

Relations et position systématique du genre *Cuisitherium* Sudre et al., 1983, le plus dérivé des artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe

Jean SUDRE

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés E.P.H.E.,
ISEM Université de Montpellier 2, case courrier 064,
Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)
sudre@isem.univ-montp2.fr

Gérard LECOMTE

5 Rue Guiscard, F-60400 Grisolles (France)

Sudre J. & Lecomte G. 2000. — Relations et position systématique du genre *Cuisitherium* Sudre et al., 1983, le plus dérivé des artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe. *Geodiversitas* 22 (3) : 415-432.

RÉSUMÉ

La description d'un maxillaire de *Cuisitherium lydekkeri* découvert sur le gisement yprésien de Monthelon a permis de préciser les caractères dentaires de l'espèce ainsi que les relations et le statut systématique du genre *Cuisitherium*. On établit que *Cuisitherium* est probablement directement apparenté au genre monospécifique *Lophiobunodon* connu dans les niveaux élevés de l'Éocène moyen (La Livinière, MP15). La relation *Cuisitherium-Lophiobunodon* montre que l'acquisition des molaires supérieures dilambdodontes (ectolophe en W et pli de la centrocôte) a dû se réaliser rapidement au cours de l'Éocène moyen sans que cela entraîne des modifications majeures dans la morphologie des molaires inférieures. Cette relation conduit à rattacher *Cuisitherium* aux Choeropotamidae, conformément à l'opinion de Gentry & Hooker (1988), cette famille incluant d'après ces auteurs des formes rapportées antérieurement aux Haplobunodontidae.

MOTS CLÉS

Mammifère,
artiodactyle,
Éocène,
évolution,
systématique.

ABSTRACT

Relationships and systematic position of the genus Cuisitherium Sudre et al., 1983, the most derived artiodactyl from lower Eocene of Europe.

Description of an upper jaw of *Cuisitherium lydekkeri* recovered from the Ypresian locality of Monthelon allows more precise characterization of its dental features as well as the relationships and systematic status of the genus *Cuisitherium*. *Cuisitherium* is probably directly ancestral to the monospecific genus *Lophiobunodon*, recorded to date from late middle Eocene levels (La Livinière, MP15). The relationship *Cuisitherium-Lophiobunodon* shows that the acquisition of dilambdodont upper molars (with W-shaped ectoloph and centrocrista fold) was realized rapidly during the middle Eocene and did not involve any modification in lower molar morphology. *Cuisitherium* belongs in to the Choeropotamidae (including Haplobunodontidae) as formerly proposed by Gentry & Hooker (1988).

KEY WORDS

Mammalia,
artiodactyl,
Eocene,
evolution,
systematics.

INTRODUCTION

Le genre *Cuisitherium* Sudre, Russell, Savage & Louis, 1983 repose sur l'espèce *lydekkeri* Lemoine, 1891 définie et rapportée initialement par l'auteur au genre *Protodichobune* (Lemoine 1891 : 287, fig. 133), dont l'espèce-type est *P. oweni* Lemoine, 1878. *P. oweni* et « *P.* » *lydekkeri*, définis d'après des spécimens recueillis dans la Formation des sables à Unios et Térédines, sont longtemps restés les seuls artiodactyles de la faune dite « agéienne » (Stehlin 1906 : 668). Dans la révision des mammifères de l'Éocène inférieur, Teilhard avait envisagé que l'espèce *lydekkeri*, dont le type était alors égaré, pouvait être synonyme de *P. oweni* (Teilhard 1916-1921).

La « redécouverte » du type de l'espèce *lydekkeri* dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (Fig. 1A) ainsi que l'identification de cette forme dans plusieurs gisements de l'Éocène inférieur permirent d'établir qu'elle appartenait à un nouveau genre nommé *Cuisitherium* (Sudre et al. 1983 : 351). *C. lydekkeri* était alors reconnu dans plusieurs gisements de la Formation des sables à Unios et Térédines : Cuis, Monthelon, Mancy, Grauves, Saint-Agnan, ainsi qu'au mas de Gimel en Languedoc. Ces

sites, présumés subcontemporains, sont attribués à l'Yprésien supérieur (MP10). Bien qu'ayant également été signalée à Prémontre (Lecomte 1994) nous ne connaissons aucun élément permettant d'assurer que l'espèce est représentée dans cette localité. La présence de *Cuisitherium* dans le gisement plus ancien d'Avenay (*Cuisitherium* sp. Sudre et al. 1983 : 356) témoignait de la différenciation précoce de ce rameau (Avenay, MP8/9 ; Schmidt-Kittler 1987 ; Lecomte 1994).

D'après ces données, notre connaissance de *C. lydekkeri* se limitait, tous spécimens confondus, au type de l'espèce, à deux fragments de mandibule et à une dizaine de molaires isolées (Sudre et al. 1983). Même si ce matériel conduisait à reconnaître en *Cuisitherium* le plus ancien « euartiodactyle » (Stehlin 1910) du Paléogène d'Europe les relations phylogénétiques du genre restaient incertaines.

La découverte par l'un de nous (G. L.) d'un maxillaire de *C. lydekkeri* avec la série PM2-M3 sur le site de Monthelon complète utilement notre connaissance du genre *Cuisitherium* et permet de répondre à certaines interrogations concernant ses relations et sa position systématique. Il est établi que *C. lydekkeri* est probablement apparenté à *Lophiobunodon minervoisensis* Depéret, 1908 de

l'Éocène moyen élevé (MP15). Nous avons là un des rares exemples où l'on peut proposer une filiation entre un genre de l'Éocène inférieur et une forme beaucoup plus récente dont les affinités étaient problématiques ; un exemple également montrant la transition entre un modèle d'artiodactyle primitif à molaires plutôt bunodontes et une forme à molaires séléinolophodontes. Cette étude qui prolonge le travail consacré à l'« haplobunodontidé » *Hallebune* Erfurt & Sudre, 1995 confirme l'endémisme évolutif des faunes d'Europe à partir de l'Éocène inférieur.

MÉTHODES

Les mensurations des dents, longueur L, largeur l, sont en mm. L'accent est mis sur l'importance des plans dentaires suivant la terminologie établie par Stehlin (1910) à partir des molaires supérieures des artiodactyles primitifs ; les termes d'« hypoco-nifère » et d'« euartiodactyle », définis par cet auteur, indiquent les différentes voies suivant lesquelles ont évolué les molaires supérieures de ces animaux dans le but d'accroître la surface de mastication (Hunter & Jernvall 1995). Le modèle primitif dont il sera question correspond au plan tribosphénique dans la disposition des tubercules observée chez *Diacodexis*, genre considéré comme étant à l'origine de plusieurs groupes d'artiodactyles apparus à l'Éocène moyen tant en Europe qu'en Amérique du Nord (Gazin 1955 ; Sudre *et al.* 1983 ; Erfurt & Sudre 1995). Les termes de bunodonte et séléinolophodonte qui caractérisent la morphologie des tubercules, sont compris dans leur sens classique ; la bunodontie se réfère à des animaux de type omnivore ou frugivore. La bunoséléinolophodontie (Dacrytheriidae) correspond à un grade adaptatif préfigurant la séléinolophodontie ; cette séléinolophodontie, caractérisée par la développement de crêtes allongées sur les tubercules, s'applique à des animaux plus franchement folivores ou se nourrissant de denrées de nature plus fibreuse (Janis 1990, 1993 ; Collinson & Hooker 1991a). Ces critères se révèlent d'une grande importance dans l'analyse de la radiation des ongulés éocènes (Jernvall *et al.* 1996).

Sur le plan systématique nous suivons ici les conclusions de Gentry & Hooker qui élargissent le contenu de la famille des Choeropotamidae Owen, 1842 à plusieurs genres autochtones antérieurement inclus dans la famille des Haplobunodontidae Sudre, 1978 ; les Choeropotamidae sont associés par ces auteurs aux Cebochoeridae dans le clade des Choeropotamoidea (Gentry & Hooker 1988).

Le cadre chronologique tient compte des dernières mises au point concernant la position relative des gisements continentaux à mammifères de l'Éocène inférieur et moyen notamment des synthèses élaborées lors des colloques de Mayence (Schmidt-Kittler 1987) et de Biochrom'97, ainsi que d'un récent travail consacré à l'étude des rongeurs (Escarguel 1998).

ABRÉVIATIONS

Al	Sables à Unios et Térédines (anciennes récoltes) ;
AV	Avenay ;
CUIS	Cuis ;
GR	Grauves ;
M, m	molaire ;
MA	Mancy ;
MGL	Mas de Gimel ;
MT	Monthelon ;
NAP	Naples ;
PM, pm	prémolaire ;
STA	Saint-Agnan.

La plupart des spécimens des gisements du Bassin de Paris sont déposés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle ; le maxillaire CH206 G. L. de Monthelon est déposé dans les collections de l'Association des géologues du Noyonnais à Grisolles ; un moulage de ce maxillaire, la mandibule GR109 de Grauves ainsi que les spécimens du mas de Gimel (MGL) et de Naples (NAP) sont déposés dans les collections de l'Université de Montpellier 2.

SYSTÉMATIQUE

Famille CHOEROPOTAMIDAE Owen, 1842
(*sensu* Gentry & Hooker, 1988).

GENRES RAPPORTÉS. — *Choeropotamus* Cuvier, 1821 ; *Haplobunodon* Deperet, 1908 ; *Massilabune* Tobien, 1980 ; *Anthracobunodon* Heller, 1934 ; *Rhagatherium* Pictet, 1857 ; *Amphirhagatherium* Deperet, 1908 ; *Cuisitherium* Sudre, Russell, Savage & Louis, 1983 ;

Hallebune Erfurt & Sudre, 1995 ; *Lophiobunodon* Deperet, 1908 ; *Parabunodon* Ducrocq & Sen, 1991 ; *Thaumatognathus* Filhol, 1880.

Genre *Cuisitherium* Sudre, Russell,
Savage & Louis, 1983

ESPÈCE-TYPE. — *Protodichobune lydekkeri* Lemoine, 1891.

AUTRE FORME. — *Cuisitherium* sp. (Avenay ; Sudre *et al.* 1983 : 355, fig. 19).

DIAGNOSE. — Animal de la taille du lièvre ; denture probablement complète avec des prémolaires supérieures simples, courtes et jointives ; PM2 étroite avec une ébauche de talon postéro-interne ; PM3 également courte avec un talon réduit ; PM4 triangulaire plutôt transverse avec un protocône caréné à l'avant et des ébauches de plis styloires. Molaires supérieures subrectangulaires, plus larges que longues et de grade « euartioactyle » ; bord lingual légèrement concave. Métaconule postéro-interne bien développé sur M1 et M2, mais moins que le protocône ; lobe postérieur réduit sur M3. Paracône et métacone également développés, arrondis mais faiblement carénés ; pli de la centrocrête généralement absent mais à l'état d'ébauche sur de rares spécimens ; protolophe peu élevé et paraconule réduit situé près du protocône. Cingulum puissant sur le tour de la dent, parfois interrompu au niveau du flanc lingual du protocône. Molaires inférieures à talonide aussi élevé et aussi étendu que le trigonide ; paraconide réduit et accolé au métaconide ; entoconide bien développé situé face à l'hypoconide. Métaconide et entoconide arrondis et redressés. Protoconide et hypoconide avec des crêtes ébauchées, courtes, basses et inclinées vers le plan axial de la dent. Posthypocristide prononcée en relation avec un fort postcingulide. Sur m3, l'hypoconulide forme un troisième lobe étendu mais étroit.

Cuisitherium lydekkeri (Lemoine, 1891)
(Figs 1 ; 2)

Protodichobune lydekkeri Lemoine, 1891 : 287, fig. 133.

Cuisitherium lydekkeri (Lemoine, 1891) Sudre *et al.* 1983 : fig. 17A-C.

La liste des références sous lesquelles ont été mentionnés des restes de *C. lydekkeri* est donnée dans Sudre *et al.* 1983 : 352.

HOLOTYPE. — Mandibule avec m1, m2 et m3 (m3 avec talonide cassé), Al 5236, coll. MNHN, Paris ; Lemoine 1891 : pl. III, fig. 133 ; Sudre *et al.* 1983 : 354, fig. 18A.

LOCALITÉ-TYPE. — Formation des sables à Unios et Térédines.

AUTRES LOCALITÉS. — Monthelon, Grauves, Mancy, Cuis, Saint-Agnan, Mas de Gimel et Naples, Ulldemolins.

DIMENSIONS (mm). — m1 : 5,3 × 3,7 ; m2 : 5,9 × 4,7 ; m3 : 7,3 × 4,0 ; Sudre *et al.* 1983 : 354, fig. 18A.

DIAGNOSE. — Celle du genre.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ ET DIMENSIONS (mm). —

Formation des sables à Unios et Térédines. Anciennes récoltes : Al 5235, fragment de mandibule avec m2-m3 : m2, 6 × 4,2 ; m3, 7 × 4,5 (Teilhard 1916-1921 : pl. 3, fig. 22) ; Al 5244, M1 (M2), 5 × 5,6 (Teilhard 1916-1921 : pl. 3, fig. 7).

Monthelon. France, Marne, MT 6-L : fragment de mandibule gauche avec l'alvéole de pm4, m1 et m2 et les alvéoles de m/3 ; m1, 5,4 × 3,5 ; m2, 5,8 × 4,0 ; CH 206 L.G., maxillaire gauche avec PM2-M3 (Fig. 2) ; L PM2-M3 : 27,7 ; PM2, 3,9 × 2,5 ; PM3, 4,5 × 3,6 ; PM4, 3,7 × 4,8 ; M1, 4,6 × 5,2 ; M2, 5,2 × 6,7 ; M3, 5,3 × 6,5.

Mancy. France, Marne, MA 43-L, m3 inférieure, 7,2 × 4,9.

Cuis. France, Marne, Cuis I D.E., M2, 5,5 × 6,1 (Sudre *et al.* 1983 : fig. 17C) ; Cuis L 13 c, M1 (ou M2), 4,8 × 5,3 (Sudre *et al.* 1983 : fig. 17D).

Saint-Agnan. France, Marne, STA 560L, M1, 4,0 × 5,0 ; STA 577 L, m1 (m2), 5,0 × 3,8 ; STA 561 L, m1 (m2), 5,0 × 3,5 ; STA 565 L, m3, 5,0 × 3,1 (Sudre *et al.* 1983 : fig. 17E).

Grauves. France, Marne, GR 162-L, m3, 6,5 × 3,9 ; GR 139-L, DP4 ; GR 10230, m1 (m2), 4,6 × 3,1 ; GR 158-L, m2, 5,4 × 4,3 ; m3, 6,8 × 4,1 ; mandibule avec m1-m2, m1, 5,0 × 3,8, m2, 5,7 × 4,3 ; GR 128, molaire supérieure cassée ; GR L 119, M2, 5,4 × 6,9 ; GR 7464, M1, 4,8 × 6,2 ; GR 142-L, DP4, 4,2 × 4,0 ; GR 7495, M2, 5,5 × 6,7 ; GR-109 mandibule inférieure gauche avec m1-m3 ; (coll. Univ. Montpellier 2) ; Sudre *et al.* 1983 : 354, fig. 18C.

Mas de Gimel. France, Hérault, MGL 3, M1, 4,8 × 4,3 (Sudre *et al.* 1983 : fig. 17A) ; MGL 28, M2, 5,0 × 5,5 (Sudre *et al.* 1983 : fig. 17B) ; MGL 84, M3, 5,3 × 5,9.

Naples. France, Hérault, NAP 82, M1, 4,7 × 6,2 ; NAP 76, m3, 7 × 3,5 ; NAP 77, m2, 5 × 3,5 ; NAP 85, pm4, 4,4 × 2.

REMARQUE

Quelques dents inédites des collections du musée Miguel Crusafont de Sabadell attestent la présence d'un *Cuisitherium* à Ulldemolins (bassin de l'Èbre, Espagne). La faune de cette localité rapprochée du niveau MP10 (Antunes *et al.* 1997 : 347) est en cours d'étude (Moya-Solà *in verbis*).

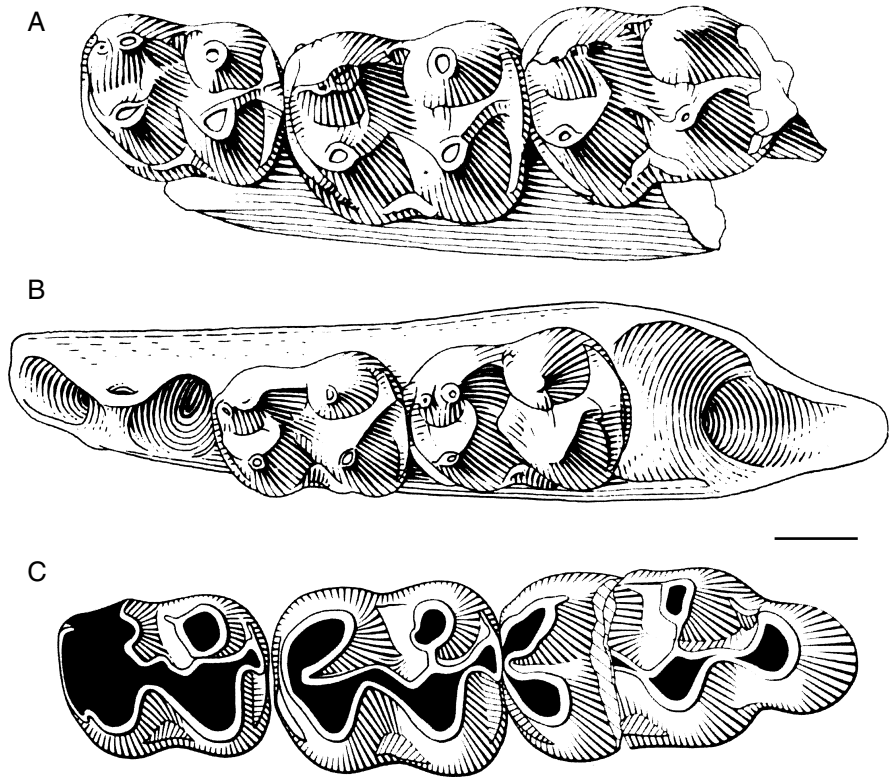


FIG. 1. — *Cuisitherium lydekkeri* (Lemoine, 1891) ; **A**, fragment de mandibule gauche avec m1-m3 (hypoconulide de m3 cassé), AL 5236, holotype de l'espèce, coll. MNHN, Paris, formation des sables à Unios et Térédines ; **B**, fragment de mandibule gauche avec m1-m2, MT 9-L, coll. MNHN, Paris, Monthelon ; **C**, fragment de mandibule gauche avec m1-m3, GR 109, coll. Université de Montpellier 2, Grauves. Echelle : 2 mm.

DESCRIPTION DE LA DENTURE

La PM2 est courte, comprimée transversalement, et plus large à l'arrière qu'à l'avant. Le tubercule principal est légèrement caréné antéro-postérieurement alors qu'un faible bourrelet postéro-interne préfigure un petit talon. PM3, triangulaire, a deux tubercules : le tubercule labial, prédominant et à paroi externe très redressée, présente une carène se recourbant à l'avant pour former un repli labial ; le protocône conique et de petite taille, est à l'origine d'une faible préprotocrête ; un léger postcingulum borde la dent. PM4, à peine plus grande que PM3, est moins développée antéro-postérieurement. Les carènes du tubercule externe, symétriques, sont rebroussees dans les angles antéro- et postéro-externes, déterminant l'ébauche de replis stylaires. Le pro-

tocône est plus fort que sur PM3 et mieux caréné surtout à l'avant. De courts pré- et post-cingulum bordent la dent.

À propos des molaires, on soulignera la grande différence de taille entre M1 et M2, M3 étant à peine plus petite que M2. Sur ces dents, le paracône et le métacône sont arrondis, également développés, mais faiblement carénés et bordés labialement par un puissant cingulum. Le protocône est situé en avant et le paraconule, contigu, est réduit ; le protolophe est peu étendu. L'importance du métaconule décroît depuis M1 jusqu'à M3, cette dent ayant un lobe postérieur réduit. Les crêtes du métaconule sont peu exprimées, la crête prémétaconule étant seulement ébauchée sur M2. Cette liste de caractères s'applique à quelques nuances près à l'ensemble du

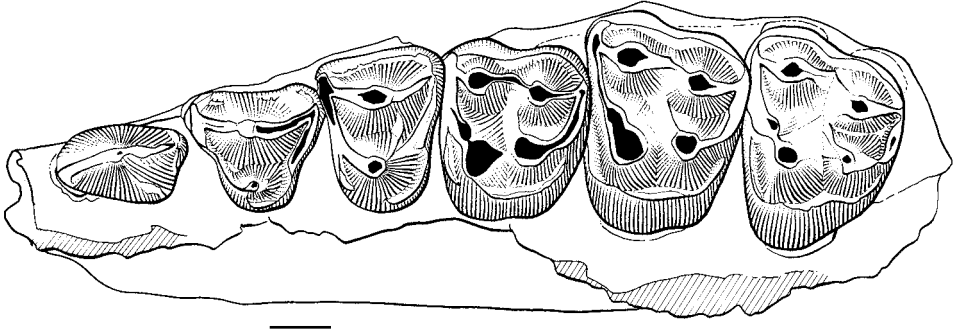


FIG. 2. — *Cuisitherium lydekkeri* (Lemoine, 1891), maxillaire supérieur avec PM2-M3, CH 206 LG, coll. de l'Association des géologues du Noyonnais (Grisolles), Monthelon, moulage déposé dans les collections de l'Université de Montpellier 2, vue occlusale. Échelle : 2 mm.

matériel attribué à *C. lydekkeri*. Le pli de la centrocrête est généralement absent sur les molaires de *C. lydekkeri*, mais une ébauche de pli a pu être observée sur la M3 GR 7494 de Grauves ou la M3 MGL 64 du mas de Gimel, ce pli étant alors en contact avec le cingulum externe.

La seule prémolaire inférieure attribuable à *C. lydekkeri* est la pm4 NAP 85 de Naples (même niveau que celui du mas de Gimel). Cette dent allongée se caractérise par un état de molarisation avancé ; le protoconide légèrement en retrait par rapport au milieu de la dent, est fortement caréné et peu individualisé ; son flanc labial est planéiforme et subvertical. En vis-à-vis, se trouve un métaconide bien développé, arrondi, mais isolé. La carène antérieure du protoconide rejoint, après une brutale angulation, un paraconide puissant, situé en position très linguale. La carène postérieure s'incurve à l'arrière de la dent pour former un relief limitant un bassin presque fermé.

Les molaires inférieures de *C. lydekkeri* ont un talonide aussi étendu et de même hauteur que le talonide ; le paraconide est plus ou moins séparé du métaconide, les deux étant coniques et verticaux. Le protoconide est par contre incliné vers le plan axial de la dent avec un flanc labial très convexe (Gentry & Hooker 1988 : figs 4 ; 9) ; sur le talonide, l'entoconide est arrondi, bien développé, situé face à l'hypoconide, entre les branches, à peu près symétriques de l'hypoconi-

de, la crête oblique et la posthypocristide, cette dernière se rebroussant à son extrémité vers un cingulum postérieur épais mais non cuspidé.

Genre *Cuisitherium* sp. (Fig. 3)

Cuisitherium sp. Sudre *et al.*, 1983 : 355.
Cuisitherium sp. Biochrom'97 : 783.

LOCALITÉ. — Avenay (MP8/9 ; Schmidt-Kittler ed. 1987 ; Lecomte 1994).

MATÉRIEL ATTRIBUÉ. — m3 inférieure, AV 15585, coll. MNHN, Paris ; Sudre *et al.* 1983 : 355, fig. 19.

REMARQUE

Cette dent témoigne de la présence de *Cuisitherium* dans les niveaux plus anciens que les différents gisements de la Formation des sables à Unios et Térédines. La position relative de ces localités a été récemment précisée d'après l'étude des lignées de rongeurs. Avec le niveau d'Avenay s'éteint le genre *Sparnacomy*s Hartenberger, 1971 alors qu'avec le niveau des sables à Unios et Térédines apparaissent les lignées de *Massillamys* Tobien, 1954 et d'*Hartenbergeromys* Escarguel, 1998 (Escarguel 1998).

La m3 AV 15585 diffère de celle de *C. lydekkeri* par un entoconide un peu moins développé et plus aigu, et la présence d'un ectostylide très réduit. Les relations de l'hypoconulide, puissant et monocuspide, avec l'hypoconide rappellent par contre ce que l'on connaît chez *Diacodexis* Cope,

1881. La crête qui se détache lingualemment de ce tubercule est pourvue de petites boursouflures. L'importance moindre et l'acuité de l'entoconide sont des signes témoignant de la condition primitive de cette forme.

COMPARAISONS ET POSITION SYSTÉMATIQUE DE *CUISITHERIUM*

Cuisitherium est plus dérivé que ses contemporains *Diacodexis* Cope, 1881 et les formes directement apparentées à *Diacodexis*, telles que les Dichobunidae *Protodichobune* Lemoine, 1878 et *Aumelasia* Sudre, 1980. Ses molaires supérieures quadrangulaires avec un métaconule postéro-lingual et des ébauches de lophes correspondent au grade « euartiodactyle » de Stehlin (1910). Cet état confère à *Cuisitherium* le rôle de plus ancien « euartiodactyle » connu dans l'Éocène inférieur d'Europe. Cette situation nous avait amenés à envisager l'hypothèse que *Cuisitherium* pouvait être rapproché de la souche de formes de ce type connues à l'Éocène moyen privilégiant les Dacrytheriidae (à denture bunosélénodonte). Ultérieurement Gentry & Hooker (1988 : 948, figs 9-4) ont considéré que les caractères des molaires inférieures de *C. lydekkeri* (présence d'un paraconide très antérieur et bien disjoint du métaconide et protoconide à paroi très oblique) évoquaient les Choeropotamidae, cette famille incluant pour ces auteurs les genres rapportés jusqu'alors aux Haplobunodontidae (Erfurt & Sudre 1995). Dans ce contexte ces Choeropotamidae *s.l.* qui comprennent la plupart des « euartiodactyles » du début de l'Éocène moyen, constituent un groupe paraphylétique (Gentry & Hooker 1988 ; Erfurt & Sudre 1995). Ces alternatives concernant la position systématique et les relations de *Cuisitherium* doivent être rediscutées à la faveur de la description des nouveaux spécimens de *C. lydekkeri* et d'un réexamen de certains « haplobunodontidés ». Les comparaisons, étendues à un large spectre de formes primitives autochtones et allochtones témoignent de l'importance des grades adaptatifs dans l'évolution de ces artiodactyles primitifs.

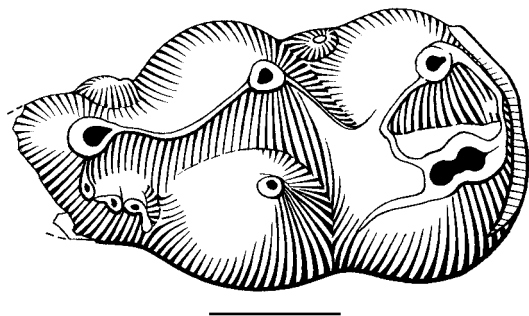


FIG. 3. — *Cuisitherium* sp., m3 inférieure gauche, AV 15585, coll. MNHN, Paris, Avenay. Échelle : 2 mm.

COMPARAISONS

Avec Diacodexis et certains Dichobunidae primitifs
Le contour des molaires de *C. lydekkeri*, la position et l'importance relative des tubercules, le faible développement des crêtes, sont significatifs du cachet primitif de cet animal. La forme encore relativement triangulaire de la M1, avec un lobe postérieur plus réduit que le lobe antérieur et l'ébauche de crête prémétaconule, suggère que l'origine du genre est à rechercher auprès d'une forme se rapprochant d'un modèle voisin de *Diacodexis*.

Les prémolaires supérieures de *C. lydekkeri* sont simples et rappellent celles des *Diacodexis* notamment *D. cf. varleti* Sudre, Russell, Savage & Louis, 1983 de Prémontré (Sudre & Erfurt 1996 : pl. 1, fig. 1). Comme chez cette espèce, la PM4 de *C. lydekkeri* est plus large que longue, mais le protocône est plus fort, le protolophe mieux individualisé et il n'y a pas de constriction médiane. Ces remarques s'appliquent à PM3, également courte, la PM3 de *C. lydekkeri* différant de celle du *D. cf. varleti* par un tubercule externe bien caréné et un ectolophe plus plat. La PM4 de *C. lydekkeri* ressemble également à celle du *D. secans* (Cope, 1881) du Wasatchien d'Amérique du Nord mais la PM3 de cette espèce est plus allongée (Krishtalka & Stucky 1985 : 438, fig. 3D). Chez *Diacodexis pakistanensis* Thewissen, Russell, Gingerich & Hussain, 1983 de l'Éocène inférieur du Pakistan, PM3 et PM4 sont également plus allongées que celles de *C. lydekkeri* (Thewissen *et al.* 1983 : 156, fig. 1).

Les molaires inférieures de *C. lydekkeri*, bien qu'ayant conservé un paraconide, sont plus dérivées que celles des *Diacodexis*, notamment au niveau du talonide qui est presque aussi haut que le trigonide et qui présente un entoconide puissant et étendu vers l'avant. Comme chez *Diacodexis*, la posthypocristide s'étend vers un puissant cingulum distal mais il n'y a pas d'hypoconulide. L'occlusion des dents montre que le développement vers l'avant de l'entoconide de la molaire inférieure est en relation avec le déplacement vers l'arrière du métaconule de la molaire supérieure antagoniste.

Les molaires de *C. lydekkeri* rappellent également celles des Homacodontidae primitifs du Bridger comme *Hexacodus pelodes* Gazin, 1952 (Gazin 1962 : 14, fig. 1) par leur fort développement transverse, par la bunodontie des tubercules et la présence de forts cingulums. Les molaires d'*H. pelodes* ont un paraconule plus fort, une crête prémétaconule dirigée vers la paroi du métacône et sont de type « hypoconifère ». Les molaires de *C. lydekkeri* sont plus lophodontes que celles d'*Hexacodus* par l'effacement du paraconule et l'orientation de la crête prémétaconule vers le pli de la centrocrête. Les molaires inférieures de *C. lydekkeri* sont également différentes de celles d'*H. pelodes* avec un talonide plus étendu, un entoconide plus développé et une posthypocristide courte dirigée vers l'arrière.

Ces comparaisons permettent d'envisager que *Cuisitherium* a divergé d'une forme proche de *Diacodexis* antérieurement au niveau d'Avenay. Le *Cuisitherium* sp. d'Avenay, le plus ancien représentant du genre, est encore imparfaitement documenté. Il serait intéressant de connaître la morphologie des molaires de cette forme, le développement du métaconule et le degré de réalisation du plan « euartiodactyle » pouvant éventuellement nous renseigner sur l'époque de divergence de la lignée. Les *Diacodexis* connus dans les gisements européens plus anciens qu'Avenay sont des formes de très petite taille chez lesquelles il n'est pas possible de déceler une tendance vers le l'« euartiodactylie (Estravis & Russell 1989 ; Smith *et al.* 1996).

Avec les Dacrytheriidae

Le plus ancien Dacrytheriidae est peut-être le ?*Catodontherium argentonicum* Stehlin, 1910 d'Argenton (MP11) mais les relations de cette espèce au sein de la famille n'ont jamais été clairement établies. Les singularités de cette forme mal connue, telles que le cachet relativement bunodonte des tubercules, le fort développement du pli de la centrocrête et la biconcavité de l'ectolophe (Stehlin 1910 : 926, fig. 164) semblent exclure toute relation avec *C. lydekkeri*.

Les Dacrytheriidae classiques sont connus dans des niveaux plus récents qu'Argenton : *Catodontherium* Deperet, 1908 (MP13-MP16), *Leptotheridium* Stehlin, 1910 (MP13-MP17), *Dacrytherium* Filhol, 1876 (MP14-MP20), *Tapirulus* Gervais, 1850 (MP13-MP21). Parmi ces genres, *Tapirulus* est le seul supportant une comparaison avec *C. lydekkeri*.

Tapirulus a été qualifié de type aberrant pour un artiodactyle en raison du caractère lophodonte de sa denture (Stehlin 1910 ; Gentry & Hooker 1988). Cette particularité ne s'applique pas véritablement à la plus ancienne et la plus mal connue des espèces de *Tapirulus*, *T. majori* Stehlin, 1910 d'Egerkingen, de Bouxwiller et du mas de Gentil (MP13 ; Stehlin 1910 ; Sudre 1978). Comme en témoignent les confusions liées à l'identification de *Cuisitherium* dans les gisements yprésiens (voir synonymie in Sudre *et al.* 1983 : 352), les molaires supérieures de *T. majori* et *C. lydekkeri* partagent quelques similitudes : paracône et métacône arrondis et légèrement carénés mais sans pli de la centrocrête et lophes peu élevés à l'inverse de ce qui est connu chez les espèces plus dérivées de *Tapirulus*. Sur la base de ces critères on peut envisager que *T. majori* et *C. lydekkeri* ne sont peut-être pas très éloignés d'un modèle d'où auraient pu dériver, au début de l'Éocène moyen, d'autres Dacrytheriidae. Cet argument avait été privilégié pour considérer *Cuisitherium* comme un possible ascendant des Dacrytheriidae (Sudre *et al.* 1983).

Les molaires supérieures de *T. majori* diffèrent toutefois de celles de *C. lydekkeri* par leur forme quadrangulaire, des tubercules élevés, un lobe

TABLEAU 1. — Principaux caractères de la denture chez les Choeropotamidae *Hallebune*, *Cuisitherium*, *Rhagatherium* et *Lophiobunodon*.

Espèces	<i>Hallebune</i>	<i>Rhagatherium</i>	<i>Cuisitherium</i>	<i>Lophiobunodon</i>
Denture supérieure				
prémolaires	allongées	allongées	courtes	courtes
PM3/	molarisée	molarisée	simple	simple
PM4/	molarisée	molarisée	simple	simple
Molaires supérieures				
rapport taille M2/-M1/	fort	fort	fort	fort
forme	triangulaire	quadrangulaire	triangulaire	quadrangulaire
développement transverse	faible	faible	fort	fort
para/métacône	bunodontes	carénés	bunodontes	carénés
pli centrocrête	non	oui	non	oui
mésostyle	non	saillant sur le bord labial	non	non saillant
paraconule	fort	fort	plutôt faible	plutôt faible
métaconule	peu développé	développé	peu développé	développé
crête postmétaconule	faible	forte	forte	forte
cing. lingual	discontinu	discontinu	continu	discontinu
cing. labial	fort	présent	fort	fort, continu
Molaires inférieures				
paraconide	présent	présent	présent	présent
métaconide	très lingual	très lingual	arrondi	arrondi
entoconide	distal, faible	distal, faible	fort	fort
posthypoconulide	transverse	transverse	distale et basse	distale et basse
posthyoconulide	présente	présente	absente	absente
postprotocristide	élevée	élevée	basse	basse
crête oblique	faible	peu marquée	présente	présente
postcingulum	fort	fort	fort	fort

postérieur développé, un métacône à muraille externe plus plane, un paraconule réduit et la présence d'une crête post-métaconule. Élévation des tubercules et développement des lophes correspondent aux tendances évolutives qui se sont manifestées dans la lignée du *Tapirulus* jusqu'à l'acquisition, chez les formes tardives, de molaires bilophodontes. Chez celles-ci, le pli de la centrocrête, faible, ne déborde pas le bord labial de la dent à l'inverse de ce qui est connu chez les autres Dacrytheriidae. Nous ignorons quelle était la morphologie des prémolaires de *T. majori* et ne savons pas si elles étaient aussi courtes que celles de *C. lydekkeri*. Chez l'espèce *T. perrierensis* Sudre, 1978 du niveau MP17, les PM2 et PM3 sont plus allongées que celles de *C. lydekkeri* (Sudre 1978 : pl. 12, fig. 1). Les molaires inférieures de *T. majori* (cf. Ef 919, Stehlin 1910 : pl. 19, fig. 30) sont différentes de celles de *Cuisitherium* par leur protoconide plus redressé,

une postcristide plus prononcée et plus élevée ainsi que par le développement d'un épais cingulum distal surélevé (hypoconulide ?), autant de caractères constituant des apomorphies du *Tapirulus* (Stehlin 1910 : pl. 19, fig. 24).

Il découle de ces comparaisons qu'une proche parenté entre *Cuisitherium* et *Tapirulus* ne peut être envisagée en l'absence de morphotype intermédiaire dans les niveaux anciens de l'Éocène moyen. Ces niveaux sont documentés par les faunes du Geiseltal et de Messel qui comprennent uniquement des Dichobunidae et des Choeropotamidae (Heller 1934 ; Franzen & Krumbiegel 1980 ; Tobien 1980 ; Erfurt 1988 ; Erfurt & Haubold 1989).

Avec les Choeropotamidae (sensu Gentry & Hooker 1988) (Tableau 1)

Le contenu de la famille des Choeropotamidae réservé classiquement au genre *Choeropotamus*

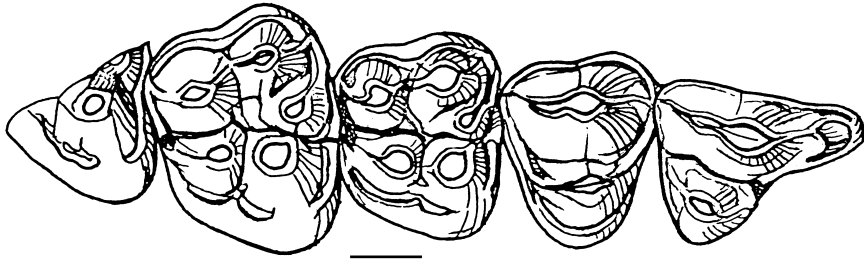


FIG. 4. — *Hallebune krumbiegeli* Erfurt & Sudre, 1995, maxillaire supérieur droit avec la série PM3-M3 (cassée), Ce IV-3925, holotype, collections du Geiseltal Museum, Halle, niveau obereMittelkohle du Geiseltal. Échelle : 2 mm.

Cuvier, 1821 s'est trouvé considérablement élargi après l'analyse de Gentry & Hooker (1988), ces auteurs incluant désormais dans cette famille les genres auparavant associés dans la famille des Haplobunodontidae Sudre, 1978 (*cf. ante*).

Choeropotamus qui apparaît au début de l'Éocène supérieur (MP16) dérive probablement d'une forme proche de l'« haplobunodontidé » *Haplobunodon* (Stehlin 1908). *Haplobunodon* et les autres genres associés forment un groupe strictement européen (Sudre 1978) son extension la plus orientale étant la Turquie (*Parabunodon* Ducrocq & Sen, 1992). Les relations de certains genres du groupe avec des souches autochtones plus anciennes les situent non pas au voisinage des Anthracotheriidae asiatiques (McKenna & Bell 1997) mais au même rang que les Dichobunidae ou les Cebochoeridae. Cebochoeridae et Choeropotamidae sont associés par Gentry & Hooker (1988) dans le clade des Choeropotamoidea.

Deux genres monospécifiques de ce groupe peuvent être comparés à *Cuisitherium* : *Hallebune* avec l'espèce *H. krumbiegeli* Erfurt & Sudre, 1995 des niveaux de Cecilie IV du Geiseltal (MP13) et *Lophiobunodon* avec l'espèce *L. minervoensis* Deperet, 1908 de La Livinière (MP15). Les relations des genres *Anthracobunodon* et *Masillabune* doivent être recherchées auprès de dichobunidés autochtones plus anciens proches de *Protodichobune* ou *Aumelasia* (Erfurt & Sudre 1995).

Hallebune krumbiegeli (Fig. 4) a des molaires supérieures qui partagent quelques points communs avec celles de *C. lydekkeri* : forme relativement tri-

angulaire avec un lobe postérieur plus étroit que le lobe antérieur, tubercules arrondis, présence d'une crête prémétaconule, pli de la centrocrête absent et cingulum très forts. *Hallebune* se singularise par des tubercules plus bunodontes, un paraconule bien détaché du protocône, une M3 pincée avec un lobe postérieur réduit et surtout une PM3 plus allongée et des PM3-PM4 molariformes. Les molaires inférieures de ces deux genres sont très différentes, celles d'*Hallebune* montrant un entoconide distal et moins développé, ainsi qu'une posthypocristide transverse supportant un posthypoconide. En raison de ces particularités il n'est pas possible d'établir une parenté entre *Hallebune* et *Cuisitherium*, bien que ces genres aient pu partager une origine voisine. Nous avons envisagé qu'*Hallebune* et *Rhagatherium* dériveraient d'une souche voisine de *Diacodexis* avec comme postulat l'acquisition probablement rapide de molaires dilambdodontes chez *Rhagatherium* (Erfurt 1995 ; Erfurt & Sudre 1995).

Lophiobunodon est proche de *Rhagatherium* par la morphologie de ses molaires supérieures, la distinction pouvant être source de confusions (Stehlin 1908 ; Richard 1942). *Lophiobunodon* inclut seulement l'espèce *L. minervoensis* Deperet, 1908 de La Livinière (MP15). La forme de Lissieu nommée *L. rhodanicum* Deperet, 1908 définie d'après un unique fragment de maxillaire avec M2/-M3/ (FSL 2627, F. Sc. Lyon), jamais encore décrit ni figuré, est identique au *R. kowalevskyi* Stehlin, 1908 d'Egerkingen Huppersand et faciès aberrant. *L. minervoensis* diffère de *R. kowalevskyi* par des molaires à paraconule réduit, à styles moins développés, à cingulum labial conti-

nu et surtout, par des prémolaires PM3-PM4 simples et non molariformes. Les caractères des molaires de *R. kowalevskyi*, paraconule fort, styles développés et cingulums interrompus sur les flancs des tubercules s'appliquent aux dents supérieures du « *L.* » *rhodanicum* de Lissieu (Fig. 5). Les prémolaires supérieures et les molaires inférieures de *L. minervoensis*, très différentes de celles de *R. kowalevskyi* (cf. Erfurt & Sudre 1995), sont inconnues pour la forme de Lissieu.

L'espèce *L. minervoensis* repose sur un avant crâne portant la série PM1-M3 et un fragment de mandibule portant la partie distale de dp3 et la série dp4-m2 (FSL 3017 et FSL 3016, Faculté des Sciences de Lyon). Plutôt que la mandibule actuellement inventoriée comme type de l'espèce, l'avant crâne FSL 3017, dont Richard figura la rangée dentaire (Richard 1942 : figs 1 ; 2) nous paraît constituer l'échantillon le plus approprié pour définir au titre de lectotype ce taxon (Fig. 6).

Les molaires supérieures de *L. minervoensis* (Fig. 6A) diffèrent de celles de *C. lydekkeri* par leurs paracone et métacone carénés, la présence de lophes et la forme en W de l'ectolophe, le pli de la centrocrête (mésostyle) ne dépassant pas le bord labial de la dent. Ces deux espèces partagent quelques traits singuliers, notamment des molaires plus larges que longues, un paraconule réduit et peu disjoint du protocone et de forts cingulums sur les flancs du paracone et du métacone, la M2 étant bien plus grande que M1. Si l'on s'en tient aux seules molaires supérieures, la configuration de l'ectolophe et le développement des styles chez *L. minervoensis* reste un obstacle majeur pour rapprocher cette espèce avec *C. lydekkeri*. Cet obstacle est atténué si l'on considère la morphologie des molaires inférieures de ces formes, celles-ci présentant de grandes similitudes (Fig. 6B). Les ressemblances se traduisent par la présence d'un paraconide, l'importance et la forme arrondie du métaconide et de l'entoconide, le développement et l'orientation des crêtes du protoconide et de l'hypoconide, basses, très inclinées et dirigées vers le plan médian de la dent. Ces caractères singuliers sont privilégiés ici pour considérer que *Cuisitherium* est apparenté à

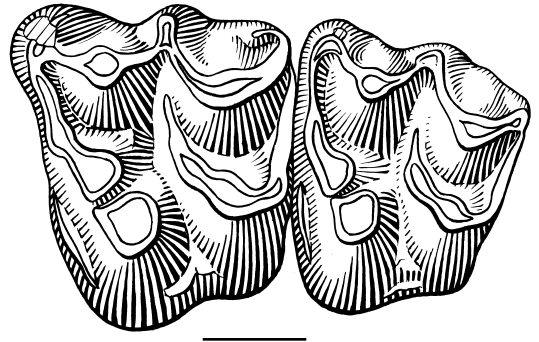


Fig. 5. — *Rhagatherium kowalevskyi* Stehlin, 1908, maxillaire gauche avec M2-M3, FSL 2627, coll. Faculté des Sciences de Lyon, Lissieu, pièce étant à l'origine de la mention du *Lophiobunodon rhodanicum* Deperet, 1908. Échelle : 2 mm.

Lophiobunodon. Les tubercules à peine plus redressés et plus aigus chez *L. minervoensis* sont des signes d'un état plus dérivé pour cette forme qui est beaucoup plus récente que *C. lydekkeri*. Selon les estimations des âges numériques données pour les gisements éocènes, une durée d'environ 10 Ma. séparerait le niveau de Grauves à *C. lydekkeri* (MP10 ; 50 Ma.) du niveau de La Livinière 2 (MP15 ; 40,5 Ma.) à *L. minervoensis* (Escarguel *et al.* 1997).

D'autres traits de la denture semblent conforter une relation entre *Cuisitherium* et *Lophiobunodon*. Les PM2 et PM3 de *L. minervoensis*, à peine plus allongées que celles du *C. lydekkeri*, sont relativement courtes par rapport aux autres formes du groupe et beaucoup plus courtes que celles des Dacrytheriidae de la même époque (Stehlin 1910). Elles présentent un bord moins convexe que celles de *Cuisitherium* mais leur parastyle est puissant et le talon postéro-interne est tuberculé et isolé. Ce talon est très décalé vers l'arrière sur PM2, à peine sur PM3 ; la PM4 de *L. minervoensis* diffère de celle de *C. Lydekkeri* par la robustesse des styles, une préprotocrête plus prononcée et l'élévation de la postprotocrête qui est peu étendue. Les prémolaires inférieures de *C. lydekkeri* et de *L. minervoensis* sont encore inconnues.

Pour conclure, les singularités de *L. minervoensis* sont considérées comme des traits dérivés hérités

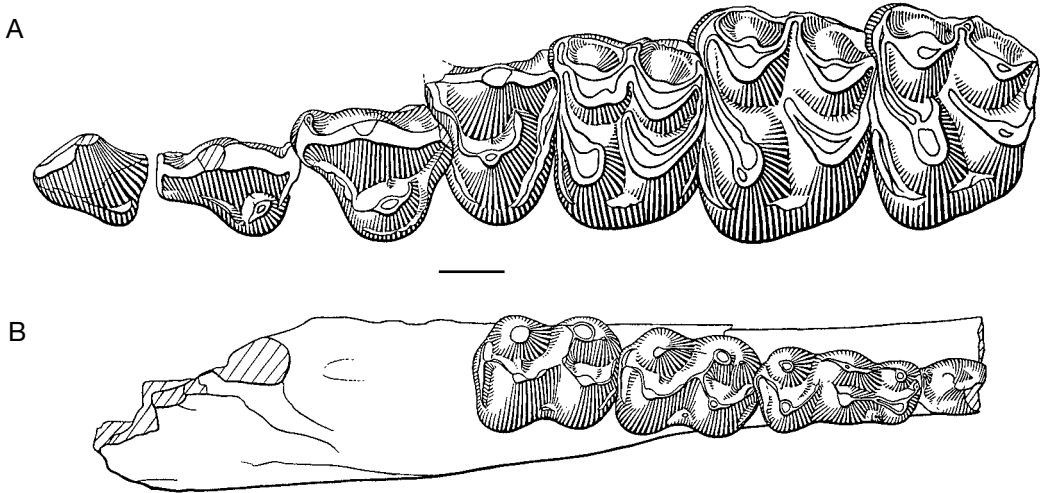


FIG. 6. — *Lophiobunodon minervoensis* Deperet, 1908 ; **A**, maxillaire gauche avec la série PM1-M3, FSL3016, lectotype de l'espèce, coll. Faculté des Sciences de Lyon, La Livinière ; **B**, mandibule droite avec la dp3 (incomplète) et la série dp4-m2, FSL 3017, coll. Fac. Sc. Lyon, La Livinière. Échelle : 2 mm.

d'une souche de type *Cuisitherium*, le laps de temps considérable séparant ces taxons permettant d'envisager une modification de l'ectolophe des molaires supérieures ou celle des prémolaires supérieures qui sont restées très courtes et ont acquis un léger talon interne.

Cette hypothèse conforterait l'idée d'une rapide modification de l'ectolophe des molaires supérieures comme cela a déjà été envisagé chez d'autres genres du groupe dérivant également de *Diacodexis* : *Hallebune krumbiegeli* a gardé des molaires supérieures et inférieures de cachet primitif mais acquis des prémolaires molariformes ; *Rhagatherium kowalevskyi* partage avec *Hallebune krumbiegeli* des molaires inférieures à cachet primitif et des prémolaires molariformes mais ses molaires supérieures se sont modifiées, comme celles de *Lophiobunodon*, dans le sens de la dilambdodontie, le pli de la centrocrête ne débordant pas le bord labial de la dent (Erfurt & Sudre 1995).

Avec les Raoellidae asiatiques

Les Raoellidae de l'Éocène inférieur moyen du Sud-Est asiatique ont des molaires présentant une ébauche de lophodontie. Un parallèle établi entre les Raoellidae et les *Tapirus* d'Europe a conduit

Thewissen *et al.* (1987 : 257) à évoquer de possibles relations entre ce groupe et une forme primitive de *Tapirus* et/ou *Cuisitherium*. Les molaires inférieures de *C. lydekkeri* avec une hypocristide faible et un hypoconulide simple et étroit sur le troisième lobe de m3 sont différentes de celles des Raoellidae. Selon notre opinion, les lointaines ressemblances entre *Tapirus* (et *Cuisitherium*) et les Raoellidae reflètent non pas des relations de parenté, mais des convergences. On ne dispose en effet d'aucun élément montrant que des échanges se sont produits entre l'Europe et l'Asie au cours de l'Éocène inférieur et moyen. Le seul artiodactyle de l'Éocène ancien commun à l'Europe et à l'Asie étant *Diacodexis*, si l'on admet que la forme asiatique *D. pakistanensis* relève bien du même contenu que les *Diacodexis* d'Europe et d'Amérique du Nord (voir à ce propos l'analyse de Gentry & Hooker 1988).

Avec Gobiohyus d'Asie

Dans le cadre de ces comparaisons il y a lieu d'évoquer aussi le genre asiatique *Gobiohyus* défini à partir de l'espèce *G. orientalis* Matthew & Granger, 1925 de l'Éocène supérieur d'Erguil Obo ; cette espèce a été rapprochée soit des Choeropotamidae (Viret 1961) soit des

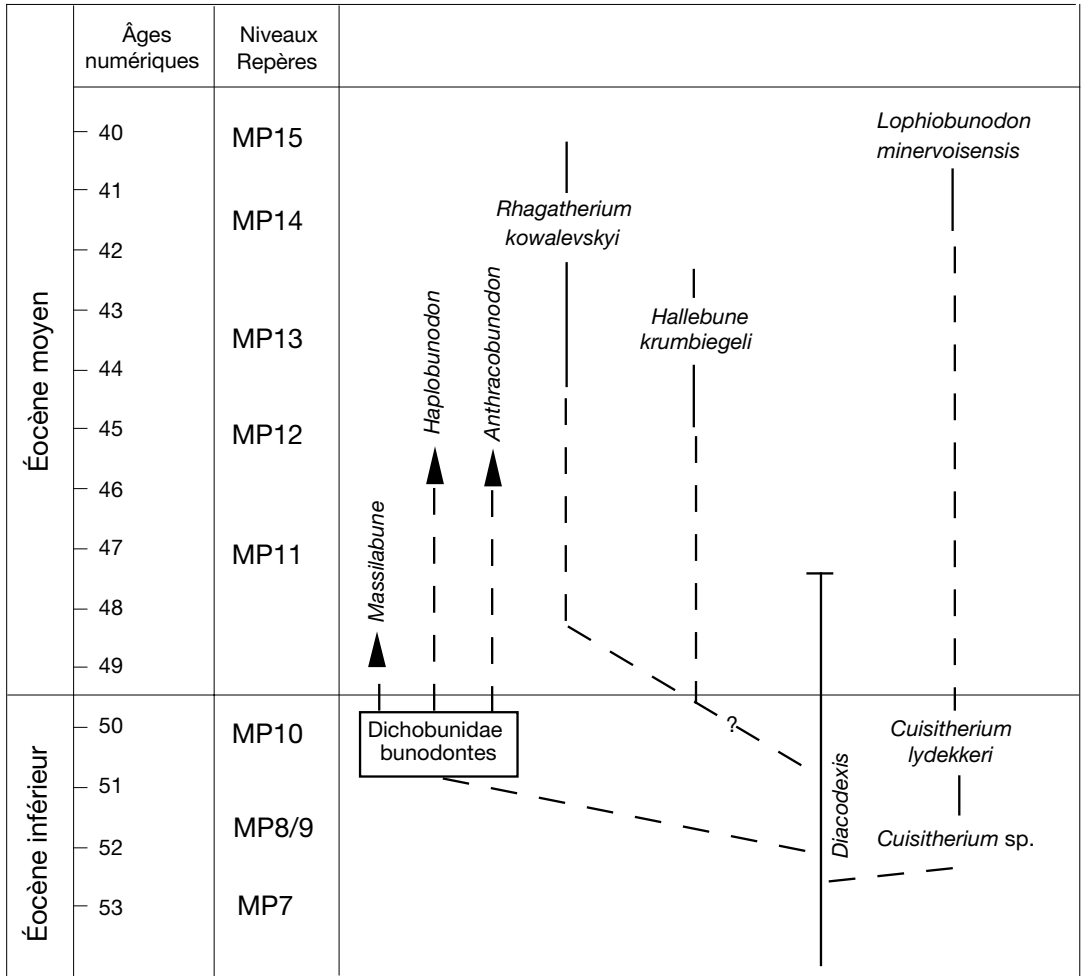


Fig. 7. — Hypothèse phylogénétique concernant les relations de quelques lignées de Choeropotamidae s.l.

Helohyidae ou des Anthracotheridae (Coombes *et al.* 1977a). Les molaires de *G. orientalis* partagent avec celles de *C. lydekkeri* une grande différence de taille, des tubercules bunodontes, des crêtes peu prononcées, un paraconule réduit et un fort cingulum externe. L'espèce asiatique se singularise par une PM2 sans talon interne, une PM3 plus grande et plus allongée et des molaires à parastyle très développé, le cingulum étant atténué sur le flanc du paracone ; ces caractères, joints d'ailleurs à certaines spécialisations de la partie antérieure de la denture, traduisent l'état plus dérivé de ce fossile par rapport à *C. lydekkeri*. Pour ces formes, d'âge

différent et qui proviennent de domaines géographiques distincts, les ressemblances sont probablement le fait de convergences tout comme cela a été évoqué plus haut pour les Raoellidés. Les traits primitifs des molaires supérieures de *Gobiohyus* étant, comme pour *Cuisitherium*, responsables de la position systématique « fluctuante » de ce taxon, rapproché par Gentry & Hooker (1988) de la souche des Anthracotheriidae.

DISCUSSION

D'après les comparaisons qui précèdent, il apparaît que le genre le plus proche de *Cuisitherium*

est *Lophiobunodon*. Les caractères que partagent ces genres (apomorphies des molaires inférieures et plésiomorphies des prémolaires supérieures) sont privilégiés ici pour considérer qu'ils sont apparentés, malgré l'intervalle chronologique important (environ 10 Ma) qui les sépare. Cette relation constitue un des rares exemples (avec celui du Dichobunidae *Aumelasia*) où une lignée de l'Éocène moyen peut être directement enracinée dans une souche d'âge éocène inférieur.

L'analyse des modalités évolutives dans la lignée *Cuisitherium-Lophiobunodon* témoigne de processus indépendants dans l'évolution des dents inférieures et supérieures chez ces animaux ; *Lophiobunodon* et *Cuisitherium* ont conservé des prémolaires courtes et simples ; les molaires inférieures, dérivées dès l'origine, n'ont pratiquement pas changé de morphologie durant l'évolution de la lignée, alors que les molaires supérieures se sont considérablement modifiées au niveau de l'ectoploche. Un exemple similaire est donné par deux autres genres du même groupe, *Hallebune* et *Rhagatherium* (Erfurt 1995). Ces genres ont conservé des molaires inférieures plus primitives que celles de *Cuisitherium* mais acquis des prémolaires molariformes. Par contre ils s'opposent, là encore, par la morphologie des molaires supérieures : celles d'*Hallebune*, de type primitif, ressemblant aux molaires de *C. lydekkeri* ; celles de *R. kowalevskyi*, plus dérivées, ressemblant aux molaires de *L. minervoisiensis* (cf. ante).

Cuisitherium ne peut être rapproché des Dacrytheriidae (contra Sudre et al. 1983), ceux-ci étant plus dérivés pour une série de caractères, comme l'allongement des prémolaires, la présence d'une canine non caniniforme et le cachet sélénodonte de la denture (excepté *Tapirus*).

Les relations de *Cuisitherium* avec *Lophiobunodon* conduisent naturellement à rapporter le genre aux Choeropotamidae (sensu Gentry & Hooker 1988). À cette famille sont rattachés des genres pouvant dériver directement ou indirectement, pour les formes à dents bunodontes (*Anthracobunodon*, *Massilabune*, *Haplobunodon*), d'une souche voisine d'un *Diacodexis*. L'hétérogénéité du contenu de cette famille est liée aux multiples tendances qui se sont manifestées dans l'évolution

des nombreuses lignées génériques : C caniniforme chez *Massilabune* ; perte de pm1 chez certaines espèces d'*Haplobunodon* ou *Taumastognathus* ; molarisation des prémolaires chez *Hallebune*, *Rhagatherium*, *Massilabune*, *Anthracobunodon* ; développement d'un mésostyle sur les molaires d'*Anthracobunodon* et de *Massilabune* ; très puissant paraconule sur les molaires de *Massilabune*, pli prononcé de la centrocrête chez *Rhagatherium* et *Lophiobunodon* ; autant de particularités justifiant la singularité de ce groupe autochtone. Pilgrim (1941) s'était d'ailleurs interrogé sur la place de *Rhagatherium* au sein des anthracotheriides et Pearson (1927) avait souligné des différences entre *Haplobunodon* (mastoidien) et le genre asiatique *Anthracokeryx* (amastoidien). Aucun argument ne permet d'envisager un rapprochement entre ces formes européennes et les Anthracotheriidae. Ainsi se trouvent confortés les résultats de l'analyse de Gentry & Hooker (1988) et le regroupement dans un clade Choeropotamoidea des premières formes européennes autochtones (Choeropotamidae + Cebochoeridae) de grade « euartiodactyle ». Ce groupe européen fait le pendant des Anthracotherioidea nés à la même époque en Asie (Ducrocq 1992, 1994).

L'attribution de *Cuisitherium* aux Choeropotamidae témoigne de la diversité et de l'importance de ce groupe durant la première partie de l'Éocène moyen documentée par les faunes de Messel et du Geiseltal uUK et uMK (Erfurt 1995). D'après la documentation actuellement disponible et suivant le support chronologique en usage, il apparaît qu'au Lutétien ces Choeropotamidae comprennent exclusivement des formes à denture bunodonte (Erfurt & Haubold 1989 ; Erfurt 1995) et que c'est seulement à la fin de cette période que l'on observe chez certains d'entre eux une ébauche de sélénodontie (ou sélé-nolophodontie) : chez *Rhagatherium* du MP13 et chez *Lophiobunodon* plus récent (MP15) en particulier. Cette observation est à mettre en parallèle avec l'apparition, également dans le niveau MP13 des Dacrytheriidae (*Leptotheridium* de la Défense, Sudre et al. 1993 ; *Catodontherium*, *Dacrytherium* de Bouxwiller, Jaeger 1971) dont la denture préfigure celle des sélénodontes qui vont

suivre. Cette sélénodontie reflète sur le plan adaptatif une plus grande efficacité dans les processus de mastication chez des animaux à régime alimentaire varié incluant la folivorie et la consommation de denrées de nature plus fibreuse (Collinson & Hooker 1987, 1991 ; Hunter & Jernvall 1995 ; Jernvall *et al.* 1996). Les modifications du plan dentaire dans plusieurs lignées d'artiodactyles, qui témoignent de l'adaptation à de nouveaux régimes alimentaires, sont à mettre en parallèle avec le changement climatique qui s'est produit à la fin du Lutétien. La brutalité de ce changement climatique (Collinson *et al.* 1981) et ses effets sur l'environnement, auraient pu être responsables de la rapide adaptation de nombreux rameaux autochtones. Il s'agit d'un épisode majeur dans l'histoire des mammifères éocènes puisqu'il est également perçu dans les faunes nord-américaines de la fin du Uinta (Janis 1993, 1995 ; Prothero 1994, 1998 ; Stucky 1998). Sur la base des corrélations actuellement admises, cet événement peut être daté d'à peu près 41-42 Ma (Berggren *et al.* 1995 ; Prothero 1998).

CONCLUSION

La description d'un maxillaire de *Cuisitherium bydekkeri* découvert sur le site de Monthelon a permis de préciser les caractères dentaires de l'espèce ainsi que les relations et le statut systématique du genre *Cuisitherium*.

Bien qu'étant le plus moderne des artiodactyles (de grade « euartiodactyle ») de l'Éocène inférieur, *Cuisitherium* dérive probablement d'une forme voisine d'un *Diacodexis*, la divergence de la lignée étant antérieure au niveau d'Avenay. Ainsi se trouve conforté le rôle souche généralement dévolu à ce genre qui a plus ou moins directement été à l'origine d'autres lignées d'artiodactyles de l'Éocène moyen (Dichobuninae et Choeropotamidae).

Nos comparaisons permettent de formuler l'hypothèse que *Cuisitherium* est directement apparenté au genre monospécifique *Lophiobunodon* connu à ce jour dans les niveaux élevés de l'Éocène moyen (La Livinière, MP15). Cette relation permet de rattacher *Cuisitherium* non pas aux

Dacrytheriidae (*contra* Sudre *et al.* 1983) mais aux Choeropotamidae comme l'avaient envisagé Gentry & Hooker (1988). Cette attribution témoigne de la diversité de ce groupe et de son importance durant la première partie de l'Éocène moyen (Erfurt 1995). Bien qu'étant paraphylétiques, ces Choeropotamidae constituent un groupe autochtone sans relation avec les Anthracotheriidae différenciés à la même époque en Asie (Ducrocq 1992, 1994).

La relation *Cuisitherium-Lophiobunodon*, tout comme l'exemple donné par d'autres lignées de Choeropotamidae, amène à postuler que l'acquisition des molaires supérieures dilambdodontes a pu se réaliser rapidement au cours de l'Éocène moyen sans que cela entraîne d'importantes modifications dans la morphologie des molaires inférieures. Cette observation s'applique peut-être aussi aux Dacrytheriidae, à denture pré-sélénodonte, brutalement apparus dans le niveau MP13, et dont l'origine reste pour l'instant non résolue. On envisage que le changement climatique de la fin du Lutétien et les brutales modifications de l'environnement afférentes ont été responsables de l'apparition de la sélénodontie.

Remerciements

Nous adressons nos remerciements à Mr D. E. Russell qui, par un moulage donné il y a bien longtemps maintenant, nous a permis de reconnaître tout l'intérêt systématique que présentait l'espèce étudiée, S. Moya-Sola et Meike Köhler pour avoir pu consulter le matériel de Ulldemolins, P. D. Gingerich et J. G. M. Thewissen pour leurs remarques, B. Marandat qui a traduit le résumé anglais, ainsi que L. Meslin, dessinatrice, qui a réalisé certaines illustrations.

RÉFÉRENCES

- Antunes M. T., Casanovas M. L., Cuesta M. A., Checa L., Santafé J. V. & Agustí J. 1997. — Eocene mammals from Iberian Peninsula, in Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), Actes du Congrès Biochrom'97, *Mémoires et Travaux E.P.H.E.* 21: 337-352.

- Berggren W. A., Kent D. V., Swisher III C. C. & Aubry M. P. 1995. — A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy, in: Berggren W. A., Kent D. V., Aubry M. P. & Hardenbol J. (eds), Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation, *SEPM, Special Publication* 54: 129-212.
- BiochroM'97 1997. — Synthèses et corrélations, in Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), Actes du Congrès BiochroM'97, *Mémoires et Travaux E.P.H.E.* 21 : 769-805.
- Collinson M. E., Fowler K. & Boulter M. C. 1981. — Floristic changes indicate a cooling climate in the Eocene of southern England. *Nature* 291: 315-317.
- Collinson M. E. & Hooker J. J. 1987. — Vegetational and mammalian faunal changes in the Early Tertiary of Southern England: 259-304, in Friis E. M., Chaloner W. G. & Crane P. R. (eds), *The Origin of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Collinson M. E. & Hooker J. J. 1991a. — Vegetational and mammalian faunal changes in the Early Tertiary of southern England: 259-304, in Friis E. M., Chaloner W. G. et Crane P. R. (eds), *The Origin of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Collinson M. E. & Hooker J. J. 1991b. — Fossil evidence of interactions between plants and plant-eating mammals. *Philosophical Transactions Royal Society of London* 33 (B): 197-208.
- Coombs M. C. & Coombs W. P. 1977a. — Dentition of *Gobiohyus* and a reevaluation of the Helohyidae (Artiodactyla). *Journal of Mammalogy* 58 (3): 291-308.
- Coombs W. P. & Coombs M. C. 1977b. — The origin of Anthracotheres. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 10: 584-599.
- Deperet Ch. 1908. — L'histoire géologique et la phylogénie des Anthracotheridés. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 146 : 158-162.
- Ducrocq S. 1992 non publié. — *Étude biochronologique des bassins continentaux tertiaires du Sud-Est asiatique : contribution des faunes de mammifères*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Ducrocq S. 1994. — Les Anthracothères paléogènes de Thaïlande : Paléogéographie et Phylogénie, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 318 : 549-554.
- Ducrocq S. & Sen S. 1991. — A new Haplobunodontidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Eocene of Turkey. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* H. 1: 12-20.
- Erfurt J. 1988. — *Systematik, Paläoökologie und Stratigraphische Bedeutung der Artiodactyla des Geiseltales*, 131 Seiten, 17 Abd.5 Tab., 19 Taf., Halle/S. Unveröff. Dissertation Martin-Luther-Universität Halle/W, Halle, Deutschland.
- Erfurt J. 1995. — Taxonomie der eozänen Artiodactyla (Mammalia) des Geiseltales mit besonderer Berücksichtigung der Gattung *Rhagatherium*. *Hallesches Jahrbuch* 17 (B): 47- 50.
- Erfurt J. & Haubold H. 1989. — Artiodactyla aus den Eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata* 19 (3) : 131-160.
- Erfurt J. & Sudre J. 1995. — Un Haplobunodontidae nouveau, *Hallebuna krumbiegeli* nov. gen. nov. sp. (Artiodactyla, Mammalia), dans l'Éocène moyen du Geiseltal près Halle (Sachsen-Anhalt, Allemagne). *Palaeovertebrata* 24 (1-2) : 85-99.
- Escarguel G. 1998. — *Les Rongeurs de l'Éocène inférieur et moyen d'Europe : Systématique, Morphométrie, Évolution et Biochronologie des niveaux-repères MP8-9 à MP14*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II (Sciences et Techniques du Languedoc), Montpellier, France, 2 vol., 804 p.
- Escarguel G., Marandat B. & Legendre S. 1997. — Sur l'âge numérique des faunes du Paléogène d'Europe occidentale, en particulier celles de l'Éocène inférieur et moyen, in Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. (eds), Actes du Congrès BiochroM'97, *Mémoires et Travaux E.P.H.E.* 21 : 443-460.
- Estraviv C. & Russell D. E. 1989. — Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla) dans l'Éocène inférieur de Silveirinha (Portugal). *Palaeovertebrata* 19 (1) : 29-44.
- Franzen J. L. & Krumbiegel G. 1980. — *Messelobunodon ceciliensis* n. sp. (Mammalia, Artiodactyla) - ein neuer Dichobunide aus der mitteleozänen Fauna des Geiseltales bei Halle (DDR). *Zeitschrift Geologische Wissenschaften* 8: 1553-1560.
- Gazin C. L. 1955. — A review of the upper Eocene Artiodactyla of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 128 (8): 1-94.
- Gazin C. L. 1962. — A further study of the lower eocene mammalian faunas of southern Wyoming. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 144 (1): 1-90, 14 pls.
- Gentry A. W. & Hooker J. J. 1988. — The phylogeny of the Artiodactyla: 235-272, in Benton M. J. (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Vol. 2: *Mammals Systematics Association Special*. Clarendon Press, Oxford.
- Heller F. 1934. — *Anthracobunodon weigelti* n. g. n. sp. ein Artiodactyle aus dem Mitteleozän des Geiseltales bei Halle z. S. *Palaeontologische Zeitschrift* 16: 247-263.
- Hunter J. P. & Jernvall J. 1995. — The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92: 10718-10722.
- Jaeger J.-J. 1971. — La faune de mammifères du Lutétien de Bouxwiller (Bas-Rhin) et sa contribution à l'élaboration de l'échelle des zones biochronologiques de l'Éocène européen. *Bulletin du Service de la Carte géologique d'Alsace* 24 (2-3) : 93-105.

- Janis C. M. 1990. — Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of Macropodids and ungulates. *Memories of Queensland Museum* 28 (1): 349-366
- Janis C. M. 1993. — Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annual Reviews of Ecology and Systematic* 24: 467-500.
- Janis C. M. 1995. — Correlations between cranio-dental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa: 76-98, in Thomason J. J. (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Palaeontology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jernvall J., Hunter J. P., & Fortelius M. 1996. — Molar tooth diversity, disparity, and Ecology in Cenozoic Ungulate radiations. *Science* 274: 1489-1492.
- Krishalka L. & Stucky R. 1985. — Revision of the Wind River faunas, early Eocene of central Wyoming, 7, Revision of *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla). *Annals of Carnegie Museum* 54 (14): 413-486.
- Lecomte G. 1994 non publié. — *Étude Paléontologique et Sédimentologique de l'Yprésien de l'Est du Bassin de Paris*. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VI, Paris, France, N° 94-15, T.1 : 1-260; T.2 : 1-198.
- Lemoine V. 1878. — Communication sur les ossements fossiles des terrains tertiaires inférieurs des environs de Reims. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Reims* : 1-24.
- Lemoine V. 1891. — Étude d'ensemble sur les dents de mammifères fossiles des environs de Reims. *Bulletin de la Société géologique de France* 19 (3) : 263-290.
- Louis P. 1970. — Note préliminaire sur un gisement de mammifères de l'Éocène inférieur situé route de Broyes à Sézanne (Marne). *Annales de l'Université et A.R.E.R.S.* 8 (2) : 47-62.
- Louis P., Laurain M, Bolin C. & Barta M. 1983. — Nouveau gisement à vertébrés dans le Cuisien supérieur de St Agnan (Aisne) ; ses relations stratigraphiques avec les autres gisements yprésiens du Bassin parisien. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 20 (4) : 3-20.
- McKenna M. & Bell S. 1997. — *Classification of Mammals above Species Level*. Columbia University Press, Columbia, 631 p.
- Pearson 1927. — On the skulls of early Tertiary Suidae, together with an account of the oric region in some other primitive artiodactyla. *Transactions of the Royal Society of London* 215 (B): 389-460.
- Pilgrim G. E. 1941. — The dispersal of Artiodactyla. *Biology Review* 16: 134-163.
- Prothero D. R. 1994. — The Eocene-Oligocene Transition, Paradise Lost: 1-283, in Bottjer D. J. & Bamback R. K. (eds), *Critical Moments in Palaeobiology and Earth History Series*. Columbia University Press, Columbia.
- Prothero D. R. 1998. — Overview of context for the evolution of North American Tertiary mammals, the chronological, climatic, and paleogeographical background to North American evolution: 9-36, in Janis C. M., Scott K. M. & Jacobs L. L. (eds), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Vol. 1: *Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richard M. 1942. — Description et figuration du *Lophiobunodon minervosensis*. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 77 : 141-144.
- Smith R., Smith T. & Sudre J. 1996. — *Diacodexis gigasei* n. sp., le plus ancien Artiodactyle (mammalia) belge, proche de la limite Paléocène-Éocène. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 66 : 177-186.
- Schmit-Kittler N. (ed.) 1987. — International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Palaeoecology of the European Paleogene. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 (A): 1-312.
- Stehlin H. G. 1906. — Die Säugetiere des Schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog der Materialien, T.4. *Abhandlungen Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 33: 597-690.
- Stehlin H. G. 1908. — Die Säugetiere des Schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog der Materialien, T.5. *Abhandlungen Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 34: 691-837.
- Stehlin H. G. 1910. — Die Säugetiere des Schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog der Materialien, T.6. *Abhandlungen Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 35: 838-1164.
- Stehlin H. G. 1940. — Über die Säugetierfauna der Teredinasande von Epernay und Umgebung. *Eclogae Geologiae Helvetiae* 33 (2): 291-298.
- Stucky R. K. 1998. — Eocene bunodont and bunosenodont Artiodactyla ("dichobunids"): 23, 358-374, in Janis C. M., Scott K. M. & Jacobs L. L. (eds), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Vol. 1: *Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sudre J. 1978. — Les mammifères de l'Éocène moyen et supérieur d'Europe occidentale; systématique et évolution. *Mémoires et Travaux de l'École pratique des Hautes Études* 7 : 1-229.
- Sudre J., Russell D. E., Louis P. & Savage D. E. 1983. — Les artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 5 (4) : 281-365.
- Sudre J. & Erfurt J. 1998. — Les artiodactyles du gisement Yprésien terminal de Prémontré (Aisne, France), in Godinot M. & Gingerich P. (eds), Volume jubilaire D.E. Russell, *Palaeovertebrata* 25 (2-4) : 391-414.

- Teilhard de Chardin P. 1916-1921. — Les mammifères de l'Éocène inférieur français et leurs gisements. *Annales de Paléontologie* 10 : 1-116.
- Thewissen J. G. M., Russell D. E., Gingerich P. D. & Hussain S. T. 1983. — A new dichobunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of North-West Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, series B, 86 (2): 153-180.
- Thewissen J. G. M., Gingerich P. D. & Russell D. E. 1987. — Artiodactyla and Perissodactyla (mammalia) from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan). *Contributions of Museum of Paleontology, University of Michigan*, 37 (10): 247-274.
- Tobien H. 1980. — Ein anthracotherioider Paarhufer (Artiodactyla, Mammalia) aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt (Hessen). *Geologischen Jahrbuch Hessen* 108: 11-22.
- Viret J. 1961. — Artiodactyles: 887-961, in Piveteau J. (ed.), *Traité de Paléontologie*. Vol. 6 (1). Masson, Paris.

*Soumis le 13 avril 1999 ;
accepté le 4 octobre 1999.*