

SUR LES CONDYLRARTHRES CERNAYSIENS *TRICUSPIODON* ET *LANDENODON*  
(PALEOCENE SUPERIEUR DE FRANCE)

par

Donald E. RUSSELL\*

SOMMAIRE

	Page
Résumé . . . . .	128
Introduction . . . . .	128
Remarques stratigraphiques . . . . .	130
Liste des abréviations . . . . .	131
Systématique . . . . .	132
Famille <i>Tricuspiodontidae</i> SIMPSON, 1929 . . . . .	132
Genre <i>Tricuspiodon</i> LEMOINE, 1885 . . . . .	132
<i>Tricuspiodon rutimeyeri</i> LEMOINE, 1891 . . . . .	132
<i>Tricuspiodon magistrae</i> RUSSELL, 1964 . . . . .	136
<i>Tricuspiodon sobrinus</i> nov. sp. . . . .	141
<i>Tricuspiodon</i> sp. . . . .	144
Autres spécimens d'attribution incertaine . . . . .	145
cf. <i>Tricuspiodon</i> . . . . .	147
Genre <i>Paratricospiodon</i> . . . . .	148
<i>Paratricospiodon krumbiegeli</i> RUSSELL, 1964 . . . . .	148
Remarques sur la position familiale de <i>Tricuspiodon</i> et <i>Paratricospiodon</i> . . . . .	151
Famille <i>Arctocyonidae</i> GIEBEL, 1885 (MURRAY, 1866) . . . . .	154
Sous-famille <i>Arctocyoninae</i> GIEBEL, 1855 . . . . .	154
Genre <i>Landenodon</i> QUINET («1966») . . . . .	156
<i>Landenodon lavocati</i> nov. sp. . . . .	157
<i>Landenodon phelizoni</i> nov. sp. . . . .	159
Conclusion . . . . .	162
Remerciements . . . . .	163
Bibliographie . . . . .	164
Légende des planches . . . . .	164

\*Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue de Buffon, 75005 Paris.

*Palaeovertebrata*, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat : 127-166, 2 fig., 4 pl.

(Accepté le 7 Juin 1979, publié le 31 Octobre 1980)

## RESUME

Après avoir souligné et discuté l'importance numérique des Condylarthres dans la faune cernaysienne, l'auteur révisé la famille des Tricuspidontidae à la lumière d'un matériel nouveau, ce qui le conduit à y reconnaître une espèce nouvelle (*Tricuspidon sobrinus*) et à suggérer une parenté entre cette famille et les Phenacodontidae. Les Arctocyoniidae d'Europe sont également revus et l'arctocyonine *Landenodon* est décrit pour la première fois dans les sédiments thanétiens (Paléocène supérieur) ; deux nouvelles espèces de ce genre, *L. lavocati* et *L. phelizoni*, sont proposées. Enfin la récente classification de Van Valen est brièvement commentée.

## ABSTRACT

The numerical importance of the Condylarths in the Cernaysian fauna is discussed. The Condylarth family, Tricuspidontidae, is reviewed in the light of new material and its close relationships to the Phenacodontidae is suggested ; one new species is recognized : *Tricuspidon sobrinus*. European Arctocyoniidae are reviewed and the recent classification of Van Valen is briefly commented on. Also, the arctocyonine *Landenodon* is described for the first time in Thanetian (Late Paleocene) sediments ; two new species are proposed : *T. lavocati* and *T. phelizoni*.

## INTRODUCTION

Chacun sait que la faune paléocène est très riche en Condylarthres, groupe vaste et varié constituant l'un des premiers essais des Mammifères vers les formes modernes ; mais leur concentration et leur diversité qui se font jour peu à peu dans la faune cernaysienne, ne cessent de nous surprendre. De la révision générale des gisements du Paléocène tardif de Cernay-lès-Reims et Berru, seule une faible partie était consacrée aux Condylarthres ; mais ultérieurement les Arctocyonidés et Mésonychidés furent transférés des Carnivores vers cet ordre. En outre, nos tamisages fins et ceux effectués par de nombreux amateurs depuis 1964 ont fait apparaître tout un monde de Condylarthres de petite taille, qui n'étaient jusqu'ici représentés que par une espèce de *Louisina* et une de « *Paschatherium* » (*Dipavali*, Van Valen, 1978).

Parmi ces Condylarthres, le méniscotheriidé *Pleuraspidotherium* est largement dominant ; avec l'autre genre *Orthaspidotherium*, cette famille devient de loin la mieux représentée de toute la faune. En nombre d'individus, les Arctocyoniidae suivent d'assez loin, avec trois genres, *Arctocyon*, *Arctocyonides* (2 espèces), et *Landenodon* (voir plus loin). Les Tricuspidontidae, représentés par le seul genre *Tricuspidon*, d'ailleurs rare, participe avec trois espèces, et le mésonychidé *Dissacus* reste encore plus rare.

Et puis vient toute une fraction de la population, quasi-inconnue jusqu'ici, de petits Condylarthres hyopsodontide : *Louisina*, avec maintenant deux (ou trois) espèces et deux ou trois formes affines, mais encore trop rares pour nous permettre de reconnaître leur importance et leurs affinités précises ; *Dipavali* avec deux (ou peut-être

trois) espèces ; *Microhyus* (une espèce) ; trois autres genres dont l'étude est en cours, avec six espèces ; enfin trois ou quatre formes qui seront à évaluer lorsqu'un supplément de matériel sera disponible.

Si l'on recense le reste de la faune cernaysienne, on remarque que le Primate *Plesiadapis* est représenté à peu près à égalité avec *Pleurospidotherium* ; outre les deux espèces de ce genre, nous connaissons *Chiromyoides*, *Berruvius* et peut-être une autre forme inédite et très peu commune : c'est tout pour les Primates.

De petits mammifères ressemblant ou apparentés aux Insectivores constituent une partie peu abondante mais très variée de la faune, ce sont : *Adapisorex* (Adapisoricidae), *Pagonomus* (Pantolestidae), *Palaeictops* (Leptictidae), *Remiculus* (Mixodectidae), cf. *Leptacodon* (Nyctitheriidae), cf. *Jepsenella* (Apatemyidae), *Adapisoriculus* (famille indet.), et « *Adunator* » (qui pourrait bien être, en fait, un Condylarthre). Les Multituberculés sont plus fréquents, mais ils ne sont représentés que par quatre genres : *Neoplagaiaulax*, *Liotomus*, *Parectypodus* et *Hainina*.

En résumé, la faune cernaysienne comporte donc :

- Primates : 2 familles ; 3 ou 4 genres ; 5 ou 6 espèces.
- « Insectivores » : 7 ou 8 familles ; 7 ou 8 genres ; 7 ou 8 espèces.
- Multituberculés : 2 familles ; 4 genres ; 7 espèces.
- Condylarthres : 5 ou 6 familles ; 13 genres décrits ou bien définissables (+ 7 à 10 genres possibles = 20 à 23 genres) ; 19 bonnes espèces (et peut-être 9 à 12 autres).

Il est donc clair que, dans cette faune, les Condylarthres dépassent largement les autres groupes. Il ne faudrait pas, cependant, considérer cette dominance comme la situation générale pour toutes les faunes paléocènes ; examinons par exemple celle du gisement Shotgun, situé haut dans le Paléocène moyen (ou à la base du Paléocène supérieur) de la région des Montagnes Rocheuses d'Amérique du Nord : dans la grande collection de Mammifères qui y a été récoltée (comm. pers. C. Wood, 1974), les Condylarthres sont représentés par 5 familles, 10 genres et 11 espèces (plus deux autres incertaines) ; par contre, les Primates y figurent avec 3 familles et de nombreuses espèces (13 ou 14 au total) ; les Multituberculés sont représentés en force avec 5 familles et 13 espèces. Evidemment, cette faune est un peu plus ancienne que celle de Cernay, et provient peut-être d'un milieu assez différent ; mais elle est certainement plus équilibrée que notre assemblage cernaysien. Cette comparaison souligne donc la richesse extraordinaire de l'élément condylarthre dans le gisement de Cernay, richesse que nous commençons seulement à découvrir.

## REMARQUES STRATIGRAPHIQUES

Quelques remarques sont nécessaires sur la provenance des échantillons attribués aux espèces de *Tricuspidon*. En ce qui concerne la collection du Dr Lemoine, nous ne connaissons pas l'endroit exact où celui-ci a fouillé ; Teilhard de Chardin (1921, p. 8-10) note que la couche fossilifère du « Conglomérat » de Cernay suit tout le bord est du Mont de Berru, tout en étant de richesse variable, puisqu'on peut trouver des dents et des ossements sur un espace de plusieurs kilomètres. Il est pourtant probable qu'une grande partie de la collection Lemoine (CRL) vient du terrain que Lemoine a légué au Muséum et que nous appelons le gisement Lemoine, ou de l'extension de ces sédiments vers le sud-est.

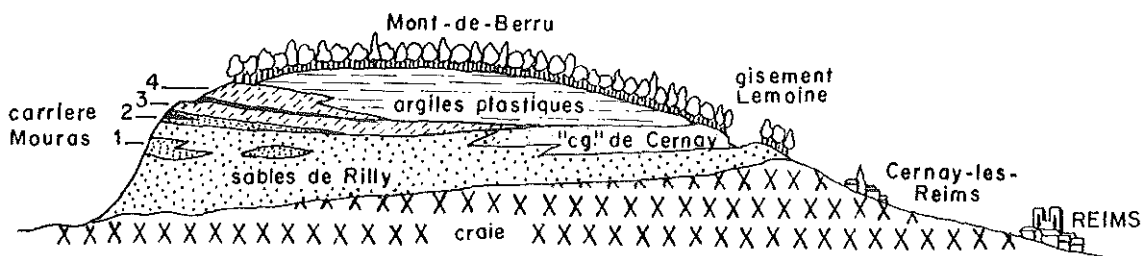


Fig. 1. — Coupe schématique à travers la partie nord du Mont de Berru. 1. lentilles fossilifères ; 2. sables contenant l'horizon fossilifère fluviatile ; 3. marnes lacustres grises ou bleues ; 4. marnes rougeâtres ou blanchâtres.

Il est par ailleurs vraisemblable que l'échantillon de Berlin provient de la gangue mise de côté durant le creusement des sapes et boyaux dans le « Conglomérat » de Cernay lors de l'invasion des Allemands à la première guerre, gangue envoyée ensuite à Berlin (Schlosser (1921) a décrit le matériel récupéré). L'âge de la pièce de *Tricuspidon* du Musée de Berlin correspondrait donc plutôt à celui du gisement Lemoine, et non pas à celui des couches plus jeunes de la carrière Mouras à Berru.

Le maxillaire Henry, des Sables de Châlons-sur-Vesle, sables qui sont considérés équivalents de ceux de Rilly, serait sans doute du même âge aussi, puisque les Mammifères trouvés dans les lentilles de cette formation correspondent à ceux du gisement Lemoine (bien qu'à ce dernier gisement les Sables de Rilly ne se trouvent qu'en dessous de la couche fossilifère). D'ailleurs, Teilhard de Chardin (1922, p. 11) signale avoir trouvé les mêmes invertébrés dans le « Conglomérat » de Cernay que dans les sables de Rilly.

Enfin, dans la carrière de Berru, les fouilles effectuées depuis 1955 furent limitées, durant les premières années, aux couches fluviatiles qui se situent au-dessus des Sables

de Rilly. Les fossiles qui en proviennent sont donc un peu plus jeunes que les précédents. Plus tard, lors de la progression du front de taille, des lentilles furent exposées à l'intérieur même des Sables de Rilly ; par leur sédimentologie comme par leur contenu paléontologique, ces lentilles ressemblent au gisement Lemoine de Cernay, et peuvent être considérées comme étant approximativement contemporaines de celui-ci.

## LISTE DES ABREVIATIONS

Ci-dessous sont les sigles qui se trouvent dans le texte, et leur explication.

Belli . . . . .	Collection de M. D. Belli, Massy (Essonne).
Bn . . . . .	Collection du Dr J. Brailion, Beauvais (Oise).
BR . . . . .	Berru (couches fluviatiles).
BRL . . . . .	Berru (la lentille, dans les Sables de Rilly).
Col . . . . .	Collection de M. A. Collier, Lectoure (Gers).
Coq . . . . .	Collection de M. Coquart, Beauvais (Oise).
CR . . . . .	Cernay-lès-Reims (gisement Lemoine).
CRL . . . . .	Cernay-lès-Reims (collection Lemoine, Muséum d'Histoire naturelle, Paris).
FA . . . . .	Collection de M. L. Faillie, La Flèche (Sarthe).
Frayon . . . . .	Collection de M. Frayon, anciennement de Berru, mais maintenant adjointe à celle de M. Munch, localisation inconnue.
G . . . . .	Collection de M. J.-L. Girard, Reims (Marne).
Henry . . . . .	Collection de M. R. Henry, Sézanne (Marne).
L . . . . .	Collection de M. L. Louis, Cormicy (Marne).
Lasseron . . . . .	Collection de Mme R. Lasseron, Reims (Marne).
Levé . . . . .	Anciennement collection du Dr Levé, Beauvais (Marne) ; cette collection est maintenant dispersée.
Lx . . . . .	Collection de M. M. Leroux, Melun (Seine-et-Marne).
Martin . . . . .	Collection de M. D. Martin, Blois (Loir-et-Cher).
MD . . . . .	Collection de M. M. Duchamplecheval, Reims (Marne).
Ph . . . . .	Collection de M. A. Phélizon, Châlons-sur-Marne (Marne).
Poirier . . . . .	Collection de M. M. Poirier, Puteaux (Hauts-de-Seine).
Ro . . . . .	Collection de M. Romanek, Beauvais (Oise).
SLP . . . . .	Collection de la Société laonnaise de Paléontologie ; animateur M. E. Dégremont, Laon (Marne).
UCMP . . . . .	Collection du Museum of Paleontology, University of California, Berkeley (U.S.A.)
Wa . . . . .	Walbeck ; collection du Geiseltal Museum, Halle, Saale (R.D.A.).
Wouters . . . . .	Collection de M. G. Wouters, Boitsfort (Belgique).

## SYSTEMATIQUE

TRICUSPIODONTIDAE SIMPSON, 1929

Genre *TRICUSPIODON* LEMOINE, 1885

L'étude de quelques documents inédits, qui accroissent de façon importante notre connaissance du genre *Tricuspiodon*, nous conduit à émettre des remarques et apporter des corrections sur un précédent travail (1964).

*Tricuspiodon rutimeyeri* LEMOINE, 1891*Liste d'échantillons attribués :*

CRL 798 (type) : P/4 droite ; CRL 801 : P/4 gauche ; CRL 802 : P/4 droite ; CRL 804 : P/4 gauche ; CRL 799 : M/2 droite ; CRL 800 : M/2 droite ; Collection Martin : M/1 gauche ; CRL 806 : canine inférieure d'attribution incertaine ; Collection Henry : maxillaire droit avec la canine, P3/-M3/ ; moulage du Musée de Berlin : M2/-M3/ gauches ; (?) Collection Martin : M2/ gauche ; CRL 805 : P3/ droite ; CRL 964 : M2/ gauche brisée ; (?) CR-64-MD : ?P1/.

*Provenance* : Gisement Lemoine à Cernay-lès-Reims, ou équivalents latéraux.

*Discussion* : Si la variation morphologique des divers échantillons de la denture inférieure attribuables à *Tricuspiodon* est telle qu'elle nous contraint à choisir entre la multiplicité des espèces ou leur hétérogénéité (1964, p. 233), l'étude des dents supérieures augmente encore la confusion.

En ce qui concerne le maxillaire de la collection Henry, la grande hauteur de la couronne des P3/ et P4/ nous laisse raisonnablement certains de son appartenance à *T. rutimeyeri*, d'autant plus que ce maxillaire est contemporain du matériel-type de l'espèce. Par la similitude de M2/ et M3/ et parce qu'il provient, lui aussi, du même niveau, on peut également inclure dans cette espèce le maxillaire du Musée de Berlin. La P3/, CRL 805, ne semble pas poser davantage de problème, ni, sans doute, la M2/, CRL 964. Le cas de la P1/, CR-64-MD, est plus discutable.

Mais c'est l'échantillon Henry qui nous offre la meilleure connaissance de la denture supérieure de *Tricuspiodon*. Ce maxillaire, trouvé dans les sables de Châlons-sur-Vesle (Marne), est en effet une pièce remarquable, pratiquement complète, d'une conservation extraordinaire et six dents, très peu usées, sont restées en place.

La canine ne montre rien de l'aspect en dent de sabre qu'on observe, par exemple, chez *Arctocyon* ; environ deux fois plus longue que large antéro-postérieurement, elle est légèrement recourbée lingualement à son extrémité ; ni le bord antérieur, ni le bord postérieur ne sont très tranchants, et son extrémité est plus arrondie que pointue. Ce n'est pas là une dent qui a contribué de façon redoutable à la défense de son propriétaire, pas plus qu'elle n'a dû servir un régime carnivore.

D'après l'alvéole, la base de P1/ présentait un contour arrondi, et la dent n'était vraisemblablement pas très élevée.

La P2/ était, également d'après l'alvéole, environ trois fois plus grande que la P1/ ; le bord labial de cet alvéole est partagé en son milieu par une crête verticale, ce qui semble indiquer que, dans une forme ancestrale, la racine était biradiculée ; le bord lingual est ininterrompu. Le contour de cet alvéole est régulièrement ovoïde.

De hauteur égale aux 2/3 de celle de la canine, la P3/ forme essentiellement un cône ; seul un court bourrelet à son angle postéro-lingual interrompt le contour arrondi de la partie basale de la dent. Les crêtes verticales antérieure et postérieure sont faiblement marquées. Les racines sont collées l'une contre l'autre, si même elles sont distinctes.

La P4/ est faite de deux cônes coalescents, le plus petit des deux étant situé du côté lingual. Puisque la dent est très peu usée, un minuscule métacône persiste près du sommet du tubercule principal. Ici aussi, les crêtes verticales antérieure et postérieure sont très faibles. De longueur et de développement égaux, les bourrelets antérieur et postérieur relient le protocône au tubercule principal. Un petit métaconule se situe immédiatement derrière le sommet du protocône.

Le M1/ est la plus grande des trois molaires. Cette dent se caractérise par la subégalité de sa largeur et de sa longueur (son côté lingual est un peu plus étroit que son côté labial), ce qui la distingue de la M2/ et de la M3/ où ces dimensions sont plus écartées. Elle est dépourvue de styles (sauf un parastyle insignifiant) et les angles labiaux sont tous les deux arrondis. Le paracône est légèrement plus grand que le métacône et bien séparé de lui par une large entaille en forme de U ouvert. Les conules sont forts et de taille subégale, le paraconule étant le plus proche du sommet du protocône. Ce dernier est de proportions comparables à celles du paracône et du métacône ; il est relié au métaconule par une faible crête, mais est indépendant du paraconule. L'hypocône est petit, isolé du trigone, et haut situé sur la couronne à l'extrémité d'un court bourrelet postéro-lingual. Un autre bourrelet postérieur, bien séparé du premier, relie le métaconule au côté labial du paracône en contournant le métacône ; il supporte un renflement antéro-labial au métacône, mais un peu postérieur par rapport à l'emplacement habituel d'un mésostyle. Du paraconule part un bourrelet semblable qui contourne le paracône ; celui-ci, pourtant, est continu avec le bourrelet antérieur qui s'étend jusqu'au côté lingual de la dent ; ni le métaconule, ni le paraconule ne sont reliés lingualemment au métacône ou au paracône.

La M2/ est curieusement enfoncée ou, ce qui serait encore plus étrange, incomplètement sortie du maxillaire ; la M3/ est au contraire bien sortie et porte déjà des facettes d'usure, absentes sur la précédente. Non seulement la M2/ est plus petite que la M1/, mais elle est relativement moins large antéro-postérieurement, ce qui lui donne un aspect plus étiré transversalement ; sur la M3/, ces tendances se poursuivent puisque celle-ci est plus petite que la M2/ et plus étroite antéro-postérieurement. Cependant la M3/ reste, relativement, une grande dent, avec un métacône et un métaconule seulement un peu plus petits que ceux de la M2/. En outre, la taille et la situation de ces tuber-

cules sont, sur la M2/ et sur la M3/, voisines de celles observées sur la M1/ ; seul l'hypocône se réduit jusqu'à être absent sur la M3/. Le bourrelet postéro-labial se réduit aussi, étant moins fort sur la M2/ et très faible sur la M3/. Enfin, sur toutes ces molaires, la hauteur des tubercules par rapport à celle de la couronne est particulièrement faible, cette dernière étant exceptionnellement élevée ; ces tubercules sont en outre situés marginalement.

Le moulage du fragment de maxillaire conservé à Berlin montre une M2/ qui ne diffère guère de la M2/ du maxillaire Henry que par le plus petit espace séparant le métacône et le paracône. Sa M3/ possède en outre un métacône apparemment plus petit que celui de la M3/ du maxillaire Henry, mais il n'est pas impossible que le premier soit usé ou endommagé.

Une M2/ provenant de la collection de M. Martin montre un stade d'usure modérément avancé ; une facette unit la région du protocône et celle des conules. La dent est endommagée postéro-labialement et au sommet de l'hypocône. Le métacône et le paracône sont réduits à environ mi-hauteur, mais il en reste assez pour montrer qu'ils n'étaient pas largement séparés comme ceux de la M2/ du maxillaire Henry ; il semble en outre que l'hypocône était plus développé sur l'échantillon Martin.

En ce qui concerne son attribution spécifique, le rapprochement du paracône et du métacône semble l'écarter de *T. rutimeyeri*, mais sa taille relativement grande paraît l'éloigner des trois autres espèces. Cette attribution n'est donc pas claire.

C'est pourtant ce spécimen qui nous rassure sur l'identification générique de la M2/, BR 810. L'usure a éliminé la surface occlusale originelle d'environ les 2/3 de cette dent ; seule la partie labiale a été épargnée, exception faite des sommets du métacône et du paracône. Cette molaire est lingualement plus étroite (antéro-postérieurement) que la M2/ du maxillaire Henry et de l'échantillon de Berlin, ce qui jetait un doute sur son attribution. Mais la M2/ Martin présente un tel mélange de caractères que nous sommes amenés à penser que BR 810 n'est qu'un variant morphologique un peu extrême de *T. rutimeyeri*.

De même, grâce à l'information fournie par le maxillaire Henry, on peut être maintenant certain que la prémolaire CRL 805 est une P3/. Plus grande que celle du maxillaire Henry, elle lui ressemble par ailleurs beaucoup ; cet échantillon nous apprend qu'une facette d'usure allongée se développe le long de la surface antérieure de la dent, et une autre, plus petite (parce que survenant longtemps après l'installation de la première), sur la face postéro-linguale du protocône.

Une prémolaire supérieure, CR-64-MD, rappelle la P1/ figurée par West (1976, fig. 21, p. 32) chez *Phenacodus*. Etant donné les autres ressemblances dans la denture antérieure entre ce genre et *Tricuspiodon*, il se peut cependant que CR-64-MD représente la première prémolaire de ce dernier. Elle est uniradiculée, comprimée linguo-labialement, de profil lancéolé et possède une côte verticale sur la surface linguale. Cependant le grand diamètre antéro-postérieur de sa racine comparé à celui de l'alvéole du maxillaire Henry jette un doute sur cette identification.



Très peu de données nouvelles sur la denture inférieure sont à ajouter à nos descriptions antérieures.

Les P/4 CRL 801, 802 et 804 sont de taille et de morphologie variables ; en outre, le paraconide et le métaconide y sont moins éloignés l'un de l'autre que sur la P/4 du type CRL 798. Cette variation persistante est certainement troublante, mais il n'en reste pas moins difficile de voir dans ces prémolaires des éléments antérieurs à cette P/4, comme nous l'avions suggéré en 1964 (p. 229) ; nous les considérons donc ici comme des P/4 de *T. rutimeyeri*.

Une M/1 bien conservée, également de la collection Martin et provenant de Cernay<sup>1</sup>, nous renseigne pour la première fois sur les caractères de cette dent chez *Tricuspidodon rutimeyeri*. Plus longue que la M/2 de la mandibule CRL 799, cet échantillon suggère que la supposition avancée en 1964 (p. 231) selon laquelle la M/1 ne serait pas plus longue que la M/3 (d'après les alvéoles) est probablement inexacte ; les molaires se réduisaient progressivement de M/1 à M/3, comme c'est le cas chez *T. magistrae* (tel que l'indique l'échantillon Frayon au moins, car la M/1 étant endommagée sur l'échantillon-type, BR 4426, cette précision n'y est pas observable).

La M/1 de la collection Martin ressemble donc beaucoup à la M/2 de CRL 799 ; elle en diffère cependant par les diamètres relatifs du trigonide et du talonide : sur la M/1 le trigonide est moins large que le talonide, tandis que ces proportions sont inversées sur la M/2. Le paraconide se situe à peu près comme sur la M/2 de CRL 799, alors qu'on s'attendait à ce qu'il soit plus séparé du métaconide et plus centralement placé sur la dent ; or, la différence est à peine perceptible.

Nous n'avons toujours pas de M/3 attribuable avec certitude à *T. rutimeyeri*<sup>2</sup>. Mais le fragment CRL 1200 nous apporte un supplément de renseignement sur la variabilité de la taille de cette molaire dans cette espèce : d'après son alvéole en effet, cette dent était plus petite, relativement à M/2 et à la hauteur de la mandibule à son niveau, que sur CRL 799.

Ni le fragment type de *T. rutimeyeri* (avec P/4, CRL 798), ni l'autre mandibule de la collection Lemoine (avec M/2, CRL 799), ne montrent l'indication d'une symphyse allongée et doucement inclinée ; or, l'os semble suffisamment conservé sur les deux échantillons pour que ces caractéristiques, si frappantes sur les nouvelles mandibules BR-1-L et l'échantillon Poirier (voir description plus loin), y soient observables. Cependant, d'autres fragments mandibulaires de la vieille collection Lemoine, édentés mais attribuables à *T. rutimeyeri* en raison de leur épaisseur, sont venus à notre secours, en particulier CRL 1280. Sur ce minable morceau sont en effet conservés la paroi postérieure de l'alvéole de la canine, l'alvéole, rond et petit, de P/1, un grand mais simple

1. Cette découverte de M. Martin élimine toute possibilité de doute sur la provenance des échantillons originaux de *T. rutimeyeri* à partir du « conglomérat » de Cernay.

2. Il faut signaler que, parmi les échantillons attribués antérieurement à *Tricuspidodon rutimeyeri*, CRL 803 est une M/3 de *Phenacodus* (certainement pas de Cernay) et CRL 1743 un fragment de P/4 d'un Périssodactyle (également de provenance inconnue).

alvéole pour P/2, on aperçoit le début d'une symphyse qui se prolongeait selon un angle faible, tout à fait comme chez BR-1-L et l'échantillon Poirier ; seule différence, sur BR-1-L la symphyse commence sous le bord postérieur de l'alvéole de P/3, ce qui démontre une certaine variabilité intragénérique de ce caractère, mais il n'en serait pas moins typique du genre *Tricuspiodon* et son absence sur le type est certainement due à l'état usé et roulé de celui-ci.

Mesures de *T. rutimeyeri* (toutes les mesures sont données en millimètres, et représentent les dimensions maximales) :

	Canine		? P1/		P3/		P4/	
	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la
Maxillaire Henry	8,0	5,2			7,9	7,7	8,1	10,6
CRL 805					8,6	7,7		
? CR-64-MD			6,1	4,4				

	M1/		M2/		M3/		M/1	
	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la
Maxillaire Henry	10,1	11,8	7,7	11,7	6,9	10,1		
? Coll. Martin			8,4	12,1				
Coll. Martin							11,2	9,4

*Tricuspiodon magistrae* RUSSELL, 1964

Liste d'échantillons attribués : BR 4426 (type) : M/1-M/3 droites ; collection Frayon : M/1-M/3 droites<sup>3</sup> ; collection Wouters, MBL-62W : M/1-M/2 gauches ; collection Francart, BR-15-F : maxillaire droit avec P4/-M3/ ; collection Poirier : mandibule gauche avec I/1-C, P/4 ; collection Lasseron : mandibule droite avec M/2.

Provenance : couches fluviatiles, carrière Mouras à Berru, sauf MBL-62W : lentille dans les sables de Rilly, carrière Mouras, Berru.

Discussion : La mandibule de Berru (couches fluviatiles) appartenant à la collection Lasseron, fut considérée (Russell, 1964, fig. 51) comme attribuable à *Tricuspiodon magistrae*. Mais une incertitude, même au niveau générique, persistait en raison de l'état,

3. Cette mandibule est actuellement supposée faire partie de la collection de Monsieur L. Munch.

très usé, de la seule dent (M/2) restante. C'est sa comparaison avec la M/2 de la mandibule BR-1-L (voir plus loin), également très usée (légèrement moins cependant que celle de la mandibule Lasseron), et avec la M/2, CR-63-MD, assez usée, toutes les deux cependant indiscutablement tricuspidontes, qui nous a convaincus de l'appartenance de la mandibule Lasseron au genre *Tricuspidon* ; sa taille et ses proportions la situent, à l'intérieur du genre, dans l'espèce *T. magistrae*.

La découverte de l'échantillon appelé ici la mandibule Poirier est très importante surtout pour notre connaissance de la partie antérieure de la mandibule chez *Tricuspidon*. Au niveau osseux, la mandibule Poirier est pratiquement complète ; seuls manquent quelques fragments de l'extrémité dorsale du processus coronoïde et un peu de la mince paroi entourant les bases des incisives. La symphyse est très inclinée et très longue, presque égale à la moitié de la longueur totale de la rangée dentaire. Deux incisives, I/1 et I/2, dont les longues racines sont parallèles au bord ventral de la symphyse, s'alignent l'une contre l'autre sur l'axe sagittal de la mandibule ; la couronne de I/1 est endommagée, mais on peut voir qu'elle était presque ronde en section ; I/2 est plus que deux fois plus grosse et sa couronne tend à être spatulée. I/3 est une petite dent (guère plus grosse que I/1, mais plus courte) dont l'angle d'implantation est intermédiaire entre celui de I/1-2 et celui de la canine. Celle-ci, de taille modeste, est assez ovale à la base ; la couronne est courte et encore réduite par une forte usure verticale sur son côté postérieur. P/1 est représentée par un alvéole incliné ventro-postérieurement. P/2 et P/3 étaient uniradiculées, l'alvéole de P/3 étant le plus grand. Seule la P/4 reste en place, suivie des alvéoles des trois molaires.

En comparant ces deux mandibules, on constate que la mandibule Lasseron est plus petite que la mandibule Poirier, bien que l'individu ait été très âgé lorsque la mort est intervenue ; elle est aussi plus mince, relativement, au niveau de M/2 et légèrement moins élevée ; le profil de l'angle postérieur est plus arrondi que sur la mandibule Poirier où il était anguleux ; enfin la distance est moindre entre le condyle et le point le plus dorsal de l'angle mandibulaire. La P/1, qui existait sur la mandibule Poirier, était absente ici. Il est bien évident que ces différences, y compris celles concernant P/1, peuvent être le résultat soit du dimorphisme sexuel, soit de la variabilité individuelle, ou bien sûr des deux agissant ensemble. Les caractères de base sont en effet très semblables sur les deux échantillons : ce sont la morphologie générale de la mandibule, y compris celle de la symphyse, la position du trou mandibulaire, la position des deux trous mentonniers (sous P/2 et sous la partie postérieure de P/4), l'aspect (rond et non pas étiré transversalement) des alvéoles (à noter : la P/2 de la mandibule Lasseron est plus grande que celle de la mandibule Poirier, mais cela vient peut-être en compensation de l'absence de P/1 ; dans les deux cas l'alvéole de P/3 indique une dent à deux racines fusionnées). La denture n'ajoute rien à cette comparaison puisqu'il n'y a pas une dent commune aux deux échantillons et, en plus, la P/4 de l'une est aussi rasée par l'usure que la M/2 de l'autre. Malgré donc les différences observées, nous estimons que les deux mandibules peuvent représenter une seule espèce.

La mandibule du spécimen-type, BR 4426, de *T. magistræ* est bien d'une épaisseur semblable à celle des collections Lasseron et Poirier, mais la hauteur de la branche horizontale de ces deux dernières est nettement supérieure. En outre, peu de caractères sont directement comparables, étant donné d'une part l'absence de dents sur les mandibules Lasseron et Poirier et d'autre part l'état incomplet de la mandibule BR 4426 (et de l'échantillon Frayon). La discussion peut donc principalement porter sur la signification de cette différence de hauteur ; mais cette « discussion » devient très rapidement une formulation d'hypothèses, car nous ne connaissons pas la variabilité, à l'intérieur d'une espèce de *Tricuspiodon*, de ce caractère. Ici l'écart est notable (1,55 mm chez BR 4426 et environ 1,9 mm chez les mandibules Lasseron et Poirier) ; pour en connaître la signification taxonomique il faut attendre d'autres fouilles et d'autres trouvailles. On pourrait, en attendant, suggérer que la solution se trouve dans la présence de stries sur la surface de l'os de BR 4426 : il se peut que l'individu à qui appartenait cette mandibule ait été immature à sa mort et que sa mandibule n'ait pas atteint la hauteur maxima de celle d'un adulte.

Dans ce nouveau matériel, l'un des plus importants échantillons est la mandibule MBL-62W (de la collection Wouters) provenant de la lentille fossilifère située à l'intérieur des sables de Rilly de la carrière Mouras, et donc plus ancienne que celles découvertes dans les couches fluviatiles, stratigraphiquement plus élevées. Cette mandibule est conservée depuis l'alvéole postérieur de P/4 jusqu'à l'extrémité postérieure du processus coronoïde, bien que les bords de celui-ci et le condyle aient légèrement souffert d'abrasion ; M/1 et M/2, non usées, sont en place. Ces dents diffèrent par quelques détails de celles de l'échantillon-type, BR 4426, bien que la surface occlusale de M/1 de ce dernier soit trop endommagée pour fournir beaucoup de renseignements ; mais on peut constater que sur les molaires de MBL-62W, il existe une crête oblique distincte et tranchante, et une autre crête relie l'entoconide et l'hypoconide, toutes crêtes absentes sur le type. Une variante intervient, cependant, entre la M/1 et la M/2 de MBL-62W : sur la première, la crête passe devant l'hypoconulide, sur la seconde, elle entre en contact avec ce tubercule (cette même variation de M/1 à M/2 se retrouve sur le spécimen Frayon).

Mais cet échantillon MBL-62W pose lui aussi quelques problèmes : en vue linguale, la distance entre le trou mandibulaire (donnant accès au canal alvéolaire) et le bord antérieur du processus coronoïde est considérablement moindre (environ la moitié) qu'il ne l'est sur les mandibules Lasseron et Poirier, moindre aussi que chez BR-1-L, bien que ce dernier échantillon soit endommagé et que des mesures précises ne soient pas possibles. La longueur antéro-postérieure totale du processus coronoïde est également moindre sur MBL-62W que sur les trois échantillons cités.

Puisque nous avons estimé que la mandibule Lasseron et la mandibule Poirier faisaient partie de l'espèce *T. magistræ*, ces déviations ostéologiques de la part de MBL-62W demandent une discussion. Tout d'abord, MBL-62W provient (approximativement) du niveau du gisement Lemoine et est donc plus vieux que le spécimen-type de *T. ma-*

*gistrae*, ainsi que de l'échantillon Frayon, de la mandibule Lasseron et de la mandibule Poirier. Par ailleurs, la denture de MBL-62W s'insère facilement dans le concept de cette espèce ; il est vrai que les éléments de comparaison avec la mandibule Lasseron et la mandibule Poirier sont peu nombreux. Enfin nous ne disposons, dans ce niveau, d'aucun échantillon muni du processus coronoïde ; la recherche dans ce sens est donc bloquée. Nous avons pensé attribuer ici aussi les proportions de cette mandibule à un état immature, puisque les dents sont très peu usées, mais les stries caractéristiques d'un os en croissance sont peu nettes sur la mandibule ; l'hypothèse n'est pourtant pas à éliminer d'emblée. Une autre différence, légère, n'a probablement pas une grande signification : tandis que le trou mentonnier postérieur se situe au-dessous de la racine postérieure de P/4 sur BR 4426, sur la mandibule Lasseron et la mandibule Poirier ; il est apparemment en dessous de sa racine antérieure sur MBL-62W.

Si nous maintenons MBL-62W à l'intérieur de *T. magistrae* (bien qu'avec des réserves), la bonne conservation des dents nous permet d'ajouter que, dans cette espèce, les tubercules du trigonide de M/1 sont disposés en triangle, le métaconide étant situé légèrement derrière le niveau du protoconide, et le paraconide bien séparé du métaconide et placé antéro-labiale par rapport à lui. Sur M/2, le métaconide est situé moins loin en arrière et le paraconide, plus petit, est plus rapproché du métaconide.

L'échantillon Frayon, déjà décrit en 1964, constitue un autre cas difficile, en raison de la faible hauteur des molaires. En effet, la hauteur de la couronne des molaires nous paraît constituer un trait fondamental. Pour la mesurer, aussi indépendamment que possible de l'état d'usure des tubercules, nous avons choisi la distance entre le point le plus ventral de l'émail inter-radiculaire du côté labial de M/2, et le sommet de la crête oblique, telle qu'elle est visible entre le protoconide et l'hypoconide. Cette mesure indique clairement la spécialisation survenue chez *T. rutimeyeri*, où l'on obtient une valeur de 5,7 - 5,8 mm alors qu'elle n'est que de 4,4 mm sur le type de *T. magistrae*, BR 4426. Cette dimension mesurée sur la mandibule Lasseron (4,0 mm environ) et MBL-62W (4,2 mm) tend à confirmer l'attribution de ces spécimens à *T. magistrae*. Mais alors, que faire de l'échantillon Frayon, où la hauteur de M/2 n'est plus que de 3,4 mm ? Jusqu'ici les quelques particularités morphologiques de cet échantillon ont été considérées comme la résultat de la variabilité individuelle, mais il faudrait peut-être voir si, joints à la faible hauteur des couronnes, elles n'ont pas une signification systématique. Pour l'instant nous maintenons l'échantillon Frayon à l'intérieur de l'espèce *magistrae*, mais avec réserve.

M. Francart nous a prêté une belle pièce de sa collection, provenant des couches fluviatiles de la carrière Mouras à Berru, qui a fourni un témoignage précieux sur la morphologie de la denture supérieure d'un animal supposé représenter *T. magistrae*. Ce maxillaire, BR-15-Francart, conserve la paroi postérieure de l'alvéole de la P2/, les racines et la base de la couronne de P3/, la P4/ et les trois molaires. Malheureusement, ces dents présentent une forte usure.

De la P3/, tout ce que l'on peut dire est que les racines sont très écartées, et que la dent, un peu pointue antérieurement et élargie (transversalement) à l'arrière, présente un contour triangulaire.

La P4/, également à racines largement écartées, est très usée lingualement et sur le côté postérieur du tubercule principal, qui est situé centro-labiale sur la dent. Celle-ci présente le même contour approximativement triangulaire mais à sommet lingual ; une troisième racine soutient la partie linguale de la couronne.

La M1/ a subi une telle usure que seul le métacône reste individualisé ; pratiquement, aucun trait morphologique n'est discernable sur la partie antéro-linguale de la dent. On peut voir, pourtant, que le parastyle est extrêmement petit, qu'il n'y a pas de bourrelet labial, à l'exception d'un minuscule renflement situé antéro-labiale par rapport au métacône, et qu'un métastyle, relié au métaconule, est présent et de même taille que le parastyle ; le contour de cette dent forme un U ouvert.

La M2/ est plus large transversalement et moins longue antéro-postérieurement que la M1/. Moins usée que celle-ci, on y observe la présence d'un bourrelet antérieur assez important et d'un bourrelet semblable du côté postérieur (moitié linguale) ; ce dernier se termine lingualement en un épaississement allongé représentant le vestige de l'hypocône ; d'après ce témoignage, le développement hypoconal dans cette espèce était donc pratiquement nul. Le bourrelet labial est essentiellement absent à la base du paracône et il est faible à la base du métacône ; ce bourrelet passe postérieurement (moitié labiale), sans rencontrer la moindre indication d'un métastyle, pour rejoindre le métaconule. Une crête très légère sur la surface antérieure du paracône s'épaissit au niveau du bourrelet (qui s'individualise sur ce côté) pour former une bosse indiquant l'emplacement du parastyle ; le bourrelet est continu avec le paraconule. Ni le paraconule ni le métaconule ne sont reliés à la base linguale du paracône ou du métacône. Le métacône est légèrement plus petit que le paracône et les deux tubercules sont séparés par une entaille en V étroite.

La M3/, beaucoup plus petite que la M2/, supporte de courts bourrelets antérieur et postérieur tout juste indiqués. Il n'y a ni styles, ni bourrelet labial ; le métacône, très réduit, se relie (apparemment sans passer par un métaconule) au protocône. La région du protoconule est érodée.

Les deux nouveaux maxillaires de *Tricuspidon* (BR-15-F et Henry) sont liés par un certain nombre de caractères qui parlent en faveur de leur affinité. La morphologie générale des prémolaires et molaires est la même : P3/, simple, présente un bourrelet à l'angle postéro-lingual de la couronne ; P4/ possède deux tubercules principaux et est approximativement triangulaire en contour basal ; M1/ est la plus grande des molaires ; M2/ est plus allongée transversalement que M1/ ; les molaires montrent l'absence ou la réduction extrême des styles, un hypocône petit ou guère développé, des méta- et paraconules non reliés à la base des métacône et paracône.

Mais il existe aussi bien des différences : BR-15-F est plus petit et ses dents sont moins renflées ; la hauteur des couronnes est nettement moindre ; les racines des pré-

molaires sont plus écartées et la P4/ relativement plus petite ; le développement de l'hypocône est également plus faible ; les paracône et métacône sont moins séparés, et le métacône est plus réduit, de M1/ à M3/, que sur le maxillaire Henry ; ceci est probablement vrai aussi pour le métaconule, mais il n'est conservé que sur la M3/. Enfin, la M3/ de BR-15-F est beaucoup plus petite que sa M2/ ; elle restait relativement grande sur le maxillaire Henry. Ces différences sont certainement de valeur spécifique, sinon générique.

Quant à BR-15-F, bien qu'il soit possible qu'il appartienne à l'espèce *T. magistræ*, ce n'est évidemment pas certain, d'autant que cette espèce, telle que représentée par les mandibules et dentures inférieures, constitue un assemblage assez hétéroclite. Néanmoins, l'espace réduit qui sépare, sur cet échantillon, le paracône et le métacône de la M2/, la petitesse de la M3/, ainsi que l'aspect des prémolaires, moins massif que ce qu'on trouve chez *T. rutimeyeri* et dans l'espèce étroitement apparentée *T. sobrinus* (voir rubrique suivante) suggèrent que les affinités de cet échantillon vont plutôt avec *T. magistræ*.

Mesures de *T. magistræ* (en millimètres) :

	P4/		M1/		M2/		M3/	
	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la
BR-15-F	6,9	7,5	9,7	11,4	8,3	11,3	5,3	7,4
	M/1				M/2			
MBL-62W			10,3	7,5	9,8	7,7		

*Tricuspidon sobrinus* n. sp.

*Spécimen-type* : BR-2-L, fragment de mandibule gauche avec M/2 et M/3.

*Matériel attribué* : BR-1-L, mandibules droite et gauche soudées à la symphyse, avec la M/2 droite et la moitié postérieure de la M/2 gauche ; BR 10120, M/3 gauche ; CR 184, M/3 gauche ; BRL-19-G, M/3 gauche ; maxillaire gauche avec M1-/M3/ (moulage d'une pièce de la collection Levé) ; BR-3-L, M2/ droite.

*Age et provenance* : Paléocène supérieur, Thanétien ; tous des couches fluviatiles de la carrière Mouras à Berru, sauf BRL-19-G, de la lentille à Berru, et CR 184 de Cernay.

*Diagnose* : Taille voisine de *T. magistræ* ; plus petite que *T. rutimeyeri*, mais à mandibule épaissie transversalement comme dans cette espèce ; couronne de M/2 intermédiaire en hauteur entre celle de *T. rutimeyeri* et *T. magistræ* ; talonide de M/2 arrondi et étroit. Trigonide de M/3 différent de celui de M/2.

*Etymologie* : *sobrinus*, L., cousin, insiste sur le rapprochement avec les espèces antérieurement décrites.

*Discussion* : La disposition des tubercules et les crêtes de la M/2 de BR-2-L, ainsi que leur degré de développement, sont très semblables à ce qui existe chez BR 4426, sur les échantillons Frayon et MBL-62W, tous *T. magistrae*. Le trigonide de M/2 est peut-être plus étalé antéro-postérieurement qu'il ne l'est sur les échantillons cités ci-dessus, et l'entoconide de la même dent est abîmé, ce qui donne, faussement, l'impression que le talonide est assez différent. Cette dent se distingue pourtant par la hauteur de sa couronne, légèrement moindre que chez *T. rutimeyeri* mais plus forte que sur tous les échantillons attribués à *T. magistrae*.

La M/3 de BR-2-L est conforme aussi à la morphologie de cette dent chez *T. magistrae*, sauf par la constitution de son trigonide. En effet, tandis que chez *T. magistrae* la partie antérieure du trigonide de M/3 est morphologiquement semblable à ce qu'elle est sur M/2, c'est-à-dire que le trigonide est limité antérieurement par une crête en U très ouvert (en vue occlusale comme en vue antérieure) reliant le paraconide et le protoconide, sur la M/3 de BR-2-L les crêtes émanées de ces tubercules sont verticales et descendent jusqu'au bourrelet basal qui leur est perpendiculaire ; il se crée ainsi entre les deux tubercules un sillon vertical élevé et peu profond. En outre, le paraconide est ici à peine esquissé, alors que chez *T. magistrae* ce tubercule est net, haut situé au quart lingual de la dent. Le changement morphologique du trigonide quand on passe de M/2 à M/3 chez BR-2-L est donc frappant. Autre différence, sans doute mineure, avec *T. magistrae* : le talonide de M/3 est plus étroit et plus pointu chez BR-2-L. Enfin en ce qui concerne l'os mandibulaire, et malgré son état incomplet, il est bien plus épais que chez *T. magistrae*.

La mandibule BR-1-L est conservée, à gauche, depuis l'alvéole de la canine jusqu'au bord postérieur du processus coronoïde ; le côté droit est moins complet mais il retient la M/2 en place, dent entière sauf pour une usure assez avancée. Cette dent, à peu près de même taille que celle de BR-2-L, semble avoir eu une morphologie assez voisine. Enfin, par l'épaisseur de sa mâchoire, BR-1-L s'accorde aussi avec BR-2-L. On peut en conséquence envisager entre ces deux échantillons de la carrière Mouras une proche affinité.

En ce qui concerne leur position systématique, et tandis que nous avons montré les différences avec *T. magistrae*, cette épaisseur mandibulaire évoque les échantillons de *T. rutimeyeri*. Mais la M/2, CRL 799, seule dent comparable, est plus grande, et, ce qui semble plus important, sa couronne est relativement un peu plus élevée (ceci est surtout net, dans ce cas particulier, du côté lingual) et la face postérieure de la dent est, à sa base, oblique postéro-labialement, tandis que le talonide de M/2 de BR-2-L est plus arrondi et en même temps plus étroit. D'après les alvéoles, la M/3 de CRL 799 serait plus allongée que celles de BR-2-L et BR-1-L ; en fait, dans ce dernier cas, l'alvéole de M/3 indique que les racines de cette dent étaient quasi-fusionnées. Également d'après les alvéoles de CRL 799, la P/3 était biradiculée, alors qu'elle n'a qu'une seule racine chez BR-1-L. Chez ce dernier il est intéressant de noter que la P/1 man-



quait : mais les restes des alvéoles droit et gauche, comblés après la perte précoce de cette dent, sont toujours visibles. La P/1 a au contraire persisté chez CRL 798, moins âgé il est vrai.

D'après les données qui précèdent, BR-2-L et BR-1-L ne sont vraisemblablement pas attribuables à *T. rutimeyeri*, dont CRL 798 est le spécimen-type (au moins tant que l'on ne connaît pas la M/3 de cette espèce). Il est également peu probable que ces échantillons soient des descendants directs du taxon représenté par CRL 798 et CRL 799 ; si quelques-unes de leurs différences en effet correspondent bien à ce que l'on attend d'une forme apparentée mais plus récente : absence de P/1, uniradiculée de P/3, d'autres différences témoignent (pour BR-2-L) d'un état plus primitif que celui représenté par *T. rutimeyeri* : couronne relativement plus basse par exemple ; il paraît donc difficile d'envisager une dérivation des uns à partir de l'autre. BR-2-L et BR-1-L, partageant l'épaisseur exagérée de la mandibule avec *T. rutimeyeri* (le caractère commun de l'étiement des molaires est corrélatif de la grande épaisseur de la mandibule), pourraient alors représenter un descendant d'une souche commune. Au vu de ces observations, faites il est vrai sur un matériel réduit, nous concluons que BR-2-L et BR-1-L représentent une nouvelle espèce, proche de *T. rutimeyeri*, c'est-à-dire reliée à celle-ci par un ancêtre commun, mais n'en descendant pas directement.

BR 810, une M/2 fortement usée, pourrait appartenir elle aussi à *T. sobrinus* à moins qu'elle ne soit une forme relique de *T. rutimeyeri*, au moins si l'on prend en considération sa taille exceptionnellement grande.

Parmi les nouveaux échantillons du gisement Lemoine ou de ses équivalents, deux M/3, BRL-19-G et CR 184, restent d'attribution incertaine : elles n'appartiennent probablement pas à *T. rutimeyeri* : tout d'abord elles sont trop petites ; en outre la hauteur de la couronne en est trop faible. Par ailleurs, le métaconide et le protoconide sont de taille subégale, coniques et peu renflés ; il n'y a pas de paraconide, mais le bourrelet antérieur est bas situé sur la couronne, tous caractères qui les éloignent de *T. magistrae*. Le talonide est peu excavé, et muni d'un hypoconide fort, d'un hypoconide plus petit et d'un entoconide encore plus petit, tous les trois étant situés très près l'un de l'autre à l'extrémité de la dent.

Cette absence de paraconide et la présence d'un bourrelet bas situé, ainsi que la morphologie de la face antérieure du trigonide, rapprochent ces M/3 de BR-2-L ; c'est donc ce caractère particulier du trigonide qui nous suggère l'attribution de ces deux dents à la même espèce de *T. sobrinus*, tant qu'on ignore au moins si cette morphologie bien particulière est limitée à une seule espèce, ou si elle rentre dans le cadre de la variabilité du genre *Tricuspidon*, indépendamment de l'espèce ; ces dents seraient peut-être alors de petits individus de *T. rutimeyeri* ?

Le moulage d'un maxillaire, avec M1/-M3/, ayant appartenu à la collection du Dr Levé, me semble également pouvoir être rapporté à cette nouvelle espèce. Les trois seuls échantillons suffisamment complets auxquels nous puissions le comparer sont les deux maxillaires de *T. rutimeyeri* et le maxillaire BR-15-F (*T. magistrae*). On constate

que, sur les molaires, l'espace entre le paracône et le métacône est plus grand que chez BR-15-F, et la M/3 est beaucoup plus grande relativement, rappelant plutôt celle du maxillaire Henry, tout en restant en dessous ; la M1/ est plus carrée que dans les deux espèces antérieures. Malheureusement, cet échantillon Levé est dépourvu de prémolaires, dont la hauteur constitue certainement un bon caractère systématique (rappelons qu'elle est particulièrement élevée chez *T. rutimeyeri*). Enfin, l'hypocône est presque nul sur la M2/ du maxillaire Levé, mais ceci semble le cas général sur tous les échantillons de cette dent provenant des couches fluviatiles de Berru. Si donc il ne peut s'agir de *T. magistrae*, si *T. rutimeyeri* est cantonné au niveau de Cernay, et si la forme la plus proche de cette espèce dans le niveau de Berru est *T. sobrinus*, c'est à cette espèce que nous semblons devoir attribuer le maxillaire Levé.

Il convient d'insister pourtant sur le fait que les échantillons du niveau de Cernay s'intègrent mal dans le concept de l'espèce *T. sobrinus* tel que défini par les échantillons plus récents ; la même remarque est valable pour les échantillons de *T. magistrae* en provenance de la lentille. Comme on le voit, le Mont de Berru n'a pas encore livré tous ses secrets.

Mesures de *T. sobrinus* (en millimètres) :

	M/2		M/3		M1/		M2/		M3/	
	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la
BR-2-L	9,6	8,1	6,4	6,4						
BR-1-L	10,1	8,0								
BRL-19-G			8,0	6,6						
CR 184			8,2	6,7						
Maxillaire Levé					10,2	11,9	8,8	13,0	5,5	9,0

#### *Tricuspidon* sp.

*Matériel attribué* : CR 890, M/2 droite ; CR 809, fragment de mandibule gauche portant M/3 ; CR-65-MD, M/3 droite.

*Age et provenance* : Paléocène supérieur, Thanétien ; gisement Lemoine, Cernay-lès-Reims.

*Discussion* : Ces dents attribuables à *Tricuspidon* et appartenant à une petite espèce étaient déjà connues (sauf CR-65-MD) lors de notre révision de la faune cernaysienne de 1964 ; elles furent alors considérées comme représentant l'espèce *T. magistrae*, dont le type et les meilleurs échantillons avaient été, rappelons-le, trouvés à Berru. La présence de caractères contradictoires sur la M/2 CR 890 (situation du paraconide de *T. ruti-*

*meyeri* mais couronne basse (proche de l'échantillon Frayon attribué à *T. magistrae*, taille de *T. magistrae*) avait pourtant inquiété l'auteur (voir essai d'explication 1964, p. 232-233). Lorsque, pour le présent travail, nous avons recherché si le matériel provenant du gisement Lemoine se différenciail de celui de la carrière Mouras de Berru et dans quelle mesure, nous avons été frappé, en comparant les M/3 de cette dernière localité avec CR 809, par la place du paraconide sur cette M/3 ; or, cette place évoque la M/2 CR 890, dent qui s'intégrait si mal dans les espèces déjà connues. Le fait, donc, que deux dents relativement petites et présentant des particularités communes provenaient du même gisement, nous ait alors suggéré l'existence en ce lieu d'une nouvelle espèce (caractérisée par un paraconide petit et situé très lingualemment, juste en avant du métaconide) ; d'autant plus que le fragment de mandibule CR 809 est légèrement plus épais (transversalement) et plus haut que BR 4426 et MBL-62W de *T. magistrae*, tout en gardant des dimensions bien inférieures à la mandibule de *T. rutimeyeri*.

Quant à la M/3 CR-65-MD, elle est considérablement plus grande (Lo. 7,8 mm ; la. 6,7 mm), avec des tubercules plus élevés et un paraconide bien plus important que la M/3 de CR 809. Mais la place du paraconide, ici encore très lingual et antérieur par rapport au métaconide, nous fait accepter l'association de ces deux molaires.

Etant donné la grande hétérogénéité des échantillons de *Tricuspiodon*, on comprendra aisément l'hésitation de l'auteur à isoler ces quelques dents en une espèce à part. Car, si *T. rutimeyeri* est certainement à éloigner dans ce cas, il n'est pas inconcevable que ces échantillons soient des variantes (du niveau Lemoine) de *T. magistrae* ou de *T. sobrinus*. Là encore, seul un matériel supplémentaire apportera l'infirmité ou la confirmation de la valeur spécifique de *Tricuspiodon* sp.

#### Autres spécimens d'attribution incertaine

Il existe, en provenance du gisement Lemoine, quelques éléments de la denture supérieure difficiles à classer à l'intérieur du genre *Tricuspiodon* : s'ils n'appartiennent probablement pas, en raison de leur petite taille, à *T. rutimeyeri*, il est impossible de choisir entre les autres espèces. Par exemple, une P4/, CR-369-Ph, plus petite que la P4/ du maxillaire Henry, a une couronne bien plus basse que celle-ci ; elle pourrait appartenir à *T. sobrinus*, à *T. magistrae*, qu'elle dépasse cependant en taille, ou à *T. sp.* Il en est de même de la M1/, CR-6-Ph (brisée à l'angle postéro-labial).

Tandis que la prémolaire supérieure isolée CRL 805 semble bien, grâce aux renseignements fournis par le maxillaire Henry, appartenir à *Tricuspiodon rutimeyeri* en tant que P3/ (voir p. 134), la prémolaire supérieure CR 4341 ne s'intègre pas facilement parmi les espèces reconnues de ce genre. Il ne semble pas possible qu'il s'agisse d'une P2/ de *T. rutimeyeri* ; son identification comme P3/ est plus probable, mais elle diffère considérablement de CRL 805 et de la P3/ du maxillaire Henry ; par ailleurs elle est trop grande, trop élevée pour être attribuable à *T. magistrae* (d'après le maxillaire BR-15-F) ; sa morphologie l'écarte aussi de cette espèce (le contour de base est différent, le

tubercule principal est beaucoup plus renflé). Elle est également trop grande pour aller avec la M2/, CR-347-Bn, de la collection Braillon (cf. *Tricuspiodon* ; voir plus loin). Enfin, l'attribution à *T. sobrinus* n'est pas impossible, a priori, mais elle ne peut que rester très hypothétique pour le moment.

Deux prémolaires supérieures posent un problème d'identification non seulement au niveau spécifique (si même on accepte leur appartenance au genre *Tricuspiodon*), mais aussi au niveau de leur emplacement dans la série dentaire. La plus grande, CR-66-MD, biradiculée, est probablement une P3/, mais elle est peut-être un peu plus petite que celle du maxillaire de *T. magistrae*, BR-15-F, (dont on n'a que les racines) ; elle est de loin plus petite que la P3/ de *T. rutimeyeri* ; sa couronne est relativement moins élevée, le tubercule principal plus étiré antéro-postérieurement et le tubercule lingual relativement plus développé (c'est la racine postérieure de la dent qui soutient également le tubercule lingual). L'autre prémolaire, récemment trouvée par M. Faillie, CR 13860, biradiculée aussi, mais encore plus petite, est moins développée antéro-postérieurement et le tubercule lingual n'est guère que suggéré ; on est tenté d'y voir une P2/, mais il s'agirait d'une espèce restée primitive au niveau des racines, puisque, déjà chez *T. rutimeyeri*, la P2/ est uniradiculée. L'identification de ces dents est donc tout à fait incertaine.

Dans les éléments incertains de la denture inférieure, se trouvent deux P/4, CR 811 et l'autre provenant de la collection Belli, qui se distinguent de l'ensemble formé par le type de *T. rutimeyeri* et CRL 804, 802 et 801, par leur forme plus ramassée, leur couronne moins élevée et la position basse du petit paraconide. Ces différences sont particulièrement nettes lorsque les dents sont comparées en vue antérieure, mais il n'est pas actuellement possible de décider si ces deux dents sont à rapprocher de *T. magistrae*, *T. sobrinus* ou *T. sp.*

L'hypothèse exprimée par l'auteur en 1964 (p. 229), après Teilhard de Chardin (1922, p. 36), selon laquelle la P/3 serait très semblable à la P/4 dans les espèces de *Tricuspiodon* paraît aujourd'hui difficilement soutenable. A l'origine de cette hypothèse se trouvait la difficulté à identifier un petit échantillonnage de prémolaires (ici considérées comme P/4), et notre ignorance de la complexité taxonomique existant à l'intérieur du genre *Tricuspiodon*. D'après les mandibules supplémentaires dont nous disposons maintenant, et les alvéoles qu'elles montrent, P/3 était certainement toujours plus petite que P/4 et d'une morphologie caractéristique. Malheureusement, la mandibule avec les deux prémolaires en place reste encore à trouver, ou même la mandibule avec une P/3 en place.

CR 989 est une molaire inférieure (probablement une M/1) dont la couronne est usée presque jusqu'à la base. En conséquence, il nous est impossible d'attribuer cette dent avec certitude à quelque espèce que ce soit. Le contour de l'émail restant indique que l'hypoconulide est situé près de l'entoconide, disposition suggérée aussi sur la M/2 de la mandibule Lasseron (*T. magistrae*) ; sur les M/1 des espèces de *Tricuspiodon*, l'hypoconulide est médian. Si CR 989 est référable au même taxon que l'échantillon

Lasseron, alors la M/1 de cette espèce pourrait être nettement plus longue que la M/2 ; il faut insister, cependant, sur l'incertitude des affinités de cette dent.

Une M/2, CR-63-MD, assez usée, s'accorde assez bien morphologiquement avec la M/2 de la mandibule MBL-62W (*T. magistrae*, de la lentille de Berru, donc du même âge), mais sa taille est également très proche de celle de BR-1-L (*T. sobrinus*) ; cette dernière, comme la M/2 de BR-2-L de la même espèce, provient des couches fluviatiles de Berru, mais on se souvient que deux M/3 (l'une du gisement Lemoine, l'autre de la lentille) ont été, faute de mieux, attribuées elles aussi à cette espèce, ce qui étend la répartition de *T. sobrinus* au niveau du gisement Lemoine, d'où provient donc CR-63-MD. Il s'ensuit que cette M/2 pourrait être rapportée soit à *T. magistrae* (via MBL-62W), soit à *T. sobrinus* (via les M/3 CR 184 et BRL-19-G).

Mesures :

	? P2/		P3/		P4/		M1/		P4		M/1		M/2	
	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la
CR 13860	5,8	5,0												
CR-66-MD			6,4	6,4										
CR 4341			7,2	7,2										
CR-369-Ph					7,9	9,4								
CR-6-Ph							8,8	10,8						
CR 811									8,7	6,7				
CR 989											9,6	7,2		
CR-63-MD													10,3	7,9

cf. *Tricuspidon*

La taille de la M2/<sup>4</sup> CR-347-Bn (Lo = 6,2 mm), la = 8,3 mm) témoigne d'un animal plus petit que *Tricuspidon magistrae*, bien que son contour soit semblable à celui de la M2/, BR-15-F, si ce n'est qu'il est moins étalé transversalement. Par ailleurs,

4. Bien que le paracône ait une extension labiale bien supérieure au métacône, comme cela est typique d'une M2/, il n'est pas impossible que cette dent soit une M1/. En effet, on connaît des Condylarthres où la M1/ présente un tel contour labial. En outre, cette dent est habituellement moins allongée transversalement que la M2/ ; or, CR-347-Bn est précisément peu allongée, ce qui peut laisser planer un doute quant à sa position dans la série dentaire.

les rapports de taille entre le métacône et le paracône sont identiques à ceux constatés chez *T. magistrae*, ainsi que la forme de l'entaille qui les sépare. Le protocône est usé mais il est probable que la couronne était élevée lingualement. Le métastyle manque totalement et le parastyle est très faiblement indiqué. Il n'y a pas de bourrelet labial ni postérieur ; le bourrelet antérieur est extrêmement court, réduit à une très petite saillie de l'émail au voisinage du protocône. Malgré l'usure qui a affecté la partie antérieure de la surface occlusale, on devine la présence d'un paraconule. Du côté postérieur du protocône se trouve un tubercule dont la nature n'est pas claire : il peut s'agir soit d'un métaconule, soit d'un hypocône. Une crête formant le bord postérieur de la dent relie ce tubercule au côté postérieur du métacône, mais elle ne contourne pas ce dernier comme c'est le cas dans les espèces de *Tricuspiodon*. Ainsi, la morphologie de la partie postérieure de la surface occlusale diffère considérablement de ce qu'on observe dans ce genre, tout en s'éloignant moins de façon générale, de celle de *T. magistrae* que de celle de *T. rutimeyeri*. Si cette dent représente une espèce apparentée à celles de *Tricuspiodon*, il est probable que le tubercule situé en arrière du protocône soit un métaconule et que l'hypocône y soit encore plus réduit que sur la M2/ de *T. magistrae*.

On pourrait suggérer peut-être, comme hypothèse de travail, que cette dent CR-347-Bn représente un élément de la denture supérieure de *T. sp.* Sa taille, cependant, est inférieure à ce qu'on attendrait d'une M2/ attribuable à cette espèce : en effet, d'une part il n'y a pratiquement pas de différence en taille entre les M/2 et les M/3 de *T. magistrae* et celles de *T. sp.* ; on peut donc supposer qu'il en était de même au niveau de la denture supérieure : or, la M2/ CR-347-Bn est de dimensions nettement inférieures à celle du maxillaire BR-15-F, considéré comme appartenant à *T. magistrae*. Mais cela n'est peut-être que le reflet de la variation individuelle ?

Dans l'état actuel des choses et en l'absence d'autre échantillon attribuable au même taxon que CR-347-Bn, nous nous limitons pour celui-ci à l'appellation cf. *Tricuspiodon*.

En entreprenant la révision du genre *Tricuspiodon*, nous pouvions espérer que le nouveau matériel nous livrerait une bonne connaissance de la denture des deux espèces existantes, *T. rutimeyeri* et *T. magistrae* ; en fait, plutôt que d'obtenir des éclaircissements, nous nous trouvons confrontés à une situation considérablement plus complexe.

#### Genre *PARATRICUSPIODON* RUSSELL, 1964

##### *Paratricuspiodon krumbiegeli* RUSSELL, 1964

Au cours de notre révision des échantillons de *Tricuspiodon*, nous avons été amené à réexaminer le matériel attribué en 1964 à *Paratricuspiodon* et provenant du gisement de Walbeck (Allemagne), plus ancien que celui de Cernay. Rappelons que, à la différence de la faune cernaysienne, celle de Walbeck est limitée à ce que l'on a pu extraire d'un remplissage de fissure épuisé depuis longtemps.

L'échantillon type de *P. krumbiegeli* comportant, sur un fragment de mandibule, une P/4 et les alvéoles de la canine à ceux de M/2, montre une ressemblance certaine avec *Tricuspiodon rutimeyeri* et *sobrinus*, tant par la morphologie de P/4 que par l'épaisseur de la mandibule : la position basse du petit paraconide et la présence, sur la surface antérieure du protoconide, font en effet penser à la condition observée sur les jusqu'au niveau du paraconide, font également penser à la condition observée sur les M/3 CR 184 et BR-2-L (*T. sobrinus*).

Les dents Wa/193 et Wa/410 ont été considérées comme des M/1 de *Paratricspiodon* (Russell, 1964, p. 235) ; or, il s'agit très probablement de deux formes taxonomiquement distinctes ; c'est Wa/410 qui ressemble le plus à *Tricuspiodon* (en particulier à *T. rutimeyeri* par son contour basal) et est plus probablement de ce fait attribuable au même taxon que la P/4 type de *Paratricspiodon krumbiegeli*. La Wa/913, par contre, est non seulement plus petite, mais elle possède des traits bien distinctifs : le paraconide y est extrêmement réduit, et situé lingualement sur un bourrelet antérieur ; on trouve, sur la face antérieure, les crêtes verticales émanées du sommet du protoconide et du métaconide et rejoignant le bourrelet ; sur la face postérieure, les crêtes habituelles, également émanées de ces sommets, forment l'entaille entre les deux tubercules ; mais il existe ici une crête supplémentaire traversant la cuvette du trigonide entre le protoconide et le métaconide sans atteindre le sommet de ces deux tubercules. Le bassin du trigonide est donc limité antérieurement et postérieurement par des crêtes, et divisé en deux parties par une autre crête transversale. Qui plus est, la crête oblique du talonide est reliée au sommet du métaconide par une autre crête légère. Le bassin du talonide est profond et de contour presque circulaire. L'entoconide est de hauteur subégale à celle de l'hypoconide et porte un petit tubercule sur sa crête antérieure ; l'hypoconulide est moins élevé que l'entoconide mais plus volumineux ; il est situé plus près de celui-ci que de l'hypoconide. Par tous ces caractères, Wa/193 est unique.

Parmi les molaires inférieures attribuées à *Paratricspiodon* et figurées dans Russell 1964, celle (Pl. XIII fig. 1 d) considérée comme M/2, Wa/203, semble partager davantage les traits de la M/1 Wa/193 que ceux de Wa/410. Cette M/2 possède un trigonide bien excavé et limité antérieurement et postérieurement par des crêtes nettes, avec une ébauche de paraconide située bas et antéro-labiale par rapport à la base du métaconide. Du sommet du métaconide et du protoconide descendent ici aussi des crêtes légères, mais elles n'atteignent pas le fond de la cuvette du trigonide, comme c'était le cas pour la M/1 Wa/193. Autre différence avec Wa/193, la crête oblique du talonide ne s'étend pas vers le sommet du métaconide, mais, néanmoins, elle monte sur la surface postérieure du trigonide jusqu'à la base de l'entaille séparant le métaconide et le protoconide. Au contraire, la crête oblique s'arrêtait à la base de la face postérieure du trigonide sur Wa/410, M/1 considérée comme affine au spécimen-type de *Paratricspiodon*. Le talonide de la M/2 Wa/203 ressemble lui aussi à celui de Wa/193, avec un petit tubercule sur la crête antérieure de l'entoconide et un hypoconulide situé plus près de celui-ci que de la ligne médiane, contrairement à ce qu'on observe sur la M/1 Wa/410.

Reste le problème de M/3 : deux variétés ont été décrites pour *Paratricspiodon*, dont une, Wa/195, dépourvue d'entoconide et d'hypoconulide, rappelle la condition rencontrée chez *Tricuspiodon magistrae* ; nous prenons celle-ci pour accompagner la P/4 type et la M/1 Wa/410. L'autre variété, représentée par Wa/144, est caractérisée par la présence d'un entoconide et d'un hypoconulide grand et saillant. Encore une fois, comme chez Wa/193 et Wa/203, la crête oblique monte sur la surface postérieure du trigonide qui, lui, possède un bassin bien excavé et délimité antérieurement et postérieurement par des crêtes. Sur cet échantillon W/144, le paraconide est mieux individualisé que sur la M/1 et la M/2, mais il reste bas situé et incorporé dans la crête antérieure du trigonide. Il n'y a pas trace des crêtes partant du sommet du métaconide et du protoconide pour s'unir au fond du bassin, et divisant celui-ci en deux parties, comme c'était si frappant sur la M/1 Wa/193. Néanmoins, nous pensons que cette M/3 Wa/144 pourrait s'intégrer dans une nouvelle espèce et un nouveau genre de condylarthre, avec la M/1 Wa/193 et la M/2 Wa/203.

Ayant ainsi établi, au moins provisoirement, une série molaire distincte de la série-type, on peut aborder la question de savoir s'il y a également deux sortes de P/4 dans le lot attribué en 1964 à *Paratricspiodon*. En effet, si l'on compare la P/4 Wa/192 avec celle de l'échantillon-type, on observe des différences de proportions comme de morphologie. La P/4 Wa/192 est plus allongée, ou plus exactement moins large que le type; les métaconide et protoconide y sont plus effilés et plus profondément séparés l'un de l'autre ; ce bassin est limité postérieurement et antérieurement par des crêtes (sur la P/4 du type, l'entaille entre ces deux tubercules est peu prononcée et ils sont reliés par une crête directe), ces dernières se reliant ventralement au paraconide pour former un U ; le bord postérieur du talonide est muni d'un hypoconide et d'un entoconide (le bord du talonide de la P/4 type est hérissé de 5 ou 6 petits tubercules). Une troisième P/4 (non numérotée) se rapproche plutôt de la P/4 type que de Wa/192 et est par conséquent considérée comme attribuable à *Paratricspiodon krumbiegeli*. Quant aux prémolaires antérieures à la P/4, il serait vraiment hardi de les distribuer dans l'un ou l'autre taxon.

En résumé, nous pensons pouvoir distinguer, dans le matériel rapporté précédemment à *Paratricspiodon krumbiegeli*, la P/4 et les molaires d'une espèce jusqu'ici non reconnue. Pour les molaires, les traits suivants semblent les lier dans un ensemble homogène : paraconide faible et bas situé, bassin du trigonide bien excavé et limité antérieurement comme postérieurement par des crêtes nettes et, sur M/1 et M/2, divisé transversalement (entièrement ou partiellement) par une troisième crête<sup>5</sup> ; du talonide,

---

5. Cette troisième crête médiane sur le trigonide rappelle en quelque sorte celle observée souvent chez les Arctocyonidés arctocyonines (voir discussion, Russell, 1964, p. 133) ; mais le bourrelet labial (typique de cette famille) manque, la couronne est plus haute, et le contact de la crête oblique avec la surface postérieure du trigonide se fait plus lingualemment que chez les membres de ce groupe. Il est donc peu vraisemblable qu'il existe des rapports étroits entre ce nouveau condylarthre et les arctocyonines.



la crête oblique monte vers le sommet du métaconide ou jusqu'à lui ; l'entoconide possède un tubercule accessoire sur sa crête antérieure ; l'hypoconulide est assez grand mais plus bas que l'entoconide et rapproché de celui-ci ; M/3 possède un entoconide et l'hypoconulide y est saillant. La P/4 partage en général avec les molaires les caractères du trigonide, mais la crête oblique ne monte pas sur la face postérieure du trigonide et, sur le bord postérieur du talonide, il n'y a que l'entoconide et l'hypoconide.

Il peut paraître surprenant que nous disposions, dans notre lot de moulages attribués à *P. krumbiegeli*, de toute une série dentaire, de P/4 à M/3, représentant une nouvelle forme ; c'est que ces échantillons avaient précisément été choisis pour illustrer la variabilité supposée exister à l'intérieur de l'espèce. Nous considérons maintenant que cette variabilité excède les limites de l'espèce, sinon même du genre.

Bien que cette espèce paraisse clairement distincte de l'espèce-type *Paratricuspiodon krumbiegeli*, il existe encore à Halle (au Geiseltalmuseum) 16 dents inférieures que nous n'avons pu consulter pour cette révision. Nous préférons donc attendre une étude plus complète avant de proposer de nouveaux taxons.

En ce qui concerne les dents supérieures attribuées à *Paratricuspiodon*, il nous semble plus difficile de déceler deux espèces à l'intérieur du petit lot disponible (15 autres dents supérieures sont à Halle) ; il se peut que la M/3 Wa/200 (Russell, 1964, pl. XIII, fig. 3 a), par ses proportions et son aspect moins renflé, représente la nouvelle forme suggérée ci-dessus à partir de dents inférieures.

Il est intéressant de remarquer au passage que le trou mentonnier postérieur se situe sous le milieu de M/1 chez *Paratricuspiodon*, sous le milieu du P/4 chez *Tricuspiodon rutimeyeri*, sous le bord antérieur de M/1 ou en dessous de la partie postérieure de P/4 chez *T. magistrae* et *T. sobrinus*.

#### Remarques sur la position familiale de *Tricuspiodon* et *Paratricuspiodon*.

Dans sa magistrale révision de la faune cernaysienne, basée en plus grande partie sur la collection Lemoine, Teilhard de Chardin (1922, p. 35) fut amené à faire des suppositions quant à la place de certaines dents dans la série dentaire inférieure de *Tricuspiodon*. C'est ainsi qu'il considéra la prémolaire CRL 804 (id., fig. 18, p. 36) comme une P/3.

Si nous n'acceptons pas la suggestion de Teilhard de Chardin concernant l'identification de cette dent en tant que P/3 (qui demeure, de ce fait, inconnue), nous rejetons aussi la dent CRL 800 en tant que M/3. Nous pensons en effet qu'il serait plus raisonnable d'imaginer la M/3 de *T. rutimeyeri* comme ressemblant à celle de *T. magistrae*, c'est-à-dire petite et dépourvue de troisième lobe. Pour nous, CRL 800 est une M/2. Cependant, c'est en se basant sur ces attributions dans la série dentaire que Teilhard de Chardin avait d'abord proposé un rapport phylogénique entre *Tricuspiodon* et les Mio-claeninae ; mais il modifia cette proposition après avoir vu la figuration de la denture supérieure de *Tricuspiodon* donnée par Schlosser (1921).

Après lui, Simpson (1929, p. 16) fit remarquer que, si les dents inférieures de *Tricuspiodon* avaient été correctement associées par Teilhard de Chardin, ce genre ne pouvait pas appartenir aux Mioclaeninés. Or, d'une part, nous ne croyons pas que ces dents étaient associées correctement, mais, d'un autre côté, il ne nous semble pas probable non plus que *Tricuspiodon* soit un Mioclaeniné, contrairement à notre opinion de 1964 (p. 299).

En essayant de voir plus clair dans le problème des affinités de *Tricuspiodon* nous avons à nouveau comparé ce genre, non seulement avec des Mioclaeninés (*Mioclaenus*, *Promioclaenus*, *Ellipsodon* et *Jepsenia* (= *Litateles* selon Van Valen 1978), mais aussi avec des Hyopsodontinés (*Litomylus* et *Haplaletes*), des Phénacodontinés (*Desmatoclaenus*, genre à la limite des familles des Phénacodontidés et des Arctocyonidés, mais considéré par Van Valen 1978 comme appartenant à cette dernière, et *Tetraclaenodon* principalement) et enfin les Arctocyonidés du début du Paléocène.

Les Hyopsodontinés, uniformément représentés par des espèces de petite taille, ne montrent pas, dans la morphologie de leurs dents, de rapports très étroits avec *Tricuspiodon*. Dans le seul renflement des prémolaires et molaires, les Mioclaeninés montrent quelque ressemblance avec *Tricuspiodon*, mais la P/4 ne porte que rarement un métaconide et l'entoconide des molaires y est petit et tend à se fusionner avec l'hypoconulide, tous traits que l'on ne trouve pas chez *Tricuspiodon*. Au contraire, sur les dents des Phénacodontinés primitifs, *Desmatoclaenus* et *Tetraclaenodon*, on peut observer un stade évoquant peut-être celui des ancêtres de *Tricuspiodon*. En particulier, la P/4 de certains échantillons de *Tetraclaenodon* (et même celle de *Phenacodus teilhardi* de l'Eocène de France) rappelle fort celle de *Paratricospiodon* et de *Tricuspiodon rutimeyeri* ; de plus, la morphologie de la M/3 (hypoconulide peu développé) est également en accord avec celle de *Tricuspiodon* et *Paratricospiodon*. A ces ressemblances entre *Tricuspiodon* et les Phénacodontinés au niveau des prémolaires et molaires inférieures, on pourrait ajouter aussi celles concernant la forme de la canine supérieure (cf. West, 1978, fig. 18 et 21) et de la canine inférieure (*id.*, fig. 10), courte avec sa racine courbe et sa facette d'usure postérieure pratiquement verticale, celles concernant les incisives proclives et spatulées (*id.*, fig. 20) ; et il n'est pas trop difficile de déceler aussi une ressemblance de base sur les P/3 et les P/4. Enfin la similitude avec les Phénacodontinés n'est pas limitée à la seule denture : la mandibule elle-même, en dehors d'un profil général semblable (cf. West, *ibid.*, fig. 20, p. 31), se caractérise dans les deux cas par une symphyse allongée, et inclinée en pente douce depuis les incisives jusqu'en dessous du milieu de P/2 ou de son bord postérieur. Chez *Tricuspiodon* la symphyse s'étend seulement un peu plus postérieurement et la pente est un peu plus douce encore.

Si tous ces traits ne constituent pas des phénomènes de parallélisme ou de convergence — on ignore tout des débuts de la lignée tricuspiodontine —, ils doivent traduire l'existence de rapports phylogénétiques assez étroits entre ces deux groupes.

En ce qui concerne la denture supérieure, on connaît peu de traits dans les espèces précoces des Phénacodontinés, des Mioclaeninés ou des Arctocyonidés qui puissent être

déterminants pour écarter l'un ou les autres de ces groupes de la souche de *Tricuspidon* ; et si l'hypothèse de Van Valen (1966, p. 102, et 1978, p. 64, fig. 3) est valable, selon laquelle les Phénacodontinés sont des descendants des Arctocyonidés, comme le sont très probablement aussi les Mioclaeninés, les Hyopsodontinés et les Tricuspidontidés, la question d'affinités tourne un peu en rond ; nous considérons en effet que les Tricuspidontidés montrent plus de similitude avec les Phénacodontidés du Paléocène qu'avec les Arctocyonidés de la même époque, mais que tous (Tricuspidontidés, Phénacodontidés, Hyopsodontidés et naturellement Arctocyonidés) ont pour souche commune les Arctocyonidés du Crétacé supérieur (ou du Puercan inférieur). Et, puisque la lignée de *Tricuspidon* a dû s'individualiser au Puercan, sinon avant, nous retiendrons son statut familial (créé par Simpson, 1929), tout en soulignant, avec Teilhard de Chardin (1922, p. 107), ses origines très proches des Phénacodontinés<sup>6</sup>, origines que nous ne pourrions élucider précisément que lorsque nous connaîtrons des membres du groupe dans le Paléocène inférieur.

Les caractères dentaires qui typifient la famille des Tricuspidontidés comprennent la hauteur plus ou moins exagérée, selon l'espèce, de la couronne des molaires et des prémolaires, et leur renflement ; la faiblesse de l'hypocône aux molaires supérieures ; la liaison entre le métaconule et le bourrelet postérieur du métacone (ou, au moins, avec le bourrelet postérieur de la dent) ; la présence d'un métaconide à la P/4 et, souvent, d'un paraconide ; la faible excavation du talonide des molaires et sa large ouverture linguale ; la force de l'entoconide et la position médiane de l'hypoconulide ; le faible développement de ce tubercule sur la M/3. A ces caractères dentaires s'ajoute la faible hauteur de la mandibule. Notons que presque tous les traits ci-dessus peuvent se retrouver chez les Phénacodontinés primitifs, bien qu'ils ne soient pas réunis, évidemment, dans un seul genre.

Et si l'on considère que les Tricuspidontidés ne montrent pas suffisamment de caractères adaptatifs pour justifier leur classement en tant que famille, je les placerais alors comme sous-famille des Phénacodontidés.

Dans son article essentiellement consacré aux Condylarthres paléocènes, Van Valen (1978) crée un nouveau genre, *Dipavali*, pour « *Paschatherium* » *petri* Russell, 1964, du gisement Lemoine à Cernay-lès-Reims<sup>7</sup>. Il m'est apparu depuis longtemps que cette espèce n'appartenait pas au même genre que *P. dolloi* (Teilhard de Chardin, 1927) provenant des couches éocènes de Dormaal (Belgique) ; je suis donc en parfait accord avec son nouveau statut. Pourtant Van Valen met cette espèce, *Dipavali petri*, dans sa sous-famille des Tricuspidontinae, ce que je ne peux accepter. *Dipavali* trouve beaucoup mieux sa place parmi les Hyopsodontinés. Un manuscrit comportant la description de

6. Et non, comme l'écrit Van Valen (1978, p. 64), des Hyopsodontinés.

7. Les remarques qui suivent n'atténuent en rien notre reconnaissance pour l'accueil que le Dr Van Valen nous a réservé et l'aide qu'il nous a apportée lors de notre passage à Chicago en 1979.

plusieurs formes nouvelles, ainsi qu'une révision de tous les petits Condylarthres cernaysiens basée sur un matériel supplémentaire, est en cours d'achèvement. On y trouvera, longuement exposées, les raisons de cette opinion.

A propos de cette publication de Van Valen (1978), quelques autres remarques s'imposent dès maintenant. Dans le même paragraphe, Van Valen (*ibid.*, p. 61) écrit que *Paschatherium dolloi* doit être considéré comme un Adapisoricide et non comme un Condylarthre. Là non plus, je ne suis pas d'accord. L'examen attentif des détails de ses dents montre qu'il s'agit clairement d'un Condylarthre : en effet, la nature bulbeuse des tubercules, le renflement de la couronne des molaires inférieures, l'allongement de la P/4, tous ces caractères contredisent fermement toute assimilation aux Adapisoricidés ; la position relative de l'entoconide et de l'hypoconide — le premier étant dans les deux cas situé plus haut que le second — reste insuffisante pour justifier une telle assimilation.

Van Valen, enfin, met en synonymie *Microhyus* Teilhard de Chardin 1927 et *Louissina* Russell 1964 : il existe en effet entre les deux formes une forte affinité mais elle n'atteint certainement pas l'identité générique : de nouvelles espèces de chacun d'eux sont en voie de description qui montreront davantage les différences qui les séparent. Par ailleurs, ni l'un ni l'autre n'appartient aux Tricuspidodontinés, comme l'estime Van Valen ; ils sont plutôt apparentés aux Hyopsodontinés.

Sous une autre rubrique, Van Valen (1978, p. 60) place *Protoselene* Matthew, 1897, parmi les Pleuraspidotheriinae. La comparaison des échantillons de ce taxon avec ceux de *Pleuraspidotherium* jette un grand doute sur la possibilité d'une parenté sous-familiale entre eux.

Famille ARCTOCYONIDAE GIEBEL, 1855 (MURRAY, 1866)

Sous-famille ARCTOCYONINAE GIEBEL, 1855

Une révision bien documentée des Arctocyonidae est depuis longtemps nécessaire. Quelques opinions sur la composition de la famille, très sommaires et antérieures à Van Valen 1978, peuvent être trouvées dans Van Valen et Sloan (1965, p. 744), dans Sloan (1969, p. 443) et dans Van Valen (1971, p. 523-528). Or, une nouvelle classification de ce groupe vient d'être publiée par Van Valen (1978), qui pallie un peu cette lacune, bien que, n'étant qu'un « progress report », cette classification soit dépourvue de toute explication et de commentaire. Nous reprendrons les formes européennes appartenant à la sous-famille des Arctocyoninés et traitées dans l'article de Van Valen.

Suivant la définition que nous avons donnée en 1964 des Arctocyoninés, nous plaçons dans cette sous-famille les genres *Anacodon*, *Landenodon*, *Arctocyon*, *Arctocyonides*, *Neoclaenodon*, *Colpoclaenus*, *Mentoclaenodon* et *Stelocyon*. (Les rapports entre les membres des Oxycloeninés sont plus complexes et, le matériel étant essentiellement nord-américain, leur analyse sort du cadre de ce travail).

Prenons pour commencer *Arctocyon*. J'ai proposé en 1964 de le mettre en synonymie avec le genre nord-américain *Claenodon* ; je suis aujourd'hui moins certain de cette synonymie puisque *Arctocyon* (« *Claenodon* ») *ferox* est en fait assez particulier, les différences observées avec les *Arctocyons* européens permettant de se demander s'il ne serait pas sage de le retenir dans le genre *Claenodon* ; mais cette appréciation est quelque peu subjective et nous gardons le *statu quo*, d'autant que je reste convaincu des rapports très proches qui le relie à *Arctocyon*. Pourtant, Van Valen (1978, p. 55) déclare que, pour lui, c'est *Arctocyonides*<sup>8</sup>, non pas *Arctocyon*, qui ressemble le plus à « *Claenodon* ».

Nous avons cité en détail (1964, p. 206-209) les caractères qui séparent *Arctocyonides* d'*Arctocyon* ; ces différences restent toujours valables et le sont aussi pour « *Claenodon* ». Parmi les plus frappantes, citons le renflement de la couronne chez *Arctocyon* et sa grande hauteur, bien moindres chez *Arctocyonides* ; les tubercules plus crestiformes chez *Arctocyon* et plus bunodontes chez *Arctocyonides* ; le trigonide des molaires inférieures moins élevé par rapport à la surface du talonide chez *Arctocyon* que chez *Arctocyonides*. Les espèces nord-américaines rapportées à « *Claenodon* » ne sont donc pas attribuables à *Arctocyonides*, mais plutôt à *Arctocyon*.

Il est vrai qu'il y a eu beaucoup plus de tentatives pour attribuer les *Arctocyonidae* nord-américains au genre *Arctocyonides* qu'au genre *Arctocyon*. A part le cas cité ci-dessus, Sloan (1969, p. 443) a proposé que les arctocyonines *Neoclaenodon* et *Colpoclaenus* (sans précision d'espèces) soient considérés comme synonymes d'*Arctocyonides*. Mais déjà en 1964 (p. 196) nous avons démontré que *Neoclaenodon montanensis* différait d'*Arctocyonides* par le développement de l'hypocône ; la hauteur du trigonide des molaires inférieures de *Neoclaenodon* constitue un autre trait distinctif. Quant à « *Neoclaenodon* » *procyonoides*, que j'ai considérée (ibid., p. 137) génériquement différente de *Neoclaenodon montanensis*, elle a été en effet placée dans *Colpoclaenus* par Van Valen (1978, p. 55).

Nous avons admis (1964, p. 196) que, parmi les *Arctocyonidés* nord-américains, c'était l'espèce « *N.* » *procyonides* qui ressemblait le plus à *Arctocyonides*. Néanmoins, chez *Colpoclaenus keeferi* (espèce-type), ainsi que chez *Colpoclaenus* (« *Neoclaenodon* ») *procyonoides*, le trigonide est plus élevé ; cette hauteur constitue un caractère distinctif des *Arctocyoninés* paléocènes d'Amérique du Nord (à l'exception d'*Arctocyon*), caractère qui, à notre avis, empêche la synonymie entre *Colpoclaenus* (dont la M/3 est, en plus, très différente de celle d'*Arctocyonides*), « *Neoclaenodon* » et *Arctocyonides*.

En ce qui concerne la validité du genre *Neoclaenodon*, et malgré l'opinion de Simpson (1937) et de Van Valen (1978) qui l'assimilent à « *Claenodon* », je maintiens sa distinction basée sur les caractères énumérés en 1964 (p. 136). En particulier, la

---

8. Comme l'a signalé Van Valen (1978, p. 55), le nom *Procyonictis* Lemoine, 1885, pourrait être considéré comme prioritaire sur *Arctocyonides* Lemoine 1891. Mais cette question avait déjà été soulevée en 1964 (p. 192-193) et le nom *Arctocyonides* retenu ; Van Valen, d'ailleurs, se rallie finalement à cette décision.

hauteur du trigonide des molaires inférieures, le relief accentué auquel cette hauteur contribue, et le manque de renflement labial de la couronne, surtout de M/2, m'empêchent de l'inclure dans *Arctocyon*.

Par ailleurs, Gingerich (1978, p. 6), lors de sa discussion de l'oxyclaenine clarkfor-kien *Thryptacodon pseudarctos*, écrit que cette espèce ressemble fort à *Arctocyonides arenae*. Mais l'auteur précise (comm. pers., 1979) qu'il ne s'agit que d'une ressemblance adaptative et il ne propose pas une identité générique.

Enfin, « *Claenodon acrogenius* Gazin, 1956, appartient à *Mentoclaenodon* » écrit Van Valen (1978, p. 55). La comparaison des dentaires de *Mentoclaenodon walbeckensis* avec le matériel-type et les quelques autres échantillons attribués à *Claenodon acrogenius* dans les collections du National Museum of Natural History (Washington, D.C.) n'apporte pas beaucoup d'informations, ces pièces ayant subi une forte usure ou étant assez incomplètes. Par contre, une belle mandibule, PU 20577, avec P/3-M/3, dans un excellent état de conservation, est plus instructive. D'après cet échantillon en effet, il est probable que l'espèce *acrogenius* est génériquement distincte de *Claenodon*, mais par sa morphologie dentaire elle reste plus proche de celui-ci (c'est-à-dire *Arctocyon* (« *Claenodon* » *ferox*) qu'elle ne l'est de *Mentoclaenodon walbeckensis*. Il est vrai que la mandibule présente un rebord antéro-ventral saillant ; la valeur taxonomique de ce caractère reste à apprécier : il est par exemple possible qu'une telle apophyse symphy-saire n'ait pas été limitée à une seule lignée, mais pour l'instant, c'est surtout la présence de ce caractère chez *acrogenius* et *Mentoclaenodon walbeckensis* qui les relie. Quoi qu'il en soit, et puisqu'on doit choisir une attribution générique pour l'espèce *acrogenius*, la solution proposée par Van Valen sera acceptée ici à titre provisoire, en attendant un supplément de matériel sur cette forme nord-américaine, et des espèces plus précoces dans la (ou les) lignée(s).

#### Genre *LANDENODON* QUINET, (« 1966 »)

Le genre *Landenodon* fut créé par Quinet (1966, mais en réalité paru en 1968), avec deux espèces *L. woutersi* et *L. luciani*, à partir du matériel de Dormaal, gisement sparnacien de Belgique. Nous décrivons ici des formes nouvelles de ce genre, en provenance des couches paléocènes de la région de Cernay-lès-Reims (Marne).

Quelques mots sur la taxonomie de ce genre sont nécessaires pour régler un diffé-rend soulevé récemment.

*Landenodon* Quinet, 1968, fut considéré comme synonyme de *Prothryptacodon* Simpson, 1935, par Van Valen (1978, p. 54). *Landenodon*, pourtant, appartient bien aux Arctocyoninés (et non pas aux Oxyclaeninés comme *Prothryptacodon*) et il est nettement distinct génériquement. Quelques lignes plus loin, Van Valen ajoute que *Landenodon* (« *Prothryptacodon* ») *luciani* représente le même taxon que *Landenodon woutersi*, ce qui est probable (voir article de M. Godinot dans ce volume), mais que

toutes les deux tombent en synonymie avec l'espèce *Chriacus ? europaeus*, qui fut créée par Quinet la même année (« 1966 », 1968) à partir d'une DP4/. L'identification de cette dent comme DP4/ de *L. woutersi* avait déjà été faite par les chercheurs travaillant sur la faune de Dormaal (Godinot et al., 1978) dans une révision faunique du gisement. Mais « *Chriacus ? europaeus* » ne bénéficiant même pas d'une priorité de page sur les autres espèces de *Landenodon*, il n'y a pas de raison d'utiliser ce nom, qui doit être tenu comme invalide.

*Landenodon lavocati* n. sp.

*Spécimen-type* : CR-11-G, M/1 gauche isolée.

*Matériel rapporté à cette espèce* : CR-108-Lx, M/1 droite ; I 976, M/1 droite ; I 680, M/2 gauche ; BR-13-Bn, M/2 gauche ; CR-21-Bn, M/2 gauche ; CR-376-Col, M/2 droite ; CR-22-Bn, P4/ gauche ; CR-42A (collection Wouters), M1/ droite ; CR-85-Levé, M1/ droite ; BR-112-L, M1/ droite ; CR-36-FA, M2/ droite ; CR 4333, M2/ droite ; CR-199-Ph, M3/ droite ; CR 4337, M3/ gauche ; (les échantillons CR 4333, CR 4337 et BR-112-L ont été figurés dans Russell *et al.*, 1966, Pl. XXII, fig. 3).

*Age et provenance* : Paléocène supérieur, Thanétien. La plupart du matériel vient du gisement Lemoine, près de Cernay-lès-Reims, mais le spécimen BR-112-L provient de la lentille située à l'intérieur des Sables de Rilly à Berru (voir Russell *et al.*, 1966) et est donc approximativement contemporaine du gisement Lemoine ; BR-13-Bn fut trouvé dans les couches fluviatiles de la carrière Mouras à Berru, qui sont, elles, légèrement plus jeunes que le gisement Lemoine.

*Diagnose* : Taille plus petite que celle de *L. woutersi* et talonide de M/1 et M/2 moins étroit que dans cette espèce.

*Étymologie* : Dédiée à M. R. Lavocat, en reconnaissance de son aide et de ses conseils durant plus de vingt ans, et en hommage à ses profondes connaissances dans le domaine de la paléontologie des Vertébrés.

*Discussion* : *Landenodon lavocati*, de la faune cernaysienne, est donc l'espèce la plus ancienne connue du genre. Malheureusement, toutes les dents qui lui sont attribuables sont isolées, mais leur taille et leur morphologie relativement homogènes font qu'il persiste très peu de doute quant à leur appartenance à une seule espèce.

D'après le matériel disponible, *L. lavocati* ne diffère guère de *L. woutersi* que par sa taille plus petite, bien que le talonide de M/1 et de M/2 soit moins étroit que chez *L. woutersi*, caractère sans doute primitif par rapport à la condition illustrée par la forme éocène. Chez *L. lavocati* on observe une légère variation individuelle dans le développement de l'hypoconulide et parfois, sur M/2, un minuscule paraconide est présent, situé assez centralement.

La seule P4/ (CR-22-Bn) rapportée à *L. lavocati* diffère de celles de *L. woutersi* par son tubercule principal plus élané et par la taille plus grande et surtout plus élevée du cuspide stylaire postéro-labial. La partie linguale de CR-22-Bn est amputée. Les

molaires supérieures attribuées à *L. lavocati* ne diffèrent, elles aussi, de celles de *L. woutersi* que par leur taille ; la variabilité présente dans les deux espèces annule toute tentative de définition de caractères morphologiques distinctifs au moins sur la base de l'échantillonnage actuellement disponible.

Mesures de *Landenodon lavocati* (en millimètres) :

	M/1		M/2	
	Lo	la	Lo	la
CR-11-G	4,1	2,7		
I 676	4,0	2,5		
CR-108-Lx	3,9	2,6		
I 680			3,8	2,7
CR-376-Col			3,5	2,4
CR-21-Bn			3,9	2,7
BR-13-Bn			3,8	2,6

	P4/		M1/		M2/		M3/	
	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la
CR-22-Bn	3,5							
CR 424			3,1	3,9				
BR-112-L			3,2	4,2				
CR-85-Levé			3,2	4,0				
CR-36-FA					3,3	4,5		
CR 4333					3,0	4,2		
CR-199-Ph							2,3	3,0
CR 4337							2,2	3,0



*Landenodon phelizoni* n. sp.

*Spécimen-type* : BR 10156, mandibule droite avec P/3-M/3.

*Matériel rapporté à cette espèce* : aucun.

*Age et provenance* : Paléocène supérieur, Thanétien ; couches fluviatiles de la carrière Mouras à Berru.

*Diagnose* : Taille identique à celle de *L. woutersi*, mais avec talonide de M/1 et M/2 plus large et hypoconide moins élevé ; taille plus grande que celle de *L. lavocati*, hypoconide encore moins élevé et paraconide de M/1 situé plus haut et plus près du métaconide.

*Étymologie* : Dédié à M. Alain Phélizon, de Châlons-sur-Marne, pour son dévouement à toute épreuve, son aide précieuse au cours des fouilles, et pour les innombrables heures qu'il a consacrées au tri et à la préparation experte de fossiles délicats.

*Discussion* : Bien que la présence d'un petit arctocyonide à Cernay ait été connue depuis mes fouilles de 1960, il a fallu presque 20 ans de travail à nombreux amateurs pour obtenir un échantillonnage suffisant pour créer l'espèce *Landenodon lavocati*. Le spécimen-type d'une deuxième espèce, *L. phelizoni*, nous est parvenu au printemps de 1979, illustrant la lenteur de l'accroissement des données paléontologiques et leur caractère parfois surprenant.

La P/4 de BR 10156 diffère de celle de *L. woutersi* par la petitesse du tubercule du talonide, par la concavité plus accentuée de la face linguale du protoconide, différences qui peuvent il est vrai ressortir de la variabilité individuelle.

Les P/3 de ces deux espèces se ressemblent davantage, mais celle de BR 10156 est légèrement endommagée à sa base.

La M/1 de BR 10156 a perdu une grande partie de son trigonide ; néanmoins on peut remarquer que le paraconide est situé bien lingualement, et se trouve en situation très semblable à ce que l'on observe sur certaines M/1 de *L. woutersi* — assez haut et assez proche du métaconide ; mais la position du paraconide est assez variable dans cette espèce. La grande différence entre le diamètre transversal du trigonide et celui du talonide chez BR 10156 constitue une distinction nette par rapport aux proportions de ces régions sur la M/1 de *L. woutersi*, où l'écart est moindre. Sur la M/2 de *L. woutersi*, le paraconide était extrêmement variable en taille, puisqu'allant d'une absence totale à une proéminence considérable, et en position, qui s'étend depuis le bord lingual jusqu'aux trois-quarts antérieurs de la dent ; si bien qu'on connaît, chez *L. woutersi*, des échantillons possédant un paraconide identique à celui observé sur la M/2 de BR 10156. Cependant, jamais chez *L. woutersi*, le talonide n'est plus large que le trigonide (comme il l'est sur BR 10156) et, le plus souvent, il est même nettement plus étroit. En outre, l'hypoconide de M/1 et M/2 de BR 10156 est notablement moins élevé qu'il ne l'est chez *L. woutersi* ; par contre, l'entoconide est, le plus souvent (mais c'est plus variable), plus volumineux que dans cette espèce. En ce qui concerne la M/3, la variabilité de cette dent chez *L. woutersi* est telle qu'il n'a pas été possible de déceler, chez BR 10156, des traits morphologiques de valeur spécifique. Enfin, par leur taille générale, les dents de la mandibule BR 10156 s'intègrent parfaitement à l'intérieur de la marge de variation des mesures prises sur celles de *L. woutersi*.

Il semble bien au total que BR 10156 soit spécifiquement distincte de *L. woutersi*, en particulier par la largeur des talonides et la hauteur moindre de l'hypoconide, tout en s'en rapprochant par plusieurs autres caractères.

En ce qui concerne *L. lavocati*, la comparaison peut être faite au niveau des M/1 et des M/2. Le trigonide de la M/1 est endommagé ; on peut cependant constater que le paraconide est plus rapproché du métaconide et plus haut situé que sur la M/1 de *L. lavocati* ; sur le talonide, l'hypoconide est légèrement moins élevé. Sur la M/2 de BR 10156, le paraconide est situé loin lingualement et accolé au métaconide ; chez *L. lavocati*, le paraconide est variable en développement et en position, mais il peut y avoir une certaine ressemblance avec sa situation chez BR 10156. Sur le talonide de la M/2, l'hypoconide et l'entoconide sont moins pointus et moins élevés que ceux de *L. lavocati*.

Evidemment, ces distinctions reposent sur un seul échantillon, BR 10156, et ce dans un groupe renommé pour la variabilité de sa morphologie dentaire. Mais BR 10156 est plus de 17 % plus grand que la moyenne des échantillons de *L. lavocati*. D'autre part, le coefficient de variabilité de la longueur de M/2 de cette dernière espèce est de 4,6 ; la M/2 de BR 10156 incorporée dans la série des M/2 de *L. lavocati* porte ce chiffre à 9,7, coefficient inhabituellement élevé pour la deuxième molaire d'une seule espèce, bien qu'il ne soit pas inconcevable. Nous pensons pourtant que cette différence de taille, jointe aux quelques caractères morphologiques cités ci-dessus, est suffisante pour distinguer BR 10156 comme représentant une espèce distincte de *L. lavocati*.

Mesures (en millimètres) de BR 10156 :

P/3		P/4		M/1		M/2		M/3	
Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la	Lo	la
4,0	1,7	4,6	2,3	-	3,0	4,4	3,2	4,0	2,6

Au total, le genre *Landenodon* peut être caractérisé par ses molaires inférieures étroites et allongées, par la position très antérieure du volumineux paraconide de M/1, par la fréquente absence du paraconide sur M/2, par l'hypoconulide rapproché de l'entoconide petit mais distinct, par l'hypoconide élevé et le bourrelet labial fort et presque continu ; enfin, ces molaires de *Landenodon* présentent un aspect moins bunodonte que celle des espèces d'*Arctocyonides*, genre qui, parmi les membres de la sous-famille, ressemble le plus à *Landenodon*. A ce propos, nous considérons que la présence, sur la M/1 et la M/2 de *Landenodon*, de crêtes médianes et transversales reliant les sommets du métaconide et du protoconide avec le fond de la cuvette du trigonide, constituent un argument de poids pour placer ce genre dans les *Arctocyoninae*. Quant à la P/4 de *Landenodon* (*woutersi* et *phelizoni*, elle est inconnue chez *L. lavocati*), elle est plus courte et son tubercule central est plus élevé que chez *Arctocyonides*.

SPAR- NACIEN	Niveau de DORMAAL						<i>Landenodon woutersi</i>
THANETIEN	BERRU : couches fluviatiles		<i>Landenodon phelizoni</i>	<i>Landenodon lavocati</i>	<i>Tricuspidon sobrinus</i>	<i>Tricuspidon magistrae</i>	
	CERNAVY-lès-REIMS CHALONS-sur-VESLE BERRU : lentille		<i>Landenodon lavocati</i>	<i>Tricuspidon rutimeyeri</i>	<i>Tricuspidon ? sobrinus</i>	<i>Tricuspidon sp.</i>	<i>Tricuspidon ? magistrae</i>

Fig. 2. — Répartition stratigraphique des espèces décrites ou discutées.

Les cuspides des molaires supérieures du genre *Landenodon* sont aussi très nettement définies et assez élevés, comme ceux des dents jugales de la mandibule ; l'hypocône est absent, crestiforme ou très petit ; le paracône et le métacône portent des crêtes antérieure et postérieure et il y a, en plus, sur le paracône, une crête linguale reliant son sommet au paraconule ; celui-ci est en général plus petit que le métaconule ; le métastyle et le mésostyle sont absents, et le parastyle très peu développé ; le bourrelet de base est presque complet, mais il est faible ou absent lingualement. La M2/ se distingue de la M1/ par son contour plus allongé transversalement et par l'absence de parastyle aussi bien que de métastyle. La M3/ est bien plus petite que les deux autres molaires (et relativement plus petite qu'elle ne l'est dans les espèces d'*Arctocytonides*).

## CONCLUSION

Cette compilation de documents paléontologiques – tant anciens que nouveaux – reste très insatisfaisante, car elle nous suggère l'existence d'un monde complexe et ondoyant, sans nous mettre en mesure de le cerner réellement.

Certes, elle nous a permis d'améliorer notre connaissance du genre *Tricuspiodon*, représenté par 4 formes dans le niveau de Cernay, et 2 dans le niveau de Berru. Mais la variabilité individuelle a dû être considérable ; en fait, elle atteint à certains égards une ampleur qui, dans une autre famille, prendrait une signification générique. Qui plus est, nous ne sommes pas certains que les spécimens provenant du niveau du gisement Lemoine et attribués aux espèces *T. magistrae* et *T. sobrinus* de Berru représentent vraiment ces espèces. Il faut également remarquer que la dénomination des échantillons *Tricuspiodon* sp., eux aussi du niveau du gisement Lemoine, ne recouvre pas tant une entité à part que notre ignorance de leur position taxonomique. La fig. 2 peut donner l'impression que quatre lignées de *Tricuspiodon* ont vécu au Mont de Berru durant le Paléocène supérieur. En fait, ceci est très peu probable. Cette figuration a seulement pour but de montrer la situation stratigraphique des spécimens connus de ce genre ; mais on est obligé d'admettre que, étant donné le peu de matériel disponible et la variété individuelle déjà soulignée, il n'est pas actuellement possible de démêler clairement les lignées qui ont pu exister, ni de connaître avec certitude les rapports des espèces les unes avec les autres. *Tricuspiodon* reste toujours une bête assez énigmatique.

Nous avons aussi, dans cette étude, montré l'enracinement du genre *Landenodon*, si abondant dans l'Éocène inférieur, dans le Paléocène supérieur. Cette découverte ajoute une nouvelle forme à la liste de celles qui ont traversé la limite Paléocène-Eocène, limite réputée depuis longtemps quasi-infranchissable. En effet, comme l'on sait, la faune se renouvelle, avec le début du Sparnacien, de façon spectaculaire : les groupes paléocènes sont remplacés par toute une série de nouveaux ordres, annonciateurs de la faune moderne. Très peu des formes cernaysiennes ont survécu jusqu'aux temps éocènes.

A part *Landenodon*, et parmi les genres qui ont fait preuve d'une vitalité (ou d'une adaptabilité) exceptionnelle leur permettant de prolonger leur lignée bien au-delà du commun, citons *Plesiadapis* encore présent mais rare à la base du Sparnacien, le petit condylarthre *Microhyus*, encore moins fréquent, qui s'annonce au Thanétien et se poursuit jusqu'au début du Sparnacien, le mésonychidé *Dissacus*, forme également rare qui s'étend du Thanétien à la fin de l'Eocène inférieur, et enfin le multituberculé *Parectypodus*. En ajoutant le minuscule primate *Berruvius*, on arrive au total d'une demi-douzaine de genres.

On peut épiloguer sur les qualités que les membres de ce petit ensemble hétérogène de Mammifères possédaient en commun : ni taille, ni adaptation écologique ne semblent avoir été déterminantes. Il est peut-être un peu tôt pour tenter d'expliquer ces phénomènes et construire des hypothèses séduisantes ; trop de données nous échappent encore. Mais il est clair que, au fur et à mesure que nos fouilles nous livrent de nouveaux documents, cette limite Paléocène-Eocène n'apparaît plus si hermétique qu'on ne le supposait. La même constatation a d'ailleurs été faite en Amérique du Nord.

Ce ne sont là que les premiers éléments de la révision, en cours, des autres Condylarthres cernaysiens, révision dans laquelle se fait jour une variabilité et une complexité aussi marquées que celles observées chez *Tricuspiodon*. Il s'agit d'un groupe en pleine effervescence évolutive et sans doute en instabilité générique, conditions responsables de la difficulté de cette étude, mais aussi et surtout de son intérêt.

Ce travail — un chapitre dans une série qui a commencé il y a plus d'un siècle — nous permet enfin d'apprécier la richesse paléontologique du Mont de Berru et ses potentialités, que les générations ultérieures exploiteront longtemps encore avec succès.

## REMERCIEMENTS

Je suis heureux de cette occasion qui m'est donnée de remercier publiquement tous les amateurs qui m'ont généreusement prêté des fossiles de leurs collections, coopérant ainsi à mes recherches sur les Mammifères du début du Tertiaire français.

Je remercie également M. D. Serette pour la patience et le talent qu'il a déployés dans les prises de vue des échantillons. A Mme Pilard et à Mlle Crapart, je suis redevable du montage des planches et de l'exécution de la figure 1. Mme Seurin a tapé avec sa complaisance habituelle un manuscrit difficile. M. P. D. Gingerich a accepté de relire le manuscrit et m'a adressé des commentaires hautement appréciés.

## BIBLIOGRAPHIE

- GINGERICH P.S., 1978. — New Condylarthra (Mammalia) from the Paleocene and early Eocene of North America. *Contrib. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, vol. 25, numéro 1, p. 1-9.
- GODINOT M., de BROIN F., BUFFETAUT E., RAGE J.-Cl. et RUSSELL D.E., 1978. — Dormaal : une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *C.R. Acad. Sc. Paris*, T. 287-D, p. 1273-1276.
- QUINET G.E., 1968 («1966»). — Les Mammifères du Landénien continental belge : étude de la morphologie dentaire comparée des « carnivores » de Dormaal. *Mém. 158, Inst. roy. Sci. nat. Belg.*, p. 1-64.
- RUSSELL D.E., 1964. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Natl. Hist. nat.*, sér. C, Sciences de la Terre, t. XIII, p. 1-324.
- RUSSELL D.E., LOUIS P. et POIRIER M., 1966. — Gisements nouveaux de la faune cernaysienne (Mammifères paléocènes de France). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., t. VII, numéro 6, p. 845-856.
- SCHLOSSER M., 1921. — Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus dem untersten Eocæn von Reims. *Palaeontologr.*, Bd 63, p. 97-144.
- SIMPSON G.G., 1929. — Paleocene and Lower Eocene mammals of Europe. *Amer. Mus. Nov.*, 354, p. 1-17.
- SLOAN R.E., 1969. — Cretaceous and Paleocene Terrestrial Communities of Western North America. *Proc. N. Am. Paleont. Conv.*, p. 427-453.
- TEILHARD de CHARDIN P., 1922. — Mammifères de l'Eocène inférieur français. *Ann. Paléont.*, t. XI, p. 9-116.
- VAN VALEN L. et SLOAN R.E., 1965. — The earliest Primates. *Science*, vol. 150, numéro 3697, p. 743-745.
- VAN VALEN L., 1966. — Deltatheridia, a new order of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 132, art. 1, p. 1-126.
- VAN VALEN L., 1971. — Toward the Origin of Artiodactyls. *Evolution*, vol. 25, p. 523-529.
- VAN VALEN L., 1978. — The beginning of the Age of Mammals. *Evol. Theory*, vol. 4, p. 45-80.
- WEST R., 1976. — The North American Phenacodontidae (Mammalia, Condylarthra). *Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol. Geol.*, numéro 8, p. 1-78.

## LEGENDE DES PLANCHES

## PLANCHE 1

*Tricuspidon rutimeyeri*

- Fig. 1 - Maxillaire Henry, C, P3/-M3/ droites, vue labiale (X 1).
- Fig. 2 - Maxillaire Henry, C, P3/-M3/, droites, vue occlusale (X 1).
- Fig. 3 - M/1 gauche de la collection Martin, stéréophoto, vue occlusale (X 1,5).
- Fig. 4 - M/1 gauche de la collection Martin, vue labiale (X 1,5).

*Tricuspidon sobrinus* n. sp.

- Fig. 5 - BR-2-L, M/2-M/3 gauches, Type, stéréophoto, vue occlusale (X 2).
- Fig. 6 - BR-2-L, M/2-M/3 gauches, Type, vue labiale (X 2).
- Fig. 7 - Maxillaire Levé, M1/-M3/ gauches, stéréophoto, vue occlusale (X 2).
- Fig. 8 - BR-1-L, mandibules droite et gauche avec M/2, vue occlusale (X 1).

## PLANCHE 2

*Tricuspiodon magistrae*

- Fig. 1 - MBL-62W, M/1-M/2 droites, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 2 - MBL-62W, mandibule droite, vue labiale (X 1).  
 Fig. 3 - BR-15-F, P3/-M3/ droites, vue labiale (X 2).  
 Fig. 4 - BR-15-F, P3/-M3/ droites, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 5 - Mandibule Poirier, I/1-C, P/4 gauches, vue labiale (X 1).  
 Fig. 6 - Mandibule Poirier, I/1 droite, I/1-C, P/4 gauches, vue occlusale (X 1).

## PLANCHE 3

*Tricuspiodon* sp.

- Fig. 1 - CR 809, M/3 gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 2 - CR 809, M/3 gauche, vue antérieure (X 2).  
 Fig. 3 - CR 890, M/2 droite, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 4 - CR 890, M/2 droite, vue labiale (X 2).

*Tricuspiodon sobrinus* n. sp.

- Fig. 5 - CR 184, M/3 gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 6 - CR 184, M/3 gauche, vue antérieure (X 2).

cf. *Tricuspiodon*

- Fig. 7 - CR-347-Bn, M2/ gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 2).

*Paratricuspiodon krumbiegeli*

- Fig. 8 - Wa/189, P/4 gauche, Type, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 9 - Wa/410, M/1 droite, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 10 - Wa/195, M/3 gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 2).

*Tricuspiodontidae* n. gen. (« *Paratricuspiodon* »)

- Fig. 11 - Wa/192, P/4 gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 12 - Wa/193, M/1 gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 13 - Wa/203, M/2 droite, stéréophoto, vue occlusale (X 2).  
 Fig. 14 - Wa/144, M/3 gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 2).

## PLANCHE 4

*Landenodon lavocati* n. sp.

- Fig. 1 - CR-22-Bn, P4/ gauche, vue labiale (X 4).  
Fig. 2 - CR-22-Bn, P4/ gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 4).  
Fig. 3 - CR-42A, M1/ droite, stéréophoto, vue occlusale (X 4).  
Fig. 4 - CR-36-FA, M2/ droite, stéréophoto, vue occlusale (X 4).  
Fig. 5 - CR-199-Ph, M3/ droite, stéréophoto, vue occlusale (X 4).  
Fig. 6 - CR-11-G, M/1 gauche, Type, vue labiale (X 4).  
Fig. 7 - CR-11-G, M/1 gauche, Type, stéréophoto, vue occlusale (X 4).  
Fig. 8 - CR-21-Bn, M/2 gauche, vue labiale (X 4).  
Fig. 9 - CR-21-Bn, M/2 gauche, stéréophoto, vue occlusale (X 4).

*Landenodon phelizoni* n. sp.

- Fig. 10 - BR 10156, mandibule gauche, P/3-M/3, Type, vue labiale (X 2).  
Fig. 11 - BR 10156, P/3-M/3 gauches, Type, stéréophoto, vue occlusale (X 3).



