

# LES ARTIODACTYLES DU GISEMENT YPRESIEN TERMINAL DE PREMONTRE (AISNE, FRANCE)

par

Jean SUDRE \* & Jörg ERFURT \*\*

## SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract, Zusammenfassung . . . . .	392
Introduction . . . . .	393
L'évolution des Diacodexidae; état de la question . . . . .	394
Origine du matériel . . . . .	395
Etude systématique . . . . .	396
<i>Eurodexis russelli</i> nov. sp. . . . .	396
<i>Eurodexis</i> cf. <i>E. russelli</i> . . . . .	404
Eurodexeinae indet. . . . .	405
<i>Diacodexis</i> cf. <i>D. varleti</i> SUDRE <i>et al.</i> , 1983 . . . . .	394
Conclusion . . . . .	409
Remerciements . . . . .	410
Références bibliographiques . . . . .	411
Légendes des planches . . . . .	413

\* Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes, UMR 5554 du CNRS, Université Montpellier II, Place E. Bataillon 34095 Montpellier Cedex 5, France.

\*\* Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltal-museum, Domstraße 5, D-06103 Halle, Allemagne.

**Mots-clés:** Mammifères, Artiodactyles, Nouvelle espèce, Yprésien, France.

**Key-words:** Mammals, Artiodactyls, New species, Ypresian, France.

## RESUME

Dans ce travail sont décrits les mammifères artiodactyles du gisement de Prémontré (Bassin de Paris) d'âge yprésien terminal (niveau-repère MP 10). Trois espèces sont identifiées sur le site: 1) *Diacodexis* cf. *varleti* SUDRE *et al.* 1983; 2) une nouvelle espèce du genre *Eurodexis* ERFURT & SUDRE (*E. russelli* nov. sp.) défini à partir de l'espèce *Messelobunodon? ceciliensis* des niveaux lutétiens du Geiseltal (Allemagne); et 3) Eurodexeinae indet., un ancêtre probable d'une autre forme du Geiseltal signalée d'abord sous le nom d'*Homacodon? sp.* (Erfurt 1993) et maintenant nommée *Parahexacodus germanicus*. Ces deux dernières formes sont attribuées à la nouvelle sous-famille des Eurodexeinae de la famille des Dichobunidae (Erfurt & Sudre 1996). *Cuisitherium lydekkeri*, dont la présence a été signalée récemment (Lecomte 1994), n'est pas étudié ici.

L'étude de ces artiodactyles et les comparaisons établies permettent de remettre en cause nos conclusions antérieures concernant le contenu du *Protodichobune oweni* LEMOINE 1878, ainsi que certains aspects de l'évolution des diacodexidés à l'Yprésien. On postule que la divergence de *E. russelli* nov. sp. s'inscrit dans la première phase de radiation de ces artiodactyles primitifs, qui se traduit par l'apparition de plusieurs autres rameaux, les uns à denture bunodonte, tels *Protodichobune* et *Aumelasia*; les autres (Eurodexeinae) présentant des convergences avec les Homacodontidae nord-américains (Erfurt & Sudre 1996). Comme les lignées de *Protodichobune* et d'*Aumelasia*, la lignée d'*Eurodexis* se poursuit dans l'Eocène moyen. L'absence de *Protodichobune* et *Aumelasia* à Prémontré est probablement une conséquence des conditions environnementales particulières à ce gisement.

## ABSTRACT

The artiodactyls (Mammalia) from the latest Ypresian locality of Prémontré from the Paris Basin (niveau repère MP 10 in the lower Eocene of the Paris Basin) are described in this paper. Three species have been identified: 1) *Diacodexis* cf. *varleti* SUDRE *et al.*, 1983; 2) a new species of *Eurodexis* ERFURT & SUDRE (*E. russelli* nov. sp.) defined after the revision of the species *Messelobunodon? ceciliensis* from the Lutetian beds of Geiseltal (Germany); and 3) Eurodexeinae indet., a probable ancestor of another form from the Geiseltal which was previously recorded as *Homacodon? sp.* (Erfurt 1993) and now named *Parahexacodus germanicus*. The two later forms are referred to the new subfamily Eurodexeinae (Erfurt & Sudre 1996).

The analysis of these forms as well as comparative studies have led us to reconsider our previous conclusions regarding the content of the species *Protodichobune oweni* LEMOINE 1878 and some aspects of Ypresian diacodexid evolution. One can postulate that the divergence of *E. russelli* nov. sp. occurred during the first radiation of these primitive artiodactyls. Some other stem form with bunodont teeth such as *Protodichobune* and *Aumelasia* have also differentiated from *Diacodexis*. Like *Eurodexis*, these two genera persist during the middle Eocene. The absence of *Protodichobune* and *Aumelasia* at Prémontré is probably due to particular ecological conditions.

## ZUSAMMENFASSUNG

Ausgehend von einer zahnmorphologischen Analyse neuer untereozäner Funde aus Prémontré (oberes Ypresium, MP 10) des Pariser Beckens werden folgende Formen primitiver Artiodactyla beschrieben: 1) *Diacodexis* cf. *varleti* nach Sudre *et al.* 1983; 2) *Eurodexis russelli* nov. sp., eine weitere Art der Gattung *Eurodexis*, die nach Revision der mitteleozänen Formen von *Messelobunodon? ceciliensis* aus der oberen Mittelkohle (MP 13) des Geiseltales (Sachsen-Anhalt, Deutschland) neu definiert wurde; und 3) Eurodexeinae indet., ein eventueller Vorläufer von *Parahexacodus germanicus*. Diese, ebenfalls neue, Gattung aus der oberen Mittelkohle des Geiseltales basiert auf den durch Erfurt (1993) provisorisch als

*Homacodon?* sp. bezeichneten Funden. Alle aufgestellten Genera werden einer eigenen Unterfamilie, den Eurodexeinae (s. Erfurt und Sudre 1996) zugeordnet.

Die vorliegende Untersuchungen des Materials von Prémontré erlaubt es, unsere früheren Schlußfolgerungen bezüglich der Differenzierung der Formen von *Protodichobune oweni* LEMOINE 1878 und verschiedene Aspekte der Evolution der Diacodexidae des Ypresiums zu präzisieren. Die Ableitung von *E. russelli* fällt in eine Phase der Radiation primitiver Artiodactylen, die verschiedene Linien hervorbrachte. Einerseits bunodonte Formen, die zu *Protodichobune* und *Aumelasia* führen sowie andererseits Linien, die aufgrund konvergenter Merkmale an nordamerikanische Homacodontidae erinnern. Die Gattung *Eurodexis*, *Protodichobune* und *Aumelasia* reichen bis in das Mitteleozän. Das Fehlen von *Protodichobune* und *Aumelasia* in Prémontré ist vermutlich eine Konsequenz spezieller ökologischer Verhältnisse dieser Lokalität.

## INTRODUCTION

La découverte du gisement de Prémontré a constitué un élément déterminant pour la connaissance des faunes du sommet de l'Eocène inférieur et de leurs corrélations (Dégremont *et al.* 1985) en raison, d'une part, du nombre d'espèces de mammifères identifiées sur le site (environ 35 espèces), d'autre part de la position stratigraphique du niveau fossilifère. Situé dans les faciès fini cuisien des Argiles de Laon ou des Sables de Glennes, juste au-dessous des couches à glauconie du Lutétien basal, ce gisement est le plus récent des gisements de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris. Les gisements de la Formation des Sables à Unios et Térédines (Cuis, Monthelon, Mancy, Grauves, Mt Bernon, Cuis) situés 75 km à l'Ouest de Prémontré ont également été attribués au Cuisien supérieur (Sudre *et al.* 1983) mais aucune corrélation directe ne peut être établie entre ces derniers et Prémontré. Nous considérerons qu'en raison de sa position au contact immédiat du Lutétien inférieur et de l'épaisseur localement très importante des dépôts cuisien sous-jacents (Feugueur 1963), Prémontré est un peu plus récent que les gisements précédents. Il a été établi, d'après l'étude des séliaciens recueillis à Prémontré, que le gisement était également un peu plus récent que les faunes classiques de l'Yprésien belge (Sturbault 1990, Cappetta 1992).

Si plusieurs espèces de mammifères de Prémontré sont communes avec celles des gisements des Sables à Unios et Térédines, la faune montre quelques singularités; Godinot *et al.* (1992) ont décrit à Prémontré le plus ancien représentant du genre *Nannopithex*. Dans le cadre des études systématiques en cours consacrées aux mammifères de ce gisement, nous nous intéressons ici aux restes d'artiodactyles recueillis sur le site.

Deux espèces d'artiodactyles ont été signalées à Prémontré: *Diacodexis* cf. *varleti* et un Dichobunidae indet. (Dégremont *et al.* 1985). Si le "*D. cf. varleti*" inclut des dents de *Diacodexis*, nous verrons qu'ont été rapportés à ce taxon de nombreux spécimens appartenant à une forme nouvelle décrite ici sous le nom d'*Eurodexis russelli* nov. sp. Celle-ci s'inscrit en effet très probablement dans l'ascendance du *Messelobunodon? ceciliensis* du Geiseltal (MP 13) maintenant rapporté au genre

*Eurodexis* (*E. ceciliensis* in Erfurt & Sudre 1996). L'unique molaire inférieure qui avait permis d'individualiser le Dichobunidae indet. appartient à un *Diacodexis* proche du *D. cf. varleti* des gisements de la Formation des Sables à Unios et Térédines. Par ailleurs quelques morphotypes attestent la présence d'une troisième espèce, non nommée dans ce travail en raison du faible échantillonnage attribué, et qui est apparentée à la forme du Geiseltal récemment décrite sous le nom d'*Homacodon?* sp. (Erfurt 1993). L'étude de ces formes et les comparaisons établies permettent de remettre en cause nos conclusions antérieures concernant le contenu de l'espèce *P. oweni* LEMOINE 1878 ainsi que certains aspects de l'évolution des lignées de diacodexéidés et plus généralement de la radiation des artiodactyles dans l'Eocène inférieur.

## L'EVOLUTION DES DIACODEXEIDAE ETAT DE LA QUESTION

L'étude des *Diacodexis* européens (Sudre *et al.* 1983) montrait que l'évolution du genre était plutôt de type anagénétique durant la plus grande partie de l'Eocène inférieur, cette évolution se traduisant dans ses grandes lignes par la succession des stades: *D. gazini* (Rians) – *Diacodexis* sp. (Dormaal) – *D. varleti* (Condé en Brie) et *D. cf. varleti* (Sables à Unios); cette dernière forme caractérisait plutôt un Eocène inférieur élevé. La découverte ultérieure de *D. antunesi* à Silveirinha (Portugal) reculait dans le temps l'histoire européenne des *Diacodexis* (Estravís & Russell, 1989).

Vers la fin de l'Eocène inférieur, *D. cf. varleti* se trouve associé à d'autres formes apparentées à *Diacodexis*, mais aux caractères plus dérivés, notamment dans le sens d'une denture plus bunodonte. L'apparition brutale de ces nouveaux rameaux (*Protodichobune*, *Aumelasia*), qui faisait suite à l'apparente stabilité évolutive observée chez les *Diacodexis* plus anciens — au moins sur le plan de la morphologie des molaires — pouvait illustrer un modèle d'évolution ponctuelle (Sudre *et al.* 1983). Si le matériel étudié alors était constitué surtout par des lots de faible effectif de dents isolées, deux gisements avaient livré des populations importantes: Condé-en-Brie pour l'espèce *D. varleti*, et Grauves pour l'espèce *Protodichobune oweni*. Le cas de la population de Grauves doit être reconsidéré ici à la faveur de la présente étude.

Cette population de Grauves présentait en effet la singularité de comprendre à la fois des morphotypes de molaires supérieures ressemblant à *Diacodexis* mais plus grands que *D. cf. varleti* (morphotype B), et des molaires de même schéma mais aux tubercules très bunodontes (morphotype A) correspondant à la définition de *Protodichobune oweni*. La distinction de ces morphotypes ne pouvant être assurée qu'à partir des extrêmes de l'échantillonnage considéré, nous avons supposé qu'il s'agissait d'une population très variable, tous les spécimens étant inclus dans l'espèce *P. oweni*. Quelques molaires de type B provenant des gisements de Cuis et St Agnan (Sudre *et al.* 1983) étaient également attribuées à cette espèce reconnue par ailleurs sous son aspect uniquement bunodonte (type A) dans d'autres localités présumées de même âge: Mas de Gimel, Cuis, Monthelon, Mont Bernon, Mancy (MP 10).

Comme les molaires de type B de Cuis et St Agnan ressemblent à celles de la nouvelle forme de Prémontré et que les nombreuses molaires de cette dernière sont uniquement de type B, on doit considérer que l'hypothèse précédente est invalidée. *Protodichobune oweni* ne comprend que des molaires de type A, c'est à dire très bunodontes (Sudre *et al.* 1983, p. 319, Fig. 10f, g, h, i). L'espèce est représentée dans les gisements de Chavot, Mont Bernon, Monthelon, Cuis, Mancy, Grauves et Mas de Gimel (Tabl. 4). Le type B s'applique à des formes — dont celle de Prémontré — morphologiquement plus proches des *Diacodexis* mais plus dérivées que *D. cf. varleti*. C'est cette nouvelle forme, probablement apparentée à "*Messelobunodon*" *ceciliensis* du Geiseltal (= *E. ceciliensis*; Erfurt & Sudre 1996) et rapportée d'abord à *Diacodexis* (*D. russelli* in Sudre 1993), qui est décrite ici sous le nom d'*Eurodexis russelli* nov. sp.

## ORIGINE DU MATERIEL

Le matériel étudié a été récolté à Prémontré lors des campagnes de fouilles effectuées par les membres de la Société Laonnaise de Paléontologie (sigle SLP). Comme de nombreux fouilleurs ont récolté des fossiles à Prémontré, il est possible que ce matériel ne corresponde qu'à une partie seulement des spécimens d'artiodactyles découverts sur le site. Pour cette étude, nous avons disposé des pièces collectées par Mrs. R. Têtu (SLP-43-PR), F. Duchaussois (SLP-27-PR), D. Zuccola (SLP-Z-PR), F.

	P <sup>4</sup> L	P <sup>4</sup> l	M <sup>1</sup> L	M <sup>1</sup> l	M <sup>2</sup> L	M <sup>2</sup> l	M <sup>3</sup> L	M <sup>3</sup> l
N	10	10	17	17	23	23	7	7
min.	3,20	3,30	3,50	4,10	3,90	4,60	3,70	4,50
Moy.	3,48	3,90	4,00	4,60	4,30	5,20	4,00	4,70
max.	3,60	4,70	4,40	5,20	5,00	5,90	4,80	5,60
V. [%]	5	8	7	5,4	6,2	5,8	8,	10
	DP <sub>4</sub> L	DP <sub>4</sub> l	M <sub>1</sub> L	M <sub>1</sub> l	M <sub>2</sub> L	M <sub>2</sub> l	M <sub>3</sub> L	M <sub>3</sub> l
N	3	3	4	4	11	11	7	7
min.	4,10	2,50	4,00	2,70	4,20	3,10	4,10	2,50
Moy.	4,94	3,29	4,00	2,90	4,50	3,40	5,00	3,20
Max.	5,70	3,70	4,10	3,20	5,10	4,10	5,70	3,70
V. [%]	12,1	11,5	1	7	5	11	12	11

Tableau 1.— Mensurations en mm des P<sup>4</sup>, M<sup>1-2-3</sup> et DP<sub>4</sub>, M<sub>1-2-3</sub> de *E. russelli* n. sp. (L, longueur; l, largeur; N, nombre de spécimens; min, minimum; M, moyenne; max., maximum; V, coefficient de variation).

Hautefeuille (SLP-29-PR), P. Louis (PRE-L) et M. Sabatier (MS-PRE). Pour les références aux spécimens nous ferons état, dans le texte, du sigle PRE ou PE précédé de SLP et accompagné du n° d'inventaire de l'échantillon.

Lors d'une campagne de prélèvement effectuée à Prémontré en Octobre 1991 avec H. Cappetta nous avons procédé au lavage-tamassage d'une tonne et demi de sédiment; une unique DP<sub>4</sub> d'artiodactyle a été découverte à cette occasion.

## ETUDE SYSTEMATIQUE

Famille DICHOBUNIDAE GILL, 1872

Sous-Famille EURODEXEINAE ERFURT & SUDRE, 1996

Genre EURODEXIS ERFURT & SUDRE, 1996

**Espèce-type:** *Messelobunodon ceciliensis* FRANZEN & KRUMBIEGEL 1980

**Autres espèces:** *E. russelli* nov. sp.

*Eurodexis russelli* nov. sp.

(Pl. 1, fig. 1 à 11; Pl. 2, fig. 1 à 6)

*Diacodexis* cf. *varleti*; Sudre et al. 1983, *pro parte*.

*Diacodexis* cf. *varleti*; Dégremont et al. 1985.

*Diacodexis russelli*; Sudre 1993.

**Derivatio nominis:** en hommage à Mr. D.E. Russell qui, il y a une douzaine d'années, fût l'initiateur de l'étude des artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe.

**Diagnose:** Taille intermédiaire entre *Diacodexis* cf. *varleti* et *Eurodexis ceciliensis*. Molaires supérieures sub-rectangulaires et plus évasées lingualemment que chez *D.* cf. *varleti*, surtout la M<sup>2</sup>. Mésostyle absent. M<sup>2</sup> est plus grande que M<sup>1</sup>; M<sup>3</sup> plus petite que M<sup>2</sup> et plutôt triangulaire mais de contour variable. Paracône et métacône subégaux, arrondis, étalés à leur base, et faiblement carénés; protocône légèrement en avant ou central; paraconule et métaconule également développés, symétriques et bien détachés du protocône. Protocône moins incliné vers le centre de la couronne que sur la molaire de *Protodichobune*. Pré- et postprotocrêtes forment un angle relativement ouvert. Crêtes postparaconule et prémétaconule parfois présentes mais rarement bien exprimées. Cingulum externe régulier et légèrement convexe. Cingulum postérieur et surtout antérieur forts. Postcingulum montrant parfois un renflement lingual, préfigurant un hypocône. La P<sup>3</sup> est de même longueur que P<sup>4</sup>. P<sup>4</sup> triangulaire avec protocône important et préprotocrête.

Molaires inférieures aussi larges à l'avant qu'à l'arrière et à bords à peu près rectilignes. M<sub>1</sub> plus petite que M<sub>2</sub>; trigonide à peine plus élevé que le talonide. Crêtes du trigonide pincées antéro-postérieurement; paraconide présent parfois sur M<sub>1</sub> (rare sur

M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>), mais coalescent avec le métaconide; hypoconulide modérément développé sur M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub>, indépendant de la posthypocristide et situé sur le postcingulum. Crête oblique en appui sur la muraille arrière du métaconide et plutôt labiale. Sur M<sub>3</sub> l'hypoconulide bien détaché à l'arrière et plutôt arrondi est à l'origine d'une crête labiale. La postentocristide est absente sur M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub>.

**Type de l'espèce:** maxillaire avec P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> (SLP-29-PE 1859; coll. Université Montpellier II); Pl. 1, fig. 1.

**Localité-type:** Prémontré, près Laon (Aisne, France).

**Niveau lithostratigraphique:** niveaux fini cuisien des Argiles de Laon et des Sables de Glennes, immédiatement sous-jacents aux couches à glauconies de la base du Lutétien (Yprésien terminal).

**Niveau biochronologique de l'échelle à mammifères:** MP 10 (Schmidt-Kittler *et al.* 1987); sommet du Grauvien (Savage & Russell 1983).

#### Liste des spécimens attribués:

Collection F. Duchaussois: mand. g. avec la série P<sub>4</sub>-M<sub>2</sub>; 2 M sup.; DP<sup>4</sup>; 2 M inf.; M<sub>3</sub>.

Collection F. Hautefeuille: dents inférieures: 3 DP<sub>4</sub>; 15 M inf.; 4 M<sub>3</sub>; mand. avec P<sub>4</sub>-M<sub>1</sub>; dents supérieures: max. avec P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup>; max. avec P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup>; max. avec M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup>; max. avec M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup>; 5 P<sup>4</sup>; 10 M sup.

Collection P. Louis: dents inférieures: 2 DP<sub>4</sub>; 2 P<sub>2</sub> (?); P<sub>4</sub>; 5 M inf.(M<sub>1</sub> ou M<sub>2</sub>); 5 M<sub>3</sub>; mand. avec la série P<sub>4</sub>-M<sub>1</sub>; dents supérieures: max. avec P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup>; max. avec M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup>; P<sup>4</sup>; 6 M sup. (M<sup>1</sup> ou M<sup>2</sup>).

Collection M. Sabatier: 3 M sup.

Collection R. Têtu: 2 M sup.; M inf.

Collection D. Zuccola: 2 M sup.; 2 M inf.

#### Matériel et dimensions (Longueur et largeur en mm):

Dents supérieures: PRE-L 442: P<sup>3</sup>, 2,8 x 3,0; P<sup>4</sup>, 3,2 x 4,0 (Pl. 1, fig. 3); SLP-29-PE 819: P<sup>3</sup>, 3,5 x 2,9; SLP-29-PE 1536: P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup>, 11,5; P<sup>4</sup>, 3,3 x 3,7; M<sup>1</sup>, 3,9 x 4,1; M<sup>2</sup>, 4,5 x 5,1; SLP-29-PE 1859 (Type de l'espèce, Pl. 1, fig. 1): P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup>, 14,5; M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup>, 11,5; P<sup>4</sup>, 3,6 x 3,8; M<sup>1</sup>, 4,0 x 4,5; M<sup>2</sup>, 4,3 x 5,2; M<sup>3</sup>, 3,9 x 4,6; SLP-29-PE 1361: P<sup>4</sup>, 3,2 x 3,8; SLP-29-PE 1452: P<sup>4</sup>, 3,7 x 4,0; SLP-29-PE 939: P<sup>4</sup>, 3,6 x 4,2; SLP-29-PE 1219: P<sup>4</sup>, 3,5 x 4,2; PRE-L 67: P<sup>4</sup>, 3,6 x 4,0; SLP-29-PE 1493: P<sup>4</sup>, 3,5 x 4,0; SLP-29-PE 454: P<sup>4</sup>, 3,6 x 3,3; SLP-29-PE 1425: M<sup>1</sup>, 4,1 x 4,7; SLP-29-PE 1365: M<sup>1</sup>, 4,3 x 4,3; SLP-29-PE 1075: M<sup>1</sup>, 4,5 x 4,8; SLP-29-PE 1444: M<sup>1</sup>, 4,0 x 4,8; SLP-29-PE 63: M<sup>1</sup>, 3,7 x 4,4; SLP-29-PE 106: M<sup>1</sup>, 4,3 x 4,9; SLP-43-PR 165: M<sup>1</sup>, 3,7 x 4,8; SLP-43-PR 255: M<sup>1</sup>, 3,9 x 4,5; SLP-Z-PR 232: M<sup>1</sup>, 3,7 x 4,5; SLP-Z-PR 256: M<sup>1</sup>, 3,9 x 4,6; PRE-L 1117: M<sup>1</sup>, 4,0 x 4,5; PRE-L 231: M<sup>1</sup>, 3,5 x 4,4 (Pl. 1, fig. 4); M<sup>2</sup>, 4,1 x 4,6; M<sup>3</sup>, 4,0 x 4,6; PRE-L 415: M<sup>1</sup>, 3,5 x 4,5; PRE-L 68: M<sup>1</sup>, 4,4 x 5,2; PRE-L 67: M<sup>1</sup>, 4,0 x 4,5; SLP-29-PE 1851: M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup>, 9,1; M<sup>2</sup>, 5,0 x 5,6; M<sup>3</sup>, 4,8 x 5,6; SLP-29-PE 729: M<sup>3(2)</sup>, 4,8 x 5,9 (Pl. 1, fig. 6); SLP-29-PE 1470: M<sup>2</sup>, 4,4 x 5,3; SLP-29-PE 1565: M<sup>2</sup>, 4,1 x 5,2; SLP-29-PE 99: M<sup>2</sup>, 4,1 x 5,5; SLP-29-PE 1923: M<sup>2</sup>, 4,5 x 5,6; SLP-29-PE 2029: M<sup>2</sup>, 4,7 x 5,4; SLP-29-PE 1078 (Pl. 1, fig. 7): M<sup>1</sup>, 4,3 x 5,2; SLP-29-PE 1038: M<sup>2</sup>, 4,3 x 5,3; SLP-29-PE 894 (Pl.

1, fig. 5): M<sup>2</sup>, 4,7 x 5,3; SLP-29-PE 722: M<sup>2</sup>, 4,4 x 5,4; SLP-29-PE 748: M<sup>2</sup>, ? x 5,4; SLP-29-PE 998: M<sup>2</sup>, 4,0 x 5,2; SLP-29-PE 1513: M<sup>2</sup>, 4,2 x 5,5; SLP-29-PE 980: M<sup>2</sup>, 4,4 x 5,1; SLP-29-PE 453: M<sup>2</sup>, 4,5 x 5,5; SLP-27-PR 243: M<sup>2</sup>, 3,9 x 4,7; PRE-L 202: M<sup>2</sup>, 4,3 x 5,4; PRE-L 210: M<sup>2</sup>, 4,0 x 4,6; PRE-L 998: M<sup>2</sup>, 4,6 x 5,4; SLP-29-PE 804: M<sup>3</sup>, 4,1 x 4,9; SLP-29-PE 1326 (Pl. 1, fig. 2): M<sup>3</sup>, 3,7 x 4,6; PRE-L 737: M<sup>3</sup>, 4,0 x 4,5; MS-PRE 112: M<sup>1</sup>, 4,15 x 5,0; MS-PRE 024: M<sup>2</sup>, 4,0 x 4,2.

Dents inférieures: PRE-L 19: DP<sub>4</sub>, 4,6 x 2,4; PRE-L 187 (Pl. 1, fig. 8); DP<sub>4</sub>, 5,1 x 2,5; Coll. USTL, DP<sub>4</sub>, 4,0 x 2,0; SLP-29-PE 1357: M<sub>1</sub>, 4,0 x 2,8; SLP-27-PR 121: M<sub>1</sub>, 4,1 x 3,2; SLP-29-PE 8 (Pl. 2, fig. 5): M<sub>1</sub>, 5,0 x 4,1; SLP-29-PE 1886: M<sub>2</sub>, 4,5 x 3,8; SLP-29-PE 2041: M<sub>2</sub>, 4,9 x 3,5; SLP-29-PE 638: M<sub>2</sub>, 4,2 x 3,3; SLP-29-PE 640: M<sub>2</sub>, 4,5 x 3,4; SLP-29-PE 444: M<sub>2</sub>, 4,5 x 3,2; SLP-29-PE 855 (Pl. 2, fig. 6): M<sub>2</sub>, 4,4 x 3,5; SLP-27-PR 238: M<sub>2</sub>, 4,8 x 3,2; SLP-27-PR 280: M<sub>2</sub>, 4,2 x 3,3; PRE-L 22: M<sub>2</sub>, 4,6 x 3,5; SLP-29-PE 2002 (Pl. 2, fig. 1): M<sub>3</sub>, 5,7 x 3,7; SLP-29-PE 1508 (Pl. 2, fig. 2): M<sub>3</sub>, 4,5 x 3,2; SLP-29-PE 601 (Pl. 1, fig. 9): M<sub>3</sub>, 5,7 x 3,7; SLP-29-PE 1709 (Pl. 2, fig. 4): M<sub>3</sub>, 5,0 x 3,3; SLP-29-PE 1391: M<sub>3</sub>, 4,1 x 3,2; SLP-29-PE 963 (Pl. 2, fig. 3): M<sub>3</sub>, 5,5 x 3,4; SLP-29-PE 1725: M<sub>3</sub>, 4,5 x 2,5; PRE-L 802: M<sub>3</sub>, ? x 3,2; PRE-L 1129 (Pl. 1, fig. 10, 11): astragale.

## DESCRIPTION DE LA DENTURE

### Denture supérieure

Plusieurs fragments de maxillaires portent des dents en série (avec P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup>: SLP-29-PE 1859, SLP-29-PE 1536, SLP-29-PE 1851 et SLP-29-PE 1425) mais les prémolaires antérieures ne sont pas connues. Un seul spécimen (PRE-L 442) montre P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> associées. P<sup>3</sup> est aussi longue que P<sup>4</sup> du côté externe mais plus étroite, le tubercule interne étant peu développé. Le tubercule externe est bunodonte. La P<sup>3</sup> des *Diacodexis* européens plus anciens n'est pas connue si bien qu'aucune comparaison n'est possible. Cette P<sup>3</sup> est plus courte que celles des *Diacodexis* nord-américains de la Willwood et de la Wind River Formation [*D. brachystomus* (AMNH 4700; Krishtalka & Stucky 1985, Fig. 4E p. 448); *D. minutus* (CM 44913; p. 461 Fig. 6E); *D. gracilis* (UCM 52585, Fig. 8D p. 471)]. L'espèce *D. ilicis* récemment décrite dans le Wasatch 0 (Gingerich 1989) se singularise par une P<sub>4</sub> très courte mais les prémolaires supérieures ne sont pas connues pour l'espèce si bien qu'il n'est pas possible d'établir une comparaison. Cette P<sup>3</sup> diffère également de celle du *D. pakistanensis* qui a un protocône bien développé et un tubercule externe comprimé, redressé et parfaitement caréné (cf. HGSP 3005010). Cette P<sup>3</sup> est plus courte que celle du *Messelobunodon schaeferi* de Messel (Franzen 1981, fig 4) et sans doute aussi que celle de l'*Eurodexis ceciliensis* du Geiseltal.

Les P<sup>4</sup> sont de forme variable, le bord mésial étant rectiligne ou concave; cette concavité des bords se traduit par un pincement plus ou moins marqué de la partie linguale de la dent (P<sup>4</sup> SLP-29-PE 1493 ou SLP-29-PE 454). Régulièrement triangulaire sur le maxillaire type, cette dent montre un bord labial convexe sur le spécimen SLP-29-PE 1361. Le tubercule interne est isolé sans traces de crêtes (SLP-29-PE 1859); le tubercule externe, massif et plutôt arrondi, est tout de même caréné et sa muraille

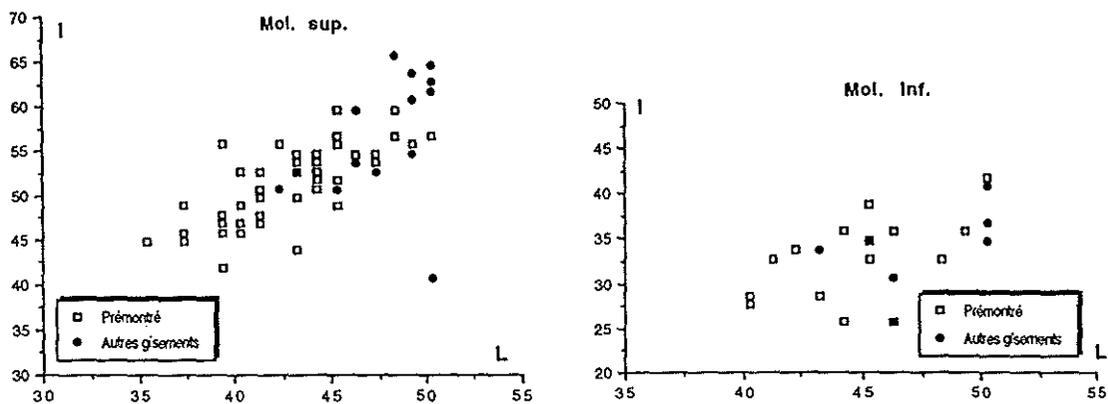


Figure 1.— Diagramme de dispersion établi à partir des Longueur (L), largeur (l), pour les molaires supérieures ( $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$ ) et inférieures ( $M_1$ ,  $M_2$ ) d'*Eurodexis russelli* nov sp. de Prémontré et d'*Eurodexis* cf. *russelli* de Cuis, St. Agnan, Grauves et Mancy.

externe est régulièrement convexe.

La  $DP^4$  (SLP-27-PR 230), très évasée du côté lingual, a un contour anguleux, le paracône et le métacône étant par ailleurs redressés et carénés. Pré- et postprotocrêtes forment un angle ouvert; le métaconule est plus puissant que le paraconule; les crêtes postparaconule et prémétaconule sont nettes alors que les pré- et postcingulum déterminent des relief très saillants.

Les fragment de maxillaires portant la série molaire (SLP-29-PE 1536 avec  $P^4-M^2$ , SLP-29-PE 1859 et SLP-29-PE 1425 avec  $P^4-M^3$ ) montrent que  $M^2$  est toujours plus grande que  $M^1$  (Fig. 1), comme c'est le cas chez les espèces plus anciennes de *Diacodexis*. Les  $M^2$  sont plus dilatées antéro-postérieurement du côté lingual que celles des *Diacodexis*, ce qui leur confère aussi une forme plutôt rectangulaire, mais leurs contours sont arrondis.  $M^3$  est plus petite et moins développée transversalement que  $M^2$ ; le bord mésial est convexe, et le bord lingual parfois oblique (SLP-29-PE 1859). Certaines  $M^3$  sont triangulaires et symétriques quant à la disposition des tubercules (Pl. 1, fig. 2, 6). D'après les dimensions des molaires, assez homogènes dans l'ensemble (Tabl. 1), cette forme a une taille un peu supérieure à celle du *Diacodexis* cf. *varleti* de St. Agnan.

Les molaires de Prémontré diffèrent donc assez nettement des molaires de *Diacodexis* cf. *varleti* par une série de caractères traduisant un état plus bunodonte que chez cette forme. Relativement moins larges que celles de *Diacodexis*, elles présentent des tubercules plus arrondis et moins franchement carénés, le degré de bunodontie n'atteignant pas toutefois celui observé sur les molaires du *Protodichobune oweni*. Le protocône est central ou légèrement en avant et le paraconule moins puissant que le métaconule, les deux étant situés au même niveau. La présence des crêtes postparaconule et prémétaconule n'a été observée que sur un petit nombre de spécimens (MS-PRE 255, PRE-L 202, PRE-L 1117, PRE-L 210, PRE-L 998, PRE-L 201). Le pré- et le postcingulum, plus étendus, sont forts et montrent dans de rares cas un

rebroussement à leurs extrémités labiales ou une liaison autour du protocône (SLP-29-PE 804). Aucune molaire ne présente de véritable hypocône (= pseudohypocône de Krishtalka & Stucky 1985), mais une ébauche de denticule antérieur et postérieur a été observée sur quelques spécimens (SLP-29-PE 1078). Le mésostyle est absent mais un léger pli de la centrocrête a été observé sur les spécimens SLP-29-PE 1444 et SLP-29-PE 1316; on ne peut établir d'homologie entre ce repli et le puissant mésostyle cingulaire de la  $M^2$  d'*Aumelasia menieli* de Monthelon, Mancy, ou Chavot ou d'*Aumelasia maniae* du Geiseltal, ces deux espèces étant directement apparentées à *Protodichobune* (Sudre 1981, Sudre *et al.* 1983, Erfurt & Haubold 1989).

L'espèce de Prémontré est donc une forme proche de *Diacodexis* mais plus dérivée que le *Diacodexis varleti* de Condé-en-Brie ou le *D. cf. varleti* de Cuis et de St Agnan.

### Denture inférieure

La  $P_4$  PRE-L 4 est attribuée avec réserves à cette espèce. Cette dent de forte taille montre un petit métaconide accolé au protoconide et formant avec lui un puissant tubercule médian. La préprotocristide rectiligne est pourvue d'un petit pointement tuberculé au tiers antérieur. Vers l'arrière une crête linguale plus prononcée se détache du métaconide et atteint le postcingulum. De ce dernier, et dans l'axe de la dent, s'élève un denticule modérément développé. La morphologie de cette dent, très différente de celle de la  $P_4$  PRE 212 (v. description plus loin à propos de *D. cf. varleti*) n'est pas sans rappeler celle connue chez les cébochoeridés de type *Gervachoerus*, connus dans les gisements plus récents.

$M_2$  est plus grande que  $M_1$ . Sur  $M_1$  le paraconide est parfois présent (SLP-29-PE 1412, SLP-29-PE 1327), mais il est toujours fusionné, coalescent avec le métaconide. Ce paraconide est rarement individualisé sur  $M_2$  (SLP-29-PE 1886), et pratiquement absent sur  $M_3$ ; un paraconide vestigial a été observé sur la  $M_3$  SLP-29-PE 1508. Sur le trigonide le protoconide est aussi élevé que le métaconide, mais ce dernier est plus massif. Les pré- et postprotocristides sont plus ou moins prononcées; le talonide, à peine plus bas que le trigonide, forme un bassin ouvert en avant de l'entoconide. Cet entoconide est plus important que chez *D. cf. varleti* et plutôt arrondi (PRE-L 209), ou légèrement caréné antérieurement (SLP-29-PE 444). L'hypoconide est puissant et la crête oblique est étendue jusqu'à l'arrière du métaconide. L'hypoconulide est présent, fort, indépendant de l'entoconide et de l'hypoconide, et relativement plus développé que sur les molaires de *D. cf. varleti*. Le postcingulide détermine à l'arrière une expansion prononcée.

### DISCUSSION

Les molaires de Prémontré, bien que se rattachant au schéma *Diacodexis*, présentent des caractères plus dérivés que ceux du *Diacodexis cf. varleti* reconnu comme étant à ce jour la forme la plus évoluée du genre. Elles diffèrent des molaires de cette espèce par leur taille supérieure, un plus fort développement transverse, un contour

lingual plus quadrangulaire, des tubercules moins aigus, des conules plus forts et des cingulums plus puissants, une ébauche d'hypocône ayant même été observée sur quelques spécimens. Comme les caractères ne sont pas toujours exprimés conjointement, il est parfois difficile à partir du matériel de Prémontré de distinguer les molaires supérieures d'*Eurodexis russelli* de celles de *Diacodexis* et d'assurer auquel de ces deux genres elles appartiennent. Cette difficulté est de même nature que celle mise en évidence par Krishtalka et Stucky pour distinguer les segments sous-spécifiques de la lignée évolutive des *Diacodexis* nord-américains (Krishtalka & Stucky 1985, 1986), lignée au sein de laquelle les auteurs ont souligné le caractère continu des variations (v. aussi Erfurt & Sudre 1996, à propos d'*Eurodexis*).

Les molaires inférieures diffèrent de celles de *D. cf. varleti* par des tubercules plus bunodontes, un paraconide moins développé et coalescent au métaconide, l'orientation plus linguale de la crête oblique, un hypoconulide relativement moins développé, et un très fort postcingulide. Ces différences ne constituaient pas des éléments justifiant la distinction générique de cette forme, si nous n'avions pas eu à rechercher une possible descendance parmi les formes de l'Eocène moyen. En effet l'examen et une nouvelle interprétation des formes du Lutétien du Geiseltal nous a conduit à considérer que cette forme de Prémontré appartenait à un genre distinct de *Diacodexis*.

L'un des artiodactyles lutétiens rapprochés de *Diacodexis* est le genre *Messelobunodon* défini par Franzen à partir de l'espèce *M. schaeferi* de Messel (MP 11). Il est difficile d'établir une comparaison avec les molaires supérieures très usées de cette forme mais l'ensemble des caractères de sa denture (notamment de sa denture antérieure) justifient l'hypothèse émise par Franzen pour considérer que cet animal est une forme précocement dérivée se rapprochant probablement de *Dichobune* (Franzen 1981). Certaines réserves avaient été émises (Erfurt 1988, 1993) quant à l'attribution à *Messelobunodon* de la forme du Geiseltal nommée par Franzen et Krumbiegel (1980) — à partir d'un maxillaire écrasé — *M. ceciliensis*. Bien qu'étant plus récente, puisqu'elle provient des niveaux Cecilie IV (MP 13; Erfurt & Haubold 1989), cette espèce, identifiée maintenant à partir de dentures inférieures, est moins dérivée et plus petite que l'espèce "ancienne" de Messel. Une révision de ces formes permet maintenant de montrer que *M? ceciliensis* appartient à une lignée indépendante pour laquelle est créé le nouveau genre *Eurodexis* (Erfurt & Sudre 1996).

*E. ceciliensis* partage avec l'espèce de Prémontré quelques caractères qu'il s'agit maintenant d'analyser pour justifier l'attribution de cette dernière au genre *Eurodexis*. La morphologie des molaires supérieures d'*E. ceciliensis*, plus dérivée que chez l'espèce de Prémontré, peut être étendue aussi bien aux dichobunidés d'Europe qu'aux homacodontidés d'Amérique du Nord, et n'a pas grande utilité pour nos comparaisons. Les caractères des molaires inférieures, notamment la morphologie de leur talonide, nous paraissent au contraire constituer des éléments importants permettant de suggérer des relations de parenté entre les deux formes. Les molaires de la forme de Prémontré présentent comme chez l'espèce du Geiseltal un fort postcingulide, un hypoconulide puissant, indépendant et médialement situé, une posthypocristide bien développée, ainsi qu'une ébauche de préentocristide. Dans une perspective évolutive cohérente nous tenons à privilégier ces caractères qui — pour les formes de l'Eocène inférieur — sont

propres à l'espèce de Prémontré, ainsi qu'à quelques spécimens des gisements des Sables à Unios et Térédines, et envisageons l'hypothèse qu'ils témoignent de la différenciation de la lignée d'*Eurodexis* au sommet de l'Eocène inférieur. Nous ne disposons malheureusement d'aucun élément permettant de savoir si la denture inférieure de l'espèce de Prémontré présentait ou non des diastèmes dans la rangée dentaire, comme c'est le cas chez l'espèce du Geiseltal. L'identification de ce nouveau genre dans le MP 10 traduit un état relativement élevé de développement de l'ordre à la fin de l'Eocène inférieur.

Le *Messelobunodon* sp. de Messel distingué d'après le spécimen SMF-ME 1001 (Franzen 1983) est plus petit que *M. schaeferi* (longueur de l'astragale: 12 mm chez *M. schaeferi* contre 16,5 mm; Franzen 1983, tabl. 6) et plus proche morphologiquement de l'*E. ceciliensis* du Geiseltal. Ses molaires supérieures ( $M^{1-2}$ ) ont un hypocône plus développé que chez *M. schaeferi*, et ses dimensions sont intermédiaires entre celles de cette forme et celle de Prémontré. Il est possible qu'il représente un terme de transition entre ces deux espèces; les molaires inférieures de ces formes partagent de grandes ressemblances, notamment des tubercules bulbeux, un talonide ouvert lingualement, la présence d'un paraconide et surtout, celle d'un hypoconulide fort isolé à l'arrière, sur le postcingulide.

La lignée d'*Eurodexis* est également représentée dans plusieurs gisements des Sables à Unios et Térédines (v. ci-après), mais elle n'a pu être identifiée dans les gisements plus anciens du Bassin de Paris, en particulier à Pourcy ou à Mutigny (MP 8/9). Dans ces deux gisements les formes à denture bunodonte, autres que *Diacodexis*, sont *Bunophorus* et (ou) *Simpsonodus* (Sudre *et al.* 1983, Stucky & Krishtalka 1990), qui sont plus grandes que l'*Eurodexis* de Prémontré, et morphologiquement plus éloignées de *Diacodexis* que ne l'est ce dernier.

Dans les gisements du Sud de l'Angleterre de Kyson et Abbey-Wood attribués au MP 7-MP 8/9 (Schmidt-Kittler *et al.* 1987) sont connues des formes trop atypiques pour être clairement assimilées à *Diacodexis* (et ce même si celles-ci ont été signalées sous le nom de *Diacodexis* indet.; Sudre *et al.* 1983). La forme d'Abbey-Wood avait d'abord été rapprochée de *Protodichobune* (Forster-Cooper 1932, Hooker 1980); ses molaires ( $M^2$ - $M^3$ ), qui ne présentent pas le caractère bunodonte du *Protodichobune oweni* des Sables à Unios, sont morphologiquement assez proches de *Diacodexis* (Sudre *et al.* 1983, p. 307, Fig. 7a); leurs dimensions, supérieures à celles des *Diacodexis* représentés dans les niveaux réputés contemporains, sont compatibles avec celles de la forme de Prémontré.

La forme de Kyson est comme la précédente, imparfaitement documentée. L'unique  $M^3$  connue se distingue du *Diacodexis varleti* de Condé-en-Brie par l'aspect bunodonte des tubercules, le rapprochement du paracône et du métacône, la position en retrait du métaconule (Hooker *in litt.*) et la présence d'un puissant parastyle; les dimensions de cette  $M^3$  sont inférieures à celles de *Protodichobune oweni*, mais comme il s'agit d'une  $M^3$  on ne peut attacher trop d'importance à ce caractère, cette dent étant variable chez les dichobunoidés. La présence de ces formes dans ces gisements semble suggérer que l'évolution des *Diacodexis* est plus complexe qu'on ne l'envisage et que plusieurs rameaux de diacodexidés ont évolué parallèlement dans l'Eocène inférieur ancien. En l'absence de données suffisantes nous ne sommes

malheureusement pas en mesure de savoir si l'un de ces rameaux préfigure déjà celui des *Eurodexis*.

Ainsi la grande variabilité morphologique suspectée chez les *Diacodexis* de l'Eocène inférieur peut très probablement être mise en relation avec la différenciation de plusieurs lignées de dichobunoïdés au cours de cette période. Les difficultés pour clarifier la systématique de ces formes, liées à leur morphologie voisine, sont de même nature que celles fournies par le modèle évolutif des diacodexéidés nord-américains.

A partir des données recueillies dans les gisements d'Europe, l'hypothèse que l'on peut avancer est qu'au moins deux groupes d'"hypoconifères" sont issus d'un "pool basal de *Diacodexis*". Au premier appartiennent les formes classiques telles *Dichobune*, *Meniscodon*, *Hyperdichobune*, *Mouillacitherium* (MP 13/MP 14), dont les molaires inférieures présentent un entoconide bien développé et deux lobes à peu près symétriques. Le deuxième inclut quelques formes morphologiquement plus primitives comme *Eurodexis*, *Eygalayodon* et *Parahexacodus*, aux molaires différentes par la configuration du talonide et les relations de l'entoconide. Conjointement les caractères de leurs dentures antérieures attestent pour ces formes un état dérivé. *Eygalayodon* d'Eygalayes et *Parahexacodus* du Geiseltal (= *Homacodon?* sp. in Erfurt 1993), qui partagent de nombreux caractères avec les homacodontidés nord-américains, avaient été rapprochés de cette famille (Sudre 1993, Erfurt 1993). Une telle attribution impliquait une origine ancienne et commune à l'Europe et à l'Amérique du Nord avant que ces deux domaines ne soient séparés. Cette hypothèse, formulée en particulier pour *Eygalayodon* (Sudre *o.c.*), doit être remise en cause à partir de la présente étude et de la révision des formes du Geiseltal. Ces travaux montrent que l'importante radiation survenue chez les artiodactyles primitifs se situe plutôt dans l'Eocène inférieur élevé (MP 10), et qu'il s'agit d'une radiation strictement européenne, l'Europe étant alors isolée de l'Amérique du Nord. Ainsi peut-on penser que les caractères partagés par les genres précédents et les homacodontidés d'Amérique du Nord ne traduisent pas des relations de parenté, mais reflètent plutôt des phénomènes de convergences. Pour cette raison ces formes européennes, parfaitement individualisées par rapport aux dichobuninés, et dans une moindre mesure par rapport aux homacodontidés, sont isolées dans la nouvelle sous-famille des Eurodexeinae (Erfurt & Sudre 1996).

L'ASTRAGALE D'*EURODEXIS RUSSELLI* NOV. SP.

(Pl. 1, fig. 10, 11)

3 spécimens découverts à Prémontéré par P. Louis sont attribués à *E. russelli*.

Dimensions (mm):	Longueur maximum	9,91	9,68	8,84
	largeur trochlée proximale	5,19	4,85	4,84
	largeur trochlée distale	4,43	4,84	4,32

Sur ces astragales, qui sont de dimensions et de morphologie quasi identiques, les trochlées ne sont pas alignées; la trochlée tibiale, à lèvres médiales surélevées, est plus profonde que la trochlée distale, qui est presque planiforme. Facettes cuboïdienne et scaphoïdienne sont séparées par une crête prononcée, la première étant moins étendue à

l'arrière que la seconde, condition qui évoque un état primitif chez les artiodactyles (Guthrie 1968). La surface sustentaculaire, limitée médialement par une puissante ride oblique, est, en vue latérale, semi-cylindrique. Elle est plutôt concave chez les tragulidés. Ces caractères évoquent ceux de l'astragale du *Messelobunodon schaeferi* de Messel décrit par Franzen (1981), mais cette espèce qui appartient à la catégorie des coureur-sauteurs est nettement plus grande (longueur de l'astragale de *M. schaeferi*: 16,5 mm; Franzen 1981). Les dimensions de l'astragale du *Messelobunodon* sp. de Messel (L: 12 mm d'après Franzen 1983), si elles indiquent qu'il s'agit d'une forme différente de la précédente, sont par contre plus proches de celles de l'*Eurodexis* de Prémonté. Suivant l'allométrie établie entre les dimensions de l'astragale et le poids de l'animal, on peut estimer que le poids de la forme de Prémonté devait être d'environ 800 g (Martinez & Sudre 1995).

Le seul *Diacodexis* d'Europe chez lequel cette pièce du tarse est décrite est le *Diacodexis gazini* (Godinot 1981, p. 109, Fig. 25). Le mauvais état de l'échantillon ne permet pas une comparaison significative des caractères; ses dimensions (L: 6,3 mm) sont très nettement inférieures à celles des astragales d'*E. russelli* de Prémonté (L: environ 9 mm).

### *Eurodexis* cf. *E. russelli* nov. sp.

*Protodichobune oweni* pro parte; Sudre et al. 1983, p. 319, Fig. 10b, d, e.

**Localités** de la Formation des Sables à Unios et Térédines: St Agnan, Mancy, Cuis et Grauves. Le matériel inventorié provenant de ces gisements appartient aux collections du Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris.

#### Matériel et dimensions (en mm):

St Agnan: SA 566: M<sup>2</sup>, 4,9 x 6,0; SA 562: M<sub>2</sub>, 5,0 x 4,0.

Mancy: MA 1 DE: M<sub>3</sub>, 5,9 x 3,8; MA 3 DE: M<sub>3</sub>, 5,5 x 3,5; MA 109: M<sup>2</sup>, 4,9 x 6,0.

Cuis: Cuis 14723: DP<sup>4</sup>, 5,0 x 5,0; Cuis 14722: M<sup>1</sup>, 4,5 x 5,0; Cuis 169: M<sup>2</sup>, 5,0 x 6,1; Cuis non cataloguées: M<sub>2</sub>, 5,0 x 3,4; M<sub>2</sub>, 4,6 x 3,0; M<sub>2</sub>, 4,3 x 3,3; Cuis L.10: M<sup>1</sup>, 4,6 x 5,9; M<sub>2</sub>, 4,6 x 2,5.

	M <sup>1</sup> L	M <sup>1</sup> l	M <sup>2</sup> L	M <sup>2</sup> l	M <sub>2</sub> L	M <sub>2</sub> l	M <sub>3</sub> L	M <sub>3</sub> l
N	6	6	8	8	5	5	7	7
min.	4,20	5,00	4,80	6,00	4,60	2,50	4,80	2,50
Moy.	4,50	5,30	4,90	6,20	4,80	3,30	5,40	3,20
max.	4,90	5,90	5,00	6,50	5,00	4,00	6,00	3,80
V	4,5	5,3	1,2	2,7	4	12,8	8,6	15,3

Tableau 2.— mensurations en mm des M<sup>1-2</sup> et M<sub>2-3</sub> de *E. cf. russelli* nov. sp. (L, longueur; l, largeur; N, nombre de spécimens; min, minimum; M, moyenne; max., maximum; V, coefficient de variation).

Grauves: ?GR 811, P<sup>4</sup>, 4,4 x 6,6; GR 126 L: P<sup>4</sup>, 4,0 x 5,0; GR 89 L: M<sup>2</sup>, 4,9 x 6,3; GR 7493: M<sup>2</sup>, 5,0 x 6,4; GR 121: M<sup>2</sup>, 4,8 x 6,5; GR 7683: M<sup>1</sup>, 4,7 x 5,2; GR 131: M<sup>1</sup>, 4,2 x 5,0; GR 7492: M<sup>1</sup>, 4,6 x 5,3; GR 7540: M<sup>2</sup>, 5,0 x 6,1; GR 7487: M<sup>1</sup>, 4,9 x 5,4; GR 130L: M<sup>2</sup>, 5,0 x 6,2; GR 7627: M<sup>3</sup>, 4,5 x 5,0; GR 10014: M<sup>3</sup>, 4,3 x 5,2; GR 161: M<sub>3</sub>, 5,0 x 2,9; GR 7629, M<sub>1</sub> (M<sub>2</sub>), 4,5 x 3,4; GR 159: M<sub>3</sub>, 5,9 x 3,6; GR 7541: M<sub>2</sub>, 5,0 x 3,6; GR 207: M<sub>3</sub>, 4,8 x 2,5; GR 7748: M<sub>2</sub>, 3,5 x 2,9; GR 7485: M<sub>3</sub>, 5,2 x 2,6; GR 157: M<sub>3</sub>, 6,0 x 3,6.

## DISCUSSION

La M<sup>1</sup> (ou M<sup>2</sup>) SA 566 de St Agnan, dont on avait souligné les ressemblances avec *Diacodexis*, mais qui était plus grande que les molaires de *D. cf. varleti*, avait été interprétée comme un variant (type B) de *Protodichobune oweni* (Sudre *et al.* 1983, p. 319, Fig. 10b). Cette molaire, par son élargissement lingual et l'inclinaison du protocône, peut être rapprochée de la nouvelle forme de Prémontré; de même pour deux molaires supérieures du gisement de Cuis qui avaient été rapportées à *Protodichobune*. La présence d'un paracône et d'un métacône encore carénés et celle d'une faible crête prémétaconule, confèrent à cette dent un cachet un peu plus primitif, ce qui peut s'accorder avec le fait qu'elle appartient à une forme un peu plus ancienne que l'espèce de Prémontré.

Les molaires supérieures du gisement de Grauves (de type B; Sudre *et al.* 1983) ne diffèrent guère de celles de St Agnan ou de Cuis ou même de celles de Prémontré; nous ne sommes pas en mesure de savoir si l'apparente variabilité morphologique dont elles font preuve (comme à Prémontré) ne traduit pas en réalité une plus grande diversité systématique.

La M<sub>2</sub> SA 562 de St Agnan appartient aussi à cette forme; elle diffère des M<sub>2</sub> de *D. cf. varleti* par sa plus grande taille, un trigonide plus comprimé antéro-postérieurement et un paraconide réduit, très lingual et coalescent avec le métaconide.

Les molaires inférieures de Grauves reflètent au contraire une certaine homogénéité des caractères; le paraconide bien développé est fusionné avec le métaconide, alors que l'hypoconulide fort est bien détaché à l'arrière de la dent. Les dimensions de ces spécimens sont à peu près semblables à celles des dents de Prémontré.

Sur la M<sub>3</sub> de Mancy (MA 1 DE), le paraconide est accolé au métaconide, alors que l'hypoconulide est monocuspidé; la présence d'un paraconide pourrait traduire un état plésiomorphe mais ce seul échantillonnage est évidemment trop peu significatif.

Eurodexeinae indet.

(Pl. 2, fig. 15)

**Matériel attribué et dimensions:** SLP-29-PE 1267, M<sub>1</sub> dr.: 3,9 x 2,7; SLP-29-PE 9, M<sub>1</sub> dr.: 3,9 x 3,3; SLP-29-PR 1974, M<sub>3</sub> g.: 4,5 x 3,4 (Pl. 2, fig. 15); SLP-29-PE 2122, DP<sub>4</sub> g.: 4,2 x 3,1 (récolte Hautefeuille).

Les deux molaires rapportées à cette forme, probablement des  $M_1$  en raison de leur taille réduite, et bien qu'évoquant les molaires de *Diacodexis*, se singularisent par différents caractères: en particulier un entoconide relié à l'hypoconide par une crête en V profondément échancrée et un hypoconulide bien cuspidé, issu du puissant postcingulum mais indépendant des tubercules précédents. Sur ces deux spécimens, le métaconide est pourvu d'une aile postérieure bien marquée; l'arête ainsi déterminée délimite brutalement la face distale du trigonide; le paraconide est présent, accolé au métaconide mais plus bas que ce dernier. L'entoconide, arrondi et très aigu, a des bords régulièrement convexes. Ces dents portent un préentoconulide réduit comme c'est le cas sur la dent SLP-43-PR 248 attribuée à *Diacodexis* cf. *varleti* (cf. ante).

La  $M_3$  SLP-29-PR 1974, sur laquelle la position du paraconide évoque un état plésiomorphe, est massive et atypique pour *Diacodexis*. Par sa forme arrondie, son hypoconulide réduit et monocuspide, son entoconide conique et aigu, et la présence d'une aile postérieure au métaconide, elle semble devoir être associée aux deux molaires précédentes. L'individualité de ces spécimens, dont les caractères évoquent ceux de la forme du Geiseltal décrite récemment par Erfurt sous le nom de *Homacodon?* sp. (Erfurt 1993; = maintenant *Parahexacodus* ERFURT & SUDRE, 1996), nous conduit à envisager l'hypothèse d'une différenciation précoce, c'est à dire à l'Yprésien terminal, de cette lignée (Tabl. 5).

#### Famille DIACODEXEIDAE GAZIN 1955

#### *Diacodexis* cf. *D. varleti* SUDRE *et al.*, 1983

(Pl. 2, fig. 7-14)

Dichobunidae indet.; Dégremont *et al.* 1985.

#### Matériel de Prémontré:

Collection F. Hautefeuille:  $P^4$ ; 6  $M$  sup. ( $M^1$  ou  $M^2$ );  $DP_4$ ; 6  $M_1$ ; 3  $M_3$ .

Collection M. Sabatier:  $M^1$  (ou  $M^2$ );  $M_1$ .

Collection F. Duchaussois:  $M^2$ ;  $M^3$ ;  $M_2$ .

	$M^1L$	$M^1l$	$M_1L$	$M_1l$	$M_2L$	$M_2l$	$M_3L$	$M_3l$
N	9	9	8	8	6	6	4	4
min.	3,60	4	3,60	2,50	4,10	2,90	3,40	2,60
Moy.	3,90	4,10	3,90	2,80	4,40	3,00	4,20	2,90
max.	4,50	4,80	4,30	3,30	4,70	3,20	4,50	3,50
V	7,2	10	5,6	10	4,5	8	11	12,4

Tableau 3.— mensurations en mm des  $M^1$  et  $M_{1-3}$  de *E.* cf. *varleti* (L, longueur; l, largeur; N, nombre de spécimens; min, minimum; M, moyenne; max., maximum; V, coefficient de variation).

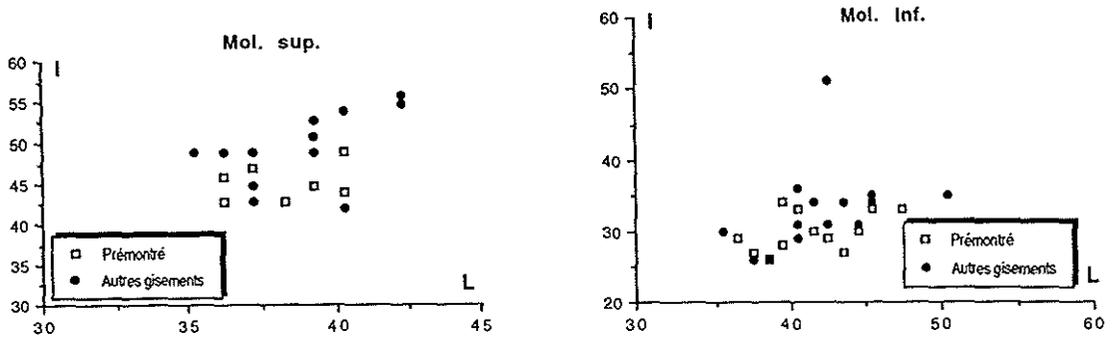


Figure 2.— Diagramme de dispersion établi à partir des Longueur (L), largeur (l) pour les molaires supérieures ( $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$ ) et inférieures du *Diacodexis cf. varleti* de Prémontré, Cuis, St. Agnan, Grauves et Mancy.

Collection P. Louis:  $P^4$ ; 3 M sup.; M inf.

Collection D. Zuccola:  $M_1$ .

### Matériel et dimensions (en mm):

Dents supérieures: SLP-29-PE 1503:  $P^4$ , 2,7 x 3,5; PRE-L 491:  $P^4$ , 3,2 x 3,4; SLP-29-PE 363:  $M^1$ , 4,0 x 4,3; SLP-29-PE 1529:  $M^1$ , 3,6 x 4,2; SLP-29-PE 1517:  $M^1$ , 4,0 x 4,8; SLP-29-PE 735:  $M^1$ , 3,6 x 4,5; PRE-L 201:  $M^1$ , 3,8 x 4,2; SLP-27-PR 179:  $M^2$ , 3,9 x 4,4; PRE-L 455:  $M^1$ , 4,5 x 3,5; SLP-27-PR 179:  $M^1$ , 3,5 x 3,4; PRE-L 1117:  $M^1$ , 4,0 x 4,5; SLP-29-PR 2116:  $M^3$ , 3,2 x 4,0. SLP-29-PE 1207 (Pl. 2, fig. 8):  $M^2$ , 4,4 x 5,0; SLP-29-PE 1084 (Pl. 2, fig. 12):  $M^2$ , 4,9 x 5,5; SLP-29-PE 97 (Pl. 2, fig. 11):  $M^{1-2}$ , 4,4 x 5,1; SLP-29-PE 1783 (Pl. 2, fig. 7):  $M^2$ , 4,5 x 5,9; MS-PRE 133 (Pl. 2, fig. 9):  $M^2$ , 4,0 x 4,2.

Dents inférieures: SLP-29-PE 637:  $DP_4$ , 3,7 x 2,2; PRE-L 212:  $P_4$ , 4,3 x 2; SLP-29-PE 56:  $M_1$ , 3,6 x 2,8; SLP-29-PE 972:  $M_1$ , 4,2 x 2,8; SLP-29-PE 588:  $M_1$ , 4,0 x 3,2; SLP-Z-PR 253:  $M_1$ , 3,7 x 2,6; MS-PRE 133:  $M_1$ , 3,8 x 2,5; SLP-29-PE 1357:  $M_1$ , 4,0 x 2,8; SLP-29-PE 1412 (Pl. 2, fig. 10):  $M_1$ , 4,7 x 3,2; SLP-29-PR 268:  $M_2$ , 4,3 x 3,1; SLP-29-PE 94:  $M_2$ , 4,5 x 3,2; SLP-29-PE 1829:  $M_2$ , 4,1 x 2,9; SLP-Z-PR 176:  $M_2$ , 4,4 x 2,9; SLP-29-PE 1725:  $M_3$ , 4,5 x 3,5; SLP-29-PE 1311:  $M_2$ , 4,3 x 2,6; SLP-29-PE 2086:  $M_2$ , 4,5 x 2,7; PRE-L 209 (Pl. 2, fig. 14):  $M_1$ , 4,6 x 2,5; SLP-29-PE 41 (Pl. 2, fig. 13):  $M_3$ , 4,5 x 2,6.

Sont attribuées à *D. cf. varleti* plusieurs molaires de Prémontré de taille légèrement plus faible que celles d'*Eurodexis russelli* (Fig. 2) et présentant des tubercules plus aigus. Toutefois étant donné la variabilité observée et les difficultés d'identification nous ne pouvons assurer que les spécimens attribués ici à *D. cf. varleti* représentent l'effectif total des échantillons du gisement appartenant à cette forme.

Une unique  $P_4$  (PRE-L 212) assez atypique pour un diacodexéidé est rapportée avec réserves à cette forme. Elle est étroite mais montre un état relativement avancé de développement, puisque le métaconide, bien séparé du protoconide, forme avec ce dernier un lobe transverse relativement antérieur. La préprotocristide détermine à l'avant un crochet lingual très aigu, alors qu'à l'arrière, dans l'axe de la dent, se trouve

un puissant denticule (hypoconide?) indépendant à la fois de la paroi du protoconide et du puissant postcingulide. Cette construction, inhabituelle pour un *Diacodexis*, évoque davantage des formes plus avancées morphologiquement et apparues plus tardivement comme certains Haplobunodontidés par exemple. Toutefois, comme on ne connaît pas la denture antérieure des *Diacodexis* d'Europe on ne peut exclure l'éventualité que certaines formes tardives du genre, ou bien des lignées particulières de *Diacodexis*, aient réalisé une molarisation de P<sub>4</sub> au sommet de l'Eocène inférieur.

La distinction des molaires inférieures de ce *Diacodexis* est plus aisée, celles-ci se différenciant des molaires d'*E. russelli* par une taille inférieure (Fig. 2), une largeur relativement moindre et des tubercules plus aigus; le paraconide est bien développé, très antérieur et disjoint du métaconide qui est caréné à l'arrière; l'hypoconulide est puissant, très distal, et bien isolé de l'entoconide qui est peu développé.

La M<sub>1-2</sub> SLP-43-PR 268, qui avait été identifiée sous le nom d'Artiodactyle indet. (Dégremont *et al.* 1985), présente des caractères reconnus chez les *Diacodexis* primitifs, ou sur certaines molaires de *D. cf. varleti* de Cuis (M<sub>1</sub> Cuis 11 DE et M<sub>2</sub> 5 Cuis 14). La présence d'un préentoconide sur la molaire de Prémontré constitue une singularité pour l'échantillon. Ce caractère est rencontré sur certains spécimens du *Diacodexis minutus* d'Amérique du Nord, chez l'Haplobunodontidé nouveau du Geiseltal *Hallebune krumbiegeli* (Erfurt 1993, Erfurt & Sudre 1995), ou même sur la

Espèces	SIR	RI	AZ	DO	KY	AW	PO	MU	AV	CB	SB	SA	CH	MB	MO	CU	MA	GR	MG	PRE	
<i>Diacodexis antunesi</i>	+																				
<i>Diacodexis gazini</i>	.	+	+																		
<i>Diacodexis gigasei</i>	.	.	.	+																	
? <i>Diacodexis</i> sp. 1	.	.	.	.	+																
? <i>Diacodexis</i> sp. 2	.	.	.	.	.	+															
<i>Diacodexis varleti</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+											
<i>Diacodexis cf. varleti</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	.	.	+	
<i>Protodichobune oweni</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Aumelasia menieli</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?	.	.	+	+	+	+	+			
<i>Bunophorus cappettai</i>	.	.	.	.	.	.	+	?	+												
? <i>Simpsonodus</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	?													
<i>Eurodexis russelli</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Eurodexis cf. russelli</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	+			
<i>Cuisitherium lydekkeri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+		
<i>Cuisitherium</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	+												

Tableau 4.— Répartition des espèces d'artiodactyles dans les principaux gisements de l'Eocène inférieur d'Europe. Abréviations, SIR: Silveirinha; RI: Rians; AZ: Azillanet; DO: Dormaal; KY: Kyson; AW: Abbey-Wood; PO: Pourcy; MU: Mutigny; AV: Avenay; CB: Condé-en-Brie; SB: Sézanne-Broyes; SA: St. Agnan; CH: Chavot; MB: Mont Bernon; MO: Monthelon; CU: Cuis; MA: Mancy; GR: Grauves; MG: Mas de Gimel; PRE: Prémontré.

M<sub>3</sub> L 64 PY de Pourcy attribuée à *Bunophorus cappettai* (Sudre *et al.* 1983, p. 341 Fig. 15g). L'hypoconide est puissant, fortement caréné, des encoches le séparant à la fois de l'entoconide et de l'hypoconulide. Comme les dimensions de cette dent (4,3 x 3,1) sont compatibles avec celles des autres spécimens de *Diacodexis* associés, il est probable que les particularités du spécimen relèvent plutôt de la variabilité individuelle ou de la récurrence de caractères primitifs.

Quelques rares M<sub>3</sub> de Prémontré sont attribuées, en raison de leur taille réduite et de leur morphologie, au *D. cf. varleti* des Sables à Unios et Térédines. L'absence de paraconide sur le spécimen SLP-29-PE 41 pourrait être une conséquence de la variabilité intraspécifique comme cela a été noté chez *D. varleti* de Condé-en-Brie (Sudre *et al.* 1983). Ces deux morphotypes se singularisent par leur faible largeur, la réduction de l'entoconide et de l'hypoconulide, et la forme en croissant du lobe de l'hypoconulide (en particulier SLP-29-PE 41, plus petite que SLP-29-PE 1725).

## CONCLUSION

Quatre espèces d'artiodactyles sont maintenant identifiées dans le gisement de Prémontré, d'âge yprésien terminal (MP 10):

- un *Diacodexis*, qui a été rapproché du *D. cf. varleti* de St Agnan, Sézanne-Broyes, Cuis et Grauves. Il s'agit du dernier témoin de *Diacodexis* dans le Bassin de Paris; la lignée est représentée dans les niveaux unte Untererkohle du Geiseltal (MP 11; Erfurt & Sudre 1996).

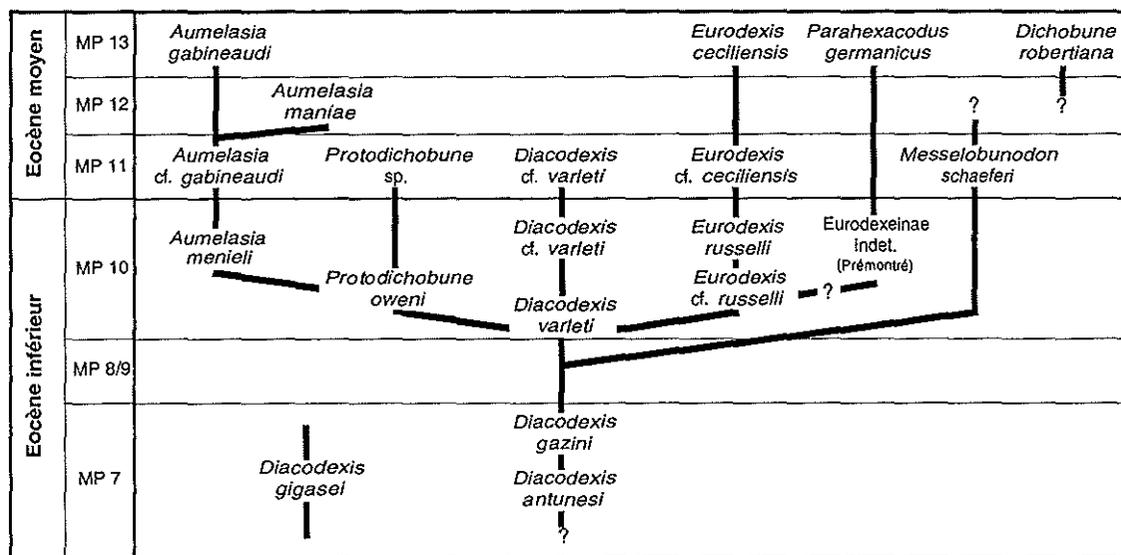


Tableau 5.— Hypothèses concernant les relations phylogénétiques entre les diacodexéidés et les dichobunidéés de l'Eocène inférieur et moyen d'Europe.

- une nouvelle forme rapportée au genre *Eurodexis* (Erfurt & Sudre 1996): *E. russelli*. Cette, espèce caractérisée par le cachet bunodonte de sa denture, s'inscrit probablement dans l'ascendance d'*Eurodexis ceciliensis* des niveaux obere Mittelkohle du Geiseltal (MP 13); la lignée d'*Eurodexis* pourrait également être représentée à Messel (SMF-ME 1001, *Eurodexis* sp.; MP 11). Les premiers témoins de la lignée d'*Eurodexis* sont reconnus dans les gisements des Sables à Unios et Térédines (MP 10), qui sont un peu plus anciens que Prémontré.
- une forme mal connue nommée pour l'instant Eurodexeinae indet. se situant probablement dans l'ascendance du *Parahexacodus germanicus* des niveaux obere Mittelkohle du Geiseltal (Erfurt & Sudre 1996).
- *Cuisitherium lydekkeri*; récemment signalée dans le gisement (Lecomte 1994), cette forme n'a pas été réexaminée.

La diversité des diacodexeidés dans l'Yprésien supérieur permet d'envisager l'hypothèse selon laquelle l'apparition des eurodexeinés *E. russelli* et Eurodexeinae indet. s'inscrit dans l'importante phase de radiation survenue au cours de cette période. Cette radiation se traduit par l'apparition brutale de plusieurs autres lignées, directement apparentés à *Diacodexis*, mais génériquement distinctes, et qui voient se réaliser des types de denture plus bunodontes que *Diacodexis* (genres *Protodichobune* et *Aumelasia*). On soulignera à ce propos la similitude entre ce modèle et celui mis en évidence dans l'évolution des diacodexeidés d'Amérique du Nord (Krishtalka & Stucky 1985).

Les genres *Protodichobune* et *Aumelasia* sont représentés dans les gisements des Sables à Unios mais restent encore inconnus sur le site de Prémontré; alors que l'on sait pourtant qu'au moins deux d'entre eux franchissent la limite Yprésien/ Lutétien (Sudre 1980, Erfurt & Sudre 1996). L'absence des lignées d'*Aumelasia* et *Protodichobune* à Prémontré est probablement une conséquence des conditions écologiques particulières à ce gisement; la faune recueillie, notamment l'abondance et la diversité de primates, ainsi que la présence de rongeurs arboricoles, indiquant pour le site de Prémontré un environnement de type plutôt forestier (Dégremont *et al.* 1985).

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient MM.: F. Hautefeuille, R. Têtu, D. Zuccola, F. Duchaussois, M. Sabatier, membres de la Société Laonnaise de Paléontologie, qui ont bien voulu prêter leurs collections pour études; P. Louis, qui outre le matériel prêté pour ce travail, nous a fourni des précisions sur la stratigraphie locale; H. Cappetta avec qui nous avons effectué une mission de prélèvement sur le gisement; D.E. Russell qui, il y a plusieurs années, fut l'initiateur de l'étude des *Diacodexis* d'Europe; les Dr. J. Franzen (Francfort/M.) pour les discussions entretenues au cours de l'élaboration de ce travail, et J. Hooker (Londres) pour les informations fournies, il y a bien longtemps, à propos des diacodexeidés de Kyson et Abbey-Wood; P. Gingerich (Ann Arbor) pour ses remarques; B. Marandat pour le résumé anglais, et C. Blondel pour son aide technique. Contribution I.S.E.M. n° 95-030.

## REFERENCES

- CAPPETTA, H., 1992. — Carcharhiniformes nouveaux (Chondrichthyes, Neoselachii) de l'Yprésien du Bassin de Paris. *Géobios*, Lyon, 25 (5): 639-646.
- DÉGREMONT, E., DUCHAUSSOIS, F., HAUTEFEUILLE, F., LAURAIN, M., LOUIS, P. & TÊTU, R., 1985. — Paléontologie: Découverte d'un gisement du Cuisien tardif à Prémontré. *Bull. inform. géologues Bassin de Paris*, 22 (2): 11-18.
- ERFURT, J., 1988. — Systematik, Paläoökologie und stratigraphische Bedeutung der Artiodactyla des Geiseltales. Unveröff. Diss. Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg, Halle/S, 132 p.
- ERFURT, J. 1993. — Interim report on taxonomy and biostratigraphy of Artiodactyla from the middle Eocene locality Geiseltal near Halle (Germany). *Kaupia*, Darmstadt, 1 (3): 131-136.
- ERFURT, J. & HAUBOLD, H., 1989. — Artiodactyla aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 19 (3): 131-160.
- ERFURT, J. & SUDRE, J., 1995. — Un Haplobunodontidae nouveau *Hallebune krumbiegeli* nov. gen. nov. sp. (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Eocène moyen du Geiseltal près Halle (Sachsenanhalt, Allemagne). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 24: 85-99.
- ERFURT, J. & SUDRE, J., 1996. — Eurodexeinae, eine neue Unterfamilie der Artiodactyla (Mammalia) aus dem Unter- und Mitteleozän Europas. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Vol. jubil. D.E. Russell (M. Godinot & P.D. Gingerich Eds.), 25 (2-4): 371-390.
- ESTRAVÍS, C. & RUSSELL, D.E., 1989. — Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Eocène inférieur de Silveirinha, Portugal. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Montpellier, 19 (1): 29-44.
- FEUGUEUR, L., 1963. — L'Yprésien du Bassin de Paris. Essai de monographie stratigraphique. Mémoire pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France. Ministère de l'industrie, Imprimerie Nationale, Paris: 1-568.
- FORSTER-COOPER, C.F., 1932. — On some mammalian remains from the Lower Eocene of the London Clay. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London, 10 (9): 458-467.
- FRANZEN, J., 1981. — Das erste Skelett eines Dichobuniden (Mammalia, Artiodactyla), geborgen aus mitteleozänen Ölschiefern der "Grube Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen). *Senckenbergiana lethaea*, 61 (3/6): 299-363.
- FRANZEN, J., 1983. — Ein zweites Skelett von *Messelobunodon* (Mammalia, Artiodactyla, Dichobunidae) aus der "Grube Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen). *Senckenbergiana lethaea*, 64 (5/6): 403-445.
- FRANZEN, J. & KRUMBIEGEL, G., 1980. — *Messelobunodon ceciliensis* n. sp. (Mammalia, Artiodactyla) - ein neuer Dichobunide aus der mitteleozänen Fauna des Geiseltales bei Halle (DDR). *Z. Geol. Wiss.*, 8 (12): 1553-1560.
- GINGERICH, P.D., 1989. — New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of northwestern Wyoming: composition and diversity in a rarely sampled high-floodplain assemblage. *Univ. Michigan, Papers on Paleontology*, Ann Arbor, 28: 1-97.
- GODINOT, M., 1981. — Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 10 (2): 43-126.
- GODINOT, M., RUSSELL, D.E. & LOUIS, P., 1992. — Oldest known *Nannopithec* (Primates, Omomyiformes) from the Early Eocene of France. *Folia Primatol.*, 58: 32-40.
- GUTHRIE, D.A., 1968. — The tarsus of early Eocene artiodactyls. *J. Mammal.*, 49 (2): 297-302.
- HAUBOLD, H., 1993. — Mammalian Paleogene levels: The Geiseltal perspective. *Kaupia*, Darmstadt, 1

(3): 137-144.

- HOOKEER, J., 1980. — The succession of *Hyracotherium* (Perissodactyla, Mammalia) in the English Eocene. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, 33 (2): 101-114.
- KRISHTALKA, L. & STUCKY, R.K., 1985. — Revision of the Wind River Faunas, early Eocene of central Wyoming, Part 7. Revision of *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla). *Ann. Carnegie Mus.*, 54 (14): 413-486.
- KRISHTALKA, L. & STUCKY, R.K., 1986. — Early Eocene artiodactyls from the San Juan Basin, New Mexico, and the Piceance Basin, Colorado. *Contrib. Geol.*, University of Wyoming, (Spec. Pap.), 3: 183-196.
- LECOMTE, G., 1994. — Etude paléontologique et sédimentologique de l'Yprésien de l'Est du Bassin de Paris. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VI, N 94-15, non publiée.
- MARTINEZ, J.-N. & SUDRE, J., 1995. — The astragalus of Paleogene artiodactyls: comparative morphology, variability and prediction of body mass. *Lethaia*, 28: 197-209.
- SAVAGE, D.E. & RUSSELL, D.E., 1983. — Mammalian Palaeofaunas of the World. Addison-Wesley publ. Company, 432 p.
- SCHMIDT-KITTLER, N. *et al.*, 1987. — European reference levels and correlation tables. *Münchener geowiss. Abh.*, (A), 10: 13-31.
- STEURBAUT, E., 1990. — Ypresian calcareous nannoplankton biostatigraphy and palaeogeography of the Belgian Basin. In: DUPUIS, C., DECONINCK, J. & STEURBAUT, E. (Eds.), The Ypresian stratotype. *Bull. Soc. Belge Géol.*, 97 (3-4): 251-285.
- STUCKY, R.K. & KRISHTALKA, L., 1990. — Revision of the Wind River faunas, Early Eocene of central Wyoming. Part 10. *Bunophorus* (Mammalia, Artiodactyla). *Ann. Carnegie Mus.*, 59 (2): 149-171.
- SUDRE, J., 1980. — *Aumelasia gabineaudi* n. g. n. sp., nouveau Dichobunidae (Artiodactyla, Mammalia) du gisement d'Aumelas. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Mém. jubil. R. Lavocat: 197-211.
- SUDRE, J., 1993. — Abstracts of the Fourth Congress of the European Society for Evolutionary Biology, Montpellier, p. 345.
- SUDRE, J., RUSSELL, D.E., LOUIS, P. & SAVAGE, D.E., 1983. — Les artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe. *Bull. Mus. National Hist. Nat.*, Paris, (4e Sér., C), 5 (3): 281-333.

✧

# LEGENDES DES PLANCHES

## PLANCHE 1

*Eurodexis russelli* nov. sp.; Prémontré (Aisne).

Fig. 1.— Maxillaire avec P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> gauches; SLP-29-PE 1859 (Coll. Hautefeuille).

Fig. 2.— M<sup>3</sup> gauche; SLP-29-PE 1316 (Coll. Hautefeuille).

Fig. 3.— Maxillaire gauche avec P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup>; PRE-L 442 (Coll. Louis).

Fig. 4.— Maxillaire droit avec M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup>; PRE-L 231 (Coll. Louis).

Fig. 5.— M<sup>2</sup> gauche; SLP-29-PE 894 (Coll. Hautefeuille).

Fig. 6.— M<sup>3(?)</sup> gauche; SLP-29-PE 729 (Coll. Hautefeuille).

Fig. 7.— M<sup>1</sup> droite; SLP-29-PE 1078 (Coll. Hautefeuille).

Fig. 8.— DP<sub>4</sub> droite; PRE-L 187 (Coll. Louis).

Fig. 9.— M<sub>3</sub> droite; SLP-29-PE 601 (Coll. Hautefeuille).

Fig. 10-11.— Astragale, vue plantaire (10) et vue dorsale (11); PRE-L 1129 (Coll. Louis).

Les spécimens figurés sont déposés dans les collections de l'Université de Montpellier II, à l'exception des spécimens de la collection Hautefeuille, légués au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

*Eurodexis russelli* nov. sp.

- Fig. 1.—  $M_3$  gauche; SLP-29-PE 2002 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 2.—  $M_3$  droite; SLP-29-PE 1508 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 3.—  $M_3$  droite; SLP-29-PE 963 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 4.—  $M_3$  droite; SLP-29-PE 1709 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 5.—  $M_1$  droite; SLP-29-PE 8 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 6.—  $M_2$  droite; SLP-29-PE 855 (Coll. Hautefeuille).

*Diacodexis* cf. *varleti* SUDRE *et al.*, 1983

- Fig. 7.—  $M^2$  gauche; SLP-29-PE 1783 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 8.—  $M^2$  droite; SLP-29-PE 1207 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 9.—  $M^2$  droite; MS. PRE 133 (Coll. Sabatier).  
Fig. 10.—  $M_1$  droite; SLP-29-PE 1412 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 11.—  $M^{1-2}$  gauche; SLP-29-PE 97 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 12.—  $M^2$  droite; SLP-29-PE 1084 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 13.—  $M_3$  gauche; SLP-29-PE 41 (Coll. Hautefeuille).  
Fig. 14.—  $M_1$  gauche; PRE-L 209 (Coll. Louis).

Eurodexeinae indet.

- Fig. 15.—  $M_3$  gauche; SLP-29-PE 1974 (Coll. Hautefeuille).

Les spécimens figurés sont déposés dans les collections de l'Université Montpellier II, à l'exception des spécimens de la collection Hautefeuille, légués au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

PLANCHE I

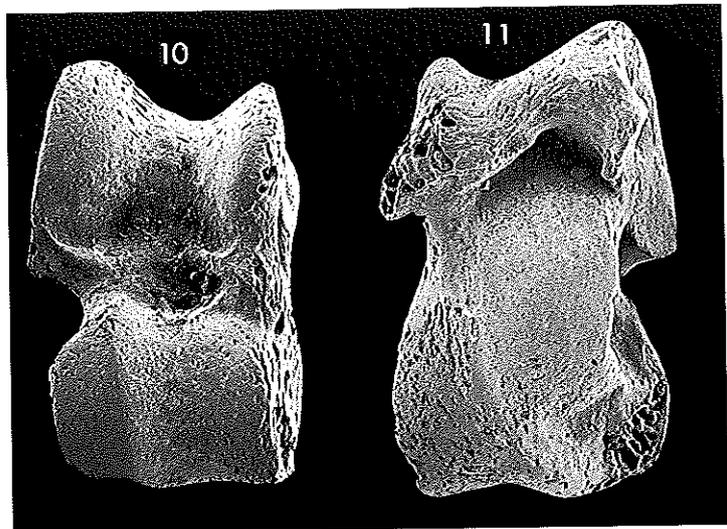
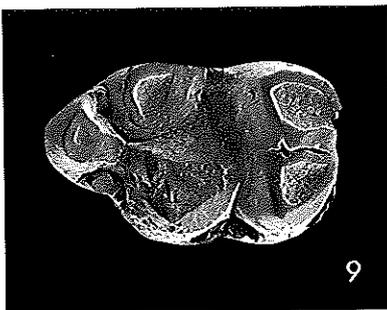
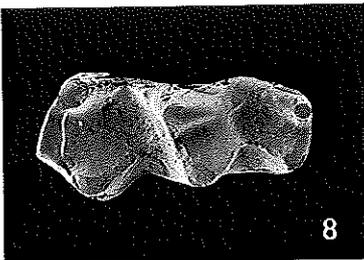
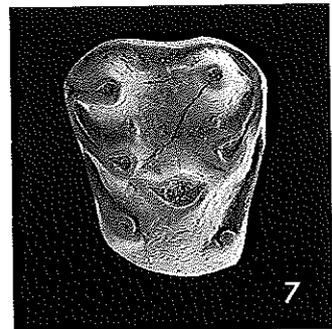
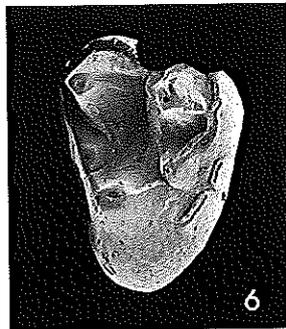
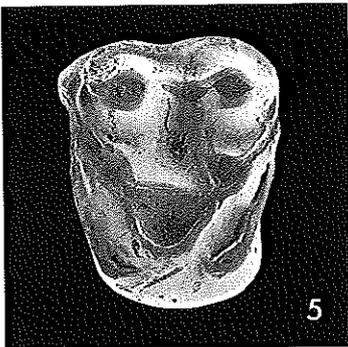
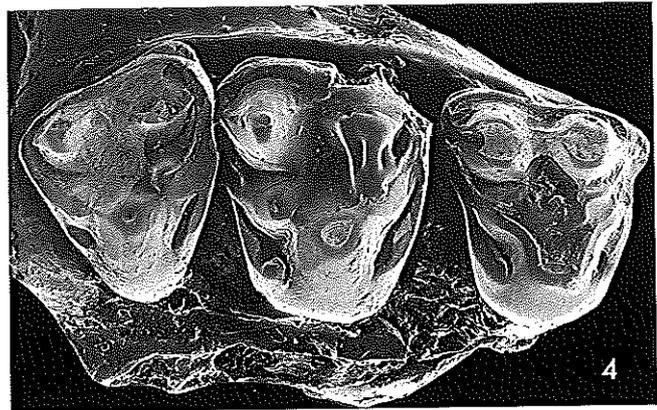
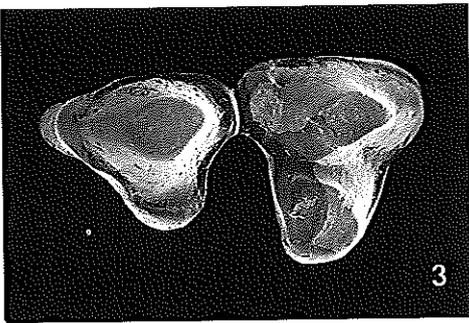
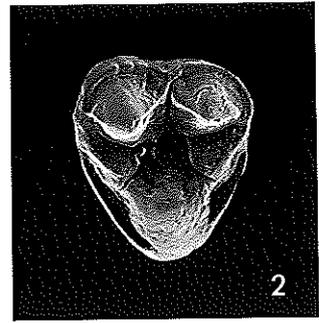


PLANCHE 2

