

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie :

11. Biochronologie, paléoécologie et relations paléobiogéographiques

par Louis DE BONIS, Geneviève BOUVRAIN, Denis GERAADS,
Georges D. KOUFOS, Sevket SEN et Pascal TASSY

Résumé. — Les sites fossilifères de Kemiklitepe (Turquie) sont divisés en deux ensembles correspondant respectivement au Turolien inférieur (MN 11) et au Turolien moyen (MN 12). Bien que le nombre d'espèces et, pour chacune d'elle, le nombre minimum d'individus, soient relativement faibles, il est possible d'affirmer que la faune correspond sans doute à un environnement voisin d'une savane relativement humide. Par leur composition, ces faunes sont voisines de celles de Samos (Grèce) et de la Grèce méridionale. Elles sont plus éloignées en revanche de celles d'Iran, à l'est, et de Macédoine à l'ouest.

Mots-clés. — Mammifères, Miocène supérieur, Turquie, biochronologie, paléoenvironnement, paléobiogéographie.

Abstract. — The fossiliferous sites of Kemiklitepe (Turkey) are composed of two sets dated respectively to Early Turolian (MN 11) and Middle Turolian (MN 12). Although the number of species and, for each of them, the minimum number of individuals are low, it is possible to claim that the fauna lived in a paleoenvironment near of a relatively humid savanna. The fauna lists are similar to those of Samos and of southern Greece. They are more different from the faunas of Iran, at east, and Macedonia, at west.

Key words. — Mammals, late Miocene, Turkey, biochronology, paleoenvironment, paleobiogeography.

L. DE BONIS, *Université de Poitiers, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, 86022 Poitiers cedex, France.*

G. BOUVRAIN et S. SEN, *URA 1433 du CNRS, Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, 75252 Paris cedex 05, France.*

D. GERAADS, *URA 49 du CNRS, Musée de l'Homme et Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université P. et M. Curie, 75252 Paris cedex 05, France.*

G. D. KOUFOS, *University of Thessaloniki, Dept. of Geology and Physical Geography, 54006 Thessaloniki, Grèce.*

P. TASSY, *URA 12 du CNRS, Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, 75252 Paris cedex 05, France.*

INTRODUCTION

Situés sur le plateau anatolien dans la vallée du Méandre, près du petit village de Karaçaahmet entre Izmir et Ankara, les gisements de vertébrés fossiles de Kemiklitepe ont été signalés par YALÇINLAR (1946). Cependant jusqu'ici la faune n'était connue qu'à travers quelques listes (CRUSAFONT, 1957 ; OZANSOY, 1961 ; BECKEN-PLATEN *et al.*, 1975) et la description de dents isolées d'*Hipparion* (TUNA, 1985). De nouvelles fouilles ont permis de reconnaître l'existence de deux niveaux fossilifères principaux, nettement séparés dans la colonne stratigraphique. Le niveau supérieur comprend quatre sites ; d'une part KTA, KTB et KTC, ce dernier n'ayant fourni que quelques ossements fragmentaires sans grand intérêt, et d'autre part le "niveau à *Hystrix*" situé environ un mètre plus bas. KTA et KTB sont situés dans une même couche stratigraphique et séparés par une distance de quelques mètres seulement. Sur le terrain, les fossiles qui en proviennent ont été traités séparément mais dans la suite de cet article ils seront regroupés sous le nom de KTAB. Le niveau inférieur n'est représenté que par le seul site de KTD situé une quinzaine de mètres plus bas dans la colonne stratigraphique et qui contient une faune différente.

Les différents groupes de mammifères ont été étudiés par plusieurs chercheurs et cet article réunit leurs résultats dans le cadre d'une analyse globale de la faune.

I — BIOCHRONOLOGIE

Les faunes des deux niveaux fossilifères ont peu d'espèces communes (5) et encore s'agit-il d'animaux qui perdurent pendant une grande partie du Miocène supérieur comme *Choerolophodon pentelici*, *Palaeotragus rouenii* ou *Ceratotherium neumayri*.

Les Bovidés sont tous différents au niveau spécifique. Il est vraisemblable que ce renouvellement des Bovidés traduit un changement de milieu ainsi qu'une différence dans le temps. Il est plus difficile en revanche d'avancer une hypothèse sur l'âge de ces sites. Certains des Bovidés de KTD (*Protoryx*, *Palaeoreas* et *Gazella*) ressemblent à des formes du Sinap moyen (Vallésien), tout en étant un peu plus évolués. *Criotherium*, très abondant à KTD, n'est connu qu'à Samos et vraisemblablement dès les niveaux les plus inférieurs. Ainsi les Bovidés de KTD inciteraient à attribuer à ce gisement un âge voisin de la limite Vallésien-Turolien. Le niveau de KTAB a livré beaucoup moins de Bovidés et seul *Protoryx laticeps* peut donner une indication chronologique. Cette espèce se retrouve à Samos, où elle proviendrait des niveaux supérieurs, à Kinik (MN 12) et, d'après BOSSCHA-ERDRINK (1988), dans les sites K1 et K2 de Maragha (upper Maragha). Ainsi la faune de KTAB pourrait se placer dans le Turolien moyen.

Parmi les Giraffidés, seul *P. rouenii* est présent dans les deux niveaux KTA et KTD, mais cette espèce semble à peu près dépourvue de signification chronologique. *Samotherium major* de KTAB est semblable à ceux de Vathylakkos 3, Taskinpasa et de la plupart des collections de Samos. Cette espèce est absente de KTD, où un *Samotherium* ? sp. évoquerait davantage celui des collections de F. MAJOR, qui proviennent sans doute des niveaux les plus anciens de Samos. KTD pourrait donc se situer à la base du Turolien.

Parmi les Rhinocerotidés, *Ceratotherium neumayri* se trouve dans les deux niveaux, mais cette espèce n'a qu'une signification chronologique limitée. Les dimensions des os sont semblables à KTA et KTD. Néanmoins, d'après HEISSIG (1975), la facette fibulaire de l'astragale serait plus étroite au Turolien qu'au Vallésien. Or la même différence semblant distinguer l'astragale de KTA de ceux de KTD, ce dernier site pourrait être situé assez bas dans le Miocène supérieur. Néanmoins, le

Chilotherium de KTD est une forme évoluée du genre et semble donc difficilement compatible avec un âge vallésien. Un âge Turolien inférieur est plus vraisemblable.

Hipparion est plus abondant à KTAB qu'à KTD. Le niveau supérieur a livré *H. mediterraneum*, *H. matthewi* et une troisième espèce qui présente des affinités avec *H. proboscideum*. D'après cette association, ce niveau pourrait appartenir au Turolien moyen ou supérieur (MN 12 ou MN 13). Le niveau inférieur, plus pauvre, a néanmoins fourni *H. mediterraneum* à côté d'une espèce de petite taille dont les restes, trop fragmentaires, n'ont pu être déterminés avec précision ; ces éléments seraient compatibles avec un âge turolien.

Le proboscideien *Choerolophodon pentelici* est plus évolué à KTAB qu'à KTD. Le niveau évolutif des spécimens de KTA-KTB correspond à celui de *C. pentelici* à Pikermi et à Samos (MN 12). Le niveau évolutif des spécimens de KTD se retrouve dans des sites vallésiens ou turoliens inférieurs (Yassiören, Kayadibi) ainsi qu'à Maraghah-Ketschara, gisement réputé turolien, où il coexiste avec des spécimens plus évolués (mélange de faunes à Maraghah-Ketschara ?). Il est peu douteux que KTD soit plus ancien que KTA-KTB, donc plus ancien que Pikermi.

Orycteropus gaudryi de KTB est identique à celui de Samos où il est connu dans trois localités : Quarries 1, 4 et 5 (COLBERT, 1941). Le Q4 se situe vers la base des "Main Bone Beds" (7,5 Ma) tandis que les deux autres localités sont plus récentes, environ 6,5 Ma (WEIDMANN *et al.*, 1984 ; SEN, 1986). L'oryctérope de KTB est différent de celui du Sinap moyen (*O. pottieri* Ozansoy, 1965) et appartient probablement à une lignée différente.

Hystrix primigenia est fréquente dans les gisements turoliens de la région égéenne. Sa présence au Vallésien n'a jamais été mentionnée. Sa morphologie dentaire conservatrice et l'état fragmentaire et peu nombreux des restes n'ont pas permis de mettre en évidence des tendances évolutives. Cependant, l'examen des restes disponibles montre que sur les spécimens provenant des gisements attribués à MN 13 comme Dytiko ou Kalimanci IV, les P⁴ sont plus grandes que celles de Pikermi et de KTA, tandis que les M³ sont proportionnellement plus petites. Ces deux caractères placent les gisements à *Hystrix* de Kemiklitepe (KTA et niveau à *Hystrix*) à un niveau biochronologique antérieur à Dytiko (MN 13). La forme de Kemiklitepe est, par sa taille et sa morphologie, proche de celle de Pikermi.

Les carnivores de KTA et KTB (*Adcrocuta eximia*, *Lycyaena* sp., *Hyaenotherium wongii* et ? *Indarctos* sp.) sont compatibles avec un âge turolien, *H. wongii*, en particulier, ne diffère en aucune façon des spécimens connus en Chine et en Europe dans les niveaux MN 11 ou MN 12. *Machairodus aphanistus* est le seul carnivore de KTD. L'espèce-type provient du Vallésien d'Eppelsheim et semble se retrouver, bien que mal représentée, dans d'autres sites vallésiens. Quelques détails anatomiques comme la perte de P₂, d'un côté seulement, pourraient faire penser à une forme du Vallésien tardif ayant amorcé quelques-unes des transformations conduisant vers l'espèce turolienne *M. giganteus*.

En résumé, il semble bien que pour tous les groupes envisagés, il soit possible de séparer les deux niveaux de KTAB d'un côté et KTD de l'autre. Le dernier niveau, plus bas dans la colonne stratigraphique, contient aussi une faune plus archaïque que l'on peut situer avec une bonne probabilité au début du Turolien (MN 11). La faune du niveau supérieur rappelle celle des niveaux classiques de Pikermi et correspond certainement au Turolien moyen (MN 12).

II — PALÉOÉCOLOGIE

Diverses méthodes permettent, à partir de l'analyse de la faune, d'avancer certaines conclusions relatives aux paléoenvironnements. La diversité spécifique est un indicateur des conditions écologiques. Dans des conditions difficiles (sécheresse, froid,...) les faunes sont déséquilibrées avec un

Va	Vb		RZI RPL	RZO	VTK VAT VLO	PXM	DKO DTK DIT	PIK	SAM	MMR	UMR	HAL	KTA KTB	KTD
52	47	<i>Protoryx laticeps</i>							+	+			+	
53	48	<i>Protoryx carolinae</i>						+						
54	49	<i>Protoryx parvidens</i>						+	+					+
55	50	<i>Protoryx capricornis</i>							+					
56	51	<i>Protragelaphus skouzesi</i>						+	+	+		-		
57	52	<i>Protragelaphus theodori</i>					+							
58	53	<i>Palaeoryx pallasi</i>						+	+			+	-	
59	54	<i>Tragoreas oryxoides</i>							+					
60	55	<i>Palaeoreas lindermayeri</i>			+	-	+	+				+		
61	56	<i>Palaeoreas zouavei</i>		+		-								
62	57	<i>Palaeoreas elegans</i>												+
63	58	<i>Criotherium argalioides</i>							+					+
64	59	<i>Urmitherium polaki</i>									+			+
65		<i>Mesembriacerus mcilentisi</i>	+											
66	60	<i>Tragoportax amalthaea</i>						+					-	
67	61	<i>Tragoportax rugosifrons</i>		+	+	+			+			+		
68	62	<i>Tragoportax gaudryi</i>					+	+		+	+			
69	63	<i>Hystrix priniigenia</i>			+		+	+				+	+	
70	64	<i>Orycteropus gaudryi</i>					-		+		+		+	
71	65	<i>Mesopithecus pentelicus</i>			-	-	-	+						
72	66	<i>Mesopithecus delsoni</i>		+										
73		<i>Ouranopithecus macedoniensis</i>	+											

Gisements de Macédoine (Grèce) : RZI = Ravin des Zouaves n° 1 ; RPL = Ravin de la Pluie ; RZO = Ravin des Zouaves n° 5 ; VTK, VAT et VLO = gisements de Vathylakkos (2, 1 et 3) ; PXM = Prochoma ; DKO, DTK et DIT = gisements de Dytiko (3, 1 et 2). — **Gisements de Grèce méridionale :** PIK = Pikermi (fouilles Gaudry) ; HAL = Halmhyropotamos ; SAM = Samos (Quarry A). — **Gisements de Turquie :** KTA, KTB, KTD = Kemiklitepe. — **Gisements d'Iran :** MMR = Middle Maragha ; UMR = Upper Maragha.

Va et Vb = numéros attribués aux différentes espèces dans les analyses factorielles. Une croix indique la présence d'une espèce ; un tiret indique une détermination au niveau générique. Dans les listes fauniques nous n'avons pas tenu compte de deux Bovidae indéterminés signalés à Kemiklitepe qui ne permettent aucune comparaison et de *Pseudomeriones* sp., unique micromammifère.

Localities of Macedonia (Greece) : RZI = Ravin des Zouaves n° 1 ; RPL = Ravin de la Pluie ; RZO = Ravin des Zouaves n° 5 ; VTK, VAT and VLO = localities of Vathylakkos (2, 1 and 3) ; PXM = Prochoma ; DKO, DTK and DIT = localities of Dytiko (3, 1 and 2). — Localities of Southern Greece : PIK = Pikermi (Gaudry's excavation) ; HAL = Halmhyropotamos ; SAM = Samos (Quarry A). — Localities of Turkey : KTA, KTB and KTD = Kemiklitepe. — Localities of Iran : MMR = Middle Maragha ; UMR = Upper Maragha.

Va and Vb = numbers allocated to the different species in the factor analysis. A cross indicates a specific identification ; a hyphen indicates a generic identification. In the faunal list we did not take into account two unidentified bovinds (that we cannot compare to any other locality) and the unique micromammal *Pseudomeriones* sp. from KTAB.

nombre réduit d'espèces dominantes. Des conditions plus clémentes déterminent des faunes où le nombre d'individus est mieux réparti entre les espèces. Le poids des animaux et le nombre d'espèces dans chaque catégorie de poids sont aussi sous la dépendance des facteurs environnementaux et la courbe de répartition sera aussi révélatrice d'un certain milieu (BONIS *et al.*, 1992).

1. Diversité spécifique

Les gisements de Kemiklitepe ont livré des faunes constituées exclusivement de grands mammifères. Cette sélection, due sans doute à un biais taphonomique, se retrouve dans les gisements du Miocène supérieur de Macédoine (BONIS *et al.*, 1992) ainsi que dans beaucoup de sites de cette

époque dans la province gréco-iranienne. Cette absence de la microfaune se traduit par des nombres d'espèces relativement peu élevés. Cependant, compte tenu du nombre minimum d'individus (NMI) très bas, le nombre d'espèces de KTAB est malgré tout assez important (tabl. II) puisqu'il égale celui de Dytiko (Turolien supérieur) alors que le NMI est trois fois plus faible. A KTD, pour un NMI presque identique à celui de KTAB, le nombre d'espèces est très nettement inférieur (tabl. II).

TABLEAU II. — Nombre d'espèces et nombre minimum d'individus (NMI) dans les gisements de Kemiklitepe et de Macédoine grecque.

Number of species and minimum number of individuals (MNI) from the Kemiklitepe and Greek Macedonia localities.

	KTD	KTAB	RPI	RZO	PXM	Dytiko
Nbre d'espèces	14	23	19	22	13	23
NMI	52	54	130	120	60	147

Plusieurs indices permettent de mettre en évidence la diversité spécifique à partir du NMI. Bien que celui-ci soit très bas à Kemiklitepe, nous donnerons à titre indicatif les indices de diversité comparés à ceux d'autres gisements de la province faunique gréco-iranienne. L'indice de Simpson :

$$L = \sum \left[\frac{n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)} \right]$$

où n_i = nombre d'individus de l'espèce i et N = nombre total d'individus, est le plus souvent donné sous la forme $1-L$. Plus l'indice est proche de 1 plus la faune est équilibrée.

L'indice de Shannon-Wiener :

$$H' = - \sum \left[\frac{n_i}{N} \cdot \ln \frac{n_i}{N} \right]$$

est un indice d'hétérogénéité. Il est très sensible à l'abondance des espèces rares.

L'indice de Whittaker :

$$E = \frac{S}{\left(\frac{n_{\max}}{N} - \log \frac{n_{\min}}{N} \right)}$$

où S est le nombre d'espèces, n_{\max} : NMI de l'espèce la plus abondante, n_{\min} : NMI de l'espèce la moins abondante est un indice d'équilibre faunique. Plus E est élevé, plus la faune est équilibrée (tabl. III).

On constate que pour Kemiklitepe, les indices calculés diffèrent entre les deux niveaux. Ceux de KTD sont contradictoires indiquant une faune tantôt équilibrée (indice de Simpson), tantôt déséquilibrée (indice de Whittaker). C'est certainement par suite du biais introduit par le faible nombre d'espèces et d'individus dans ce gisement. A KTAB, le nombre d'espèces est plus grand mais le nombre d'individus reste faible ; les indices sont moins contradictoires mais, comme pour KTD, l'interprétation reste difficile.

TABLEAU III. — Indices de diversité faunique des gisements de Kemiklitepe et de Macédoine grecque.

Diversity faunal indices of Kemiklitepe and Greek Macedonia localities.

	N	S	1-L	H'	E
KTD	52	14	0,918	2,44	6,34
KTAB	54	23	0,9312	2,96	11,8
RPI	130	19	0,808	2,42	11,7
RZO	120	22	0,854	2,40	13,6
PXM	60	13	0,810	1,93	9,7
Ditiko	147	23	0,912	2,60	15,70
Pikermi	216	32	0,920	2,93	20,2

N = nombre minimum d'individus (NMI) ; S = nombre d'espèces ; L = indice de Simpson ; H' = indice de Shannon-Wiener ; E = indice de Whittaker.

N = minimum number of individuals (MNI) ; S = number of species ; L = Simpson's index ; H' = Shannon-Wiener's index ; E = Whittaker's index.

2. Composition des assemblages fauniques

Parmi les mammifères retrouvés à Kemiklitepe, si l'on prend en compte le NMI, les artiodactyles forment le groupe le plus abondant, très nettement à KTD (59%), moins nettement à KTAB (39%). Il s'agit uniquement de Bovidae et de Giraffidae. L'absence des autres familles d'artiodactyles (Suidae, Tragulidae, Cervidae) n'est sans doute pas significative et doit provenir, au moins pour les Suidae et peut-être les Tragulidae, du faible nombre de spécimens. L'importance des Giraffidae dans ces deux faunes est également surprenante (fig. 1a et b). Les perissodactyles représentent 28% à KTD et 30% à KTAB. A KTD le pourcentage de Rhinocerotidae (17%) est plus élevé que celui d'*Hipparion* (11%) alors que c'est très généralement l'inverse. Les carnivores sont relativement abondants à KTAB.

3. Cénogramme

Celui-ci représente une analyse pondérale de la faune (VALVERDE, 1964, 1967 ; LEGENDRE, 1988). Sur un graphique bidimensionnel, les espèces sont classées une à une par ordre de poids décroissants sur l'axe des abscisses, les logarithmes des poids figurant en ordonnées. Pour les formes fossiles, les poids sont calculés à partir de la surface occlusale de la première molaire inférieure (LEGENDRE, 1988). L'allure de la courbe obtenue varie en fonction des biotopes occupés par cette faune. Par comparaison avec des faunes actuelles, il est possible de déduire les environnements correspondant aux faunes fossiles. Cette méthode est appliquée seulement aux sites de KTAB, le nombre d'espèces présentes à KTD étant insuffisant.

Le cénogramme de la faune de KTAB (fig. 2) montre deux ruptures individualisant trois groupes. Le premier qui comprend des animaux de très grande taille (poids supérieur à 2000 kg), est suivi d'une lacune traduisant l'absence de mammifères de poids situés entre 2000 et 450 kg. La plupart des espèces de KTAB ont des poids qui s'étagent entre 450 et 16 kg sans discontinuité avant une nouvelle lacune, sans doute amplifiée quelque peu par l'extrême rareté des micro-mammifères, une seule espèce ayant un poids inférieur à 500 g. On remarque que les pentes correspondant respectivement aux espèces de grande taille et de taille moyenne sont assez proches. Replacé dans la nature actuelle, un tel schéma correspondrait à une faune de savane arborée en milieu relativement humide.

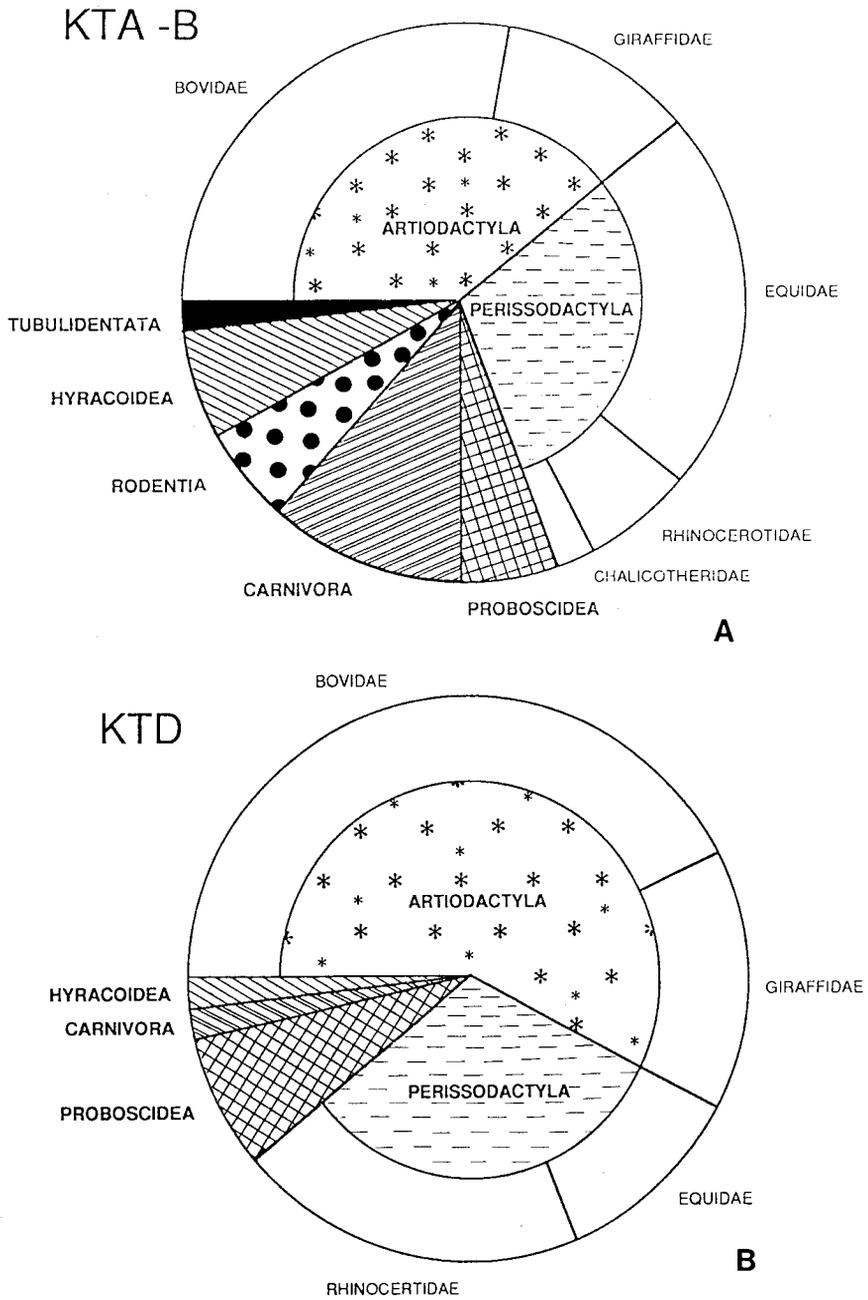


FIG. 1. — Composition de la faune de mammifères des gisements de Kemiklitepe. a : gisements de KTAB ; b : gisement de KTD.

Mammalian faunal composition of the fossiliferous localities of Kemiklitepe. a : localities of KTAB ; b : locality of KTD.

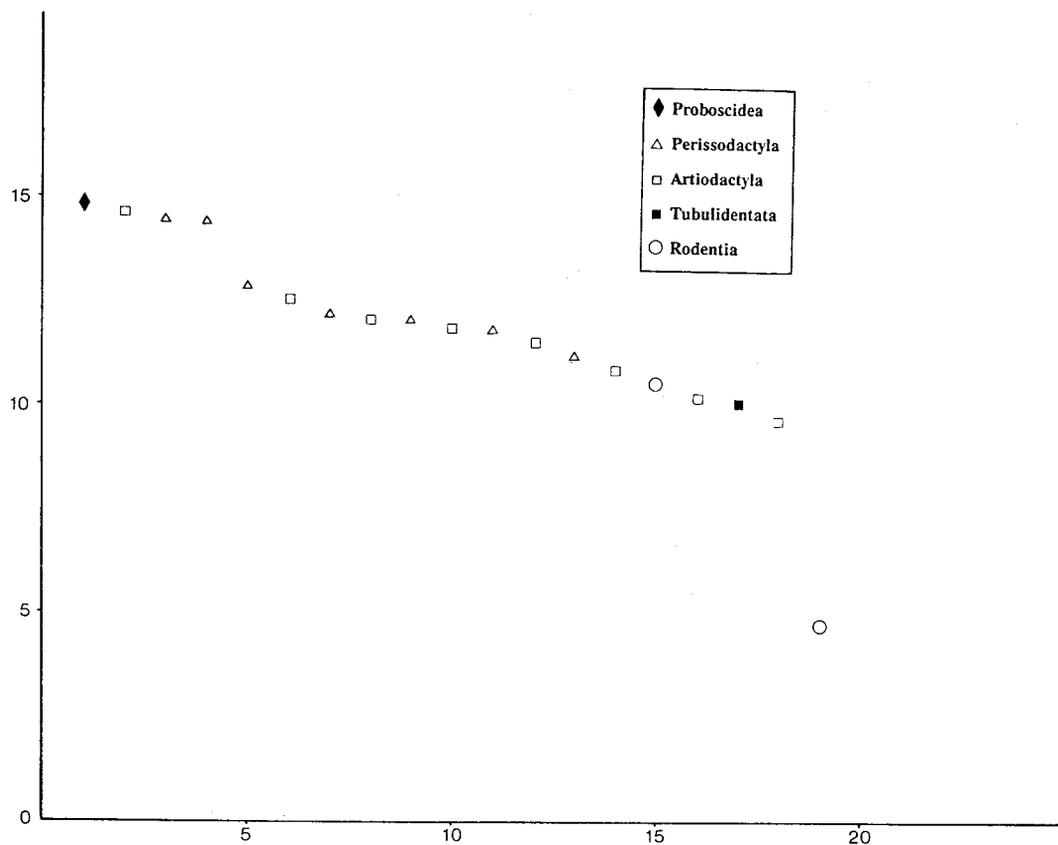


FIG. 2. — Cénogramme de la faune de KTAB.
Cenogram of the KTAB fauna.

III — RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

Les gisements de Kemiklitepe étaient situés, au Miocène supérieur, à l'intérieur d'une province faunique qui, à partir de l'emplacement actuel de la Yougoslavie, s'étendait jusqu'à l'Iran et sans doute l'Afghanistan. Une comparaison des sites turcs à d'autres sites va nous permettre de préciser les relations entre les divers gisements de cette province.

1. Les indices fauniques

Ces indices reposent sur le nombre de taxons communs ou propres à chaque liste faunique. Nous avons utilisé l'indice de similitude de Simpson :

$$S = \frac{\text{nombre de taxons communs}}{\text{nombre de taxons dans la liste la plus courte}} \cdot 100$$

et l'indice de distance de Pickford :

$$P = \frac{\text{produit du nombre de taxons propres à chaque site}}{\text{produit du nombre de taxons dans chaque site}} \cdot 100$$

S = 0 et P = 100 s'il n'y a aucun taxon commun, S = 100 et P = 0 si tous les taxons d'un site sont également présents dans l'autre. Ces deux indices ont été calculés au niveau générique et spécifique (tabl. IV). Dans ce dernier cas, seuls les taxons déterminés jusqu'au niveau spécifique dans les deux sites considérés ont été décomptés. Les tableaux représentant les distances ou les similitudes avec chacun des gisements ont été soumis à une analyse en composantes principales. Les résultats varient en fonction des indices et de la catégorie taxonomique considérée, mais, dans l'ensemble, KTA est toujours proche de KTD, surtout au niveau générique, où ces deux gisements sont assez isolés. Ces deux sites sont toujours éloignés des gisements de Macédoine. RPI d'une part, le groupe VTK-

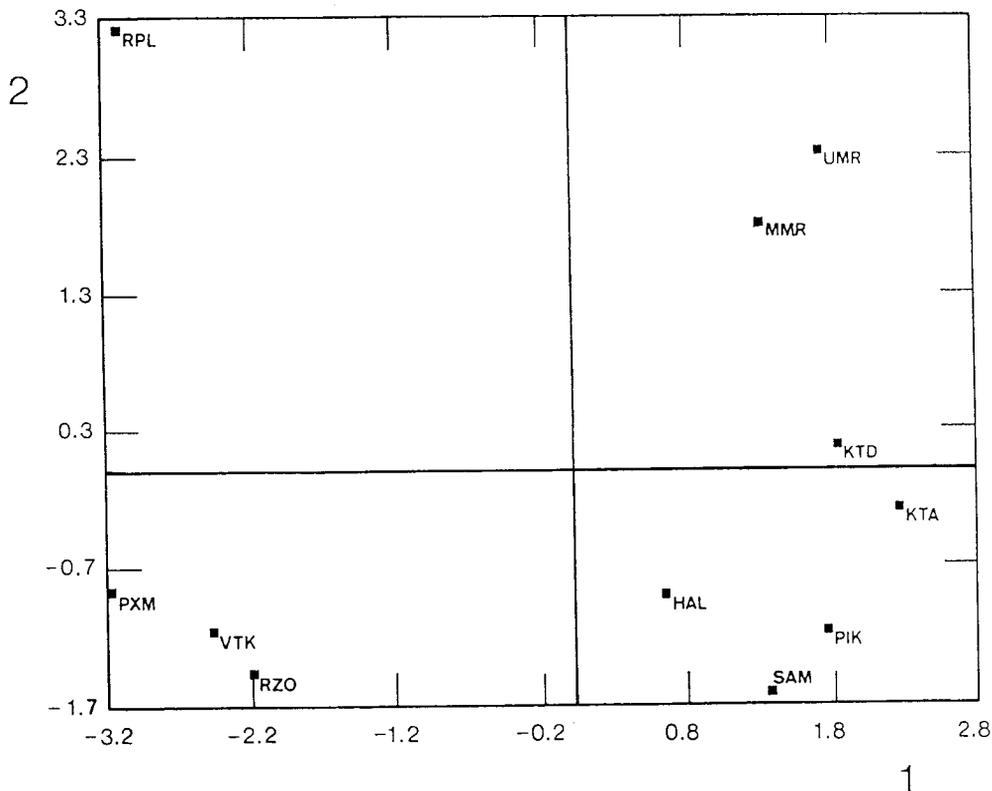


FIG. 3. — Analyse en composantes principales sur la matrice des indices de distance de Simpson. Projection des gisements sur le plan défini par les deux premiers axes factoriels (programme Stratigraphics).

Principal component analysis on the Simpson's faunal distance indices. Place of the localities on the plan of the factors 1 and 2 (program Stratigraphics).

PXM-RZO de l'autre auquel s'adjoint DKO au niveau générique. Si on exclut de l'analyse ce dernier site, dont la position est assez fluctuante, les gisements turoliens s'ordonnent suivant leur situation géographique : Macédoine - Grèce méridionale et Samos - Kemiklitepe - Maragha.

2. Analyses factorielles et classification hiérarchique

Les liens entre les listes fauniques de Kemiklitepe et des autres gisements du Miocène supérieur de Méditerranée orientale apparaissent au travers d'une analyse factorielle des correspondances (AFC). Le tableau des données représente la liste des gisements en tête de ligne, chaque espèce figurant dans une colonne. Les variables valent 2 lorsque l'espèce envisagée est présente dans un gisement et 0 si elle est absente, la valeur 1 étant réservée à la présence d'un genre non identifié au niveau spécifique.

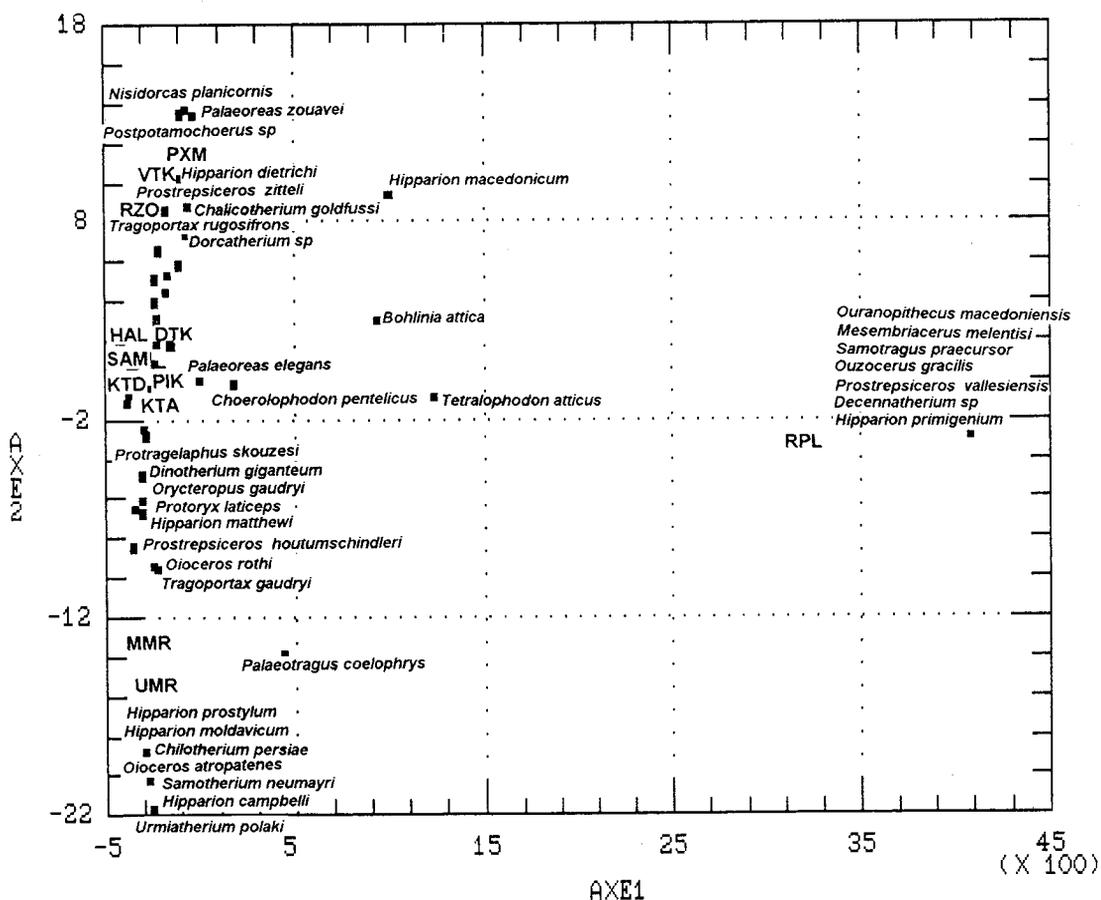


FIG. 4. — Analyse factorielle des correspondances. Matrice correspondant à la liste d'espèces du tableau I. Plan défini par les deux premiers axes factoriels. Voir légende du tableau I. Les numéros des variables correspondent à la liste Va (programme ANCORR, bibliothèque ADDAD).

Correspondence factor analysis. Matrix from the faunal list of table I. Plan of the two first factors. See caption of table I. The variate numbers are into the list number Va (program ANCORR, ADDAD library).

Une première analyse incluant le site du Ravin de la Pluie (Macédoine) a pour résultat principal de montrer l'originalité de ce gisement par rapport à tous les autres (fig. 4). Sur le plan défini par les deux premiers axes factoriels, cette station se détache sur le côté positif du premier axe. Malgré un poids relativement faible, 56 contre 53 au minimum (KTD) à 138 (Samos ou Pikermi), la grande distance au centre de gravité, 3382 contre 7 à 351 pour les autres sites, lui confère une inertie élevée. Cette différence importante, qui distingue le Ravin de la Pluie, s'explique probablement par l'âge vallésien de ce gisement, nettement plus ancien que les autres sites. En effet, les différences entre les listes fauniques ressortissent à la position géographique des gisements, à la paléocologie mais aussi,

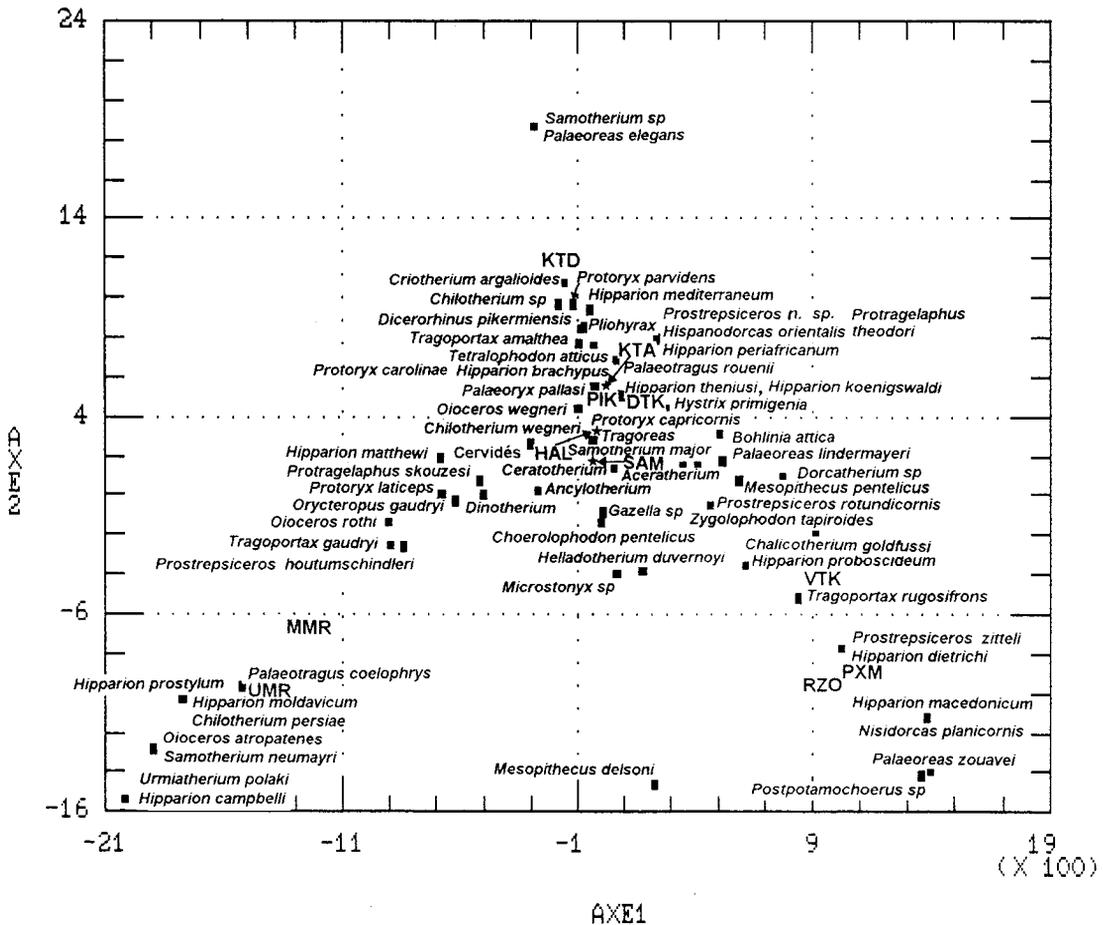


FIG. 5. — Analyse factorielle des correspondances. Matrice correspondant à la liste d'espèces du tableau I. Plan défini par les deux premiers axes factoriels. Voir légende du tableau I. Les numéros des variables correspondent à la liste Vb (programme ANCORR, bibliothèque ADDAD). Analyse effectuée sans le site du Ravin de la Pluie (RPI).

Correspondence factor analysis. Matrix from the faunal list of table I. Plan of the two first factors. See caption of table I. The variate numbers are into the list number Vb (program ANCORR, ADDAD library). Analysis without the faunal list of the locality of Ravin de la Pluie (RPI).

bien évidemment, à leur ancienneté relative. Dans certain cas cette dernière peut s'exprimer avec une telle intensité qu'elle traduit la plus grande partie de la variance totale et minore les autres résultats de l'analyse. De ce fait nous avons décidé de procéder à une autre analyse en excluant cette fois le Ravin de la Pluie. Dans ce cas, la position des gisements et des variables sur les deux premiers axes factoriels (fig. 5) montre une allure bien différente. Les points se répartissent selon une parabole qui caractérise l'effet Guttman (STOUFFER *et al.*, 1990 ; ESCOFFIER, 1973 ; ESCOFFIER et PAGES, 1990). Ce dernier se manifeste lorsque le deuxième facteur est une fonction polynome du second degré du premier facteur (ESCOFFIER, 1973 ; ESCOFFIER et PAGES, 1990). Le premier facteur sépare les sujets extrêmes des sujets moyens mais le second facteur précise les relations des extrêmes en montrant que, s'ils se séparent des valeurs moyennes, ils sont rapprochés par les valeurs nulles qui les éloignent de ces mêmes valeurs moyennes. Dans le cas d'un effet Guttman, les sujets et les variables peuvent être réordonnés de manière à exprimer le passage progressif d'un extrême à l'autre. Le tableau des données représente alors une diagonale allant de gauche à droite et de haut en bas, figure appelée scalogramme, qui contient les valeurs positives alors que les valeurs nulles sont situées dans les coins opposés du tableau (tabl. V). Bien que le scalogramme obtenu ici soit imparfait, on constate que le reclassement place les gisements les uns à la suite des autres à partir de l'Iran (Maragha) en passant par la Turquie (Kemiklitepe), Samos et la Grèce du sud pour arriver à la Macédoine. Le passage régulier d'une région à l'autre par modification progressive de la composition faunique montre que les sites de Macédoine sont plus proches de ceux de Grèce méridionale que de Samos ou des gisements turcs. Ceci pourrait indiquer l'absence, ou la difficulté, de relations directes, entre la Grèce du nord et l'Asie Mineure, malgré une relative proximité géographique. Le tableau V montre quelles sont les espèces présentes seulement en Iran, celles caractérisant plutôt la région qui va de l'Asie Mineure à la Grèce du Sud ou celles que l'on rencontre en Macédoine. Une classification hiérarchique complète cette étude biogéographique (fig. 6). On retrouve sur l'arbre hiérarchique un ensemble particulier formé par les gisements d'Iran, puis un autre comprenant Samos et les sites de Kemiklitepe suivi du groupe Pikerimi-Halmyropotamos, de Dytiko et enfin des trois autres stations de Macédoine.

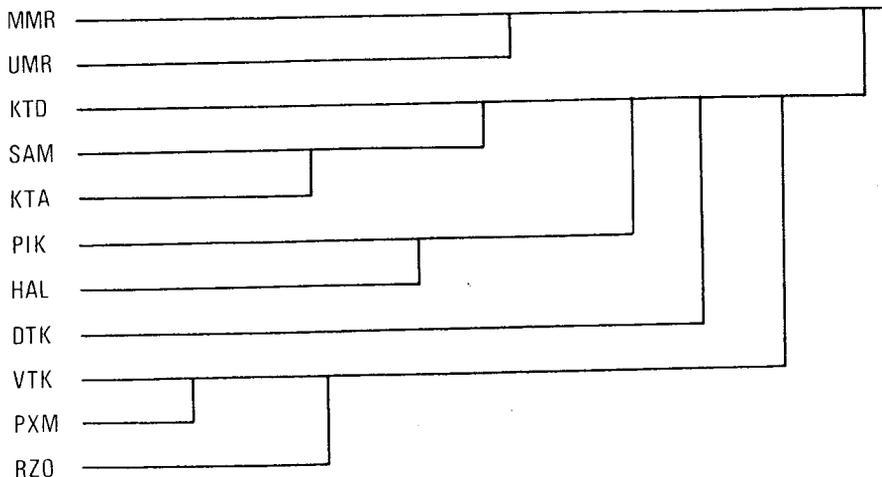


FIG. 6. — Classification hiérarchique ascendante à partir de la matrice correspondant à la liste d'espèces du tableau I (Vb) (programme CAHVOR, bibliothèque ADDAD).

Ascending hierarchic classification from the matrix of the faunal list of table I (Vb) (programm CAHVOR, ADDAD library).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BECKEN-PLATEN, J. D., O. SICKENBERG & H. TOBIEN, 1975. — Vertebrater localfaunen der Türkei. In : O. SICKENBERG, Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jahrb.*, B : 47-100.
- BONIS, L. DE, G. BOUVRAIN, D. GERAADS & G. KOUFOS, 1992. — Diversity and paleoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **91** : 99-121.
- BOSSCHA-ERDRINK, D. P., 1988. — *Protoryx* from three localities east of Maragha, N.W. Iran. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, B, **91** (2) : 101-159.
- COLBERT, E. H., 1941. — A study of *Orycteropus gaudryi* from the island of Samos. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **78** : 305-351.
- CRUSAFONT-PAIRO, M., 1957. — Los Girafidas fosiles de Esme (Anatolia). *Curs. Conf.*, **4** : 80-81.
- ESCOFFIER, B., 1973. — Recherche d'un scalogramme par l'analyse factorielle. In : J. P. BENZECRI, L'analyse des données. 2. L'analyse des correspondance. Dunod, Paris : 323-325.
- ESCOFFIER, B., & J. PAGES, 1992. — Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétations. 2e éd., Dunod, Paris, 267 p.
- HEISSIG, K., 1975. — Rhinocerotidae aus dem Jungtertiärs Anatoliens. In : SICKENBERG *et al.*, Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die Internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jahrb.*, **15** : 145-151.
- LEGENDRE, S., 1988. — Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structure, milieu et évolution. Thèse, Univ. Montpellier : 118 p.
- OZANSOY, F., 1965. — Etude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **102** : 1-92.
- SEN, S., 1986. — Contribution à la magnétostratigraphie et à la paléontologie des formations continentales néogènes du pourtour méditerranéen. Implications biochronologiques et paléobiologiques. Thèse de doctorat d'état, Université de Paris VI : 209 p.
- SIMPSON, E. H., 1949. — Measurement of diversity. *Nature*, **163** : 688.
- STOUFFER, S. A., L. GUTTMAN, E. A. SUCHMANN, P. F. LAZARFELD, S. A. STAR & J. A. CLAUSEN, 1950. — Measurement and prediction, 4 (3, 4, 5). Princeton Univ. Press : 60-171.
- TUNA, V., 1985. — Kemiklitepe (Usak, Esme) Omurgali faunasi Hipparionlarında odontolojik degisimler. *Türk. Jeol. Kur. Bült.*, C, **28** : 47-54.
- VALVERDE, J. A., 1964. — Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. *Terre Vie*, **111** : 121-154.
- 1967. — Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monogr. Estud. Biol. Donana*, **1** : 1-129.
- WEIDMAN, M., N. SOLOUNIAS, R. E. DRAKE & G. H. CURTIS, 1984. — Neogene stratigraphy of the eastern Basin, Samos island, Greece. *Geobios*, Lyon, **17** (4) : 477-490.
- WHITTAKER, R. H., 1972. — Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21** : 213-251.
- YALÇINLAR, L., 1946. — Une faune de vertébrés miocènes aux environs d'Esme (Turquie, vallée de Méandre supérieur). *Rev. Fac. Sci. Istantboul*, B, **11** (2) : 124-130.

Achévé d'imprimer le 30 juin 1994.

Le Bulletin des 3^e et 4^e trimestres de l'année 1993 a été diffusé le 24 décembre 1993.