



Article original

# Les carnassiers des phosphorites du Quercy : évolution et phylogénie d'après P. Teilhard de Chardin

## The meat eaters of the phosphorites from Quercy: evolution and phylogeny from P. Teilhard de Chardin

Louis de Bonis

*Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, UMR CNRS 6046,  
Université de Poitiers, 40, Avenue du Recteur-Pineau, 86022, Poitiers, France*

Disponible sur internet le 18 mai 2006

### Résumé

Il s'agit du premier article scientifique de P. Teilhard de Chardin sur les mammifères fossiles, le premier d'une longue série. Le matériel, provenant des exploitations de phosphates effectuées au XIX<sup>e</sup> siècle dans des cavités karstiques, est mélangé dans les collections sans tenir compte de la provenance exacte et donc sans repères biochronologiques. Teilhard a effectué une analyse minutieuse des caractères discriminants de ces fossiles afin d'établir des séries évolutives permettant de passer progressivement d'un type morphologique à un autre. Les observations reposent essentiellement sur l'étude des mâchoires inférieures, abondamment représentées dans les collections, et conduisent quelquefois à des conclusions erronées en rapprochant des espèces radicalement différentes si l'on considère d'autres éléments. Cela provient aussi bien de la rareté des restes crâniens que de leur étude quelque peu sommaire. Cependant Teilhard, malgré l'absence de repères temporels, a parfaitement saisi l'enchaînement des faunes successives de carnivores depuis l'Éocène jusqu'à la fin de l'Oligocène. Ses descriptions de restes dentaires sont restées un modèle et l'article a marqué une date importante dans l'étude des carnivores fossiles et, sur un plan plus général, il a apporté une contribution majeure à l'idée même d'évolution qui, au début du XX<sup>e</sup> siècle, pouvait encore être discutée.

© 2006 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

It is the first scientific article of P. Teilhard de Chardin on the fossil mammals, the first of a large set. The material, coming from exploitations of phosphates excavated during the 19<sup>o</sup> century in karstic fissures, is mixed in collections without taking into account their exact source and therefore without bio-

*Adresse e-mail* : [louis.debonis@univ-poitiers.fr](mailto:louis.debonis@univ-poitiers.fr) (L. de Bonis).

0753-3969/\$ - see front matter © 2006 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

doi:10.1016/j.annpal.2006.03.010

chronologic references. Teilhard did a meticulous analysis of the discriminative characters of these fossils in order to establish the evolutionary sets allowing to progressively pass from a morphological type to another one. Observations essentially rest on the survey of the lower jaws, which are abundant in collections, and sometimes they lead to erroneous conclusions while considering close together some radically different species if one considers other elements. It comes as well from the cranial remains rarity than from the summary survey of these remains. However Teilhard, in spite of the absence of time reference, perfectly seized the series of the successive faunas of carnivores since the Eocene until the end of the Oligocene. His descriptions of dental specimens remain a model and the article marked an important date in the fossil carnivore survey and, in an overall plan, it brought a major contribution to the idea of evolution itself that, in the beginning of the twentieth century, could be still discussed.

© 2006 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

*Mots clés* : Éocène ; Oligocène ; France ; Carnivora ; Mammalia

*Keywords*: Eocene; Oligocene; France; Carnivora; Mammalia

---

Situés en grande partie dans le département du Lot, les dépôts karstiques du Quercy ont été exploités pendant le dernier tiers du XIX<sup>e</sup> siècle pour les minerais phosphatés (phosphorites) contenus dans l'argile des remplissages. Après broyage, ces phosphorites étaient transformées en engrais. Cette argile renfermait également un nombre incalculable de fossiles, invertébrés ou vertébrés, qui accompagnaient souvent les nodules phosphatés dans les broyeurs mais qui étaient parfois épargnés par les ouvriers. Parmi les rescapés, les mammifères étaient fort bien représentés en particulier par des restes, habituellement fort rares, de carnivores fissipèdes (Carnivora) auxquels Teilhard (1914–1915) réserva le terme de « carnassiers » en les différenciant des Creodonta, autre groupe de mammifères prédateurs présents dans les mêmes gisements. Ces carnassiers furent d'abord étudiés par Filhol dans une série de mémoires et d'articles (Filhol, 1872, 1874, 1877, 1880, 1881, 1888, 1889) où il faisait connaître des dizaines de nouveaux taxons. Un peu plus tard Schlosser (1888–1891, 1899) ébauchait une synthèse à partir du matériel conservé à l'Institut de Géologie de Munich. Mais l'énorme quantité de fossiles amassés dans les diverses collections nécessitait une révision d'ensemble et c'est le travail que Marcellin Boule, alors professeur au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, confia à Pierre Teilhard de Chardin. Ce dernier, intéressé depuis longtemps par les sciences géologiques, rencontrait M. Boule en 1912, la trentaine passée. Jusque-là ses études, comme il convient à un futur jésuite, s'étaient surtout bornées à la philosophie et à la théologie. Il avait aussi enseigné en Égypte dans un collège religieux et en avait profité pour faire des excursions dans la région avec, à la clef, quelques petits articles sur la géologie locale ou sur d'autres thèmes relatifs aux sciences naturelles. Son intérêt l'avait poussé, lors d'un séjour en Angleterre, à participer à des fouilles préhistoriques dans le sud du pays en particulier sur le site devenu célèbre de Pilt-down. Mais en 1912 il n'avait encore publié aucun article sérieux de paléontologie des vertébrés et c'est donc un débutant qui s'attaquait à une tâche gigantesque. Les fossiles du Quercy étaient, et le sont encore aujourd'hui, répartis dans de nombreuses collections en France (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; École des Mines, Paris ; Musée d'Histoire naturelle de Toulouse ; Musée et faculté de théologie de Montauban), en Belgique (Université catholique de Louvain) et en Grande-Bretagne (British Museum, Natural History, Londres). Cette abondante matière d'études présente cependant un inconvénient majeur. Les fossiles, exhumés pour la plupart par la pioche des phosphatiers, ne sont jamais repérés géographiquement avec la précision nécessaire. Les étiquettes indiquent simplement, dans le meilleur des cas, un nom d'agglomération ou de lieu dit (Caylus, Cajarc, Saint Antonin, Lamandine ...).

Mais à chacun de ces emplacements correspond un certain nombre de cavités karstiques bien distinctes. Or, les recherches récentes (Bonis 1974, 1978 ; Bonis et Cirot, 1995 ; Bonis et al., 1973 ; Bonis et al., 1977 ; Remy et al., 1987) ont montré que chaque poche s'est formée en un temps relativement court à l'échelle géologique et que la faune que l'on y trouve est généralement homogène. Mais elles ont aussi montré que des fissures très voisines pouvaient contenir des faunes d'âge géologique différent. Or, pour l'essentiel, ces faunes s'échelonnent de l'Éocène supérieur (voire moyen) à l'Oligocène supérieur ou au-delà. Teilhard va donc se trouver en présence d'une masse de données sans repères stratigraphiques ou biochronologiques et dans l'impossibilité de savoir si un spécimen donné est plus ancien ou plus récent qu'un autre. Cette lacune de connaissance va jouer d'autant plus que Teilhard va se placer délibérément dans un cadre évolutionniste en recherchant les changements progressifs de caractères permettant d'établir les rapports d'ascendance-descendance dans la faune des carnivores du Quercy. L'idée de transformation des êtres vivants à travers le temps n'était pas nouvelle. Même si les idées défendues jadis par Lamarck avaient rencontré une forte résistance dans le milieu scientifique qui penchait plutôt vers le fixisme défendu avec brio par Cuvier, la notion d'évolution avait gardé un certain nombre de partisans pendant la première moitié du XIX<sup>e</sup> siècle (Laurent, 1987). Cependant, la parution de l'ouvrage de Darwin sur l'origine des espèces venait à point nommé donner un coup de fouet aux sentiments relatifs à l'évolution. De nombreux chercheurs vont s'efforcer de démêler l'écheveau des filiations à travers les temps géologiques et parmi eux se détache la figure d'Albert Gaudry, le « grand Albert » des paléovertébristes. Prédécesseur de M. Boule dans la chaire du Muséum, il mêle hardiment sa foi en l'évolution, à sa foi catholique en plaçant les enchaînements des fossiles dans la lumière du Seigneur. Teilhard s'inscrit directement dans cette lignée évolutionniste et, plus tard, il verra dans l'évolution du monde le chemin qui conduit vers ce qu'il appellera le point oméga. Pour l'instant il est parfaitement conscient des difficultés et de l'ampleur de l'entreprise mais déclare qu'au lieu de longues diagnoses et de descriptions fastidieuses, il va se contenter de relever tous les détails intéressants permettant de construire des arbres exprimant les relations entre les taxons. Ce ne seront pas forcément des arbres généalogiques mais plutôt des comparaisons morphologiques montrant comment il est possible de passer d'un type à un autre par une suite de variations de détails. Cependant, il affirme aussitôt qu'il recherche les caractères progressifs ou évolutifs, nous parlerions aujourd'hui de caractères dérivés, qui doivent indiquer le sens de l'évolution depuis les formes primitives jusqu'aux plus évoluées. Il essaie en fait d'établir et d'utiliser la polarité des caractères pour montrer que les séries morphologiques correspondent vraiment à des séries phylétiques. Enfin, un dernier obstacle sur la route de Teilhard est constitué par la rareté des restes crâniens, la quasi-totalité du matériel étant constituée par des mandibules. Cette lacune s'avérera d'autant plus importante que la classification des Carnivora repose en grande partie sur les structures de l'arrière-crâne (Flower, 1869).

Le but du présent article est, après avoir examiné les conclusions de Teilhard, de les comparer aux positions actuelles sur la phylogénie des carnivores et d'estimer quel fut son apport, et par suite celui des *Annales de Paléontologie*, aux sciences de l'évolution en ce début du XX<sup>e</sup> siècle.

## 1. Principaux résultats

Le travail d'analyse de Teilhard lui a permis de découper la masse des carnivores quercy-nois en quatre ensembles : Miacoïdés, Cynodictoïdes, Cynodontoïdes et Sténoplésictoïdes que

je détaillerai ci-dessous. Dans certain cas, le nom générique d'un fossile utilisé par Teilhard sera suivi d'un autre nom mis entre parenthèses correspondant à la nomenclature actuellement en vigueur.

### 1.1. *Miacoidés*

C'est le groupe le plus primitif de la faune de Carnivora du Quercy. Il renferme deux genres, *Miacis* et *Viverravus* (= *Quercygale*) avec les espèces *M. gracilis* et *V. angustidens*. Teilhard confirme fort justement que ces deux genres se rattachent sans ambiguïté aux espèces décrites dans l'Éocène moyen d'Amérique du Nord dans la faune dite du Bridger. Les traits archaïques de la denture inférieure se traduisent par des carnassières, m1, au trigonide élevé et piquant dans lequel le métaconide reste important et par des deuxième molaires qui reproduisent en réduction le schéma structural de la première. *Viverravus* (= *Quercygale*) se distingue cependant par un trait évolué, la disparition de la troisième molaire inférieure, particularité que l'on retrouve chez les Viverravinae nord-américains et qui peut les faire considérer par certains comme la souche directe des Viverridae modernes. Notons au passage que Teilhard remarque les différences entre la forme du Quercy et les espèces américaines de *Viverravus* mais il estime qu'elles ne justifient pas la création d'un genre particulier. Cette opinion n'a plus cours, et l'espèce est rangée dans le genre *Quercygale* Kretzoi. Il note également que la sous-famille constitue une entité séparée dans laquelle, plutôt que des formes ancestrales de Carnivora modernes, on trouve des tendances qui apparaissent dans d'autres familles comme les Felidae. Il recherche aussi les liens éventuels avec les autres carnivores quercynois et signale que *Cynodictis ferox* (voir plus loin pour ce genre) se place tout près de *V.* (= *Quercygale*) *angustidens* et qu'une espèce qu'il baptise « *Cynodon* » *miacinus* serait une transition vers les genres « *Cynodon* » (= *Amphicynodon*) et « *Plesictis* » (voir plus loin).

### 1.2. *Cynodictoidés*

Selon Teilhard, le genre *Cynodictis* constitue une plaque tournante de première importance dans l'étude évolutive des carnivores du Quercy. Il est plus dérivé que les Miacoidés que nous venons de voir par, entre autres caractères, sa carnassière inférieure dont le paraconide et le protoconide sont « déjà aplatis et formant ensemble un tranchant à peu près longitudinal » mais il conserve néanmoins suffisamment de traits primitifs pour que de légères modifications de ses caractères puissent conduire vers un certain nombre de types de carnassiers présentant diverses tendances évolutives. C'est la première définition raisonnée de ce genre. L'espèce *Cynodictis intermedius*, proche de l'espèce type du genre *C. lacustris*, occupe une position centrale à l'intérieur du genre. À partir d'elle, Teilhard définit un certain nombre de lignées qui ont évolué dans des directions différentes en donnant naissance à des types originaux. La première passe par une forme, *Cynodictis longirostris*, dont le trigonide de la carnassière inférieure, un peu moins « aplati » que celui des autres espèces du genre, rappelle quelque peu celui de « *Viverravus* » *angustidens* et dont la deuxième molaire inférieure affiche encore un schéma structural primitif. De ce point, on glisse vers *Cynodictis crassidens*, forme robuste comme l'indique son nom, puis vers *Amphicyon* (= *Pseudocyonopsis*) *ambiguus*, donc vers la famille des Amphicyonidae mais aussi vers celle des Canidae. Une autre série se distingue par une denture plus gracieuse avec des prémolaires inférieures munies de tubercules accessoires bien développés. Elle commence avec *Cynodictis palmidens* pour se poursuivre, par étapes succes-

sives, par « *Plesictis* » *palmidens*, « *Plesictis* » *stenogalinus* et finalement *Stenogale gracilis*. Teilhard était conscient du côté hasardeux de l'hypothèse et écrivait que, pour l'instant, l'absence de crânes ne permettait pas d'appuyer plus fortement sa phylogénie. Il reconnaissait aussi que les ressemblances ne se traduisent pas forcément par des parentés et que la convergence est d'autant plus possible que toutes ces espèces se caractérisent par des dentures tranchantes, donc simplifiées, favorisant ainsi cette convergence. Il relève néanmoins que les similitudes sont si parfaites que l'on ne saurait « ...placer la frontière — si frontière il y a... » entre tous ces spécimens et que sa phylogénie reste très vraisemblable.

Finalement en comparant ces *Cynodictoides* avec les fossiles nord-américains, il remarque que les *Cynodictis* du Quercy s'intercalent parfaitement entre les Miacoïdés primitifs de l'Éocène du Bridger dont nous avons déjà parlé et les carnivores de l'Oligocène attribués alors au même genre *Cynodictis* ou plutôt *Pseudocynodictis* (= *Hesperocyon*) qui se trouvent à la source des Canidae modernes.

### 1.3. *Cynodontoïdes*

Avec ce groupe, on change passablement de registre en quittant *Cynodictis* pour le genre « *Cynodon* » (= *Amphicyonodon*). Regroupé autour de « *Cynodon* » *velaunus*, ce groupe correspond à la sous-famille des *Cynodontinae* de Zittel (1911) en la débordant quelque peu. La carnassière inférieure est toujours primitive par son trigonide bien groupé mais elle diffère fortement de celle de *Cynodictis* par la faible hauteur des cuspidés et la faible différence de hauteur entre protoconide d'un côté, paraconide et métaconide de l'autre. La deuxième molaire inférieure est généralement longue avec un métaconide égal au protoconide ou même plus grand. Les molaires supérieures sont larges avec tendance à adopter un profil carré. Les bulles tympaniques sont complètement ossifiées. À l'intérieur de cet ensemble, Teilhard définit trois sous-groupes promis à des avenir différents.

#### 1.3.1. *Les Pachycynodontoïdes*

Les *Pachycynodontoïdes* se rattachent au groupe précédent par l'intermédiaire de *Pachycynodon tenuis* qui est proche de « *Cynodon* » *gracilis* mais « s'en sépare, au moins, à titre de mutation plus accentuée » par une denture un peu plus épaisse, épaississement qui caractérise tout le groupe des *Pachycynodontoïdes*. Schlosser rapproche ces derniers des Ursidae mais Teilhard réfute cette opinion au profit d'une alliance avec le genre *Amphictis* et la famille des *Procyonidae*.

#### 1.3.2. *Les Plésiocyonidés*

Les *Plésiocyonidés*, baptisés ainsi d'après le genre *Plesiocyon* Schlosser qui est en fait une variété de « *Cynodon* », ont une espèce centrale, « *Cynodon* » *typicus* qui possède quelques traits morphologiques rappelant vaguement *Cynodictis*. Il existerait deux tendances au sein même de cette espèce. Les « *C.* » *typicus* de type A ont une carnassière inférieure au talonide creux et, par suite d'un épaississement de plus en plus marqué de leurs dents, reviennent vers le genre *Pachycynodon*. Chez les « *C.* » *typicus* de type B, le talonide de la même dent présente une allure plus tranchante. À partir de ces caractères simples, Teilhard va distinguer deux ensembles évolutifs.

À partir de « *Cynodon* » *typicus* type A, un abaissement des prémolaires et de la carnassière va nous ramener vers *Pachycynodon*.

Plus riche sera l'ensemble dérivé de « *C.* » *typicus* type B avec l'apparition de formes originales.

- Depuis des formes de petite taille, on arrive à *Cynodictis crassirostris viverroides* (c'est-à-dire sans m3) que Teilhard préfère appeler « *Plesictis* » *crassirostris*. Les formes de grande taille conduiraient jusqu'à *Cynodictis crassirostris* qu'il décide d'appeler « *Cynodon* » *crassirostris*. La frontière entre ces deux genres ne serait donc pas étanche.
- C'est dans ce sous-ensemble qu'apparaît le groupe des *Amphictis* avec *A. ambiguus* à partir de « *Cynodon* » *crassirostris* par allongement de la deuxième molaire inférieure. Il existe une certaine variation dans le groupe avec :
  - des formes à carnassière inférieure courte ;
  - des formes à molaires étirées ;
  - une variété « ursöide » baptisée *Amphictis ambiguus ursidens*.
- On arrive aussi au genre « *Plesictis* » à partir de formes de petite taille par un amincissement de la denture accompagné de la perte de m3 qui donne « *Plesictis* » *robustus*.
- C'est aux mêmes « *Cynodon* » *typicus* B que se rattacherait une espèce à prémolaires grêles appelée « *Viverra* » *simplicidens*, rameau convergent vers les Sténoplésictioïdés que nous verrons plus loin.
- Considérée comme une bifurcation sur le chemin qui mène de « *Cynodon* » *typicus* B jusqu'à « *Cynodon* » *crassirostris*, une lignée se distingue par la prépondérance prise par la carnassière inférieure par rapport aux prémolaires ; cette modification s'accompagne d'un aplatissement de cette même dent suivi d'une réduction et du déplacement vers l'arrière du métaconide. Le résultat rappelle l'aspect d'une « robuste carnassière de chien » et permet de définir le genre *Cephalogale* dont les affinités sont cependant à rechercher du côté des Ursidae comme le montrent la deuxième molaire inférieure et les dents supérieures.

La dentition supérieure de quelques Plésiocyonoïdés est connue et confirme les rapprochements entre « *Cynodon* » et *Pachycynodon* ou *Cephalogale*. Le crâne possède une bulle tympanique ossifiée, ce qui est considéré comme une avancée par rapport à *Cynodictis* et démontre que les Plésiocyonoïdés sont plus récents que ce dernier. Si l'on se tourne vers la faune actuelle, on s'aperçoit que d'une part « *Cephalogale* est de tous les genres des Phosphorites celui qui... fournirait le meilleur ancêtre aux ours » et que d'autre part *Amphictis* peut se comparer aux Procyonidae et enfin que des « *Plesictis* » pourraient dériver certains Mustelidae et « il est bien possible que, très directement, ils se survivent dans des formes comme *Bassaris* ».

### 1.3.3. Les Plésictioïdés

Les Plésictioïdés, qui doivent leur nom au genre « *Plesictis* », présentent un autre éventail d'adaptations. À partir de « *Cynodon* » *miacinus* on peut se diriger vers « *Cynodon* » *gracilis*, une petite forme à la denture délicate qui pourrait se trouver à l'origine d'une petite espèce, *Amphictis nanus*, le genre *Amphictis* ayant alors une double origine. Par un chemin un peu différent on peut aussi aboutir à « *Plesictis* » *robustus* auquel on parvenait déjà par d'autres voies

à l'intérieur des Plésiocyonidés. On peut aussi, par des formes de petite taille, arriver jusqu'à « *Plesictis* » *minimus* dont la carnassière tranchante évoque celle de *Stenoplesictis*.

#### 1.4. Sténoplésictoidés

C'est « un ensemble très homogène, mais très embrouillé » selon Teilhard lui-même et qui se caractérise par une denture tranchante de type félin. Leur classification a été abordée par Filhol, d'une manière un peu simpliste, puis par Schlosser, Teilhard suivant ce dernier dans les grandes lignes. À l'intérieur de ce groupe, *Stenoplesictis* est la figure centrale dont dériveraient tous les autres genres. *Stenogale*, avec une carnassière inférieure étroite et coupante et une m2 petite et arrondie, se place « parmi les formes du Quercy qui côtoient de plus près les Félidés ». *Palaeoprionodon* apparaît par réduction des deux prémolaires antérieures, p1 et p2, aplatissement plus marqué de la m1, dont le talonide reste cependant creux, alors que m2 conserve quatre cuspides. Par ce dernier caractère *Palaeoprionodon* semble plus archaïque que les autres Sténoplésictoidés. *Palaeogale* rappelle d'assez loin *Palaeoprionodon* mais avec des bulles tympaniques différentes et doit représenter « une des espèces les plus jeunes du Quercy ». *Proailurus* enfin dérive lui aussi de *Stenoplesictis* mais, par l'intermédiaire de *P. lemanensis* de l'Aquitainien, conduirait à l'actuel *Cryptoproctes* de Madagascar.

## 2. Conclusion générale

Dans ses conclusions, Teilhard revient sur la définition de ses quatre groupes dans lesquels il distingue des formes primitives et des formes évoluées avec, dans ce dernier cas, des phénomènes de convergence permettant la réalisation de types identiques ou presque par des processus différents. Il reconnaît surtout que les carnivores quercynois sont les représentants de quatre strates évolutives distinctes échelonnées dans le temps soit par évolution sur place soit par suite de migrations successives. « *Viverravus* » et *Miacis* appartiennent à un stock pré-Oligocène primitif, tandis que *Cynodictis* constitue un relais entre ces ancêtres ou ceux de la faune américaine du Bridger et les espèces plus récentes. « *Cynodon* », *Pachycynodon*, *Palaeoprionodon*, *Stenoplesictis* et *Proailurus* appartiennent à l'étape suivante, celle de l'Oligocène supérieur alors que les plus dérivés vers la faune actuelle sont *Amphicyon*, *Cephalogale*, « *Plesictis* », *Palaeogale* ou *Amphictis*. L'évolution d'ensemble de ces carnassiers correspond à un « rajeunissement » de la denture vers une morphologie de plus en plus moderne à partir de petits changements progressifs dont il est persuadé d'avoir reconnu la nature lorsqu'il écrit « ...si entre les formes du passé et celles d'aujourd'hui, les relations vraies ne sont pas celles que j'ai dites, au moins il en existe d'équivalentes ». L'article se termine par un tableau sur lequel des clés dichotomiques, analogues à celles utilisées en botanique, permettent de déterminer toutes les espèces étudiées.

### 2.1. La classification actuelle des carnivores du Quercy

L'anatomie crânienne joue aujourd'hui un rôle fondamental dans la phylogénie et la classification des carnivores. Déjà au XIX<sup>e</sup> siècle les principaux groupes de carnivores pouvaient être définis à partir de la structure de la région tympanique (Flower, 1869) et les recherches plus récentes confirment l'importance des caractères crâniens pour l'analyse de cet ordre de

mammifères (Beaumont, 1962, 1968 ; Bonis, 1966 ; Cirot et Bonis, 1993 ; Flynn et al., 2005, 1988 ; Hunt, 1974, 1977, 1987, 1989, 2001 ; Lange, 1970 ; Lavocat, 1952 ; Semenov, 1996 ; Wolsan et Lange-Badré, 1996 ; Wolsan et Mödden, 2000 ; Wozencraft, 1989 ; Wyss et Flynn, 1993). Une autre approche consistait à approfondir les rapports entre les différents groupes de carnivores et à recomposer leur phylogénie à partir des analyses biologiques, structure des protéines ou des acides nucléiques (Bininda-Emonds et al., 1999 ; Flynn, 1996 ; Geffen et al., 1992 ; Véron et Catzeflis, 1993 ; Veron, et Heard, 2000 ; Wesley-Hunt et Flynn, 2005). Malgré quelques différences, les nouvelles classifications concordent entre elles dans les grandes lignes et il est intéressant de les comparer aux résultats de Teilhard tels que les exprime la Fig. 1. Si *Amphicyonodon*, « *Cynodon* » pour Teilhard, présente bien des caractères primitifs qui pourraient en faire un morphotype ancestral convenable pour un certain nombre de formes plus récentes, ce n'est pas le cas de *Pachycynodon* dont la m2 arrondie, la m3 très réduite et la bulle tympanique fortement ossifiée constituent des autapomorphies qui renforcent l'originalité de ce taxon. En revanche, la lointaine parenté de *Cephalogale* avec *Amphicyonodon* et surtout ses liens directs avec la famille des Ursidae sont confirmés. La position de « *Plesictis* » est plus étrange puisqu'on retrouve ce genre protéiforme aussi bien auprès de *Cynodictis* que d'une forme féline comme *Stenogale*, du genre d'affinités imprécises *Palaeogale* ou de l'Ursidae *Cephalogale*, faisant ainsi passer ce genre d'une famille ou même d'une superfamille à une autre. Pourtant, si l'on prend la peine de reprendre l'examen du matériel étudié par Teilhard, on est frappé par la justesse de ses observations. Chaque détail qu'il signale se retrouve sans ambiguïté sur les spécimens et l'on peut suivre sans effort toutes ses descriptions. Admi-

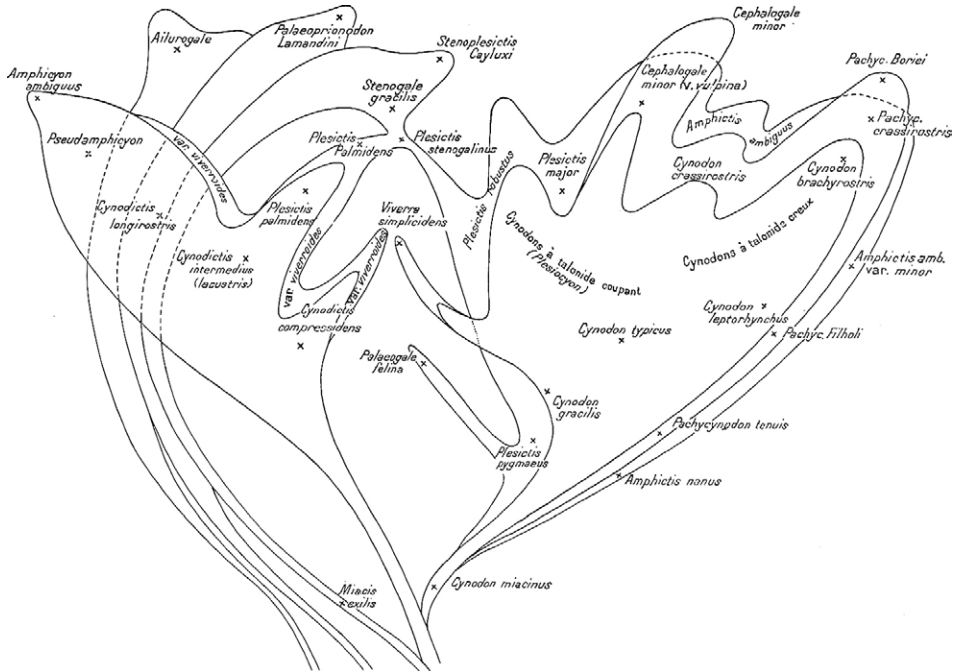


Fig. 1. « Groupement morphologique général des Carnassiers des Phosphorites du Quercy » (d'après Teilhard de Chardin, 1914–1915, tableau VI).

Fig. 1. "Overall morphological grouping of the meat-eaters of the Phosphorites of Quercy" (from Teilhard de Chardin, 1914–1915, table VI).



nable naturaliste, doté d'un sens aigu de l'observation, il ne laissait échapper aucun élément important. Pourtant les rapprochements qu'il en déduit sont souvent erronés. En fait, il paraît évident que ces rapprochements ne reposent que sur des convergences morphologiques de la denture, spécialement la denture inférieure. Des adaptations voisines du régime alimentaire peuvent aisément conduire de manière parallèle à des structures dentaires équivalentes. La nourriture des Carnivora, essentiellement fondée sur la chair de leurs proies, peut comporter une part non négligeable d'éléments végétaux. La balance entre régime hypercarnivore et régime franchement végétarien va se traduire sur la denture par, dans le premier cas, des cuspidés devenant de plus en plus tranchantes et par la réduction ou la disparition des parties ayant une fonction broyeuse (métaconide et talonide de la carnassière, molaires rétrocarnassières) et, dans le deuxième cas, par l'épaississement ou la multiplication des tubercules et donc l'augmentation des surfaces broyeuses. Ces phénomènes peuvent affecter des lignées extrêmement différentes pour aboutir quelquefois à des ressemblances étonnantes. Par exemple la distinction entre Felidae et Nimravidae a mis longtemps à s'imposer, tant étaient proches les structures dentaires dans les deux familles. Il semble que, obnubilé par la recherche des ressemblances et la possibilité de passer de façon insensible d'une forme à une autre, Teilhard ait négligé quelque peu les structures fondamentales de l'anatomie crânienne et n'ait pas tiré les conclusions générales qui dépendaient d'elles. Quelques crânes sont cependant utilisés dans cet article, ceux de « *Viverravus* » *angustidens* (Teilhard, 1914–1915 : Fig. 3), *Cynodictis intermedius* (ib., Fig. 5), « *Cynodon* » *typicus* (ib., Fig. 9), « *Plesictis* » *robustus* (ib., Fig. 11), et *Palaeoprionodon lamandini* (ib., Fig. 13) mais les figurations sont très sommaires et les descriptions succinctes, rédigées en quelques lignes. Une meilleure prise en compte du crâne lui aurait évité par exemple de faire descendre un « Sténoplésictioïde » comme *Palaeoprionodon* d'un « *Plesictis* » ou la famille des Canidae des « Cynodontoïdes ». Mais nous avons vu ci-dessus que la rareté des crânes dans son matériel ne le chagrinait pas outre mesure.

Cependant, malgré ces réserves, je pense que cet article marque une date importante en paléomammalogie à plusieurs titres. Tout d'abord en montrant qu'il était possible de retrouver des lignées phylétiques à partir des fossiles, même si certaines d'entre elles sont, aujourd'hui, considérées comme erronées. Ces chaînes d'espèces tendaient à confirmer l'idée de l'évolution du monde vivant, idée qui à cette époque, sans être originale, n'était pas encore admise de façon universelle. L'importance de cette affirmation est fortement soulignée par la dernière phrase de l'article « Rien ne prouve mieux que la vie est souple, et qu'elle avance ». Ensuite par son remarquable travail d'analyse qui décortiquait littéralement les espèces avec un degré de finesse que n'avaient pas atteint ses prédécesseurs, Filhol ou Schlosser. Ainsi, Teilhard mettait en évidence la richesse de la faune quercynoise de carnivores avec, bien qu'il n'ait bénéficié d'aucun repère stratigraphique, les quatre grandes étapes de l'établissement des carnivores en Europe. Ces résultats ont été confirmés dans leurs grandes lignes par les recherches modernes, ce qui explique que ce travail a par la suite été cité bien des fois.

## Références

- de Beaumont, G., 1962. Observations sur l'ostéologie crânienne et la position systématique des petits « *Amphicyon* » de l'Oligocène européen. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles 68, 81–92.
- de Beaumont, G., 1968. Note sur la région auditive de quelques Carnivores. Archives des Sciences 21, 213–224.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L., Purvis, A., 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). Biological Reviews 74, 143–175.

- de Bonis, L., 1966. Arrières-Crânes et moulages endocrâniens de Carnivores fossiles. *Annales de Paléontologie* 52, 143–162.
- de Bonis, L., 1974. Premières données sur les carnivores fissipèdes provenant des fouilles récentes dans le Quercy. *Palaeovertebrata* 6, 27–32.
- de Bonis, L., 1978. La poche à phosphate de Ste Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 12. Fissipèdes (Carnivores). *Palaeovertebrata* 8, 301–311.
- de Bonis, L., Cirot, E., 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 7. Carnivores. *Palaeontographica* 236, 135–149.
- de Bonis, L., Crochet, J.-Y., Hartenberger, J.-L., Hoffstetter, R., Rage, J.-C., Sigé, B., Sudre, J., Vianey-Liaud, M., 1977. Les Phosphorites du Quercy. Un laboratoire naturel de l'évolution des vertébrés. *Courrier du CNRS* 25, 6–11.
- de Bonis, L., Crochet, J.Y., Rage, J.C., Sigé, B., Sudre, J., Vianey-Liaud, M., 1973. Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des Phosphorites du Quercy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 174, 105–113.
- Cirot, E., de Bonis, L., 1993. Le crâne d'*Amphictis ambiguus* (Carnivora, Mammalia) : son importance pour la compréhension de la phylogénie des Mustéloïdes. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 316, 1327–1333.
- Filhol, H., 1872. Recherches sur les mammifères fossiles des dépôts de phosphate de chaux dans les départements du Lot, du Tarn et de Tarn-et-Garonne. *Annales des Sciences géologiques* 3, 1–31.
- Filhol, H., 1874. Sur les Vertébrés fossiles des dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris* 11, 16–20.
- Filhol, H., 1877. Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Annales des Sciences Géologiques* 8, 1–340.
- Filhol, H., 1880. Découverte de mammifères nouveaux dans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 91, 344–346.
- Filhol, H., 1881. Description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce de carnassier fossile. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris* 9, 19–21.
- Filhol, H., 1888. Caractères de la face du *Machairodus bidentatus*. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris* 12, 129–134.
- Filhol, H., 1889. Description d'une tête du *Palaeoprionodon lamandini*. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris* 1, 115–118.
- Flower, W.H., 1869. On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the order Carnivora, and on the systematic position of Bassaris and other disputed forms. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 4–37.
- Flynn, J.J., 1996. Carnivoran phylogeny and rates of evolution: morphological, taxonomic, and molecular. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, pp. 542–581 (2).
- Flynn, J.J., Finarelli, J.A., Zehr, S., Hsu, J.W., Nedbal, M.A., 2005. Molecular Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the Impact of Increased Sampling on Resolving Enigmatic Relationships. *Systematic Biology* 54, 317–337.
- Flynn, J.J., Neff, N.A., Tedford, R.H., 1988. Phylogeny of the Carnivora. In: Benton, M.J. (Ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Clarendon, Oxford, pp. 73–115 (2).
- Geffen, E., Mercure, A., Girman, D.J., MacDonald, D.W., Wayne, R.K., 1992. Phylogenetic relationships of the fox-like canids mitochondrial DNA restriction fragment, site and cytochrome b sequence analyses. *Journal of Zoology* 228, 27–39.
- Hunt, R.M., 1974. The Auditory Bulla in Carnivora: an Anatomical Basis for Reappraisal of Carnivore Evolution. *Journal of Morphology* 143, 21–76.
- Hunt, R.M., 1977. Basicranial anatomy of *Cynelos Jourdan* (Mammalia: Carnivora), an aquitanian Amphicyonid from the Allier Basin, France. *Journal of Paleontology* 51, 826–843.
- Hunt, R.M., 1987. Evolution of the aeluroid Carnivora; significance of auditory structure in the nimravid cat *Dinictis*. *American Museum Novitates* 2886, 1–74.
- Hunt, R.M., 1989. Evolution of the Aeluroid Carnivora: significance of the ventral promontorial process of the petrosal, and the origin of basicranial patterns in the living families. *American Museum Novitates* 2930, 1–32.
- Hunt, R.M., 2001. Basicranial anatomy of the living lingsangs *Prionodon* and *Poiana* (Mammalia, Carnivora, Viverridae), with comments on the early evolution of Aeluroid Carnivorans. *American Museum Novitates* 3330, 1–24.

- Lange, B., 1970. *Mustelictis piveteaui*, Mustélicidé nouveau des Phosphorites du Quercy. Annales de Paléontologie 56, 3–16.
- Laurent, G., 1987. Paléontologie et évolution en France de 1800 à 1860. Une histoire des idées de Cuvier et Lamarck à Darwin. Comité des travaux historiques et scientifiques Mémoires de la section d'Histoire des Sciences et des Techniques 4, 1–553.
- Lavocat, R., 1952. Sur les affinités de quelques carnassiers de l'Oligocène d'Europe, notamment du genre *Plesictis* Pomel et du genre *Proailurus* Filhol. Mammalia 16, 62–72.
- Remy, J.A., Crochet, J.Y., Sigé, B., Sudre, J., de Bonis, L., Vianey-Liaud, M., Godinot, M., Hartenberger, J.L., Lange-Badré, B., Comte, B., 1987. Biochronologie des Phosphorites du Quercy : Mise à jour des listes faunistiques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen 10, 169–188.
- Schlosser, M., 1888–1891. Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen aussereuropäischen Verwandten. Beiträge zur Paläontologie Österreich Ungarns und des Orients, 1888: I. Theil 6, 1–224; 1889: II. Theil 7, 1–162; 1891: III. Theil (Schluss) 8, 1–106.
- Schlosser, M., 1899. Ueber die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs. Palaeontographica A 46, 95–148.
- Semenov, Y.A., 1996. Auditory bulla structure and relationships of the family Hyaenidae. Acta Zoologica Cracoviensia 39, 473–476.
- Teilhard de Chardin, P., 1914–1915. Les carnassiers des Phosphorites du Quercy. Annales de Paléontologie 9, 101–192 (1914).
- Veron, G., Catzeflis, F., 1993. Phylogenetic relationships of the endemic Malagasy Carnivore *Cryptoprocta ferox* (Aeluroidea): DNA/DNA hybridization experiments. Journal of Mammalian Evolution 1, 169–185.
- Veron, G., Heard, S., 2000. Molecular systematics of the Asiatic Viverridae (Carnivora) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence analysis. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 38, 209–217.
- Wesley-Hunt, G.D., Flynn, J.J., 2005. Phylogeny of the Carnivora: basal relationships among the Carnivoramorphan, and assessment of the position of “Miacoidea” relative to Carnivora. Journal of Systematic Palaeontology 3, 1–28.
- Wolsan, M., Lange-Badré, B., 1996. An arctomorph carnivoran skull from the Phosphorites du Quercy and the origin of procyonids. Acta Palaeontologica Polonica 41, 277–298.
- Wolsan, M., Mödden, C., 2000. External brain morphology of the late Oligocene musteloid carnivoran. Acta Palaeontologica Polonica 45, 301–310.
- Wozencraft, W.C., 1989. The phylogeny of the recent Carnivora. In: Gittleman, J.L. (Ed.), Carnivore behavior, ecology and evolution. Cornell University Press, Ithaca, pp. 569–591 (18).
- Wyss, A.R., Flynn, J.J., 1993. A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. In: Szalay, F.S., Novacek, M. J., McKenna, M. (Eds.), Mammal Phylogeny. Placentals. Springer Verlag, New York, pp. 32–52 (4).
- von Zittel, K.A., 1911. Grundzüge des Paläontologie (Paläozoologie). II Abteilung: Vertebrata. Verlag von R. Oldenbourg, München und Berlin (1–598).