

**LES MAMMIFÈRES MONTIENS DE HAININ
(PALÉOCÈNE MOYEN DE BELGIQUE)
PART III : MARSUPIAUX**

par

Jean-Yves CROCHET* et Bernard SIGÉ*

SOMMAIRE

	page
Abstract, Résumé	51
Avant-propos	52
Introduction	53
Etude systématique	54
Description	54
Comparaisons et commentaire	56
Conclusion, Considérations biogéographiques	59
Bibliographie	63

*Institut des Sciences de l'Evolution, L.A. 327 du C.N.R.S., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

ABSTRACT

The oldest european marsupials are described from some specimens (isolated upper molars) recently found from the Hainin sediment (Middle Paleocene of Belgium). These fossils document a new species of the *Peradectes* genus. They give evidence of a much older occurrence of the marsupials in Europe than it was assumed. They allow us to postulate a didelphid dispersal from South America towards the western-holarctic area operating in two phases : the first one of the *Peradectes* genus at the end of the Cretaceous; the second one of the Didelphini tribe at the end of the Paleocene. A central american crossing is likely for the first one, whereas a transafrican way is tentatively argued for the second one.

RÉSUMÉ

Les plus anciens marsupiaux européens sont décrits d'après quelques spécimens (molaires supérieures isolées) récemment découverts dans le sédiment de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Ces fossiles, qui représentent une espèce nouvelle du genre *Peradectes*, font reculer sensiblement l'ancienneté de la présence marsupiale en Europe. Ils permettent d'une part de postuler une dispersion des didelphidés dans le domaine ouest-holarctique en deux phases migratoires issues d'Amérique du Sud, l'une à la fin du Crétacé pour le genre *Peradectes*, l'autre à la fin du Paléocène pour les Didelphini. Un passage par l'Amérique centrale est vraisemblable pour la première migration, et l'hypothèse d'un itinéraire transafricain est argumentée pour la deuxième.

AVANT-PROPOS

Après les multituberculés (Vianey-Liaud 1979) et les condylarthes (Sudre et Russell 1982), les marsupiaux font à présent l'objet de la troisième étude de systématique approfondie consacrée aux mammifères du Montien de Hainin.

Il s'agit à vrai dire de fossiles peu nombreux. Mais ils sont clairement représentatifs de leur groupe, et constituent un apport novateur dans l'interprétation biogéographique globale de ces mammifères.

L'obtention de ces marsupiaux est toute récente, et la raison de cette nouveauté peut être expliquée à partir d'un bref compte rendu des opérations en cours sur le sédiment fossilifère de Hainin.

Pratiquement tout le sédiment extrait du puits creusé à Hainin en 1973-1974 avait reçu un premier lavage-tamassage sous eau, effectué dans les locaux de l'Institut Polytechnique de Mons (Thaler 1977). Des 43 niveaux montiens distingués lors des prélèvements (depuis la cote 7 mètres jusqu'à la cote 25 mètres), les plus élevés, les plus facilement concentrables, et les plus riches en macrorestes de vertébrés, ont fait l'objet d'opérations de tri intensif effectuées à la même époque. De ces premiers travaux résulte la collection de dents de micromammifères commentée par Godfriaux *et al.* (1975) et Thaler (*o.c.*). Le matériel de multituberculés étudié et décrit par Vianey-Liaud (*o.c.*) se trouvait réuni en totalité dans cette collection initiale, de même que les restes de vertébrés inférieurs, notamment d'amphibiens, étudiés par C. Groessens-Van Dyck (1981).

Il restait une masse importante de sédiments des niveaux moyens et inférieurs, transportés et entreposés à Montpellier après le premier lavage. En dépit de plusieurs tentatives au cours des dernières années, la sur-concentration de cette gangue achoppait sur une difficulté technique : les agrégats carbonatés composant le sédiment résiduel ne se résolvaient pas, ou très faiblement, à l'aide des agents chimiques traditionnellement utilisés au laboratoire. La masse à trier manuellement demeurait au-delà des moyens matériels disponibles.

Les essais systématiques réalisés en 1981 et 1982 par M. Bernard Marandat ont levé cette difficulté. Désormais, moyennant un temps et un coût de traitement acceptables, la concentration est telle, après élimination totale des carbonates et sans dommages supplémentaires subis par les fossiles, que le tri proprement dit se trouve extrêmement réduit.

Il est certain que les restes de vertébrés gisant *in situ* dans les couches de Hainin sont fragmentaires et fragiles. Mais il semble aussi que les traitements initiaux en aient accru le morcellement. En effet, obtenues à partir de quelques échantillons de sédiment brut, conservés par le regretté L. Grambast, et rendus récemment disponibles par Mme N. Grambast, un certain nombre de nouvelles pièces se présente dans un état moins partiel (portions de mandibules portant des dents, par exemple) que dans les récoltes initiales. L'importance de cet aspect, c'est-à-dire la possibilité d'obtenir de certaines des couches souterraines de Hainin des restes plus complets que des dents ou demi-dents isolées, doit absolument être prise en considération par les promoteurs des exploitations futures.

Enfin, si la nouvelle méthode de sur-concentration a déjà permis l'obtention de nouveaux spécimens (ainsi, le nombre de spécimens de condylarthres récemment décrits par Sudre et Russell (*o.c.*) représente le double de la quantité disponible dans la collection initiale), si elle a déjà permis le traitement complet de quelques niveaux, la masse totale restant à traiter depuis le niveau S1 (18 m à 18,70 m) jusqu'au niveau Z2 le plus profond prélevé dans le puits (24,25 m à 25,05 m) demandera encore quelques années avant la clôture technique de cette opération « Puits de Hainin », sous réserve que le rythme des travaux récents soit maintenu¹. Il apparaît que tous les niveaux du puits où la vérification a été faite recèlent des mammifères. Mais il est confirmé, d'après l'expérience acquise, que certains niveaux de la coupe sont exceptionnellement riches en restes de vertébrés.

INTRODUCTION

Jusqu'à une date toute récente, la plus ancienne faune à marsupiaux d'Europe était celle de Dormaal en Belgique (Teilhard 1927), localité classique du début de l'Eocène inférieur. En 1981, Godinot a fait connaître des représentants de ce groupe à Rians, localité de Provence chronologiquement proche de Dormaal. D'autre part, Antunes et Russell (1981) ont identifié *Peratherium constans* dans la faune de Silveirinha (Portugal), estimée par ces auteurs un peu plus ancienne que celle de Dormaal.

Aucune mention confirmée de marsupiaux dans les quatre principaux gisements paléocènes d'Europe (Cernay, Hainin, Menat, Walbeck) n'était venue vieillir la première occurrence de ce groupe sur ce continent, avant les trouvailles rapportées ici. D.E. Russell (1964, p. 42, pl. 16, fig. 3b) avait dubitativement attribué à un marsupial didelphidé une petite molaire supérieure isolée de Cernay-les-Reims (Paléocène supérieur). Ce spécimen a été par la suite considéré comme représentant un euthérien (Clemens et Marshall 1976, p. 8). Rappelons pour mémoire que le taxon *Adapisoriculus minimus* de Cernay avait été interprété par Teilhard (1921) comme un possible marsupial. Depuis lors, le genre *Adapisoriculus* est généralement considéré comme appartenant à une famille indéterminée d'euthériens insectivores. Par ailleurs, Russell *et al.* (1982, p. 10) ne reportent pas les taxons Didelphidae ni Marsupialia dans la plus récente liste faunique combinée du niveau de Cernay.

Pour la localité même de Hainin, Thaler (1977, p. 58), d'après les premiers éléments recueillis, rapportait comme douteuse la présence des métathériens. Mais, sur le même matériel initial, une infirmation de cette présence était donnée par Crochet (1980, p. 239).

1. Ce dernier point est strictement dépendant des moyens financiers engageables dans ce programme. On peut regretter qu'ils soient réduits à quasi néant dans la situation actuelle, alors qu'il s'agit de la plus ancienne faune de mammifères tertiaires d'Europe, et précisément d'une période cruciale pour la compréhension de la radiation majeure de cette classe de vertébrés.

ETUDE SYSTÉMATIQUE

Sous-classe **THERIA** PARKER et HASWELL, 1897
 Super-ordre **MARSUPIALIA** ILLIGER, 1811
 Ordre **POLYPROTODONTA** OWEN, 1866

Famille **DIDELPHIDAE** GRAY, 1821

Sous-famille **DIDELPHINAE** GRAY, 1821 (SIMPSON, 1927)

Tribu **PERADECTINI** CROCHET, 1979²

Genre **PERADECTES** MATTHEW et GRANGER, 1921

Peradectes marandati nov. sp.³

Diagnose : espèce de très petite taille ; aux molaires supérieures : cuspidés styloïdes réduites, A assez antérieure à B, ectoflexus bien marqué et symétrique, conules nettement individualisés et relativement éloignés des murailles linguales des paracône et métacône, paracingulum large, base du protocône légèrement déviée postérieurement.

Type : HIN-N2-3, M3/ gauche (Fig. 2).

Gisement-type et horizon-type : Puits de Hainin (Hainaut, Belgique), niveau N2 (13.70 m - 14 m) de la coupe.

Age : Montien (Paléocène moyen).

Matériel attribué et mensurations (Longueur × largeur en mm) :

HIN-N2-2, M2/ gauche (1.17 × 1.19)

HIN-N2-3, M3/ gauche (1.04 × 1.45)

HIN-N2-4, M4/ gauche (0.91 × 1.67)

HIN-N2-5, fragment de molaire supérieure.

L'orientation des molaires pour les mesures et la terminologie dentaire employée sont celles définies par Crochet (1980, fig. 2-3). Le matériel est conservé dans les collections de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier, France.

Description

— M2/ (Fig. 1)

En vue occlusale, cette dent présente l'aspect d'un triangle équilatéral. L'émail est mal conservé sur le spécimen.

- Région styloïde. La cuspide styloïde A est nettement antérieure à la cuspide B, qui s'élève légèrement au-dessus de la surface styloïde. Aucun autre sommet styloïde n'est observable, mais cette absence peut être due à l'usure avancée de cette partie de la

2. Les aléas de la diffusion des textes n'ont pas permis d'adopter ici formellement la promotion des Peradectini en Peradectinae proposée par O. Reig (1981, p. 59). Ce changement de rang semble au demeurant se justifier.

3. L'espèce est dédiée à M. Bernard Marandat, préparateur hors-pair et malheureusement hors-statut, qui, entre autres mérites, a su extraire du sédiment de Hainin le matériel étudié ici.

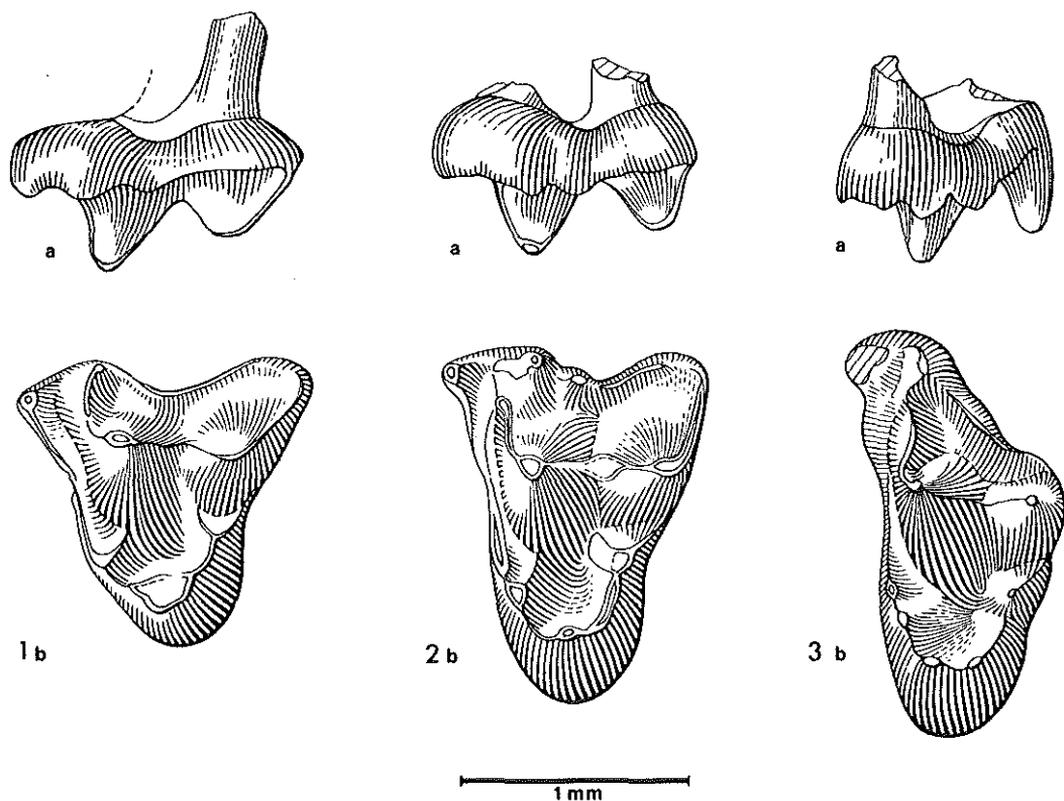


Fig. 1-2-3. — *Peradectes marandati* nov. sp. de Hainin (Hainaut, Belgique).

1 : HIN-N2-2, M2/ gauche ; a : vue labiale ; b : vue occlusale ;

2 : HIN-N2-3, Type, M3/ gauche ; a : vue labiale ; b : vue occlusale ;

3 : HIN-N2-4, M4/ gauche ; a : vue labiale ; b : vue occlusale.

Les spécimens sont déposés dans les collections de l'Université de Montpellier. Dessins Ariane Beaux (L.A. 327 du C.N.R.S.).

dent. Un large ectoflexus symétrique et relativement profond est observable, de même qu'un rebord styloïde important et de largeur constante.

• Cuspides principales et conules. Le sommet du métacône est cassé, mais sa hauteur primitive devait être voisine de celle du paracône. La paracrista se dirige vers la cuspidé styloïde A, et la centrocrista est rectiligne, réalisant la structure dite pré-dilambdodonte (Crochet 1980, p. 28, fig. 4a). Les conules, bien marqués, se trouvent à une certaine distance du flanc lingual des paracône et métacône, le paraconule étant situé plus lingualemment et formant un léger relief au niveau du bord antérieur de la couronne. Le protocône est moyennement haut, et sa base assez arrondie, et légèrement déviée en direction postérieure.

• Cingulum. Le paracingulum est particulièrement développé. Il se rétrécit légèrement sous le paracône.

— M3/ (Fig. 2)

L'aspect général de cette dent est, en vue occlusale, celui d'un triangle isocèle.

- Région stylaire. La cuspside stylaire A est un peu moins antérieure à la cuspside B que sur la M2/, mais en position plus labiale. Les cuspides B et C sont de hauteur comparable. L'ectoflexus est plus étroit que sur la dent précédente. La cuspside C, placée un peu en avant de l'axe de symétrie de l'ectoflexus, se prolonge postérieurement par une faible crête, sur laquelle les cuspides D et E ne se différencient pas. Le rebord stylaire est large, mais moins développé que sur la molaire précédente.

- Cuspides principales et conules. Paracône et métacône sont de hauteur comparable. La partie linguale de cette dent, bien que plus pincée antéro-postérieurement, présente les mêmes caractéristiques que sur la M2/.

- Cingulum. Le paracingulum n'a pas la largeur de celui de la M2/, mais reste toutefois important.

— M4/ (Fig. 3)

La cuspside stylaire A est située nettement en avant de la cuspside B, qui est haute. La cuspside C, basse et étroite, se prolonge postérieurement par une crête. Le rebord stylaire est très réduit au niveau du métacône. Une réduction de cette dernière cuspside est observable. La partie linguale de la dent est plus pincée que la partie correspondante de la M3/.

Comparaisons et commentaire

L'espèce *P. marandati* nov.sp. est la plus petite forme attribuée au genre *Peradectes*, aussi bien en Amérique qu'en Europe.

De la structure prédilambdodonte des molaires de Hainin se déduit la notion d'appartenance de ce matériel à la tribu des Peradectini, et de la position strictement labiale de la cuspside stylaire C se déduit l'attribution au genre *Peradectes*.

Une longueur relative de la M2/ aussi importante que celle constatée sur ce matériel n'était pas observée jusqu'ici dans ce genre. Mais un allongement comparable a été constaté sur quelques spécimens référés à des espèces du Didelphini européen *Amphiperatherium*, chez *A. bourdellense* par exemple (Crochet *o.c.*, fig. 55). Cette particularité ne serait probablement pas aussi frappante si une population plus abondante était disponible.

La nouvelle espèce *P. marandati* se distingue principalement des autres formes européennes décrites dans ce genre (*P. louisii*, *P. russelli*, *P. mutigniensis*), toutes de l'Eocène inférieur, par :

- sa taille plus petite ;
- une cuspside stylaire C un peu plus importante ;
- des conules mieux marqués et relativement plus éloignés des flancs linguaux des paracône et métacône ;
- une M4/ possédant un métaconule non réduit.

Une certaine ressemblance de *P. marandati* et *P. mutigniensis* réside dans l'étroitesse relative de la M3/.

Les différences constatées reflètent des tendances évolutives du genre *Peradectes* en Europe occidentale entre le Paléocène moyen et l'Eocène inférieur. Ces données précisent les indications fournies à ce sujet par Crochet (o.c.) lors de l'étude des marsupiaux du Tertiaire d'Europe.

En Amérique du Nord, quatre espèces du genre *Peradectes* sont décrites du Paléocène :

- *P. pusillus* (MATTHEW et GRANGER, 1921), d'âge paléocène inférieur (Preman-tuan, Mantuan, et Puercan) ;
- *P. elegans* MATTHEW et GRANGER, 1921, d'âge paléocène supérieur (Tiffanian) ;
- *P. chesteri* (GAZIN, 1952), datée de la limite Paléocène-Eocène (Clarkforkian) et de l'Eocène inférieur ;
- *P. pauli* GAZIN, 1956, d'âge paléocène supérieur (Saddle locality ; Tiffanian du Wyoming), est connue d'après un unique fragment de mandibule portant M/3 - M/4, ne permettant pas de comparaison avec les molaires supérieures de Hainin.

Très récemment, Archibald (1982) a figuré de nouveaux documents d'âge Preman-tuan (Hell's Hollow local fauna, Montana) référés à *Peradectes pusillus*. D'après ces figurations, les molaires supérieures de cette espèce sont caractérisées par des cuspides styloires importantes, particulièrement la cuspide C sur M1/ et M2/. L'ensemble de ces cuspides, sauf B, montre une réduction sur M3/. Citant un manuscrit inédit de Cle-mens, Archibald indique que ces molaires ont des conules plus développés que chez les autres espèces nord-américaines de *Peradectes*. D'après les figurations, les conules sont situés plus lingualemment chez *P. pusillus*. Sur M4/, la cuspide styloire C est absente, et le métaconule, proche de la base du flanc lingual du métacône, est réduit.

Les autres espèces paléocènes, *P. elegans* et *P. chesteri*, se distinguent de la précé-dente par :

- des cuspides styloires généralement moins développées (particulièrement la cus-pide C) ;
- des conules moins marqués et plus rapprochés du flanc lingual des paracône et métacône ;
- et surtout la tendance dilambdodonte nette que manifestent leurs M2/ et M3/.

Cette dernière tendance n'est pas perceptible chez les Peradectini nord-américains plus tardifs : *Peradectes innominatus* (SIMPSON, 1928) de l'Eocène inférieur et moyen (Wasatchian et Bridgerian), *Peradectes californicus* (STOCK, 1936) de l'Eocène supé-rieur (Uintan), et *Peradectes minutus* (McGREW, 1937), cette dernière espèce connue de l'Eocène supérieur (Uintan) à l'Oligocène moyen (Orellan).

Peradectes marandati du Paléocène moyen d'Europe et *P. pusillus* du Paléocène inférieur d'Amérique du Nord possèdent des caractères communs, en particulier la prédilambdodontie des molaires supérieures, l'importance et la position des conules. Cependant, l'espèce européenne se distingue par une cuspide styloire C moins déve-loppée sur M1/ et M2/, par la présence de cette cuspide sur M3/ et M4/, et par un métaconule plus individualisé sur M4/.

Dans l'état actuel de la documentation, trois groupes peuvent être distingués parmi les représentants cénozoïques du genre *Peradectes* :

- Un premier groupe est représenté par *P. pusillus*, qui possède une forte cuspide stylaire C sur M1/ et M2/ ;
- Un second groupe est caractérisé par une cuspide C toujours réduite. Il est représenté aussi bien en Europe avec *P. marandati*, *P. louisi*, *P. mutigniensis* et *P. russelli* qu'en Amérique du Nord avec *P. innominatus*, *P. californicus*, et *P. minutus*. Le plus grand développement de certaines structures de la M4/ de *P. marandati* (cuspide stylaire C et métaconule), associé à un âge plus ancien, permet de considérer cette espèce comme un ancêtre potentiel de cet ensemble.
- Un troisième groupe rassemble les espèces qui présentent une tendance dilambdodonte aux molaires supérieures. Dans cet ensemble, seules des formes nord-américaines sont reconnues sous des noms spécifiques (*P. chesteri* et *P. elegans*), mais sa présence en Europe durant l'Eocène inférieur n'est pas exclue (cf. Crochet 1980, p. 49 et fig. 28).

Chez l'ensemble des Peradectini (genres *Alphadon* et *Albertatherium* du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, *Peradectes* du Crétacé supérieur, Paléocène et Eocène inférieur d'Amérique et d'Europe, et *Mimoperadectes* de l'Eocène inférieur d'Amérique du Nord), la paracrista des M1/ et M2/ se dirige vers la base antérieure de la cuspide stylaire B. Il en est de même pour M3/ et M4/ chez le genre *Alphadon*, alors que chez les autres genres, la paracrista aboutit à la crête qui sépare les cuspidés A et B, ou au niveau de la cuspide A⁴. De plus, chez *Alphadon*, la cuspide B et la paracrista sont plus hautes que la cuspide A, et la cuspide C est séparée du bord labial de la couronne par un cingulum issu de la cuspide B et se prolongeant plus ou moins en direction postérieure.

Ces caractères distinctifs d'*Alphadon* s'ajoutent à ceux inventoriés par Archibald (o.c., p. 132), citant un manuscrit inédit de Clemens, pour caractériser *Peradectes* par rapport à *Alphadon* : une moindre importance des conules, un paracône de plus faible hauteur que le métacône, des cuspidés styloires relativement plus petites, et un alignement des cuspidés B, C et D dans le genre *Peradectes*.

L'unique molaire supérieure décrite du genre *Albertatherium*, une M3/ du Campanien ancien de la Formation Milk River de l'Alberta (Fox 1971), se distingue de celles du genre *Alphadon* par une paracrista rejoignant la ligne stylaire en avant de la cuspide B, par la hauteur de B à peine supérieure à celle de A, et par une cuspide C en position strictement labiale et dominant nettement les autres qui sont basses. Un de ces caractères, l'aboutissement de la paracrista, évoque *Peradectes*, mais d'autres particularités en éloignent ce genre : la puissance relative de la cuspide C, sa position au fond d'un ectoflexus profond et étroit, et l'importance relative de ses conules.

L'ensemble des caractères distinctifs du genre *Peradectes* par rapport aux Peradectini connus du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord se retrouve chez une espèce,

4. Une variabilité dans l'aboutissement labial de la paracrista a été constatée chez certains Didelphini (Crochet, 1980, p. 27), mais n'a jamais été mentionnée à propos des Peradectini qui sont, il est vrai, représentés par des populations moins abondantes.

Peradectes austrinum (Sigé, 1971) décrite de Laguna Umayo, localité des Andes péruviennes d'âge Crétacé supérieur.

Ce dernier fait, et par ailleurs la confirmation récente (Archibald *o.c.*) de la présence de *Peradectes* (*P. pusillus*) dans le Paléocène inférieur d'Amérique du Nord, et l'affirmation nouvelle de l'occurrence du même genre, avec *P. marandati*, dans le Paléocène moyen d'Europe occidentale, soutiennent l'hypothèse d'une ascendance phylogénique sud-américaine des *Peradectes*, formulée par Crochet (1979).

CONCLUSION. CONSIDÉRATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

La présence de marsupiaux en Europe est désormais attestée dès le Paléocène moyen, par l'espèce *Peradectes marandati* nov. sp. de Hainin. Par égard aux connaissances antérieures, l'ancienneté marsupiale se trouve vieillie d'environ 5 MA sur le continent européen, où le groupe didelphidé aurait persisté approximativement 45 MA, jusqu'au Miocène moyen (niveau-repère de La Grive St-Alban), en se diversifiant abondamment au sein des trois genres, *Peradectes*, *Peratherium*, et *Amphiperatherium* (Crochet 1980).

Une plus grande antériorité marsupiale en Europe ne peut être exclue à priori, en l'absence pratiquement totale de documentation pour le Crétacé supérieur et le Paléocène inférieur, mais elle ne peut, davantage, être raisonnablement soutenue.

Corollairement, l'inventaire des mammifères paléocènes d'Europe s'accroît, par l'adjonction de la nouvelle espèce *Peradectes marandati*, du super-ordre Marsupialia et des taxons subordonnés suivants : ordre Polyprotodonta, famille Didelphidae, sous-famille Didelphinae, tribu Peradectini, genre *Peradectes*.

En Amérique du Nord, le groupe des Peradectini est représenté au Paléocène par quatre espèces de *Peradectes* : au Paléocène inférieur par *P. pusillus* du Nouveau Mexique, Montana, et Wyoming (Archibald 1982), et au Paléocène supérieur par *P. elegans* du Colorado, Montana, Wyoming, et Alberta (Clemens et Marshall 1976), *P. chesteri* du Colorado et Wyoming (Bown 1979 ; Rose 1981) et *P. pauli* du Wyoming (Gazin 1956). Dans l'état présent des connaissances, l'autre tribu des Didelphinae, celle des Didelphini, n'apparaît qu'à partir de l'Eocène inférieur dans la partie occidentale du domaine holarctique, avec *Herpetotherium edwardi* (Gazin 1952) des Upper Knight Beds (Wasatchian) du Wyoming en Amérique du Nord (Gazin 1952) et *Peratherium constans* Teilhard, 1927 de Silveirinha, Portugal (Antunes et Russell *o.c.*) et Dormaal, Belgique (Teilhard *o.c.*) en Europe.

L'état présent des données fait mieux concevoir la notion d'un degré de communauté et d'un devenir comparables des faunes marsupiales du Tertiaire ancien sur l'aire ouest-holarctique (Amérique du Nord et Europe), alors en cours de clivage par le processus d'ouverture de l'Atlantique Nord.

Quoique fort ancienne dans son essence (Rütimeyer 1867 ; Scott 1896), l'hypothèse d'une origine australe des marsupiaux est restée très longtemps marginale, voire anecdotique auprès des paléontologues. Les récentes (Sigé 1972) et très récentes (Marshall *et al.*, à paraître) découvertes de faunes à marsupiaux dans le Crétacé supérieur

d'Amérique du Sud, ainsi que dans l'Eocène de l'île de Seymour (Antarctide orientale) (Woodburne et Zinsmeister, 1982) confèrent une vraisemblance paléontologique à ce schéma théorique, rendu plus plausible d'autre part dans le cadre de la conception mobiliste des plaques crustales, schéma adopté et rénové par Hoffstetter dès 1970 (1970 ; 1972).

Dans ce cadre d'hypothèse, l'occurrence en Amérique du Nord *et* en Europe, de *Peradectes* dès le Paléocène inférieur - moyen, et des Didelphini dès l'Eocène inférieur, semble traduire un phénomène d'expansion migratoire en deux phases successives (Fig. 4) dont chacune aurait atteint de façon péné-contemporaine ce qui apparaît aujourd'hui comme deux zones séparées, mais entre lesquelles existait à ces époques une large continuité terrestre.

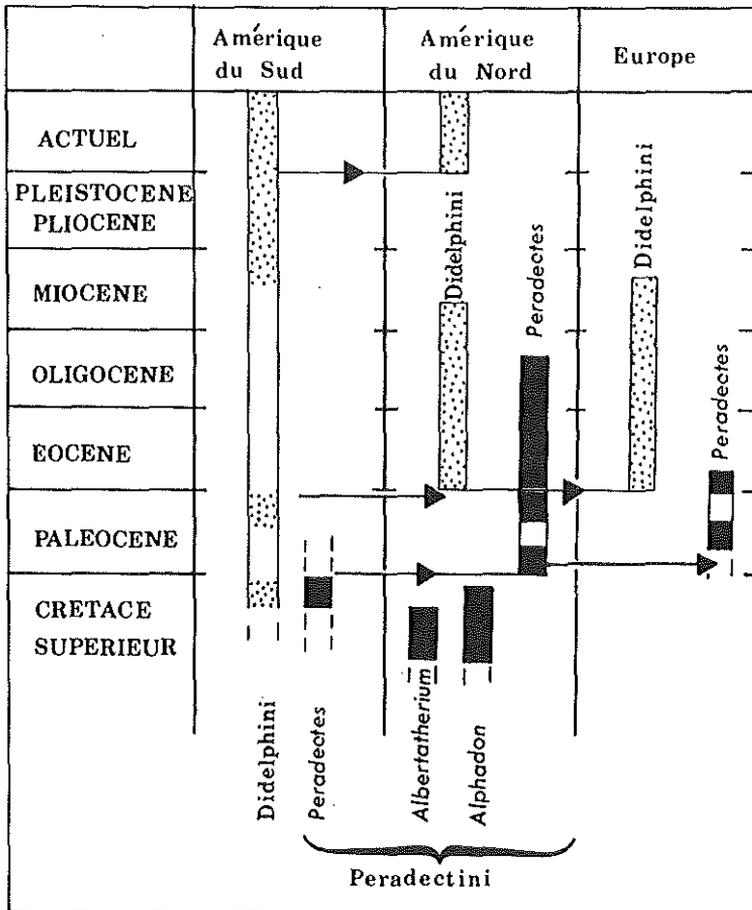


Fig. 4. — Distribution stratigraphique et répartition géographique des Peradectini et des Didelphini. Les migrations supposées sont indiquées par des flèches sans préjuger de la voie utilisée. D'après Crochet 1979, modifié d'après les nouvelles données exposées dans cette publication.

Un argument précis de l'origine sud-américaine vraisemblable de ces mouvements d'expansion faunique tient dans l'existence, dans le Crétacé supérieur du Pérou, de formes décrites sous les noms d'*Alphadon austrinum* d'une part, et de ? Didelphidé indet. 1 d'autre part (Sigé *o.c.*), interprétées ensuite par Crochet (1979, 1980) comme les plus anciens témoins connus du genre *Peradectes*, et de l'ensemble Didelphini, respectivement.

Les connaissances géophysiques actuelles font plus ou moins catégoriquement obstacle à l'idée d'une connexion terrestre directe entre les Amériques à l'époque considérée, impliquant le Crétacé supérieur et tout le Tertiaire ancien jusqu'au Miocène (Tarling 1980). Cependant, plusieurs arguments paléontologiques, recensés par Rage (1981), plaident pour la stricte nécessité d'une communication directe entre les deux Amériques au Crétacé terminal. Celle-ci pourrait particulièrement convenir pour la migration de *Peradectes* vers le domaine septentrional (Fig. 5).

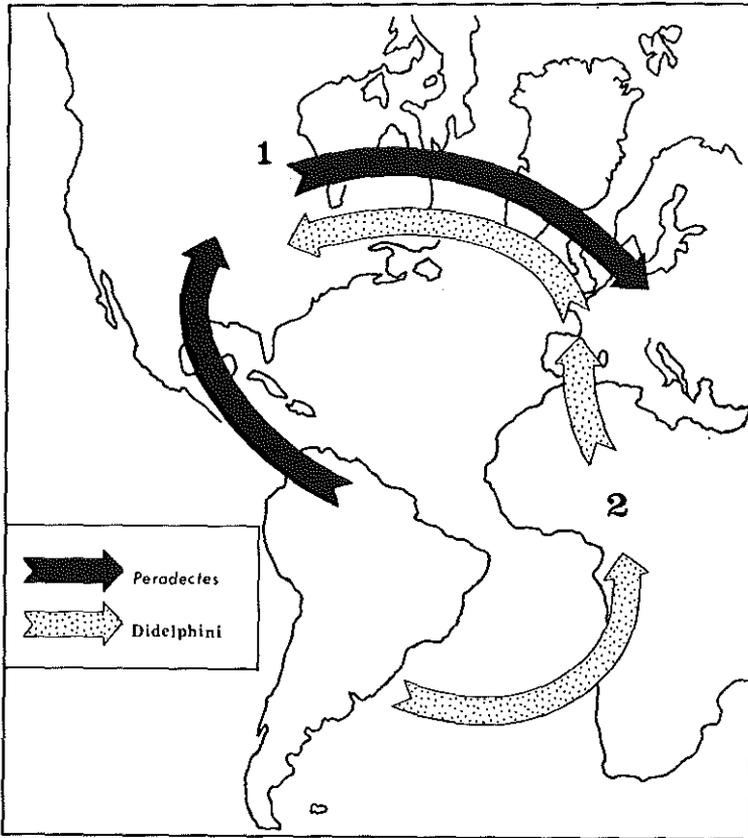


Fig. 5. — Voies supposées des migrations des Didelphinae (fond topographique pour le Paléocène d'après Smith et Briden 1977) ; 1 : itinéraire supposé du genre *Peradectes* à la fin du Crétacé ; 2 : itinéraire supposé des *Didelphini* au Paléocène supérieur.

Si elle correspond à une absence effective, l'absence des Didelphini de toutes les faunes paléocènes holarctiques, pourtant nombreuses et bien étudiées, et surtout en Amérique du Nord, soulève un sérieux problème biogéographique en impliquant la nécessité d'une migration de ce groupe réalisée vers la fin du Paléocène. Une difficulté de même nature se trouve actuellement soulevée à propos de différents groupes de vertébrés terrestres de répartition euro-sud-américaine, sans jalon nord-américain connu : amphibiens cératophryinés (Rage 1981), mammifères myrmécophagidés (Storch 1981), oiseaux phorusrhacidés (Mourer - Chauviré 1982), crocodiliens méso-suchiens ziphodontes (Buffetaut 1982).

Envisagée à l'origine pour une période plus ancienne, et sans indication de polarité, l'hypothèse d'un relais constitué par le territoire de l'actuelle Afrique nord-occidentale a été émise à propos de la dispersion des marsupiaux (Sigé 1973). Plus récemment, cette possible voie de migration a été nommément invoquée par d'autres auteurs (Mourer - Chauviré *o.c.*, Buffetaut *o.c.*), pour expliquer certaines des répartitions euro-sud-américaines citées plus haut.

Les éléments fournis par Tarling (*o.c.*) permettent de concevoir la possibilité d'une ouverture relativement tardive de cette voie de l'Afrique nord-occidentale, par les rides de Ceara et de Sierra Leone, de part et d'autre de la dorsale océanique médiane de l'Atlantique Sud en cours d'ouverture. Une autre possibilité de communication par l'Afrique fait appel à une voie plus australe, par les rides de Rio Grande et Walvis. Cette dernière modalité est envisagée par Rage (*o.c.*) et invoquée plus précisément par Mourer-Chauviré (*o.c.*) pour le Crétacé supérieur. Selon Tarling (*o.c.*) ce couloir théorique aurait pu fonctionner, jouant un rôle de filtre, jusqu'à une période aussi tardive que l'Oligocène. Contrairement à l'opinion émise par Rage (*o.c.*), l'existence durant le Crétacé supérieur d'une continuité marine entre le fossé de Bénoué (Nigéria), ouvert sur l'Atlantique, et le golfe saharien dépendant de la Téthys, ne paraît pas objectable à la dispersion de vertébrés terrestres sur le continent africain à la fin du Mésozoïque et au début du Tertiaire. D'après Reyment (1971), cette continuité marine datée du Turonien inférieur a été de courte durée. Fabre (1976) envisage l'éventualité d'une brève communication marine à la limite Campanien-Maestrichtien, éventualité également admise par Kogbe (1981) avec un âge maestrichtien.

Une voie transafricaine a peut-être été empruntée au Paléocène supérieur par les Didelphini en particulier, qui, depuis l'Afrique, auraient pu gagner la zone ouest-holarctique, et y connaître la radiation que l'on sait (Fig. 5).

L'absence totale d'indication de communauté entre la faune paléocène du bassin de Ouarzazate (Maroc), la seule encore disponible pour l'Afrique et cette époque (Cappetta *et al.*, 1978) et celles contemporaines connues d'Amérique du Sud, ne constitue pas une objection majeure à cette hypothèse, puisque en particulier la communication envisagée aurait pu être plus tardive. Par ailleurs, les conditions marines du gisement de Ouarzazate impliquent un biaisage important à l'égard de la biocénose terrestre.

Une autre objection à une communication transafricaine de vertébrés terrestres serait celle de l'endémisme de la faune mammalienne d'Afrique, indiquant une absence prolongée d'échanges fauniques avec les autres domaines continentaux. Ce caractère endémique est bien établi à l'Oligocène, comme le montre la classique faune du Fayum. Il est également suggéré dès l'Eocène moyen par les mammifères des Gour

Lazib décrits par Sudre (1979), particulièrement les hyracoïdes, quoique parmi ces fossiles le primate *Azibius* permette précisément, en suivant Gingerich (1977) de postuler des relations Europe-Afrique à l'Eocène ancien. Mais en fait, les données antérieures à l'Oligocène sont encore insuffisantes pour préciser le moment d'origine de cette évolution endémique. Celui-ci semble en tout cas postérieur à la faune paléocène du bassin de Ouarzazate, de caractère laurasiatique accusé.

D'une façon générale, il est hasardeux d'exclure la possibilité d'un relais africain dans les échanges de faunes terrestres entre l'Amérique du Sud et l'Euro-Nord-Amérique, au seul crédit d'une voie centre-américaine, en alléguant des absences « significatives » sur des continents et à des époques pour lesquels la documentation paléontologique est essentiellement lacunaire.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTUNES M.T. et RUSSELL D.E., 1981. — Le gisement de Silveirinha (Bas Mondego, Portugal) : la plus ancienne faune de vertébrés éocènes connue en Europe. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 293 (sér. 2) : 1099-1102.
- ARCHIBALD J.D., 1982. — A study of Mammalia and geology across the Cretaceous-Tertiary boundary in Garfield County, Montana. *Univ. of California Publ. Geol. Sci.*, 22 : 286 p., 72 fig., 2 pl.
- BOWN T.M., 1979. — Geology and mammalian paleontology of the Sand Creek facies, Lower Willwood formation Lower Eocene, Washakie County, Wyoming. *Geol. Surv. Wyoming Mem.*, 2 : 151 p., 60 fig., 1 pl.
- BUFFETAUT E., 1982. — A ziphodont mesosuchian crocodile from the Eocene of Algeria and its implications for vertebrate dispersal. *Nature*, 300 (5888) : 176-178, 1 fig.
- CAPPETTA H., JAEGER J.-J., SABATIER M., SIGÉ B., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M., 1978. — Découverte dans le Paléocène du Maroc des plus anciens mammifères euthériens d'Afrique. *Géobios*, 11 (2) : 257-263, 1 pl.
- CLEMENS W.A. et MARSHALL L.G., 1976. — Fossilium Catalogus. I : Animalia. American and European Marsupialia. W. Junk Ed., La Hague, 114 p.
- CROCHET J.-Y., 1979. — Données nouvelles sur l'histoire paléogéographique des Didelphidae (Marsupialia). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 288 (D) : 1457-1460, 1 fig.
- CROCHET J.-Y., 1980. — Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe. Edit. Fondation Singer-Polignac, Paris, 279 p., 241 fig., 2 pl.
- FABRE J., 1976. — Introduction à la géologie du Sahara algérien. S.N.E.D., Alger, 421 p.
- FOX R.C., 1971. — Marsupial mammals from the early Campanian Milk River Formation, Alberta, Canada. 145-164, 6 pl. in *Early Mammals*, D.M. and K.A. Kermack Eds. *Zool. J. Linn. Soc.*, 50 (Suppl. 1), Acad. Press, New York, 203 p.
- GAZIN C.L., 1952. — The lower Eocene Knight formation of Western Wyoming and its mammalian faunas. *Smiths. Misc. Coll.*, 117 (18) : 82 p., 5 fig., 11 pl.
- GAZIN C.L., 1956. — Paleocene mammalian faunas of the Bison basin in South-Central Wyoming. *Smiths. Misc. Coll.*, 131 (6) : 57 p., 2 fig., 16 pl.
- GINGERICH Ph. D., 1977. — Radiation of Eocene Adapidae in Europe. *Géobios*, Mém. spéc. 1 : 165-182, 7 fig.
- GODFRIAUX I., AGUILAR J.-P. et THALER L., 1975. — Exploitation par puits du Montien continental à Mammifères de Hainin (Belgique). *3^e R.A.S.T.*, Montpellier : 170.
- GODINOT M., 1981. — Les Mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, 10 (2) : 43-126, 28 fig., 4 pl.
- GROESSENS-VAN DYCK C., 1981. — Etude des Amphibiens du Montien continental de Hainin. *Bull. Soc. Belge Géol.*, 90 (2) : 87-101, 8 fig.
- HOFFSTETTER R., 1970. — L'histoire biogéographique des Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux-Placentaires. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 271 : 388-391, 1 fig.
- HOFFSTETTER R., 1972. — Données et hypothèses concernant l'origine et l'histoire biogéographique des Marsupiaux. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 274 : 2635-2638, 1 fig.
- KOGBE C.A., 1981. — Major transgressive episodes in the Benue Valley of Nigeria. *Earth Evol. Sciences*, 2 : 144-148, 5 fig.
- MARSHALL L.G., de MUIZON CH. et SIGÉ B., à paraître. — Late Cretaceous mammals (Marsupialia) from Bolivia.

- MOURER-CHAUVIRE C., 1982. — Les oiseaux fossiles des phosphorites du Quercy (Eocène supérieur à Oligocène supérieur) : implication paléobiogéographiques. *Géobios*, Mém. spéc. 6 : 413-426, 3 fig.
- RAGE J.-C., 1981. — Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur : migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cretaceous Research*, 2 : 65-84, 7 fig.
- REIG O.A., 1981. — Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de America del Sur. *Monographiae Naturae*, 1 : 1-162, 4 fig.
- REYMENT R.A., 1971. — L'histoire de la mer transcontinentale saharienne pendant le Cénomaniens-Turonien. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7) 13 : 528-531.
- ROSE K.D., 1981. — The Clarkforkian land-mammal age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *Univ. Michig. Pap. Paleont.*, 26 : 189 p., 78 fig., 4 pl.
- RUSSELL D.E., 1964. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.* Paris, C, Sci. Terre 13 : 324 p., 73 fig., 16 pl.
- RUSSELL D.E. *et al.*, 1982. — Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basin. *Geol. Jahrbuch*, A, 60 : 1-75.
- RÜTIMEYER L., 1867. — Ueber die Herkunft unserer Thierwelt. Eine zoogeographische Skizze. H. Georg., Basel-Genf., 57 p., 1 carte.
- SCOTT W.B., 1896. — Antarctica Palaeontology. *Science*, 3 (61) : 307-310.
- SIGÉ B., 1972. — La faunule de Mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris (3) 99, Sci. Terre 19 : 375-405, 14 fig., 3 pl.
- SIGÉ B., 1973. — Dispersion mésozoïque des Marsupiaux ; données et hypothèses. *1^e R.A.S.T.*, Paris : 382.
- SMITH A.G. & BRIDEN J.-C., 1977. — Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps. Cambridge Univ. Press, 63 p.
- STORCH G., 1981. — *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der « Grube Messel » bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Lethaea*, 61 (3-6) : 247-289, 14 fig., 3 pl.
- SUDRE J. et RUSSELL D.E., 1982. — Les mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part II : Les Condylarthres. *Palaeovertebrata*, 12 (6) : 173-184, 3 fig., 1 pl.
- TARLING D.H., 1980. — The geologic evolution of South America with special reference to the last 200 million years. 1-41, 30 fig. in *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*, R.L. Ciochon and A.B. Chiarelli Eds., Plenum Press, New York and London, 528 p.
- TEILHARD de CHARDIN P., 1916-1921. — Les Mammifères de l'Eocène inférieur français dans leurs gisements. *Ann. Paléont.*, 10 : 116 p., 42 fig., 8 pl.
- TEILHARD de CHARDIN P., 1927. — Les Mammifères de l'Eocène inférieur belge. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, 36 : 1-33, 29 fig., 6 pl.
- THALER L., 1977. — Etat des recherches sur la faune de Mammifères du Montien de Hainin (Belgique). *Géobios*, Mém. spéc. 1 : 57-58.
- VIANEY-LIAUD M., 1979. — Les mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part I : Multituberculés. *Palaeovertebrata*, 9 (4) : 117-131, 5 fig., 3 pl.
- WOODBURNE M.O. et ZINSMEISTER W.J., 1982. — Fossil Land Mammal from Antarctica. *Science*, 218 : 284-286-2 fig.