

LES CROCODILIENS DE L'EOCENE INFÉRIEUR DE DORMAAL (BRABANT, BELGIQUE)

par Eric BUFFETAUT (*)

RESUME.- De nombreux restes fragmentaires de Crocodiliens ont été trouvés dans le gisement de Dormaal (Sparnacien inférieur du Brabant, Belgique). L'Alligatoridé tribodonte *Allognathosuchus* est représenté par une nouvelle espèce, *A. woutersi*, qui se signale par des caractères primitifs (dentaire aux ondulations modérées, dents broyeuses comprimées latéralement). L'Alligatoridé *Diplocynodon* est aussi présent (*Diplocynodon* sp.). Les Crocodylidae sont représentés par *Asiatosuchus* sp. Une dent comprimée et crénelée est rapportée à un Crocodilien ziphodonte indéterminé. La faune crocodylienne de Dormaal annonce déjà celles de l'Eocène moyen d'Europe. Elle montre aussi des ressemblances importantes avec celles de l'Eocène nord-américain.

ABSTRACT.- Numerous fragmentary crocodilian remains have been found in the Dormaal locality (Lower Sparnacian of Brabant, Belgium). The tribodont alligatorid *Allognathosuchus* is represented by a new species, *A. woutersi*, which exhibits primitive features (dentary with moderate undulations, laterally compressed crushing teeth). The alligatorid *Diplocynodon* is also present (*Diplocynodon* sp.). The Crocodylidae are represented by *Asiatosuchus* sp. A compressed and serrated tooth is referred to an indeterminate ziphodont crocodilian. The crocodilian fauna from Dormaal already foreshadows those from the Middle Eocene of Europe. It also shows important resemblances with those from the North American Eocene.

INTRODUCTION.

Des restes de Crocodiliens ont été signalés dans le gisement sparnacien de Dormaal (alors appelé Orsmael), en Brabant, dès 1884. Dans l'explication de la carte géologique de Landen, en effet, RUTOT cite une liste faunique communiquée par DOLLO, qui mentionne des fragments d'os des membres et des plaques dermiques de Crocodiliens. Par la suite, toutefois, contrairement aux Amphibiens et aux Mammifères du même gisement, ces reptiles n'ont guère attiré l'attention. Les récoltes récentes effectuées à Dormaal, notamment par G. WOUTERS et P. COUPATEZ (Bruxelles), permettent de préciser quels sont les Crocodiliens présents dans ce gisement daté du Sparnacien inférieur; une liste préliminaire a été donnée en 1978 (GODINOT

et al., 1978). Il faut remarquer cependant que la plus grande partie du matériel consiste en dents isolées, et que celles-ci sont souvent d'un intérêt limité lorsqu'il s'agit d'identifier précisément des Crocodiliens (bien que dans le cas de Dormaal la présence de formes aux dents différenciées atténue cet inconvénient). Les plaques dermiques isolées, également présentes dans le gisement, ne sont pas non plus très utiles d'un point de vue systématique. Heureusement, la collection réunie par G. WOUTERS et P. COUPATEZ, qui se trouve aujourd'hui à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique à Bruxelles, contient aussi divers restes de mâchoires qui permettent de meilleures identifications.

(*) U.A. 720 du C.N.R.S., Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés.
Université Paris VI, 4 place Jussieu, F-75230 Paris Cedex 05 (France)

DESCRIPTION SYSTEMATIQUE.

Ordre Crocodylia
 Sous-ordre Eusuchia
 Famille Alligatoridae
 Genre *Allognathosuchus* MOOK, 1921
Allognathosuchus woutersi n. sp.

Holotype : fragment de dentaire gauche, Institut royal des Sciences naturelles, n° R.105.

Hypodigme : maxillaire droit incomplet (n° D.1.W.), dents postérieures isolées.

Locus typicus : Dormaal, Brabant, Belgique.

Stratum typicum : étage Yprésien, sous-étage Sparnacien, "niveau de Dormaal" (cf. RUSSELL *et al.*, 1982).

Derivatio nominis : espèce dédiée à Georges WOUTERS, qui m'a aimablement confié le matériel de Crocodiliens récolté par lui à Dormaal pour étude.

Diagnose : *Allognathosuchus* chez lequel le bord alvéolaire du dentaire montre des ondulations relativement peu marquées. Dents broyeuses postérieures à la couronne nettement comprimée médiolatralement.

Description : L'holotype est un dentaire gauche brisé aux deux extrémités (Pl. I, A-C), de faible taille (longueur : 50 mm). Dix alvéoles dentaires sont visibles, dont le plus antérieur et le plus postérieur sont incomplètement conservés. Le bord ventral de l'os est parfaitement rectiligne, alors que le bord dorsal est ondulé : il s'élève progressivement d'avant en arrière, de sorte que le spécimen atteint une hauteur maximale de 17,7 mm au niveau de la seule dent encore en place, implantée dans le septième alvéole conservé; plus en arrière, la hauteur de l'os diminue graduellement. La face latérale de l'os est ornée de sillons longitudinaux assez irréguliers dans sa moitié ventrale; cette zone à l'ornementation dense est séparée d'une bande à peu près lisse plus dorsale par une rangée de nets forams vasculaires. La face médiale du spécimen montre le canal de Meckel et les zones de suture avec le splénial. Les dimensions des alvéoles dentaires sont données à la fig. 1. Les alvéoles antérieurs sont petits, le plus petit de tous étant le troisième, cette série de petits alvéoles correspond à une partie concave du bord alvéolaire. A partir du cinquième, le diamètre augmente, l'alvéole le plus grand étant semblait-il le sixième; les alvéoles plus postérieures sont grands eux aussi. Il est assez difficile de déterminer où se plaçaient dans la rangée dentaire complète les alvéoles conservés sur le spécimen, car l'avant de la mandibule fait défaut (on ne voit pas l'alvéole de la quatrième dent, qui serait aisément reconnaissable à son grand diamètre). Chez *Allognathosuchus*, d'après mes observations de matériel américain et allemand, les petites dents de la région concave de la mandibule sont au nombre de six à sept. Les dents plus grosses situées au niveau où le bord dorsal "remonte" pourraient être sur notre spécimen la onzième et la douzième, ou la douzième et la treizième (interprétation retenue sur le diagramme de la fig. 1). La dent encore implantée dans le quatorzième alvéole, qui d'ailleurs sort de celui-ci en exposant une

partie de la racine, présente une couronne en forme de bulbe, comprimée latéralement, à l'émail orné de très fines rides, et montrant une facette d'usure à sa partie postérolinguale. Par la forme de sa couronne, cette dent est bien du type que l'on rencontre chez *Allognathosuchus* juste en avant des grosses dents broyeuses postérieures.

Le maxillaire n° D.1.W. est incomplet à la partie postérieure (Pl. I, D-E). L'extrémité antérieure, en revanche, est conservée, car on discerne la zone de suture avec le prémaxillaire. Le maxillaire est un os large et peu élevé. Le palais, par rapport auquel les bords alvéolaires font saillie vers le bas, est assez bien conservé. Sa largeur est nettement supérieure à celle de la face dorsale de l'os; la différence correspond à la largeur du nasal, qui devait être large par rapport à sa longueur, comme il est de règle chez *Allognathosuchus*. La face dorsale est ornée de nombreuses cupules. En vue médiale, on voit bien les parois du conduit nasal; les sinus maxillaires paraissent assez développés. Huit alvéoles sont visibles sur le spécimen, le plus postérieur étant incomplet. Leurs dimensions sont données à la fig. 1. Le diamètre des alvéoles augmente du premier au quatrième, qui est le plus grand sur ce fragment (la quatrième dent est habituellement la plus grande sur le maxillaire des Alligatoridae, cf. KALIN, 1933). Les alvéoles plus postérieures sont plus petits. Entre le sixième et le septième, et entre le septième et le huitième alvéoles, médialement à la rangée dentaire, se trouvent deux cupules assez nettes où devaient venir se placer les pointes de dents mandibulaires, ce qui indique le type d'occlusion habituel chez les Alligatoridae, la rangée dentaire inférieure se plaçant médialement à la rangée supérieure.

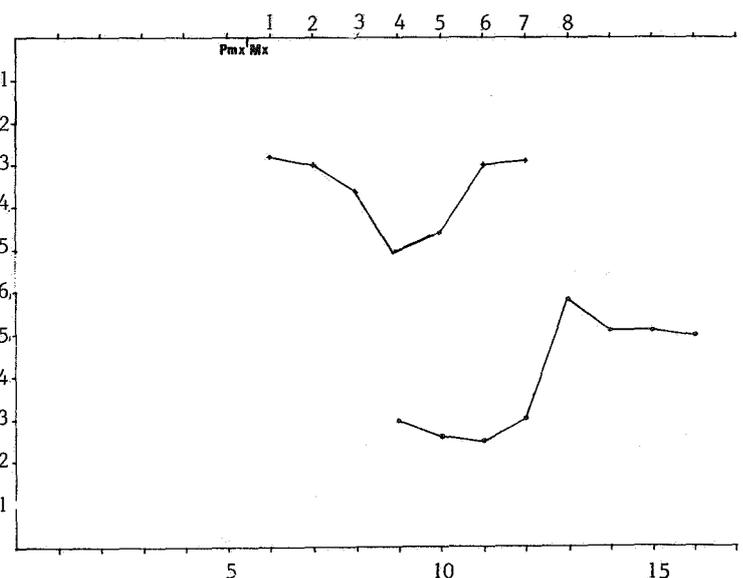


Fig. 1 - Diagrammes (suivant la méthode utilisée par BERG, 1966) montrant les diamètres des alvéoles sur deux spécimens d'*Allognathosuchus woutersi* de Dormaal, le dentaire n° R 105 (holotype), en bas, et le maxillaire n° D.1.W., en haut. La position des alvéoles dans la rangée dentaire est indiquée en abscisses, le diamètre de chaque alvéole (en mm) en ordonnées.

Parmi les dents isolées attribuables à *Allognathosuchus* trouvées à Dormaal, certaines sont du même type que celles présentes sur le fragment de dentaire décrit plus haut, avec une couronne en forme de bulbe pourvue d'un apex assez pointu. Plus caractéristiques sont les dents franchement broyeuses, présentes elles aussi en plusieurs exemplaires, avec ou sans la racine. La dent n° D.3.W. (Pl. I, I, J), la mieux conservée, présente une racine très développée antéropostérieurement, mais fortement comprimée latéralement. La surface de cette racine est couverte de ridules irrégulières, plus ou moins verticales. La racine est séparée de la couronne par un très net étranglement (dimension antéropostérieure de la racine : 7,2 mm; du collet : 4,2 mm; de la couronne : 4,7 mm). La forme de la racine suggère que la dent devait être solidement ancrée dans la mâchoire, sans doute en raison des contraintes exercées par le broyage des aliments. On observe des racines similaires sur les dents postérieures broyeuses de *Bernissartia*, du Wealdien d'Europe de l'Ouest. La couronne est aussi fortement comprimée latéralement (2,4 mm de largeur). Elle est parcourue longitudinalement par une carène qui sépare une face linguale presque plane d'une face labiale plus fortement bombée; cette carène porte des traces d'usure. Les deux faces de la couronne sont couvertes de rides sinueuses bien marquées qui viennent recouper la carène. Les autres dents postérieures disponibles présentent la même morphologie générale, qu'elles soient plus petites ou plus grosses que la dent n° D.3.W.; en particulier, la forte compression latérale est constante quelle que soit la taille. Seul le contour de la couronne en vue latérale ou médiale varie un peu en fonction de l'usure; il est bas et arrondi sur les dents fraîches, presque rectangulaire sur les dents un peu usées.

Affinités : Il n'y a pas de doute quant à l'appartenance au genre *Allognathosuchus* de tous les restes décrits plus haut, qui proviennent d'individus différents mais se rapportent clairement à la même forme. La morphologie particulière des dents postérieures, à la couronne basse et arrondie, les proportions des alvéoles inférieurs, les ondulations du bord alvéolaire du dentaire, et la morphologie du maxillaire l'indiquent clairement.

Au niveau spécifique, la comparaison avec les *Allognathosuchus* décrits en Amérique du Nord et en Europe révèle des caractères particuliers justifiant la fondation d'une espèce nouvelle, *A. woutersi*. Un des principaux caractères distinctifs est la forte compression latérale de la couronne des dents broyeuses postérieures. Chez la plupart des spécimens d'*Allognathosuchus* décrits dans la littérature, ou que j'ai eu l'occasion d'observer (plusieurs spécimens inédits sont conservés dans des collections américaines), les dents postérieures sont en effet nettement moins comprimées latéralement, beaucoup plus globuleuses, que chez *Allognathosuchus woutersi*. C'est le cas chez *A. mooki*, décrit par SIMPSON (1930) de la Formation Puerco (Paléocène inférieur) du Nouveau Mexique, qui est le plus ancien représentant connu du genre *Allognathosuchus*. Il en est de même chez *A. wartheni* décrit par CASE (1925) du Wasatchien (Eocène inférieur) du Wyoming. Le seul spécimen nord-américain chez lequel j'ai pu observer des dents

postérieures aussi comprimées que celles d'*Allognathosuchus woutersi* est un fragment de mandibule provenant de la Formation Gray Bull (Eocène inférieur) du Wyoming et conservé au Yale Peabody Museum; cette pièce, qui n'a pas reçu de désignation spécifique, montre trois dents postérieures broyeuses aux couronnes très basses, longues et étroites. La comparaison des spécimens de Dormaal avec les formes européennes est particulièrement intéressante. Elle n'est possible, en ce qui concerne les dents postérieures, qu'avec l'espèce *Allognathosuchus woutersi* (WEITZEL, 1935), connue surtout du Lutétien de Messel (WEITZEL, 1935; BERG, 1966), mais signalée aussi dans le Bartonien du Poitou (BRUNET & GABILLY, 1981), et probablement présente au Geiseltal (BERG, 1966) et à Bouxwiller (récoltes J. J. JAEGER). Chez le seul spécimen connu d'*Allognathosuchus gaudryi* (DE STEFANO, 1905), des Phosphorites du Quercy (DE STEFANO, 1905; KÄLIN, 1939), les dents les plus postérieures ne sont pas visibles, et probablement pas conservées (BUFFETAUT, 1978). Chez *Allognathosuchus haupti*, les dents postérieures ont une couronne très globuleuse, de contour ovale en vue dorsale, sans la nette compression observable chez *A. woutersi*.

La comparaison du matériel de Dormaal avec *Allognathosuchus haupti* révèle aussi une différence assez nette dans la forme du dentaire : chez *A. haupti*, le bord alvéolaire de celui-ci s'élève de façon très abrupte au niveau de la transition entre les petites dents de la partie concave de la mandibule et les dents postérieures plus grosses et plus broyeuses (c'est-à-dire vers le niveau de la douzième dent). Chez *A. woutersi*, cette élévation est beaucoup moins brusque, la pente du bord alvéolaire est nettement plus douce (bien que forte par rapport à ce que l'on voit chez la plupart des Crocodyliens). A cet égard, *A. woutersi* rappelle davantage *A. mooki*, tel qu'il a été figuré par SIMPSON (1930). Sur le type d'*A. gaudryi*, le bord dorsal des dentaires ne montre pas non plus de très fortes ondulations, mais cela peut être dû à l'âge individuel, car ce petit crâne montre de nombreux caractères juvéniles (BUFFETAUT, 1978). Cette explication ne peut s'appliquer au type d'*A. woutersi*, qui est sensiblement de la même taille que le spécimen d'*A. haupti* Me 4415, de Messel (Hessisches Landesmuseum, figuré par BERG, 1966), lequel montre une élévation beaucoup plus abrupte que sur la pièce belge. Le même raisonnement est valable en ce qui concerne la compression des dents.

Il apparaît donc qu'*Allognathosuchus woutersi* présente une combinaison de caractères (forme du dentaire et compression latérale des dents broyeuses) qui n'a encore jamais été signalée dans les espèces du genre *Allognathosuchus* décrites jusqu'ici. La place de cette nouvelle espèce parmi les formes déjà connues mérite d'être évoquée. *A. woutersi* semble être plus primitif que les autres représentants du genre signalés en Europe. En effet, les ondulations moins marquées du bord alvéolaire du dentaire représentent un état plus proche de celui habituel chez les Alligatoridae, et donc moins dérivé que celui que l'on observe chez *A. haupti*. Quant à la compression latérale des dents postérieures, elle peut aussi être

interprétée comme un caractère primitif. Les Alligatoridae non tribodontes (c'est-à-dire sans dents broyeuruses, cf. BUFFETAUT & FORD, 1979) possèdent en effet des dents postérieures assez pointues et assez comprimées latéralement (par rapport aux dents plus antérieures). Pour atteindre la situation des *Allognathosuchus* les plus spécialisés, dont les dents postérieures ont une couronne large et globuleuse, il faut vraisemblablement passer par un stade comparable à celui d'*A. woutersi*. Que ce dernier soit plus primitif qu'*Allognathosuchus haupti* n'est pas surprenant, car la forme de Dormaal est le plus ancien représentant du genre signalé jusqu'ici en Europe. Il s'agit même semble-t-il du seul *Allognathosuchus* connu dans l'Eocène inférieur européen, car les dents en provenance du Sparnacien de Rians (Var) et rapportées par GINSBURG *et al.* (1967) à *Allognathosuchus haupti* sont en fait des dents postérieures du Crocodylidae *Asiatosuchus*, comme me l'a montré l'examen de ces pièces au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris).

Allognathosuchus woutersi paraît plus primitif que toutes les espèces d'*Allognathosuchus* décrites en Amérique du Nord par la compression de ses dents postérieures (le spécimen de Yale non identifié spécifiquement et mentionné plus haut se rapproche toutefois de la forme de Dormaal à cet égard). En ce qui concerne la morphologie du dentaire, en revanche, aussi bien *Allognathosuchus polyodon* (COPE, 1873) que *A. mooki* ne paraissent pas beaucoup plus spécialisés que *A. woutersi* (voir les figures de MOOK, 1921 et SIMPSON, 1930). La comparaison avec le type d'*A. wartheni* n'est guère possible à cet égard, car le spécimen est trop fragmentaire (cf. CASE, 1925), et il en va de même d'*A. heterodon* (COPE, 1872), dont seuls quelques restes crâniens ont été figurés par COPE (1884).

Enfin, il est intéressant de noter que la mandibule d'*Allognathosuchus* en provenance de la Formation Eureka Sound (probablement Eocène inférieur) de l'île d'Ellesmere (Arctique canadien) figurée par WEST et DAWSON (1978) paraît peu évoluée en ce qui concerne les ondulations du bord alvéolaire. Ceci est en accord avec la remarque de LANGSTON citée par ESTES et HUTCHISON (1980, p. 341), selon laquelle les caractères de la forme de l'île d'Ellesmere paraissent "generally less aberrant than in the better known species *A. haupti* from the Lutetian of Europe and *A. wartheni* from the Wasatchian of North America". Malheureusement, la photographie publiée ne permet pas de déterminer si les dents de cet animal sont comprimées, mais les ondulations du dentaire rappellent *A. woutersi*.

Somme toute, *Allognathosuchus woutersi* semble être le plus primitif des *Allognathosuchus* connus. En dépit de son âge Eocène inférieur, il est plus primitif que les formes du Paléocène d'Amérique du Nord, au moins en ce qui concerne la morphologie des dents postérieures. Aussi bien morphologiquement que chronologiquement, il pourrait constituer un ancêtre pour *Allognathosuchus haupti*, du Lutétien d'Europe. Cette hypothèse doit cependant être considérée avec prudence, car l'anatomie d'*Allognathosuchus woutersi* est encore

très incomplètement connue, et les comparaisons ne peuvent donc porter que sur peu de caractères.

Sur de possibles ancêtres européens d'*Allognathosuchus woutersi*, on ne peut pas dire grand chose à l'heure actuelle, car les Crocodyliens du Paléocène d'Europe sont excessivement mal connus. Dans le Crétacé supérieur d'Autriche et du Sud de la France, on connaît des restes très fragmentaires de petits Alligatoridae tribodontes (BUFFETAUT, 1979, 1980). Les dents sont en général comprimées latéralement, et évoquent ainsi *Allognathosuchus woutersi*, mais on sait trop peu de choses sur la morphologie des mâchoires de ces formes pour qu'une comparaison significative puisse être envisagée.

Genre *Diplocynodon* POMEL, 1847
Diplocynodon sp.

La présence du genre *Diplocynodon* à Dormaal est démontrée par un dentaire gauche de petite taille (n° D.2.W., Pl. I, F-H) auquel manque la partie postérieure. Ce spécimen montre, en vue dorsale, quinze alvéoles (il en manque donc à peu près cinq à l'arrière); les proportions en sont données par le graphique de la fig. 2. On remarque notamment que le troisième et le quatrième alvéoles sont grands et contigus; ce caractère est constant chez *Diplocynodon*. Toutes les dents sont brisées ou absentes, à l'exception de la quatorzième, qui est assez comprimée latéralement et dont l'apex est assez obtus. En vue latérale, le bord alvéolaire montre des ondulations moyennement marquées; il est nettement relevé au niveau des troisième et quatrième alvéoles, puis concave vers le haut, et de nouveau relevé au niveau des grands dixième, onzième et douzième alvéoles. La face latérale du dentaire est ornée de cupules ovales passant plus ventralement à des sillons longitudinaux. La symphyse mandibulaire est courte, s'étendant jusqu'au niveau du quatrième alvéole. La surface de contact avec le splénial, sur la face médiale, montre que cet os ne participait pas à la symphyse. Le canal meckélien est vaste et profond.

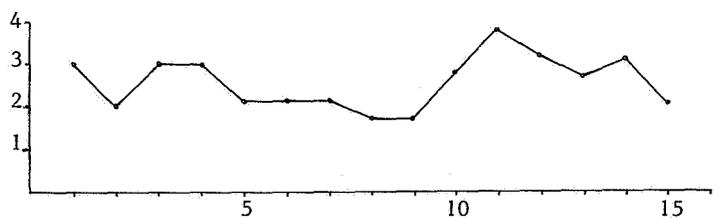


Fig. 2 - Diagramme montrant les diamètres des alvéoles du dentaire de *Diplocynodon* sp. n° D.2.W.. La position des alvéoles dans la rangée dentaire est indiquée en abscisses, le diamètre de chaque alvéole en ordonnées.

Les faibles dimensions de cet os (longueur totale du spécimen : 57 mm) indiquent qu'il appartenait à un jeune individu. Ses caractères sont difficiles à comparer à ceux des adultes qui sont le plus souvent décrits dans la littérature, entre autres, les "espaces interdentaires"

plus marqués entre certains alvéoles, que BERG (1966) a tenté d'utiliser à des fins systématiques, ne sont pas visibles sur cette pièce. Les données métriques utilisées par BERG (1966) sur diverses espèces de *Diplocynodon* ne fournissent pas dans le cas de ce dentaire de renseignements vraiment utiles, probablement à cause des modifications allométriques de la tête des Crocodiliens durant la croissance (cf. KÄLIN, 1933), qui rendent peu significatives les comparaisons avec des spécimens plus âgés de *Diplocynodon*. C'est pourquoi il paraît préférable de s'en tenir à la désignation *Diplocynodon* sp.

Parmi les restes de crocodiliens trouvés à Dormaal, beaucoup sont probablement attribuables aussi à *Diplocynodon*. Il s'agit notamment de quelques débris de mâchoires, et de nombreuses dents isolées. Celles-ci, coniques et pointues, parfois légèrement cannelées, sont d'un type crocodilien passablement banal, et il paraît extrêmement difficile de distinguer les dents antérieures d'*Allognathosuchus* de celles de *Diplocynodon*.

Famille Crocodylidae
Genre *Asiatosuchus* MOOK, 1940
Asiatosuchus sp.

Le Crocodylidé *Asiatosuchus* n'est représenté avec certitude à Dormaal que par un nombre relativement restreint de dents isolées dont la morphologie est assez caractéristique (Pl. I, S-U). Il s'agit de dents robustes, à la couronne peu élevée, légèrement comprimée latéralement, avec une région apicale obtuse ou arrondie. La couronne porte deux épaisses carènes formant un bourrelet granuleux. L'émail est couvert de très nombreuses rides irrégulières très fines, qui ont tendance à se décomposer en granules vers l'apex. Une facette d'usure apicale est parfois visible. Sur tous les spécimens, la racine est incomplète; on constate seulement qu'elle était creuse, lisse et séparée de la couronne par un collet assez net. Ces dents rappellent un peu certaines dents d'*Allognathosuchus* mais elles ne sont jamais aussi nettement broyeuses, le collet est moins marqué, l'ornementation de l'émail est différente, et la racine n'a pas le même aspect. En outre, toutes les dents d'*Allognathosuchus* de Dormaal sont nettement plus petites que celles rapportées à *Asiatosuchus*.

La comparaison avec divers restes de Crocodiliens de l'Eocène européen permet une identification de ces dents au niveau générique. On trouve en effet des dents de ce type à l'arrière des mâchoires chez le grand Crocodylidé *Asiatosuchus*. J'ai pu le constater sur les spécimens d'*Asiatosuchus germanicus* BERG, 1966 de Messel conservés au Hessisches Landesmuseum (Darmstadt), ainsi que sur un beau crâne d'*Asiatosuchus* trouvé à Issel (Aude) par P. OLIVIER (CNRS, Toulouse) et conservé dans les collections du Laboratoire de Paléontologie de l'Université Paris VI. A la différence des dents de type tribodonte d'*Allognathosuchus*, les dents postérieures obtuses d'*Asiatosuchus* sont écartées les unes des autres dans des alvéoles nettement séparés, et non pas contigus. Leur présence indique apparemment que ce Crocodylien avait à broyer une

partie résistante de sa nourriture, mais n'implique pas une spécialisation alimentaire aussi poussée que celle que l'on peut attribuer à *Allognathosuchus* et aux autres Crocodiliens tribodontes (cf. BUFFETAUT & FORD, 1979).

Asiatosuchus, signalé dès le Paléocène dans le bassin de Nanxiong en Chine (YOUNG, 1964), est connu en Europe dans l'Eocène inférieur (avec *Asiatosuchus depressifrons* (BLAINVILLE, 1835), des lignites du Soissonnais, de l'argile plastique de la région parisienne, et du gisement d'Erquelines; voir PLANTE, 1870, LERICHE, 1899, DOLLO, 1922) et dans l'Eocène moyen (*A. germanicus* de Messel et des spécimens probablement attribuables à cette espèce du Geiseltal, du Monte Bolca et d'Issel; voir BERG, 1966, BUFFETAUT, 1982a, KRUMBIEGEL *et al.*, 1983). L'espèce-type du genre *A. grangeri* MOOK, 1940, décrite par MOOK (1940) de la Formation Irдин Manha de Mongolie intérieure, serait d'âge Eocène supérieur. Il ne semble pas que les différentes espèces d'*Asiatosuchus* décrites à ce jour puissent être distinguées sur des dents isolées; c'est pourquoi les spécimens de Dormaal sont désignés comme *Asiatosuchus* sp.

Incidentement, on peut remarquer que des restes d'*Asiatosuchus* ont été à diverses reprises attribués à *Allognathosuchus* par suite de confusions dues à l'aspect des dents postérieures. C'est le cas par exemple des dents provenant de l'Eocène inférieur de Rians attribuées à tort à *Allognathosuchus* par GINSBURG *et al.* (1967). De même, un maxillaire provenant du Geiseltal et attribué à *Allognathosuchus* par KRUMBIEGEL *et al.* (1983, fig. 123) appartient très vraisemblablement à *Asiatosuchus*, et c'est peut-être aussi le cas du crâne et de la mandibule représentés à la figure 120 de la même publication.

La présence d'*Asiatosuchus* à Dormaal étant attestée par des dents d'un type particulier, on peut supposer que certains autres restes de ce gisement (débris d'os crâniens de grande taille, grosses dents coniques) appartiennent aussi à cette forme, mais ils ne sont pas aussi caractéristiques que les dents postérieures, et l'attribution demeure incertaine.

Crocodylien ziphodonte indéterminé

Une dent isolée trouvée à Dormaal (Pl. I, V-W), d'un type bien particulier, mérite aussi d'être décrite, bien qu'elle ne soit pas identifiable avec précision. Cette dent pointue est de petite taille (hauteur de la couronne : 6,5 mm) et nettement comprimée latéralement (épaisseur labiolinguale maximale : 3,8 mm). La faible hauteur de la couronne suggère qu'il s'agit d'une dent postérieure. En vue latérale, la couronne à la forme d'un triangle isocèle. La face linguale est très légèrement concave. Il existe deux carènes bien marquées, l'une antérieure et l'autre postérieure; toutes deux sont crénelées (bien que les dentelures soient assez usées et semblent disparaître à faible distance de l'apex). La racine est mal conservée. Cette dent provient apparemment d'un Crocodylien ziphodonte

(à dents comprimées et crénelées), mais il est très difficile de déterminer si elle ressemble plus aux dents du Crocodyliidé *Pristichampsus* GERVAIS, 1853 ou à celles des divers Mésosuchiens ziphodontes décrits dans l'Eocène européen (cf. BUFFETAUT, 1982b). S'il s'agit de *Pristichampsus*, on a affaire à un des plus anciens représentants de ce genre signalés en Europe, car, si cet Eusuchien ziphodonte est connu en Chine dès le Paléocène supérieur (avec notamment le crâne décrit sous le nom de *Planocrania* par LI, 1976), il ne devient abondant en Europe qu'au Lutétien (Messel, Geiseltal, Argenton, Buxwiller, etc...), bien que BERG (1966) ait signalé des dents de cet animal dans le Cuisien de Monthelon (Marne). Si, en revanche, la dent en question provient d'un Mésosuchien ziphodonte, il s'agit du premier reste d'âge Eocène inférieur attribuable à ce groupe en Europe (les quelques spécimens déjà connus, de Messel, de la Livinière, d'Espagne et du Portugal, proviennent de l'Eocène moyen ou de l'Eocène supérieur; voir BUFFETAUT, 1982b). Il faut toutefois rappeler que GROESSENS-VAN DYCK (1982) a signalé dans le gisement Thanétien de Vinalmont (province de Liège) des vertèbres amphicoeles indiquant la présence d'un Crocodilien mésosuchien. En l'absence de dents, on ne peut décider s'il s'agissait d'une forme ziphodonte, mais la vertèbre figurée (GROESSENS-VAN DYCK, pl. 8a, b) n'est pas sans rappeler des caudales associées à des dents de type ziphodonte dans le gisement Bartonien de La Livinière, dans l'Hérault (voir BUFFETAUT, 1982b).

CONCLUSIONS : LA FAUNE CROCODILIENNE DE DORMAAL.

En dépit du caractère fragmentaire des spécimens, les restes de Crocodiliens du Sparnacien de Dormaal révèlent une diversité assez grande, liée sans doute à des spécialisations alimentaires. *Diplocynodon* était probablement à cet égard un "généraliste" capable de se nourrir d'organismes très variés, à l'instar des alligators actuels. *Asiatosuchus* devait aussi avoir un régime très varié, mais sa forte taille et ses mâchoires massives pouvaient lui permettre de capturer des proies de plus grandes dimensions. *Allognathosuchus* était très probablement plus spécialisé, comme en témoignent les adaptations particulières de ses mâchoires et de sa denture, qui suggèrent, comme pour les autres Crocodiliens tribodontes (BUFFETAUT et FORD, 1979), des proies protégées par une coquille dure, telles que de petites tortues ou des mollusques. Quant au Crocodilien ziphodonte représenté par une dent unique, il faut sans doute y voir un prédateur terrestre, par analogie avec les quelques formes comparables mieux connues (ces moeurs terrestres peuvent d'ailleurs expliquer en partie la rareté de cette forme dans le gisement). On peut noter, en passant, que rien n'indique l'existence à Dormaal des Eusuchiens longirostres connus dans d'autres gisements éocènes d'Europe, tels qu'*Eosuchus lerichei* DOLLO, 1907, d'Erquelinnes, ou *Dollosuchus dixonii* (OWEN, 1850), du Sussex et de Maransart, en Brabant (voir SWINTON, 1937). Peut-être cette absence est-elle due à des différences d'écologie, les longirostres en question semblant avoir préféré les milieux littoraux.

L'assemblage de Crocodiliens trouvés à Dormaal présente un intérêt certain en ce qui concerne l'évolution du groupe dans le Paléogène d'Europe. En effet, la faune crocodilienne européenne de l'Eocène inférieur était jusqu'à présent mal connue. Il apparaît désormais qu'elle présentait déjà d'étroites ressemblances avec celle de l'Eocène moyen, mieux connue grâce surtout aux découvertes de Messel : *Diplocynodon*, *Allognathosuchus* et *Asiatosuchus* sont présents dès le début de l'Eocène à Dormaal, et persistent dans le Lutétien. Seul le premier de ces genres, apparemment, survivra à la fin de l'Eocène, les deux autres disparaissent au cours de l'Eocène supérieur, peut-être par suite d'une détérioration climatique (BUFFETAUT, 1982a). Dans le cas d'*Allognathosuchus*, on l'a vu, il est possible qu'il y ait eu évolution de l'espèce sparnacienne *A. woutersi* à l'espèce lutétienne *A. haupti*. On ne peut pas dire grand chose, hélas, des prédécesseurs possibles des formes de Dormaal en Europe, car les restes de Crocodiliens trouvés dans le Thanétien de la région de Reims (Cernay, Berru, etc...) n'ont jamais été décrits. LEMOINE (1881, p. 17) signale seulement que "les crocodiliens appartiennent aux genres caïman et crocodile", ce qui indique sans doute la présence d>Alligatoridae et de Crocodylidae. Il faut signaler en outre qu'un dentaire de *Diplocynodon* provenant du Thanétien des environs de Reims est exposé au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Quant aux autres gisements de Vertébrés du Paléocène d'Europe (Hainin, Walbeck, Menat, Vinalmont), les restes de Crocodiliens qu'ils ont livré ne permettent pas d'identification précise. On peut toutefois remarquer que certains des genres présents à Dormaal sont connus dans des gisements plus anciens dans d'autres régions du monde : c'est le cas d'*Asiatosuchus* et d'*Allognathosuchus*, présents respectivement en Chine et en Amérique du Nord dès le Paléocène. Il ne semble donc pas, dans l'état actuel des connaissances, que l'on puisse mettre en évidence un changement important dans les faunes crocodiliennes des régions laurasiatiques à la limite Paléocène-Eocène.

D'un point de vue paléobiogéographique, les Crocodiliens de Dormaal ont des affinités notables avec des formes nord-américaines. *Allognathosuchus* et *Diplocynodon* (cf. MOOK, 1960) sont connus sur le continent américain et, comme l'a suggéré BERG (1966), il est possible que des formes de l'Eocène des États-Unis telles que "*Crocodylus*" *clavis* COPE, 1872 soient attribuables à *Asiatosuchus* (voir aussi BUFFRENIL & BUFFETAUT, 1981). Les ressemblances avec les Crocodiliens paléogènes d'Asie sont moins marquées, car *Asiatosuchus* est le seul genre en commun qui soit attesté (toutefois, *Eoalligator chunyii*, décrit par YOUNG (1964) du Paléocène de Nanxiang, n'est pas sans rappeler *Allognathosuchus*).

Les ressemblances importantes entre les Crocodiliens de Dormaal et des formes du Paléogène nord-américain ne sont pas étonnantes, puisque l'on sait que des échanges fauniques entre l'Europe et l'Amérique du Nord ont été possibles, via les terres alors émergées de la région de l'Atlantique Nord, jusqu'à l'Eocène inférieur (WEST & DAWSON, 1978; HOCH, 1983). La présence d'*Allognathosuchus* dans l'île

d'Ellesmere prouve d'ailleurs que la haute latitude de la voie de communication terrestre n'était pas un obstacle à son utilisation par des Crocodiliens. On peut enfin remarquer que les ressemblances au niveau générique entre les Crocodiliens européens et nord-américains sont encore fortes à l'Eocène moyen (avec, en commun, *Allognathosuchus*, *Diplocynodon* et très probablement *Asiatosuchus*), alors que chez les Mammifères les faunes sont devenues nettement distinctes. Cette différence est peut-être due à des taux d'évolution plus lents chez les Crocodiliens, avec pour résultat une évolution divergente moins rapide de part et d'autre de l'Atlantique devenu une barrière efficace.

REMERCIEMENTS.

Mes remerciements vont d'abord à Messieurs G. WOUTERS et P. COUPATEZ, de Bruxelles, qui m'ont confié pour étude les Crocodiliens récoltés par eux à Dormaal. Les comparaisons avec les Crocodiliens fossiles nord-américains ont été rendues possibles par une bourse de l'OTAN, et celles avec les formes de Messel par une subvention du Deutscher Akademischer Austauschdienst.

BIBLIOGRAPHIE.

- BERG, D. E. (1966) - Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus* ?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, 52, p. 1-105, Darmstadt.
- BRUNET, M. et GABILLY, J. (1981) - Découverte d'une faune de Vertébrés bartoniens dans le Tertiaire continental du Seuil du Poitou. *Bull. Soc. géol. France* (7), 23, 1, p. 95-100, Paris.
- BUFFRENIL, V. de et BUFFETAUT, E. (1981) - Skeletal growth in an Eocene crocodilian skull from Wyoming as an indicator of ontogenic age and paleoclimatic conditions. *J. Vert. Paleont.*, 1, (1), p. 57-66, Norman.
- BUFFETAUT, E. (1978) - La poche à phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de Vertébrés du Ludien supérieur. 4 - Crocodiliens. *Palaeovertebrata*, 8, II-IV, p. 191-199, Montpellier.
- BUFFETAUT, E. (1979) - Revision der Crocodylia (Reptilia) aus den Gosau-Schichten (Ober-Kreide) von Österreich. *Beitr. Paläont. Österreich*, 6, p. 89-105, Wien.
- BUFFETAUT, E. (1980) - Crocodilians from the continental Upper Cretaceous of Europe: new finds and interpretations. *Mesozoic Vertebrate Life*, 1, p. 5-14, San Diego.
- BUFFETAUT, E. (1982a) - Les Crocodiliens européens et la coupure Eocène-Oligocène. *9e Réunion. Ann. Sc. Terre*, p. 101, Paris.
- BUFFETAUT, E. (1982) - Un problème de paléobiogéographie continentale: les Crocodiliens méso-suchiens ziphodontes de l'Eocène européen. *Bull. Soc. géol. France*, (7), 24, 5-6, p. 1101-1107, Paris.
- BUFFETAUT, E. et FORD, R. L. E. (1979) - The crocodilian *Bernissartia* in the Wealden of the Isle of Wight. *Palaeontology*, 22, 4, p. 905-912, London.
- CASE, E. C. (1925) - Note on a new species of the Eocene crocodilian *Allognathosuchus*, *A. wartheni*. *Contrib. Mus. Geol. Univ. Michigan*, 2, 5, p. 93-97, Ann Arbor.
- COPE, E. D. (1884) - The Vertebrata of the Tertiary formations of the West. *U. S. Geol. Surv. Territ.*, p. 1-1009, Washington.
- DE STEFANO, G. (1905) - Appunti sui Batraci e sui Rettili del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. Parte terza: Coccodrilli - Serpenti - Tartarughe. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, 24, 1, p. 17-63, Roma.
- DOLLO, L. (1922) - Les Vertébrés vivants et fossiles du Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles. *Congr. géol. internat.*, Livret-guide, 13e session, excursion D1, p. 1-53, Bruxelles.
- ESTES, R. et HUTCHISON, J. H. (1980) - Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic Archipelago. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 30, p. 325-347, Amsterdam.
- GINSBURG, L., MENNESSIER, G. et RUSSELL, D. E. (1967) - Sur l'âge Eocène inférieur des sables bleutés du Haut-Var et ses conséquences. *C. R. Soc. géol. France*, p. 272-273, Paris.
- GODINOT, M., BROIN, F. de, BUFFETAUT, E., RAGE, J.C. et RUSSELL, D. (1978) - Dormaal: une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *C. R. Acad. Sc.*, 287, D, p. 1273-1276, Paris.
- GROESSENS-VAN DYCK, M.-C. (1982) - Note sur les Chéloniens et les Crocodiles du gisement paléocène de Vinalmont (Province de Liège, Belgique). *Bull. Soc. belge de Géol.*, 91, 3, p. 163-185, Bruxelles.
- HOCH, E. (1983) - Fossil evidence of early Tertiary North Atlantic events viewed in European context. In Structure and development of the Greenland-Scotland ridge (Bött, Saxov, Talwani & Thiede, ed.), Plenum Publishing Corp., p. 401-415.
- KÄLIN, J. A. (1933) - Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodilenschädels. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontogen. Tiere*, 57, p. 535-714, Jena.
- KÄLIN, J. A. (1939) - Ein extrem kurzschnauziger Crocodilide aus den Phosphoriten des Quercy, *Arambourgia* (nov. gen.) *gaudryi* DE STEFANO. *Abh. Schweiz. Palaeont. Ges.*, 62, p. 1-18, Basel.
- KRUMBIEGEL, G., RÜFFLE, L. et HAUBOLD, H. (1983) - Das eozäne Geiseltal. Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, p. 1-227.
- LEMOINE, V. (1881) - Sur les ossements fossiles des terrains tertiaires inférieurs des environs de Reims. *Un. méd. scient. Nord-Est*, 1, p. 8-19, Reims.
- LERICHE, M. (1899) - Note sur le *Crocodylus depressifrons* trouvé à Urcel (Aisne). *Ann. Soc. géol. Nord*, 38, p. 92-94, Lille.

- LI, J. (1976) - Fossils of *Sebecosuchia* discovered from Nanxiong, Guandong. *Vertebrate Palasiatica*, 14, 3, p. 169-173, Beijing.
- MOOK, C. C. (1921) - *Allognathosuchus*, a new genus of Eocene crocodylians. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 44, 10, p. 105-110, New York.
- MOOK, C. C. (1940) - A new fossil crocodylian from Mongolia. *Am. Mus. Novit.*, 1097, p. 1-3, New York.
- MOOK, C. C. (1960) - *Diplocynodon* remains from the Bridger beds of Wyoming. *Am. Mus. Novit.*, 2007, p. 1-4, New York.
- PLANTE, G. (1870) - Sur les lignites inférieurs de l'argile plastique du bassin parisien. *Bull. Soc. géol. France*, (2), 27, 2, p. 204-216, Paris.
- RUSSELL, D. E., HARTENBERGER, J. L., POMEROL, C., SEN, S., SCHMIDT-KITTLER, N. et VIANEY-LIAUD, M. (1982) - Mammals and stratigraphy : the Paleogene of Europe. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, p. 1-77, Montpellier.
- RUTOT, A. (1884) - Explication de la feuille de Landen. *Serv. carte géol. royaume*, p. 5-60, Bruxelles.
- SIMPSON, G. G. (1930) - *Allognathosuchus mooki*, a new crocodile from the Puerco Formation. *Am. Mus. Novit.*, 445, p. 1-16, New York.
- SWINTON, W. E. (1937) - The crocodile of Maransart (*Dollosuchus dixonii* (OWEN)). *Mém. Mus. roy. Hist. nat., Belgique*, 80, p. 1-46, Bruxelles.
- WETTZEL, K. (1935) - *Hassiacosuchus haupti* n. g. n. sp., ein durophages Krokodil aus dem Miozän von Messel. *Notizbl. Ver. Erdk. u. hess. geol. L.-Anst.*, 5, 16, p. 40-49, Darmstadt.
- WEST, R. M. et DAWSON, M. R. (1978) - Vertebrate paleontology and the Cenozoic history of the North Atlantic region. *Polarforschung*, 48, 1/2, p. 103-119, Münster.
- YOUNG, C. C. (1964) - New fossil crocodiles from China. *Vertebrata Palasiatica*, 8, 2, p. 189-208, Beijing.

Manuscrit déposé
le 6 juin 1984.

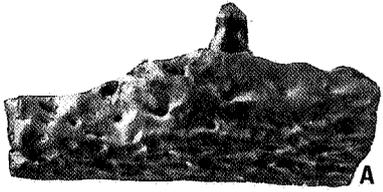
EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

RESTES DE CROCODYLIENS DE L'EOCENE INFÉRIEUR DE DORMAAL, BELGIQUE.

- A, B, C : fragment de dentaire gauche, holotype d'*Allognathosuchus woutersi* n. sp., n° R 105, en vues latérale (A), dorsale, B, et médiale (C);
- D, E : maxillaire droit d'*Allognathosuchus woutersi*, n° D. 1. W., en vues ventrale (D) et dorsale (E);
- F, G, H : dentaire gauche de *Diplocynodon* sp., n° D. 2. W., en vues latérale (F), dorsale (G) et médiale (H);
- I, J : dent broyeuse postérieure d'*Allognathosuchus woutersi*, n° D. 3. W., sous deux vues différentes montrant la forte compression latérale;
- K, L : idem, n° D. 4. W.;
- M, N : idem, n° D. 5. W.;
- O, P : idem, n° D. 6. W.;
- Q, R : idem, n° D. 7. W.;
- S, T, U : dents postérieures d'*Asiatosuchus* sp., n° D. 8. W. (S), n° D. 9. W. (T), n° D. 10. W. (U);
- V, W : deux vues de la dent de Crocodylien ziphodonte n° D. 11. W.

A à H : x1; I à W : x3.

Tous ces spécimens provenant des récoltes G. WOUTERS P. COUPATEZ, appartiennent aux collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.



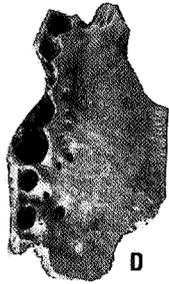
A



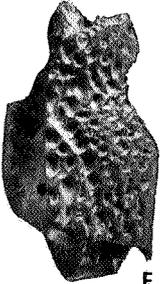
B



C



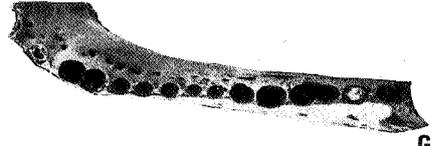
D



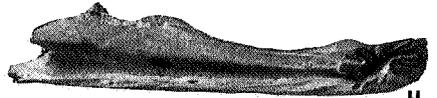
E



F



G



H



I



J



K



L



M



N



O



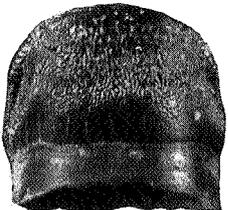
P



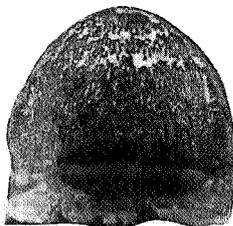
Q



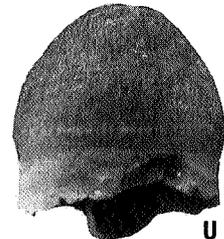
R



S



T



U



V



W

N. V. SMET D. B.

**VERKENNINGSBORINGEN
WATERWINNINGSPUTTEN
POMPENINBOUW
WATERBEHANDELING
AFVALWATERSTATIONS
BETONBORINGEN**

**Stenehei 30
2480 DESSEL
Tel. 014/37 76 56
Telex 33189**