

LES VERTÉBRÉS DU SPARNACIEN DE MEUDON

par Donald E. RUSSELL*, France de BROIN*, Alain GALOYER**, Jean GAUDANT***,
Philip D. GINGERICH**** et Jean-Claude RAGE*****

Résumé

Après un rapide historique de la découverte de vertébrés fossiles aux Montalets (Meudon), les auteurs donnent un aperçu des sédiments que contient ce gisement. Sont ensuite évoquées les hypothèses relatives au climat qui régnait pendant le Sparnacien, avec accent mis sur l'apport des vertébrés à cette question. La composition de la faune de vertébrés est passée en revue, en détaillant celle de chacun des groupes : poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères. Cela conduit à proposer une reconstitution paléocéologique du gisement. Les auteurs examinent également la répartition paléogéographique de chaque groupe de vertébrés continentaux et analysent plus précisément leurs possibilités de migrations et l'intérêt de chacun d'eux pour l'établissement de corrélations biostratigraphiques. La très étroite parenté avec les faunes contemporaines d'Amérique du Nord est soulignée. Le lieu d'origine des ordres de mammifères dont l'apparition en Europe se situe au début de l'Eocène est enfin envisagé.

Abstract

After a brief look at the history of the discovery of fossil vertebrates at Les Montalets (Meudon) and at the sediments of the locality, some hypotheses are discussed concerning the climate during the Sparnacien ; the contribution that can be made by the vertebrates is noted. The nature of the fauna is evoked, with some details on each group : fishes, amphibians, reptiles, birds and mammals. From this faunal basis an attempt is made to reconstruct the local paleoecology at the time. Also, we discuss the paleobiogeographic distribution of each group of vertebrates at the continental level and, in particular, analyze their probable migrations and the value of each in establishing biostratigraphic correlations ; the very close relationships to contemporary faunas in North America is emphasized. The possible geographic origin of the new orders of mammals that announce the beginning of the Eocene is envisaged.

INTRODUCTION.

On connaît maintenant toute l'importance de la découverte du Conglomérat de Meudon (et du calcaire pisolithique) par Charles d'ORBIGNY en 1836, qui témoignait que l'Argile plastique sparnacienne ne reposait pas directement sur la craie. D'ailleurs, pendant tout le XIX^e siècle, la coupe de Meudon faisait partie, presque obligatoirement, des excursions géologiques traitant le passage Crétacé - Tertiaire inférieur du Bassin parisien. Dans le monde paléontologique, son renom n'était pas moindre, grâce à sa richesse en fossiles et à leur caractère souvent spectaculaire.

La disparition de cette coupe, devenue célèbre, sous l'effritement du temps, des éboulements et plus tard sous la construction d'immeubles depuis le début de ce siècle, a constitué une véritable perte pour la science. La situation est restée inchangée durant près d'un siècle, jusqu'aux explorations spéléologiques récentes de l'un de nous (A. G.) qui l'ont conduit à redécouvrir le Conglomérat de Meudon. Il faut insister sur le fait que cette redécouverte ne fut pas fortuite : elle fut consécutive à l'analyse d'un plan de la carrière, daté de 1872, où

figurait déjà un grand effondrement ; et c'est la prospection méthodique par ce co-auteur (A. G.) autour de ce fontis qui a permis de retrouver les couches recherchées. En effet, cet effondrement dans le ciel d'une galerie des anciennes carrières de craie a rendu accessible tout un bloc contenant les fameux sédiments éocènes situés au-dessus. Et le hasard a fait que la coupe originalement décrite par d'ORBIGNY était basée sur des affleurements de la colline des Montalets, non loin de l'effondrement examiné, 150 ans plus tard, par A. GALOYER.

* Institut de Paléontologie, URA 12, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

** 91, rue de Paris, 92190 Meudon.

*** 17, rue du Docteur Magnan, 75013 Paris.

**** Museum of Paleontology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109.

***** Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université de Paris VI, 4, Place Jussieu, 75252 Paris cedex 05.

Quelques dents isolées de Pycnodontidés ont été récoltées.

Des vertèbres et des épines de nageoires indiquent l'existence de Percoides mais ne permettent pas une identification plus précise.

Des dents incisiformes et d'autres, plus ou moins hémisphériques, dont la surface occlusale porte un mamelon, pourraient avoir appartenu à un Labridé, sans qu'il soit possible de préciser leur appartenance générique.

Des fragments de dentition palatine d'un Rajiforme sont plus précisément attribuables au genre *Myliobatis*.

Enfin, deux genres de squales ont été identifiés. Il s'agit d'un Odontaspidé qui peut être rapproché d'*Odontaspis rutoti* et d'un Scyliorhinidé de petite taille : *Scyliorhinus* sp. Tous deux sont présents dans le Landénien de Dormaal (CASIER, 1967).

Parmi les autres vertébrés trouvés lors de nos fouilles aux Montalets, on peut citer les deux groupes principaux d'amphibiens, Urodèles et Anoures. Pour le premier, les restes de quelques vertèbres permettent d'identifier des représentants de la famille des Salamandridés, et peut-être même le genre *Salamandra*. En ce qui concerne les Anoures (grenouilles), un fragment de bassin représente peut-être un membre de la famille des Pélobatidés.

Les lacertiliens (lézards) sont plus nombreux. Dans la famille des Agamidés, le genre *Tinosaurus* est représenté par 2 dents bien caractéristiques. Les ostéodermes typiques de la sous-famille des Glyptosaurinae, groupe entièrement fossile de la famille des Anguidés, ne permettent pas d'aller jusqu'au niveau générique. La troisième famille reconnue est celle des Nécosauridés, avec le genre *Necosaurus* : cette famille, également éteinte, fait partie des lézards varanoïdes et devrait représenter un groupe prédateur important. Ici aussi, l'identification est basée sur quelques ostéodermes. Enfin, un lacertilien indéterminé est présent aux Montalets ; la morphologie des dents retrouvées ne correspond à aucun des taxons précédents, mais aucune détermination précise ne peut être proposée.

Pour les serpents dits « évolués », une seule vertèbre peut être rapportée aux Russellophidés. Elle représente probablement un nouveau genre et une nouvelle espèce.

Quatre espèces de chéloniens (ou tortues) d'eau douce ont été discernées dans la récolte des Montalets : l'une d'elles, appartenant à la famille des Trionychidés, cf. *Palaeotrionyx vittatus*, est de grande taille, pouvant atteindre un mètre ou plus. Une autre espèce de la même famille, par contre, est très petite (de 20 à 25 cm en longueur) ; les restes de celle-ci n'ont pas fourni une identification plus précise que la sous-famille (trionychiné indéterminé). Dans la famille des Carettochélyidés, une espèce de taille petite ou moyenne (20 à 40 cm) a pu être attribuée à cf. *Allaeochelys*. La dernière espèce, membre des Testudinidés batagurinés, est petite (environ 20 cm) et peut être attribuable au genre *Palaeochelys* s. l.

Les premières découvertes de tortues à Meudon dévoilent la présence de *Trionyx* et d'*Emys* (Ch. d'ORBIGNY, 1836) ou de *Trionyx* et d'*Emyde* (PLANTÉ, 1869). Les collections du Muséum (M.N.H.N.) ne comportent pas ces spécimens de tortues, mais elles en renferment d'autres provenant de fouilles contemporaines (vers 1852) effectuées dans de grandes carrières aux Moulineaux. Trois fragments signalent la présence d'un grand adulte de *Palaeotrionyx vittatus*. Les restes d'*Emys* ou d'*Emyde* des premières récoltes pouvaient être soit une forme de *Palaeochelys*, soit un *Neochelys* : les deux sont connus dans les gisements éocènes d'Europe occidentale.

Les restes de tortues des nouvelles récoltes (Conglomérat et Cendrier) des Montalets sont peu nombreux, extrêmement fragmentaires et de petite taille. Les spécimens de cf. *Palaeotrionyx vittatus*, du carettochélyidé et de cf. *Palaeochelys* semblent provenir de petits individus jeunes, dont l'adulte peut atteindre la longueur indiquée ci-dessus. En revanche, nous avons des restes d'adultes parmi les fragments du petit trionychiné.

Les crocodyliens de Meudon ont largement contribué à la célébrité du gisement. D'ORBIGNY (1836) mentionne déjà l'existence aux Montalets de plusieurs dents et d'un fragment de mâchoire de crocodile. PLANTÉ (1869) cite aux Brillants, aux Moulineaux, 5 dents dans le Conglomérat, deux mandibules dans le Cendrier, un fémur à la limite avec le lignite sus-jacent, et des coprolithes dans ce dernier. Tous ces éléments proviennent de grands adultes d'*Asiatosuchus depressifrons*. Ce crocodile brévirostre atteignait au moins 4 mètres de long.

Les nouvelles récoltes faites à Meudon ont livré un grand nombre de dents de crocodiles, avec beaucoup de dents jeunes ainsi que des plaques dermiques de jeunes ou de petits adultes.

Outre *A. depressifrons*, un petit crocodile très brévirostre, cf. *Allognathosuchus* (50 cm de long), est reconnu dans la faune par ses dents postérieures broyeuses, très différentes des antérieures pointues. Cette forme ressemble ainsi à certains petits alligatorinés et au genre *Ostaeolemus* d'Afrique.

Cf. *Diplocynodon* est un crocodile de taille intermédiaire : environ 1,70 m. Il est reconnu ici aussi par ses dents, qui montrent la présence de jeunes et d'adultes.

Depuis 150 ans, l'oiseau géant de Meudon, *Gastornis* reste le composant le plus célèbre de la faune. Sa taille considérable a vivement stimulé l'imagination des savants de l'époque. Cet oiseau, qui avait perdu la capacité de voler, était considéré par les chercheurs du XIX^e siècle comme le prédateur coureur le plus dangereux des animaux terrestres de son temps. Mais en fait les restes de *Gastornis* sont très semblables à ceux d'un genre nord-américain (c. p., 1990, MOURER-CHAUVIRÉ) regardé maintenant comme principalement herbivore et marcheur (ANDORS, 1989). Un deuxième oiseau, de la taille d'un râle d'eau, a été reconnu par C. MOURER-CHAUVIRÉ (com. pers. 1990) ; c'est la première fois qu'une petite forme avienne est signalée à Meudon.

L'étude détaillée des mammifères de Meudon reste à faire : cette note a pour seul objet de donner une idée des éléments qui figurent dans cet assemblage. Il faut souligner en outre que, en raison de la technique de récolte qui nous a été imposée, ainsi que des conditions matérielles, notre collection de mammifères des Montalets est considérablement biaisée en faveur de la fraction fine de la faune, ce qui fausse évidemment l'analyse qu'on peut en faire : par exemple, du grand *Coryphodon*, animal de la taille d'un bœuf (mais sans aucun rapport phylogénétique !), nous avons trouvé une incisive, une prémolaire et des fragments de molaires. Cela contraste fort avec les mandibules et les nombreuses molaires entières décrites au siècle dernier dans ces mêmes couches. De même, les animaux de taille moyenne tels que les périssodactyles, artiodactyles, créodontes et carnivores, étaient certainement plus abondants que nos résultats ne le laissent croire. Des cinq spécimens dentaires attribuables aux périssodactyles, pour la plupart fragmentaires, seule une molaire supérieure est susceptible d'une identification précise. On sait que, à côté de *Hyracotherium* de renommée mondiale, il existait en même temps quatre « cousins » qui ont donné lieu à des lignées bien divergentes mais qui sont tous, à cette étape de leur évolution, extrêmement difficiles à séparer les uns des autres. Ce problème d'identification reste donc à résoudre.

Des premiers artiodactyles, quatre ou cinq fragments de dents nous laissent supposer leur existence à Meudon, mais une identification générique semble impossible. Toujours chez les ongulés, la situation est meilleure pour les condylarthres : deux belles dents promettent une comparaison fructueuse avec les espèces d'*Hyopsodus*, aussi bien celles d'Europe que celles d'Asie ou d'Amérique du Nord.

Les primates sont particulièrement bien représentés et très variés. C'est la forme la plus grande (mais qui reste quand même plus petite que *Hyracotherium*, qui, lui, approche en dimensions celles d'un grand chat), qui est le plus abondamment représentée. Cette forme, d'abord supposée être une espèce du genre *Plesiadapis*, semble plutôt celle d'un genre très proche, *Platychoerops* ; la décision sera prise lorsque l'étude des 25 dents récoltées sera terminée.

Plesiadapis, comme *Platychoerops*, font partie d'un groupe très varié, les Plésiadapiformes, dont les affinités avec les primates modernes restent très discutées. A ce même grand groupe appartiennent les membres de deux autres familles, *Arcius* (Paromomyidés) et *Berruvius* (Microsypidés) ; du premier, nos fouilles ont fourni trois spécimens et du second, quatre dents. *Arcius* est un étrange petit animal, avec une denture rappelant quelque peu celle des rongeurs. *Berruvius* se distingue par sa taille minuscule : deux de ses molaires peuvent trouver place sur la tête d'une épingle.

Avec les familles des Omomyidés et des Adapidés nous abordons les primates d'aspect moderne. L'intérêt de ces deux familles réside dans le fait que l'une et l'autre a alternativement été proposée comme lointain ancêtre des hominoïdes. Les espèces de ces deux grands groupes (parfois sous-divisés en plusieurs familles) ont dominé l'ordre des primates pendant tout l'Eocène, aussi bien en Europe qu'en Amérique du Nord. Avec *Donrussellia*, nous avons le premier Adapidé connu ; une seule dent témoigne de sa présence aux Montalets. Quatre dents disponibles nous montrent l'existence d'une forme un peu plus grande et plus évoluée, *Cantius*, qui appartient, lui aussi, à cette famille. *Teilhardina* est reconnu comme l'Omomyidé le plus primitif ; nous en avons neuf spécimens aux Montalets.

Malgré l'abondance relative des primates dans cette faune, le nombre presque deux fois supérieur de dents de rongeurs nous indique que leur grande diversité, et probablement leur capacité à se reproduire rapidement, étaient déjà acquises. Trois genres (peut-être plus) et 10 espèces sont reconnaissables pour la seule famille des Ischyromyidés (connus plus familièrement autrefois dans nos gisements sous le nom de Paramyidés).

Les multituberculés avaient sans doute un mode de vie un peu semblable à celui des rongeurs ; ceux des Montalets, (détermination basée sur 12 dents), sont parmi les derniers membres d'une lignée qui a duré près de 75 millions d'années. Leur antiquité ne les a pas préparés au stress d'un monde « moderne », en particulier abondant en rongeurs.

Nous connaissons à Meudon très peu de créodontes et carnivores : trois dents pour les premiers et sept pour les seconds, toutes assez fragmentaires. Cet état s'explique par la taille moyennement grande de ces animaux et par le fait que, dans toutes les faunes, les prédateurs sont généralement minoritaires par rapport à ceux qui constituent leur proie.

Trois genres et espèces de marsupiaux didelphes (sarigues) se trouvent dans la faune de Meudon. Tous les trois sont plus petits que l'opossum d'Amérique du Nord, mais ils étaient très probablement omnivores eux aussi.

Les chauves-souris sont présentes avec deux genres de taille différente, déjà bien connus dans d'autres gisements de l'Eocène inférieur de France.

Ce qu'on peut appeler les insectivores, au sens très large du terme, sont assez nombreux, grâce évidemment au procédé de récupération de fossiles aux Montalets. En effet, une dizaine de familles sont représentées avec un total de 57 dents. Ces formes modestes ne sont pas à dédaigner : plus de la moitié ont été trouvées également en Amérique du Nord et elles constituent ainsi des éléments de corrélation extrêmement utiles.

CLIMAT.

Données géologiques.

Selon DUCREUX *et al.* (1984), qui se basaient en partie sur l'analyse des argiles, le Sparnacien se caractérisait par un climat chaud aux saisons sèches marquées. La période humide (et chaude), si souvent invoquée pour le début de l'Eocène, n'arriverait qu'avec le Cuisien, qui voit une augmentation rapide de la pluviosité et un développement de la végétation. Le maximum de chaleur et d'humidité, toujours selon ces auteurs, serait atteint à la partie supérieure du Cuisien, et correspondrait à une mise en eau maximale du Bassin parisien.

Or MÉNILLET et THIRY (1987) s'opposent à cette vision de DUCREUX *et al.*, en faisant remarquer que la nature des argiles en question, avec dominance en smectite ou en kaolinite, est certainement due moins au climat qu'à la région d'apport et de ce fait ne peuvent être utilisées en termes de variations climatiques. Ce sont des altérites anciennes qui sont reprises et, d'autre part, les périodes invoquées sont beaucoup trop courtes pour qu'on puisse imaginer que la nature de l'arrière-pays ait changé radicalement. Pour ces auteurs, les deux argiles peuvent se former sous un même climat, à partir de sources différentes. Ce n'est pas pour autant qu'ils refusent d'admettre un Sparnacien sec, mais ils réfutent les bases sur lesquelles cette proposition a trop souvent été faite. On a depuis longtemps considéré les lignites du Sparnacien-Cuisien comme un indicateur de chaleur et d'humidité. Mais, selon THIRY, ces dépôts peuvent aussi bien témoigner de l'existence locale de mangroves et de marécages, l'arrière-pays restant inconnu. On peut citer en exemple le delta du Rhône et en particulier la Camargue qui, bien que saturée en eau, se situe dans un pays plutôt sec. THIRY (1989) estime que l'environnement dans lequel se sont développées les argiles sparnaciennes peut être comparé à celui de la plaine d'inondation située actuellement dans la partie sud du bassin du Lac Tchad. Le paléoclimat y était donc probablement tropical, avec quelques 800 mm de pluie par an répartis sur 5 à 6 mois, et une température moyenne d'environ 28°. Il envisage plutôt une lente évolution du climat qui, de chaud et humide au Crétacé supérieur, devient progressivement chaud et aride à l'Eocène supérieur (dépôt du Gypse de Montmartre). Dans ce scénario, le Cuisien aurait été plus sec que le Sparnacien.

CAVELIER (1987), néanmoins, voit dans les argiles bariolées (du type des Argiles plastiques ou des argiles à lignite d'Épernay) un sédiment « correspondant à des dépôts intermittents de plaine d'épandage, typiques des régions à climat relativement aride à saisons contrastées ». Ce paysage concerne il est vrai l'époque postérieure au Conglomérat de Meudon et au Cendrier, mais les calcrètes décrits par BIGNOT (1984), annonçant le début de la sédimentation sparnacienne, attestent, eux aussi, d'un épisode de semi-aridité avec une saison sèche marquée. Ce climat paraît donc, d'après les données géologiques, également valable pour la durée de temps représentée par les couches qui nous intéressent ici, et qui se situent entre ces calcrètes et les argiles sparnaciennes.

Données paléobotaniques.

Travaillant en parallèle avec les géologues, les paléobotanistes arrivent le plus souvent à des conclusions assez différentes. Bien que le tableau climatique présenté par DUCREUX *et al.* ait été repris par KOENIGUER (1987), ses collègues, OLLIVIER-PIERRE *et al.* (1987) ne parlent point d'aridité au Sparnacien. Au contraire, ils maintiennent que l'Eocène inférieur a connu en France un optimum climatique caractérisé par une chaleur et une humidité constantes, ce qui aurait favorisé le développement d'un important couvert végétal. Les données paléobotaniques provenant d'Angleterre et de Belgique conduisent à des conclusions similaires.

COLLINSON (*in* COLLINSON et HOOKER, 1987), dans une analyse de la végétation du Tertiaire précoce du sud de l'Angleterre, reconnaît elle aussi la présence d'éléments tropicaux dans la flore sparnacienne, mais elle insiste sur le fait que les zones arborées étaient, à cette époque, limitées et séparées par des espaces ouverts ; au contraire, elle confirme, pour le Cuisien, le développement d'une forêt dense et humide (rain forest) présentant une grande diversité de composants tropicaux (arbres et lianes).

Données fournies par la faune.

Les poissons de la famille des Lépisostéidés dont les débris sont de beaucoup les plus abondants dans le Conglomérat de Meudon paraissent eux aussi indiquer un climat de type tropical à subtropical, par référence aux espèces actuelles de cette famille qui vivent principalement dans l'est des Etats-Unis, à Cuba, au Mexique et jusqu'au Nicaragua.

La présence d'Amiidés, famille dont l'unique espèce actuelle est confinée dans l'est des Etats-Unis, tend à confirmer l'interprétation précédente. Les poissons marins, Sélaciens et Labridés, ont une répartition plus cosmopolite qui ne permet pas de préciser l'interprétation précédente.

Parmi les autres vertébrés, les tortues sont considérées comme de très bons indicateurs climatiques. Pourtant, des représentants actuels de deux des groupes trouvés aux Montalets sont susceptibles d'une adaptation à un climat chaud et sec, ou tempéré avec des étés chauds et hivers froids, ou même d'un climat sub-tropical ; cette souplesse résulte de leur capacité d'hibernation ou d'estivation dans la boue. La présence des tortues carettochélyides, au contraire, comme celle des crocodiles, indique une ambiance équatoriale ou tropicale humide et chaude. Tandis que la Camargue constitue un modèle écologique parfaitement acceptable pour les tortues et crocodiles, elle est tout à fait inacceptable au niveau climatique parce que trop froide pour permettre aux crocodiles et aux tortues des types trouvés à Meudon de se reproduire.

Les crocodiles sont plus inféodés à l'eau permanente en toute saison que les tortues, dont certaines espèces, nous l'avons dit, estivent ou hibernent dans la boue. Les crocodiles actuels sont équatoriaux à subtropicaux mais présentent des variations de tolérance climatique. Parmi ceux de Meudon, *Diplocynodon* était certainement le plus tolérant, puisqu'il a pu se maintenir jusque dans le Miocène en France. La présence à Meudon de trois genres, et spécialement *Allognathosuchus* et *Asiatosuchus* (en conjonction avec les Trionchoidea) indique bien un climat chaud et humide en permanence, avec un taux d'ensoleillement permettant la reproduction (ce qui n'est pas le cas en Europe actuellement).

Il n'est pas aisé de conclure à partir de données apparemment aussi contradictoires ; les informations manquent qui permettraient de concilier la thèse fondée sur de solides arguments géologiques (saison sèche marquée) et celle fondée sur les données biologiques (et paléontologiques) qui suppose humidité et chaleur plutôt constantes. La solution nous échappe pour le moment ; peut-être faut-il parler de microclimats ou de conditions locales exceptionnelles ? Peut-on admettre l'existence d'un réseau deltaïque très dense, avec des cours d'eau bordés d'arbres constituant ainsi une forêt-galerie, d'étendue restreinte ? (pl. 1).

PALÉOÉCOLOGIE.

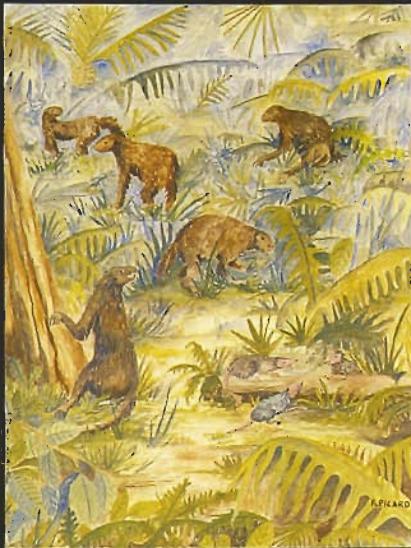
Le gisement des Montalets a livré des restes de poissons caractérisant deux types de biotopes qui, à première vue, paraissent exclusifs l'un de l'autre.

En fonction de leur abondance relative, nous distinguons en premier lieu des poissons dulçaquicoles représentés par les Lépisostéidés, les Amiidés et éventuellement par les Percoidés (bien que leur état de conservation trop fragmentaire ne permette pas de déterminer à quelle famille ils appartiennent et, par voie de conséquence, quel était leur mode de vie). Les Sélaciens, représentés par un *Myliobatis* (aigle de mer) et par deux requins : *Odontaspis* (requin des sables) et *Scyliorhinus* (chien de mer) indiquent un environnement marin de type littoral ou infralittoral. Il en est de même pour les Pycnodontidés et également pour les Labridés.

Le caractère composite de l'ichthyofaune recueillie aux Montalets rend difficile son interprétation paléoécologique. Deux hypothèses peuvent être avancées. La première est relative à l'existence d'un milieu marin littoral dans lequel auraient pu pénétrer les poissons marins (Sélaciens, Labridés, etc...) tandis que les débris des poissons dulçaquicoles et des autres animaux continentaux y étaient entraînés par les cours d'eau. Une seconde interprétation est suggérée par une comparaison avec les gisements contemporains de Dormaal et d'Erquelinnes (Belgique) dans lesquels plusieurs séquences marines précèdent l'épisode fluvio-lacustre à Lépisostéidés et Amiidés (CASIER, 1967 ; de HEINZELIN *in* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1979). Dans cette hypothèse, les sédiments fossilifères des Montalets pourraient être considérés comme une série condensée dans laquelle les débris de poissons marins fossilisés au début du dépôt du Conglomérat de Meudon auraient été remaniés sur place et finalement mélangés aux fragments de poissons dulçaquicoles qui vécurent en ce lieu après l'instauration de conditions fluvio-lacustres. C'est cette interprétation que nous croyons devoir privilégier ici.

Pour les tétrapodes inférieurs (amphibiens, lézards et serpents), aucune tendance claire ne se dégage sur le plan paléoécologique, si ce n'est que l'extrême sécheresse envisagée est tout à fait exclue.

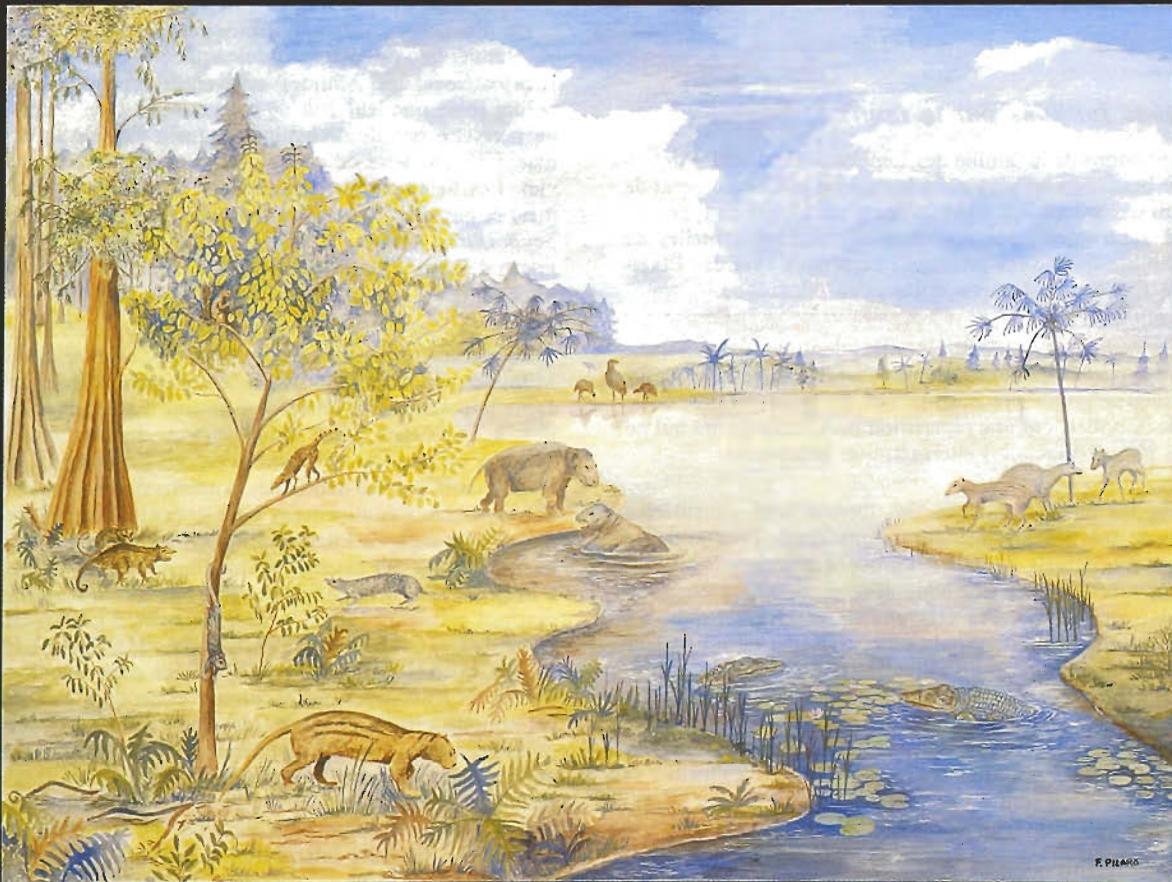
Les quatre formes de tortues attestées à Meudon sont dulçaquicoles et carnivores. Elles se répartissaient les niches écologiques selon leur taille et la systématique (mode de préhension, de chasse, taille des proies). Les grands *Trionyx* actuels, tels celui du Nil, sont très agressifs et peut-être en était-il de même pour *Palaeotrionyx*.



①



②



③

PLANCHE 1

Divers aspects de la vie pendant le Sparnacien dans la région de Meudon

Fig. 1. Reconstitution d'un sous-bois peuplé de singes et d'insectivores

Fig. 2. La vie dans un étang et sur ses rives

Fig. 3. Reconstitution d'environnement fluvio-lacustre, avec quelques éléments de la faune trouvée à Meudon

Les Trionychoidea sont particulièrement adaptés à la vie aquatique (quoique sortant de l'eau, comme les autres tortues d'eau douce et les crocodiles, pour la ponte et le « bain de soleil ») : les trionychinés présentent une réduction de la carapace osseuse, compensée par des marges de peau souple faisant rame (tortues « molles »). Les carettochélyinés ont une carapace osseuse de construction massive mais carénée et profilée comme celle des tortues marines actuelles. Dans les deux groupes il existe une trompe nasale permettant la respiration à fleur d'eau et des pattes nageoires avec élongation des métapodes et phalanges, englobés dans une rame dont seules sortent deux ou trois griffes. Actuellement, ces familles ne sont plus représentées en Europe. Les Testudinidés batagurinés sont des tortues palustres ou fluviatiles (« marchant » dans l'eau), vivant toujours en France.

Toutes les tortues de Meudon nécessitaient la présence d'un cours d'eau, de débit particulièrement important pour *Palaeotrionyx* comme d'ailleurs pour le grand crocodile *Asiatosuchus*, leur propagation devant se faire par un réseau de lacs et rivières.

Comme les tortues de Meudon, les crocodiles sont dulçaquicoles et carnivores. L'association des grandes et petites formes dans ce gisement montre qu'ils vivaient tous ensemble dans un grand cours d'eau, se partageant les niches écologiques en fonction de leur âge et de leur taille, comme d'ailleurs les tortues. A noter qu'ils étaient cannibales, les grands mâles mangeant les petits. Ils chassaient dans l'eau (poissons, tortues chez qui on voit les traces de morsures sur les carapaces) et au bord de l'eau (mammifères et oiseaux venant se désaltérer). On attribue à *Allognathosuchus* un régime broyeur, mais il n'y avait pas de crocodile purement piscivore, comme il y en avait dans l'Eocène inférieur d'Amérique du Nord, ainsi qu'ailleurs en Europe à cette époque.

L'oiseau, *Gastornis*, si l'on en juge sur les sédiments contenant les restes de son parent nord-américain, habitait des plaines d'inondation, à végétation abondante, et les basses terres côtières.

En ce qui concerne les mammifères, les indications paléocologiques ne sont pas très précises. Pour les spécialistes de paléocologie il existe une règle selon laquelle la répartition de taille corporelle des composants d'une faune se divise naturellement en trois catégories, les petits animaux allant jusqu'à 500 grammes, les animaux de taille moyenne (entre 500 g et 250 kg), et les grands, au-dessus de 250 kg. Qui plus est, l'étude des primates montre que le seuil de 500 g correspond à une séparation de préférence alimentaire : en-dessous de 500 g la source des protides réside en premier lieu dans les insectes ; au-dessus de 500 g les protides sont d'origine végétale.

Les adaptations alimentaires des premiers rongeurs étaient probablement voisines de celles de ces primates ; la plupart étaient insectivores et/ou frugivores.

Il est probable que le déclin des multituberculés a commencé d'abord avec la montée des premiers condylarthres, abondants dès le début du Tertiaire, puis s'est aggravé ensuite devant la concurrence des petits primates (Plésiadapiformes), très nombreux pendant le Paléocène moyen et tardif et de mœurs semblables. Enfin les rongeurs ont été vraisemblablement responsables de leur extinction à l'Eocène.

On peut considérer que la présence de chauves-souris dans le gisement des Montalets témoigne qu'il s'agissait là de leur terrain de chasse (capture d'insectes volant au-dessus de l'eau), plutôt que de leur lieu de repos. Une conclusion semblable a été tirée de celles des faluns cuisiers d'Avenay, près d'Épernay.

Quant aux insectivores, connus essentiellement par leurs seules dents, ils sont tellement différents des formes actuelles qu'il n'est guère possible d'imaginer concrètement leur mode de vie.

Les ongulés étaient sûrement assez adaptables. Que le climat du Sparnacien ait été sec comme quelques-uns l'ont envisagé plus haut, ou que la forêt humide proposée par GINGRICH (1989) ait prévalu comme habitat pour sa faune du Wasatchien précoce en Amérique du Nord, faune très voisine de celle de l'Europe contemporaine, nos périsodactyles et artiodactyles ont certainement pu survivre dans l'un ou l'autre cas. HOOKER (*in* COLLINSON et HOOKER, 1987) estime que ces groupes n'étaient pas encore spécialisés en stricts herbivores mais étaient plutôt frugivores. A eux seuls ils ne fournissent pas de données suffisamment spécifiques d'un milieu.

Coryphodon par contre, se trouve classiquement dans des sédiments de marécage. Avec ses 400 kilos il aurait évoqué un peu un hippopotame primitif.

HOOKER (*in* COLLINSON et HOOKER, 1987) a essayé d'interpréter la paléocologie des mammifères sparnaciens d'après les récoltes provenant de gisements du sud d'Angleterre. Il s'est basé sur le poids des animaux trouvés, leur mode de locomotion et leur régime, tous extrapolés à partir des formes actuelles les plus proches, ou les plus semblables. Cela impose des réserves sur la valeur des conclusions, mais les résultats donnent au moins une approximation de la nature (reconstituée) de cette faune. Il a constaté qu'elle est caractérisée par une dominante de petits mammifères, qu'il s'y trouve peu de formes arboricoles, peu d'herbivores et beaucoup d'insectivores. Selon les études faites sur des paléofaunes plus récentes, cet assemblage correspond à un milieu de forêt très dense, ce qui ne concorde pas avec les données paléobotaniques. HOOKER suggère que ce désaccord vient du fait qu'il n'y avait pas de mammifères rigoureusement herbivores (par opposition à frugivores). En outre, il est vraisemblable que son analyse est biaisée en faveur des petites formes par l'action d'un tri naturel lors du dépôt des sédiments fossilifères ; ce phénomène est très évident aux Montalets.

PALÉOBIOGÉOGRAPHIE.

Relations holarctiques.

Parmi les poissons fossiles, seules les formes dulçaquicoles présentent un intérêt biogéographique incontestable. Dans l'ichtyofaune des Montalets, seuls les Lépisostéidés et les Amiidés peuvent donc être valablement pris en considération. Tous deux possèdent d'indéniables affinités nord-américaines puisque les survivants de ces deux familles vivent pour l'essentiel dans la partie orientale de l'Amérique du Nord. Ces poissons peuvent donc être considérés comme des témoins d'une ancienne connection nord-atlantique. Leur présence en Europe est antérieure à la dissociation du réseau hydrographique de l'ancien continent laurasiatique, qui a pu se produire avant la fin du Crétacé (GAUDANT, 1988).

Il est à noter que, si les Lépisostéidés sont connus depuis le Crétacé supérieur en Amérique du Nord et en Europe (WILEY, 1976), les Amiidés étaient présents en Amérique du Nord dès le Crétacé supérieur (BORESKE, 1974), alors qu'ils sont encore inconnus en Europe avant le Paléocène (JANOT, 1967 ; GAUDANT, 1979).

Des salamandres, proches du genre actuel *Salamandra*, genre paléarctique, c'est-à-dire, appartenant à l'ancien Monde au nord des tropiques, sont connues non seulement dans l'Eocène inférieur du Bassin parisien, mais aussi dans le Thanétien de Cernay-lès-Reims. La répartition des Anoures pélobatidés est également caractéristique des territoires nord-téthysiens.

Le lacertilien agamidé, *Tinosaurus*, est aussi largement connu sur tout le territoire laurasien : Asie, Amérique du Nord, et Europe. Le genre a déjà été signalé à Dormaal (Eocène inférieur de la Belgique), ainsi que dans les argiles à lignites du Bassin parisien. De répartition également laurasienne sont les Anguïdés glyptosaurus. Par contre, *Necrosaurus* n'est connu que dans le Paléogène d'Europe ; il en est de même pour les serpents russellophidés.

Les tortues du Sparnacien de Meudon sont affines au niveau familial ou même sous-familial, avec celles des continents laurasien, d'où elles tirent leur origine, mais elles sont endémiques en Europe occidentale au niveau générique (ANTUNES et RUSSELL, 1981 ; DE BROIN, 1977, 1988 ; GODINOT *et al.*, 1978 ; RUSSELL *et al.*, 1982). En fait, après le Thanétien de la région rémoise, où étaient encore présents des genres et espèces connus aussi en Amérique du Nord, il n'y a plus d'espèces de tortues communes avec ce continent à partir de l'Yprésien, du moins pour les tortues d'eau douce. Pour les tortues terrestres (Testudinidés) le cas est plus mystérieux : présentes dans le Wasatchien américain, elles sont attestées en Europe à partir du Cuisien assez élevé. Leur absence à Meudon, comme dans les autres gisements européens de la base de l'Eocène, semble réelle, plutôt que due à une insuffisance de récoltes. Or ces tortues franchissent des bras de mer en flottant dans les courants marins et ont donc généralement moins de difficultés à se propager que la plupart des tortues d'eau douce ; par contre, qu'un environnement trop marécageux et fluvial ait pu les freiner.

Quel que soit le continent d'origine envisagé (Asie pour les Carrethoichélidés et Testudinidés bataguriné ; Amérique du Nord pour *Palaeotrionyx*), il est frappant de constater qu'aucun échange ne peut être attesté pendant l'Eocène inférieur puisqu'on ne connaît pas d'espèces communes aux trois continents. Avec l'Asie, les relations sont nulles jusqu'à l'Eocène supérieur ; il en est de même avec l'Afrique pour les familles de tortues présentes à Meudon ; et, après le Thanétien, il n'y a jamais eu reprise des relations avec l'Amérique du Nord. Si l'on tient compte de la facilité avec laquelle les mammifères ont franchi la distance entre l'Europe et ce continent, il faut admettre que nous sommes confrontés là à une situation difficilement explicable ; une solution éventuelle serait l'existence d'une barrière climatique nordique pour les tortues et au moins une partie des crocodiles.

Les trois formes de Crocodylidés (BERG, 1966) sont d'origine laurasienne mais le problème des échanges à l'Eocène inférieur se pose, nos connaissances sur les crocodiles étant encore insuffisantes. *Allognathosuchus* est le plus intéressant pour d'éventuelles relations avec l'Amérique du Nord, car c'est le seul nouvel arrivant au début de l'Eocène. Son arrivée en provenance d'Amérique s'opposerait à l'hypothèse d'une barrière climatique au niveau du pont transatlantique, à moins d'envisager une tolérance exceptionnelle dans son cas. *Diplocynodon*, lui, serait restreint à l'Europe occidentale, mais des formes apparentées sont attestées au Crétacé supérieur d'Amérique du Nord. Quant à *Asiatosuchus*, des ancêtres possibles existent aussi bien en Europe qu'en Amé-

rique du Nord dès le Crétacé supérieur ; en tout cas, la forme de Meudon dérive directement de celle du Thanétien de la région champenoise, de même probablement que le *Diplocynodon*, attesté à Cernay-Berru.

Le genre mammalien *Coryphodon* a été trouvé sur tous les continents laurasien. En Europe il caractérise l'Eocène précoce, mais ailleurs il est connu dès le Paléocène supérieur. Ce genre est probablement d'origine asiatique ; il aurait traversé la région du Détroit de Bering et, de là, peuplé l'Amérique du Nord et l'Europe. L'ordre auquel *Coryphodon* appartient s'éteint plus tard dans l'Eocène sans laisser de descendants.

Tel n'est pas le cas avec les premiers périssodactyles et artiodactyles dont la progéniture est très variée. Les représentants d'*Hyracotherium* ou des formes qui lui sont proches, sont peu nombreux en Europe à l'Eocène tout à fait inférieur, principalement par faute d'affleurements et de gisements. Au contraire, les périssodactyles précoces sont très bien échantillonnés en Amérique du Nord où d'ailleurs la plupart de l'évolution de la lignée des chevaux s'est déroulée. Malgré cela, un ancêtre possible de cette lignée a récemment été décrit dans le Paléocène supérieur de Chine. Le tableau est donc loin d'être clair. Quant à *Diacodexis*, l'artiodactyle le plus primitif connu, il fut également répandu sur tous les continents laurasien. Pourtant, postérieurement à cet animal ubiquiste, des lignées divergentes se sont rapidement développées sur chacun de ces continents.

L'ère des condylarthres approche de sa fin avec l'Eocène inférieur ; certains taxons, tels *Hyopsodus* et *Phenacodus*, ont pu facilement emprunter le passage terrestre de l'Atlantique-nord ; le premier est même allé de là jusqu'en Chine du Nord.

En ce qui concerne les primates, on constate un grand rapprochement entre ceux d'Amérique du Nord et d'Europe. Curieusement, les liens sont presque inexistantes avec les formes asiatiques.

Il en est de même pour les rongeurs, multituberculés, marsupiaux et chauves-souris, qui montrent beaucoup plus d'affinités avec les formes américaines qu'avec les formes asiatiques ; en fait, à l'exception des rongeurs, ils n'existent même pas sur ce continent à cette époque.

Les créodontes et carnivores ont plus largement migré ; la ressemblance générique est plus forte avec l'Amérique du Nord, mais les mêmes familles sont citées en Asie. Enfin, les insectivores d'Europe ne sont pratiquement pas allés en Asie, ce qui souligne l'isolation relative de ce continent, tandis que de nombreuses formes proches sont connues en Amérique du Nord.

En résumé, ces données nous renseignent sur les rapports de l'un ou l'autre élément de la faune de Meudon avec l'Amérique du Nord, ou l'Asie, ainsi que sur leur lieu d'origine. Pour les poissons, les tortues et l'un des crocodiles au moins, les affinités sont nettement du côté américain, mais ils sont passés en Europe longtemps avant l'Eocène inférieur. Par contre certains lézards et peut-être l'un des crocodiles, comme une moitié de taxons mammaliens confirment l'existence d'un passage terrestre entre les deux continents au Sparnacien, passage que ces animaux ont emprunté dans un sens ou dans l'autre. D'autres groupes enfin (amphibiens, deux familles de lézards, un crocodile et une partie des mammifères) sont restés endémiques.

Corrélations.

Les mammifères sont des animaux extrêmement mobiles. Dans un laps de temps pratiquement instantané à l'échelle géologique ils peuvent se déplacer sur d'énormes distances. Par rapport aux résultats radiométriques (datations dites « absolues ») (à titre d'indication, une datation récente (ODIN, 1989) donne environ 53 Ma pour le début du Sparnacien), les échelles fondées sur l'évolution des mammifères (échelles biostratigraphiques) fournissent une précision très supérieure. Pour établir l'âge relatif d'une faune par rapport à une autre, quelle que soit la distance qui les sépare, il faut établir entre elles des corrélations. Si les constituants de ces faunes sont semblables, on admet que les sédiments qui les entourent ont approximativement le même âge. La corrélation fournit aussi un test sur le synchronisme d'événements biostratigraphiques et sur la date à laquelle se sont produites les migrations. Elle est également utile pour calibrer les taux d'évolution des espèces et celui de la sédimentation.

C'est ainsi que, grâce à la forte ressemblance qui existe entre les éléments de la faune mammalienne wasatchienne, du début de l'Eocène nord-américain, et ceux de l'Eocène inférieur du Bassin parisien, on peut estimer que ces deux faunes sont le résultat d'un mélange d'espèces entre l'Europe et l'Amérique du Nord. L'indice de corrélation est en effet très élevé. Les données géologiques permettent d'expliquer cette ressemblance faunique : elles montrent qu'une connexion terrestre, continue et habitable, entre la France, l'Angleterre et l'Amérique du Nord (liaison Groënland - Ecosse), a bien existé pendant le Paléocène tardif et l'Eocène précoce (fig. 3).

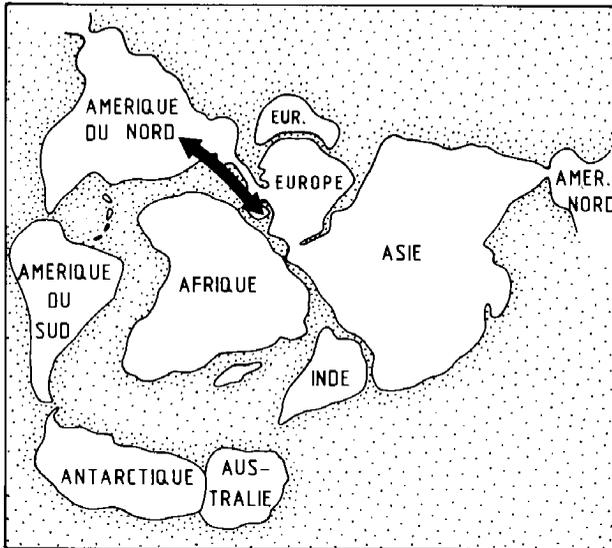


Fig. 3 - Représentation des continents il y a 55 millions d'années, montrant, en particulier, le pont reliant l'Amérique du Nord et l'Europe, pont par où se faisaient les migrations (double flèche).

Cette ressemblance entre mammifères sparnaciens et ceux du Wasatchien est connue depuis le siècle dernier, mais les nouvelles découvertes faites de chaque côté de l'Atlantique, ont renforcé considérablement cette observation : trente-trois genres, soit 50 % de la faune mammalienne, sont identiques. Un assemblage nouveau, trouvé à l'extrême base du Wasatchien, vient d'être décrit (GINGERICH, 1989) et montre que cette ressemblance existe dès le début de l'époque éocène. De

plus, les caractères de cette faune du Wasatchien précoce suggèrent que ces animaux étaient souvent plus primitifs que ceux connus à la base de l'Eocène inférieur d'Europe. Mais aucune de ces faunes européennes n'a été étudiée complètement, ni celles d'Angleterre, du Portugal, du Midi de la France, ni, bien sûr, celle de Meudon. Il est donc un peu tôt pour déduire le sens de migration de telle ou telle espèce.

Il y a une quinzaine d'années il était admis que la faune de Meudon (peu fournie, il est vrai) était équivalente de celle de l'étage nord-américain Clarkforkien, qui était considéré comme chevauchant la limite paléocène-éocène ; les nouvelles études, à la fois dans le Wasatchien et en Europe, ont montré que l'étage Clarkforkien est entièrement Paléocène. Mais il s'avère qu'aucun assemblage faunique corrélable avec ceux du Clarkforkien n'a été trouvé en Europe (DASHZEV, 1988) et en particulier pas à Meudon.

ROSE (1981) a bien noté une affinité entre une espèce du primate *Plesiadapis*, du Clarkforkien inférieur, et celle, *Plesiadapis tricuspidens*, du Thanétien supérieur (Cernay-lès-Reims) de France. Mais, mis à part ce taxon, les liens fauniques entre les deux continents restent faibles à cette époque.

Un autre genre Cernaysien, *Arctocyon*, est en fait bien plus typique du Paléocène moyen (Torréjonien, Tiffanien) d'Amérique du Nord qu'il ne l'est du Paléocène supérieur de ce continent (où il n'existe déjà plus). Dans son analyse des multituberculés de Cernay-lès-Reims, VIANEY-LIAUD (1986) met bien en évidence l'existence de deux composants d'origine différente : un élément autochtone et, pour la majorité, un ensemble d'espèces montrant une filiation possible avec les espèces américaines, du Paléocène moyen (Torréjonien). Elle envisage même la probabilité d'une migration ouest-est vers la fin de cette époque. Au total, la faune mammalienne de Cernay-lès-Reims est incomplète, ce qui rend hasardeux des essais de corrélation. Mais il semble qu'il existe des indications qu'une bonne partie du Paléocène moyen et tardif (Torréjonien, Tiffanien et Clarkforkien) d'Amérique du Nord est peut-être équivalent au Thanétien d'Europe. Et Meudon ne peut donc pas être corrélé avec le Clarkforkien, il se situerait probablement assez bas dans le Sparnacien.

Rapports avec l'Afrique.

Un autre phénomène résultant des migrations est l'apparition, parfois subite, d'un ou plusieurs groupes. Tel est particulièrement le cas avec les assemblages fauniques du début de l'Eocène : presque un tiers des ordres de mammifères sparnaciens n'existait pas pendant le Thanétien (par comparaison, lors de la « Grande Coupure », survenue en Europe vers la fin de l'Eocène - début de l'Oligocène, le niveau de changement ne se situait qu'au niveau de la famille). Entre la faune thanétienne de Cernay-lès-Reims et celle du Sparnacien, nos deux jalons fauniques, il s'est finalement écoulé peu de temps. POMEROL (1989), dans un examen détaillé des lacunes de sédimentation perceptibles dans le Bassin parisien, a noté deux périodes d'interruption dans la succession stratigraphique au niveau de ces deux étages. Mais ces hiatus sont de courte durée. Il est manifestement impossible d'envisager une longue évolution de la faune mammalienne à l'intérieur de ces brefs intervalles. Il faut en conclure que l'apparition d'un nombre important d'ordres mammaliens (rongeurs, perrissodactyles, artiodactyles, primates d'aspect moderne, chirop-

tères) dès le Sparnacien n'est pas liée à l'évolution sur place de ces groupes en Europe : elle est le résultat d'une invasion. Qui plus est, ces envahisseurs sont les mêmes que ceux qui apparaissent au début de l'Eocène en Amérique du Nord (à l'exception des rongeurs, qui sont peut-être asiatiques). Lorsque ces ordres modernes d'importance majeure que sont les artiodactyles, les périssodactyles et les primates arrivent, c'est avec un quasi-synchronisme sur tous les continents holarctiques - Europe, Asie et Amérique du Nord. Cette apparition subite de ces ordres, sans précurseurs évidents sur place, suggère très fortement que les groupes ont évolué sur un autre continent. D'où sont donc venus ces nouveaux mammifères ?

Des chercheurs ont proposé l'hypothèse selon laquelle un phénomène d'endémisme aurait sévi en différents points du globe pendant le Paléocène, peut-être à la suite d'un léger refroidissement climatique, peu favorable aux échanges fauniques. Avec un réchauffement vers la fin du Paléocène, des taxons nouveaux auraient migré vers le Nord au début de l'Eocène ; c'est ainsi que l'Amérique centrale, l'Asie du Sud ou l'Afrique du Nord ont été suggérées comme source possible de cette migration.

Le choix de l'Afrique en particulier a été défendu par GINGERICH (1977, 1986, 1989), mais les preuves restent toujours à trouver. Cependant, des études récentes (GHEERBRANT, 1987 ; GHEERBRANT & RUSSELL, 1989) montrent que pendant le Thanétien (ou avant) il s'est produit un échange d'insectivores entre le Maroc et l'Europe occidentale. L'hypothèse pourrait être avancée que, si les faunes paléocènes d'Afrique étaient mieux connues, il serait possible qu'on y découvre la présence de proto-périssodactyles, -

artiodactyles, - primates d'aspect moderne, et de bien d'autres groupes. L'hypothèse d'une origine africaine de certains mammifères est appuyée par la présence de tortues pleurodires d'affinités africaines en Europe au Crétacé supérieur et dès la base de l'Eocène (Portugal, France, Belgique).

CONCLUSIONS

Ce renouveau d'activité scientifique sur la géologie et la paléontologie du Tertiaire de Meudon est dans la droite ligne de ce qui fut initié par Charles d'ORBIGNY il y a plus de 150 ans. Certes nous sommes en mesure de pousser les études plus loin dans de nombreux domaines - sédimentologie, géochimie, paléomagnétisme, paléobotanique, paléontologie des petits vertébrés ; mais il convient de rendre hommage à nos illustres prédécesseurs, Ch. d'ORBIGNY, G. PLANTÉ, et E. HÉBERT en particulier, car certains aspects de leurs travaux ne seront jamais surpassés.

Les études détaillées des groupes mentionnés ci-dessus, en premier lieu les mammifères dont le tri vient d'être terminé, commenceront sous peu. A ce stade, il serait présomptueux de formuler des conclusions. Tout au plus peut-on dire que nous avons désormais les moyens de faire avancer d'un grand pas nos connaissances sur un moment très important de l'histoire géologique du Bassin parisien. Rappelons que les gisements antérieurement désignés comme sparnaciens étant considérés maintenant comme cuisiens, les Montalets à Meudon représentent désormais le seul gisement à vertébrés sparnaciens de ce Bassin.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDORS A.-V. (1989) – Reinterpretation of *Diatryma* (Aves : Diatrymiidae) as a probable herbivore with affinities to the Anseriformes. *Journ. Vert. Paleont.*, Abstracts 9 (3) :2.
- 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. Sc. Paris*, Sér. 2, 293 :1099-1102.
- BERG D. E. (1966) – Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus* ? aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh. Press. L.-Amt. Bodenforsch.*, 52 :1-105.
- BIGNOT G. (1984) – Le Calcrète de la base des faciès sparnaciens de la région de Reims est également présent au Cap d'Ailly (Haute-Normandie). *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, 21 (4) :3-8.
- BIGNOT G. (1987) – Les paléoenvironnements et les paléogéographies du Bassin de Paris au Danien d'après les Foraminifères du Mont-Aimé (Marne, France). – *Rev. Micropal.*, 30, (3), 150-176.
- BORESKE J. R. jr. (1974) – A review of the North American fossil Amiid fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 146 (1) :1-87.
- BROIN F. de (1977) – Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, C., 38 :i-x, 366 p.
- BROIN F. de (1988) – Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion des Tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Stud. Geol. Salm., Stud. Palaeochel.* 2, 5, p. 103-142.
- CASIER E. (1967) – Le Landénien de Dormaal (Brabant) et sa faune ichthyologique. *Inst. roy. Sci. nat. Belg.*, Mém. 156, p. 1-66.
- CAVELIER C. (1987) – Diachronisme des faciès et discontinuités dans la Paléogène. In Aspects et évolution géologiques du Bassin parisien, Cavelier C. et Lorenz J. eds. *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, Mém. h. s. n° 6, p. 243-270.
- COLLINSON M. E. et HOOKER J. J. (1987) – Vegetational and mammalian faunal changes in the early Tertiary of southern England. In : The Origin of Angiosperms and their Biological Consequences, Frilis E. M., Chaloner W. G. et Crane P. R., eds, p. 259-304.
- DASHZEVEG D. (1988) – Holarctic correlation of non-marine Palaeocene-Eocene boundary strata using mammals. *Jour. Geol. Soc., London*, 145, p. 473-478.
- DUCREUX J.-L., MICHOUX D. et WYNS R. (1984) – Contrôle climatique de la sédimentation yprésienne (Eocène inférieur) en Brie et en Champagne (Est du Bassin de Paris, France). Conséquences stratigraphiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 299, II (18), p. 1283-1286.
- GAUDANT J. (1979) – Mise au point sur l'ichthyofaune paléocène de Menat (Puy-de-Dôme). *C. R. Acad. Sc., Paris* 288, D, p. 1461-1464.
- GAUDANT J. (1988) – L'ichthyofaune éocène de Messel et du Geiseltal (Allemagne) : Essai d'approche paléobiogéographique. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 107, p. 355-367.
- GHEERBRANT E. (1987) – Les vertébrés continentaux de l'Adrar Mgorn (Maroc, Paléocène) ; une dispersion de mammifères transthésienne aux environs de la limite mésozoïque/cénozoïque ? *Geodinamica Acta* 1 (4/5), p. 233-246.
- GHEERBRANT E. et RUSSELL D. E. (1989) – 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. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 76, p. 1-15.
- GINGERICH P. D. (1977) – Radiation of Eocene Adapidae in Europe. *Geobios*, Mém. Spéc. 1, p. 165-182.
- GINGERICH P. D. (1986) – Early Eocene *Cantius torresi* - oldest primate of modern aspect from North America. *Nature*, 320, p. 319-231.
- GINGERICH P. D. (1989) – New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of northwestern Wyoming : composition and diversity in a rarely sampled high-floodplain assemblage. *Univ. Michigan, Pap. Paléont.* 28, p. 1-97.
- GODINOT M., BROIN F. de, BUFFETAUT E., RAGE J.-C. et RUSSELL D. E. (1978) – Dormaal : une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D, 287, p. 1273-1276.
- JANOT C. (1967) – A propos des Amidés actuels et fossiles. In : Problèmes actuels de Paléontologie, Coll. intern. Centre nat. Res. sci., 163, p. 139-154.
- KOENIGUER J.-C. (1987) – Paléoécologie de quelques gisements à végétaux fossiles du Bassin parisien. *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, 24 (2), p. 23-32.
- LERICHE M. (1900) – Faune ichthyologique des sables à Unios et Térédines des environs d'Épernay (Marne). *Ann. Soc. géol. Nord*, 29, p. 173-196.
- MÉNILLET R. et THIRY M. (1987) – Formations continentales cénozoïques : silicifications et transformations post-sédimentaires. Excursion en Brie, 8 et 9 octobre, 1987. Groupe d'Étude du Paléogène p. 1-42.
- ODIN S. (1989) – Ages radiométriques récemment obtenus dans la séquence stratigraphique paléogène. *Bull. Soc. géol. France*, (8), 5 (1), p. 145-152.
- OLLIVIER-PIERRE M.-F., GRUAS-CAVAGNETTO C., ROCHE E. et SCHULER M. (1987) – Eléments de flore de type tropical et variations climatiques au Paléogène dans quelques bassins d'Europe nord-occidentale. Mém. Trav. Ecole pratique des Hautes Etudes, Institut Montpellier, 17, p. 173-205.
- POMEROL C. (1989) – Stratigraphy of the Palaeogene : hiatuses and transitions. *Proc. Geol. Ass.*, 100 (3), p. 313-324.
- ROSE K.-D. (1981) – The Clarkforkian land-mammal age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *Univ. Michigan, Pap. Paléont.* 26, p. 1-196.
- RUSSELL D. E., BONDE N., BONE E., BROIN F. de, BRUNET M., BUFFETAUT E., CORDY J.-M., CROCHET J.-Y., DINEUR H., ESTES R., GINSBURG L., GODINOT M., GROESSENS M.-C., GIGASE P., HARRISON C. J. O., HARTENBERGER J.-L., HOCH E., HOOKER J. J., INSOLE A. N., LANGE-BADRÉ B., LOUIS P., MOODY R., RAGE J.-C., REMY J., ROTHAUSEN K., SIGÉ B., SIGOGNEAU-RUSSELL D., SRINGHORN R., SUDRE J., TOBIEN H., VIANEY-LIAUD M., VINKEN R., WALKER C.A. (1982). – Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basin. I. G. C. P. Project 124 : The Northwest Tertiary Basin. *Geol. Jb.*, A, 60 p. 5-74.
- RUSSELL D. E., THIRY M. et GALOYER A. (1989) – Le Conglomérat de Meudon - Hier et aujourd'hui. *114^e Congr. nat. Soc. Sav., Paris*, 1989, Géol. Bassin Parisien, p. 305-327.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1979) – Etude ostéologique du reptile *Simoesaurus* (Choristodera). II^e Partie : Squelette post-cranien. *Ann. Paléont., Vert.* 67 (2), p. 61-140.
- THIRY M. (1981) – Sédimentation continentale et altérations associées : calcitisations, ferruginisations et silicifications. Les Argiles plastiques du Sparnacien du Bassin de Paris. *Univ. L. Pasteur, Strasbourg, Inst. Géol.*, Mém. 64, p. 1-173.
- THIRY M. (1989) – Geochemical evolution and paleoenvironments of the Eocene continental deposits in the Paris Basin. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 70, p. 153-163.
- VIANEY-LIAUD M. (1986) – Les Multituberculés thanétiens de France et leurs rapports avec les Multituberculés nord-américains. *Palaeontographica*, A, 191 (4-6), p. 85-171.
- WILEY E. O. (1976) – The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii : Lepisosteidae). *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist.*, Misc. Publ. 64, p. 1-111.