

Photo: S. Legat.

Relevé d'une piste de mammifère dans la carrière de Viens.

NOUVELLES DÉCOUVERTES D'EMPREINTES DE PAS DE MAMMIFÈRES DANS L'OLIGOCÈNE DU PARC DU LUBERON

Loïc COSTEUR*, Christine BALME** & Stéphane LEGAL**

RÉSUMÉ:

Nous présentons de nouvelles découvertes d'empreintes de pas de mammifères réalisées ces dernières années dans les formations oligocènes du Parc naturel régional du Luberon. Au total, cinq nouveaux sites ont livré des empreintes et viennent compléter les trois sites déjà connus. Une nouvelle piste d'une quinzaine de mètres attribuable à un rhinocéros a également été dégagée dans la carrière d'argile de Viens sur une surface qui avait déjà livré des empreintes auparavant. Ces découvertes donnent des informations sur la faune de l'époque et permettent de poursuivre la réflexion engagée sur la classification des traces de vie des mammifères.

Mots-clés:

ichnologie, empreintes, paléontologie, Oligocène, mammifères, géologie.

ABSTRACT:

New discoveries of mammal footprints from Oligocene in the Park of Luberon.

Here we present new discoveries of mammal footprints from the Oligocene formations of the Natural Regional Park of Luberon. Five new sites yielded footprints and increase the ichnological record which was up to now limited to three published sites. A new 15 meters long trackway that can be ascribed to a rhinoceros was also discovered and excavated in the red clay quarry of the village of Viens. The surface where this trackway occurs was already known previously for another very nicely preserved rhinoceros trackway. These discoveries give information on the Oligocene faunas of the region and are a good opportunity to develop ideas and thinking on the classification of fossil mammal footprints.

Keywords:

ichnology, footprints, palaeontology, Oligocene, mammals, geology.

* Conservateur – Naturhistorisches Museum Basel, Augustinergasse 2, 4001 Basel, Suisse.

** Parc naturel régional du Luberon, 60 place Jean Jaurès, 84400 Apt, France.

INTRODUCTION

Les empreintes de pas de mammifères fossiles sont relativement rares dans le monde. Moins d'une centaine de sites est publiée à ce jour (Mustoe, 2002; McDonald *et al.*, 2007; Costeur *et al.*, 2009) ce qui est de très loin inférieur à ce que l'on connaît des empreintes de dinosaures par exemple. Depuis le début des années 1980, le Parc naturel régional du Luberon est un lieu important de l'étude des empreintes de mammifères fossiles. Jusqu'en 2009, 3 sites d'importance internationale situés à Saignon et Viens (Demathieu *et al.*, 1984; Balme, 2000; Costeur & Guérin, 2001; Costeur *et al.*, 2009) étaient connus et publiés dans la région et avaient permis de mieux comprendre la faune de grands mammifères qui vivent ici il y a environ 30 millions d'années au cours de l'Oligocène inférieur. De récentes découvertes, ainsi que deux autres localités connues mais pas encore publiées ni étudiées, augmentent considérablement le nombre de sites à empreintes de cette époque en Luberon et apportent de nouvelles informations quant à la répartition stratigraphique et géographique des empreintes dans la région. Plusieurs nouveaux sites viennent enrichir les enregistrements précédents et de nouvelles empreintes découvertes dans la carrière d'argile de Viens proposent une longue séquence de marche d'un animal apparenté aux rhinocéros. La région devient donc l'une des plus riches au monde par la densité de sites à empreintes de pas de mammifères fossiles témoignant d'un patrimoine géologique et paléontologique exceptionnel. Les empreintes viennent compléter l'enregistrement paléontologique des animaux terrestres qui ont vécu dans la région au Paléogène. La diversité des formes des empreintes présentées ici et connues dans le Luberon nous amène également à nous interroger sur la classification des empreintes de pas des mammifères. En effet, la prolifération des noms pour décrire les empreintes (voir encadré) semble en contradiction avec la grande variabilité des morphologies possibles à partir d'un même autopode (patte avant ou arrière) compte tenu des paramètres multiples qui affectent la formation d'une trace.

LOCALISATION ET GÉOLOGIE

Les sites à empreintes de pas de mammifères se répartissent sur le territoire du Parc naturel régional du Luberon, à l'Est d'Apt, dans les formations d'âge Oligocène; ils se concentrent près d'Apt, de Viens, entre Céreste et Manosque et non loin de Forcalquier (Fig. 1). On dénombre maintenant 8 sites ayant livré d'une à plusieurs centaines d'empreintes, leur position et leur nom sont détaillés sur la figure 1. La plupart des sites est d'âge Oligocène inférieur ou Rupélien tandis que le site des Hautes Plaines près de Forcalquier est d'âge Oligocène supérieur ou Chattien. La figure 2 indique la position stratigraphique des différents sites le long d'une coupe synthétique du bassin d'Apt d'après Lesueur (1991). On note que la plupart des sites se concentre dans les formations des Calcaires de La Fayette, Marnes de Pradengue et Calcaires de Campagne Calavon. Ces formations sont des sédiments lacustres à dominance calcaire et marneuse déposés sous un climat plutôt chaud et sec. Les sites à empreintes de mammifères témoignent des périodes d'émersion et renseignent donc sur l'étendue des zones lacustres au cours de l'Oligocène.

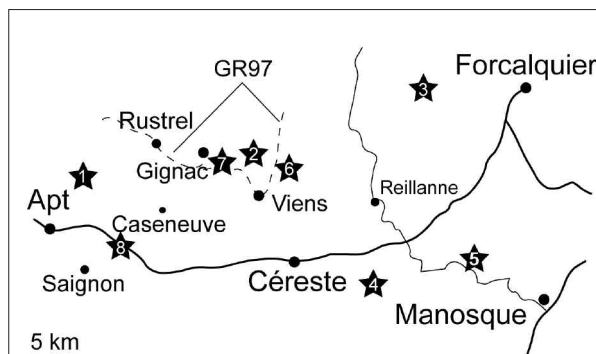
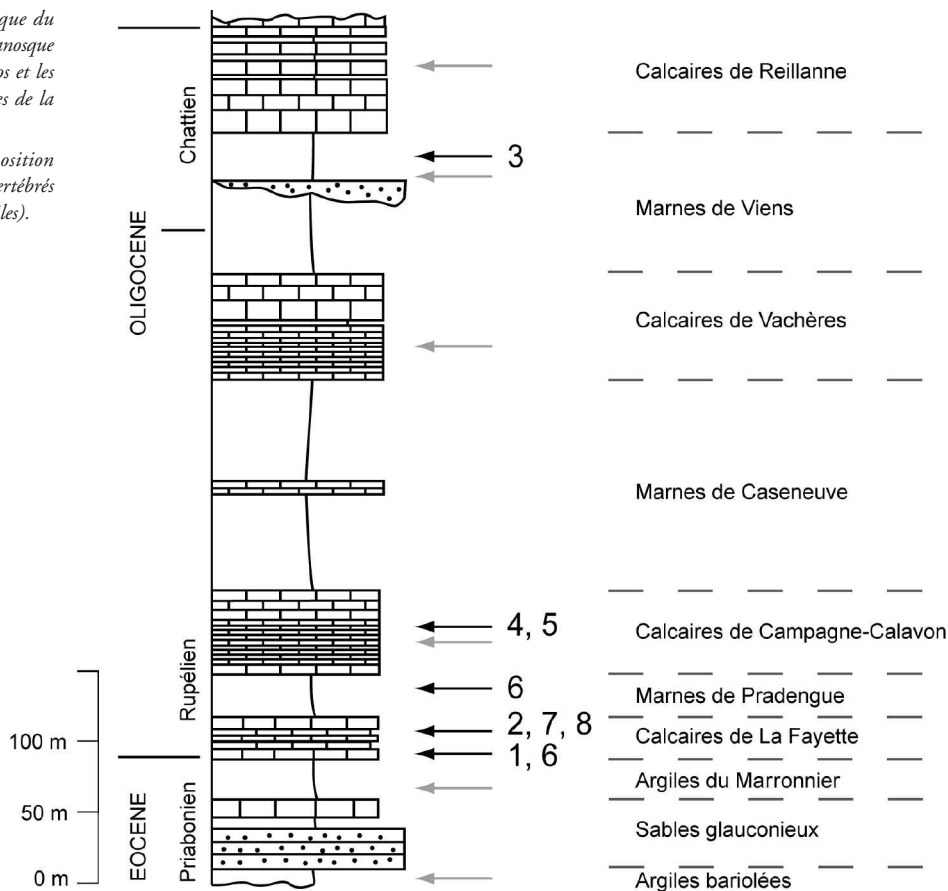


Fig. 1: situation géographique des 8 sites à empreintes de pas de mammifères du Parc naturel régional du Luberon. 1- Apt-Les Suaus, 2- La Jauberte, 3- Les Hautes Plaines, 4- Montjustin-Les Cayols, 5- Ravin de Coste Longue, 6- Carrière de Viens, 7- Gignac, 8- Saignon. Les sites 1 à 5 sont publiés ici pour la première fois; les sites 6, 7 et 8 ont été publiés par Bessonat *et al.* (1969), Demathieu *et al.* (1984), Costeur & Guérin (2001) et Costeur *et al.* (2009).

Fig. 2: contexte géologique synthétique du bassin oligocène d'Apt-Forcalquier-Manosque (d'après Lesueur, 1991). Les numéros et les flèches noires font références aux sites de la figure 1.

Les flèches grises marquent la position approximative des sites à fossiles de vertébrés (mammifères, oiseaux, poissons, reptiles).



La classification des traces de pas

L'étude des traces fossiles, l'ichnologie, et en particulier des traces de pas est une discipline à part entière de la paléontologie. À ce titre des classifications ont été créées pour tenter de mieux synthétiser les données fournies par les empreintes, aussi bien en termes d'affinités des taxons, de morphologies ou de biostratigraphie (datation relative). Les empreintes de pas de mammifères sont donc également classées dans divers taxons: ichno-ordres, ichno-familles, ichno-genres ou même ichno-espèces. L'attribution d'une trace à un taxon particulier est rendue compliquée par le processus de formation dynamique de la trace elle-même et par le substrat sur lequel cette trace est produite. Un sédiment chargé en eau ne réagira pas à une pression exercée par un autopode comme un sédiment sec, nous le voyons bien avec les exemples décrits dans cette étude. La morphologie et les caractères d'identification préservés sur une trace dépendent donc de nombreux facteurs externes à l'animal lui-même ainsi qu'à la dynamique de sa locomotion ou encore à ses propres stades de croissance. Il existe donc une extrême variabilité dans la morphologie d'une trace, variabilité qui ne reflète pas la morphologie de l'autopode lui-même (Marty *et al.*, 2009). Ces problèmes n'ont malheureusement pas souvent été pris en compte par les chercheurs et cela a conduit à une inflation de nouveaux noms pour décrire les traces fossiles (Ellenberger 1980; Casanovas-Cladellas & Santafe-Llopis, 1982; Demathieu *et al.*, 1984). En 1966, Vialov a développé une classification des traces de pas de mammifères fondée sur la classification des mammifères eux-mêmes. Il semble raisonnable d'utiliser cette classification simple et intuitive pour se référer aux traces qui souvent sont difficiles à rapprocher d'une espèce biologique en particulier. La classification de Vialov peut certainement être améliorée mais dans l'attente d'un travail complet en ce sens, il convient de rester conservatif. Tout comme pour certaines études récentes (Costeur *et al.*, 2009; Schulp *et al.*, 2011), nous proposons donc de continuer à utiliser cette classification et de ne pas multiplier les nouveaux taxons.

LES SITES À EMPREINTES: ICHNOLOGIE

Apt-Les Suaus (site 1, Fig. 1, 2 et 3)

Une empreinte a été découverte à la base des Calcaires de La Fayette, tout près d'Apt (Fig. 1 et 2). Sa préservation n'offre que peu de détails. Elle est faiblement imprimée mais deux traces de sabots sont nettement identifiables (Fig. 3). Elle est de forme arrondie et mesure environ 11,5 cm de long et 11,2 cm de large. Elle est entourée d'un léger bourrelet de boue créé par la pression de l'autopode sur le sédiment encore humide. C'est une empreinte de grande taille que l'on peut attribuer à l'ichnotaxon *Artiodactipedida* Vialov, 1966. L'animal auteur de cette trace ne peut être déterminé, il s'agit certainement d'un artiodactyle de taille relativement grande.

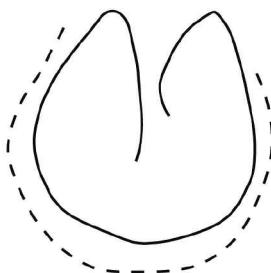
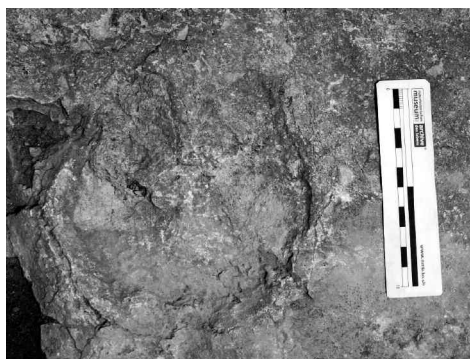
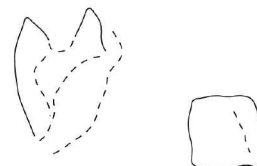


Fig. 3: site d'Apt-Les Suaus.

La photographie et le dessin interprétatif montrent la seule empreinte découverte sur ce site. Il s'agit très certainement d'une empreinte d'artiodactyle (mammifère ongulé).

Fig. 4: site de La Jauberte et deux des empreintes d'artiodactyles qui y ont été découvertes. L'empreinte de gauche a deux sabots et elle est partiellement recouverte de sédiment.



Les Hautes Plaines (site 3, Fig. 1, 2 et 5)

Le site des Hautes Plaines est situé à l'Ouest de Forcalquier sur la commune de Mane. Il est assez haut dans la stratigraphie, dans l'Oligocène moyen contrairement aux autres sites tous datés de l'Oligocène inférieur (Fig. 2). Il appartient à la formation des marnes de Viens qui passent latéralement aux calcaires et lignites de Sigonce. Les Hautes Plaines sont constituées d'une surface calcaire très grande de plusieurs centaines de mètres carrés, séparée en plusieurs dalles par des zones végétalisées. Plusieurs centaines d'empreintes sont préservées sur ce site parfois sous forme de pistes de plusieurs mètres de longueur facilement identifiables (Fig. 5). Des successions de 5 à 16 empreintes constituent ici une dizaine de pistes, il est plus difficile d'identifier des successions moins longues d'empreintes car

la densité importante des traces ne permet pas de déterminer de pistes. La préservation des empreintes n'est pas optimale et elles sont toutes représentées par des dépressions arrondies souvent assez grandes sans autres caractéristiques particulières; aucune trace de sabot n'a pu être relevée. Les paramètres mesurés sur les pistes identifiées (enjambées et pas obliques) les rapprochent des mesures connues sur les pistes de périssodactyles (Rhinocéros) de Gignac ou de Viens (Costeur *et al.*, 2009). En effet, on a pu mesurer des enjambées de 150 à 180 cm pour des pas obliques d'environ 85 cm en moyenne ce qui est légèrement supérieur à ce que l'on peut trouver en général à Viens ou Gignac pour les traces de rhinocéros (à l'exception d'une piste dans la carrière de Viens qui montre sensiblement les mêmes valeurs, Costeur & Guérin, 2001).

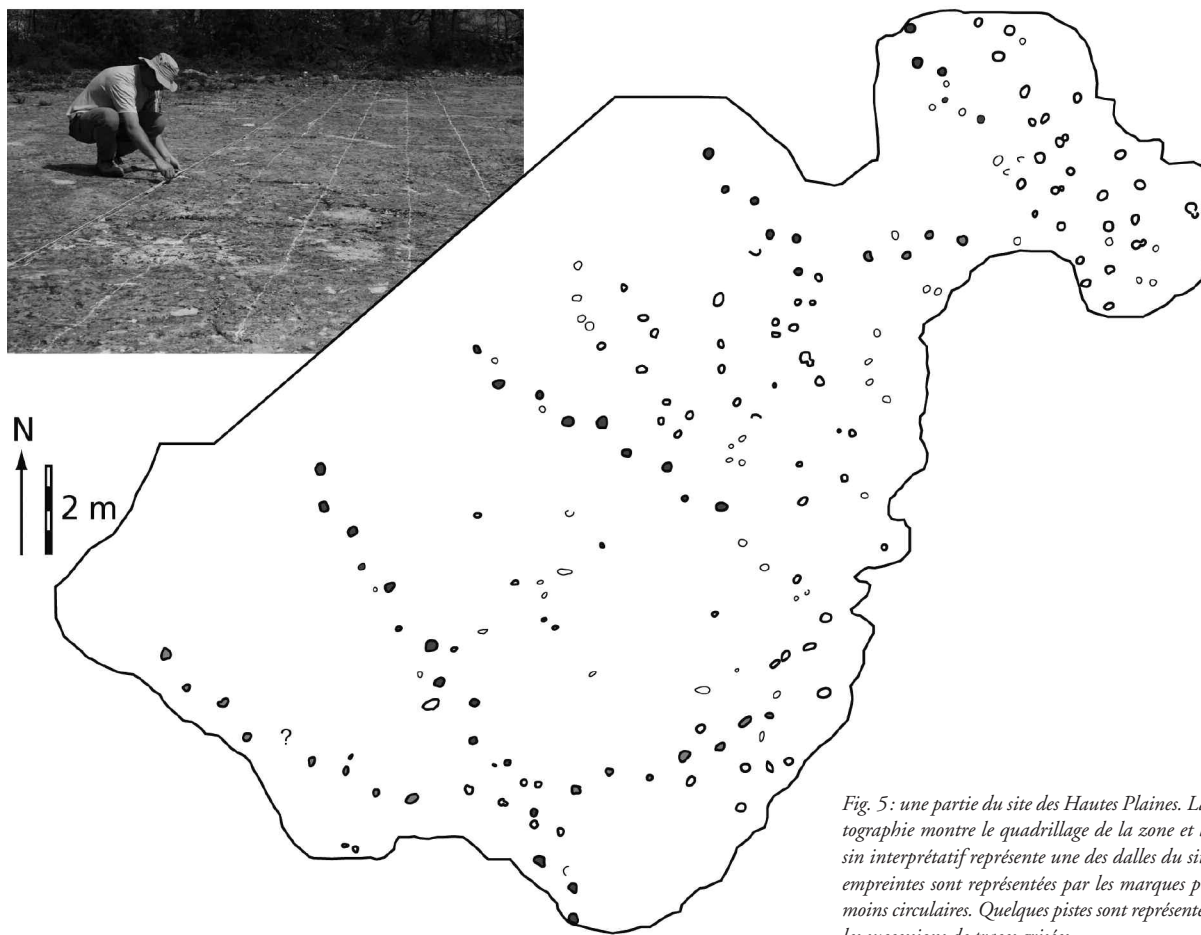


Fig. 5: une partie du site des Hautes Plaines. La photographie montre le quadrillage de la zone et le dessin interprétatif représente une des dalles du site. Les empreintes sont représentées par les marques plus ou moins circulaires. Quelques pistes sont représentées par les successions de traces grisées.

Monjustin-les Cayols (Site 4, Fig. 1 et 2)

Une petite dalle calcaire appartenant aux Calcaires de Campagne-Calavon (Fig. 1) a livré des structures arrondies à ovales peu diagnostiques mais qui semblent constituer des empreintes de pas. Une quinzaine de ces traces réparties sur la surface semblent donc indiquer un épisode d'émersion à cet endroit tout proche d'un des sites protégés de la réserve naturelle géologique du Luberon qui a livré des poissons dans la même formation. Une piste de quelques empreintes dont les mesures se rapprochent de celles des rhinocéros de Gignac et Viens (Costeur & Guérin, 2001 ; Costeur *et al.*, 2009) a pu également être mise en évidence. Cependant l'auteur de ces pistes ne peut pas être identifié.

Ravin de Coste Longue (Site 5, Fig. 1, 2 et 6)

Dans le ravin de Coste Longue non loin de Manosque affleure également une dalle de calcaire

dans la formation des Calcaires de Montfuron, équivalent latéral des Calcaires de Campagne-Calavon. Des traces toujours assez peu diagnostiques ont été découvertes. Quelques-unes de ces traces ont des formes caractéristiques qui permettent de les attribuer à des artiodactyles et donc à l'ichnotaxon *Artiodactipedula* Vialov, 1966 (Fig. 6). La dalle est parcourue par un réseau de fentes (Fig. 6) qui rappellent les fentes de dessiccation de grande taille formant des polygones. Ce type de structures peut se former lorsque qu'un sédiment humide se retrouve à l'émersion et s'assèche. C'est un argument supplémentaire qui atteste de l'émersion à cet endroit et qui confirme la possibilité d'y trouver des empreintes de pas. Cette dalle étant située dans un ravin, l'érosion actuelle sous l'effet de l'eau produit une assez mauvaise préservation des empreintes et une accentuation du relief négatif des fentes de dessiccation.

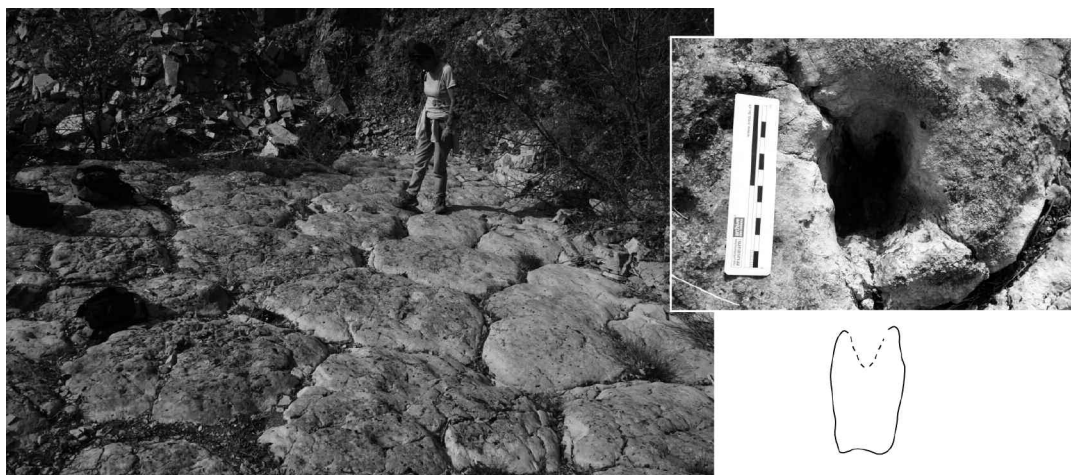


Fig. 6: site du Ravin de Coste Longue. La photographie de gauche montre une vue d'ensemble du site et des fentes qui jalonnent la surface. Ces fentes sont probablement des fentes de dessiccation (assèchement) du sédiment. La photographie de droite et le dessin interprétatif montrent l'empreinte d'un animal, certainement un artiodactyle.

Carrière de Viens (Site 6, Fig. 1, 2 et 7)

La carrière d'argile de Viens dans les formations des Calcaires de La Fayette (partie basale de la carrière) et des Marnes de Viens (partie supérieure) est connue par 3 niveaux qui ont livré des traces de perissodactyles (Costeur & Guérin, 2001 ; Costeur *et al.*, 2009). En 2010, quelques nouvelles empreintes sur le niveau le

plus bas laissaient penser qu'une piste pouvait être découverte. Des fouilles ont été entreprises pour dégager quelques mètres cubes de sédiment argileux et calcaire qui couvraient la dalle ciblée. Ces travaux ont permis de découvrir l'une des plus longues séquences de marche connue pour un rhinocéros fossile. En effet, une piste rectiligne d'une quinzaine de mètres de long

comprenant 19 empreintes a pu être mise au jour (Fig. 7). Cette piste affleure sur la même dalle qu'une autre piste plus courte publiée sous le nom de V1 dans Costeur *et al.* (2009). Cette dernière possède une direction NW alors que la nouvelle piste se dirige vers le Nord. La découverte d'une autre piste à quelques mètres de la première atteste du caractère prometteur de cette surface encore largement couverte par le sédiment et probablement préservée sur plusieurs centaines de mètres carrés.

Les 19 empreintes visibles sur cette piste sont assez faiblement imprimées, mais on peut reconnaître facilement les trois sabots des pattes d'un rhinocéros (Fig. 7), certaines empreintes montrent également une zone aplatie entre les sabots correspondant à la « plante du pied ». Une vingtième empreinte (la quinzième dans la série) est trop faiblement imprimée pour être reconnue. On ne distingue pas de couple main-pied comme sur la première piste décrite de cette dalle car le sédiment était déjà probablement trop sec au moment du passage de l'animal pour préserver beaucoup d'information. L'empreinte 6 est la seule empreinte sur laquelle une trace de la patte avant est visible, elle montre le sabot III (*sensu* Costeur *et al.*, 2009) de la patte avant droite. Les mesures de pas oblique et d'enjambée (*sensu* Leonradi, 1987 et Costeur *et al.*, 2009) sont remarquablement constantes avec des moyennes respectives de 83,6 cm (minimum 81 cm, maximum 88 cm) et 152,3 cm (minimum 148 cm, maximum 157 cm). Ces mesures sont sensiblement supérieures à celle mesurées sur l'autre piste déjà publiée de cette même dalle (i.e., 77 cm et 145 cm, respectivement) mais n'en diffèrent pas significativement. Les mesures prises sur les pistes de la dalle de Gignac, également publiées en 2009, sont du même ordre de grandeur que la piste V1 et donc très légèrement inférieures à celles de cette nouvelle piste.

D'un point de vue morphologique, ces nouvelles traces sont identiques à celles déjà décrites dans la région, et sur la même dalle, et elles peuvent donc être attribuées à l'espèce ichnologique *Rhinocерipeda vocon-cense* (Demathieu *et al.*, 1984) au sein de l'ordre *Perissodactipedia* Vialov, 1966 (voir encadré pour des précisions quant à la taxonomie des traces fossiles).

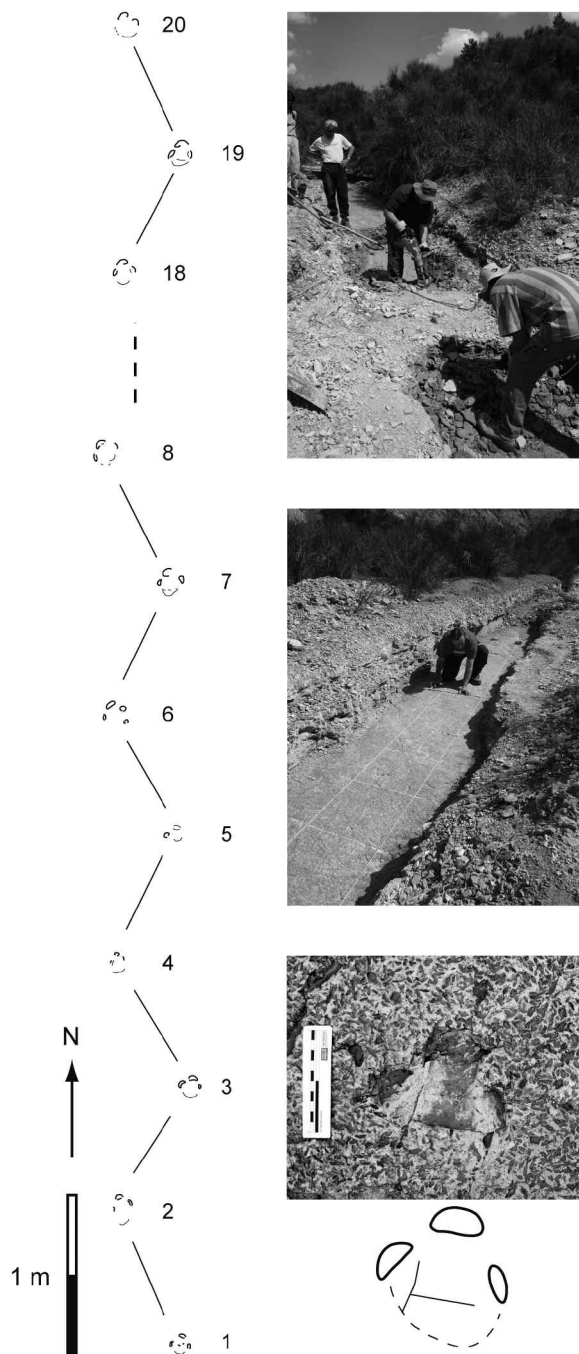


Fig. 7: site de la Carrière de Viens. Dessin d'une partie de la nouvelle piste de rhinocéros de la carrière d'argile de Viens (traces 1 à 8 et 18 à 20). Les photographies montrent successivement les travaux de fouilles en avril 2010 (la photographie du haut) ainsi que le quadrillage et relevé de la piste (photographie au centre). L'empreinte n° 19 (photographie du bas) est illustrée et le dessin interprétatif montre les traces des trois sabots caractéristiques des rhinocéros.

DISCUSSION

Les empreintes en Luberon

La question de l'attribution des traces de pas à une espèce biologique a toujours sous-tendu le travail en ichnologie. La présence d'empreintes permet parfois de pallier l'absence de restes osseux et donne des informations importantes quant aux faunes qui ont existé dans une région donnée. La figure 2 montre les niveaux dans lesquels des restes osseux de fossiles de mammifères ont été retrouvés dans le Parc du Luberon en comparaison des empreintes. Celles-ci comblent un vide entre la faune de référence de l'Éocène supérieur de La Débruge sur la commune de Saint-Saturnin-lès-Apt (de Bonis, 1964), celle moins connue mais significative d'Aubenas-les-Alpes dans l'Oligocène moyen et en cours de révision actuellement (Helmer & Vianey-Liaud, 1970) et, dans une moindre mesure, celle du Miocène supérieur de Cucuron (Gaudry, 1873; Guérin *et al.*, 2001). Les traces indiquent la présence probable et continue des Rhinocerotidae tout au long de l'Oligocène dans la région. Elles apparaissent tôt dans l'Oligocène inférieur et témoignent également de la présence probable de vrais Rhinocerotidae à cette période succédant à la crise biologique connue sous le nom de « Grande Coupure ». Cette crise voit le remplacement d'une grande partie des faunes de mammifères d'Europe à la limite Éocène-Oligocène, il y a 34 millions d'années (Stehlin, 1909; voir aussi Costeur & Maridet, 2010 pour une synthèse simplifiée de la Grande Coupure). La présence d'une mandibule du Rhinocerotidae *Ronzotherium*, aujourd'hui perdue mais mentionnée par Demathieu *et al.* (1984), dans la base de la carrière d'argile de Viens tend à confirmer l'attribution de ces empreintes à cette famille. D'autres périssodactyles sont connus à cette période dans la région, notons les découvertes de matériel du palaeothère *Plagiolophus huerzeleri* à Murs (Rémy, 2000) dans un niveau un peu plus récent (niveau repère du Paléogène MP23) que celui du sommet des Calcaires de La Fayette de la carrière d'argile de Viens (niveau repère probable MP 21). Ces animaux pourraient également être candidats comme auteurs des traces. Cependant les longues enjambées d'environ 1,5

mètre témoignent d'animaux sensiblement plus gros et donc font des rhinocerotidae oligocènes de meilleurs candidats.

Avec aujourd'hui 8 sites connus au sein du Parc naturel régional, le Luberon devient la région la plus densément représentée au monde en sites à empreintes de pas de mammifères. Cela met en évidence le caractère paléontologique exceptionnel de cette région et cela s'ajoute aux sites mondialement connus pour leurs restes fossiles d'exceptions. Nous pouvons citer la localité de La Débruge qui sert de référence à l'échelle chronologique continentale européenne (Aguilar *et al.*, 1997), mais aussi les sites connus sous le nom générique de Céreste qui ont livré aussi bien des mammifères (un squelette complet d'artiodactyle du site de Vachères visible au Musée de Vachères, Bouvrain & Geraads, 1985; une chauve-souris, Sigé, 1971) que des oiseaux parfaitement préservés (*e.g.*, Mayr, 2005, 2006; Mayr & Manegold, 2006; Louchart *et al.*, 2007) ou encore des insectes, des méduses et des poissons.

CONCLUSION

Cinq nouveaux sites à empreintes de pas de mammifères ont été découverts et sont ici décrits. La localité très riche des Hautes Plaines à Mane fournit même le premier enregistrement de traces de mammifères dans l'Oligocène supérieur de la région. L'abondance des sites et leur richesse permettent de montrer la probable présence tout au long de l'Oligocène des Rhinocerotidae. Les traces d'artiodactyles sont aussi abondantes, en particulier dans l'Oligocène inférieur. Le Parc naturel régional du Luberon devient un laboratoire à ciel ouvert de l'étude des traces de vie des mammifères disparus et permet, par la diversité des styles de préservation des empreintes, de mieux intégrer le fait que la morphologie des traces résulte de processus très divers. La classification des empreintes nécessite donc une approche conservative. Ainsi il faut limiter la définition de nouveaux noms fondés sur des caractères hautement variables.

Remerciements

Nous remercions Florian Fernandez, Anne et Aurélien Bounias, Bernard Ménouret et Olivier Maridet pour leur implication et leurs efforts dans le travail de terrain nécessaire au dégagement des empreintes. Nous remercions aussi Olivier Maridet (IVPP, Pékin et Musée d'histoire naturelle de Vienne) pour sa participation aux animations pédagogiques organisées lors de la campagne de fouille en avril 2010 ainsi que pour les nombreuses discussions constructives. Les habitants du village de Viens et du Parc sont également remerciés pour l'intérêt qu'ils ont porté au café scientifique ainsi qu'à la visite du site de Viens en avril 2010. Nous remercions encore les découvreurs des différents sites: Denis Colin, (Carrière de Viens), les gardes nature en Luberon (Montjustin-Les Cayols), Max Gallardo (La Jauberte), Michel Flaven, (Comité du patrimoine manosquin, pour le site du Ravin de Coste Longue), Jean-Louis Merelle (les Hautes-Plaines), Renaud Eymony (Apt-Les Suaus). Loïc Costeur remercie enfin le Musée d'histoire naturelle de Bâle et la Stiftung zur Förderung des Naturhistorischen Museums Basel (Anatomischer Fond) pour leur soutien financier.

BIBLIOGRAPHIE

AGUILAR Jean-Pierre, LEGENDRE Serge & MICHAUX Jacques, Eds., 1997. Actes du Congrès BiochroM'97, Mémoires et Travaux de l'École pratique des hautes études, Institut de Montpellier, n° 21, 817 p.

BALME, Christine, 2000. Découverte d'empreintes de pas de mammifères fossilisées dans la carrière d'argile de Triclavel, commune de Viens (Vaucluse), *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, n° 4, pp. 152-155.

BESSONAT Gilbert, DUGHI Raymond & SIRUGUE François, 1969. Un important gisement d'empreintes de pas de mammifères dans le Paléogène du Bassin d'Apt-Forcalquier, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, série D, T. 268, pp. 1376-1379.

BONIS Louis de, 1964. Étude de quelques mammifères du Ludien de la Débruge (Vaucluse), *Annales de paléontologie (Vertébrés)*, Paris, T. 50, Fasc. 2, pp. 121-154.

BOUVRAIN Geneviève & GERAADS Denis, 1985. Un squelette complet de *Bachitherium* (Artiodactyla, Mammalia) de l'Oligocène de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence). Remarques sur la systématique des ruminants primitifs, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, Série 2, T. 300, Fasc. 2, pp. 75-78.

CASANOVAS-CLADELLAS Maria Lourdes & SANTAFE-LLOPIS Jose-Vicente, 1982. Icnofauna oligocena de agramunt (Lerida, Espana), *Acta Geologica Hispanica*, T. 17, Fasc. 1-2, pp. 113-119.

COSTEUR Loïc, BALME Christine & LEGAL Stéphane, 2009. Early Oligocene mammal tracks from south-eastern France, *Ichnos*, T. 16, Fasc.4, pp. 257-267.

COSTEUR Loïc & GUERIN Claude, 2001. Les pistes et empreintes de mammifères de l'Oligocène ancien de Viens (Vaucluse), *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, n° 5, pp. 74-89.

COSTEUR Loïc & MARIDET Olivier, 2010. La « Grande Coupure » : la limite Eocène-Oligocène, une crise majeure de l'histoire des mammifères, *Géochronique*, dossier « Les extinctions », n° 116, pp. 38-40.

DEMATIEU Georges, GINSBURG Léonard, GUERIN Claude & TRUC Georges, 1984. Étude paléontologique, ichnologique et paléoécologique du gisement oligocène de Saignon (bassin d'Apt, Vaucluse), *Bulletin du Museum national d'histoire naturelle*, 4^e série, section C n° 2, pp. 153-183.

ELLENBERGER Paul, 1980. Sur les empreintes de pas des gros mammifères de l'Eocène supérieur de Garrigues-Ste-Eulalie (Gard), *Palaeovertebrata*, Mémoire jubilaire R. Lavocat, Montpellier, pp. 37-78.

GAUDRY, Albert, 1873. *Animaux fossiles du Mont Léberon (Vaucluse)*, Étude sur les vertébrés, F. Savy, Paris, 112 p.

GUERIN Claude, MEIN Pierre & MICHAUX Jacques, 2001. Les vertébrés du Turolien moyen du Mont Luberon à Cucuron (Vaucluse), *Bulletin de la Société de sciences naturelles du Vaucluse*, n° 1, pp. 1-20.

HELMER Daniel & VIANNEY-LIAUD Monique, 1970. Nouveaux gisements de Rongeurs dans l'Oligocène moyen de Provence, *Comptes rendus sommaires de la Société géologique de France*, n° 2, pp. 45-46.

LEONARDI Giuseppe, 1987. *Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology*, Ministério das Minas e Energia, Brasilia (Brazil), 117 p.

LESUEUR, Jean-Louis, 1991. *Étude sédimentologique et stratigraphique du bassin paléogène d'Apt-Manosque-Forcalquier (Alpes-de-Haute-Provence)*. Modalités de la transgression burdigalienne, Thèse non publiée, Université de Bordeaux 3, 424 p.

LOUCHART Antoine, TOURMENT Nicolas, CARRIER Julie, ROUX Thierry & MOURER-CHAUVIRE Cécile, 2007. Hummingbird with modern feathering: an exceptionally well-preserved Oligocene fossil from southern France, *Naturwissenschaften* T. 95, n° 2, pp. 171-175.

MARTY Daniel, STRASSER André & MEYER Christian A., 2009. Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: implications for the study of fossil footprints, *Ichnos*, T. 16, Fasc.1-2, pp. 127-142.

MAYR, Gerald, 2005. A chicken-sized crane precursor from the early Oligocene of France, *Naturwissenschaften*, T. 92, n° 8, pp. 389-393.

MAYR Gerald, 2006. A specimen of *Eocuculus* Chandler, 1999 (Aves, ? Cuculidae) from the early Oligocene of France, *Geobios*, n° 39, pp. 865-872.

MAYR Gerald & MANEGOLD Albrecht, 2006. A small suboscine-like passeriform bird from the early Oligocene of France, *The Condor*, n° 108, pp. 717-720.

MCDONALD H. Gregory, WHITE Richard S., LOCKLEY Martin G. & MUSTOE George E., 2007. An indexed bibliography of Cenozoic vertebrate tracks, in LUCAS Spencer & LOCKLEY, Martin G., (eds), Cenozoic vertebrate tracks and traces, *Bulletin of the New Mexico Museum of natural history and science*, n° 42, pp. 275-302.

MUSTOE, George E., 2002. Eocene bird, reptile and mammal tracks from the Chuckanut Formation, northwest Washington, *Palaos*, T. 17, Fasc. 4, pp. 403-413.

REMY Jean, 2000. *Plagiolophus huerzeleri*, une nouvelle espèce de Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) de l'Oligocène inférieur (Rupélien, MP23) à Murs (Vaucluse, France), *Geobios*, T. 33, Fasc. 4, pp. 489-503.

SCHULP Anne S., BELVEDERE Matteo, NASIR Sobhi & WHEELER Mark, 2011. An artiodactyl tracksite at Musandam Peninsula, Sultanate of Oman, *Ichnos*, T. 18, Fasc. 4, pp. 192-196.

SIGE Bernard, 1971. Anatomie du membre antérieur chez un chiroptère molossidé (*Tadarida sp.*) du Stampian de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence), *Palaeovertebrata*, T. 1, Fasc. 4, pp. 1-38.

STEHLIN Hans-Georg, 1909. Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris, *Bulletin de la Société géologique de France*, T. 9, pp. 488-520.

VIALOV O.S., 1966. Les traces d'activité des organismes vivants et leur signification paléontologique. *Doklady Akademii Nauk, USSR*, 129 p. (en russe).