

UN HAPLOBUNODONTIDAE NOUVEAU,
HALLEBUNE KRUMBIEGELI NOV. GEN. NOV. SP.
(ARTIODACTYLA, MAMMALIA),
DANS L'EOCENE MOYEN DU GEISELTAL PRES HALLE
(SACHSEN-ANHALT, ALLEMAGNE)

par

Jörg ERFURT * & Jean SUDRE **

SOMMAIRE

| | Page |
|------------------------------------------------------|------|
| Résumé, Abstract, Zusammenfassung | 86 |
| Introduction | 86 |
| Origine du matériel | 87 |
| Etude systématique | 87 |
| <i>Hallebune</i> nov. gen. | 87 |
| <i>Hallebune krumbiegeli</i> nov. gen. nov. sp. | 88 |
| Comparaisons et relations du genre | 90 |
| Affinités du genre | 92 |
| Considérations phylogénétiques | 93 |
| Discussion | 96 |
| Conclusion | 96 |
| Remerciements | 97 |
| Références bibliographiques | 97 |
| Légende de la planche | 99 |

* Martin-Luther-Universität Halle, Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Domstraße 5, 06108 Halle, Deutschland.

** Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés E.P.H.E., U.R.A. 327, Université de Montpellier II, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier cédex 5, France.

Mots-clés: Eocène moyen, Geiseltal, Allemagne, Mammifère, Artiodactyle nouveau.

Key-words: Middle Eocene, Geiseltal, Germany, Mammal, New Artiodactyl.

RESUME

Un haplobunodontidé nouveau *Hallebune krumbiegeli* nov. gen. nov. sp. est décrit dans la faune du Geiseltal (Sachsen-Anhalt, Allemagne) d'âge éocène moyen. Dans le Geiseltalian cette espèce est limitée au MP 13 ("obere Mittelkohle"). Le matériel rapporté à cette nouvelle forme est composé de 7 fragments de maxillaires et de mandibules. D'après ses dimensions réduites et les caractères primitifs de sa dentition on postule que *Hallebune krumbiegeli* est probablement dérivé des diacodexéidés. L'étude de cette forme et les comparaisons qui ont été établies permettent de reconsidérer la phylogénie des haplobunodontidés primitifs.

ABSTRACT

A new genus and species of haplobunodontid artiodactyl, *Hallebune krumbiegeli* nov. gen. nov. sp., is described from the middle Eocene Geiseltal Fauna (Saxon-Anhalt, Germany). Its stratigraphic range is restricted to the MP 13 ("obere Mittelkohle") of the Geiseltalian. The material consists of seven fragments, representing both upper and lower jaws. It is indicated, that *H. krumbiegeli* was a small bunodont herbivore. The size and primitive character of the teeth suggest that the genus possibly is directly derived from Diacodexidae. The new material forms the basis for reinterpreting the haplobunodontid phylogeny.

ZUSAMMENFASSUNG

Aus der Ordnung Artiodactyla wird der Haplobunodontide *Hallebune krumbiegeli* nov. gen. nov. sp. aus dem mitteleozänen Vorkommen Geiseltal (Sachsen-Anhalt, Deutschland) beschrieben. Die stratigraphische Reichweite der Art ist auf MP 13 (obere Mittelkohle) des Geiseltaliums beschränkt. Das aus 7 Ober- und Unterkieferfragmenten bestehende Material deutet an, daß es sich bei *H. krumbiegeli* um einen kleinen bunodonten Herbivoren handelt. Die Größe und der ursprüngliche Charakter der Zähne lassen vermuten, daß sich die Gattung direkt von primitiven Diacodexiden ableitet. Hinweise auf die Phylognese der frühen Haplobunodontiden werden gegeben.

INTRODUCTION

La présente étude complète les travaux consacrés aux mammifères recueillis dans les dépôts ligniteux du Geiseltal (Sachsen-Anhalt, Allemagne) d'âge éocène moyen. Elle prolonge les recherches de Erfurt & Haubold (1989) menées sur les artiodactyles de ces gisements et a pour principal objet le groupe des haplobunodontidés dont la présence sur le site avait été mentionnée pour la première fois par Heller (1930). La description du matériel inédit rapporté à *H. krumbiegeli* et les comparaisons qui seront établies entre cette nouvelle forme et les représentants des différentes familles, nous permettront de préciser la position systématique du genre, et de reconsidérer l'évolution des haplobunodontidés.

ORIGINE DU MATERIEL

Le matériel sur lequel repose la définition de *Hallebune krumbiegeli* nov. gen., nov. sp. est en partie inédit. Les 5 fragments de dentition attribués à cette nouvelle forme s'ajoutent donc aux 174 spécimens d'artiodactyles examinés et étudiés par Erfurt & Haubold (1989). Ces nouveaux documents appartiennent aux collections de l'Institut des Sciences Géologiques et au Geiseltalmuseum de la Martin-Luther-Universität.

Les mensurations des dents (longueur L et la largeur l) sont exprimées en millimètre.

Liste des abréviations:

- Collections du Geiseltalmuseum de la Martin-Luther-Universität à Halle: GM (Geiseltal, Allemagne),
- Collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris: AL (collections agéiennes de Lemoine),
- Collections du Naturhistorischen Museum Basel: Eg (Egerkingen),
- Collections de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier: GR (Grauves); MGL (Mas de Gimel); CB (Condé-en-Brie).

ETUDE SYSTEMATIQUE

Famille HAPLOBUNODONTIDAE PILGRIM 1941

Genre HALLEBUNE nov. gen.

Dérivatio nominis: Du nom de "Halle" (Sachsen-Anhalt, Allemagne) ville auprès de laquelle se trouvent les gisements du Geiseltal; et "bune" pour exprimer le caractère bunodonte des tubercules sur les dents de cet animal.

Espèce-type et unique: *Hallebune krumbiegeli* nov. sp.

Diagnose: Haplobunodontidae de petite taille à dentition brachybunodonte. P³ et P⁴ molarisées, le tubercule externe montrant une tendance à la division avec individualisation d'un métacône, et possédant un protocône puissant et caréné. P³ présente un parastyle et son talon interne est situé en retrait. P⁴ triangulaire, est plus large que longue. Molaires supérieures à contour rectangulaire avec tubercules bulbeux; le paraconule est plus petit que le métaconule ce dernier étant aussi important que les tubercules principaux. L'hypocône, le parastyle et le mésostyle sont absents. M¹ est un tiers plus petite que M².

Sur les molaires inférieures le talonide est presque aussi haut que le trigonide; les tubercules sont bulbeux. Paraconide et métaconide sont séparés. L'entoconide occupant une position distale, le bassin du talonide est ouvert lingualement. Sur le

posthypocristide il y a un tubercule supplémentaire, un posthypoconide. L'hypoconulide de M_1 et de M_2 est réduit; celui de M_3 forme un troisième lobe central.

***Hallebune krumbiegeli* nov. sp.**

(Fig. 1; Pl. 1, fig. 1, 2, 3, 4)

Synonymie: 1989; *Gervachoerus* indet.; Erfurt, pl. 9 a, b.

Dérivatio nominis: nom d'espèce donné en hommage au Dr. G. Krumbiegel, qui fut pendant de longues années, jusqu'en 1989, le conservateur du Muséum du Geiseltal à Halle.

Type de l'espèce (voir planche 1, fig. 1 et 2): GM Ce IV-3925, fragment du maxillaire avec P^3 - M^3 gauches et P^3 - M^2 , (M^3) droites; figure 1; pl. 1, fig. 1 et 2.

Localité-type: Geiseltal, site "Cecilie IV".

Position stratigraphique: Geiseltalien moyen, obere Mittelkohle (MP 13).

Diagnose: celle du genre.

Matériel attribué et dimensions (mm):

- Ce IV-3925: fragment du maxillaire avec P^3 - M^3 gauches et P^3 - M^2 , (M^3) droites (type de l'espèce); série gauches: P^3 : 5,3 x 4,0; P^4 : 3,9 x 4,6; M^1 : 4,3 x 5,3; M^2 : 4,7 x 6,2; M^3 : 5,2 x 6,1. Série droite: P^3 : 5,4 x —; P^4 : 4,0 x —; M^1 : 4,4 x 5,4; M^2 : 4,7 x 6,0.
- Leo III-3427: fragment du mandibule droite avec M_2 , (M_3): M_2 : 5,4 x 4,2; M_3 : 7,0 x —.
- Leo III-4368: fragment du mandibule gauche avec (alv. P_3), (P_4), M_{1-2} : M_1 : 5,3 x 3,9; M_2 : 5,4 x 4,5.
- Leo III-8045: fragment du mandibule gauche avec (P_2), P_{3-4} , (M_1), M_{2-3} : P_3 : 5,5 x 1,8; P_4 : 5,3 x 3,0; M_2 : 5,0 x 3,5; M_3 : 6,5 x 3,0.
- Leo III-8046: fragment du maxillaire gauche avec (DP^2), DP^{3-4} et mandibule gauche avec DP_4 - M_1 (cassée) ayant probablement appartenu au même individu: DP^3 : 5,4 x 3,2; DP^4 : 4,6 x 4,0; M^1 : 4,6 x 5,2; M^2 : 4,7 x 6,0; DP^4 : 6,2 x 2,6; M_1 : 6,4 x 2,7.
- Leo III-8047: fragment du mandibule gauche avec (alv. C), alv. P_1 , P_{2-4} , M_1 , (M_2): P_2 : 5,2 x 1,6; P_3 : 5,7 x 2,2; P_4 : 4,8 x 2,5; M_1 : 4,6 x 3,5; M_2 : 4,9 x 3,8.
- Leo III-8048: fragment du mandibule gauche avec (M_{1-3}): M_2 : 4,8 x 3,5.

Description

Denture supérieure

Le type de l'espèce est un avant crâne écrasé ayant appartenu à un individu adulte. Les palatins droit et gauche sont conservés. Leur longueur est de 40 mm et la largeur du palatin gauche (depuis la suture médiane) au niveau de P^3 , est de l'ordre de 4,5 mm. Le palatin droit, déplacé, a subi une rotation d'environ 90°.

La P^3 , triangulaire, a un bord lingual perpendiculaire au bord labial. Le protocône, situé en retrait, est pourvu d'une pré- et d'une postprotocrête courtes, cette dernière étant isolée du métaconule. Le tubercule externe volumineux, allongé et comprimé

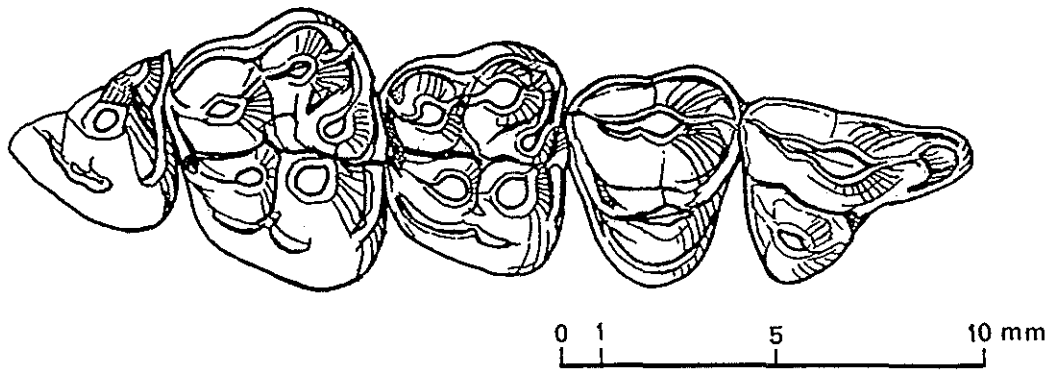


Figure 1.— *Hallebune krumbiegeli* nov. gen. nov. sp. série P³-M³ droite reproduite à partir du maxillaire Ce IV-3925; Holotype; Collections du Geiseltal Museum, Halle; niveau obereMittelkohle du Geiseltalien (MP 13). x 1.

transversalement est formé par deux tubercules coalescents (paracône + métacône); un parastyle est présent. Le postcingulum, court, n'atteint pas le flanc lingual du protocône; il n'y a pas de précingulum.

La P⁴, aux contours arrondis, présente un tubercule externe peu comprimé transversalement, mais divisé comme sur la P³; le métacône est peu développé relativement au paracône avec lequel il est coalescent. Le protocône est à l'origine d'une pré et d'une postprotocrête rejoignant respectivement les angles antéro- et postéro-externes et se terminant près le centrocrête. Le bord labial de la dent ainsi que le flanc lingual du protocône sont pourvus d'un faible cingulum.

Les molaires peu usées, présentent un contour anguleux et se caractérisent par un fort développement transverse surtout net au niveau du lobe antérieur. M² est plus grande que M¹ (I/L = 1,22). M³ est comparable à la M². Leurs tubercules sont bunodontes et le parastyle est absent. Le paraconule est fort et bien détaché du protocône sur M¹-M². Le cingulum est interrompu sur le bord lingual.

Denture inférieure

La denture inférieure de cet animal est parfaitement caractérisée d'après les différents fragments de mandibules attribués (série de spécimens Leo III-8045 à Leo III-8048).

Sur les molaires inférieures les tubercules principaux sont bulbeux et arrondis. Sur le trigonide, le paraconide est présent mais accolé au métaconide qui est plutôt lingual; Le protoconide est un peu moins puissant que le paraconide. Le talonide est à peine plus bas que le trigonide. Sur la posthypocristide, dirigée de l'hypoconide à l'hypoconulide existe un tubercule supplémentaire bien individualisé (posthypoconide) comme c'est le cas chez *Rhagatherium*. L'entoconide arrondi et distal comme chez les autres haplobunodontidés est seulement un peu plus bas que l'hypoconide et ne ferme pas totalement le bassin du talonide qui reste donc ouvert du côté lingual. Sur M₁ et M₂, il existe un pré et un postcingulum celui-ci supportant un petit hypoconulide. Sur le M₃ l'hypoconulide, aussi important que l'entoconide, est central et forme un troisième lobe réduit: ses flancs sont carénés.

Le spécimen Leo III-8047 montre que les prémolaires (P_2 à P_4) sont, comme celles des autres haplobunodontidés du Geiseltal, relativement allongées. Le contour de P_2 et P_3 est elliptique alors que P_4 est plutôt triangulaire. Du protoconide dominant se détache une arête longitudinale joignant à l'avant un paraconide réduit, et à l'arrière un petit hypoconide. Ces denticules sont surtout individualisés sur P_4 cette dent présentant en outre un métaconide et un entoconide *in statu nascendi*; ce métaconide se présente sous la forme d'un bombement qui s'étend depuis l'apex du protoconide jusqu'à la base de la dent alors que l'entoconide est réduit à un petit denticule situé sur le postcingulum. Le paraconide est lingual et bien séparé du protoconide par un entoflexus très marqué. L'importance du paraconide et de l'hypoconide diminue de P_3 à P_2 ; il en est de même pour le postcingulum, qui, à peine marqué sur P_3 , est absent sur P_2 . L'ectostylide situé sur le prolongement antérieur de l'hypoconide est net sur P_3 mais minuscule sur P_2 . L'unique indication concernant P_1 nous est fournie par le spécimen Leo III-8047, qui montre que cette dent était uniradiculée, comme c'est probablement aussi le cas chez *Anthracobunodon*.

Dentition lactéale

Le fragment de crâne écrasé Leo III-8046 ayant appartenu à un individu juvénile montre les dents supérieures et inférieures associées. Sur ce spécimen les prémolaires lactéales supérieures et inférieures ainsi que les molaires sont préservées. Malgré l'état fragmentaire de l'échantillon, le stade d'usure des dents ainsi que la couleur de la dentine semblent indiquer que les dents supérieures et inférieures ont appartenu au même individu.

La DP^3 , allongée, présente un paracône et un métacône distincts alors que le protocône est *in statu nascendi*. Le lobe interne est très étroit et le parastyle bien individualisé. Le DP^4 de contour quadrangulaire est molariforme sa configuration rappelant celle des molaires définitives. Elle présente en outre un hypocône et un parastyle.

COMPARAISONS ET RELATIONS DU GENRE *HALLEBUNE* NOV.

Si l'on doit comparer *Hallebune* à diverses formes primitives on peut écarter d'emblée les dichobuninés d'Europe (*Messelobunodon*) ou les homacodontidés et antiacodontidés d'Amérique du Nord (*Homacodon*, *Hexacodus*, *Microsus*, *Antiacodon* et *Auxontodon*) dont les molaires supérieures présentent un hypocône (= hypoconifères de Stehlin, 1910) et chez lesquelles les tubercules forment généralement des reliefs très forts.

Chez les raoellidés, groupe endémique du Sud-Est asiatique, les dents sont caractérisées par la construction bilophodonte (Sahni *et al.*, 1981). A propos de formes asiatiques on doit évoquer aussi le genre *Gobiohyus* (*G. orientalis*) de l'Eocène supérieur de Mongolie dont les prémolaires et les molaires supérieures évoquent — par leur forme et la disposition des tubercules — celles de *H. krumbiegei*. *G. orientalis* considéré soit comme un Choeropotamidae (Viret, 1961, p. 899) soit encore comme un

Helohyidae (Coombs & Coombs, 1977) se singularise par la robustesse du cingulum externe, la force des styles, et la forme plus arrondie des tubercules. Les prémolaires supérieures ne présentent aucun indice de molarisation et sur P³ le protocône est central. Les molaires inférieures de l'espèce de Mongolie sont par contre très différentes de celles de *H. krumbiegeli* l'entoconide étant ici bien développé et le posthypoconide absent. Compte tenu de ces différences il ne semble pas possible de voir une quelconque parenté entre ces deux formes qui sont d'âge différent et qui proviennent de domaines paléogéographiques distincts.

Par ses dimensions réduites, par la présence d'un fort paraconule sur les molaires supérieures ainsi par la bunodontie modérée des tubercules, *Hallebune* se différencie sans difficultés des cebochoeridés *Gervachoerus* ou *Cebochoerus* chez lesquels la disposition des cuspidés est quadrangulaire.

Le genre monospécifique *Cuisitherium*, connu dans les gisements de l'Eocène inférieur (Cuisien supérieur) d'Europe et dont l'assignation aux dacrytheridés (Sudre *et al.*, 1983) a récemment été mise en doute (Gentry & Hooker, 1988) a des molaires supérieures qui ressemblent par leur forme et la position des tubercules, à celles de *H. krumbiegeli*. *Cuisitherium* se singularise par des tubercules mieux carénés, la présence d'une centrocrête et d'un paraconule moins développé, et par une P³ moins allongée sans trace de division du tubercule externe. La molaire inférieure de *Cuisitherium* est plus dérivée que celle d'*Hallebune*, l'entoconide étant très développé vers l'avant. Ces différences nous indiquent qu'il n'y a aucun lien de proche parenté entre ces genres.

La disposition et la forme pointue des tubercules sur les molaires supérieures d'*Hallebune* rappellent incontestablement un schéma diacodexéide, le développement du métaconule étant seul responsable du contour plus rectangulaire des molaires chez le genre du Geiseltal. Il n'y a pas pourtant d'évidence pour envisager un rapprochement entre *Hallebune* et les dichobunoïdés primitifs (diacodexéidés *s.l.*) de l'Eocène inférieur comme *Diacodexis*, *Neodiacodexis*, *Simpsonodus*, *Dulcidon*, *Protodichobune oweni* Type B (*sensu* Sudre *et al.*, 1983) ou *Aumelasia* dont la molaire présente un fort mésostyle cingulaire sur M². *Bunophorus* et *Buxobune* sont plus grands et ne présentent pas de métacône sur leur P⁴. *Aksyiria* de l'Eocène inférieur ou moyen de Géorgie (Gabounia, 1973, p. 741, fig. 1), est plus grand également, et a une molaire au contour différent. Nous verrons plus loin qu'*Hallebune* partage, pour ses molaires inférieures, quelques symplésiomorphies avec *Diacodexis*. D'après les comparaisons de la denture inférieure, on peut exclure toute relation entre *Hallebune* et les dichobunoïdés asiatiques *Pakibune* ou *Chorlakkia* qui ont déjà des crêtes développées en croissant. *Chorlakkia* a par ailleurs un talonide très allongé sur les molaires inférieures alors que le genre nord-américain *Wasatchia*, au contraire, a un talonide très réduit.

Après ces considérations, il apparaît que les relations d'*Hallebune* doivent être recherchées auprès de diacodexéidés ayant des molaires supérieures à métaconule bien développé ayant déjà subi un déplacement distal ou d'haplobunodontidés primitifs chez lesquels la séléodontie est encore faiblement exprimée. Les relations d'*Hallebune* avec les haplobunodontidés sont privilégiées ici sur la base de la molarisation des prémolaires supérieures, puisque ce caractère s'applique à d'autres genres de cette famille.

| Espèces | P ³ | P ⁴ | M ¹ | M ² | M ³ |
|------------------------------------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| <i>Hallebune krumbiegeli</i> Ce IV 3925 (Holotype) | 5,3 x 4,0 | 3,9 x 4,6 | 4,3 x 5,3 | 4,7 x 6,2 | 5,2 x 6,1 |
| <i>Protodichobune oweni</i> MGL 6-7-27 | | | 4,9 x 5,5 | 5,0 x 6,7 | 4,3 x 6,0 |
| <i>Protodichobune</i> sp. (Geiseltal) XIV-1763 | | | 5,4 x 6,6 | 5,8 x 8,0 | 5,4 x 7,6 |
| <i>Rhagatherium kowalevskyi</i> Eg 160 (Holotype) | | 6,0 x 3,4 | 5,4 x 4,9 | 5,6 x 6,0 | |
| Moyenne | | | 5,4 x 5,8 | 5,3 x 5,8 | |
| N | | | 2 / 2 | 6 / 7 | |
| <i>Haplobunodon</i> cf. <i>mulleri</i> XXII-553 | 6,8 x 4,8 | 5,7 x 6,2 | 6,6 x 7,0 | 7,4 x 8,8 | 7,7 x 8,8 |
| Moyenne | | 5,7 x 6,6 | 6,5 x 7,0 | 6,9 x 8,5 | 7,0 x 8,4 |
| N | | 4 / 3 | 5 / 4 | 7 / 5 | 5 / 4 |
| <i>Anthracobunodon weigelti</i> Ce III-4225 (Lectotype) | 6,8 x 4,5 | 6,1 x — | | 6,3 x 7,7 | 6,8 x 7,5 |
| Moyenne | 7,3 x 3,1 | 6,9 x 3,9 | 4,7 x 6,5 | 5,8 x 6,9 | 5,1 x 9,5 |
| N | 5 / 3 | 11 / 6 | 18 / 10 | 12 / 8 | 10 / 5 |

Tableau 1.— Dimensions comparées des molaires de certains diacodexidés et haplobunodontidés (longueur, largeur en mm). Lorsque le matériel a été suffisamment important, la moyenne et le nombre de mesures ont été indiqués.

AFFINITES DU GENRE

Hallebune est différent des haplobunodontidés classiques tels les genres *Anthracobunodon*, *Lophiobunodon*, et *Amphirhagatherium* dont les molaires supérieures présentent des crêtes bien développées ainsi qu'un mésostyle. *Masillabune* de Messel diffère également par la robustesse du paraconule (aussi développé que les tubercules principaux) et une bunodontie plus prononcée.

Les autres haplobunodontidés, *Haplobunodon* et *Rhagatherium* ont des molaires inférieures rappelant celles d'*Hallebune*. D'après le registre fossile *Haplobunodon* précède chronologiquement le genre *Rhagatherium*, puisque le plus ancien représentant d'*Haplobunodon* est *H. cf. mulleri* du Geiseltal untere Mittelkohle (MP 12; Erfurt & Haubold, 1989).

Hallebune est un peu plus petit que l'espèce *H. mulleri* d'Egerkingen Huppertsand, et plus primitif aussi pour certains caractères. Si les deux formes se ressemblent sur le plan de la morphologie des molaires, on constate que les proportions entre la longueur et la largeur des M¹ et M² (voir tableau 1) et surtout que la construction des prémolaires, en particulier la P³, sont très différentes. Chez *H. cf. mulleri* le lobe interne est moins développé et médialement situé alors que le parastyle

est absent. Toutes les autres espèces d'*Haplobunodon* reconnues à Egerkingen sont distinctes par leurs dimensions supérieures et par l'absence de métacône sur P⁴. Ce dernier caractère est privilégié par Hooker (1986, p. 404) dans la diagnose du genre *Haplobunodon*. La présence d'un posthypoconide sur les molaires inférieures d'*Hallebune krumbiegeli* interdit toutefois toute proche parenté entre les deux genres.

C'est avec *Rhagatherium* qu'*Hallebune* présente les plus nettes affinités. Les molaires supérieures d'*H. krumbiegeli* (cf. Ce IV-3925) sont plus primitives que celles du plus ancien représentant du genre *Rhagatherium*, *R. kowalevskyi* d'Egerkingen Huppertsand (MP 13/14). La centrocrête est absente, le mésostyle est très faible chez *Hallebune*. La robustesse du mésostyle et du parastyle ainsi que le développement de carènes sur les tubercules intermédiaires des molaires de *R. kowalevskyi* leur confèrent un aspect plus sélénodonte. La présence sur les molaires inférieures d'*Hallebune* d'un posthypoconide constitue par contre une apomorphie partagée avec *Rhagatherium*, alors que la construction de ces molaires (paraconide présent et entoconide distal) rapproche ces deux genres d'un modèle primitif de type diacodexéidé. Nous souhaitons ici privilégier ce caractère inhabituel pour considérer qu'*Hallebune* présente plus d'affinités avec les *Rhagatherium* qu'avec tout autre genre. Les caractères de la dentition supérieure différents à la fois de ceux de *Rhagatherium* ou d'*Haplobunodon* justifient sans réserves une distinction générique de la forme du Geiseltal.

Remarque

Heller avait signalé la présence d'un *Rhagatherium* dans les gisements du Geiseltal l'auteur se référant alors à deux molaires supérieures très abrasées, Ce I-4347 et Ce I-4348 (Heller, 1930: pl. 4/8-9). Ces molaires diffèrent de celles de *H. krumbiegeli* par le pincement du mésostyle et la forme relativement plane de la muraille des tubercules externes, et rappellent effectivement celles des *Rhagatherium*. Bien que l'état d'abrasion des spécimens ne permettent pas une bonne comparaison et leur identification spécifique précise nous admettons qu'une lignée de *Rhagatherium* est également représentée au Geiseltal.

CONSIDERATIONS PHYLOGENETIQUES

Pour *Hallebune*, les dimensions réduites, la forme relativement triangulaire des molaires, la présence de tubercules bulbeux ainsi que l'absence de centrocrête et de mésostyle permettent d'établir que le genre n'est probablement pas très éloigné d'un artiodactyle primitif de type *Diacodexis* ou *Protodichobune* tous deux bien représentés dans le Cuisien supérieur du Bassin de Paris (MP 10). La lignée du *Protodichobune* (type A, Sudre *et al.*, 1983) trouve un prolongement dans les niveaux inférieurs du Geiseltal (untere Unterkohle, MP 11) par une forme plus grande que *P. oweni* et *H. krumbiegeli* (Sudre & Erfurt, in prep.). La forme encore triangulaire des molaires supérieures de *Protodichobune* ainsi que le caractère bunodonte des tubercules — très différents d'*Hallebune* — montre qu'il s'agit de rameaux parfaitement distincts.

| Caractères | <i>Diacodexis</i> | <i>Protodichobune</i> | <i>Masillabune</i> | <i>Hallebune</i> | <i>Haplobunodon</i> | <i>Anthracobunodon</i> | <i>Rhagatherium</i> | <i>Amphirhagatherium</i> | <i>Lophobunodon</i> |
|----------------------------------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|------------------|---------------------|------------------------|---------------------|--------------------------|---------------------|
| P ³ avec métacône | - | - | +/- | + | + | + | + | + | - |
| P ³ avec grand protocône | - | - | - | + | - | - | - | - | + |
| P ⁴ avec métacône | - | - | - | + | - | + | + | ? | - |
| molaires subcarrées | - | - | + | + | + | + | + | + | + |
| M ¹⁻³ avec mésostyle | - | - | + | - | + | + | + | + | + |
| M ¹⁻³ avec centrocrête | +/- | +/- | - | - | +/- | + | + | + | + |
| M ¹⁻³ métaconule caréné | + | - | - | - | +/- | + | + | + | + |
| M ¹⁻³ paraconule caréné | +/- | +/- | - | - | - | + | + | + | + |
| P ₃ avec paraconide | - | - | + | + | +/- | + | + | + | ? |
| P ₃ avec hypoconide | - | - | + | + | - | +/- | + | + | ? |
| P ₄ avec métaconide | - | - | - | + | - | + | + | + | ? |
| P ₄ avec entoconide | - | - | - | - | +/- | +/- | + | + | ? |
| P ₄ avec hypoconide | - | - | - | - | - | + | + | + | ? |
| M ₁₋₃ méta- et paraconide distaux | - | - | +/- | - | +/- | +/- | - | + | +/- |
| M ₁₋₃ entoconide distal | - | - | ? | - | + | + | + | +/- | + |
| M ₁₋₃ avec posthypoconulide | + | - | - | + | - | - | + | - | - |
| caractère bunodonte des dents | - | - | + | + | + | + | + | + | + |

Tableau 2.— Caractères dentaires permettant de singulariser les genres d'haplobunodontidés. (Les alternatives données pour les différents caractères se réfèrent à des stades évolutifs dérivés. "+": caractère présent, "+/-": caractère *in statu nascendi*, "-": caractère absent).

Une dérivation d'*Hallebune* à partir d'une forme proche de *Diacodexis* est par contre envisageable si l'on se base sur la forme des molaires supérieures d'une part (avec un lobe postérieur réduit) et surtout, sur la morphologie des molaires inférieures qui possèdent un entoconide peu développé et distalement situé ainsi qu'un talonide ouvert lingualement. La présence d'un posthypoconide sur les molaires inférieures est préfigurée sur certains spécimens de *Diacodexis* tardifs de l'Eocène inférieur, comme chez le *Messelobunodon* de Prémontré (*Messelobunodon* nov. sp.) ou le *D. varleti* de Condé-en-Brie (échantillons CB-432, CB-236). Bien que ce caractère soit peu fréquent — relativement au matériel recueilli dans ces gisements — il peut constituer une bonne indication pour un rapprochement entre *Hallebune* et *Diacodexis*. La présence d'un hypocône sur la DP₄ constitue également une indication permettant de souligner le caractère primitif d'*Hallebune*, cette structure concernant seulement des artiodactyles

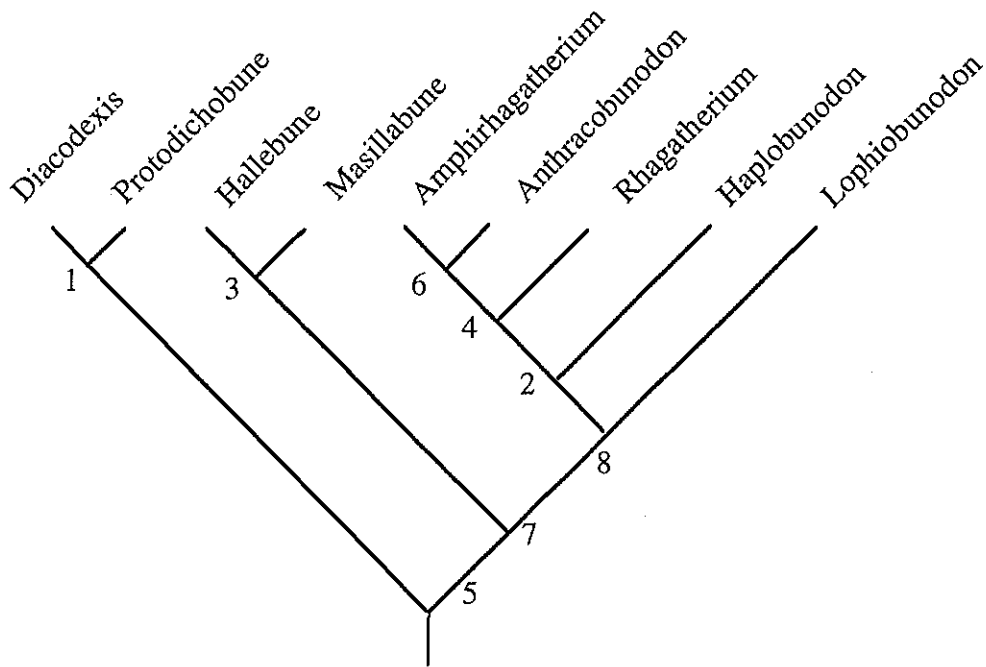


Figure 2.— Cladogramme traduisant les relations entre certains diacodexéidés et les genres attribués aux haplobunodontidés.

archaïques de type dichobunidé.

Comme nous avons maintenant la preuve que *Diacodexis* est également représenté dans les niveaux inférieurs du Geiseltal (untere Unterkohle, MP 11; Sudre & Erfurt, in prep.) on peut émettre l'hypothèse que la radiation des haplobunodontidés se produit probablement dans ce niveau la présence de la famille étant attestée ensuite dans le niveau MP 12 avec le genre *Haplobunodon*.

Si *H. krumbiegeli* peut répondre au schéma ancestral de la lignée du *Rhagatherium*, il ne peut être un ascendant de *R. kowalevskyi* puisque les deux lignées sont reconnues dans des niveaux contemporains du MP 13. Une tendance à la molarisation des prémolaires se serait donc manifestée dans ces deux lignées.

Un cladogramme établi à partir du programme Philip permet d'estimer le degré du parenté entre différents genres; pour cette analyse 16 caractères ont été pris en compte (tableau 2). Le modèle obtenu fait apparaître une scission des haplobunodontidés en deux ou trois groupes l'inclusion de *Lophiobunodon* dans cette famille restant problématique. Ce genre ne présente pas en effet les caractères généralement associés à la famille (voir noeud 7 dans fig. 2) et l'on peut envisager que celle-ci est — dans son acceptation présente — une unité paraphylétique. *Masillabune* se trouve isolé des autres haplobunodontidés sur la base du très fort développement du paraconule, mais ce seul caractère ne nous paraît pas suffisant pour isoler un sous-groupe particulier au sein de ces haplobunodontidés. La tendance à la molarisation des prémolaires est commune aux deux groupes. On soulignera que l'origine de *H. krumbiegeli* se ramène à une

souche hypothétique commune avec celle des genres *Anthracobunodon*, *Rhagatherium* et *Amphirhagatherium* (noeud 7).

DISCUSSION

Si parmi les artiodactyles du Geiseltal *H. krumbiegeli* se rapproche par ses dimensions du *?Messelobunodon ceciliensis* la morphologie différente de l'appareil masticatoire indique que ces animaux occupaient des niches écologiques distinctes. La mandibule très allongée ainsi que les crêtes tranchantes des molaires de *?M. ceciliensis* permettent d'envisager que la nourriture de cet animal était constituée de denrées pouvant être dépecées ou coupées (frugivore ou carnivore?). Par contre les tubercules bulbeux des molaires de *H. krumbiegeli* indiquent plutôt que la fonction de broyage ou d'écrasement (plus typique pour une herbivore ou un granivore) était prédominante chez cette espèce. Cela s'applique également au cebochoeridé de petite taille *G. dawsoni* représenté à Bouxwiller ainsi qu'au Mas de Gentil mais inconnu encore au Geiseltal.

L'examen des artiodactyles d'Egerkingen, de Bouxwiller, de Messel, de la Défense (Sudre & Ginsburg, 1993) ou des gisements lutétiens du Midi de la France (Crochet *et al.*, 1988) n'a révélé aucune forme proche du *Hallebune krumbiegeli*. L'espèce est donc limitée aux sites Ce IV et Leo III du Geiseltal, et caractérise donc le MP 13. Elle est associée dans les niveaux d'obere Mittelkohle à *Meniscodon* cf. *europaeum*, *?Messelobunodon ceciliensis*, *Haplobunodon* cf. *mulleri* et *Anthracobunodon weigelti*, qui sont aussi restreints à cette formation (Erfurt & Haubold, 1989). A l'exception de *G. jaegeri* et de *Meniscodon europaeum* les espèces citées ne sont pas connues pour l'instant dans d'autres localités de cet âge. Cette observation est peut-être l'indice du caractère endémique de la faune du Geiseltal. Pour être confirmée cela demanderait toutefois une reconsidération des différents groupes systématiques et sans doute aussi la découverte de nouvelles faunes de l'Eocène moyen, cette période étant imparfaitement documentée encore en Europe occidentale surtout pour le groupe des artiodactyles.

CONCLUSION

La présence d'un Haplobunodontidae nouveau dans les niveaux du Geiseltal témoigne bien de la diversité du groupe dans l'Eocène moyen d'Europe occidentale. *Hallebune krumbiegeli* nov. gen. nov. sp. est restreint au Geiseltalien moyen (obere Mittelkohle, MP 13). Ces haplobunodontidés sont remarquablement représentés dans les couches du Geiseltal: 7 formes y sont maintenant identifiées. L'absence ou la rareté de ces formes dans les autres gisements contemporains est certainement liée à des conditions palaeécologiques particulières, ces animaux étant probablement inféodés à des milieux forestiers et/ou aquatiques.

Les relations d'*Hallebuna* avec les diacodexéidés d'une part et avec *Rhagatherium* d'autre part, renforcent l'idée que ces haplobunodontidés ont une origine autochtone, probablement ancienne (Lutétien inférieur), et justifient leur séparation du groupe des anthracotheridés (d'origine asiatique), duquel ils étaient anciennement rapprochés.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à exprimer leur reconnaissance aux Dr. B. Engesser du Naturhistorische Museum de Bâle et Dr. D. Russell du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris qui ont permis d'avoir accès aux collections de comparaisons conservées dans ces institutions. Ils remercient également le Dr. G. Tschuch, de l'Institut de Zoologie (Martin-Luther-Universität), qui a réalisé certaines photos au microscope électronique.

Le travail du Dr. J. Erfurt a été possible grâce à une allocation de la Deutschen Forschungsgemeinschaft (Nr. Er 197/1-1). Pour l'étude des collections du Geiseltaal et la mise au point de cette étude, J. Sudre a bénéficié d'une allocation mission dans le cadre de l'URA 327 du CNRS (Université de Montpellier II). Contribution I.S.E.M. 95-028.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COOMBS, M.C. & COOMBS, W.P., Jr., 1977. — The dentition of *Gobiohyus* and a reevaluation of the Helohyidae. *J. Mamm.*, Lawrence, 58 (3): 291-308.
- CROCHET, J.-Y., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., REMY, J.A., SIGÉ, B. & SUDRE, J., 1988. — Découverte dans le bassin de St Martin de Londres (Hérault, Sud de la France) d'un gisement à vertébrés continentaux d'âge éocène moyen. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, Frankfurt, 107: 419-434.
- DEPÉRET, C., 1908. — L'histoire géologique et la phylogénie des Anthracothériidés. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 146: 158-162.
- ERFURT, J., 1988. — Systematik, Paläoökologie und stratigraphische Bedeutung der Artiodactyla des Geiseltales. Diss. Martin-Luther-Universität Halle/W: 1-131. (Non publiée).
- ERFURT, J. & HAUBOLD, H., 1989. — Artiodactyla aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 19 (3): 131-160.
- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H., 1986. — The Middle Eocene of European Mammalian Stratigraphy. Definition of the Geiseltalian. *Modern Geology*, 10: 159-170.
- FRANZEN, J.L. & KRUMBIEGEL, G., 1980. — *Messelobunodon ceciliensis* n. sp. (Mammalia, Artiodactyla) - ein neuer Dichobunide aus der mitteleozänen Fauna des Geiseltales bei Halle (DDR). *Z. geol. Wiss.*, Berlin, 8 (12): 1553-1560.
- GABOUNIA, L.K., 1973. — Sur la présence de diacodexinés (Diacodexinae) dans l'Eocène d'Asie. *Bull. Acad. Sci. Géorgie*, Tbilissi, SSR, 71: 741-744.
- GENTRY, A.W. & HOOKER, J.J., 1988. — The phylogeny of the Artiodactyla. In: M.J. BENTON (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods; II, Mammals*: 235-272. Clarendon Press, Oxford.

- GODINOT, M., 1978. — Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 10 (2): 43-126.
- HAUBOLD, H., 1989. — Die Referenzfauna des Geiseltalium, MP Levels 11 bis 13 (Mitteleozän, Lutetium). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 19(3): 81-93.
- HELLER, F., 1934. — *Anthracobunodon weigelti* n. g. et n. sp., ein Artiodactyle aus dem Mitteleozän des Geiseltales bei Halle a. S. *Paläont. Z.*, Berlin, 16: 1-247.
- HOOKE, J.J., 1986. — Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, London, 39: 191-478.
- JAEGER, J.-J., 1967. — Révision de la faune de mammifères du Lutétien de Bouxwiller (Bas-Rhin). Diplôme d'Etudes Supérieures, Strasbourg: 1-62.
- 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'Eocène européen. *Bull. Serv. Carte géol., Alsace*, Strasbourg, (2-3):1-93.
- RICHARD, M., 1942. — Description et figuration du *Lophiobunodon minervoisensis*. *Bull. Soc. Hist. nat.*, Toulouse, 77: 141-144.
- RUSSELL, D.E., THEWISSEN, J.G.M. & SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1983. — A new dichonunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of North-West Pakistan. Part I: Dentition and classification. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, 86 (2): 153-180.
- SAHNI, A., BHATIA, S.B., HARTENBERGER, J.-L., JAEGER, J.-J., KUMAR, K., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1981. — Vertebrates from Subathu formation and comments on the biogeography of Indian subcontinent during the early Paleogene. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, 1981, (7), 23, 6: 689-695.
- SCHMIDT-KITTLER, N., Ed., 1987. — International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Palaeoecology of the European Palaeogene. *Münchner geowiss. Abh.*, Munich, A, 10: 1-312.
- STEHLIN, H.G., 1906. — Die Säugethiere des Schweizerischen Eocaens, Critischer Catalog der Materialien. *Abh. Schweiz. paläont. Ges.*, Zurich, 4: 597-690.
- SUDRE J., 1978. — Les artiodactyles de l'Eocène Moyen et Supérieur d'Europe occidentale systématique et évolution. *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, 7: 1-229.
- SUDRE, J., RUSSELL, D.E., LOUIS, P. & SAVAGE, D.E., 1983. — Les artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe. 1° et 2° partie. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 5 (3-4): 281-365.
- SUDRE, J. & GINSBURG, L., 1993.— La faune de mammifères de La Défense (Calcaires grossiers, Lutétien supérieur) à Puteaux près Paris: artiodactyles et *Lophiodon parisiense* Gervais, 1848-1852. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (4), 15(C): 155-181.
- TEILHARD DE CHARDIN, P., 1927. — Les mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique. *Mém. Mus. Hist. nat. Belgique*, Bruxelles, 36: 1-33.
- 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). *Contrib. Mus. Paleont., Univ. Michigan*, Ann Arbor, 27: 247-274.
- VIRET J., 1961. — Artiodactyles. In: J. PIVETEAU (Ed.), *Traité de Paléontologie*, 6 (1): 887-1084. Masson, Paris.

LEGENDE DE LA PLANCHE

PLANCHE 1

Hallebune krumbiegeli nov. gen. nov. sp.

Fig. 1.— Fragment du maxillaire avec P³-M³ gauche et droites; M³ cassée du côté droit. Holotype; Ce IV-3925; x 4,5.

Fig. 2.— Détail de la série P³-M³ supérieure droite; même spécimen que figure 1; x 7,5.

Fig. 3.— Fragment de mandibule avec la série P₂-M₂ inférieure gauche; Leo III-8047; x 7,5.

Fig. 4.— Fragment de mandibule avec la série P₂-M₃; Leo III-8045; x 4,5.

Les spécimens figurés qui proviennent des niveaux de l'obere Mittelkohle du Geiseltalien (MP 13) sont déposés dans les collections du Geiseltal Museum à Halle (Sachsen-Anhalt; Allemagne).

