

Diacodexis gigasei n. sp., le plus ancien Artiodactyle (Mammalia) belge, proche de la limite Paléocène-Eocène

par Richard SMITH, Thierry SMITH et Jean SUDRE

Résumé

Les données acquises au cours de fouilles récentes ainsi que la mise en commun du matériel de plusieurs collections du gisement de Dormaal (localité de référence du Niveau-Repère MP 7) ont permis de rassembler une douzaine de dents jugales de *Diacodexis*. L'étude de ce matériel et sa comparaison avec diverses espèces primitives de *Diacodexis* de l'Eocène inférieur d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Asie ont permis de définir la nouvelle espèce, *Diacodexis gigasei*. Une position phylogénétique est proposée pour cette nouvelle espèce.

Mots-clés: Mammifères, Artiodactyles, Paléocène-Eocène, Dormaal, Belgique.

Abstract

The data obtained during recent excavations and the analysis of many fossil mammal collections from the Dormaal site (reference locality for the level MP 7) have permitted to assemble a dozen cheek teeth of *Diacodexis*. The study of this material and the comparison with other primitive *Diacodexis* species of the early Eocene from Europe, North America and Asia made it possible to define the new species, *Diacodexis gigasei*. A phylogenetic position for this new species is proposed.

Key-words: Mammals, Artiodactyls, Palaeocene-Eocene, Dormaal, Belgium.

Introduction

En 1927, dans son mémoire sur les mammifères de l'Eocène de la Belgique, TEILHARD de CHARDIN signale la présence à Dormaal d'un artiodactyle. L'auteur, se référant à une M/3, la décrit et la figure sous le nom de *Protodichobune* sp. (TEILHARD, 1927, p. 24, pl. V, fig. 19). Prétextant la précarité de ce matériel conservé dans les collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, QUINET (1969) ne fait mention d'aucun artiodactyle dans sa liste faunique du gisement. C'est toutefois à partir de cet échantillon que VAN VALEN (1971) reconnut, pour la première fois en Europe, une forme se rapprochant des *Diacodexis* d'Améri-

que du Nord. Quelques années plus tard, la faune du gisement belge est inventoriée par GODINOT *et al.* (1978) et deux espèces d'artiodactyles y sont alors mentionnées sous le nom de *Protodichobune* sp. A et sp. B. Parallèlement, la présence en Europe des *Diacodexis* était confirmée avec la découverte du *D. gazini* dans le gisement de Rians, situé à une trentaine de kilomètres au nord-est d'Aix-en-Provence, en France (GODINOT, 1978, 1981).

En 1983, THEWISSEN *et al.* signalent la présence du genre *Diacodexis* sur le continent asiatique. La nouvelle espèce, *D. pakistanensis* est découverte dans la Formation de Kuldana (Eocène inférieur à moyen), à Barbora Banda près de Banda Daud Shah, dans le district de Kohat, au Pakistan.

Dans la révision des artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe la prise en compte d'un matériel plus conséquent ne permettait pas de préciser le statut systématique de la forme de Dormaal. Reconnue comme un *Diacodexis* primitif, mais ne pouvant être assimilée à l'espèce *D. gazini*, cette forme fut décrite et figurée sous le nom de *Diacodexis* sp. (SUDRE *et al.*, 1983, fig. 2). La découverte du *Diacodexis antunesi* à Silveirhina, dans la région de Baixo Mondego, au Portugal, donnait à ESTRAVIS & RUSSELL (1989) l'occasion de comparer le *Diacodexis* de Dormaal, mais ces auteurs considéraient qu'il était encore trop tôt pour préciser les relations de cette forme.

Enfin, GINGERICH (1989) rapproche le *Diacodexis* de Dormaal du *Diacodexis ilicis* qu'il décrit des niveaux du Wasatch 0 des Bighorn et Clarks Fork bassins du nord-ouest du Wyoming aux USA et conclut qu'il s'agit probablement d'une nouvelle espèce qui pourrait être plus ancienne que le *D. gazini* de Rians.

Grâce au matériel nouvellement recueilli à Dormaal à la suite des fouilles réalisées, par l'un d'entre nous (R.S.) en 1989 et 1990, ainsi que l'étude de plusieurs collections de ce gisement à l'IRScNB, nous avons maintenant une meilleure connaissance de ce *Diacodexis*. La description et la comparaison de ce matériel nous conduit à décrire ce dernier comme une nouvelle espèce.

Paléontologie taxinomique

Ordre Artiodactyla OWEN, 1848
 Super famille Dichobunoidea GILL, 1872
 Famille Diacodexidae GAZIN, 1955
 Genre *Diacodexis* COPE, 1882
 Espèce-type *Diacodexis secans* (COPE, 1881)

Diacodexis gigasei n. sp.
 Pl. 1 et 2

- v. 1927 *Protodichobune* sp., TEILHARD de CHARDIN, p. 24.,
 pl. V, fig. 19.
 v. 1983 *Diacodexis* sp., SUDRE *et al.*, p. 293-294, fig. 2.

HOLOTYPE

M/2 droite, N° IRScNB M 1815, (Pl. 1, Fig. 1).

PARATYPES

M/1 droite, N° IRScNB M 1816, (Pl. 1, Fig. 2).
 M/3 droite, N° IRScNB M 116, (Pl. 1, Fig. 4; Pl. 2, Fig. 1).
 M/1 droite, N° IRScNB M 1817, (Pl. 1, Fig. 3)
 M/3 droite, N° IRScNB M 1818, (Pl. 2, Fig. 2).

Tableau 1 — Inventaire de la collection de *Diacodexis gigasei* n. sp. provenant de Dormaal.
 L: longueur de la dent; l: largeur de la dent (en millimètres).

Table 1 — Inventory of the collection of *Diacodexis gigasei* n. sp. from Dormaal.
 L: length of the tooth; l: width of the tooth (in millimeters).

Position	Numéro	Longueur	Largeur
M/1	M 1816	3.21	2.02
	M 1817	3.71	2.43
M/2	M 1815	3.74	2.74
	WL 91	3.81	2.77
	D 1781	3.65	2.70
	DII 244	3.86	2.80
M/3	M 116	4.39	2.44
	M 1818	4.63	2.69
P4/	M 1822	3.14	3.61
M1/	M 1819	3.36	4.24
M2/	DIIC 946	3.64	4.60
	M1820	3.46	4.48
M3/	M 1821	2.56	3.82

P4/ gauche, N° IRScNB M 1822, niveau DIIC, (Pl. 2, Fig. 6)
 M1/ droite, N° IRScNB M 1819, niveau DIIC, (Pl. 2, Fig. 3).
 M2/ gauche, N° IRScNB M 1820, (Pl. 2, Fig. 4).
 M3/ gauche, N° IRScNB M 1821, (Pl. 2, Fig. 5).

MATÉRIEL ATTRIBUE

13 dents; 7 des collections de l'I.R.Sc.N.B. et 6 de la collection R. Smith. Voir tableau de mesures.

ETYMOLOGIE

Espèce dédiée à Paul Gigase qui participa aux fouilles réalisées à Dormaal en 1990.

LOCALITE-TYPE

Dormaal; gisement situé à 850 m à vol d'oiseau au Sud de la route de Tirlemont à Saint-Trond, et à 1100 m au Sud-Est de la borne kilométrique 54 (CASIER, 1967, fig. 1).

LITHOSTRATIGRAPHIE ET AGE

Couches de sables et graviers du Membre de Dormaal, Formation de Tienen, Groupe de Landen. Ce gisement constitue la localité de référence pour le Niveau-Repère MP 7 (SCHMIDT-KITTLER *ed.*, 1987), actuellement considéré comme la base de l'Eocène inférieur.

Tableau 2 — Dimensions (en mm.) des dents jugales de *Diacodexis gigasei* n. sp. provenant de Dormaal.
 L: longueur; l: largeur; n: nombre de spécimens; LV: limites de variation; M: moyenne; σ : écart-type; V: coefficient de variation.

Table 2 — Measurements (in Millimeters) of cheek teeth of *Diacodexis gigasei* n. sp. from Dormaal.
 L: length; l: width; n: number of specimens; LV: observed range of variation; M: arithmetic mean; σ : standard deviation; V: coefficient of variation.

Position	n	LV	M	σ	V
M/1	L 2	3.21 - 3.71	3.46	0.25	7.23
	l 2	2.02 - 2.43	2.23	0.20	9.21
M/2	L 4	3.74 - 3.86	3.77	0.08	2.10
	l 4	2.70 - 2.80	2.75	0.04	1.34
M/3	L 2	4.39 - 4.63	4.51	0.12	2.66
	l 2	2.44 - 2.69	2.57	0.12	4.87
P4/	L 1		3.14		
	l 1		3.61		
M1/	L 1		3.36		
	l 1		4.24		
M2/	L 2	3.46 - 3.64	3.55	0.09	2.54
	l 2	4.48 - 4.60	4.54	0.06	1.32
M3/	L 1		2.56		
	l 1		3.82		

DIAGNOSE DIFFERENTIELLE

Diacodexis gigasei se différencie de *Diacodexis varleti*, *D. gazini* et *D. antunesi* par la position de l'hypoconulide de M/1 et M/2, ce tubercule étant quasi équidistant de l'hypoconide et l'entoconide, ainsi que par la discrétion du cingulum postérieur. Molaires inférieures relativement étroites: rapport longueur/largeur de M/1 de l'ordre de 1,5; de M/3, de l'ordre de 1,7.

Description

Denture inférieure

Les deux M/1 (Pl. 1, Figs. 2-3) ont des tailles très différentes, le spécimen M 1817 étant à peine plus petit que les M/2 attribuées à l'espèce. Ces M/1 se distinguent des M/2 par un trigonide plus allongé, un paraconide mieux séparé du métaconide par un sillon net et projeté antérieurement, par un entoconide moins élevé, et une post-entocristide plus rectiligne. Comme cela a déjà été noté chez l'espèce *D. antunesi* de Silveirhina (ESTRAVIS & RUSSELL, 1989, p. 37), les M/1 du *Diacodexis* de Dormaal sont également des dents affectées d'une certaine variabilité.

Les M/2 (Pl. 1, Fig. 1) sont sub-rectangulaires. Le trigonide est plus élevé et moins étendu que le talonide et à peine plus étroit que ce dernier. Le paraconide antérieur et coalescent au métaconide est peu développé, un léger sillon marquant la séparation entre ces deux tubercules. Le métaconide est le plus élevé des tubercules du trigonide. Le paralophide, plutôt courbe, à l'inverse de *D. varleti*, et le protolophide qui lui est à peu près parallèle, délimitent un bassin profond et complètement fermé. Le bassin du talonide est large. L'entoconide est moins développé, moins élevé aussi, et plus en retrait que l'hypoconide. L'hypoconulide discret est équidistant de l'hypoconide et de l'entoconide alors qu'il est plutôt rapproché de ce dernier tubercule chez les autres espèces européennes de *Diacodexis*. La crête oblique remonte presque jusqu'au sommet du métaconide alors que l'entocristide est basse. Un faible sillon postéro-labial descend obliquement du sommet de l'hypoconulide et se termine par une ou deux protubérances, sans atteindre le bord labial de l'hypoconide. Le cingulum antérieur, bien développé, atteint le flanc labial du protoconide. Sur le spécimen M 1815, il contourne même ce tubercule jusqu'à former un cingulum labial.

La M/3 (Pl. 2, Fig. 2) est la plus longue des molaires. Elle a un trigonide plus large que le talonide. Le paraconide est, comme sur M/1, bien séparé du fort métaconide. Sur le talonide allongé, l'hypoconide est plus puissant que l'entoconide alors que l'hypoconulide est très distal et pratiquement aussi développé que l'hypoconide. Sur le côté labial de l'hypoconulide, un renflement assez prononcé se prolonge par un léger cingulum postérieur, ce dernier s'atténuant avant d'atteindre le niveau de l'hypoconide.

ESTRAVIS & RUSSELL ont souligné le caractère très étroit de la M/3 M 116 (Pl. 1, Fig. 4; Pl. 2, Fig. 1) et

l'ont comparée à la M/3 SV3 129 de *D. antunesi*. Cette dernière est assez proche de la dent de Dormaal par la hauteur du trigonide, mais en diffère par l'étroitesse du talonide et par la liaison hypoconide entoconide.

Denture supérieure

La P4/ (Pl. 2, Fig. 6) est triangulaire et plus large que longue; ses bords sont légèrement concaves et les régions stylaires saillantes. Le tubercule externe est très fort puisqu'il occupe à peu près la moitié de la surface occlusale, très élevé et bien caréné postérieurement. L'ectocingulum est faible et seulement épaissi dans les régions stylaires. Les cingulums antérieur et postérieur se joignent pour "ceinturer" le protocône. Conique et moins élevé que le tubercule externe, celui-ci, est à l'origine d'une préprotocrête basse qui n'atteint pas le parastyle, lui même pourvu d'une large facette d'usure. La postprotocrête est plus tranchante. Par sa morphologie, cette dent est assez proche de la P4/ du maxillaire AMNH 4700 de *D. brachystomus* (= *D. secans-metsiacus*; KRISHTALKA & STUCKY 1985, p. 448, fig. 4 D et E) ou encore de la P4/ du maxillaire CM 22803 de *D. secankelleyi* (idem, p. 438, fig. 3) mais ses dimensions sont inférieures à celles des P4/ de toutes les sous-espèces distinguées dans la lignée de *Diacodexis secans* (KRISHTALKA & STUCKY 1985, p. 430).

La M1/ (Pl. 2, Fig. 3) est plutôt trapézoïdale. Les paraconide et métaconide coniques et subégaux sont bien carénés, mais le paraconide est à peine plus dilaté à sa base. Le protocône est central; le métaconide plus développé que le paraconide occupe une position plus linguale que ce dernier. La crête postparaconide est insignifiante; la crête prémétaconide au contraire bien développée, est courte, rectiligne, et vient buter à la base du flanc du métaconide; la crête postmétaconide également bien développée, est sinueuse et rejoint la postmétacrête au niveau du métastyle. Le parastyle est présent et l'ectocingulum est étroit.

La M2/ (Pl. 2, Fig. 4) est plus grande que M1/ et plus évasée du côté lingual ce qui confère à la dent une forme plus rectangulaire. L'ectoflexus est moins prononcé que sur M1/. D'après nos spécimens on constate que pré- et postcingulum se rejoignent presque du côté lingual.

La M3/ (Pl. 2, Fig. 5) est plus étroite antéro-postérieurement que les molaires qui précèdent; elle est plus courte que M1/ mais aussi dissymétrique.

D'après ESTRAVIS & RUSSELL (1989, p. 36) l'unique molaire supérieure de Dormaal alors décrite (SUDRE *et al.*, 1983) était plutôt comparable à la molaire de *D. gazini* de Rians qu'à celle de *D. antunesi* de Silveirhina.

Comparaisons (Tableau 3)

Le *Diacodexis* de Dormaal a été considéré comme l'un des plus anciens *Diacodexis* européens. C'est pourquoi, il est important de le comparer aux différentes formes reconnues comme très primitives qui ont été décrites depuis une douzaine d'années aussi bien en Europe qu'en Amérique du Nord. La comparaison est étendue à

Tableau 3 — Caractères distinctifs des principales espèces de *Diacodexis* primitifs comparés à la nouvelle espèce *D. gigasei*.Table 3 — Distinctive characters of the main primitive species of *Diacodexis* compared to the new species *D. gigasei*.

	<i>D. antunesi</i>	<i>D. gazini</i>	<i>D. varleti</i>	<i>D. ilicis</i>	<i>D. pakistanensis</i>
Molaires supérieures					
Dimensions	Plus petites	Équivalentes	Équivalentes ou plus grandes		Longueurs équivalentes mais largeurs moindres
Tubercules	Équivalents	Moins élevés et moins massifs	Plus massifs		Moins élevés
Cingulum	Équivalents	Postcingulum moins étendu lingualement et plus épais dans la région de l'hypocône	Équivalents		Pré- et postcingulum moins étendus lingualement et plus épais dans la région de l'hypocône
Protocône	Équivalent	Médian	Équivalent		Médian
Molaires inférieures					
Dimensions	Plus petites	Longueurs légèrement moindres mais largeurs supérieures	Un peu plus grandes	Plus grandes, surtout plus larges	Un peu plus grandes
Différence de hauteur trigonide-talonide	Équivalente	Plus faible	Plus faible	Équivalente	Plus faible
Paraconide	Plus labial	Mieux individualisé	Plus massif	Plus massif	Plus labial
Paralophide	Plus court	Plus court formant un angle plus ouvert	Plus étendu, angle équivalent	Équivalent mais mieux marqué	Plus court, angle semblable
Protoconide	Moins dilaté antéro-postérieurement	Moins massif	Équivalent	Équivalent	Plus décalé postéro-lingualement
Hypoconulide	Position variable, mais plus proche de l'entoconide	Plus développé et très proche de l'entoconide	Plus développé et très proche de l'entoconide	Plus développé et massif	Très proche de l'entoconide
Cingulum	Antérieur plus faible et plus court; labial équivalent ou moindre; postérieur plus étendu	Antérieur plus étendu; labial plus développé; postérieur plus développé et plus étendu	Antérieur équivalent; labial plus faible; postérieur plus développé et plus étendu	Antérieur un peu plus étendu labialement; labial équivalent; postérieur un peu plus développé	Antérieur, labial et postérieur plus étendus et plus développés
Crête oblique	Un peu moins ascendante	Moins ascendante et plus labiale	Moins ascendante sur M/1 et M/2	Équivalente	Pas ascendante
Hypoconide	Moins massif et plus anguleux	Plus large et moins élevé	Plus développé	Plus développé	Plus développé
Entoconide	Plus ou moins équivalent	Plus large et plus distal	Plus développé	Plus développé	Très distal
Entocristide	Un peu moins marquée	Plus développée et moins élevée	Plus développée	Un peu mieux développée	Beaucoup plus développée et plus large

l'unique espèce asiatique *D. pakistanensis*. Elle est parmi les espèces traitées celle qui diffère le plus franchement de la forme de Dormaal. GENTRY & HOOKER (1989) ont montré dans une analyse cladistique que *D. pakistanensis* était aussi parfaitement distinct des autres espèces de *Diacodexis*, à tel point d'ailleurs que l'on peut se demander si cette forme singulière relève bien du même contenu générique que le groupe des *Diacodexis* euraméricains. Tandis que, comme l'a souligné GINGERICH (1989), *D. ilicis* est, parmi les *Diacodexis* d'Amérique du Nord, celui qui se rapproche le plus de *D. gigasei*. *D. antunesi* possède des caractères qui traduisent manifestement un état très primitif. En ce qui concerne les molaires supérieures de *D. gazini*, les différences les plus marquantes s'observent surtout du côté lingual. Sur les molaires inférieures, le talonide, par la position de l'hypoconulide et l'importance du cingulum postérieur, évoque davantage *D. varleti* que l'espèce du gisement belge. En revanche, *D. varleti* est proche de *D. gigasei* par la morphologie du trigonide et surtout par les molaires supérieures. Les "*Diacodexis*" de Kyson et Abbey Wood du Bassin de Londres sont assez atypiques et différent de la forme de Dormaal par leur taille supérieure et le cachet bوندonte des molaires supérieures, qui ont par ailleurs des contours plus arrondis (SUDRE *et al.*, 1983, p. 308, fig. 7a,b). Enfin, si l'on peut pratiquement assurer que *Diacodexis* était également représenté dans le gisement français de Palette, Bouches-du-Rhône, près d'Aix-en-Provence (*Diacodexis* sp.; GODINOT *et al.*, 1987), l'unique pièce identifiée qui est un tout petit astragale (non encore décrit), ne permet malheureusement aucune comparaison avec les spécimens de Dormaal. Cet astragale qui a été comparé à celui de *D. gazini* de Rians (GODINOT, 1981, p. 109, fig. 25a,c) pourrait - d'après ses dimensions - appartenir à une forme à peine plus grande que cette espèce, et très proche du *Diacodexis* de Dormaal.

Discussion

Il est intéressant de se pencher sur la situation phylogénétique de *D. gigasei* compte tenu des relations entre les faunes mammaliennes d'Europe et d'Amérique du Nord au début de l'Eocène ainsi que des hypothèses concernant les corrélations biochronologiques entre les deux domaines géographiques au cours de cette période (GINGERICH & ROSE, 1977; SAVAGE & RUSSELL, 1977; RUSSELL *et al.*, 1990; GODINOT, 1981; GODINOT, 1982). Nous reprendrons pour cela les hypothèses avancées à propos des relations entre les différentes espèces de *Diacodexis* primitifs, qui pour les formes européennes, proviennent de gisements (Palette, Rians, Dormaal et Silveirhina) rattachés au Niveau-Repère de Dormaal (MP 7 in SCHMIDT-KITTLER *ed.*, 1987).

On a d'abord interprété le *Diacodexis* de Dormaal comme étant un peu plus récent que le *D. gazini* de Rians (SUDRE *et al.*, 1983), espèce dans laquelle GODINOT avait reconnu une forme plus primitive que le plus ancien *Diacodexis* nord-américain identifié jusqu'alors, *D. met-*

siacus (GODINOT, 1981). D'après l'étude des faunes de cette période, cet auteur était amené à envisager que les faunes rattachées au Niveau-Repère de Dormaal pouvaient être corrélées avec le Clarkforkien, et que *Diacodexis* avait été d'abord européen avant d'avoir migré en Amérique du Nord. Dans le même ordre d'idées nous soulignons ici qu'un travail récent de HOOKER (1994), consacré aux équidés anciens, montre que les formes les plus primitives de ce groupe sont européennes.

Depuis lors, de nouvelles données sont venues compléter notre connaissance de ces *Diacodexis* primitifs avec la découverte du *D. antunesi* de Silveirhina au Portugal et du *Diacodexis ilicis* du Wasatch 0. L'analyse morphologique a permis d'établir que *D. antunesi* était plus primitif que le *D. gigasei* de Dormaal (et que le *D. gazini* de Rians) et qu'il représentait le plus archaïque des *Diacodexis* d'Europe (ESTRAVIS & RUSSELL, 1989). La situation très méridionale du gisement de Silveirhina amenait d'ailleurs ces auteurs à avancer l'idée que *Diacodexis* avait peut-être une origine africaine. La répartition des artiodactyles peut être imaginée à partir de l'Afrique vers le sous-continent indien pour *D. pakistanensis* et par le sud-ouest de l'Europe pour les autres espèces.

Du côté nord-américain GINGERICH (1989) a montré que *D. ilicis* constituait le plus ancien et le plus primitif (généralisé) des *Diacodexis* connus sur ce continent, et qu'à ce titre il pouvait répondre au modèle souche de la lignée du *D. secans* (KRISHTALKA & STUCKY, 1985). Cette forme se singularise en particulier par une P/4 courte relativement à M/1. A partir de ce modèle, et des ressemblances constatées entre *D. ilicis* et *D. gigasei*, GINGERICH (1989) considère que l'espèce de Dormaal est plus ancienne que *D. gazini* de Rians. Bien que ce point ne puisse être solutionné, nous convenons, après GINGERICH, que parmi les *Diacodexis* primitifs, *D. ilicis* est bien celui qui se rapproche le plus de *D. gigasei*, bien qu'ayant des dimensions sensiblement supérieures. Nous ne connaissons malheureusement pas la P/4 de l'espèce de Dormaal, pour confirmer le rapprochement entre ces deux espèces. *D. gigasei* se caractérise par une liaison continue entre hypoconulide et hypoconide (EFM 116) - caractère partagé avec *D. antunesi* (plésiomorphie) - et une crête hypoconulide entoconide qui lui est propre, tout comme d'ailleurs la position centrale de l'hypoconulide (comme chez *D. ilicis*). La question de savoir si *D. gigasei* peut être l'ancêtre de *D. gazini* est évidemment fondamentale, mais ne peut être résolue pour l'instant en raison de l'état ou de l'analyse incomplète des données sur les mammifères de Rians et Dormaal. Toutefois, partant de l'observation que la position de l'hypoconulide est variable sur les molaires de *D. antunesi* de Silveirhina (ESTRAVIS & RUSSELL, 1989), l'hypothèse que l'on peut proposer est que *D. gigasei* appartient à une lignée indépendante de *D. gazini*, l'espèce de Silveirhina pouvant alors représenter la souche commune à ces lignées. Des échanges de faunes s'étant produits au début de l'Eocène inférieur entre l'Amérique du Nord et l'Europe (RUSSELL *et al.*, 1990), il est possible qu'une migration explique la présence de formes (*D. gigasei* et *D. ilicis*) apparentées (?) dans

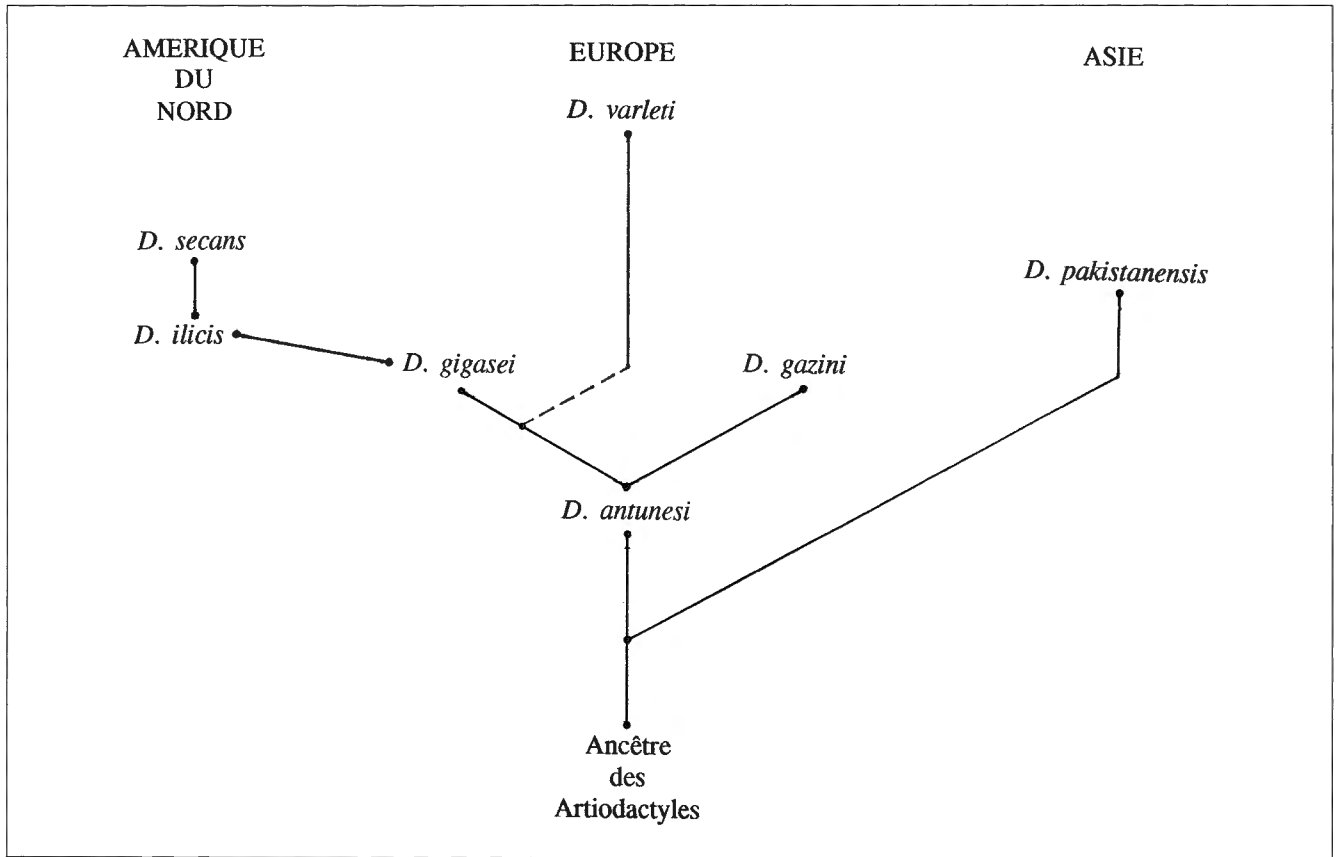


Fig. 1 — Schéma phylogénétique hypothétique des *Diacodexis* primitifs de l'Eocène inférieur.

Fig. 1 — Hypothetical schematic phylogeny of the primitive *Diacodexis* from the early Eocene.

chacun de ces domaines géographiques. S'il y a eu migration, celle-ci se serait bien sûr réalisée depuis l'Europe vers l'Amérique du Nord conformément à l'idée avancée par GODINOT (1982).

Conclusion

Les comparaisons du *Diacodexis* de Dormaal avec plusieurs espèces primitives de *Diacodexis* ont permis de définir *D. gigasei* n. sp. Celle-ci est à ce jour, restreinte au gisement de Dormaal. Parmi les espèces décrites dans l'Eocène inférieur basal d'Europe et d'Amérique du Nord, c'est l'espèce *D. ilicis* du Wasatch 0 qui, conformément aux observations faites par GINGERICH (1989), se révèle la plus proche de *D. gigasei*. En raison des caractères singuliers de *D. gigasei*, et des difficultés de la situer chronologiquement par rapport à *D. gazini* de

Rians, on envisage que ces formes appartiennent à des lignées indépendantes pouvant être issues du *D. antunesi* de Silveirhina qui reste le plus primitif des *Diacodexis* connus. A la faveur des échanges de faunes entre l'Europe et l'Amérique du Nord à l'Eocène inférieur ancien, une migration pourrait expliquer la présence de formes voisines dans chacun de ces domaines géographiques.

Remerciements

Nous tenons à remercier D. E. RUSSELL pour ses conseils et le prêt de moulages de matériel de comparaison; P. BULTYNCK pour la lecture du manuscrit et les améliorations apportées à celui-ci; J. CILLIS pour les photographies au MEB; W. MISEUR pour le tirage de celles-ci; B. MARANDAT et M. GODINOT pour le prêt de matériel et les discussions entretenues au cours de l'élaboration de ce travail. Contribution I.S.E.M. 95-017.

Index bibliographique

CASIER, E., 1967. Le Landénien de Dormaal (Brabant) et sa Faune ichthyologique. *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 156: 1-66.

COPE, E. D., 1881. On the Vertebra of the Wind River Eocene beds of Wyoming. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories. Department of*

- the Interior, 6 (3): 183-202.
- COPE, E. D., 1882. Two new genera of Mammalia from the Wasatch Eocene. *The American Naturalist*, 16: 1029.
- ESTRAVIS, C. & RUSSELL, D. E., 1989. Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Eocène inférieur de Silveirhina, Portugal. *Palaeovertebrata*, 19 (1): 29-44.
- GAZIN, C. L., 1955. A review of the Upper Eocene Artiodactyla of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 128: 1-96.
- GENTRY, A. W. & HOOKER, J., 1988. The Phylogeny of the Artiodactyla. In *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 2: Mammals* (ed. M.J. Benton), Systematics Association Special Volume N° 35 B, pp. 235-272, Clarendon Press, Oxford.
- GILL, Th., 1872. Arrangement of the families of Mammals with Analytical Tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 11 (1): 1-98.
- 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. *Papers on Paleontology*, 28: 1-97.
- GINGERICH, P.D. & ROSE, K., 1977. North American Clark Fork faunas and its correlation with the early Eocene faunas of Europe and Asia. *Géobios, Mémoire Spécial*, 1: 39-45.
- GODINOT, M., 1978. Diagnoses de trois nouvelles espèces de mammifères du Sparnacien de Provence. *Comptes rendus sommaires, Société géologique de France*, 6: 286-288.
- GODINOT, M., 1981. Les Mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, 10 (2): 43-126.
- GODINOT, M., 1982. Aspects nouveaux des échanges entre les faunes mammaliennes d'Europe et d'Amérique du Nord à la base de l'Eocène. *Géobios, Mémoire spécial*, 6: 403-412.
- GODINOT, M., de BROIN, F., BUFFETAUT, E., RAGE, J.-C. & RUSSELL, D.E., 1978. Dormaal: une des plus anciennes faunes éocène d'Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris*, 287 (D): 1273-1276.
- GODINOT, M., CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., LANGE-BADRE, B., RUSSELL, D. E. & SIGE, B., 1987. Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A) 10: 273-288.
- HOOKE, J. J., 1994. The beginning of the equoid radiation. In *Vertebrate Paleobiology*, M.J. Benton & D. B. Norman (Editors). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 112: 29-63.
- KRISHTALKA, L. & STUCKY, R.K., 1985. Revision of the Wind River Faunas, Early Eocene of Central Wyoming. Part 7. Revision of *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla). *Annals of Carnegie Museum*, 54 (14): 413-486.
- OWEN, R., 1848. - Description of Teeth and portions of Jaws of two extinct Anthracotherioid Quadrapeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. bovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene Deposits on the N.W. coast of the Isle of Wight; with an attempt to develop Cuvier's idea of the Classification of Pachyderms by the Number of their Toes. *The Quarterly Journal of The Geological Society of London*, 4 (1): 103-141.
- QUINET, G. E., 1969. Apport de l'Etude de la Faune mammalienne de Dormaal à la stratigraphie générale du Paléocène supérieur européen et à la théorie synthétique de la molaire mammalienne. *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 162: 1-188.
- RUSSELL, D. E., de BROIN, F., GALOYER, A., GAUDRANT, J., GINGERICH, D. & RAGE, J.-Cl., 1990. Les Vertébrés du Sparnacien de Meudon. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 27 (4): 21-31.
- SAVAGE, D. E. & RUSSELL, D. E., 1977. Comments on mammalian paleontologic stratigraphy and geochronology; Eocene stages and mammal ages of Europe and North America. *Géobios, Mémoire spécial*, 1: 47-56.
- SCHMIDT-KITTLER, N., (ed) 1987. International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene; Mainz, 1987. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, 10: 1-32.
- SUDRE, J., RUSSELL, D. E., LOUIS, P. & SAVAGE, D. E., 1983. Les Artiodactyles de l'Eocène inférieur d'Europe (première partie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*. 4 sér., 5, section C, 3: 281-333.
- TEILHARD de CHARDIN, P., 1927. Les Mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 36: 1-33.
- THEWISSEN, J. G. M., RUSSELL, D. E., GINGERICH, P. D. & HUSSAIN, S. T., 1983. A new artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of North-West Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B*, 86 (2): 153-180.
- VAN VALEN, L., 1971. Toward the origin of Artiodactyls. *Evolution*, 25 (3): 523-529.

R. SMITH
Laekenveld, 6
B-1780 Wemmel
Belgique

T. SMITH
Boursier F.R.I.A.
Département de Géologie et Géographie
Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
Université Catholique de Louvain
Place Louis Pasteur, 3
B-1348 Louvain-la-Neuve
*Département de Paléontologie
Section des Vertébrés fossiles
Institut royal des Sciences naturelles
de Belgique
Rue Vautier, 29
B-1000 Bruxelles
Belgique
*Adresse courrier

J. SUDRE
Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
Ecole Pratique des Hautes Etudes
I.S.E.M, U.R.A. 327 du C.N.R.S.
Université de Montpellier II
Place Eugène Bataillon
F-34095 Montpellier Cedex,
France

Manuscrit reçu le 14.6.1995.
Manuscrit corrigé reçu le 20.12.1995.

Explication des Planches

PLANCHE 1

Diacodexis gigasei n. sp.

- Fig. 1 — M/2 inférieure droite. IRScNB M 1815. Fig. 1a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 1b, vue labiale ; Fig. 1c, vue linguale.
 Fig. 2 — M/1 inférieure droite. IRScNB M 1816. Fig. 2a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 2b, vue labiale ; Fig. 2c, vue linguale.
 Fig. 3 — M/1 inférieure droite. IRScNB M 1817, niveau DIIC. Fig. 3a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 3b, vue labiale ; Fig. 3c, vue linguale.
 Fig. 4 — M/3 inférieure droite. IRScNB M 116. Fig. 4a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 4b, vue labiale.

(Toutes X 10)

PLATE 1

Diacodexis gigasei n. sp.

- Fig. 1 — lower right M/2. IRScNB M 1815. Fig. 1a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 1b, labial view ; Fig. 1c, lingual view.
 Fig. 2 — lower right M/1. IRScNB M 1816. Fig. 2a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 2b, labial view ; Fig. 2c, lingual view.
 Fig. 3 — lower right M/1. IRScNB M 1817, level DIIC. Fig. 3a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 3b, labial view ; Fig. 3c, lingual view.
 Fig. 4 — lower right M/3. IRScNB M 116. Fig. 4a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 4b, labial view.

(All X 10)

PLANCHE 2

Diacodexis gigasei n. sp.

- Fig. 1 — M/3 inférieure droite. IRScNB M 116. Vue linguale.
 Fig. 2 — M/3 inférieure droite. IRScNB M 1818. Fig. 2a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 2b, vue labiale.
 Fig. 3 — M1/ supérieure droite. IRScNB M 1819, niveau DIIC. Fig. 3a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 3b, vue labiale.
 Fig. 4 — M2/ supérieure gauche. IRScNB M 1820. Fig. 4a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 4b, vue labiale.
 Fig. 5 — M3/ supérieure gauche. IRScNB M 1821. Fig. 5a, vue occlusale, stéréophoto ; Fig. 5b, vue labiale.
 Fig. 6 — P4/ supérieure gauche. IRScNB M 1822, niveau DIIC. Fig. 6a, vue occlusale ; Fig. 6b, vue labiale.

(Toutes X 10)

PLATE 2

Diacodexis gigasei n. sp.

- Fig. 1 — lower right M/3. IRScNB M 116. Lingual view.
 Fig. 2 — lower right M/3. IRScNB M 1818. Fig. 2a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 2b, labial view.
 Fig. 3 — upper right M1/. IRScNB M 1819, level DIIC. Fig. 3a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 3b, labial view.
 Fig. 4 — upper left M2/ IRScNB M 1820. Fig. 4a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 4b, labial view.
 Fig. 5 — upper left M3/. IRScNB M 1821. Fig. 5a, occlusal view, stereophoto ; Fig. 5b, labial view.
 Fig. 6 — upper left P4/. IRScNB M 1822, level DIIC. Fig. 6a, occlusal view ; Fig. 6b, labial view.

(All X 10)

Planche 1.

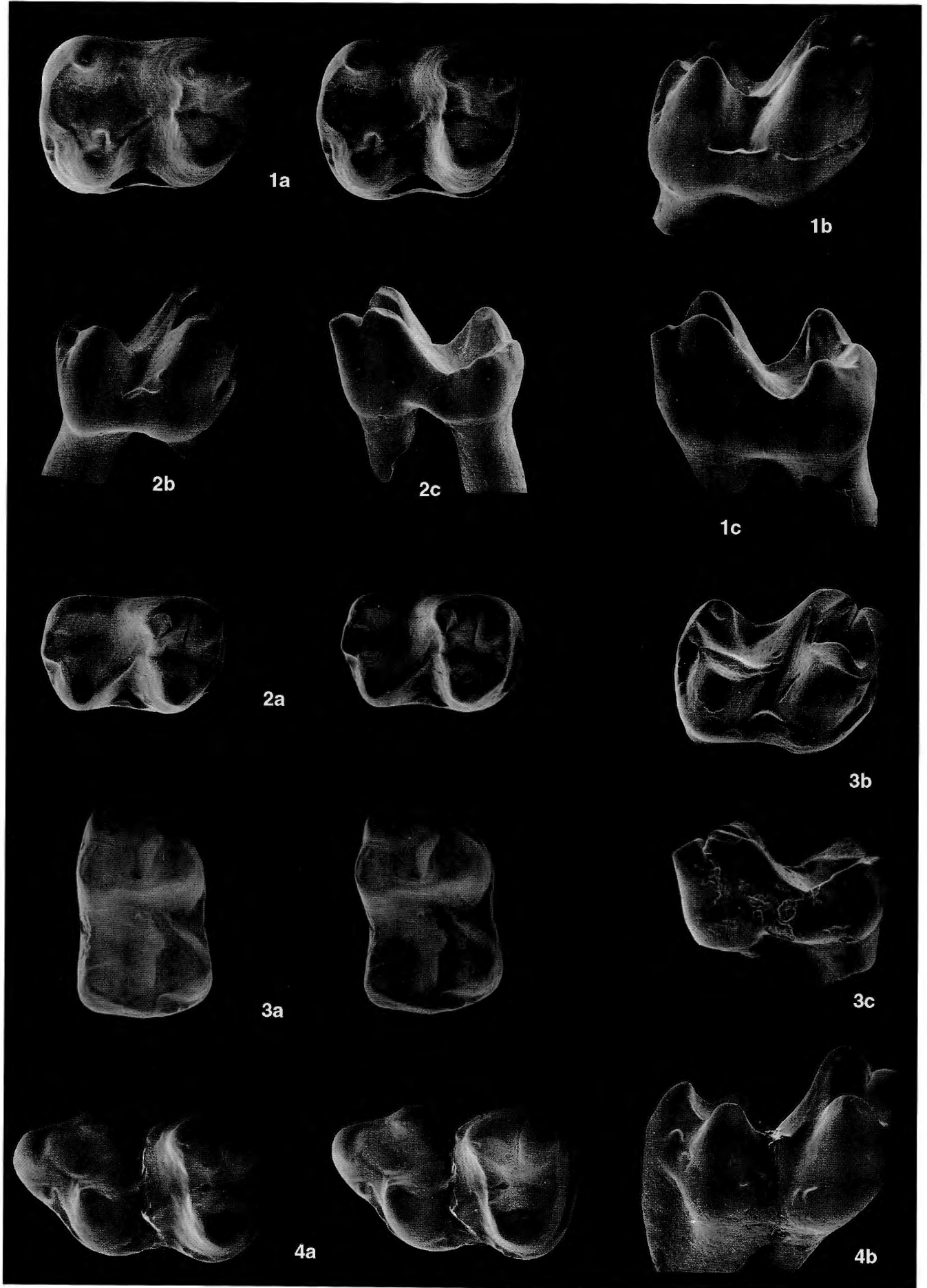


Planche 2.

