

Révision des données sédimentologiques et biostratigraphiques des gisements à vertébrés des sables de l'Orléanais, à Beaugency, Tavers et Le Bardon (Miocène Moyen ; Loiret, France)

Adrien DE PERTHUIS, Bastien MENNECART, Pascal BARRIER, Élise CHENOT, Jocelyn FALCONNET, Jean-Claude GAGNAISON, Georgios L. GEORGALIS, Charlène GILBERT, Bruno GUEVEL, Dominique LANGEVIN, France DE LAPPARENT DE BROIN, Alfred LEMIERRE, François MAUBERT, Alex OSSO, Sébastien POTEL, Danae THIVAIOU, Jérémy TISSIER, Renaud TOULLEC, Serge XERRI & Cyril GAGNAISON

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Didier Merle

ASSISTANT DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Emmanuel Côté (geodiv@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Emmanuel Côté, Pénélope Laurin

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Christine Argot (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)
Beatrix Azanza (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid)
Raymond L. Bernor (Howard University, Washington DC)
Henning Blom (Uppsala University)
Gaël Clément (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)
Ted Daeschler (Academy of Natural Sciences, Philadelphie)
Cédric Del Rio (Muséum national d'Histoire naturelle)
Gregory D. Edgecombe (The Natural History Museum, Londres)
Ursula Göhlich (Natural History Museum Vienna)
Jin Meng (American Museum of Natural History, New York)
Brigitte Meyer-Berthaud (CIRAD, Montpellier)
Zhu Min (Chinese Academy of Sciences, Pékin)
Isabelle Rouget (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)
Sevket Sen (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, retraité)
Stanislav Štámbek (Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové)
Paul Taylor (The Natural History Museum, Londres, retraité)

COUVERTURE / *COVER*:

Reconstitution paléoenvironnementale du Miocène continental (MN5) à Tavers, Beaugency et Le Bardon (Loiret, France). Dessin: Julie Sierra/
Paleoenvironmental reconstruction of the continental Miocene (MN5) at Tavers, Beaugency and Le Bardon (Loiret, France). Drawing: Julie Sierra.

Geodiversitas est indexé dans / *Geodiversitas is indexed in*:

- Science Citation Index Expanded (SciSearch®)
- ISI Alerting Services®
- Current Contents® / Physical, Chemical, and Earth Sciences®
- Scopus®

Geodiversitas est distribué en version électronique par / *Geodiversitas is distributed electronically by*:

- BioOne® (<http://www.bioone.org>)

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Geodiversitas* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Geodiversitas are referenced by:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Geodiversitas est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Geodiversitas is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish: Adansonia, Zoosystema, Anthropolozologica, European Journal of Taxonomy, Naturae, Cryptogamie sous-sections Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol*

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2025
ISSN (imprimé / *print*): 1280-9659/ ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9395

Révision des données sédimentologiques et biostratigraphiques des gisements à vertébrés des sables de l'Orléanais, à Beaugency, Tavers et Le Bardon (Miocène Moyen; Loiret, France)

Adrien de PERTHUIS

Institut Polytechnique UniLaSalle Beauvais, Département Géosciences,
Unité Bassins-Réservoirs-Ressources (B2R – U2R 7511),
UniLaSalle-Université de Picardie Jules VERNE,
19 rue Pierre Waguet – boîte postale 30313, F-60026 Beauvais cedex (France)
adrien.deperthuis@unilasalle.fr

Bastien MENNECART

Naturhistorisches Museum Basel, Augustinergasse 2, 4001 Basel (Suisse)
mennecartbastien@gmail.com

Pascal BARRIER Élise CHENOT

Institut Polytechnique UniLaSalle Beauvais, Département Géosciences,
Unité Bassins-Réservoirs-Ressources (B2R – U2R 7511),
UniLaSalle-Université de Picardie Jules VERNE,
19 rue Pierre Waguet – boîte postale 30313, F-60026 Beauvais cedex (France)
pascal.barrier@unilasalle.fr
elise.chenot@unilasalle.fr

Jocelyn FALCONNET

Muséum d'Orléans pour la Biodiversité et l'Environnement,
6 rue Marcel Proust, F-45000 Orléans (France)
jocelyn.falconnet@orleans-metropole.fr

Jean-Claude GAGNAISON

Musée du Savignéen, 10 rue du Faubourg de la Rue, F-37340 Savigné-sur-Lathan (France)
jc.gagnaison@free.fr

Georgios L. GEORGALIS

Institute of Systematics and Evolution of Animals (Polish Academy of Sciences),
Ślawkowska 17, 31-016 Kraków (Pologne)
dimetrodon82@gmail.com

Charlène GILBERT

Musée La Monnaye, 22 rue des Remparts, F-45130 Meung-sur-Loire (France)
c.gilbert@meung-sur-loire.com

Bruno GUEVEL

79-81 route de la vallée du Lys, F-37190 Azay-le-Rideau (France)
bruno.guevel@orange.fr

Dominique LANGEVIN

La Muzardière,
F-72110 Briosne-les-Sables (France)
aspersa72@yahoo.fr

France de LAPPARENT DE BROIN

Centre de Recherche en Paléontologie-Paris, Département Origines et Évolution, CR2P,
UMR 7207 (MNHN, CNRS, Sorbonne Université), Muséum national d'Histoire naturelle,
57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
france.lapparent@sfr.fr

Alfred LEMIERRE

Centre de Recherche en Paléontologie-Paris, CR2P, UMR 7207 (MNHN, CNRS, Sorbonne
Université), Muséum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
and Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Box 7500 Drumheller. T0J 0Y0 Alberta (Canada)
a1lemierre@gmail.com

François MAUBERT

25 rue Danton, F-37000 Tours (France)
francois.maubert41@gmail.com

Àlex OSSÓ

Llorenç de Vilallonga, 17B, 1er-1a, 43007 Tarragona (Catalogne)
aosso@tinet.cat

Sébastien POTEL

Institut Polytechnique UniLaSalle Beauvais, Département Géosciences,
Unité Bassins-Réservoirs-Ressources (B2R – U2R 7511),
UniLaSalle-Université de Picardie Jules VERNE,
19 rue Pierre Waguet – boîte postale 30313, F-60026 Beauvais cedex (France)
sebastien.potel@unilasalle.fr

Danae THIVAIUO

Naturhistorisches Museum Basel, Augustinergasse 2, 4001 Basel (Suisse)
danae.thivaiou@bs.ch

Jérémy TISSIER

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 29 rue Vautier, 1000 Bruxelles (Belgique)
jtissier@naturalsciences.be

Renaud TOULLEC

Institut Polytechnique UniLaSalle Beauvais, Département Géosciences,
Unité Bassins-Réservoirs-Ressources (B2R – U2R 7511),
UniLaSalle-Université de Picardie Jules VERNE,
19 rue Pierre Waguet – boîte postale 30313, F-60026 Beauvais cedex (France)
renaud.toullec@unilasalle.fr

Serge F. B. XERRI

Paleotech Atlantic free zone franche 1, 14064 Ameer Seflia Kenitra (Maroc)
jnoun11@hotmail.com

Cyril GAGNAISON

Institut Polytechnique UniLaSalle Beauvais, Département Géosciences,
Unité Bassins-Réservoirs-Ressources (B2R – U2R 7511),
UniLaSalle-Université de Picardie Jules VERNE,
19 rue Pierre Waguet – boîte postale 30313, F-60026 Beauvais cedex (France)
cyril.gagnaison@unilasalle.fr (coordinateur et auteur correspondant)

Soumis le 8 mars 2024 | accepté le 16 juillet 2024 | publié le 17 juillet 2025

[urn:lsid:zoobank.org:pub:572C0183-A631-4B4A-AE55-2B19FA149D92](https://doi.org/10.5252/geodiversitas2025v47a12)

Perthuis A. de, Mennecart B., Barrier P., Chenot É., Falconnet J., Gagnaison J.-C., Georgalis G. L., Gilbert C., Guevel B., Langevin D., Lapparent de Broin F. de, Lemierre A., Maubert F., Ossó À., Potel S., Thivaiou D., Tissier J., Toullec R., Xerri S. F. B. & Gagnaison C. 2025. — Révision des données sédimentologiques et biostratigraphiques des gisements à vertébrés des sables de l'Orléanais, à Beaugency, Tavers et Le Bardon (Miocène Moyen ; Loiret, France). *Geodiversitas* 47 (12): 501-576. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2025v47a12>. <http://geodiversitas.com/47/12>

RÉSUMÉ

Connus depuis le XIX^e siècle, les sables du Miocène Moyen de la région de Beaugency, Tavers et Le Bardon ont fourni des restes de grands mammifères tels que des Rhinocerotidae et des Proboscidea. Ces gisements n'ont été que sporadiquement étudiés et rapprochés temporellement de l'Orléanien supérieur (biozone MN5, *c.* Burdigalien terminal-Langhien). Cependant, aucune étude globale de ces gisements, couplant données géologiques et paléontologiques, n'a été réalisée. De 2022 à 2023, une campagne de collecte de données a été lancée sur le terrain (cadre structural et taphonomie) ainsi que dans les collections de paléontologie. La série géologique comprend la Formation du calcaire de Beauce (Oligocène-Aquitainien; Gigout 1974), la Formation des sables et marnes de l'Orléanais (FSMO) du Miocène Moyen (Orléanien supérieur, MN5, *c.* Burdigalien terminal-Langhien) ainsi qu'un placage de formations superficielles (alluvions, colluvions et limons des plateaux) du Quaternaire-Actuel. La compréhension de l'agencement géométrique des buttes-témoins des sables miocènes fait ressortir un découpage tectonique en blocs, postérieur au dépôt. Deux assemblages de vertébrés fossiles apparaissent dans cette étude: 1) la rare présence de mammifères oligocènes *Ronzootherium romani* Kretzoi, 1940 et *Palaeogale minuta* (Gervais, 1848) (remaniés dans la FSMO); et 2) un assemblage de vertébrés continentaux orléaniens (en place dans la FSMO) composé de 66 taxons de vertébrés et de 16 taxons d'invertébrés formant une association typique de la biozone MN5 (Orléanien supérieur, *c.* Burdigalien terminal-Langhien). Certains taxons sont représentés par des spécimens très bien préservés, comme en témoignent pour les tortues, le crâne de *Chelydropsis* aff. *sansaniensis* (Bergounioux, 1935) et la carapace de *Mauremys* aff. *pygolopha* (Peters, 1869), et pour les mammifères, les crânes du castor *Steneofiber depereti* Mayet, 1908 et du cheval *Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825). La description de Mollusca euryhalins permet une meilleure compréhension de la position stratigraphique de la FSMO au moment du maximum de la transgression langhienne. Le cortège de grands mammifères des gisements de Beaugency, Tavers et Le Bardon, est l'un des plus diversifiés d'Europe. Cette faune s'intègre parfaitement dans le paysage européen dans lequel un gradient de similarité des faunes est observé d'est en ouest. Bien que les Rodentia soient très peu représentés dans les localités de la vallée de la Loire, les grands mammifères, notamment par la présence la plus septentrionale des Rhinocerotidae *Hispanotherium matritense* (de Prado, 1864) et *Iberotherium rexmanueli* (Antunes & Ginsburg, 1983), montrent une forte affinité avec ceux de la région ibérique. De par ses conditions géologiques régionales, sa diversité fossilifère exceptionnelle, la qualité de ses fossiles et son calage stratigraphique précis, cet ensemble cohérent de sites paléontologiques mérite de rentrer dans la liste nationale des sites géologiques patrimoniaux à conserver.

MOTS CLÉS
Optimum climatique du
Miocène Moyen,
Mammalia,
Reptilia,
contexte structural,
taphonomie.

ABSTRACT

Revision of sedimentological and biostratigraphic data from vertebrate deposits in the "Orléanais sands", at Beaugency, Tavers and Le Bardon (Middle Miocene; Loiret, France).

We present a review of sedimentological, biostratigraphic, and structural data from the vertebrate sites of the Sables de l'Orléanais (Orléans sands Formation) in Beaugency, Tavers, and Le Bardon outcrops (Middle Miocene; Loiret, France). Known since the 19th century, the Middle Miocene sands of the Beaugency, Tavers, and Le Bardon region have yielded remains of large mammals such as Rhinocerotidae and Proboscidea. These deposits have only been sporadically studied and temporally correlated with the upper Orléanian (biozone MN5, *c.* late Burdigalian-Langhian). However, a comprehensive study of these deposits, integrating geological and paleontological data, has yet to be conducted. Between 2022 and 2023, a data recovery campaign was launched in the field (structural context and taphonomy) and in the collections (paleontology). The geological series include the "Formation du calcaire de Beauce" (Oligocene-Aquitainian; Gigout 1974), the "Formation des sables et marnes de l'Orléanais" (FSMO) from the Middle Miocene (Orléanian, MN5, *c.* late Burdigalian-Langhian) as well as any surface formations (alluvium, colluvium and plateau silts) from the Quaternary. The understanding of the geometric arrangement of the Cenozoic formations highlights a tectonic division into blocks subsequent to the sedimentation. Two assemblages of fossil vertebrates are presented in this study: 1) the rare presence of Oligocene mammals *Ronzootherium romani* Kretzoi, 1940 and *Palaeogale minuta* (Gervais, 1848) (reworked in the FSMO); and 2) the assemblage of Orléanian (in situ in the FSMO) is composed of 66 taxa of vertebrates and 16 taxa of invertebrates typical of the MN5 biozone (Orléanian, *c.* late Burdigalian-Langhian). Some taxa are represented by well-preserved specimens, as evidenced by the skull of *Chelydropsis* aff. *sansaniensis* (Bergounioux, 1935) and the carapace of *Mauremys* aff. *pygolopha* (Peters, 1869), respectively, the skulls of the beaver *Steneofiber depereti* Mayet, 1908, and of the horse *Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825) (coll. BG). The occurrence of tropical euryhaline molluscs allows a better understanding of the stratigraphic position of the FSMO during the maximum of the Langhian transgression, corresponding to the Mid-Miocene Climatic Optimum. The faunas of

KEY WORDS
 Mid-Miocene Climatic
 Optimum,
 Mammalia,
 Reptilia,
 structural context,
 taphonomy.

Beaugency, Tavers, and Le Bardon comprise the most diverse large mammal faunas in Europe that seamlessly fit into the European landscape where a gradient of faunal similarity is observed from East to West, as shown by the Dice similarity index. Although rodents are sparsely represented in the localities of the Loire Valley, large mammals, particularly evidenced by the northernmost presence of the rhinocerotids *Hispanotherium matritense* (de Prado, 1864) and *Iberotherium rex-manueli* (Antunes & Ginsburg, 1983), exhibit a strong affinity with the Iberian region. Due to its regional geological conditions, exceptional fossiliferous diversity, quality of its fossils, and precise stratigraphic calibration, this coherent set of palaeontological sites deserves to be included in the French national list of geological heritage sites to be preserved.

ABRIDGED ENGLISH VERSION

The six palaeontological sites situated near the towns of Beaugency, Tavers, and Le Bardon (“Les Caves”, La Fouille”, “Les Pavés”, “La Gare”, “La Fosse”, “Le Bardon”) are located in the southwestern part of the Paris Basin, between the cities of Blois and Orléans (Fig. 1). These are ancient quarries that were irregularly exploited during major construction projects (the Orléans-Tours railway and the A10 highway) and small local works, e.g. as sand quarries. Many vertebrate fossils were unearthed during these excavation works (Mayet 1908). The first palaeontological studies reported a rich fauna of terrestrial mammals from the Middle Miocene (Orleanian in the European Land Mammal Ages [ELMA], biozone MN5, see Ginsburg 2000). Between 2022 and 2023, new geological observations and many palaeontological investigations were carried out. This allowed to synthesize geological and palaeontological data for the area of Beaugency, Tavers, and Le Bardon and to pinpoint the age of the fossiliferous localities.

The observed sedimentary succession is divided into three formations: the “Formation du calcaire de Beauce” (Oligocene-Aquitainian), the “Formation des sables et marnes de l’Orléanais” (FSMO, Orleanian, *c.* late Burdigalian-Langhian), and Quaternary superficial formations (Gigout 1974). The geometric organization of the outcrops highlights linear structure organisation and folded structures linked to the Cenozoic tectonics (Pyreneo-alpine orogenic phases). At a regional scale, Paleogene (Paleocene-Eocene) fluvial sands and siliceous palaeosols continental sediments cover a Cretaceous clayey basement (Hom & Moulin 2012). A lacustrine-to-swamp environment developed during the Oligocene to the Agenian (MN2, *c.* Aquitanian + basal Burdigalian) forming lacustrine limestones (Ginsburg & Hugueny 1980). At the same time, the plicative deformations were at the origin of the foldings: anticlines of the forest of Marchenoir and Ouzouer-le-Marché; syncline of de Villermain (Fig. 1). During the Burdigalian (MN3 to MN4), a major phase of pedogenetic alteration led to the formation of an irregular karstified surface of the lacustrine limestones. The Middle Miocene fluvial channel (FSMO, Orleanian, MN5) was controlled and bounded by the graben system linked to faults having a direction North-East/South-West (Fig. 1). No significant sedimentary deposit is identified between the end of the Orleanian and the Pleistocene. A series of superficial formations (*alluvium*, *colluvium*, and plateau silts) developed during the Quaternary.

The palaeontological and taphonomic data synthesis brings out two Cenozoic vertebrate assemblages. The assemblage 1 includes one specimen of the rhinoceros *Ronzotherium romani* Kretzoi, 1940 (Fig. 13) and one lost specimen of a carnivorous mammal previously attributed by Ginsburg (2000) to *Palaeogale minuta* (Gervais, 1848). These fossils have most likely been reworked into the basal conglomerate of the Orleanian (*c.* late Burdigalian-Langhian) fluvial sands of the FSMO. Indeed, *Ronzotherium* has only been found in the Oligocene (e.g. Tissier *et al.* 2021), which suggests that these two reworked taxa come from Oligocene fluvial deposits. This assemblage is a novelty in the Loiret. In the neighboring areas, *Ronzotherium* was reported from Anjou-Touraine (Gagnaison 2022) and from Essonne (Lozouet 2012).

The assemblage 2 consists of 84 taxa (see Figs 15-40), including the 50 taxa already identified in former palaeontological studies (Table 1) that have been found *in situ* in the Miocene fluvial deposits of the FSMO. Some taxa are represented by specimens exhibiting exceptional preservation in 3D, as evidenced by the skull and carapace of the turtles *Chelydropsis* aff. *sansaniensis* (Bergouinoux, 1935) (MNHN.F.TAV185) and *Mauremys* aff. *pygolopha* (Peters, 1869) (MHNT.993.2.1) respectively, the skull of the beaver *Steneofiber depereti* Mayet, 1908 (MHNT-993.6.1), and the skull of the horse *Anchitherium aurelianense* (coll. BG). We confirm here (Fig. 41) that the mammalian assemblage is typical for the MN5 biozone (Orleanian, *c.* late Burdigalian-Langhian, Steininger 1999). This time interval is of great importance when considering the global change in the Earth’s history, corresponding to the Middle Miocene Climatic Optimum (MMCO: 15.5 Ma; de Boer *et al.* 2010). Precise relative stratigraphic position between the MN5-type localities complex Pontlevoy-Thenay and Beaugency-Tavers has been already discussed (Ginsburg *et al.* 1987). Based on the hypothesis that Beaugency-Tavers sedimentary series belongs to the regressive cycle R3, these localities would have been older than Pontlevoy-Thenay, which belongs to the transgressive cycle C4 (Ginsburg *et al.* 1987). However, the presence of possible euryhaline molluscs in Beaugency, Tavers, and Le Bardon allows a better local stratigraphic position of the FSMO during the maximum of the Langhian transgression. This is in agreement with Gagnaison (2020) who places Beaugency, Tavers, and Saint-Pérvay-la-Colombe (Loiret) in the transgressive cycle III-T3.

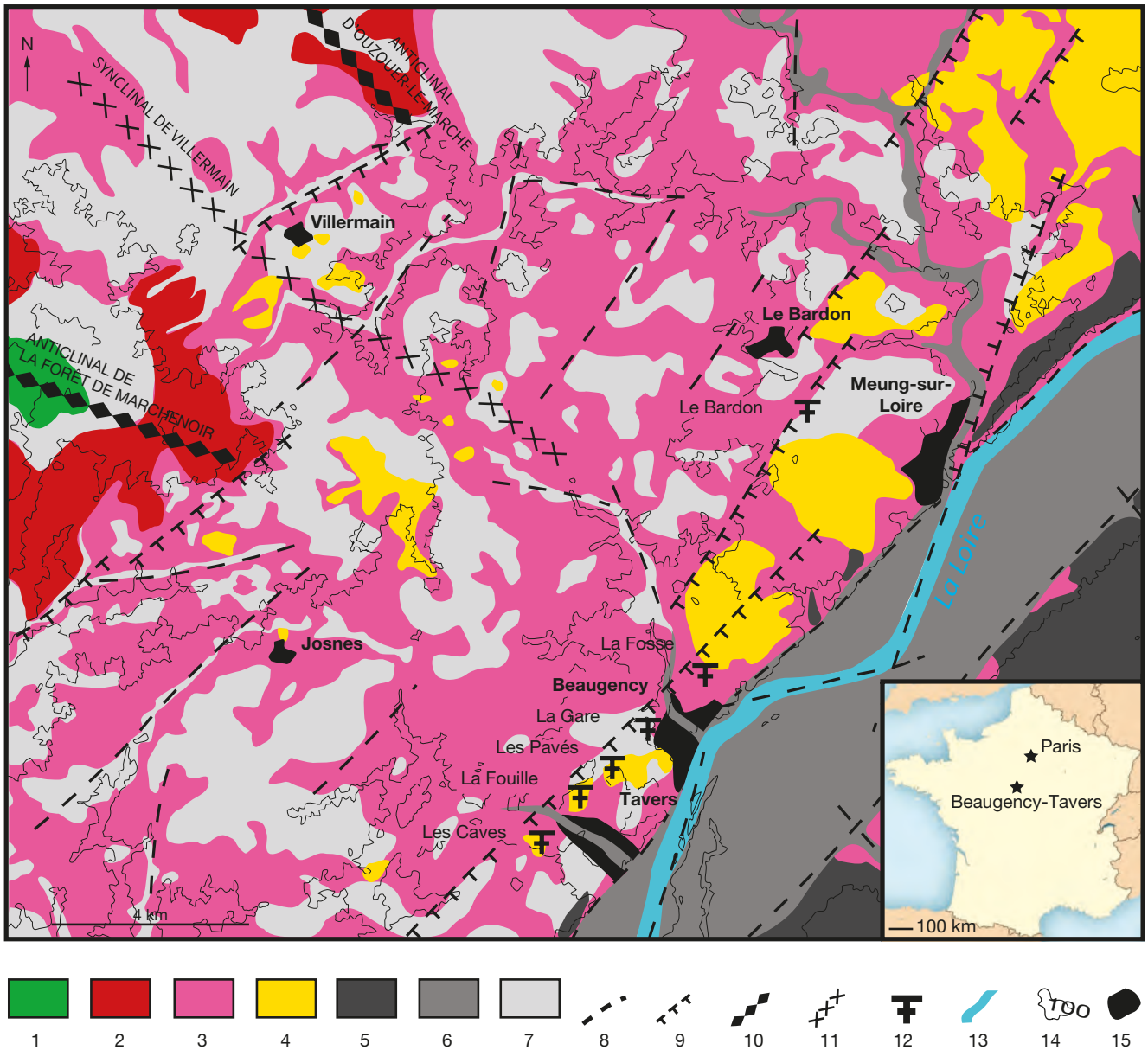


Fig. 1. — Carte géologique simplifiée de la zone entourant les sites paléontologiques situés entre Tavers, Beaugency et Le Bardon (Loiret, France), modifiée d'après Gigout (1974): 1, argiles à spongiaires du Sénonien; 2, sables, grès et argiles du Paléogène; 3, Formation du calcaire de Beauce (Oligocène-Agénien); 4, Formation des sables et marnes de l'Orléanais du Miocène Moyen; 5, alluvions anciennes de la Loire (Quaternaire); 6, alluvions récentes de la Loire (Quaternaire-Actuel); 7, Formations superficielles (limons des plateaux et colluvions) du Quaternaire-Actuel; 8, failles supposées ou recouvertes par les formations superficielles; 9, failles à composante normales supposées ou recouvertes par les Formations superficielles; 10, axes anticlinaux; 11, axe synclinal; 12, sites paléontologiques; 13, chenal actuel de la Loire; 14, courbe de niveau des 100 m d'altitude; 15, villes et villages principaux.

The faunas of the Beaugency, Tavers, and Le Bardon deposits are the most diverse large mammal faunas in Europe (Fig. 42). A gradient of faunal similarity is observed from East in Bosnia and Herzegovina (Gračanica: Göhlich & Mandić 2020) to West in the French Loire Valley (Beaugency, Tavers, and Le Bardon, Anjou-Touraine, and Pontlevoy-Thenay: Ginsburg 1990, 2001), with Germany (Sandelzhausen: Moser *et al.* 2009) and Switzerland (Vermes 1: Kälin & Kempf 2009) being closer to Bosnia and Herzegovina and Vieux Collonges (France; Mein 1958; Ivanov 2000) to the other French localities (Fig. 42). Interestingly, the fauna of the Spanish locality La Retama (Morales *et al.* 1993) is isolated at the European

scale. This endemism may represent a window-dressing, based on an intensive sampling of micromammals. Indeed, although rodents are sparsely represented in the localities of the Loire Valley, large mammals, particularly evidenced by the northernmost presence of the rhinocerotids *Hispanotherium matritense* and *Iberotherium rexmanueli* exhibit a strong affinity with the Iberian region.

Due to its regional geological conditions, exceptional fossiliferous diversity and quality of its fossils, supported by an accurate stratigraphic calibration, this coherent set of paleontological sites deserves to be included in the French national list of geological heritage sites to be preserved.

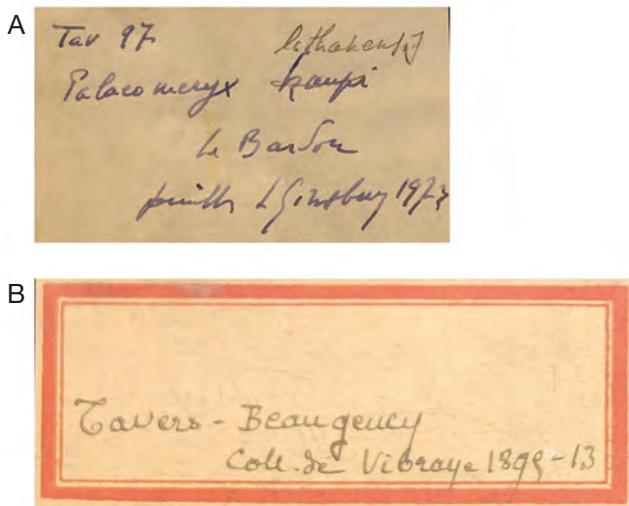


FIG. 2. — Étiquettes de collections anciennes: **A**, étiquette du spécimen MNHN.F.TAV97, écrite de la main de L. Ginsburg, sur laquelle il est inscrit: « Tav 97 – *Palaeomyx lathanensis* – Le Bardon – fouilles L. Ginsburg 1973 »; **B**, étiquette d'un spécimen de *Palaeomyx kaupii* Meyer, 1834 (MNHN.F.TAV163) de la collection de Vibraye (1895). Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

INTRODUCTION

Le Loiret est en grande partie constitué d'un plateau calcaire recouvert de buttes-témoins sableuses, éparées et dispersées des deux côtés de la vallée de la Loire (Debelmas 1974). De nombreuses sablières ont été ouvertes entre les villes de Meung-sur-Loire et de Tavers à la faveur de deux grandes phases de travaux: la voie ferrée Orléans-Tours (1844 à 1846) et le tronçon Orléans-Parçay-Meslay de l'autoroute A10 (1973 à 1974) (Gigout 1974). Des sites paléontologiques miocènes ont alors été découverts par les naturalistes et les scientifiques qui ont récolté de nombreux fossiles de vertébrés continentaux (ossements et dents) afin d'alimenter les collections des différents musées européens et les cabinets de curiosités (Lockhart 1854). Les six sites paléontologiques étudiés ici sont situés à proximité des communes de Tavers, de Beaugency et de Le Bardon (Fig. 1):

– À partir de 1844, trois sites paléontologiques ont été identifiés entre les communes de Tavers et de Beaugency: « Les Caves » ($47^{\circ}45'31''\text{N}$, $1^{\circ}35'41''\text{E}$), « La Fouille » ($47^{\circ}45'58''\text{N}$, $1^{\circ}36'16''\text{E}$) et « Les Pavés » ($47^{\circ}46'17''\text{N}$, $1^{\circ}36'50''\text{E}$; Fig. 1) (Mayet 1908). L'exploitation irrégulière de ces trois sablières a fait ressortir régulièrement des fossiles de vertébrés (Denizot 1927; Fig. 2). Deux fouilles paléontologiques ont été organisées en 1982-1983 sur le site « Les Pavés » par F. Maubert et L. Ginsburg pour le Muséum national d'Histoire naturelle, Paris sur les parcelles Sud (emplacement de l'ancienne sablière; Fig. 3); puis, par F. Chevrier pour le Muséum d'Orléans (MHNO 2011) sur les parcelles Nord. Depuis l'ouverture de ces sablières et jusqu'en 2022, des fouilles organisées par des amateurs ont été réalisées sur ces trois sites (Ginsburg 2000; Fig. 4). Actuellement, le matériel de ces sites est dispersé dans diverses collections publiques et privées, principalement en France, mais il existe également quelques spécimens non publiés et conservés dans des musées étrangers (Suisse, Allemagne, Espagne, États-Unis).

– En 1908, L. Mayet signale la présence du site de « La Gare » de Beaugency ($47^{\circ}46'41''\text{N}$, $1^{\circ}37'32''\text{E}$). Quelques spécimens de ce site sont conservés dans les collections du MNHN.

– En 1947 et 1961, à la suite du creusement d'une fosse à carburants (site paléontologique nommé « La Fosse »; $47^{\circ}47'28''\text{N}$, $1^{\circ}38'40''\text{E}$), des restes dentaires de *Steneofiber depereti* Mayet, 1908, *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837) et de *Dorcatherium guntianum* Meyer, 1847 ont été récoltés par M. Rivière et L. Ginsburg (Ginsburg 1974). Ce matériel est conservé dans les collections du MNHN mais n'a pas été vu pendant notre étude.

– En 1973, le site « Le Bardon » ($47^{\circ}49'53''\text{N}$, $1^{\circ}40'1''\text{E}$) a été découvert lors de la construction d'un bassin destiné à la réception des eaux de pluie à proximité de l'autoroute A10 (Quatrehomme 1973; Ginsburg 1974). Les fouilles paléontologiques ont été menées par L. Ginsburg et le matériel est conservé au MNHN et au MHNO (Fig. 2).

Actuellement, les zones fossilifères de ces six sites sont comblées. Toute visite sur l'un de ces sites pour le prélèvement de matériel géologique ou paléontologique doit obligatoirement être précédée par une autorisation écrite de son propriétaire. En complément, il faut aussi noter la présence de découvertes ponctuelles (dents isolées et fragmentaires de Proboscidea et de Rhinocerotidae) sans localisation précise sur les communes de Baule (Denizot 1927) et de Baccon (Quatrehomme 1973). Il en résulte des données paléontologiques et géologiques dispersées tant dans la bibliographie que dans les différentes collections. Les premières études paléontologiques ont montré que ces six sites paléontologiques ont un âge identique: Orléanien supérieur (MN5, c. Burdigalien terminal-Langhien; Ginsburg 1990). En revanche, aucune synthèse intégrant les contextes sédimentologique, biostratigraphique, taphonomique et structural, n'avait été réalisée. Notre étude, qui démarre en 2022, a déjà permis de collecter des informations sédimentologiques, taphonomiques, biostratigraphiques et structurales de cet ensemble cohérent de sites paléontologiques. La qualité de conservation et la diversité de la faune font des sites de Beaugency, Tavers et Le Bardon des gisements exceptionnels à l'échelle européenne, dont il faut assurer la préservation à long terme.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

De rares levés de coupes géologiques ont été effectués lors des anciennes fouilles paléontologiques sur les sites « Le Bardon » et « Les Pavés » (Figs 5; 6). Les échantillons géologiques prélevés sur ces coupes ont aujourd'hui disparu. En 2023, un nouvel échantillonnage de sédiments a été effectué, après autorisation, sur les affleurements encore accessibles sur les sites « Les Pavés » et « La Fouille ». Un total de 40 kg de sédiments a été prélevé, avec notamment des sables et du conglomérat de la FSMO, ainsi que sept échantillons de calcaire de la Formation du calcaire de Beauce. Concernant le matériel paléontologique ancien, une visite des principales collections paléontologiques publiques et privées (Annexe 1), a été effectuée de 2022 à 2023. Plus

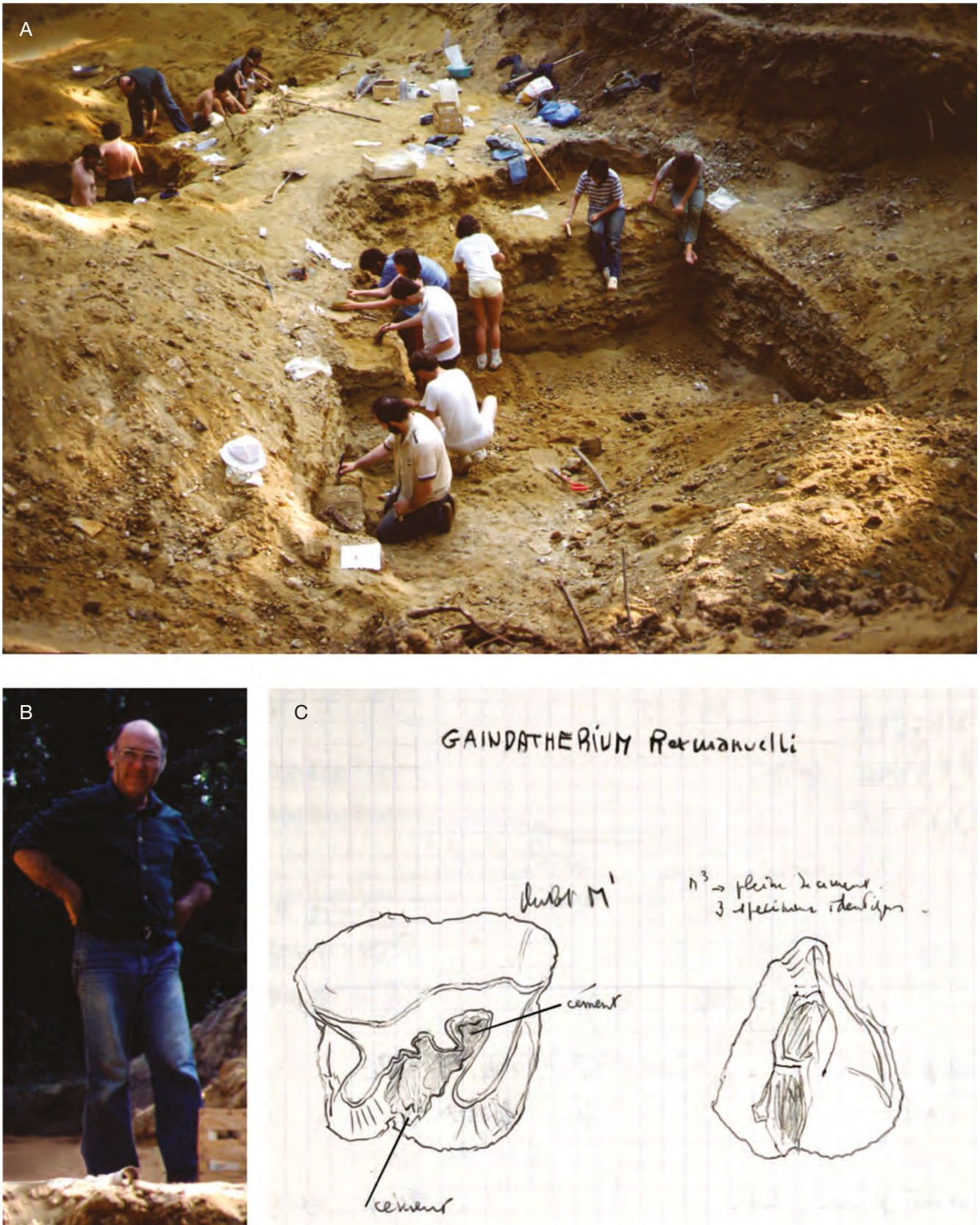


FIG. 3. — Les fouilles paléontologiques sur le site «Les Pavés» (Loiret, France) organisées par le MNHN (1982-1983): **A**, vue générale; **B**, L. Ginsburg (paléontologue au MNHN de 1959 à 2001) supervisant cette campagne de fouilles; **C**, extrait du carnet de travail de L. Ginsburg illustrant deux molaires supérieures de Rhinocerotidae provenant du site «Les Pavés» (Ginsburg 1983). Auteur des photographies: F. Maubert.



FIG. 4. — François Quatrehomme fouillant sur le site paléontologique «Les Pavés» (Loiret, France) en 1995. L'ensemble de sa collection paléontologique est conservé au Centre Culturel La Monnaye à Meung-sur-Loire (Loiret, France). Auteur de la photographie : S. Xerri.

de 3500 spécimens ont été examinés. Malheureusement, plusieurs spécimens des collections anciennes pourtant signalés dans la bibliographie n'ont pas été retrouvés. Parmi le matériel conservé dans les collections privées, 22 spécimens ont été moulés (en résine ou en plâtre) et déposés dans les collections paléontologiques d'UniLaSalle (Beauvais dans l'Oise) et du Musée du Savignéen (Savigné-sur-Lathan en Indre-et-Loire) (Annexe 1). Treize de ces spécimens ont été virtuellement reconstruits par photogrammétrie et bientôt mis à disposition de tous via le journal *MorphoMuseum*. Il est aussi prévu de mouler les spécimens de reptiles des collections privées présentés dans notre étude. Leurs tirages seront déposés dans les collections paléontologiques d'UniLaSalle Beauvais. Notre révision a été effectuée par D. Thivaiou (Mollusca), À. Ossó (Malacostraca), G. Georgalis (Amphibia, Squamata), A. Lemierre (Amphibia), F. de Laparent de Broin (Testudines, Crocodylia), A. de Perthuis (Sauropsida accipitriformes, Proboscidea), J. Tissier (Rhincerotidae), C. Gagnaison (Actinopterygii, Eulipotyphla, Lagomorpha, Hyaenodonta, Carnivora), B. Mennecart (Rodentia, Tragulidae, Palaeomerycidae, Bovoidea, Cervi-

dae). Plusieurs fossiles de Suidae ont été identifiés par M. Pickford du laboratoire CR2P (CNRS-MNHN-Sorbonne Université). Les mesures des spécimens sont fournies dans l'Annexe 5. Le cadre biostratigraphique de notre révision se réfère à Hilgen *et al.* (2012). Nous utilisons les mégazones européennes de mammifères terrestres (Agénien et Orléanien) et les biozones MN (*Mammal Neogene zones*) définies par Mein (1975). Afin de comparer la proximité des faunes à l'échelle de l'Europe une analyse hiérarchique basée sur l'indice de similarité Dice des localités des faluns de l'Anjou-Touraine (France), Gračanica (Bosnie-Herzégovine), Pontlevoy-Thenay (Loir-et-Cher, France), La Retama (Espagne), Sandelzhausen (Allemagne), Vermes 1 (Suisse) et Vieux Collonges (Lyonnais, France) a été réalisée (les données taxonomiques peuvent être trouvées dans l'Annexe 4). Cette analyse permet de comparer sur la base de présence (1) et absence (0) de taxon la similarité entre deux localités (Hammer *et al.* 2001) : Indice de similarité Dice = $2 \times (\text{nombre de taxons communs dans les localités A \& B}) / (\text{nombre de taxons dans les localités A} + \text{nombre de taxons dans les localités B})$. Cette analyse a été réalisée grâce au logiciel PAST (Hammer *et al.* 2001). Les observations faciologiques de détails ont nécessité plusieurs analyses réalisées au sein de la plateforme Géosciences d'ULB, cinq lames minces ont été fabriquées et analysées (ULB-LM-TAV-1, TAV-2, TAV-3, TAV-4, TAV-5) avec un microscope optique Leica DM4500-P associé à une caméra Leica DFC450C au grossissement $\times 5$. Toutes les images ont été acquises et traitées avec le logiciel Leica Application Suite (LAS) v4.11.0. Les résultats des analyses pour chacune des lames sont résumés en Annexe 2. Afin d'étudier la nature et la morphoscopie des grains des roches sédimentaires meubles, deux lavages d'échantillons de 1 kg (Tavers 1 et Tavers 2) ont été réalisés par voie humide avec l'aide d'une colonne de tamis $D = 4 \text{ mm}$, $D = 1 \text{ mm}$, $D = 200 \mu\text{m}$ et $D = 50 \mu\text{m}$ (Annexe 3). Les refus ont ensuite été séchés à l'étuve à 30°C pendant 24 heures. Une fois complètement séchés, les échantillons ont été observés et photographiés à l'aide d'une loupe binoculaire de marque Motic SMZ-171 et d'une caméra AxioCam 105 color pilotée par le logiciel Zeiss. Afin d'identifier et semi-quantifier les phases minéralogiques principales et argileuses des deux échantillons de faciès argileux, ceux-ci ont été analysés par diffraction des rayons X (DRX) sur poudre de roche totale et sur la fraction inférieure à $2 \mu\text{m}$, à la plateforme Géosciences d'ULB. Les deux échantillons, préalablement séchés à 30°C , ont été broyés à l'aide d'un mortier et d'un pilon en agate. Les analyses minéralogiques de la poudre de roche totale et de la fraction inférieure à $2 \mu\text{m}$ ont été réalisées sur le diffractomètre de type XD8 Advance «BRUKER» AXS, équipé d'un tube de rayons X au cuivre et d'un filtre nickel, muni d'un détecteur Lynxeye. Les mesures ont été effectuées dans les conditions expérimentales 40 kV et 40 mA pour l'excitation du tube, avec une fente primaire de $2,5^\circ$ et une fente de divergence de 0,6 mm. Une préparation de poudre de roche totale est analysée. En revanche, trois préparations sont réalisées sur les lames orientées, qui concentrent

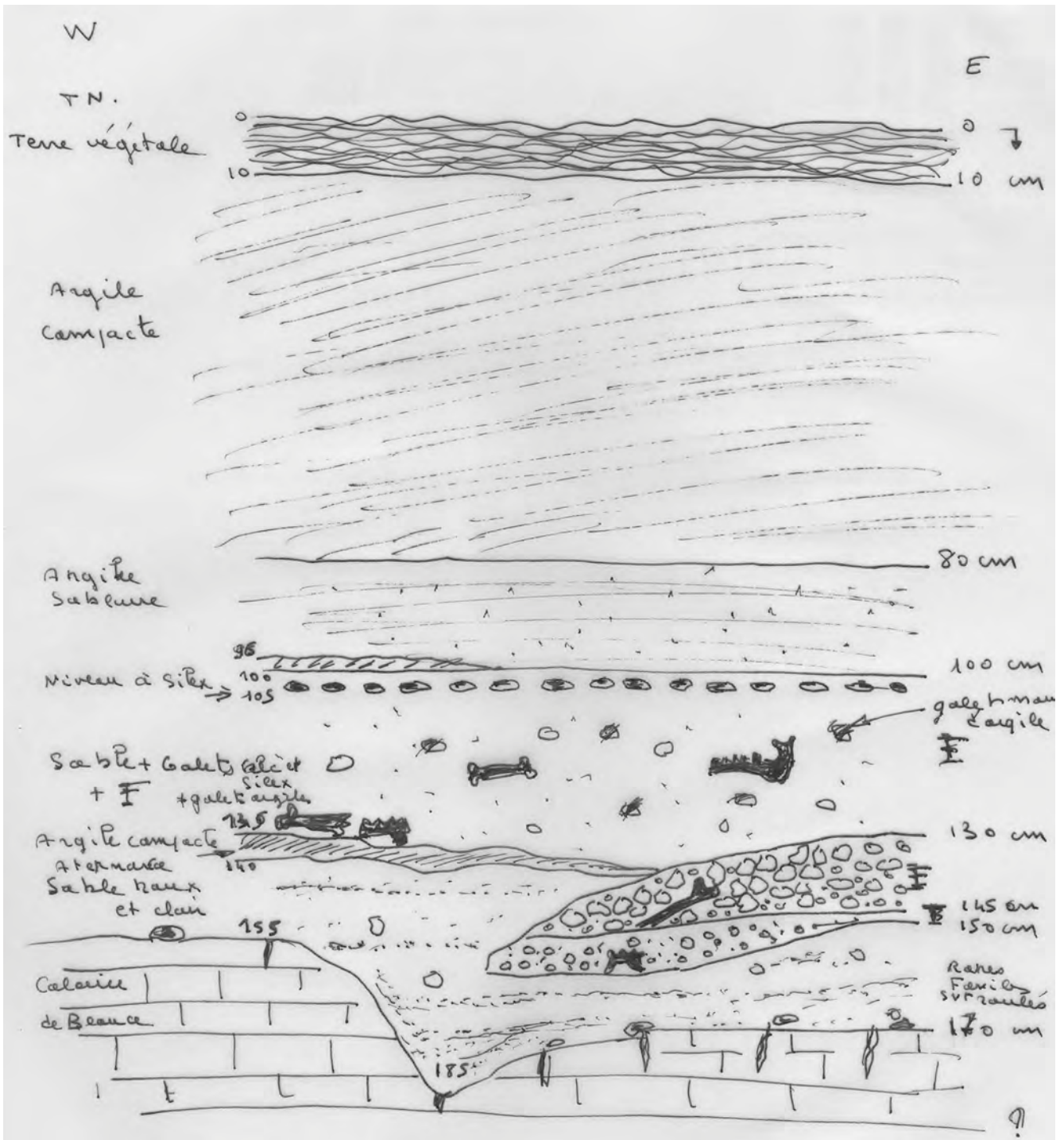


Fig. 5. — Coupe géologique levée par François Maubert pendant les fouilles paléontologiques effectuées sur le site « Les Pavés » (Loiret, France) en 1982-1983.

la fraction inférieure à $2\ \mu\text{m}$, en suivant la procédure de Moore & Reynolds (1997) : une préparation séchée à l'air libre, une préparation après solvatation à l'éthylène glycol et une préparation chauffée à 550°C pendant 2 heures. Pour une mesure sur poudre de roche totale, l'échantillon est balayé sur la gamme 3 à $70^\circ 2\theta$, avec un pas de $0,015^\circ 2\theta$ et un temps de comptage de 0,5 seconde par pas. Pour une fraction inférieure à $2\ \mu\text{m}$, l'échantillon est balayé sur la

gamme 3 à $35^\circ 2\theta$. La vitesse de balayage est de $0,01^\circ 2\theta$ par seconde avec un temps de comptage de 0,5 seconde par pas. Les phases minéralogiques ont été identifiées d'après la position de leurs principaux pics de diffraction sur les diffractogrammes et les semi-quantifications sont produites en tenant compte des intensités pics sur le logiciel DiffraEva, en utilisant la base de données de la *Crystallography Open Database* (Moore & Reynolds 1997).

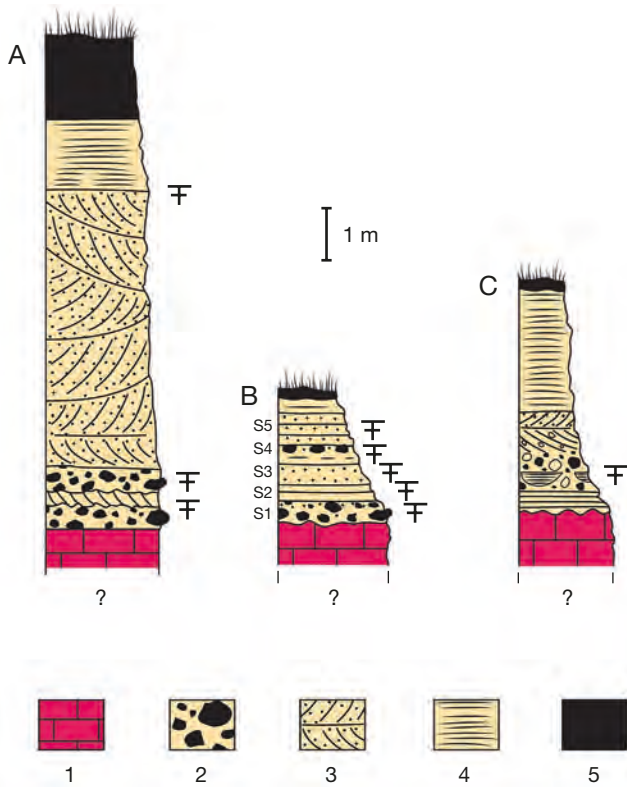


FIG. 6. — Colonnes lithostratigraphiques du site « Les Pavés » (A, parcelles Nord; B, parcelles Sud) et du Bardon (C) (Loiret, France), d'après les données des fouilles paléontologiques de 1974 (C), 1982-1983 (B) et de 1995 (A). Sur les parcelles Sud du site « Les Pavés », les sables fluviatiles à strates obliques et les argiles de l'Orléanien ont été extraits lorsque cette ancienne sablière était en activité. 1, Oligocène-Agénien, Formation du calcaire de Beauce; 2-4, Formation des marnes et des sables de l'Orléanais (Orléanien): 2, passées conglomératiques; 3, sables fluviatiles à lamines obliques; 4, argiles et marnes lacustres; 5, Quaternaire-actuel, Formations superficielles (limons des plateaux et terre végétale); S1-S5, découpage stratigraphique détaillé au sein de la FSMO; F, niveaux fossilifères.

ABRÉVIATIONS

- A Arrondi des grains (Krumbein & Sloss 1963);
- D diamètre des grains ou des mailles des tamis;
- FAD *First Appearance Datum*;
- S sphéricité des grains (Krumbein & Sloss 1963);
- LAD *Last Appearance Datum*;
- LPA observation microscopique en lumière polarisée analysée;
- LPNA observation microscopique en lumière polarisée non analysée;
- BSMNOF bassin sédimentaire miocène du Nord-Ouest de la France;
- FSMO Formation des sables et marnes de l'Orléanais.

Abréviations dentaires

- I/i incisive (supérieure/inférieure);
- C/c canine (supérieure/inférieure);
- P/p prémolaire (supérieure/inférieure);
- M/m molaire (supérieure/inférieure);
- D/d dent déciduale (supérieure/inférieure);
- x position dentaire indéterminée;

- d. droite;
- g. gauche.

Abréviations institutionnelles

- CNRS Centre national de la Recherche scientifique;
- coll. BG collection privée B. Guevel (Azay-le-Rideau, France);
- coll. DL collection privée D. Langevin (Briosses-les-Sables, France);
- coll. FM collection privée F. Maubert (Tours, France);
- CR2P Centre de Recherche en Paléontologie-Paris;
- MHNO Muséum d'Histoire naturelle d'Orléans, Orléans; autre appellation: Muséum d'Orléans pour la Biodiversité et l'Environnement;
- MHNT Muséum d'Histoire naturelle de Tours, Tours;
- MMSL Musée La Monnaie, Meung-sur-Loire;
- MNHN Muséum national d'Histoire naturelle, Paris;
- MNHN.F Collections de paléontologie du MNHN;
- MdS Musée du Savignéen à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire, France);
- ULB Institut polytechnique UniLaSalle, Beauvais.

CONTEXTE STRUCTURAL

Les affleurements naturels sont inexistant dans la zone d'étude. Actuellement, seule l'ancienne carrière du site « La Fouille » donne accès à un affleurement de la Formation du calcaire de Beauce. Des travaux de construction de bâtiments à Beaugency ont aussi fait ressortir localement quelques affleurements temporaires. Entre 1970 et 1974, le levé de la carte géologique au 1/50 000^e de Beaugency a été effectué à la faveur des grands travaux de terrassement (Gigout 1974). Ces levés ne prennent pas en compte les structures tectoniques (failles, plis et pendages structuraux). Afin de mieux comprendre la mise en place des corps sédimentaires miocènes, un travail géomorphologique a été réalisé dans le but de faire apparaître les structures tectoniques cachées (Fig. 1). Il en ressort un faisceau de linéaments Nord-Est/Sud-Ouest qui apparaît scellé par les formations superficielles du Quaternaire-Actuel. Cette direction Nord-Est/Sud-Ouest coïncide avec les afflux sédimentaires principaux de l'Orléanien supérieur (≈ Burdigalien terminal-Langhien) globalement dirigés vers le Sud-Ouest. Elle a ainsi probablement servi de gouttière structurale aux dépôts.

Au Nord-Ouest de la zone d'étude, trois grandes structures plicatives sont visibles en géomorphologie. Révélées par Mégnien *et al.* (1980) leur allongement est de direction sud-armoricaine (Nord-Ouest/Sud-Est) (Fig. 1). Il s'agit :

- de l'anticlinal de la forêt de Marchenoir (au Nord du village de Josnes) dont le cœur, composé de la Formation des argiles kaoliniques à spongiaires du Sénonien (Lecoindre 1947), est entouré par les sables et grès continentaux du Paléogène.

- de l'anticlinal d'Ouzouer-le-Marché montrant le développement des sédiments terrigènes (sables et grès) du Paléogène.

FIG. 7. — Faciès continentaux de l'Orléanien supérieur du site « Les Pavés » (Loiret, France) observés pendant les fouilles paléontologiques de 1982-1983 dans les parcelles Sud : A, contact entre la Formation du calcaire de Beauce (Ca) de l'Oligocène-Agénien et la FSMO (Sf, sable fin de base à strates obliques; A, passée argileuse; Sg, sable grossier; As, argile sableuse) dans la partie ouest de la zone de fouilles; B, contact entre la Formation du calcaire de Beauce (Ca) de l'Oligocène-Agénien et la FSMO (Sf, sable fin de base à lamines obliques; Sgc, sable grossier conglomératique; Sgs, sable grossier à silex noirs) dans la partie est de la zone de fouilles; C, détail du conglomérat de base de l'Orléanien supérieur; D, détail d'un paléosol implanté sur une barre sableuse fluviatile de l'Orléanien



supérieur; **E**, reste osseux (hémimandibule g. de Rhinocerotidae) dans les sables grossiers à silex noirs; **F**, vertèbres dorsales de Rhinocerotidae en connexion anatomique à la base du conglomérat orléanien. Échelles: 30 cm. Auteur des photographies: F. Maubert.

– entre ces deux anticlinaux, le synclinal de Villermain qui s'étend jusqu'au Nord-Est de la ville de Beaugency. Quelques témoins de faibles puissances (1 à 5 m) de la Formation des sables et des marnes de l'Orléanais suivent la direction axiale de cette grande structure tectonique.

Les sites paléontologiques étudiés sont implantés selon le réseau fluvial principal de la FSMO (entre les villes de Tavers, Beaugency, Le Bardon, Meung-sur-Loire) canalisé dans un graben compartimenté et orienté Nord-Ouest/Sud-Est (Fig. 1 ; Barrier & Goddÿn 1998). Un réseau fluvial secondaire et perpendiculaire existe dans le val du synclinal de Villermain. La connexion entre ces deux réseaux devait se faire au Nord de la ville de Beaugency.

LES DIFFÉRENTES FORMATIONS SÉDIMENTAIRES

Le Miocène situé entre les villes de Tavers et de Meung-sur-Loire suit une logique stratigraphique homogène. La Formation des sables et marnes de l'Orléanais (FSMO ; Gigout 1974) de l'Orléanien supérieur (*c.* Burdigalien terminal-Langhien) repose sur la Formation du calcaire de Beauce de l'Oligocène-Agénien (Yvard 1976). Les formations superficielles récentes (Quaternaire-Actuel) recouvrent en discordance ces deux formations cénozoïques (Fig. 1).

LA FORMATION DU CALCAIRE DE BEAUCE (OLIGOCÈNE-AGÉNIEN)

Elle est constituée de calcaires plus ou moins marneux pouvant atteindre jusqu'à 80 m de puissance à l'est de la ville de Meung-sur-Loire (Gigout 1974). Sur les sites paléontologiques étudiés, seul le toit a été sondé et étudié lors des différentes fouilles (Figs 6 ; 7). Il s'agit d'un calcaire massif, blanc à gris-clair. Il contient de nombreux intraclastes (brèche intraformationnelle), ainsi que quelques fossiles (concrétions stromatolithiques, oogones de charophytes et gastéropodes terrestres). Cette Formation a été datée de l'Éocène à l'Agénien à partir de données paléontologiques (Ginsburg & Huguency 1980). L'analyse microfaciologique des échantillons ULB-LM-TAV-1, TAV-2 et TAV-3, qui proviennent du sommet de la Formation du calcaire de Beauce (Fig. 8 ; Annexe 2), indique une tendance très marquée au développement de paléosols avec une évolution d'un milieu vadose vers une zone phréatique. L'analyse des lames minces ne montre aucun élément biologique clairement lacustre, orientant ainsi l'interprétation vers des niveaux plus pédogénétiques que purement palustres (Freytet & Plaziat 1982). Ainsi, ULB-LM-TAV-2 (Fig. 8B ; Annexe 2) présente des structures alvéolaires et même « septal-alvéolaires » au

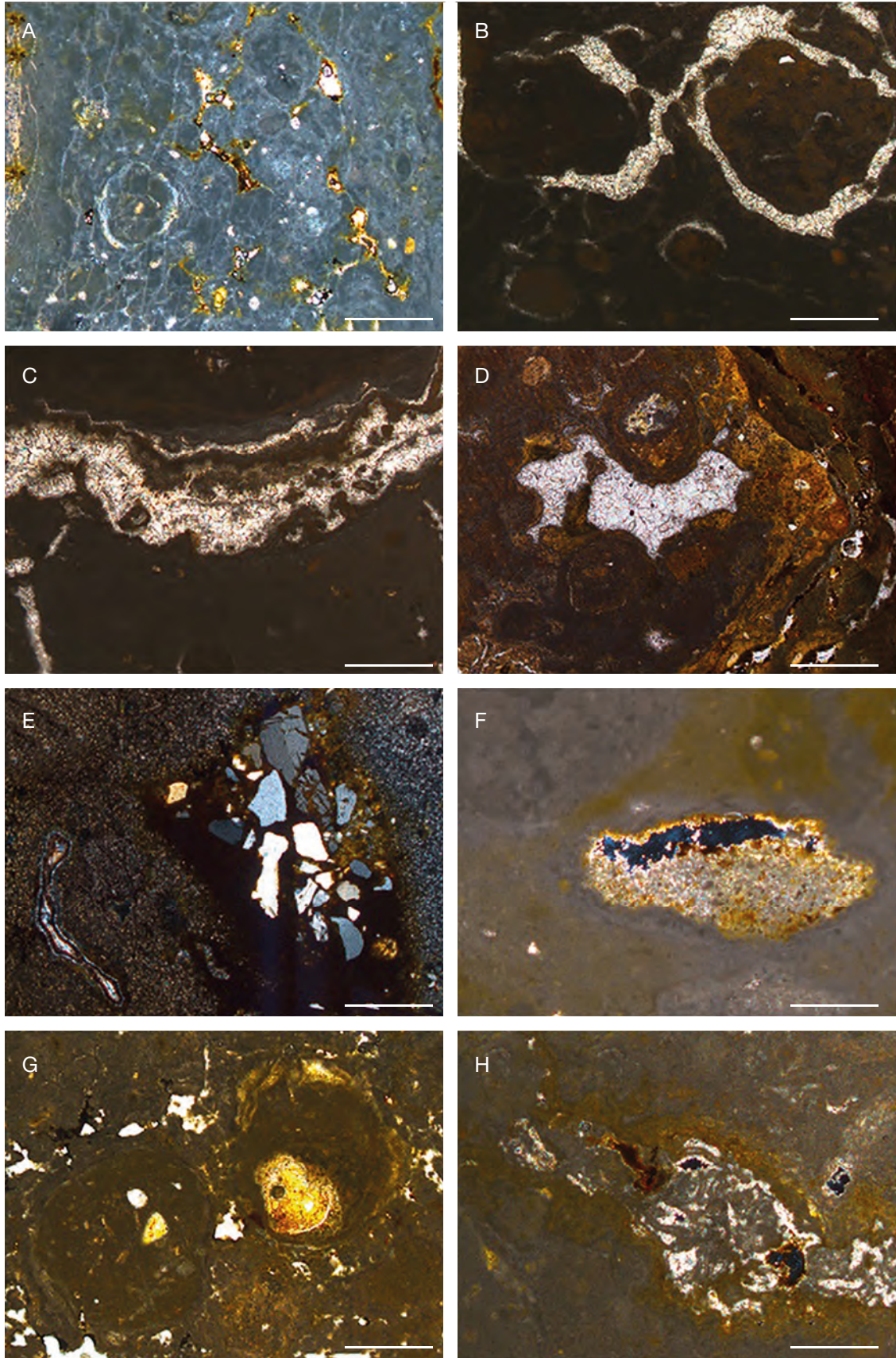
sens de Wright (1986) et classiquement associées à la coalescence de rhizolithes millimétriques (Esteban & Klappa 1983). À cela s'ajoutent des figures de dessiccation circumgranulaires (Fig. 8B ; Annexe 2), typiques de fabriques de calcrètes de type alpha (Wright 1990). Les cristallisations se manifestent sous la forme de cimentations micritiques rythmiques et pendulaires, bordant de manière asymétrique la porosité. Malgré l'absence de structures biologiques préservées, une influence bactérienne est fortement probable. Par ailleurs, des pisolithes vadoses, parfois riches en phosphates sont clairement exprimés dans l'échantillon ULB-LM-TAV-3 (Fig. 8D ; Annexe 2). De même, de la calcite en « dents de chien » est présente dans l'échantillon ULB-LM-TAV-2, généralement associée à une cristallisation attribuée au domaine météorique continental. Tous ces éléments sont symptomatiques d'un développement d'un ou plusieurs niveaux de paléosols dans la zone vadose (Alonso-Zarza 2003 ; Bain & Foos 1993 ; Esteban & Klappa 1983). Enfin, ces trois échantillons sont systématiquement riches en oxydes de fer à l'état ferrique (Fe³⁺), indiquant des conditions oxydantes du milieu de dépôt. La dernière phase de cimentation de calcite isopaque en « dent de chien » montre une incorporation de fer dans les cristaux. Elle est à mettre en relation avec une influence croissante du domaine phréatique par rapport au domaine vadose (McIlreath & Morrow 1982) comme cela est d'ailleurs le cas pour les deux autres échantillons (ULB-LM-TAV-1, TAV-3) pour lesquels de fins niveaux de calcites isopaques plus tardives y ont été observés.

Globalement, le paléoenvironnement de dépôt de la Formation du calcaire de Beauce est interprété comme un domaine lacustre à palustre étendu (Yvard 1976). Notre étude montre toutefois que le toit de cette formation a évolué vers un paléosol à circulations vadoses et phréatiques, soumis à une meulièrement tardive du Miocène Supérieur au Plio-Quaternaire (Wyns 2024).

LE CONTACT ENTRE LA FORMATION DU CALCAIRE DE BEAUCE (OLIGOCÈNE-AGÉNIEN) ET LA FORMATION CONTINENTALE DES SABLES ET MARNES DE L'ORLÉANAIS (*c.* BURDIGALIEN TERMINAL-LANGHIEN)

Le contact avec la Formation des sables et calcaires de l'Orléanais est irrégulier (Gigout 1974). Le paléosol calcaire du toit de la Formation du calcaire de Beauce présente des fentes de karstification de quelques centimètres de profondeur ainsi que des exokarsts plus marqués correspondant à d'anciennes dolines comblées par les sables de la FSMO (Fig. 5). Cette surface de contact est couverte de traces de racines de couleurs grises à orangées indiquant une période de poursuite d'un sol pendant l'Orléanien inférieur à moyen (MN3-4, *c.* Burdigalien).

Fig. 8. — Microfaciès des sites « La Fouille » (ULB-LM-TAV-1, TAV-2 et TAV-3, Formation du calcaire de Beauce) et « Les Pavés » (ULB-LM-TAV-4, TAV-5, FSMO) (Loiret, France) : **A**, mudstone azoïque à nodulisation intense et texture glaebulaire (LPNA, ULB-LM-TAV-1) ; **B**, mudstone azoïque à trace de cracks circumgranulaires et cristallisations de microsparite et sparite (LPNA, ULB-LM-TAV-2) ; **C**, ciments micritiques laminés pendulaires vadoses à affinité bactérienne (LPNA, ULB-LM-TAV-2) ; **D**, ensemble micritique monotone (mudstone) à tendance microglaebulaire hétérogène à pisolithes vadoses oxydés et riches en phosphates (LPNA, ULB-LM-TAV-3) ; **E**, mudstone avec silicification pénétrative de la matrice et cristallisations de calcédoine accompagnées d'extraclastes silicoclastiques (quartz et



feldspaths) (LPNA, ULB-LM-TAV 4, niveau S1); **F**, calcaire automicritique nodulaire avec porosité fenestrae et silts vadoses (LPNA, ULB-LM-TAV-5, niveau S4); **G**, pi-solithes vadoses millimétriques renfermant des fragments phosphatés dans un ensemble de mudstone automicritique (LPNA, ULB-LM-TAV-5, niveau S4); **H**, structure alvéolaire locale dans un ensemble de mudstone automicritique (LPNA, ULB-LM-TAV-5, niveau S4). Échelles: 500 µm. Auteur des photographies: R. Toullec.

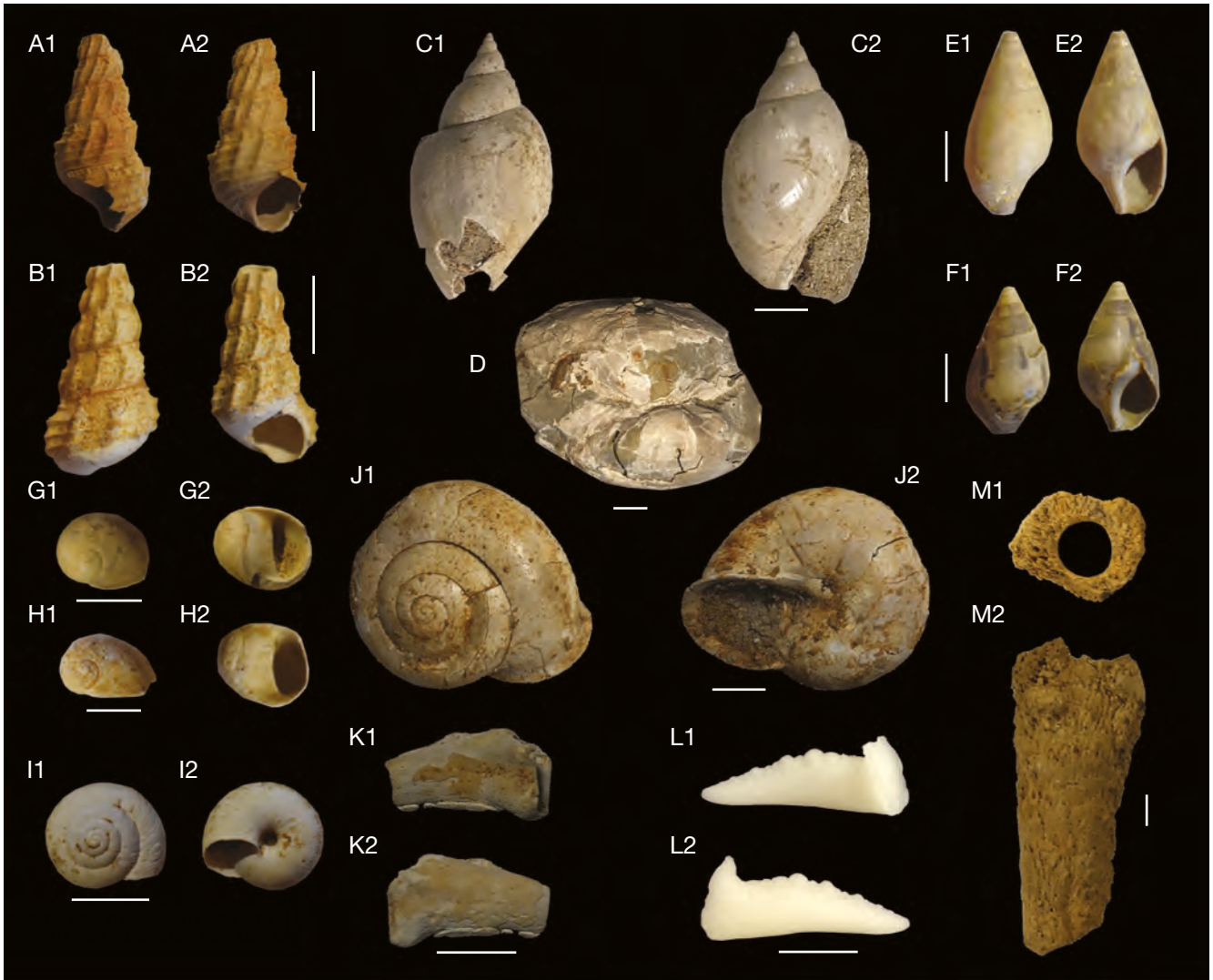


FIG. 9. — Mollusca et Arthropoda de la base de la FSMO du site « Les Pavés » (Loiret, France) : **A1, A2**, *Tinnyea* sp. (MMSL-00.002.591/1/5) ; **B1, B2**, *Tinnyea aquitana* (Noulet, 1846) (MMSL-00.002.591/1/15) ; **C1, C2**, *Lymnaea* sp. (MHNO.PAZ.2011.0.198) ; **D**, valves en connexion d'*Unio* sp. (MHNT.993.4.2) ; **E1, E2**, *Melanopsis* sp. (MMSL-00.002.591/1/9) ; **F1, F2**, *Melanopsis glandicula* Sandberger, 1872 (MMSL-00.002.591/1/3) ; **G1, G2**, *Theodoxus* sp. 1 (MMSL-00.002.591/1/10) ; **H1, H2**, Neritidae indet. (MMSL-00.002.591/1/49) ; **I1, I2**, *Megalotachea* sp. 1 (MMSL-00.002.591/1/13) ; **J1, J2**, *Megalotachea turonensis* (Deshayes, 1832) (MHNO.PAZ.2011.2.132) ; **K1, K2**, dactyle de *Potamon* sp. (MMSL-00.002.0218/53) ; **L1, L2**, pollex (moulage) de *Potamon* sp. (ULB-TAV-5) ; **M1, M2**, tube de protection de larve de Phryganeidae indet. (ULB-TAV-22). Échelles : A-D, G, I-M, 5 mm ; E, F, H, 2,5 mm. Auteur des photographies : Adrien de Perthuis.

LA FORMATION DES SABLES ET MARNES DE L'ORLÉANAIS (FSMO) DE L'ORLÉANIEN SUPÉRIEUR (C. BURDIGALIEN TERMINAL-LANGHIEN)

Cette formation continentale présente trois subdivisions du bas vers le haut : le conglomérat de base, les sables fins à lamines obliques et les argiles supérieures.

Le conglomérat de base

La base conglomératique de la FSMO est présente sur l'ensemble des sites paléontologiques (Gigout 1974). Sa puissance varie de 0,5 m sur le site « Les Caves » à plus de 1,8 m pour le site « Les Pavés » (Figs 6 ; 7). Cet ensemble conglomératique regroupe plusieurs corps sédimentaires à éléments grossiers, sableux et argileux pouvant passer latéralement de l'un à l'autre. Les levés géologiques les plus détaillés de cet ensemble conglomératique ont été effectués

lors des fouilles de 1982 sur les parcelles Sud du site « Les Pavés » (Fig. 6B). Il en ressort cinq strates bien distinctes (S1 à S5 ; Fig. 6B). La strate S1 est composée d'un niveau sableux fin (D = 0,5 mm ; A = 0,5 ; S = 0,5) de couleur rouille (puissance = 0,5 m) avec de très nombreux graviers de calcaire et de silex ainsi que des fragments d'os roulés, des fossiles remaniés (des brachiopodes et des fragments de crinoïdes crétacés ; de rares dents de mammifères oligocènes et quelques rares fragments de bois silicifiés éocènes). La strate S2 est composée d'argile verte compacte avec des taches de couleur rouille sur une épaisseur de 0,1 m à 0,2 m. Elle contient des galets de calcaire blanc et des silex noirs plats et vacuolaires, provenant de l'altération de la Formation du calcaire de Beauce. L'analyse microfaciologique de ces silex (échantillon ULB-LM-TAV-4 ; Fig. 7E ; Annexe 2) montre un ensemble micritique silicifié de manière pervasive avec

notamment des vacuoles remplies de cristaux de calcédoine résultant de précipitations successives. Parfois, ces vacuoles pluri-millimétriques sont remplies de sables fins-moyens anguleux, généralement feldspathiques, peu évolués. Ces sables sont intensément corrodés avec notamment des micro-dissolutions remplies d'oxydes de fer, probablement héritées d'une activité racinaire active *in situ* et post-dépôt. Ce niveau argileux contient de très nombreuses coquilles de mollusques d'eau douce dont des *Unio* Philipsson, 1788 en position de vie, des ossements de grands Mammalia (Rhinocerotidae et Proboscidea) ainsi que des tubes calcaires de larves de phryganes (Fig. 9M). La strate S2 disparaît latéralement (Fig. 5). La strate S3 correspond à un corps sableux à lamines obliques de pendage Sud-Ouest ou Sud-Est (Fig. 7). Sa puissance ne dépasse pas les 0,2 m. Ce sable est propre et possède une granulométrie homogène ($D = 2$ mm). Il est de couleur rouille avec parfois des traces de matière organique. Sa surface supérieure est occupée par un paléosol (Fig. 7D). Des fragments d'os et de dents roulés ou à cassures fraîches ont été trouvés à la base de S3. La strate S4 est formée de sables grossiers ($D = 2$ mm ; $A = 0,3$; $S = 0,3$) plus ou moins argileux (Annexe 3). Sa puissance est d'environ 0,3 m. Ils remanient des silex à cortex noirs, vacuolaires et scoriacés. Leur analyse microfaciologique indique (échantillon ULB-LM-TAV-5 ; Fig. 8F-H ; Annexe 2) un développement pédogénétique documenté par la présence de structures alvéolaires classiquement associées à la coalescence de rhizolithes millimétriques (Esteban & Klappa 1983 ; Wright 1986 ; Bain & Foos 1993 ; Alonso-Zarza 2003) ainsi que le développement des structures pisolithiques, piégeant parfois des fragments phosphatés (échantillon ULB-LM-TAV-5 ; Fig. 8G ; Annexe 2) souvent riches en oxydes de fer (goethite probable), et associées à une porosité fenestrée remplie partiellement par du sédiment interne. Ces structures attestent d'un paléoenvironnement diagénétique de type « continental vadose ». Par ailleurs, les rhizoconcrétions sont peu présentes, ce qui suggère le développement de petites plantes avec la probable prépondérance d'une activité bactérienne, typique d'un calcaire automicritique nodulaire (échantillon ULB-LM-TAV-5 ; Fig. 8G ; Annexe 2). La strate S4 contient également de nombreux petits silex noirs brillants anguleux et des galets pluricentimétriques de calcaire lacustre de la Formation de Beauce, altérés en surface et présentant des traces d'oxyde de manganèse. Ces éléments grossiers (galets et gravillons) sont noyés dans une matrice argileuse de couleur ocre. La strate S5 est un mélange d'argiles et sables moyens ($D = 1$ à 2 mm ; $A = 0,5$; $S = 0,5$) riches en oxydes de fer en lien avec une pédogenèse soutenue. Quelques éléments sont présents dans S5 tels que des fragments d'os fossiles, des galets de calcaires très altérés, des concrétions gréseuses de couleur rouille foncé, des coquilles de Gasteropoda (Neritidae et Pachychilidae) mal conservées (Fig. 9). Cette première subdivision de la FSMO montre des variabilités paléoenvironnementales rapides, à la fois latérales et verticales, d'un environnement fluvial de forte énergie (sables à lamines obliques, conglomérats) (Fig. 7) à un environnement de décantation et pédogénétique.

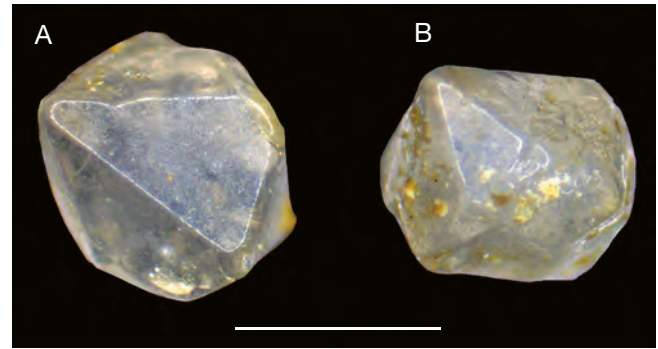


FIG. 10. — Quartz automorphes bipyramidés des sables de bases de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France) : **A**, quartz propre ; **B**, quartz recouvert de paillettes de muscovite mordorée. Échelle : 2 mm. Autrice des photographies : E. Chenot.

Les sables fins à lamines obliques

Au-dessus de la subdivision conglomératique, la seconde subdivision est représentée par des sables fins à moyens ($D = 1$ à 2 mm ; $A = 0,6$ à 0,7 ; $S = 0,7$ à 0,8) globalement homogènes (Annexe 3). La puissance de cette série sédimentaire varie entre 2,0 et 6,0 m (Fig. 6). Elle est principalement composée de grains de quartz (>90%) et de minéraux lourds indéterminés, enveloppés d'argiles et d'oxydes. Quelques grains de quartz sont bipyramidés (Fig. 10) et proviennent du démantèlement de paléosols siliceux paléogènes (Gagnaison *et al.* 2023). Les lamines obliques sont globalement orientées vers le Sud ou le Sud-Ouest. Dans les parcelles Nord du site « Les Pavés », quelques fossiles de reptiles aquatiques (*Trionyx* sp. ; Fig. 11) et de Mammalia (*Steneofiber depereti*, *Plesiaceratherium lumiarense* Antunes & Ginsburg, 1983, *Dicrocercus elegans* Lartet, 1851 et *Prodeinotherium bavaricum* (Meyer, 1831)) ont été trouvés au sommet de cette série sableuse. La mise en place des sables fins à lamines obliques correspond à une dynamique fluviale à écoulement global vers le Sud-Ouest.

Les argiles supérieures

Au sommet de la FSMO, une troisième subdivision argileuse est visible (Fig. 6). Sa puissance varie de 0,2 m à 1,0 m. C'est une argile compacte, grise à vert pâle. Elle est constituée de 5% de grains de quartz de la taille des silts ; ainsi que d'un cortège de trois minéraux argileux : kaolinite (45%), montmorillonite (33%) et illite (17%) (Fig. 12). Quelques débris de coquilles de Gasteropoda pulmonés indéterminables y sont présents. Au sommet de cet ensemble argileux, des traces de pédogenèse moderne sont visibles. La mise en place des argiles supérieures évoque un retour à des conditions de décantation lacustre.

LES FORMATIONS SUPERFICIELLES : LIMONS DES PLATEAUX ET COLLUVIONS (QUATERNAIRE-ACTUEL)

Sur le terrain, il est très difficile de distinguer la Formation des limons des plateaux, des colluvions superficielles qui recouvrent en discordance la FSMO (Fig. 1 ; Gigout 1974).



FIG. 11. — Carapace d'un même individu de *Trionyx* sp. (coll. DL) provenant de la partie supérieure des sables à strates obliques de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France) : dossière (A) et plaques de son plastron (B). Abréviations : **hyo**, hyoplastron ; **hyp**, hypoplastron ; **xi**, xiphiplastron. Échelle : 5 cm. Auteur des photographies : D. Langevin.

Ces deux ensembles lithologiques modernes (Quaternaire-Actuel) sont représentés par des argiles silteuses, parfois mélangées avec des sables fins et des graviers hétérogènes

(silex crétacés, grès de l'Éocène, calcaires lacustres du Cénozoïque). La puissance de ces formations varie entre 0,2 et 2,0 m.

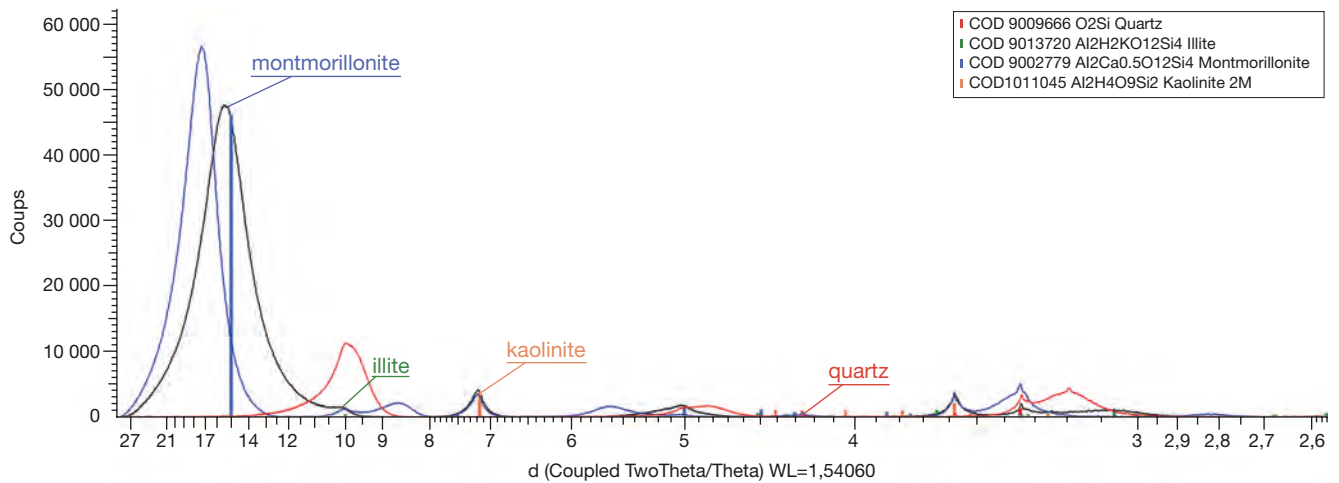


FIG. 12. — Minéraux argileux de la partie supérieure de la FSMO MN5 du site «La Fouille» (Loiret, France): kaolinite (45%), montmorillonite (33%), illite (17%). Quartz résiduel (5%).

LE CONTEXTE TAPHONOMIQUE

L'ensemble des observations effectuées sur les fossiles de vertébrés (reptiles et Mammalia) des sites paléontologiques de Beaugency, Tavers et Le Bardon, fait ressortir deux ensembles bien distincts, listés ci-après :

LES FOSSILES CONTINENTAUX OLIGOCÈNES REMANIÉS DANS LES SABLES CONTINENTAUX ORLÉANIENS

La prémolaire de Rhinocerotidae oligocène ULB-LM-TAV-4 attribuée à *Ronzotherium romani* Kretzoi, 1940 (Fig. 13 ; Annexe 2) provient de la strate S1 de la base conglomératique de la FSMO du site «Les Pavés» (parcelles Nord). Elle a été trouvée en association avec des spécimens de vertébrés de l'Orléanien supérieur. L'émail de cette dent a une couleur variant du noir brillant au gris clair. Ses racines ont une couleur orangée claire. Cette dent, très bien conservée, est complète et non roulée. Elle a le même aspect de conservation que le matériel orléanien provenant de la FSMO. Aucune trace de sédiment carbonaté (marne ou calcaire) n'est visible sur ce spécimen. En revanche, des grains de quartz et des oxydes de fer sont bien ancrés dans les racines de cette dent. Eu égard à son état de conservation, le remaniement de ce fossile s'est fait sur place sans transport. Il provenait probablement d'une lentille sableuse continentale de l'Oligocène s.l. située au-dessus la Formation du calcaire lacustre de Beauce, comme cela est déjà connu dans la Brenne (Barrier & Gagnaison 2005).

LES FOSSILES CONTINENTAUX *IN SITU* DANS LES SABLES ET CONGLOMÉRATS CONTINENTAUX (ORLÉANEN SUPÉRIEUR, MN5)

Sur l'ensemble des sites étudiés, la majorité des fossiles orléaniens proviennent du conglomérat de base de la FSMO. Les gastéropodes et les bivalves sont fragiles et sont surtout représentés par des fragments dans les strates sableuses, mais certains spécimens trouvés dans les niveaux argileux peuvent être complets. Dans ces derniers, les *Unio* (Fig. 9)



FIG. 13. — *Ronzotherium romani* Kretzoi, 1940, de l'Oligocène, P4 d. (coll. DL) remaniée dans la FSMO (MN5) du site «Les Pavés» (Loiret, France). Échelle: 2 cm. Auteur de la photographie: Adrien de Perthuis.

sont représentés régulièrement par des coquilles en position de vie avec leurs deux valves en connexion. Le contexte taphonomique des fossiles de vertébrés est homogène, seule une différence de couleur est notable entre les spécimens du site «Les Pavés» et ceux des autres sites paléontologiques. Les fossiles du site «Les Pavés» ont tous des couleurs très orangées («rouille»), alors que les spécimens des autres sites présentent des couleurs claires (gris clair, beige). Cette dif-



FIG. 14. — Vertébrés de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France) dans différents états de conservation : **A**, hémimandibule g. de *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837) (MHNT.992.20.1) plantée à la verticale et à l'envers dans le sédiment argileux, montrant un piétinement localisé par un autre animal entraînant une zone d'écrasement (Z.E.) où l'os est fortement fracturé et les dents déchaussées (**flèches rouges**) ; **B**, défense de *Prodeinotherium bavaricum* (Meyer, 1831) (MHNO.PAZ.2011.0.43) ayant subi une pédogenèse importante (forte altération et imprégnation d'oxydes) pendant l'Orléanien supérieur ; **C**, molaire de *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) (MMSL-00.002.4167) dont l'émail a subi une altération biochimique due au système racinaire des végétaux actuels. Échelles : 5 cm. Auteurs des photographies : A, S. Xerri ; B, C, Adrien de Perthuis.



Fig. 15. — Crâne non déformé d'*Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825) (coll. BG; moulage de ce spécimen déjà illustré par Alberdi *et al.* 2004) du conglomérat de base de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A1**, vue palatine; **A2**, vue dorsale. Echelle: 6 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

férence de couleur est directement liée aux différentes phases d'oxydation dues à l'implantation successive de paléosols sur le site « Les Pavés ». Ce contexte d'altération est tel qu'il est possible de voir des altérations biochimiques miocènes sur certains fossiles (Fig. 14). Ce contexte pédogénétique miocène est inexistant dans les autres sites paléontologiques. Cependant, les traces laissées par l'action de l'altération biochimique en lien avec le système racinaire actuel sont visibles sur une grande partie des spécimens (Fig. 14) tous sites confondus. Même s'il existe des galets d'os dans les strates sableuses, une grande partie des os et des dents sont bien conservés. Les cassures sont nettes et anguleuses. Les mandibules portent encore très souvent leurs dents. Les crânes et les carapaces de tortues sont peu écrasés (Figs 11 ; 15). Des connexions anatomiques simples sont rares mais existantes (Fig. 7F). Toutes ces observations sont cohérentes

avec un environnement continental (fluvial, lacustre, paléosol) dont le dynamisme sédimentaire présente des périodes calmes permettant la décantation des argiles et des silts. Quelques traces de prédatons et de piétinement ont été observées sur plusieurs os et mâchoires (Fig. 14A).

Il faut par ailleurs noter que les spécimens de reptiles et de microvertébrés (poissons, amphibiens, petits reptiles, micromammifères) sont peu représentés dans les collections par rapport aux restes de grands Mammalia (Rhinocerotidae et Proboscidea). Cependant, cette différence quantitative doit être prise avec prudence. En effet, lors des anciennes fouilles paléontologiques, la récolte des gros spécimens était privilégiée et le tamisage des sédiments non systématique. Ce biais méthodologique ne permet donc pas actuellement de faire des interprétations taphonomiques qui tiennent compte de la paléoécologie des taxons.

LES ASSEMBLAGES FAUNIQUES

Deux assemblages cohérents de vertébrés continentaux ressortent de l'ensemble du matériel étudié : un assemblage avec des fossiles remaniés dans la FSMO (n°1) et un autre avec des fossiles en place (n°2).

ASSEMBLAGE N°1 : LES VERTÉBRÉS CONTINENTAUX OLIGOCÈNES REMANIÉS DANS LA FORMATION DES SABLES ET MARNES DE L'ORLÉANAIS

Deux Mammalia composent cet assemblage : *Ronzotherium romani* Kretzoi, 1940 et *Palaeogale minuta* (Gervais, 1848).

Le seul taxon de Rhinocerotidae remanié n'est représenté que par un spécimen : une P4 gauche (ULB-LM-TAV-4 : Fig. 13). Elle est prémolariforme (protocône et hypocône fusionnés) et typique du Rhinocerotidae basal *Ronzotherium*. Il s'agit d'un Rhinocerotidae de grande taille, inerme, très commun durant tout l'Oligocène d'Europe (Tissier *et al.* 2021). L'absence d'hypocône exclut une attribution aux deux espèces *Ronzotherium elongatum* Heissig, 1969 et *Ronzotherium heissigi* Tissier, Antoine & Becker, 2021 tandis que le métalophe continu et totalement connecté au protolophe exclut une attribution à *Ronzotherium filholi* (Osborn, 1900). La P4 de *Ronzotherium velaunum* Aymard, 1853 (espèce type du genre) est malheureusement inconnue, excepté un fragment d'ectolophe à Lagny-Thorigny dans l'Essonne, mais la longueur de cet ectolophe (Tissier *et al.* 2021 : suppl. file 1) est légèrement inférieure à celle de ULB-LM-TAV-4. Les dimensions de cette dernière sont en revanche proches de celles d'autres spécimens attribués à *Ronzotherium romani* Kretzoi, 1940, tout comme sa morphologie. Nous attribuons donc ce spécimen à cette espèce. Dans les données bibliographiques, aucun fossile de *Ronzotherium* n'a été mentionné pour le département du Loiret. En revanche, quelques fossiles de *Ronzotherium* ont été signalés dans les départements voisins : des dents, des mâchoires et des os dans les sables rupéliens de l'Essonne (Lozouet 2012) ; deux dents dans les calcaires oligocènes du site de Pont-Boutard (Indre-et-Loire ; Ginsburg 2001 ; Gagnaison 2017) ; et une dent remaniée dans les faluns langhiens du site de La Morfassière (Indre-et-Loire ; Gagnaison 2022). En 2000, L. Ginsburg signale la présence du petit carnivore *Palaeogale minuta* (Gervais, 1848) sur le site « Les Pavés » (Loiret, France). Le spécimen n'a pas été retrouvé en collection. En Europe, ce petit *Palaeogale* est connu depuis l'Oligocène Supérieur au Miocène Inférieur (Welsh 2021). Ces fossiles ont été trouvés dans le conglomérat de base de la FSMO uniquement dans les parcelles Nord du site « Les Pavés ». Aucun autre fossile continental oligocène n'a été observé dans les collections ou signalé dans la littérature.

ASSEMBLAGE N°2 : LES FOSSILES CONTINENTAUX EN PLACE DANS LA FORMATION DES SABLES ET MARNES DE L'ORLÉANAIS (ORLÉANIEN SUPÉRIEUR, MN5)

Cet assemblage est composé de 16 taxons d'invertébrés (Fig. 9) et de 65 taxons de vertébrés, dont 50 taxons déjà cités dans la bibliographie (Tableau 1 ; Figs 16-40).

NOUVELLES ATTRIBUTIONS ET OCCURRENCES TAXONOMIQUES

Lors des différentes visites de collections de 2022-2023, de nouveaux spécimens ont révélé la présence de taxons supplémentaires ou renommés. Ils sont listés ci-après :

Phylum MOLLUSCA Cuvier, 1795

REMARQUES

En 1974, M. Gigout signale trois espèces de Mollusca (une espèce terrestre et deux d'eau douce) dans les sables de la FSMO : *Dreissensia* sp. (aujourd'hui acceptée comme *Dreissena* sp. van Beneden, 1835), *Melania* sp. (aujourd'hui acceptée comme *Thiara* sp. Röding, 1798) et *Helix* sp. La consultation des collections paléontologiques du MHNO, du MHNT et du MMSL a permis, dans un premier temps, d'ajouter une espèce de bivalve : *Unio* sp. (MHNT.993.4.2), sa conservation ne permettant pas de la déterminer au niveau spécifique (Fig. 9D). La faune de Gasteropoda est plus diversifiée avec un total de 13 espèces et morpho-espèces. L'espèce reconnue par M. Gigout comme *Helix* sp. est en fait *Megalotachea turonensis* (Deshayes, 1832), à qui il faut rajouter les espèces suivantes : *Megalotachea* sp. 1 et sp. 2 (Fig. 9H) ; *Lymnaea* sp. (Fig. 9C) ; *Melanopsis glandicula* Sandberger, 1872 (Fig. 9F) ; *Melanopsis* sp. (Fig. 9E) ; *Theodoxus* sp. 1 (Fig. 9I), *Theodoxus* sp. 2 et Neritidae indet. (Fig. 9J) ; ainsi que *Tinnyea aquitana* (Noulet, 1846) (Fig. 9B) et *Tinnyea* sp. (Fig. 9A). Deux morpho-espèces supplémentaires de Cerithioidea Fleming, 1822 sont présentes dans le matériel étudié, mais leur état de préservation ne permet pas une identification à un niveau taxonomique plus bas. La faune de Mollusca est composée de taxons terrestres (*Megalotachea* Pfeffer, 1929), d'eau douce (*Thiara* Röding, 1798, *Lymnaea* Lamarck, 1799, *Unio*) et de taxons qui contiennent des espèces euryhalines (*Dreissena* Van Beneden, 1835, *Melanopsis* Férussac, 1807, *Theodoxus* Montfort, 1810 et *Tinnyea* Hantken, 1887) (Harzhauser *et al.* 2007 ; Glaubrecht *et al.* 2009 ; Esu & Girotti 2010 ; Neubauer *et al.* 2016). Les taxons représentés par le plus grand nombre de spécimens en collection sont des *Melanopsis*. *Tinnyea aquitana* est connue dans le Miocène Moyen de Pontlevoy (Pacaud & Harzhauser 2012), alors que *Dreissena* sp., *Thiara* sp., *Megalotachea turonensis*, *Unio* sp. et *Lymnaea* sp. sont déjà connues dans les formations du bassin sédimentaire miocène du Nord-Ouest de la France (BSMNOF ; Truc 1971 ; Témey 1996). La présence des espèces pouvant tolérer des variations de salinité (*Melanopsidae*, *Neritidae* et *Dreissenidae*) ainsi que leur occurrence dans un faciès sableux indique un milieu estuarien. Par ailleurs, dans le Miocène Supérieur du bassin du Piémont (Italie du Nord), *Melanopsis* et *Theodoxus* sont connus ensemble dans un milieu d'estuaire (Grunert *et al.* 2016), alors que des représentants de *Theodoxus* sont trouvés dans des niveaux saumâtres dans l'Oligocène de l'Otranto (Italie du Sud ; Esu & Girotti 2010). Les espèces de Gasteropoda terrestres et d'eau douce (fluviale), représentées par moins de spécimens, sont considérées comme étant transportées et déposées dans ce milieu. Enfin, il est intéressant de noter que *Tinnyea* Hantken, 1887 est un genre de Gasteropoda pantropical (Glaubrecht *et al.* 2009) ; par conséquent, sa présence ici atteste de conditions climatiques chaudes.

TABLEAU 1. — Listes comparatives des taxons – provenant de la FSMO de l'Orléanien supérieur (MN5) – décrits dans la bibliographie (1, Berthet 2003; 2, Churin & Lemerez 1984; 3, Gigout 1974; 4, Ginsburg 1974; 5, Ginsburg 1990; 6, Ginsburg 2000; 7, Ginsburg & Chevrier 2001; 8, Ginsburg et al. 1987; 9, Mayet 1908; 10, van der Made 2010) – avec les nouvelles données recueillies pendant les visites de collections (2022 à 2023) pour les sites paléontologiques de Beaugency, Tavers et «Le Bardon» (Loiret, France). Les nouvelles attributions taxonomiques et synonymies sont notées par le symbole «*».

| Classe | Ordre | Famille | Taxons reconnus dans la bibliographie | Taxons reconnus en 2022-2023 |
|-------------------------------------|---|--|--|--|
| GASTROPODA | CYCLONERITIDA | Neritidae | – | <i>Theodoxus</i> sp. 1* |
| | | | – | <i>Theodoxus</i> sp. 2* |
| | | | – | Neritidae indet. * |
| | CERITHIOIDEA | Thiaridae | <i>Thiara</i> sp. (3) | – |
| | CAENOGASTROPODA | Pachychilidae | – | <i>Tinnyea</i> sp.* |
| – | | | <i>Tinnyea aquitanica</i> * | |
| | Melanopsidae | – | <i>Melanopsis</i> sp.* | |
| | | – | <i>Melanopsis glandicula</i> * | |
| | HYGROPHILA | Lymnaeidae | – | <i>Lymnaea</i> sp.* |
| | STYLOMMATOPHORA | Helicidae | – | <i>Megalotachea</i> sp. 1* |
| – | | | <i>Megalotachea</i> sp. 2* | |
| <i>Helix</i> sp. (3) | | | <i>Megalotachea turonensis</i> * | |
| BIVALVIA | VENEROIDA | Dreissenidae | <i>Dreissena</i> sp. (3) | – |
| | UNIONOIDA | Unionidae | – | <i>Unio</i> sp.* |
| MALACOSTRACA | DECAPODA | Potamidae | – | <i>Potamon</i> sp.* |
| INSECTA | TRICOPTERA | Phryganeidae | – | Phryganeidae indet.* |
| ACTINOPTERYGII | CYPRINIFORMES | Cyprinidae | Cyprinidae indet. (2) | <i>Tinca</i> sp.* |
| | PERCIFORMES | Latidae | – | Latidae indet.* |
| AMPHIBIA | ANURA | Ranidae | – | <i>Pelophylax</i> sp.* |
| | URODELA | Salamandridae | – | <i>Chelotriton paradoxus</i> * |
| SAUROPSIDA | TESTUDINES | Chelydridae | – | <i>Chelydropsis</i> aff. <i>sansaniensis</i> * |
| | | Geoemydidae | – | <i>Mauremys</i> aff. <i>pygolopha</i> * |
| | | Testudinidae | Testudinidae indet. (2) | Testudinidae indet. |
| | | – | <i>Paleotestudo</i> sp.* | |
| | | Trionychidae | <i>Trionyx</i> sp. (2, 4) | <i>Trionyx</i> sp. |
| | SQUAMATA | Anguidae | – | Anguidae indet.* |
| | | Natricidae | – | Natricidae indet.* |
| | | Dipsadidae | – | <i>Paleoheterodon</i> cf. <i>arcuatus</i> * |
| | CROCODYLIA | Diplocynodontidae | <i>Diplocynodon styriacus</i> (4) <i>Diplocynodon</i> sp. (2) | <i>Diplocynodon</i> cf. <i>ungeri</i> * |
| | ACCIPITRIFORMES | Accipitridae | – | <i>Aquilavus</i> sp.* |
| ? | ? | – | Aves indet. (non Accipitridae)* | |
| MAMMALIA | EULIPOTYPHILA | Talpidae | <i>Talpa</i> sp. (2) | Talpidae indet.* |
| | | Erinaceidae | <i>Galerix</i> sp. (2) | <i>Galerix exilis</i> * |
| | | | <i>Galerix aurelianensis</i> (2) | |
| | | Soricidae | <i>Oligosorex dehmi</i> (2) | Soricidae indet.* |
| | LAGOMORPHA | Prolagidae | <i>Prolagus oeningensis</i> (2, 6) | <i>Prolagus oeningensis</i> |
| | | Ochotonidae | <i>Lagopsis penai</i> (2, 6) | <i>Lagopsis penai</i> |
| | <i>Amphilagus</i> cf. <i>ulmensis</i> (2) | | <i>Amphilagus</i> cf. <i>ulmensis</i> | |
| | RODENTIA | Cricetidae | <i>Megacricetodon collongensis</i> (2, 6) | <i>Megacricetodon collongensis</i> |
| | | | <i>Democricetodon</i> aff. <i>mutilus</i> (2) | – |
| | | Castoridae | <i>Steneofiber depereti carnutense</i> (2, 4, 5, 6) | <i>Steneofiber depereti</i> |
| | | | <i>Trogontherium minutum</i> (2) | – |
| | | | – | – |
| | Scuridae | <i>Spermophilinus</i> aff. <i>bredai</i> (2) | – | |
| | | <i>Miopetaurista lappi</i> (6) | – | |
| | | – | <i>Dehmisciurus obtusidens</i> * | |
| CARNIVORA | Amphicyonidae | <i>Amphicyon giganteus</i> (2, 4, 5, 6,) | <i>Megamphicyon giganteus</i> * | |
| <i>Ampicyon bohemicus</i> (6) | | Amphicyonidae indet.* | | |
| <i>Thaumastocyon bourgeoisi</i> (6) | | <i>Thaumastocyon bourgeoisi</i> | | |

Tableau 1. — Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons reconnus dans la bibliographie | Taxons reconnus en 2022-2023 | | | |
|------------------|--|---|--|---|---|---|--|
| MAMMALIA (suite) | CARNIVORA (suite) | Ursidae | – <i>Hemicyon stehlini</i> (6) | <i>Plithocyon armagnacensis</i> * <i>Hemicyon stehlini</i> | | | |
| | | Mustelidae | <i>Potamotherium miocenicum</i> (2, 4, 5) <i>Trocharion albanense</i> (2) <i>Martes burdigaliensis</i> (6) <i>Trochictis carbonaria</i> (6) | Mustelidae indet.* – – <i>Trochictis carbonaria</i> | | | |
| | | Viverridae | – | ? <i>Semigenetta</i> sp.* | | | |
| | | Felidae | <i>Pseudaelurus romieviensis</i> (5) | <i>Pseudaelurus romieviensis</i> | | | |
| | | Barbourofelidae | – | <i>Prosansanosmilus peregrinus</i> * | | | |
| | | HYAENODONTA | Hyainailouridae | <i>Hyainailouros sulzeri</i> (5, 6) | <i>Hyainailouros sulzeri</i> | | |
| | | PERISSODACTYLA | Equidae | Equidae | <i>Anchitherium aurelianense</i> (2, 4, 5, 6) | <i>Anchitherium aurelianense</i> | |
| | | | | Rhinocerotidae | <i>Plesiaceratherium lumiarense</i> (6) – <i>Hoploaceratherium tetradactylum</i> (9) <i>Iberotherium rexmanueli</i> (5, 8) <i>Hispanotherium matritense</i> (6) <i>Brachypotherium brachypus</i> (2, 4, 5, 6) <i>Prosantorhinus douvillei</i> (2, 4, 5) | <i>Plesiaceratherium lumiarense</i> <i>Plesiaceratherium mirallesi</i> * ? <i>Hoploaceratherium tetradactylum</i> * – <i>Hispanotherium matritense</i> <i>Brachypotherium brachypus</i> <i>Prosantorhinus douvillei</i> | |
| | | | | ARTIODACTYLA | Suidae | – <i>Aureliachoerus aurelianensis</i> (2, 6) <i>Aureliachoerus minus</i> (10) <i>Hyotherium soemmeringii</i> (2, 4, 5, 6) – <i>Bunolistriodon lockharti</i> (4, 5, 6) | <i>Albanohyus</i> sp.* <i>Aureliachoerus minus</i> * <i>Hyotherium soemmeringii</i> <i>Conohyus</i> sp.* <i>Bunolistriodon lockharti</i> |
| | | | | Cainotheriidae | | <i>Cainotherium</i> cf. <i>huerzeleri</i> (1) | – |
| Tragulidae | <i>Dorcatherium navi</i> (2, 4, 5) <i>Dorcatherium crassum</i> (6) <i>Dorcatherium guntianum</i> (2, 4, 5, 6) | | | <i>Dorcatherium crassum</i> * <i>Dorcatherium guntianum</i> | | | |
| Palaeomerycidae | <i>Palaeomeryx kaupi</i> (2, 4) <i>Palaeomeryx</i> cf. <i>lathanensis</i> (5) <i>Palaeomeryx bojani bojani</i> (6) | | | <i>Palaeomeryx kaupi</i> * | | | |
| – | <i>Amphimoschus ponteleviensis</i> (2, 4, 5, 6) | | | <i>Amphimoschus ponteleviensis</i> | | | |
| Moschidae | <i>Lagomeryx rutimeyeri</i> (2, 4) <i>Lagomeryx minimus</i> (5, 6) | | | Moschidae indet.* | | | |
| Cervidae | <i>Procervulus dichotomus</i> (2, 4, 5, 6) <i>Dicrocerus elegans</i> (2, 4, 5, 6) – | | | <i>Procervulus dichotomus</i> <i>Dicrocerus elegans</i> <i>Lagomeryx parvulus</i> * | | | |
| PROBOSCIDEA | Mammutidae | | | <i>Mastodon turicensis</i> (9) | | <i>Zygodolophodon turicensis</i> * | |
| | Gomphotheriidae | <i>Gomphotherium angustidens</i> (2, 4, 5, 6) | <i>Gomphotherium subtapiroideum</i> * | | | | |
| | Deinotheriidae | <i>Deinotherium cuvieri</i> (2, 4, 5, 6) <i>Deinotherium bavaricum</i> (7) | <i>Prodeinotherium bavaricum</i> * | | | | |

Classe MALACOSTRACA Latreille, 1806

Ordre DECAPODA Latreille, 1802

REMARQUES

Deux fragments de pinces de décapodes brachyours sont à signaler dans la FSMO du site « Les Pavés » (Fig. 9). Le pollex droit est complet (Longueur = 13,9 mm) dont les

dimensions sont environ deux fois et demie plus longues que hautes. Il est légèrement courbé vers l'intérieur. La marge occlusale présente des dents coniques en série de taille alternée, les dents médiales étant les plus grandes. La surface extérieure et la surface intérieure possèdent des rainures longitudinales peu profondes associées à des restes de pores pour les soies (Fig. 9K). La morphologie du dactyle, en particulier la conformation des dents en série, ainsi que

son origine continentale (faciès fluviatile de la FSMO), indiquent clairement qu'il appartient à un crabe d'eau douce. La forme générale et la dentition correspondent bien à celles du genre *Potamon* Savigny, 1816 (Pretzmann 1971 ; Ashkenazi *et al.* 2005), qui est en fait le seul crabe européen d'eau douce fossile et actuel connu (Savigny 1816 ; Latreille 1802, 1806 ; Gross & Klaus 2005). Cependant, une attribution spécifique n'est pas possible sur la base uniquement des dactyles. Ces spécimens miocènes sont extrêmement importants, car ils permettent de combler le fossé paléobiogéographique existant entre le registre fossile d'Europe centrale/Méditerranée orientale (Klaus & Gross, 2009) et d'Europe occidentale (Ossó *et al.* 2022).

Phylum CHORDATA Haeckel, 1874

Classe ACTINOPTERYGII Klein, 1885

REMARQUES

Les fossiles d'Actinopterygii sont peu cités dans la bibliographie. Seules des épines natatoires d'un cyprinidé indéterminé sont indiquées sur le site « Les Caves » (Churin & Lemerez 1984). Ce manque de matériel est lié au faible tamisage effectué lors des anciennes fouilles. Quelques fossiles d'Actinopterygii du site « Les Pavés » ont été vus dans les collections de l'ULB et du MMSL (Annexe 1). Ils correspondent à des vertèbres indéterminables, des épines natatoires et quelques petites dents pharyngiennes. Les épines natatoires sont longues, triangulaires et présentent un sillon central bien marqué. Ces caractères peuvent les rapprocher de la famille des Latidae (Gagnaison *et al.* 2023). Les petites dents pharyngiennes (Fig. 16) ont une forme haute, ovale et une table d'usure en biais. Elles sont typiques du genre *Tinca* (Augé *et al.* 2002). Les Latidae et les Cyprinidae (dont *Tinca* sp.) sont déjà connus dans le Miocène ligérien mais mal documentés. Dans le cadre de futures fouilles paléontologiques, il est conseillé d'accentuer le tamisage du sédiment pour mieux comprendre l'ichtyofaune de l'Orléanien supérieur (MN5) de la FSMO.

Classe AMPHIBIA Linnaeus, 1758

Ordre URODELA Duméril, 1805

REMARQUES

Le premier Lissamphibia identifié dans l'assemblage est la salamandre *Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853, représentée par trois vertèbres du tronc (Fig. 17). Ces vertèbres peuvent être attribuées au genre *Chelotriton* Pomel, 1853, et plus particulièrement à son espèce type, *Chelotriton paradoxus*, grâce à la combinaison de leur grande taille et de leur neurapophyse haute et robuste qui possède une grande zone triangulaire à l'apex recouvert de traces cutanées, tuberculeuses et sculptées (Roček 2019 ; Villa *et al.* 2024).

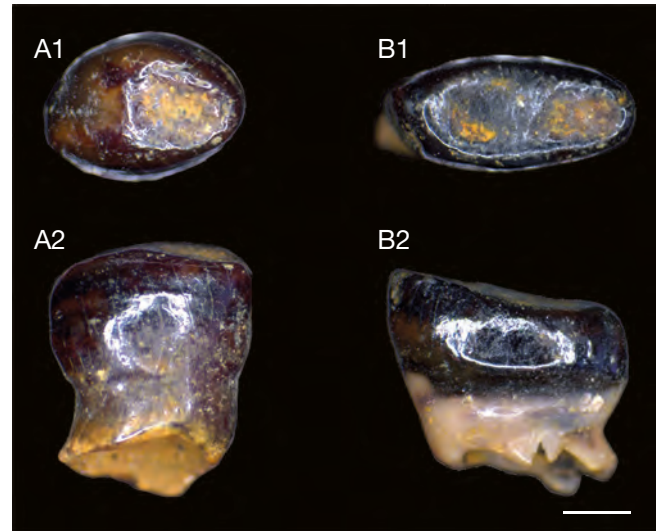


FIG. 16. — Dents pharyngiennes de *Tinca* sp. de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A**, ULB-TAV-6 (**A1**, vue linguale; **A2**, vue latérale); **B**, ULB-TAV-7 (**B1**, vue linguale; **B2**, vue latérale). Échelle: 1 mm. Autrice des photographies: E. Chenot.

Ordre ANURA Duméril, 1805

REMARQUES

Les Anura sont représentés par deux humérus gauches de *Pelophylax* sp. (Fig. 18). Les deux humérus sont attribués au genre *Pelophylax* Fitzinger, 1843 du fait de la combinaison d'une absence de crête paraventrals, d'une diaphyse droite et robuste avec le condyle situé dans le prolongement de l'axe diaphysaire et d'une crête mésiale courte et transverse (incurvée chez *Rana* Linnaeus, 1758 ; Bailon 1999). De plus la présence d'une crête mésiale uniquement chez MMSL-00.002.0218/3/1/A indique que c'est un humérus d'un individu mâle (MMSL-00.002.0218/3/1/B représentant un individu femelle).

Classe SAUROPSIDA Huxley, 1864

Ordre TESTUDINES Linnaeus, 1758

REMARQUES

Les Trionychidae sont représentés par *Trionyx* sp., préservé par des fragments de pleurales, roulées ou non (Fig. 19D) ; dont un d'adulte (MNHN.F, *Ginsburg* 1973 ; site Le Bardon), un disque pleural juvénile (par les bourrelets pleuraux longitudinaux et les extrémités latérales des côtes encore largement libres) (Fig. 11A), un plastron (sans le lobe antérieur) à callosité de l'hypoplastron à bord arrondi, une caractéristique du genre *Trionyx* Geoffroy, 1809 (Fig. 11B). Le matériel est comparable à celui de *T. stiriacus* Peters, 1855, de Wies-Eibiswald (Styrie, Autriche), nom donné aux spécimens d'Artenay (Loiret) Burdigalien (MN4a), du groupe *Trionyx stiriacus-vindobonensis* (Broin 1977 ; Georgalis & Joyce 2017), de diverses localités de l'Orléanais/Thenay-Pontlevoy et d'autres localités du Miocène



Fig. 17. — Vertèbres de *Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853 de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France) : **A**, MMSL-00.002.0218/54/A, en vues : antérieure (**A1**), postérieure (**A2**), latérale d. (**A3**), dorsale (**A4**), et ventrale (**A5**) ; **B**, MMSL-00.002.0218/54/B, en vues : antérieure (**B1**), postérieure (**B2**), latérale d. (**B3**), dorsale (**B4**), et ventrale (**B5**). Échelles : 1 mm. Auteur des photographies : B. Mennecart.

Moyen-Supérieur d'Europe. Les Chelydridae sont représentés par *Chelydropsis* aff. *sansaniensis* (Bergounioux, 1935) (espèce du groupe *sansaniensis* Bergounioux, 1935 [de Sansan, Gers, (MN6)] – *murchisoni* Bell, 1832-1835) [d'Oenigen, Suisse] du Miocène Supérieur (Broin 1977 ; Lapparent de Broin 2000). Le matériel est représenté à Tavers sur le site « Les Pavés » par un crâne (MNHN.F.TAV185 ; Fig. 20A) et deux mandibules (coll. FM). Les spécimens de Chelydridae des espèces européennes, du Bartonien au Pliocène, ont été attribués au genre *Chelydropsis* Peters, 1868 espèce-type *Ch. carinata* d'Eibiswald (Styrie, Autriche), Miocène Supérieur (MN5), dont seule la dossière et un plastron partiel en est connu. D'après les crânes associés aux carapaces complètes des localités européennes, le crâne de Tavers est attribuable à *Chelydropsis* : 1) par le bec non recourbé vers le bas (Fig. 20A3), ce qui correspond à un bec mandibulaire peu pointu dorsalement (Fig. 20B2), en distinction de la lignée nord-américaine des Chelydridae ; et 2) par l'exclusion du jugal de l'orbite (Fig. 20A3). La forme du crâne de Tavers est particulièrement large et ce crâne est assez brusquement élevé postérieurement, – semble-t-il comme sur le fragment de crâne constituant l'espèce *Ch. pontica* (Pidoplichko & Tarashchuk, 1960) (Kovalchuk *et al.* 2017) de Shkodova Gora (Miocène Supérieur, Ukraine). Mais le crâne de Tavers est globuleux contrairement à celui de *Ch. pontica*, Les crânes d'autres espèces européennes ne sont pas non plus globuleux et ils ne sont pas aussi élevés abruptement (Broin 1977 ; Młynarski 1980 ; Gaffney & Schleich 1994). La symphyse mandibulaire dorsale est marquée par un sillon sagittal médian. Chaque branche de la surface masticatrice s'élargit fortement en deux larges gouttières jusqu'au processus coronoïde, comme sur les mandibules de *Ch. sansaniensis* de Sansan et d'Artenay (MN4a) (Broin 1977). Cette forte dilatation est en relation avec la forte largeur du crâne. Mais le coronoïde est moins élevé à Tavers, et se trouvant moins

verticalement dressé au-dessus de la surface masticatrice que dans les autres espèces (Fig. 20B2). Sans squelette post-cranien, il n'est pas possible d'identifier ce crâne de Tavers avec *Ch. carinata* qui provient d'un horizon dont la faune de tortues est globalement celle des sables de l'Orléanais/Thenay-Pontlevoy) : les espèces de *Chelydropsis* ont été distinguées en deux groupes (Broin 1977) par la forme antérieure soit étroite soit élargie des épipلاstrons, comme dans le groupe *sansaniensis* auquel participe le matériel de Tavers par la mandibule ; or, les épipلاstrons ne sont connus ni à Tavers ni pour l'espèce-type *Ch. carinata*. Cependant, des plaques périphériques provenant de la région de Tavers (coll. MNHN.F., Orléanais), sont massives comme celles de *Ch. carinata*, contrairement à celles, allégées, du groupe *sansaniensis-murchisoni* (*sensu* Broin 1977), telles celles de Sansan.

Les Testudinoidea Fitzinger, 1826 sont représentés par un Geoemydidae et plusieurs formes de Testudines.

Le Geoemydidae, d'eau douce, est préservé par une forme proche de *Mauremys pygolopha* (Peters, 1868) du Miocène d'Eibiswald, par une carapace complète avec le plastron et la dossière MHNT.993.2.1, du site « Les Pavés » à Tavers, (Fig. 19A, B), avec os des membres et du bassin (Fig. 19C) : le spécimen n'a pas été bouleversé lors de son dépôt et fossilisation. La texture superficielle des plaques est relativement lisse, sans micropores visibles à l'œil nu et, à la différence des Testudines terrestres : 1) les sillons des écailles sont plutôt sinueux, enfoncés sans arête aigüe aux deux bords ; et 2) les écailles costales et la vertébrale 5 empiètent sur la bordure des périphériques. La cervicale est aussi large que longue, ici sinueusement incurvée au bord postérieur, comme souvent dans le genre. Les caractères principaux sont : 1) la carapace ovalo-rectangulaire, modérément élevée ; 2) la convexité longitudinale de la pygale ; et 3) les contours du plastron (assez étroit, éléments à bords légèrement courbes,

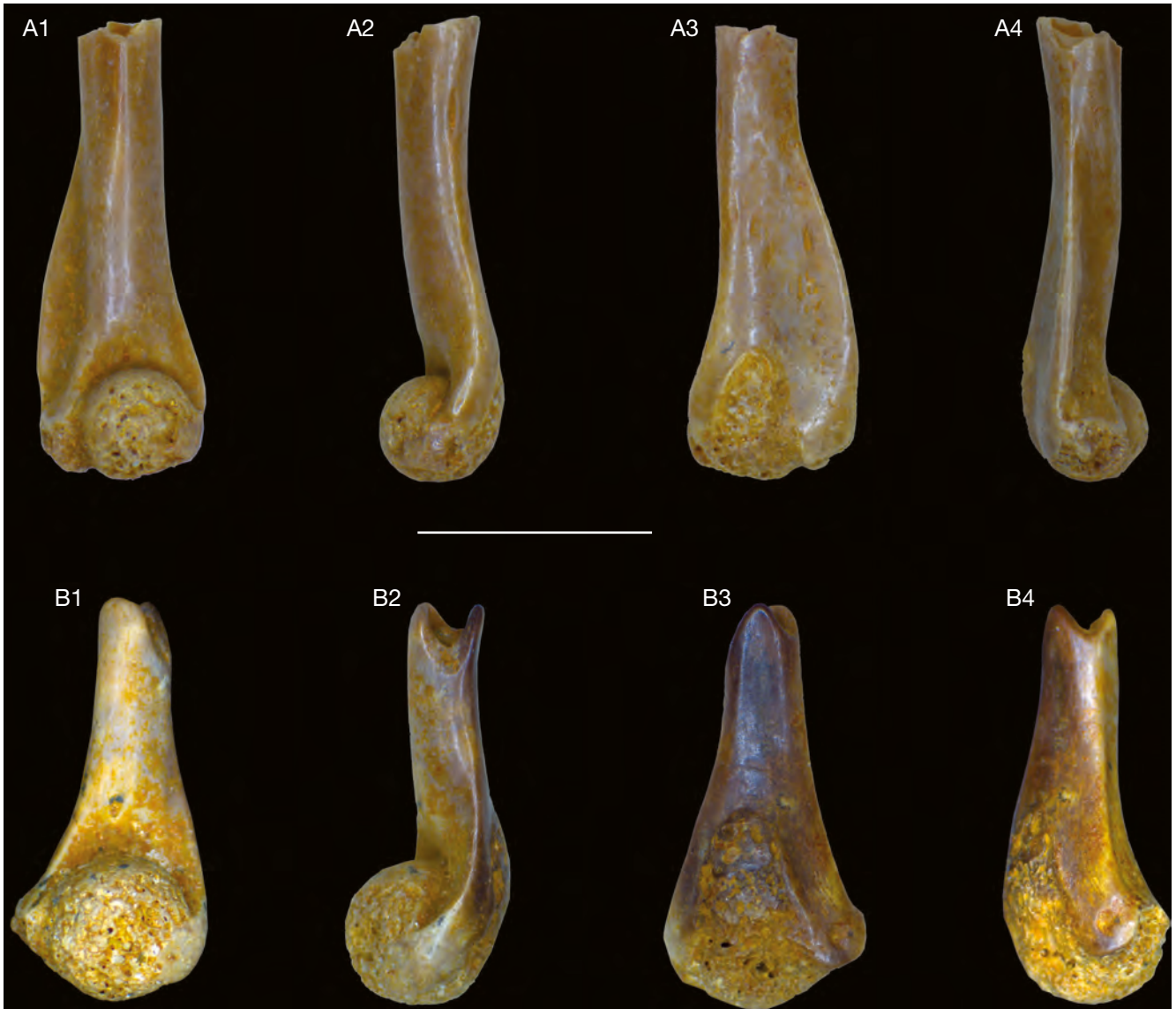


FIG. 18. — Humérus de *Pelophylax* sp. de la FSMO (MN5) du site «Les Pavés» (Loiret, France): **A**, humérus g. d'un individu mâle MMSL-00.002.0218/3/1/A, en vues: ventrale (**A1**), latérale (**A2**), dorsale (**A3**) et médiale (**A4**); **B**, humérus g. d'un individu femelle MMSL-00.002.0218/3/1/B, en vues: ventrale (**B1**), latérale (**B2**), dorsale (**B3**) et médiale (**B4**). Échelle: 0,5 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

encoche anale incurvée, forme bien dessinée des bourrelets dorsaux des épiplastons), l'attribuent à *Mauremys* Gray, 1869 (diagnose *in* Hervet 2004) genre présent en Europe de l'Oligocène à l'actuel dont en France. De même qu'à Artenay, l'espèce de Tavers fait partie du groupe miocène moyen-supérieur «*sarmatica* (Purschke, 1885)-*pygolopha*» (Peters, 1868) (*M. sophiae* (Ammon, 1911) incluse) d'Hervet (2004) (dont Tavers 61). Le nouveau spécimen de Tavers: 1) se distingue (comme à Artenay) de l'holotype de *M. pygolopha*, par l'absence des trois carènes continues; mais 2) il s'en rapproche (comme à Artenay), par la largeur de l'écaille vertébrale encadrant exactement la nucale à ses coins latéropostérieurs, n'étant ni plus large que la nucale ni en lyre, contrairement à d'autres espèces, de l'Oligocène au Pliocène (Broin 1977; Hervet 2004). Comme à Artenay: 1) la dossière est quadrangulaire, longue, lisse et dépourvue

de carène. L'encoche anale est un peu élargie et modérément profonde et le bourrelet épiplastal est un peu élargi (variabilité individuelle à Artenay: Hervet 2004): l'espèce devra être précisée par le jeu des écailles sur les plaques du plastron (non préparé) en vue ventrale. Les Testudines sont représentés par cinq pièces d'éléments complets de carapaces (deux spécimens coll. DL, trois spécimens coll. BG) et six fragments d'éléments brisés (MMSL-00.002.2997/B, MHNO-PAZ.2011.0.12, MHNO-PAZ.2011.2.79, MHNO-PAZ.2011.0.193, MHNO-PAZ.2011.0.22, un spécimen coll. BG). En tant que forme terrestre, la surface externe de l'os dermique des plaques est dense et ponctuée de minuscules foramens (Fig. 19E-F), dont sont issus de courts et fins sillons vasculaires. Chez les Testudines, les sillons séparant les écailles cornées (qui couvrent les plaques) sont relativement rectilignes et leurs deux bords ont une

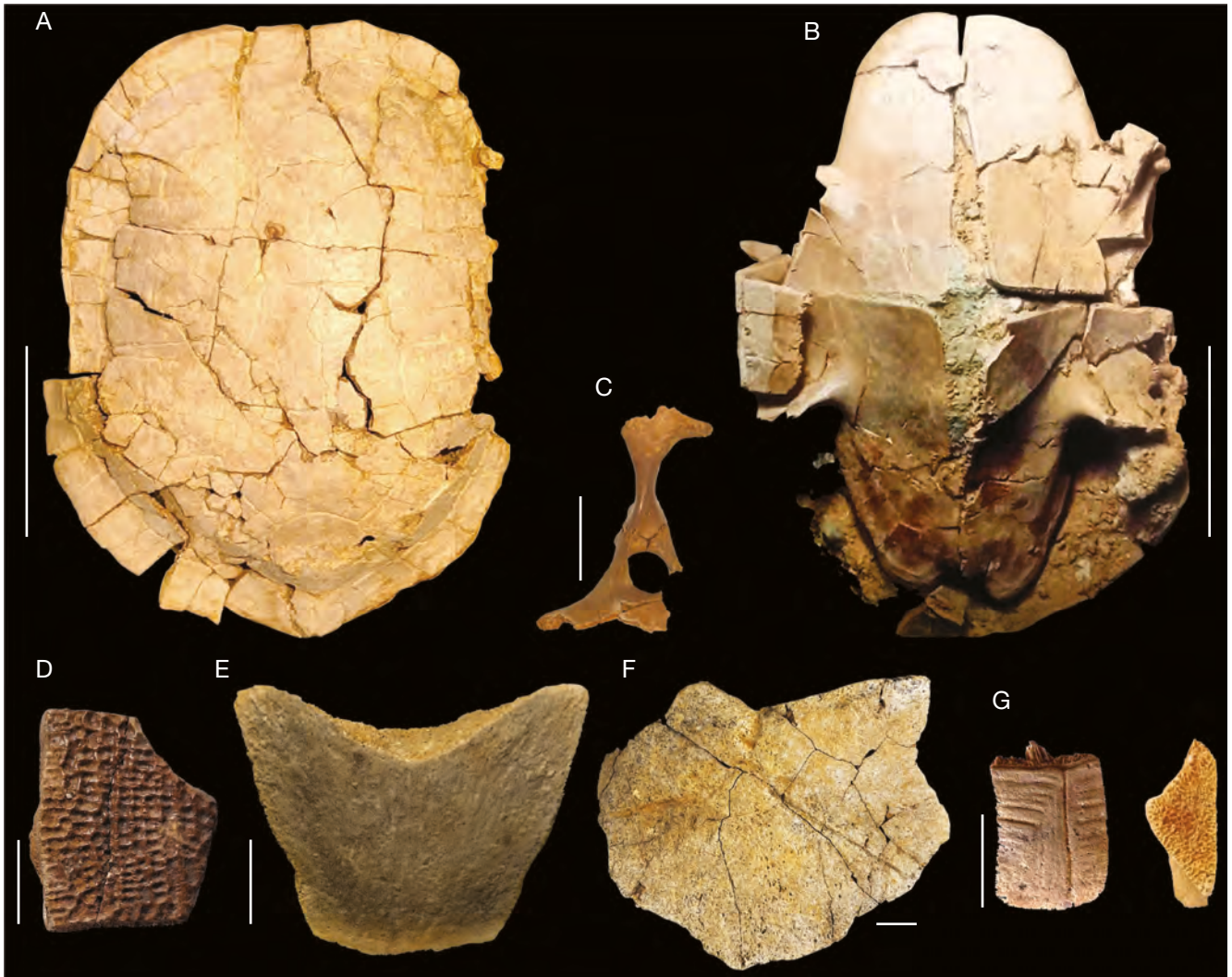


FIG. 19. — Testudines du conglomérat de base de la FSMO (MN5) des sites «Les Pavés» (A-C, E, F) et «Le Bardon» (D) (Loiret, France) : A-C, *Mauremys* aff. *pygolopha* (Peters, 1869) (MHNT.993.2.1) : A, vue externe de la dossière ; B, vue interne du plastron ; C, os du bassin ; D, *Trionyx* sp. (MNHN.F.1973) : plaque pleurale ; E, Testudinidae indet. (coll. BG) : plaque pygale ; F, Testudinidae indet. (coll. BG) : plaque nucale ; G, *Paleotestudo* sp. (coll. DL) : plaque périphérique. Échelles : A, B, 10 cm ; C-G, 2 cm. Auteurs des photographies : A, C-F, Adrien de Perthuis ; B, S. Xerri ; G, D. Langevin.

arête vive (Fig. 19G). Parmi les plus petites formes, relativement, *Paleotestudo* Lapparent de Broin, 2000 (genre oligo-miocène terminal d'Europe) est représenté par des éléments issus de carapaces de 20 à 35 cm de long. Par ses dimensions modérées, son étroitesse et sa massivité, la plaque périphérique (Fig. 19G) ressemble aux éléments de *P. canetotiana* (Lartet, 1851) (*sensu* Lapparent de Broin 2000, *non sensu* Pérez-García 2016) du Miocène de Sansan dans le Gers (Broin 1977 ; Lapparent de Broin 2000 ; Lapparent de Broin *et al.* 2006a, b). La périphérique (Fig. 19G) est décorée superficiellement par les annuli de croissance des écailles marginales disposés en « grecque » (frise). Par sa taille, elle n'appartient pas aux plus grandes espèces de *Paleotestudo* de l'Orléanais et des sites de Pontlevoy, dont *Pa. melliingi* (Peters, 1869) (du Miocène d'Eibiswald), reconnue à Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loir). Parmi les restes de formes plus grandes de Testudines se trouvent sur le site « Les Pavés » à Tavers : « *Ergilemys* » sp. (*sensu* Broin

1977) dont la présence est connue au Burdigalien de Suèvres (MN4b) (Loir-et-Cher), d'Artenay (Broin 1977) et dans la région de Thenay-Pontlevoy : elle est reconnaissable à Tavers d'après des pleurales, la nucale et la pygale (Fig. 19E, F). Se trouvent aussi d'autres formes de Testudines de taille moyenne à grande, représentées par des éléments incomplets, appartenant à des formes provisoirement nommées « *Cheirogaster* Bergounioux, 1935 » (Broin 1977), ou « *Geochelone* Fitzinger, 1835 » (Miocène Inférieur à « Moyen », Orléanais). Ces éléments sont en relation :

- soit avec *Titanochelone perpiniana* (Depéret, 1885) du Pliocène de Perpignan (Pyrénées-Orientales ; MN15 ; Depéret & Donnezan 1890-1897 ; Pérez-García & Vlachos 2014) ;
- soit avec *Tanascchelone gigas* (Bravard, 1843) de l'Oligocène de Bournoncle-Saint-Pierre (Haute-Loire ; MP21-22 ; Pérez-García 2015) ;
- ou soit avec un genre inédit (Aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy [Allier ; MN2 ; figures *in* Broin 1977]).



FIG. 20. — *Chelydropsis* aff. *sansaniensis* (Bergounioux, 1935) de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A**, crâne (MNHN.F.TAV185); **B**, mandibule (coll. FM) de la FSMO (MN5); **A1**, vue dorsale; **A2**, vue ventrale; **A3**, vue latérale droite; **B1**, vue occlusale; **B2**, vue latérale droite. Échelles: 2 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

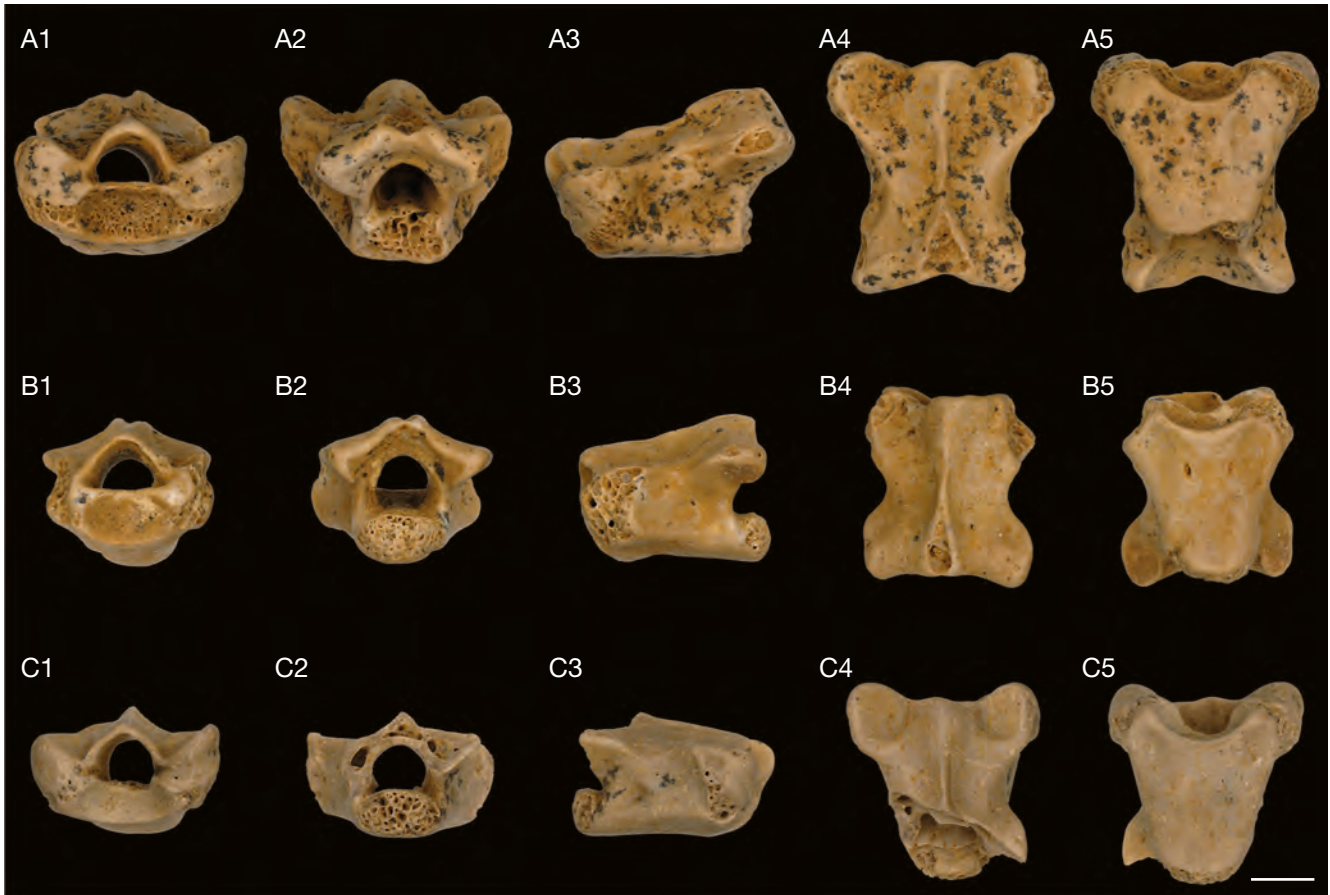


Fig. 21. — Vertèbres présacrées d'Anguinae indet. de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A**, MMSL-00.002.0218.81/5, en vues: antérieure (A1), postérieure (A2), latérale g. (A3), dorsale (A4), et ventrale (A5); **B**, MMSL-00.002.0218.81/11, en vues: antérieure (B1), postérieure (B2), latérale g. (B3), dorsale (B4), et ventrale (B5); **C**, MMSL-00.002.0218.81/12, en vues: antérieure (C1), postérieure (C2), latérale d. (C3), dorsale (C4), et ventrale (C5). Échelle: 2 mm. Auteur des photographies: B. Mennecart.

Ordre SQUAMATA Oppel, 1811

REMARQUES

Les lézards sont représentés exclusivement par du matériel vertébral, appartenant à un Anguinae indéterminé. Ces trois vertèbres présacrées (Fig. 21) appartiennent potentiellement au genre *Ophisaurus* Daudin, 1803, sur la base de leurs marges latérales (crêtes sous-centrales) concaves et de la hauteur du canal neural légèrement plus grande que la hauteur du cotyle (Čerňanský *et al.* 2019). *Ophisaurus* était répandu au Miocène en Europe; et il est connu dans de nombreuses localités à travers le continent et est plutôt diversifié (Čerňanský *et al.* 2015, 2019, 2020; Klembara 2015; Čerňanský & Klembara 2017; Klembara & Rummel 2018; Georgalis *et al.* 2017, 2019; Georgalis & Scheyer 2021). Cependant, ce n'était pas le seul Anguinae du Miocène continental. Par conséquent, compte tenu également de la nature incomplète des vertèbres du site « Les Pavés » (Tavers), nous les identifions uniquement comme Anguinae indet., en attendant la découverte de matériel supplémentaire.

Les serpents sont également représentés exclusivement par du matériel vertébral, appartenant à deux taxons, un Natricidae indéterminé et un Colubroidae *Paleoheterodon*

cf. *arcuatus* Rage & Holman, 1984. La vertèbre tronciale MMSL-00.002.0218.81/7 (Fig. 22) appartient à un Natricidae, sur la base de la combinaison de caractéristiques suivantes: légèreté, présence d'hypapophyse, processus parapophysaires courts, arc neural relativement voûté (rapport de voûte *sensu* Georgalis *et al.* 2021b égal à 0,4), les crêtes sous-centrales proéminentes et le long centrum (Szyndlar 1991). Il appartient probablement au genre existant *Natrix* Laurenti, 1768, qui a de toute façon une large répartition dans tout le Miocène d'Europe (Ivanov 2022). Cependant, l'épine neurale endommagée et l'hypapophyse incomplète excluent toute attribution définitive au niveau du genre. Un colubriforme est représenté par quatre vertèbres tronciales (Fig. 23) caractérisées par une épine neurale courte, des processus accessoires prézygapophysaires proéminents, un arc neural voûté (rapport de voûte *sensu* Georgalis *et al.* 2021b compris entre 0,54 et 0,59), une carène hémale proéminente qui s'élargit davantage vers sa partie postérieure et un centre antéro-postérieur relativement court. De telles formes sans hypapophyse dans les vertèbres médianes et postérieures du tronc étaient jusqu'à récemment collectivement traitées comme des « colubriformes » (par exemple: Rage 1984; Szyndlar 1991, 2012; Augé & Rage 2000).

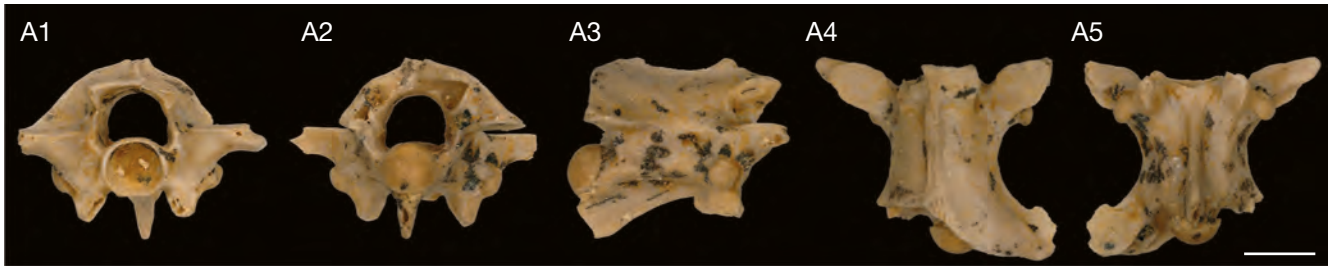


FIG. 22. — Vertèbre troncale de *Natricidae* indet. (MMSL-00.002.0218.81/7) de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): vue antérieure (A1), postérieure (A2), latérale d. (A3), dorsale (A4), et ventrale (A5). Échelle: 2 mm. Auteur des photographies: B. Mennecart.

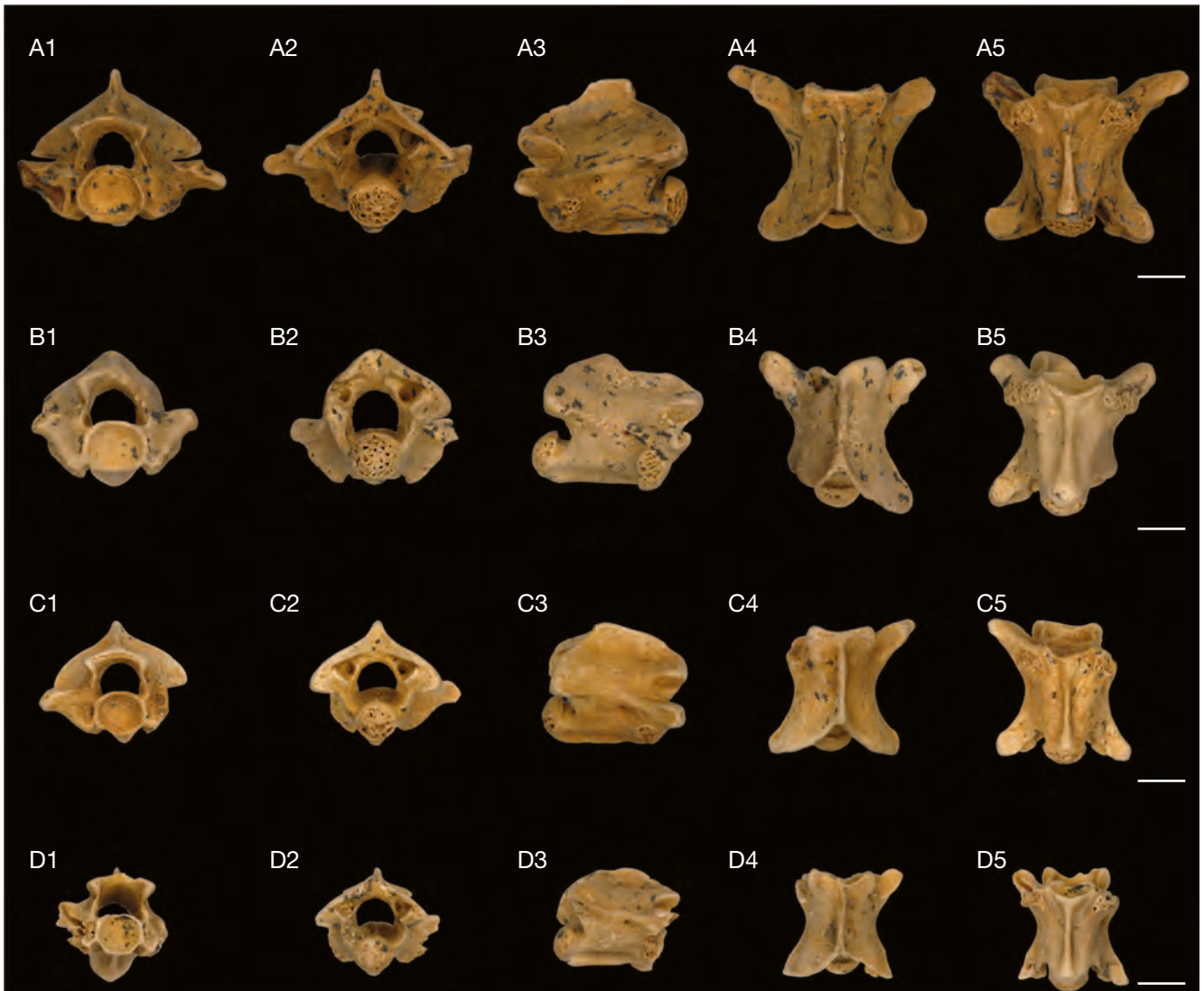


FIG. 23. — Vertèbres troncales de *Paleoheterodon* cf. *arcuatus* de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A**, MMSL-00.002.0218.81/4, en vues: antérieure (A1), postérieure (A2), latérale g. (A3), dorsale (A4), et ventrale (A5); **B**, MMSL-00.002.0218.81/8, en vues: antérieure (B1), postérieure (B2), latérale d. (B3), dorsale (B4), et ventrale (B5); **C**, MMSL-00.002.0218.81/10, en vues: antérieure (C1), postérieure (C2), latérale d. (C3), dorsale (C4), et ventrale (C5); **D**, MMSL-00.002.0218.81/9, en vues: antéroventrale (D1), postérieure (D2), latérale d. (D3), dorsale (D4), et ventrale (D5). Échelles: 2 mm. Auteur des photographies: B. Mennecart.

Cependant, les progrès récents de notre compréhension phylogénique des serpents ont démontré qu'il s'agit d'un assemblage paraphylétique. En tant que telles, les familles des Colubroidae, des Colubridae et des Dipsadidae et la

famille des Elapoidae et des Psammophiidae, qui partagent toutes l'absence d'hypapophyse dans les vertèbres médianes et postérieures du tronc et qui possèdent des archives fossiles européennes, sont en fait éloignées (Georgalis *et al.*



Fig. 24. — Hémimandibule gauche de *Diplocynodon cf. ungeri* (Prangner, 1845): (coll. BG) de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A1**, vue linguale; **A2**, vue externe. Échelle: 5 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

2019; Georgalis & Scheyer 2022; Georgalis & Szyndlar 2022; Ivanov 2022). Parmi celles-ci, les Psammophiidae n'apparaissent en Europe qu'au Messinien (MN13; Georgalis & Szyndlar 2022), de sorte que l'âge MN5 de nos sites paléontologiques, pourrait potentiellement exclure une telle référence sur la base d'une justification stratigraphique. L'attribution de ce matériel aux Colubridae et aux Dipsadidae est difficile à faire sur la base d'un matériel aussi limité, bien que cette dernière famille pourrait être un candidat probable, notamment en raison de la forme de la carène hémale des vertèbres de Tavers. En fait, le matériel de Tavers ressemble beaucoup à *Paleoheterodon arcuatus* Rage & Holman, 1984, connu durant le Miocène Moyen (MN6 et MN7/8) de France (Rage & Holman 1984; Augé & Rage 2000) et peut-être connu dans le Miocène Supérieur (MN13) d'Italie (Villa *et al.* 2021). *Paleoheterodon arcuatus* est censé représenter le seul Dipsadidae connu dans les archives fossiles européennes. *Paleoheterodon arcuatus* et les vertèbres du site « Les Pavés » (Tavers) partagent la carène hémale proéminente et élargie en arrière, l'arc neural voûté, l'épine neurale courte et les facettes articulaires prézygapophysaires allongées (Rage & Holman 1984). Il est supposé que *Paleoheterodon arcuatus* est caractérisé par un zygosphène trilobé (Rage & Holman 1984); cependant, cette structure peut être très variable, soumise à un degré élevé de variation à la fois intracolonnaire (Szyndlar & Georgalis 2023) et ontogénétique (Georgalis & Scheyer 2019). Par conséquent, nous attribuons provisoirement le matériel de Tavers à cette espèce, comme *Paleoheterodon cf. arcuatus* (Fig. 23). Nous soulignons que cette attribution doit être traitée avec prudence et devra éventuellement être réévaluée, car il n'est pas certain que

la forme européenne appartienne effectivement au genre nord-américain *Paleoheterodon* Holman, 1964. Cela dépasse néanmoins le cadre de cet article. De plus, pour les raisons expliquées ci-dessus, le placement au niveau familial de *Paleoheterodon arcuatus* doit également être traité avec prudence, même si des affinités avec les Dipsadidae pourraient effectivement être le cas.

Ordre CROCODYLIA Gmelin, 1789

REMARQUES

Les crocodiliens sont représentés par *Diplocynodon cf. ungeri* (Prangner, 1845). Le dentaire gauche du site « Les Pavés » (Fig. 24) montre les dents 3 et 4 logées dans le même alvéole dentaire (double canine), paramètre principal du genre *Diplocynodon*. La position et la taille relatives des alvéoles de la série dentaire paraissent conformes à celles des dentaires de Bézian à La Romieu dans le Gers (MN4) et Artenay, attribués à l'espèce *styriacus* in Ginsburg & Bulot (1997). En 1974, L. Ginsburg signale une dent de *Diplocynodon styriacus* (Hofmann, 1885) sur le site « Le Bardon » puis réattribué à *Diplocynodon cf. ungeri* (Prangner, 1845) (Martin & Gross 2011). Ce spécimen n'a pas été retrouvé en collection. Il existe quelques spécimens (plaques dermiques et fragment d'un angulaire) de diplocynodontidés conservés dans les collections du MMSL (Annexe 1), pouvant eux-aussi être rattachés à *Diplocynodon cf. ungeri*. Le genre *Diplocynodon*, présent du Paléocène au Pliocène d'Europe (Martin *et al.* 2014), se distingue de genres nord-américains, également eusuchiens Alligatoroidea Gray, 1844 à double canine, par des proportions différentes de la mandibule et du crâne.

Ordre ACCIPITRIFORMES Vieillot, 1816

REMARQUES

Sur le site « Les Pavés » (Tavers), deux phalanges unguéales d'un accipitridé, une complète (Fig. 25A) et une cassée (Fig. 25B), se rapprochent par leur forme de celles de Mauvières (Gagnaison *et al.* 2023) et Contres (Augé *et al.* 2002). La longueur du spécimen conservé au MHNO est très proche de la longueur de la phalange de Mauvières (respectivement 28,8 mm et 30,2 mm). Ces dernières sont toutes deux plus petites que la phalange de Contres (Longueur = 40,3 mm). Le *processus flexorius* comprimé médio-latéralement et allongé proximo-distalement permet d'attribuer les deux spécimens de notre étude au genre *Aquilavus* Lambrecht, 1933, comme ceux de Mauvières et Contres. Ce genre est connu en France depuis l'Éocène par *A. hypogaeus* (Milne-Edwards, 1892) (Mourer-Chauviré 2006). À l'Agénien (MN2), les espèces *A. depredator* (Milne-Edwards, 1871) et *A. priscus* (Milne-Edwards, 1863) sont connues dans les dépôts de St-Gérard-le-Puy (Mather 2021). Le genre *Aquilavus* se retrouve ensuite dans les sables continentaux du site de Mauvières (MN3 ; Gagnaison *et al.* 2023) et dans les faluns de Contres (qui contiennent des faunes remaniées de l'Orléanien (MN3 à MN5 ; Augé *et al.* 2002)). Plusieurs diaphyses d'os longs et creux ont été vues dans les différentes collections (Annexe 1). Malheureusement ces spécimens sont indéterminables et classés en Aves indet. (non Accipitridae Vigors, 1824), mais ils témoignent d'une avifaune sans doute riche et diversifiée.

Classe MAMMALIA Linnaeus, 1758

Ordre EULIPOTYPHLA
Waddell, Okada & Hasegawa, 1999

REMARQUES

Dans la bibliographie, les Eulipotyphla de la FSMO de Tavers sont représentés par quatre formes : un Talpidae (*Talpa* sp.), deux Erinaceidae (*Galerix* sp. et *Galerix aureli-anensis* Ziegler, 1990) (Churin & Lemerez 1984 ; Ginsburg 2000) et le Soricidae *Oligosorex dehmi* (Viret & Zapfe, 1952) mentionné par M. Churin & M. Lemerez en 1984. Lors de la consultation des différentes collections, il est apparu que le matériel de Talpidae est actuellement limité à quelques os plus ou moins bien conservés (Annexe 1). Il est alors plus prudent de signaler la présence de taxons indéterminés de Talpidae. Une molaire inférieure (m1 ou m2 : MMSL-00.0020217/43) de *Galerix* du site « Les Pavés » présente des dimensions (Longueur = 2,7 mm ; Largeur = 1,7 mm) similaires aux spécimens de *Galerix exilis* (Blainville, 1839) des sites espagnols et allemands mentionnés par van den Hoek Ostende & Doukas (2003). Cette molaire possède des cuspides hautes et alignées et sa partie antérieure est étranglée et triangulaire. La morphologie dentaire du spécimen du site « Les Pavés » se rapproche



FIG. 25. — Phalanges distales d'*Aquilavus* sp. de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France) : **A**, (MHNO.PAZ.2011.2.1) ; **B**, (MMSL-00.002.0217/62). Échelle : 1 cm. Auteur des photographies : A. de Perthuis.

donc de la m2 (BSPG 1980 XXVIII 68) du site miocène de Hammerschmiede 3 (Allemagne) attribuée à *Galerix* cf. *exilis* (Prieto *et al.* 2011). Le matériel d'Erinaceidae de la FSMO de Tavers « Les Pavés » peut être attribué à *Galerix exilis*. Dans leur article, Churin & Lemerez (1984) avaient signalé la présence d'*Oligosorex dehmi* à Tavers. Les spécimens identifiés par L. Ginsburg (MNHN) comme *Oligosorex dehmi* n'ont pas été réexaminés dans le cadre de ce travail.

Ordre LAGOMORPHA Brandt, 1855

REMARQUES

Parmi les Lagomorpha, les taxons *Lagopsis penai* Royo, 1928 et *Prolagus oeningensis* (Koenig, 1825) ont été signalés par Ginsburg (2000) sur le site « Les Pavés ». Le matériel consulté au MMSL (Annexe 1) fait ressortir une série composée de dents isolées et de fragments de mâchoires. Les p3 permettent de confirmer à la fois la présence du prolagidé *Prolagus oeningensis* (métaconide relié à l'entoconide ou au protoconide) ; mais aussi celle de l'Ochotonidae *Lagopsis penai* (le métaconide est relativement bien individualisé) (Angelone 2009 ; Augé *et al.* 2002 ; Hordijk 2010).



FIG. 26. — Rodentia de la FSMO (MN5) des sites de «Les Pavés» (A, C) et Le Bardon (B) (Loiret, France) : A, B, *Steneofiber depereti* Mayet, 1908 : A, crâne (moulage; MHNT-993.6.1) en vues : A1, dorsale ; A2, ventrale ; B, hémimandibule gauche avec m3 (MNHN.F.TAV103) en vue occlusale ; C, *Dehmisciurus obtusidens* (Dehm, 1950) du site «Les Pavés» : C, m1 ou m2 gauche (MMSL-00.002.0217/60) en vue occlusale. Échelles : A, B, 1 cm ; C, 0,5 cm. Auteurs des photographies : A, D. Lastu ; B, Adrien de Perthuis ; C, B. Mennecart.

Ordre RODENTIA Bowdich, 1821

REMARQUES

Des restes dentaires du Castoridae *Steneofiber depereti* ont été trouvés sur l'ensemble des sites étudiés (Mayet 1908 ; Ginsburg 2000). En général, les spécimens correspond-

ent à des dents isolées ou des fragments de mâchoires (Fig. 26). Toutes les dents jugales sont sub-hypsodontes à hypsodontes, développant des racines complètes et fermées avec l'âge (Lechner & Böhme 2022). Sur le site «Les Pavés» un crâne presque complet de ce Castoridae a été signalé (Fig. 26A). Sa morphologie générale trapue et oblongue,

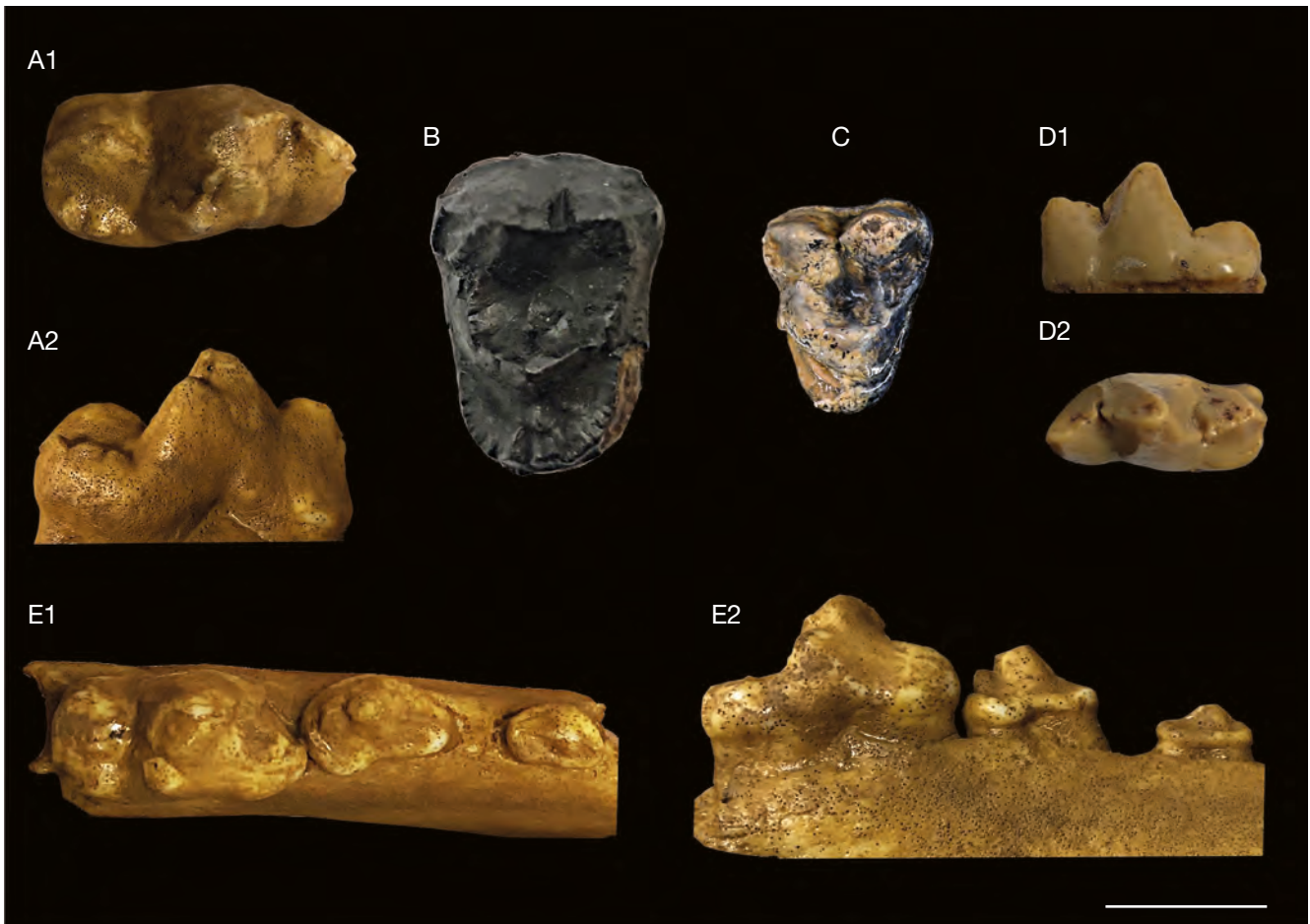


FIG. 27. — Amphicyonidae Trouessart, 1885 de la FSMO (MN5) des sites « Les Pavés » (A, B, D, E) et « Le Bardon » (C) (Loiret, France) : A, B, *Megamphicyon giganteus* (Schinz, 1825) : A, m1 g. (moulage; ULB-TAV-13) ; A1, vue occlusale ; A2, vue linguale ; B, M2 g. (moulage; ULB-TAV-12) en vue occlusale ; C, E, Amphicyonidae indet. : C, M1 d. (MNHN.F.TAV94) en vue occlusale ; E, hémimandibule g. portant p3-4 et m1 (moulage; ULB-TAV-10) ; E1, vue occlusale ; E2, vue linguale ; D, *Thaumastocyon bourgeois* Stehlin & Helbing, 1925, m1 d. (moulage; MHNO.PAZ.0.149) ; D1, vue occlusale ; D2, vue linguale. Échelles : 2 cm. Auteur des photographies : Adrien de Perthuis.

associée à un profil aplati, permet de l'attribuer au matériel d'Artenay (France) ou encore d'Hammerschmiede (Allemagne) (Lechner & Böhme 2022).

Une molaire usée de Sciuridae a été examinée durant la campagne de visites de collections (Fig. 26). Cette molaire inférieure se caractérise par sa grande taille (4,5 × 3,7 mm) et la faible hauteur de la couronne. L'hypoconide n'est pas usé à la différence des autres cuspides et un petit mésocouconide est visible entre le protoconide et l'hypoconide. La dépression entre le mésostylide et l'entoconide est très profonde et bien marquée par l'usure dentaire. À cause de son état d'usure avancé et le manque d'autres spécimens, nous rattachons de façon provisoire cette molaire à l'écureuil géant *Dehmsciurus obtusidens* (Dehm, 1950) grâce à ses grandes dimensions. Cette espèce est rare dans le registre fossile, connue dans six localités au total, avec peu de matériel (Bosma *et al.* 2018). Cependant, il semblerait que le spécimen de Tavers soit encore plus grand que *Dehmsciurus obtusidens*.

Famille HYAINAILOURIDAE Pilgrim, 1932

REMARQUES

Deux spécimens de Hyainailouridae provenant du site « Les Pavés » à Tavers ont été consultés : une m2 d. (Fig. 30A) et une P4 g. (Fig. 30B). La m2 d. a une morphologie typique des Hyaenodonta Van Valen, 1967 avec un protoconide haut et large (Ginsburg 1999). Le tranchant antérieur du protoconide est bien marqué mais court. Son hypoconide est réduit. Sur la partie postérieure, un métaconide discret est semblable à celui de la m2 de Veltheim (Suisse) (Ginsburg 1980). La P4 g. est trapue et massive. Sa base est roulée et usée. Sa pointe principale est large à la base et son apex à section ovale. Le parastyle est petit, orienté antéro-labialement et entouré par un très large cingulum. Un renflement cingulaire est visible sur la partie postérieure de ce spécimen. Ses dimensions sont légèrement plus petites que les spécimens d'Artenay et de Chevilly (Ginsburg 1980). Ces deux spécimens sont typiques de *Hyainailouros sulzeri* Biedermann, 1863 déjà signalé dans l'Orléanien du site « Les Pavés » (Ginsburg 2000).

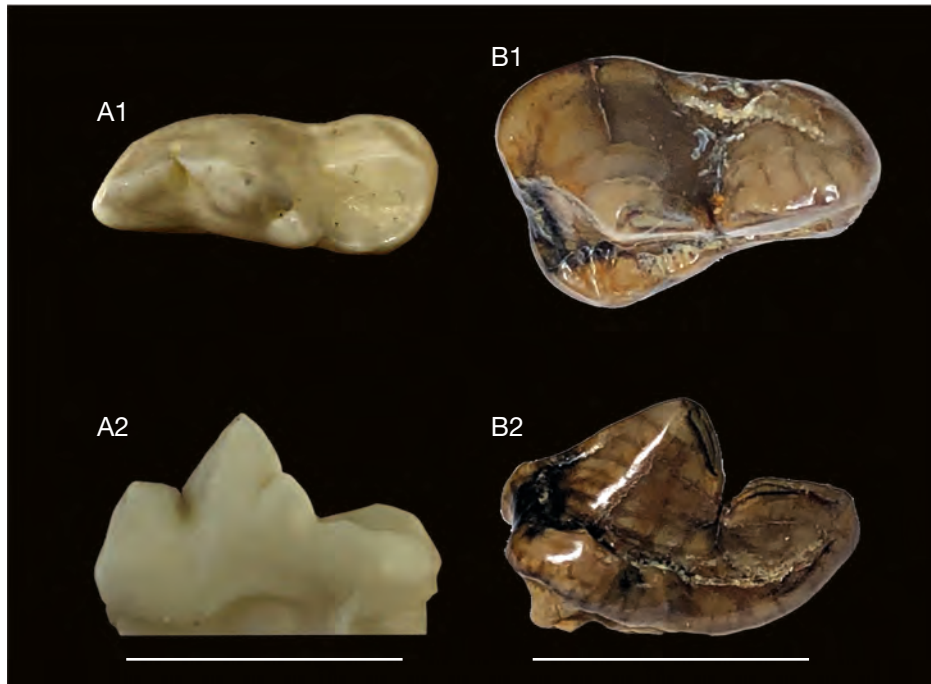


FIG. 28. — Hemicyonidae Frick, 1926 de la FSMO (MN5) du site «Les Pavés» (Loiret, France): **A**, *Plithocyon armagnacensis* Ginsburg, 1955, m1 d. (moulage; ULB-TAV-15); **A1**, vue occlusale; **A2**, vue linguale; **B**, *Hemicyon stehlini* Hürzeler, 1944, P4 g. (MMSL-00.002.0218/59); **B1**, vue occlusale; **B2**, vue linguale. Échelles: 2 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

Ordre CARNIVORA Bowdich, 1821

REMARQUES

Les fossiles d'Amphicyonidae sont rares dans la FSMO. Plusieurs restes dentaires ont été trouvés dans les sites «Les Pavés» (Ginsburg 2000) et «Le Bardon» (Ginsburg 1974). Plusieurs molaires supérieures de très grandes tailles avaient été rapportées à *Amphicyon giganteus* (Schinz, 1825) (Ginsburg 1974). Actuellement, ce taxon a été reclassé sous le nom de *Megamphicyon giganteus* (Fig. 27A, B). Ginsburg (2000) signale ensuite la présence d'*Amphicyon bohemicus* (Schlosser, 1899) sur le site «Les Pavés». La consultation de trois spécimens, une hémimandibule portant p3-4 et m1 (Fig. 27E) ainsi que deux molaires supérieures d'Amphicyonidae (ULB-LM-TAV-11 et MHNO.PAZ.2011.0.1) doivent correspondre au matériel décrit par L. Ginsburg sous le nom d'*Amphicyon bohemicus* aujourd'hui rattaché à *Paludocyon bohemicus* (Solé *et al.* 2022). Même si les molaires ont des dimensions proches de celles d'*Amphicyon major* Blainville, 1841 et de *Paludocyon bohemicus*, la forme plus massive de la m1 d'ULB-LM-TAV-10, les bourrelets postérieurs de la p3 et de la p4 d'ULB-LM-TAV-10 absents chez *Amphicyon major* et *Paludocyon bohemicus* (Morales *et al.* 2021); ainsi que l'état fragmentaire de ULB-LM-TAV-11 et de MHNO.PAZ.2011.0.1 ne permettent pas de les attribuer à une espèce précise d'Amphicyonidae. Il en va de même pour la molaire supérieure du site «Le Bardon» MNHN.F.TAV94 attribuée à *Megamphicyon giganteus* (Ginsburg 1974; Fig. 27C). Les petites dimensions et la morphologie de cette dent correspondent à une autre forme d'Amphicyonidae (dont la morphologie triangulaire de la vue occlusale rappelle celle du genre *Ysengrinia* Ginsburg, 1965) qui reste pour le moment

indéterminée à cause de son état général trop fragmentaire. Les Amphicyonidae de la FSMO de Beaugency, Tavers et Le Bardon sont donc représentés par trois formes: *Megamphicyon giganteus*, au moins un Amphicyonidae indéterminé et *Thaumastocyon bourgeoisi* Stehlin & Helbing, 1925 (Fig. 27D). Les Hemicyoninae sont représentés par *Hemicyon stehlini* Hürzeler, 1944 (Fig. 28B) et *Plithocyon armagnacensis* Ginsburg, 1955 (Fig. 28A). Des restes dentaires d'*Hemicyon stehlini* provenant de la FSMO de Tavers avaient été cités (Ginsburg & Morales 1998) mais n'ont pas été révisés dans notre étude. Une m1 (ULB-LM-TAV-15) présente un sillon talonidien rejeté lingualement. L'entoconide et l'entoconulide sont bien différenciés sur la muraille interne du talonide à parois hautes (Fig. 28A). Cette m1 peut être rapportée au genre *Plithocyon* (Ginsburg 1955). Ses dimensions (Longueur = 27,0 mm; Largeur = 11,9 mm) permettent de l'attribuer à la petite forme *Plithocyon armagnacensis* également présente à Sansan (Gers) (Ginsburg & Morales 1998). *Plithocyon armagnacensis* est déjà connu, sous la forme de fossiles remaniés dans les faluns marins langhiens, en Anjou-Touraine (Ginsburg 2001). Le matériel attribué à *Potamotherium miocenicum* (Peters, 1868) par L. Ginsburg (1975) a été revu lors des visites de collections. Il s'agit d'une canine isolée (MNHN.F.TAV92) dont l'émail est finement strié. Par manque de caractère diagnostique sur ce spécimen, il est préférable de l'attribuer à une forme indéterminée de Mustelidae. En 2000, L. Ginsburg avait signalé la présence de *Martes burdigaliensis* Beaumont, 1974 dans le site «Les Pavés». Deux autres espèces de *Martes*, *M. muncki* Roger, 1900 et *M. sainjoni* (Mayet, 1908), sont présentes sur la période MN4-5 (Ginsburg 2001; 2002). En attendant de revoir ce matériel, nous laisserons *Martes burdigaliensis* Beaumont, 1974 dans la

liste taxonomique de notre étude. Une petite m1 usée de viveridé (MMSL-00.002.2018/18/A) présente des cuspidés hautes ainsi qu'un talonide résiduel dont le contour en vue occlusale semble former un demi-cercle (Longueur = 8,0 mm; Largeur = 5,5 mm). Ces caractères dentaires font penser au genre *Semigenetta* (Kargopoulos *et al.* 2021), mais le mauvais état général de cette m1 ne permet pas de l'attester et ce fossile est ici rapporté à ?*Semigenetta* sp. L'espèce *Semigenetta repelini* Helbing, 1927 a déjà été mentionnée dans les formations continentales de l'Orléanien du BSMNOF (Ginsburg 2001, 2002) et pourrait peut-être correspondre au spécimen de Tavers. Une grande canine très aplatie (Longueur de la couronne > 46,0 mm; Largeur à la base de la couronne > 16,0 mm; épaisseur maximale = 7,0 mm) triangulaire et finement crénelée est présente dans la collection privée FM (site « Les Pavés»). Ce spécimen se rapprochant de la canine provenant d'Artenay (MNHN.F.AR2427; Heizmann *et al.* 1980; Morlo 2006), est attribué au Barbourofelidae *Prosansanosmilus peregrinus* Heizmann, Ginsburg & Bulot, 1980.

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille EQUIDAE Gray, 1821

REMARQUES

Alberdi *et al.* (2004) ont déjà intégré les fossiles d'Equidae des sites de Beaugency et de Tavers dans leur travail de synthèse sur *Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825). Les spécimens additionnels sont ici représentés principalement par des dents isolées et des fragments de mandibules (Fig. 31). Le crâne (coll. BG; Fig. 15) du site « Les Pavés » a lui aussi été décrit dans cette étude spécifique à *Anchitherium aurelianense* et présente une préservation en 3D (Fig. 15; Alberdi *et al.* 2004).

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

REMARQUES

Une hémimandibule droite de grande taille portant m1-3 (Fig. 32) peut être rapportée à *Brachypotherium* Roger, 1904, un Rhinocerotidae très trapu apparenté aux Teleoceratina Hay, 1902 (Sizov *et al.* 2024). La grande taille des dents et surtout le sillon ectolophide très peu marqué sur les molaires confirment cette identification (Antoine *et al.* 2000). Le cingulum labial des molaires est presque continu et le lingual est absent. Le ramus mandibulaire est globalement vertical, le sillon lingual du corpus de la mandibule est absent, la base ventrale du corpus est rectiligne et le *foramen mandibulare* est situé au-dessus de la ligne marquée par le collet. Tous ces caractères se retrouvent chez *Brachypotherium brachypus* d'après Antoine (2002) et l'aspect général de la mandibule est très similaire à celle provenant de Pontlevoy-Thenay et illustrée par Cerdeño (1993: pl. V, fig. 12). Une autre hémimandibule gauche (Fig. 34) préserve la rangée dentaire complète p2-m3. La p2 est légèrement brisée mésialement, et la dp1 est absente. Le *corpus mandibulae* est assez bas, sa base ventrale est rectiligne et le bord postérieur de la symphyse semble atteindre le niveau

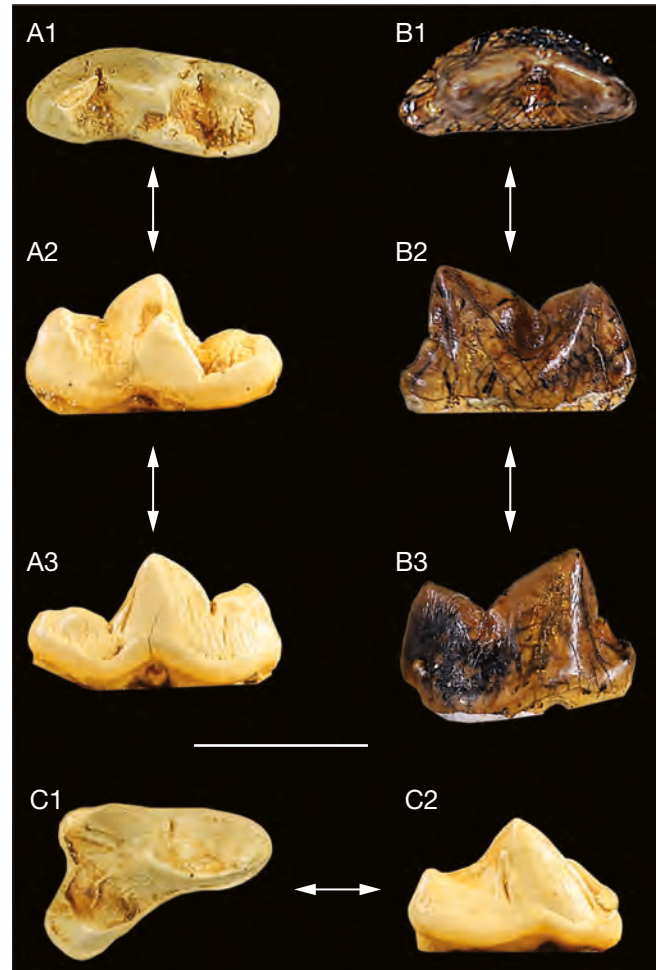


Fig. 29. — Carnivora de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A, C**, *Trochictis carbonaria* Meyer, 1842: **A**, m1 d. (moulage, MNHN.F.TAVM5071); **A1**, vue occlusale; **A2**, vue linguale; **A3**, vue jugale; **C**, P4 g. (moulage, MNHN.F.TAVM5070); **C1**, vue occlusale; **C2**, vue jugale; **B**, *Pseudaelurus romieviensis* Roman & Viret, 1934, m1 g. (MNHN.F.TAVM169); **B1**, vue occlusale; **B2**, vue linguale; **B3**, vue jugale. Échelle: 1 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

de p2. Le *foramen mandibulare* est situé en-dessous de la ligne marquée par le collet et le *foramen mentale* est situé sous p3. Le ramus est incliné vers l'avant. Le cingulum labial est présent principalement sous le parolophide des molaires, et le sillon ectolophide est bien marqué. Le cingulum lingual est présent sur les prémolaires. La vallée postérieure de p2 est fermée. L'hypolophide des molaires est oblique. Tous ces caractères sont ceux de *Prosantorhinus douvillei* (Osborn, 1900) d'après Antoine (2002), et nous attribuons donc cette mandibule (Fig. 34) à cette espèce, ainsi qu'une molaire inférieure gauche isolée (Fig. 33E). *Prosantorhinus douvillei* est un autre représentant des Teleoceratina dont l'holotype (MNHN.F.TAV82) provient d'une sablière non identifiée à Beaugency (Mayet 1908). Ce Rhinocerotidae est aussi connu dans les localités proches géographiquement de Beaugency, Tavers, Le Bardou: Chevilly, Chilleurs-aux-Bois, Neuville-aux-Bois, Baigneaux-en-Beauce et Pontlevoy (Heissig 2017). Le spécimen MMSL-00.002.4008 (Fig. 33F) est probablement une P2, en raison

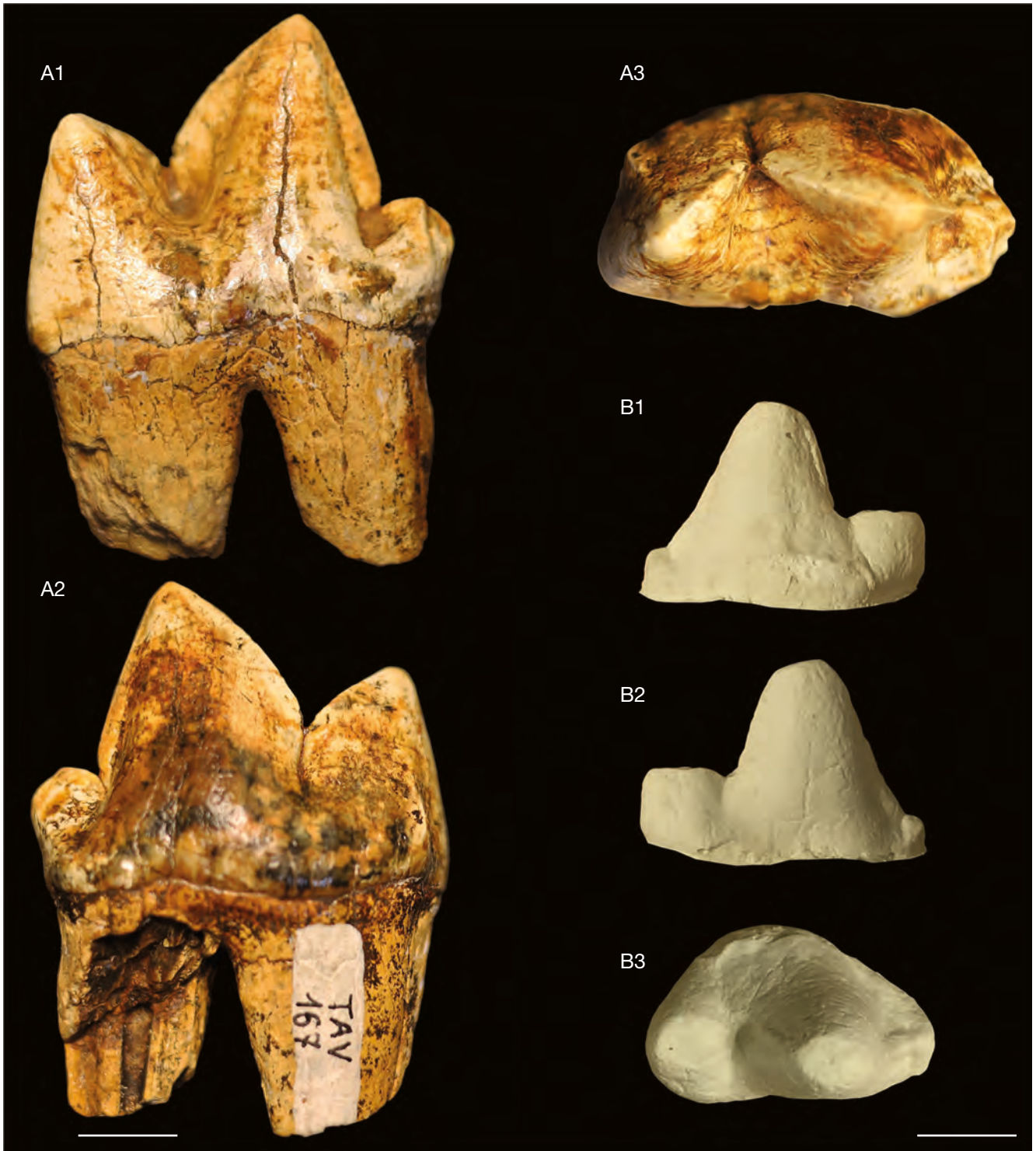


FIG. 30. — *Hyainailouros sulzeri* Biedermann, 1863 de la FSMO (MN5) du site «Les Pavés» (Loiret, France): **A**, m2 d. (MNHN.F.TAV167); **A1**, vue linguale; **A2**, vue externe; **A3**, vue occlusale; **B**, P4 g. (moulage; ULB-TAV-8); **B1**, vue linguale; **B2**, vue externe; **B3**, vue occlusale. Échelles: 1 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis).

de son protolophe légèrement plus court que le métalophe. Le pli du paracône est faible. Le protocône et l'hypocône sont connectés par un pont lingual très étroit. Le cingulum lingual est absent sous le protocône. Il n'y a pas d'antécrochet. Ces caractères nous permettent d'attribuer provisoirement cette

dent à ?*Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1836). Cette espèce est également répertoriée à Pontlevoy et avait été supposée à Beaugency (sans localisation précise; Mayet, 1908). Toutefois, l'absence de crista, crochet ou médifossette pourrait également indiquer qu'il s'agit d'une potentielle variation de



Fig. 31. — Hémimandibule g. d'*Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1825), portant p2-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.100), de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A1**, vue linguale; **A2**, vue occlusale; **A3**, vue externe. Échelles: 5 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

Brachypotherium brachypus. Trois autres P2 isolées (deux droite et une gauche; ULB-LM-TAV-1, TAV-2 et TAV-3) présentent un cingulum lingual, des crochets et crista ne formant pas de médifossette, et un parastyle court qui suggèrent la présence de *Plesiaceratherium lumiarensis*. Le protocône et l'hypocône des prémolaires sont également reliés par un pont lingual, tout comme sur l'holotype décrit et illustré par Antunes & Ginsburg (1983). Nous attribuons également à ce taxon une M3 gauche (Fig. 33B), identifiable par la présence d'un crochet et l'absence de cingulum lingual. Ses dimensions sont également très similaires à celles de l'holotype de cette espèce provenant de Quinta das Pedreiras (Portugal; Antunes et Ginsburg, 1983).

Un maxillaire gauche portant P1-M2 (Fig. 33A) montrant un crochet toujours présent sur P2-4 et M1, un cingulum lingual continu sur P2-4 et une postfossette étroite, une médifossette sur P2-4, et une crista absente sur les molaires, devrait en revanche être attribué à *Plesiaceratherium mirallesi* (Crusafont, Villalta & Truyols, 1955), également figuré par Antoine (2002). Bien que très proche de *P. fahlbuschi* Heissig, 1972, il diffère par son métalophe plus oblique sur les prémolaires (Peter 2002: pl. 8, fig. 1). Il diffère de *P. platyodon* Mermier, 1895 par le protocône et hypocône séparés sur P2-4 (Mermier 1896). Il diffère également de *P. balkanicum* Becker & Tissier, 2019 et *P. aquitanicum* (Répelin, 1917) par son protolophe



FIG. 32. — Hémimandibule droite de *Brachytherium brachypus* (Lartet, 1837), portant m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.71), de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A1**, vue labiale; **A2**, vue occlusale; **A3**, vue linguale. Échelles: 10 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

connecté à l'ectolophe sur P2 (Becker & Tissier 2020) et de *P. lumiarense* Antunes & Ginsburg, 1983 par la présence de profondes médifossettes sur P2-4 (Antunes & Ginsburg 1983).

Plesiaceratherium mirallesi est connu en France et en Allemagne de MN4 à MN5 (Antoine *et al.* 2000). Enfin, un dernier Rhinocerotidae appartenant à la lignée des Elasmotheriinae

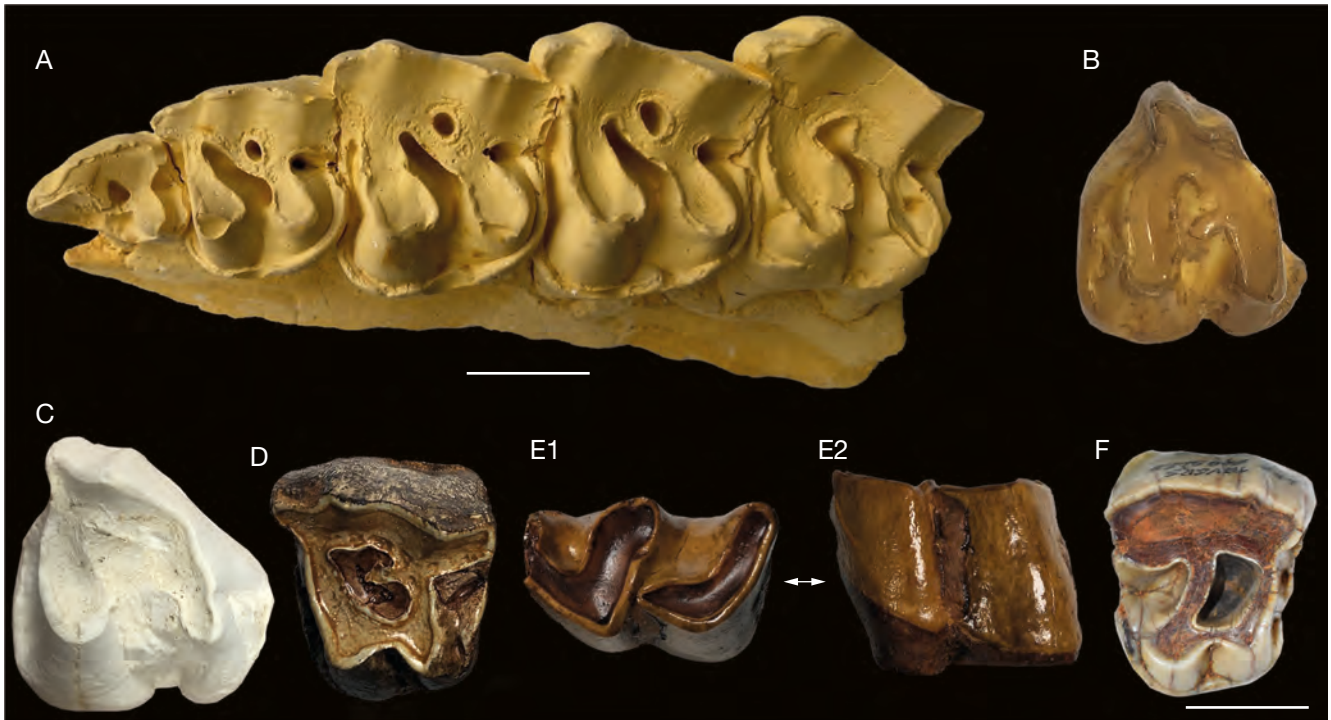


FIG. 33. — Rhinocerotidae Gray, 1821 de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A, B**, *Plesiaceratherium mirallesi* (Crusafont, Villalta & Truyols, 1955); **A**, maxillaire g. portant P1-4 et M1 (moulage; MdS-2012 étude 92); **B**, M3 g. (moulage; ULB-TAV-18); **C, D**, *Hispanotherium matritense* (de Prado, 1864); **C**, M3 g. (moulage; ULB-TAV-17); **D**, P4 g. (moulage; MHNO.PAZ.2011.0.107); **E**, *Prosantorhinus douvillei* (Osborn, 1900), m1 g. (moulage; MHNO.PAZ.Rh01); **E1**, vue occlusale; **E2**, vue externe; **F**, *?Hoploaceratherium tetractylum* (Lartet, 1836), P2 d. (MMSL-00.002.4008). Échelle: 2 cm. Auteurs des photographies: A, J.-C. Gagnaison; B-F, Adrien de Perthuis.

est présent sur le site « Les Pavés »: *Hispanotherium matritense* (De Prado, 1864). Deux dents sont attribuables à ce taxon: une P4 gauche (Fig. 33D) et une M3 gauche (Fig. 33C). Ces deux dents sont de grande taille, et de dimensions très proches de celles indiquées par Antunes & Ginsburg (1983) pour ce taxon. La P4 est caractérisée par une muraille linguale entre le protocône et l'hypocône, munie d'un profond sillon lingual. Un crochet légèrement digité est présent sur le métalophe. L'ectolophe est haut et le pli du paracône faible. La médifossette est absente. Le cingulum lingual est absent. Le cément semble présent dans la vallée médiane et la postfossette. Cette combinaison de caractères (médifossette absente, crochet digité, cingulum lingual absent et antécrochet absent) est diagnostique de l'espèce *Hispanotherium matritense* d'après Antoine *et al.* (2002: tab. 1). La M3 peut également être attribuée à ce taxon en raison de sa forme quadrangulaire, de la présence d'un profond sillon sur l'éctométalophe, et de la présence d'un crochet. Du cément semble également remplir la vallée médiane. Ses dimensions sont quasiment identiques au spécimen MNHN.F.TAV195 décrit par Antunes et Ginsburg (1983). La présence de cette espèce sur le site « Les Pavés » (Tavers, Loiret) permet donc de documenter la seconde occurrence de ce taxon en France, connu jusqu'alors uniquement sur le site de Hommes en Indre-et-Loire (Ginsburg *et al.* 1987). À propos de *Iberotherium rexmanueli* (Antunes & Ginsburg, 1983), aucun nouveau fossile n'a été observé. Seuls les spécimens conservés dans les collections du MNHN sont connus pour le site « Les Pavés » (Ginsburg *et al.* 1987).

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1841

Famille SUIDAE Gray, 1821

Trois différents taxons de Suidae sont signalés au sein de la FSMO de Tavers « Les Pavés » (*Bunolistriodon lockharti* (Pomel, 1848), *Aureliachoerus minus* (Golpe-Posse, 1972), *Hyotherium soemmeringii* Meyer, 1834; Ginsburg 2000); ainsi que sur le site « Le Bardon » (*Hyotherium soemmeringii*; Fig. 35D; Ginsburg 1974). Ce matériel n'est représenté que par quelques dents isolées et par une hémimandibule de *Bunolistriodon lockharti* (Fig. 35A). Une M3 (Fig. 35E) présente des cuspidés très mamelonnées et resserrées. Son talon est ouvert, bien développé et large. Même si le spécimen ULB-LM-TAV-19 est usé, les deux cuspidés antérieures sont massives, cylindriques et indépendantes. Les cuspidés postérieures sont réduites et compactées entre elles. Une cuspidé accessoire est visible en position médiane. Le bourrelet externe est massif sur la partie antérieure, puis il diminue progressivement jusqu'à s'effacer au niveau du talon. Cette molaire a une structure simple et peut être attribuée au genre *Conohyus* Pilgrim, 1926, qui possède une série dentaire typique des Suidae primitifs (van der Made 1989). Les molaires de *Conohyus* et de *Parachleuastochoerus* Golpe-Posse, 1972 ont des morphologies similaires. Pour asseoir notre détermination, il faudrait ultérieurement rajouter du matériel supplémentaire dont des prémolaires supérieures qui sont plus diagnostiques (Pickford 2012). Un autre spécimen (Fig. 35C) du site « Les Pavés » correspond à une m3 d'une petite forme de Suidae (Longueur = 16,2 mm; Largeur



FIG. 34. — Hémimandibule gauche de *Prosantorhinus douvillei* (Osborn, 1900), portant p2-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.102) de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France): **A1**, vue linguale; **A2**, vue labiale; **A3**, vue occlusale. Échelles: 5 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.



FIG. 35. — Suidae Gray, 1821 de la FSMO (MN5) des sites « Les Pavés » (A-C, E) et « Le Bardon » (D) (Loiret, France): A, B, *Bunolistriodon lockharti* (Pomel, 1848); A, hémimandibule d. portant p3-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.7); A1, vue externe; A2, vue occlusale; A3, vue linguale; B, M3 g. (moulage; ULB-TAV-21); C, *Albanohyus* sp., m3 d. (moulage; ULB-TAV-20); D, *Hyotherium soemmeringii* Meyer, 1834, m3 d. (MNHN.F.TAV95); E, *Conohyus* sp., M3 g. (moulage; ULB-TAV-19). Échelles: A, 5 cm; B-E, 1 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

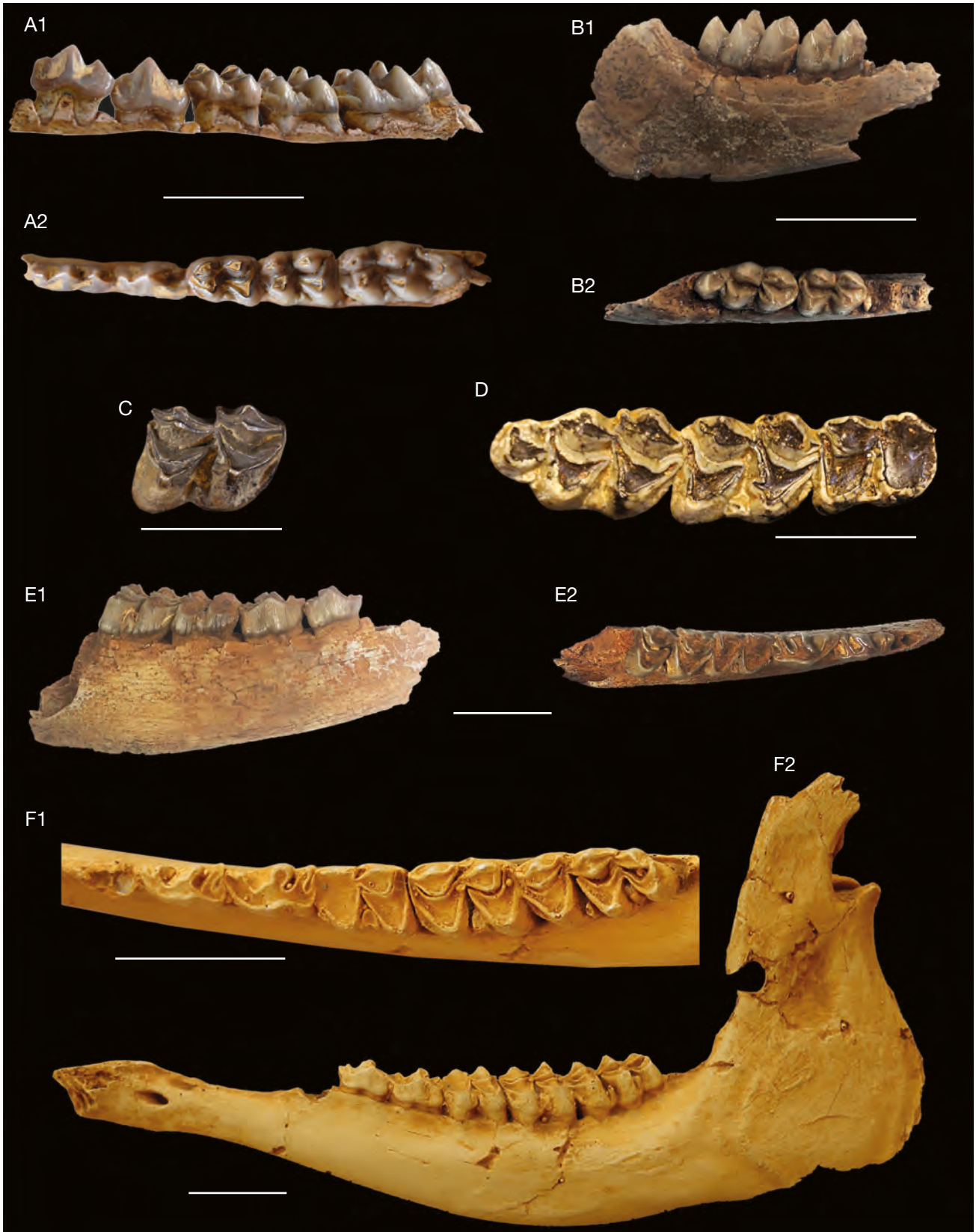


FIG. 36. — Ruminantia Scopoli, 1777 de la FSMO (MN5) des sites « Les Pavés » (A, B, E), « Le Bardon » (C, D) et « Les Caves » (F) (Loiret, France) : A, *Dorcatherium crassum* Lartet, 1851, hémimandibule g. portant p3-4 et m1-3 (MMSL-00.002.4443) ; A1, vue externe ; A2, vue occlusale ; B, *Dorcatherium guntianum* Meyer, 1847, hémimandibule d. portant m2-3 (MHNO.PAZ.2011.0.6) ; B1, vue externe ; B2, vue occlusale ; C, D, *Palaeomeryx kaupi* Meyer, 1834 ; C, vue occlusale de m1 ou m2 d. (MNHN.F.TAV13) ; D, vue occlusale d'une rangée dentaire inférieure d. portant m1-3 (MNHN.F.TAV97) ; E, F, *Amphimoschus ponteleviensis* Bourgeois, 1873 ; E, hémimandibule d. portant p3-4 et m1-2 (MHNO.PAZ.2011.0.147) ; E1, vue externe ; E2, vue occlusale ; F, hémimandibule g. portant p3-4 et m1-3 (moulage ; MNHN.F.TAVM4961) ; F1, vue occlusale ; F2, vue externe. Échelles : 2 cm. Auteurs des photographies : A, B. Mennecart ; B-F, Adrien de Perthuis.

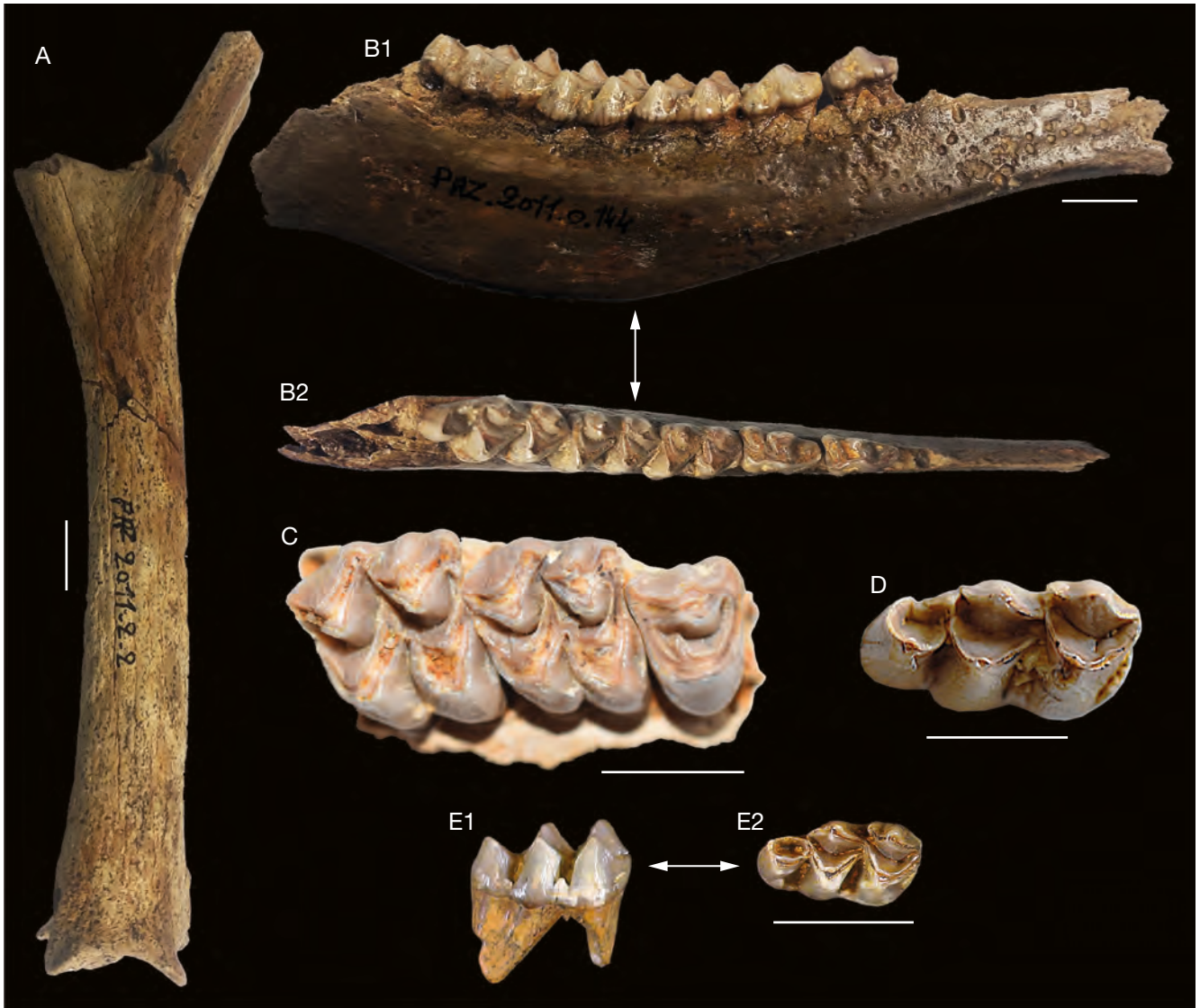


FIG. 37. — Cervidae Goldfuss, 1820 de la FSMO (MN5) des sites «Les Pavés» (A-D) et «Le Bardon» (E) (Loiret, France): A-C, *Procervulus dichotomus* Gervais, 1859; A, bois g. ou d. (MHNO.PAZ.2011.2.2); B, hémimandibule d. portant p3-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.144); B1, vue extérieure; B2, vue occlusale; C, maxillaire d. portant P4 et M1-2 (MMSL-00.002.0217/23); D, *Dicrocerus elegans* Lartet, 1851, m3 d. (MMSL-00.002.0217/42); E, *Lagomeryx parvulus* Roger, 1904, m3 d. (MNHN.F.TAV89); E1, vue externe; E2, vue occlusale. Échelles: 1 cm. Auteurs des photographies: A, B, D, E, Adrien de Perthuis; C, B. Mennecart.

= 8,2 mm). Sa forme est allongée et ses cuspides sont simples et alignées. Son talonide est très prononcé et forme un demi-cercle en vue occlusale. Les caractères de ULB-LM-TAV-20 suggèrent le genre *Albanohyus* Ginsburg, 1974 de La-Grive-Saint-Alban (France; van der Made 1996).

Sous-Ordre RUMINANTIA Scopoli, 1777

Notre méconnaissance des espèces de Ruminantia fossiles durant l'Optimum climatique du Miocène Moyen est largement en lien avec la rareté des restes crâniens connus. La communauté des mammifères de Beaugency, Tavers et Le Bardon est riche, diversifiée et permet une meilleure compréhension de la systématique de ces Ruminantia. L'ensemble de ces Ruminantia fera l'objet d'une étude spécifique, des éléments anatomiques

inédits ayant été découverts. L. Ginsburg (2000) a proposé une liste des Ruminantia des sites de Tavers et Beaugency sans pour autant les décrire ou les figurer. Nous la réactualisons ici à la lueur de spécimens déposés en collections publiques. La majorité des spécimens est représentée par des restes de dentaires avec des dents associées. À l'exception du Palaeomerycidae *Palaeomeryx kaupi* Meyer, 1834 dont la synonymie a été actualisée et du petit Ruminantia ici réattribué à la famille des Moschidae, l'ensemble des Ruminantia trouvés sur le site «Les Pavés» est commun à celui proposé dans la liste faunique des sites de Tavers et Beaugency par Ginsburg (2000). Les Tragulidae sont relativement communs sur le site «Les Pavés» (Tavers). Ils se distinguent des autres Ruminantia grâce à la structure en «M» des molaires inférieures (formé par la combinaison du pli *Tragululus* Pallas, 1779 et du pli *Dorcatherium* Kaup, 1833), typique de la famille (Fig. 36;

Gentry *et al.* 1999; Métails *et al.* 2001; Mennecart *et al.* 2011, 2021a; Rössner 2007). Au cours du Miocène, les espèces de Tragulidae européennes sont toutes regroupées au sein du genre *Dorcatherium*, même si un consensus grandissant s'accorde pour constater la polyphylie de ce genre (Rössner & Heissig 2013; Sánchez *et al.* 2015, 2022). Les espèces européennes de Tragulidae se distinguent entre elles par la combinaison de la morphologie dentaire (bunoslélénodonte *versus* sélénodonte) et de la taille de leurs dents (e.g. Aiglstorfer *et al.* 2014; Morales *et al.* 2012; Rössner 2007; Rössner & Heissig 2013). Sur les sites de Beaugency, Tavers et Le Bardon, deux formes sont présentes et se distinguent par leur morphologie dentaire et leur taille. Ainsi, les spécimens relativement petits avec une denture sélénodonte se rapprochent de l'espèce *Dorcatherium guntianum* (Fig. 36; Aiglstorfer *et al.* 2014). Légèrement plus gros et plus bunomorphes, les autres spécimens de Tragulidae sont attribués à *Dorcatherium crassum* Lartet 1851 (Fig. 36; Mennecart *et al.* 2018). Un très large Ruminantia, représenté par quelques rares dents, est attribué à un Palaeomerycidae (Fig. 36C, D). Gagnaison (2020: fig. 5) a illustré une mandibule en place sur le site de Tavers « Les Pavés » découverte lors des fouilles systématiques réalisées par le MHNO en 2011. Gagnaison (2020) propose une identification à *Palaeomeryx bojani* Meyer, 1834, confirmant ainsi l'attribution proposée par Ginsburg (2000) à la sous-espèce *Palaeomeryx bojani bojani*. Cependant, nous suivons ici l'opinion de Ginsburg (1985) et Astibia (2012) attestant que la proximité morphologique et de taille des espèces sympatriques *Palaeomeryx kaupi* et *Palaeomeryx bojani* ne représente qu'une variation de taille au sein d'une population pouvant être liée à du dimorphisme sexuel. C'est également le cas de *Palaeomeryx lathanicus* Ginsburg, 1985, synonymisé en *Palaeomeryx kaupi* (Gentry *et al.* 1999). Malheureusement, ce spécimen découvert lors des fouilles du MHNO n'est aujourd'hui plus localisé en collections. Néanmoins, deux spécimens (MNHN.F.TAV13 et MNHN.F.TAV97; Fig. 36C-D) confirment la présence de *Palaeomeryx kaupi* du fait de leur morphologie dentaire (présence d'un pli *Palaeomeryx* marqué, de stylides proéminents, d'une couronne relativement basse et de cuspides bulbeuses) et de leur grande taille. Deux espèces de Cervidae sont représentées par des appendices crâniens. La première, très abondante, possède un appendice crânien formant une fourche unique avec une bifurcation simple (Fig. 37). Les pointes sont de même taille, petites et aucune meule n'est visible à la base du bois. Ces caractéristiques sont typiques des Cervidae Procervulinae. Le pédoncule est rectiligne avec peu d'ornementations excluant une attribution à *Heteroprox eggeri* Rössner, 2010, mais correspondant en forme et en taille à *Procervulus dichotomus* (Gervais, 1849) (Rössner 1995; Azanza 2000). La seconde espèce de Cervidae possède des pivots orientés postérieurement, alors que les Procervulinae ont leurs pivots verticaux à l'aplomb de leur orbite (Fig. 37A; Rössner 1995; Gentry *et al.* 1999). Ces pivots appartiennent donc à des Cervidae plus dérivés que *Procervulus*. Ginsburg (2000) mentionne la présence de *Dicrocerus elegans parviceros* Ginsburg, 1967 à Tavers et à Beaugency, qui est confirmé ici en tant que *Dicrocerus elegans*. Des restes dentaires confirment la présence de ces deux Cervi-

dae. *Dicrocerus* est plus dérivé, avec une couronne plus haute, des cuspides plus sélénodontes et des stylides plus développés que chez les spécimens attribués à *Procervulus* (Fig. 37). Un troisième Cervidae de très petite taille (m3: 10,9 × 5,5 mm; Fig. 37E) possède un pli *Palaeomeryx* faiblement marqué, des conides labiaux relativement globuleux et des stylides bien développés. Le troisième lobe de la m3 est complètement fermé par une postentoconulidocristide. Sur une mandibule dans la collection BG, nous avons observé l'absence de la p1 et l'étranglement des autres prémolaires. La p4 est très simplifiée au niveau lingual avec seulement un conide mésolingual et pas de crêtes associées. La simplicité des prémolaires exclut une attribution à un Bovoidae (Aiglstorfer *et al.* 2023). Le spécimen est dans la gamme de taille de *Lagomeryx parvulus* Roger, 1904 et de *Pomelomeryx gracilis* (Pomel, 1853), plus grand que *Lagomeryx pumilo* Roger, 1898 et plus petit que *Lagomeryx ruetimeyeri* Thenius, 1948 et *Pomelomeryx boulangeri* (Pomel, 1853) (Rössner 2010). Néanmoins, cette m3 est plus complexe que chez *P. boulangeri*, nous permettant de proposer une attribution à *Lagomeryx parvulus* (Rössner & Rummel 2001; Rössner 2010). Un Ruminantia abondant de taille intermédiaire se caractérise par l'absence d'une postprotocristide externe (et d'un pli *Palaeomeryx*), un entoconulide développé sur la m3 et un ectostylide en colonnette sur les molaires inférieures (Fig. 37). La combinaison de ces caractéristiques correspond à la diagnose du genre *Amphimoschus* (Mennecart *et al.* 2021a). Deux espèces sont actuellement valides, l'europpéenne *Amphimoschus ponteleviensis* Bourgeois, 1873 et l'asiatique *Amphimoschus xishuiensis* Li, Mennecart, Aiglstorfer, Ni, Li & Deng, 2021 (Mennecart *et al.* 2021b; Li *et al.* 2022). Les spécimens correspondent en taille et forme à *Amphimoschus ponteleviensis*. Des spécimens relativement rares et de très petite taille étaient attribués à *Lagomeryx ruetimeyeri* (Ginsburg 1974) ou *Lagomeryx minimus* (Toula, 1884) (Ginsburg 2000), mais ces deux espèces sont synonymes, seul *Lagomeryx ruetimeyeri* étant valide (Rössner 1997). Cependant, les dents présentent des cuspides légèrement compressées labio-lingualement (Fig. 37E) étant plus en accord avec un Moschidae qu'un Cervidae (Aiglstorfer *et al.* 2023). Nous réattribuons donc ces spécimens à un Moschidae indéterminé.

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Les fossiles de Proboscidea sont très nombreux dans la FSMO de Tavers, Beaugency et Le Bardon (Annexe 1). Trois formes ont été signalées et revues en collections: *Prodeinotherium bavaricum* (Fig. 38), *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) (Figs 39; 40) et *Zygodon turicensis* (Schinz, 1824). Dès le XIX^{ème} siècle, de nombreux restes de Deinotheriidae ont été mentionnés à Beaugency et à Tavers et attribués au genre *Deinotherium* Meyer, 1831 par Lockhart (1854). Ginsburg (1974) les a mentionnés sous le nom de *Deinotherium cuvieri* Kaup, 1832; puis en 2000 sous le nom de *Deinotherium bavaricum* Meyer, 1831. Ces deux noms ont depuis été mis en synonymie avec *Prodeinotherium bavaricum* (Huttunen 2002). Ensuite,



FIG. 38. — *Prodeinotherium bavaricum* (Meyer, 1831) de la FSMO (MN5) du site « Les Pavés » (Loiret, France) : **A**, hémimandibule g. portant m1-3 (moulage; MdS-2012 étude 83); **A1**, vue linguale; **A2**, vue occlusale; **B**, M1 g. (MHNO.PAZ.2011.0.42); **C**, P3 g. (MHNO.PAZ.2011.0.50); **D**, m3 g. (MdS-M1133_2012.0.736). Échelles : A, 10 cm; B-D, 2 cm. Auteurs des photographies : A, D, Cyril Gagnaison; B, C, Adrien de Perthuis.

Tassy (2014) a fait une mise à jour sur l'odontologie de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). Il en ressort un constat morphologique de la série dentaire distinguant les

molaires subtapiroïdes de *Gomphotherium subtapiroideum* des molaires bunodontes de *Gomphotherium angustidens* dont l'organisation des conules des molaires est différente



FIG. 39. — Mandibule (MHNO.PAZ.2016.0.3.78) de *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) du même individu que les spécimens de la Figure 40, de la FSMO (MN5) de Tavers, site inconnu (Loiret, France): **A1**, vue occlusale générale; **A2**, vue occlusale détaillée de la série m2-3 d.; **A3**, vue latérale de l'hémimandibule d. Échelles: 10 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

(Tassy 2014). La bunolophodontie des molaires est peu marquée chez *Gomphotherium subtapiroideum*. Leurs conules principaux sont massifs, étroits et écrasés transversalement (Figs 39 ; 40). Les conules centraux sont réduits et peu marqués. Ils n'obturent pas la moitié antérieure des interlophes

et leur usure dessine une forme lancéolée voire losangique (Tassy & Göhlich 2012). Les P4 sont plus quadrangulaires et le conule central moins individualisé que chez *G. angustidens* (Cuvier, 1817) (Göhlich 2010). Ces deux espèces de *Gomphotherium*, dont la morphologie dentaire est proche,



FIG. 40. — Maxillaires de *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) du même individu que le spécimen de la Figure 39, de la FSMO de Tavers, site inconnu (Loiret, France): **A**, maxillaire d. portant M2-3 (MHNO.PAZ.2016.0.3.79); **B**, maxillaire g. portant M2-3 (MHNO.PAZ.2016.0.3.80). Échelle: 10 cm. Auteur des photographies: Adrien de Perthuis.

ont souvent été confondues par les différents auteurs (Tassy 2014). La majorité du matériel européen de gomphothères de l'Orléanien supérieur (MN5) doit être attribué à *Gomphotherium subtapiroideum* et celui du début de l'Astaracien (MN6) à *Gomphotherium angustidens* (Wang *et al.* 2017). Le matériel des sites de Beaugency, Tavers et Le Bardon présente les caractères dentaires cités ci-dessus de *Gomphotherium subtapiroideum* (Figs 39; 40). Une troisième molaire supérieure droite de Proboscidea provenant de Tavers (ULB-LM-TAV-16) présente des crêtes zygodontes séparées par des vallées larges et ouvertes (Annexe 1). Ces caractères permettent de l'attribuer à *Zygodontodon turicensis* (Schinz, 1824). En 1908, des restes de *Z. turicensis* avaient été cités par L. Mayet à Beaugency et à Tavers sous le nom *Mastodon turicensis* (Schinz, 1824). *M. turicensis* a depuis été mis en synonymie avec *Z. turicensis* (Tassy 1977).

DISCUSSION

L'ensemble des données recueillies, permet de discuter de trois sujets: la succession géologique locale; le calage biostratigraphique des faunes de mammifères de l'Orléanien supérieur; la place des sites de Beaugency, Tavers et Le Bardon dans la biodiversité européenne du Miocène Moyen.

SUCCESSION GÉOLOGIQUE LOCALE

L'histoire géologique régionale fait ainsi apparaître une succession de cinq phases au cours du Cénozoïque:

- Au Paléocène-Éocène, sur un substrat argileux crétacé soumis à l'altération et l'érosion, des sables continentaux fluviaux se sont mis en place dans les dépressions (prémices des flexures synformes), alors qu'au même moment, des altérites et des paléosols siliceux se sont développés sur les points hauts (Hom & Moulin 2012);

- À l'Oligocène, un environnement lacustre à palustre se terminant par le développement d'un sol, a dominé (Formation du calcaire de Beauce). Localement, des réseaux fluviaux sableux ont alimenté ce grand lac. Cet épisode sédimentaire a perduré jusqu'à l'Agénien (MN2, *c.* Aquitanien + Burdigalien basal; Ginsburg & Hugueney 1980). En revanche, aucun fossile agénien (même remanié) n'a été trouvé dans notre zone d'étude. Cela coïncide avec le moment durant lequel les paléosols de la fin de la Formation du calcaire de Beauce se sont développés. Des mesures de datations absolues (quantification de la proportion du couple Uranium/Plomb présent dans les calcites syn-sédimentaires des caliches pédogénétiques, étude en cours) permettraient de mieux préciser l'âge de ces paléosols. Parallèlement, la tectonique plicative s'est accentuée avec les bombements des anticlinaux de la forêt de Marchenoir et d'Ouzouer-le-Marché;

– Pendant l’Orléanien inférieur et moyen (MN3 à MN4, *c.* Burdigalien), les structures anticlinales formaient alors des collines bien marquées dans le paysage (Gagnaison *et al.* 2023), accompagnées d’une grande phase d’altération pédogénétique ;

– À l’Orléanien supérieur (MN5, *c.* Burdigalien terminal-Langhien), la tectonique pyrénéo-alpine est très active et engendre la réactivation des reliefs cristallophylliens anciens (Massif Central) ainsi que les structures plicatives locales. L’érosion de ces derniers va permettre une sédimentation terrigène importante. Le sédiment est composé de galets, de sables et d’argiles. Le réseau fluvial s’est organisé en un écoulement Nord-Est/Sud-Ouest, canalisé dans une structure en graben (Barrier & Goddÿn 1998). L’énergie de ce réseau fluvial a ensuite diminué tout au long du dépôt de la FSMO. Le régime dynamique du début, de type cône alluvial, est progressivement passé à une plaine alluviale, avant de s’achever par une série de paléosols. Mais, il faut aussi noter que la présence des Mollusca Neritidae, Pachychilidae et Dreissenidae (uniquement pendant le dépôt de S5 du conglomérat de la base de la FSMO) marque une influence marine dans ce milieu fluvial. Cette histoire s’intègre dans un contexte géologique régional marqué par le pic de maximum transgressif global langhien (-15,5 millions d’années ; Haq *et al.* 1988 ; Miller *et al.* 2005) bien connu dans le golfe ligérien, nommé la « mer des faluns » (Temey 1996). Des sédiments tidaux langhiens sont d’ailleurs connus à 20 km à l’Ouest des sites de Tavers sur la commune de La Chapelle-Saint-Martin-en-Plaine (Loiret-Cher ; Mégnien *et al.* 1980).

– Aucun dépôt sédimentaire significatif n’est identifié de la fin de l’Orléanien au Quaternaire ancien. L’érosion des formations géologiques en place a amorcé les premiers placages de colluvions et de limons des plateaux. À la même période, la Loire a creusé progressivement son lit (Gigout 1974).

CALAGE BIOSTRATIGRAPHIQUE DES FAUNES DE MAMMIFÈRES DE L’ORLÉANIEN SUPÉRIEUR

Ginsburg (1990, 2000) et Mein (1999) ont attribué les faunes de mammifères de Beaugency, Tavers et Le Bardon à la biozone MN5, ne pouvant être distinguées de celles de Pontlevoy-Thenay, à l’exception de quelques rares éléments. Ceci est ici confirmé par la biostratigraphie des mammifères (Fig. 41). Certains taxons présentent une LAD au cours du MN5 : *Amphilagus* cf. *ulmensis* (Angelone 2009), *Hemicyon stehlini* (Ginsburg & Morales 1998), *Martes burdigaliensis* Beaumont, 1974 (Ginsburg 2001, 2002), *Trochictis carbonaria* Meyer, 1842 (Ginsburg 2001), *Pseudaelurus romieviensis* Roman & Viret, 1934 (Ginsburg 2000), *Prosansanosmilus peregrinus* (Heizmann *et al.* 1980 ; Morlo 2006), *Hyainailouros sulzeri* (Ginsburg 1980 ; van der Made 2020), *Plesiaceratherium lumiarense* (Antoine *et al.* 2000), *Plesiaceratherium mirallesi* (Antoine *et al.* 2000), *Prosantorhinus douvillei* (Antoine *et al.* 2000), *Albanohyus* sp. (Hünemann 1999), *Bunolistriodon lockharti* (Hünemann 1999), *Hyotherium soemmeringii* (Orliac *et al.* 2006 ; van der Made 2020), *Aureliachoerus minus* (Hünemann 1999 ; van der Made 2010), *Palaeomeryx kaupii* Meyer, 1834 (Gagnaison *et al.* 2023), *Lagomeryx parvulus* (Rössner 2007), et *Procervulus dichotomus* (DeMiguel *et al.* 2012) (Fig. 41). Il est possible de

trouver dans la littérature que *Hyainailouros sulzeri* est connu dans des localités plus récentes (Ginsburg 1980). Cependant la localité type (Veltheim, Suisse) est maintenant considérée comme MN5 (van der Made 2020) et La Grive-Saint-Alban (France) souffre de polyphasage avec une faune probablement MN4 ou MN5 ; il a déjà été mentionné que cette dent unique de *Hyainailouros sulzeri* de La Grive provient probablement de cette poche MN5 (Mein & Ginsburg 2002). Également dans la littérature, *Bunolistriodon lockharti* et *Hyotherium soemmeringii*, sont cités au MN6, tous deux à Georgensgmünd en Suisse (Hünemann 1999 ; Orliac *et al.* 2006). Or ce gisement, dont l’âge a été controversé, est maintenant attribué au MN5 (Berger 2010 ; van der Made 2020). Nous limitons donc l’extension biostratigraphique de ces deux Suidae au MN4-MN5. En associant ces LAD aux taxons présentant une FAD au MN5 nous obtenons bien une biozone MN5 (Fig. 41) : *Galerix exilis* (Prieto *et al.* 2011), *Prolagus oeningensis* (Boon-Kristkoiz & Kristkoiz 1999), *Lagopsis penai* (Boon-Kristkoiz & Kristkoiz 1999), *Spermophilinus* aff. *bredai* (Meyer, 1848) (de Bruijn 1999), *Plithocyon armagnacensis* (Ginsburg & Morales 1998), ?*Hoploaceratherium tetradactylum* (Heissig 2012), *Conohyus* sp. (Hünemann 1999), *Cainotherium* cf. *huerzeleri* Heizmann, 1983 (Berthet 2003), Moschidae indet. (Aiglstorfer *et al.* 2023), *Dicrocerus elegans* (Gentry *et al.* 1999), et *Gomphotherium subtapiroideum* (Göhlich 2010). Ceci est confirmé par des espèces connues uniquement au cours du MN5 (Fig. 41) : *Megacricetodon collongensis* (Mein, 1958) (Ruiz-Sánchez *et al.* 1995 ; Hugueney 1999a), *Miopetaurista lappi* Mein, 1958 (de Bruijn 1999), *Thaumastocyon bourgeoisi* (Solé *et al.* 2022) et *Iberotherium rexmanueli* (Antunes & Ginsburg, 1983) (Antoine *et al.* 2000). Il est intéressant de noter que l’écureuil volant géant *Dehmisciurus obtusidens* n’est actuellement connu qu’entre l’Oligocène terminal (MP28) et le Miocène Inférieur (MN4) (Bosma *et al.* 2018), par environ 20 fossiles dans cinq localités en Europe (Allemagne, Espagne, Bosnie Herzégovine et Serbie) et par 16 fossiles en Turquie (Bosma *et al.* 2018). Si la présence de cette espèce était confirmée à Beaugency-Tavers, cela permettrait d’étendre son extension géographique et stratigraphique jusqu’au MN5. La contemporanéité ou non des complexes fossilifères de Pontlevoy-Thenay et de Beaugency, Tavers et Le Bardon a déjà été discutée (Stehlin 1925 ; Ginsburg *et al.* 1987 ; Ginsburg 1990 ; de Bruijn *et al.* 1992). Si tout le monde s’accorde à dire que la faune de Beaugency, Tavers et Le Bardon est d’âge MN5 (e.g. Mein 1999), sa contemporanéité avec la faune type du MN5 de Pontlevoy-Thenay reste un point de questionnement. En effet, ces deux faunes sont identiques à l’exception de quelques espèces très rares (*Pliopithecus* et les deux espèces de Chalicotheriidae à Pontlevoy-Thenay et *Iberotherium* et *Hispanotherium* à Beaugency, Tavers et Le Bardon). Aussi, Ginsburg (1990) a proposé l’idée que ces différences soient chronologiques et non environnementales. Il place Beaugency, Tavers et Le Bardon comme étant plus anciens que Pontlevoy-Thenay (Ginsburg 1990) pouvant même potentiellement appartenir au MN4 (Ginsburg *et al.* 1987). Nous confirmons ici que ces sites appartiennent à la biozone MN5. Ginsburg *et al.* (1987) ont proposé de rattacher la série sédimentaire de

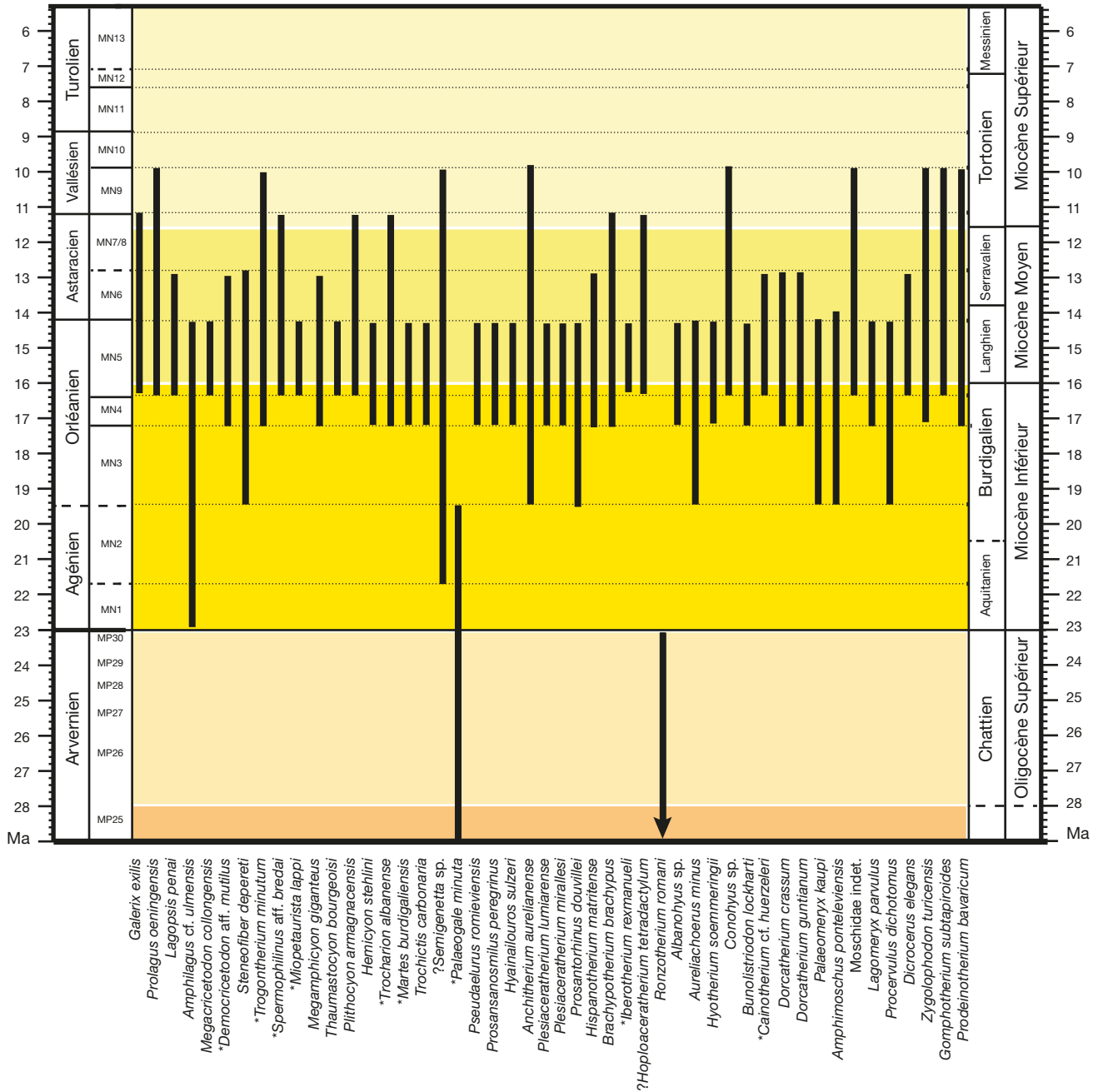


FIG. 41. — Biostratigraphie des mammifères de Beaugency, Tavers et « Le Bardon » (Loiret, France). À l'exception de *Palaeogale minuta* (Gervais, 1848) et *Ronzotherium romani* Kretzoi, 1940 qui sont remaniés, la faune indique un âge univoque de MN5. Les données biostratigraphiques sont issues de : Aiglstorfer *et al.* (2014, 2023), Alba (2013), Angelone (2009), Antoine *et al.* (2000), Antoine & Becker (2013), Becker & Tissier (2020), Becker *et al.* (2020), Bernor & Armour-Chelou (1999), Berthet (2003), Boon-Kristkoiz & Kristkoiz (1999), Cerdeño (1993), de Bruijn (1999), DeMiguel *et al.* (2012), Gagnaison *et al.* (2023), Gentry *et al.* (1999), Ginsburg (1980, 2001, 2002), Ginsburg & Chevrier (2003), Ginsburg & Morales (1998), Ginsburg *et al.* (1987), Göhlich (1999; 2010), Heissig (1999, 2012, 2017), Heizmann *et al.* (1980), Hugueney (1999a, 1999b), Hünemann (1999), Kargopoulos *et al.* (2021), Koufos *et al.* (2003), Orliac *et al.* (2006), Prieto *et al.* (2011), Rössner (2007), Robles *et al.* (2013), Ruiz-Sánchez *et al.* (1995), Solé *et al.* (2022), Tissier *et al.* (2021), van der Made (2010, 2020), Welsh (2021), Wessels & Reumer (2009), Ziegler (1999). Les taxons marqués par un «*» n'ont pas été revus dans les collections pendant l'étude.

Beaugency-Tavers à un cycle régressif dit R3 précédent un cycle transgressif C4 auquel appartiendrait la faune de Pontlevoy-Thenay. En 2020, une réévaluation des cycles sédimentaires miocènes du BSMNOF a montré une corrélation entre la partie supérieure de la FSMO de Beaugency, Tavers et de Saint-Péravy-la-Colombe (Loiret) avec le cycle transgressif majeur (cycle III-T3 : Gagnaison 2020) de la « mer des faluns » qui

a inondé l'ensemble de la gouttière ligérienne dont la région de Pontlevoy-Thenay. Cette nouvelle donnée de stratigraphie séquentielle est soutenue par la présence d'une microfaune trouvée dans la carrière dite du « Signal » à Thenay et décrite par Sen & Makinsky (1983), confirmant la présence d'une faune MN5 langhienne au sein même des faluns marins (Ginsburg *et al.* 1987). La description de mollusques d'eau saumâtre dans

les sédiments de Beaugency, Tavers et Le Bardon indique que ces dépôts se sont formés lors de cette phase transgressive : le maximum de la transgression langhienne. Ainsi les faunes de Beaugency, Tavers et Le Bardon seraient contemporaines des couches marines langhiennes de Pontlevoy-Thenay et pénécotemporaines, mais légèrement plus récentes, que les couches fluviatiles de Pontlevoy-Thenay. L'âge numérique des sites paléontologiques de Beaugency, Tavers et Le Bardon n'a pour le moment pas été directement déterminé. Cependant, comme indiqué précédemment, la présence d'une faune saumâtre dans le niveau S5 du conglomérat de la base de la FSMO correspond au pic de la transgression langhienne : -15,5 millions d'années (Haq *et al.* 1988 ; Miller *et al.* 2005), ce qui permet donc d'ancrer le MN5 de Beaugency, Tavers et Le Bardon avec un âge numérique.

L'ENSEMBLE DES SITES PALÉONTOLOGIQUES DE TAVERS, BEAUGENCY ET LE BARDON : UN HOTSPOT DE LA BIODIVERSITÉ EUROPÉENNE AU MIOCÈNE MOYEN

La faune de Beaugency, Tavers et Le Bardon, avec 51 taxons de Mammalia, 11 Reptilia, deux Actinopterygii, deux Amphibia, 14 Mollusca et deux Arthropoda, présente une très grande diversité en comparaison avec d'autres gisements du MN5. Rares sont les faunes à vertébrés diversifiées datant du MN5 en Europe. Dans le bassin carrier de Pontlevoy-Thenay situé à 50 km au sud-ouest de Beaugency, localité type du MN5 (Mein 1975 ; Sen & Makinsky 1983 ; de Bruijn *et al.* 1992 ; Macaire *et al.* 2020), 48 taxons de Mammalia sont décrits provenant à la fois des couches fluviatiles MN5, mais aussi des faluns marins également MN5 (Stehlin 1925 ; Ginsburg 1990). De plus, les couches fluviatiles et estuariennes de la région de Pontlevoy, de Thenay et de Contres présentent les mêmes caractéristiques taphonomiques (densité et conservation en 3D) que les fossiles de Beaugency, Tavers et Le Bardon (Augé *et al.* 2002 ; Gagnaison *et al.* 2012 ; Mennecart *et al.* 2018 ; Macaire *et al.* 2020). À l'ouest de Beaugency, Tavers et Le Bardon, la Formation marine des faluns de l'Anjou-Touraine a fourni une diversité de Tetrapoda continentaux exceptionnelle dont 11 reptiles (Gobé *et al.* 1980), quatre lissamphibiens (Cossard 2013) et 63 Mammalia (Ginsburg 2001) recensés. Cependant ces spécimens sont issus du remaniement de couches sous-jacentes ou bien sont allochtones (Ginsburg & Mornand 1986), limitant les inférences paléoenvironnementales et communautaires, l'ensemble ne correspondant pas à une thanatocénose. La faune des faluns de l'Anjou-Touraine ainsi que celle de Beaugency, Tavers et Le Bardon est dominée par les grands mammifères (ce travail ; Ginsburg 2001 ; Fig. 42). Dans les deux cas, un biais d'échantillonnage systémique peut être supposé, car à Pontlevoy et à Thenay, où des fouilles systématiques minutieuses ont été réalisées, une faune de micromammifères diversifiée a été découverte (Sen & Makinsky 1983 ; Ginsburg 1999). Dans un tout autre contexte géologique, le site karstique lyonnais de « Vieux Collonges » (France), possède quant à lui une faune extraordinaire de 85 Mammalia (Mein 1958 ; Mein & Ginsburg 2002). La nature du sédiment a permis un tamisage intensif afin de récupérer des micro-restes et ainsi trouver plus de 34 espèces de micromammifères (Mein 1958 ; Mein & Ginsburg

2002). Ceci inclut des espèces typiques du milieu cavernicole telles que des Chiroptera qui ne se retrouvent pas ou rarement en milieu fluviatile ou lacustre (Mein 1958 ; Mein & Ginsburg 2002 ; Fig. 42). La faune de Beaugency, de Tavers et du Bardon présente donc une richesse spécifique unique en France, comparable en nombre de grands mammifères aux sites classés et de renom tels que Pontlevoy et Vieux Collonges (Fig. 42). Ainsi, la diversité totale des organismes de Beaugency, Tavers et Le Bardon avec ses 51 Mammalia font de ces sites une faune remarquable et d'importance majeure au niveau français et européen. En effet, les faunes diversifiées au MN5 sont rares en Europe. La composition faunique des 39 grands mammifères des sites de Beaugency, Tavers et Le Bardon est peu représentée dans les autres localités. En effet, La Retama en Espagne et Gračanica en Bosnie-Herzégovine possèdent moins de 30 espèces de Mammalia dans leur liste faunique : respectivement 29 Mammalia dont seulement 16 grands mammifères (Morales *et al.* 1993) et 29 Mammalia dont seulement 23 grands mammifères (Göhlich & Mandic 2020). Vermes 1 en Suisse (43 Mammalia pour neuf grands mammifères ; Kälin & Kempf 2009) et Sandelzhausen en Allemagne (68 Mammalia dont principalement des Rodentia et des Eulipotyphla pour 24 grands mammifères : Moser *et al.* 2009) ont quasiment la moitié de leur faune composée de micromammifères (Annexe 4). L'ensemble des gisements de la Région Centre-Val de Loire se distingue des autres gisements européens stratifiés par une diversité importante de grands mammifères (Fig. 42 ; Annexe 4). Cette diversité unique de la faune de Beaugency, Tavers et Le Bardon est à mettre en relation avec la présence d'espèces rares ou dont la présence est la plus septentrionale comme : *Hyainailouros sulzeri* connu dans seulement une dizaine de gisements européens (Antunes & Ginsburg 2000), *Hispanotherium matritense* jusqu'à présent connu seulement par une dent hors d'Espagne (Ginsburg *et al.* 1987 ; Antoine *et al.* 2000) à laquelle nous ajoutons les deux spécimens de Tavers « Les Pavés », *Iberotherium rexmanueli* (Ginsburg *et al.* 1987 ; Antoine *et al.* 2000) qui présente ici son occurrence la plus septentrionale et la probable présence de l'écureuil géant *Dehmsciurus obtusidens* (Bosma *et al.* 2018). Bien que la faune de Beaugency, Tavers et Le Bardon soit extrêmement diversifiée, il est intéressant de noter l'absence de quelques taxons emblématiques tels que le primate *Pliopithecus piveteaui* Hürzeler, 1954, les Chalicotheriidae, et le Carnivora *Pseudarctos bavaricus* Schlosser, 1899, qui sont pourtant connus au même âge à Pontlevoy-Thenay (Stehlin 1925 ; Ginsburg 1990) et à Sandelzhausen (sauf *Pliopithecus piveteaui* Hürzeler, 1954 ; Coombs & Göhlich 2020 ; Schulz & Fahlke 2009 ; Nagel *et al.* 2009). Il est intéressant de noter que quand on compare les faunes de ces gisements majeurs, on observe un gradient de similarité allant de l'Est (Gračanica) vers l'Ouest (les gisements de la vallée de la Loire), avec la Suisse et l'Allemagne plus similaire au site bosnien et Vieux Collonges plus proche des sites du Bassin de Paris (Fig. 42). Le gisement espagnol de La Retama est quant à lui isolé de l'ensemble des gisements considérés (Fig. 42). Cet endémisme est néanmoins à prendre avec précaution. En effet, l'endémisme ibérique est relativement rare au Néogène (Casanovas-Vilar *et al.* 2010).

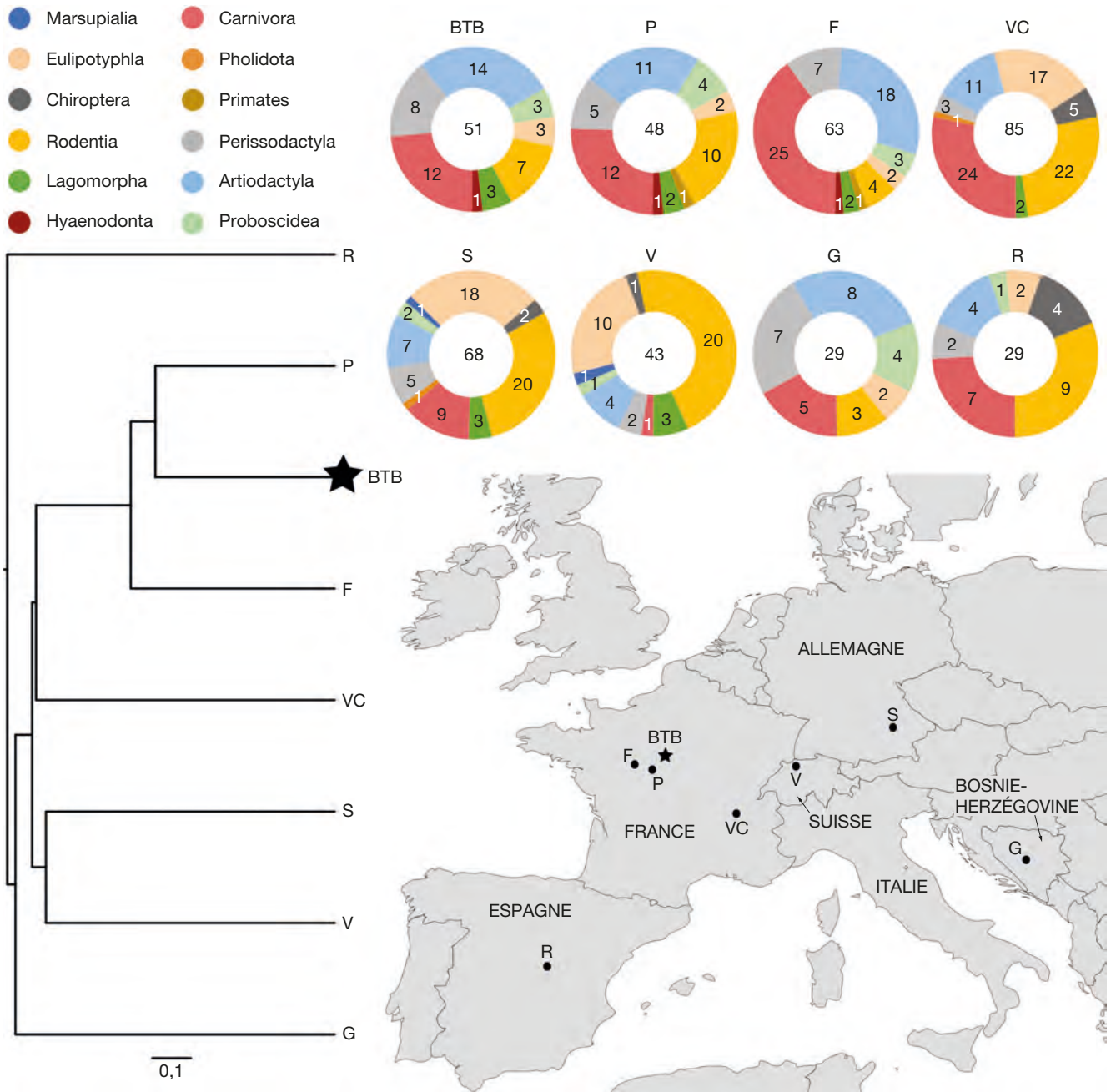


FIG. 42. — Comparaison quantitative du nombre d'espèces de mammifères MN5 et de la proximité des faunes (analyse hiérarchique de l'indice de similarité Dice) des sites de Beaugency, Tavers et « Le Bardon » (BTB, Loiret, France) avec les données d'autres sites paléontologiques européens. Abréviations : F, Les faluns de l'Anjou-Touraine (France; Ginsburg 2001); G, Gračanica (Bosnie-Herzégovine; Göhlich & Mandic 2020); P, Pontlevoy-Thenay (Loir-et-Cher, France; Ginsburg 1990); R, La Retama (Espagne; Morales *et al.* 1993); S, Sandelzhausen (Allemagne; Moser *et al.* 2009); V, Vermes 1 (Suisse; Kälin & Kempf 2009); VC, Le « Vieux Collonges » (Lyonnais, France; Mein 1958; Mein & Ginsburg 2002).

Les mégafaunes hispaniques sont relativement similaires à celles d'Europe de l'Ouest, de France notamment (Costeur 2005). Ceci est par exemple supporté par la présence des Rhinocerotidae ibériques *Hispanotherium* et *Iberotherium* dans la vallée de la Loire (Ginsburg *et al.* 1987; Antoine *et al.* 2000, travail présent), accentuant la similarité entre ces deux provinces. La singularité de l'Espagne se matérialise principalement au niveau des micromammifères (Casanovas-Vilar *et al.* 2010; Annexe 4). Cependant, cette apparente différence est probablement liée

à un plus grand effort de collecte en Espagne comparée aux régions limitrophes (Casanovas-Vilar *et al.* 2010), la vallée de Loire étant très pauvre en reste de micromammifères (Fig. 42). Un effort de prélèvements des micro-restes dans la vallée de la Loire est à réaliser afin de combler ce biais d'échantillonnage. Il en reste néanmoins que la faune de Beaugency, Tavers et Le Bardon est un témoin extraordinaire des faunes MN5 européennes dans le contexte de l'Optimum climatique du Miocène Moyen, un témoin à valoriser et protéger (Fig. 43).

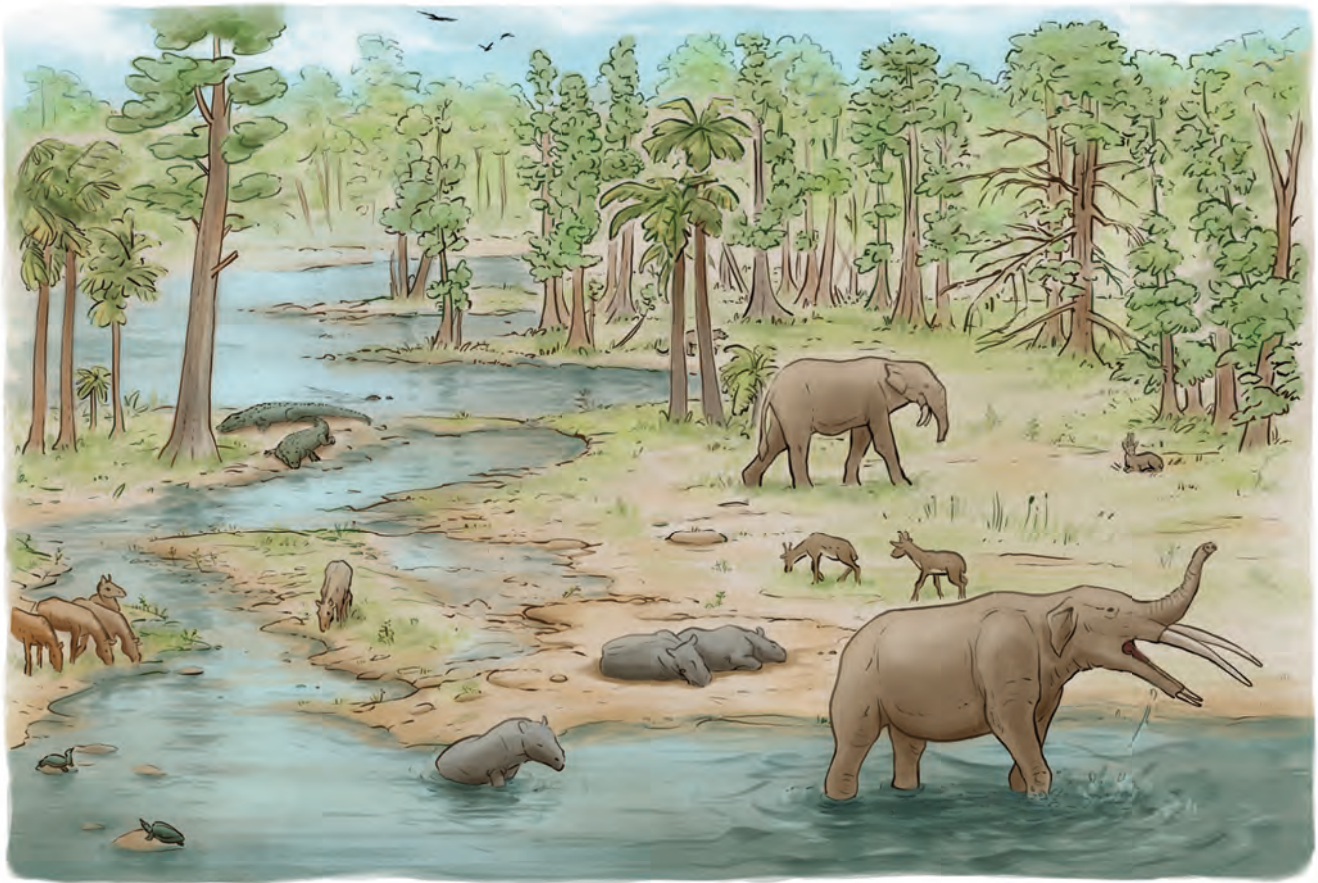


Fig. 43. — Reconstitution paléoenvironnementale du Miocène continental (MN5) à Tavers, Beaugency et Le Bardon (Loiret, France). Dessinatrice : Julie Sierra.

CONCLUSION

La diversité et la composition faunique des gisements de Beaugency, Tavers et Le Bardon (Loiret, France), font de cet ensemble un élément unique du paysage paléontologique européen. La préservation exceptionnelle des fossiles avec des éléments préservés en 3D font la renommée de ces sites, mais les desservent également. En effet, un pillage important des fossiles de ces sites, ainsi que la vente des collections privées dans les grands instituts étrangers ne permettent pas une mise en valeur locale de ce patrimoine national de premier plan. La préservation et la mise en valeur des sites paléontologiques de Beaugency, Tavers et Le Bardon représentent donc un enjeu important. L'ensemble de ces six sites paléontologiques (« Les Caves », « La Fouille », « Les Pavés », « La Gare », « La Fosse », « Le Bardon ») présente un intérêt patrimonial unique dans plusieurs domaines des géosciences : sédimentologie, stratigraphie, paléontologie, tectonique et histoire des sciences. Dans la gouttière ligérienne, pour le moment, il n'existe aucun site pédagogique présentant une série sédimentaire continentale de l'Orléanien supérieur (MN5, *c.* Burdigalien terminal-Langhien) aussi complète. Il serait ainsi opportun et urgent, que ces six sites entrent dans l'inventaire national des sites géologiques du patrimoine naturel, au titre de la géodiversité, projet lancé par le MNHN, sous la forme d'une fiche unique.

Remerciements

Ce travail a reçu le soutien financier de la Chaire GeoAgro-Energies et Environnement menée par Laurent Fontanelli et Yannick Vautier du Collège Géosciences d'UniLaSalle à Beauvais. Georgios L. Georgalis remercie le Centre national des sciences de Pologne (Narodowe Centrum Nauki), pour le financement accordé au projet de recherche numéro 2023/49/B/ST10/02631. Nous remercions Sébastien Klaus pour son importante aide à la compréhension des crabs d'eau douce de cet article. Merci à Martin Pickford du laboratoire CR2P (CNRS-MNHN-Sorbonne Université) et Pierre-Olivier Antoine (Université de Montpellier) pour avoir participé à la détermination de plusieurs spécimens de Suidae (MP) et de Rhinocerotidae (P-OA). Merci à Sandra Daillie, Christine Argot et Nour-Eddine Jalil pour nous avoir facilité l'accès aux collections de fossiles de l'Orléanais du MNHN. De même, merci à Didier Lastu (Muséum de Tours) pour l'accès aux collections paléontologiques de son établissement. Nous remercions Julie Sierra et Bruno Cossard pour l'aide dans la fabrication de plusieurs figures. De la même façon, nous remercions Frédéric Demouche et Laure-Anne Millet-Richard du Musée du Grand-Pressigny pour leur aide dans ce projet. Merci à Damien Paisnel et Rafaël Vandenhoute (UniLaSalle) pour la fabrication des lames minces et des sections polies de ce projet. Merci à Yohan Despres (MNHN) pour l'aide

apportée dans la réalisation de plusieurs moulages utilisés dans cette étude. Merci à Olivier Maridet pour les discussions sur les étonnants Sciuridae volants géants. Un grand merci à l'ensemble des collectionneurs amateurs qui nous ont aidés de près ou de loin. Merci aux rapporteurs Sevket Sen (CNRS, MNHN, Sorbonne Université) et Grégoire Métais (CNRS, MNHN, Sorbonne Université), ainsi qu'à Didier Merle, Sylvain Charbonnier et Emmanuel Côté (tous trois du MNHN), pour avoir relu et apporté des compléments à notre travail.

Contribution des auteurs

CG a coordonné l'ensemble du projet dans le cadre du doctorat d'ADP : gestion des données et mise en contact des différents participants du projet. CG, ADP et BM ont contribué à la conceptualisation, à l'acquisition des données, à l'investigation, à l'élaboration des figures et à la rédaction (ébauche initiale, modifications et réponses au reviewers et au rédacteur de la revue). EC a contribué à l'analyse des échantillons lithologiques. PB, EC, GLG, FDL, AL, AO, SP, DT, JT et RT ont contribué à l'élaboration de figures, à la rédaction et à la relecture. FM et SX ont contribué à l'élaboration de figures et à la relecture. JF, J-CG, ChG et BG ont contribué à l'accès aux spécimens étudiés et à la relecture.

RÉFÉRENCES

- AGLSTORFER M., RÖSSNER G. E. & BÖHME M. 2014. — *Dorcatherium navi* and pecoran ruminants from the late Middle Miocene Gratkorn locality (Austria). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 94: 83-123. <https://doi.org/10.1007/s12549-013-0141-9>
- AGLSTORFER M., SÁNCHEZ I. M., WANG S.-Q., MORALES J., LI C., MAYDA S., COSTEUR L., HEIZMANN E. & MENNECART B. 2023. — Musk Deer on the Run – Dispersal of Miocene Moschidae in the Context of Environmental Changes, in CASANOVAS-VILAR I., VAN DEN HOEK OSTENDE L. W., JANIS C. M. & SAARINEN J. (eds), *Evolution of Cenozoic Land Mammal Faunas and Ecosystems: 25 years of the Now Database of Fossil Mammals*. Springer, Cham: 165-186. https://doi.org/10.1007/978-3-031-17491-9_11
- ALBA D. M. 2013. — New *Pseudaelurus* and *Styriofelis* remains (Carnivora: Felidae) from the Middle Miocene of Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin). *Comptes Rendus Palevol* 12: 101-113. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.02.001>
- ALBERDI M. T., GINSBURG L. & RODRÍGUEZ J. 2004. — *Anchitherium aurelianense* (Mammalia, Equidae) (Cuvier, 1825) dans l'Orléanien (Miocène) de France. *Geodiversitas* 26 (1): 115-155. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/geodiversitas/26/1/anchitherium-aurelianense-mammalia-equidae-cuvier-1825-dans-l-orleanien-miocene-de-france>
- ALONSO-ZARZA A. M. 2003. — Palaeoenvironmental significance of palustrine carbonates and calcretes in the geological record. *Earth-Science Reviews* 60 (3-4): 261-298. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(02\)00106-X](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00106-X)
- AMMON L. VON. 1911. — Schilkröten aus dem Regensburger Braunkohlenton. *Jahresbericht Naturwissenschaftlichen Vereins zu Regensburg* 12: 1-35. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/62251953>
- ANGELONE C. 2009. — Lagomorphs from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 83: 67-75. <https://doi.org/10.1007/s12542-009-0010-z>
- ANTOINE P.-O. 2002. — *Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae)*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 369 p. (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 188). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle/phylogenie-et-evolution-des-elasmotheriina-mammalia-rhinocerotidae>
- ANTOINE P.-O. & BECKER D. 2013. — A brief review of Agenian rhinocerotids in Western Europe. *Swiss Journal of Geosciences* 106: 135-146. <https://doi.org/10.1007/s00015-013-0126-8>
- ANTOINE P.-O., ALFÉREZ F. & IÑIGO C. 2002. — A new elasmotheriine (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Early Miocene of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 1 (1): 19-26. [https://doi.org/10.1016/S1631-0683\(02\)00005-2](https://doi.org/10.1016/S1631-0683(02)00005-2)
- ANTOINE P.-O., BULOT C. & GINSBURG L. 2000. — Les rhinocerotidés (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orléanien des bassins de la Garonne et de la Loire (France) : intérêt biostratigraphique. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes* 330: 571-576. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(00\)00174-9](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)00174-9)
- ANTUNES M. T. & GINSBURG L. 1983. — Les rhinocerotidés du Miocène de Lisbonne-systématique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. *Ciências da Terra* 7: 17-98.
- ANTUNES M. T. & GINSBURG L. 2000. — Présence du Créodonte *Hyainailouros sulzeri* dans le Miocène du bassin du Bas Tage (Lisbonne, Portugal). *Ciências da Terra (UNL), Lisboa* 14: 355-358.
- ASHKENAZI S., MOTRO U., GOREN-INBAR N., BITON R. & RABINOVICH R. 2005. — New morphometric parameters for assessment of body size in the fossil freshwater crab assemblage from the Acheulian site of Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Journal of Archaeological Science* 32: 675-689. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2004.12.003>
- ASTIBIA H. 2012. — Les Palaeomyricidae (Artiodactyla) de Sansan, in PEIGNÉ S. & SEN S. (eds), *Mammifères de Sansan*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 201-224 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 203). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle/mammiferes-de-sansan>
- AUGÉ M., BAILON S. & Malfay J.-P. 2003. — Un nouveau genre de Lacertidae (Reptilia, Lacertilia) dans les faluns miocènes de l'Anjou-Touraine (Maine-et-Loire, France). *Geodiversitas* 25 (2): 289-295. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/25/2/un-nouveau-genre-de-lacertidae-reptilia-lacertilia-dans-les-faluns-miocenes-de-l-anjou-touraine-maine-et-loire-france>
- AUGÉ M., GINSBURG L., LAPPARENT DE BROIN F. DE, MAKINSKY M., MOURER C., POUIT D. & SEN S. 2002. — Les vertébrés du Miocène Moyen de Contres (Loir-et-Cher, France). *Revue de Paléobiologie, Genève* 21 (2): 819-852.
- AUGÉ M. & POUIT D. 2009. — Un lacertidé des faluns du Miocène Moyen d'Anjou. *Symbioses* 23: 23-27.
- AUGÉ M. & RAGE J.-C. 2000. — Les Squamates (Reptilia) du Miocène Moyen de Sansan, in GINSBURG L. (ed.) *La faune miocène de Sansan et son environnement*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 263-313 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 183). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle/la-faune-miocene-de-sansan-et-son-environnement>
- AZANZA B. 2000. — Los Cervidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno de las cuencas del Duero, Tajo, Calatayud-Teruel y Levante. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 8: 376 p.
- BAILON S. 1999. — Différenciation ostéologique des Anoures (Amphibia, Anura) de France, in DESSE J. & DESSE-BERSET N. (ed.), *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*. Série C. Centre de Recherches archéologiques-CNRS, Valbonne, 39 p.
- BAIN R. J. & FOOS A. M. 1993. — Carbonate microfibrils related to subaerial exposure and paleosol formation, in REVAK R. & LAVOIE D. L. (eds), *Carbonate Microfibrils: Frontiers in Sedimentology*. Springer-Verlag: 17-27.

- BARRIER P. & GAGNAISON C. 2005. — *Carte géologique de France (1/50 000), feuille Le Blanc* (n°568). Bureau de Recherches géologiques et minières, Orléans: 145 p. + 1 carte.
- BARRIER P. & GODDYN X. 1998. — Les faluns du Blésois et du Lochois: contrôle structural, environnements de dépôt, organisation séquentielle et reconstitution paléogéographique. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 35 (2): 13-32.
- BECKER D. & TISSIER J. 2020. — Rhinocerotidae from the early middle Miocene locality Gračanica (Bugojno Basin, Bosnia-Herzegovina). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 100 (2): 395-412. <https://doi.org/10.1007/s12549-018-0352-1>
- BECKER D., TISSIER J., VASILYAN D. & GÖHLICH U. 2020. — Anchitheriinae (Perissodactyla, Equidae) from the early middle Miocene locality Gračanica (Bugojno Basin, Bosnia-Herzegovina). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 100: 373-393. <https://doi.org/10.1007/s12549-020-00419-2>
- BELL T. 1836. — Zoological observations on a new fossil species of *Chelydra*, from Ceningen. *Transactions of the Geological Society of London*, Series 2 (4): 379-381. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/36206490>
- BERGER G. 2010. — *Die miozäne Flora und Fauna (Mn5) der historischen Fossil-Lagerstätte Georgensmünd* (M.fr.). Nürnberg: Naturhistorische Gesellschaft, 191 p.
- BERGOUNIOUX F. M. 1935. — *Contribution à l'étude paléontologique des Chéloniens. Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine*. Société géologique de France, Paris, 216 p. (Mémoires de la Société géologique de France; 25)
- BERGOUNIOUX F. M. 1936. — *Monographie des Chéloniens fossiles conservés au laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 31 (26): 40 p.
- BERNOR R. & ARMOUR-CHELU M. 1999. — Family Equidae, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene land mammals of Europe*. Verlag F. Pfeil, München: 193-202.
- BERTHET D. 2003. — *Le genre Cainotherium (Mammalia, Artiodactyla): étude morphométrique, révision systématique, implications évolutives et paléogéographiques, extinction*. Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon, Vol. 159, 205 p.
- BOER B. DE, VAN DE WAL R. S. W., BINTANJA R., LOURENS L. J. & TUENTER E. 2010. — Cenozoic global ice-volume and temperature simulations with 1-D ice-sheet models forced by benthic $\delta^{18}O$ records. *Annals of Glaciology* 51: 23-33. <https://doi.org/10.3189/172756410791392736>
- BOON-KRISTKOIZ E. & KRISTKOIZ A. R. 1999. — Order Lagomorpha, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 259-266.
- BOSMA A. A., BRUIJN H. DE & WESSELS W. 2018. — Early and middle Miocene Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Anatolia, Turkey. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38 (6): e1537281. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1537281>
- BRAVARD A. 1843. — Considérations sur la distribution des mammifères terrestres fossiles dans le département du Puy-de-Dôme. *Annales scientifiques, littéraires et industrielles d'Auvergne* 16: 402-439. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k229270c>
- BROIN F. DE 1977. — *Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 1-366 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, sér. C, Sciences de la Terre; 38 [I-IX]). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle-ser-c-sciences-de-la-terre-1950-1992/contribution-l-etude-des-cheloniens-cheloniens-continentaux-du-cretace-et-du-tertiaire-de-france>
- BRUIJN H. DE 1999. — Superfamily Sciuroidea, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 271-280.
- BRUIJN H. DE, DAAMS R., DAXNER-HOCK G., FAHBULSCH V., GINSBURG L., MEIN P. & MORALES J. 1992. — Report of the Rcmns working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletter on Stratigraphy* 26: 65-118. <https://doi.org/10.1127/nos/26/1992/65>
- CASANOVAS-VILAR I., GARCIA-PAREDES I., ALBA D. M., VAN DEN HOEK OSTENDE L. W. & MOYA-SOLA S. 2010. — The European Far West: Miocene mammal isolation, diversity and turnover in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 37: 1079-1093. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02286.x>
- CERDEÑO E. 1993. — Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène Moyen de France. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, sér. 4, section C, Sciences de la terre, paléontologie, géologie, minéralogie* 15 (1): 25-77. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/55857181>
- ČERNÁNSKÝ A. & KLEMBARA J. 2017. — A skeleton of *Ophisaurus* (Squamata: Anguillidae) from the middle Miocene of Germany, with a revision of the partly articulated postcranial material from Slovakia using micro-computed tomography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37: e1333515. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1333515>
- ČERNÁNSKÝ A., RAGE, J.-C. & KLEMBARA J. 2015. — The Early Miocene squamates of Amöneburg (Germany): the first stages of modern squamates in Europe. *Journal of Systematic Palaeontology* 13: 97-128. <https://doi.org/10.1080/14772019.2014.897266>
- ČERNÁNSKÝ A., YARYHIN O., CICEKOVÁ J., WERNEBURG I., HAIN M. & KLEMBARA J. 2019. — Vertebral comparative anatomy and morphological differences in anguine lizards with a special reference to *Pseudopus apodus*. *The Anatomical Record* 302: 232-257. <https://doi.org/10.1002/ar.23944>
- ČERNÁNSKÝ A., ŠYROMYATNIKOVA E. V. & JABLONSKI D. 2020. — The first record of amphibaenian and anguimorph lizards (Reptilia, Squamata) from the upper Miocene Solnechnodolsk locality in Russia. *Historical Biology* 32: 869-879. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1539973>
- CHURIN M. & LEMEREZ M. 1984. — Un exemple de la faune de l'Orléanais, Tavers, Loiret. *Minéraux & Fossiles, Le guide du collectionneur* 113: 14-17.
- COOMBS M. & GÖHLICH U. B. 2020. — *Anisodon* (Perissodactyla, Chalicotheriinae) from the Middle Miocene locality Gračanica (Bugojno Basin, Gornji Vakuf, Bosnia and Herzegovina). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 100: 363-372. <https://doi.org/10.1007/s12549-018-0357-9>
- COSSARD B. 2013. — Les anoures des faluns miocènes de l'Anjou-Touraine. *Symbioses, Nouvelle Série* 29: 47-51.
- COSTEUR L. 2005. — *Les communautés de mammifères d'Europe de l'Oligocène Supérieur au Pliocène Inférieur: paléobiogéographie et paléobiodiversité des ongulés, paléoenvironnements de paléoécologie évolutive*. Thèse de Doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon 1, 124 p.
- DAUDIN F. M. 1803. — *Histoire naturelle, générale et particulière des reptiles: ouvrage faisant suite à l'Histoire naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon, et rédigée par C. S. Sonnini*. Tome septième. Paris: F. Dufart: 436 p.
- DEBELMAS J. 1974. — *Géologie de la France*. Édition Doin, Paris, Volumes 1 & 2, 540 p.
- DEMIGUEL D., QUIRALTE V., AZANZA B., MONTOYA P. & MORALES J. 2012. — Dietary behaviour and competition for vegetal resources in two Early Miocene pecoran ruminants from Central Spain. *Geodiversitas* 34 (2): 425-443. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/34/2/comportement-alimentaire-et-competition-pour-les-ressources-vegetales-entre-deux-ruminants-pecora-artiodactyla-du-miocene-inferieur-d-espagne>. <https://doi.org/10.5252/g2012n2a10>
- DENIZOT G. 1927. — *Les formations continentales de la région orléanaise*. Annales de la faculté des sciences de Marseille publiées sous les auspices de la municipalité avec le concours du Conseil général des Bouches du Rhône, IIe série, Tome III, 581 p.

- DEPÉRET C. 1885. — *Description géologique du bassin tertiaire du Roussillon. Description des vertébrés fossiles du terrain pliocène du Roussillon*. Paris, G. Masson, 274 p.
- DEPÉRET C. & DONNEZAN A. 1890-1897. — *Classe des Reptiles, O. des Chéloniens*, in DEPÉRET C. (ed.), *Les Animaux pliocènes du Roussillon*. Mémoire de la Société géologique de France, Paléontologie 3: 140-168.
- ESTEBAN M. & KLAPPA C. F. 1983. — *Subaerial exposure environment*, in SCHOLLE P. A., BEBOUT D. G. ET MOORE C. H. (eds), *Carbonate Depositional Environments*. American Association of Petroleum Geologists Memoir, v. 33, 54 p.
- ESU D. & GIROTTI O. 2010. — The Late Oligocene molluscan fauna from Otranto (Apulia, southern Italy): an example of alternating freshwater, lagoonal and emerged environments. *Palaeontology* 53 (1): 137-174. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2009.00923.x>
- FREYET P. & PLAZIAT J.-C. 1982. — Continental carbonate sedimentation and pedogenesis – Late Cretaceous and Early Tertiary of southern France. *Contributions to Sedimentology* 12: 1-213.
- GAFFNEY E. & SCHLEICH H. H. 1994. — New Reptile Material from the German Tertiary. 16. On *Chelydropsis murchisoni* (Bell, 1832) from the Middle Miocene Locality of Unterwohnbach/South Germany. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 173: 197-213.
- GAGNAISON C. 2017. — Le site paléontologique du Grand Morier (Pont-Boutard, Indre-et-Loire, France): contexte géologique et détail biostratigraphique des formations cénozoïques à partir des assemblages de vertébrés fossiles. *Geodiversitas* 39 (2): 251-271. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/geodiversitas/39/2/le-site-paleontologique-du-grand-morier-pont-boutard-indre-et-loire-france-contexte-geologique-et-detail-biostratigraphique-des-formations-cenozoiques-partir-des-assemblages-de-vertebres-fossiles>. <https://doi.org/10.5252/g2017n2a5>
- GAGNAISON C. 2020. — Le Miocène du Nord-Ouest de la France (vallée de la Loire, Bretagne et Normandie): Révision du contexte taphonomique des fossiles de vertébrés, proposition d'un découpage stratigraphique et clarification des variations paléoenvironnementales. *Fossiles* 41: 5-31. <https://doi.org/10.13140/Rg.2.2.10898.61120>
- GAGNAISON C. 2022. — *Ronzotherium*, un rhinocéros oligocène en Touraine. *Bulletin de la Société d'Etudes scientifiques de l'Anjou*, nouvelle série, tome XXX: 69-70.
- GAGNAISON C., GUEVEL B., XERRI S., SICOT J.-L., VILLENEUVE J. M. & COSSARD B. 2012. — La falunière du Tourrelet (Thenay, Loir-et-Cher, France): nouvelles données sur les vertébrés des sables continentaux du Miocène Moyen (Orléanien Supérieur: MN5). *Revue de Paléobiologie* 31 (1): 219-234.
- GAGNAISON C., MENNECART B., BAILLEUL J., BARRIER P., CHENOT É., TOULLEC R., POTEI S., MARTIN H., MILLET A. & MEMETEAU D. 2023. — New geological and biostratigraphic data from the vertebrate paleontological site of Mauvières, near Marçilly-sur-Maulne (Early and Middle Miocene, Indre-et-Loire, France). *Geodiversitas* 45 (16): 449-478. <http://geodiversitas.com/45/16>. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2023v45a16>
- GENTRY A. W., RÖSSNER G. E. & HEIZMANN G. 1999. — Suborder Ruminantia, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 225-258.
- GEORGALIS G. L. & JOYCE W. G. 2017. — A review of the fossil record of Old World turtles of the clade *Pan-Trionychidae*. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 58: 115-208. <https://doi.org/10.3374/014.058.0106>
- GEORGALIS G. L. & SCHEYER T. M. 2019. — A new species of *Palaeopython* (Serpentes) and other extinct squamates from the Eocene of Dielsdorf (Zurich, Switzerland). *Swiss Journal of Geosciences* 112: 383-417. <https://doi.org/10.1007/s00015-019-00341-6>
- GEORGALIS G. L. & SCHEYER T. M. 2021. — Lizards and snakes from the earliest Miocene of Saint-Gérard-le-Puy, France: an anatomical and histological approach of some of the oldest Neogene squamates from Europe. *BMC Ecology and Evolution* 21 (144): 22 p. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01874-x>
- GEORGALIS G. L. & SCHEYER T. M. 2022. — Crushed but not lost: a colubriiform snake (Serpentes) from the Miocene Swiss Molasse, identified through the use of micro-Ct scanning technology. *Swiss Journal of Geosciences* 115 (15): 9 p. <https://doi.org/10.1186/s00015-022-00417-w>
- GEORGALIS G. L. & SZYNDLAR Z. 2022. — First occurrence of *Psammophis* (Serpentes) from Europe witnesses another Messinian herpetofaunal dispersal from Africa – biogeographic implications and a discussion of the vertebral morphology of psammophiid snakes. *The Anatomical Record* 305: 3263-3282. <https://doi.org/10.1002/ar.24892>
- GEORGALIS G. L., MACALUSO L. & DELFINO M. 2021a. — A review of the fossil record of Afro-Arabian turtles of the clade *Testudinoidea*. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 62: 43-78. <https://doi.org/10.3374/014.062.0103>
- GEORGALIS G. L., RABI M. & SMITH K. T. 2021b. — Taxonomic revision of the snakes of the genera *Palaeopython* and *Paleryx* (Serpentes, Constrictores) from the Paleogene of Europe. *Swiss Journal of Palaeontology* 140 (18): 140 p. <https://doi.org/10.1186/s13358-021-00224-0>
- GEORGALIS G. L., VILLA A. & DELFINO M. 2017. — Fossil lizards and snakes from Ano Metochi – a diverse squamate fauna from the latest Miocene of northern Greece. *Historical Biology* 29: 730-742. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1234619>
- GEORGALIS G. L., VILLA A., IVANOV M., VASILYAN D. & DELFINO M. 2019. — Fossil amphibians and reptiles from the Neogene locality of Maramena (Greece), the most diverse European herpetofauna at the Miocene/Pliocene transition boundary. *Palaeontologia Electronica* 22.3.68: 1-99. <https://doi.org/10.26879/908>
- GIGOUT M. 1974. — *Carte géologique de France (1/50 000), feuille Beaugency (n°397)*. Bureau de Recherches géologiques et minières, Orléans: 16 p. + 1 carte.
- GINSBURG L. 1955. — De la subdivision du genre *Hemicyon* Lartet (Carnassier du Miocène). *Bulletin de la Société géologique de France* 6e série, V: 85-99.
- GINSBURG L. 1974. — Les fouilles paléontologiques du Bardou (Loiret) et l'âge des sables de Beaugency-Tavers. *Bulletin des Naturalistes orléanais*, III^{ème} série, 12: 1-6.
- GINSBURG L. 1975. — Une échelle stratigraphique continentale pour l'Europe occidentale et un nouvel étage: l'Orléanien. *Bulletin des Naturalistes orléanais*, III^{ème} série (18): 1-11.
- GINSBURG L. 1980. — *Hyainailouros sulzeri* – Mammifère créodonte du Miocène d'Europe. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 66 (1): 19-73.
- GINSBURG L. 1983. — *Carnet de travail L. Ginsburg*: Bâle, Beaugency. 1984, Madrid. 1985, Pithiviers, Orléans, Blois. 1986, Stuttgart. 1987 (août), Marseille, Toulouse, et autres. Mammifères fossiles; Paléontologie. Document interne, Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), 77 p. <https://science.mnhn.fr/catalogue/pal-mammif-lginsburg2/>
- GINSBURG L. 1985. — Systématique et évolution du genre *Palaeomeryx* (Artiodactyla, Giraffoidea) en Europe. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre* 301 (14): 1075-1078. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k56537910>
- GINSBURG L. 1990. — The faunas and stratigraphical subdivisions of the Orléanien in the Loire basin (France), in LINDSAY E. H., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York, London: 157-176 (NATO ASI series; 180).
- GINSBURG L. 1999. — Order Carnivora, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 109-148.
- GINSBURG L. 2000. — Chronologie des dépôts miocènes du Blésois à la Bretagne. *Symbioses, nouvelle série* 2: 3-16.
- GINSBURG L. 2001. — Les faunes de mammifères terrestres du Miocène Moyen des Faluns du bassin de Savigné-sur-Lathan (France). *Geodiversitas* 23 (3): 381-394. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/geodiversitas/23/3/les-faunes-de-mammiferes-terrestres-du-miocene-moyen-des-faluns-du-bassin-de-savigne-sur-lathan-france>

- GINSBURG L. 2002. — Les carnivores fossiles des sables de l'Orléanais. *Annales de Paléontologie* 88: 115-146. [https://doi.org/10.1016/S0753-3969\(02\)01042-X](https://doi.org/10.1016/S0753-3969(02)01042-X)
- GINSBURG L. & BULOT C. 1997. — Les *Diplocynodon* (Reptilia, Crocodylia) de l'Orléanien (Miocène Inférieur à Moyen) de France. *Geodiversitas* 19 (1): 107-128. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/19/1/les-diplocynodon-reptilia-crocodylia-de-l-orleanien-miocene-inferieur-moyen-de-france>
- GINSBURG L. & CHEVRIER F. 2001. — Les dinothères du bassin de la Loire et l'évolution du genre *Deinotherium* en France. *Symbioses*, nouvelle série (5): 9-24.
- GINSBURG L. & CHEVRIER F. 2003. — Les Lagomerycidae (Artiodactyla, Mammalia) de France. *Annales de Paléontologie* 89: 253-268. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2003.07.001>
- GINSBURG L. & HUGUENEY M. 1980. — La faune des mammifères du Miocène Inférieur de Selles-sur-Cher (Loir-et-Cher). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, série 4, section C, Sciences de la terre, paléontologie, géologie, minéralogie* 2 (3): 271-276. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/55592183>
- GINSBURG L. & MORALES J. 1998. — Les Hemicyoninae (Ursidae, Carnivora, Mammalia) et les formes apparentées du Miocène Inférieur et Moyen d'Europe occidentale. *Annales de Paléontologie* 84 (1): 71-123. [https://doi.org/10.1016/S0753-3969\(98\)80003-7](https://doi.org/10.1016/S0753-3969(98)80003-7)
- GINSBURG L. & MORNAND J. 1986. — *Les restes de mammifères des faluns de l'Anjou-Touraine*. Société d'Études scientifiques de l'Anjou, Angers, 0 73 p.
- GINSBURG L., MAUBERT F. & TELLES-ANTUNES M. 1987. — Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de la France. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, 4^{ème} série, section C, Sciences de la terre, paléontologie, géologie, minéralogie* 9 (3): 303-311. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/55765092>
- GLAUBRECHT M., BRINKMANN N. & PÖPPE J. 2009. — Diversity and disparity 'down under': Systematics, biogeography and reproductive modes of the 'marsupial' freshwater Thiaridae (Caenogastropoda, Cerithioidea) in Australia. *Zoosystematics and Evolution* 85 (2): 199-275. <https://doi.org/10.1002/zoos.200900004>
- GMELIN J. F. 1789. — *Systema Naturae*. Ed. 13. I. Regnum Animale. 3. Amphibia et Pisces. Lipsiae (Leipzig), G. E. Beer: 1033-1516.
- GMIRA S., LAPPARENT DE BROIN F. DE, GERAADS D., LEFEBVRE D., MOHIB A. & RAYNAL J.-P. 2013. — Les Tortues du Pliocène d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) et de localités avoisinantes. *Geodiversitas* 35 (3): 691-733. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/35/3/les-tortues-du-pleiocene-d-ahl-al-oughlam-casablanca-maroc-et-de-localites-mio-pleiocenes-avoisinantes>. <https://doi.org/10.5252/g2013n3a9>
- GOBÉ J. F., MORNAND J. & POUIT D. 1980. — *Les restes de reptiles des faluns de l'Anjou-Touraine (et supplément poissons)*. Mémoire de la Société d'Études scientifiques de l'Anjou, 39 p.
- GÖHLICH U. B. 2010. — The Proboscidea (Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 84: 163-204. <https://doi.org/10.1007/s12542-010-0053-1>
- GÖHLICH U. B. 1999. — Order Proboscidea, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 157-168.
- GÖHLICH U. B. & MANDIC O. 2020. — Introduction to the special issue «The drowning swamp of Gračanica (Bosnia-Herzegovina) – a diversity hotspot from the middle Miocene in the Bugojno Basin». *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 100: 281-293. <https://doi.org/10.1007/s12549-020-00437-0>
- GROSS M. & KLAUS S. 2005. — Upper Miocene freshwater crabs from the North-Western margin of the Styrian Basin (Brachyura, Potamoidea). *Berichte des Institutes für Erdwissenschaften der Karl-Franzens-Universität Graz* 10: 21-23.
- GRUNERT P., HARZHAUSER M., ROSENTHAL Y. & CERNEVALE G. 2016. — Estuarine Lago Mare fauna from the Tertiary Piedmont Basin indicates episodic Atlantic/Mediterranean exchange during the final stage of the Mediterranean Salinity Crisis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 457: 70-79. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.06.005>
- HAMMER Ø., HARPER D. A. T. & RYAN P. D. 2001. — Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 p. [retrived from http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm].
- HAQ B. U., HARDENBOL J. & VAIL P. R. 1988. — Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change, in WILGUS C. K., HASTINGS B. S., KENDALL C. G. ST. C., ROSS C. A. & VAN WAGONER J.-C. (eds), *Sea-Level Changes: An Integrated Approach*. SEPM Special Publication (Edition), SEPM, Tulsa, Oklahoma, 42: 71-107. <https://doi.org/10.2110/pec.88.01.0071>
- HARZHAUSER M., LATAL C. & PILLER W. E. 2007. — The stable isotope archive of Lake Pannon as a mirror of Late Miocene climate change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 335-350. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.02.006>
- HEISSIG K. 2012. — *Les Rhinocerotidae (Perissodactyla) de Sansan*, in PEIGNÉ S. & SEN S. (eds), *Mammifères de Sansan*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 317-485 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 203). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle/mammiferes-de-sansan>
- HEISSIG K. 2017. — Revision of the European species of *Prosanorhinus* Heissig, 1974 (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae). *Fossil Imprint* 73 (3-4): 236-274. <https://doi.org/10.2478/if-2017-0014>
- HEISSIG K. 1999. — Family Rhinocerotidae, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 175-188.
- HEIZMANN E. P. J., GINSBURG L. & BULOT C. 1980. — *Prosanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs. *Stuttgart Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, série B, Geologie und Paläontologie* 58: 1-27. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/30260281>
- HERVET S. 2004. — Systématique du groupe «*Palaeochelys sensu lato – Mauremys*» (Chelonii, Testudinoidea) du tertiaire d'Europe occidentale: principaux résultats. *Annales de Paléontologie* 90 (1): 13-78. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2003.12.002>
- HILGEN F. J., LOURENS L. J. & VAN DAM J. A. 2012. — The Neogene period, in GRADSTEIN F. M., OGG J. G., SCHMITZ M. & OGG G. (eds), *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier Science, Amsterdam: 923-978. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59425-9.00029-9>
- HOFMANN A. 1885. — Crocodilien aus dem Miocæn der Steiermark. *Beiträge zur Paläontologie von Osterreich-Ungarn* 5: 26-35. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/14481806>
- HOLMAN J. A., 1964. — Fossil snakes from the Valentine Formation of Nebraska. *Copeia* 4: 631-637. <https://doi.org/10.2307/1441438>
- HOM L. & MOULIN M. 2012. — *Les séries sédimentaires du Paléogène-Miocène Supérieur du bassin de Noyant-sous-le-Ludel/Savigné-sur-Lathan (Touraine)*. Mémoire d'Ingénieur géologue, Institut polytechnique UniLaSalle, Beauvais, 74 p.
- HORDIJK K. 2010. — Perseverance of pikas in the Miocene. Interplay of climate and competition in the evolution of Spanish Ochotonidae (Lagomorpha, Mammalia). *Geologica Ultraiectina* 333: 1-232.
- HUGUENEY M. 1999a. — Genera *Eucrietodon* and *Pseudocricetodon*, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 347-358.
- HUGUENEY M. 1999b. — Family Castoridae, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 281-300.
- HÜNERMANN K. A. 1999. — Superfamily Suoidea, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 281-300.

- HUTTUNEN K. 2002. — Systematics and Taxonomy of the European Deinotheriidae (Proboscidea, Mammalia). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 103A: 237-250. <https://www.jstor.org/stable/41702232>
- IVANOV M. 2000. — Snakes of the lower/middle Miocene transition at Vieux Collonges (Rhône; France), with comments on the colonisation of western Europe by colubroids. *Geodiversitas* 22 (4): 559-588. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/22/4/serpents-du-miocene-inferieur/moyen-vieux-collonges-rhone-france-avec-les-commentaires-sur-la-colonisation-de-l-europe-de-l-ouest-par-des-colubroides>
- IVANOV M. 2022. — Miocene Snakes of Eurasia: a review of the evolution of snake communities, in GOWER D. & ZAHER H. (eds), *The Origin and Early Evolution of Snakes*. Cambridge University Press, Cambridge: 85-110. <https://doi.org/10.1017/9781108938891.007>
- JANVIER P. 1969. — Note sur quelques squamates des Faluns de Touraine et leur importance paléoclimatique. *Revue de la Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles* 8: 14-20.
- JOYCE W. G. 2016. — A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clade *Pan-Chelydriidae*. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 57 (1): 21-56. <https://doi.org/10.3374/014.057.0103>
- KÄLIN D. & KEMPF O. 2009. — High-resolution stratigraphy from the continental record of the Middle Miocene Northern Alpine Foreland Basin of Switzerland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 254: 177-235. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0010>
- KARGOPOULOS N., KAMPOURIDIS P., LECHNER T. & BÖHME M. 2021. — A review of *Semigenetta* (Viverridae, Carnivora) from the Miocene of Eurasia based on material from the hominid locality of Hammerschmiede (Germany). *Geobios* 69: 25-36. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.07.001>
- KLAUS S. & GROSS M. 2009. — Synopsis of the fossil freshwater crabs of Europe (Brachyura: Potamoidea: Potamidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 256 (1): 39-59. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0032>
- KLEMBARA J. 2015. — New finds of anguines (Squamata, Anguinae) from the Early Miocene of North-West Bohemia (Czech Republic). *Paläontologische Zeitschrift* 89 (2): 171-195. <https://doi.org/10.1007/s12542-014-0226-4>
- KLEMBARA J. & RUMMEL M. 2018. — New material of *Ophisaurus*, *Anguis* and *Pseudopus* (Squamata, Anguinae, Anguinae) from the Miocene of the Czech Republic and Germany and systematic revision and palaeobiogeography of the Cenozoic Anguinae. *Geological Magazine* 155: 20-44. <https://doi.org/10.1017/S0016756816000753>
- KLEMBARA J., HAIN M. & ČERNÁNSKÝ A. 2019. — The first record of anguine lizards (Anguimorpha, Anguinae) from the early Miocene locality Ulm – Westtangente in Germany. *Historical Biology* 31: 1016-1027. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1416469>
- KOUFOS G., ZOUROS N. & MOUROUZIDOU O. 2003. — *Prodeinotherium bavaricum* (Proboscidea, Mammalia) from Lesvos island, Greece; the appearance of deinotheres in the eastern Mediterranean. *Geobios* 36 (3): 305-315. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(03\)00031-7](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(03)00031-7)
- KOVALCHUK O. M., GOROBETS L. V., SYROMYATNIKOVA E. V., DANILOV I. G., TITOV V. V., KRAKHMALNAYA T. V., REKOVETS L. I. & ZELENKOVA N. V. 2017. — Vertebrates from the Pontian of the Shkodova Gora Locality (Northwestern Black Sea Region, Upper Miocene) *Paleontological Journal* 51 (4): 414-429. <https://doi.org/10.1134/S0031030117040050>
- KRUMBEIN W. & SLOSS L. 1963. — *Stratigraphy and Sedimentation*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 660 p.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE 2000. — *Les Chéloniens de Sansan*, in GINSBURG L. (ed.), *La faune miocène de Sansan et son environnement*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 219-261 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 183). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle/la-faune-miocene-de-sansan-et-son-environnement>
- LAPPARENT DE BROIN F. DE 2001. — The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4: 155-217.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, BOUR R. & PERÄLÄ J. F. 2006a. — Morphological definition of *Eurotestudo* (Testudinidae, Chelonii): First part, *Annales de Paléontologie* 92 (3): 255-304. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2006.10.002>
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, BOUR R. & PERÄLÄ J. F. 2006b. — Morphological definition of *Eurotestudo* (Testudinidae, Chelonii): Second part, *Annales de Paléontologie* 92 (4): 325-357. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2006.07.003>
- LARTET É. 1851. — *Notice sur la colline de Sansan*. J.-A. Portes, Auch, 42 p. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bd6t5987520x>
- LATREILLE P. A. 1802. — *Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes*. Vol. 3F. Dufart, Paris, 1064 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.15764>
- LATREILLE P. A. 1806. — *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus, ex emblemis plurimis explicata*. Vol. 1. Amand Koenig, Paris, 296 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.65741>
- LECHNER T. & BÖHME M. 2022. — The beaver *Steneofiber depereti* from the lower Upper Miocene hominid locality Hammerschmied and remarks on its ecology. *Acta Palaeontologica* 67 (4): 807-826. <https://doi.org/10.4202/app.00997.2022>
- LECOINTRE G. 1947. — Géologie régionale de la France. 4: La Touraine. *Actualités scientifiques et industrielles* 1027: 1-240.
- LI Y.-K., MENNECART B., AIGLSTORFER M., NI X.-J., LI Q. & TAO D. 2022. — The early evolution of cranial appendages in Bovioidea revealed by new species of *Amphimoschus* (Mammalia: Ruminantia) from China. *Zoological Journal of the Linnean Society* 196 (3): 1039-1053. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab053>
- LINNAEUS C. VON 1758. — *Systema naturae*. Holmiae, Stockholm, Laurentii Salvii, 824 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.542>
- LOCKHART C. F. 1854. — Note sur un nouveau dépôt d'ossements fossiles dans le département du Loiret. *Bulletin de la Société géologique de France* 2 (9): 50-53.
- LOZOUET P. (coord.) 2012. — *Stratotype Stampien*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; Biotopie, Mèze, 464 p. (Patrimoine géologique; 4). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/patrimoine-geologique/stratotype-stampien>
- MACAIRE J.-J., LE DOUSSAL C., HINSCHBERGER F., BRÉHÉRET J.-G. & SEN S. 2020. — La réserve naturelle régionale géologique de Pontlevoy (Loir-et-Cher, France): présentation et nouvelles données sur les formations miocènes au Sud de Blois. *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris* 57 (2): 34-59.
- MADE J. VAN DER 2020. — The Suidae from the Middle Miocene of Gračanica (Bugojno Basin, Bosnia and Herzegovina)—evolution, taxonomy, and biostratigraphy. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 100: 321-349. <https://doi.org/10.1007/s12549-020-00420-9>
- MADE J. VAN DER 2010. — The pigs and «Old World peccaries» (Suidae and Palaeochoeridae, Suidae, Artiodactyla) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany): phylogeny and an updated classification of the Hyotheriinae and Palaeochoeridae. *Paläontologische Zeitschrift* 84: 43-121. <https://doi.org/10.1007/s12542-010-0051-3>
- MADE J. VAN DER 1989. — A *Conohyus*-lineage (Suidae, Artiodactyla) from the Miocene of Europe. *Revista española de Paleontología* (4): 19-28. <https://doi.org/10.7203/sjp.25131>
- MADE J. VAN DER 1996. — *Albanohyus*, a small Miocene pig. *Acta Zoologica Cracoviensia* 39 (1): 293-303. <https://archive.org/details/actazoolcrac-v391-31>
- MARTIN J. & GROSS M. 2011. — Taxonomic clarification of *Diplocynodon* Pomel, 1847 (Crocodylia) from the Miocene of Styria, Austria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 261 (2): 177-193. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2011/0159>
- MARTIN J. E., SMITH T., LAPPARENT DE BROIN F. DE, ESCUILLIE F. & DELFINO M. 2014. — Late Paleocene eusuchian remains from Mont de Berru, France and the origin of the alligatoroid

- Diplocynodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 172: 867-891. <https://doi.org/10.1111/zoj.12195>
- MATHER E. 2021. — *Taxonomy of Fossil Eagles and Vultures (Aves, Accipitridae) from Australia*. PhD thesis, Flinders University, College of Science and Engineering.
- MAYET L. 1908. — Étude des mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Annales de l'Université de Lyon*, N. S., 24 (1): 1-336.
- MCILREATH I. A. & MORROW D. 1982. — *Diagenesis*. *Geoscience Canada* 9 (1): 1-338.
- MÉGNIEU C., MÉGNIEU F. & DEBRAND-PASSARD S. 1980. — *Synthèse géologique du bassin de Paris, stratigraphie et paléogéographie*. (n°101, 466 p.). *Atlas* (n°102). *Lexique des noms des formations* (n°103, 467 p.). Mémoires du Bureau de Recherches géologiques et minières, Orléans.
- MEIN P. 1958. — Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon* 5: 3-122. <https://doi.org/10.3406/mhnl.1958.987>
- MEIN P. 1975. — Résultats du groupe de travail des Vertébrés. Report on activity on the RCMNS working group (1971-1975). *Ings, Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy*: 78-81.
- MEIN P. 1999. — European Miocene Mammal Biochronology, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 25-38.
- MEIN P. & GINSBURG L. 2002. — Sur l'âge relatif des différents dépôts karstiques miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Cahiers scientifiques du Muséum d'histoire naturelle de Lyon – Centre de conservation et d'étude des collections* 2: 7-47. <https://doi.org/10.3406/mhnl.2002.1328>
- MENNECART B., BECKER D. & BERGER J.-P. 2011. — *Iberomeryx minor* (Mammalia, Artiodactyla) from the early Oligocene of Soule (Canton Jura, Nw Switzerland): systematics and palaeodiet. *Swiss Journal of Geosciences* 104 (1): 115-132. <https://doi.org/10.1007/s00015-010-0034-0>
- MENNECART B., MÉTAIS G., COSTEUR L., GINSBURG L. & RÖSSNER G. E. 2021a. — Reassessment of the enigmatic ruminant Miocene genus *Amphimoschus* Bourgeois, 1873 (Mammalia, Artiodactyla, Pecora). *PLoS One* 16 (1): e0244661. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244661>
- MENNECART B., PERTHUIS A. DE, RÖSSNER G. E., GUZMÁN-SANDOVAL J. A., PERTHUIS A. DE & COSTEUR L. 2018. — The first French tragulid skull (Mammalia, Ruminantia, Tragulidae) and associated tragulid remains from the Middle Miocene of Contres (Loir-et-Cher, France). *Comptes Rendus Palevol* 17: 189-200. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.08.004>
- MENNECART B., WAZIR W. A., SEHGAL R. K., PATNAIK R., SINGH N. P., KUMAR N. & NANDA A. C. 2021b. — New remains of *Nalameryx* (Tragulidae, Mammalia) from the Ladakh Himalaya and their phylogenetic and paleoenvironmental implications. *Historical Biology* 34: 2295-2303. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.2014479>
- MERMIER E. 1896. — Étude complémentaire sur l'*Acerotherium platyodon* de la Mollasse burdigalienne supérieure des environs de Saint-Nazaire en Royans (Drôme). *Publications de la Société linnéenne de Lyon* 43 (1): 225-240. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/43749137>
- MÉTAIS G., CHAIMANEE Y., JAEGER J.-J. & DUCROCQ S. 2001. — New remains of primitive ruminants from Thailand: evidence of the early evolution of the Ruminantia in Asia. *Zoologica Scripta* 30: 231-248. <https://doi.org/10.1046/j.0300-3256.2001.00071.x>
- MILLER K. G., KOMINZ M. A., BROWNING J. V., WRIGHT J. D., MOUNTAIN G. S., KATZ M. E., SUGARMAN P. J., CRAMER B. S., CHRISTIE-BLICK N. & PEKAR S. F. 2005. — The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science* 310: 1293-1298. <https://doi.org/10.1126/science.1116412>
- MEYNARSKI M. 1980. — Die schildkröten des Steinheimer Beckens B. Chelydridae mit einem nachtrag zu den Testudinoidea. *Palaontographica* 8 (2) B: 1-35.
- MOORE D. M. & REYNOLDS R. C. 1997. — *X-Ray Diffraction and the Identification and Analysis of Clay Minerals*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford, New York, 378 p.
- MORALES J., ALCALÁ L., HOYOS M., MONTOYA R., NIETO M., PEREZ B. & SORIA D. 1993. — El yacimiento del Aragoniense medio de La Retama (Depresion Intermedia, Provincia de Cuenca, Espana): significado de las faunas con *Hispanotherium*. *Scripta Geologica* 103: 23-39. <https://repository.naturalis.nl/pub/317489>
- MORALES J., FEJFAR O., HEIZMANN E., WAGNER J., VALENCIANO A. & ABELLA J. 2021. — The Amphicyoninae (Amphicyonidae, Carnivora, Mammalia) of the Early Miocene from Turoňice, the Czech Republic. *Fossil Imprint* 77 (1): 126-144. <https://doi.org/10.37520/fi.2021.011>
- MORALES J., SANCHEZ I. M. & QUIRALTE V. 2012. — Les Tragulidae (Artiodactyla) de Sansan, in PEIGNÉ S. & SEN S. (eds), *Mammifères de Sansan*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 225-247 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 203). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle/mammiferes-de-sansan>
- MORLO M. 2006. — News remains of Barbourofelidae (Mammalia, Carnivora) from the Miocene of Southern Germany: implications for the history of barbourofelid migrations. *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients* 30: 339-346.
- MOSER M., RÖSSNER G. E., GÖHLICH U. B., BÖHME M. & FAHLBUSCH V. 2009. — The fossil lagerstätte Sandelzhausen (Miocene; southern Germany): history of investigation, geology, fauna, and age. *Paläontologische Zeitschrift* 83: 7-23. <https://doi.org/10.1007/s12542-009-0012-x>
- MOURER-CHAUVIRÉ C. 2006. — The avifauna of the Eocene and Oligocene Phosphorites du Quercy (France): an updated list. *Strata* 1 (13): 135-149. <https://hal.science/hal-00153026v1>
- NAGEL D., STEFEN C. & MORLO M. 2009. — The carnivoran community from the Miocene of Sandelzhausen (Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 83: 151-174. <https://doi.org/10.1007/s12542-009-0008-6>
- NEUBAUER T. A., HARZHAUSER M., MANDIC O., GEORGOPOULOU E. & KROH A. 2016. — Paleobiogeography and historical biogeography of the non-marine caenogastropod family Melanopsidae. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 444: 124-143. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.12.017>
- ORLIAC M. J., ANTOINE P. O. & DURANTHON F. 2006. — The Suoidea (Mammalia, Artiodactyla), exclusive of Listriodontinae, from the early Miocene of Béon 1 (Montréal-du-Gers, Sw France, Mn4). *Geodiversitas* 28 (4): 685-718. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/geodiversitas/28/4/les-suoidea-mammalia-artiodactyla-listriodontinae-exceptes-du-miocene-inferieur-de-beon-1-montreal-du-gers-so-france-mn4>
- OSSÓ À., ARASA A. & PASTÓ Q. 2022. — First report of the freshwater crab *Potamon* (Decapoda: Brachyura: Potamidae) in the Pliocene of the Iberian Peninsula, in ZAMORA S., FERRATGES F. A., GARCÍA-PENAS A. & AURELL M. (eds), 8th Symposium on Fossil Decapod Crustaceans, Zaragoza, Spain. Abstracts book – Field guidebook. *Palaeontological Publications* 1: 75-78.
- PACAUD J.-M. & HARZHAUSER M. 2012. — *Jponsia, Moniquia* et *Eginae*, trois nouveaux genres de Pachychilidae (Gastropoda, Caenogastropoda) du Paléogène européen. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle de Nice* 27: 105-153.
- PÉREZ-GARCÍA A. 2015. — A new genus for '*Testudo*' *gigas*, the largest European Paleogene testudinid. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36 (1). <https://doi.org/10.1080/02724634.2015.1030024>
- PÉREZ-GARCÍA A. 2016. — Analysis of the Iberian Aragonian record of *Paleotestudo*, and refutation of the validity of the Spanish '*Testudo catalaunica*' and the French '*Paleotestudo canetotiana*'. *Spanish Journal of Palaeontology* 31 (2): 321-340. <https://doi.org/10.7203/sjp.31.2.17159>
- PÉREZ-GARCÍA A. & VLACHOS E. 2014. — New generic proposal for the European Neogene large testudinids (Cryptodira) and the first phylogenetic hypothesis for the medium and large representatives

- of the European Cenozoic record. *Zoological Journal of the Linnean Society* 172: 653-719. <https://doi.org/10.1111/zoj.12183>
- PETER K. 2002. — Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozan (MN5) von Sandelzhausen (Bayern). *Zitteliana* 22: 3-168. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/28232225>
- PETERS K. F. 1855. — Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiär-Ablagerungen. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 9 (2): 1-22. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/6347933>
- PETERS K. F. 1868. — Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste (Auszug). *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 57 (2): 72-74. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/6449245>
- PETERS K. F. 1869. — Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 29: 111-124. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/28668134>
- PICKFORD M. 2012. — Les Suoidea (Artiodactyla) de Sansan : systématique, paléocécologie, biogéographie et biochronologie, in PEIGNÉ S. & SEN S. (eds), *Mammifères de Sansan*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: 249-277 (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 203). <https://sciencepress.mnhn.fr/collections/memoires-du-museum-national-d-histoire-naturelle/mammiferes-de-sansan>
- PIDOPLIHKO I. G. & TARASHCHUK V. I. 1960. — A new turtle genus from Pontian deposits in the vicinity of Odessa. *Zbirnyk Prats Zoologichnogo Muzeja, Akademii Nauk Urrs* 29: 105-110.
- POMEL A. 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans les bassins de la Loire et de l'Allier (suite et fin). *Annales scientifiques, littéraires et industrielles de l'Auvergne* 26: 81-229. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k229280q/f79.item>
- PRETZMANN G. 1971. — Scheren und Scherenbezahlung bei *Potamon* (Crustacea Decapoda). *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien* 75: 489-493. <https://www.jstor.org/stable/41769370>
- PRIETO L., VAN DEN HOEK OSTENDE L. & BÖHME M. 2011. — Reappearance of *Galerix* (Erinaceomorpha, Mammalia) at the Middle to Late Miocene transition in South Germany: biostratigraphic and palaeoecologic implications. *Contributions to Zoology* 80 (3): 179-189. <https://doi.org/10.1163/18759866-08003002>
- PURSCHE C. A. 1885. — *Clemmys sarmatica* n. sp. aus dem Tegel von Hernalz bei Wien. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 50 (2): 185-192. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/7216787>
- QUATREHOMME F. 1973. — Découvertes paléontologiques au Bardou au lieu-dit « La Fosse au Loup ». *Naturalistes orléanais*, II^{ème} série, 9: 6-7.
- RAGE J.-C. 1984. — *Serpentes*, in WELLNHOFER P. (ed.), *Encyclopedia of Paleoherpology*. Vol. 11. Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 80 p.
- RAGE J.-C. & HOLMAN J. A. 1984. — Des serpents (Reptilia, Squamata) de type nord-américain dans le Miocène français. Évolution parallèle ou dispersion? *Geobios* 17: 89-104. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(84\)80007-8](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(84)80007-8)
- ROBLES J. M., MADURELL-MALAPEIRA J., ABELLA J., ROTGERS C., CARMONA R., ALMÉCJA S., BALAGUER J. & ALBA D. M. 2013. — New *Pseudaelurus* and *Styriofelis* remains (Carnivora: Felidae) from the Middle Miocene of Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin). *Comptes Rendus Palevol* 12 (2): 101-113. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.02.001>
- ROČEK Z. 2019. — A contribution to the herpetofauna from the late Miocene of Gritsev (Ukraine). *Comptes Rendus Palevol* 18: 817-847. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.07.003>
- RÖSSNER G. E. 1995. — Odontologische und schädelanatomische Untersuchungen an *Procervulus* (Cervidae, Mammalia). *Münchener geowissenschaftliche Abhandlungen A: Geologie und Paläontologie* 29: 1-127.
- RÖSSNER G. E. 1997. — Ruminantia (Mammalia). *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien, serie A, Für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie* 99: 169-193. <http://www.jstor.org/stable/41702126>
- RÖSSNER G. E. 2007. — Tragulidae, in PROTHERO D. R. & FOSS S. C. (eds), *The Evolution of Artiodactyls*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 213-220.
- RÖSSNER G. E. 2010. — Systematics and palaeoecology of Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany, Northern Alpine Foreland Basin). *Paläontologische Zeitschrift* 84 (1): 123-162. <https://doi.org/10.1007/s12542-010-0052-2>
- RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. 1999. — *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 515 p.
- RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. 2013. — New records of *Dorcatherium guntianum* (Tragulidae), stratigraphical framework, and diphyletic origin of Miocene European tragulids. *Swiss Journal of Geosciences* 106: 335-347. <https://doi.org/10.1007/s00015-013-0132-x>
- RÖSSNER G. E. & RUMMEL M. 2001. — *Pomelomeryx gracilis* (Pomel, 1853) (Mammalia, Artiodactyla, Moschidae) from the Lower Miocene karstic fissure filling complex Roschstein 10/14 (Germany, Bavaria), in HORACEK I. & MLI-KOVSKJ. (eds), Papers in paleomammalogy honouring Prof. Dr. Oldrich Fejfar. *Lynx*, n.s., 32: 323-353.
- RUIZ-SÁNCHEZ F. J., LACOMBA J. I. & SANTISTEBAN C. 1995. — Caracterización de *Megacricetodon collongensis* (Mammalia, Rodentia) del Aragoniense de la localidad « Quesa 2 » (Quesa, Valencia). *Revista Española de Paleontología* 10 (2): 151-160. <https://doi.org/10.7203/sjp.24123>
- SACCO F. 1889. — I Cheloni astiani del Piemonte. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino*, serie 2, 39: 427-461. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/43231011>
- SÁNCHEZ I. M., QUIRALTE V., RIOS M., MORALES J. & PICKFORD M. 2015. — First African record of the Miocene Asian mouse-deer *Siamotragulus* (Mammalia, Ruminantia, Tragulidae): implications for the phylogeny and evolutionary history of the advanced selenodont tragulids. *Journal of Systematic Palaeontology* 13: 543-556. <https://doi.org/10.1080/14772019.2014.930526>
- SÁNCHEZ I. M., ABBAS S. G., KHAN M. A., BABAR M. A., QUIRALTE V. & DEMIGUEL D. 2022. — The first Asian record of the mouse-deer *Afrotragulus* (Ruminantia, Tragulidae) reassess its evolutionary history and offers insights on the influence of body size on *Afrotragulus* diversification. *Historical Biology* 34: 1544-1559. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2050719>
- SANISIDRO O., ALBERDI M. T. & MORALES J. 2012. — The first complete skull of *Hispanotherium matritense* (Prado, 1864) (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the middle Miocene of the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (2): 446-455. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.639420>
- SAVIGNY J. C. 1816. — *Mémoires sur les animaux sans vertèbres. 1. Description et classification des animaux invertébrés et articulés*. G. Dufour, Paris, 118 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.65971>
- SCHULZ E. & FAHLKE J.-M. 2009. — The diet of *Metaschizotherium bavarium* (Chalicotheriidae, Mammalia) from the MN 5 of Sandelzhausen (Germany) implied by the mesowear method. *Paläontol Z* 83: 175-181.
- SEN S. & MAKINSKY M. 1983. — Nouvelles découvertes de micromammifères dans les faluns miocènes de Thenay (Loir-et-Cher). *Geobios* 16 (4): 461-169. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(83\)80105-3](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(83)80105-3)
- SOLÉ F., LESPORT J.-F. & MENNECART B. 2022. — A new gigantic carnivore (Carnivora, Amphicyonidae) from the late middle Miocene of France. *Peer J* 10:13457. <http://doi.org/10.7717/peerj.13457>
- STEININGER F. 1999. — Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene « European Land Mammal Megazones » (Elmmz) and the Miocene « Mammal-zones » (Mnzones), in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 9-24.

- STEHLIN H. G. 1925. — Catalogue des ossements de mammifères tertiaires de la collection Bourgeois de l'école de Pontlevoy (Loir-et-Cher). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle et d'anthropologie du Loir-et-Cher* 18: 77-277.
- SZYNDLAR Z. 1991. — A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios Geológicos* 47: 237-266. <https://doi.org/10.3989/egol.91473-4422>
- SZYNDLAR Z. 2009. — Snake fauna (Reptilia: Serpentes) from the Early/Middle Miocene of Sandelzhausen and Rothenstein 13 (Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 83: 55-66. <https://doi.org/10.1007/s12542-009-0009-5>
- SZYNDLAR Z. 2012. — Early Oligocene to Pliocene Colubridae of Europe: a review. *Bulletin de la Société géologique de France* 183: 661-681. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.183.6.661>
- SZYNDLAR Z. & GEORGALIS G. L. 2023. — An illustrated atlas of the vertebral morphology of extant non-caenophidian snakes, with special emphasis on the cloacal and caudal portions of the column. *Vertebrate Zoology* 73: 717-886. <https://doi.org/10.3897/vz.73.e101372>
- SZYNDLAR Z. & RAGE J. C. 2003. — *Non-Erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe*. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Cracow, 111 p.
- TASSY P. 1977. — Découverte de *Zygodon turicensis* (Schinz) (Proboscidea, Mammalia) au lieu-dit Malartic à Simorre, Gers (Vindobonien Moyen); Implications paléocéologiques et biostratigraphiques. *Geobios* 10 (5): 655-669. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(77\)80045-4](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(77)80045-4)
- TASSY P. 2014. — L'odontologie de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène Moyen du Gers, France). *Geodiversitas* 36 (1): 35-115. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/36/1/l-odontologie-de-gomphotherium-angustidens-cuvier-1817-proboscidea-mammalia-donnees-issues-du-gisement-d-en-pejouan-miocene-moyen-du-gers-france>. <https://doi.org/10.5252/g2014n1a2>
- TASSY P. & GÖHLICH U. B. 2012. — Retour sur la série type de *Gomphotherium angustidens* (Proboscidea, Mammalia): de Daubenton à Cuvier, et après. *Estudios Geológicos* 67 (2011): 321-332. <https://doi.org/10.3989/egol.40539.191>
- TEMEY I. 1996. — *Le Néogène de Touraine: approche environnementale et paléogéographique des faluns du bassin de Noyant-Savigné (Indre-et-Loire et Maine-et-Loire, France)*. Mémoire d'Ingénieur géologue, Institut géologique Albert-de-Lapparent, Cergy-Pontoise, 292 p.
- TISSIER J., ANTOINE P.-O. & BECKER D. 2021. — New species, revision, and phylogeny of *Ronzotherium* Aymard, 1854 (Perissodactyla, Rhinocerotidae). *European Journal of Taxonomy* 753: 1-80. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.753.1389>
- TRUC G. 1971. — Heliceae (Gastropoda) du Neogene du bassin rhodanien (France). *Geobios* 4 (4): 273-329. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(71\)80012-8](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(71)80012-8)
- VAN DEN HOEK OSTENDE L. W. & DOUKAS C. S. 2003. — Distribution and evolutionary history of the Early Miocene erinaceid *Galerix symeonidisi* Doukas, 1986, in REUMER J. W. F. & WESSELS W. (eds), *Distribution and Migration of the tertiary mammals in Eurasia*. A volume in honour of Hans de Bruijn. *Deinsea* 10: 287-303.
- VILLA A., CARNEVALE G., PAVIA M., ROOK L., SAMI M., SZYNDLAR Z. & DELFINO M. 2021. — An overview of the late Miocene vertebrates from the fissure fillings of Monticino Quarry (Brisighella, Italy), with new data on non-mammalian taxa. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 127 (2): 297-354. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/15774>
- VILLA A., MACALUSO L. & MÖRS T. 2024. — Miocene and Pliocene amphibians from Hambach (Germany): New evidence for a late Neogene refuge in northwestern Europe. *Palaeontologia Electronica* 27 (1): a3. <https://doi.org/10.26879/1323>
- WANG S., LI Y., DUANGKRAYON J., YANG X.-W., HE W. & CHEN S.-Q. 2017. — A new species of *Gomphotherium* (Proboscidea, Mammalia) from China and the evolution of *Gomphotherium* in Eurasia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37 (3): e1318284. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1318284>
- WELSH E. 2021. — A new species of an enigmatic carnivore *Palaeogale* (Feliformia: Palaeogalidae) from Badlands National Park South Dakota. *Proceedings of the South Dakota Academy of Science* 100: 107-120.
- WESSELS W. & REUMER B. M. 2009. — *Democricetodon* and *Megacricetodon* (Mammalia, Cricetidae) from the Miocene of Sandelzhausen, Southern Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 83: 187-205. <https://doi.org/10.1007/s12542-009-0006-8>
- WRIGHT V. P. 1986. — *Paleosols: their Recognition and Interpretation*. Princeton University Press, Oxford, Blackwell Scientific publication, 315 p.
- WRIGHT V. P. 1990. — A micromorphological classification of fossil and recent calcic and petrocalcic microstructures. In *Soil Micromorphology*, in Proceedings of 8th meeting of Soil Micromorphology, San Antonio, 1988. *Developments in Soil Science* 19: 401-407.
- WYNS R. 2024. — Des meulière d'âge crétacé Inférieur sur le Jurassique du Seuil du Poitou. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 60 (4): 2-7.
- YVARD J.-C. 1976. — Chronologie et sédimentation des calcaires lacustres du Sud-Ouest du Bassin de Paris dans leur environnement structural. *Norvès* 92: 529-540.
- ZIEGLER R. 1999. — Order Insectivora, in RÖSSNER G. E. & HEISIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München: 53-74.

Soumis le 8 mars 2024;
 accepté le 16 juillet 2024;
 publié le 17 juillet 2025.

ANNEXES

ANNEXE 1. — Liste des principaux spécimens consultés et caractéristiques des sites de Beaugency, Tavers et Le Bardou.

MATÉRIEL OLIGOCÈNE REMANIÉ PROVENANT DES SABLES
FLUVIATILES MIOCÈNES

Phylum CHORDATA Haeckel, 1874
 Classe MAMMALIA Linnaeus, 1758
 Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
 Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Ronzootherium romani Kretzoi, 1940: P4 d. (coll. DL; moulage :
 ULB-LM-TAV-4; Fig. 13).

MATÉRIEL PROVENANT DES SABLES FLUVIATILES
DU MIOCÈNE MOYEN (MN5)

Phylum MOLLUSCA Cuvier, 1795
 Classe BIVALVIA Linnaeus, 1758
 Ordre UNIONOIDA Stoliczka, 1871
 Famille UNIONIDAE Rafinesque, 1820

Unio sp.: un lot de 2 spécimens (MHNT.993.4.2; Fig. 9D).

Classe GASTROPODA Cuvier, 1797
 Ordre STYLOMMATOPHORA Schmidt (D.), 1856

Famille HELICIDAE Rafinesque, 1815

Megalotachea turonensis (Deshayes, 1832): un lot de 3 spécimens
 (MHNO.PAZ.2011.2.132; Fig. 9G) et un lot de 5 spécimens
 (MHNO.PAZ.2011.0.197);

Megalotachea sp. 1: un spécimen (MMSL-00.002.591/1/13; Fig. 9H);

Megalotachea sp. 2: un spécimen (MMSL-00.002.591/1/27).

Super-ordre HYGROPHILA Férussac, 1822

Famille LYMNAEIDAE Rafinesque, 1815

Lymnaea sp.: un lot de 3 spécimens (MHNO.PAZ.2011.0.198;
 Fig. 9C).

Sous-classe CAENOGASTROPODA Cox, 1960

Famille MELANOPSIDAE H. Adams & A. Adams, 1854

Melanopsis glandicula Sandberger, 1872: une coquille (MMSL-
 00.002.591/1/33; Fig. 9F);

Melanopsis sp.: une coquille (MMSL-00.002.591/1/9), une coquille
 (MMSL-00.002.591/1/43; Fig. 9E).

Famille PACHYCHILIDAE Fischer & Crosse, 1892

Tinnyea aquitanica (Noulet, 1846): un spécimen (MMSL-
 00.002.591/1/15; Fig. 9B);

Tinnyea sp.: une coquille (MMSL-00.002.591/1/5; Fig. 9A).

Ordre CYCLONERITIDA Frýda, 1998

Famille NERITIDAE Rafinesque, 1815

Neritidae indet.: un spécimen (MMSL-00.002.591/1/49; Fig. 9J);

Theodoxus sp. 1: un spécimen (MMSL-00.002.591/1/10; Fig. 9I);

Theodoxus sp. 2: un spécimen (MMSL-00.002.591/1/37).

Phylum ARTHROPODA Gravenhorst, 1843

Classe INSECTA Linnaeus, 1758
 Ordre TRICOPTERA Kirby, 1813

Famille PHRYGANEIDAE Leach, 1815

Phryganeidae indet.: un tube larvaire (ULB-LM-TAV-22; Fig. 9M).

Classe MALACOSTRACA Latreille, 1806

Ordre DECAPODA Latreille, 1802

Famille POTAMIDAE Ortmann, 1896

Potamon sp.: un pollex d. (moulage : ULB-LM-TAV-5; Fig. 9K), un
 fragment de dactyle (MMSL-00.002.0218/53; Fig. 9L).

Phylum CHORDATA Haeckel, 1874

Classe ACTINOPTERYGII Klein, 1885
 Ordre PERCIFORMES Bleeker, 1859

Famille LATIDAE Mooi & Gill, 1995

Latidae indet.: un lot de vingt-deux fragments d'épines natatoires
 (MMSL-00.002.0218/67).

Ordre CYPRINIFORMES Bleeker, 1859

Famille CYPRINIDAE Rafinesque, 1815

Tinca sp.: une dent pharyngienne (ULB-LM-TAV-6; Fig. 16), une
 dent pharyngienne (ULB-LM-TAV-7; Fig. 16).

Classe AMPHIBIA Linnaeus, 1758
Ordre URODELA Duméril, 1805

Famille SALAMANDRIDAE Goldfuss, 1820

Chelotriton paradoxus Pomel, 1853 : une vertèbre (MMSL-00.002.0218/54/A; Fig. 17A), une vertèbre (MMSL-00.002.0218/54/B; Fig. 17B), une vertèbre (MMSL-00.002.0218/54/C).

Ordre ANURA Duméril, 1805

Famille RANIDAE Rafinesque, 1814

Pelophylax sp. : un humérus gauche d'un individu mâle (MMSL-00.002.0218/3/1/A; Fig. 18A), un humérus gauche d'un individu femelle (MMSL-00.002.0218/3/1/B; Fig. 18B).

Classe REPTILIA Laurenti, 1768
Ordre TESTUDINES Linnaeus, 1758

Famille TRIONYCHIDAE Fitzinger, 1826

Trionyx sp. : un fragment de plaque pleurale (MMSL-00.002.2997/A), un ensemble d'un même individu comprenant d'une dossière partielle, les hyoplastrons d. et g., les hypoplastrons d. et g., les xiphiplastrons d. et g. (coll. DL; Fig. 11), une plaque pleurale (MNHN.F. *Ginsburg* 1973; Fig. 19D).

Famille CHELYDRIDAE Gray, 1831

Chelydropsis aff. *sansaniensis*: crâne (MNHN.F.TAV185; Fig. 20A; moulage : ULB-LM-TAV-23), une mandibule (coll. FM; Fig. 20B), une mandibule (coll. FM).

Famille GEOEMYDIDAE Theobald, 1868

Mauremys aff. *pygolopha* (Peters, 1869) : une carapace complète (Fig. 19A, B) associée à un lot d'os dont ceux de son bassin (Fig. 19C) (MHNT.993.2.1).

Famille TESTUDINIDAE Batsch, 1788

Paleotestudo sp. : un fragment de plastron (MMSL-00.002.2997/B), une plaque pleurale (coll. DL; Fig. 19G), une plaque périphérique (coll. DL).

Testudinidae indet. : un fragment de plastron (coll. BG), une plaque pleurale (coll. BG), un fragment de plastron (MHNO.PAZ.2011.0.12), un fragment de dossière (MHNO.PAZ.2011.2.79), un fragment de carapace (MHNO.PAZ.2011.0.193), un fragment de carapace (MHNO.PAZ.2011.0.22), une plaque pygale (coll. BG; Fig. 19E), une plaque nucale (coll. BG; Fig. 19F).

Ordre SQUAMATA Oppel, 1811

Famille ANGUIDAE Gray, 1825

Anguidae indet. : une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/5; Fig. 21A), une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/11; Fig. 21B), une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/12; Fig. 21C).

Famille NATRICIDAE Bonaparte, 1838

Natricidae indet. : une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/7; Fig. 22).

Famille DIPSADIDAE Bonaparte, 1838

Paleoheterodon cf. *arcuatus*: une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/4; Fig. 23A), une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/8; Fig. 23B), une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/10; Fig. 23C), une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/9; Fig. 23D), une vertèbre (MMSL-00.002.0218.81/6).

Ordre CROCODYLIA Gmelin, 1789

Famille DIPLOCYNODONTIDAE Brochu, 1999

Diplocynodon cf. *ungeri*: un lot de 3 plaques dermiques (MMSL-00.002.2998/A), un fragment d'angulaire d. (MMSL-00.002.2998/B), une hémimandibule g. (coll. BG; Fig. 24).

Ordre ACCIPITRIFORMES Vieillot, 1816

Famille ACCIPITRIDAE Vigors, 1824

Aquilavus sp. : une phalange distale (MMSL-00.002.0217/62; Fig. 25B), une phalange distale (MHNO.PAZ.2011.2.1; Fig. 25A).

Aves indet. (non Accipitridae) : un os long sans épiphyses (MHNO.PAZ.2011.2.80), un lot de 3 petits os longs sans épiphyses (coll. DL).

Classe MAMMALIA Linnaeus, 1758

Ordre EULIPOTYPHILA Waddell, Okada & Hasegawa, 1999

Famille TALPIDAE Gray, 1825

Talpidae indet. : un lot comprenant 4 humérus g. et 2 humérus d. (MMSL-00.002.0217/61 et MMSL-00.002.0218/65).

Famille ERINACEIDAE Bonaparte, 1838

Galerix exilis (Blainville, 1839) : m1 ou m2 g. (MMSL-00.0020217/43).

ANNEXE 1. — Suite.

Ordre LAGOMORPHA Brandt, 1855

Famille PROLAGIDAE Gureev, 1960

Prolagus oeningensis (Koenig, 1825): un lot de 26 p3 d. ou g. (MMSL-00.002.0218/3/A).

Famille OCHOTONIDAE Thomas, 1897

Lagopsis penai Royo, 1928: hémimandibule g. portant m3 (MMSL-00.002.0217/36/A), hémimandibule d. portant m3 (MMSL-00.002.0217/36/B), hémimandibule g. portant m3 (MMSL-00.002.0217/36/C), hémimandibule d. portant m2-3 (MMSL-00.002.0217/36/D), hémimandibule g. portant m2-3 (MMSL-00.002.0217/36/E), un lot de 5 p3 d. ou g. (MMSL-00.002.0218/3/B).

Amphilagus cf. *ulmensis* (Tobien, 1963): hémimandibule g. portant m1 (MMSL-00.002.0217/37).

Ordre RODENTIA Bowdich, 1821

Famille CRICETIDAE Fischer, 1817

Megacricetodon collongensis (Mein, 1958): un lot de 5 dents indéterminées (coll. BG).

Famille CASTORIDAE Gray, 1821

Steneofiber depereti Mayet, 1908: P4 g. (MMSL-00.002.0217/28/A), m3 d. (MMSL-00.002.0217/28/B), p4 d. (MMSL-00.002.0218/8/A), P4 g. (MMSL-00.002.0218/8/B), crâne portant P4 et M1-3 d. associées à P4 et M1-3 g.; (coll. BG; moulage: MHNT-993.6.1 avec la P4 d. manquante; Fig. 26A), hémimandibule g. portant m3 (MNHN.F.TAV103; Fig. 26B).

Famille SCIURIDAE Fischer de Walheim, 1817

Dehmisciurus obtusidens (Dehm, 1950): m1 ou m2 g. (MMSL-00.002.0217/60; Fig. 26C).

Ordre HYAENODONTA van Valen, 1967

Famille HYAINILOURIDAE Pilgrim, 1932

Hyainailouros sulzeri Biedermann, 1863: P4 g. (Coll BG; moulage: ULB-LM-TAV-8; Fig. 30B), m2 d. (MNHN.F.TAV167; moulage: MHNO.PAZ.2011.0.119; Fig. 30A).

Ordre CARNIVORA Bowdich, 1821

Famille AMPHICYONIDAE Trouessart, 1885

Amphicyonidae indet.: hémimandibule g. portant p3-4 et m1 (moulage: ULB-LM-TAV-10; Fig. 27E), M2 g. (Coll FM; moulage:

ULB-LM-TAV-11), M1 d. (moulage: MHNO.PAZ.2011.0.1), M1 d. (MNHN.F.TAV94; Fig. 27C).

Megamphicyon giganteus (Schinz, 1825): M2 g. (moulage: ULB-LM-TAV-12; Fig. 27B), m1 g. (moulage: ULB-LM-TAV-13; Fig. 27A), m1 g. (coll. BG; moulage: ULB-LM-TAV-14).

Thaumastocyon bourgeoisi Stehlin & Helbing, 1925: m1 d. (moulage: MHNO.PAZ.0.149; Fig. 27D).

Famille URSIDAE Gray, 1825

Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944: P4 g. (MMSL-00.002.0218/59; Fig. 28B).

Plithocyon armagnacensis Ginsburg, 1955: m1 d. (coll. FM; moulage: ULB-LM-TAV-15; Fig. 28A).

Famille VIVERRIDAE Gray, 1821

?*Semigenetta* sp.: m1 g. (MMSL-00.002.2018/18/A).

Famille MUSTELIDAE Fischer, 1817

Trochictis carbonaria Meyer, 1842: P4 g. (moulage: MNHN.F.TAVM5070; Fig. 29C), m1 d. (moulage: MNHN.F.TAVM5071; Fig. 29A).

Famille FELIDAE Gray, 1821

Pseudaelurus romieviensis Roman & Viret, 1934: p4 d. (MMSL-00.002.0218/45), m1 g. (MNHN.F.TAVM169; Fig. 29B).

Famille BARBOUOFELIDAE Schultz, Schultz & Martin, 1970

Prosansanosmilus peregrinus Heizmann, Ginsburg & Bulot, 1980: C g. (coll. FM).

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille EQUIDAE Gray, 1821

Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1825): crâne portant P1-4 et M1-3 d. et P1 g. associées à P3-4 et M1-3 g. (coll. BG; Fig. 15), hémimandibule d. avec sa symphyse portant i3-c g., i3 d., p1-4 et m1-3 d. (coll. BG), hémimandibule g. portant p2-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.100; Fig. 31), p2 d. (MMSL-00.002.0217/13/A), M3 d. (MMSL-00.002.0217/13/B), p3 ou p4 g. (MMSL-00.002.0217/13/C), P2 g. (MMSL-00.002.0217/13/D), p2 d. (MMSL-00.002.0217/41/A), p3 ou p4 d. (MMSL-00.002.0217/41/B), m1 ou 2 d. (MMSL-00.002.0218/16/A), p4 g. (MMSL-00.002.0218/16/B), p3 ou p4 g. (MMSL-00.002.0218/16/C).

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Plesiaceratherium lumiarense Antunes & Ginsburg, 1984: P2 d. (moulage: ULB-LM-TAV-1), P2 d. (moulage: ULB-LM-TAV-2), P2 g. (moulage: ULB-LM-TAV-3), M3 g. (moulage: ULB-LM-TAV-18; Fig. 33B).

Plesiaceratherium mirallesi (Crusafont, Villalta & Truyols, 1955): maxillaire g. portant P1-4 et M1 (Coll BG; moulage: MdS-2012 étude 92; Fig. 33A).

Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837): hémimandibule d. portant p3-4 et m1-3 (MHNT.992.20.1; Fig. 14A), hémimandibule d. portant m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.71; Fig. 32), p4 ou m1 d. (MMSL-00.002.4052), p3 ou 4 g. (MMSL-00.002.4076), M2 g. (MMSL-00.002.4201), M3 d. (MHNT-992.14.4).

Prosantorhinus douvillei (Osborn, 1900): hémimandibule g. portant p2-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.102; Fig. 34), p4 d. (MMSL-00.002.4007), m1 g. (moulage: MHNO.PAZ.Rh01; Fig. 33E).

?*Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1836): P2 d. (MMSL-00.002.4008; Fig. 33F).

Hispanotherium matritense (de Prado, 1864): M3 g. (coll. DL; moulage: ULB-LM-TAV-17; Fig. 33C), P4 g. (moulage: MHNO.PAZ.2011.0.107; Fig. 33D).

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1841

Famille SUIDAE Gray, 1821

Conohyus sp.: M3 g. (coll. BG; moulage: ULB-LM-TAV-19; Fig. 35E).

Albanohyus sp.: m3 d. (moulage: ULB-LM-TAV-20; Fig. 35C).

Bunolistriodon lockharti (Pomel, 1848): hémimandibule d. portant p3-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.7; Fig. 35A), M3 g. (moulage: ULB-LM-TAV-21; Fig. 35B), M3 d. (MMSL-00.002.4251).

Hyotherium sommeringii Meyer, 1834: hémimandibule g. portant m3 (MNHN.F.TAV106), m3 d. (MNHN.F.TAV95; Fig. 35D).

Famille TRAGULIDAE Milne-Edwards, 1864

Dorcatherium crassum Lartet, 1851: hémimandibule g. portant p3-4 et m1-3 (MMSL-00.002.4443; Fig. 36A).

Dorcatherium guntianum Meyer, 1847: hémimandibule d. portant m2-3 (MHNO.PAZ.2011.0.6; Fig. 36B), hémimandibule g. portant p4 et m1-3 (MNHN.F.TAV100), m3 g. (MMSL-00.002.0127/3), m3 g. (MMSL-00.002.0127/47a), m1 g. (MMSL-00.002.0127/55).

Famille PALAEMERYCIDAE Lydekker, 1883

Palaemeryx kaupi Meyer, 1834: m3 g. (MHNT-992.14.3), m1 ou m2 d. (MNHN.F.TAV13; Fig. 36C), hémimandibule d. portant m1-3 (MNHN.F.TAV97; Fig. 36D).

Famille MOSCHIDAE Gray, 1821

Moschidae indet.: m3 g. (MMSL-00.002.0127/47b).

Superfamille BOVOIDEA Gray, 1821

Amphimoschus pontelevis Bourgeois, 1873: hémimandibule d. portant p3-4 et m1-2 (MHNO.PAZ.2011.0.147; Fig. 36E), hémimandibule g. portant p3-4 et m1-3 (moulage: MNHN.F.TAVM4961; Fig. 36F), hémimandibule d. portant m2-3 (MMSL-00.002.0127/17), hémimandibule d. portant p3-4 (MMSL-00.002.0127/27).

Famille CERVIDAE Goldfuss, 1820

Procervulus dichotomus Gervais, 1859: hémimandibule d. portant p4 et m2-3 (MHNO.PAZ.2011.0.142), hémimandibule d. portant p3-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.144; Fig. 37B), hémimandibule d. portant p3-4 et m1-3 (MHNO.PAZ.2011.0.145), bois d. ou g. (MHNO.PAZ.2011.2.2; Fig. 37A), bois d. ou g. (MHNO.PAZ.2011.0.104), maxillaire d. portant P4 et M1-2 (MMSL-00.002.0217/23; Fig. 37C), hémimandibule d. portant p3-4 et m1-3 (MMSL-00.002.4444), bois d. ou g. (MMSL-00.002.2999); hémimandibule g. portant dc4 et m1-3 (MHNT-992.17.1).

Dicrocerus elegans Lartet, 1851: m3 d. (MMSL-00.002.0217/42; Fig. 37D).

Lagomeryx parvulus (Toula, 1884): hémimandibule d. portant p2-4 et m1-3 (coll. BG), m3 d. (MNHN.F.TAV89; Fig. 37E).

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Famille DEINOTHERIIDAE Bonaparte, 1845

Prodeinotherium bavaricum (Meyer, 1831): dc3 g. (MdS-M1133_2012.0.728), m3 g. (MdS-M1133_2012.0.736; Fig. 38D), i g. ou d. (MHNO.PAZ.2011.0.43; Fig. 14B), hémimandibule g. portant m1-3 (moulage: MdS-2012 étude 83; moulage: ULB-LM-TAV-24; MHNO.PAZ.F.C.D.267; Fig. 38A), i d. (moulage: MdS-2012 étude 84), P3 g. (MHNO.PAZ.2011.0.50; Fig. 38C), P3 d. (MHNO.PAZ.2011.0.49), M1 g. (MHNO.PAZ.2011.0.42; Fig. 38B), m2d. (MHNO.PAZ.2011.0.54), M2 d. (MHNO.PAZ.2011.0.41), P4 d. (MMSL-00.002.4137), M2 d. (MMSL-00.002.4138), M3 d. (MHNO.PAZ.2011.0.46), M3 g. (MHNO.PAZ.2011.0.47), M2 d. (MHNO.PAZ.2011.0.45).

Famille GOMPHOTHERIIDAE Hay, 1922

Gomphotherium subtapiroideum (Schlesinger, 1917): I d. (moulage: MdS-2012 étude 92; MHNO.PAZ.2011.0.9), hémimandibule gauche portant p4-m1-2 (moulage: MdS-2012 étude 84), m3 d. (MdS-M1133_2012.0.721), M3 d. (MMSL-00.002.4167; Fig. 14C), M3 g. cassée (MMSL-00.002.4211), m1 ou 2 g. cassée (MMSL-00.002.4234), mx cassée d. (MMSL-00.002.4153), mandibule portant i d., i g., m2-3 d. et m2-3 g. (MHNO.PAZ.2016.0.3.78; Fig. 39) associée aux maxillaires portant M2-3 d. et M2-3 g. (MHNO.PAZ.2016.0.3.79 et MHNO.PAZ.2016.0.3.80; Fig. 40).

Famille MAMMUTIDAE Hay, 1922

Zygalophodon turicensis (Schinz, 1824): M3 d. (moulage: ULB-LM-TAV-16).

ANNEXE 2. — Descriptions microfaciologiques des lames minces.

ULB-LM-TAV-1 (LPNA: Fig. 8A)

L'échantillon est un calcaire micritique azoïque et intensément microfracturé avec une texture glaebulaire liée à une nodulisation millimétrique à inframillimétrique pervasive. Les grains détritiques silicoclastiques sont absents. Des ciments de microsparites granulaires sont visibles dans la matrice, ainsi que dans l'espace méso à macroporeux, avec développement systématique en bordures isopaques pluri-micrométriques. Par ailleurs, les oxydes de fer sont ubiquistes et tendent à s'accumuler le long des vacuoles et discontinuités de la matrice. Les phosphates sont également présents sous forme de grains parfois altérés, mais également sous forme de passées diffuses au sein de ce mudstone. L'ensemble est moucheté d'opaques (oxyde de fer et matière organique) sous la forme de fragments micrométriques ($<5\mu\text{m}$).

ULB-LM-TAV-2 (LPNA: Fig. 8B, C)

L'échantillon, un calcaire micritique nodulaire azoïque, présente des traces de dessiccation sous la forme de cracks circumgranulaires, suivies par une cristallisation microsparitique à sparitique de l'espace micro-fissuré précocement. Également, de la calcite en dent de chien se développe largement dans les vides, sans toutefois bloquer systématiquement la porosité. Ces derniers cristaux automorphes de calcite sont soulignés par une dernière phase plus tardive, ferrifère. Il faut noter également la quasi absence de grains détritiques silicoclastiques, sauf sous la forme de quelques silts ou grains très fins de quartz ($<<1\%$). En revanche, de nombreux grains phosphatés roulés et altérés parsèment la matrice. Par ailleurs, plusieurs générations de ciments micritiques pendulaires vadose, se développant de manière rythmique et laminée, sont visibles avec localement des décollements de paroi (Fig. 8C), suivie de cristallisation de sparite granulaire subautomorphe à automorphe; ces ciments pendulaires sont liés au développement de pisolithes vadoses pluri-millimétriques. Enfin, il a été observé par endroits, le développement de structures alvéolaires bien développées.

ULB-LM-TAV-3 (LPNA: Fig. 8D)

L'ensemble est une micritique monotone à tendance micro-glaebulaire hétérogène, sans grain détritique silicoclastique et recoupée parfois par des traces millimétriques de racines remplies par de la micrite hétérogène. On note la présence de pisolithes vadoses composites dont la bordure externe est particulièrement riche en niveaux phosphatés et oxydes de fer ferrique (Fe^{3+}), probablement composé de goethite/limonite avec le cœur étant entièrement rempli par de la sparite automorphe drusique (cliché D) alors que les cristallisations de calcite se développent généralement sous la

forme de microsparite, dans les fissures et les vacuoles. Les phosphates sont par ailleurs ubiquistes et présents sous la forme de grains roulés ou diffus au cœur du sédiment. Par ailleurs, de la matière organique micrométrique a été observée localement dans une microfissure allongée.

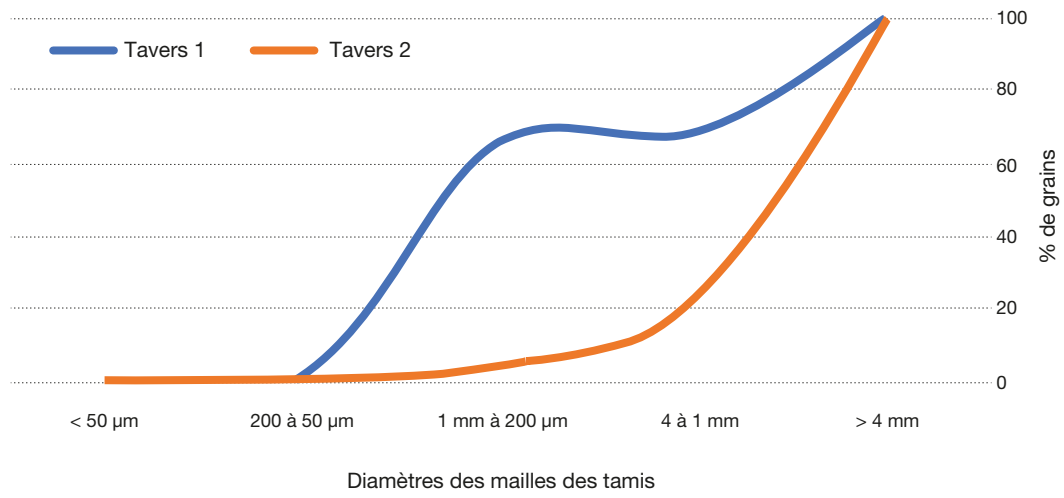
ULB-LM-TAV-4 (LPNA: Fig. 8E)

L'échantillon est micritique avec silicification pénétrative de la matrice, accompagnée du développement de cristallisations rythmiques et coliformes de calcédoine, remplissant des vacuoles inframillimétriques à millimétriques, majoritairement allongées (faible aspect ratio). La silicification est hétérogène, mimant la texture de la roche initiale. Les phosphates et oxydes de fer ferrique sont présents préférentiellement dans les vacuoles et les limites d'anciennes probables micro-fissures. Des quartz et feldspaths subanguleux remplissent ponctuellement l'espace poreux vacuolaire, voire micro-caverneux (cliché E). Des feldspaths plagioclases ont également été observés, ainsi que des feldspaths potassiques sous la forme d'orthoses, mais également de microcline. La limite entre ces accumulations de grains silicoclastiques et l'encaissant n'est pas nette. Par ailleurs, des traces de corrosion de bordure, voire du cœur des feldspaths sont soulignées par des remplissages d'oxyde de fer. A noter que ces altérations ne suivent pas obligatoirement les discontinuités internes des minéraux (macles) mais les recourent. Aucune trace de minéraux argileux authigéniques n'ont été observés dans les feldspaths

ULB-LM-TAV-5 (LPNA: Fig. 8F-H)

L'échantillon est un calcaire automicritique nodulaire, composé de pisolithes vadoses parfois millimétriques et pouvant renfermer des fragments phosphatés (cliché G). La matrice est parsemée de microcavités permettant le développement d'une porosité fenestree, remplie partiellement par des sédiments internes (silts vadoses) qui ont préférentiellement subis une recristallisation aggradante (cliché F). Les grains détritiques sont absents. Par ailleurs, des concentrations d'oxyde de fer ferrique, accompagnées de phosphates tendent à colorer préférentiellement ces pisolithes par rapport au reste de l'échantillon qui est lui-même imprégné de manière hétérogène par ces mêmes précipitations. En outre, des structures alvéolaires (cliché H) plus ou moins complexes ont été observées. De très rares traces de silicification ($<<1\%$) sont visibles sous forme de calcédoine, en remplissage de pores intragranulaires. La porosité vacuolaire est soulignée par un remplissage partiel de ciment de calcite isopaque microgranulaire. La microsparite plus tardive recouvre de manière isopaque les discontinuités et limites entre les grains avec également remplissage partiel ou total des vacuoles.

ANNEXE 3. — Courbes granulométriques des échantillons Tavers 1 (conglomérat de base) et Tavers 2 (sables fins à lamines obliques) de la FSMO du site de “La Fouille” à Tavers (Loiret, France).



ANNEXE 4. — Tableau comparatif des différents taxons présents sur les sites de Beaugency, Tavers et Le Bardon (BTB, Loiret, France) avec les données d'autres sites paléontologiques européens : **F**, Les faluns de l'Anjou-Touraine (France; Janvier 1969; Gobé *et al.* 1980; Ginsburg & Mornand 1986; Ginsburg 2001; Augé *et al.* 2002; Augé & Pouit 2009); **G**, Gračanica (Bosnie-Herzégovine; Göhlich & Mandić 2020); **P**, Pontlevoy-Thenay (France; Mayet 1908; Ginsburg 1990); **R**, La Retama (Espagne; Morales *et al.* 1993); **S**, Sandelzhausen (Allemagne; Moser *et al.* 2009; Szyndlar 2009); **V**, Vermes 1 (Suisse); Kälín & Kempf 2009; **VC**, Le «Vieux Collonges» (France; Mein 1958; Mein & Ginsburg 2002; Ivanov 2000; Szyndlar & Rage 2003).

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC |
|------------------------------|-----------------|--|--|-----|---|---|---|---|---|---|----|
| GASTROPODA | CYCLONERITIDA | Neritidae | <i>Theodoxus</i> sp. | × | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Theodoxus sinjanus</i> | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Neritina</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Neritinae</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – |
| | CERITHIOIDEA | Thiaridae | <i>Thiara</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – |
| | TRUNCATELLOIDEA | Hydrobiidae | <i>Belgrandiella</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Bania goehlichae</i> | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Bania</i> sp. | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Cyclothyrella tryoniopsis</i> | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Prososthenia krijgsmani</i> | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | Bithyniidae | <i>Bithynia</i> sp. | – | – | × | – | – | × | – | – | |
| | LITTORINOIDEA | Pomatiidae | <i>Pomatias</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | VALVATOIDEA | Valvatidae | <i>Valvata (Cincinna)</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Valvata (Cincinna)</i> cf. <i>radiatula</i> | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | ELLOBIIDA | Carychiidae | <i>Carychium</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Carychium nouleti</i> | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | CAENOGASTROPODA | Megalomastomatidae | <i>Cochlostoma</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Pachychiliidae | <i>Tinnyea</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Tinnyea aquitanica</i> | × | – | – | – | – | – | – | – |
| | | Melanopsidae | <i>Melanopsis</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – |
| <i>Melanopsis visianiana</i> | – | | – | × | – | – | – | – | – | | |
| <i>Melanopsis glandicula</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | | | |
| STYLOMMATOPHORA | Gastrodontidae | <i>Janulus</i> cf. <i>supracostatus</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | Zonitidae | <i>Archaeozonites</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | Milacidae | <i>Milax</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | Vitrinidae | <i>Vitrina</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | Limacidae | <i>Limax</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | Agriolimacidae | <i>Agriolimacidae</i> indet. | – | – | × | – | – | – | – | – | |
| | Elonidae | <i>Soosia (Prosoosia)</i> cf. <i>godarti</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Soosia</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Tropidomphalus (Pseudochlorites)</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Helicodontidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Gastrocoptidae | <i>Gastrocopta (Albinula) acuminata</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Gastrocopta (Sinalbinula) nouletiana</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Hygromiidae | <i>Trichiopsis</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Hygromiidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Endodontidae | <i>Endodontidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Discidae | <i>Discus</i> cf. <i>pleuradrus</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Discidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Helicodiscidae | <i>Lucilla</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Oleacinidae | <i>Palaeoglandina</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Testacellidae | <i>Testacella</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Clausiliidae | <i>Clausiliidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Vertiginidae | <i>Truncatellina</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Vertigo callosa</i> | – | – | × | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Vertigo diversidens</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | <i>Vertigo</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Chondrinidae | <i>Granaria</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Chondrinidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Valloniidae | <i>Vallonia lepida</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Strobilopsidae | <i>Strobilops</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Succineidae | <i>Succineidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | Helicidae | <i>Cepaea</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Paradrobacia hrvatovici</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | <i>Megalotachea turonensis</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | <i>Megalotachea</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – | – |

ANNEXE 4. – Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC | |
|-------------------------|-------------------|-------------------------------------|--|-----------|-----------|-----------------|---|---|---|---|----|---|
| GASTROPODA (suite) | HYGROPHILIA | Lymnaeidae | <i>Lymnaea</i> sp. | × | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Lymnaeidae</i> indet. | – | – | × | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Stagnicola</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Radix</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | Planorbidae | <i>Galba</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Planorbarius</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Planorbium mantelli</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Planorbidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Ferrissia illyrica</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Ancylus</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Segmentina</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Hippeutis</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Gyraulus</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Gyraulus dalmaticus</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Gyraulus pulici</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Drepanotrema</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | × | – |
| | | | <i>Menetus (Dilatata)</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | × | – |
| | | | <i>Menetus (Dilatata) albertanus</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – |
| | | | BIVALVIA | UNIONOIDA | Unionidae | <i>Unio</i> sp. | × | – | – | – | – | – |
| <i>Unionidae</i> indet. | – | – | | | | – | – | – | × | – | – | |
| MYIDA | Dreissenidae | <i>Illyricocongeria forcakovici</i> | | – | – | × | – | – | – | – | – | |
| | | <i>Dreissena</i> sp. | | × | – | – | – | – | – | – | – | |
| VENEROIDA | Sphaeriidae | <i>Sphaerium</i> sp. | | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | <i>Pisidium</i> sp. | | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | <i>Pisidium bellardii</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | | |
| INSECTA | TRICOPTERA | Phryganeidae | <i>Phryganeidae</i> indet. | × | – | – | – | – | – | – | | |
| MALACOSTRACA | DECAPODA | Potamidae | <i>Potamon</i> sp. | × | – | × | – | – | – | – | | |
| ACTINOPTERYGII | PERCIFORMES | Gobiidae | <i>Gobius</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | Channidae | <i>Channa elliptica</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | Latidae | <i>Latidae</i> indet. | × | – | – | – | – | – | – | – | |
| | CYPRINIFORMES | Cyprinidae | <i>Tinca</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Cyprinidae</i> indet. | – | – | × | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Palaeoleuciscus</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Palaeocarassius</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| CYPRINODONTIFORMES – | – | <i>Cyprinodontiformes</i> indet. | – | – | × | – | – | × | – | – | | |
| AMPHIBIA | ANURA | Pelobatidae | <i>Pelobates fahlbuschi</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Eopelobates</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | Bufonidae | <i>Bufo</i> cf. <i>viridis</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Bufo</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Discoglossidae | <i>Latonia</i> sp. | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Latonia gigantea</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Ranidae | <i>Pelophylax</i> sp. | × | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Ranidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | URODELA | Salamandridae | <i>Chelotriton paradoxus</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Chelotriton</i> sp. | – | – | × | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Triturus</i> cf. <i>vulgaris</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Triturus</i> cf. <i>marmoratus</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Salamandra sansaniensis</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Salamandra</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| ALLOCAUDATA | Albanerpetontidae | <i>Albanerpeton inexpectatum</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | | |
| SAUROPSIDA | TESTUDINES | Chelydridae | <i>Chelydropsis</i> sp. | – | × | – | × | – | – | – | – | |
| | | | <i>Chelydropsis</i> aff. <i>sansaniensis</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | Geoemydidae | <i>Mauremys</i> aff. <i>pygolopha</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Mauremys sophiae</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | |
| | | | <i>Mauremys</i> sp. | – | – | – | × | – | – | – | – | |
| | | | <i>Clemmydopsis turnauensis</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | |
| | | Testudinidae | <i>Paleotestudo</i> sp. | × | × | – | × | – | – | – | – | |
| | | | <i>Paleotestudo rectogularis</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | |
| | | | <i>Titanochelon</i> sp. | × | – | – | – | – | – | × | – | |
| | | Trionychidae | <i>Trionyx</i> sp. | × | × | – | × | – | × | – | – | |

ANNEXE 4. — Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC | | |
|---|--|---|---|---|----------------------------------|---|---|---|---|---|----|---|---|
| SAUROPSIDA (suite) | SQUAMATA | Natricidae | <i>Natricidae</i> indet. | × | – | – | – | – | × | – | × | | |
| | | | <i>Natrix</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | | |
| | | | <i>Natrix</i> aff. <i>sansaniensis</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | cf. <i>Neonatrix</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>Neonatrix</i> cf. <i>europaea</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | «Anilioidea» | | <i>Eoanilius</i> sp. | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | Dipsadidae | <i>Paleoheterodon</i> cf. <i>arcuatus</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | Colubridae | <i>Dolichophis</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | ? <i>Telescopus</i> sp. | | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | <i>Colubridae</i> indet. | | – | × | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Colubriformes | | <i>Texasophis</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | Pythonidae | | <i>Python europaeus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | Constrictores | <i>Constrictores</i> indet. | – | × | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | ? <i>Constrictores</i> indet. | – | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | Elapidae | <i>Naja</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Naja</i> cf. <i>romani</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | <i>Micrurus</i> aff. <i>gallicus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | <i>Elapidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | – | × | – | × |
| | | | Viperidae | « <i>Daboia complex</i> » indet. | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | « <i>Vipera aspis complex</i> » indet. | | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | « <i>Oriental Vipers complex</i> » indet. | | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Anguidae | <i>Anguidae</i> indet. | × | × | × | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Pseudopus laurillardii</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Ophisaurus</i> sp. | – | × | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Ophisaurus</i> cf. <i>spinari</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | Chamaeleonidae | <i>Chamaeleo</i> aff. <i>caroliquarti</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – |
| | | <i>Chamaeleo bavaricus</i> | | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Blanidae | | <i>Palaeoblanus</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Lacertidae | <i>Lacerta</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | × | – | × |
| | | | <i>Ligerosaurus pouiti</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Lacertidae</i> indet. | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Eclartitia sansaniensis</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Janosikia</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | <i>Miolacerta tenuis</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | | Scincidae | « <i>Tropidophorus</i> » <i>bavaricus</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – |
| | | <i>Scincidae</i> indet. | | – | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | | Varanidae | <i>Varanus</i> sp. | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | <i>Varanus</i> cf. <i>hofmanni</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | CROCODYLIA | Diplocynodontidae | <i>Diplocynodon ungeri</i> | × | – | – | × | – | – | × | – | – |
| | | | | <i>Diplocynodon</i> sp. | – | × | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | | <i>Alligatoroidea</i> indet. | – | – | × | – | – | – | – | – | – |
| | | ACCIPITRIFORMES | Accipitridae | <i>Aquilavus</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | | <i>Aves</i> indet. (non <i>Accipitridae</i>) | × | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | MAMMALIA | METATHERIA | Herpetotheriidae | <i>Amphiperatherium frequens</i> | – | – | – | – | – | × | × | – |
| | | | EULIPOTYPHLA | Talpidae | <i>Talpidae</i> indet. | × | – | – | – | – | × | × | – |
| | | | | | <i>Talpa minuta</i> | – | – | – | – | – | × | – | × |
| | | | | | <i>Proscapanus sansaniensis</i> | – | × | – | – | – | × | – | – |
| <i>Proscapanus</i> sp. | – | | | | – | – | – | – | × | × | × | | |
| <i>Scaptonyx edwardsi</i> | – | | | | – | – | – | – | – | – | × | | |
| <i>Myxomygale hutchisoni</i> | – | | | | – | – | – | – | × | – | – | | |
| ? <i>Urotrichus</i> cf. <i>dolicholchir</i> | – | | | | – | – | – | – | × | – | – | | |
| <i>Mygalea jaegeri</i> | – | | | | – | – | – | – | × | – | – | | |
| Erinaceidae | <i>Galerix exilis</i> | | | | × | × | – | – | – | – | × | – | × |
| | <i>Galerix aurelianensis</i> | | | | – | – | – | – | – | – | × | – | – |
| | <i>Galerix symeonidisi</i> | | | | – | – | – | – | × | – | × | – | – |
| | <i>Atelerix sansaniensis</i> | | | | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | <i>Atelerix</i> sp. | | | | – | – | – | – | – | – | × | × | – |
| | <i>Lanthanotherium</i> aff. <i>sansaniense</i> | | | – | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | <i>Lanthanotherium</i> sp. | | | – | – | – | × | – | – | – | × | – | |

ANNEXE 4. — Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC | | |
|-----------------------|---------------------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|--------------------------|---|---|---|---|---|----|---|---|
| MAMMALIA (suite) | EULIPOTYPHILA (suite) | Dimylidae | <i>Plesiodymilus bavaricus</i> | - | - | - | - | - | - | × | - | | |
| | | | <i>Metacordylodon aff. schlosseri</i> | - | - | - | - | - | × | - | - | | |
| | | | <i>Plesiodymilus sp.</i> | - | - | - | - | - | - | × | - | - | |
| | | Heterosoricidae | <i>Dinosorex zapfei</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | × | - |
| | | | <i>Dinosorex sansaniensis</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | × | - |
| | | | <i>Heterosorex sansaniensis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × |
| | | Soricidae | <i>Florinia aff. stehlini</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - |
| | | | <i>Miosorex desnoyersianus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | × | × |
| | | | <i>Miosorex grivensis</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | × |
| | | | <i>Miosorex sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - |
| | | | <i>Lartetium dehmi</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × |
| | | | <i>Limnoecus sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × |
| | | | <i>Soricidae indet.</i> | × | - | × | × | × | × | - | - | - | - |
| | | Plesiosoricidae | <i>Plesiosorex cf. germanicus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | × | - |
| | | | <i>Insectivora indet.</i> | - | - | × | - | - | - | - | - | - | - |
| | | CHIROPTERA | - | - | <i>Chiroptera indet.</i> | - | - | - | - | - | - | × | - |
| | | | Hipposideridae | <i>Asellia mariaetheresae</i> | - | - | - | - | - | × | - | - | × |
| | | | | <i>Hipposideros collongensis</i> | - | - | - | - | - | × | - | - | × |
| | | | Megadermatidae | <i>Megaderma lugdunensis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | × |
| | | | Rhinolophidae | <i>Rhinolophus delphinensis</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | × |
| Molossidae | <i>Tadarida sp.</i> | | - | - | - | - | - | × | - | - | - | | |
| Vespertilionidae | <i>Eptesicus aff. noctuloides</i> | | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - | |
| | <i>Myotis sp.</i> | | - | - | - | - | - | - | × | - | - | - | |
| | <i>Myotis aff. murinoides</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - | | |
| PRIMATES | Pliopithecidae | <i>Pliopithecus pivteaui</i> | - | × | - | × | - | - | - | - | - | | |
| LAGOMORPHA | Prolagidae | <i>Prolagus oeningensis</i> | × | × | - | × | - | × | × | × | × | | |
| | Palaeolagidae | <i>Eurolagus sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | | |
| | Ochotonidae | <i>Lagopsis penai</i> | × | × | - | - | - | - | × | × | × | | |
| | | <i>Amphilagus ulmensis</i> | × | - | - | × | - | - | - | - | - | | |
| <i>Amphilagus sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - | | | |
| RODENTIA | Sciuridae | <i>Heteroxerus sp.</i> | - | - | - | - | - | - | × | - | - | | |
| | | <i>Heteroxerus hurzeleri</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | × | × | |
| | | <i>Heteroxerus rubricati</i> | - | - | - | - | - | × | - | - | - | × | |
| | | <i>Heteroxerus grivensis</i> | - | - | - | - | × | - | - | - | - | - | |
| | | <i>Spermophilinus bredai</i> | × | - | - | × | - | × | × | × | × | | |
| | | <i>Sciurus sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - | |
| | | <i>Palaeosciurus fissurae</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | × | - | |
| | | <i>Palaeosciurus sutteri</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - | |
| | | <i>Blackia miocaenica</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | × | - | |
| | | <i>Forsythia gaudryi</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - | |
| | | <i>Dehmisciurus obtusidens</i> | × | - | - | - | - | - | - | - | - | - | |
| | | <i>Miopetaurista lappi</i> | × | - | - | × | - | - | - | - | × | × | |
| | | <i>Miopetaurista sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - | |
| | | Gliridae | <i>Gliridae indet.</i> | - | - | - | × | - | - | - | - | - | - |
| | | | <i>Miodyromys aegercii</i> | - | - | - | × | - | - | × | × | - | - |
| | | | <i>Miodyromys sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × |
| | | | <i>Microdyromys complicatus</i> | - | - | - | - | - | - | - | × | - | - |
| | | | <i>Microdyromys praemurinus</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | × | - |
| | | | <i>Microdyromys koenigswaldi</i> | - | - | - | - | - | - | × | - | - | - |
| | <i>Microdyromys sp.</i> | | - | - | - | - | - | - | - | - | × | × | |
| | <i>Glis sp.</i> | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × | |
| | <i>Muscardinus sp.</i> | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × | |
| | <i>Myoglis sp.</i> | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × | |
| | <i>Eomuscardinus cf. sansaniensis</i> | | - | - | - | - | - | - | - | - | × | - | |
| | <i>Peridyromys sp.</i> | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × | |
| | <i>Simplomys robustus</i> | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | × | |
| | <i>Simplomys simplicidens</i> | | - | - | - | - | - | - | × | - | - | × | |
| | <i>Bransatoglis caedoti</i> | | - | - | - | - | - | - | - | × | × | - | |
| | <i>Prodyromys satus</i> | | - | - | - | - | - | - | - | × | × | - | |

ANNEXE 4. — Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC | | | |
|--------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|---|---|---|---|---|---|----|---|---|---|
| MAMMALIA (suite) | RODENTIA (suite) | Gliridae (suite) | <i>Armantomys aragonensis</i> | – | – | – | – | × | – | – | – | | | |
| | | | <i>Armantomys jasperi</i> | – | – | – | – | × | – | – | – | | | |
| | | | <i>Pseudodryomys ibericus</i> | – | – | – | – | × | – | – | – | | | |
| | | Anomalomyidae | <i>Anomalomys</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| | | Eomyidae | <i>Pentabuneomys</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>rhodeanicus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Keramidomys thaleri</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – | × | |
| | | | <i>Keramidomys</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | – | |
| | | | <i>carpathicus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Ligerimys florancei</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | Cricetidae | <i>Eumyarion weinfurteri</i> | – | – | – | × | – | × | × | × | – | – |
| | | | | <i>Eumyarion bifidus</i> | – | – | – | – | – | – | × | × | – | – |
| | | | | <i>Eumyarion</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | | <i>Cricetodon aureus</i> | – | × | – | × | – | – | – | – | – | × |
| | | | | <i>Cricetodon meini</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | | <i>Cricetodon</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | – | – |
| | | | | <i>Megacricetodon</i> | × | – | – | × | – | – | – | – | – | × |
| | | | | <i>collongensis</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | | <i>Megacricetodon</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | | <i>bourgeoisii</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – | – |
| | | | | <i>Megacricetodon</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | × | – |
| | | | | <i>bavaricus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | | <i>Megacricetodon minor</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | – | × |
| | | | | <i>Megacricetodon lappi</i> | – | – | – | × | – | – | – | – | – | × |
| | | | | <i>Megacricetodon</i> sp. | – | – | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | | | | <i>Democricetodon mutilus</i> | × | – | × | × | – | × | × | × | × | × |
| | | | | <i>Democricetodon gracilis</i> | – | – | × | – | – | × | × | × | – | – |
| | | | <i>Democricetodon</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | – | – | |
| | | | <i>decipens</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Democricetodon</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>darocensis</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | <i>Melissodon</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| | | <i>Karydomys zapfei</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| | | <i>Lartetomys mirabilis</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| | | Muridae | <i>Muridae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Neocometes similis</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | × | |
| | | Castoridae | <i>Euroxenomys minutus</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Anchitheriomys</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | – | × | – | |
| | | | <i>Anchitheriomys suevicus</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Steneofiber depereti</i> | × | × | × | × | – | × | – | – | – | – | |
| | | | <i>Trogontherium jaegeri</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | – | |
| | | | <i>Trogontherium minutum</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Necromanis</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | × | – | × | |
| | | PHOLIDOTA | Patriomanidae | <i>Necromanis</i> sp. | – | – | – | – | – | – | × | – | × | |
| | | CARNIVORA | Amphicyonidae | <i>Megamphicyon giganteus</i> | × | × | × | × | – | – | – | – | – | |
| | | | | <i>Amphicyon major</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | | <i>Amphicyonidae</i> indet. | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| <i>Amphicyon</i> | – | | | – | – | – | × | – | – | – | – | | | |
| <i>olissiponensis</i> | – | | | – | – | × | – | – | – | – | – | | | |
| <i>Cynelos bohemicus</i> | – | | | – | – | × | – | – | – | – | – | | | |
| <i>Thaumastocyon</i> | × | | | × | – | × | – | – | – | – | – | | | |
| <i>bourgeoisii</i> | – | | | – | – | – | – | – | – | – | – | | | |
| <i>Pseudarctos bavaricus</i> | – | | | × | – | – | – | – | × | – | – | | | |
| <i>Pseudarctos</i> sp. | – | | | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| <i>Agnotherium grivensis</i> | – | | | × | – | – | – | – | – | – | – | | | |
| <i>Pseudocyon sansaniensis</i> | – | | | × | – | – | – | – | – | – | – | | | |
| Ursidae | <i>Plithocyon</i> | | | × | × | – | – | – | – | – | – | – | | |
| | <i>armagnacensis</i> | | | – | – | – | – | – | – | – | – | – | | |
| | <i>Plithocyon conquense</i> | | | – | – | – | – | × | – | – | – | – | | |
| | <i>Hemicyon stehlini</i> | | | × | – | – | × | – | × | – | – | × | | |
| | <i>Hemicyon sansaniensis</i> | | – | × | – | – | × | – | – | – | – | | | |
| | <i>Hemicyon goeriachensis</i> | | – | – | × | – | – | – | – | – | – | | | |
| | <i>Ursavus brevirhinus</i> | | – | – | × | – | – | – | – | – | – | | | |
| <i>Ursavus</i> sp. | – | | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | | |
| Ailuridae | <i>Viretius goeriachensis</i> | | – | × | – | – | – | – | – | – | – | | | |

ANNEXE 4. – Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC | | | |
|-------------------------------|-------------------------------|----------------|-------------------------------------|--------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|---|---|---|---|----|---|---|---|
| MAMMALIA (suite) | CARNIVORA (suite) | Mustelidae | <i>Meiniogale getti</i> | – | – | – | – | – | – | – | × | | | |
| | | | <i>Trocharion albanense</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | × | | |
| | | | <i>Proputorius pusillus</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – | | |
| | | | <i>Mustelidae</i> indet. | × | – | × | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Grivamephitis pusilla</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Martes munki</i> | – | × | – | × | – | × | – | – | – | × | |
| | | | <i>Martes burdigaliensis</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Martes cadeoti</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Martes collongensis</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Martes delphinensis</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Martes filholi</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Mionictis artenensis</i> | – | – | – | × | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Viverrictis modica</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Viverrictis vetusa</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Paralutra jaegeri</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Ischyriictis zibethoides</i> | – | × | – | – | × | × | – | – | – | × | |
| | | | <i>Ischyriictis mustelinus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Trochictis carbonaria</i> | × | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Hoplectis florencei</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Lartectis dubia</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Potamotherium miocenicum</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Taxodon sansaniensis</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Plesiogale postfelina</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | Herpestidae | | | <i>Herpestes aurelianensis</i> | – | – | – | × | – | – | – | – |
| | | | Viverridae | | | <i>Leptoplesictis aurelianensis</i> | – | – | – | – | – | × | – | × |
| | | | | | | <i>Leptoplesictis atavus</i> | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | | | | ? <i>Semigenetta</i> sp. | × | – | – | × | – | – | – | – |
| | | | | | | <i>Semigenetta mutata</i> | – | – | – | – | – | – | – | – |
| | | | | | | <i>Semigenetta sansaniensis</i> | – | × | – | – | – | – | – | × |
| | | | | | | <i>Semigenetta repelini</i> | – | – | – | × | – | – | – | – |
| | | | Hyaenidae | | | <i>Plioviverrops gervaisi</i> | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | | | | <i>Percrocuta miocenica</i> | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | | | | | | <i>Protictitherium crassum</i> | – | × | – | – | × | – | – | – |
| | | | | | <i>Protictitherium gallardi</i> | – | × | – | × | – | – | – | – | |
| | | Felidae | | | <i>Pseudaelurus romieviensis</i> | × | × | – | × | – | × | – | – | |
| | | | | | <i>Pseudaelurus</i> sp. | – | – | – | – | × | – | – | – | |
| | | | | | <i>Pseudaelurus quadridentatus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | | | <i>Styriofelis lorteti</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | |
| | | | | | <i>Styriofelis turnauensis</i> | – | × | – | – | – | – | – | × | |
| | | | | | <i>Prosansanosmilus peregrinus</i> | × | × | – | – | – | – | – | – | |
| | | | | <i>Prosansanosmilus eggeri</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | | |
| | | HYAENODONTA | | Hyainailouridae | <i>Hyainailouros sulzeri</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | |
| | | PERISSODACTYLA | Equidae | | <i>Anchitherium aurelianense</i> | × | × | – | × | × | × | × | × | |
| <i>Anchitherium hippoides</i> | – | | | – | × | – | – | – | – | – | – | | | |
| | <i>Anchitherium ezquerrae</i> | | – | – | × | – | – | – | – | – | – | | | |
| Rhinocerotidae | | | <i>Rhinocerotidae</i> indet. | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| | | | <i>Plesiaceratherium lumiarense</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | – | | |
| | | | <i>Plesiaceratherium mirallesi</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | – | | |
| | | | <i>Plesiaceratherium fahlbuschi</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | – | | |
| | | | <i>Plesiaceratherium balkanicum</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – | | |
| | | | <i>Prosantorhinus douvillei</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | – | | |
| | | | <i>Prosantorhinus germanicus</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – | | |
| | | | <i>Hispanotherium matritense</i> | × | × | × | – | × | – | – | – | – | | |
| | | | <i>Iberotherium rexmanueli</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | – | | |

ANNEXE 4. – Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC | | |
|--------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|-----|----------------------|---|---|---|---|---|----|---|---|
| MAMMALIA (suite) | PERISSODACTYLA (suite) | Rhinocerotidae (suite) | <i>Brachypotherium</i> | × | × | × | × | – | – | – | – | | |
| | | | <i>brachypus</i> | | | | | | | | | | |
| | | | <i>Lartetotherium</i> | – | × | × | – | – | × | × | – | | |
| | | | <i>sansaniensis</i> | | | | | | | | | | |
| | | | <i>?Hoploaceratherium</i> | × | – | – | – | – | – | – | – | | |
| | | | | | <i>tetradactylum</i> | | | | | | | | |
| | | Chalicotheriidae | <i>Anisodon grande</i> | – | × | × | × | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Metaschizotherium</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>bavaricum</i> | | | | | | | | | | |
| | | | <i>Metaschizotherium fraasi</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | | | | | | | | | | | |
| | ARTIODACTYLA | Suidae | <i>Albanohyus</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Albanohyus pygmaeus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| | | | <i>Palaeochoerus</i> aff. | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | <i>waterhousi</i> | | | | | | | | | | |
| | | | <i>Schizoporcus</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – | |
| | | | <i>muenzenbergensis</i> | | | | | | | | | | |
| | | | <i>Aureliachoerus minus</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Hyotherium soemmeringi</i> | × | × | – | × | – | × | × | – | – | |
| | | | <i>Conohyus simorrensis</i> | – | × | × | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Conohyus</i> sp. | × | – | – | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Bunolistriodon lockharti</i> | × | × | – | × | × | – | × | – | – | |
| | | | <i>Bunolistriodon latidens</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – | |
| | | | <i>Choeromorus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | <i>sansaniensis</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Choeromorus lemuroides</i> | | | – | – | × | – | – | – | – | – | – | | |
| <i>Choeromorus primum</i> | | | – | × | – | – | – | – | – | – | – | | |
| <i>Choeromorus sansaniense</i> | | | – | – | – | – | – | – | – | – | – | × | |
| Cainotheriidae | | | <i>Cainotherium</i> cf. | × | – | – | – | – | – | – | – | – | × |
| | | | <i>huerzeleri</i> | | | | | | | | | | |
| | | | <i>Cainotherium miocenicum</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | – | |
| | | | | | | | | | | | | | |
| Tragulidae | | <i>Dorcatherium</i> | – | – | × | – | – | – | – | – | – | | |
| | | <i>vindebonense</i> | | | | | | | | | | | |
| | | <i>Dorcatherium crassum</i> | × | × | – | × | – | × | – | – | | | |
| | | <i>Dorcatherium guntianum</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | | | |
| | | <i>Dorcatherium peneckeii</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | | | |
| <i>Dorcatherium</i> sp. | | – | – | – | – | – | – | – | × | – | | | |
| Palaeomerycidae | | <i>Palaeomerycidae</i> indet. | – | – | × | – | – | – | – | – | × | | |
| | | <i>Palaeomeryx kaupii</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | | | |
| | | <i>Triceromeryx</i> sp. | – | – | – | – | × | – | – | – | | | |
| | | <i>Germanomeryx fahlbuschi</i> | – | – | – | – | – | × | – | – | | | |
| Giraffidae | | <i>Giraffokeryx</i> sp. | – | – | × | – | – | – | – | – | | | |
| Cervidae | | <i>Heteroprox eggeri</i> | – | – | – | – | – | – | × | – | – | | |
| | | <i>Euprox furcatus</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| | | <i>Cervidae</i> indet. | – | – | – | – | × | – | – | – | | | |
| | <i>Procervulus dichotomus</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | × | | | |
| | <i>Dicrocerus elegans</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | | | | |
| | <i>Paradicrocerus elegantulus</i> | – | × | – | × | – | – | – | – | | | | |
| | <i>Lagomeryx pumilio</i> | – | × | – | – | – | – | × | – | | | | |
| | <i>Lagomeryx minimus</i> | – | × | – | × | – | – | – | – | | | | |
| | <i>Lagomeryx parvulus</i> | × | × | – | – | – | – | × | – | | | | |
| | <i>Lagomeryx</i> sp. | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | | |
| | Moschidae | <i>Moschidae</i> indet. | × | – | – | – | – | – | – | – | – | | |
| | | <i>Micromeryx flourensianus</i> | – | × | – | – | – | – | – | – | × | | |
| | – | <i>Amphimoschus pontelevisiensis</i> | × | × | – | × | – | – | – | – | | | |
| | Bovidae | <i>?Tethytragus</i> sp. | – | – | × | – | – | – | – | – | – | | |
| | | <i>Antilope</i> aff. <i>cristata</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | × | | |
| <i>Eotragus clavatus</i> | | – | × | × | – | – | – | – | – | – | | | |

ANNEXE 4. – Suite.

| Classe | Ordre | Famille | Taxons | BTB | F | G | P | R | S | V | VC |
|---------------------|-------------|-----------------|-------------------------------------|----------------------------------|---|---|---|---|---|---|----|
| MAMMALIA (suite) | PROBOSCIDEA | Mammutidae | <i>Zygodon turicensis</i> | × | × | – | × | – | × | – | – |
| | | Amebelodontidae | <i>Archaeobelodon filholi</i> | – | – | – | × | – | – | – | – |
| | | | <i>?Protanancus</i> sp. | – | – | × | – | – | – | – | – |
| | | Gomphotheriidae | <i>Gomphotherium angustidens</i> | – | × | × | × | × | – | × | – |
| | | | <i>Gomphotherium subtapiroideum</i> | × | – | × | – | – | × | – | – |
| | | | Deinotheriidae | <i>Prodeinotherium bavaricum</i> | × | × | × | × | – | – | – |

ANNEXE 5. — Mesures de certains spécimens consultés en collections, provenant des sites de Beaugency-Tavers et Le Bardon.

| Taxon | Numéro du spécimen | Anatomie | Longueur (mm) | Largueur (mm) |
|--|----------------------------------|---------------------|---------------|---------------|
| Talpidae indet. | MMSL-00.0020217/61 | humérus g. | 9,7 | 8,3 |
| | MMSL-00.0020217/61 | humérus g. | 8,1 | 6,1 |
| | MMSL-00.0020217/61 | humérus g. | 7,1 | 5,3 |
| | MMSL-00.0020218/65 | humérus g. | 10,5 | 7,2 |
| | MMSL-00.0020218/65 | humérus d. | 10,7 | 7,2 |
| | MMSL-00.0020218/65 | humérus d. | 8,2 | 7,2 |
| <i>Galerix exilis</i> | MMSL-00.0020217/43 | m1 ou m2 g. | 3,6 | 2,5 |
| <i>Dehmisciurus obtusidens</i> | MMSL-00.002.0217/60 | m1 ou m2 g. | 4,5 | 3,7 |
| <i>Steneofiber depereti</i> | MMSL-00.002.018/8/A | p4 d. | 10,1 | 10 |
| | MMSL-00.002.018/8/B | P4 g. | 11,7 | 8,5 |
| | MMSL-00.002.017/28/A | P4 g. | 7,5 | 6,0 |
| | MMSL-00.002.017/28/B | m3 d. | 8,6 | 9,0 |
| <i>Hemicyon stehlini</i> | MMSL-00.002.018/59 | P4 g. | 13,8 | 8,8 |
| ? <i>Semigenetta</i> sp. | MMSL-00.002.018/18/A | m1 g. | 8,9 | 4,4 |
| <i>Pseudaelurus romieviensis</i> | MMSL-00.002.018/45 | p4 d. | 8,2 | 3,2 |
| <i>Anchitherium aurelianense</i> | MMSL-00.002.021713/A | p2 d. | 19,3 | 11,6 |
| | MMSL-00.002.0217/13/B | M3 d. | 17,3 | 21,9 |
| | MMSL-00.002.0217/13/D | P2 g. | 20,3 | 17,7 |
| | MMSL-00.002.0217/13/C | p3 ou p4 g. | 17,1 | 14,0 |
| | MMSL-00.002.0217/41/A | p2 d. | 20 | 12,5 |
| | MMSL-00.002.0217/41/B | p3 ou p4 d. | 17,7 | 12,3 |
| | MMSL-00.002.0218/16/C | p3 ou p4 g. | 18,7 | 13 |
| | MMSL-00.002.0218/16/B | p4 g. | 18,9 | 14,9 |
| | MMSL-00.002.0218/16/A | m1 ou m2 d. | 18,7 | 13,0 |
| | <i>Brachypotherium brachypus</i> | MMSL-00.002.4201 | M2 g. | 48,8 |
| MMSL-00.002.4076 | | p3 ou p4 g. | 37,5 | 27,3 |
| MMSL-00.002.4052 | | p4 ou m1 d. | 52,1 | 27,6 |
| ? <i>Hoploaceratherium tetradactylum</i> | MMSL-00.002.4008 | P2 d. | 33,8 | 41,8 |
| <i>Bunolistriodon lockharti</i> | MMSL-00.002.4251 | M3 d. | 31,0 | 22,9 |
| <i>Dorcatherium crassum</i> | MMSL-00.002.4443 | p3 g. | 9,4 | 5,1 |
| | | p4 g. | 9,6 | 5,7 |
| | | m1 g. | 10,9 | 8,0 |
| | | m2 g. | 12,0 | 8,5 |
| | | m3 g. | 17,3 | 8,0 |
| <i>Dorcatherium guntianum</i> | MMSL-00.002.0127/3 | m3 g. | 14,2 | 6,4 |
| | MMSL-00.002.0127/47a | m3 g. | 13,2 | 6,1 |
| | MMSL-00.002.0127/55 | m1 g. | 8,4 | 4,8 |
| | MHNO.PAZ.2011.0.6 | m2 d. | 9,7 | 6,6 |
| | | m3 d. | 14,3 | 7,6 |
| | MNHN.F.TAV100 | p4 g. | 11,5 | 6,8 |
| m1 g. | | 10,7 | 7,2 | |
| m2 g. | | 11,1 | 8,6 | |
| m3 g. | | 17,9 | 8,7 | |
| <i>Palaeomyx kaupi</i> | MNHN.F.TAV13 | m1 ou m2 d. | 19,2 | 13,5 |
| | | | 16,9 | 12,2 |
| | | | 19,5 | 14,3 |
| | | | 26,2 | 14,8 |
| <i>Amphimoschus pontelevisiensis</i> | MMSL-00.002.0127/27 | p3 d. | ? | 5,7 |
| | | p4 d. | 12,8 | 7,2 |
| | MMSL-00.002.0127/17 | m2 d. | 15,7 | 10,2 |
| | | m3 d. | 22,3 | ? |
| | MNHN.F.TAVM4961 | p3 g. | 9,8 | 5,3 |
| | | p4 g. | 10,9 | 6 |
| | | m1 g. | 11 | 8,7 |
| | | m2 g. | 13,1 | 9,3 |
| | | m3 g. | 16,8 | 9,5 |
| | | MHNO.PAZ.2011.0.147 | p3 d. | 11,5 |
| p4 d. | 13,2 | | 6,9 | |
| m1 d. | 11,9 | | 8,5 | |
| m2 d. | 14 | | 9,2 | |

ANNEXE 5. — Suite.

| Taxon | Numéro du spécimen | Anatomie | Longueur (mm) | Largueur (mm) | |
|-------------------------------------|----------------------------------|-------------------------|---------------|---------------|------|
| Moschidae indet. | MMSL-00.002.0127/47b | m3 g. | 12,2 | 5,4 | |
| <i>Dicrocerus elegans</i> | MMSL-00.002.0217/42 | m3 d. | 19,5 | 9,7 | |
| <i>Procervulus dichotomus</i> | MMSL-00.002.4444 | p3 d. | 11,7 | 4,2 | |
| | | p4 d. | 10,4 | 5,3 | |
| | | m1 d. | 10,0 | 7,5 | |
| | | m2 d. | 10,7 | 8,5 | |
| | | m3 d. | 17,0 | 8,6 | |
| | MHNO.PAZ.2011.0.145 | p3 d. | 8,8 | 4,7 | |
| | | p4 d. | 9,2 | 6,5 | |
| | | m1 d. | 10,3 | 8,3 | |
| | | m2 d. | 12,2 | 8,8 | |
| | | m3 d. | 15,3 | 7,9 | |
| | MHNO.PAZ.2011.0.144 | p3 d. | 9,2 | 5,2 | |
| | | p4 d. | 10,2 | 6,3 | |
| | | m1 d. | 11,0 | 7,6 | |
| | | m2 d. | 11,3 | 8,1 | |
| | | m3 d. | 17,7 | 8,6 | |
| | MHNO.PAZ.2011.0.142 | p4 d. | 10,1 | 6,2 | |
| | | m2 d. | 11,2 | 8,4 | |
| | | m3 d. | 16,9 | 8,1 | |
| <i>Lagomeryx parvulus</i> | Collection Bruno Guével | p2 d. | 5,8 | 2,9 | |
| | | p3 d. | 6,7 | 3,5 | |
| | | p4 d. | 7,0 | 4,2 | |
| | | m1 d. | 7,3 | 5,3 | |
| | | m2 d. | 8,2 | 5,9 | |
| | | m3 d. (cassée) | ? | 6,3 | |
| | MNHN.F.TAV89 | m3 d. | 10,9 | 5,5 | |
| | <i>Prodeinotherium bavaricum</i> | MMSL-00.002.4137 | P4 d. | 51,1 | 57,1 |
| | | MMSL-00.002.4138 | M2 d. | 59,5 | 63,2 |
| | | MHNO.PAZ.2011.0.41 | M2 d | 61,4 | 60,4 |
| MHNO.PAZ.2011.0.42 | | M1 g | 57,8 | 48,2 | |
| MHNO.PAZ.2011.0.43 | | i g ou d | 310,0 | 68,0 | |
| MHNO.PAZ.2011.0.45 | | M2 d | 54,8 | 57,0 | |
| MHNO.PAZ.2011.0.46 | | M3 d | 55,2 | 58,8 | |
| MHNO.PAZ.2011.0.47 | | M3 g | 58,0 | 59,1 | |
| MHNO.PAZ.2011.0.49 | | P3 d | 45,9 | 46,6 | |
| MHNO.PAZ.2011.0.50 | | P3 g | 50,2 | 54,3 | |
| MHNO.PAZ.F.C.D.267 | | m1 g | 62,5 | 39,2 | |
| | | m2 g | 53,9 | 46,2 | |
| | m3 g | 64,1 | 47,6 | | |
| <i>Gomphotherium subtapiroideum</i> | MMSL-00.002.4167 | M3 d. | 185,0 | 83,2 | |
| | MMSL-00.002.4211 | M3 g. (cassée) | 120? | 74? | |
| | MMSL-00.002.4234 | m1 ou m2 g. (cassée) | 93,4? | 63,1 | |
| | MHNO.PAZ.2011.0.9 | l d | 47 | 8,5 | |
| | MHNO.PAZ.2016.0.3.78 | i d | 115,5 | 48 | |
| | | i g. | 123,2 | 39,5 | |
| | | m2 d | 99,2 | 66,9 | |
| | | m3 d | 144,2 | 70,6 | |
| | | m2 g | 100,7 | 65,5 | |
| | | m3 g | 151 | 72,4 | |
| | MHNO.PAZ.2016.0.3.79 | M2 d | 101 | 62,2 | |
| | | M3 d | 148,3 | 70,9 | |
| | MHNO.PAZ.2016.0.3.80 | M2 g | 98,7 | 62,6 | |
| M3 g | | 145 | 70,1 | | |

Révision des données sédimentologiques et biostratigraphiques des gisements à vertébrés des sables de l'Orléanais, à Beaugency, Tavers et Le Bardon (Miocène Moyen; Loiret, France) (corrigendum)

Adrien de PERTHUIS
Bastien MENNECART
Pascal BARRIER
Élise CHENOT
Jocelyn FALCONNET
Jean-Claude GAGNAISON
Georgios L. GEORGALIS
Charlène GILBERT
Bruno GUEVEL
Dominique LANGEVIN
France de LAPPARENT DE BROIN
Alfred LEMIERRE
François MAUBERT
Àlex OSSÓ
Sébastien POTEL
Danae THIVAIOU
Jérémy TISSIER
Renaud TOULLEC
Serge F. B. XERRI
Cyril GAGNAISON

publié le 23 septembre 2025

[urn:lsid:zoobank.org:pub:572C0183-A631-4B4A-AE55-2B19FA149D92](https://doi.org/10.5252/geodiversitas2025v47a12)

Perthuis A. de, Mennecart B., Barrier P., Chenot É., Falconnet J., Gagnaison J.-C., Georgalis G. L., Gilbert C., Guevel B., Langevin D., Lapparent de Broin F. de, Lemierre A., Maubert F., Ossó À., Potel S., Thivaiou D., Tissier J., Toullec R., Xerri S. F. B. & Gagnaison C. 2025. — Révision des données sédimentologiques et biostratigraphiques des gisements à vertébrés des sables de l'Orléanais, à Beaugency, Tavers et Le Bardon (Miocène Moyen; Loiret, France). *Geodiversitas* 47 (12): 501-576. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2025v47a12>. <http://geodiversitas.com/47/12>

CORRIGENDUM

La reconstitution paléoenvironnementale du Miocène continental (MN5) à Tavers, Beaugency et Le Bardon (Loiret, France) de la dessinatrice Julie Sierra, qui illustre l'article en page de couverture et à travers la Figure 43, a été réalisée d'après une illustration du dessinateur Mazan.