LA POCHE A PHOSPHATE DE SAINTE-NEBOULE (LOT) ET SA FAUNE DE VERTEBRES DU LUDIEN SUPERIEUR

14. - CONCLUSIONS GENERALES

par

Jean-Louis HARTENBERGER

Le matériel provenant de nouvelles fouilles dans les phosphorites du Quercy, soumis aux divers spécialistes, a conduit à la soutenance de plusieurs thèses d'état : sur les rongeurs (Hartenberger, Vianey-Liaud), les Chiroptères et Insectivores (Sigé), les Artiodactyles (Sudre), les Squamates (Rage) et, en partie, les Chéloniens (De Broin). Chacun dans son domaine, à côté des conclusions d'ordre évolutif, paléogéographique ou paléoécologique, a pu établir des successions stratigraphiques des gisements du Quercy qui se sont révélées largement concordantes. Ainsi la succession des faunes du Quercy est actuellement l'une des mieux établies. Dans ce contexte, les différents spécialistes ont décidé de conjuguer leurs efforts dans l'étude monographique de plusieurs gisements repérés le long de cette échelle, afin de rassembler l'information paléontologique sur des faunes bien précises et de tenter d'obtenir des indications d'ordre taphonomique.

Le choix de Sainte-Néboule comme premier essai de monographie d'un gisement quercynois s'est fait sur des critères assez simples :

- l'âge de la faune, très rapidement apprécié après les toutes premières récoltes ;
- la diversité de cette faune ;
- le fait qu'aucune faune d'âge comparable en Quercy n'avait donné lieu à un traitement très exhaustif.

Confié aux spécialistes, chacun d'eux s'est attaché à décrire et figurer son matériel. Mais, bien sûr, suivant le niveau des connaissances atteint dans les divers groupes représentés, les conclusions auxquelles ils arrivent peuvent toucher des domaines différents.

Une fois les différents articles rédigés il était donc intéressant de réaliser une conclusion à portée plus générale. Les conclusions qui vont suivre appartiennent en propre à leur rédacteur! Elles ne sont pas le fait d'une concertation entre les spécialistes, mais elles sont un essai de synthèse d'une part, une tentative de poser de nouvelles questions d'autre part. Cependant, dans la mesure où il s'agit d'un premier essai, le problème des comparaisons avec d'autres gisements quercynois ne pourra pas être abordé de façon globale. Ceci viendra à la suite d'autres monographies et sans doute, surtout au plan de la paléoécologie, les comparaisons seront-elles fructueuses. Seront abordés ici deux problèmes posés par la faune de Sainte-Néboule:

Palaeovertebrata, Montpellier, 8 - II-IV: 319-326 (Accepté en Septembre 1977, publié en Septembre 1978)

- la signification biochronologique du contenu faunistique du gisement ;
- la position stratigraphique et le problème de la limite Eocène-Oligocène.

On comparera enfin, de façon sommaire, le contenu faunistique de Sainte-Néboule avec celui de La Débruge.

INDICATIONS BIOCHRONOLOGIQUES DES DIFFERENTS GROUPES DE VERTEBRES A SAINTE-NEBOULE

Vertébrés primitifs

Ce n'est, bien sûr, pas grâce à leurs représentants que l'on arrive aux conclusions les plus précises; ces animaux sont intéressants à d'autres titres. Négligée jusqu'à ces dernières années, l'histoire du Cénozoïque des Amphibiens, Chéloniens, Squamates et Crocodiliens se révèlera dans l'avenir presqu'aussi riche d'enseignement dans le domaine de la biostratigraphie que l'histoire de Mammifères. A l'heure actuelle, les conclusions que l'on tire de leur étude portent essentiellement sur les problèmes de répartition biogéographique de ces animaux. Ainsi, pour les Chéloniens, la seule étude de Ste-Néboule permet de noter pour la France la présence de 3 genres nouveaux pour ce territoire, et d'ores et déjà les autres gisements des Phosphorites sont tout aussi prometteurs.

Chez les Squamates, dont l'histoire est mieux connue, J.-C. Rage constate qu'il s'agit d'une faune de type « anté Grande Coupure ». Et cet auteur, se référant à ses précédentes études d'autres faunes du Quercy, situe chronologiquement Sainte-Néboule entre les niveaux de Perrière et d'Escamps. C'est là une indication non négligeable, qu'il n'était pas possible d'espérer voici quelques années à l'aide des seuls Squamates.

Pour les Amphibiens et Crocodiliens, ils sont encore très mal connus dans les Phosphorites et ne fournissent pas d'indication d'ordre biochronologique.

Oiseaux

Les études sur les représentants paléogènes de ce groupe n'avaient pas été reprises depuis les travaux de C. Gaillard (1908). Aussi les premiers résultats présentés ici ne sont-ils que préliminaires. Mais on doit s'attendre dans le futur à une moisson de résultats dans les domaines de la biostratigraphie, de la biogéographie et de la paléoécologie des plus prometteuses.

Mammifères

Les premières recherches entreprises dans le cadre de ce renouveau des Phosphorites du Quercy ont porté, on le sait, sur les Rongeurs. Dès lors, il n'est pas étonnant qu'ils aient joué un rôle pilote dans la connaissance de la biochronologie des poches du Quercy. Mais depuis, les études menées dans d'autres groupes sont venues préciser ce cadre chronologique. Parfois, il y eut discussion entre les différents spécialistes à propos de l'âge de tel ou tel gisement. Une revue de l'apport dans ce domaine de chaque groupe de Mammifères permettra de mettre en évidence les questions qui se posent encore.

Marsupiaux. — Les populations rapportées à ce groupe permettent à J.-Y. Crochet de faire connaître, pour la première fois, l'amplitude de la variation chez certaines espèces du groupe. L'aspect préliminaire d'une telle étude n'autorise pas à en tirer des conclusions d'ordre biostratigraphique.

Insectivores et Chiroptères. — Ces deux groupes sont abondants mais peu variés à Sainte-Néboule. Ils sont représentés par 8 espèces dont 3 sont bien documentées (Saturninia gracilis, Hipposideros schlosseri, Palaeophyllophora quercyi), toutes caractéristiques de la transition Eocène-Oligocène (Ludien inférieur — Ludien supérieur). La forme la mieux connue (S. gracilis) et les autres données, permettent à B. Sigé de situer Sainte-Néboule entre les niveaux-repères de Malpérié et d'Escamps.

Créodontes. — Très comparable au *Hyaenodon brachyrhynchus* de La Débruge, la forme de Sainte-Néboule, plus petite, suggère un âge plus récent que La Débruge. B. Badré a observé en effet une tendance à la diminution de la taille dans ce groupe au cours du Ludien.

Fissipèdes. — Si l'on a conscience de la grande diversité du groupe grâce aux anciennes collections, les nouvelles récoltes n'ont pas encore permis de préciser la répartition chronologique des espèces de Fissipèdes. Ainsi L. de Bonis compare-t-il le Cynodictis de Sainte-Néboule à la forme de La Débruge seul autre gisement bien connu et stratigraphiquement bien situé. Il constate que le Cynodictis ici décrit est légèrement plus petit que celui de La Débruge. Mais, dans la mesure où les recherches en microévolution chez les différentes lignées de Fissipèdes sont à leur début, il ne lui est pas possible de dire s'il faut en conclure au décalage chronologique entre les deux gisements. Il considère avec prudence que, pour le moment, il est préférable d'envisager une simple variation géographique.

Rongeurs. — Contrairement à l'habitude, les Rongeurs de Sainte-Néboule, par leur rareté numérique et leur faible diversité, ne sont pas aussi précis que d'ordinaire. Cela tient au fait que la plupart des lignées guides habituelles (*Theridomys, Pseudoltinomys, Elfomys, Oltinomys*) sont ici absentes. Les auteurs considèrent le gisement comme plus ancien que celui d'Escamps. Toute comparaison précise avec le gisement de La Débruge est impossible étant donné l'absence de lignées communes avec ce gisement.

Paléothériidés. — Le faible matériel attribuable à ce groupe ne permet à J. A. Rémy que de situer Sainte-Néboule aux environs de La Débruge. Faisant état de la variation individuelle propre à la lignée de *P. medium*, il considère que le gisement est soit un peu plus ancien, soit un peu plus récent que La Débruge.

Primates. — Adapis parisiensis de Sainte-Néboule est comparé par J. Sudre à la forme de La Débruge, des Rosières et d'Escamps.

Artiodactyles. — Se fondant sur des critères d'absence de certaines lignées et de stade évolutif rencontré chez *Amphimeryx* et *Tapirulus*, J. Sudre situe Sainte-Néboule à un niveau un peu plus ancien que La Débruge.

Conclusions

De cette rapide revue, il découle clairement que tous les auteurs situent Sainte-Néboule à un niveau inférieur à la Grande Coupure. Mais il ne faut pas se cacher que Rongeurs et Artiodactyles fournissent des indications qui, sans être contradictoires, ne sont cependant pas en accord total. Etant donné le faible matériel en Rongeurs, il est évident que l'on doit se fier aux Artiodactyles, mieux représentés. Mais l'on mesure aussi toutes les possibilités de recherches que recèle une étude exhaustive et concertée de l'ensemble des groupes au travers d'une période géologique. En effet, si l'on a pu établir une chronologie de niveaux-repères à l'aide de différentes lignées guides, celle-ci n'est pas toujours utilisable si l'on n'a pas de représentant de ces lignées. Mais il est évident qu'il faut maintenant tester ces chronologies de façon très pointilleuse et précise et, en particulier, contrôler les résultats obtenus dans un groupe avec ceux que l'on obtient dans les autres groupes.

Ceci apparaît d'autant plus nécessaire que ce n'est pas seulement la simple vérification de la fiabilité d'une échelle chonologique qui est ici en jeu. En effet, en effectuant de telles études concertées, on pourra comparer les vitesses d'évolution dans les différents groupes et ainsi mieux saisir les accélérations évolutives ou, au contraire, les périodes de « stasis » que l'on ne fait que soupçonner à l'heure actuelle.

LA LIMITE EOCENE-OLIGOCENE

Le gisement étudié ici permet de développer quelques remarques à propos du problème de la limite Eocène-Oligocène. En effet, le lecteur n'aura pas été sans remarquer qu'au fil des études proposées ici, les différents spécialistes, se fondant en cela sur leurs travaux antérieurs, plaçaient ce gisement soit au sommet de l'Eocène supérieur, soit à la base de l'Oligocène. Tous cependant s'accordent pour le situer plus ou moins précisément suivant le degré de fiabilité que leur autorise le matériel et le groupe qu'ils étudient, dans la chronologie relative des gisements de Mammifères. Et, suivant qu'ils peuvent utiliser ou non l'échelle des gisements-repères, ils concluent tous pour situer Sainte-Néboule un peu plus bas que les niveaux d'Escamps ou La Débruge. Comme on le voit, la position relative du gisement en regard de l'échelle des niveaux-repères n'est pas en cause. Par contre, le problème de position de la limite Eocène-Oligocène au sein de cette échelle est ici posée de manière plus ou moins explicite et c'est à ce propos que nous tenterons d'en résumer les données.

Jusqu'à ces dernières années, certains paléomammalogistes s'accordaient pour suivre la définition du Lexique Stratigraphique International (G. Denizot, 1957) position explicitée par cet auteur lors du Colloque sur l'Eocène (1968) : le gisement d'Euzet-les-Bains (= Saint-Hippolyte) se situe au sommet de l'Eocène supérieur. Ce même Colloque sur l'Eocène concluait au titre des propositions quant au choix de la limite Eocène-Oligocène, en suggérant que deux solutions fussent envisageables : l'une était celle proposée antérieurement dans le Lexique Stratigraphique, l'autre préconisait qu'elle pouvait être placée au-dessus de Montmartre, et donc au niveau de la Grande Coupure de Stehlin. A cette époque, de nombreux trayaux étaient en cours, aussi bien en région nordique qu'en Mésogée, aussi bien en stratigraphie qu'en paléontologie, et il fallait attendre les conclusions des différents chercheurs pour rechercher un large consensus qui permettrait de définir la limite Eocène-Oligocène. Depuis lors, neuf années ont passé et bien des travaux autour et sur ce problème ont été publiés. De plus, il faut bien souligner que chacun s'accorde pour estimer qu'il s'agit là d'un problème théorique tendant à vouloir offrir une définition précise et utile pour tous, afin que les termes Eocène et Oligocène soient employés par tous avec le même contenu. La limite doit être choisie de manière conventionnelle certes, mais elle sera avant tout un élément de référence pour tous. Il serait naïf d'envisager qu'elle puisse représenter une « frontière » dans le déroulement des événements géologiques et biologiques. En d'autres termes, elle ne peut être qu'une proposition théorique permettant de décrire un ensemble de phénomènes naturels, géologiques et biologiques dans et autour d'elle.

A propos de ce choix, nous souhaiterions donner ici une opinion tendant à expliquer notre conception du problème ainsi que notre façon de travailler. Pour cela, nous dirons tout d'abord qu'il n'est pas évident pour les mammalogistes eux-mêmes qu'à l'heure actuelle la Grande Coupure constitue l'événement qui doit être choisi comme le marqueur de la limite Eocène-Oligocène.

En effet, un tel phénomène de renouvellement faunistique à l'échelle d'une vaste région, n'est pas contemporain en tous les points de la région considérée. Schmidt-Kittler et Vianey-Liaud (1976) ont ainsi pu montrer que certains immigrants de la Grande Coupure se trouvaient en Allemagne méridionale plus précocement que dans le Quercy. Si un tel résultat a pu être obtenu, il nous semble qu'il est essentiellement dû à la méthodologie de ces auteurs : utilisant une échelle biochronologique de niveaux-repères constituée d'une part en Quercy, d'autre part en Allemagne méridionale, ils ont ainsi pu percevoir très précisément, lorsqu'il s'est agi de les mettre en corrélation, les problèmes qui se posaient. Tout autre type de méthodologie, telle celle des « mammalage » par exemple, aurait très certainement masqué ces problèmes, comme d'ailleurs elle l'avait fait jusqu'à présent... car ces auteurs ne sont pas les premiers à comparer faunes quercynoises et bavaroises. Les niveaux-repères constituent, à l'heure actuelle, des limites conventionnelles très faciles d'utilisation par les mammalogistes, mais aussi ils correspondent à une réalité dans la mesure où le cortège de fossiles que l'un d'eux contient représente la faune d'une région à un moment donné.

L'idéal serait donc de trouver un « marqueur », une limite Eocène-Oligocène aussi pratique d'emploi et aussi proche du réel que le sont les niveaux-repères en biochronologie mammalienne. Est-ce du domaine de l'utopie ? Peut-être. Pour ma part, il me paraît en tous les cas qu'il est préférable de posséder dans les différents domaines d'étude des échelles biochronologiques propres à ces domaines, que l'on essaie au fil des études de mettre en corrélation, plutôt que d'avoir un cadre rigide dont la définition, dans la mesure où elle correspond plus à une vue de l'esprit qu'à la réalité, masquera les problèmes plus qu'elle n'aidera à les mettre en évidence.

COMPARAISON AVEC LA FAUNE DE LA DEBRUGE

Comme précisé plus haut, il est difficile de faire des comparaisons dans la mesure où aucune autre faune du Quercy n'a été étudiée de façon aussi exhaustive. D'un autre côté, les gisements stratifiés sont notoirement un contenu différent : les grands mammifères y sont généralement très abondants, alors que la microfaune est souvent rare. Ces deux difficultés considérées, on ne peut que comparer de façon sommaire, et en s'en tenant aux seuls Mammifères, Sainte-Néboule avec La Débruge, gisement d'âge très voisin, afin de mettre en évidence les différences remarquables et les particularités de la faune quercynoise.

La simple lecture des deux listes fauniques montre que des différences importantes existent entre ces deux localités :

- Les Paléothériidés de Sainte-Néboule sont rares alors qu'ils existent en grand nombre et sont variés à La Débruge. C'est là d'ailleurs une caractéristique des faunes stratifiées de cette époque. Faut-il faire appel à des différences d'ordre taphonomique ou d'ordre paléoécologique pour expliquer ce fait ? Il faudra mieux connaître les gisements quercynois pour apporter des éléments de réponse à cette question.
- On note aussi pour les Artiodactyles une diversité moindre à Sainte-Néboule qu'à La Débruge. Les deux grands absents sont les Caïnothériidés et les Anoplothériidés signalés non seulement à La Débruge mais dans toutes les localités de cette époque. La même question qui se posait pour les Périssodactyles se repose à nouveau.
- Pour les Insectivores, seul *Saturninia* a été signalé à La Débruge alors qu'à Sainte-Néboule, ils y sont plus variés.
- Pour les Chiroptères, on ne connaît à La Débruge que quelques restes fragmentaires attribués à *Tadarida* et *Stehlinia*.
- Les Rongeurs de La Débruge et de Sainte-Néboule sont en nombre comparable mais, à l'exception de *Plesiarctomys*, il ne s'agit pas des mêmes lignées.
- Les Primates sont représentés à La Débruge par 2 formes (Adapis et Micro-choerus).
- Pour les Créodontes et Fissipèdes, La Débruge a livré Hyaenodon, Pterodon et Cynodictis.

Au total, les différences sont importantes entre les deux localités et le seul facteur taphonomique ne les explique pas toutes : il est très probable que ces deux gisements ont dû fossiliser des formes vivant dans des milieux différents et on peut, à titre d'hypothèse, penser que Sainte-Néboule est une faune de type forestier alors que La Débruge est une faune de milieu plus ouvert. N'oublions pas aussi, comme le souligne B. Gèze, que nous n'avons exploité que le fond du remplissage, le reste ayant été retiré par l'exploitation de la phosphatière. Aussi peut-on penser que nous n'avons qu'une vision très fragmentaire de ce qui fut le gisement de Sainte-Néboule.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BONIS L. de, 1969. Etude de quelques mammifères du Ludien de La Débruge (Vaucluse). Annales de Paléontologie (Vertébrés), 50 (2), p. 121-153, 5 fig., 5 pl. Paris.
- BROIN F. de, 1977. Contributions à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., série C. Sciences de la Terre, tome 38, 366 pages, 115 fig., 38 pl. Paris.
- CROCHET J.-Y., 1978. Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe. Thèse, Université de Montpellier, 2 vol., 360 pages, 244 fig., 2 pl., 99 tableaux.
- DENIZOT G., 1957. Tertiaire (France, Pays-Bas, Luxembourg, Belgique). Lexique stratigraphique international. Ed. C.N.R.S., 217 pages. Paris.
 - 1968. Bartonien, Ludien et Tongrien. Colloque sur l'Eocène. Bull. B.R. 6.M., 58, p. 533-552. Orléans.
- GAILLARD C., 1908. Les oiseaux des Phosphorites du Quercy. Annales Univ. Lyon, N.S., 23, 176 pages, 37 fig., 8 pl. Lyon.
- RAGE J.-C., 1976. Paléontologie, Phylogénie et Paléobiogéographie. Thèse, Université de Paris VI, 144 pages, 21 fig., numéro C.N.R.S.: Ao 12413.
- SCHMIDT-KITTLER N. et VIANEY-LIAUD M., 1975. Les relations entre faunes de Rongeurs d'Allemagne du Sud et de France pendant l'Oligocène. C.R. Acad. Sciences, Paris, série D. 281, p. 511-514, 1 pl.
- SIGE B., 1976. Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale : Nyctithériidés. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., NS, série C, Sciences de la Terre, tome 34, 141 pages, 111 fig., 34 tabl. Paris.
- SUDRE J., 1978. Les Artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale (Systématique et Evolution). Mém. et Travaux E.P.H.E., Inst. Montpellier, 7, 229 pages, 23 fig., 33 pl.
- VIANEY-LIAUD M. (sous presse). Evolution des Rongeurs à l'Oligocène en Europe Occidentale. Palaeontographica, Abt A.

LISTE FAUNIQUE DE SAINTE-NEBOULE

Amphibiens

Urodèles

Megalotriton sp. gen. et sp. indet.

Anoures

Pelobatidae gen. et sp. indet. Neobatrachia indet.

Chéloniens

Testudinidae

Ergilemys sp.

Emydidae

gen. et sp. indet. ? Palaeochelys

Crocodiliens

Diplocynodon sp.

Sauriens

Gekkonidae gen. et sp. indet.

Pseudolacerta sp. indet.

Placosaurus sp.

ef. Ophisaurus Necrosaurus cayluxi

Amphisbaeniens

Amphisbaeninae

Serpents

Scolecophidien indet.

Carduceryx sp.

Palaeopython cadurcensis

Cadurcoboa insolita nov. gen. nov. sp.

Dunnophis cadurcensis

Oiseaux

Paraortyx brancoi

Recurvirostrata sanctaeneboulae n. sp.

Aegialornis cf. broweri

Cypselavus gallicus

Mammifères

Marsupialia

Amphiperatherium minutum

Amphiperatherium sp.

Peratherium cuvieri

Proteutheria

Pseudorhyncocyon cayluxi

Lipotyphla

Saturninia gracilis

Saturninia beata

Chiroptera

Hipposideros schlosseri

Palaeophyllophora quercyi

Palaeophyllophora oltina

Palaeophyllophora sp.

Rhinolophus cf. priscus

Rodentia

Blainvillimys rotundidens

Pathriotheridomys altus

Paradelomys aff, spelaeus

Plesiarctomys sp. indet.

Creodonta

Hyaenodon brachyrhynchus

Perissodactyla

Paleotherium medium? perrealense

Paleotherium cf. muehlbergi

Plagiolophus cf. annectens

Primates

Adapis parisiensis

Artiodactyla

Mouillacitherium schlosseri n. sp.

Acotherulum saturninum

Tapirulus hyracinus

Xiphodon gracile

Haplomeryx zitteli

Dichodon frohnstettense

Amphimeryx murinus

Amphimeryx? sp.

Fissipeda

Cynodictis lacustris neboulensis