

**RONGEURS DU MIOCENE SUPERIEUR DE CHORORA,  
ETHIOPIE: MURINAE, DENDROMURINAE ET CONCLUSIONS**

par

**Denis GERAADS \***

CONTENTS

	Page
Résumé, Abstract .....	90
Introduction .....	90
Etude systématique .....	90
Famille des Muridae .....	90
Sous-famille des Murinae .....	90
<i>Preacomys</i> n.gen. ....	91
aff. <i>Stenocephalomys</i> .....	93
cf. <i>Parapelomys</i> .....	94
cf. <i>Tectonomys</i> .....	95
Sous-famille des Dendromurinae .....	96
Gen. nov. WINKLER .....	97
aff. <i>Dendromus</i> .....	103
Compléments sur les autres Rongeurs de Chorora .....	103
Conclusions .....	104
Remerciements .....	105
Bibliographie .....	106
Légendes des planches .....	109

\* UPR 2147 CNRS, 44 rue de l'Amiral Mouchez, F-75014 Paris  
dgeraads@ivry.cnrs.fr

**Mots-clés:** Miocène supérieur, Ethiopie, Rodentia, Muridae

**Key-words:** Late Miocene, Ethiopia, Rodentia, Muridae

## RESUME

Les sous-familles des Murinae et "Dendromurinae" comprennent chacune 4 espèces à Chorora. Parmi les premiers, si *Preacomys* nov. gen. semble nettement engagé sur la voie menant à *Acomys*, les affinités des autres taxons, tous pauvrement illustrés, sont plus délicates à préciser. L'abondance des "Dendromurinae" est remarquable. Leur ressemblance avec ceux de Ngorora tendrait à vieillir le gisement, mais la diversité et la grande taille des Murinae semblent pourtant indiquer un âge plus récent que le tout début du Miocène supérieur.

## ABSTRACT

The subfamilies Murinae and "Dendromurinae" both include 4 species at Chorora. Among the former, while *Preacomys* nov. gen. seems to be a forerunner of *Acomys*, the affinities of the remaining, poorly known taxa, are more difficult to evaluate. The bulk of the fauna, remarkably, consists of Dendromurines. Their similarities with those of Ngorora tends to pull the site back in time, but the large size and diversity of Murines fit better an age more recent than the very beginning of the Late Miocene.

## INTRODUCTION

Le site de Chorora, dans la localité-type de la formation du même nom, a d'abord été signalé par Sickenberg & Schönfeld (1975). Par la suite, une prospection de l'Université de Montpellier conduisit à la découverte d'une faune de Rongeurs (Tiercelin *et al.*, 1979), dont une partie fut étudiée par Jaeger *et al.* (1980).

Deux nouvelles missions, en 1996 et 1997, nous ont permis de constituer une collection plus importante, déposée au National Museum d'Addis-Abeba. Une partie de cette nouvelle collection a déjà été étudiée (Geraads, 1998; Geraads *et al.*, sous presse), le reste faisant l'objet de cet article.

Les mensurations sont en mm dans les tableaux, en centièmes de mm sur les graphiques. Les dents supérieures sont en majuscules (M1, M2, M3), les inférieures en minuscules (m1, m2, m3). Les dents ont été dessinées à Addis-Abeba à la chambre claire, l'impossibilité d'exporter fossiles ou moulages n'ayant pas permis de faire des photos MEB. L'utilisation de cf. et aff. suit Bengtson (1988): aff. signifie "proche, mais probablement différent, de"; cf. signifie "peut-être identique à, mais le matériel est insuffisant pour l'affirmer".

## ETUDE SYSTEMATIQUE

Famille des MURIDAE GRAY, 1821  
Sous-famille des MURINAE GRAY, 1821

Ce groupe est rare à Chorora, puisqu'une vingtaine de dents seulement (pour près de 200 dents de "Dendromurinae") ont été retrouvées. Il y est néanmoins diversifié, puisque 4 taxons au moins sont présents.

Genre *PREACOMYS* nov. gen.

**Espèce-type:** *Preacomys kikiae* n.sp.

**Derivatio nominis:** *Preacomys* annonce le genre *Acomys*.

**Diagnose:** celle de l'espèce type.

*Preacomys kikiae* n.sp.

(Pl. 1, fig. 9-17)

**Holotype:** CHO1-39, M1

**Matériel rapporté:** 4 M1, 1 M2, 2 m1, 1 m2.

**Derivatio nominis:** en l'honneur de Madame Kiki, tenancière du buffet de la gare d'Awash Station, près de Chorora.

**Diagnose:** Muriné de petite taille. Sur M1, t1 étiré en lame oblique basse; t2 allongé; t3 très petit, situé au même niveau que t2; t9 presque aussi gros que t6; cingulum postérieur fort.

**Description:** ce taxon est le plus petit Muriné de Chorora (Fig. 1).

M1. L'allongement apparent de cette dent est surtout dû à celui de son t2 (antérocone lingual), qui évoque *Mus*. La base de ce tubercule est parfois ceinturée par un faible cingulum antérieur. Le t3 (antérocone labial) est beaucoup plus petit, accolé au t2 sur toute sa hauteur, et séparé de lui par un faible ou très faible sillon. Le contour de la dent, en vue occlusale, est très profondément échancré entre le t2 et le t1 (antérostyle). Ce dernier, fortement aplati en lame, n'est que modérément oblique vers l'arrière. Le t4 (entérostyle) est moins aplati, mais plus oblique. Le t6 (paracone) est aussi gros que le t5 (protocône) et beaucoup plus gros que le t3. Le sommet du t8 (hypocône) est nettement plus lingual que ceux du t2 et du t5. Le t9 (métacône) est presque aussi gros que le t6, et au moins aussi incliné vers l'arrière. Le cingulum postérieur est extrêmement fort, puisqu'il forme une connexion complète, à l'arrière de la dent, entre t8 et t9, encerclant une fovéa. Tous les tubercules d'un même chevron sont rapidement réunis les uns aux autres. Cette dent possède trois racines.

Deux M2 sont rattachées à la même espèce en raison du fort développement de leur cingulum postérieur. La M3 n'a pas été retrouvée.

Deux m1, de tailles voisines, sont un peu différentes l'une de l'autre, mais sont trop petites pour appartenir à un autre taxon. Sur la dent la moins usée, l'antéroconide lingual ne rejoint que l'antéroconide labial, lequel n'est par ailleurs connecté qu'au

protoconide. Dans un stade d'usure ultérieur, l'antéroconide lingual se serait également connecté au métaconide, comme sur la deuxième m1. Ces deux dents diffèrent par le développement du cingulum labial. Sur la première, il est continu et à peu près régulier. Sur la seconde, il s'interrompt, mais les tubercules accessoires bordant l'hypoconide (Cv5 = c1-c2) sont plus forts.

Une m2 est presque dépourvue de cingulum labial.

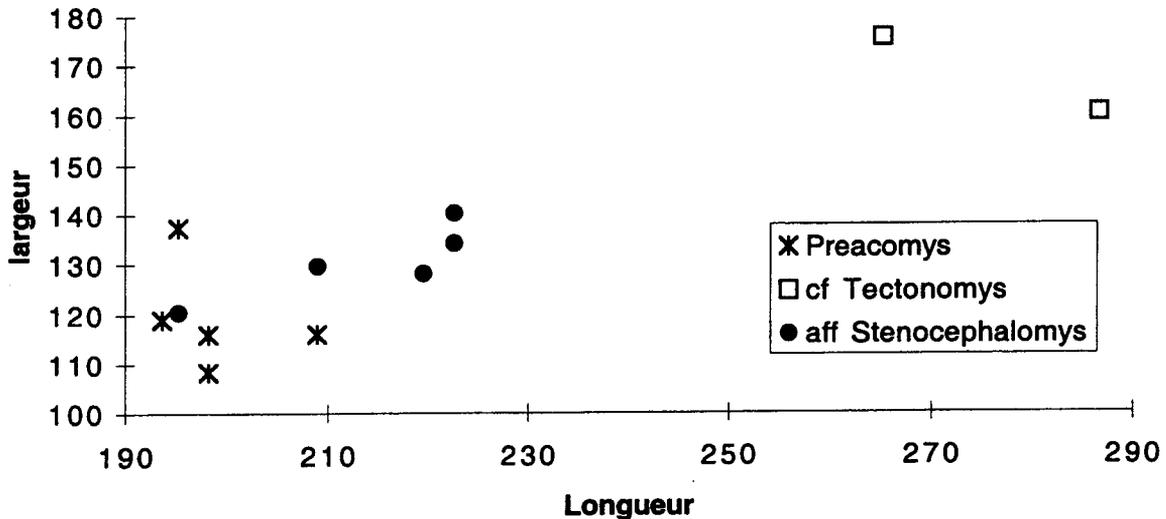


Figure 1.— Dimensions des M1 supérieures des Murinae de Chorora.

### Comparaisons:

Elles reposent surtout, en raison de l'incertitude de détermination des dents inférieures, sur les M1 et M2. Plusieurs genres du Miocène et du Pliocène d'Afrique et d'Asie du Sud peuvent être pris en considération, mais *Preacomys* se distingue pourtant nettement de chacun d'eux:

- chez *Mus*, auquel les M1 de Chorora ressemblent par l'élongation du prélobe, le t1 est plus postérieur, le t3 est plus gros et mieux séparé du t2, le t9 est plus réduit, le cingulum postérieur est absent;

- chez *Millardia*, qui ressemble à *Preacomys* par la position du t3, le t3 est plus petit, le t1 et le t4 sont plus étirés vers l'arrière, le t6 est proche du t9 et tend à s'y relier, l'ensemble t8-t9 est plus étroit, le cingulum postérieur est plus réduit, et il existe 5 racines au lieu de 3;

- chez *Proceromys*, du Pliocène d'Afghanistan (Brandy, 1979, 1981), qui ressemble à *Preacomys* par ses tubercules linguaux aplatis et son fort cingulum postérieur, le t1 est plus oblique, le t3 plus gros et plus postérieur, le t6 et le t9 sont en revanche plus réduits, l'échancrure du bord antéro-lingual de la dent est beaucoup moins profonde.

- *Progonomys debruijini* JACOBS, 1978 du Miocène supérieur du Pakistan possède un t3 plus gros et mieux séparé du t2, le t1 est plus oblique, et le cingulum

postérieur plus réduit.

- un petit Muriné du Miocène supérieur d'Afghanistan décrit par Brandy (1981) sous le nom de "Genre A" ressemble à *Preacomys* par la faible séparation du t2 et du t3, la faible élévation et l'aplatissement du t1, mais le t3 est plus gros et le t9 plus réduit. Peut-être néanmoins le "Genre A" est-il proche d'*Acomys* ?

Le genre éthiopien *Acomys* est probablement le genre le plus voisin du petit Muriné de Chorora. Il est surtout caractérisé (Denys, 1990a; Denys *et al.*, 1992, 1994) par l'absence de t1 et la présence de t3 à la M3, mais les M1 sont également remarquables par la position du t3, au même niveau ou à peine plus postérieur que t2, l'allongement de t1 et t4, l'absence de liaisons longitudinales. Le genre est hétérogène (Denys *et al.*, 1994) et rare à l'état fossile. Dans le Pliocène, il a été signalé sous le nom de *Millardia coppensi* à Hadar (Sabatier, 1979; Denys *et al.*, 1994), à Langebaanweg (Denys, 1990a) et il se pourrait que le "Muridé indet.X" du Pliocène d'Inde, décrit par Patnaik (1997), doive aussi lui être rapporté. Le plus ancien *Acomys* a été décrit par Mein (1994) du Miocène supérieur de la Fm de Kakara en Ouganda, essentiellement sur la base de quelques M1 incomplètes. Le t3 y est, semble-t-il, plus petit que chez les *Acomys* actuels, mais il est néanmoins plus gros et mieux distinct du t2 qu'à Chorora. L'arrière des dents ougandaises est inconnu.

Malgré l'absence de M3, le petit Muridé de Chorora est suffisamment caractéristique par ses M1 pour qu'on puisse le rapprocher du groupe *Acomys-Uranomys*. Il est néanmoins bien distinct, et certainement plus primitif que toutes les formes connues par la faible élévation du t1, la petitesse du t3 et sa fusion avec t2, et le fort développement du cingulum postérieur. Comme il est très différent d'autres Muridés primitifs, tel que *Progonomys*, ces caractères semblent bien confirmer l'isolement ancien de ce groupe, comme l'ont suggéré les données morphologiques et moléculaires (Hänni *et al.*, 1995), qui conduisent même à penser que les Cricetinae sont plus proches des Murinae que ne le sont *Acomys* et *Uranomys*, qui n'appartiendraient donc pas à cette sous-famille. *Acomys* et *Preacomys* sont ici provisoirement maintenus parmi les Murinae en raison de leur morphologie dentaire.

Dans ces formes anciennes, le t4 et surtout le t1 sont bien aplatis, ce qui suggère que cet aplatissement est plutôt primitif. L'étirement et la faible élévation du t1 de *Preacomys* et du genre A de Brandy montrent qu'ils dérivent d'un bourrelet cingulaire semblable à celui de certains "Dendromurinae" ou d'*Antemus chinjiensis*. La M1 de cette dernière espèce ressemble à celle de *Preacomys*, mais le t4 est toujours isolé du t5; pourtant, le fait que cet isolement se retrouve dans le sous-genre actuel *Acomys* (*Subacomys*) DENYS *et al.*, 1994, suggère bien que la présence de cette liaison chez *Acomys* s.str. n'est qu'un parallélisme avec les Murinae vrais.

Genre indet. aff. *STENOCEPHALOMYS*

(Pl. 1, fig. 1-5)

**Matériel:** 5 M1.

**Description:**

Les 5 M1 sont assez usées. Le t1 est un peu comprimé et un peu plus postérieur que le t3. Dans deux cas, il se prolonge un peu lingualement par une petite crête oblique ou postérieure. Il est mal séparé du t2, qui est court, précédé dans un cas par un tubercule cingulaire. Le t3 est un peu plus postérieur que le t2. Il se prolonge toujours par une petite crête, postérieure ou postéro-labiale. La séparation entre le tubercule central et les latéraux est mieux marquée sur le deuxième lophe. Le t4 et le t6 sont largement séparés des tubercules antérieurs, et assez redressés. Le t4 se prolonge parfois par une petite crête postérieure, mais la vallée transverse reste néanmoins toujours bien ouverte. Dans 3 cas sur 5, le t6 se prolonge par une nette crête dirigée labialement, mais ne tend pas à rejoindre t9, dont il reste assez éloigné. Le cingulum postérieur est visible, sans être très fort, sur les dents les moins usées.

### Comparaisons:

Le Muridé de taille moyenne de Chorora évoque *Progonomys*, mais il s'en distingue par plusieurs caractères:

- le t1 est peu étendu vers l'arrière, mais le t3 est plus postérieur, de sorte que le premier chevron est moins asymétrique;
- la crête joignant le t4 au t8 est très faible ou absente;
- le cingulum postérieur est plus fort.

Un autre genre à considérer est *Karnimata* JACOBS, 1978. L'espèce-type est en fait un *Progonomys* (MEIN *et al.*, 1993), mais les relations des autres espèces ne sont pas claires. *K.intermedia* BRANDY, 1979, et *K. huxleyi* JACOBS, 1978, du Turolien d'Afghanistan et des Siwaliks, sont proches de la forme de Chorora par la disposition générale des tubercules, par la présence de petites crêtes sur t1 et t3, mais les tubercules du premier chevron sont mieux individualisés, et t9 est proche de t6.

Une forme voisine de *Lemniscomys* a été citée par Winkler (1999) à Lothagam, et la forme de Chorora pourrait aussi être rapprochée de ce genre actuel, quoiqu'elle s'en distingue par plusieurs traits, surtout primitifs: cingulum postérieur présent, t4 peu décalé vers l'arrière, t9 non décalé vers l'avant. Ces mêmes caractères la distinguent aussi de l'actuel *Stenocephalomys* d'Éthiopie, mais chez ce dernier le contour de la dent est échancré entre t1 et t2, le t9 est moins réduit et moins décalé vers l'avant, et le t3 comme le t6 portent de petites crêtes postérieures, comme à Chorora. Il n'est pas certain que ces ressemblances aient une signification phylétique, mais c'est de ce genre que je rapprocherai les dents de Chorora, faute de mieux.

### Genre *PARAPELOMYS* JACOBS, 1978

**Espèce-type:** *Parapelomys robertsi* JACOBS, 1978

cf. *Parapelomys* sp.

(Pl. 1, fig. 18)

**Matériel:** une m1.

**Description:** la m1 est nettement plus grosse que les autres m1 de Chorora. L'antéroconide est presque aussi large que les lobes postérieurs.

L'antéroconide lingual est nettement plus gros que l'antéroconide labial, qui est comprimé antéro-postérieurement, et auquel il s'unit assez postérieurement. Un très fort antéroconide médial est complètement isolé.

L'antéroconide est lui-même complètement séparé par une profonde vallée des tubercules suivants, qui ne sont unis transversalement que par des liaisons étroites. Le cingulum postérieur est réduit, mais le cingulum labial est fort, tant à hauteur de l'hypoconide qu'à celui du protoconide, où il forme un bourrelet allongé. La racine postérieure est dédoublée à quelque distance du collet, et il existe donc trois racines en tout.

**Comparaisons:**

*Parapelomys* se distingue du genre voisin *Saidomys* par le plus fort développement du cingulum labial de m1, et le grand Muriné de Chorora se rapproche donc plus du premier de ces genres, mais la différence n'est pas considérable (Wesselman, 1984, Fig. 48).

*Parapelomys robertsi* JACOBS, 1978, espèce-type du genre, de la localité DP 13 (fin du Miocène supérieur) possède un antéroconide isolé des tubercules suivants, comme *P. orientalis* d'Afghanistan (Sen *et al.*, 1979), alors qu'il leur est habituellement connecté chez *P. charkhensis* du même pays (Sen, 1983). Aucune de ces espèces ne possède cependant un antéroconide médial aussi fort qu'à Chorora, et le nombre de racines est différent: plus réduit chez *P. robertsi*, plus grand chez *P. charkhensis* et *P. orientalis*. Malgré tout, cette dent correspond bien au genre *Parapelomys*.

#### Genre *TECTONOMYS* WINKLER, 1997

cf. *Tectonomys* sp.

(Pl. 1, fig. 6-8)

**Matériel:** 2 M1, 1 m1.

**Description:**

Les tubercules centraux sont élargis et beaucoup plus gros que les latéraux. Le t1 est assez court, et à peine plus postérieur que le t3, qui est mal séparé du t2. Le t6 est en revanche séparé du t5 par un profond sillon.

Le t4 est un peu étiré vers l'arrière sur l'un des spécimens, pas du tout sur l'autre. Tous ces tubercules sont dépourvus de crêtes postérieures, et d'ébauches de liaisons avec les tubercules plus distaux. Il existe une vague ébauche de t7; le t9 est petit, et le cingulum postérieur assez fort.

La m1 est très peu usée, et la couronne est très haute. L'antéroconide lingual n'est pas beaucoup plus gros que l'antéroconide labial. Les modalités de leurs liaisons avec le

lophide suivant ne sont pas déterminables. Il existe un petit antéroconide médial (tma), mais le cingulum postérieur est réduit.

Le cingulum labial est limité à un c1 allongé. Les racines manquent.

### Comparaisons:

La grande taille de ces dents les distingue de tous les autres Murinae de Chorora, à l'exception de *Parapelomys*, mais leurs caractères, en particulier les liaisons transversales fortes, montrent qu'elles sont sans rapport avec ce genre. Elles se rapprochent en revanche de *Tectonomys* WINKLER, du Pliocène inférieur de Tanzanie et du Kenya, par les caractères suivants:

- t1 petit, un peu aplati, peu étiré vers l'arrière;
- t2 et t5 gros par rapport aux tubercules latéraux;
- t3 petit, mal séparé du t2; deuxième lophe peu arqué;
- cingulum postérieur fort.

Chez *T. africanus*, unique espèce du genre, le lophe postérieur de M1 est plus large qu'à Chorora, et le t9 est au même niveau que le t8, alors qu'il est plus postérieur à Chorora, et la M1 ne possède que trois racines, au lieu de 4 à Chorora, où la racine linguale est dédoublée en deux petites racines.

Ces quelques différences ne me semblent pas permettre d'exclure les dents de Chorora de ce genre, mais le matériel est néanmoins insuffisant pour une assimilation formelle.

	M1	M2	m1	m2
cf <i>Parapelomys</i> sp.			2,84 x 1,80	
cf <i>Tectonomys</i> sp.	2,87 x 1,60 2,65 x 1,75		2,23 x 1,34	
aff. <i>Stenocephalomys</i>	2,20 x 1,28 2,23 x 1,34 2,23 x 1,40 1,95 x 1,20 2,09 x 1,30	1,34 x 1,10		
<i>Preacomys kikiae</i>	1,95 x 1,37 1,94 x 1,19 1,98 x 1,16 1,98 x 1,08 2,09 x 1,16	1,31 x 1,11	1,71 x 1,04 1,65 x 0,98	1,31 x 1,07

Tableau 1.— Dimensions dentaires des Murinae de Chorora (toutes les dents sont isolées).

### Sous-famille des "DENDROMURINAE" ALSTON, 1876

L'analyse cladistique basée sur la morphologie dentaire et les données moléculaires suggèrent fortement que ce groupe n'est pas monophylétique (Denys *et*

al., 1995), et ce terme n'a donc guère de valeur systématique.

Genre "K." [Gen. nov. WINKLER, sous presse]

La plupart des dents de Rongeurs de Chorora appartiennent à des "Dendromurinae", parmi lesquels on peut reconnaître trois espèces. Bien que les différences morphologiques entre elles ne soient pas mineures, je préfère les inclure dans un même genre. Au moins deux nouvelles espèces de "Dendromurinae" de la fin du Miocène moyen sont actuellement décrites par A.Winkler, de la localité de Kabarsero à Ngorora (Kenya). Les trois espèces de Chorora décrites ci-dessous sont très voisines de celles décrites par Winkler, et il me semble donc inutile de créer pour elles un nouveau nom générique. Je les décrirai donc comme appartenant au genre "K." (ICZN, art.1.3.5). Il n'est pas certain, en revanche, qu'aucune des espèces de Chorora soit identique à l'une ou l'autre de celles de Ngorora. Comme, de plus, le matériel de Chorora est beaucoup plus abondant que celui de Ngorora, et la délimitation des espèces beaucoup plus aisée, il me semble préférable de décrire les espèces éthiopiennes comme nouvelles.

Ces trois espèces de Chorora partagent les traits essentiels suivants:

M1: Il n'y a jamais de véritable t1, tout au plus un bourrelet cingulaire existe-t-il à son emplacement. Le t2 est à peine plus gros que le t3, qui est situé au même niveau ou un peu plus en avant; ces deux tubercules sont fortement inclinés vers l'arrière. Le t4 est relativement gros, isolé sur les dents peu usées, à peine plus distal que le t5, auquel il se réunit sur les dents usées. Le t6 est un peu en retrait du t5, et pas beaucoup moins gros que ce tubercule.

Tous ces tubercules sont dépourvus de crêtes longitudinales. Le cingulum postérieur ferme complètement la vallée postérieure sur les dents un peu usées (fovéa).

M2: Elles présentent les mêmes caractères principaux que les M1: t4 assez gros, se réunissant au t5 avec l'usure, fort cingulum postérieur fermant complètement une fovéa postérieure.

M3: le t4 est rapidement connecté au t5. Un faible cingulum occupe parfois la place du t1; il n'y a pas de cingulum postérieur. Les troisièmes molaires, tant inférieures que supérieures, sont moins, sinon beaucoup moins, réduites que chez les "Dendromurinae" actuels, comme le montre le tableau suivant indiquant le pourcentage de la longueur moyenne de cette dent en fonction de la somme des longueurs des 3 molaires (les trois premières colonnes sont les formes de Chorora; valeurs des actuels d'après Denys *et al.*, 1995):

	<i>K. minus</i>	<i>K. intermedius</i>	<i>K. majus</i>	<i>Dendromus</i>	<i>Steatomys</i>	<i>Malacothrix</i>	<i>Megadendromus</i>
M3	19	17	22	11,3	14,2	12,7	16,2
m3	25	28	29	14,9	11,5	8,9	21,5

m1: L'antéroconide tend parfois à se dédoubler. Il se prolonge dans le cingulum labial et tend à se connecter au protoconide. Le cingulum postérieur, large, tend à

occuper une position ais l'angle postéro-externe de la dent.

m2: Elle présente les mêmes caractères, avec des lobes peu obliques, et un cingulum plutôt central.

m3: Le lobe postérieur est formé d'un unique tubercule élargi.

Le genre "K." se distingue radicalement de *Ternania* TONG & JAEGER, 1993, considéré par ces auteurs comme le plus ancien des Dendromurinae, par la présence d'un tubercule lingual sur M1.

Le genre "K." se distingue des Cricetomyinae (*Cricetomys*, *Beamys*, *Saccostomus*, et un genre non encore décrit de Ngorora) par l'absence complète de tubercule en position de t7 sur M1. Il se distingue de plus de *Cricetomys* par la position plus normale du t4 (qui est très antérieur chez *Cricetomys*), et la réunion plus précoce des tubercules linguaux aux centraux. *Saccostomus* présente davantage de ressemblances avec la forme de Chorora, car le t7, aussi gros que t9 dans les espèces actuelles, est moins développé à Olduvai (Denys, 1992, pl.1, fig. 1 et 3), moins encore à Laetoli (Denys, 1987, fig. 6.2.9) et absent sur les dents de Manonga rapportées à ce genre (Winkler, 1997, fig. 2.A-B). De même, le degré de séparation des tubercules du chevron médian (t4-t5-t6) croît à mesure qu'on remonte vers la base du Pliocène, et on peut imaginer que "K." puisse être l'ancêtre de cette lignée.

Le genre "K." se distingue de *Dendromus* (et des "Dendromurinae" récents) par la moindre obliquité des lophes des molaires inférieures (d'où la position plus centrale du cingulum postérieur) et le moindre développement du t8 sur M1. Le premier caractère le distingue aussi de *Senoussimys* de Bou Hanifia (Ameur, 1984, 1988), et du *Dendromus* d'Abu Dhabi (De Bruijn & Whybrow, 1994). Le genre algérien est aussi bien différent par son t4 très postérieur. Ces traits rapprochent en revanche les formes de Chorora de l'espèce-type d'*Antemus* JACOBS, *A. chinjiensis*, qui s'en distingue cependant nettement par la présence de t1 sur M1 (caractère de Murinae), et le dédoublement des tubercules sur le lophe postérieur des M3/m3. Ces caractères de *A. chinjiensis* sont absents chez *Potwarmus primitivus* (WESSELS *et al.*, 1982), primitivement décrit comme une espèce d'*Antemus*, et le genre *Potwarmus*, qui comprend aussi l'espèce *P. thailandicus* (JAEGER *et al.*, 1985), pourrait être le groupe-frère de "K.". *Potwarmus* se distingue surtout par sa M2, dont le t2 et le t4 sont réduits et connectés par un cingulum continu ("anteroloph") qui ceinture la base du t5 (Wessels *et al.*, 1982, pl. 2, fig. 9, et Lindsay, 1988, pl.10, fig. b, chez *P. primitivus*; Mein & Ginsburg, 1985, pl.1, fig. 2, chez *P. thailandicus*). Une telle morphologie est exceptionnelle à Chorora. En revanche, comme chez "K.", l'antéroconide de la m1 de *Potwarmus* peut être simple (*P. primitivus*) ou complexe (*P. thailandicus*).

La M2 est malheureusement inconnue dans le nouveau genre décrit par Winkler à Ngorora. Les deux espèces décrites par cet auteur (1990) s'accordent par la plupart de leurs caractères avec les espèces de Chorora; les crêtes longitudinales sont cependant moins réduites, mais ce caractère primitif s'accorde bien avec l'âge plus ancien de cette Formation. Le Muridé de Ngorora et Chorora est certainement très voisin de *Potwarmus*, mais il serait excessivement "rassembleur" de mettre ces deux noms en synonymie. Il se pourrait, de plus, que le premier soit à rattacher aux "Dendromurinae", *Potwarmus* pouvant être, comme *Antemus*, un Murinae. Je rattache les trois espèces de

Chorora au genre "K." de Winkler. Afin de valider les nouveaux noms spécifiques, ces derniers sont néanmoins associés ci-dessous à *Dendromus*. Les trois espèces peuvent être principalement caractérisées par leurs dents supérieures.

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *majus* n. sp.

(Pl. 2, fig. 1-9; Pl. 3, fig. 1-6)

**Holotype:** CHO1-40, un maxillaire avec M1-M2.

**Matériel rapporté:** environ 40 dents isolées.

**Description:**

M1: Cette dent est plus grosse et relativement un peu plus large que dans les autres espèces. Le t2 n'est séparé du t3, nettement moins large, que par un sillon peu profond. Ces deux tubercules sont aplatis antéro-postérieurement. Un fort cingulum souligne le bord antérieur de la dent, mais ne contourne pas t2. Un autre cingulum, entre le t2 et le t4, occupe l'emplacement du t1; il est nettement plus fort que dans les autres espèces. Le t4 est aussi gros que le t6, mais un peu comprimé transversalement. Il fusionne avec le t5 sur les dents un peu usées. Le t5 est séparé du t6 par un profond sillon antérieur; en revanche, le sillon séparant t8 de t9 est peu profond. Cette dent possède trois racines, plus une petite racine externe supplémentaire.

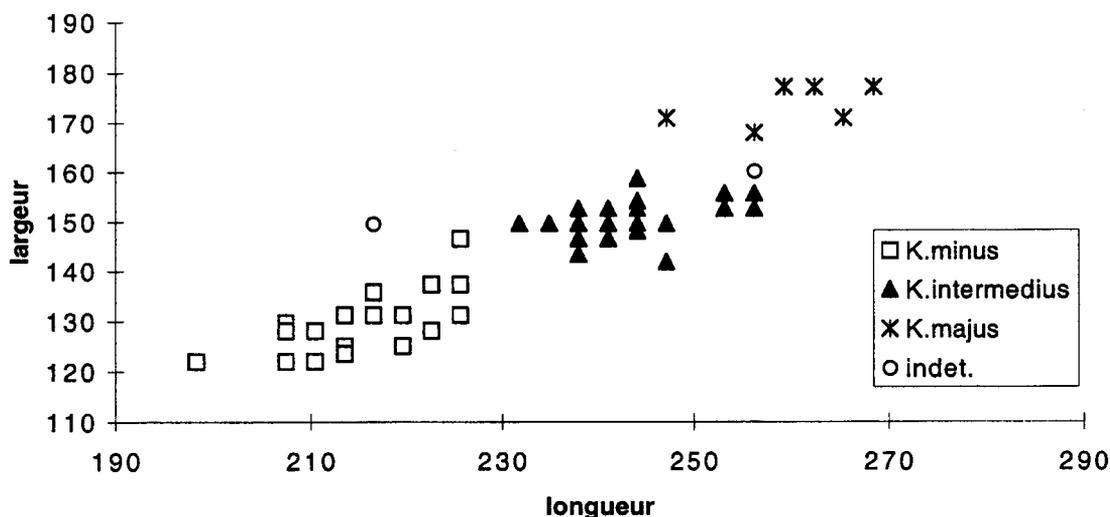


Figure 2.— Dimensions des M1 supérieures des Dendromurinae de Chorora. Les déterminations des trois espèces reposent exclusivement sur les caractères morphologiques.

M2: L'ensemble t4-t6 ressemble à celui de M1: le t4 est gros et s'unit à t5. Un cingulum issu de t4 suit l'angle antéro-lingual de la dent, mais s'interrompt en atteignant le bord antérieur. Trois racines.

M3: Le t3 est isolé. Les deux lobes sont complètement séparés. Le t4 se réunit rapidement au t5. Il en est de même de t8 et du t9, mais ces tubercules demeurent bien distincts. Cette dent ressemble donc plus à une M2 que dans les autres espèces. Il existe une racine antérieure, plus une ou deux racines antérieures.

**"Dendromus"** [Gen. nov. "K." WINKLER] *intermedius* n. sp.

(Pl. 2, fig. 10-15; Pl. 3, fig. 7-13)

**Holotype:** CHO1-41, M1

**Matériel rapporté:** environ 80 dents isolées

**Description:**

M1: Le t2 est séparé du t3 par un sillon plus profond que dans les autres espèces. Le cingulum antérieur est restreint à la base de ce sillon, comme dans l'espèce précédente, mais le cingulum occupant l'emplacement du t1 est très faible ou absent. Le t5 est profondément séparé du t6, comme t8 de t9. 3 racines.

M2: le t3 et le t4 sont plus petits que chez *K. majus* et le t4 ne se réunit que tardivement à t5. En revanche, t5 et t6 sont à peine distincts. La racine interne est dédoublée, de sorte qu'il existe 4 racines, alors que les autres espèces n'en possèdent que 3

M3: La distinction d'avec l'espèce suivante est incertaine. Le lobe postérieur est nettement plus réduit que chez *K. majus*. Le t3 n'est pas isolé. Un spécimen rapporté à *K. intermedius* sur la base de sa taille possède, à l'emplacement du t3, une forte crête connectant le t5 et le t6 le long du bord antéro-externe de la dent.

**"Dendromus"** [Gen. nov. "K." WINKLER] *minus* n.sp.

(Pl. 2, fig. 16-19; Pl. 3, fig. 14-19)

**Holotype:** CH1-42, M1.

**Matériel rapporté:** environ 70 dents isolées.

**Description:**

M1: elles sont plus petites que dans l'espèce précédente (fig. 2). Les sillons antérieurs séparant t2 de t3, t5 de t6 et t8 de t9 sont tous peu profonds.

Le cingulum antérieur, issu de t3, contourne t2. Il est fort et tend à augmenter l'allongement apparent du prélobe. Il s'interrompt souvent en atteignant le bord lingual de la dent, mais peut être continu jusqu'à la base du t4. Il existe en tout cas toujours un petit cingulum au débouché de la vallée, à l'emplacement du t1. Le t4 ne se réunit que tardivement à t5.

M2: elle est peu différente de celle de *K. intermedius*. Le t4 est en moyenne plus petit, mais le cingulum antéro-lingual plus fort. Il reste cependant toujours éloigné de t3.

M3: le cingulum occupant l'emplacement de t4 est plus réduit que dans l'espèce

précédente.

### Résumé des caractères distinctifs des trois espèces:

	<i>K. majus</i>	<i>K. intermedius</i>	<i>K. minus</i>
Taille	grande	moyenne	petite
<b>M1</b>			
sillon t2-t3	peu profond	profond	peu profond
sillon t5-t6	profond	profond	peu profond
sillon t8-t9	peu profond	profond	peu profond
cingulum antérieur	à la base du sillon t2-t3	à la base du sillon t2-t3	contourne t2
cingulum à emplacement t1	fort, rejoint t2 à t4	très faible	faible
racines	3 + 1	3	3
<b>M2</b>			
t4	gros, rejoint rapidement t5	petit, réunion tardive	petit, réunion tardive
<b>M3</b>			
t3	isolé	réuni à t6 confondus	réuni à t6
t7 et t9	distincts	confondus	confondus
t8 et t9	distincts	confondus	confondus

L'importance de ces différences pourrait justifier, après une analyse cladistique détaillée, l'introduction de coupures génériques à l'intérieur du genre "K."

A la différence des supérieures, les dents inférieures ne peuvent pas être identifiées spécifiquement avec certitude sur la base des caractères morphologiques car les différences, bien que nettes, sont moins tranchées. Trois groupes s'isolent pourtant assez bien d'après les mensurations des m1.

m1: sur les dents peu usées de *K. majus*, la tendance à la division de l'antéroconide est plus nette que dans les autres espèces. Chez *K. minus*, une faible crête longitudinale existe sur les dents peu usées, tant sur l'hypoconide que sur le protoconide dont le sommet conserve la morphologie primitive en croissant, avec deux branches dirigées lingualemment et antéro-lingualemment. Il s'agit probablement d'un vestige de la crête longitudinale primitive. L'hypoconide est, en revanche, toujours simple chez *K. majus*, à la différence de l'espèce-type du nouveau genre décrit par A. Winkler. De plus, chez *K. majus*, l'entoconide est transversal, sinon un peu incliné disto-lingualemment; alors qu'il est un peu incliné vers l'avant dans les deux autres espèces, comme dans la grande espèce de Ngorora. Il en résulte que le cingulum postérieur est central chez *K. majus*, déjeté lingualemment dans les deux autres espèces.

m2: le lophe postérieur est nettement plus oblique dans les deux espèces les plus

petites, et il tend à fermer lingualement la vallée transversale. Chez *K. majus*, le cingulum antérieur, issu du protoconide, est court, mais il se poursuit souvent sur la face labiale. Dans les deux autres espèces, comme à Ngorora, il est plus long car il émerge du métaconide, mais le cingulum labial est plus réduit.

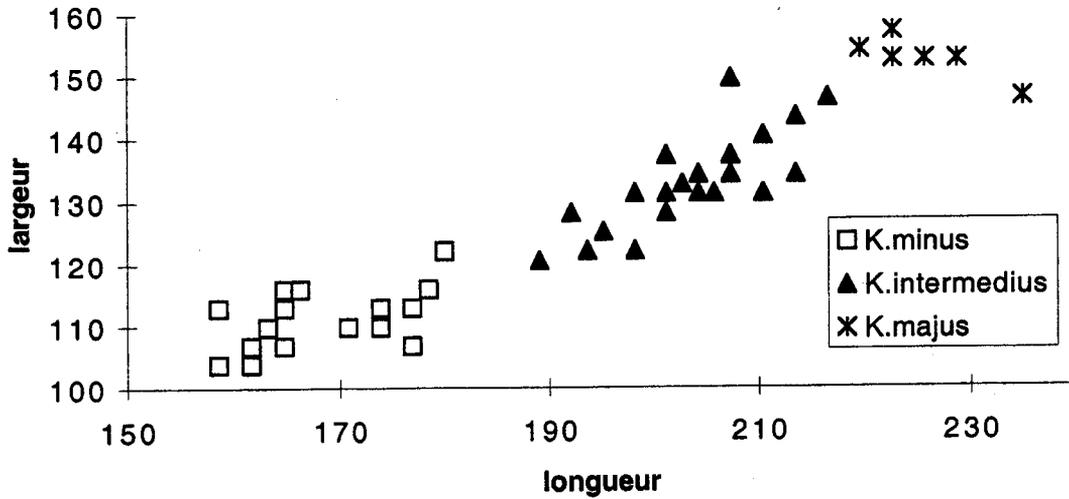


Figure 3.— Dimensions des m1 inférieures des Dendromurinae de Chorora. Les déterminations des trois espèces reposent surtout sur les dimensions.

	<i>K.majus</i>	<i>K.intermedius</i>	<i>K.minus</i>
M1	2,60 x 1,73 ; N = 8 (2,47-2,68 x 1,68-1,77)	2,44 x 1,50 ; N = 23 (2,32-2,56 x 1,37-1,59)	2,15 x 1,30 ; N = 19 (1,98-2,26 x 1,22-1,46)
M2	1,71 x 1,72 ; N = 6 (1,59-1,83 x 1,65-1,80)	1,50 x 1,36 ; N = 8 (1,37-1,53 x 1,31-1,46)	1,25 x 1,19 ; N = 9 (1,16-1,31 x 1,13-1,22)
M3	1,19 x 1,31 ; 1,31 x 1,28	0,82 x 0,98	0,80 x 0,88 ; N = 4 (0,76-0,82 x 0,82-0,92)
m1	2,26 x 1,53 ; N = 7 (2,20-2,35 x 1,46-1,57)	2,04 x 1,33 ; N = 27 (1,89-2,17 x 1,20-1,49)	1,68 x 1,10 ; N = 22 (1,59-1,89 x 1,04-1,22)
m2	1,78 x 1,64 ; N = 8 (1,68-1,89 x 1,53-1,74)	1,57 x 1,40 ; N = 16 (1,40-1,65 x 1,31-1,53)	1,28 x 1,14 ; N = 11 (1,22-1,34 x 1,10-1,22)
m3	1,62 x 1,65	1,37 x 1,28 ; N = 3 (1,34-1,40 x 1,25-1,30)	0,97 x 1,05 ; N = 3 (0,88-1,07 x 1,01-1,10)

Tableau 2.— Dimensions dentaires du genre *K.* de Chorora : moyenne (domaine de variation; N). Seules les dents identifiables par leur morphologie sont prises en considération, sauf les m1, déterminées par leurs dimensions comme sur la Fig. 3.

m3: chez *K. majus*, la racine antérieure est dédoublée presque dès la base. Chez *K. minus*, le tubercule postérieur est nettement plus bas et réduit que dans les autres espèces.

aff. *Dendromus* sp.

(Pl. 3, fig. 20-21)

Deux dents de "Dendromurinae", une m1 et une m2, sont distinctes de "K.", mais pourraient être rapprochées du genre *Dendromus*, présent dès la base du Pliocène en Afrique du Sud (Denys, 1994). La m1 est bien distincte de celles de "K." par la faible élévation de la couronne, le cingulum continu tout le long du bord externe, le raccourcissement de l'antéroconide. Cette dent est remarquablement courte et large, plus sans doute que chez aucun "Dendromurinae" actuel, y compris *Dendromus* et *Steatomys*, dont les m1 sont les plus trapues.

Une m2, longue et rétrécie vers l'arrière, pourrait appartenir à *Dendromus* s.str.: les tubercules labiaux sont beaucoup plus gros et postérieurs que les centraux.

**Compléments sur les autres Rongeurs de Chorora:**

La poursuite du tri a livré de nombreuses dents des groupes déjà étudiés (Geraads, 1998), parmi lesquelles il faut signaler les suivantes:

*Afaromys guillemoti*: une M1 (Pl. 3, Fig. 22) se distingue de la dent incomplète déjà décrite par la présence d'un petit éperon postérieur sur le paracône. Cette dent confirme l'orientation transversale du protolophule, qui se dirige vers le milieu du protocône, d'où un sinus lingual courbé vers l'avant. Par ce caractère, *Afaromys* ressemble à *Punjabemys*, et non à *Sindemys* ou *Mellalomys*, chez qui le protolophule rejoint la crête longitudinale en arrière du protocône.

*Paraphiomys chororensis*: le nouveau matériel oblige à réviser l'interprétation que j'avais proposée. Il s'avère que le type de cette nouvelle espèce n'est pas une molaire, mais une P4, qui peut être rattachée à *Paraulacodus johanesi*. Le nom spécifique de *chororensis* devient donc synonyme de *johanesi*, et je propose le nouveau nom de *Paraphiomys afarensis* n. sp. pour cette espèce, avec comme type la série dentaire inférieure CHO1-37 (Geraads, 1998, pl. 2, fig. 9).

Sciuridé: *Xerus* sp. Une unique m3 gauche (2,80 x 2,90; Pl. 3, fig. 23) semble pouvoir être rattachée au genre africain *Xerus*. Le métaconide est beaucoup plus haut que les autres tubercules; il se prolonge, le long du bord antérieur, par un antérolophide continu qui rejoint le protoconide, mais il n'y a pas trace de métalophide. Le protoconide émet une petite crête dirigée lingualement; il n'y a aucune ébauche d'ectolophide. L'hypoconide et l'hypoconulide sont indistincts car réunis en un croissant complet qui se prolonge jusqu'à l'entoconide par une crête plus basse. L'entolophide n'est représenté que par une petite crête basse, isolée.

Cette dent ressemble le plus à celles du membre F de la Fm de Shungura à l'Omo (Wesselman, 1984, Fig. 56) mais elle est plus petite et moins allongée. Elle est aussi

plus petite que les dents d'Olduvai (Denys, 1990b), dont le métaconide est moins étiré transversalement, ou que les dents de Laetoli (Denys, 1987) qui sont beaucoup plus bunodontes. Même si les comparaisons ne peuvent pas être poussées bien loin, cette dent semble bien attester l'existence du genre *Xerus* dès le Miocène.

## CONCLUSIONS

La liste faunique des Rongeurs de Chorora, complétée d'après Geraads (1998) est donc la suivante:

*Afaromys guillemoti* GERAADS, 1998

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *majus* n.sp.

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *intermedius* n.sp.

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *minus* n.sp.

Gen.indet. aff. *Dendromus* sp.

*Preacomys kikiae* n.gen. n.sp.

Gen.indet. aff. *Stenocephalomys* sp.

Gen.indet. cf. *Parapelomys* sp.

Gen.indet. cf. *Tectonomys* sp.

*Nakalimys* sp. cf. *N. lavocati* FLYNN & SABATIER, 1984

*Paraulacodus johanesi* JAEGER, MICHAUX & SABATIER, 1980

*Paraphiomys afarensis* n.sp.

*Paraphiomys* sp.

*Xerus* sp.

Les Rongeurs de Chorora peuvent surtout être comparés, soit à ceux de gisements plus anciens, tel Ngorora, soit à ceux de gisements plus récents, de la fin du Miocène supérieur, ou même du Pliocène.

Comme ailleurs en Afrique de l'Est, et à la différence de l'Afrique du Nord (Jaeger, 1977a et b; Heissig, 1982) et de l'Asie du Sud (Cheema *et al.*, 1983; Jacobs *et al.*, 1989), les Ctenodactylidae sont absents, tandis que persistent les Thryonomyidae, qui disparaissent avant le Miocène supérieur en Asie. Les similitudes les plus nettes concernent cependant *Paraulacodus*, malgré le décalage chronologique, et les Rhizomyidae. La différence la plus sensible est la rareté à Chorora des formes cricétoïdes, à moins que le genre "K." de Winkler ne descende d'une forme voisine de *Potwarmus*. Au niveau générique, la faune de Muridés est bien différente de celles du Sud asiatique, puisqu'aucun genre n'est commun.

Par rapport aux autres faunes est-africaines, on note l'absence des Bathyergidae et des Pedetidae, qu'on trouve aussi bien dans des sites plus anciens (Winkler, 1990, 1992;

Denys & Jaeger, 1992) que plus récents (Denys, 1987). Peut-être plus significative pourtant est l'absence des Gerbillidae (y compris des Myocricetodontinae), qui pourrait cependant, tout comme l'abondance des "Dendromurinae", avoir une origine écologique (milieu moins ouvert à Chorora ?).

Chez les Murinae, *Preacomys* est assurément plus primitif que l'*Acomys* de Langebaanweg, sans doute aussi que celui du Miocène supérieur d'Ouganda, mais ce dernier est mal connu, et son âge reste imprécis, de sorte que la seule indication apportée par *Preacomys* est celle d'un âge miocène supérieur.

Les incertitudes sur la position systématique des autres Murinae empêchent d'en tirer des conclusions bien nettes. Il faut cependant souligner leur originalité, puisqu'ils ne comprennent aucun des deux genres (hétérogènes selon Mein *et al.*, 1993) le plus souvent cités dans cette tranche de temps, *Progonomys* et *Karnimata*. Ils sont primitifs par leur morphologie peu différenciée et la persistance d'un fort cingulum postérieur, mais leur diversité, et la grande taille de certains d'entre eux, inciteraient à placer Chorora vers le milieu du Miocène supérieur, plutôt que vers sa base. Dans les Siwaliks, ce n'est en effet qu'à partir d'environ 8,35 Ma (Localité 182) qu'ils manifestent une telle diversité, et que les plus grands d'entre eux atteignent les dimensions de certains de ceux de Chorora (Jacobs & Downs, 1994). Ce résultat n'est évidemment pas directement transposable à l'Afrique Orientale, mais il est cependant peu probable que les modalités évolutives aient été très différentes dans les deux régions. Malgré tout, l'absence de tout Murinae appartenant à un genre actuel contraste nettement avec les sites pliocènes. De plus, les MI de *K. majus* sont si semblables à celles de l'espèce-type du nouveau genre décrit par Winkler à Ngorora qu'il est difficile d'imaginer un écart chronologique très important entre les deux sites, même si les dents inférieures sont plus évoluées. Un dernier argument en faveur d'un âge antérieur à la fin du Miocène supérieur est l'absence d'*Hystrix*, difficilement explicable par des causes taphonomiques ou écologiques. Dans l'ensemble, la faune de Rongeurs de Chorora suggère donc plutôt un âge assez ancien dans le Miocène supérieur, correspondant peut-être à la zone MN10 d'Europe. Cette datation biochronologique estimée correspond assez bien à celle issue des autres taxons mammaliens (Geraads *et al.*, s/s pr.) et aux datations radiométriques. Chorora est à ce jour le plus ancien témoin d'une radiation précoce des Murinae en Afrique.

#### REMERCIEMENTS

Je remercie Ato Jara Hailé Mariam, Directeur du Center for Research and Conservation of Cultural Heritage, Addis Abeba, de nous avoir autorisé à travailler à Chorora, grâce à des crédits alloués par le Programme "Paléoenvironnement, Evolution des Hominidés" du CNRS. Merci aussi à S.Sen pour le prêt de matériel de comparaison et son aide bienveillante, à A.Winkler pour m'avoir communiqué de nombreuses données inédites sur les Rongeurs d'Afrique Orientale, et aux deux rapporteurs, J.Michaux et J.-J.Jaeger, pour leurs remarques et critiques constructives.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMEUR, A., 1984. — Découverte de nouveaux Rongeurs dans la formation miocène de Bou Hanifia (Algérie occidentale). *Geobios*, 17 (2): 167-175, 10 fig., 1 tab.
- AMEUR-CHEHBEUR, A., 1988. — Biochronologie des formations continentales du Néogène et du Quaternaire de l'Algérie. Contribution des Micromammifères. Thèse Univ. Oran, 434 p., 33pl.
- BENGTSON, P., 1988. — Open nomenclature. *Palaeontology*, 31(1): 223-227.
- BRANDY, D. 1979. — Rongeurs nouveaux du Néogène d'Afghanistan. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 289: 81-83, 2 pl..
- BRANDY, L.D., 1981. — Rongeurs muroïdés du Néogène supérieur d'Afghanistan. Evolution, Biogéographie, corrélations. *Palaeovertebrata*, 11(4): 133-179 7 fig., 10 pl., 4 tab.
- CHEEMA, I.U., SEN, S. & FLYNN, L., 1983. — Early Vallesian small mammals from the Siwaliks of Northern Pakistan. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 5, C(3): 267-280, 8 fig.
- DE BRUIJN, H. & WHYBROW, P.J., 1994. — A late Miocene Rodent fauna from the Baynunah formation, emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. *Proc. K. Nederl. Akad. Wetensch.*, 97(4): 407-422, 1 fig., 2 pl.
- DENYS, C., 1987. — Chap. 6.1 Fossil Rodents (other than Pedetidae) from Laetoli. P. 118-170, 26 fig., 12 tab., In: M.D.LEAKEY & J.M.HARRIS (Eds), Laetoli, a Pliocene site in Northern Tanzania. Oxford University Press.
- DENYS, C., 1990a. — The oldest *Acomys* (Rodentia, Muridae) from the lower Pliocene of South Africa and the problem of its Murid affinities. *Palaeontographica*, 210 (1-3): 79-91, 2 fig., 1 pl., 2 tab.
- DENYS, C., 1990b. — First occurrence of *Xerus* cf. *inauris* (Rodentia, Sciuridae) at Olduvai Bed I (Lower Pleistocene, Tanzania). *Paläont. Z.*, 64 (3/4): 359-365, 2 fig., 1 tab.
- DENYS, C., 1992. — Présence de *Saccostomus* (Rodentia, Mammalia) à Olduvai bed I (Tanzanie, Pléistocène inférieur). Implications phylétiques et paléobiogéographiques. *Geobios*, 25 (1): 145-154, 6 fig., 1 pl.
- DENYS, C., 1994. — Nouvelles espèces de *Dendromus* (Rongeurs, Muroidea) à Langebaanweg (Pliocène, Afrique du Sud). Conséquences stratigraphiques et paléoécologiques. *Palaeovertebrata*, 23 (1-4): 153-176, 2 fig., 1 pl., 2 tab.
- DENYS, C. & JAEGER, J.J., 1992. — Rodents of the Miocene site of Fort Ternan (Kenya) First part : Phiomyids, Bathyergids, Sciurids and Anomalurids. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 185 (1): 63-84, 1 fig., 5 tab.
- DENYS, C., MICHAUX, J., PETTER, J., AGUILAR, J.-P., & JAEGER, J.-J., 1992. — Molar morphology as a clue to the phylogenetic relationship of *Acomys* to the Murinae. *Isr. J. Zool.*, 38: 253-262, 6 fig., 2 tab.
- DENYS, C., GAUTUN, J.-C., TRANIER, M. & VOLOBOUEV, V., 1994. — Evolution of the genus *Acomys* (Rodentia, Muridae) from dental and chromosomal patterns. *Isr. J. Zool.*, 40: 215-246, 14 fig. 3 tab.
- DENYS, C., MICHAUX, J., CATZEFLIS, F., DUCROCQ, S. & CHEVRET, P., 1995. — Morphological and molecular data against the monophyly of Dendromurinae (Muridae: Rodentia). *Bonner Zool. Beitr.*, 45 (3-4): 173-190, 6 fig., 3 tab.
- GERAADS, D., 1998. — Rongeurs du Miocène supérieur de Chorora (Ethiopie): Cricetidae, Rhizomyidae, Phiomyidae, Thryonomyidae, Sciuridae. *Palaeovertebrata*, 27 (3-4): 203-216, 2 pl.
- GERAADS, D., ALEMSEGED, Z. & BELLON, H., S/s presse. - The late Miocene Mammalian fauna of Chorora, Awash basin, Ethiopia: systematics, biochronology and 40K-39K of associated volcanics.

*Tertiary Res.*

- HÄNNI, C., LAUDET, V., BARRIEL, V., CATZEFLIS F.M., 1995. — Evolutionary relationships of *Acomys* and other Murids (Rodentia, Mammalia) based on complete 12S rRNA mitochondrial gene sequences. *Isr. J. Zool.*, 41: 131-146, 4 fig., 1 tab.
- HEISSIG, K., 1982. — Kleinsäuger aus einer obermiozänen (Vallesium) Karstfüllung Ägyptens. *Mitt. Bayer. Staatslag. Paläont. Hist. Geol.*, 22: 97-101, 1 fig., 1 pl.
- JACOBS, L.L., 1978. — Fossil Rodents (Rhizomyidae & Muridae) from Neogene Siwalik Deposits, Pakistan. *Mus. North Ariz. Press Bull.*, 52: 1-103, 37 fig., 22 tab.
- JACOBS, L.L. & DOWNS, W.R., 1994. — The evolution of Murine Rodents in Asia. *Nat. Sci. Mus. Monogr.*, Tokyo, 8: 149-156, 3 fig.
- JACOBS, L.L., FLYNN, L.J. & DOWNS, W.R., 1989. — Neogene Rodents of southern Asia. *Nat. Hist. Mus. L.A. County, Sci. Ser.*, 33: 157-177, 9 fig., 5 tab.
- JAEGER, J.-J., 1977a. — Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni Mellal. *Palaeovertebrata*, 7(4): 91-125, 10 fig., 2 pl.
- JAEGER, J.-J., 1977b. — Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovertebrata*, 8 (1): 1-166, 33 fig., 7 pl., 36 tab.
- JAEGER, J.J., MICHAUX, J. & SABATIER, M., 1980. — Premières données sur les rongeurs de la Formation de Cho'rorra (Ethiopie) d'âge Miocène supérieur. I: Thryonomyidés. *Palaeovertebrata*, Mém. Jubil. R. Lavocat, 365-374, 1 pl.
- JAEGER, J.-J., TONG, H., BUFFETAUT, E. & INGAVAT, R., 1985. — The first fossil rodents from the Miocene of Northern Thailand and their bearing on the problem of the origin of the Muridae. *Rev. paléobiol.*, 4: 1-7, 1 fig., 1 pl., 1 tab.
- LINDSAY, E.H., 1988. — Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji village. Part 1: Megacricetodontinae, Myocricetodontinae and Dendromurinae. *Palaeovertebrata*, 18 (2): 95-154, 3 fig., 10 pl., 7 tab.
- MEIN, P., 1994. — Micromammifères du Miocène supérieur et du Pliocène du rift occidental, Ouganda. In: B.Senut & M.Pickford (eds), *Geology and Paleobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire*. Vol. II: Palaeobiology. *CIFEG occas. Publ.*, Orléans, 29: 187-193, 1 pl.
- MEIN, P. & GINSBURG, L., 1985. — Les rongeurs miocènes de Li (Thaïlande). *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 301(19): 1369-1374.
- MEIN, P., MARTIN SUAREZ, E. & AGUSTI, J., 1993. — *Progonomys* Schaub, 1938 and *Huerzelerimys* gen. nov. (Rodentia); their evolution in Western Europe. *Scripta Geol.*, 103: 41-64, 6 fig., 1 pl., 1 tab.
- PATNAIK, R., 1997. — New Murids and Gerbillids (Rodentia, Mammalia) from Pliocene Siwalik sediments of India. *Palaeovertebrata*, 26(1-4): 129-165, 8 fig., 3 pl., 4 tab.
- SABATIER, M., 1979. — Les Rongeurs des sites à Hominidés de Hadar et Melka-Kunturé (Ethiopie). Thèse Univ. Montpellier, 122 p.
- SEN, S., 1983. — Rongeurs et lagomorphes du gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 5 (1): 33-74, 91 fig., 10 tab.
- SEN, S., BRUNET, M. & HEINTZ, E., 1979. — Découverte de Rongeurs "africains" dans le Pliocène d'Afghanistan (bassin de Sarobi). Implications paléogéographiques et stratigraphiques. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 4ème sér., C, 1: 65-75.
- SICKENBERG, O. et SCHÖNFELD, M., 1975. — The Ch'orora Formation - Lower Pliocene limnical sediments in the Southern Afar (Ethiopia). In: Pilger A. et Rössler A. (eds.), *Afar depression of Ethiopia*, Schweizerbart, Stuttgart, p.277-283.
- TIERCELIN, J.-J., MICHAUX, J. & BANDET, Y., 1979. — Le Miocène supérieur du Sud de la

- dépression de l'Afar, Ethiopie: sédiments, faunes, âges isotopiques. *Bull. Soc. géol. France*, 7ème sér., 21 (3): 255-258, 1 fig.
- TONG, H. & JAEGER, J.J., 1993. — Muroid rodents from the Middle Miocene Fort Ternan Locality (Kenya) and their contribution to the phylogeny of Muroids. *Palaeontographica*, 229(1-3): 51-73, 6 fig., 3 tab.
- WESSELMAN, H.B., 1984. — The Omo micromammals. *Contrib. Vert. Evol.*, 7: 1-219, 59 fig., 42 tab.
- WESSELS, W., DE BRUIJN, H., HUSSAIN, S.T. & LEINDERS, J.M., 1982. — Fossil rodents from the Chinji Formation, Banda daud Shah, Kohat, Pakistan. *Proc. K. Nederl. Akad. Wetensch.*, B, 85(3): 337-364, 4 pl.
- WINKLER, A.J., 1990. — Systematics and biogeography of Neogene rodents from the Baringo district, Kenya. Ph.D. dissertation, Southern Methodist University, Dallas, 172 pp.
- WINKLER, A.J., 1992. - Systematics and biogeography of middle Miocene rodents from the Muruyur beds, Baringo district, Kenya. *J. Vert. Paleont.*, 12(2): 236-249, 6 fig., 4 tab.
- WINKLER, A.J., 1994. — The middle / upper Miocene dispersal of major Rodent groups between southern Asia and Africa. *Nat. Sci. Mus. Monogr.*, Tokyo, 8: 173-184, 3 fig.
- WINKLER, A.J., 1997. — Systematics, Paleobiogeography, and Paleoenvironmental significance of Rodents from the Ibole Formation, Manonga Valley, Tanzania. In: T. Harrison (ed.), Neogene Paleontology of the Manonga Valley, Tanzania, Topics in Geobiology, Vol.14, Plenum Press, New York, 311-332, 5 fig., 4 tab.
- WINKLER, A.J., 1999. — Late Miocene Muroid Rodents from Lothagam, Kenya. *J. Vert. Paleont.*, 19(3): 85.

## LEGENDES DES PLANCHES

Sauf indication contraire, toutes les dents sont représentées comme droites, et sont à l'échelle x 20.

### PLANCHE 1

#### **Murinae**

Aff. *Stenocephalomys* sp.: 1-5, 5 M1. Cf. *Tectonomys* sp.: 6-7, 2 M1; 8, m1 en vue labiale (a) et occlusale (b). *Preacomys kikiae* n.gen. n.sp.: 9-12, 4 M1 (9: CHO1-39, holotype; 9b et 11b: vues linguales de 9a et 11a). 13-14, 2 M2. 15-16, 2 m1. 17, m2. Cf. *Parapelomys* sp.: 18, m1 en vue occlusale (a) et labiale (b).

### PLANCHE 2

#### **Dendromurinae, dents supérieures.**

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *majus* n.sp.: 1, M1-M2, CHO1-40, holotype. 2-4, 3 M1 (4b: vue linguale de 4a). 5-6: 2 M2. 7-9, 3 M3.

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *intermedius* n.sp.: 10-12, 3 M1 (12: CHO1-41, holotype; 12b: vue linguale de 12a). 13-14: 2 M2. 15: M3.

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *minus* n.sp.: 16-17, 2 M1 (16: CHO1-42, holotype; 16b: vue linguale de 16a). 18, M2. 19, M3.

### PLANCHE 3

#### **Dendromurinae, dents inférieures. Cricetidae. Sciuridae.**

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *majus* n.sp.: 1-3, 3 m1. 4-5, 2 m2. 6, m3.

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *intermedius* n.sp.: 7-10, 4 m1. 11, m2. 12-13: 2 m3.

"*Dendromus*" [Gen. nov. "K." WINKLER] *minus* n.sp.: 14-16, 3 m1. 17-18, 2 m2. 19, m3.

Aff. *Dendromus* sp.: 20, m1. 21, m2. *Afaromys guillemoti*: 22, M1 gauche. 23: *Xerus* sp., m3 gauche, vue labiale (23a) et occlusale (23b).

