

Zeitschrift: Actes de la Société jurassienne d'émulation
Herausgeber: Société jurassienne d'émulation
Band: 124 (2021)

Artikel: Reconstruction scientifique et artistique d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe : cas de la localité de l'Aumane (Cucuron, Vaucluse, France)
Autor: Röschli, Patrick / Becker, Damien / Coster, Pauline
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1032637>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 13.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Reconstruction scientifique et artistique d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe : cas de la localité de l'Aumane (Cucuron, Vaucluse, France)

PATRICK RÖSCHLI, DAMIEN BECKER, PAULINE COSTER,
STÉPHANE LEGAL ET OLIVIER MARIDET

Le parc naturel régional du Luberon, géoparc mondial UNESCO, est gestionnaire de la réserve naturelle géologique du Luberon connue pour ses nombreux gisements paléontologiques aux fossiles particulièrement bien préservés. Depuis plusieurs années le parc du Luberon, le musée d'histoire naturelle de Bâle et Jurassica collaborent à la mise en valeur scientifique et tout public du patrimoine paléontologique cénozoïque régional. Dans le cadre de cette collaboration, Jurassica a mené un travail d'illustration scientifique et artistique pour la reconstruction de paysages correspondant à trois célèbres localités fossilifères du Luberon, couvrant trois époques géologiques différentes (Éocène supérieur, Oligocène inférieur et Miocène supérieur). Les paysages ont été complétés par une sélection de neuf espèces de mammifères emblématiques de ces localités. Les dimensions des reconstructions paysagères ont été envisagées pour une présentation finale grand format. Les espèces ont été exécutées dans un style plus détaillé afin d'être utilisables indépendamment des paysages.

Introduction

La présente publication vise à retracer et documenter le travail de reconstitution de paysages et d'animaux du passé à partir d'un exemple :

celui de la localité fossilifère de l'Aumane, située sur la commune de Cucuron au sud du massif du Luberon. Ce site est une référence de premier ordre pour les mammifères du Miocène supérieur d'Europe. Daté d'environ 7 millions d'années, il illustre la transition climatique d'un climat tropical au Miocène inférieur vers un climat tempéré et plus saisonnier à la fin du Miocène, proche de celui que l'on connaît aujourd'hui. C'est durant cette période du Miocène supérieur que s'impose la grande famille des graminées, caractéristique de formations herbacées et de milieux s'ouvrant progressivement. Parallèlement à ce changement climatique, le site de l'Aumane témoigne de l'avènement de faunes de mammifères modernes avec des animaux typiques des savanes tels que les tigres à dents de sabre, les hyènes, les antilopes, plusieurs espèces proches des éléphants, les rhinocéros ou encore les hipparions, groupe emblématique de petits chevaux tridactyles du Miocène supérieur holarctique. Le site est d'ailleurs la localité type d'*Hipparion* de Christol 1832.

Cette reconstruction est d'autant plus intéressante pour le Jura que l'assemblage fossile de Cucuron est très semblable à celui de Charmoille, célèbre localité ajoulote à grands mammifères fossiles du Miocène supérieur (Choffat & Becker 2017). D'une manière plus générale, le travail de reconstruction environnementale réalisé sur Cucuron illustre très bien le type d'habitat terrestre commun en Europe occidentale durant le Miocène supérieur.

Contexte géologique

Le site fossilifère de l'Aumane est situé dans le bassin de la Durance au sein d'un remplissage sédimentaire marin puis continental miocène. La série est plissée dans un synclinal orienté E.S.E.-O.N.O., formé lors de la phase alpine au Miocène (Champion *et al.* 2000, Clauzon *et al.* 2011). La succession lithostratigraphique débute par des dépôts « helvétiques » (ancien étage géologique correspondant au Langhien et au Serravallien actuels), représentés par des sables marins jaunâtres à grisâtres, surmontés par des formations du Tortonien composées successivement par la Molasse de Cucuron, les Marnes de Cabrières-d'Aigues, les Marnes d'eau douce à *Helix christoli* et les Limons et cailloutis rouges du Luberon. Cette série sédimentaire illustre une évolution des environnements en plusieurs séquences depuis des dépôts

marins initiés lors de la transgression marine burdigalienne vers des dépôts littoraux puis finalement pleinement continentaux au Miocène supérieur (Ballesio *et al.* 1979, Besson 2005).

Historique des découvertes, assemblage des mammifères identifiés et biostratigraphie

Le gisement historique de l'Aumane, nommé à l'époque mont Léberon, a été découvert en 1832 par Jules de Christol dans la formation continentale tortonienne des Limons et cailloutis rouges du Luberon, à quelques kilomètres à l'ouest de Cucuron en direction de Cabrières-d'Aigues. De Christol (1832) reconnaît, sur la base du matériel découvert, un nouveau genre proche du cheval actuel qu'il nomme *Hipparion* dont les caractéristiques principales sont des membres tridactyles et un protocone isolé sur les jugales supérieures. À partir de 1862, Albert Gaudry, titulaire de la chaire de paléontologie au Muséum national d'histoire naturelle à Paris, organise des fouilles sur ce site qui lui permettent de recueillir plus d'un millier de restes de vertébrés comprenant de nombreux mammifères. Il publie en 1873 la monographie *Animaux fossiles du mont Léberon (Vaucluse)*. Charles Déperet (1890 a, b), professeur de géologie à la faculté des sciences de Lyon, ainsi que Marc Deydier (1902), notaire à Cucuron, reprendront des fouilles sur ce site à la fin du XIX^e-début du XX^e siècle. Actuellement, les dénominations mont Luberon, Cucuron ou Aumane sont utilisées indifféremment à la place de mont Léberon (Bernor *et al.* 1996, Ménouret 2014, Pernègre & Tassy 2014).

En 1971, l'aménagement du stade municipal de Cucuron a mis au jour des dépôts de Marnes d'eau douce à *Helix christoli*. Ces marnes grises à rosées incluent des passées lenticulaires d'argiles gris sombre, riches en matière organique. Ces types de dépôt peuvent être interprétés comme des zones de débordement autour d'un système de rivières, avec d'occasionnels dépôts riches en matière organique. Les niveaux lenticulaires excavés pendant les travaux de construction ont livré de nombreux restes de mollusques et d'ostracodes ainsi qu'une abondante faune de petits mammifères fossiles caractéristiques du Miocène supérieur (Ballesio *et al.* 1979, Mein & Michaux 1979).

Les niveaux fossilifères de l'Aumane et du stade de Cucuron ont livré une riche faune fossile composée au total de 36 espèces de petits et

grands mammifères (tabl. 1), étudiés par de Christol (1832), Gervais (1849), Gaudry (1873), Depéret (1889, 1890), Deydier (1902), Heinz (1971), Mein & Michaux (1979), Guérin *et al.* (2001), Zouhri (2002) et Zouhri & Bensalmia (2005).

Eulipotyphla		
	Erinaceidae	
		<i>Galerix</i> sp. (1), (2)
	Talpidae	
		<i>Desmanella crusafonti</i> (1), (2) Rümke, 1974
		<i>Archaeodesmana pontica</i> (1), cf. (2)* (Schreuder, 1940)
		<i>Talpa gilhoti</i> (1), (2) Storch, 1975
Chiroptera		
	Vespertilionidae	
		Vespertilionidae indet. (1), (2)
Lagomorpha		
	Ochotonidae	
		<i>Prolagus crusafonti</i> (1), (2) Lopez-Martinez, 1975
Rodentia		
	Gliridae	
		<i>Eliomys truci</i> (1), (2) Mein & Michaux, 1970
		<i>Vasseuromys thenii</i> (1) Daxner-Höck & De Bruijn, 1981
		<i>Vasseuromys pannonicus</i> (2) (Kretzoi, 1978)
	Sciuridae	
		<i>Spermophilinus</i> cf. <i>bredai</i> (1) Von Meyer, 1848
		<i>Spermophilinus</i> cf. <i>turolensis</i> (2) de Bruijn & Mein, 1968
	Castoridae	
		<i>Chalicomys jaegeri</i> (1) Kaup, 1832
	Cricetidae	
		<i>Kowalskia lavocati</i> (1) (Hugueney & Mein, 1965)
		<i>Ruscinomys schaubi</i> (1), (2) Crusafont & Villalta, 1956
		<i>Neocricetodon seseae</i> (2) Aguilar, Calvet & Michaux, 1995

Reconstruction d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe

	Muridae		
		<i>Apodemus barbarae</i> (1), (2)	(van de Weerd, 1976)
		<i>Occitanomys adroveri</i> (1), (2)	(Thaler, 1966)
		<i>Stephanomys stadii</i> (1), (2)	Mein & Michaux, 1979
Carnivora			
	Hyaenidae		
		<i>Ictitherium hipparionum</i> (1)	Gervais, 1846
		<i>Ictitherium orbigny</i> (1)	Gaudry & Lartet, 1856
		<i>Adcrocuta eximia</i> (1)	Roth & Wagner, 1854
	Machairodontidae		
		<i>Machairodus giganteus</i> (1)	Wagner, 1848
Proboscidea			
	Deinotheriidae		
		<i>Deinotherium giganteum/proavum</i> (1)**	(Kaup, 1829)/(Eichwald, 1831)
Perissodactyla			
	Equidae		
		<i>Hipparion prostylum</i> (1)	Gervais, 1849
		<i>Cremohipparion matthewi</i> (1)	(Abel, 1929)
		<i>Hippotherium</i> sp. (1)	
	Rhinocerotidae		
		<i>Aceratherium incisivum</i> (1)	Kaup, 1832
		<i>Dihoplus schleiermacheri</i> (1)***	(Kaup, 1832)
Cetartiodactyla			
	Suidae		
		<i>Microstonyx major</i> (1)	(Gervais, 1848)
	Giraffidae		
		<i>Helladotherium duvernoyi</i> (1)	Gaudry & Lartet, 1856
Cervidae			
		<i>Pliocervus matheroni</i> (1)	Gervais, 1859
Bovidae			
		Bovidae indet. cf. <i>Palaeoreas</i> (1)	

		<i>Gazella deperdita</i> (1)	Gervais, 1847
		<i>Graecoryx</i> sp. (1)	
		<i>Pliocervus matheroni</i> (1)	(Gervais, 1859)
		<i>Miotragocerus gaudryi leberonensis</i> (1)	(Moya-Sola, 1983)

Tableau 1. — Liste des espèces de mammifères trouvées à l'Aumane (1) et au stade de Cucuron (2), classées par ordre puis par famille (d'après Mein & Michaux 1979, Guérin *et al.* 2001 et Ménouret 2014); *: initialement rattaché au genre *Dibolia* et corrigé en *Archaeodesmana*; **: initialement identifié comme *D. giganteum*, mais plus probablement *D. proavum* compte tenu de l'âge de la localité si on exclut une synonymie des deux espèces (voir Gagliardi *et al.* 2021); ***: initialement rattaché au genre *Dicerorhinus* et corrigé en *Dihoplus*.

L'association des petits mammifères identifiés à l'Aumane et au stade de Cucuron date les deux gisements au Tortonien, biozone à mammifères européens MN12 (Mein & Michaux 1979), soit un âge d'environ 7 millions d'années (Mein 1999). Sur la base des grands mammifères, l'âge proposé semble homogène bien qu'il subsiste une incohérence avec l'identification de *Deinotherium giganteum*, dont les dernières occurrences en Europe datent de la biozone MN10 (voir par ex. Gagliardi *et al.* 2021). Cependant, la taxonomie des Deinotheriidae reste débattue et il n'existe pas de véritable consensus dans la littérature sur les genres et les espèces valides (Gagliardi *et al.* 2021). Les spécimens de Cucuron attribués à *D. giganteum* pourraient aussi appartenir à l'espèce plus récente *D. proavum*, caractéristique des biozones MN11-12 (-13), qui se distingue presque exclusivement par une augmentation de la taille. Du reste, beaucoup d'auteurs considèrent *D. proavum* comme un synonyme junior de *D. giganteum* (par ex. Ginsburg & Chevrier 2001, Duranthon *et al.* 2007).

Contexte environnemental et climatique

L'abondance de gastéropodes dulcicoles associés aux niveaux fossilifères des sites de l'Aumane et du stade de Cucuron, *Helix christoli*, indique la présence de prairies humides à proximité d'étendues d'eau douce (Depéret & Sayn 1900, Ballesio *et al.* 1979). La composition minéralogique des niveaux argileux, riches en smectite, confirme l'influence d'un climat chaud, de type méditerranéen, et d'une pluviométrie saisonnière (Clauzon & Robert 1984). Les mammifères fossiles complètent cette image environnementale, soulignant un assemblage typique des savanes sous un climat saisonnier chaud (Guérin *et al.* 2001). Des périodes pluvieuses devaient entraîner des épisodes de crues saisonnières (Guérin *et al.* 2001). Cependant la présence du castor

Chalicomys jaegeri et du desman *Desmanella crusafonti* démontre le maintien de cours d'eau tout au long de l'année en dépit de variations saisonnières. Malgré l'absence de végétaux fossiles, l'ensemble des vertébrés et invertébrés permet de décrire un paysage ouvert, dominé par des herbes de différentes tailles, avec une couverture arborée présente mais limitée (Ballesio *et al.* 1979, Guérin *et al.* 2001). Parmi les grands mammifères, plusieurs dépassent la tonne tels que le proboscidiien *Deinotherium giganteum/proavum* et les rhinocerotidés *Aceratherium incisivum* et *Dihoplus schleiermacheri*. Cet assemblage faunique comprenant plusieurs mégaherbivores (Owen-Smith 1988) se rapproche des milieux de prairies africaines et asiatiques et indique une dominance des herbes dans le paysage. Par ailleurs, le genre *Gazella* et le girafidé *Helladotherium duvernoyi* viennent compléter l'image d'une faune caractéristique de savane arborée. Enfin le cricétidé *Neocricetodon lavocati* et les muridés *Apodemus barbarae*, *Occitanomys adroveri* et *Stephanomys stadii* permettent une datation biochronologique précise corrélée à la biozone MN12, soit de la seconde moitié du Miocène supérieur (Mein & Michaux 1979; Guérin *et al.* 2001).

D'autres localités d'Europe de l'Ouest, d'âge similaire, ont fourni des restes végétaux fossiles permettant une esquisse plus précise de la végétation de l'époque. Des feuilles fossiles découvertes dans plusieurs localités des bassins du Vallès-Penedès, de Terrasse, et de La Cerdanya en Espagne, dans le bassin d'Alenquer Tejo au Portugal (proche de Lisbonne) ou encore en France dans le Massif central ou sur le plateau du Coiron en Ardèche, donnent de précieuses indications sur les assemblages d'arbres (voir Barrón *et al.* 2014, 2016, Kovar-Eder 2003, Kovar-Eder *et al.* 2006 pour une revue). Celles-ci convergent toutes vers une disparition généralisée des arbres à feuillage permanent (les feuillages permanents étant alors limités aux buissons tels que *Myrica* (myrte), *Buxus* (buis) ou *Ilex* (houx) au profit d'essences à feuilles caduques. Parmi les arbres les plus courants, on note de nombreux types d'essences modernes et courantes d'Eurasie et d'Amérique du Nord, tels que les genres *Acer* (érables), *Alnus* (aulnes), *Betula* (bouleaux), *Carpinus* (charmes), *Castanea* (châtaigniers), *Fagus* (hêtres), *Fraxinus* (frênes), *Juglans* (noyer), *Populus* (peupliers), *Quercus* (chênes), *Salix* (saules), *Tilia* (tilleuls), *Ulmus* (ormes), ou encore des résineux tels que *Abies* (sapins), *Pinus* (pins), *Taxodium* (cyprès) et *Juniperus* (genévriers).

D'après Bruch *et al.* (2007), le registre palynologique fossile au cours du Miocène indique une tendance à une baisse générale des températures

au cours du Miocène supérieur par rapport au Miocène moyen. Les températures du Miocène supérieur sont alors de l'ordre de 14-16 °C de moyenne annuelle dans le nord et l'est de l'Europe et de 16-17 °C sur la côte nord-est de la Méditerranée. Cette baisse des températures s'accompagne également d'une légère baisse des précipitations annuelles qui s'établissent alors entre 700 et 1400 mm selon les régions. Ces caractéristiques sont plutôt conformes à un climat tempéré chaud. Le modèle climatique Caraib (*CARbon Assimilation In the Biosphere*), se basant sur la végétation présente au Tortonien (11,61-7,25 Ma), confirme également un climat tempéré chaud, en règle générale légèrement plus chaud et avec une amplitude saisonnière moindre qu'aujourd'hui (François *et al.* 2011). Pour la région provençale, le modèle propose une température moyenne plus élevée de 0,5 à 1 °C avec des précipitations plus importantes de 5 à 10 mm pour la période hivernale et des températures supérieures de 0 à 0,5 °C pour une pluviométrie inférieure de 0 à 5 mm pour la saison estivale.

La composition de la végétation évolue également avec une disparition des plantes mégathermes au profit des mésothermes, une augmentation progressive des conifères dans les assemblages forestiers, et une augmentation rapide des graminées indiquant une ouverture des paysages (voir par ex. Bessedik 1985, Suc *et al.* 2018, Jiménez-Moreno *et al.* 2010). Cette ouverture de l'environnement associée à une progression des plantes herbacées n'est d'ailleurs pas spécifique à l'Europe, mais caractéristique de l'ensemble de l'hémisphère nord au cours du Miocène supérieur (Strömberg 2005).

Méthode

Les reconstitutions anatomiques présentées dans ce travail reposent toutes sur un principe de base des études paléontologiques, l'approche actualiste (aussi appelé approche uniformitariste; Richter 1928). Ce principe repose sur deux hypothèses: 1° Les organismes ayant des anatomies similaires sont supposés avoir des caractéristiques biologiques et écologiques proches; ainsi on peut extrapoler des détails de l'anatomie non préservés chez des fossiles sur la base des espèces actuelles les plus proches évolutivement. 2° Les mécanismes qui régissent les interactions entre les êtres vivants et leur environnement sont les mêmes aujourd'hui que par le passé; ainsi on suppose que les types d'animaux ou les plantes qui sont aujourd'hui caractéristiques de certains milieux l'étaient aussi par le passé.

Reconstruction d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe

Pour l'environnement, l'ensemble des informations présentées ci-dessus permet de préciser les paysages courants au Miocène supérieur en Europe, notamment à Cucuron : un paysage en mosaïque, avec un maintien de zones forestières et une prédominance des herbes indiquant de larges prairies ouvertes. Les essences d'arbres sont en majorité des essences de climat tempéré, proches de celles connues de nos jours dans l'hémisphère nord. Cette végétation correspond à un type de « savane européenne », aujourd'hui disparue. Toutefois, certaines mosaïques de prairies et de forêts claires américaines, notamment dans un climat tempéré chaud de type méditerranéen, comme sur la bordure ouest des États-Unis, correspondent également bien, si on exclut les plantes spécifiques au continent américain. Ainsi c'est une photographie prise par P. Röschli dans l'État d'Arizona aux États-Unis, au nord-ouest de Prescott, incluant un lit de rivière (la rivière Pine Creek, à une altitude de 1450 m) et des zones pâturées, qui a été choisie comme base de la reconstruction du paysage de Cucuron (fig. 1, en haut).

En ce qui concerne les mammifères, trois espèces emblématiques de l'Aumane ont été sélectionnées, appartenant aux genres *Deinotherium* et *Machairodus* ainsi qu'un à la tribu des Hipparionini (*Hipparion* pour Cucuron). Les représentants de ces trois taxons sont également communs au Miocène supérieur d'Europe par leur large répartition tant géographique que temporelle (voir tableau 2).

	Charmoille (CH)	Rudabánya (HU)	Eppelsheim (DE)	Can Llobateres (ES)	Montredon (FR)	Cerro Batallones (ES)	Dorn Durkeim (DE)	Pikermi (GR)	Cucuron (FR)	Saloniki (GR)	Polgárdi (HU)
	MN9	MN9	MN9	MN9	MN10	MN10	MN11	MN12	MN12	MN12	MN13
<i>Machairodus</i>	+		+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Deinotherium</i>	+	+	+	+	+		+	+	+		+
Hipparionini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tableau 2. — Présence des genres choisis pour la reconstitution de Cucuron dans plusieurs riches faunes du Miocène supérieur d'Europe. Les occurrences sont extraites des listes fauniques publiées par : Choffat & Becker (2017) pour Charmoille ; Costeur (2005) pour Rudabánya ; Franzen *et al.* (2003) pour Eppelsheim ; Michaux (1988) pour Montredon ; Morales *et al.* (2008) pour Cerro Batallones ; Costeur *et al.* (2013) pour Dorn Durkeim ; Solounias (1981) pour Pikermi ; Guérin *et al.* (2001) pour Cucuron ; Arambourg & Piveteau (1929) et Zouhri & Ben Moussa (2000) pour Saloniki ; Rabeder (1989) pour Polgárdi.

Deinotherium est un genre éteint de l'ordre des proboscidiens (l'ordre des éléphants actuels), commun au Miocène moyen et supérieur d'Europe (Gagliardi *et al.* 2021). Si dans l'ensemble son anatomie se rapproche de celle des éléphants, il s'en différencie notablement par une silhouette plus élancée et une taille nettement supérieure, par des défenses orientées vers le bas et partant de la mâchoire inférieure et par des jugales à motif bi- et trilophodonte, caractéristiques d'un régime folivore (voir Pickford & Pourabrishami 2013, Huttunen 2002, Huttunen & Göhlich 2002). Sa taille maximale est en effet estimée à plus de 10 tonnes pour les espèces les plus grandes (*D. giganteum* et *D. proavum*), soit plus du double du poids de l'éléphant de savane d'Afrique (*Loxodonta africana*; Larramendi 2016). Cependant, les éléphants étant aujourd'hui les derniers représentants des proboscidiens, ils constituent les plus proches analogues pour la reconstitution anatomique d'un *Deinotherium*, en particulier *Loxodonta africana*, la plus grande espèce actuelle.

Machairodus est un genre éteint de la sous-famille des machairodontinés, très proche des félinés actuels (Werdelin *et al.* 2010). Cette sous-famille était présente en Eurasie, en Afrique et en Europe du Nord au cours du Miocène supérieur et s'est éteinte au cours du Pléistocène (Werdelin *et al.* 2010). *Machairodus* est un félidé qui se caractérise par sa grande taille (proche des lions actuels) et par des canines proéminentes qui lui valent parfois le surnom de tigre à dents de sabre, tout comme d'autres félidés du Miocène (bien que ses canines soient sensiblement plus petites que celles d'un *Smilodon*, par exemple). Par sa taille, sa morphologie et son milieu de vie (souvent associé à des environnements de savanes ou de prairies arborées; Agustí & Antón 2002), le lion est le meilleur analogue actuel pour reconstruire son anatomie.

Hipparion est un genre d'équidé européen du Miocène supérieur et du Pliocène (voir par ex. Bernor *et al.* 1996, Zouhri & Bensalmia 2005). Hormis la présence de membres tridactyles, ses représentants sont très proches des chevaux actuels qui possèdent un sabot unique (voir Maguire & Stigall 2008, Janis & Bernor 2019). *Hipparion* appartient à la tribu des Hipparionini, tout comme les autres genres tridactyles *Hippotherium* (Europe), *Neohipparion* et *Cormohipparion* (Amérique du Nord), également très proches des chevaux actuels (Bernor *et al.* 1996). Ces genres d'hipparionines présentent des anatomies similaires et de nombreux squelettes articulés quasiment complets et très bien préservés sont connus (par ex. Bernor *et al.* 1997, MacFadden 1984). Par

leur taille et leur morphologie, les zèbres semblent les meilleurs analogues actuels. Il est toutefois à noter que la parure des zèbres est unique chez les équidés actuels et qu'il est impossible de savoir qu'elle était la couleur réelle du pelage des Hipparionini. Sur ce point, c'est le dernier cheval sauvage eurasiatique qui a été choisi comme modèle, le cheval de Przewalski (*Equus ferus przewalskii*).

Matériel et techniques utilisées

Reconstruction du paysage

L'œuvre a été réalisée sur une toile à tissage fin au format 60×80 cm. La technique choisie est la peinture acrylique, appliquée par touches à l'aide de brosses plates de type « Bristle » de taille 8 à 28, de brosses arrondies de type « Bristle » de taille 2 à 14, de pinceaux plats en fibres synthétiques de type « martre » de taille 6 à 8 et de pinceaux arrondis en fibres synthétiques de type « martre » de taille 1 à 5. En complément, un médium acrylique mat, un retardateur acrylique et un décapant pour acrylique ont également été utilisés. La photographie ayant servi de base pour cette reconstruction (fig. 1, en haut) a été prise en hiver et ne montre qu'une partie restreinte d'une zone ouverte. Il a donc été nécessaire de modifier quelques éléments pour illustrer le paysage comme souhaité. Le tableau reprend les éléments principaux de la photographie : le lit de la rivière, les zones ouvertes périphériques, la ripisylve et les boisements de feuillus et conifères en arrière-plan. Ainsi, les quelques modifications apportées sont la représentation du feuillage et des zones herbeuses correspondant à une saison estivale, un cadrage plus large montrant l'extension des prairies sur une surface plus étendue et une représentation du relief couvert de forêt à l'horizon, suggérant l'élévation des massifs périalpins au cours de Miocène supérieur en Provence. Une fois la peinture terminée (fig. 1, en bas), une numérisation de l'œuvre a été réalisée afin d'y intégrer les reconstitutions d'animaux faites sur un autre support.

Reconstitution des animaux

Les animaux ont également été réalisés à la peinture acrylique, mais cette fois-ci sur du papier à acrylique au format 30×40 cm de 370 g/m², à une échelle plus grande, afin de pouvoir être utilisés séparément.



Fig. 1. [Haut] photo prise dans l'État d'Arizona aux États-Unis, à 40 km au nord-ouest de Prescott au bord de la rivière Pine Creek (altitude 1450 m); [bas] peinture acrylique basée sur la photo et représentant un paysage estival du Miocène supérieur.

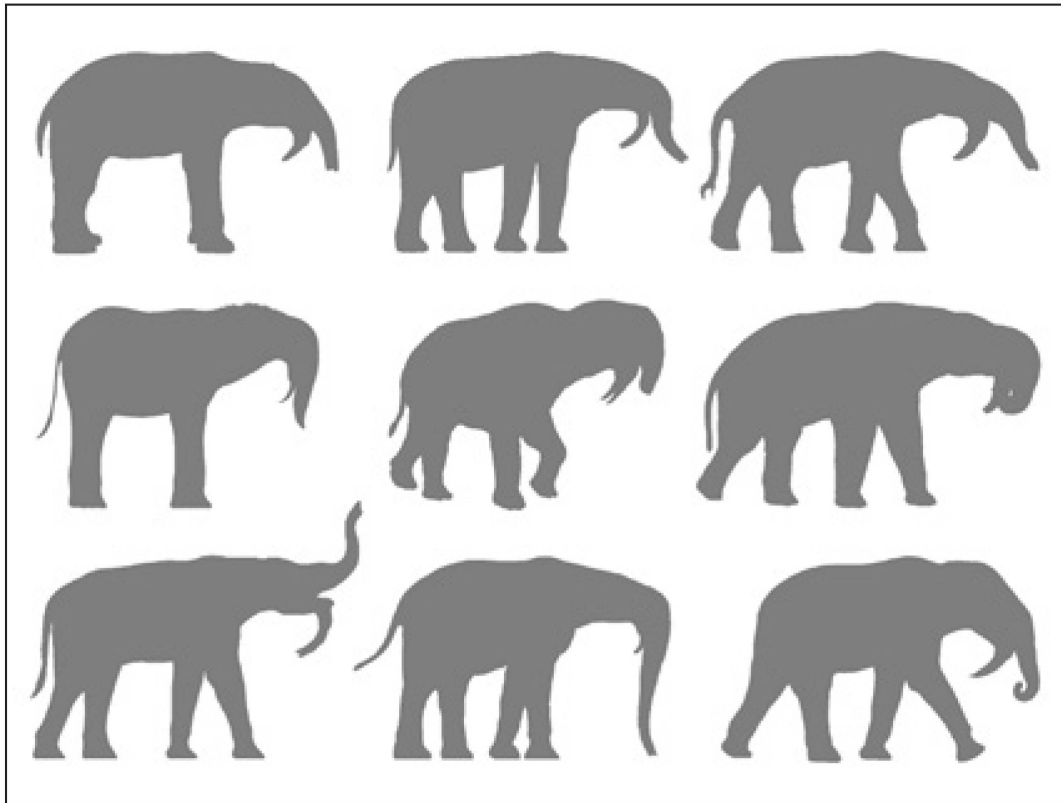


Fig. 2. Comparaison de différentes silhouettes de reconstitutions de *Deinotherium* trouvées sur internet.

Deinotherium

Comme les éléphants actuels, *Deinotherium* est un proboscidien. Il s'en différencie toutefois par une taille et une anatomie bien particulière. L'utilisation directe d'un éléphant pour la reconstitution n'aurait, par conséquent, pas été appropriée. Une recherche a été faite au préalable sur internet et dans la littérature pour vérifier si un consensus anatomique, qui pourrait servir de base pour illustrer cet animal, existait. Cette recherche a révélé une grande variété dans les représentations, suggérant qu'un bon nombre d'entre elles n'étaient pas strictement basées sur les connaissances paléontologiques actuelles (fig. 2). Le choix a donc été fait de reprendre le travail à la base, en partant de squelettes composites de *Deinotherium* exposés dans les musées d'histoire naturelle de Stuttgart et de Bucarest (fig. 3 et 4). La méthode a consisté à adapter la musculature et la texture de la peau d'éléphants actuels aux proportions des squelettes de *Deinotherium*, pour ensuite redessiner puis peindre les animaux sur papier.

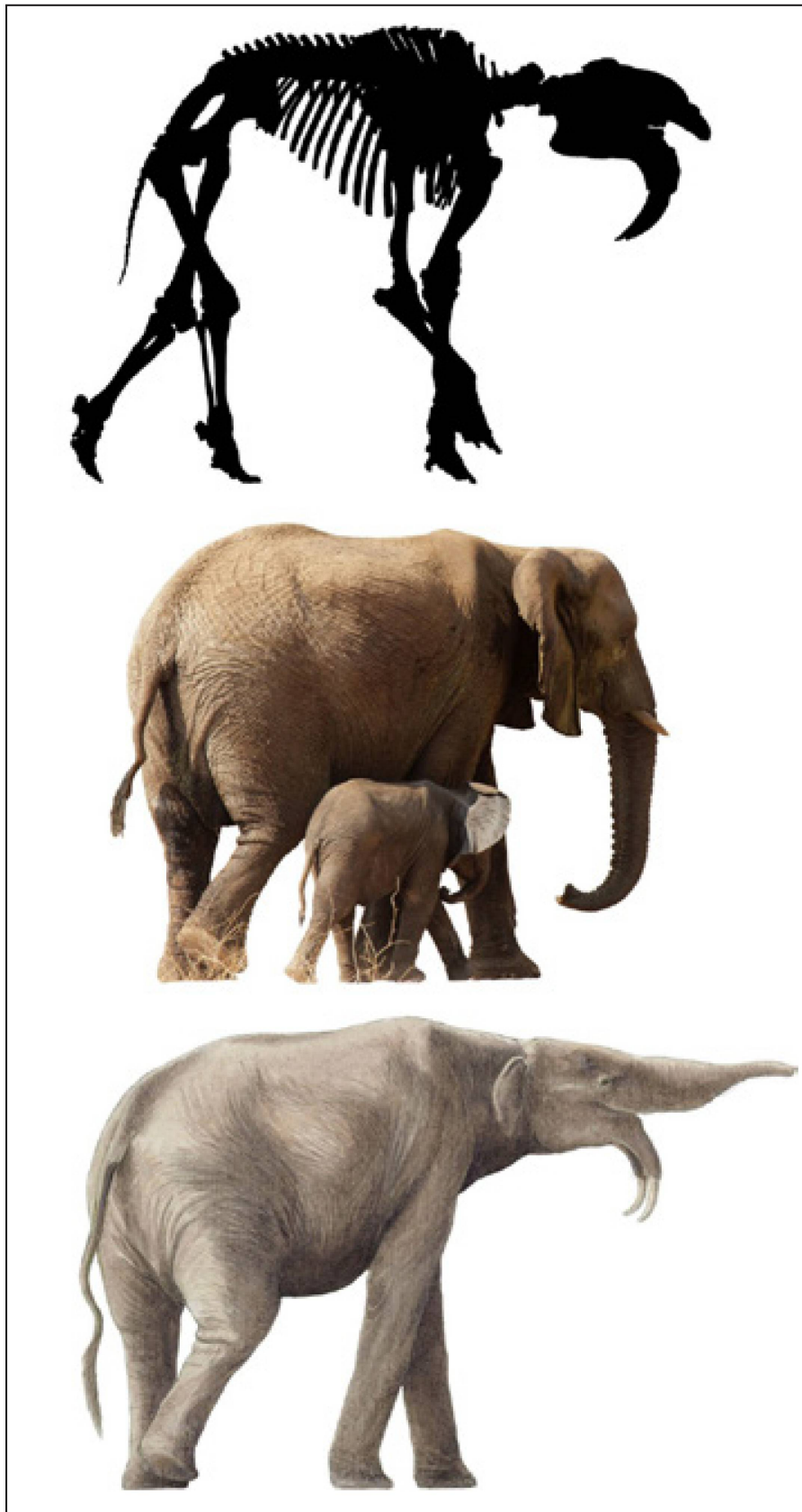


Fig. 3. [Haut] silhouette du squelette de *Prodeinotherium* du musée d'histoire naturelle de Stuttgart ; [centre] photo d'un éléphant africain (*Loxodonta africana*), par Dirk Rueter, 19 septembre 2007, rivière Huab, Damaraland, nord de la Namibie ; [bas] reconstitution d'un *Deinotherium*.

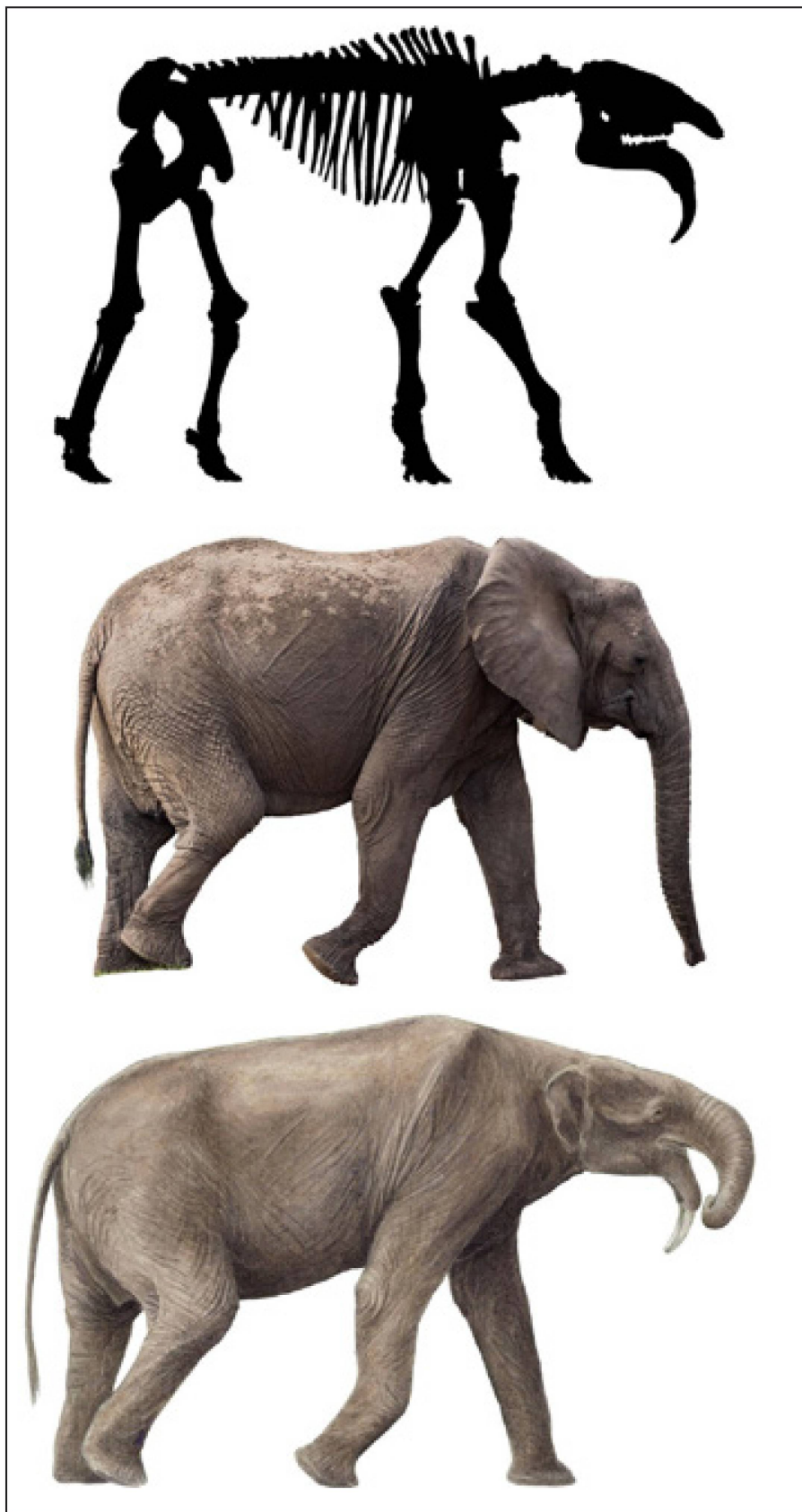


Fig. 4. [Haut] silhouette du squelette de *Deinotherium* du Muséum national d'histoire naturelle « Grigore Antipa » de Bucarest ; [centre] photo d'un éléphant africain, par Hannah Vineer, 18 septembre 2014, parc national Ruaha, région Iringa, Tanzanie ; [bas] reconstitution d'un *Deinotherium*.

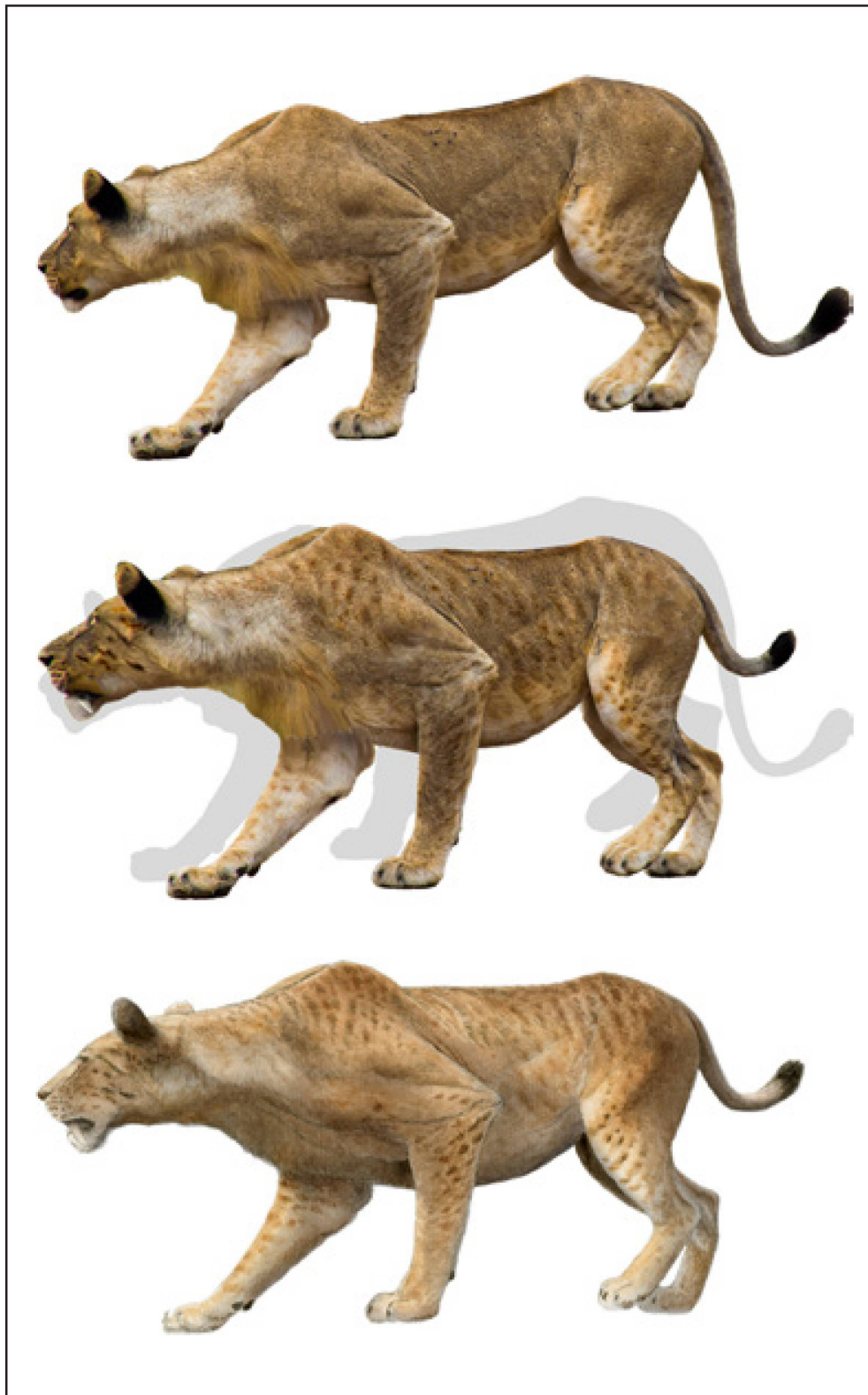


Fig. 5. [Haut] photo d'une lionne (*Panthera leo*), par Hamids Lens, 6 juin 2017, Nairobi ; [centre] adaptation de l'anatomie de la lionne suivant les proportions de *Machairodus* ; [bas] reconstitution d'un *Machairodus*.

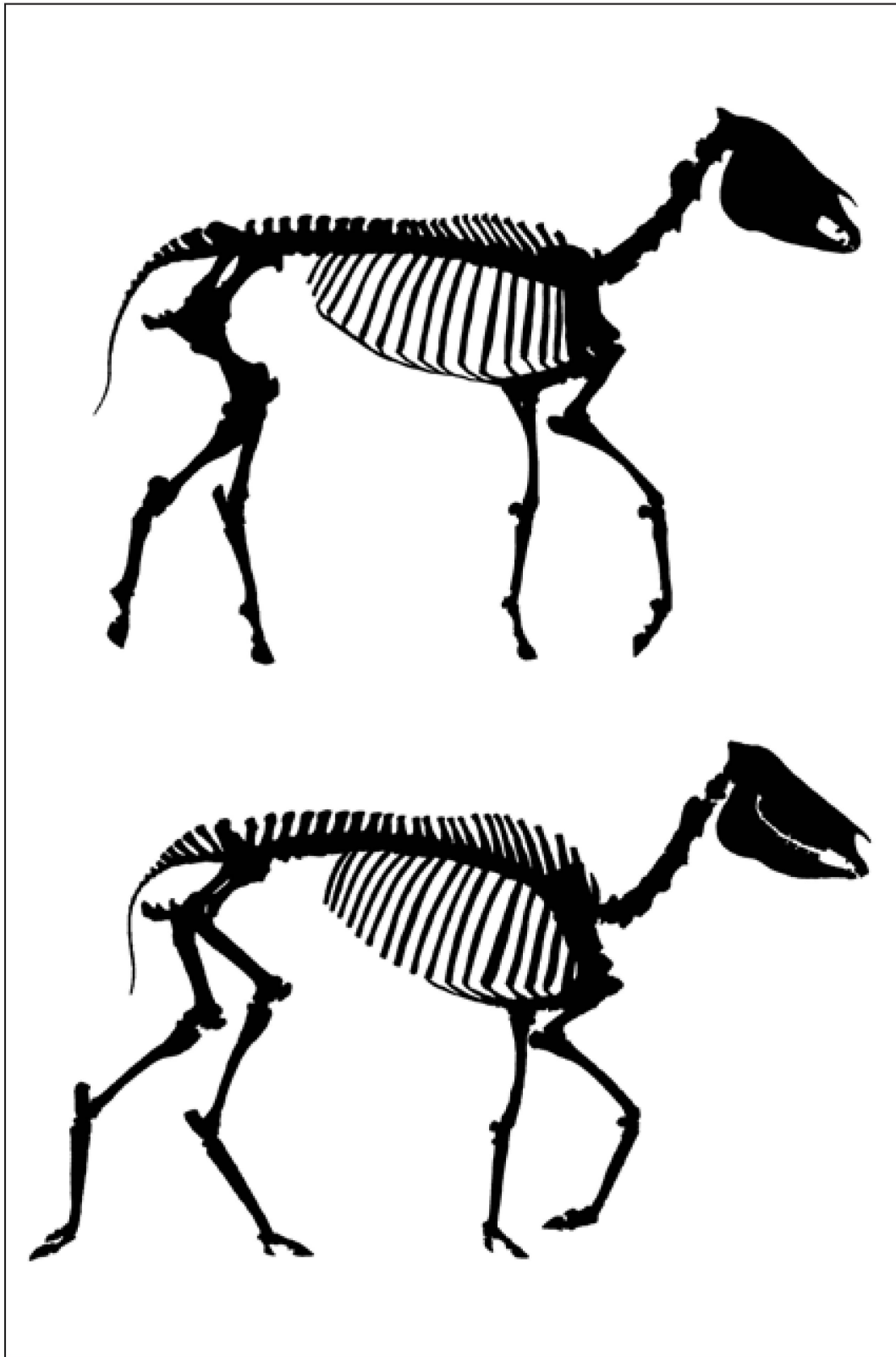


Fig. 6. [Haut] silhouette d'un squelette de zèbre des plaines (*Equus quagga*); [bas] silhouette du squelette de *Neohipparion* du Muséum d'histoire naturelle de Floride.



Fig. 7. [Haut] photo d'un zèbre des plaines (*Equus quagga*), par Eugen Haag, 13 janvier 2019, Kenya ; [bas] reconstitution d'un Hipparionini.

Reconstruction d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe



Fig. 8. [Haut] photo d'un groupe de zèbres des plaines (*Equus quagga*), par Marius Dobilas, 24 janvier 2017, parc national de Tsavo Est, Kenya ; [bas] reconstitution d'un groupe d'Hipparionini.

Machairodus

L'anatomie de *Machairodus*, très proche des grands félidés actuels, a nécessité moins de travail. La reconstitution a été faite sur la base de la photographie d'une lionne actuelle (*Panthera leo*) déformée à l'aide d'Adobe Photoshop afin d'ajuster son anatomie aux particularités de *Machairodus*: un corps plus ramassé, des membres avant plus longs et plus massifs, un arrière-train plus bas, un crâne un peu plus allongé, des canines de taille bien supérieure, ainsi qu'une queue plus courte (Antón 2013, Antón *et al.* 2013; fig. 5). Comme pour *Deinotherium*, le résultat a ensuite été redessiné et peint.

Hipparion

Un squelette de *Neohipparion* (genre très proche d'*Hipparion*) a été utilisé pour cette reconstitution. Après comparaison avec celui du zèbre (fig. 6), un type anatomique et une taille quasiment identiques ont été constatés, à l'exception des doigts 3 et 4 conservés chez les Hipparionini. Le travail s'est donc focalisé sur la restitution d'un zèbre des plaines actuel (*Equus quagga*; fig. 7), en y ajoutant les doigts manquants et une couleur de pelage similaire à celle du cheval de Przewalski. Pour la mise en scène de cet animal dont le comportement social est supposé grégaire, une photographie d'un troupeau de zèbres a été utilisée (fig. 8).

Résultats et discussion

La reconstitution d'*Hipparion* ne prête pas à commentaires particuliers; le rendu est conforme à son analogue actuel, le zèbre. Concernant *Machairodus*, les modifications apportées à l'anatomie de la lionne qui a servi de référence, basées sur les connaissances paléontologiques du genre, mettent en évidence une ceinture scapulaire plus puissante et plus élevée. Le résultat est très fidèle aux reconstitutions proposées par l'artiste Mauricio Antón dans Agustí & Antón (2002) et

Fig. 9 (ci-contre). Reconstruction finale d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe avec trois espèces fossiles emblématiques mises en situation : deux *Deinotherium*, un *Machairodus* et un groupe d'Hipparionini.

Reconstruction d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe



Antón (2013), un spécialiste des illustrations d'animaux et de paysages néogènes, par ailleurs reconnu pour son approche scientifique et la qualité de ses dessins. Pour le *Deinotherium*, le résultat est peut-être plus innovant, montrant un animal relativement élancé, avec un arrière-train plus bas que celui des éléphants actuels. Le choix d'une trompe courte a été retenu en cohérence avec le régime folivore des *Deinotherium* (voir Gagliardi *et al.* 2021 pour un état des connaissances de l'écologie des dinotheres). L'aspect obtenu reste néanmoins très proche de celui également proposé par Agustí & Antón (2002).

L'image finale est composée du paysage et des animaux mis en situation (fig. 9). L'intégration des animaux dans le paysage a nécessité un dernier travail de retouche pour compenser une dichotomie entre le niveau de netteté des animaux et celui du paysage, liée à la différence de taille et de grain des supports. Des ombres projetées par et sur les animaux eux-mêmes ont également été ajoutées.

Afin d'amener de la vie à la scène, des interactions entre animaux ou avec leur environnement sont suggérées. Ainsi, au premier plan, le *Machairodus* profite du couvert d'un petit saule pour préparer une attaque, avec à l'évidence aucune chance de succès, sur un troupeau d'*Hipparion* qui, au second plan, s'approche prudemment du cours d'eau pour se désaltérer. Plus loin, un gigantesque *Deinotherium* s'apprête à se nourrir de feuilles, alors que l'autre se dirige vers un boisement de peupliers et de saules pour faire de même. Bien que non préservés à Cucuron même, les oiseaux du Miocène supérieur d'Europe sont connus grâce à d'autres localités (voir par ex. Mayr *et al.* 2020, Zelenkov 2017). Tout comme les mammifères, les oiseaux de cette période sont très proches des espèces que nous connaissons aujourd'hui. Pour dynamiser l'image, basés sur des photos d'espèces actuelles, deux rapaces survolent la plaine et des échassiers chassent de petites proies sur les bancs de sable.

Remerciements

La recherche sur le Miocène d'OM est financée par une bourse SPARK du Fonds national suisse pour la recherche (n° CKSP_190584). Le travail de reconstruction scientifique et artistique a été cofinancé par la région Sud-Provence-Alpes-Côte-d'Azur, le parc naturel régional du Luberon et la réserve naturelle géologique du Luberon.

Reconstruction d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe

Patrick Röschli (patrick.roschli@jurassica.ch) est naturaliste et dessinateur scientifique à Jurassica.

Damien Becker (damien.becker@jurassica.ch), docteur ès sciences (paléontologie) et habilité de l'université de Fribourg, est un spécialiste de l'évolution de grands mammifères. Il est enseignant-chercheur et directeur de Jurassica.

Pauline Coster (pauline.coster@parcduluberon.fr) docteur ès sciences (paléontologie), est chargée de mission conservation et valorisation du patrimoine géologique au parc naturel régional du Luberon — géoparc mondial UNESCO.

Stéphane Legal (stephane.legal@parcduluberon.fr) titulaire d'un master en géosciences, est conservateur de la réserve naturelle géologique du Luberon, chargé de mission conservation et valorisation du patrimoine géologique au parc naturel régional du Luberon — géoparc mondial UNESCO.

Olivier Maridet (olivier.maridet@jurassica.ch), docteur ès sciences (paléontologie) et habilité de l'université de Fribourg, est un spécialiste de l'évolution des petits mammifères. Il est enseignant-chercheur et conservateur en charge des collections à Jurassica.

RÉFÉRENCES

- Agustí J. & Antón M. 2002 : *Mammoths, Sabertooths, and Hominids. 65 million years of mammalian evolution in Europe*. Columbia University Press, New York.
- Antón M. 2013 : *Sabertooth, Life of the past*. Indiana University Press, Bloomington.
- Antón M., Salesa M. J. & Siliceo G. 2013 : Machairodont adaptations and affinities of the Holarctic late Miocene homotherin *Machairodus* (Mammalia, Carnivora, Felidae): the case of *Machairodus catocopis* Cope, 1887. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33, 1202-1213, <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2013.760468>.
- Arambourg C. & Piveteau J. 1929 : Les Vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie* 18, 59-138.
- Ballesio R., Carbonnel G., Mein P. & Truc G. 1979 : Sur un nouveau gisement fossilifère du Miocène supérieur (Tortonien-Turolien moyen) de Cucuron (Vaucluse). *Geobios* 12, 467-471.
- Barrón E., Postigo-Mijarra J. M. & Casas-Gallego M. 201 : Late Miocene vegetation and climate of the La Cerdanya Basin (Eastern Pyrenees, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 235, 99-119, <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.08.007>.
- Barrón E., Postigo-Mijarra J. M. & Diéguez C. 2014 : The late Miocene macroflora of the La Cerdanya Basin (Eastern Pyrenees, Spain): Towards a synthesis. *Palaeontographica Abteilung B* 291, 85-129.

- Besson D. 2005 : *Architecture du bassin rhodano-provençal miocène (Alpes, S.E. France): Relations entre déformation, physiographie et sédimentation dans un bassin molassique d'avant-pays* (Doctoral dissertation, École nationale supérieure des Mines de Paris).
- Bernor R. L., Koufos G. D., Woodburne, M. O. & Fortelius M. 199 : The evolutionary history and biochronology of european and southeastern asian late Miocene and Pliocene hipparionine horses. *In*: Bernor R. L., Fahlbusch V., Mittmann, H.-W. (Eds). *The evolution of Western Eurasian Neogene mammal faunas*. Columbia University Press, 307-338.
- Bernor R. L., Tobien H., Hayek L.-A. C. & Mittmann H.-W. 1997 : *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Howenegg (Hegau, Germany). *Andrias* 10, 1-230.
- Bessedik M. 1985 : *Reconstitution des environnements miocènes des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie*. Thèse de doctorat d'État ès sciences, université de Montpellier, France.
- Blanc J.-J., Masse J.-P., Triat J.-M., Truc G., Angalada R., Colomb E., Clauzon G., Durozoy G. & Damiani L. 1975 : *Notice explicative – Carte géologique de la France à 1/50 000. Carpentras 941*. Bureau de recherches géologiques et minières, Orléans.
- Bruch A. A., Uhl D. & Mosbrugger V. 2007 : Miocene climate in Europe – Patterns and evolution. A first synthesis of NECLIME. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 253, 1-7, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.030>.
- Champion C., Choukroune P. & Clauzon G. 2000 : La Déformation post-Miocène en Provence occidentale. *Geodinamica Acta* 13, 67-85.
- Choffat K. & Becker D. 2016 : Les Grands Mammifères du Miocène supérieur de Charmoille (Jura, Suisse). *Actes de la Société jurassienne d'émulation* 119, 29-57, <https://doi.org/10.5169/seals-696998>.
- Christol, J. de 1832 : Description d'*Hipparion*. *Annales des sciences et de l'industrie du Midi de la France* 1, 180-181.
- Clauzon G. & Robert C. 1984 : La sédimentation argileuse du Miocène supérieur continental dans le bassin de Cucuron/Basse-Durance (Provence, France) : implications paléogéographiques. *Paléobiologie continentale* 14, 205-224.
- Clauzon G., Fleury T. J., Bellier O., Molliex S., Mocochain L., & Aguilar J. P. 2011 : Morphostructural evolution of the Luberon since the Miocene (SE France). *Bulletin de la Société géologique de France* 182, 95-110.
- Costeur L. 2005 : Cenogram analysis of the Rudabánya mammalian community: palaeoenvironment interpretations. *Palaeontologica Italica* 90, 291-295.
- Costeur L., Maridet O., Montuire S. & Legendre S. 2013 : Evidence of northern Turolian savanna-woodland from the Dorn-Dürkheim 1 fauna (Germany). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 93, 259-275, <https://doi.org/10.1007/s12549-013-0116-x>.
- Depéret C. 1890a : Note sur l'âge miocène supérieur des limons à *Hipparion* du mont Léberon. *Bulletin de la Société géologique de France* 18, 103-108.
- Depéret C. 1890b : Sur la découverte d'une Tortue de terre géante au mont Léberon. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences* 60, 915-917.
- Depéret C. & Sayn G. 1900 : Monographie de la faune fluvio-terrestre du Miocène supérieur de Cucuron (Vaucluse). *Annales de la Société linnéenne de Lyon* 47, 107-126.
- Deydier M. 1902 : Notice géologique et agronomique de la région de Cucuron. *Mémoires de l'Académie de Vaucluse*, 297-345.
- Duranthon F., Antoine P.-O., Laffont D. & Bilotte M. 2007 : Contemporanéité de *Prodeinotherium* et *Deinotherium* (Mammalia, Proboscidea) à Castelnau-Magnoac (Hautes-Pyrénées, France). *Revue de Paléobiologie* 26, 403-411.
- François L., Utescher T., Favre E., Henrot A.-J., Warnant P., Micheels A., Erdei B., Suc J.-P., Cheddadi R. & Mosbrugger V. 2011 : Modelling Late Miocene vegetation in Europe: Results

Reconstruction d'un paysage du Miocène supérieur d'Europe

- of the CARAIB model and comparison with palaeovegetation data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304, 359-378, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.01.012>.
- Franzen J. L., Fejfar O., Storch G. & Wilde V. 2003 : Eppelsheim 2000 – new discoveries at a classic locality. In: Reumer J. W. F. & Wessels W. (Eds.). Distribution and migration of tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn. *Deinsea* 10, 217-234.
- Gagliardi F., Maridet O. & Becker D. 2021 : The record of Deinotheriidae from the Miocene of the Swiss Jura Mountains (Jura Canton, Switzerland). *BioRxiv*, <https://doi.org/10.1101/2020.08.10.244061>.
- Gaudry A. 1873 : *Animaux fossiles du mont Léberon (Vaucluse). Étude sur les vertébrés*. Savy, Paris.
- Gervais F. 1849 : Note sur la multiplicité des espèces d'hipparions (genre de chevaux à trois doigts) qui sont enfouis à Cucuron (Vaucluse). *Comptes rendus de l'Académie des sciences* 29, 284-286.
- Ginsburg L. & Chevrier F. 2001 : Les Dinothères du bassin de la Loire et l'évolution du genre *Deinotherium* en France. *Symbioses* 56, 9-24.
- Guérin C., Mein P. & Michaux J. 2001 : Les vertébrés du Turolien moyen de mont Luberon à Cucuron (Vaucluse). *Bulletin de la Société d'étude des sciences naturelles du Vaucluse* 1, 1-20.
- Heintz E. 1971 : *Gazella deperdita* (Gervais) 1847 (Bovidae, Artiodactyla, mammalia) du Pontien du mont Lubéron Vaucluse. *Annales de paléontologie* 57, 209-229.
- Huttunen K. 2002 : Systematics and Taxonomy of the European Deinotheriidae (Proboscidea, Mammalia). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A* 103, 237-250.
- Huttunen K. & Göhlich U.B. 2002 : A partial skeleton of *Prodeinotherium bavaricum* (Proboscidea, Mammalia) from the Middle Miocene of Unterzolling (Upper Freshwater Molasse, Germany). *Geobios* 35 489-514, [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(02\)00042-6](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(02)00042-6).
- Janis C.M. & Bernor R.L. 2019 : The Evolution of Equid Monodactyly: A Review Including a New Hypothesis. *Frontiers in Ecology and Evolution* 119, <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00119>.
- Jiménez-Moreno G., Fauquette S. & Suc J.-P. 2010 : Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 403-415, <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.001>.
- Kovar-Eder J. 2003 : Vegetation dynamics in Europe during the Neogene. In: Reumer J. W. F. & Wessels W. (Eds.). Distribution and migration of tertiary mammals in Eurasia. A volume in honor of Hans de Bruijn. *Deinsea* 10, 373-392.
- Kovar-Eder J., Kvaek Z., Martinetto E. & Roiron P. 2006 : Late Miocene to Early Pliocene vegetation of southern Europe (7-4Ma) as reflected in the megafossil plant record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 238, 321-339.
- Larramendi A 2016 : Proboscideans: shoulder height, body mass and shape. *Acta Palaeontologica Polonica* 61, 537-574, <https://doi.org/10.4202/app.00136.2014>.
- MacFadden B.J. 1984 : Systematics and phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannippus*, and *Cormohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 179, 1-195.
- Maguire K. C. & Stigall A. L. 2008 : Paleobiogeography of Miocene Equinae of North America: a phylogenetic biogeographic analysis of the relative roles of climate, vicariance, and dispersal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 267, 175-184.
- Mayr G., Lechner T. & Böhme M. 2020 : A skull of a very large crane from the late Miocene of Southern Germany, with notes on the phylogenetic interrelationships of extant Gruinae. *Journal of Ornithology* 161, 923-933.
- Mein P. 1999 : European Miocene Mammal Biochronology. In: Rössner G.E. & Heissig K. (Eds.). *The Miocene Land Mammals of Europe*. Dr. Friedrich Pfeil, München, 25-38.
- Mein P. & Michaux J. 1979 : Une faune de petits mammifères d'âge Turolien moyen (Miocène supérieur) à Cucuron (Vaucluse): données nouvelles sur le genre *Stephanomys* (Rodentia) et conséquences stratigraphiques. *Geobios* 12, 481-485.

- Ménouret B. 2014 : Gisements paléontologiques à mammifères ou empreintes de pas de mammifères du Parc naturel régional du Luberon. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure* 12, 56-74.
- Michaux J., 1988 : Contribution à l'étude du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault) les grands Mammifères. 10 Conclusions générales. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, 189-192.
- Morales J., Pozo M., Silva P.G., Domingo M. S., López-Antoñanzas R., Álvarez Sierra A., Antón M., Martín Escorza C., Quirarte V., Salesa M. J., Sánchez I. M., Azanza B., Calvo J. P., Carrasco P., García-Paredes I., Knoll F., Hernández Fernández M., van den Hoek Ostende L., Merino L., van der Meulen A. J., Montoya P., Peigné S., Peláez-Campomanes P., Sánchez-Marco A., Turner A., Abella J., Alcalde G. M., Andrés M., DeMiguel D., Cantalapiedra J. L., Fraile S., García Yelo B. A., Gómez Cano A. R., López Guerrero P., Oliver Pérez A. & Siliceo G. 2008 : El sistema de yacimientos de mamíferos miocenos del Cerro de los Batallones, Cuenca de Madrid: estado actual y perspectivas. *Seminario de Paleontología de Zaragoza* 8, 41-117.
- Owen-Smith R. N. 1988 : *Megaherbivores: The Influence of Very Large Body Size on Ecology*. Cambridge University Press.
- Pernègre V. & Tassy P. 2014 : Albert Gaudry et les vertébrés fossiles du Luberon. Histoire d'une collection de référence. *Geodiversitas* 36, 623-667, <http://dx.doi.org/10.5252/g2014n4a5>.
- Pickford M. & Pourabrishami Z. 2013 : Deciphering Dinotheriids and deinotheriid diversity. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 93 121-150. <https://doi.org/10.1007/s12549-013-0115-y>.
- Rabeder G. 1989 : Die Säugetiere des Pontien in Österreich und Ungarn, Chronostratigraphie und Neostatotypen. Neogen der Westlichen (« Zentrale ») Paratethys. *Beograd* 8, 821-836.
- Richter R. 1928 : Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana* 10, 285-292.
- Solounias N. 1981 : Mammalian fossils of Samos and Pikermi. Part 2. Resurrection of a classic turolian fauna. *Annals of the Carnegie Museum* 50, 231-270.
- Strömberg C. A. E. 2005 : Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 11 980-11 984.
- Suc J.-P., Popescu S.-M., Fauquette S., Bessedik M., Jiménez-Moreno G., Bachiri Taoufiq N., Zheng Z., Médail F. & Klotz S. 2018 : Reconstruction of Mediterranean flora, vegetation and climate for the last 23 million years based on an extensive pollen dataset. *Ecologia mediterranea, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie* 44, 53-85.
- Werdelin L., Yamaguchi N., Johnson W. E. & O'Brien, S. J., 2010 : Phylogeny and evolution of cats (Felidae). In: McDonald D. W. & Loveridge A.J. (Eds.). *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press, 59-82.
- Zelenkov N. V. 2017 : The revised avian fauna of Rudabánya (Hungary, Late Miocene) Paleontología y evolución de las Aves. In: Acosta Hospitaleche C., Agnolin F. L., Haidr N., Noriega J. I. & Tambussi C. P. (Eds.). Paleontología y evolución de las Aves. *Contribuciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 7, 253-266.
- Zouhri S. 2002 : *Révision systématique et analyse phylogénétique des Hipparion sensu lato (Mammalia, Equidae) de l'Ancien Monde*. Thèse d'État de l'université Hassan-II, Casablanca.
- Zouhri S. & Ben Moussa A. 2000 : Hipparions (Mammalia, Equidae) du Miocène supérieur et du Pliocène de Salonique (Grèce), collection Arambourg et Puyhaubert (MNHN, Paris). *Geodiversitas* 22, 269-292.
- Zouhri S. & Bensalmia A. 2005 : Révision systématique des Hipparion sensu lato, (Perissodactyla, Equidae) de l'Ancien Monde. *Geodiversitas* 61, 61-99.