

Received : 17 July 1996

**LEPTACODON DORMAALENSIS  
(MAMMALIA, LIPOTYPHLA);  
UN NYCTITHÈRE PRIMITIF  
DE LA TRANSITION PALÉOCÈNE-ÉOCÈNE  
DE BELGIQUE**

THIERRY SMITH

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Catholique de Louvain,  
3 Place Louis Pasteur, B-1348 Louvain-la-Neuve (Belgique) -  
\*Section des Vertébrés fossiles, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique,  
29 Rue Vautier, B-1000 Bruxelles (Belgique).

**Résumé.** *Gypsonictops dormaalensis* Quinet, 1964, décrit à l'origine à partir d'une unique P4/, est attribué au genre *Leptacodon*. L'espèce *L. dormaalensis* est redécrite sur la base de fragments mandibulaires et de dents jugales isolées provenant du Landénien supérieur de Dormaal (Belgique), près de la limite Paléocène-Eocène. La comparaison du *Leptacodon* belge avec les autres espèces du genre indique que celui-ci est proche de l'espèce-type *L. tener* Matthew & Granger, 1921 et semble posséder avec ce dernier, ainsi que *L. rosei* Gingerich, 1987, les caractères morphologiques les plus primitifs des nyctithères. La phylogénie du genre *Leptacodon* est également discutée et le genre *Plagiostenodon* Bown, 1979 est considéré comme synonyme du genre *Leptacodon*.

**Mots-clés :** Mammifères, Nyctitheriidae, Transition Paléocène-Eocène, Dormaal, Belgique.

***Leptacodon dormaalensis* (Mammalia, Lipotyphla), a primitive nyctitheriid from the Paleocene-Eocene transition of Belgium**

**Abstract.** *Gypsonictops dormaalensis* Quinet, 1964, originally described from an single P4/, is attributed to the genus *Leptacodon*. The species *L. dormaalensis* is redescribed on the basis of mandible fragments and isolated cheek teeth from the Upper Landenian of Dormaal (Belgium). Its age is close to the Paleocene-Eocene boundary. The comparison of the Belgian *Leptacodon* with the other species of the genus shows that it is closely related to the type-species *L. tener* Matthew & Granger, 1921 and appears with the latter and *L. rosei* Gingerich, 1987 to possess the most primitive morphologic characters of the nyctitheriids. The phylogeny of the genus *Leptacodon* is also discussed and the genus *Plagiostenodon* Bown, 1979 is considered synonymous with the genus *Leptacodon*.

**Key words :** Mammals, Nyctitheriidae, Paleocene-Eocene transition, Dormaal, Belgium.

\* Adresse courrier.

## INTRODUCTION

La faune des mammifères du gisement landénien de Dormaal a permis de définir le niveau de référence MP7 de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène européen (SCHMIDT-KITTLER, éd., 1987). Les éléments faunistiques dominants sont essentiellement représentés par les restes dentaires du petit condylarthre hyopsodontidé *Paschatherium dolloi* (Teilhard de Chardin, 1927), de marsupiaux didelphidés, du plus ancien primate omomyidé européen *Teilhardina belgica* (Teilhard de Chardin, 1927), de rongeurs ischyromyidés, du carnivore miacidé *Miacis latouri* Quinet, 1966 et d'insectivores lipotyphlés.

Parmi ce dernier groupe des Lipotyphla, dont font partie les musaraignes, taupes et hérissons, se trouve à Dormaal un représentant des Nyctitheriidés (famille qui a persisté du Paléocène moyen à l'Oligocène moyen) appartenant au genre *Leptacodon* Matthew & Granger, 1921.

En 1964, QUINET crée le genre *Nycticonodon* dans lequel il distingue deux espèces : *N. casieri* et *N. caparti*. Cependant, ces taxa sont considérés comme *nomen nuda* (VAN VALEN, 1967, p. 271). Dans le même ouvrage, QUINET crée également l'espèce *Gypsonictops dormaalensis* sur la base d'une unique P4/.

L'étude des spécimens dentaires attribués par QUINET à *Nycticonodon* révèle que *N. casieri* appartient au genre *Wyonycteris* Gingerich, 1987 (SMITH, 1995) et *Nycticonodon caparti* au genre *Leptacodon*. De plus, la P4/ de *Gypsonictops dormaalensis*, dont l'attribution générique a déjà été mise en doute (GODINOT *et al.*, 1978), est en réalité la P4/ de ce même *Leptacodon*.

Suite aux dernières fouilles entreprises à Dormaal en 1990 (SMITH, T. & SMITH, R., 1996), quarante-cinq spécimens attribuables au genre *Leptacodon* ont été découverts. Onze spécimens supplémentaires des collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique ont également été identifiés comme appartenant au genre *Leptacodon*.

## ABRÉVIATIONS

- AMNH : American Museum of Natural History  
 CR : Cernay-lès-Reims (MNHN)  
 IRScNB : Institut royal des Sciences naturelles de Belgique  
 FDN : Fordones (Université de Montpellier II)  
 MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris  
 MP : Mammal Palaeogene  
 PU : Princeton University  
 RI : Rians (MNHN)  
 UM (UM VP) : University of Michigan  
 UW : Université du Wyoming  
 YPM : Yale Peabody Museum

## RÉSULTATS

**Systematique**

Ordre LIPOTYPHILA Haeckel, 1866.

Famille NYCTITHERIIDAE Simpson, 1928.

Sous-famille NYCTITHERIINAE Simpson, 1928.

Genre *Leptacodon* Matthew & Granger, 1921.

Espèce-type : *Leptacodon tener* Matthew & Granger, 1921.

***Leptacodon dormaalensis*** (Quinet, 1964)  
(Figs 2-3)

v. 1964 : *Gypsonictops dormaalensis* n. sp.; QUINET, p. 5, fig. 2.

v. 1969 : *Nycticonodon caparti* n. sp.; QUINET, p. 21 (*nomen nudum*).

v. 1969 : *Gypsonictops dormaalensis* n. sp.; QUINET, p. 24.

**Matériel**

*Holotype*. IRScNB M 1321, P4/ gauche (Fig. 3C).

*Paratypes*. IRScNB M 1231, fragment d'hémimandibule droite avec M/1-3 en place (Fig. 2A); IRScNB M 1232, fragment d'hémimandibule droite avec P/4 (Fig. 2B); IRScNB M 1233, hémimandibule droite édentée (Fig. 3A); IRScNB M 1234, fragment d'hémimandibule droite avec C, P/2, P/4, M/1 (Fig. 3B); IRScNB M 1238, M1/ droite (Fig. 3D); IRScNB M 1239, M2/ droite (Fig. 3E); IRScNB M 1240, M3/ gauche (Fig. 3F).

*Matériel rapporté*. 56 spécimens, 11 provenant des collections de l'IRScNB et 45 de la collection privée R. Smith.

*Localité-type et âge* : Dormaal (Brabant, Belgique), Groupe de Landen, Formation de Tirlémont (Tienen), Membre de Dormaal, Landénien supérieur (transition Paléocène-Eocène), niveau MP7 de l'échelle biochronologique des mammifères paléogènes d'Europe (voir SMITH, T. & SMITH, R., 1996).

*Diagnose*. *Leptacodon dormaalensis* a les mêmes dimensions que *L. tener*, mais les cuspides des dents jugales inférieures sont moins élancées avec l'hypoflexide moins profond. Il se distingue de *L. rosei* par la présence d'un seul foramen mentonnier sous P/3 et l'aspect un peu moins molariforme des dents inférieures. L'hypoconulide est médian à l'inverse de *L. munusculum* et *L. packi* où il est rapproché de l'entoconide. *L. dormaalensis* possède une P/4 et une M/3 plus courtes que M/1 et M/2, ce qui le différencie de *L. catulus*.

## Description

*Mesures:*

TABLEAU 1

*Dimensions (en mm) des dents jugales de Leptacodon dormaalensis de Dormaal.*  
*L: longueur; l: largeur; n: nombre de spécimens; LV: limites de variation; M: moyenne;*  
*s: écart-type; V: coefficient de variation*

Position		n	LV	M	s	V
P/4	L	5	1,16-1,24	1,20	0,03	2,40
	I	5	0,64-0,69	0,67	0,02	2,56
M/1	L	18	1,28-1,40	1,32	0,03	2,28
	I	18	0,84-0,95	0,88	0,03	3,81
M/2	L	10	1,20-1,34	1,28	0,04	2,88
	I	10	0,85-0,97	0,91	0,04	3,94
M/3	L	6	1,15-1,29	1,22	0,05	4,41
	I	6	0,71-0,78	0,75	0,03	3,87
P4/	L	2	1,35-1,37	1,36	0,01	0,74
	I	2	1,57-1,60	1,59	0,02	0,95
M1/	L	10	1,18-1,32	1,26	0,04	3,30
	I	10	1,55-1,82	1,68	0,08	4,65
M2/	L	3	1,15-1,18	1,16	0,01	1,07
	I	3	1,70-1,77	1,72	0,03	1,91
M3/	L	2	1,05-1,10	1,08	0,02	2,33
	I	2	1,45-1,47	1,46	0,01	0,68

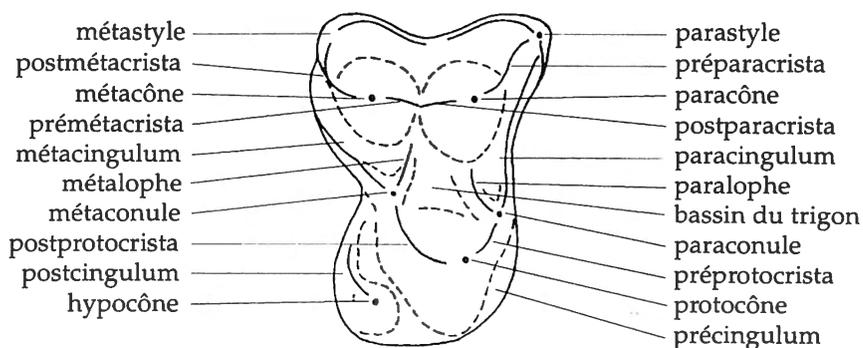
La terminologie des cuspides et crêtes dentaires utilisée dans ce travail (Fig. 1) reprend celle proposée par VAN VALEN (1966).

*Denture inférieure.* Le spécimen IRScNB M 1232 montre les alvéoles de trois incisives (Fig. 2B). La partie antérieure de la canine du spécimen IRScNB M 1234 est cassée, mais l'épaisseur de sa racine (Fig. 3B) et les dimensions de son alvéole (Figs. 2B, 3A) par rapport à celles des autres dents indiquent que cette canine était bien développée. P/1 est unradiculée alors que P/2 et P/3 sont biradiculées. Le foramen mentonnier se situe sous P/3 (Figs. 2B, 3A-B).

P/4 (Figs. 2B, 3B) est molariforme. Elle présente un léger cingulum antérolabial ainsi qu'un paraconide bien différencié et presque aussi haut que le métaconide. Le métaconide, séparé du protoconide, est plus bas que ce dernier. L'hypoconide et l'entoconide sont bien développés. Un petit hypoconulide médian est également présent. Le talonide, plus court que le trigonide, possède un bassin bien délimité.

Le trigonide et le talonide de M/1 (Figs. 2A, 3B) sont de même longueur. Le métaconide et le protoconide ont la même hauteur; l'hypoconide et l'entoconide également. Le bassin du trigonide est ouvert lingualement. L'hypoconulide est médian et la crête oblique s'arrête au bas de la muraille postérieure du trigonide.

## A. Molaire supérieure droite



## B. Molaire inférieure gauche

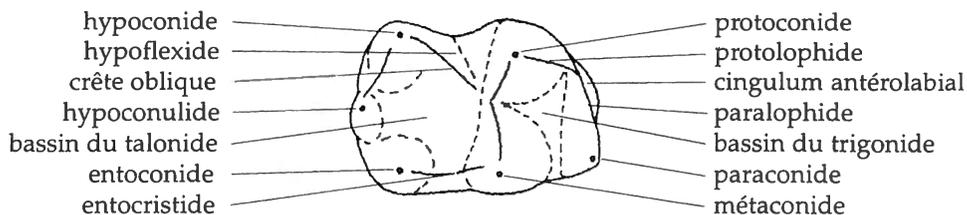


Fig. 1. — Terminologie des cuspidés et crêtes dentaires: morphologie de la molaire supérieure (A) et inférieure (B) en vue occlusale.

Fig. 2. — *Leptacodon dormaalensis* (QUINET, 1964) — A. IRScNB M 1231, fragment d'hémimandibule droite avec M/1-3 en place. 1: vue occlusale; 2: vue labiale; 3: vue linguale. — B. IRScNB M 1232, fragment d'hémimandibule droite avec les alvéoles de I/1-3, C, P/1-3, M/1-3 et P/4 en place. 1: vue occlusale; 2: vue labiale; 3: vue linguale.

Fig. 3. — *Leptacodon dormaalensis* (QUINET, 1964) — A. IRScNB M 1233, hémimandibule droite édentée. — B. IRScNB M 1234, fragment d'hémimandibule droite avec les alvéoles de P/1, P/3 et C, P/2, P/4, M/1 en place. 1: vue occlusale; 2: vue labiale; 3: vue linguale. — C. IRScNB M 1321, P/4 gauche. 1: vue occlusale; 2: vue labiale. — D. IRScNB M 1238, M1/ droite. 1: vue occlusale; 2: vue labiale. — E. IRScNB M 1239, M2/ droite. 1: vue occlusale; 2: vue labiale. — F. IRScNB M 1240, M3/ gauche. 1: vue occlusale; 2: vue labiale.

[Figures aux pages suivantes.]

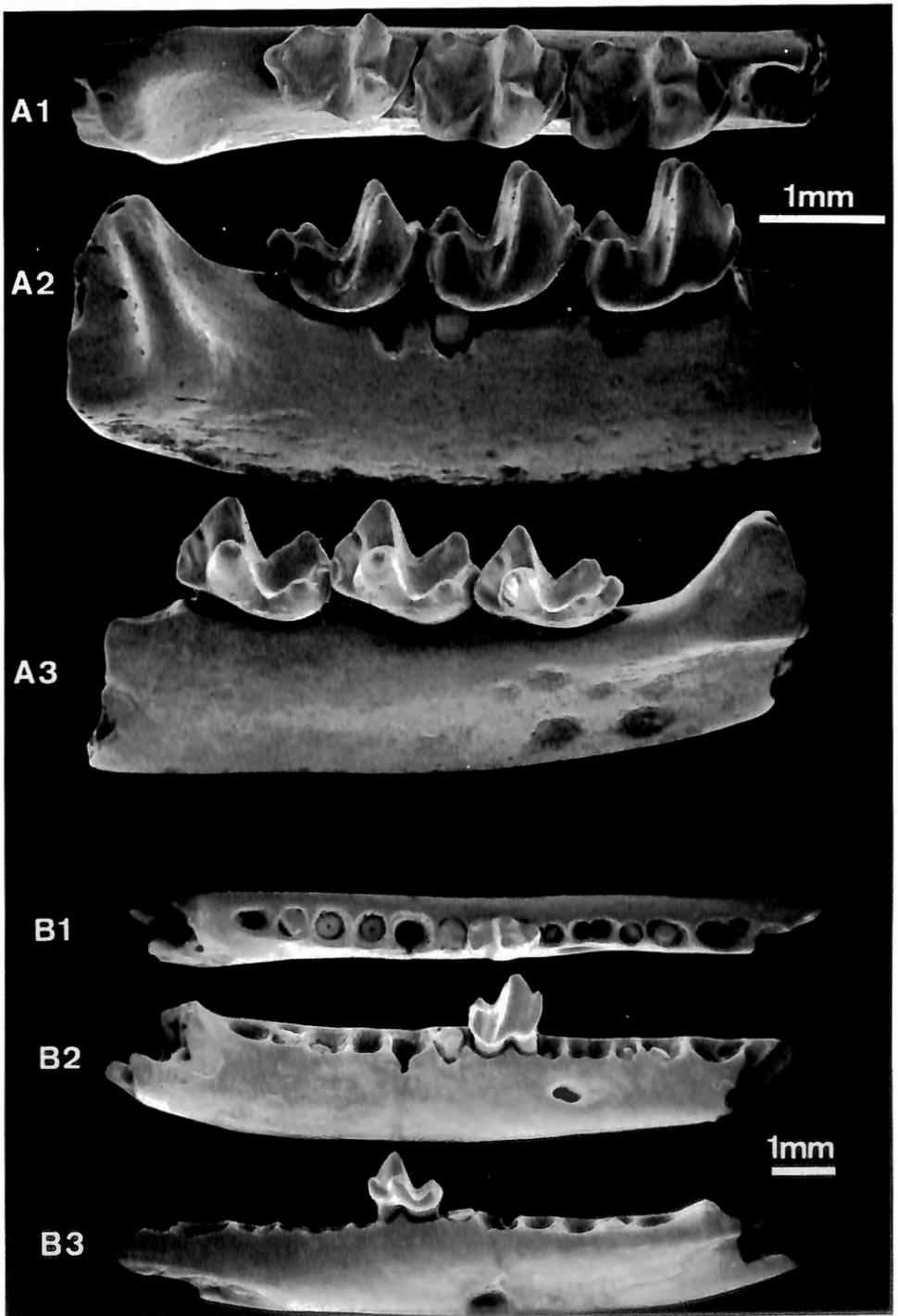


Fig. 2.

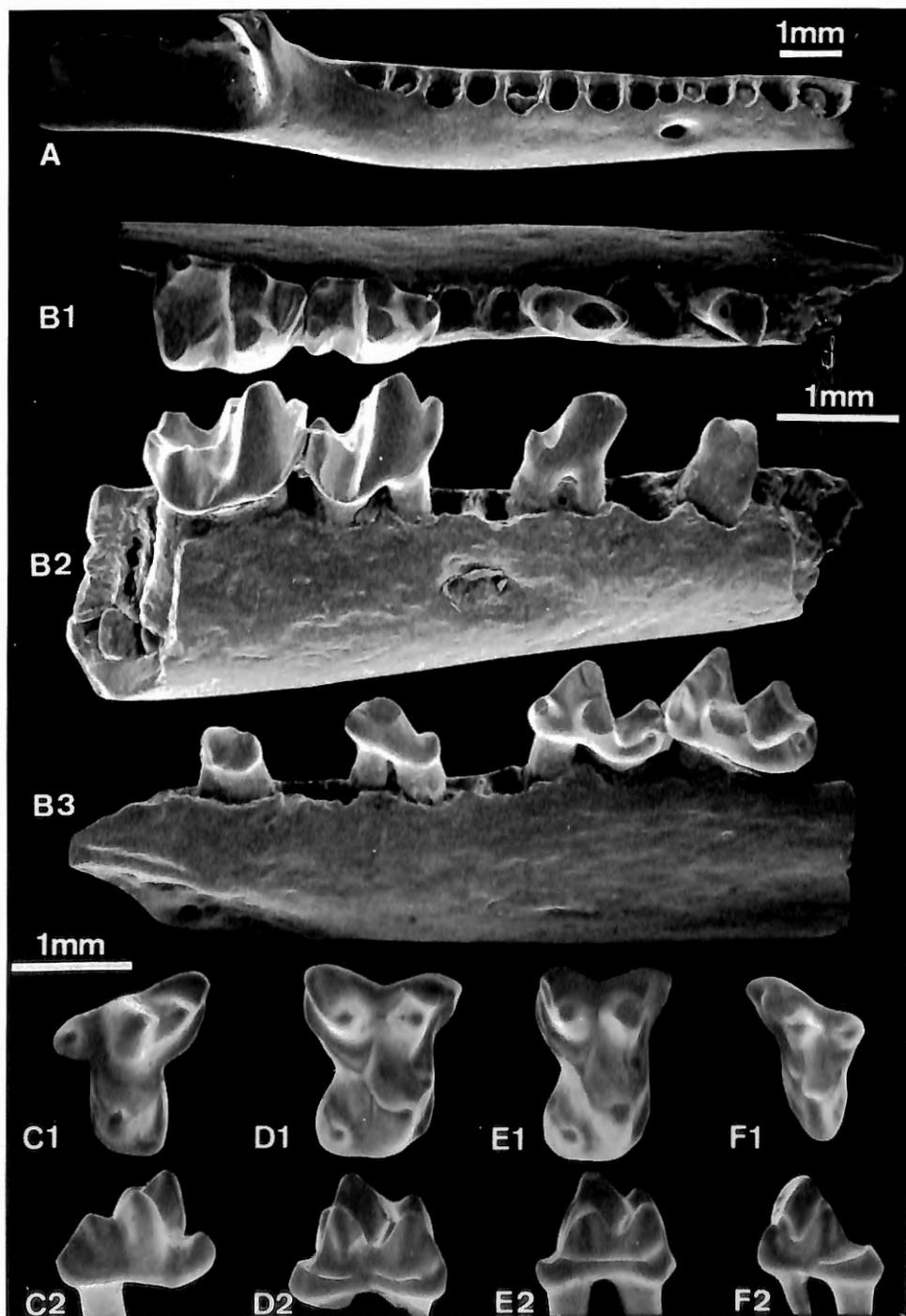


Fig. 3.

M/2 (Fig. 2A) est fort semblable à M/1, cependant le trigonide est un peu plus large et les métaconide et protoconide sont un peu plus espacés. Le paraconide est moins projeté antérieurement que sur M/1 et de ce fait, le trigonide est légèrement plus court que le talonide.

M/3 (Fig. 2A), plus étroite que M/1 et M/2, est caractérisée par son trigonide plus large et plus court que son talonide. L'hypoconulide est particulièrement bien développé, formant un lobe postérieur médian.

*Denture supérieure*: P4/ (Fig. 3C) possède un métacône bien distinct du paracône mais moins élevé: la présence de cette cuspidé donne à la dent son type molariforme. Le bord stylaire est incliné antérieurement. Un parastyle est fortement développé, saillant et très écarté du paracône. Le postcingulum est muni d'une ébauche d'hypocône et le précingulum est faible à absent.

M1/ (Fig. 3D) et M2/ (Fig. 3E) ont la même largeur. Cependant, M1/ est plus longue; les paracône et métacône sont plus espacés et l'expansion distale du lobe métastylaire est plus prononcée. Les paracône et métacône de M1/, comme ceux de M2/, ont la même hauteur. L'hypocône, net, est supporté par un large postcingulum. Un précingulum est également présent. Paraconule et métaconule sont bien développés et se prolongent par des paralophe et métalophe, ainsi que par des paracingulum et métacingulum bien marqués.

M3/ (Fig. 3F) est de dimension réduite par rapport aux deux autres molaires. Le parastyle forme un grand lobe projeté antérolabiallement. Un léger précingulum est visible, ainsi qu'un très léger postcingulum. L'hypocône est absent et le métalophe, bien que présent, est fort réduit.

## DISCUSSION

L'insectivore décrit présente des P/4 et P4/ d'aspect molariforme, des P/3 et P/2 biradiculées, une P/1 uniradiculée, la mandibule longue et mince caractéristique de la famille des Nyctitheriidae et plus précisément de la sous-famille des Nyctitheriinae (ROBINSON, 1968). De plus, l'hypoconulide non réduit et l'hypoflexide profond sur les molaires inférieures sont également des caractères diagnostiques des nyctithères (KRISHTALKA, 1976; BOWN & SCHANKLER, 1982). Les molaires supérieures de la forme de Dormaal présentent un net paralophe rejoignant la base du paracône, un postcingulum moyennement développé et une alvéole de la canine inférieure assez grande qui la différencie de la majorité des espèces de *Saturninia* Stehlin, 1940. La P4/ ne possède pas de précingulum développé comme chez *Nyctitherium* Marsh, 1872. La dilambdodontie de *Wyonycteris* Gingerich, 1987 (Eocène inférieur basal d'Amérique du Nord) et de *Pontifactor* West, 1974 (Eocène moyen d'Amérique du Nord), ou même la tendance dilambdodontie présente chez *Nyctitherium velox* Marsh, 1872 (YPM 15251, Eocène moyen d'Amérique du Nord) et chez certaines espèces de *Saturninia* (*S. grisollensis* Sigé, 1976 et *S. tobieni* Sigé, 1976, Eocène supérieur d'Europe) fait complètement défaut chez le nyctithère de Dormaal. Les genres *Bumbanius* et *Oedolius* Russell & Dashzeveg, 1986 (Eocène inférieur d'Asie) peuvent également être écartés en raison de la morphologie fort différente de la P/4, particulièrement au niveau du talonide. *Limaconyssus habrus* Gingerich, 1987 (Eocène inférieur

basal d'Amérique du Nord), avec les cuspidés des molaires inférieures très élancées, la crête oblique étendue jusqu'à l'apex du métaconide et la forme pincée des protoconide et hypoconide, se distingue nettement de la forme belge. Il en est de même pour *Jarveia* Nesso, 1987 sensu AVERIANOV (1995) (Paléocène supérieur d'Asie) dont le talonide, à bassin étroit, est muni d'un hypoconulide jumelé à l'entoconide; les molaires supérieures plus larges ont des conules insignifiants ou absents.

La comparaison de la forme de Dormaal aux différentes espèces du genre *Leptacodon* montre que le nyctithère belge appartient au genre *Leptacodon*, considéré actuellement comme le genre le plus primitif des Nyctitheriidae (SIGÉ, 1976; BUTLER, 1988; STORCH & HAUBOLD, 1989)

L'holotype AMNH 17179 de *L. tener* Matthew & Granger, 1921 (Paléocène supérieur, Tiffanien supérieur, Tiffany Formation, Colorado, U.S.A.) a les mêmes dimensions et est d'ailleurs morphologiquement assez semblable à *L. dormaalensis*. Cependant, les dents jugales inférieures de *L. tener* possèdent des cuspidés plus élancées. La P/3 est presque aussi développée que la P/4, ce qui ne semble pas être le cas chez *L. dormaalensis* dont les alvéoles de P/3 sont petites. Le paraconide de P/4 est placé plus bas sur le trigonide de *L. tener*. L'incisure de la crête entre l'entoconide et le métaconide des molaires forme un V franc, alors qu'elle s'arrondit légèrement en U chez *L. dormaalensis*. Sur les dents supérieures, le postcingulum de P4/ est un peu moins développé et l'hypocône de M1/ et M2/ est moins saillant que chez *L. dormaalensis*. En revanche, le paralophe est plus marqué chez *L. tener*.

*L. minusculum* Simpson, 1935 (Paléocène moyen, Torrejonien, Fort Union Formation, Montana, U.S.A.) est un peu plus petit que *L. dormaalensis*. Le fragment de mandibule AMNH 35942 de *L. minusculum* présente une P/4 plus compressée labio-lingualement avec un paraconide plus proéminent et un métaconide nettement moins détaché du protoconide. Les molaires ont un paraconide mieux individualisé, un cingulum antéro-labial plus épais, le bassin du talonide plus étroit, et l'hypoconulide proche de l'entoconide.

*L. packi* Jepsen, 1930 (Paléocène supérieur, Tiffanien supérieur, Polecat Bench Formation, Wyoming, U.S.A.) est plus grand que les autres *Leptacodon*. Le spécimen PU 14140 diffère de *L. dormaalensis* par les P/3 et P/4 très élevées, le paraconide des molaires inférieures plus antérieur, le bassin du trigonide très ouvert lingualement, l'entoconide petit et plus compressé labio-lingualement, et l'hypoconulide plus proche de l'entoconide que de l'hypoconide.

*L. catulus* Krishtalka, 1976 (Eocène inférieur, Wasatchien supérieur, San José Formation, Nouveau Mexique, U.S.A.) possède une crête oblique plus interne sur les molaires inférieures; l'hypoflexide est plus profond; le trigonide, nettement plus ouvert lingualement, a un paraconide moins développé. Le bassin du talonide est plus étroit et un bourrelet postéro-labial (petit postcingulide) est visible sur M/1-3, alors qu'il est absent chez *L. dormaalensis* et les autres espèces. L'holotype AMNH 48173 de *L. catulus* présente des M/1 et M/2 de même dimensions que *L. dormaalensis*. La P/4 et la M/3 de *L. catulus* sont légèrement plus longues que les deux premières molaires. En revanche, la P/4 et la M/3 de *L. dormaalensis* sont légèrement plus courtes que les M/1 et M/2. Sur les dents supérieures, le précingulum de P4/ de *L. catulus* est un peu plus développé et le postcingulum des molaires est moins étendu postéro-lingualement.

*L. rosei* Gingerich, 1987 (Eocène inférieur basal, Clarkforkien moyen à supérieur, Willwood Formation, Wyoming, U.S.A.) est plus grand que *L. dormaalensis*. L'holotype UM 71650 de l'espèce américaine possède deux foramens mentonniers, sous P/4 et P/2 (ROSE, 1981, p. 40), alors que le foramen unique de l'espèce belge est sous P/3. Cependant, GINGERICH (1987, p. 302) signale la présence d'un spécimen (UM 76408) ne possédant qu'un seul foramen mentonnier allongé et situé sous P/3. La P/2 est un peu plus élancée chez *L. rosei*; la P/4 est fort semblable mais d'allure légèrement plus molariforme. L'incisure entre le métaconide et l'entoconide des molaires inférieures est un peu plus fermée. Les P4/ et les molaires supérieures des deux espèces sont morphologiquement identiques, seule une différence de taille s'observe.

*L. proserpinae* Van Valen, 1978 (Paléocène inférieur, Puercien, Tullock Formation, Montana, U.S.A.), représenté par l'unique P/4 UM VP 1595 est très différent de *L. dormaalensis*. La dent, longue et étroite, est deux fois plus grande; le paraconide est très développé et très antérieur. Par ces caractères, *L. proserpinae* pourrait être attribué à un autre genre.

Un nyctithère du Portugal (Eocène inférieur, MP7, Silveirinha, Portugal) a été étudié par ESTRAVIS (1992). De taille légèrement plus réduite que *L. dormaalensis*, il en est morphologiquement assez proche. Cependant, la crête oblique des molaires inférieures est plus parallèle à l'entocristide que chez *L. dormaalensis*, se courbant même dans l'autre sens, et l'hypoconulide de la M/3 est moins détaché que chez ce dernier. L'incisure entre le métaconide et l'entoconide est en forme de U alors que chez l'espèce belge, elle est intermédiaire entre un V et un U. Dans l'ensemble, les cuspides du talonide des molaires inférieures sont basses et moins développées. L'ectoflexus des molaires supérieures est plus prononcé chez *L. dormaalensis* et l'hypocône est un peu mieux individualisé que chez l'espèce portugaise. En outre, chez cette dernière, la crête interne du paraconule est quasi inexistante.

Trois spécimens rapportés à cf. *Leptacodon* de Rians (Eocène inférieur, Sparnacien, Provence, France) ont été décrits par GODINOT (1981). La morphologie du bord labial de la molaire supérieure RI 219 s'accorde peu avec celle de *Leptacodon*. La P4/ RI 218 ressemble à celle d'un nyctithère, mais le faible métacône soudé au paraconé évoque plutôt un *Pontifactor* de très petite taille. Quant à la petite molaire inférieure RI 382, STORCH & HAUBOLD (1989) avaient déjà noté le rapprochement entre l'hypoconulide et l'entoconide, ainsi que l'aspect assez massif de l'hypoconide. Par ces caractères, cette dent correspond d'avantage à une M/1 de *Wyonycteris*, bien que le petit postcingulum présent ici soit absent chez ce genre.

MARANDAT (1991) décrit un *Saturninia* sp. ou *Leptacodon* sp. de Fordones (Eocène inférieur, Ilerdien moyen, Bas-Languedoc, France). La P4/ FDN 140 ressemble fort à celle de *Pontifactor*, et par ses très faibles dimensions pourrait être rapportée au genre *Wyonycteris*, qui lui est proche (SMITH, 1995). La molaire supérieure FDN 139 ressemble à la M2/ de *Leptacodon tener* et pourrait être attribuée au genre *Leptacodon*. Malheureusement, les molaires inférieures rapportées à cette forme étant abîmées, il est difficile de les comparer utilement avec les autres espèces du genre.

Une M3/ fragmentée de cf. *L. tener* de Hainin (Paléocène moyen, Montien, Hainaut, Belgique) a été décrite par GODFRIAUX & THALER (1972). Cette unique dent, mal con-

servée, ne permet actuellement aucune comparaison utile. Il en est de même pour la M2/CR 11896 de Cernay (Paléocène supérieur, Thanétien, Bassin parisien, France) nommée cf. *Leptacodon* par RUSSELL (1983). Cette dernière forme est plus grande que *L. tener* et *L. dormaalensis*, avec un protocône large et la crête interne du paraconule n'atteignant pas la base du paracône.

*Plagioctenodon krausae* Bown, 1979 sensu BOWN & SCHANKLER (1982) (Eocène inférieur, Graybullien inférieur, Willwood Formation, Wyoming, U.S.A.) n'est connu que par ses dents inférieures. La ressemblance de ces dernières avec celles du nyctithère de Dormaal est frappante, aussi bien par les dimensions que par la morphologie générale. L'hotype américain UW 9682 possède notamment une P/2 similaire à celle de *Leptacodon dormaalensis*, ainsi qu'une P/3 plus petite que P/2 qui pourrait être compatible avec les alvéoles de petites dimensions de *L. dormaalensis*. Le paraconide de P/4 et de M/1-3, positionné plus haut sur le trigonide que chez *L. tener*, de même que l'aspect moins anguleux des cuspidés, rapproche fortement *L. dormaalensis* de *Plagioctenodon krausae*. Cependant, plusieurs différences entre ces deux derniers taxons s'opposent à la synonymie des espèces. Le foramen mentonnier de *P. krausae* est petit et situé sous la racine antérieure de P/4, alors qu'il est nettement plus grand et situé sous P/3 chez *Leptacodon dormaalensis*. Le paraconide de P/4 est dirigé plus antérieurement chez *P. krausae* et le bord lingual du talonide est épais, ne formant pas une véritable entocristide; le bassin est plus petit et plus creusé. Le paraconide de M/1-3 est moins développé chez *Plagioctenodon* dont le trigonide est plus pincé. L'angle du paralophide (joignant le protoconide au paraconide) est plus ouvert chez *Plagioctenodon*. L'écart plus grand entre les métaconide et entoconide de *Plagioctenodon* donne une forme plus en U à l'entaille entre ces deux cuspidés en vue linguale. La distance entre l'hypoconide et l'hypoconulide est plus petite chez *Plagioctenodon* (Fig. 4).

### Evolution du genre *Leptacodon*

Par les caractéristiques morphologiques citées ci-dessus, *Leptacodon dormaalensis* semble être intermédiaire entre *L. tener* et *Plagioctenodon krausae*. D'ailleurs, pour BOWN et SCHANKLER (1982, p. 61), *Plagioctenodon* dériverait de *Leptacodon tener*.

Plusieurs arguments sont en faveur de l'attribution générique de l'espèce belge au genre *Leptacodon* plutôt qu'au genre *Plagioctenodon* (en plus des différences morphologiques citées plus haut). En ce qui concerne P/2 et P/3 plus petites chez *Plagioctenodon* et *Leptacodon dormaalensis* que chez *L. tener*, il a été clairement montré que la morphologie de ces deux prémolaires est variable chez les Nyctitheriinae et que la tendance évolutive générale de cette sous-famille va vers une régression des prémolaires et une démolariation de la P/4 (SIGÉ, 1976). De plus, les dents supérieures de *L. dormaalensis* (Figs. 3C-F) sont presque identiques à celles de *L. tener* (bien illustrées par MCKENNA, 1968, p. 5). Par conséquent, il est légitime d'attribuer l'espèce belge au genre *Leptacodon*. En outre, l'identification des dents supérieures de *Leptacodon dormaalensis*, espèce proche de *Plagioctenodon krausae*, nous amène à considérer le genre *Plagioctenodon* comme synonyme de *Leptacodon*.

Ainsi, *L. dormaalensis* serait déjà plus évolué que *L. tener*: une réduction des prémolaires (surtout la P/3) et du paralophe se serait déjà amorcée, comme chez *L. rosei*, mais

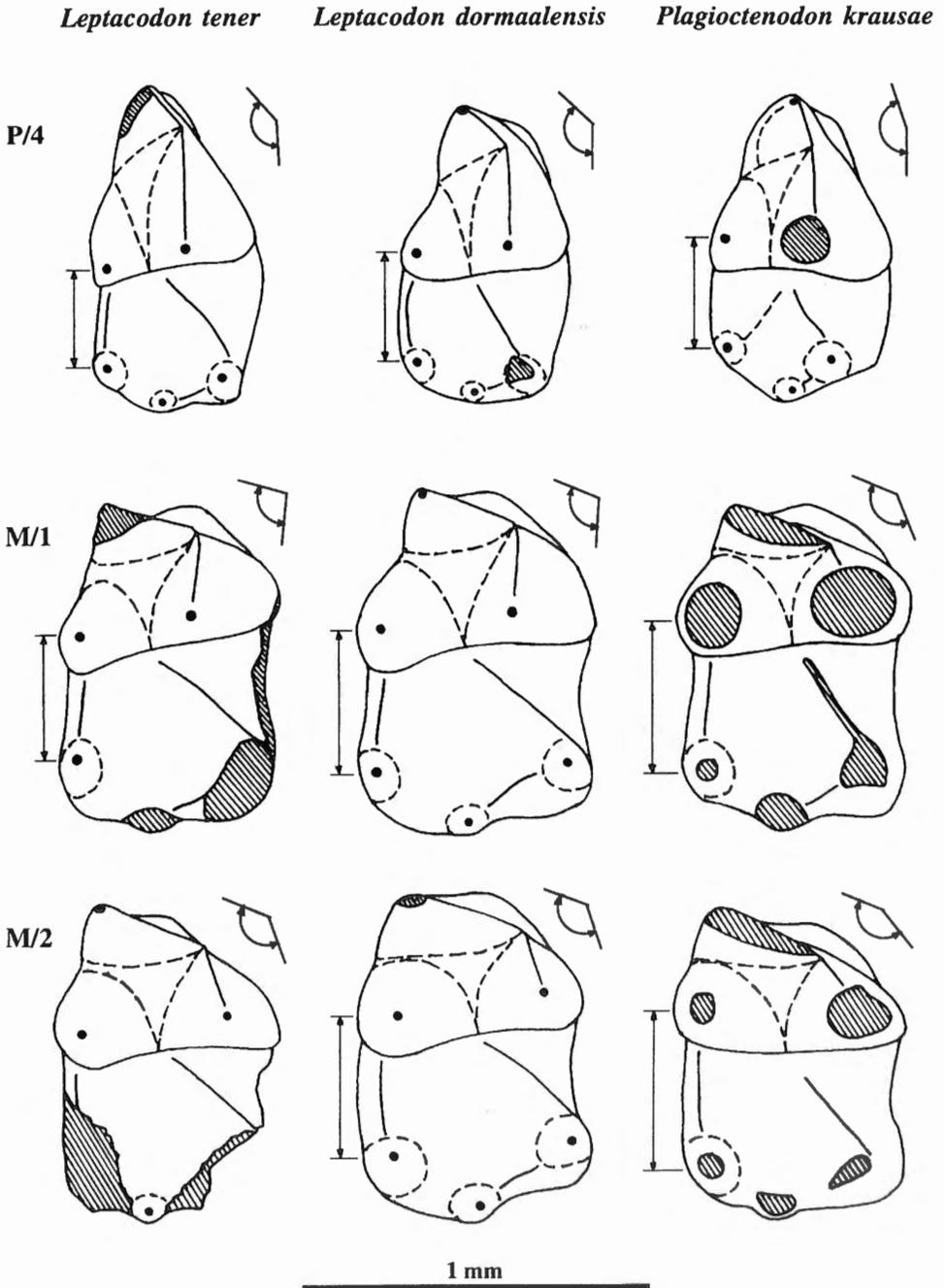


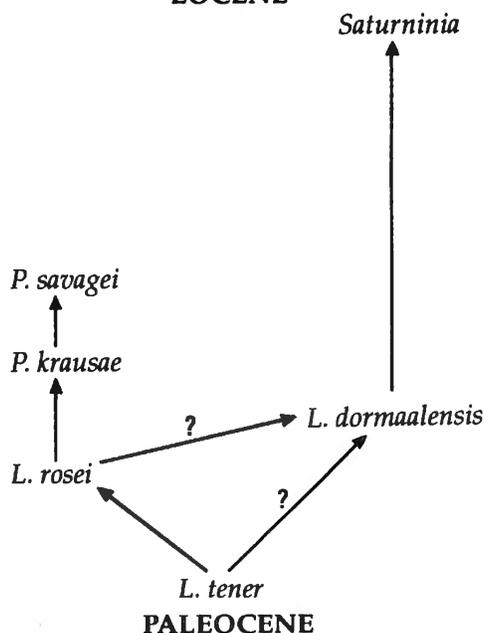
Fig. 4. — Schéma comparatif de la morphologie des P/4, M/1 et M/2 en vue occlusale de *Leptacodon tener*, *L. dormaalensis* et *Plagiectenodon krausae*.

avec une fusion supplémentaire des foramens mentonniers. De telles apomorphies s'observent nettement chez les différentes espèces de *Saturninia* de l'Eocène moyen à l'Oligocène inférieur (SIGE, 1976). *Leptacodon dormaaensis* semble donc plus proche de *L. tener*, de *L. rosei* et peut-être du nyctithère de Silveirinha que des autres espèces du genre. De ces quatre espèces *Leptacodon dormaaensis* pourrait être l'espèce la plus dérivée et déjà se situer dans l'ascendance de la lignée de *Saturninia* (Fig. 5). Quant à *Leptacodon munusculum* et *L. packi*, ils pourraient faire partie d'un ou de plusieurs groupes de nyctithères distincts du groupe de *L. tener* (KRISHTALKA, 1976; BOWN & SCHANKLER, 1982). En effet, comme l'a déjà fait remarquer KRISHTALKA (1976, p. 25) *L. munusculum* évoque d'avantage *Pontifactor*. En ce qui concerne *Leptacodon catulus*, il demeure difficile à situer car il possède des caractères intermédiaires aux différents groupes en plus des caractères qui lui sont propres.

AMERIQUE  
DU NORD

Wa sup.	7
	6
	5
Wa moy.	4
	3
	2
Wa inf.	1
	0
Cf sup.	3
Cf moy.	2
Cf inf.	1
	6
Ti sup.	5
	4

## EOCENE



## EUROPE

MP10
MP8+9
MP7
MP6

Fig. 5. — Schéma hypothétique représentant la phylogénie possible du genre *Leptacodon*.

Cf: Clarkforkien; inf.: inférieur; *L.*: *Leptacodon*; moy.: moyen; MP: Mammal Paleogene (niveaux de référence 6 à 10); *P.*: *Plagiogtenodon*; sup.: supérieur; Ti: Tiffanien; Wa: Wasatchien.

## REMERCIEMENTS

Je remercie vivement R. Smith pour le don des types à l'IRScNB ainsi que le Dr. D.E. Russell (MNHN) pour le prêt des moulages de nyctithères et les précieux conseils qu'il m'a prodigués au

cours de l'élaboration de cette note. J'exprime également ma profonde reconnaissance envers le Dr. M.-C. Groessens-Van Dyck (Université Catholique de Louvain) et le Prof. P. Bultynck (IRScNB) pour leur aide permanente et la lecture du manuscrit. Je remercie particulièrement le Dr. B. Sigé (Université de Montpellier II) pour la lecture critique du manuscrit et ses utiles commentaires concernant les insectivores du Tertiaire ancien, ainsi que le Prof. M. Chardon (Université de Liège) et le Dr. F. Fiers (IRScNB) pour leurs remarques constructives. Les photographies sont de J. Cillis (IRScNB) et les tirages ont été réalisés par W. Miseur (IRScNB). L'auteur est boursier du F.R.I.A.

## RÉFÉRENCES

- AVERIANOV, A. (1995) – Nyctitheriid Insectivores from the Upper Paleocene of Southern Kazakhstan (Mammalia: Lipotyphla). *Senckenbergiana lethaea*, **75** (1-2) : 215-219.
- BOWN, T.M. (1979) – Geology and mammalian paleontology of the Sand Creek facies, lower Willwood Formation (lower Eocene), Washakie County, Wyoming. *Wyoming Geological Survey Memoir*, **2** : 151 pp.
- BOWN, T.M. & D. SCHANKLER (1982) – A review of the Proteutheria and Insectivora of the Willwood Formation (lower Eocene), Bighorn Basin, Wyoming. *Geological Survey Bulletin*, **1523** : 79 pp.
- BUTLER, P.M. (1988) – Phylogeny of the insectivores. In BENTON, M.J. (ed.) : *The phylogeny of the Tetrapods, Vol. 2: Mammals*. Systematics Association Spec. Vol. 35B. Clarendon Press : 117-141.
- ESTRAVIS, C. (1992) – Estudo dos mamíferos do Eocénico inferior de Silveirinha (Baixo Mondego). Faculdade de Ciências e Tecnologia. Universidade Nova de Lisboa. Thèse de doctorat, inédite : 248 pp.
- GINGERICH, P.D. (1987) – Early Eocene bats (Mammalia, Chiroptera) and other vertebrates in freshwater limestones of the Willwood Formation, Clark's Fork Basin, Wyoming. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **27** (11) : 275-320.
- GODFRIAUX, I. & L. THALER (1972) – Note sur la découverte de dents de mammifères dans le Montien continental du Hainaut (Belgique). *Bulletin de l'Académie royale de Belgique, Classe des Sciences*, (5) **58** : 536-541.
- GODINOT, M., F. DE BROIN, E. BUFFETAUT, J.-CL. RAGE & D.E. RUSSELL (1978) – Dormaal: une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **287** (Série D) : 1273-1276.
- GODINOT, M. (1981) – Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, **10** (2) : 43-126.
- JEPSEN, G.L. (1930) – Stratigraphy and Paleontology of the Paleocene of northeastern Park County, Wyoming. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **69** (7) : 463-528.
- KRISHTALKA, L. (1976) – North American Nyctitheriidae (Mammalia, Insectivora). *Annals of the Carnegie Museum*, **46** (2) : 7-28.
- MARANDAT, B. (1991) – Mammifères de l'Ilerdien moyen (Eocène inférieur) des Corbières et du Minervois (Bas-Languedoc, France): systématique, biostratigraphie, corrélations. *Palaeovertebrata*, **20** (2-3) : 55-144.
- MATTHEW, W.D. & W. Granger (1921) – New genera of Paleocene mammals. *American Museum Novitates*, **13** : 1-7.
- MCKENNA, M.C. (1968) – *Leptacodon*, an American Paleocene Nyctitherid (Mammalia, Insectivora). *American Museum Novitates*, **2317** : 1-12.
- QUINET, G. (1964) – Morphologie dentaire des mammifères éocènes de Dormaal. *Bulletin du groupement international de recherche en stomatologie*, **7** (2) : 272-294.

- QUINET, G. (1969) – Apport de l'étude de la faune mammalienne de Dormaal à la stratigraphie générale du Paléocène supérieur européen et à la théorie synthétique de la molaire mammalienne. *Mémoire de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **162** : 188 pp.
- ROBINSON, P. (1968) – Nyctitheriidae (Mammalia, Insectivora) from the Bridger Formation of Wyoming. *Contributions to Geology*, University of Wyoming, Laramie, **7** (2) : 129-138.
- ROSE, K.D. (1981) – The Clarkforkian land-Mammal Age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *Papers on Paleontology, Museum of Michigan*, **26** : 189 pp.
- RUSSELL, D.E. & D. DASHZEVEG (1986) – Early Eocene Insectivores (Mammalia) from the People's Republic of Mongolia. *Palaeontology*, **29** (2) : 269-291.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed.) (1987) – International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleogeology of the European Paleogene - Mainz, February 18th-21st 1987. *Münchner Geowiss. Abh., Munich, (A)*, **10** : 1-312.
- SIGÉ, B. (1976) – Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Nyctitheriidae. *Mémoire du Muséum National d'Histoire Naturelle, (série C)* **34** : 140 pp.
- SMITH, T. (1995) – Présence du genre *Wyonycteris* (Mammalia, Lipotyphla) à la limite Paléocène-Eocène en Europe. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **321** (série IIa) : 923-930.
- SMITH, T. & R. SMITH (1996) – Synthèse des données actuelles sur les Vertébrés de la transition Paléocène-Eocène de Dormaal (Belgique). *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **104** (1-2) (sous presse).
- SIMPSON, G.G. (1935) – The Tiffany fauna, upper Paleocene. I. Multituberculata, Marsupialia, Insectivora, and ?Chiroptera. *American Museum Novitates*, **1541** : 1-19.
- STORCH, G., & H. HAUBOLD (1989) – Additions to the Geiseltal mammalian faunas, middle Eocene : Didelphidae, Nyctitheriidae, Myrmecophagidae. *Palaeovertebrata*, **19** (3) : 95-114.
- VAN VALEN, L. (1966) – Deltatheridia, a new order of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **132** : 1-126.
- VAN VALEN, L. (1967) – New Paleocene Insectivores and Insectivore classification. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **135** (5) : 217-284.
- VAN VALEN, L. (1978) – The beginning of the Age of Mammals. *Evolutionary Theory*, **4** : 45-80.