



Paléontologie systématique (Paléontologie des vertébrés)

Nouvelles espèces subfossiles de rongeurs du Nord-Ouest de Madagascar

New rodent subfossil species from the North-West of Madagascar

Pierre Mein^a, Frank Sénégas^{b,*}, Dominique Gommery^b, Beby Ramanivosoa^c,
Hervé Randrianantenaina^c, Patrice Kerloc'h^c

^a UFR sciences de la terre, bâtiment Géode, université Claude-Bernard I, 2, rue Raphaël-Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France

^b UPR 2147 du CNRS, 44, rue de l'Amiral-Mouchez, 75014 Paris, France

^c Mozea Akiba, UFR sciences, université de Mahajanga, BP 339 Mahajanga 401, Madagascar

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 15 juin 2009

Accepté après révision 4 mars 2010

Disponible sur internet le 22 avril 2010

Présenté par Philippe Taquet

Mots clés :

Rodentia

Brachytarsomys

Nesomys

Subfossils

Madagascar

Keywords:

Rodentia

Brachytarsomys

Nesomys

Subfossils

Madagascar

RÉSUMÉ

Depuis le milieu du XIX^e siècle, la macrofaune subfossile malgache a fait l'objet de nombreuses études et publications, contrairement à la microfaune. Depuis 2001, les prospections dans le Nord-Ouest de Madagascar (Province de Mahajanga) ont permis la découverte de nouveaux sites dont certains renferment des brèches fossilifères, riches en microfaune dont de nombreux restes de rongeurs. Deux nouvelles espèces subfossiles sont décrites dans cet article : *Brachytarsomys mahajambaensis* et *Nesomys narindaensis* sont respectivement le plus petit et le plus grand représentant de leurs genres. La très grande majorité des espèces actuelles de *Brachytarsomys* et de *Nesomys* vivent dans les forêts tropicales humides du Nord-Est et de l'Est de Madagascar, bien loin des forêts sèches déciduales du Nord-Ouest de l'île où ont été trouvés les spécimens sub-fossiles. La présence de ces deux nouvelles espèces dans le Nord-Ouest de Madagascar semble attester une humidité plus importante par le passé, dans cette région.

© 2010 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

ABSTRACT

Since the mid-19th century, the Malagasy subfossil macrofauna has been the object of numerous studies and publications, contrary to the microfauna. New fieldwork, initiated in 2001, in the North West of Madagascar (Province of Mahajanga) led to the discovery of sites rich in fossiliferous breccias, containing micromammals. In this article, we describe two new subfossil species of rodent: *Brachytarsomys mahajambaensis*, the smallest within the genus and *Nesomys narindaensis*, the largest within the genus. Most of the extant species of these two genera live in the tropical rainforests of the eastern and north-eastern areas of Madagascar, far away from the north-western part of the island where a dry deciduous forest occurs. The presence of the two taxa in the subfossil record in the Northwest of the country suggests the occurrence of wetter conditions in the past in this region.

© 2010 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : frank.senegas@evolhum.cnrs.fr (F. Sénégas).

Abridged English version

Introduction

While the Malagasy subfossil and extant macrofauna is well studied, the micromammals (rodents, insectivores, bats) remain poorly known. In the last decade, numerous new extant species were discovered and the identification of the subfossils became more difficult (Garbutt, 2007; Goodman and Carleton, 1996). The last studies seem to indicate that the fossil microfauna was more diversified than previously thought. Only a few karstic sites, mainly from the southern and northwestern parts of Madagascar, yielded well identified subfossil microfauna (Burney et al., 1997; Goodman and Rakotondravony, 1996; Goodman et al., 2006; Sabatier and Legendre, 1985), contrasting with the old excavations where most of the subfossil micromammals have been found in surface sediments giving a high probability of contamination with modern material. During fieldwork initiated in 2001 in

the North-West of Madagascar by the members of the ATIP Project (CNRS) *projet archéolémurs de Narinda* and of the *mission archéologique et paléontologique dans la Province de Mahajanga* (Madagascar) (MAEE) new karstic sites endowed with subfossil micro- and macrofauna have been identified (Gommery et al., 2003). One of the main trends of the project concerns the rodents, especially the endemic sub-family Nesomyinae. As for now, only one subfossil rodent is considered extinct: *Hypogeomys australis* (Goodman and Rakotondravony, 1996). *Macrotarsomys petteri*, which rarely occurs today in the South-West, had a different distribution in the past as indicated by its presence as a subfossil in the South-East of Madagascar (Goodman et al., 2006). These new discoveries suggest that Madagascar underwent environmental and climatic changes during the last millennia. The North-West of Madagascar, and especially the North of the Province of Mahajanga, is a transitional area between several phytoecologic zones (Albrecht et al., 1990; Godfrey et al., 1990). If these zones changed during the Pleistocene and the Holo-

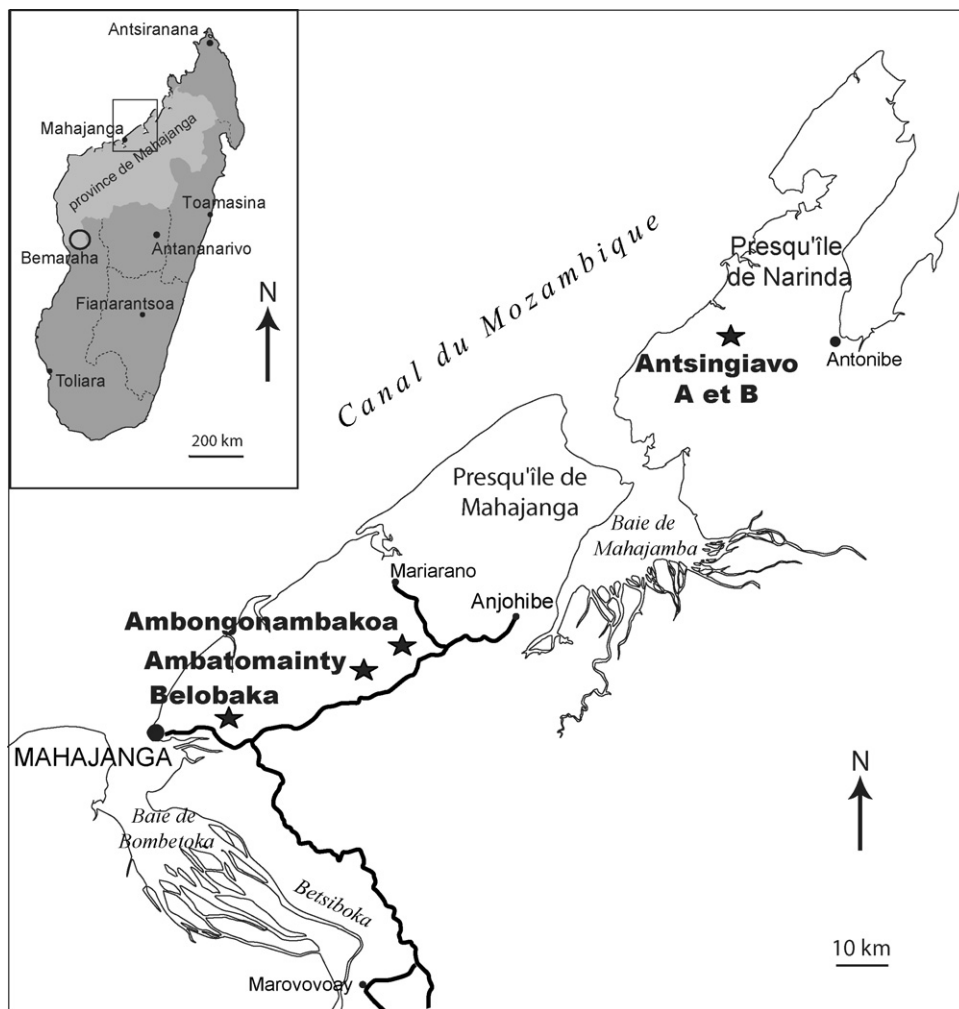


Fig. 1. Carte de localisation des sites fossilifères (indiqués par des étoiles).

Fig. 1. Map with the location of the fossiliferous sites (indicated by stars).

cene (Gommery et al., 2004, 2009), the micromammals and the rodents in particular would be expected to be the best indicators of such changes. In this paper, we describe two new species of Nesomyinae and we discuss the past environment in the Province of Mahajanga.

Systematics

The fossils come from in situ blocks of breccia from loci A and B of Antsingiavo, locus R of Ambongonambakoa, and loci G and PIII of Ambatomainty (Fig. 1). These blocks were prepared using 5% acetic acid and then sieved with a 0.5 mm mesh under water. The remains from the locus XVII of Belobaka (Fig. 1) have been found in loose sediments after dry screening and wet screening with a 0.5 mm mesh. All the specimens will be housed at the Mozea Akiba, faculté des sciences at l'université de Mahajanga (Madagascar). The measurements are in mm (length × width). “Md” stands for mandible, “M” for upper molar and “m” for lower molar. The tooth terminology is based on Mein and Freudenthal, 1971.

Order Rodentia Bowdich, 1821

Family Muridae Illiger, 1815

Sub-family Nesomyinae Forsyth Major, 1897

Genus *Brachytarsomys* Günther, 1875

B. mahajambaensis sp. nov. (Figs. 2 and 3, Tableau 1)

Holotype: ATB'01 μ 2, left M1 (from locus B of Antsingiavo).

Paratypes: BEL XVII 1'07, broken right M1 (from the locus XVII of Belobaka); ATO-PIII 2'06, right M2 (from the locus PIII of Ambatomainty); ATB.b10'02 μ 2, right M2 (from locus B of Antsingiavo); ATO-PIII 8'06, left M3 (from the locus PIII of Ambatomainty); ATO-PIII 1'08, right m2 (from the locus PIII of Ambatomainty); ATA'01 μ 1, left m2 (from locus A of Antsingiavo); ATA'01 μ 2, right m3 (from locus A of Antsingiavo-A) and BEL XVII 1'06, left m3 (from the locus XVII of Belobaka).

Diagnosis: This species is the smallest within the genus. The structure of the molars is very similar to those of the two extant species.

Derivatio nominis: The name of the species derives from the bay of Mahajamba (Province of Mahajanga, Madagascar), close to the fossiliferous sites.

Type locality: locus B of Antsingiavo, Narinda Peninsula, Province of Mahajanga, Madagascar

Geological age: Upper Pleistocene and Holocene.

Description:

M1: The holotype is kidney-shaped with a concave buccal side and a convex lingual side. A slight bulge is present on the mesioanterior side. The crown of the tooth is flat. The anterocone seems to be unilobate. It is connected to the protocone by a narrow bridge, as is the case for the protocone and the paracone. The link between the paracone and the hypocone is wider, forming an oblique loph. The metacone is linked transversally to a neoformation on the lingual side that we refer to as “post-hypocone”. A tiny posteroloph is present distally. The two lingual posterior cusps, clearly seen on the unworn tooth, are expected to fuse with wear. The posterior part of the tooth is more developed than that of *B. albicauda* Günther,

1875. Three roots (two anterior and one posterior) are present.

M2: The crown of the tooth is flat. Three successive oblique lophs are present. A displacement is observed in the middle part of the lophs, the lingual part being more distally placed than the buccal one. The posteroloph is more developed than on the M1; it joins the “post-hypocone” on the lingual side. In the two specimens available, ATB.b10'02 μ 2 exhibits lingually independent lophs and in ATO-PIII 2'06, the second and third lophs have an incipient connection. The posteroloph of the latter joins the metacone. In the M2 the cingulum is absent or a vestigial anterolingual cingulum can be observed. There are three roots (two anterior and one posterior).

M3: In the only tooth available, a dental germ ATO-PIII 8'06, three lophs are visible. The middle one is oblique, the other two are transverse. They tend to connect longitudinally. The metacone and the post-hypocone join distally. The roots are missing.

m1: Unknown

m2: Two complete lophids and a reduced one are present. The anterior one can be considered as the merging of the anteroconid with the metaconid. The middle lophid, merging of the protoconid with the entoconid, is slightly oblique. The posterior lophid results from the merging of the hypoconid with the posteroconid. An oblique mesial crest joins longitudinally the two distal lophids. There is no real connection between the first and second lophid. ATO-PIII 1'08 exhibits a well marked distal cingulum as well as an ectostylid. Two roots are present.

m3: There are only two specimens available, BEL XVII 1'06 and ATA'01 μ 2, the former being larger than the latter. This tooth is triangular in shape, narrowing at the back. Three lophids are present. The first one, formed by the anteroconid and the metaconid, as for the m2, is transverse and followed by a deep valley running across the tooth. On this lophid, the two cusps are connected by a narrow bridge, unlike in the extant specimens. The second lophid, formed by the protoconid and entoconid, is oblique. The third one, reduced, results from the merging of the hypoconid with the posterolophid. Contrary to that of locus A of Antsingiavo, the m3 BEL XVII 1'06, larger, tends to develop longitudinal connections between the lophids. The posterolophid of BEL XVII 1'06 is reduced to a posteroconid. An ectostylid is present. There are two roots.

Differential diagnosis: The molars are clearly smaller than that of *B. albicauda* (length M1–M3 7.9 mm to 8.1 mm; length m1–m3 7.7 mm to 8.1 mm; M1 3.5 mm × 2.38 mm; M2 2.75 mm × 2.27 mm; M3 2.08 mm × 1.94 mm; m1 3.04 mm × 2.03 mm; m2 2.74 mm × 2.24 mm; m3 2.46 mm × 2.03 mm), and consequently smaller than *B. villosa* Petter, 1962 (length M1–M3 8.6 mm to 8.9 mm; length m1–m3 8.6 mm to 9 mm), the biggest species of *Brachytarsomys*. The presumed length M1–M3 for *B. mahajambaensis* must be inferior to 6.78 mm.

On the M1, the posterior part seems to be more developed than in *B. albicauda*. The anterocone is bilobate in the extant species but seems to be unilobate in the extinct specimen.

The M2 of *B. albicauda* shows a well marked anterolingual cingulum while it is vestigial or absent in *B. mahajambaensis*.

On the M3, while the connection between the metacone and the post-hypocone is distal on the subfossil specimen, it seems to be mesial or proximal on the extant species.

On the only preserved m3 of *B. albicauda*, the posterolophid is completely fused with the hypoconid while these lophids can be easily distinguished in *B. mahajambaensis*.

Even though only the size seems to be diagnostic, all the morphological features observed on a few specimens could well be diagnostic if the sample was bigger. But we prefer to be cautious and use the only undisputable character, the size difference, to identify the different taxa.

Discussion: Today, *Brachytarsomys* is represented by two large nocturnal, mainly frugivorous arboreal species (Garbutt, 2007), rarely observed because of their life style:

- *B. albicauda* inhabits the rainforest at low to middle altitudes (455–1600 m) in the North-East and the East of Madagascar;
- *B. villosa* was observed only twice in the rainforest, at middle altitudes (1200–1600 m) in the North-West of Madagascar.

B. mahajambaensis, although extinct, is the only species from the North-West of the island and is the smallest within the genus. Its presence could indicate a forested environment and the presence of fruits all year long in contradiction with the situation, which occurs today in the dry deciduous forest of the North-West of Madagascar. The subfossil sites that yielded *B. mahajambaensis* are situated at a lower altitude than the altitudinal distribution limit of the extant species. The presence of *Brachytarsomys* in the subfossil sites could indicate a different environment in the past, more humid than it is today.

Order Rodentia Bowdich, 1821

Family Muridae Illiger, 1815

Sub-family Nesomyinae Forsyth Major, 1897

Genus *Nesomys* Peters, 1870

N. narindaensis sp. nov. (Figs. 4 and 5, Tableau 2)

Holotype: ATA 1'04, incomplete skull in its occipital part with the two upper tooth rows (from locus A of Antsingavo).

Paratypes: ATO-G 21'08, left M1 (from the locus G of Ambatomainity); ATO-G 22'07, right M3 (from the locus G of Ambatomainity); ATO-G 22'08, left mandible with m1 and m2 (from the locus G of Ambatomainity); BGK-R 4'08, right m2 (from the locus R of Ambongonambakoa); ATO-G 23'08, right m2 (from the locus G of Ambatomainity).

Diagnosis: This species is the largest within the genus.

Derivatio nominis: The name of the species refers to the Narinda Peninsula (Province of Mahajanga, Madagascar) where the site, which yielded the holotype is located.

Type locality: locus A of Antsingavo, Narinda Peninsula, Province of Mahajanga, Madagascar.

Age: Upper Pleistocene and Holocene.

Description:

Skull: The measurements for ATA 1'04 are larger than that of *N. lambertoni* Grandidier, 1928 (Goodman and

Schütz, 2003), which is the biggest extant species. The length of the incomplete skull is 61.3 mm, longer than the one of the extant *N. lambertoni* (50.3 mm to 53.8 mm). The post-orbital narrowing is 12.4 mm long while it is 8.7 mm to 9.2 mm long for *N. lambertoni*. The width of the palate between the M1 is 8.7 mm for the subfossil while it is 7.2 mm to 7.9 mm for the extant taxon. In ATA 1'04, the diastema is 20 mm long and the rostrum 12 mm wide while the diastema is 13.7 mm to 13.8 mm long and the rostrum 9 mm wide in *N. lambertoni*.

M1: The fossil tooth is big, very flat with the paracone barely prominent. The mesoloph is relatively short, well marked and set clearly behind the paracone. The narrow posterior valley deepens in the middle part of the tooth. With wear, it will form a dimple and then will disappear. There are three roots.

M2: As for the M1, the mesoloph is set clearly behind the paracone. But it is longer in the M2 than in the M1. There are three roots.

M3: This tooth is spherical in shape. The anterior dimple is clearly deeper than the posterior dimples and also in the dental germ ATO-G 22'07. The crown is flat except for the slightly prominent paracone. This is also the case on the unworn teeth. In side view, the maximal height of the crown is located at the level of the hypocone. There are three roots (the postero-buccal one is oblique distally).

m1: It is a long and narrow tooth. The anteroconid, almost not bulging, forms a transverse crest extending distally on the labial side. On the lingual side, the anteroconid is isolated from the metaconid by a small groove. The rounded metaconid extends lingually by a curved metalophid, which joins neither the protoconid nor the anteroconid. The protoconid is almost isolated mesially; it extends backwards in an oblique crest, which becomes longitudinal in the middle part of the tooth. The mesolophid, which is lower than the main cuspids, develops from this inflexion point. It is transverse and ends longitudinally at the basis of the metaconid. The longitudinal crest joins the anterior part of the round hypoconid. The entoconid is higher than the buccal cuspids. The hypolophid is slightly oblique anteriorly. The valley between the mesolophid and the entoconid is the deepest valley of the tooth.

At the back of the hypoconid, the posterolophid is isolated from the hypoconid by a slight vertical groove. A small ectostylid occurs on the buccal side of the sinusid. The posterolophid becomes a posteroconid in its mesial part. There are two roots.

m2: The metaconid forms the anterolingual angle of the tooth. This high cuspid extends in an anterolabial cingulum along the basis of the protoconid. The tiny valley between the anterolophid and the metaconid, observed on the dental germ, disappears with wear. There is a distal valley between the anterolophid and the metalophid.

The anterior arm of the protoconid, more developed than the one on the m1, joins with the anterolophid. It extends backwards as a longitudinal crest bending inwards. From there, an almost transverse mesolophid develops, thick at the beginning and thinning labially.

The sinusid is more oblique and narrower backwards than in the m1. On the buccal end, a spherical ectostylid blocks almost completely the sinusid.

The wear of the hypoconid has a V shape pattern, limited distally by a vertical groove, more marked than in the m1. The posteroconid is a doubled with a small dimple within.

The posterolophid ends lingually towards the basis of the entoconid isolating a deep dimple. A small crest runs from the ectostylid to the base of the protoconid. There are two roots.

m3: Unknown.

Differential diagnosis:

The toothrows are longer than on *N. rufus* Peters, 1870, the length M1–M3 varying from 6.6 to 7.4 mm ([Goodman and Carleton, 1996] and measurements taken by the authors). There are two extant rare not well-known species *N. audeberti* Jentink, 1879, with a length M1–M3 of 7.1 mm and *N. lambertoni*, with a length M1–M3 between 7.2 and 7.9 mm (Goodman and Carleton, 1996).

On the M1, the paracone is much more salient on *N. rufus* than on *N. naridaensis*. From the anteroloph, a small spear is projected disto-buccally on *N. rufus* and is absent on the subfossil specimens. The mesoloph is more anteriorly located and more variable on *N. rufus* than on *N. naridaensis*.

On the M2, the mesoloph joins the paracone on *N. rufus* while it is projected backwards on the subfossil.

On the M2, the dimples are shallow, equally deep on *N. rufus* but variably deep on *N. naridaensis*.

On the subfossil m2, a dimple is present within the posteroconid while this structure is absent on *N. rufus*.

As for *Brachytarsomys*, except for the size, the small size of the sample does not allow us to consider these morphological characters as diagnostic and more material is needed to answer this problem.

Discussion: This new subfossil species is larger (teeth and cranium) than the three extant diurnal and terrestrial species (Garbutt, 2007):

- *N. rufus* inhabits the middle and high altitude rainforests (900–2300 m) of eastern and northern Madagascar. This is the best known of the three species. It rummages in the dense vegetation, dead leaves and logs layers. Its main predators are *Galida elegans*, *Cryptoprocta ferox* and diurnal raptors;
- *N. audeberti* prefers the low altitude rainforest (800 m) of the East of the island. It rummages in the forest ground and is able to climb on logs;
- *N. lambertoni* is known from deciduous forest, south of Antsalova in the Tsingy (karstic limestone formation of Bemahara only. Its behaviour is almost unknown. It was nevertheless observed on the ground rummaging in the dead leaves layers between the calcareous Tsingy. They are also able to climb on rocks to eat seeds.

The area of discovery of the new species is situated between the areas of distribution of *N. lambertoni* and *N. rufus*. With the exception of *N. lambertoni*, *Nesomys* species live in the rainforest of the North and East of Madagascar. The Tsingy of Bemahara is a wet area within the deciduous forest in the South of the Province of Mahajanga. Indeed, the degree of humidity is higher in a karst than in its surroundings. It is also a unique reservoir for the biodiversity, and even a refuge. *N. naridaensis* and *N. lambertoni* are the only known species from the

West of Madagascar but also the largest found at low altitude.

Subfossil *Nesomys* specimens have been reported in the literature in two sites of the North-West and the West of Madagascar, but has not yet been described (Burney et al., 1997; Rasoloharijaona, 1999).

Conclusion

The subfossils *Brachytarsomys* and *Nesomys* in the Province of Mahajanga are quite rare compared to the numerous remains of *Eliurus*, known by several species, and to *Macrotarsomys* represented by three species and the sister genus *Monticolomys*. Few specimens of *Brachyuromys* and *Voalavo* have been found and are currently under study.

B. mahajambaensis is the smallest species within the genus *Brachytarsomys*, whereas *N. naridaensis* is the largest species within the genus *Nesomys*. Their presence suggests a more humid environment in the past in the North West of the island than it is today. It also indicates that the diversity of rodents was higher than previously thought in the past.

1. Introduction

Alors que les macrofaunes subfossile et actuelle malgaches sont bien étudiées, les micromammifères (rongeurs, insectivores, chauves-souris) restent, quant à eux, assez méconnus. La situation s'est encore compliquée depuis un peu plus d'une dizaine d'années, à cause de la découverte de nombreuses nouvelles espèces actuelles (Garbutt, 2007; Goodman et Carleton, 1996). Les dernières études semblent montrer que la microfaune subfossile est plus diversifiée que ce que l'on croyait. À l'exception de quelques gisements karstiques qui ont livré de la microfaune subfossile bien identifiée, et dont la majorité est située dans le Sud et le Nord-Ouest de Madagascar (Burney et al., 1997; Goodman et Rakotondravony, 1996; Goodman et al., 2006; Sabatier et Legendre, 1985), la plupart des micromammifères subfossiles proviennent de fouilles anciennes, réalisées dans des sédiments de surface où la probabilité de mélange avec l'actuel est importante. Les récentes recherches entreprises depuis 2001 dans le Nord-Ouest de Madagascar (Province de Mahajanga) par l'équipe du projet ATIP du CNRS « projet archéolémurs de Narinda » et de la « Mission archéologique et paléontologique dans la Province de Mahajanga (Madagascar) » (MAEE) ont conduit à la découverte de sites karstiques renfermant des brèches présentant de la microfaune parfois associée à de la macrofaune subfossile (Gommery et al., 2003). Un des axes importants du projet est l'étude des rongeurs et en particulier d'une sous-famille endémique de l'île, les nésomyinés. À l'heure actuelle, un seul rongeur subfossile est reconnu comme éteint, *Hypogeomys australis* (Goodman et Rakotondravony, 1996). *Macrotarsomys petteri*, présent à l'heure actuelle dans de rares localités du Sud-Ouest, a vu sa zone de distribution changer au cours du temps puisqu'on le retrouve dans un gisement subfossile du Sud-Est de Madagascar (Goodman et al., 2006). Ces récentes découvertes sont révélatrices des changements environnementaux, et par conséquent climatiques, que Madagascar a subi au cours des derniers millénaires.

Le Nord-Ouest, et plus particulièrement la région Nord de la Province de Mahajanga, est une zone de transition entre différentes zones phyto-écologiques (Albrecht et al., 1990; Godfrey et al., 1990). Ces dernières ont dû évoluer au cours du Pléisto-Holocène (Gommery et al., 2004, 2009). Si tel est le cas, les micromammifères, et en particulier les rongeurs, en seront les meilleurs indicateurs. Nous décrivons ici deux nouvelles espèces de Nesomyinae et nous discutons de l'environnement passé dans la province de Mahajanga.

2. Partie systématique

Les fossiles proviennent de blocs de brèche trouvés in situ aux loci A et B d'Antsingiavo, au locus R d'Ambongonambakoa et aux loci G et PIII d'Ambatomainty (Fig. 1). Ces blocs ont été préparés par une attaque à l'acide acétique dilué à 5%, puis tamisage à l'eau sur des tamis à maille de 0,5 mm. Le matériel du locus XVII du site de Belobaka (Fig. 1) provient d'un sédiment non induré tamisé à sec pour la grosse fraction, puis à l'eau sur des tamis à maille 0,5 mm. L'ensemble du matériel sera déposé au Mozea Akiba de la faculté des sciences à l'université de Mahajanga (Madagascar). Les mesures sont données en millimètres (longueur × largeur). « Md » désigne la mandibule, « M » les molaires supérieures, « m » les molaires inférieures, « g » gauche et « d » droite. La nomenclature dentaire est adaptée de Mein et Freudenthal (1971).

Ordre Rodentia Bowdich, 1821
Famille Muridae Illiger, 1815
Sous-famille Nesomyinae Forsyth Major, 1897
Genus *Brachytarsomys* Günther, 1875
***B. mahajambaensis* sp. nov.** (Fig. 2 et 3, Tableau 1)
Holotype : ATB'01 µ2, M1 g (locus B d'Antsingiavo-B).
Paratypes : BEL XVII 1'07, M1d cassée (locus XVII de Belobaka); ATO-PIII 2'06, M2d (locus PIII d'Ambatomainty); ATB.b10'02 µ2, M2d (locus B d'Antsingiavo-B); ATO-PIII 8'06, M3g (locus PIII d'Ambatomainty); ATO-PIII 1'08, m2d (locus PIII d'Ambatomainty); ATA'01 µ1, m2g (locus A d'Antsingiavo); ATA'01 µ2, m3d (locus A d'Antsingiavo) et BEL XVII 1'06, m3g (locus XVII de Belobaka).

Tableau 1
Mesures (en mm) des restes dentaires de *Brachytarsomys mahajambaensis* sp. nov.
Table 1
Measurements (in mm) of the dental remains of *Brachytarsomys mahajambaensis* sp. nov.

Spécimen	Dent	Longueur	Largeur
ATB'01 µ2	M1g	2,73	1,79
BEL XVII 1'07	M1d cassée	–	1,87
ATO-PIII 2'06	M2d	2,27	1,90
ATB.b10'02 µ2	M2d	2,43	2,02
ATO-PIII 8'06	M3g	1,78	1,75
ATO-PIII 1'08	m2d	2,41	1,93
ATA'01 µ1	m2g	2,41	1,98
ATA'01 µ2	m3d	1,89	1,57
BEL XVII 1'06	m3g	2,23	1,76

Diagnose : cette espèce est la plus petite du genre. La structure des molaires est très comparable à celle des molaires des deux espèces actuelles.

Derivatio nominis : le nom d'espèce rappelle celui de la baie de Mahajamba (Province de Mahajanga, Madagascar) proche de la zone de découverte.

Localité type : locus B d'Antsingiavo, péninsule de Narinda, Province de Mahajanga, Madagascar.

Âge : Pléistocène supérieur et Holocène.

Description :

M1 : l'holotype présente un contour réniforme avec une face buccale concave et une face linguale convexe. La face antérieure mésiale montre un très léger bourrelet basal. Aucune cuspide ne fait saillie et le sommet de la dent est plat. L'antérocône semble unilobé. Les antérocônes sont très confluent sur leurs faces antérieures et rejoignent postérieurement le protocône par une liaison étroite. De même, l'arrière du protocône rejoint le paracône par une liaison étroite. Le paracône et l'hypocône sont réunis par une liaison plus large formant un lophe oblique. L'arrière de la dent est occupé par un autre lophe plus transversal qui relie le métacône du côté buccal à un tubercule sans nom de néoformation du côté lingual que nous nommerons ici « post-hypocône ». La dent se termine par un postérolophe de très petite taille. La dent qui est peu usée présente une interruption de la crête d'émail entre les deux tubercules linguaux postérieurs. Ceux-ci devraient fusion-



Fig. 2. Holotype de *Brachytarsomys mahajambaensis* sp. nov. : ATB'01 µ2 (M1 g).
Fig. 2. Holotype of *Brachytarsomys mahajambaensis* sp. nov. : ATB'01 µ2 (left M1).

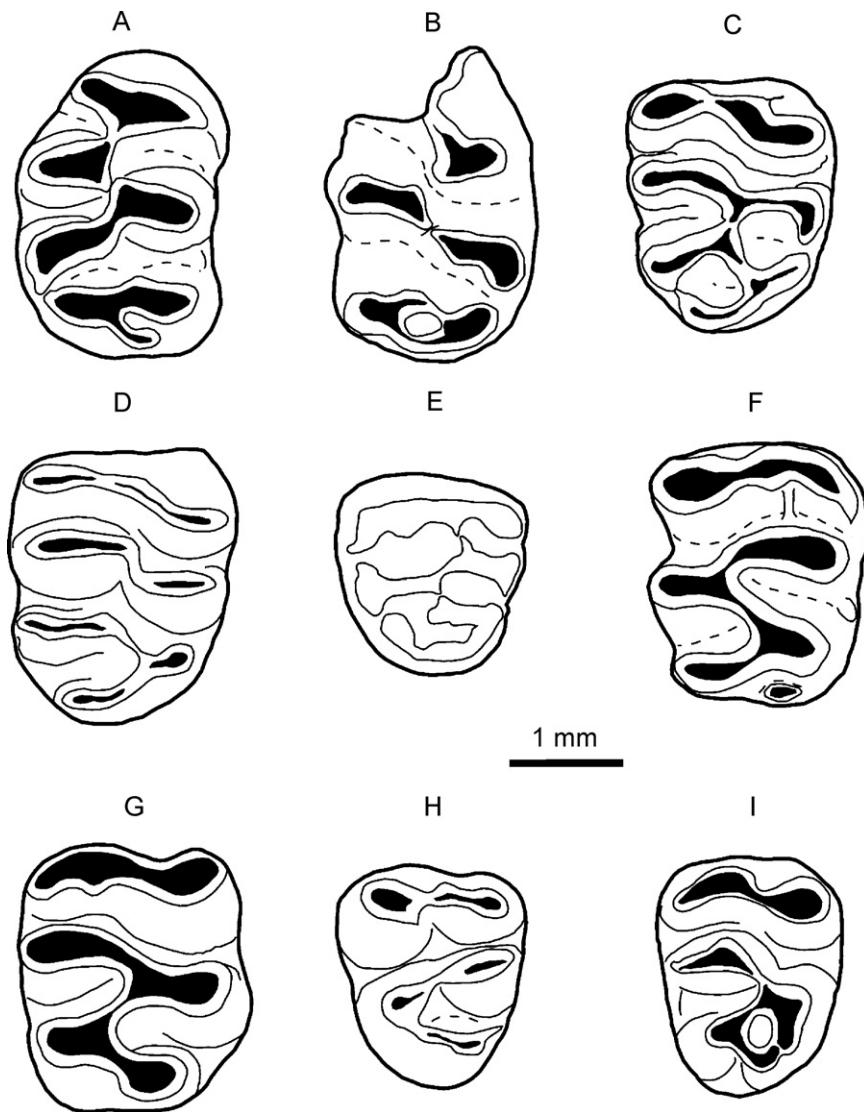


Fig. 3. Spécimens de *Brachytarsomys mahajambaensis* sp. nov. **A.** ATB'01 μ 2 (M1 g). **B.** BEL XVII 1'07 (M1d). **C.** ATO-PIII 2'06 (M2d). **D.** ATB.b10'02 μ 2 (M2d). **E.** ATO-PIII 8'06 (M3 g). **F.** ATO-PIII 1'08 (m2d). **G.** ATA'01 μ 1 (m2 g). **H.** ATA'01 μ 2 (m3d). **I.** BEL XVII 1'06 (m3 g).

Fig. 3. Specimens of *Brachytarsomys mahajambaensis* sp. nov. **A.** ATB'01 μ 2 (left M1). **B.** BEL XVII 1'07 (right M1). **C.** ATO-PIII 2'06 (right M2). **D.** ATB.b10'02 μ 2 (right M2). **E.** ATO-PIII 8'06 (left M3). **F.** ATO-PIII 1'08 (right m2). **G.** ATA'01 μ 1 (left m2). **H.** ATA'01 μ 2 (right m3). **I.** BEL XVII 1'06 (left m3).

ner avec l'usure. La partie postérieure de la dent est plus développée que chez *B. albicauda* Günther, 1875. La dent possède trois racines (deux antérieures et une postérieure).

M2: cette dent présente une surface occlusale plate et trois lophes successifs obliques avec un décrochement au milieu de la dent. La partie linguale est plus distale que la partie buccale. Il y a également un postérolophe plus développé que sur la M1, qui se rattache au post-hypocône du côté linguale. Sur les deux dents rencontrées, l'une, ATB.b10'02 μ 2, présente des lophes non réunis lingualement alors que l'autre, ATO-PIII 2'06, montre une tendance à une connexion linguale entre le deuxième et le troisième lophe. De même, le postérolophe de l'ATO-PIII 2'06 rejoint le métacône, alors qu'il s'arrête chez ATB.b10'02 μ 2 malgré une usure faible. La M2 présente soit

un cingulum antérolingual vestigial, soit pas de cingulum du tout. La M2 possède trois racines (deux antérieures et une postérieure).

M3: elle n'est représentée que par un germe dentaire, ATO-PIII 8'06. Cette dent présente trois lophes dont seul l'intermédiaire est oblique, alors que les autres sont transversaux. Elle montre une tendance à une connexion longitudinale entre les trois lophes. La connexion entre le métacône et le post-hypocône est distale. Il n'y a pas de racine, car c'est un germe.

m1 : inconnue.

m2 : la dent présente deux lophides complets et un réduit. Le lophide antérieur peut être considéré comme formé par la fusion de l'antéroconide et du métaconide. Le lophide médian, un peu oblique, est formé des pro-

toconide et entoconide. Le postérieur, lui, est composé des hypoconide et postéroconide. Les deux lophides distaux sont réunis longitudinalement par une crête médiane oblique. Il n'y a pas de connexion entre le premier et le deuxième lophide. ATO-PIII 1'08 présente un cingulum distal bien marqué ainsi qu'un ectostylide. La m2 présente deux racines.

m3: cette dent est connue par deux spécimens, BEL XVII 1'06 et ATA'01 μ 2, le premier étant plus grand que le second. La m3 a un contour triangulaire rétréci à l'arrière. Elle présente trois lophides. Le premier formé des antéroconide et métaconide, comme pour la m2, est transversal et suivi d'une profonde vallée traversant toute la dent. Sur ce lophide, la connexion entre les cuspidés est rétrécie, alors que chez l'actuel, elle ne l'est pas. Le deuxième lophide formé des protoconide et entoconide est oblique. Le troisième plus réduit est formé par les hypoconide et postérolophide. Contrairement à celle du locus A d'Antsingiavo, la m3 BEL XVII 1'06, plus grande, montre une tendance à des connexions longitudinales entre les différents lophides ; de plus, le postérolophide se réduit en un postéroconide. Cette dent présente un ectostylide.

La m3 présente deux racines.

Diagnose différentielle: les molaires sont nettement plus petites que celles de *B. albicauda* (longueur M1–M3 7,9 mm à 8,1 mm ; longueur m1–m3 7,7 mm à 8,1 mm ; M1 3,5 mm $\times$ 2,38 mm ; M2 2,75 mm $\times$ 2,27 mm ; M3 2,08 mm $\times$ 1,94 mm ; m1 3,04 mm $\times$ 2,03 mm ; m2 2,74 mm $\times$ 2,24 mm ; m3 2,46 mm $\times$ 2,03 mm) et par conséquent de *Brachytarsomys villosa* Petter, 1962 (longueur M1–M3 8,6 mm à 8,9 mm ; longueur m1–m3 8,6 mm à 9 mm), la plus grande espèce du genre. La longueur M1–M3 estimée pour ce fossile doit être inférieure à 6,78 mm.

Sur la M1, la partie postérieure semble plus développée chez *B. albicauda*. L'antérocone se divise en deux sur l'actuel, alors qu'il semble n'être représenté que par un seul lophe chez le fossile.

La M2 de *B. albicauda* présente un cingulum antérolingual bien marqué, alors qu'il est vestigial ou absent chez le spécimen subfossile.

Sur la M3, alors que la connexion entre le métacône et le post-hypocône est distale chez le subfossile, elle semble mésiale ou proximale chez l'actuel.

Sur la seule m3 observée de *B. albicauda*, le postérolophide est fusionné totalement avec l'hypoconide, alors qu'ils sont bien distinguables l'un de l'autre chez *B. mahajambaensis*.

Alors qu'à l'heure actuelle, seule la taille est diagnostique, tous ces caractères morphologiques, observés sur peu de spécimens, pourraient se révéler eux aussi diagnostiques s'ils étaient observés sur un plus grand échantillon. Pour l'instant, nous préférons rester prudents et nous baser sur le seul caractère indiscutable, la différence de taille, pour reconnaître les différents taxons.

Discussion : le genre *Brachytarsomys* est représenté par deux espèces actuelles de grands rongeurs nocturnes arboricoles principalement frugivores (Garbutt, 2007), mais rarement observés dans la nature en raison de leur mode de vie :

Tableau 2

Mesures (en mm) des restes dentaires de *Nesomys narindaensis* sp. nov. (la longueur de la rangée dentaire supérieure est inférieure à l'addition des mesures des dents prises individuellement car ces dents se chevauchent).

Table 2

Measurements (in mm) of the dental remains of *Nesomys narindaensis* sp. nov. (the length of the upper toothrow is inferior to the sum of the measurements of the teeth considered separately because these teeth overlap).

Spécimen	Dent	Longueur	Largeur
ATA 1'04	Mxg avec M1-M3	9,16	–
–	M1g	3,86	3,12
–	M2g	3,05	2,78
–	M3g	2,44	2,55
–	Mxd avec M1-M3	9,04	–
–	M1d	3,78	3,08
–	M2d	3,09	2,92
–	M3d	2,20	2,58
ATO-G 21'08	M1g	3,74	2,94
ATO-G 22'07	M3d	2,51	2,48
ATO-G 22'08	Mdg avec m1	3,95	2,75
–	Mdg avec m2	3,39	3,05
BGK-R 4'08	m2d	3,25	2,89
ATO-G 23'08	m2d	3,00	2,64

- *B. albicauda* vit dans les forêts humides de basse et moyenne altitude (entre 455 et 1600 m) du Nord-Est et de l'Est de Madagascar ;
- *B. villosa* a été observé uniquement dans deux sites du Nord de Madagascar dans les forêts humides de moyenne montagne entre 1200 à 1600 m.

B. mahajambaensis, bien qu'éteint, est la seule espèce du Nord-Ouest et la plus petite des espèces de ce genre. Sa présence pourrait attester l'existence permanente de fruits dans les arbres, ce qui n'est plus le cas dans les forêts déciduales du Nord-Ouest de Madagascar. Les sites subfossiles qui ont livré *B. mahajambaensis* se trouvent à plus basse altitude que la limite de répartition altitudinale des espèces actuelles. La présence de *Brachytarsomys* dans les gisements fossiles attesterait l'existence d'un environnement différent dans le passé, plus humide que l'actuel.

Ordre Rodentia Bowdich, 1821

Famille Muridae Illiger, 1815

Sous-famille Nesomyinae Forsyth Major, 1897

Genus *Nesomys* Peters, 1870

N. narindaensis sp. nov. (Fig. 4 et 5, Tableau 2)

Holotype : ATA 1'04, crâne incomplet dans sa partie occipitale avec les deux rangées dentaires du maxillaire (locus A d'Antsingiavo).

Paratypes : ATO-G 21'08, M1g (locus G d'Ambatomainy) ; ATO-G 22'07, M3d (locus G d'Ambatomainy) ; ATO-G 22'08, Mdg avec m1 et m2 (locus G d'Ambatomainy) ; BGK-R 4'08, m2d (locus R d'Ambongonambakoa) ; ATO-G 23'08, m2d (locus G d'Ambatomainy).

Diagnose : cette espèce est la plus grande du genre.

Derivatio nominis : le nom d'espèce fait référence à la presqu'île de Narinda (Province de Mahajanga, Madagascar) où se trouve le site qui a livré l'holotype.

Localité type : locus A d'Antsingiavo, presqu'île de Narinda, Province de Mahajanga, Madagascar.

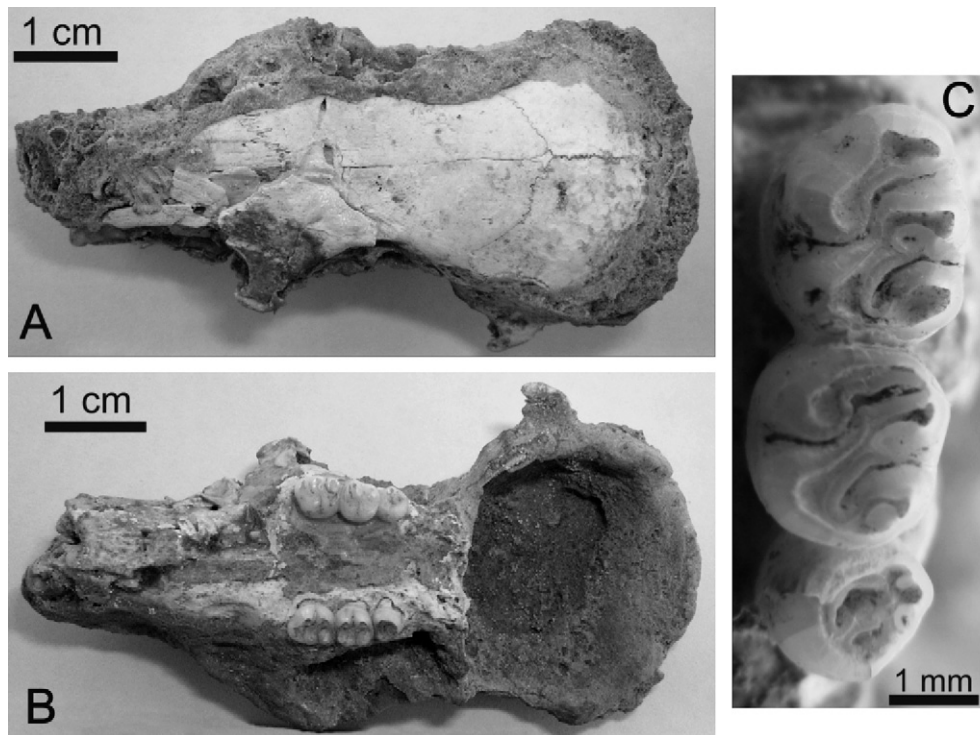


Fig. 4. Holotype de *Nesomys narindaensis* sp. nov.: ATA 1'04 (A. Crâne en vue dorsale. B. Crâne en vue palatine. C. Rangée dentaire supérieure gauche).
Fig. 4. Holotype of *Nesomys narindaensis* sp. nov.: ATA 1'04 (A. Dorsal view of the cranium. B. Palatal view of the cranium. C. Left upper tooth row).

Âge : Pléistocène supérieure et Holocène.

Description :

Crâne : les dimensions relevées sur ATA 1'04 sont plus grandes que celles données pour *N. lambertoni* Grandier, 1928 (Goodman et Schütz, 2003), l'espèce actuelle la plus grande. La longueur totale conservée est de 61,3 mm alors que la longueur des crânes de *N. lambertoni* varie de 50,3 mm à 53,8 mm. Le rétrécissement post-orbitaire est de 12,4 mm, alors qu'il est de 8,7 mm à 9,2 mm pour *N. lambertoni* ; de même la largeur du palais entre les M1 est de 8,7 mm pour le fossile contre 7,2 mm à 7,9 mm. La longueur du diastème est d'environ 20 mm et la largeur du rostre atteint 12,0 mm pour ATA 1'04, alors que chez *N. lambertoni*, la mesure du diastème varie de 13,7 mm à 13,8 mm et celle du rostre est de 9,0 mm.

M1 : la dent fossile, bien que plus grande, est très plate avec un paracône à peine redressé. Le mésolophe relativement court est nettement en arrière du paracône et bien marqué. Une petite vallée postérieure étroite est présente et s'approfondit vers le milieu de la dent. Cette vallée deviendra avec une légère usure une fossette, puis disparaîtra. Cette dent possède trois racines (la linguale est allongée mésiodistalement).

M2 : comme sur la M1, le mésolophe est bien projeté à l'arrière du paracône. Par ailleurs, il est un peu plus long que sur la M1 pour les deux formes. Cette dent possède trois racines.

M3 : la fossette antérieure est nettement plus profonde que les fossettes postérieures. ATO-G 22'07 qui est un germe dentaire montre également une fossette anté-

rieure plus profonde que les postérieures. La couronne, bien que non usée, est pratiquement plate à l'exception du paracône qui est légèrement saillant. En vue latérale, la hauteur maximale de la couronne se situe au niveau de l'hypocône. La M3 de l'espèce fossile est sphérique. Cette dent possède trois racines (la postéro-buccale est oblique distalement).

m1 : la dent est allongée, relativement étroite par rapport à la longueur. L'antéroconide n'est pratiquement pas renflé. Il forme une crête transversale qui se poursuit en descendant du côté labial. Du côté lingual, l'antéroconide est séparé du métaconide par un petit sillon court.

Le métaconide forme une cuspide ronde qui se poursuit lingualemment par un métalophide arqué, qui se termine sans toucher, ni le protoconide, ni l'antéroconide. Le protoconide est un tubercule presque isolé à l'avant, qui se poursuit à l'arrière par une crête longitudinale qui change de direction vers le milieu de la dent (de diagonale, elle devient longitudinale). C'est de ce point d'inflexion que part le mésolophide qui est un peu moins haut que les cuspidés majeures. Il est transverse et se referme longitudinalement sur la base du métaconide.

La crête longitudinale jouxte la partie antérieure de l'hypoconide. Celui-ci est rond.

Du côté lingual, l'entoconide est plus haut que les tubercules buccaux. L'hypolophide est légèrement oblique vers l'avant. La vallée entre le mésolophide et l'entoconide est la vallée la plus profonde de la dent.

À l'arrière de l'hypoconide, il y a un postérolophide qui est séparé de l'hypoconide par une faible striation verticale. Il existe un petit ectostylide dans la partie buccale du sinu-

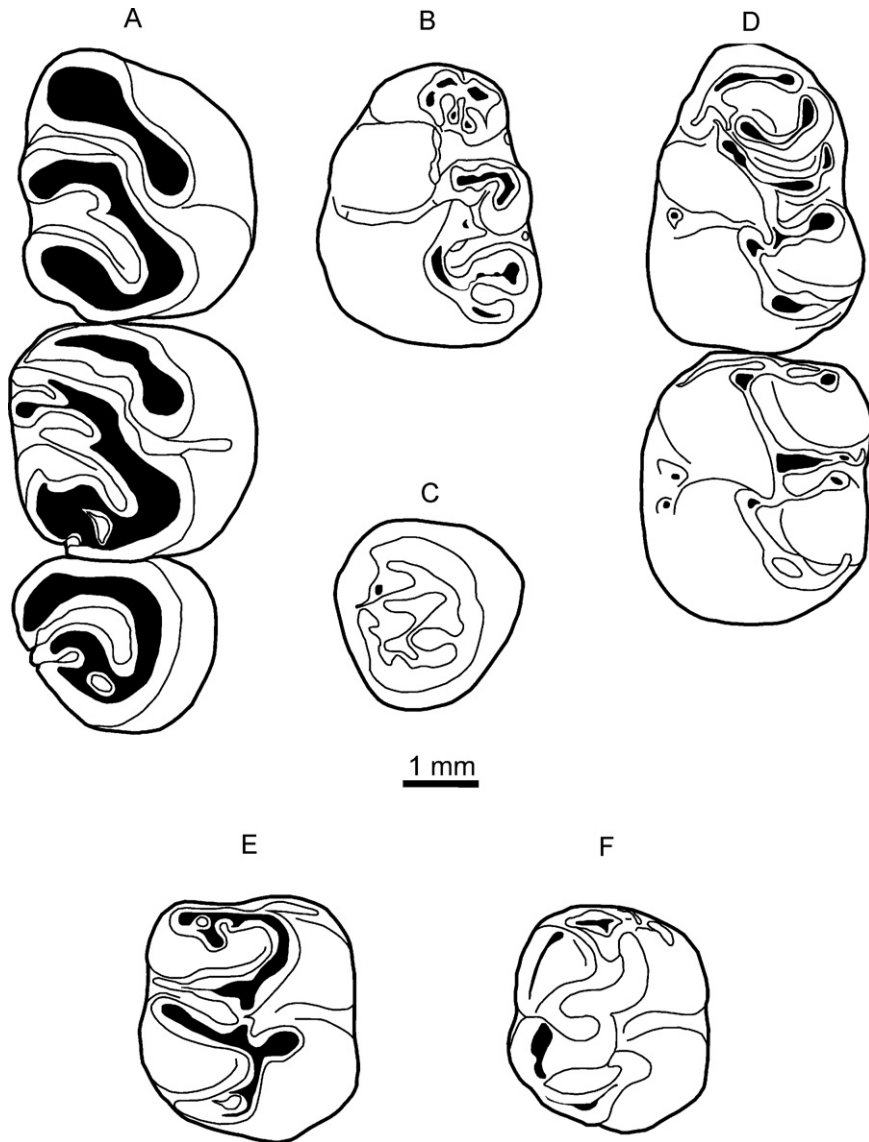


Fig. 5. Spécimens de *Nesomys narindaensis* sp. nov. **A.** ATA 1'04 (seule la rangée dentaire supérieure droite est représentée). **B.** ATO-G 21'08 (M1 g). **C.** ATO-G 22'07 (M3d). **D.** ATO-G 22'08 (Mdg avec m1 et m2). **E.** BGK-R 4'08 (m2d). **F.** ATO-G 23'08 (m2d).

Fig. 5. Specimens of *Nesomys narindaensis* sp. nov. **A.** ATA 1'04 (only the right upper tooth row is represented). **B.** ATO-G 21'08 (left M1). **C.** ATO-G 22'07 (right M3). **D.** ATO-G 22'08 (left mandible with m1 and m2). **E.** BGK-R 4'08 (right m2). **F.** ATO-G 23'08 (right m2).

side. Le postérolophide se renfle dans sa partie médiane en un postéroconide.

Cette dent possède deux racines.

m2 : le métaconide forme l'angle antérolingual de la dent. C'est une cuspidé haute qui se prolonge par un cingulum antérolabial descendant sur la base du protoconide.

Sur le germe dentaire, il existe une microvallée entre l'antérolophide et le métaconide, qui disparaît tout de suite avec l'usure.

Une vallée distale est présente entre l'antérolophide et le métalophide.

Le protoconide a un bras antérieur plus développé que sur la m1 et qui rejoint l'antérolophide. Il se poursuit vers l'arrière en une crête longitudinale qui s'infléchit à

l'intérieur. De là, part un mésolophide pratiquement transversal. Il a une épaisseur très variable. Il est très épais au niveau de la crête longitudinale et va en s'amincissant labialement.

Le sinuside est plus oblique et plus étroit vers l'arrière que sur la m1. À l'extrémité buccale de ce sinuside, il y a un ectostylide sphérique qui le bouche presque complètement.

L'hypoconide montre un dessin d'usure en V, limité à l'arrière par un sillon vertical plus net que sur la m1. Le postéroconide est une structure double et renferme en son sein une petite fossette.

Le postérolophide se referme lingualemment sur la base de l'entoconide en isolant une fossette très profonde qui est pratiquement la plus profonde de la dent.

L'ectostylide se rattache basalement au protoconide par une petite crête. Cette dent possède deux racines.

m3 : inconnue.

Diagnose différentielle : la taille des rangées dentaires est plus importante que chez *N. rufus* Peters, 1870, la longueur de la série dentaire M1–M3 varie de 6,6 mm à 7,4 mm ([Goodman et Carleton, 1996] et mesures des auteurs). Il existe deux espèces actuelles rares et peu connues *N. audeberti* Jentink, 1879, avec une rangée dentaire d'une longueur M1–M3 de 7,1 mm et *N. lambertoni*, dont la longueur de la rangée dentaire varie entre 7,2 mm et 7,9 mm (Goodman et Carleton, 1996).

Sur la M1, le paracône est beaucoup plus saillant chez *N. rufus* que chez *N. narindaensis*. Chez *N. rufus*, l'antérophe de la M1 émet un petit éperon disto-buccal qui est absent chez le subfossile. Le mésophe est également situé plus antérieurement et est plus variable chez *N. rufus* que chez *N. narindaensis*.

Sur la M2, le mésophe rejoint le paracône chez *N. rufus*, alors qu'il est projeté en arrière chez le subfossile.

Sur la M3, les fossettes sont peu profondes mais ont la même profondeur chez *N. rufus*, alors qu'elles sont de profondeur variable chez *N. narindaensis*.

Sur la m2 subfossile, le postéroconide présente une fossette en son sein, alors que cette formation n'existe pas chez *N. rufus*.

Comme pour *Brachytarsomys*, à l'exception de la taille, le faible nombre de spécimens ne nous permet pas de considérer ces caractères morphologiques comme diagnostiques. Un plus grand échantillon est nécessaire pour résoudre ce problème.

Discussion : la nouvelle espèce subfossile se distingue des actuelles par la taille plus importante des molaires et du crâne. Il existe trois espèces actuelles qui sont toutes diurnes et terrestres (Garbutt, 2007) :

- *N. rufus*, l'espèce la mieux connue, vit entre 900 et 2300 m d'altitude dans les forêts humides de l'Est et du Nord de Madagascar. Il fourrage dans la végétation assez dense, la litière de feuilles et les souches mortes. Ces principaux prédateurs sont *Galida elegans*, *Cryptoprocta ferox* et les rapaces diurnes ;
- *N. audeberti* préfère des habitats d'altitude inférieure à 800 m dans les basses forêts humides de l'Est. Il fourrage le sol de la forêt et est capable de grimper sur des souches ;
- *N. lambertoni* est connu seulement dans les forêts déciduales au Sud d'Antsalova dans les Tsingy (formation calcaire karstique) de Bemahara. Son comportement est assez mal connu. Néanmoins, il a été observé au sol en train de fourrager dans la litière de feuilles entre les formations calcaires des Tsingy mais il est aussi capable de grimper sur des rochers pour consommer des graines.

La zone des découvertes de la nouvelle espèce se situe entre la zone de répartition de *N. lambertoni* et du *N. rufus*. À part *N. lambertoni*, les autres espèces vivent dans les forêts humides du Nord et de l'Est de Madagascar. Les Tsingy de Bemahara se situent dans une zone humide à l'intérieur de la forêt sèche déciduale au sud de la Province de Mahajanga. En effet, les formations karstiques permettent de conser-

ver une humidité plus importante que dans les régions avoisinantes. Ces Tsingy sont aussi un réservoir unique pour la biodiversité, voire un refuge. *N. narindaensis* et *N. lambertoni* sont les deux espèces de *Nesomys* de l'Ouest de Madagascar mais aussi les deux plus grandes espèces du genre et de basses altitudes. La présence de *Nesomys* subfossiles est mentionnée dans la littérature pour deux autres sites du Nord-Ouest et du Nord mais aucune description n'en a été faite pour le moment (Burney et al., 1997; Rasoloharijaona, 1999).

3. Conclusions

Les subfossiles de *Brachytarsomys* et *Nesomys* dans la province de Mahajanga sont des taxons rares par rapport à l'importante quantité de restes d'*Eliurus* (plusieurs espèces) et de *Macrotarsomys* (trois espèces et une du genre voisin *Monticolomys*). Nous avons également récolté des restes de *Brachyuromys* et de *Voalavo*, en quantité moindre, qui feront l'objet de publications ultérieures. *B. mahajambaensis* est la plus petite des espèces du genre *Brachytarsomys*. À l'opposé, *N. narindaensis* est la plus grande des espèces du genre *Nesomys*. La présence de ces deux taxons est révélatrice d'un degré d'humidité plus important dans le Nord-Ouest dans le passé. Leur découverte atteste aussi une diversité en rongeurs plus importante que ce que l'on pouvait penser jusque là.

Remerciements

Cette étude a été financée dans le cadre d'un projet ATIP CNRS et de la « mission archéologique et paléontologique dans la Province de Mahajanga (Madagascar) » par la sous-direction de l'archéologie et la recherche en sciences sociales du ministère des Affaires Étrangères et Européennes, l'UPR 2147 du CNRS et le Mozea Akiba de l'université de Mahajanga. Nous tenons à remercier B. Senut (Muséum national d'histoire Naturelle de Paris), F. Thackeray (Institute for Human Evolution de Johannesburg), S. Goodman (Field Museum of Natural History de Chicago et WWF), V. Soarimalala (Université de Mahajanga), D. Berthet (Muséum d'histoire naturelle de Lyon), J. Cuisin et C. Denys (Laboratoire mammifères et oiseaux, Muséum national d'histoire naturelle de Paris) pour leurs conseils et le prêt de matériel de comparaison, J. Cauvin, Y. Leguen, P. Rentchler, P. et F. Gay et S. Tombomadiana-Raveloson pour leur aide sur le terrain, la délégation régionale du ministère des mines et de l'énergie de Mahajanga pour les autorisations et les permis d'exportation du matériel. Merci enfin aux deux rapporteurs anonymes pour leurs critiques constructives.

Références

- Albrecht, G.H., Jenkins, P.D., Godfrey, L.R., 1990. Ecogeographic size variation among the living and subfossil prosimians of Madagascar. *Am. J. Primatol.* 22, 1–50.
- Burney, D.E., James, H.F., Grady, F.V., Rafamantanantsoa Ramilisoninas, J.G., Wright, H.T., Cowart, J.B., 1997. Environmental change, extinction and human activity: Evidence from caves in NW Madagascar. *J. Biogeogr.* 24, 755–767.
- Garbutt, N., 2007. *Mammals of Madagascar: A complete guide*. A and C Black, London, 304 p.

- Godfrey, L.R., Sutherland, M.R., Petto, A.J., Boy, D.S., 1990. Size, space, and adaptation in some subfossil lemurs from Madagascar. *Am. J. Phys. Anthropol.* 81, 45–66.
- Gommery, D., Ramanivosoa, B., Tombomadiana-Raveloson, S., Randrianantenaina, H., Kerloc'h, P., 2009. Une nouvelle espèce de lémurien géant subfossile du Nord-Ouest de Madagascar (*Palaeopropithecus kelyus*, Primates). *C. R. Palevol.* 8, 471–480.
- Gommery, D., Sénégas, F., Mein, P., Tombomadiana, S., Ramanivosoa, B., Cauvin, J., Cauvin, C., 2003. Les résultats préliminaires des prospections dans la presqu'île de Narinda Madagascar. *C. R. Palevol* 2 (8), 639–648.
- Gommery, D., Tombomadiana, S., Valentin, F., Ramanivosoa, B., Bezoma, R., 2004. Nouvelle découverte dans le Nord-Ouest de Madagascar et répartition géographique des espèces du genre *Palaeopropithecus*. *Ann. Paléontol.* 90, 279–286.
- Goodman S.M., Carleton M.D., 1996. The rodents of the *réserve naturelle intégrale* d'Andringitra, Madagascar. In: S.M. Goodman (Ed.), A floral and faunal inventory of the eastern slopes of the *réserve intégrale* d'Andringitra, Madagascar: With reference to elevational variation. *Fieldiana Zool. (N. S.)* 85, 257–283.
- Goodman S.M., Rakotondravony D., 1996. The Holocene distribution of *Hypogeomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) on Madagascar. In: W.R. Lourenço (Ed.), *Biogéographie de Madagascar*, Orstom, Paris, pp. 283–293.
- Goodman, S.M., Schütz, H., 2003. Specimen evidence of the continued existence of the Malagasy rodent *Nesomys lambertoni* (Muridae: Nesomyinae). *Mammalia* 67 (3), 445–449.
- Goodman, S.M., Vasey, N., Burney, D.A., 2006. The subfossil occurrence and paleoecological implications of *Macrotarsomys petteri* (Rodentia: Nesomyidae) in extreme southeastern Madagascar. *C. R. Palevol.* 5 (8), 953–962.
- Mein, P., Freudenthal, M., 1971. Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du néogène moyen de Vieux-Collonges. Partie 1 : le genre *Cricetodon* *Lartet*, 1851. *Scripta Geol.* 5, 1–51.
- Rasoloharijaona, S., 1999. Contribution à l'étude du genre *Archaeolemur* sp. (Archaeolemuridae) : un lémurien sub-fossile provenant de la région de l'Ankarana. Essai de reconstitution du paléoenvironnement de la région de l'Ankarana. *Lemur. News* 4, 7–10.
- Sabatier M., Legendre S., 1985. Une faune à rongeurs et chiroptères plio-pléistocènes de Madagascar. In: CTHS (Ed.), *Actes du 110ème Congrès National des Sociétés savantes*, Montpellier, pp. 21–28.