

MODE DE VIE ET AFFINITES DE *PASCHATHERIUM*
(CONDYLARTHRA, HYOPSODONTIDAE)
D'APRES SES OS DU TARSE

par

Marc GODINOT *, Thierry SMITH ** & Richard SMITH ***

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	226
Introduction	227
Description	227
Astragale	228
Calcanéum	230
Interprétation fonctionnelle	231
Comparaisons et affinités	233
Comparaison des os du tarse de <i>Paschatherium dolloi</i> , <i>Hyopsodus paulus</i> et <i>Macrocranium vandebroeki</i>	233
Interprétation	234
Spéculations sur l'origine des hyracoïdes	235
Remerciements	238
Références bibliographiques	238
Légendes des planches	242

* E.P.H.E., Laboratoire d'Evolution et Morphologie Quantitative des Primates, URA 12 du C.N.R.S., Institut de Paléontologie, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.

** Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Catholique de Louvain, Place Louis Pasteur 3, B-1348 Louvain-la-Neuve & Département de Paléontologie, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Rue Vautier 29, B-1000 Bruxelles, Belgique (courrier).

*** Laekenveld 6, B-1780 Wemmel, Belgique.

Mots-clés: *Paschatherium*, Eocène, Condylarthre, Astragale, Calcanéum, Morphologie fonctionnelle, Phylogénie.

Key-words: *Paschatherium*, Eocene, Condylarthra, Astragalus, Calcaneum, Functional morphology, Phylogeny.

RESUME

Les os du tarse de *Paschatherium dolloi* de Dormaal sont décrits et analysés fonctionnellement. L'astragale possède une trochlée en poulie dissymétrique, une large cupule médiale pour la malléole du tibia, un col court. Le calcanéum a un tubercule péronéen bien développé et distal. Les facettes entre les deux os reflètent leur mobilité relative. L'ensemble des caractères indiquent une locomotion rapide, des mouvements de flexion-extension étendus et de fréquentes rotations du pied. *Paschatherium* est interprété comme un arboricole de type sciuridé. Les comparaisons effectuées avec le *Macrocranion* de Dormaal et un *Hyopsodus* nord-américain montrent: des ressemblances partielles entre les astragales de *Paschatherium* et *Macrocranion*, probablement dues à des convergences fonctionnelles; une grande similitude des calcanéums de *Paschatherium* et *Hyopsodus*, indiquant probablement leur parenté. Nous confirmons le placement de *Paschatherium* dans les condylarthres hyopsodontidés. Les différences entre les astragales de *Paschatherium* et *Hyopsodus* indiquent une divergence adaptative marquée entre les deux genres. Les ressemblances entre l'astragale de *Paschatherium* et celui des hyracoides nous font spéculer sur un possible scénario adaptatif concernant l'origine de ces derniers, scénario qui va à l'encontre du concept de Pantomesaxonia. Avec d'autres caractères, ces ressemblances pourraient suggérer une parenté des hyopsodontidés et des hyracoides (et téthythères).

ABSTRACT

Tarsals that can be confidently attributed to *Paschatherium dolloi* from Dormaal (Belgium) are described. The astragalus is short; its broad neck is set at an angle of 30 degrees to the trochlea. The trochlea is pulley-shaped and proximally extended. There is no astragalar foramen. The medial tibial facet extends distally in a cup deeply excavated in the neck and buttressed. The sustentacular facet extends toward the navicular facet but is not fully confluent with it. The calcaneum bears a proximo-distally extended proximal facet for the astragalus. A relatively large peroneal tubercle projects from the body, and is situated distally. Functionally, the trochlea indicates extensive flexion-extension movements of the foot. Calcaneo-astragalar facets indicate sliding and rotation between the two tarsals. The inclination of the navicular facet suggests frequent foot inversion. The peroneal tubercle reflects good muscular capacities for foot rotation. Overall morphology is interpreted as a scansorial adaptation similar to that of sciurids.

Comparisons are made with the tarsals of *Macrocranion vandebroeki* from Dormaal and *Hyopsodus paulus* from the Bridgerian of Wyoming. Some similarities between the astragali of *Paschatherium* and *Macrocranion* (trochlea) are interpreted as convergences for rapid locomotion. However absence of mobility at the lower ankle and midtarsal joints in *M. vandebroeki* suggests that this species was cursorial, as is known for *M. tenerum* from Messel. Similarities in the calcanea of *Paschatherium* and *Hyopsodus* are probably the result of close phylogenetic relations, and confirm the placement of *Paschatherium* in the hyopsodontids. The differences in the calcanea of *Paschatherium* and *Macrocranion* underline that *Paschatherium* is distinct from erinaceomorph insectivores. The differences in astragalar morphology between *Paschatherium* and *Hyopsodus* show that a marked adaptive divergence separates the two genera. We speculate about the common occurrence of a deep tibial cup ("cotylar fossa") and a pulley-shaped trochlea in *Paschatherium* and hyracoids, suggesting that an adaptive scenario similar to that having led to *Paschatherium* (scansoriality) might explain the acquisition of the peculiar hyracoid tarsal characters; such a scenario contradicts the concept of Pantomesaxonia. Other peculiar characters of *Hyopsodus* suggest that hyopsodontids might be given more consideration in the search for hyracoid (and tethythere) origins.

INTRODUCTION

Le genre *Paschatherium* a été nommé par Donald E. Russell dans sa belle monographie des mammifères paléocènes d'Europe (Russell 1964). L'espèce-type en est *P. dolloi* de Dormaal, qui avait d'abord été décrit comme un *Adapisorex* (Teilhard de Chardin 1927). La faune de Dormaal est sparnacienne. Deux espèces de *Paschatherium* ont été décrites dans le Thanétien, *P. petri* et *P. sp.*, ce qui fait de *Paschatherium* l'un des rares genres à franchir, en Europe, la limite Paléocène-Eocène (Russell 1964, Tambareau *et al.* 1992). Au début de l'Eocène inférieur, le genre est un élément abondant dans plusieurs faunes, et il est diversifié. Plusieurs autres espèces ont été décrites: *P. russelli* de Rians (Godinot 1978, 1981), *P. plaziati* de Fordones (Marandat 1989, 1991), et *P. marianae* de Silveirinha (Estravís & Russell 1992).

La place du genre *Paschatherium* parmi les petits mammifères n'a pas encore fait l'objet d'un consensus. Si on le rapproche d'*Adapisorex*, à la suite de Teilhard de Chardin, ses affinités seraient du côté insectivore érinacéomorphe (il est classé dans les Leptictidae pour Simpson 1945). Lorsqu'il a créé le genre, Russell (1964) l'a placé dans les condylarthres Hyopsodontidae. Mais cette opinion n'a pas été suivie par Romer (1966), ni par Van Valen (1967). Bien que les raisons de son choix aient été à nouveau données (Russell *et al.* 1975), Hooker continue à le considérer comme un insectivore (Hooker & Insole 1980, Collinson & Hooker 1987); et Russell persiste, reconnaissant l'imprécision des termes "Insectivore" et "Condylarthre", mais réaffirmant avec Novacek (1985) que "les traits diagnostiques des érinacéomorphes manquent chez *Paschatherium* et les hyopsodontides plus typiques" (Estravís & Russell 1992: 196). Comme *Paschatherium* est très abondant dans la faune de Dormaal, nous avons pensé que l'on devait pouvoir identifier ses os du tarse, et que leur étude pourrait peut-être apporter des arguments à cette controverse systématique.

L'espèce *Paschatherium dolloi* est effectivement de loin la plus abondante de Dormaal (48 % du matériel de mammifères fossiles selon Denys & Russell 1981). Or, dans la grande collection réalisée par l'un d'entre nous (R.S.), un type de calcanéum apparaît de loin le plus abondant dans la faune (54 parmi 76 calcanéums), et de même pour un type d'astragale (55 sur 72). Ces astragales et ces calcanéums vont bien ensemble par leur taille et leur morphologie; leur taille nous paraît correspondre tout-à-fait à la taille de *P. dolloi*; c'est pourquoi nous les attribuons de façon sûre à cette espèce. Les spécimens figurés sur les planches sont déposés dans les collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique; les autres appartiennent à la collection R. Smith.

DESCRIPTION

Les principaux termes anatomiques utilisés apparaissent sur la Figure 1. Nous donnons également des mesures (Tableau 1), et une figure sur laquelle est montrée la façon dont ces mesures ont été prises (Fig. 2).

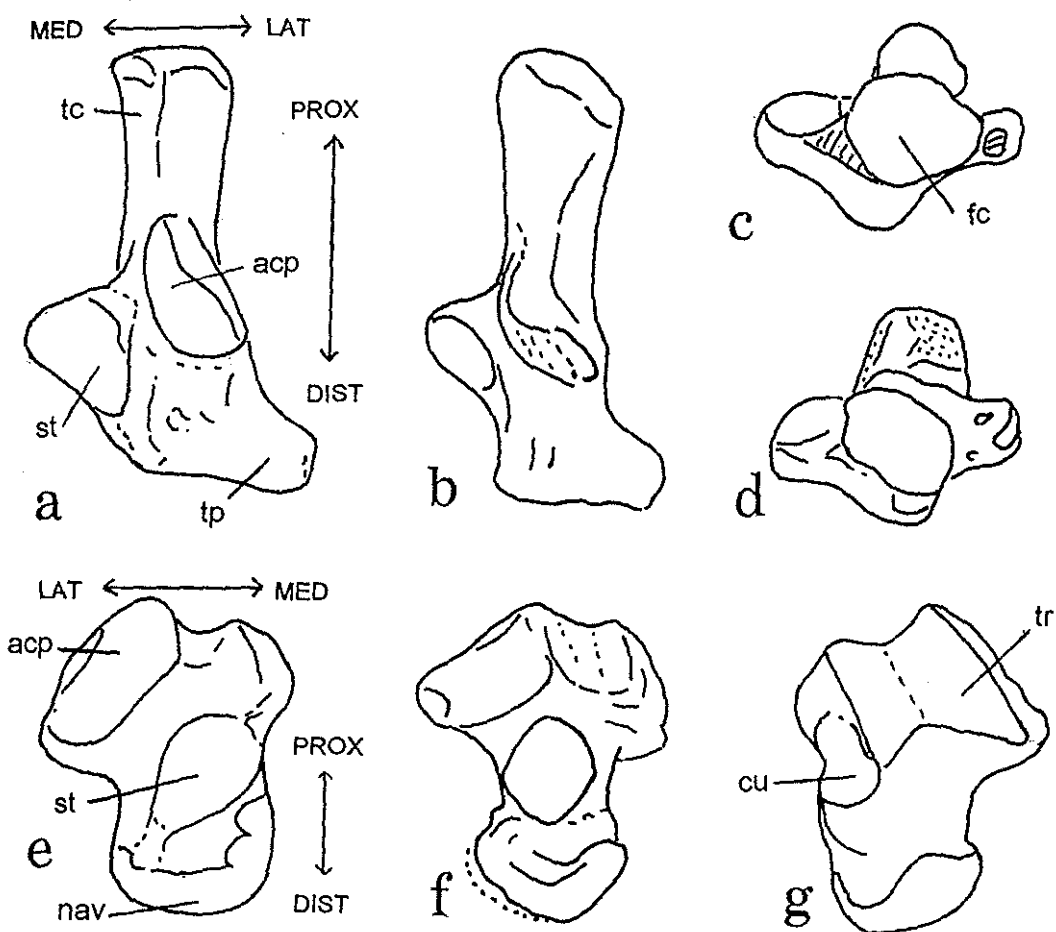


Figure 1.— Comparaison du calcanéum et de l'astragale de *Paschatherium* et de *Hyopsodus*, ramenés à la même taille, et indication des termes d'anatomie. Calcanéums de *P. dolloi* (DIII 2179, a, c) et *H. paulus* (USNM 23740, b, d), en vues dorsales (a, b) et distales (c, d). Astragales de *P. dolloi* (IRSNB M1252, e, g) et *H. paulus* (USNM 23740, f) en vues plantaires (e, f) et dorsale (g). acp, facette astragalo-calcaneenne proximale; cu, cupule tibiale; fc, facette cuboïde; nav, facette naviculaire; st, facette sustentaculaire; tc, tuber calcanei; tp, tubercule péronéen; tr, trochlée. Les termes d'orientation sont MED, médial, LAT, latéral, PROX, proximal, et DIST, distal.

ASTRAGALE

(Fig. 1e, g; Pl. 1, Fig. 2a-2f)

L'astragale de *Paschatherium* est remarquable à plusieurs points de vues. Il est très court proximo-distalement. Son col est large, ce qui fait que la tête apparaît très proche du corps pour un aussi petit mammifère. En vue dorsale, on voit que le col fait un angle marqué par rapport à la trochlée; cet angle avoisine 30 degrés. La trochlée est très saillante dorsalement, bien creusée en son sillon médian, et en forme de poulie. La crête latérale est plus haute et plus étendue que la crête médiale. En vue dorsale, la crête latérale dessine une trajectoire courbe, légèrement convexe latéralement, alors que la

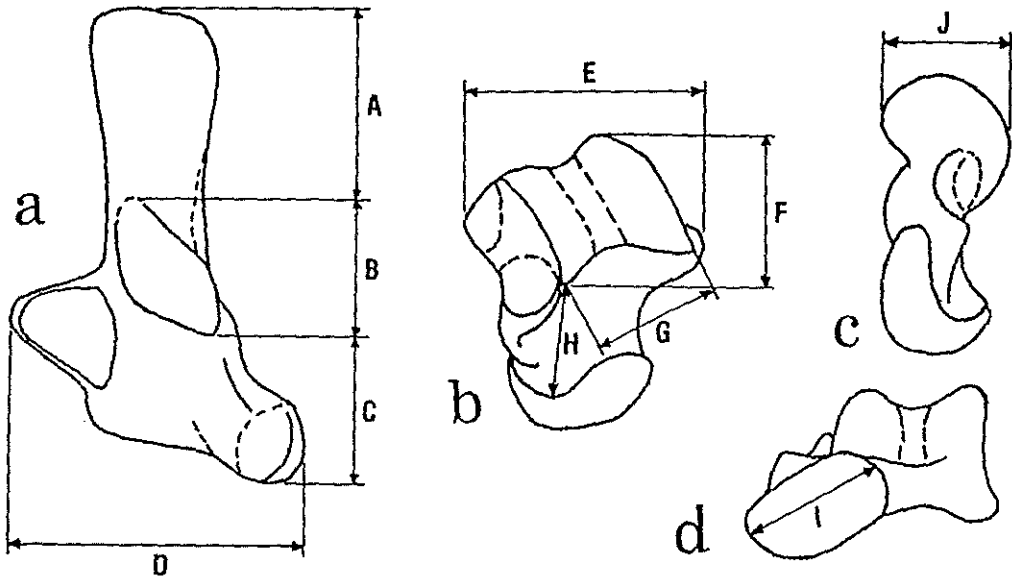


Figure 2.— Indication des mesures prises sur les os du tarse de *Paschatherium dolloi* de Dormaal. Calcaneum en vue dorsale (a) et astragale en vues dorsale (b), médiale (c) et distale (d).

crête médiale apparaît rectiligne. La facette fibulaire, verticale en vue dorsale, est limitée par un petit éperon disto-plantaire; en vue latérale, on voit bien son extension distale jusqu'au bord du col, et une extension proximale beaucoup moins marquée (Pl. 1, 2c). De la même façon, sur la face médiale, la facette tibiale, très visible, se rétrécit proximement, et se prolonge distalement en une cupule tibiale très particulière, large, creusée dans le corps et dans le col, et renforcée par un éperon osseux dorso-médial sur le col (Pl. 1, 2a, d, f). Cette cupule médiale, très marquée sur le spécimen que nous illustrons, présente une certaine variabilité dans l'échantillon de Dormaal. Il faut noter, proximement par rapport à cette cupule, une saillie osseuse proximo-médiale, et non articulaire (petit tuberculum mediale). Proximement, la poulie de la trochlée s'étend loin; elle se prolonge de façon continue par le sillon proximo-plantaire pour le tendon du muscle flexor digitorum fibularis (Szalay & Decker 1974). Il n'y a pas de foramen astragalien (Pl. 1, 2f). Distalement, la facette naviculaire a un contour très arrondi en vue dorsale, avec une bonne extension proximo-médiale; sa partie latérale est assez saillante dorsalement, et toute la tête présente une inclinaison médio-plantaire / latéro-dorsale (Pl. 1, 2d, e).

Sur la vue plantaire, la facette sustentaculaire est assez grande. Elle est convexe et présente un étroit prolongement distal, qui semble rejoindre la facette naviculaire; toutefois ce prolongement est un peu en creux par rapport à la facette naviculaire et la confluence entre les deux n'est donc pas complète. La facette sustentaculaire présente aussi un prolongement proximo-médial. La facette calcanéenne proximale (= "ectal facet") est assez étendue; sa concavité d'ensemble est modérée (PL.1, 2c).

CALCANEUM

(Fig. 1a; Pl. 2, Fig. 2a-2e)

Le calcanéum de *Paschatherium* n'est pas très allongé proximo-distalement. En vue dorsale ou plantaire, le tuber calcanei apparaît assez étroit, mais on voit sur les vues latérale et médiale qu'il y apparaît large, ce qui lui donne alors un aspect court et robuste. La facette astragaliennne proximale est étendue, s'allongeant proximo-distalement sur près du tiers de la longueur de l'os. En vue dorsale, elle fait un angle avec le tuber d'environ 27 degrés. Elle est très fortement recourbée: sa partie proximale est inclinée du côté médial, ce qui la fait apparaître plus étroite en vue dorsale, alors que sa partie distale est très inclinée distalement, apparaissant donc plus large en vue dorsale (Pl. 2, 2a, d-e). Sur la face latérale du même relief, on ne voit pas de facette fibulaire bien formée.

Le sustentaculum est saillant médialement. Son bord proximal présente une légère inclinaison médio-distale; son bord distal est beaucoup plus incliné distalement. La facette sustentaculaire a un bord proximo-latéral arrondi suivi d'une légère concavité (visible sur le spécimen DIII 2179, Fig. 1a); elle ne se prolonge pas loin distalement, ce qui lui donne globalement la forme d'un triangle à sommets très arrondis. Sa concavité est peu accentuée. Le corps du calcanéum est court et large. Le tubercule péronéen est bien formé, saillant, situé distalement et en outre incliné disto-latéralement, ce qui en fait la partie la plus distale du calcanéum. Cette inclinaison retentit sur la facette cuboïde, qui paraît elle-même un peu "tirée" disto-latéralement. L'extrémité du tubercule péronéen est épaissie, isolée par un large sillon dorsal; elle est parfois isolée par un léger rétrécissement visible en vue dorsale (Pl. 2, 2a), mais ce rétrécissement peut aussi être absent (DIII 2179, Fig. 1a). La facette cuboïde est ovale et légèrement aplatie dans le sens dorso-plantaire sur les spécimens très bien conservés (Pl. 2, 2c); elle paraît

Calcanéums	A	B	C	D		
IRSNB M1253	2,20	1,80	1,80	3,55		
DIIA 2170	2,30	1,80	1,70	3,65		
DIIC 2171	1,95	1,60	1,60	3,10		
DIII 2172	2,45	1,70	1,75	3,30		
DIII 2173	1,85	1,45	1,60	3,20		
Astragales	E	F	G	H	I	J
IRSNB M1252	2,80	1,85	1,50	1,40	1,75	1,60
DIIA 2175	2,50	1,90	1,40	1,40	1,70	1,45
DIIC 2176	2,80	1,90	1,50	1,50	1,70	1,40
DIIC 2177	2,45	1,65	1,30	1,30	1,45	1,20
DIII 2178	2,50	1,80	1,35	1,40	1,75	1,50

Tableau 1.— Tableau donnant les mesures prises sur cinq calcanéums et cinq astragales bien conservés de *Paschatherium dolloi* de Dormaal, en mm. Les longueurs mesurées sont indiquées sur la Figure 2. Deux sont dans les collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (IRSNB), les autres sont dans la collection de R. Smith.

plus haute, presque subcirculaire, sur des spécimens usés (Fig. 1c). Son bord dorsal fait saillie par rapport à la surface distale du corps du calcanéum. Sa surface est très légèrement concave. Sur la face plantaire, le tubercule distal ("anterior plantar tubercle") est bien formé, massif, assez proche mais n'atteignant pas le bord distal.

INTERPRETATION FONCTIONNELLE

La trochlée de l'astragale en poulie, dessinant de profil un demi-cercle saillant dorsalement, indique des mouvements étendus de flexion-extension du pied. L'aspect aigu des crêtes, et le creusement de la trochlée qui le souligne, indiquent un mouvement bien contraint dans sa direction, et l'aptitude à supporter des mouvements rapides et puissants. Mais par ailleurs, la dissymétrie de la trochlée a des conséquences. Si l'on imagine un tibia fixe au-dessus de l'astragale, du côté proximal, la flexion dorsale (dorsiflexion, ou extension) de l'astragale va s'accompagner d'une certaine déviation latérale, et à l'inverse la flexion plantaire de l'astragale sera accompagnée d'une déviation médiale (en vue dorsale, le fait que la crête latérale soit plus étendue proximodistalement que la crête médiale entraîne une déviation conjointe à la flexion-extension). La forte cupule tibiale indique que la malléole tibiale jouait encore un rôle important dans la sustentation. L'éperon osseux qui fait contrefort distalement semble indiquer de fortes contraintes passant en direction disto-médiale lorsque le pied était en dorsiflexion. S'agit-il d'un blocage particulier, postural? S'agit-il simplement de la conséquence, sur un astragale à col large et incliné médialement, de mouvements de dorsiflexion marqués chez un animal à grosse malléole tibiale? Ou cela indique-t-il des forces élevées dans cette position (comme au début d'un saut ou d'une extension violente du pied)? Quoiqu'il en soit de cette cupule, c'est la trochlée qui reflète les caractéristiques essentielles des mouvements entre l'astragale et le tibia.

En ce qui concerne l'articulation entre astragale et calcanéum ("lower ankle joint"), on peut remarquer que la facette calcanéenne proximale de l'astragale est à la fois moins étendue et moins recourbée que la facette correspondante sur le calcanéum. Ceci indique que la partie latérale du corps de l'astragale venait glisser le long, et pivoter autour, de cette facette proximale du calcanéum. Cette rotation proximale s'accompagnait d'un glissement conjoint entre les deux facettes sustentaculaires, celle du calcanéum étant cette fois plus étroite que celle de l'astragale, le long de laquelle elle pouvait glisser. Cette articulation intratarsienne permet donc des mouvements de rotation du pied.

Les articulations distales des deux os sont moins suggestives en termes de mouvements. Toutefois, la forte inclinaison médio-plantaire de la facette naviculaire (Pl. 1, 2e) est similaire à ce qu'on rencontre chez les primates, ou d'autres arboricoles à pied fréquemment placé en position d'inversion (l'inversion du pied, ou supination, tourne la face plantaire du côté médial). La facette cuboïde, par son orientation presque dorso-plantaire et son extension dans la même direction, pouvait probablement être le lieu d'un peu de glissement et rotation conjointe du cuboïde, comme chez les carnivores arboricoles (Jenkins & McClearn 1984). Toutefois son allongement transversal (Pl. 2,

2c) indique que ce mouvement devait être limité. Globalement, les articulations distales de l'astragale et du calcaneum semblent surtout traduire des positions fréquentes du pied en inversion.

Un autre caractère important pour l'interprétation fonctionnelle est le fort développement du tubercule péronéen, qui est ici saillant et épaissi à son extrémité. La concavité qu'il isole dorsalement reçoit le tendon du muscle peroneus brevis. Son extrémité latérale repousse le tendon du peroneus longus. Et c'est le muscle abductor digiti quinti qui passe du côté plantaire, "sous" le tubercule péronéen. Tous ces muscles et tendons provoquent des mouvements d'inversion ou d'éversion du pied (éversion = pronation), c'est-à-dire des mouvements de rotation du pied au cours de la locomotion (Jouffroy 1962, Lewis 1989, Gunnell 1989).

Au total, la trochlée de l'astragale indique des mouvements rapides et puissants, comme on en trouverait chez les coureurs ou les sauteurs. Mais la déviation conjointe à la flexion-extension, la mobilité intratarsienne, les fréquentes positions du pied en inversion, ainsi que l'importance probable des muscles provoquant des mouvements de rotation du pied, suggèrent une locomotion impliquant une large part de rotation du pied. On sait que les mouvements de rotation du pied et les positions en inversion sont fréquentes, entre autres, chez les arboricoles. Notre première hypothèse est donc de proposer pour *Paschatherium* un mode de vie arboricole de type écureuil (= "scansorial").

A cette conclusion aussi biomécanique que possible, nous pouvons encore ajouter quelques analogies. L'angle marqué entre le col de l'astragale et la trochlée, et la forte inclinaison de la tête de l'astragale en vue distale sont fréquentes chez les primates, et liées à leur locomotion arboricole. La grande extension proximo-distale de la facette astragalienne proximale du calcaneum a été considérée comme typique des arboricoles non primates, entre autres des tupaiidés et des sciuridés les plus arboricoles (Szalay & Drawhorn 1980). Une extension encore plus marquée du tubercule péronéen a aussi été interprétée comme liée à l'arboricolie (Prasad & Godinot 1993). Ces analogies renforcent l'idée d'une adaptation arboricole. Toutefois, nous reconnaissons aussi que *Paschatherium* présente des particularités, une combinaison de caractères que nous n'avons retrouvée nulle part ailleurs. Aussi ne pouvons nous pas exclure une adaptation inattendue. Les petits mammifères présentent des adaptations très variées, et nos comparaisons restent jusqu'ici limitées. Chez un fouisseur comme la taupe (*Talpa europaea*), la trochlée de l'astragale n'est pas en poulie; elle est très élargie distalement, en coin ("wedge-shaped") et le col est dans le prolongement de la trochlée. Chez des insectivores nageurs, on trouve quelques analogies: col faisant un angle marqué avec la trochlée chez *Potamogale*, trochlée un peu dissymétrique chez *Galemys*; mais l'un et l'autre ont une trochlée assez courte et un rebord osseux proximal non articulaire, très différent de la longue poulie "de course" de *Paschatherium*. Peut-être des formes plus ressemblantes pourront-elles être trouvées chez les rongeurs, chez qui la trochlée en poulie est fréquente? On ne trouve rien d'analogue sur les planches de Tullberg (1899), où l'on voit bien par exemple que les rongeurs coureurs ou sauteurs, s'ils ont une trochlée en poulie, ont aussi une trochlée moins dissymétrique, un col dans le prolongement de l'astragale, et une facette naviculaire aplatie (ces caractères indiquant des mouvements contraints dans le plan

parasagittal). Nous n'avons pas non plus trouvé d'analogue dans les nombreuses figures de Szalay (1977), Szalay et Drawhorn (1980), Cifelli (1983), etc. Aussi, pour le moment, nous en tenons nous à notre proposition d'arboricole de type sciuridé.

COMPARAISONS ET AFFINITES

Etant donné les discussions sur les affinités de *Paschatherium* rappelées en introduction, il était logique d'essayer de comparer ses os du tarse en premier avec un condylarthre hyopsodontidé, et avec un insectivore érinacéomorphe, adapisoricidé si possible. Nous avons pu effectuer les comparaisons avec *Hyopsodus*, précisément avec les os du tarse de *H. paulus* décrits par Gazin (1968). Par ailleurs, nous avons pu identifier dans la collection de Dormaal des astragales et des calcanéums très semblables à ceux de *Macrocranion tenerum* de Messel, qui sont en connexion (Storch 1993). Un spécimen de Messel comporte un astragale isolé, pas tout-à-fait complet mais permettant une bonne comparaison; sur ce spécimen et sur les autres, on voit en général le calcanéum par une de ses faces. Les os du tarse de Dormaal différent de ceux de *M. tenerum* de Messel essentiellement par leur taille plus petite. Leur attribution au genre *Macrocranion*, et à l'espèce *M. vandebroeki* (Smith & Smith 1994), est très sûre.

COMPARAISON DES OS DU TARSE DE *PASCHATHERIUM DOLLOI*, *HYOPSODUS PAULUS* ET *MACROCRANION VANDEBROEKI*

(Pl. 1 et 2)

L'espèce de *Hyopsodus* est nettement plus grande que les deux autres, et parmi celles-ci, le *Macrocranion* est un peu plus petit que le *Paschatherium*. L'astragale de *Macrocranion* diffère de celui de *Paschatherium* essentiellement par: une forme plus allongée, un col plus long et faisant un angle moins prononcé avec la trochlée, une trochlée plus étroite, moins creusée et plus étendue du côté proximo-plantaire, une tête plus haute en vue distale, une cupule tibiale petite. Sur la face plantaire, la facette sustentaculaire est plus étendue du côté disto-médial; elle semble plus largement confluyente avec la facette naviculaire; la facette proximale pour le calcanéum est plus étendue, et le sillon pour le tendon du flexor digitorum fibularis est au contraire plus étroit.

L'astragale de *Hyopsodus* diffère de celui de *Paschatherium* par: un col plus étroit et allongé, un corps large, dont la trochlée, non creusée, présente une crête latérale bien marquée et une crête médiale émoussée, très peu marquée; la trochlée est courte et ne s'étend pas sur la face proximale, où s'ouvre un foramen astragalien. Il n'y a pas de cupule médiale. Sur la face plantaire, la facette sustentaculaire est plus courte proximo-distalement, la facette proximale pour le calcanéum est orientée plus transversalement.

Le calcanéum de *Macrocranion* diffère de celui de *Paschatherium* par: l'absence de rétrécissement à la base du tuber; la facette proximale pour l'astragale moins allongée, orientée plus transversalement; la facette sustentaculaire plus allongée; le

tubercule péronéen réduit, beaucoup moins saillant, et situé moins distalement; la facette cuboïde moins grande et plus inclinée du côté médial.

Le calcanéum de *Hyopsodus* ressemble beaucoup à celui de *Paschatherium* dans son allure générale et dans le degré de saillie et la position très distale du tubercule péronéen; celui-ci apparaît quand même moins robuste. Il en diffère surtout par la facette proximale pour l'astragale moins étendue et plus transversale. Le sustentaculum a une forme plus arrondie; il est peut-être ainsi un peu moins saillant. La facette sustentaculaire paraît allongée, à cause d'une crête qui la prolonge distalement (Pl. 2, 3a); elle était peut-être en fait assez courte (Fig. 1b; le spécimen n'est pas parfaitement préservé, et certains détails sont difficiles à déchiffrer).

INTERPRETATION

Fonctionnellement, les astragales de *Paschatherium* et *Macrocranion* sont relativement proches, avec leurs trochlées longues et recourbées, à crêtes marquées, traduisant des flexions-extensions du pied étendues et rapides. Toutefois, les facettes plantaires pour le calcanéum sont plus étendues chez *Macrocranion*, et la facette proximale vient au contact d'une facette plus transversale sur le calcanéum: rien n'indique de la mobilité entre les deux os du tarse chez *Macrocranion*. La facette cuboïde inclinée, la facette naviculaire plus haute dans sa partie latérale (en vue distale) et le tubercule péronéen réduit indiquent chez *Macrocranion* la stabilité des articulations distales, peu ou pas du tout de mouvements de rotation du pied. Il semble que *M. vandebroeki* ait déjà un pied adapté à la course et au saut, les modes de locomotion reconnaissables chez *M. tenerum* (Storch 1993). L'astragale de *Hyopsodus* traduit des mouvements de flexion-extension du pied beaucoup moins étendus, probablement moins rapides (ou moins puissants) que chez les deux autres genres. *Hyopsodus* est visiblement beaucoup moins bien adapté à la "course" que les deux autres. Les facettes entre astragale et calcanéum n'indiquent pas non plus de mobilité à ce niveau chez *Hyopsodus*. Le plus petit tubercule péronéen semble suggérer un développement des muscles et tendons associés à la rotation du pied moindre que chez *Paschatherium*. Il nous paraît très difficile de proposer un mode de vie pour *Hyopsodus* à partir de ses seuls os du tarse. Rappelons que Matthew (1927) l'a considéré comme semi-arboricole, à la manière des tupaiidés. Gazin (1968: 32-33) l'a reconstitué comme un petit animal très allongé, à pattes courtes, à allure rappelant une belette. Il le considérait comme vraisemblablement fouisseur. Comme on l'a vu dans la partie fonctionnelle, nous ne sommes guère en mesure d'évaluer ce type d'adaptation d'après les os du tarse (aucun caractère du tarse de *Hyopsodus* ne paraît incompatible avec le fouissage; on retrouve chez *Talpa* une trochlée s'élargissant distalement).

En ce qui concerne la phylogénie, les ressemblances entre l'astragale de *Paschatherium* et celui de *Macrocranion*, et les ressemblances du calcanéum de *Paschatherium* avec celui de *Hyopsodus* pourraient laisser perplexe. Toutefois, on a vu que les caractères de l'astragale sont plus directement lisibles en termes de fonction, car la trochlée tibiale est la principale articulation pour la flexion-extension du pied. Ainsi, l'extension proximale de la trochlée, entraînant la perte du foramen astragalien chez *Paschatherium* et *Macrocranion*, est probablement une convergence fonctionnelle, car

on la retrouve dans de nombreux autres groupes. Les seuls caractères de l'astragale qui pourraient indiquer une parenté entre *Paschatherium* et *Macrocranion* sont le col court et large et la petite cupule tibiale de *Macrocranion*. En fait, une petite cupule tibiale n'est pas exceptionnelle chez les mammifères (voir ci-dessous); le col court et large est également assez fréquent. Par ailleurs, ces astragales diffèrent fortement par leurs facettes plantaires et le développement du sillon pour l'abductor digiti quinti. Ainsi, les ressemblances entre les astragales de *Paschatherium* et *Macrocranion* ne nous paraissent pas significatives en termes de proximité phylogénétique.

Au contraire, la forme et la situation très distale du tubercule péronéen du calcanéum sont très particulières chez *Paschatherium* et *Hyopsodus*, alors même que d'autres formes de tubercules péronéens sont connues, chez des genres considérés comme des Archonta ou des formes peut-être apparentées (Szalay 1977, Szalay & Drawhorn 1980, Godinot & Prasad 1993). Aussi considérons-nous que cette forme bien particulière et rare de calcanéum est probablement l'indication d'une parenté proche entre *Paschatherium* et *Hyopsodus*. Au contraire, le calcanéum à tubercule péronéen réduit de *Macrocranion* est déjà assez proche de ce que l'on trouve chez *Erinaceus*, et semble déjà bien engagé dans la voie des lipotyphlés érinacéomorphes. A ce point de vue, *Paschatherium* ne se rapproche pas du tout des érinacéomorphes. Mais, si les calcanéums indiquent une parenté proche de *Paschatherium* et *Hyopsodus*, on ne peut oublier les différences entre leurs astragales, qui témoignent d'adaptations locomotrices très différentes, et donc d'une divergence évolutive notable entre les deux genres.

Nous concluons donc que les os du tarse éloignent *Paschatherium* des érinacéomorphes, et le rapprochent au contraire des condylarthres hyopsodontidés. Mais, ces os témoignent également d'une forte divergence concernant l'adaptation locomotrice de *Paschatherium* et *Hyopsodus*. Nous arrêterons là, provisoirement, nos comparaisons détaillées. Il va sans dire qu'il faudrait les étendre à de nombreux autres groupes.

SPECULATIONS SUR L'ORIGINE DES HYRACOIDES

Les caractères de l'astragale de *Paschatherium* sont très particuliers, et nous ne les avons jusqu'ici retrouvés chez aucun petit mammifère (mais notre recherche n'est pas exhaustive). Une large cupule tibiale a été trouvée par MacPhee (1994) chez le *Plesiorcyteropus* de Madagascar, qui a une trochlée et une allure d'ensemble bien différentes. MacPhee a discuté ce caractère, qu'il appelle "cotylar fossa" (1994: 178). Cette cupule est présente, mais moins marquée, chez le condylarthre *Meniscotherium* (Gazin 1965, Williamson & Lucas 1992), et chez quelques primates selon Lewis (1989), ce qui suggère pour MacPhee un lien possible avec une adaptation arboricole (on rejoindrait ainsi notre hypothèse concernant *Paschatherium*). On retrouve une cupule tibiale antérieure bien marquée sur l'astragale attribué à *Anthracobune* (Gingerich *et al.* 1990), qui présente en plus un tuberculum mediale plus développé que celui de *Paschatherium*. On trouverait probablement une cupule plus ou moins marquée chez d'autres genres à col de l'astragale court, large et orienté très médialement (peut-être

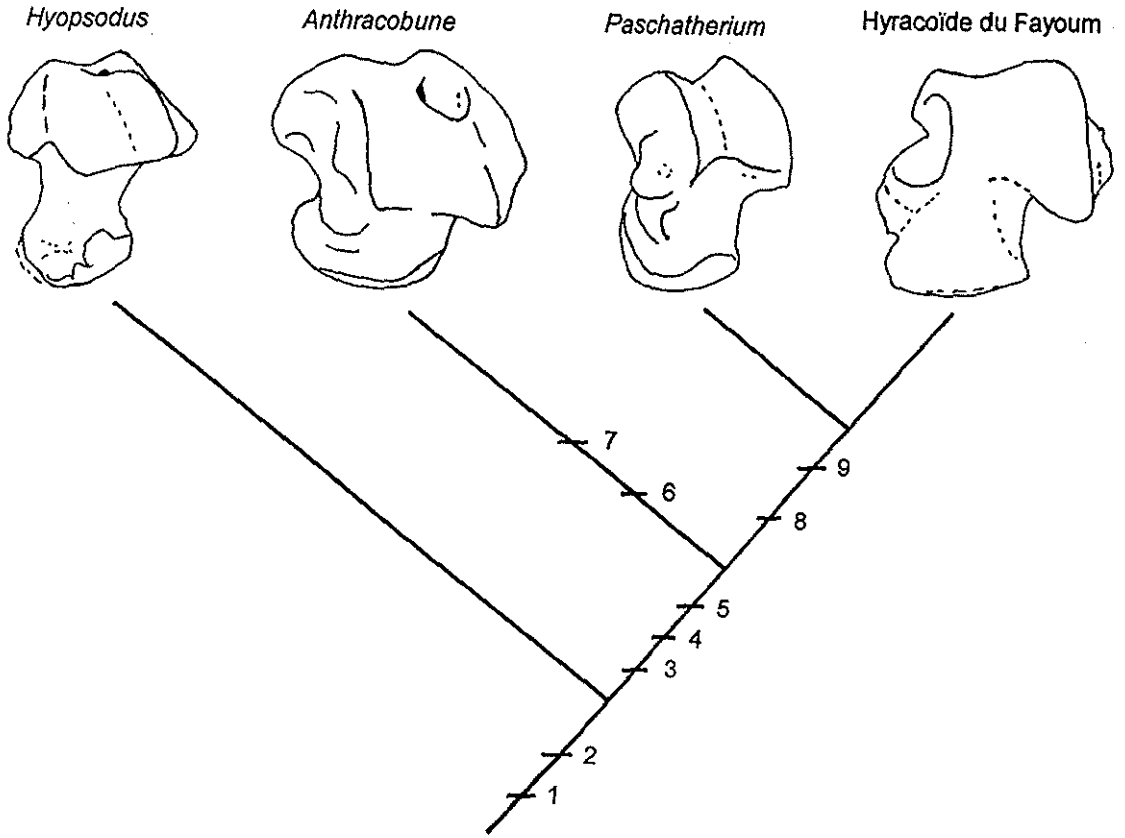


Figure 3.— Morphogramme montrant les caractères dérivés des astragales de *Paschatherium* (Condylarthra, Hyopsodontidae), *Anthracobune* (Proboscidea) et un hyracoïde paléogène. Cette série illustre un scénario adaptatif possible pour l'origine du tarse des hyracoïdes à partir d'une morphologie très primitive (*Hyopsodus*), en passant par un stade semblable à *Paschatherium*, peut-être adapté à une locomotion arboricole de type écureuil, et passant ensuite à une adaptation à la course (*Anthracobune*, qui est beaucoup plus grand et avait un mode de vie différent, représente une autre spécialisation locomotrice, que l'on pourrait facilement enraciner entre *Paschatherium* et les hyracoïdes). Si l'on y ajoute des caractères du calcanéum et de la dentition (1-2), ce schéma peut être lu comme un cladogramme provocant, provisoire parce que basé sur un trop petit nombre de caractères, enracinant les Proboscidea et les Hyracoidea dans des condylarthres hyopsodontidés.

Les astragales sont dessinés en vue dorsale et ramenés à la même longueur proximo-distale (astragale d'*Anthracobune* d'après Gingerich *et al.* 1990, astragale du Fayoum d'après Rasmussen *et al.* 1990). Les caractères sont: 1, calcanéum à tubercule péronéen distal de type *Hyopsodus*; 2, I1/ plus grandes que les autres incisives supérieures, implantées verticalement et pointues, et mandibules soudées portant des incisives inférieures très proclives (inconnu chez *Paschatherium*); 3, astragale court, à col large et faisant un angle marqué avec la trochlée; 4, crête médiale de la trochlée de l'astragale saillante; 5, partie médiale à la trochlée développée, portant un petit tuberculum mediale et une cupule médiale ("cotylar fossa") pour la malléole du tibia large et profondément creusée, tout contre le col; 6, tuberculum mediale très développé; 7, astragale massif, raccourci et bas; 8, perte du foramen astragalien; 9, trochlée tibiale en poulie bien creusée et dissymétrique.

Oxyaena d'après Gunnell & Gingerich 1991, Fig. 7). Tous ces derniers taxons ont par contre des trochlées différentes de celle de *Paschatherium*.

La même cupule tibiale est présente, fort développée, chez les hyracoïdes, chez qui elle est associée à une trochlée en poulie creusée et dissymétrique. On retrouve les deux aussi bien chez le *Dendrohyrax* actuel que chez un hyracoïde coureur du Miocène (Fischer 1986: Fig. 13). Cela donne une ressemblance particulière, par une association de caractères qui est rare, aux astragales de *Paschatherium* et des hyracoïdes. Comme les caractères des os du tarse peuvent avoir une grande valeur phylogénétique et fonctionnelle, cette ressemblance nous a frappés, et nous paraît être plus qu'une simple coïncidence. En effet, les hyracoïdes africains constituent une radiation d'herbivores, dont beaucoup étaient coureurs. Pourquoi alors ont-ils ce tarse si particulier, et cette cupule que l'on ne retrouve pas chez les autres ongulés coureurs? La seule solution est qu'ils ont hérité ce caractère d'un ancêtre. Ils ne descendent donc pas d'un condylarthre de type *Phenacodus*, déjà adapté à la course et sans cupule tibiale, mais ils doivent descendre d'un animal ayant un astragale à cupule tibiale très marquée, ressemblant peut-être à *Paschatherium*. Ce scénario adaptatif est représenté sur le morphogramme de la Figure 3, où un animal ayant acquis les caractères particuliers de *Paschatherium* à l'astragale, s'il se spécialisait ensuite à la course, perdrait la facette naviculaire arrondie (primitive); si sa lignée augmentait de taille, cela entraînerait un accroissement relatif de la trochlée, comme chez les autres ongulés, et il acquerrait une morphologie proche de celle des hyracoïdes. Un tel scénario évolutif implique que les hyracoïdes doivent leurs caractères si particuliers du tarse à un ancêtre qui aurait eu une adaptation semblable à celle de *Paschatherium*. Si notre interprétation de ce dernier est bonne, cet ancêtre pourrait avoir été arboricole. Ceci nous paraît cohérent avec une hypothèse émise récemment, à savoir que les groupes de mammifères qui comportent à la fois des formes terrestres et des formes arboricoles — c'est le cas des hyracoïdes — auraient eu un ancêtre adapté à la vie arboricole (Prasad & Godinot 1994). (Mais une autre adaptation ancestrale, entraînant la formation d'une large cupule tibiale, serait également possible). Ce scénario, qui exclut que les hyracoïdes soient issus d'un ancêtre coureur comme *Phenacodus*, contredit le concept de *Pantomesaxonia* (Thewissen & Domning 1992).

Sur notre schéma, nous avons également placé *Anthracobune*, qui a une cupule tibiale, est beaucoup plus grand, d'où une forme massive et un corps de l'astragale aplati (et un mode de vie différent). En fait *Anthracobune* doit avoir eu lui aussi un ancêtre plus petit à astragale voisin de celui de *Paschatherium*, mais possédant encore un foramen astragalien. (On pourrait très bien imaginer un schéma intervertissant la position d'*Anthracobune* et de *Paschatherium*, car la perte du foramen astragalien et l'acquisition d'une trochlée en poulie pourraient facilement s'être produites en parallèle). Notre scénario indique surtout que, à partir d'une forme à astragale très primitif comme *Hyopsodus*, une adaptation particulière a du faire apparaître un astragale proche de celui de *Paschatherium*, ayant encore un foramen astragalien, et qu'à partir de là des spécialisations ultérieures pourraient avoir conduit à des morphologies de proboscidiens primitifs et d'hyracoïdes.

Notre morphogramme-scénario peut-il être lu comme un cladogramme? L'anatomie de *Paschatherium* étant, outre son tarse, limitée à ses dents, nous avons examiné de plus près son parent probable *Hyopsodus*. Et nous avons découvert que ce

petit condylarthre n'a pas que des caractères primitifs. Dans sa dentition, *Hyopsodus* possède deux caractères fort intéressants aux dents antérieures: ses incisives supérieures antérieures, les II/, sont plus grandes que les autres, pointues, et implantées très verticalement (Gazin 1968, Pl. 6); par ailleurs, en examinant les dentitions antérieures les mieux préservées (USNM 17957, 17989), il apparaît que les deux héli-mandibules sont fortement fusionnées entre elles, et portent des incisives très proclives. La dentition antérieure de *Hyopsodus* n'est donc pas primitive. La fusion des mandibules chez un aussi petit animal est même remarquable. Elle doit correspondre à un usage particulier des dents antérieures. L'association de grandes II/ verticales et d'incisives inférieures proclives rappelle beaucoup ce que l'on trouve en plus accentué chez les hyracoïdes et les autres téthythères. Ces caractères s'additionnant, il apparaît moins arbitraire de considérer notre phénogramme comme une hypothèse de parenté (Fig. 3).

Sur notre schéma, *Paschatherium* (s'il a les spécialisations antérieures des dents de *Hyopsodus*) pourrait être le groupe-frère des hyracoïdes. Ou bien, si la perte du foramen astragalien est convergente chez *Paschatherium* et les hyracoïdes, *Paschatherium* pourrait être le groupe-frère des proboscidiens + hyracoïdes, c'est-à-dire être un paenongulé ancestral. Ce schéma reste malgré tout très spéculatif, car il n'est basé que sur un tout petit nombre de caractères. Nous n'avons pas pris en compte les caractères du pétreux (Cifelli 1982), ni tous ceux que l'on pourrait analyser à la lumière des recherches récentes sur les téthythères et les paenongulés (Novacek et al. 1988, Shoshani 1992, Thewissen & Domning 1992, Fischer & Tassy 1993, Prothero 1993). Nous voulons seulement en retenir deux idées: 1) l'origine des hyracoïdes comprend probablement un scénario adaptatif qui passe par un animal ayant eu un astragale proche de celui de *Paschatherium* (son mode de vie pouvant être une adaptation arboricole de type sciuridé [ou une autre adaptation?]); cette origine ne peut se trouver dans des formes plus adaptées à la course comme *Phenacodus*, ce qui va à l'encontre de l'hypothèse des Pantomesaxonia; 2) les condylarthres hyopsodontidés sont peut-être un groupe à prendre en considération, comme groupe-souche possible, dans la recherche de l'origine des hyracoïdes (et des téthythères).

REMERCIEMENTS

Nous remercions R.J. Emry pour le prêt des os du tarse de *Hyopsodus* conservés à la Smithsonian Institution, Washington. Nous remercions G. Storch et S. Schaal, du Senckenberg Museum de Frankfurt am Main, pour l'accès aux collections d'insectivores de Messel offert à R.S., et pour l'envoi et le prêt d'un spécimen de *Macrocranium* à M.G. Nous remercions J. Michaux pour une discussion sur les rongeurs, et H. Thewissen pour des critiques sur le manuscrit. Les micrographies électroniques et leur tirage sont de J. Cillis et W. Miseur (I.R.S.N.B.). T. Smith est boursier du F.R.I.A.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CIFELLI, R.L., 1982. — The petrosal structure of *Hyopsodus* with respect to that of some other ungulates, and its phylogenetic implications. *J. Paleont.*, 56: 795-805.

- CIFELLI, R.L., 1983. — Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *Am. Mus. Novitates*, 2761: 1-31.
- COLLINSON, M.E. & HOOKER, J.J., 1987. — Vegetational and mammalian faunal changes in the early Tertiary of southern England. In: *Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, 259-303.
- DENYS, C. & RUSSELL, D.E., 1981. — Etude de la variabilité dentaire d'une population de *Paschatherium* (condylarthre hyopsodontidé), provenant de la localité sparnacienne de Dormaal (Belgique). *Bull. Inf. Géol. Bassin Paris*, 18: 37-45.
- ESTRAVÍS, C. & RUSSELL, D.E., 1992. — *Paschatherium marianae*, un nouveau Condylarthra de Silveirinha, Eocène inférieur du Portugal. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, (4e Sér., C), 14: 185-203.
- FISCHER, M.S., 1986. — Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 84: 1-132.
- FISCHER, M.S. & TASSY, P., 1993. — The interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, and Mesaxonia: the morphological evidence. In: SZALAY, F.S., NOVACEK, M.J. & McKENNA, M.C. (Eds.), *Mammal Phylogeny, Vol. 2, Placentals*. Springer Verlag, New York, 217-234.
- GAZIN, C.L., 1965. — A study of the early Tertiary condylarthran mammal *Meniscotherium*. *Smiths. Misc. Coll.*, 149: 1-98.
- GAZIN, C.L., 1968. — A study of the Eocene condylarthran mammal *Hyopsodus*. *Smiths. Misc. Coll.*, 153: 1-90.
- GINGERICH, P.D., RUSSELL, D.E. & WELLS, N.A., 1990. — Astragalus of *Anthracobune* (Mammalia, Proboscidea) from the early-middle Eocene of Kashmir. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan*, 28: 71-77.
- GODINOT, M., 1978. — Diagnoses de trois nouvelles espèces de mammifères du Sparnacien de Provence. *C. R. somm. Soc. Géol. Fr.*, (6): 286-288.
- GODINOT, M., 1981. — Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, 10: 43-126.
- GODINOT, M. & PRASAD, G.V.R., 1994. — Discovery of Cretaceous arboreal eutherians. *Naturwissenschaften*, 81: 79-81.
- GUNNELL, G.F., 1989. — Evolutionary history of Microsypoidea (Mammalia, ?Primates) and the relationship between Plesiadapiformes and Primates. *Univ. Michigan Pap. Paleont.*, 27: 1-157.
- GUNNELL, G.F. & GINGERICH, P.D., 1991. — Systematics and evolution of late Paleocene and early Eocene Oxyaenidae (Mammalia, Creodonta) in the Clarks Fork Basin, Wyoming. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan*, 28: 141-180.
- HOOKER, J.J. & INSOLE, A.N., 1980. — The distribution of mammals in the English Palaeogene. *Tertiary Research*, Rotterdam, 3: 31-45.
- JENKINS, F.A. & McCLEARN, D., 1984. — Mechanisms of hind foot reversal in climbing mammals. *J. Morph.*, 182: 197-219.
- JOUFFROY, F.K., 1962. — La musculature des membres chez les lémuriens de Madagascar. Etude descriptive et comparative. *Mammalia*, Vol. Sup., Paris, 326 p.
- LEWIS, O.J., 1989. — *Functional Morphology of the Evolving Hand and Foot*. Clarendon Press, Oxford, 359 p.
- MacPHEE, R.D.E., 1994. — Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorcycteropus*, and a diagnosis of a new order of eutherian mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 220: 1-214.
- MARANDAT, B., 1989. — Mammifères nouveaux de l'Ilerdien des Corbières et du Minervois (Bas-Languedoc, France). *Palaeovertebrata*, 19: 161-167.
- MARANDAT, B., 1991. — Mammifères de l'Ilerdien Moyen (Eocène Inférieur) des Corbières et du

- Minervois (Bas-Languedoc, France); Systématique, biostratigraphie, corrélations. *Palaeovertebrata*, 20: 55-144.
- MATTHEW, W.D., 1927. — The evolution of mammals in the Eocene. *Proc. Zool. Soc. London*, 947-985.
- NOVACEK, M.J., 1985. — The Sespedectinae; a new subfamily of hedgehog-like insectivores. *Am. Mus. Novitates*, 2822: 1-24.
- NOVACEK, M.J., WYSS, A.R. & MCKENNA, M.C., 1988. — The major groups of eutherian mammals. In: BENTON, M.J. (Ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, Vol. 2. Clarendon Press, Oxford, 31-71.
- PRASAD, G.V.R. & GODINOT, M., 1994. — Eutherian tarsal bones from the late Cretaceous of India. *J. Paleont.*, 68: 892-902.
- PROTHERO, D.R., 1993. — Ungulate phylogeny: molecular vs. morphological evidence. In: SZALAY, F.S., NOVACEK, M.J. & MCKENNA, M.C. (Eds.), *Mammal Phylogeny*, Vol. 2, Placentals. Springer Verlag, New York, 173-181.
- RASMUSSEN, D.T., GAGNON, M. & SIMONS, E.L., 1990. — Taxeopody in the carpus and tarsus of Oligocene Pliohyracidae (Mammalia: Hyracoidea) and the phyletic position of Hyraxes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 4688-4691.
- ROMER, A.S., 1966. — *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago, 468 p.
- RUSSELL, D.E., 1964. — Les mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, (Sér. C), 13: 1-324.
- RUSSELL, D.E., LOUIS, P. & SAVAGE, D.E., 1975. — Les Adapisoricidae de l'Eocène Inférieur de France. Réévaluation des formes considérées affines. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, (3e Sér.), 327: 129-194.
- SHOSHANI, J., 1992. — The controversy continues: an overview of evidence for Hyracoidea-Tethytheria affinity. *Israel J. Zool.*, 38: 233-244.
- SMITH, T. & SMITH, R., 1994. — Le genre *Dormaalius* QUINET, 1964 de l'Eocène inférieur de Belgique, synonyme du genre *Macrocranium* WEITZEL, 1949 (Mammalia, Lipotyphla). *Ministère des Affaires Economiques, Administration des Mines, Prof. Paper*, 274: 1-20.
- STORCH, G., 1993. — Morphologie und Paläobiologie von *Macrocranium tenerum*, einem Erinaceomorphen aus dem Mittel-Eozän von Messel bei Darmstadt (Mammalia, Lipotyphla). *Senckenberg. Iethea*, 73: 61-81.
- SZALAY, F.S., 1977. — Phylogenetic relationships and a classification of the eutherian Mammalia. In: HECHT, M.K., GOODY, P.C. & HECHT, B.M. (Eds.), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York, 315-374.
- SZALAY, F.S. & DECKER, R.L., 1974. — Origins, evolution, and function of the tarsus in late Cretaceous Eutheria and Paleocene Primates. In: JENKINS, F.A. (Ed.), *Primate Locomotion*. Academic Press, New York, 223-259.
- SZALAY, F.S. & DRAWHORN, G., 1980. — Evolution and diversification of Archonta in an arboreal milieu. In: LUCKETT, W.P. (Ed.), *Comparative Biology and Evolutionary Relationships of Tree Shrews*. Plenum Press, New York, 133-169.
- TAMBAREAU, Y., RUSSELL, D.E., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & VILLATTE, J., 1992. — Découverte de restes de vertébrés dans le Paléocène de Campo (Pyrénées aragonaises). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 128: 73-76.
- TEILHARD DE CHARDIN, P., 1927. — Les mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, 36: 1-33.
- THEWISSEN, J.M.G. & DOMNING, D.P., 1992. — The role of phenacodontids in the origin of the

modern orders of ungulate mammals. *J. Vertebr. Paleont.*, 12: 494-504.

TULLBERG, T., 1899. — Ueber das System der Nagetiere: eine Phylogenetik Studie. *Nova Acta Regiae Societatis scientiarum Upsaliensis*, 18: 1-514.

VAN VALEN, L., 1967. — New Paleocene insectivores and insectivore classification. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 135: 21-284.

WILLIAMSON, T.E. & LUCAS, S.G., 1992. — *Meniscotherium* (Mammalia, "Condylarthra") from the Paleocene-Eocene of Western North America. *Bull. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci.*, 1: 1-75.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Fig. 1.— Astragale de *Macrocranion vandebroeki* de l'Eocène inférieur de Dormaal (IRSNB M1250).

Fig. 2.— Astragale de *Paschatherium dolloi* de Dormaal (IRSNB M1252).

Fig. 3.— Astragale de *Hyopsodus paulus* du Bridgérien du Wyoming (USNM 23740).

Micrographies électroniques; les traits d'échelle indiquent 1 mm. Les vues sont: dorsales (a), plantaires (b), latérales (c), médiales (d), distales (e) et proximales (f).

PLANCHE 2

Fig. 1.— Calcanéum de *Macrocranion vandebroeki* de l'Eocène inférieur de Dormaal (IRSNB M1251)

Fig. 2.— Calcanéum de *Paschatherium dolloi* de Dormaal (IRSNB M1253).

Fig. 3.— Calcanéum de *Hyopsodus paulus* du Bridgérien du Wyoming (USNM 23740).

Micrographies électroniques; les traits d'échelle indiquent 1 mm. Les vues sont: dorsales (a), plantaires (b), distales (c), médiales (d), et latérales (e).

