

Le genre *Cainotherium* Bravard, 1828 en Limagne (Allier, France) : perspectives nouvelles sur le dimorphisme sexuel et le régime alimentaire

Didier Berthet, Marguerite Huguéney*

Centre de paléontologie stratigraphique et paléoécologie, FRE 2158 CNRS, université Claude-Bernard–Lyon-I, 27–43, bd du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

Reçu le 27 mars 2000 ; accepté le 9 mai 2000

Présenté par Yves Coppens

Abstract – The genus *Cainotherium* Bravard, 1828 in Limagne (Allier, France): new prospects on sexual dimorphism and food habits. In some Oligo-Miocene continental localities from Limagne (Allier, France) two *Cainotherium* populations, having an identical dental morphology, can be differentiated with the help of measurements. Various authors suggest that these two populations correspond either to two distinct species or to the expression of sexual dimorphism. It has been shown that the two forms of *Cainotherium* recently found in the same deposit and studied with new methods (mandibular analysis, SEM microphotographs) correspond to two species with different diets. © 2000 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

***Cainotherium* / Allier (Massif Central, France) / Oligo-Miocène / mandibular analysis / sexual dimorphism / tooth microwear**

Résumé – Dans les gisements oligo-miocènes de Limagne d'Allier, deux populations de *Cainotherium*, ayant une morphologie dentaire identique, peuvent être séparées à l'aide de critères biométriques. Sans pouvoir le démontrer, certains auteurs suggèrent que ces deux populations correspondent, soit à deux espèces distinctes, soit à l'expression du dimorphisme sexuel. L'étude de nouvelles récoltes de *Cainotherium*, avec des méthodes récentes (analyse mandibulaire, MEB), a montré que les deux formes présentes dans un même gisement correspondent très probablement à deux espèces ayant un régime alimentaire différent. © 2000 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

***Cainotherium* / Allier (Massif central, France) / Oligo-Miocène / analyse mandibulaire / dimorphisme sexuel / régime alimentaire**

Abridged version

1. Introduction

The genus *Cainotherium* belongs to an extinct group of small-sized Artiodactyla, the family Cainotheriidae, which occurs exclusively in Europe from the Upper Eocene until the beginning of the Middle Miocene [1, 9, 12]. Their teeth are morphologically very uniform and specific determinations depend mainly on size. In a number of localities, two differently sized but morpho-

logically very similar forms are present. Filhol [6] suggested a sexual size dimorphism, but Viret [17] assumed the presence of two different taxa, due to the very unequal representation of each group in the localities.

Tertiary continental deposits constitute the filling up of the Massif Central rift, where, now, the Allier river flows. These deposits are particularly fossiliferous in the vicinity of the towns of Moulins and Vichy where numerous mammal localities are known [11]. These localities, well biochronologically calibrated by rodent

* Correspondance et tirés à part : m-hugue@cismun.univ-lyon1.fr

faunas and ranging from Upper Oligocene to Lower Miocene (Aquitainian), have yielded numerous *Cainotherium* remains. Three localities were studied: Coderet (MP 30), Saulcet (MN 1) and Chavroches (MN 2) [10]; numerous adult and well preserved mandibles, recently collected in stratigraphy, show, in each locality, a size bipartition without any evident discriminating morphological characteristics. A new morphological method has been applied to this material to determine if the two different forms present in the same deposit correspond to two species or to the expression of the sexual dimorphism.

2. Sexual dimorphism in Artiodactyla

The presence of an intra-form sexual dimorphism on one of the two forms would demonstrate that each of them represents a species.

Sexual dimorphism is common and well-known in extant Artiodactyla and varies within a single family as well as among taxa [5, 15]. Associated morphological changes are:

- dimorphism for overall body size, observed in many species; males larger than females tend to predominate; larger species frequently show greater dimorphism in body size but generally overlap occurs between the size distributions of males and females;
- presence of antlers generally only in males, but in some cases females have small antlers;
- hyperallometric growth of organs and structures associated with combat or display in males, i.e. the presence of enlarged canines in males (often associated with the absence of antlers).

All these modifications can combine independently of each other.

In the St-Gérard-le-Puy area, a considerable size difference exists between the two *Cainotherium* forms and the distribution of the smaller form A does not overlap with that of the larger one, form B, in all the localities (figures 1 and 2).

In Europe, Artiodactyla are devoid of antlers until the Burdigalian [7]; however, some Artiodactyla with an already sexually differentiated upper canine are known in Saint-Gérard-le-Puy (e.g. *Dremotherium* in [17]). Hürzeler [12] noticed size variations in the upper canines of *Cainotherium*. In order to test a possible sexual size dimorphism in the canines of *Cainotherium*, 32 isolated upper canines were measured in Chavroches (in this locality, the larger form is very rare so that there are few chances of obtaining its upper canines; separation into two size categories, if present, would rather represent sexual dimorphism in the smaller form); no bimodal separation can be demonstrated. Another attempt was made to discriminate upper canine size dimorphism: the lower dental series of *Cainotherium* is complete and the incisiform lower canine is similar to the incisors and joined to them, but the strengthening of the upper canine would lead to a

size difference in the anterior part of the mandibular series to accommodate the emplacement of the larger upper tooth; the P_1 – P_4 alveolar lengths were measured on mandibles, first separated by their general size into form A and form B, in order to observe a bimodal separation in each form (form A: Chavroches, $N=47$; Coderet, $N=18$; form B: Saulcet, $N=29$); this attempt was also negative.

As the dental expression of sexual dimorphism cannot be demonstrated, we do not know if the two forms from the same locality correspond to two species or not.

3. 'Mandibular analysis'

Since classical methods do not enable accurate inter-form discrimination, the 'mandibular analysis' — a new morphometrical method [3, 4] — was applied to this material. On a two-dimensional graph, the 'morphodontogram', each molariform lower tooth (i.e. from P_4 to M_3 in the genus *Cainotherium*) is represented by a 'mandibular mean point', computed on three dimensions for each tooth: the total length and the talonid and trigonid widths. This mandibular mean point describes the relative occlusal surface outline and makes it possible to construct a characteristic 'mandibular curve' for each tooth-row. This method shows relative differences in size and shape between each dental category independently of the dental morphology and individual size.

Figure 3 shows the morphodontograms of forms A and B in the different localities. Form A from Saulcet is not represented, due to the scant material (a single mandible); the figures of form B from Chavroches are not statistically representative of the population (only three mandibles):

- mean mandibular points of P_4 , M_1 and M_2 , irregularly distributed, do not allow us to distinguish the different forms and localities; the M_3 mean mandibular points, however, indicate that, in each locality, the third molars of forms A and B are conspicuously different, with a more triangular posterior shape for the larger forms, form B;
- this difference in the M_3 shape between the two forms A and B is evident both in Coderet, the older locality, and in Chavroches, the more recent one; it seems to point to the allocation of these two forms to two species belonging to two different lineages, the A lineage for the smaller forms and the B lineage for the larger ones. Provisionally the B lineage could be ascribed to *Cainotherium laticurvatum* (Geoffroy, 1833) and the A lineage to *Cainotherium geoffroyi* Pomel, 1853.

Thus, the 'mandibular analysis' method brings out a characteristic of the third molars which was not directly visible on the material, i.e. for a given length and relative equal width, the masticatory surface of the third molar is more triangular in the larger form (form B; *C. laticurvatum*) and more truncated in the smaller one

(form A; *C. geoffroyi*). It does not seem possible to explain this morphological variation by sexual dimorphism but it could be related to different food habits between the two forms.

4. Tooth microwear analysis

Superficial tooth microwear features are used as a basis for dietary interpretation. According to differences in the vegetation consumed by herbivores, two major dietary categories have been shown to exist in the natural environment: browsers and grazers. Browsers eat foliage and fruits, and grazers primarily eat grass. These different dietary categories are reflected by different morphology of scars on the enamel surface which can be studied by scanning electron microscopy (SEM) [2, 16]. SEM microphotographs of the anterior part of the lower M_1 show different microwear patterns for the forms A and B from Chavroches (figure 4). Form A (figure 4a) shows long, thin, straight scratches which are characteristic of grazers; form B (figure 4b) shows sinuous, larger and deeper scratches, which correspond to browsers. In Coderet, parallel results were obtained, form A showing grazer type and form B browser type. The similarity between the older sample and the younger one shows a uniform diet for approximately three million years and reinforces the assumption that

two distinct lineages were present. It suggests that in Limagne some components of the ecology remained constant during this time.

Sexual segregation is however known in extant herbivores: males and females can live independently and have different diets [5, 13], or live together and have different diets at least during some parts of the year; this case is particularly valid in difficult environments which was certainly not the case in Limagne, during the Oligocene and Lower Miocene where subtropical and warm temperate taxa are found in pollen analysis [8].

5. Conclusion

The new 'mandibular analysis' method identified a shape difference — hitherto unrecognized — between the third lower molars of the two forms of *Cainotherium* coexisting in each locality. This difference cannot be explained by sexual dimorphism but is more probably representative of two species; moreover tooth microwear analysis of the enamel surfaces complements this result by indicating different dietary adaptations for the two forms. As these differences persist from the Upper Oligocene to the Upper Aquitanian (approximately three My) the existence of two lineages is deduced and the persistence during the same period of similar plant components is inferred.

1. Introduction

Les *Cainotherium* appartiennent à un groupe éteint d'Artiodactyles sélénodontes de petite taille — environ celle d'un lapin — qui s'est développé de l'Éocène supérieur au Miocène moyen, exclusivement en Europe [1, 9, 12]. La morphologie dentaire du genre *Cainotherium* est très monotone ; la séparation des espèces a été faite principalement sur des critères de taille et il est très fréquent de distinguer, dans un même gisement, deux populations de tailles différentes, mais de morphologie dentaire très uniforme. Filhol [6] suggérait donc l'existence d'un dimorphisme sexuel exprimé par la taille, alors que Viret [17], du fait de la représentation souvent très inégale de chaque groupe, voyait deux espèces distinctes ; le matériel étant généralement peu abondant, aucune étude n'avait jusqu'alors permis de vérifier l'une ou l'autre de ces deux hypothèses.

Des dépôts continentaux tertiaires ont remblayé le graben du Massif central où coule actuellement l'Allier, et sont particulièrement bien représentés et fossilifères dans la région située entre Moulins et Vichy, où de nombreux gisements de Mammifères sont signalés [11]. Ces riches gisements de Limagne, bien situés par leurs faunes de rongeurs dans la biochronologie mammalienne, s'échelonnent de l'Oligocène supérieur au Miocène inférieur (Aquitanien). Ils ont livré de nombreux restes de *Cainotherium*. Trois gisements sont ici étudiés :

Coderet (MP 30), Saulcet (MN 1) et Chavroches (MN 2) [10]. Les mandibules des spécimens d'âge adulte, particulièrement nombreuses et récemment récoltées, montrent, là aussi, l'existence dans chaque gisement de deux formes de tailles différentes, qu'aucune caractéristique morphologique dentaire ne permet de séparer. Une nouvelle méthode morphométrique a été appliquée à ce matériel pour tenter de déterminer si les deux formes présentes dans un même gisement correspondent à deux espèces ou à l'expression du dimorphisme sexuel.

2. Dimorphisme sexuel chez les Artiodactyles

La mise en évidence d'un dimorphisme sexuel intraforme au niveau de l'une ou l'autre des deux formes permettrait de démontrer que chacune d'entre elles représente bien une espèce.

Bien connu chez les formes actuelles de cet ordre, le dimorphisme sexuel s'exprime de plusieurs façons [5, 15] :

- par une différence de taille entre les mâles et les femelles, les mâles étant fréquemment plus grands ; généralement, les tailles se recouvrent partiellement ;
- par la présence de bois, le plus souvent uniquement chez les mâles, mais pouvant aussi exister, plus petits, chez les femelles ;

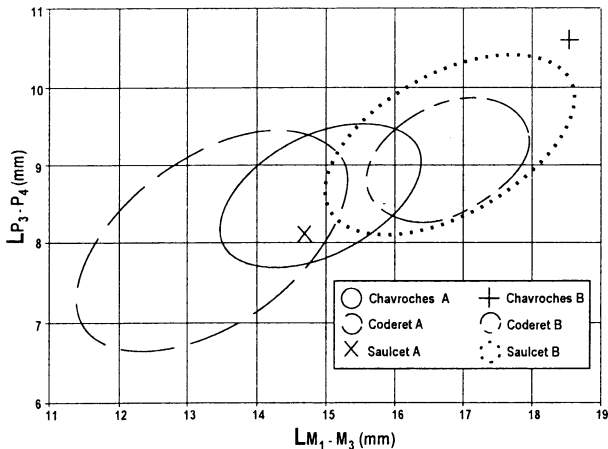


Figure 1. Diagramme de dispersion des longueurs P_3-P_4 et M_1-M_3 des dents de *Cainotherium* des gisements étudiés.

Figure 1. Bivariate diagram of P_3-P_4 and M_1-M_3 lengths of *Cainotherium* teeth in the studied localities.

- par la présence de canines hypertrophiées chez les mâles (caractère généralement lié à l’absence de bois).

Ces trois expressions peuvent se combiner indépendamment les unes des autres.

Dans les gisements de Limagne, la différence de taille entre les deux formes de *Cainotherium* est telle qu’il n’y a pas de recouvrement, les formes B étant nettement plus grandes que les formes A dans tous les gisements (figures 1 et 2). Par ailleurs, aucun artiodactyle des faunes aquitaniennes de Saint-Gérard-le-Puy ne possède de bois, les formes à ramures étant connues en Europe seulement à partir du Burdigalien [7]. Cependant, certains artiodactyles montrent déjà une forte différenciation de la canine supérieure (e.g. *Dremotherium* [17]). Hürzeler [12] ayant signalé une certaine variabilité, pouvant être attribuée à l’expression du dimorphisme sexuel, dans la taille des canines supérieures de *Cainotherium*, un lot de 32 canines isolées provenant du gisement de Chavroches a été mesuré. En effet, dans ce gisement, la grande forme (forme B) est extrêmement rare et a donc peu de chances d’être représentée. L’histogramme obtenu ne permet pas de séparer deux lots qui représenteraient les mâles et les femelles au sein de la petite forme.

De plus, bien que la série dentaire inférieure des *Cainotherium* soit complète, et que la canine, incisivi-forme, soit totalement accolée aux incisives, un renforcement de la canine supérieure devrait provoquer des modifications biométriques du segment prémolaire P_1-P_4 . Cette hypothèse a été testée par la mesure de la longueur alvéolaire P_1-P_4 de 47 mandibules de la forme A de Chavroches, 18 mandibules de la forme A de Coderet et 29 de la forme B de Saulcet. L’histogramme de chacun des groupes n’a montré aucune répartition bimodale.

	Forme A		Forme B	
	Nombre de spécimens	poids estimé	Nombre de spécimens	poids estimé
Chavroches (MN 2)	33	1050g	2	1740g
Saulcet (MN 1)	0	indét.	104	1090g
Coderet (MP 30)	71	660g	30	1130g

Figure 2. Estimation du poids moyen des différentes formes de *Cainotherium* grâce à la surface de l’astragale [14].

Figure 2. Body mass estimation of the different forms of *Cainotherium* with astragalus surface [14].

Ainsi, le dimorphisme sexuel ne semble pas s’exprimer au niveau dentaire. Il n’est alors pas possible de savoir si, dans un même gisement, il y a une ou deux espèces.

3. Analyse mandibulaire

Les analyses classiques n’aboutissant à aucune discrimination inter-formes, une nouvelle approche morphométrique, développée par Escarguel [3, 4], l’« analyse mandibulaire », a été appliquée à ce matériel. Cette méthode permet de visualiser des différences de taille et de forme relatives entre chaque catégorie de rang, indépendamment de la morphologie dentaire et de la taille des individus.

Pour cela, deux paramètres reportés en abscisse (composante triangulaire : $\lambda = L (l_{tr}/l_{tal})$) et en ordonnée (composante quadrangulaire : $\gamma = L/l_{max}$) d’un diagramme nommé « morphodontogramme » sont calculés à partir de trois dimensions dentaires (la longueur, la largeur du trigonide et la largeur du talonide), mesurées sur chaque dent inférieure molariforme (dans le cas du *Cainotherium*, de P_4 à M_3) ; chaque catégorie dentaire est ainsi définie par un « point mandibulaire moyen » ; la position de ces points sur le morphodontogramme illustre l’allure générale relative du contour, ainsi que de la surface occlusale des dents molariformes. Enfin, les coordonnées des points mandibulaires moyens sont centrées-réduites sur le point d’inflexion de la parabole de régression, appelée « courbe mandibulaire ». Cette dernière opération, en rendant adimensionnelles les coordonnées des points mandibulaires, permet de comparer différentes populations.

La figure 3 permet de comparer les surfaces occlusales de l’ensemble des formes de *Cainotherium* des trois gisements étudiés. La forme A de Saulcet, représentée par une seule mandibule, et la forme B de Chavroches (trois mandibules) n’ont pu être prises en compte dans une telle analyse, du fait de leur trop faible effectif.

Les points mandibulaires moyens des P_4 , M_1 et M_2 , irrégulièrement répartis, ne permettent pas de distinguer

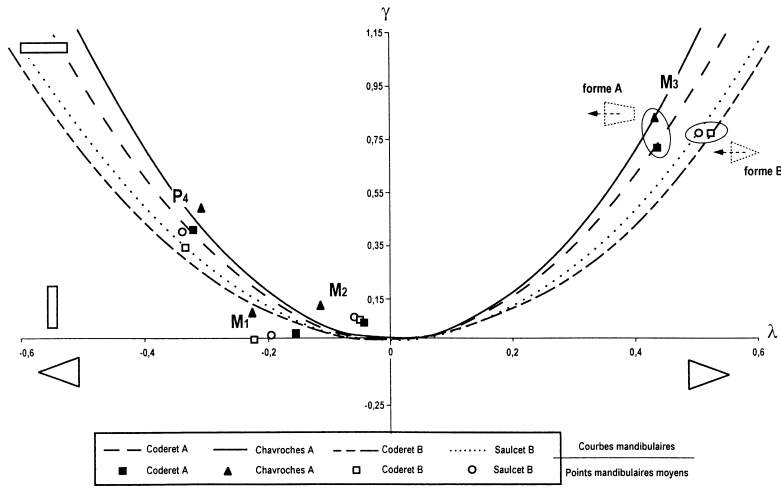


Figure 3. Morphodontogrammes superposés des différents *Cainotherium* étudiés. Représentation schématique (en pointillés) des différents contours des M₃ (partie antérieure de la dent indiquée par une flèche).

Figure 3. Superposed morphodontograms of the studied *Cainotherium*. Stippled schematic shapes show the different outlines of M₃ (arrows point to the anterior part of the teeth).

les différentes formes ; en revanche, les points mandibulaires moyens associés aux M₃ montrent que, dans un même gisement, la forme des dernières molaires des deux populations diffère sensiblement, les formes B montrant un contour plus triangulaire que les formes A.

Au cours du temps, cette différence dans le contour des M₃ persiste et permet de penser que ces populations représentent bien deux lignées distinctes. L'analyse mandibulaire permet donc de mettre en évidence une caractéristique morphométrique de la dernière molaire, jusqu'alors non perçue. Toutes tailles égales par ailleurs, au sein de la rangée dentaire molarisée, la surface masticatrice de la M₃ des formes A est relativement moins triangulaire que celle des grandes formes (B).

Cette variation morphologique ne semble pas pouvoir être expliquée par le dimorphisme sexuel et pourrait correspondre à deux espèces montrant une différence dans les modalités de mastication, comme déjà observé par ailleurs [4], et donc, peut-être, une alimentation différente.

4. Analyse des micro-usures dentaires

Selon leur type de nourriture, les herbivores se répartissent en deux grands groupes : les tondeurs d'herbes (*grazers*), qui se nourrissent principalement de graminées, et les folivores (*browsers*), qui mangent des feuilles. Si, comme le suggère l'analyse mandibulaire, les deux formes de *Cainotherium* présentes dans un même gisement ont une alimentation différente, les traces laissées par les végétaux sur les dents ne devraient pas être similaires. L'observation des microstriations de la surface dentaire au microscope électronique à balayage (MEB) permet d'identifier à quel type d'herbivores appartient un individu [2, 16]. Des observations effectuées sur la partie antérieure de la première molaire inférieure des formes A et B de Chavroches montrent effectivement des microstriations différentes (figure 4). Les stries de la forme A (figure 4a) sont longues, étroites,

parallèles, à section transverse en forme de V, comme produites par une griffure ; ce type de striation est caractéristique d'une alimentation à base d'herbes (*grazers*). Sur les dents de la forme B (figure 4b), les stries, également longues, mais non parallèles, plus larges et plus profondes, montrent une section transverse en forme de U ; ce type de traces rend compte d'une alimentation à base de feuilles (*browsers*). Des résultats identiques ont été obtenus à Coderet.

On connaît des herbivores actuels pour lesquels les mâles et les femelles, vivant soit dans un même troupeau, soit séparés en deux troupes distincts, n'exploitent pas tout à fait les mêmes sources de nourriture [5, 13]. Il semblerait que cette situation soit surtout liée à des conditions environnementales difficiles, ce qui n'était sûrement pas le cas au début du Miocène, pour lequel les analyses polliniques rendent compte de la présence en Limagne d'éléments subtropicaux et tempérés chauds [8].

5. Conclusion

L'analyse mandibulaire a donc permis de mettre en évidence une différence — jusqu'alors non perceptible — dans la morphométrie des dents postérieures entre les deux formes présentes dans un même gisement. Selon nous, cette modification ne peut être expliquée par un dimorphisme sexuel, mais indique la présence de deux espèces que l'on peut rapprocher de *Cainotherium geoffroyi* (Geoffroy, 1833) pour la forme A (de petite taille) et de *Cainotherium laticurvatum* Pomel, 1853 pour la forme B (de grande taille).

L'analyse des traces laissées sur les dents par les végétaux ingérés montre que chacune des formes avait son propre régime alimentaire (passeur pour la forme A et folivore pour la forme B). Le fait que ces différences se perpétuent dans le temps sur au moins trois millions d'années semble être également un argument supplémentaire en faveur de l'hypothèse selon laquelle les for-

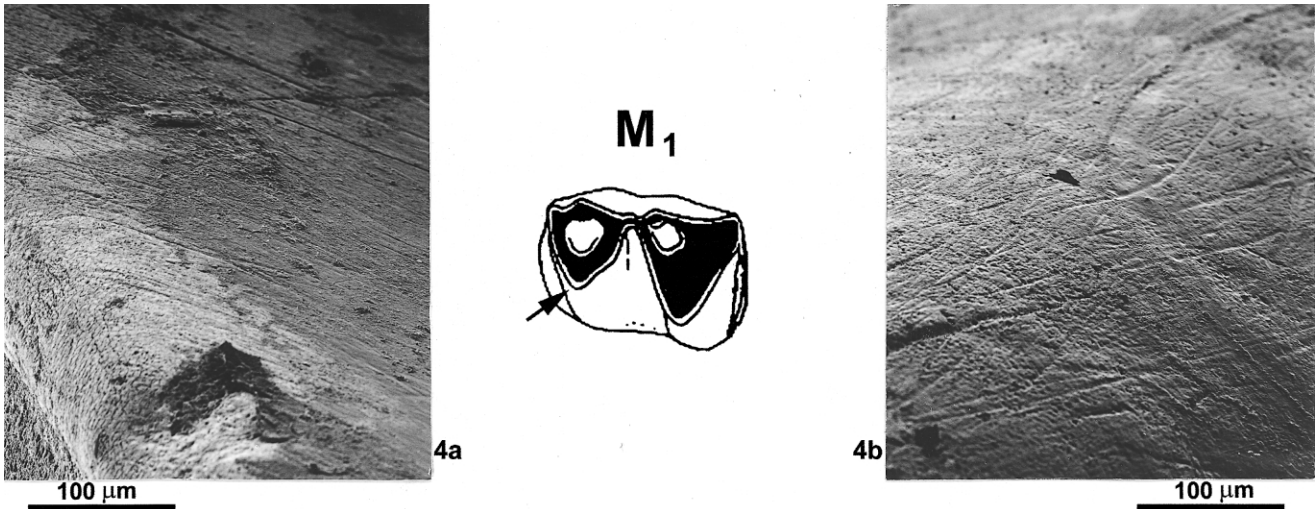


Figure 4. Photos effectuées au MEB ($\times 200$) sur la partie antéro-labiale d'une M_1 de Chavroches (MN 2). **a** : petite forme (A) ; les microstriations indiquent une alimentation de type *grazer* ; FSL 460000. **b** : grande forme (B) ; les microstriations indiquent une alimentation de type *browser* ; FSL 459999.

Figure 4. SEM microphotographs ($\times 200$) of antero-labial part of M_1 from Chavroches (MN 2). **a** : small form (A); tooth microwear indicates a 'grazer' type diet; FSL 460000. **b** : large form (B); tooth microwear indicates a 'browser' type diet; FSL 459999.

mes A et B représentent bien deux lignées exploitant deux niches écologiques. L'utilisation de ressources différentes aurait ainsi permis de minimiser la compétition interspécifique, qui aurait pu jouer un rôle important,

du fait d'une morphologie dentaire très proche et d'une différence de taille relativement faible entre les deux espèces.

Remerciements. Les auteurs remercient Serge Legendre et Gilles Escarguel pour leur aide quant à l'utilisation de la méthode de l'analyse mandibulaire. Cette étude n'aurait pu se faire sans la participation de Rhinopolis et des responsables des collections paléontologiques de l'université Claude-Bernard-Lyon-1 et du muséum de Bâle.

Références

- [1] Bravard A., Monographie du *Cainotherium*, Levrault, Paris, 1835.
- [2] Caprini A., The food habits of some Eocene to present-day Equidae deduced from observation of the teeth under the SEM, *Palaeontogr. Ital.* 85 (1998) 143–176.
- [3] Escarguel G., Une nouvelle méthode morphométrique pour l'étude des dents jugales inférieures de Mammifères : application au genre *Protadelomys* (Theridomyidae, Rodentia, Mammalia), *Münchener Geowiss. Abh. A* 34 (1997) 65–72.
- [4] Escarguel G., Implications phylétiques et applications biochronologiques de l'« analyse mandibulaire ». Études de cas pour différents ordres : Marsupiaux, Insectivores, rongeurs, Périssodactyles, in : Aguilar J.-P., Legendre S., Michaux J. (éds), *Biochrom'97*, Mém. Trav. EPHE, Montpellier 21, 1997, pp. 83–96.
- [5] Fairbairn D.J., Allometry for sexual size dimorphism, *Ann. Rev. Ecol. System* 28 (1997) 659–687.
- [6] Filhol H., Étude des mammifères fossiles de Saint-Gérand-le-Puy (Allier), *Ann. Sci. Géol.* X (1879) 1–253.
- [7] Gentry W., Rössner G.E., Heizmann E.P.J., Suborder Ruminantia, in : Rössner G.E., Heissig K. (éds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, 1999, pp. 225–258.
- [8] Gorin G., Étude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la Grande Limagne, *Bull. BRGM* 2, 1, 3 (1975) 147–181.
- [9] Heizmann E.P.J., Family Cainotheriidae, in : Rössner G.E., Heissig K. (éds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, 1999, pp. 217–220.
- [10] Hugueney M., Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le Miocène inférieur du centre de la France : synthèse réactualisée, in : Aguilar J.-P., Legendre S., Michaux J. (éds), *Biochrom'97*, Mém. Trav. EPHE, Montpellier, 1997, pp. 417–430.
- [11] Hugueney M., Poidevin J.-P., Bodergat A.-M., Caron J.-B., Guérin C., Des mammifères de l'Aquitainien inférieur à la Roche-Blanche-Gergovie (Puy-de-Dôme, France), révélateurs de l'activité post-oligocène du rift en Limagne de Clermont, *C. R. Acad. Sci. Paris série Ila* 328 (1999) 847–852.
- [12] Hürzeler J., Osteologie und Odontologie der Caenotheriden, *Abhandlg. Schweiz. Paläont. Ges.* LVII–LIX (1936) 1–112.
- [13] Koga T., Ono Y., Sexual differences in foraging behavior of sika, *Cervus nippon*, *J. Mammal.* 75 (1) (1994) 129–135.
- [14] Martinez J.-N., Sudre J., The astragalus of Paleogene artiodactyls: comparative morphology, variability and prediction of body mass, *Lethaia* 28 (1995) 197–209.
- [15] Reiss M.J., The allometry of growth and reproduction, Cambridge University Press, Cambridge, 1989.
- [16] Solounias N., Moelleken S.M.C., Dietary adaptations of goat ancestors and evolutionary considerations, *Geobios*, Lyon 25 (6) (1992) 797–809.
- [17] Viret J., Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise, *Ann. Univ. Lyon* 47 (1929) 1–328.