no. F.S.L. 65478; 4a: vue occlusale, 4b: vue latérale.

5: M<sub>2</sub> inf. sin., no. F.S.L. 65479.

6: M<sub>3</sub> inf. sin., no. F.S.L. 65480.

Grossissement 16 fois.