

DECOUVERTE D'UN NOUVEAU *DIACODEXIS*
(ARTIODACTYLA, MAMMALIA) DANS L'EOCENE INFERIEUR
DE SILVEIRINHA, PORTUGAL

par

C. ESTRAVIS * & D.E. RUSSELL **

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	30
Introduction	30
Matériel et Méthodes	31
<i>Diacodexis antunesi</i> n.sp.	31
Description	31
Dentition inférieure	31
Dentition supérieure	34
Comparaisons	35
Conclusion	41
Remerciements	42
Bibliographie	42
Légendes des planches	44

* Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa, Quinta da Torre, 2825 Monte de Caparica, Portugal.

** Institut de Paléontologie (URA 12 CNRS), 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Mots-clés: Artiodactyla, Eocène, Silveirinha, Portugal, Migration.

Key-words: Artiodactyla, Eocene, Silveirinha, Portugal, Migration.

RESUME

Cet article comporte la description d'un nouvel artiodactyle, *Diacodexis antunesi* n. sp., de l'Eocène inférieur de Silveirinha, Portugal; la nouvelle espèce est comparée avec les espèces européennes (*Diacodexis gazini* GODINOT, 1978, *Diacodexis varleti* SUDRE *et al.*, 1983 et *Diacodexis* cf. *varleti* du Bassin de Paris, *Diacodexis* sp. de Dormaal, des gisements d'Espagne et d'Angleterre) ainsi qu'avec *Diacodexis secans* d'Amérique du Nord et *D. pakistanensis* d'Asie; les affinités et tendances évolutives de ces divers taxons sont discutées. La présence de *Diacodexis* dans le gisement de Silveirinha vient confirmer la situation de ce dernier à la base de l'Eocène; *Diacodexis antunesi* apparaît même plus primitif que *Diacodexis gazini* de Rians, ce qui semble corroborer l'interprétation, fondée surtout sur les Condylarthra, de la faune de Silveirinha comme la plus ancienne faune éocène d'Europe. L'hypothèse selon laquelle les premiers artiodactyles auraient migré de l'Europe vers l'Amérique du Nord se trouve par là même renforcée.

ABSTRACT

A new artiodactyl, *Diacodexis antunesi* n.sp., is described from the early Eocene of Silveirinha, Portugal. Comparisons are made with *Diacodexis gazini* GODINOT, 1978, *D. varleti* SUDRE *et al.*, 1983, *D. cf. varleti* from Paris Basin sites, *D. sp.* from Dormaal and from localities in Spain and England, *D. secans* from North America and *D. pakistanensis* from Asia; affinities and evolutive tendencies are discussed. The presence of *Diacodexis* in the locality of Silveirinha confirms the very early Eocene age of the latter. As *Diacodexis antunesi* appears to be more primitive than *D. gazini* from Rians (early Eocene of France), it lends corroboration to the interpretation (essentially based previously on condylarths) of the Silveirinha assemblage as the oldest Eocene fauna known in Europe and supports the hypothesis that early artiodactyls migrated from Europe to North America.

INTRODUCTION

L'Eocène inférieur de Silveirinha (Baixo Mondego) renferme une faune de vertébrés très intéressante, surtout riche en mammifères (Antunes, *in* Pena Dos Reis *et al.*, 1981; Antunes & Russell, 1981). La faune et la flore associées à ces derniers comprennent les restes d'un oiseau (*Fluviatilavis antunesi* HARRISON, 1983), des reptiles, amphibiens, poissons, des ostracodes, des charophytes et des graines (Antunes & Russell, 1981).

La collection de mammifères comprend un peu plus de 800 échantillons, consistant en dents isolées, ou associées sur des fragments mandibulaires ou maxillaires. Outre la liste faunique préliminaire, la forme dominante du gisement, qui constitue une espèce nouvelle de condylarthre *Microhyus reisi*, a été publiée (Antunes, Estravins & Russell, 1987).

Les artiodactyles sont représentés actuellement à Silveirinha par une quarantaine d'échantillons —tous des dents isolées—, ce qui correspond à peu près à 5% du total des mammifères de ce gisement. Dans la liste préliminaire (Antunes & Russell, 1981), ces artiodactyles ont été rapportés à *Diacodexis* cf. *gazini*. Le nouveau matériel récolté depuis nous permet d'entreprendre l'étude détaillée de ce taxon et de revoir cette détermination.

MATERIEL ET METHODES

Tous les échantillons, obtenus par lavage-tamassage, ont été récoltés en trois points proches les uns des autres, situés près du village de Silveirinha. Chaque pièce a été cataloguée et référencée avec indication du code concernant le point de récolte, SV1, SV2 ou SV3, suivi de son numéro d'ordre.

Tous les échantillons appartiennent au Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa (CEPUNL) où ils sont archivés.

Le sédiment est constitué de sables grossiers, ou de conglomérat à matrice argileuse. D'après R. Pena dos Reis & A. Ferreira Soares (*in* Pena Dos Reis *et al.*, 1981) ces dépôts correspondent à une sédimentation de plaine d'inondation fluviale ou marécageuse, où des canaux éphémères furent comblés par des sédiments fossilifères.

SYSTEMATIQUE

Ordre ARTIODACTYLA OWEN, 1848

Famille DICHOBUNIDAE GILL, 1872

Sous-famille DIACODEXINAE GAZIN, 1955

Genre *DIACODEXIS* COPE, 1882

Diacodexis antunesi n.sp.

Spécimen-type: la M/2 SV3-338 (coll. Silveirinha CEPUNL), pl. 1, fig. 2.

Matériel rapporté: 392 échantillons qui représentent toutes les molaires inférieures et supérieures, la dP4/ et une prémolaire inférieure; mais seules 18 dents sont complètes. La liste des spécimens est incorporée dans le tableau de mesures.

Mesures: voir tableau 1.

Localité: Silveirinha Pequena, Baixo Mondego, Portugal.

Diagnose différentielle: *Diacodexis antunesi* est la plus petite de toutes les espèces attribuées à ce genre. Elle diffère en outre de *D. secans-primus* (l'espèce nord-américaine la plus proche de *D. antunesi*), de *D. gazini*, de *D. varleti*, de *D. sp.* (Dormaal) et de *D. pakistanensis* par la relative étroitesse (proportion longueur/largeur) de ses molaires supérieures et inférieures, exception faite des M1/ de *D. secans-primus*, des M2/ de *D. pakistanensis*, des M/1 de *D. varleti* et des M/3 de *D. pakistanensis* et de la forme de Dormaal. Les molaires inférieures se distinguent en outre par la tendance du trigonide à être relativement plus haut par rapport au talonide, et par le creusement moindre du bassin du talonide.

Etymologie: espèce dédiée à M.T. Antunes, professeur à l'Universidade Nova de Lisboa, auteur de la première liste faunique de Silveirinha.

DESCRIPTION

— Dentition inférieure

Les molaires inférieures ont un contour à peu près rectangulaire, à l'exception de la M/3 qui se prolonge postérieurement par un hypoconulide plus ou moins proéminent. Il est probable qu'il y avait accroissement de taille de M/1 à M/2, mais la différence devait être faible. Le trigonide va s'élargissant de M/1 à M/3; il est plus étroit que le talonide sur la M/1, mais un peu plus large sur la M/3; au contraire, la longueur du

Code	dent	Long. (mm)	larg. (mm)	Code	dent	Long. (mm)	larg. (mm)
SV3 131	DP4/ g.	3,08	3,00	SV3 280	P inf. d.	3,25	1,17
SV3 61	DP4/ d.	—	—				
SV3 184	DP4/ g.	—	est. 3,00	SV3 133	M/1 d.	3,17	2,17
				SV2 114	M/1 d.	3,33	2,93
SV3 163	M1/ d.	2,92	3,67	SV3 132	M/1 d.	est. 3,17	est. 2,17
SV3 189	M1/ d.	2,83	3,50	SV3 259	M/1 d.	—	—
SV3 128	M1/ d.	est. 3,00	3,83				
SV3 40	M1/ d.	—	est. 3,50	SV3 333	M/2 d.	3,17	2,33
SV3 323	M1/(2?) g.	est. 3,17	3,83	SV3 338	M/2 d.	3,41	2,33
SV3 427	M2/ g.	3,33	est. 4,33	SV3 129	M/3 g.	est. 4,66	2,83
SV3 322	M2/ d.	est. 2,92	est. 3,75	SV3 331	M/3 g.	3,83	2,33
SV3 72	M2/ g.	—	—	SV3 332	M/3 g.	3,67	2,33
SV3 74	M2/ d.	3,25	4,58	SV3 244	M/3 g.	—	—
SV3 127	M2/ g.	3,25	4,50				
SV3 326	M2/(1) d.	—	—				
SV2 115	M2/ g.	—	—				
SV3 126	M3/ d.	3,08	4,17				
SV3 255	M3/ d.	—	—				
SV3 257	M3/ g.	—	—				
SV2 110	M3/ g.	est. 2,42	est. 3,33				

Tableau 1. — Mesures (en mm) des dents de *Diacodexis antunesi* n. sp.

trigonide va en diminuant de M/1 à M/3: elle est presque égale à celle du talonide sur M/1, un peu moindre sur M/2, et encore moindre quoique variable sur les M/3 (elle ne représente plus qu'un tiers environ de la dent sur la SV3-129 (pl. 1, fig. 3a).

Sur la M/1, les cuspidés du trigonide forment les trois angles d'un triangle presque équilatéral. Le paraconide est conique, bien développé, situé sur le côté antéro-lingual et séparé du métaconide par un sillon. Le métaconide et le protoconide sont subégaux, ou légèrement différents au profit du dernier; ils sont plus hauts que le paraconide et situés sur une ligne transversale oblique.

Sur la M/2, le paraconide est vestigial; il est situé antérieurement, très près du métaconide, d'où résulte un trigonide à flancs antérieur et postérieur subparallèles. Le protoconide est subégal au métaconide ou un peu plus élevé; tous les deux se placent sur une ligne transversale moins oblique que sur la M/1.

Sur la M/3, le trigonide possède trois cuspidés bien marquées. Le paraconide est un peu plus petit que le métaconide, auquel il est fusionné sur presque toute la hauteur visible (les dents sont usées). Le protoconide, conique, est lui aussi plus bas que le métaconide. Les flancs antérieur et postérieur du trigonide sont subparallèles.

Sur le talonide, l'hypoconulide est bien distinct sur la M/1, même sur des dents très usées; il est bien développé sur la M/2, mais très variable sur la M/3 (SV3-129, pl. 1, fig. 3; SV3-332, fig. 4). Sur les M/1 et M/2, ce tubercule est relié par des crêtes avec l'hypoconide (postcristide) et avec le cingulum postérieur (postcingulum); mais il est séparé de l'entoconide, sur la M/2 SV3-333 et la M/1 SV3-133 (pl. 1, fig. 1) par un petit sillon qui paraît nettement moins accentué sur la M/2 SV3-338 (pl. 1, fig. 2). Sur

les échantillons de M/3, l'hypoconulide est de taille et de morphologie variables. Sur SV3-129 (pl. 1, fig. 3), il donne naissance à deux crêtes: une crête linguale courte et inclinée, interrompue sur le flanc de l'entoconide, et une crête plus médiane et antérieure (actuellement érodée) dirigée vers l'hypoconide.

L'entoconide est subconique, séparé du cingulum postérieur et de l'hypoconulide par un sillon de profondeur variable et il se prolonge antérieurement par une crête. L'importance de l'entoconide paraît augmenter de M/1 à M/3.

L'hypoconide est plus grand mais moins conique que l'entoconide; il est en rapport avec la crête oblique, laquelle se prolonge jusqu'à la base de la paroi postérieure du trigonide sous l'entaille métaconide-protoconide; sur SV3-338 cette crête se prolonge même vers le sommet du métaconide. En général il n'y a pas de crête reliant l'entoconide à l'hypoconide; SV3-332 (pl. 1, fig. 4) est, peut-être, l'exception, mais elle est trop usée pour pouvoir l'affirmer. Le cingulum existe du côté antérieur et, parfois, du côté postérieur.

On possède en outre une prémolaire inférieure (SV3-280, pl. 2, fig. 7) à contour très allongé, et comprimée antérieurement. Le paraconide y est bas, en position très linguale et bien individualisé. Le cingulum se développe surtout dans la portion postéro-linguale de la dent. Par sa couronne très basse et allongée et sa couleur claire, on est tenté de considérer cette dent comme une dent de lait.

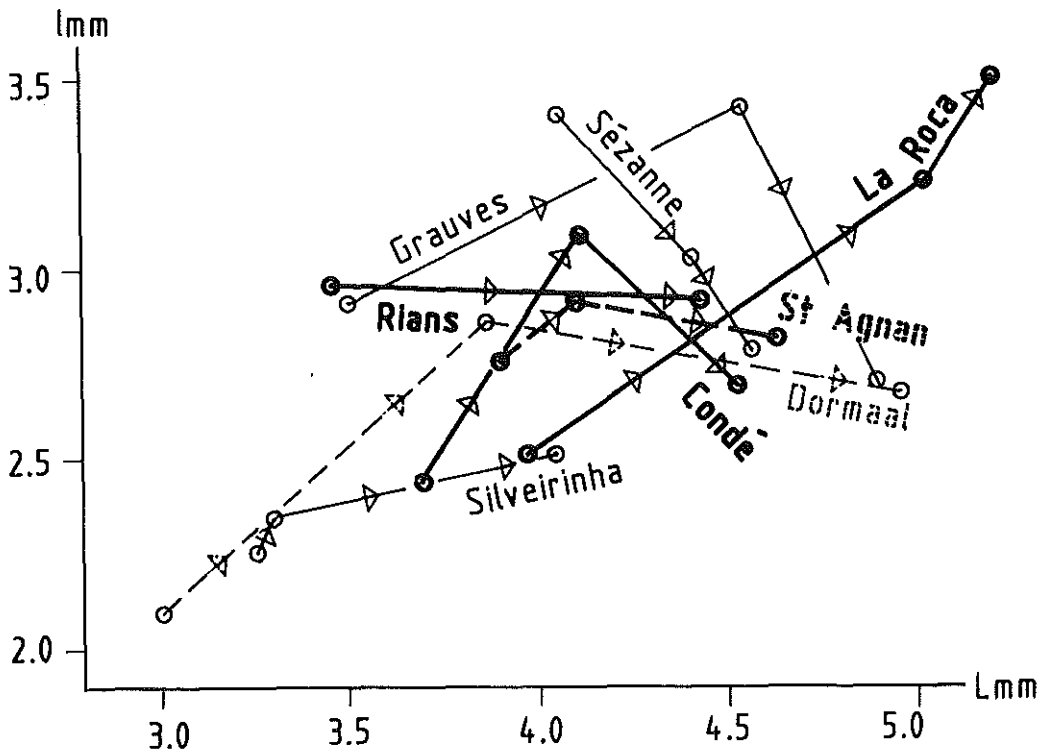


Fig. 1. – Molaires inférieures: proportions relatives des M/1, M/2 et M/3 de l'espèce de *Diacodexis* présente dans les gisements mentionnés. Chaque point correspond à la valeur moyenne du rapport longueur/largeur pour une molaire donnée. La flèche va de M/1 à M/3. Pour Rians nous n'avons pas de M/1 complète.

— Dentition supérieure

Le contour est presque trapézoïdal pour la dP4/ et la M1/, rectangulaire pour la M2/, et subtriangulaire pour la M3/. Le paracône et le métacône sont subverticaux et coniques; ils se placent près du bord labial et sont carénés antéro-postérieurement. Le paracône, plus grand et plus haut que le métacône sur la M3/, lui est à peu près égal sur la dP4/, la M1/ et la M2/.

Le protocône, volumineux, est situé sur l'axe médian de la dent. Il émet deux crêtes qui rejoignent, respectivement, le parastyle et le métastyle, crêtes sur lesquelles se situent deux conules bien distincts: le paraconule est un peu plus près du protocône que ne l'est le métaconule.

La prémétaconule-crista est bien développée sur presque tous les échantillons, à l'exception des M3/ où elle est faible. La postparaconule-crista est légère ou absente.

Les pré- et postcingulums sont moyennement forts mais ne se rejoignent pas lingualement, bien qu'ils s'élargissent dans cette direction; le cingulum labial, étroit, s'élargit aux extrémités antérieure et postérieure et au milieu entre le paracône et le métacône.

La dP4/ (SV3-131, pl. 2, fig. 5) présente une longue face labiale, mais elle est étroite transversalement. Les bords labial et lingual sont presque rectilignes et parallèles, les deux autres bords étant concaves. Le paracône et le métacône y sont subégaux, ou bien le métacône est légèrement plus grand. Le protocône est, en vue linguale, plus grand que les paracône et métacône et, en vue postérieure, un peu plus haut. La prémétaconule-crista et les deux conules sont bien développés, le métaconule étant de peu le plus grand des deux. Il n'y a pas de postparaconule-crista, tout au plus un vestige. Le cingulum labial est étroit, mais un peu plus épais au niveau du parastyle et,

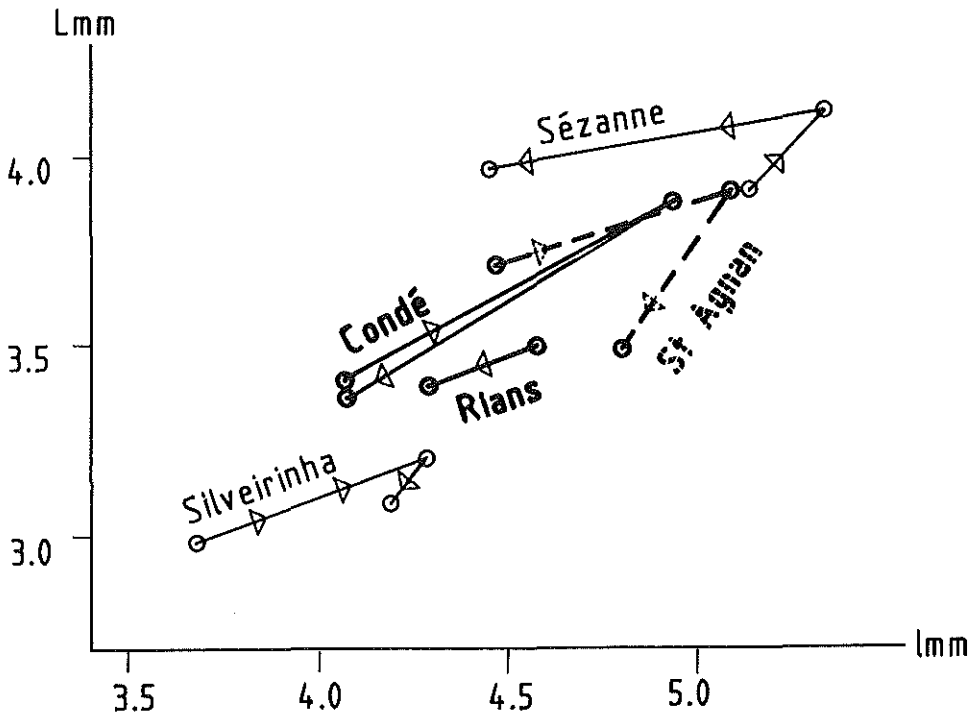


Fig. 2. — Molaires supérieures, voir explications de la figure 1.

chez SV3-131, les pré- et postcingulum se rencontrent à peine lingualemment; sur SV3-184 ils ne se touchent pas lingualemment.

La M1/ est légèrement arrondie du côté lingual; ses bords antérieur et postérieur sont presque rectilignes avec, cependant, une modeste échancrure sur ce dernier; il existe un léger ectoflexus du côté labial. Des deux conules, le métaconule est le plus grand; le paraconule peut être développé (SV3-128, pl. 2, fig. 6) ou vestigial (SV3-163, pl. 2, fig. 3). Le parastyle est proéminent sur quelques échantillons (SV3-128). La prémétaconule-crista est très (SV3-128) ou peu développée (SV3-163). Une postparaconule-crista est parfois présente (SV3-128). La taille et la robustesse des dents sont variables: par exemple, en comparant SV3-128 et SV3-163 qui sont bien conservées, on constate que SV3-128 est la plus robuste, et les parastyle, conules et crêtes y sont plus développés que sur SV3-163.

La M2/ (SV3-74, pl. 2, fig. 2) est rectangulaire mais légèrement comprimée du côté lingual. En raison de la présence d'un péricône et d'un hypocône saillants lingualemment, ce côté est à peu près droit; les bords antérieur et postérieur sont presque rectilignes. Il y a un très léger ectoflexus sur le côté labial, où le cingulum est très étroit. La prémétaconule-crista est moyennement développée et une petite postparaconule-crista est généralement présente. Les pré- et postcingulums sont bien distincts, mais ne se rencontrent pas lingualemment; en fait ils se terminent par un petit épaississement à l'emplacement d'un péricône et d'un hypocône.

La M3/ possède un paracône et paraconule plus développés que le métacône et le métaconule. Sur les SV3-126 (pl. 2, fig. 1), SV3-257 et SV2-110, la prémétaconule-crista n'est pas très forte et la postparaconule-crista est absente; sur SV3-255, l'une et l'autre sont absentes. Sur SV3-126, la seule M3/ complète, le cingulum s'élargit légèrement au niveau d'un petit parastyle; les pré- et postcingulums sont bien développés et seule une petite portion de la dent du côté lingual est dépourvue de cingulum.

COMPARAISONS

L'espèce-type originelle du genre, *Diacodexis* COPE 1882b *laticuneus* (COPE 1882a, p. 181) fut synonymisée avec *D. metsiacus* (COPE 1882a, p. 149) par Gazin en 1952. Pendant longtemps cette dernière resta l'espèce-type mais, dans leur révision Krishtalka & Stucky (1985) synonymisèrent *D. metsiacus* avec *D. secans* (COPE, 1881), tout en proposant ce qu'ils appellent un "lineage segment", *D. secans metsiacus*. Dans l'Eocène d'Amérique du Nord ces auteurs ne reconnaissent que trois autres espèces, *D. minutus* KRISHTALKA & STUCKY, 1985, *D. waltonensis* KRISHTALKA & STUCKY, 1985 et *D. gracilis* KRISHTALKA, STUCKY & BAKKER, 1985.

Puisque *D. secans-primus* est la plus ancienne des espèces américaines, ainsi que la plus primitive, les comparaisons seront faites surtout avec elle. *D. antunesi* partage avec *D. secans-primus* des caractères primitifs: absence, sur les molaires inférieures, d'une postmétacristide et d'une entaille du talonide ("talonid notch"), position du paraconide directement en avant du métaconide, et parfois (SV3-129) allongement notable du lobe de l'hypoconulide. Nous n'avons pas vu, sur les molaires supérieures de *D. antunesi*, trace de la cuspidé que Krishtalka & Stucky désignent comme "pseudohypocone", absence également considérée comme un trait primitif. Dans cette même optique, l'acuité des cuspidés, des conules et des crêtes, plus nette encore chez la forme de Silveirinha que chez *D. s.-primus*, indique elle aussi un état d'évolution moins avancé. *D. antunesi* diffère en outre de *D. secans-primus* par ses molaires supérieures relativement plus courtes dans le sens antéro-postérieur, sauf la

Molaires inférieures	M/1		M/2		M/3	
	Long.	larg.	Long.	larg.	Long.	larg.
<i>D. secans-primus</i>						
mesures extrêmes	3,8-4,3	2,9-3,4	4,0-5,0	3,5-4,2	5,0-6,7	3,5-4,1
moyenne	4,07	3,17	4,51	3,89	5,83	3,75
Long./larg.	1,28		1,16		1,55	
<i>D. pakistanensis</i>						
mesures extrêmes	2,9-3,8	2,2-3,2	3,2-4,0	2,6-3,5	4,7-5,6	2,6-3,5
moyenne	3,4	2,6	3,7	3,1	5,1	3,0
Long./larg.	1,31		1,19		1,70	
<i>D. antunesi</i>						
mesures extrêmes	3,17-3,33	2,17-2,33	3,17-3,41	2,33	3,67-4,66	2,33-2,83
moyenne	3,25	2,25	3,29	2,33	4,05	2,50
Long./larg.	1,44		1,41		1,62	
<i>D. gazini</i>						
mesures extrêmes	2,9		3,4-3,5	2,9-3,0	4,4	2,9
moyenne			3,45	2,95	4,4	2,9
Long./larg.			1,17		1,51	
<i>D. varleti</i>						
mesures extrêmes	3,4-3,9	2,2-2,7	4,0-4,5	2,9-3,4	4,4-4,6	2,6-3,1
moyenne	3,69	2,43	4,11	3,08	4,5	2,83
Long./larg.	1,52		1,33		1,59	
<i>Diacodexis</i> sp. de Dormaal						
mesures extrêmes	3	2,1	3,7-4,0	2,7-3,0	4,9-5,0	2,5-2,8
moyenne	3	2,1	3,81	2,81	4,95	2,61
Long./larg.	1,43		1,35		1,89	

Tableau 2a. – Molaires inférieures: mesures extrêmes, moyennes et rapports longueur/largeur des molaires des espèces de *Diacodexis* traitées dans le texte. 1) d'après Krishtalka & Stucky, 1985; 2) d'après Thewissen *et al.*, 1983; 3) d'après Godinot, 1981; 4) d'après Sudre *et al.*, 1983.

M1/, et par ses molaires inférieures relativement plus étroites dans le sens transversal. Sur ces dernières, on observe un creusement bien moins marqué du bassin du talonide, ainsi qu'une plus grande hauteur du trigonide; d'autres différences existeraient peut-être sur les prémolaires, mais ces dents sont inconnues pour l'espèce de Silveirinha.

Comme l'a bien souligné Godinot (1981), *D. gazini* de Rians (sud de la France) possède une gamme de caractères qui en font un taxon clairement plus archaïque que toutes les espèces d'Amérique du Nord. L'espèce de Silveirinha représente une étape encore plus précoce. Aux caractères distinctifs cités dans la diagnose de *D. antunesi* on peut ajouter l'hypoconulide mieux individualisé sur M/1 et M/2, mais moins saillant sur M/3, que chez *D. gazini*; en général, il n'y a pas de crête reliant l'entoconide et l'hypoconide sur M/3, mais l'échantillonnage est petit dans les deux cas et ce trait est certainement très variable; sur les molaires supérieures, le paracône et le métacône sont plus grands à leur base qu'ils ne le sont sur celles de *D. gazini*.

Molaires supérieures	M1/		M2/		M3/	
	Long.	larg.	Long.	larg.	Long.	larg.
<i>D. secans-primus</i> mesures extrêmes ¹⁾	3,7-4,2	4,6-5,4	4,0-4,7	4,9-6,2	3,5-4,6	5,0-6,0
moyenne ¹⁾	3,94	5,01	4,33	5,68	4,14	5,59
Long./larg.	0,785		0,763		0,742	
<i>D. pakistanensis</i> mesures extrêmes ²⁾	2,7-4,3	3,4-4,9	2,9-4,1	4,0-5,3	3,2-4,2	3,8-5,3
moyenne	3,4	4,0	3,6	4,8	3,6	4,6
Long./larg.	0,85		0,75		0,783	
<i>D. antunesi</i> mesures extrêmes	2,83-3,17	3,50-3,83	2,92-3,33	3,75-4,58	2,42-3,08	3,33-4,17
moyenne	2,98	3,70	3,19	4,29	2,75	3,75
Long./larg.	0,785		0,763		0,742	
<i>D. gazini</i> mesures extrêmes ³⁾	(M1/ ou M2/)		3,5	4,6	3,4	4,3
moyenne			3,5	4,6	3,4	4,3
Long./larg.			0,76		0,79	
<i>D. varleti</i> de Condé-en-Brie mesures extrêmes ⁴⁾	3,1-3,8	3,6-4,4	3,3-4,2	4,6-5,1	3,1-3,6	3,8-4,2
moyenne	3,39	4,06	3,87	4,92	3,38	4,08
Long./larg.	0,835		0,783		0,828	
<i>Diacodexis</i> sp. de Dormaal	M2/ (?)					
mesures extrêmes	3,6	4,7				
moyenne	3,6	4,7				
Long./larg.	0,766					

Tableau 2b. – Molaires supérieures.

En ce qui concerne le gisement belge de Dormaal, la dernière étude traitant des artiodactyles est celle de Sudre *et al.* 1983. Ces auteurs reconnaissent trois molaires inférieures et deux molaires supérieures; en fait la molaire supérieure citée "sans n°" n'est qu'un moulage de l'autre molaire, D 123 (M1/ ou M2/). Mais depuis, quelques dents nouvelles d'artiodactyles de Dormaal ont été mises à notre disposition grâce à l'amabilité de M.G. Wouters, de Bruxelles. Ce sont: WL 91, M/2 droite et WL 214, M/3 droite. Il n'en reste pas moins que les artiodactyles sont très pauvrement représentés dans ce gisement.

L'unique dent supérieure nous paraît présenter plus d'affinités avec l'espèce de Rians qu'avec celle de Silveirinha.

Quant aux molaires inférieures, le matériel reste également trop réduit pour permettre une comparaison fructueuse: entre la seule M/1 et les deux M/2 de Dormaal on observe une grande différence de taille, mais il serait prématuré de voir là un caractère diagnostique de cette forme. Si c'est vrai, pourtant, cette différence de taille entre M/1 et M/2 serait moins marquée chez *D. antunesi*. Toujours faute d'une connaissance de la

variabilité chez la forme de Dormaal, la valeur ou la signification des différences de détail, telles que celles concernant la longueur et la hauteur du trigonide, la position et le développement du paraconide, la courbe du paralophide et la position de l'entoconide, restent incertains. Quoi qu'il en soit, il est trop tôt pour conclure que la forme de Dormaal appartient à une espèce distincte de l'espèce portugaise, ou même de l'espèce de Rians, *D. gazini*, dont elle semble plus proche. Par exemple, la M/3 SV3-129 est intermédiaire, par sa forme, entre RI 162 de Rians et EFM 116 de Dormaal, étant plus étroite que la première mais pas aussi étroite et longue que la seconde. Le trigonide de SV3-129 est plus proche de celui de EFM 116 que de celui de RI 162: il est, en effet, plus haut par rapport au talonide que sur cette dernière; il est aussi plus long antéro-postérieurement, car il possède un paraconide plus antérieur et plus développé et la paroi métaconide- protoconide est davantage inclinée vers l'avant. Le talonide de SV3-129 est bas comme sur EFM 116, mais plus large et long comme sur RI 162. La SV3-129 ne possède pas, à l'instar de la EFM 116, la liaison hypoconide-entoconide qui existe sur RI 162. Quant à l'hypoconulide, il est central et petit sur EFM 116, plus fort et lingual à Rians et très variable dans la population de Silveirinha: la SV3-129, par exemple, possède un hypoconulide intermédiaire entre ceux de Rians et Dormaal: comme sur la EFM 116, une crête relie l'hypoconulide à l'hypoconide, crête qui, sur

Y P R E S I E N	ESPAGNE _____	<i>Diacodexis</i> sp.
	GRAUVES _____	} <i>Diacodexis</i> cf. <i>varleti</i>
	SAINT-AGNAN _____	
	SEZANNE-BROYES _____	
	CONDE-EN-BRIE _____	} <i>Diacodexis</i> <i>varleti</i>
	AVENAY _____	
	MUTIGNY _____	
	ABBEY WOOD _____	<i>Diacodexis</i> sp.
	KYSON _____	<i>Diacodexis</i> sp.
DORMAAL _____	<i>Diacodexis</i> sp.	
RIANS _____	<i>Diacodexis</i> <i>gazini</i>	
SILVEIRINHA _____	<i>Diacodexis</i> <i>antunesi</i>	

Fig. 3. — Répartition stratigraphique de *Diacodexis* en Europe. La position des gisements d'Espagne et celle de Dormaal sont approximatives.

SV3-129 est un peu plus interne. Cette crête est remplacée sur la RI 162 par la crête (qui n'existe pas à Silveirinha, ni à Dormaal) qui part de l'hypoconulide vers la crête hypoconide-entoconide. La crête qui va de l'hypoconulide vers l'entoconide est, sur la RI 162 et la SV3-129, interrompue par un sillon en avant du flanc postérieur de l'entoconide. Cette crête se continue, au contraire, sans interruption, sur la EFM 116 de Dormaal.

La deuxième espèce de l'Eocène de France, *D. varleti*, présente des caractères qui indiquent un niveau d'évolution généralement plus avancé que celui de *D. gazini*, à une exception près, c'est-à-dire, l'étroitesse relative de sa M/1. Les molaires inférieures de la population de Silveirinha, par rapport aux homologues de *D. varleti* de Condé-en-Brie et Avenay, présentent des cuspidés et tubercules moins développés, spécialement l'entoconide et l'hypoconulide des M/1 et M/2. Les M/3 sont, à Silveirinha, moins robustes et dépourvues de cingulum labial (qui est fort sur les M/3 de Condé), et le bassin du talonide y est moins creusé en raison du plus faible développement de l'hypoconide et de la crête oblique.

Les molaires supérieures du *Diacodexis* de Silveirinha sont, par rapport à leurs homologues de Condé-en-Brie, parfois un peu moins comprimées lingualemment, avec des tubercules et des conules moins robustes et, en conséquence, le relief y est moins accentué et le bassin du trigone moins creusé. Les crêtes accessoires des conules ont un développement variable mais, en règle générale, sont moins fortes à Silveirinha. Sur quelques échantillons de Condé (CB 251, CB 892) il existe un véritable hypocône, qui n'est jamais aussi bien individualisé sur ceux de Silveirinha.

Une forme provenant de gisements légèrement plus jeunes que Condé-en-Brie (Sézanne-Broyes, Saint-Agnan, Cuis et Grauves) fut désignée *D. cf. varleti* par Sudre *et al.* (1983). Ces auteurs y ont vu une forme plus progressive que celle de Condé-en-Brie mais pas suffisamment différente, toutefois, pour en faire une espèce nouvelle. Elle se distingue de *D. varleti* par la présence de crêtes accessoires aux conules, par la position du paraconide et le développement de l'entoconide.

Les molaires supérieures de Silveirinha diffèrent de celles de Sézanne-Broyes et Saint-Agnan par des contours moins arrondis; cependant quelques M3/ (SA-557-L et SZ-134-L) présentent un bord labial presque perpendiculaire à l'axe transversal de la dent. Pour les molaires inférieures, celles de *D. antunesi* possèdent un entoconide petit et postérieur; celles de Sézanne-Broyes et Saint-Agnan en diffèrent par l'entoconide encore plus développé et plus antérieur qu'il ne l'est sur les molaires de Condé-en-Brie, et qui s'étale vers l'axe de la dent et se détache nettement de l'hypoconulide; chez *D. antunesi*, le paraconide est moins réduit et plus éloigné du métaconide et l'hypoconulide est moins développé, ainsi que le cingulum postéro-labial.

Les molaires inférieurs de *D. cf. varleti* de Cuis et Grauves se différencient de celles de Silveirinha par leur taille beaucoup plus grande. Les échantillons CUIS-11-DE et CUIS-5-DE se distinguent en outre par leur trigonide étroit et long avec un paraconide important, antérieur et séparé du métaconide, par l'entoconide, à peu près vertical et bien développé, et par l'hypoconulide très lingual et d'importance variable (puissant chez CUIS-11-DE).

Quelques échantillons des gisements d'Espagne (IPS 1478 de Monderoda et la M2/ de Les Saleres) ont été désignés *Diacodexis* sp. indet. La M/2 (IPS 1478) est, comme l'ont indiqué Sudre *et al.* (1983: 309) "... pratiquement identique à la M/2 de Sézanne-Broyes attribuée à *Diacodexis cf. varleti*", et présente donc les mêmes différences que cette dernière relativement aux dents de Silveirinha.

La M1/ (ou M2/) de Les Saleres (coll. Inst. Pal. Sabadell) a été rapprochée, par sa forme et ses dimensions, de *Diacodexis gazini* (idem: 310). Néanmoins, la taille de cette dent est intermédiaire entre celles des *Diacodexis* de Rians et de Silveirinha, mais

sa morphologie est très proche de la SV3-128, par le contour, la forme et le développement des tubercules, crêtes, cingulum et parastyle.

Enfin le matériel décrit par Sudre *et al.* (1983: 308-309) des gisements de Los Badies et La Roca est, par ses grandes dimensions et les caractères décrits, très éloigné des dents de Silveirinha.

Nous avons aussi comparé les échantillons de Silveirinha à ceux des *Diacodexis* indéterminés de Kyson et Abbey Wood, décrits et figurés par Sudre *et al.* (1983: 307-308).

La M/3 et le fragment de M/2 de Abbey Wood sont de taille supérieure aux dents de Rians, Dormaal et, encore plus, à celles de Silveirinha. Elles possèdent, sur le flanc lingual du paracône, une arête dirigée vers le paraconule, qui n'existe pas à Silveirinha. La postparaconule-crista, qui est très petite sur les M2/ de Silveirinha, est assez bien développée sur la M2/ de Abbey Wood. La M3/ de Kyson a des dimensions un peu supérieures à la SV3-126. Comme l'ont souligné Sudre *et al.* (1983: 307) "... La situation rapprochée du paracône et du métaconône, la relative bunodontie de ces tubercules, la présence d'un métaconule fort déporté à l'arrière, confèrent toutefois au spécimen BMNH 14110 un cachet atypique relativement aux molaires des autres *Diacodexis* sparnaciens", et aussi, du *Diacodexis* de Silveirinha.

Enfin l'espèce asiatique, *D. pakistanensis*, est de taille relativement petite, mais elle présente des détails morphologiques rappelant ceux des formes les plus primitives d'Amérique du Nord: il n'y a apparemment jamais de pseudo-hypocône sur les molaires supérieures, il n'y a pas de "talonid notch" sur les molaires inférieures et une postmétacristide y est rarement présente; lorsqu'elle l'est, elle reste très basse et très courte. *D. antunesi* diffère pourtant de *D. pakistanensis*, non seulement par sa moindre taille, mais aussi par les proportions de la M/3, moins étroite, et par le moindre creusement des bassins du trigone et du talonide. La hauteur du trigonide est voisine dans les deux espèces.

Nous résumerons les comparaisons qui précèdent, au niveau de la taille et de la morphologie.

— Taille (voir diagrammes, fig. 1-2)

L'espèce de Silveirinha est la plus petite espèce connue de *Diacodexis*. Par ordre de taille croissant, au niveau des molaires inférieures, viennent ensuite pour l'Europe, celles de Dormaal, Rians, Condé-en-Brie et Saint-Agnan, enfin Grauves, cette dernière avec les plus grands échantillons. Pour les molaires supérieures, viennent, après Silveirinha, Rians (seulement avec deux échantillons), Condé, Saint-Agnan et Sézanne-Broyes, mais pour ce dernier gisement les dimensions sont très dispersées pour chaque type dentaire M1/, M2/ et M3/ et de plus, les valeurs respectives moyennes des M1/ et M3/ sont inversées par rapport à celles des autres gisements.

La différence de taille entre les M/1 et M/2 est presque inexistante dans la population de Silveirinha, ce qui a été observé également par Sudre *et al.* (1983: 300) chez *D. "metsiacus"* de Powder River. Par contre, chez les espèces européennes (particulièrement *D. varleti* de Condé, qui est très bien représentée) les M/2 sont de dimensions nettement supérieures aux M/1, même si cette différence est moins significative pour la population de *D. cf. varleti* de Saint-Agnan. Une exception en est la seule M/2 du *D. cf. varleti* de Sézanne-Broyes, laquelle possède une plus grande longueur et une moindre largeur que les deux M/1 du même gisement.

Les M/3 de l'espèce de Silveirinha ont une largeur égale ou supérieure à celles des M/1 et M/2. Or, les troisièmes molaires inférieures des autres espèces européennes de *Diacodexis* montrent une tendance à être plus étroites que les M/2, tendance très

accentuée chez les espèces de Condé et Grauves. On a exclu la seule M/3 de La Roca, dont la largeur et la longueur excèdent celles de la M/2, ce qui constitue une anomalie (voir fig. 2).

Nous possédons trop peu d'échantillons de M/3 et M3/ de *D. antunesi* pour en connaître la variabilité, puisque nous avons seulement deux mesures des M3/ (dont une avec approximation) et trois mesures des M/3. Néanmoins, on note une variabilité de taille de plus de 20% sur ces dents.

— Morphologie

Comme le faisait la taille, la morphologie des dents de *D. antunesi* diffère beaucoup plus de celles de *D. varleti* et *D. cf. varleti* que de celles des espèces de Rians et de Dormaal: par rapport aux premières, les molaires inférieures de Silveirinha possèdent des tubercules et conules moins développés, surtout l'entoconide et l'hypoconulide (et parfois aussi le paraconide) et le cingulum postéro-labial y est réduit ou absent. C'est le cas aussi pour les tubercules, conules et crêtes des molaires supérieures, ce qui rend moins creux le bassin du trigone.

Si donc les espèces de Rians et de Dormaal ont une morphologie dentaire voisine de celle de Silveirinha, le trigonide est cependant plus élevé par rapport au talonide chez cette dernière et les molaires supérieures possèdent une moindre longueur antéro-postérieure et un cingulum moins fort.

CONCLUSION

Nous ne connaissons évidemment pas toutes les branches de *Diacodexis* qui ont évolué en Europe pendant l'Eocène inférieur. Mais en tenant compte des caractères des espèces considérées et de leur position stratigraphique, on constate que, au cours du temps, la taille des dents et leur robustesse se sont accrues, que le bassin des molaires supérieures et celui du talonide des molaires inférieures se sont creusés plus profondément, en même temps qu'il y a eu accroissement de volume et d'acuité des tubercules, conules et des crêtes accessoires; le relief s'est donc accentué. On observe également le développement des cingulums et de l'entoconide et la tendance à la réduction du paraconide qui se rapproche du métaconide.

De l'ensemble des caractères analysés il résulte que *D. antunesi* présente un cachet encore plus primitif que *D. gazini* de Rians et *Diacodexis* sp. de Dormaal. Néanmoins, le développement des crêtes accessoires aux conules, variable sur les échantillons de Silveirinha et de Rians, semble un peu moindre chez les premières, ce qui paraît contraire au sens de l'évolution indiqué ci-dessus.

Quoiqu'il en soit, la denture de *Diacodexis antunesi* se trouve donc plus primitive que celle de toutes les autres espèces attribuées à *Diacodexis*; ce qui nous conduit à quelques réflexions sur l'origine des artiodactyles.

Dans la révision des *Diacodexis* nord-américains effectuée par Krishtalka & Stucky (1985) les auteurs ont beaucoup insisté sur la nature primitive de la denture de *D. secans-primus*, considérant cette espèce comme l'artiodactyle le plus primitif connu, qu'ils situent à la base de la radiation de tous les autres artiodactyles. Il est à noter que, dans ce travail, les espèces de *Diacodexis* d'Europe et d'Asie sont mentionnées mais ne sont pas discutées, pas davantage que les opinions soutenues par Godinot (1981) et par Thewissen *et al.* (1983) qui, l'un et l'autre, considèrent que l'espèce qu'il traite est aussi la plus primitive: Godinot voit dans *D. gazini* un prédécesseur à toutes les lignées américaines; Thewissen *et al.* estiment que *D. pakistanensis* "étant" l'espèce la plus

primitive, l'origine des artiodactyles se situe sans doute en Asie. Trois continents ont donc déjà été proposés comme berceau de cet ordre de mammifères. Pourtant, comme cela a été démontré plus haut lors de la comparaison avec *D. s.-primus*, il ne nous semble pas y avoir de doute quant à l'état relativement moins évolué de *D. antunesi*. *D. gazini*, bien que représentant une étape antérieure aux formes nord-américaines, demeure néanmoins plus avancée que l'espèce de Silveirinha. *D. pakistanensis* est assurément primitive, mais le creusement de ses molaires (les trigones comme les talonides) et sa taille supérieure à celle de *D. antunesi* la situent à un niveau plus évolué que cette dernière.

Il est alors tentant de proposer une nouvelle hypothèse sur le lieu d'origine du genre *Diacodexis* et, par suite, des artiodactyles en général. Etant donné que la forme de Silveirinha représente très probablement une étape évolutive antérieure à celles connues en Amérique du Nord ou en Asie, et qu'elle est en même temps la plus proche du continent africain, ne pourrait-on pas, malgré l'absence totale d'évidence fossile, suggérer que ce continent détient la clef de l'origine des artiodactyles (en même temps que des périssodactyles et des primates d'aspect moderne). En ce qui concerne les artiodactyles au moins, une répartition peut être imaginée à partir de l'Afrique vers le sous-continent indien pour *D. pakistanensis*, et, à travers la péninsule ibérique et la France méridionale, vers l'Amérique du Nord et l'Europe du nord-ouest pour les espèces occidentales (les lignées européennes ont d'ailleurs évolué en totale indépendance des *Diacodexis* nord-américains et vont donner lieu à des descendants totalement différents). Il reste, évidemment, à trouver ces ancêtres africains, mais, du point de vue paléogéographique, plusieurs voies de passage entre l'Afrique et l'Europe semblent avoir été possibles (Gheerbrant, 1987) ou même empruntées (Gheerbrant & Russell, sous presse), ce qui conforte notre hypothèse.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier E. Molin (secrétariat), C. Weber (photographe) et H. Lavina (dessinateur) pour leur aide très appréciée dans la préparation de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTUNES, M.T., ESTRAVIS, C. & RUSSELL, D.E., 1987. – A new Condylarth (Mammalia) from the early Eocene of Silveirinha, Portugal. *Münchner Geowiss. Abh.*, München, 10: 219-224, 1 pl., 2 tabl.
- ANTUNES, M.T. & 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, 2ème sér., 293: 1099-1102.
- GAZIN, C.L., 1952. – The Lower Eocene Knight Formation of Western Wyoming and its mammalian faunas. *Smithsonian Misc. Coll.*, 117 (18): 1-82.
- GHEERBRANT, E., 1987. – Les vertébrés continentaux de l'Adrar Mgorn (Maroc, Paléocène); une dispersion de mammifères transéthysienne aux environs de la limite mésozoïque/cénozoïque? *Geodinamica Acta* (Paris), 1 (4/5): 233-246.
- GHEERBRANT, E. & RUSSELL, D.E., sous presse. – Presence of the genus *Afrodon* (Eutheria, Lipotyphla (?), Adapisoriculidae) in Europe; new data for the problem of trans-Tethyan relations between Africa and Europe around the K/T boundary.
- GODINOT, M., 1978. – Diagnoses de trois nouvelles espèces de mammifères du Sparnacien de Provence. *C. r. somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, (6): 286-288.

- GODINOT, M., 1981. – Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 10 (2): 105-111.
- HARRISON, C.J.O., 1983. – A new wader, Recurvirostridae (Charadriiformes) from the early Eocene of Portugal. *Cienc. da Terra (UNL)*, Lisboa, 7: 9-16, 2 fig.
- KRISHTALKA, L. & STUCKY, R.K., 1985. – Revision of the Wind River Faunas, early Eocene of central Wyoming. Part 7. Revision of *Diacodexis* (Mammalia, Perissodactyla). *Ann. Carnegie Mus.*, 54 (14):413-486.
- PENA DOS REIS, R.P.B., SOARES, A.F. & ANTUNES, M.T., 1981. – As areias e argilas de Silveirinha. *Mem. e Noticias, Publ. Mus. Lab. Mineral. Geol., Univ. Coimbra*, 91-92: 245-267, Coimbra.
- SUDRE, J., RUSSELL, D.E., LOUIS, P. & SAVAGE, D.E., 1983. – Les Artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4ème sér., 5, sect. C (3): 281-333.
- 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. Dentition and Classification. *Proc. Kon. ned. Akad. Weten.*, ser. B, 86 (2): 153-180.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Diacodexis antunesi n.sp. de Silveirinha, Portugal

- Fig. 1. – SV3 133, M/1 d.; a: vue occlusale; b: vue latérale; c: vue linguale.
 Fig. 2. – SV3 338, M/2 d., Holotype; a: vue occlusale; b: vue labiale; c: vue linguale.
 Fig. 3. – SV3 129, M/3 g.; a: vue occlusale; b: vue labiale; c: vue linguale.
 Fig. 4. – SV3 332, M/3 g.; vue occlusale.
 Toutes x 15.

PLANCHE 2

Diacodexis antunesi n.sp. de Silveirinha, Portugal

- Fig. 1. – SV3 126, M3/ d.; vue occlusale.
 Fig. 2. – SV3 74, M2/ d.; vue occlusale.
 Fig. 3. – SV3 163, M1/ d.; vue occlusale.
 Fig. 4. – SV3 189, M1/ d.; vue occlusale.
 Fig. 5. – SV3 131, dP4/ g.; vue occlusale.
 Fig. 6. – SV3 128, M1/ d.; vue occlusale.
 Fig. 7. – SV3 280, prémolaire inférieure d.; a: vue linguale; b: vue occlusale; c: vue labiale.



1a



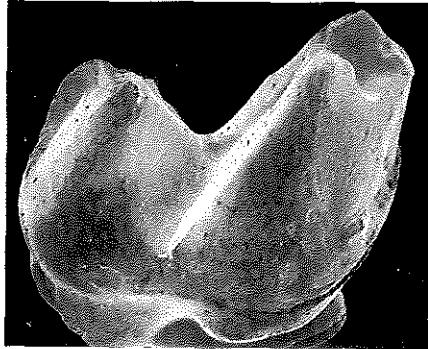
1b



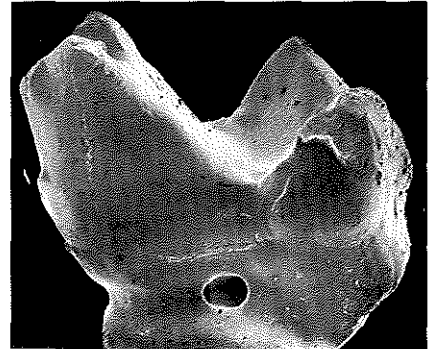
1c



2a



2b



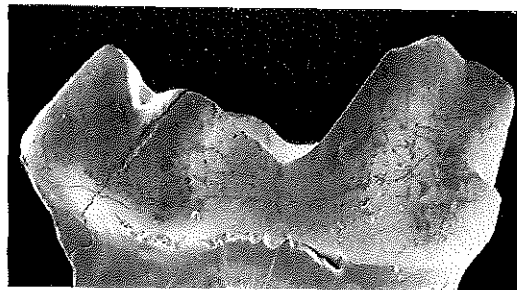
2c



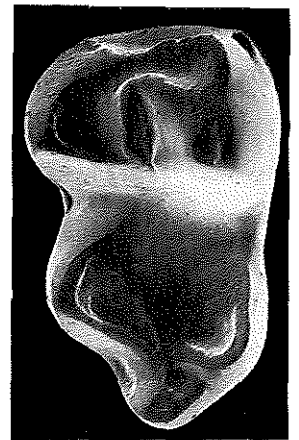
3a



3b



3c



4



1



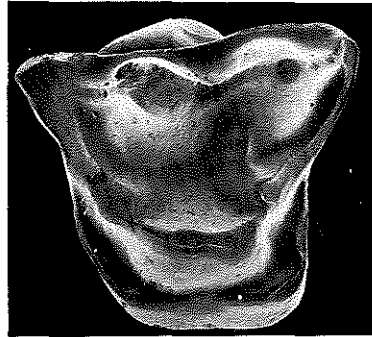
2



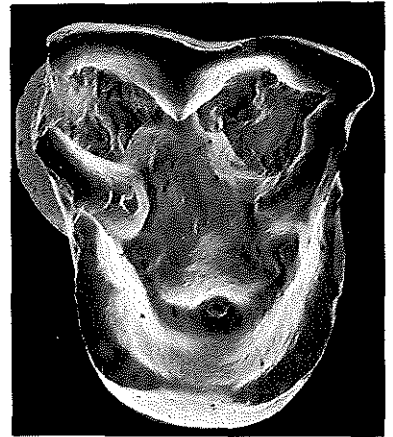
3



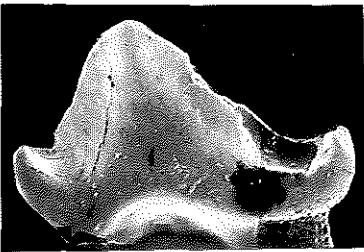
4



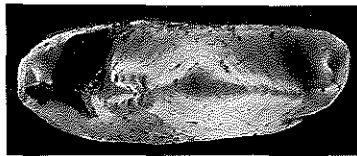
5



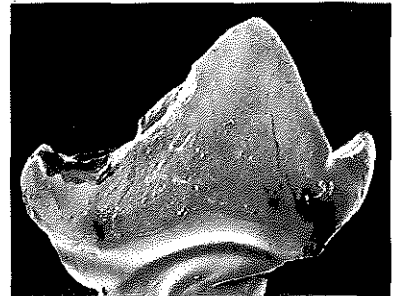
6



7a



7b



7c