

Des chambres de pupation de Dermestidae (Insecta : Coleoptera) sur un os de mammifère tertiaire (phosphorites du Quercy) : implications taphonomiques et paléoenvironnementales

Dermestidae (Insecta: Coleoptera) pupal chambers from a Tertiary mammal bone (phosphorites of Quercy): taphonomic and palaeoenvironmental implications

Frédéric Laudet ^{a,*}, Pierre-Olivier Antoine ^b

^a Unité toulousaine d'archéologie et d'histoire, université de Toulouse-le-Mirail, 5, allées Antonio-Machado 31058 Toulouse cedex 1, France

^b Laboratoire des mécanismes de transfert en géologie, UMR 5563 du CNRS, université Toulouse-III, Institut des sciences de la terre, 14, avenue E. Belin 31400 Toulouse, France

Reçu le 3 septembre 2002 ; accepté le 8 avril 2003

Disponible sur internet le 11 mai 2004

Résumé

Les larves de certains Dermestidae (Coleoptera) sont capables de perforer les os d'une charogne pour former leur chambre de pupation. De telles cavités ont été identifiées sur un unciforme de rhinocérotidé (*Mesaceraetherium* sp.) de l'Oligocène supérieur–Miocène basal des phosphorites du Quercy (SW France). Elles traduisent la présence de dermestidés parmi l'entomofaune des phosphorites et affirment l'existence d'au moins un épisode paléoclimatique marqué par des saisons sèches durant cette période, considérée comme globalement humide. Ces ichnofossiles sont les plus anciens reconnus sur un reste osseux de mammifère.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The larvae of some species of Dermestidae (Coleoptera) are able to bore the bones of a carrion for pupation. Several pupal chambers have been observed on an unciform belonging to a fossil rhinocerotid (*Mesaceraetherium* sp.) from the late Oligocene/earliest Miocene of the phosphorites of Quercy (SW France). Such an unusual observation demonstrates the occurrence of dermestids in the entomofauna of the phosphorites of Quercy, and suggests at least the existence of paleoclimatic episodes with dry seasons, during a period usually considered as a relatively humid one. This is the earliest occurrence of such ichnofossils on a fossil mammal bone.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Dermestidae ; Chambres de pupation ; Taphonomie ; Oligocène supérieur–Miocène basal ; Rhinocerotidae ; Quercy

Keywords: Dermestidae; Pupaion chambers; Taphonomy; Late Oligocene–earliest Miocene; Rhinocerotidae; Quercy

1. Introduction

Certaines larves de coléoptères, au moment de la mue nymphale, sont capables de perforer les os d'un cadavre en décomposition pour s'y installer en attendant la métamor-

phose. Ces chambres de pupation ont la forme de petites cavités ovoïdes ou elliptiques très caractéristiques, lesquelles apparaissent clairement à la surface des os une fois ces derniers décharnés (Martin et West, 1995). Dans le registre fossile, ces modifications font partie des rares ichnofossiles soulignant les interactions entre les vertébrés et les insectes. Elles ont été décrites sur les restes de dinosaures jurassiques (Hasiotis et al., 1999) et créacés (Rogers, 1992 ; Roberts et

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : fred.laudet@voila.fr (F. Laudet).

Rogers, 1997 ; Paik, 2000), mais les plus anciennes signalées pour les mammifères remontaient jusqu'à présent au Miocène (Tobien, 1965). Dans tous les cas, on les attribue à l'action des Dermestidae, et en particulier ceux du genre *Dermestes*. Aussi, la présence de ces chambres de pupation sur les os d'un assemblage fossile constitue-t-elle une source importante d'informations d'ordres taphonomique et paléoenvironnemental. En effet, pour qu'un cadavre puisse accueillir les pupes des dermestes actuels, les muscles et la peau doivent être maintenus desséchés autour de l'os frais durant toute la période du cycle – soit 5 à 15 semaines (45 jours en moyenne), cette durée variant en fonction de la température – et demeurer en surface sous une température supérieure à 10 °C (Martin et West, 1995 ; Kulshrestah et Satpathy, 2001).

L'étude taphonomique de matériel fossile provenant de différents gisements des phosphorites du Quercy a conduit l'un de nous (F.L.) à observer les restes des mammifères quercinois des nouvelles et anciennes collections préservées au laboratoire de Paléontologie de l'Université Montpellier-II (Laudet, 2000), ainsi qu'une partie des anciennes collections du Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris. Au total, sur plusieurs dizaines de milliers d'échantillons, une seule pièce provenant des anciennes collections montpelliéraines présente des modifications liées à l'activité de larves d'insectes. Nous en décrivons ici les caractéristiques avant de les mettre en relation avec l'histoire taphonomique de l'os-hôte.

2. Description

2.1. Identification du spécimen-hôte

Le fossile hôte (ACQ 5612) provient des anciennes collections du Quercy conservées au sein de l'Université de Montpellier-II. Aucune attribution stratigraphique ni localisation géographique n'est disponible, pas plus que d'autres éléments associés susceptibles d'apporter des informations taphonomiques. La patine de l'os est caractéristique de celle de la grande majorité des poches à phosphate du Quercy (argile rouge).

Il s'agit d'un unciforme droit complet d'ongulé périssodactyle (Figs. 1 et 2), dont le plan général d'organisation – notamment la tubérosité postérieure longue et de section subcirculaire – indique qu'il s'agit d'un rhinocerotidé. Plus précisément, la facette latéro-distale pour le cinquième métacarpien est très peu oblique par rapport à l'horizontale, en vue antérieure. Une telle orientation, observée chez les tapiroïdes et la plupart des rhinocerotidés fossiles, caractérise des cératomorphes dotés d'une main tétradactyle (Antoine, 2002). Au sein des rhinocerotidés, les formes tétradactyles constituent un ensemble paraphylétique dont l'extension stratigraphique en Europe est restreinte à l'Oligocène–Miocène (Antoine et al., 2003).

Les dimensions du spécimen ACQ 5612 (Hauteur : 58 mm ; Diamètre Transversal antérieur : 55 mm ; Diamètre Antéro-Postérieur maximal : 72 mm ; Diamètre Antéro-Proximal anatomique : 65 mm ; Hauteur de la tubérosité postérieure : 18,5 mm ; Diamètre Transversal de la tubérosité postérieure : 25 mm) correspondent à un rhinocéros de taille moyenne, comparable à celle du rhinocéros de Sumatra actuel (Guérin, 1980 : 105, tabl. 17). Les proportions en sont toutefois plus graciles, et conformes à celles observées chez les acérathères de l'espèce *Mesaceratherium pauliacense* (Richard, 1937), dont l'unciforme est décrit et figuré par Bonis (1973 : 142, Fig. 37). Il en est de même pour les structures anatomiques du spécimen : les facettes articulaires pour le cinquième métacarpien et le pyramidal sont très éloignées l'une de l'autre (environ 15 mm) ; la face antérieure est dépourvue d'insertion saillante pour le *M. extensor carpalis*, ce qui exclut l'appartenance à un téléocératiné (Antoine, 2002) ; en vue antérieure, le bord proximal forme un angle dièdre de l'ordre de 100° et la limite entre la facette articulaire pour le semi-lunaire (concavo-convexe) et celle pour le pyramidal (plan-convexe) est mousse ; la facette pour le magnum, effilée et très longue antéro-postérieurement, atteint l'extrémité postérieure de la facette pour le semi-lunaire ; les facettes distales (pour les métacarpiens) sont plus ou moins nettement délimitées ; la tubérosité postérieure est déprimée dans sa partie antéro-proximale par une coulisse tendineuse. Son extrémité caudale est conique et légèrement aplatie dorso-ventralement.

Le genre *Mesaceratherium* Heissig, 1969 est connu à l'Oligocène supérieur et au Miocène basal en Europe (Heissig, 1969 ; Bonis, 1973 ; Bruijn et al., 1992 ; Biochrom'97). L'espèce type en est *M. pauliacense* (Richard, 1937), définie à Paulhiac, gisement type de la MN 1 (Miocène basal ; Bonis, 1973 ; Bruijn et al., 1992). Une autre espèce, *M. gaimersheimense* Heissig, 1969, a été établie à partir de restes mandibulaires et dentaires provenant de l'Oligocène supérieur d'Allemagne (Gaimersheim ; MP 27-28 ; Uhlig, 1999) et de Suisse (Küttingen ; MP 29-30 ; Biochrom'97). Heissig (1969) a également rapproché de ce taxon des dents isolées originaires de gisements français proches de la limite Oligocène–Miocène (Auzon, Saint-Gérard-le-Puy). Enfin, cet auteur attribue à *M. aff. gaimersheimense* une P2 et une P4 provenant de Caylus, Quercy, Oligocène (Heissig, 1969 : 107), c'est-à-dire manifestation des phosphorites. Aucun élément du squelette appendiculaire de ce taxon n'a en revanche jamais été décrit ni figuré. Toutefois, la plupart des auteurs, parmi lesquels Bonis (1973), s'accordent à mettre en synonymie les deux espèces, *M. gaimersheimense* Heissig, 1969 devenant un synonyme récent de *Mesaceratherium pauliacense* (Richard, 1937). Quoi qu'il en soit, l'extension stratigraphique du genre est restreinte à la partie sommitale de l'Oligocène supérieur (MP 27-30) et à la partie basale du Miocène inférieur (MN 1).

Par conséquent, l'unciforme ACQ 5612, que nous rapportons à *Mesaceratherium* sp., provient de l'Oligocène supérieur ou du Miocène basal (MP 27-MN 1, c'est-à-dire envi-

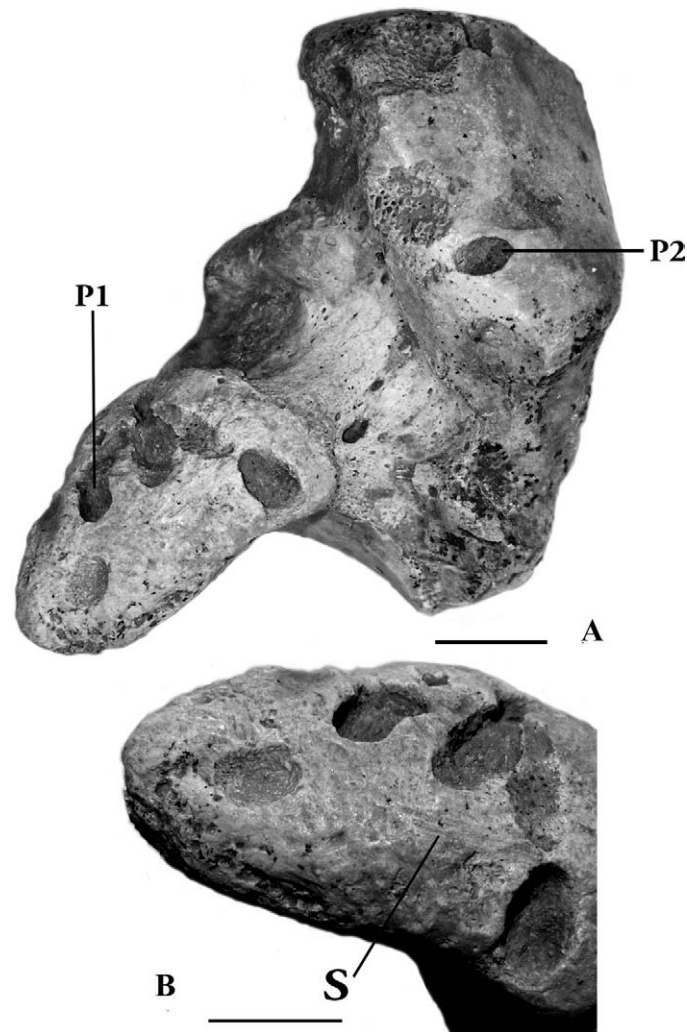


Fig. 1. Vue latérale droite de l'unciforme de *Mesaceratherium* (phosphorites du Quercy, ACQ 5612, laboratoire de Paléontologie de Montpellier). A : vue générale ($\times 1,5$). B : agrandissement de la tubérosité ($\times 1,9$). P1 et P2 : cavités pupaires (voir texte). Échelle : 1 cm.

Fig. 1. Lateral view (right) of the unciform from *Mesaceratherium* (phosphorites of Quercy, ACQ 5612, laboratoire de Paléontologie de Montpellier). A: general view ($\times 1,5$). B: enlargement of the tuberosity ($\times 1,9$). P1 and P2: pupal chambers (see main text). Scale: 1 cm.

ron 27 à 22,5 Ma). Si aucun gisement agénien (MN 1-2) n'a été découvert dans les phosphorites du Quercy à ce jour, leur présence hypothétique ne peut cependant être exclue, d'autant que la faune de vertébrés de Crémat (MN 3 ; Sigé et al., 1991) indique une réactivation intermittente des réseaux karstiques dans le Quercy. Des phénomènes similaires et contemporains ont d'ailleurs été observés dans le reste du bassin d'Aquitaine (F. Duranthon, com. pers. 2002).

2.2. Identification des indices taphonomiques (cavités pupaires et autres)

Au total, 18 perforations ont été identifiées sur l'unciforme ACQ 5612 : ce sont des empreintes elliptiques, régulières, d'une profondeur variable, réparties sur toute la surface de l'os exceptée sa face antérieure (Figs. 1 et 2). Leurs dimensions sont d'ordre millimétrique.

Les empreintes de plus grande taille (6 mm de long pour 2 mm de large : $n = 7$) dessinent un contour ovale : elles

correspondent à une installation de la larve tangentielle à la surface de l'os, préalablement creusé sur plus d'un millimètre de profondeur (Fig. 1(A) : P1). Elles sont réparties régulièrement sur la partie non abrasée de la tubérosité postérieure de l'os. Une autre cavité, de taille voisine, est remarquable, car elle s'enfonce tangentiellement dans la surface articulaire avec l'os pyramidal sur plusieurs millimètres (Fig. 1(A) : P2). De même, une cavité située sur la face distale (entre les facettes articulaires pour les quatrième et cinquième métacarpiens) forme un tunnel profond d'environ 4 mm et d'un diamètre de 2 mm. Cela implique une puppe bien ancrée perpendiculairement à la surface de l'os (Fig. 2(A) : P3).

Toutes les autres perforations ont une morphologie très variable quoique toujours plus discrète, qui vont d'une dépression circulaire à des empreintes légèrement elliptiques (Fig. 2(A) : P4). Parmi elles, deux forment une légère dépression dont la surface est très irrégulière. L'une montre également plusieurs incisions sur une grande partie de la bordure

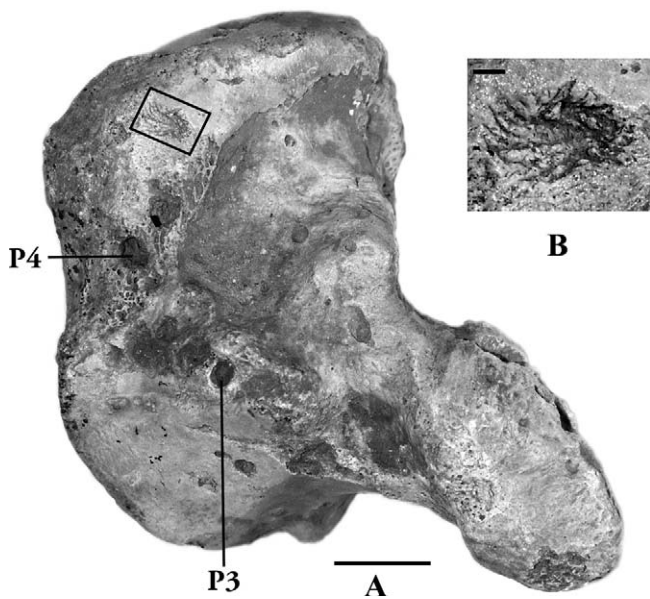


Fig. 2. Vue latérale gauche de l'unciforme de *Mesaceratherium* (phosphorites du Quercy, ACQ 5612, laboratoire de Paléontologie de Montpellier). A : vue générale (Échelle : 1 cm, $\times 1,3$). B : agrandissement de l'encadré 2A (échelle : 1 mm, $\times 4$), soulignant l'action probable des mandibules de dermestidés. P3 et P4 : cavités pupaires (voir texte).

Fig. 2. Lateral view (left) of the unciform from *Mesaceratherium* (phosphorites of Quercy, ACQ 5612, laboratoire de Paléontologie de Montpellier). A : general view (scale: 1 cm, $\times 1,3$). B : enlargement of the square in 2A (scale: 1 mm: $\times 4$), underlining the hypothetic action of dermestid mandibules. P3 and P4: pupal chambers (see main text).

interne (Fig. 2(B)), qui pourraient correspondre à l'action des puissantes mandibules des larves laissées par le creusement de leur future chambre.

Deux autres petites stries identiques (2 mm) et parallèles sur la facette articulaire avec l'os magnum pourraient être dues à des incisives de rongeur. Les traces de grignotage en général observées dans les gisements quercinois de la fin de l'Oligocène sont en effet assez différentes de celles laissées par l'action des autres charognards (Laudet et Fosse, 2001).

D'autres indices taphonomiques sont également visibles sur la surface de l'os, près des chambres situées sur la tubérosité (Fig. 2(B) : S), une surface rectangulaire de 8 \times 2 mm rassemble plusieurs fines stries sur toute sa longueur. Une trace similaire, près de la bordure d'une autre chambre, est composée de deux stries parallèles longues de 2 mm. Leur interprétation est délicate. Il pourrait s'agir d'une usure provoquée par un déplacement contre le sédiment (*trampling*) ou résultant de l'action des dermestidés et/ou d'autres insectes cadavériques (Roberts et Rogers, 1997).

Enfin, l'une des surfaces latérales de la tubérosité apparaît très émoussée (Fig. 2(B)). Une légère dépression située à cet endroit pourrait correspondre à une chambre abrasée, ce qui révèle une phase de réélaboration de l'os postérieurs à la disparition des chairs et à l'infestation par les larves de dermestés.

3. Discussion

3.1. Sur la présence de dermestidés ostéophages dans les phosphorites du Quercy

Les gisements karstiques des phosphorites du Quercy sont surtout connus pour avoir livré de riches assemblages de vertébrés essentiellement d'âges éocène et oligocène (Sigé et al., 1991; Legendre et al., 1997). De nombreux restes d'invertébrés fossiles (gastéropodes et insectes) ont été également signalés dès la découverte des poches à phosphate (Filhol, 1877). Les nouvelles récoltes, effectuées depuis le milieu des années 1960, n'ont donné que peu de spécimens complémentaires : seul l'assemblage de mammifères de Sindou D (Éocène supérieur, MP 19) a permis l'exhumation de plusieurs centaines de restes fossiles d'insectes (Crochet, 1980 : p. 231). Dans une moindre mesure, ceux de Gousnat (Éocène supérieur, MP 18) et de Mas de Pauffié (Oligocène supérieur, MP 26 ; BiochroM'97) ont également livré des éléments d'entomofaune en quantité significative (F. L. obs. pers.).

La présence de formes cadavériques parmi l'entomofaune des phosphorites a été soulignée très tôt (Thévenin, 1903). Il faut cependant attendre 1944 pour que soient identifiés précisément les pupes et les exosquelettes de plusieurs espèces de coléoptères (Handschin, 1944). Si les dermestidés ont été décrits dans l'Oligocène d'Allemagne (Handlirsch, 1908), la famille était à ce jour absente des assemblages quercinois (les restes des nouvelles collections attendent toutefois une étude). Les chambres de pupation ici décrites affirment donc pour la première fois – de manière implicite – la présence de cette famille de coléoptères dans le Tertiaire moyen de France.

Les dimensions des chambres de pupation indiquent que les nymphes atteignaient environ 5 mm de long pour un peu moins de 2 mm de diamètre : elles apparaissent donc sensiblement égales en termes de dimensions aux formes modernes et fossiles déjà observées (Martin et West, 1995). Mais, contrairement à ces dernières, plus de la moitié des perforations offrent des morphologies de dimensions variables : la position relative des insectes par rapport à la surface de l'os suivant une direction plus ou moins tangentielle à sa surface, voire des tentatives avortées, expliquent sans doute une telle variété.

3.2. Implications taphonomiques et paléoenvironnementales

La présence et la répartition des cavités pupaires et d'autres indices taphonomiques (stries, abrasions) fournit de précieux indices en ce qui concerne l'histoire post-mortem du spécimen et ses conditions de dépôt.

Selon Martin et West (1995), l'animal doit atteindre un stage de décomposition acquis au bout d'une quinzaine de jours après la mort pour être infesté par les dermestidés et

leurs larves ; des travaux en médecine légale estiment toutefois ces invasions possibles au bout de trois à six mois (Anderson et Vanlaerhoven, 1996 ; Kulshrestah et Satpathy, 2001). La distribution des cavités pupaires sur la pièce du Quercy confirme une connexion encore relative des os du poignet du rhinocéros hôte : les perforations présentes sur les facettes d'articulation sont plutôt restreintes aux marges interarticulaires, tandis que les chambres les plus élaborées se concentrent sur la tubérosité postérieure, laquelle n'entre en contact avec aucun os. L'absence de traces sur la face antérieure de l'unciforme laisse à penser que la patte avant reposait probablement sur cette face sur le sol. Cette posture, peu naturelle, implique selon toute vraisemblance que le corps – ou tout du moins une partie du corps – de l'animal-hôte a été déplacée un minimum après la mort avant son infestation par les coléoptères. On ne peut invoquer des raisons thermiques pour écarter cette hypothèse : pour qu'une carcasse puisse accueillir les dermestidés actuels, les températures doivent être constamment élevées durant plusieurs semaines. Il est largement admis que les températures relevées dans les milieux karstiques actuels sont très stables et correspondent globalement – du moins près de la surface – à la température moyenne annuelle des alentours. Par analogie, il suffit que cette dernière ait été supérieure à 10° C à l'époque pour que l'infestation d'une carcasse fût possible, ce qui est en outre compatible avec les courbes de paléotempératures proposées par Miller et Fairbanks (1985). Néanmoins, les milieux karstiques sont aussi généralement caractérisés par une forte humidité, du moins lorsqu'ils sont actifs. Par là-même, une momification au sein d'un tel environnement demeure exceptionnelle ; elle est alors conditionnée par un contexte géologique et géomorphologique particulier, tels la présence d'une couverture sédimentaire imperméable et une aération constante (Codrea et Fratila, 1997). Ces formations imperméables sont rares au sein des séries sédimentaires jurassiques où les phosphorites ont pris naissance (Renault et al., 1992). Enfin, même si le mode de vie des dermestés fossiles ne nous est pas accessible, la pullulation des formes actuelles dans les conduits karstiques est seulement mentionnée en association avec des colonies de chauve-souris, les insectes se nourrissant du guano (et parfois, des individus) que ces dernières abandonnent en quantité (Tuttle, 1994). Aussi, le dépôt en surface – éventuellement près de l'entrée d'une grotte – de la carcasse retournée par un prédateur ou un charognard, suivi de sa colonisation par les insectes, nous apparaît-il comme le scénario le plus plausible. L'aspect émoussé de la tubérosité et l'abrasion d'une chambre de pupation suggèrent en outre que l'os-hôte a subi un (ou plusieurs) transport(s) – par des eaux de ruissellement – postérieurs à l'infestation, et avant son enfouissement définitif dans le karst. Peut-être même ce transport vers le karst a-t-il mis fin à cette infestation, ce qui pourrait expliquer la préservation de l'unciforme à l'état fossile et dans son intégrité.

En Europe occidentale, des conditions paléoenvironnementales marquées par l'existence de saisons sèches durables, nécessaires à une colonisation par les dermestidés,

paraissent avoir été atteintes à partir de l'Oligocène inférieur jusqu'au début de l'Oligocène supérieur (Gorin, 1975 ; Legendre, 1989 ; Vianey-Liaud, 1991). Les données paléoenvironnementales et paléoclimatiques de la fin de l'Oligocène et du début du Miocène sont plus rares et lacunaires du fait de la faible représentation de cette période en termes de flores, et surtout, de faunes (Biochrom'97). Néanmoins, le climat dès la fin de l'Oligocène (MP 28) est plutôt considéré comme relativement humide (Legendre, 1989). L'existence – épisodique ou non – de saisons sèches dans un environnement globalement humide n'est donc pas à exclure au vu de nos observations. Des conclusions similaires ont été ainsi émises après l'étude de la riche paléoflore et des paléosols finio-oligocènes de Tagebau Bockwitz, dans l'Est de Allemagne (Gastaldo et al., 1998).

Par ailleurs, l'action destructrice des dermestés peut aussi être évoquée pour expliquer la faible représentation des restes de grands vertébrés caractéristiques des périodes les plus arides de l'Oligocène, comme cela a déjà été avancé par Paik (2000) pour les dinosaures créacés de Corée. Toutefois, cette pauvreté est surtout interprétée comme étant un biais dû au rôle prépondérant des prédateurs et du transport vers les gouffres, à l'origine de nombreux gisements (Laudet, 2000). Aussi, la rareté des chambres de pupation conservées au sein des collections paléontologiques n'est pas pour autant surprenante : Martin et West (1995) mentionnent un seul os affecté sur 30 000 restes de grands mammifères du site karstique de la *Natural Trap Cave* (Wyoming). L'alternative est en effet la suivante :

- les coléoptères infestent une carcasse desséchée déposée en surface, auquel cas ils favorisent et accélèrent la destruction de l'os, qui n'atteindra jamais l'état fossile ;
- après la mort de l'animal, les os sont rapidement transportés au sein des gouffres, puis enfouis dans le sédiment. Ils sont ainsi soustraits à l'action des dermestés.
- Si les phénomènes naturels observés – infestation post-mortem d'un hôte par des nécrophages, transport, dépôt et fossilisation – sont plus ou moins fréquents indépendamment les uns des autres, leur conjonction demeure quant à elle exceptionnelle.

4. Conclusion

La présence d'ichnofossiles relatifs à l'action des insectes est rare dans le registre fossile mammalien. Les empreintes de larves de coléoptères dermestidés relevées sur un unciforme de rhinocerotidé fossile impliquent l'existence d'un climat contrasté avec une saison sèche. L'attribution taxinomique de cet unciforme au genre *Mesaceraetherium*, exclusivement connu de la fin de l'Oligocène supérieur au Miocène basal (MP 27-MN 1), affirme la présence au moins épisodique de telles conditions climatiques pendant l'intervalle considéré, alors que les données paléontologiques des gisements d'Europe occidentales reflètent des conditions plutôt humides.

Enfin, les chambres de pupation ici décrites constituent l'un des rares exemples connus des phosphorites relatifs à un processus taphonomique d'origine biologique intervenant en surface, peu après la mort d'un grand mammifère.

Remerciements

Les auteurs remercient André Nel et Christiane Denys pour leurs commentaires et leurs suggestions. Pascal Tassy a permis l'accès aux anciennes collections des phosphorites du Quercy du MNHN à Paris, et une partie de ce travail a été effectuée au cours d'une thèse (F. Laudet) et d'un séjour postdoctoral (P.-O. Antoine) réalisés à l'Université Montpellier-II (Laboratoire de Paléontologie).

Références

- Anderson, G.S., Vanlaerhoven, S.L., 1996. Initial studies on insect succession on carrion in southwestern British Columbia. *Journal of Forensic Science* 41, 617–625.
- Antoine, P.-O., 2002. Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 188, 1–359.
- Antoine, P.-O., Duranthon, F., Welcomme, J.-L. sous presse. *Alicornops* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan) : implications phylogénétiques. *Geodiversitas*, Paris 25, 575–603.
- Biochrom'97 (collectif), 1997. Synthèses et tableaux de corrélations. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études. Institut de Montpellier*, pp. 769–805.
- Bonis, L., de, 1973. Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs – Carnivores – Périssodactyles, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 28.
- Brujin, H., de Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P., Morales, J., 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals. *Reisenburg 1990. Newsletters on Stratigraphy* 26, 65–118.
- Codrea, V., Fratila, G., 1997. Un cas peu commun de conservation de certains tétrapodes dans le système karstique Cerbului (Roumanie). *Proceedings of the 12th International Congress of Speleology, Switzerland*. In: Janin, P.-Y. (Ed.), 3, pp. 179–180.
- Crochet, J.-Y., 1980. Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe. *Singer-Polignac*, Paris.
- Filhol, H., 1877. Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement sur les mammifères. *Annales des Sciences Géologiques de Paris* 8, 1–340.
- Gastaldo, R.A., Riegel, W., Püttmann, W., Linnemann, U.G., Zetter, R., 1998. A multidisciplinary approach to reconstruct the Late Oligocene vegetation in Central Europe. *Review of Paleobotany and Palynology* 101, 71–94.
- Gorin, G., 1975. Étude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la Grande Limagne (Massif Central). *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* (2), 147–181 1975.
- Guérin, C., 1980. Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents du Laboratoire de Géologie de l'Université de Lyon, Sciences de la Terre* 79, 1–1184.
- Handlirsch, A., 1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. *Eingelmann*, Leipzig.
- Handschin, E., 1944. Insekten aus den Phosphoriten des Quercy. *Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen* 64, 1–23.
- Hasiotis, S.T., Fiorillo, A.R., Laws, G.R., 1999. A preliminary report on borings in Jurassic dinosaur bones: Trace fossil evidence of beetle interactions with vertebrates. In: Gillette, D.D. (Ed.), *Vertebrate Fossils of Utah, Miscellaneous Publication* 99, pp. 193–200.
- Heissig, K., 1969. Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge* 138, pp. 1–133.
- Kulshrestah, P., Satpathy, D.K., 2001. Use of beetles in forensic entomology. *Forensic Science International* 120, 15–17.
- Laudet, F., 2000. Caractérisation taphonomique des gisements oligocènes karstiques à petits vertébrés fossiles des phosphorites du Quercy. *Université de Montpellier-II (inédite)* Thèse.
- Laudet, F., Fosse, P., 2001. Un assemblage d'os grignotés au Paléogène (Oligocène supérieur, phosphorites du Quercy). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 333, 195–200.
- Legendre, S., 1989. Les communautés des mammifères du Paléogène (Éocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 16, 1–110.
- Legendre, S., Sigé, B., Astruc, J.-G., Crochet, J.-Y., Denys, C., Godinot, M., et al., 1997. Les phosphorites du Quercy : 30 ans de recherche. *Bilan et perspective. Geobios M.S.* 20, 331–345.
- Martin, L.D., West, D.L., 1995. The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 113, 303–310.
- Miller, K.S., Fairbanks, R.G., 1985. Cainozoic $\delta^{18}\text{O}$ record of climate and sea level. *South African Journal of Sciences* 81, 248–249.
- Paik, I.S., 2000. Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157, 213–225.
- Renault, P., Simon-Coinçon, R., Astruc, J.-G., 1992. Problèmes des causes du Quercy. Karst et évolutions climatiques. *Presses universitaires de Bordeaux*, pp. 469–496.
- Richard, M., 1937. Une nouvelle espèce de rhinocéridé aquitainien : *Diacatherium pauliacensis*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 71, 165–170.
- Roberts, E.M., Rogers, R.R., 1997. Insect modification of dinosaur bones from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (suppl), 71 (abstract).
- Rogers, R.R., 1992. Non-marine borings in dinosaur bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, northwestern Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12, 528–531.
- Sigé, B., Aguilar, J.-P., Marandat, B., Astruc, J.-G., 1991. Extension au Miocène inférieur des remplissages phosphatés du Quercy. La faune de vertébrés de Crémat (Lot, France). *Geobios* 24, 497–502.
- Thévenin, A., 1903. Étude géologique de la bordure sud-ouest du Massif central. *Bulletin de Service de la Carte Géologique de France* 95, 353–382.
- Tobien, H., 1965. Insekten-Frassspuren an tertiären und pleistozänen Säugetier-Knochen. *Senckenbergen Lethaia* 46, 441–451.
- Tuttle, M.D., 1994. The lives of Mexican free-tailed bats. *Bats Magazine* 12, 6–14.
- Uhlig, U., 1999. Die Rhinoceroidea (Mammalia) aus der unteroligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 bei Treuchtlingen in Bayern. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge* 170, pp. 1–254.
- Vianey-Liaud, M., 1991. Les rongeurs de l'Éocène terminal et de l'Oligocène d'Europe comme indicateurs de leur environnement. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 85, 15–28.