

CYNODONTES ET MAMMIFERES PRIMITIFS DU TRIAS SUPERIEUR, EN REGION LORRAINE ET LUXEMBOURGEOISE

Pascal GODEFROIT¹ et Denise SIGOGNEAU-RUSSELL²

ABSTRACT. The present paper is a review of the discoveries of cynodonts and early mammals in the Upper Triassic of Lorraine and Luxembourg. Four localities have provided fossils of these animals: Saint-Nicolas-de-Port (France), Habay-la-Vieille, Attert (Belgium) and Medernach (G.-D. Luxembourg). A check list of cynodonts and mammals discovered in these sites is given. The different taxa mentioned are briefly described.

KEY WORDS: Lorraine, Luxemburg, Upper Triassic, cynodonts, mammals.

RÉSUMÉ. Cet article, qui se veut un hommage à la ténacité et à l'enthousiasme de G. Wouters et J.-Cl. Lepage, est une synthèse des découvertes de cynodontes et de mammifères primitifs dans le Trias supérieur, en région lorraine et luxembourgeoise. Quatre sites ont fourni des fossiles de ces animaux: Saint-Nicolas-de-Port (France), Habay-la-Vieille, Attert (Belgium) and Medernach (G.-D. Luxembourg). Le contenu fossilifère (cynodontes et mammifères) de ces gisements est répertorié. Les différents taxons mentionnés sont ensuite brièvement présentés.

MOTS CLES: Lorraine, Luxembourg, Trias supérieur, cynodontes, mammifères.

1. INTRODUCTION

Depuis le début des années 80, les découvertes de reptiles thérapides évolués (cynodontes) et de mammifères primitifs se sont multipliées dans le Trias Supérieur, en région lorraine et luxembourgeoise. Ces découvertes sont le fruit d'une bonne collaboration entre chercheurs amateurs (G. Wouters, J.-Cl. Lepage, P. Coupatez, D. Delsate,...) et paléontologues professionnels. Bien que les fossiles mis au jour soient limités à des dents isolées, l'intérêt de la faune mammalienne des gisements triasiques lorrains et luxembourgeois réside à la fois dans la richesse, dans la variété et dans l'ancienneté de cette faune (voir Sigogneau-Russell, 1983c). De plus, la présence simultanée des plus anciens mammifères et de leurs plus proches cousins cynodontes permet, en quelque sorte, d'assister en différé à la naissance de la classe mammalienne. Le but de cet article est une présentation des cynodontes et des mammifères du Trias supérieur lorrain et luxembourgeois, étant entendu que les recherches se poursuivent et que de nombreux taxons sont encore à

décrire. En outre, un nouveau gisement à vertébrés, ayant livré des dents de cynodontes et de mammifères, a été récemment découvert à Varangéville (Meurthe-et-Moselle, France). Le contenu fossilifère de ce gisement est en cours d'étude.

2. CADRE GEOLOGIQUE

Le Trias supérieur est traditionnellement subdivisé en trois étages: on distingue, de bas en haut, le Carnien, le Norien et le Rhétien (Harland *et al.*, 1982). Ces unités chronostratigraphiques ont été définies dans les Alpes, mais les corrélations avec le Trias germanique, auquel s'apparente le Trias de Lorraine et du Luxembourg, sont très difficiles. L'âge précis de certains gisements est, de ce fait, parfois très discuté (voir Cuny, même volume).

La région Lorraine-Luxembourg, située en bordure orientale du futur Bassin de Paris, dépendait largement du Bassin germanique. Au cours du Trias moyen, la Téthys transgressa vers le nord et vers

¹ Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Département de Paléontologie, rue Vautier 29 - B-1040 Bruxelles, Belgique.

² Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie, rue Buffon 8 - F-75005 Paris, France.

<u>Taxons</u>	<u>Saint-Nicolas-de-Port</u>	<u>Habay-la-Vieille</u>	<u>Attert</u>	<u>Medernach</u>
CYNODONTIA				
- <i>Microscalenodon nannus</i>				
- <i>Pseudotriciconodon wildi</i>		?		X
- <i>Tricuspes sigogneauae</i>	X			?
- <i>Meurthodon gallicus</i>	X			
- <i>Lepagia gaumensis</i>		X		
- <i>Gaumia longiradicata</i>		X		X
- <i>Gaumia ? incisa</i>		X		
MAMMALIA				
- <i>Thomasia antiqua</i>	X			
- <i>Thomasia moorei</i>	X			
- <i>Thomasia woutersi</i>		X	X	
- <i>Theroteinus nikolai</i>	X			
- <i>Mojo usuratus</i>		X		
- <i>Brachyostrodon coupatezi</i>	X			
- <i>Brachyostrodon maior</i>	X			
- <i>Woutersia mirabilis</i>	X			
- <i>Woutersia butleri</i>	X			
- <i>Kuehneotherium praecursoris</i>	X			

Tableau 1. Distribution des différentes espèces décrites dans le Trias supérieur, en région lorraine et luxembourgeoise.

l'ouest en Europe occidentale. A la fin du Trias moyen et pendant la majeure partie du Trias supérieur, une phase de régression se développa dans la majeure partie de cette région; la transgression continua cependant de s'étaler vers le Bassin de Paris à cause d'un accroissement de la pénéplation. La Lorraine et le Luxembourg étaient alors recouverts d'eaux peu profondes, de deltas et de lagons en marge desquels régnait un régime détritique et évaporitique. Le Rhétien marque le début d'une nouvelle transgression en provenance de la Téthys.

3. GISEMENTS

Les gisements triasiques lorrains et luxembourgeois où ont été découvertes des dents de cynodontes et de mammifères sont brièvement décrits ci-dessous. La liste faunique de chaque localité est détaillée. Le tableau 1 synthétise la distribution des différents taxons décrits à ce jour dans les 4 gisements considérés.

3.1. SAINT-NICOLAS-DE-PORT (Meurthe-et-Moselle, France; Figure 1, point 1)

Bien que la localité fossilifère de Saint-Nicolas-de-Port soit connue depuis 1851 (Levallois, 1862), ce n'est qu'en 1975 que G. Wouters, un amateur belge, découvrit la première dent de reptile thérapside

(Russel *et al.*, 1976). Depuis lors, ces anciennes carrières de sable ont livré plus de mille dents de cynodontes ou de mammifères primitifs, résultat du tamisage à grande échelle de plusieurs tonnes de sédiments par l'équipe de G. Wouters, par le Muséum d'Histoire naturelle de Paris et par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. C'est probablement le gisement le plus riche de la région. Des coupes stratigraphiques de ce site ont été publiées par Corroy (1928) et Laugier (1971). Une étude sédimentologique détaillée, réalisée par Al Khatib (1976), révèle un paléoenvironnement de mer très peu profonde, proche de la côte. L'âge précis de ce gisement est encore très discuté (Sigogneau-Russell, 1983c; Buffetaut & Wouters, 1986; Cuny & Ramboer, 1991). Les dents de mammifères ont déjà fait l'objet de nombreuses notes (voir liste faunique ci-dessous et Sigogneau-Russell & Hahn, 1994). Les autres groupes de vertébrés ont été étudiés par Sigogneau-Russell *et al.* (1979), Martin *et al.* (1981), Buffetaut (1985), Buffetaut & Wouters (1986), Cuny & Ramboer (1991) et Duffin (1993b). Les cynodontes de Saint-Nicolas-de-Port font actuellement l'objet d'une révision par P. Godefroit et B. Battail.

3.1.1. Cynodontia

- *Meurthodon gallicus* SIGOGNEAU-RUSSELL & HAHN, 1994

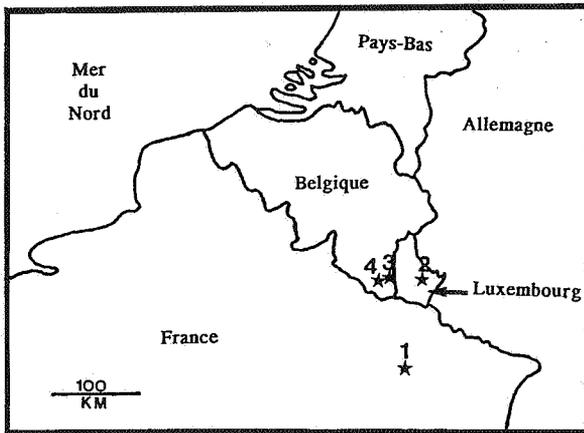


Figure 1. Localisation géographique des différents gisements cités dans cet article: 1: Saint-Nicolas-de-Port; 2: Medernach; 3: Attert; 4: Habay-la-Vieille.

- *Tricuspes sigogneauae* HAHN, HAHN & GODEFROIT, 1994

3.1.2. Mammalia

- *Thomasia antiqua* (PLIENINGER, 1847): BUTLER & MACINTYRE, 1994
- *Thomasia moorei* (OWEN, 1871): SIGOGNEAU-RUSSELL, 1990
- *Thomasia sp.* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1989
- *Theroteinus nikolai* SIGOGNEAU-RUSSELL, FRANK & HEMMERLE, 1986
- *Brachyzostrodon coupatezi* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983 (b)
- *Brachyzostrodon maior* HAHN, SIGOGNEAU-RUSSELL & GODEFROIT, 1991
- *Woutersia mirabilis* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983 (a)
- *Woutersia butleri* SIGOGNEAU-RUSSELL & HAHN, sous presse
- *Kuehneotherium praecursoris* KERMACK, KERMACK & MUSSETT, 1968: SIGOGNEAU-RUSSELL & HAHN, 1994.

3.2. HABAY-LA-VIEILLE ET ENVIRONS (Lorraine belge; Figure 1, point 4)

Plusieurs niveaux fossilifères (notés HLV 1 à HLV 5), présumés d'âge Rhétien inférieur, ont été découverts et exploités lors de la construction de l'autoroute E 411 Bruxelles - Arlon à Habay-la-Vieille (Wouters *et al.*, 1984; Duffin *et al.*, 1983; Duffin, 1995). Deux de ces niveaux (HLV 2 et HLV 3) ont livré des restes de reptiles et de mammifères. Un log stratigraphique détaillé et une analyse sédimentologique de ce gisement ont été présentés par Bock (1980). Les gisements voisins de Hachy (Sagnette) et de Unter der Kirchen ont également livré des restes de vertébrés (Duffin *et*

al., 1983), mais leur contenu faunique est mal connu.

3.2.1. Cynodontia

- *Lepagia gaumensis* HAHN, WILD & WOUTERS, 1987 (HLV 2)
- *Gaumia longiradicata* HAHN, WILD & WOUTERS, 1987 (HLV 2)
- *Gaumia? incisa* HAHN, WILD & WOUTERS, 1987 (HLV 2)
- *Pseudotricodon? sp.*: HAHN, WILD & WOUTERS, 1987 (HLV 2)
- *Microscalenodon nanus* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1988 (HLV 2)

3.2.2. Mammalia

- *Thomasia woutersi* BUTLER & ACINTYRE, 1994 (HLV 3): WOUTERS *et al.*, 1984; DELSATE, 1995
- *Mojo usuratus* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1987 (HLV 2)
- Theria ?

3.3. ATTERT (Lorraine belge; Figure 1, point 3)

Une coupe de référence du Rhétien belge a été décrite par Monteyne (1969) à Attert, au nord d'Arlon. Le sommet des Grès de Mortinsart y est coiffé par des Argiles de Levallois typiques. On retrouve, dans les Grès de Mortinsart, un niveau détritique contenant des restes de vertébrés. L'étude des dents de sélaciens confirme l'âge rhétien de ce niveau (Duffin & Delsate, 1993).

3.3.1. Mammalia

- *Thomasia woutersi* BUTLER & MACINTYRE, 1994: WOUTERS *et al.*, 1985; DELSATE, 1994, 1995.

3.4. MEDERNACH (Grand-Duché de Luxembourg; Figure 1, point 2)

Ce gisement se situe le long de la Nationale 13 reliant Larochette à Diekirch, à la sortie de Medernach. Hary & Muller (1967) ont signalé la présence d'un bone bed à cet endroit, au sein du Keuper à marnolites caractéristique, dans cette région, du Norien. Wouters *et al.* (1983) ont prélevé des échantillons de ce bone bed et figuré une série de dents montrant des affinités avec les reptiles synapsides. Ce matériel a ensuite été décrit en détail par Hahn *et al.* (1984). Duffin (1993a) a publié une série de dents de sélaciens appartenant à la collection Lepage. En juin 1991, le Musée national

d'Histoire naturelle de Luxembourg et l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique ont entrepris une campagne de fouilles sur ce gisement. Les micro-restes de vertébrés découverts à cette occasion ont été étudiés par Cuny *et al.* (sous presse).

3.4.1. Cynodontia

- *Pseudotriciconodon wildi* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1984
- *Gaunia cf. incisa* HAHN, WILD & WOUTERS, 1987: CUNY *et al.*, 1995
- *cf. Tricuspes tuebingensis* v. HUENE, 1933: CUNY *et al.*, 1995

3.4.2. Mammalia

- Morganucodontidae ind.: CUNY *et al.*, 1995

4. CYNODONTES ET MAMMIFÈRES PRIMITIFS DU TRIAS SUPÉRIEUR LORRAIN ET LUXEMBOURGEOIS

4.1. CYNODONTES

Les cynodontes sont représentés, dans le Trias Supérieur de Lorraine et du Luxembourg, par les

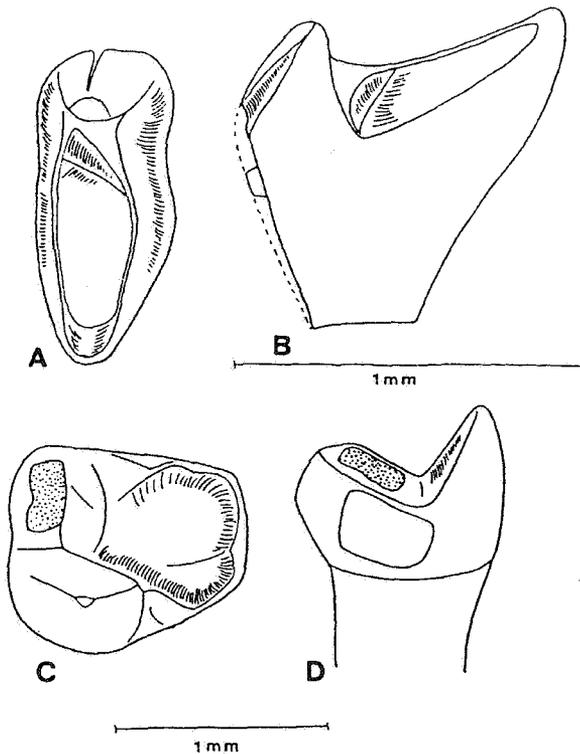


Figure 2. *Microscalenodon nanus* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1988; Rhétien, Habay-la-Vieille (Belgique). a: postcanine supérieure en vue occlusale; b: postcanine supérieure en vue antérieure; c: postcanine inférieure en vue occlusale; d: postcanine inférieure en vue antérieure. D'après Hahn *et al.*, 1988.

familles des Traversodontidae et des Dromatheriidae (sensu Hahn *et al.*, 1994), ainsi que par des petites formes carnivores d'affinités incertaines.

4.1.1. Traversodontidae

Les Traversodontidae sont des cynodontes herbivores représentés par de nombreux taxons depuis le sommet du Trias inférieur jusqu'au Trias supérieur, principalement sur les territoires gondwaniens. Les postcanines de ces animaux, caractérisées par leur important développement labio-lingual, présentent des relations d'occlusion assurant une large surface de contact entre les dents supérieures et inférieures, ainsi qu'un emboîtement de chaque postcanine entre deux postcanines successives de la rangée dentaire opposée (Battail, 1989).

Les Traversodontidae ne sont connus, en Europe, que par deux dents (une supérieure et une inférieure) découvertes dans le Rhétien d'Habay-la-Vieille et baptisées *Microscalenodon nanus* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1988 (Figure 2). Cette espèce est la plus récente et la plus petite de la famille: *Microscalenodon* n'était vraisemblablement pas plus grand qu'une souris et se nourrissait probablement de végétaux mous ou d'insectes.

4.1.2. Dromatheriidae

Les Dromatheriidae sont des cynodontes carnivores ou insectivores des territoires laurasiatiques et gondwaniens, mal connus et représentés depuis la fin du Trias moyen jusqu'au Trias supérieur. Le crâne des Dromatheriidae possède un certain nombre de caractères typiquement mammaliens: perte des préfrontaux et des postorbitaires, frontaux corollairement élargis participant largement à la marge des orbites, perte de la barre post-orbitaire. Hahn *et al.* (1994) considèrent qu'il existait, chez les Dromatheriidae, une articulation dentaire-squamosal, comme chez les mammifères. Ce caractère doit cependant être envisagé avec certaines réserves: le crâne des Dromatheriidae n'est en effet connu que par un seul spécimen (*Therioherpeton cagnini* BONAPARTE & BARBERENA, 1975, du Trias moyen terminal du Brésil) mal conservé. Battail (1989, p.372) estime quant à lui qu'il n'y a pas de contact entre le squamosal et le dentaire, chez *Therioherpeton*. Certains caractères dentaires rapprochent également les Dromatheriidae des mammifères: les postcanines sont morphologiquement subdivisées en prémolaires et en molaires et les racines des molaires sont plus ou moins profondément divisées. La denture conserve cependant un certain nombre de caractères primitifs: le remplacement dentaire est de type alterné, les racines des molaires ne sont jamais complètement séparées. La couronne des postcanines est sectoriale, composée d'une rangée

d'une seule rangée de cuspides comprimées latéralement, sans cingulum. Hahn *et al.* (1994, fig.1) considèrent que les Dromatheriidae forment le groupe-frère des mammifères. Ils doivent être placés dans la zone de transition entre les cynodontes évolués et les mammifères primitifs.

Les Dromatheriidae sont représentés, en Lorraine et au Luxembourg, par au moins 3 genres: *Pseudotriciconodon* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1984, *Meurthodon* SIGOGNEAU-RUSSELL & HAHN, 1994 et *Tricuspes* v. HUENE, 1933. Ces trois genres ne sont connus que par des dents isolées.

Chez *Pseudotriciconodon* (Planche 1, Figure 1), la couronne des postcanines, très tranchante, est tri- à pentacuspide et plus ou moins symétrique: la cuspide centrale, la plus haute, est flanquée de une ou deux cuspides accessoires bien individualisées. Il n'y a pas de constriction entre la couronne et la racine. Sur quelques dents, la bipartition de la racine est ébauchée: le canal pulpaire est dédoublé et la base de la racine est bilobée.

Chez *Meurthodon* (Planche 1, Figure 2), la couronne des postcanine est pentacuspide et asymétrique: la seconde cuspide est la plus grande et la première, la plus petite. La racine est dédoublée sur toute sa hauteur.

Contrairement aux autres Dromatheriidae, les cuspides des postcanines ne sont pas, chez *Tricuspes* (Planche 1, Figure 3), parfaitement alignées: les cuspides accessoires sont légèrement décalées par rapport à la cuspide centrale principale. La racine est bilobée sur presque toute sa hauteur, mais les deux portions restent en contact étroit l'une avec l'autre.

4.1.3. *Cynodontia incertae sedis*

On retrouve également, parmi les cynodontes triasiques de Lorraine et du Luxembourg, quelques petites formes carnivores ou insectivores d'affinités incertaines: *Lepagia gaumensis* HAHN, WILD & WOUTERS, 1987, *Gaumia longiradicata* HAHN, WILD & WOUTERS, 1987 et *Gaumia? incisa* HAHN, WILD & WOUTERS, 1987.

Comme chez *Pseudotriciconodon*, les couronnes des postcanines sont, chez *Lepagia*, tri- à pentacuspides (Planche 1, Figure 4). Les cuspides sont cependant moins bien individualisées et plus irrégulières. La racine est plus basse, irrégulière, de forme rectangulaire et séparée de la couronne par un sillon bien marqué. Il n'y a pas de trace de bipartition de la racine, ce qui permet d'exclure *Lepagia* de la famille des Dromatheriidae. Un petit fragment de mandibule est conservé sur l'holotype de *Lepagia gaumensis*.

A cause de l'étroitesse du splénial, Hahn, Wild & Wouters (1987) rapprochent cette espèce de *Probainognathus* ROMER, 1970 et, donc, de la famille des Chiniquodontidae (*sensu* Battail, 1989). Battail (1989) fait cependant remarquer que la réduction du splénial à une étroite lame osseuse n'est pas limitée aux seuls Chiniquodontidae, mais se produit également chez tous les cynodontes évolués, corrélativement avec le grand développement du dentaire. La position phylogénétique de *Lepagia* paraît de ce fait impossible à préciser.

Gaumia (Planche 1, Figures 5-6) ressemble fort à *Pseudotriciconodon* par la morphologie de la couronne, mais s'en écarte par la structure de la racine. Celle-ci est plus longue, plus conique et ne montre aucune trace de bipartition. Une constriction sépare la couronne et la racine. *Gaumia? incisa* se distingue notamment par la présence de petites rides sur la face linguale de la cuspide principale.

4.2. MAMMIFERES

Les trois sous-classes connues de mammifères sont représentées dans le Trias supérieur de la région Lorraine-Luxembourg et, tout particulièrement, dans le gisement exceptionnel de Saint-Nicolas-de-Port. La sous-classe des Allotheria est représentée par les familles des Haramiyidae, des Theroteinidae et des Paulchoffatiidae. La sous-classe des Eotheria y est connue par la Famille des Morganucodontidae. La sous-classe des Theria est représentée par les familles des Woutersiidae et des Kuehneotheriidae.

4.2.1. Haramiyidae (Allotheria) (Planche 2, Figure 1)

Les Haramiyidae sont des petits mammifères du Trias Supérieur d'Europe occidentale connus uniquement par leurs dents. Le grand nombre de dents découvertes à Saint-Nicolas-de-Port indique qu'ils y étaient beaucoup plus abondants que les autres groupes de mammifères. C'étaient des herbivores de petite taille. Les couronnes des molaires sont constituées de deux rangées longitudinales de cuspides entourant un large bassin central; elles sont portées par deux ou trois racines bien individualisées. L'émail des postcanines des Haramiyidae est constitué de cristaux d'hydroxyapatite de calcium organisés en colonnes, ou prismes (Frank *et al.*, 1984). Ces prismes sont cependant contigus, sans substance interprismatique. Cette structure de l'émail, baptisée «pré-prismatique», apparaît comme une étape intermédiaire entre la structure lisse reptilienne et la structure parfaitement mammalienne. On retrouve la structure pré-prismatique chez d'autres mammifères primitifs: les Theroteinidae (Sigogneau-Russell *et al.*, 1986), les Morganucodontidae (Osborn & Hillman, 1979), les

Kuehneotheriidae (Sigogneau-Russell *et al.*, 1984) et les Docodontes (Fosse *et al.*, 1985).

On distingue classiquement, parmi les Haramiyidae, les genres *Haramiya* SIMPSON, 1947 et *Thomasia* POCHE, 1908. Selon le nombre et la taille relative des cuspides, ainsi que par la morphologie des racines, Sigogneau-Russell (1989) reconnaît plusieurs «groupes» au sein de ces deux genres, correspondant probablement à la position relative des dents dans la mâchoire. Mais après une étude morphologique approfondie de ces dents, en tenant compte des variations des facettes d'usure, Sigogneau-Russell (1989), puis Butler & Macintyre (1994) pensent que *Haramiya* correspondrait en fait aux molaires supérieures et *Thomasia*, aux molaires inférieures d'un même taxon. L'espèce dominante du genre *Haramiya sensu stricto* dans le gisement de Saint-Nicolas-de-Port, baptisée *Haramiya butleri* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1990 (= *Thomasia antiqua sensu* BUTLER & MACINTYRE, 1994), peut morphologiquement être distinguée de celles du Jurassique inférieur anglais.

4.2.2. Theroteinidae (Allotheria) (Planche 2, Figure 3)

Cette famille n'est connue que par des dents isolées découvertes à Saint-Nicolas-de-Port et baptisées *Theroteinus nikolai* SIGOGNEAU-RUSSELL, FRANK & HEMMERLE, 1986. Les molaires supérieures, circulaires, sont composées de trois rangées de cuspides basses. L'émail est plissé. Les molaires inférieures sont ovoïdes et composées de deux rangées longitudinales de cuspides. Les racines, jamais complètement conservées, étaient probablement divisées (HAHN *et al.*, 1989). Pour Sigogneau-Russell & Hahn (1994), la bassesse des cuspides et la délicatesse des racines indiquent que *Theroteinus* devait se nourrir de graines dures, selon Butler & Macintyre (1994).

4.2.3. Paulchoffatiidae (Allotheria) (Planche 2, Figure 2)

Une seule dent fragmentaire, découverte à Habay-la-vieille et baptisée *Mojo usuratus* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1987, est rapportée à la famille des Paulchoffatiidae. La couronne est composée de deux rangées Longitudinales et inégales de cuspides complètement érodées et fusionnées à leur base. L'attribution de *Mojo usuratus* à la Famille des Paulchoffatiidae doit toutefois être envisagée avec certaines réserves, d'autant plus que les Paulchoffatiidae certains ne sont pas connus avant le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur.

4.2.4. Morganucodontidae (Eotheria) (Planche 2, Figure 4)

Les Morganucodontidae sont de petits insectivores ayant vécu du Trias supérieur au Jurassique moyen. Cette famille avait une répartition géographique pan-géenne: des fossiles ont en effet été découverts en Europe occidentale, mais également en Chine et en Afrique du Sud. Les molaires des Morganucodontidae sont caractérisées par trois cuspides principales alignées antéro-postérieurement; la cuspide centrale est la plus développée. On observe également la présence d'une quatrième petite cuspide postérieure. Les molaires inférieures sont bordées par un cingulum lingual cuspidé. Les molaires supérieures sont complètement ceinturées par un cingulum. L'analyse des facettes d'usure montre que les mâchoires des Morganucodontidae étaient capables d'effectuer des mouvements latéraux, facilitant la trituration des aliments.

Les Morganucodontidae sont représentés, à Saint-Nicolas-de-Port, par des dents attribuées au genre *Brachyostrodon* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983(b), connu par au moins deux espèces: *Brachyostrodon coupatezi* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983(b) et *Brachyostrodon maior* HAHN, SIGOGNEAU-RUSSELL & GODEFROIT, 1991. Les molaires de ce genre sont particulièrement massives et couvertes d'un émail plus ou moins plissé; les proportions et la disposition des différentes cuspides y sont également diagnostiques. D'autres taxons sont également présents à Saint-Nicolas-de-Port, mais n'ont pas encore été étudiés.

Un fragment de molaire inférieure de Morganucodontidae a également été découvert à Medernach (Cuny *et al.*, 1995). Cette dent semble caractéristique du genre *Morganucodon*.

4.2.5. Woutersiidae et Kuehneotheriidae (Theria) (Planche 2, Figure 5)

Les Woutersiidae et les Kuehneotheriidae sont les plus anciens mammifères thériens connus. Ils sont connus par des dents et des fragments de mandibule depuis le Trias supérieur et le début du Jurassique, en Europe occidentale et en Inde. Ils se distinguent des Morganucodontidae par leur morphologie dentaire: les cuspides ne sont plus alignées, mais disposées en triangle. La disposition triangulaire des cuspides améliore considérablement l'efficacité des molaires et transforme la denture un système coupant particulièrement efficace.

Les Woutersiidae sont très rares dans les gisements du Trias supérieur. Ils sont représentés, à Saint-Nicolas-de-Port, par les espèces *Woutersia mirabilis* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983 (b) et *Woutersia butleri* SIGOGNEAU-RUSSELL & HAHN, sous presse. Les molaires inférieures de ce genre, sur lesquelles se base

la diagnose, sont robustes et caractérisées notamment par des cuspides relativement basses, par un cingulum ligal court, par un petit talonide et par la présence d'une cuspe accessoire (le kuehnecone) particulièrement développée sur la face linguale.

Les Kuehneotheriidae sont également représentés à Saint-Nicolas-de-Port par l'espèce *Kuehneotherium praecursoris* KERMACK, KERMACK & MUSSET, 1968, ainsi que, probablement, par une autre espèce; ils n'ont toutefois pas encore fait l'objet d'une étude systématique (Sigogneau-Russell & Hahn, 1994).

5. CONCLUSIONS

La faune de cynodontes évolués et de mammifères primitifs découverte dans le Trias supérieur de la région Lorraine-Luxembourg est particulièrement variée: 11 genres y ont jusqu'à présent été décrits, appartenant au moins à 7 familles différentes. Tous étaient très petits, ne dépassant probablement pas la taille d'un rat. Certains étaient herbivores, se nourrissant de végétaux plus ou moins tendres, d'autres étaient insectivores. Bien que certains groupes possèdent une denture particulièrement coupante, leur très petite taille les empêchait probablement d'être carnivores. L'importante diversification des mammifères, dès la fin du Trias supérieur (Norien et Rhétien), permet de spéculer sur une origine plus ancienne de la classe Mammalia, comme en témoigne la récente découverte, dans le Carnien du Texas, d'un fragment de crâne attribué à un mammifère très primitif (Lucas & Luo, 1993).

6. REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier tout particulièrement G. Hahn et H.-D. Sues, qui ont relu le manuscrit et apporté des remarques constructives.

7. BIBLIOGRAPHIE

AL KHATIB, R., 1976. Le Rhétien de la bordure orientale du Bassin de Paris et le «Calcaire à Gryphées» de la région de Nancy. Etude pétrographique et sédimentologique. Thèse de doctorat non publiée, Université Nancy I, Nancy, 278 p.
BATAIL, B., 1989. Les Cynodontes: systématique, phylogénie, contexte biostratigraphique, volume 2. Thèse d'Etat non publiée, Université Paris VI, Museum national d'Histoire naturelle, Paris, 483 p.
BOCK, H., 1980. - Ein Modell zur Beckenausdehnung und Fazieszonierung am Westrand der Eifeler Nord-Süd Zone während der

Trias und zur Transgression des Unteren Lias am Ardennensüdrand. Thèse de doctorat non publiée, Université d'Aachen, Aachen, 417 p.

BONAPARTE, J.F & BARBERENA, M.C., 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil. *J. Paleont.*, **49**: 931-936.

BUFFETAUT, E., 1985. The age of the Saint-Nicolas-de-Port vertebrate locality (Triassic of eastern France). *Terra Cognita*, **5**: 2-3.

BUFFETAUT, E. & WOUTERS, G., 1986. Amphibian and reptiles remains from the Upper Triassic of Saint Nicolas de Port (Eastern France) and their biostratigraphic significance. *Modern Geology*, **10**: 133-145.

BUTLER, P.M. & MACINTYRE, G.T., 1994. Review of the British Haramiyidae (? Mammalia, Allotheria), their molar occlusion and relationships. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, **345**: 433-458.

CORROY, G., 1928. Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias lorrain. *Ann. Paléont.*, **17**: 11-56.

CUNY, G., 1996. Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique: apports de la Lorraine. *Bull. Soc. belge Géol.*, présent volume.

CUNY, G., GODEFROIT, P. & MARTIN, M., 1995. Micro-restes de vertébrés dans le Trias Supérieur du Rinckebierg (Medernach, G-D Luxembourg). *N. Jb. Geol. Palaeont. Abh.*, **196**: 5-67.

CUNY, G. & RAMBOER, G., 1991. Nouvelles données sur la faune et l'âge de Saint Nicolas de Port. *Revue de Paléobiologie*, **10/1**: 69-78.

DELSATE, D., 1994. Première dent de mammifère (*Thomasia*, Haramiyidae) du gisement d'Attert (Rhétien; Belgique). *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique Sc. Terre*, **64**: 219-223.

DELSATE, D., 1996. Une nouvelle dent d'*Haramiya* (Mammalia, Allotheria) en provenance du Rhétien d'Habay-la-Vieille (Lorraine belge). *Bull. Soc. belge Géol.*, présent volume.

DUFFIN, C.J., 1993a. Mesozoic chondrichthyan faunas. 1. Middle Norian (Upper Triassic of Luxembourg). *Palaeontographica, A*, **229/3**: 1-73.

DUFFIN, C.J., 1993b. Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-Port (north-east France). In: Herman, J. & Van Waes, H., Elasmobranches et stratigraphie. *Belgian Geological Survey, Professional Paper*, **264**: 7-32.

DUFFIN, C.J., 1996. The first sphenodontian remains (Lepidosauromorpha, Reptilia) from the Late Triassic of the Gaume (southern Belgium). *Bull. Soc. belge Géol.*, présent volume.

DUFFIN, C.J., COUPATEZ, P., LEPAGE, J.-C. & WOUTERS, G., 1983. Rhaetian (Upper Triassic) marine faunas from «Le Golfe du Luxembourg» in Belgium (preliminary note). *Bull. Soc. belge Géol.*, **92/4**: 311-315.

DUFFIN, C. & DELSATE, D., 1993. The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province

- of Luxembourg, Belgium). In: Herman, J. & Van Waes, H., Elasmobranches et stratigraphie. *Professional Paper*, **264**: 33-44.
- FOSSE, G., KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & SKAALÉ, S.G., 1985. The microstructure of tooth enamel in multituberculate mammals. *Palaeontology*, **28/3**: 435-449.
- FRANCK, R.M., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & VOEGEL, J.C., 1984. Tooth ultrastructure of Late Triassic Haramiyidae. *J. dent. Res.*, **63/3**: 661-664.
- HAHN, G., HAHN, R. & GODEFROIT, P., 1994. Zur Stellung der Dromatheriidae (Ober-Trias) zwischen den Cynodontia und den Mammalia. *Geol. et Palaeont.*, **28**: 141-159.
- HAHN, G., LEPAGE, J.-C. & WOUTERS, G., 1984. Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Medernach, Grossherzogtum Luxemburg. *Bull. Soc. belge Géol.*, **93/4**: 357-373.
- HAHN, G., LEPAGE, J.-C. & WOUTERS, G., 1987. Ein Multituberculaten-Zahn aus der Ober-Trias von Gaume (S-Belgien). *Bull. Soc. belge Géol.*, **96/1**: 39-44.
- HAHN, G., LEPAGE, J.-C. & WOUTERS, G., 1988. Traversodontiden-Zähne (Cynodontia) aus der Ober-Trias von Gaume (Süd-Belgien). *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique Sc. Terre*, **58**: 171-186.
- HAHN, G., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & GODEFROIT, P., 1991. New data on *Brachyzostrodon* (Mammalia; Upper Triassic). *Geol. et Palaeont.*, **25**: 237-249.
- HAHN, G., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & WOUTERS, G., 1989. New data on Theroteinidae - their relations with Paulchoffatiidae and Haramiyidae. *Geol. et Palaeont.*, **23**: 205-215.
- HAHN, G., WILD, R. & WOUTERS, G., 1987. Cynodontier-Zähne aus der Obertrias von Gaume (S-Belgien). *Mém. expl. Cartes géol. min. Belgique*, **24**, 33 p.
- HARLAND, W.B., COX, A.V., LLEWELLYN, P.G., PICKTON, C.A.G., SMITH, A.G. & WALTERS, R., 1982. A geologic time scale. Cambridge University Press, Cambridge, 131 p.
- HARY, A. & MULLER, A., 1967. Zur stratigraphischen Stellung des Bonebeds von Medernach (Luxemburg). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **1967/6**: 333-342.
- HUENE, E. von, 1933. Zur Kenntnis des württembergischen Rhätbonebeds mit Zahnfunden neuer Säuger und säugerähnlicher Reptilien. *Jahr. Ver. vaterl. Nat. Württemberg*, **84**: 5-128.
- KERMACK, D.M., KERMACK, K.A. & MUSSETT, F., 1968. The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **47/312**: 407-423.
- LAUGIER, R., 1971. Le Lias inférieur et moyen du Nord Est de la France. *Sc. Terre Mém.*, **21**, 300 p.
- LEVALLOIS, J., 1962. Aperçu de la constitution géologique du département de la Meurthe. *Mém. Acad. Stanislas*, **1862**: 246-301.
- LUCAS, S.G. & LUO, Z., 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: the oldest mammal. *J. Vert. Paleont.*, **13/3**: 309-334.
- MARTIN, M., SIGOGNEAU-RUSSELL, D., COUPATEZ, P. & WOUTERS, G., 1981. Les Ceratodontidés (Dipnoi) de Rhétien de Saint Nicolas de Port (Meurthe et Moselle). *Geobios*, **14/6**: 773-791.
- MONTEYNE, R., 1969. Une coupe de référence dans le Rhétien du Bas-Luxembourg belge. *Serv. géol. Belgique, Professional Paper*, **1969/2**, 6 p.
- OSBORN, J.W. & HILLMAN, J., 1979. Enamel structure in some therapsids and Mesozoic Mammals. *Calc. Tiss. Int.*, **29**: 47-61.
- OWEN, R., 1871. Monograph of the fossil Mammalia of the Mesozoic formations; *Palaeontogr. Soc.*, **24**.
- PLIENIENGER, W.H. von, 1847. Zähne aus der oberen Grenzbreccie des Keupers bei Degerloch und steinbronn. *Jh. Ver. vaterl. Nat. Württemberg*, **1847**: 164-167.
- POCHE, F., 1908. Einige notwendige Änderungen in der mammalogischen Nomenclatur. *Zool. Ann.*, **2**: 269-272.
- ROMER, A.S., 1970. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora*, **344**: 1-18.
- RUSSELL, D., RUSSELL, D. & WOUTERS, G., 1976. Une dent d'aspect mammalien en provenance du Rhétien français. *Geobios*, **9/4**: 377-392.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1983a. A new Therian mammal from the Rhaetic locality of Saint-Nicolas-de-Port (France). *Zool. J. Linn. Soc.*, **78**: 175-186.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1983b. Nouveaux taxons de mammifères rhétiens. *Acta Palaeont. Pol.*, **28**: 233-249.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1983c. Caractéristiques de la faune mammalienne du Rhétien de Saint-Nicolas-de-Port. *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, **20/2**: 51-53.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1989. Haramiyidae (Mammalia, Allotheria) en provenance du Trias supérieur de Lorraine. *Palaeontographica*, **A**, **206/4-6**: 137-198.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1990. Reconnaissance formelle d'une nouvelle espèce dans l'hypodigme français es Haramiyidae (Mammalia, Allotheria). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 4^e sér.*, **12C/1**: 85-88.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., CAPPETTA, H. & TAQUET, P., 1979. Le gisement rhétien de Saint-Nicolas-de-Port et ses conditions de dépôt. *7^{ème} réun. ann. Sc. Terre (Lyon)*: 429.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., FRANK, R. & HEMMERLE, J., 1984. Enamel and dentine ultrastructure in the Early Jurassic Therian *Kuehneotherium*. *Zool. J. Linn. Soc.*, **82**: 207-215.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., FRANK, R. & HEMMERLE, J., 1986. A new family of mammals from the

lower part of the French Rhaetic. *In*: Padian, K., The beginning of the age of Dinosaurs, faunal change across the Triassic-Jurassic boundary. Cambridge University Press, Cambridge, p. 99-108.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & HAHN, G., 1994. Upper Triassic microvertebrates from Central Europe. *In*: Fraser, N.C. & Sues, H.-D., Early Mesozoic tetrapods, Cambridge University Press, Cambridge, p. 197-213.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & HAHN, R., sous presse. Reappréciation of the Upper Triassic mammal *Woutersia* (Woutersiidae, fam. nov., Symmetrodonta, Theria). *Acta Paleontol. Pol.*

SIMPSON, G.G., 1947. *Haramiya*, new name, replacing *Microcleptes* SIMPSON 1928. *J. Paleont.*, **21**: 497.

WOUTERS, G., LEPAGE, J.-C. & COUPATEZ, P., 1983. Note préliminaire sur les dents d'aspect thérapside du Keuper supérieur du Grand-Duché de Luxembourg. *Bull. Soc. belge Géol.*, **92/1**: 63-64.

WOUTERS, G., LEPAGE, J.-C. & DELSATE, D., 1985. Nouveau gisement de thérapside et mammifères dans le Trias supérieur d'Attert, en Lorraine belge. *Bull. Soc. belge Géol.*, **94/4**: 251-253.

WOUTERS, G., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & LEPAGE, J.-C., 1984. Découverte d'une dent d'haramiyidé (Mammalia) dans les niveaux rhétiens de la Gaume (En Lorraine belge). *Bull. Soc. belge Géol.*, **93/4**: 355-355.

Manuscrit reçu le 22 mai 1995 et accepté pour publication le 12 juin 1995.

PLANCHE 1

Dents postcanines de cynodontes du Trias supérieur, en région lorraine et luxembourgeoise. a: vues occlusales; b: vues latérales. Echelles: 1 mm.

Figure 1. *Pseudotriciconodon wildi* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1984; Norien; Medernach (G.- D. Luxembourg). D'après Hahn *et al.*, 1984.

Figure 2. *Meurthodon gallicus* SIGOGNEAU-RUSSELL & HAHN, 1994; Trias supérieur; Saint-Nicolas-de-Port (France). D'après Russell *et al.*, 1976.

Figure 3. *Tricuspes sigogneauae* HAHN, HAHN & GODEFROIT, 1994; Trias supérieur; Saint-Nicolas-de-Port (France). D'après Hahn *et al.*, 1994.

Figure 4. *Lepagia gaumensis* HAHN, WILD et WOUTERS & WOUTERS, 1987; Rhétien; Habay-la-Vieille (Belgique). D'après Hahn *et al.*, 1987.

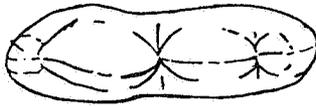
Figure 5. *Gaumia longiradicata* HAHN, WILD et WOUTERS & WOUTERS, 1987; Rhétien; Habay-la-Vieille (Belgique). D'après Hahn *et al.*, 1987.

Figure 6. *Gaumia? incisa* HAHN, WILD et WOUTERS & WOUTERS, 1987; Rhétien; Habay-la-Vieille (Belgique). D'après Hahn *et al.*, 1987.

PLANCHE 1



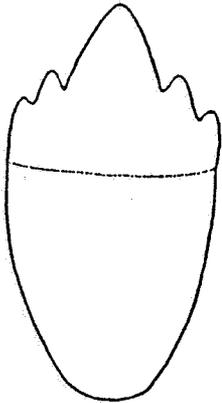
1a



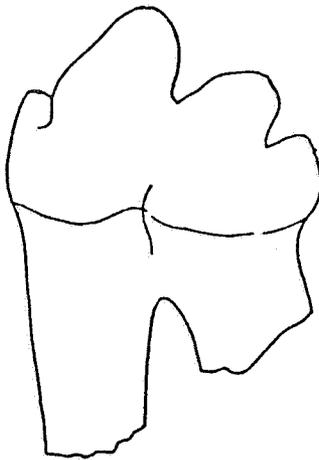
2a



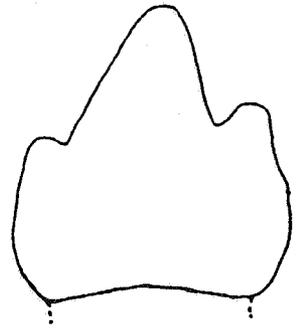
3a



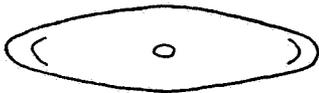
1b



2b



3b



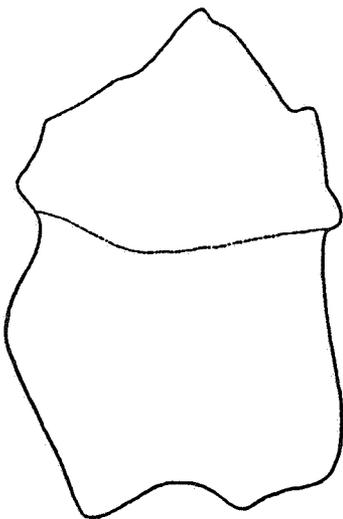
4a



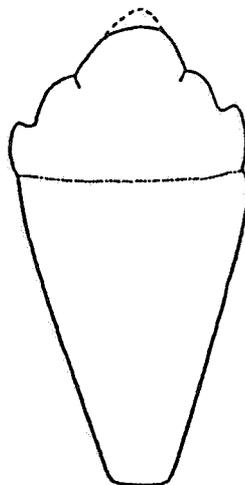
5a



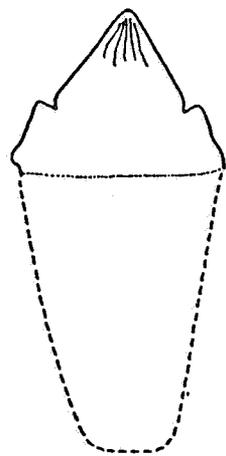
6a



4b



5b



6b

PLANCHE 2

Molaires de mammifères primitifs du Trias supérieur, en région lorraine et luxembourgeoise. Echelles: 1 mm.

Figure 1. *Haramiya I*; Trias supérieur; Saint-Nicolas-de-Port (France). a: vue occlusale; b: vue latérale. D'après Sigogneau-Russell, 1989.

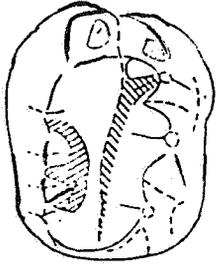
Figure 2. *Mojo usuratus* HAHN, LEPAGE & WOUTERS, G., 1987; Rhétien; Habay-la-Vieille. a: vue occlusale; b: vue antérieure. D'après Hahn *et al.*, 1994.

Figure 3. *Theroteinus nikolai* SIGOGNEAU-RUSSELL, FRANK & HEMMERLE, 1986; Trias supérieur; Saint-Nicolas-de-Port (France). Molaire inférieure. a: vue occlusale; b: vue antérieure. D'après Sigogneau-Russell *et al.*, 1989.

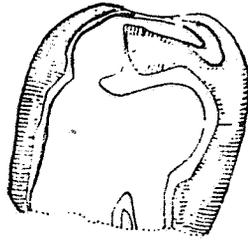
Figure 4. *Brachyostrodon coupatezi* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983; Trias supérieur; Saint-Nicolas-de-Port (France). Molaire inférieure. a: vue occlusale; b: vue linguale. D'après Sigogneau-Russell, 1983b.

Figure 5. *Woutersia mirabilis* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983; Trias supérieur; Saint-Nicolas-de-Port (France). Molaire inférieure. a: vue occlusale; b: vue linguale. D'après Sigogneau-Russell, 1983b.

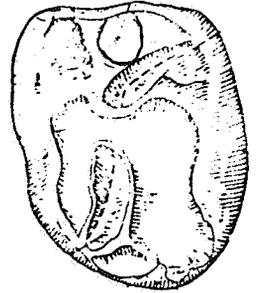
PLANCHE 2



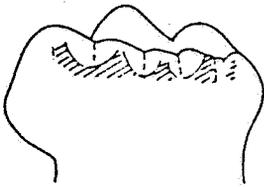
1a



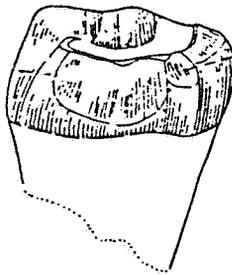
2a



3a



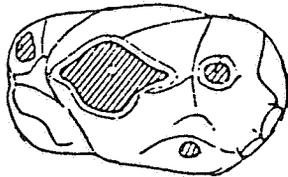
1b



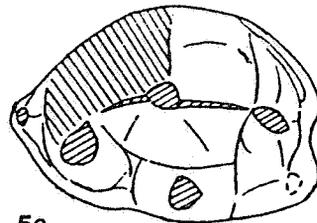
2b



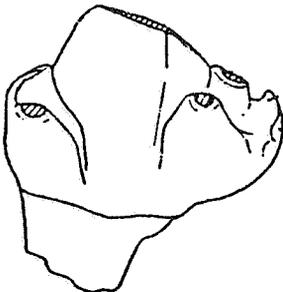
3b



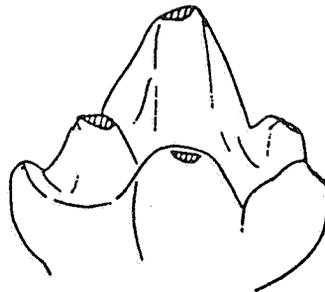
4a



5a



4b



5b