

LA VARIABILITE MORPHOLOGIQUE DENTAIRE DU *LANDENODON*
(CONDYLARTHRA) DE DORMAAL (EOCENE, BELGIQUE)

par

Marc GODINOT*

SOMMAIRE

	page
Résumé, Abstract	168
I. Introduction	168
II. Analyse de la morphologie	169
- dents de lait	169
- dents inférieures	170
- dents supérieures	178
III. Analyse de la taille. Conclusion systématique	184
IV. Discussion	186
Remerciements	188
Bibliographie	189
Tableaux	191
Légende de la planche 1	196

*Laboratoire de Paléontologie, U.S.T.L., Place Eugène Bataillon, 34060 MONTPELLIER Cedex.

Palaeovertebrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat : 167-196, 16 fig., 1 pl.

(Accepté le 7 Juin 1979, publié le 31 Octobre 1980)

RESUME

L'étude des variations dentaires chez *Landenodon* de Dormaal (Eocène inférieur, Belgique) montre qu'une seule espèce est présente dans le gisement : *L. woutersi* QUINET, 1968 (*Condylarthra*, *Arctocyoniidae*, *Arctocyoniinae*). Une forte variabilité morphologique est décrite, concernant spécialement le métaconide des P/4, le paraconide des M/2, et plusieurs caractères des M1/ qui se sont révélés indépendants. Cette variabilité est discutée.

ABSTRACT

The study of dental variations in *Landenodon* from Dormaal (early Eocene, Belgium) shows that only one species is present in this locality : *L. woutersi* QUINET, 1968 (*Condylarthra*, *Arctocyoniidae*, *Arctocyoniinae*). A high morphological variability is described, especially concerning the metaconid of P/4, the paraconid of M/2, and some characters of M1/ which have been found to be independant of each other. This variability is discussed.

I. INTRODUCTION

Le gisement de Dormaal (Brabant, Belgique), anciennement Orsmaal et actuellement Zoutleeuw, sur la commune de Halle-Bodienhoven, a livré une des plus belles faunes européennes de l'Eocène inférieur. Les premières listes fauniques en ont été fournies par Dollo (Dollo, 1909 ; Dollo et Teilhard de Chardin, 1924). Un nouveau matériel récolté par le Musée de Bruxelles fut confié pour étude à Teilhard de Chardin (1925, 1926, 1927, 1928) et à Dollo (1925). A la suite de nouvelles fouilles faites par le même Musée, Quinet a réétudié une partie de l'ensemble (1964, 1966, 1968, 1969). Ce gisement est inséré dans les couches du Landénien de Belgique. Nous avons montré qu'il est postérieur à un renouvellement faunique important, qui le situe dans l'Eocène inférieur et non au sommet du Paléocène (Godinot *et al.*, 1978).

Cette faune comporte encore plusieurs éléments archaïques, qui disparaîtront très vite ultérieurement ; c'est le cas de *Landenodon*, le seul Arctocyonidé à avoir franchi en Europe la limite Paléocène-Eocène, alors que cette famille de Condylarthres était abondante au Paléocène (Russell, 1964, et ce volume). Ce survivant est un animal de petite taille : sa mandibule est du même ordre de grandeur que celle d'un Chat ; ses dents à cuspides relativement pointues évoquent un régime plus insectivore, ou plus carnivore, que celui d'*Arctocyon*. Teilhard de Chardin avait attribué une série de dents isolées de *Landenodon* aux Oxyclénidés (*Procreodi*), sans les nommer (Teilhard de Chardin, 1927). Il avait remarqué leur variabilité et y distinguait trois types morphologiques. Disposant d'un nouveau matériel, dont une mandibule portant P4/ et M/3, Quinet crée le genre *Landenodon* avec deux espèces, *L. woutersi* et *L. luciani* (Quinet, 1968). C'est cette variabilité morphologique, remarquée par les deux auteurs précédents, que j'ai analysée dans le but de déterminer le nombre exact d'espèces dans le gisement. Ceci a été possible grâce au prêt d'un important matériel inédit : les collections Wouters,

Gigase et Crochard-Girardot-Herman ; celles-ci comportent au total plus de 150 dents isolées de *Landenodon*, et quelques portions de mandibules édentées.

Au point de vue systématique, Teilhard de Chardin avait noté la ressemblance de cette forme avec *Arctocyonides trouessarti* de Cernay, et avait écrit des Oxyclénidés qu'« on peut les regarder comme une branche carnivore de Condylarthrés » (1927). Quinet a maintenu le genre dans les Oxycléninés, donc dans la famille des Arctocyonidés. Van Valen, qui met le genre en synonymie avec *Prothryptacodon*, garde les mêmes attributions (Van Valen, 1978). Le genre *Landenodon* semble pourtant valable, et il est à placer dans les Arctocyoninés (Russell, ce volume).

LISTE DES ABBREVIATIONS

F.M., C.T.M., L.T.M.	Institut Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Bruxelles.
DO.	Collection Gigase (Anvers).
D.	Collection Crochard-Girardot-Herman (Bruxelles).
CL., WL.	Collection Wouters (Bruxelles).

II. ANALYSE DE LA MORPHOLOGIE

Le travail de Quinet (1968) présente une description et de très belles planches photographiques de *Landenodon*, qui complètent les dessins et planches de celui de Teilhard de Chardin (1927). Seuls des aspects complémentaires sont présentés ici : remarques sur les dents de lait, description de la P/2, description des variations morphologiques des dents. Les dernières dents de lait de *Landenodon* ont été figurées par Teilhard de Chardin (1927) ; mais elles ont été mal interprétées jusqu'à une époque récente : leur identification a été faite il y a plusieurs années par D.E. Russell, et Van Valen les a aussi reconnues (Van Valen, 1978).

DENTS DE LAIT

DP/4 :

Cette prémolaire inférieure de lait avait été considérée par Teilhard de Chardin comme une variante plus carnassière, le « type C » (1927, fig. 15, i et Pl. IV, fig. 19 et 20). Quinet l'isolait et en faisait un « *Arctocyonidae, incertae sedis* » (1968, Pl. IV, fig. 8 à 11). Ces DP/4 sont plus allongées que les M/1, plus étroites, à relief plus élevé et volumineux paraconide projeté antérieurement. Sur les sept dents dont nous disposons, on peut voir une variation du paraconide, qui est souvent à base anguleuse et massive, ressemblant à celui des M/1 ; sur deux dents, WL 1377 et DO-434, le paraconide est beaucoup plus frêle, à base arrondie, séparé du métaconide par une fente plus profonde que sur les autres (fig. 1).

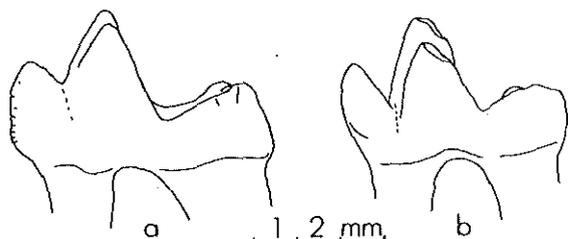


Figure 1. — Dessins schématiques en vue linguale de deux DP4/ ;
a : CL 97 ; b : DO-434.

DP4/ :

La forme curieuse de cette prémolaire supérieure de lait lui a valu des attributions systématiques variées. Teilhard de Chardin pensait qu'elle pourrait appartenir à un Créodonte mal connu, voisin de *Chriacus* (1927, fig. 8, e et Pl. II, 24). Quinet en a fait une nouvelle espèce « *Chriacus europaeus* (?) » et l'a figurée à nouveau (1968, Pl. V, fig. 1 à 3). Sigé l'avait placée dans les Apatémyidés (Sigé, 1975). Elle présente un contour comparable à celui des M1/ d'Apatémyidés, avec un bord labial rectiligne beaucoup plus étendu que le bord lingual ; mais l'hypocône très petit, accolé à la base du protocône, et la proximité des conules et du protocône sont bien d'un Condylarthre. On peut observer sur ces dents des variations dans le développement du cingulum lingual et le volume de l'hypocône, la présence ou l'absence d'un métastyle ; ce cingulum labial peut être soit légèrement interrompu en dessous du paracône, soit ascendant sur son flanc et formant une sorte de draperie comme sur les M1/ (voir plus loin).

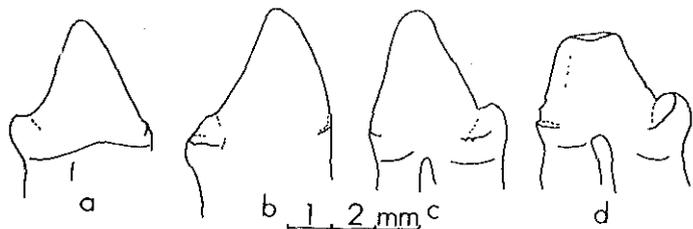


Figure 2. — Dessins schématiques en vue linguale de quatre P/2 ;
a : DO-444 ; b : CL 486 ; c : CL 639 ; d : D-445.

DENTS INFÉRIEURES

P/2 :

Les P/2 de *Landenodon* n'ont jamais été décrites. Dans la collection étudiée, six prémolaires inférieures ont des caractères qui correspondent tout à fait à ce qu'on peut attendre de ces dents comme morphologie et comme taille : la longueur est celle que montrent les alvéoles des mandibules édentées. Leur couronne est formée d'une cuspidé assez élevée, pointue, étroite transversalement (cette cuspidé sera appelée protoconide sur les prémolaires inférieures) ; la crête antérieure issue du sommet est rectiligne ou légèrement convexe, bien marquée sur toutes les dents sauf une : DO-444 ; à la base de cette crête existe un court bourrelet cingulaire lingual, qui s'étend un peu labialement sur la seule DO-444. La crête postérieure du protoconide est rectiligne ou légèrement

concave, souvent crénelée. Il existe enfin un petit talonide court et bas, formé d'une seule cuspidé ; celle-ci peut être mal isolée de la cuspidé principale et entourée d'un cingulum basal, ou bien être séparée de la cuspidé principale par une encoche et prolongée par les deux bourrelets cingulaires courts et peu saillants (4 dents sur 7 ; fig. 2). Les racines sont peu divergentes ; elles sont parallèles et jointives sur la seule WL 1061.

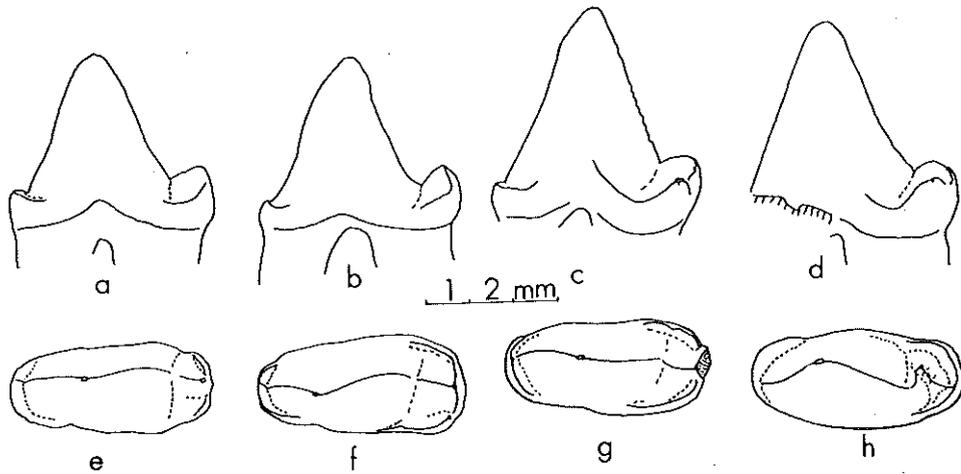


Figure 3. — Dessins schématiques de P/3 ; vues linguales : a à d, vues occlusales : e à h.

a : DO-432 (dessin inversé) ; b : CL 605 ; c : CTM 1346 ; d : CL 87 ; e : CL 605 ; f : CTM 1346 ; g : CL 436 ; h : WL 185.

P/3 :

Les variations des P/3 sont présentées par comparaison avec celle qui a été figurée par Quinet, C.T.M. 1346 (1968, Pl. II, fig. 1, 2). Sur huit P/3, quatre ont une cuspidé principale un peu moins élevée que C.T.M. 1346, et un angle au sommet un peu plus grand. Deux ont un cingulum basal plus saillant antérieurement : DO-432 (fig. 3) et DO-688. Une autre n'en diffère que par la faible concavité de la crête postérieure du protoconide (CL 87). Parmi celles qui ont une couronne moins haute que C.T.M. 1346, l'une a un sillon plus profond isolant la pointe du talonide, et des cingulums latéraux moins développés ne dépassant pas antérieurement le niveau de ce sillon (CL 605). Deux des P/3 (CL 436, CL 69) ont un protoconide très semblable à celui de C.T.M. 1346 ; elles ont par contre un talonide plus symétrique en vue occlusale parce que sans élargissement postéro-lingual, et donc sans le petit tubercule que le cingulum y forme sur d'autres dents. Enfin WL 185, à couronne moins élevée que C.T.M. 1346, a un talonide plus atypique : sa pointe est décalée antérieurement et un peu lingualement ; elle est reliée à la crête postérieure du protoconide et au cingulum postérieur par deux crêtes déviées en direction labiale, d'où un dessin sinusoïdal en vue occlusale (fig. 3).

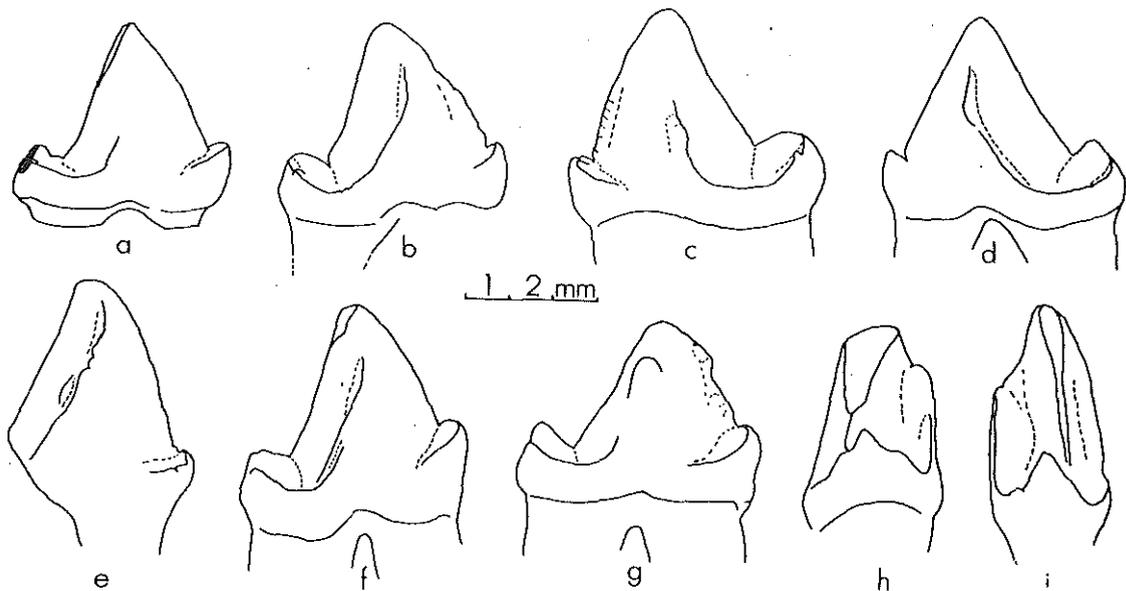


Figure 4. — Dessins schématiques de P/4 ; vues linguales : a à g, vues postérieures : h et i.

a : CL 475 ; b : WL 120 ; c : CL 96 ; d : WL 1148 ; e : CL 506 ; f : CL 611 ; g : DO-252 ; h : DO-252 ; i : CL 67.

P/4 :

Les P/4 se distinguent des P/3 par leurs dimensions plus fortes, un contour plus arrondi en vue occlusale ; en outre, le protoconide est généralement moins élevé, à angle au sommet plus grand, et à crête antérieure souvent plus convexe et parfois crénelée. Les cingulums sont plus développés que sur les P/3 ; le cingulum antérieur forme une pointe plus saillante, parfois presque une cuspidé, reliée à un élargissement lingual et à un prolongement labial incliné. La pointe du talonide est moins postérieure que sur les P/3, et mieux isolée des cingulums qui la bordent.

Une description plus précise de la zone du métaconide des P/4 est présentée (fig. 4) ; en effet, dans cette population fossile, certaines dents ont un métaconide reconnaissable, d'autres n'en ont pas du tout et des situations intermédiaires existent. Il s'agit peut-être de l'apparition d'une nouvelle structure dans une population (voir la discussion plus loin). D'après la morphologie de la zone du métaconide, les P/4 peuvent être rangées en plusieurs catégories aux frontières imprécises :

— un premier groupe (4 sur un ensemble de 17) présente une simple crête, la « crête métaconidienne », reliée de façon plus ou moins nette au cingulum postéro-lingual, qui monte à peu près parallèlement à la crête postérieure du protoconide. Cette crête est peu développée, et elle se soude au protoconide à un niveau peu élevé sur CL 20, CL 475 et DO-696 ; elle se soude à un niveau beaucoup plus élevé sur WL 120 (fig. 4).

— un deuxième groupe (5 sur 17) montre cette crête avec un renflement dans sa partie terminale, peu volumineux et peu étendu, dont la soudure avec le protoconide

est progressive. Ce renflement est à un niveau assez bas sur CL 96, à un niveau plus élevé sur WL 1148, DO-304 et WL 1480. La P/4 du type de *Landenodon woutersi* est à la limite de ce groupe, avec la crête peu marquée et le renflement assez étendu.

— un troisième groupe (3 sur 17) montre une certaine indépendance entre la crête métaconidienne et le renflement voisin. Sur CL 537, la crête est très peu marquée, et le renflement est situé à un niveau relativement bas. Sur CL 506, la crête est bien développée et le renflement est à côté. Sur CL 611, le renflement allongé est à côté de la crête dans sa partie basse, confondu avec elle dans sa partie haute.

— le quatrième groupe (5 sur 17) montre le renflement plus volumineux, allongé, élargi à un niveau élevé coïncidant avec la « crête métaconidienne » ; c'est un véritable métaconide qui est ainsi formé, plus ou moins séparé du protoconide, et dont la base s'enracine à côté de la crête. Sur FM 1169 (figurée par Teilhard de Chardin, 1928, comme *Dissacus* sp., reconnue par Quinet, 1968, p. 33), et sur DO-252 et CL 575, l'élargissement du métaconide est modéré. Sur CL 91 et CL 67, le métaconide apparaît plus large en vue postérieure, mais le protoconide apparaît corrélativement plus étroit (fig. 4).

Comme il y a quelques dents (3e groupe) où la crête et le renflement sont séparés, on peut en première approximation considérer ces deux éléments comme indépendants et tenter d'estimer la fréquence de certains de leurs états. Pour chacun d'eux, seulement deux états ont été distingués à cause du petit nombre de spécimens :

- crête bien développée : à la fois longue et saillante ;
- crête mal développée, ne dépassant pas la mi-hauteur du protoconide, ou bien absente en dessous du renflement sur une distance importante.

renflement \ crête	crête	
	bien développée 8	mal développée 9
présent	13	6
absent	4	3

Cette estimation de fréquence est évidemment très grossière. Pour bien décrire les variations morphologiques de la crête, il faudrait utiliser pour elle seule plusieurs caractères dont la variation semble continue ; il faudrait donc beaucoup plus de dents. Un caractère comme la présence ou l'absence du renflement est peut-être déterminé génétiquement ? Quand il est présent, ce renflement présente de nombreuses variations : position, volume, forme. Les variations de position sont-elles seulement phénotypiques, liées aux aléas de la morphogenèse ? Seule une analyse multivariable très complète donnerait la possibilité d'émettre des hypothèses valables sur ces caractères.

Il faut encore ajouter que les P/4 ont un talonide de largeur assez variable.

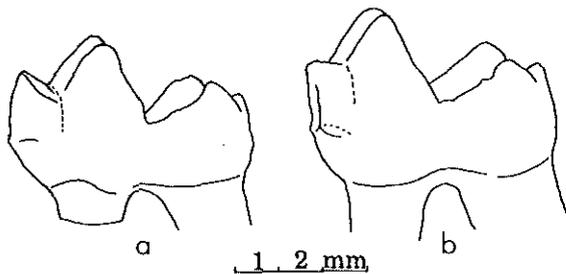


Figure 5. — Dessins schématiques de deux M/1 en vue linguale ; a : DO-279 ; b : WL 1051.

M/1 :

Les M/1 ne présentent pas une variabilité considérable. Elles sont illustrées dans Quinet, 1968, pl. I, II, III. Sur plus de 25 dents, des variations ont été observées, touchant :

— le cingulum ; souvent complet sur la face labiale, et de dessin assez irrégulier, il peut manquer au niveau de l'une des cuspides labiales, ou même des deux (CL 29, WL 1051).

— la base du protoconide, du côté labial ; généralement l'émail y est plus ou moins ridé ; ce caractère apparaît très accentué sur une dent, CL 93, sur laquelle l'émail forme 5 à 6 crêtes juxtaposées.

— le sillon séparant le paraconide et le métaconide ; il est généralement assez profond et bordé par une crête sur chacune des cuspides. Ce sillon peut être peu profond si la crête bordant le paraconide est subhorizontale (WL 1051). Il peut au contraire être plus profond si la crête sur le métaconide est peu marquée ou absente (plusieurs dents) ; il est très profond sur DO-279, où le bassin du trigonide est tout à fait ouvert du côté lingual (ceci a été observé également sur une dent de l'Institut Royal de Bruxelles) (fig. 5).

— le sillon séparant protoconide et métaconide ; il est également plus ou moins profond.

— l'entoconide ; il est souvent plus élevé que l'hypoconulide, et plus ou moins proche de celui-ci ; il est quelquefois de même hauteur ; il est même particulièrement petit, plus bas que l'hypoconulide, sur CL 100.

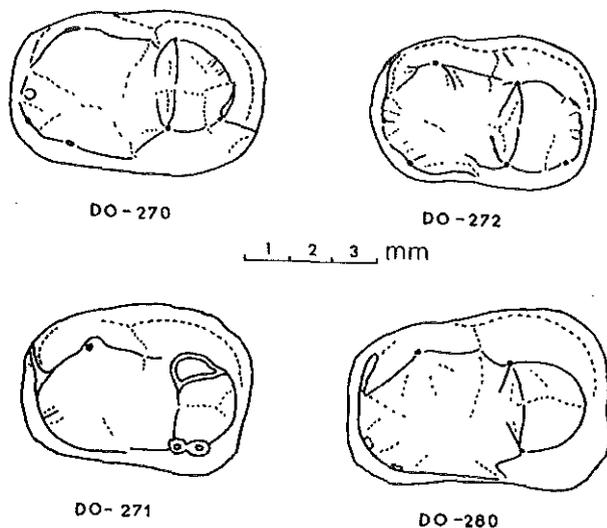


Figure 6. — Dessins schématiques de M/2 en vues occlusales ;
DO-280 : dessin inversé.

M/2 :

Les M/2 se distinguent facilement des M/1 : elles sont moins allongées, ont un paraconide beaucoup moins volumineux, et ont un talonide moins large que le trigonide. Elles ont une morphologie étonnamment variable (fig. 6). Teilhard de Chardin avait distingué parmi elles deux types, l'un à paraconide réduit (A) et l'autre à paraconide persistant (B). On peut en effet distinguer pour ces dents deux types extrêmes. Le plus abondant (type B) présente un paraconide bien formé, séparé du métaconide par une encoche peu profonde ; en vue antérieure, le paraconide est moins élevé que le métaconide, mais il atteint au moins les 2/3 de celui-ci, et leurs silhouettes sont semblables (le paraconide est apparemment plus bas sur CL 390, dont le métaconide est très usé ; fig. 7). Le paraconide porte sur sa face linguale une crête verticale plus ou moins longue, en dessous de laquelle peut exister un très petit segment de cingulum (DO-270, fig. 7). Parmi quinze de ces dents de type B, WL 1100 présente en outre une ébauche de tubercule juste au-dessus de l'encoche séparant le paraconide et le métaconide, sur ce dernier ; WL 42 présente ce même tubercule supplémentaire en mieux formé, et accompagné d'une crête supplémentaire sur la partie proche du flanc du métaconide (fig. 8).

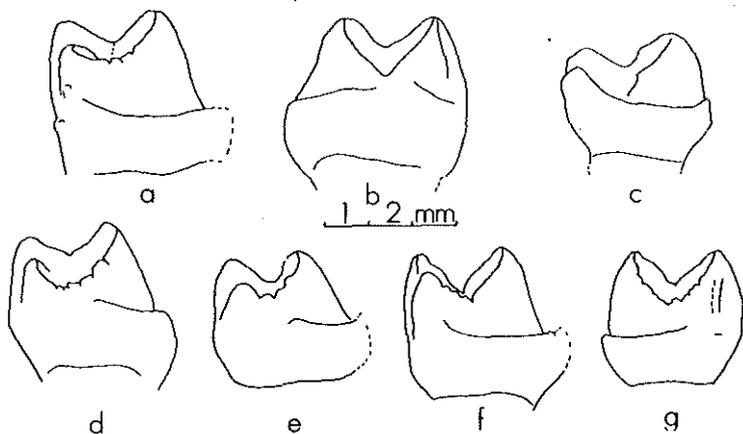


Figure 7. — Dessins schématiques de M/2 en vues antérieures ; a : DO-270 ; b : DO-280 ; c : CL 390 ; d : DO-272 ; e : CL 75 ; f : CL 43 ; g : CL 2.

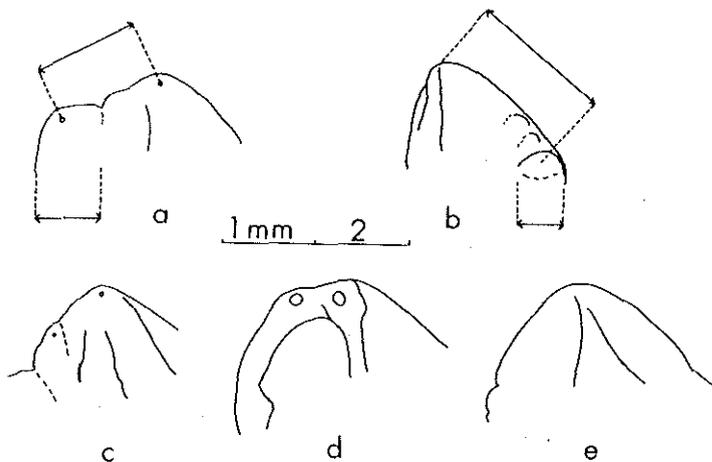


Figure 8. — Dessins schématiques des paraconide et métaconide de M/2 en vue labiale, avec indication des mesures de la distance paraconide-métaconide (a), de la distance métaconide-tubercule basal (b), de l'épaisseur du paraconide (a) et de l'épaisseur du tubercule basal (b) ; a : DO-272 ; b : CL 2 ; c : WL 42 ; d : DO-271 ; e : WL 1079.

Le deuxième type (type A, 4 sur 19) ne présente à première vue pas de paraconide : il présente en vue antérieure une crête inclinée, plus ou moins crénelée, symétrique de la crête descendant du paraconide, et rejoignant cette dernière assez bas, à un niveau proche du cingulum (fig. 7). On trouve à la base de la crête descendant du métaconide un petit tubercule arrondi. Est-ce un reste du paraconide ? Il semble plutôt que l'on doive interpréter ces dents comme ayant fusionné le paraconide au sommet du métaconide :

— elles peuvent présenter sur la face antéro-linguale du métaconide une crête verticale semblable à celle qui existe sur la face linguale du paraconide des dents de type B (CL 2, fig. 7).

— parmi les dents de type B, trois présentent une situation intermédiaire, avec le paraconide proche du métaconide, un tubercule basal qui apparaît en même temps, comme s'il était compensatoire ; seul ce tubercule supplémentaire persiste quand la fusion paraconide-métaconide est complète (fig. 8).

On peut voir sur les figures que le cingulum antérieur est lui-même développé de façon variable ; il est en continuité avec la crête issue du paraconide sur une seule dent assez usée, CL 390 (fig. 7). On peut remarquer également que le bord labial du protoconide apparaît convexe, ou légèrement concave.

Une tentative a été faite pour quantifier la variabilité du paraconide ; pour 19 M/2 ou moitiés antérieures de M/2, des dessins du paraconide et du métaconide en vue labiale ont été faits, agrandis environ 25 fois ; les mesures, directes ou estimées, ont été faites sur ces dessins, et des coefficients de variation calculés ensuite. Si on mesure l'épaisseur du paraconide (fig. 8), on trouve V d'environ 55 ; si on mesure l'épaisseur du paraconide des dents de type B, et l'épaisseur du tubercule basal pour les dents de type A, ce qui minimise la variation, V est d'environ 25. Si on estime la distance paraconide-métaconide (fig. 8), on trouve V proche de 60 aussi bien en prenant pour les dents de type A une distance nulle qu'en prenant la distance métaconide-tubercule basal accessible. Ces coefficients élevés traduisent bien la grande variabilité structurale des trigonides de ces dents.

On peut observer également une certaine variabilité du talonide. L'hypoconide est le plus volumineux des tubercules, et peu variable ; on voit une crête supplémentaire sur sa face linguale sur la seule DO-272. Entoconide et hypoconulide apparaissent souvent, à leur sommet, comme deux renflements verticaux de même importance, saillants par dessus leurs bases ; leurs bases sont soudées en une large cuspide à crête arrondie reliant la base du métaconide à la base de l'hypoconide (fig. 6). Ces deux cuspides varient dans leur volume et leurs relations ; l'hypoconulide est en général plus petit que l'entoconide ; il est particulièrement petit sur WL 1101 et CL 388 ; il est au contraire presque aussi volumineux que l'entoconide sur CL 1 ; et il apparaît très gros et saillant postérieurement sur DO-303, dont l'entoconide est très réduit. Ces deux tubercules sont en général proches ; ils apparaissent bien isolés quand l'un des deux est petit, mais également sur CL 1, bien que les deux soient volumineux. Le cingulum est généralement interrompu au niveau de l'hypoconide, mais il peut aussi être continu (DO-600).

M/3 :

En plus des variations du cingulum et du lobe postérieur, ces dents présentent un paraconide variable ; contrairement aux M/2, le cas le plus fréquent ici est l'absence de paraconide (4 sur 8), ou sa grande réduction (3 sur 8, cas du type de *L. woutersi*) ; le paraconide n'est présent et volumineux que sur WL 1115. En l'absence de paraconide, la morphologie du trigonide est très semblable à celle des M/2 de type A.

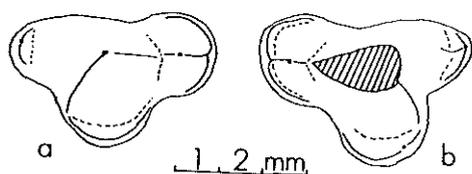


Figure 9. — Dessins schématiques de deux P3/ en vue occlusale ; a : D-56 ; b : CL 699.

DENTS SUPERIEURES

P3/ :

Les P3/ ont un lobe du protocône peu saillant lingualement, avec une ébauche de tubercule sur la seule CL 699 (fig. 9). Une P3/ de *Landenodon* a été figurée par Quinet comme « Créodonte indéterminé. » (1968, Pl. VII, fig. 12, 13, 14). Les six spécimens observés ont un métacône individualisé, proche du cingulum basal, alors que ce tubercule est irrégulier sur les P4/. Parmi les cinq dents de la collection décrite ici, on peut voir une variation dans le développement du lobe postérieur portant le métacône : ce lobe est en général peu saillant et relié, en vue occlusale, au lobe du protocône par une concavité peu profonde ; ce lobe est plus saillant sur CL 699, la P3/ la plus longue, et relié au lobe du protocône par une concavité plus profonde, anguleuse (fig. 9).

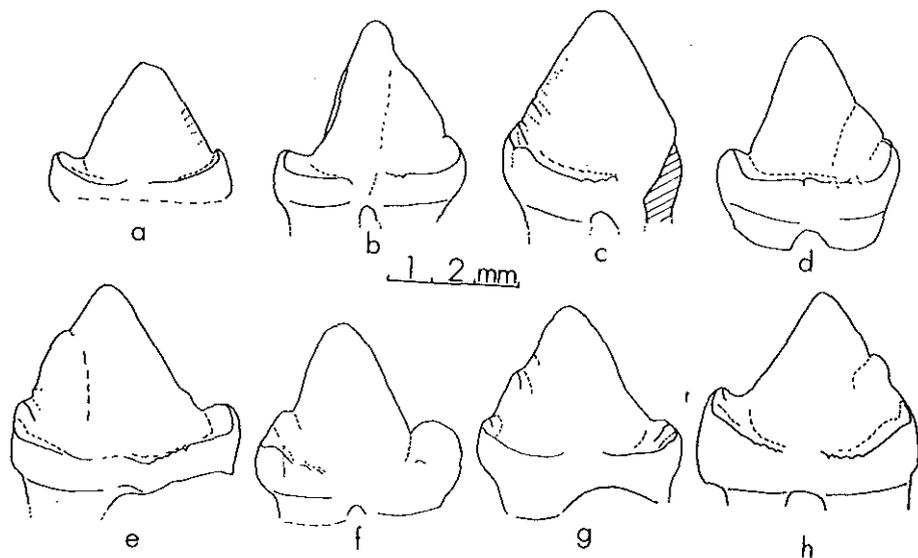


Figure 10. — Dessins schématiques de P4/ en vue labiale ; a : CTM 1362 ; b : D-53 ; c : CL 90 ; d : CL 679 ; e : CL 36 ; f : CTM 1361 ; g : DO-253 ; h : WL 1129.

P4/ :

La P4/ du *Landenodon* de Dormaal apparaît assez fortement variable ; deux exemplaires assez différents en ont été figurés par Quinet 1968, le premier comme « Oxyae-

noïdea (?) *incertae sedis* » (pl. VII, fig. 6, 7, 8), le deuxième comme P3/ d'un « Créodonte indéterminé » (pl. VII, fig. 9, 10, 11). Les variations observées sur huit belles dents sont les suivantes (fig. 10) :

— le cingulum lingual est en général interrompu au voisinage du milieu de la dent ; mais il est continu sur CL 679, et à l'inverse pratiquement absent sur CTM 1361 ;

— le lobe du protocône a une largeur variable ;

— le métacône est lui aussi variable ; il est absent sur deux dents, CTM 1362, dont la crête postérieure du métacône est presque rectiligne et légèrement crénelée, et D-53, dont la crête postérieure du métacône présente une convexité, non crénelée. Le métacône est ébauché comme un petit tubercule à la base d'une crête rectiligne et crénelée sur CL 90, ou comme une ondulation légèrement renflée de la crête sur CL 679 et CL 36. Un petit métacône net est présent sur les trois dernières, situé assez bas sur CTM 1361, situé plus haut sur DO-253 et WL 1129.

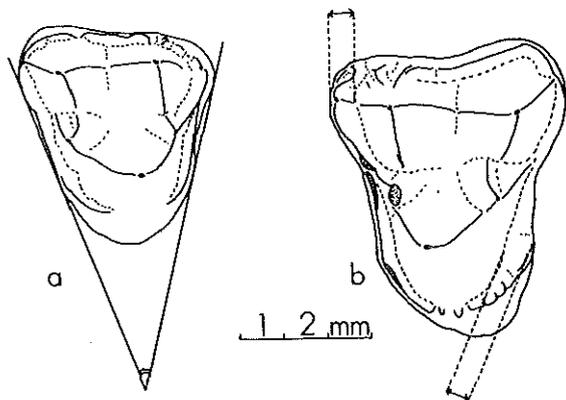


Figure 11. — Dessins schématiques de M1/ en vue occlusale ;
a : CL 18, montrant la manière de mesurer l'angle au sommet ; b : CL 57, montrant les mesures prises comme épaisseur du parastyle et de l'hypocône.

M1/ :

Les critères adoptés pour séparer les M1/ des M2/ sont donnés dans la description des M2/. Les M1/ sont les dents dont la variabilité morphologique est la plus frappante pour l'observateur : on serait tenté de placer certaines dents de types extrêmes dans des genres différents, si les intermédiaires n'étaient pas connus (Planche : DO-259 et WL 161 ; fig. 12 : CL 18 et CL 57). Comme en outre la M1/ est centrale dans la rangée dentaire, donc importante fonctionnellement, l'analyse de la variabilité a été faite avec plus de détails que pour les autres dents. Les mesures et calculs effectués pour quantifier plusieurs aspects de la variabilité sont donnés dans les tableaux I et II.

• La forme de ces dents varie fortement ; elles ont un contour plus ou moins triangulaire. Pour quantifier ce caractère, leur angle au sommet a été mesuré de la façon suivante : le contour des dents en vue occlusale a été dessiné, puis les tangentes aux côtés antérieur et postérieur ont été tracées, et l'angle obtenu mesuré (fig. 11). Pour l'ensemble des M1/ cet angle est en moyenne assez fort (27°), mais très variable ($V = 14,4$;

Tabl. I). On pourrait penser a priori que cet angle est fonction de la longueur, et surtout de la largeur transversale de la dent ; en fait il n'y a aucune corrélation significative entre ces différentes mesures (Tabl. III), et cet angle apparaît comme un caractère intéressant à mesurer, et indépendant des autres (Tabl. III ; voir ci-dessous pour le coefficient douteux de 0,51).

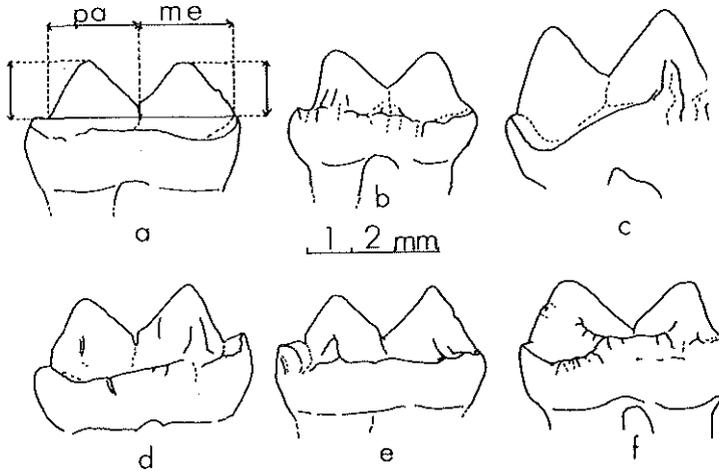


Fig. 12. — Dessins schématiques de M1/ en vue labiale ; le style le plus développé est le parastyle ; a : CL 32, montrant les mesures prises pour hauteur et largeur du paracône et du métacône ; b : CL 18 ; c : CL 57 ; d : WL 100 ; e : CTM 67 ; f : WL 1399 ; (b, c et d sont à une échelle légèrement plus grande).

• Les cônes externes, paracône et métacône, ont une hauteur assez variable. Ils sont bien isolés l'un de l'autre, sauf sur CL 18 où ils sont plus soudés et séparés par un angle plus grand en vue labiale (fig. 12). Pour quantifier la variabilité de la hauteur des cônes, les M1/ peu usées (15, dont 4 moulages) ont été dessinées en vue labiale ; puis une ligne a été tracée entre les encoches isolant les styles ; la hauteur a été mesurée au-dessus de cette ligne, sur une perpendiculaire, et la largeur mesurée sur cette ligne (fig. 12). On trouve pour la hauteur ainsi mesurée un coefficient de variation de 15,3 pour le paracône, 11,2 pour le métacône. L'usure intervient sûrement assez peu dans ces valeurs car elle s'attaque d'abord au métacône, dont la hauteur est la moins variable des deux. Par comparaison, les coefficients de variation de la largeur de ces cônes (8,9 et 7,5 ; Tabl. I) sont très ordinaires bien que plus élevés que ceux des dimensions de ces mêmes dents (5,7 et 7,4). On voit sur le tableau III que la hauteur des deux cônes est un caractère indépendant :

— pas de corrélation significative avec les dimensions des dents ou la largeur du parastyle.

— une forte corrélation entre la hauteur du paracône et celle du métacône (moins de 1 % de chances d'être due au hasard).

— pas de corrélation significative entre la hauteur et la largeur pour chacun des cônes.

— deux corrélations douteuses entre hauteur du paracône et angle, et entre hauteur du métacône et largeur de l'hypocône ; en fait elles ne sont pas significatives puisqu'elles ne se retrouvent pas avec la hauteur de l'autre cône alors que les hauteurs des deux cônes sont fortement corrélées.

Les mesures confirment donc l'observation d'une forte variabilité de la hauteur des cônes externes, qui apparaît en outre indépendante des autres caractères mesurés.

• L'hypocône est relativement variable ; il peut être absent (3) ou présent et plus ou moins fort. Il apparaît bien individualisé quand le cingulum sur lequel il se développe s'amincit fortement de chaque côté ; il peut donc apparaître à l'observateur peu individualisé en ayant pourtant une épaisseur relativement forte, et inversement. Pour apprécier sa variabilité, une mesure a été faite au micromètre de la distance sillon-sommet en vue occlusale (fig. 11) ; celle-ci évite l'erreur due à l'orientation quand on mesure l'épaisseur totale. Le coefficient de variation de 16,0 (Tabl. I) traduit bien la forte variabilité de ce tubercule, qui reste peu important et peut-être peu fonctionnel. (On obtient un coefficient beaucoup plus grand, supérieur à 50, si on soustrait à la même mesure l'épaisseur moyenne du cingulum, pour ne tenir compte réellement que de l'hypocône ; on a alors le même écart-type pour une moyenne plus petite).

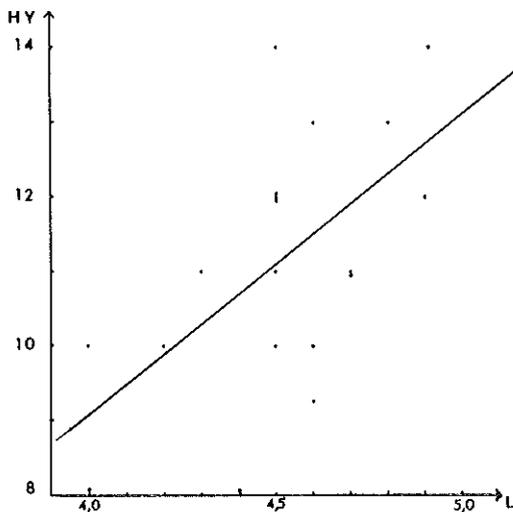


Figure 13. — Diagramme de répartition de l'épaisseur de l'hypocône en fonction de la longueur de la dent, pour les M1/, avec la droite de régression correspondante.

Le tableau III montre que la taille de l'hypocône est corrélée de façon significative avec la taille de la dent (moins de 2 % de chances que cela soit dû au hasard). La droite de régression correspondante reste la même si on soustrait aux mesures de l'épaisseur de l'hypocône l'épaisseur moyenne du cingulum : cela revient à déplacer tous les points parallèlement à l'axe des ordonnées (fig. 13). On voit donc que, malgré la variabilité, l'épaisseur de l'hypocône est en moyenne dans un rapport fixe avec la longueur de la

dent ; c'est la pente de la droite, qui est de 0,14 si on ramène aux mêmes unités).

- Le parastyle est plus ou moins volumineux et saillant. A peine marqué sur WL 161, il est grand sur DO-259 (Planche). La mesure de sa largeur en vue occlusale (fig. 11) donne un coefficient de variation de 21,5 (Tabl. I). Le tableau III montre qu'il s'agit là encore d'un caractère indépendant des autres qui ont été mesurés.

- Le cingulum labial est souvent irrégulier au niveau du paracône ; il peut présenter une ou plusieurs jonctions avec celui-ci, formant une sorte de draperie en vue labiale (CL 57, fig. 12). Le cingulum est particulièrement irrégulier sur WL 1399, où la jonction principale est avec le métacône (fig. 12).

- Le cingulum lingual est complet ou incomplet.

- Le métaconule est toujours assez volumineux ; les deux crêtes qui en partent peuvent être proches et parallèles, ou divergentes ; la liaison entre le métaconule et le cingulum postérieur est faible ou absente.

- Le paraconule est en général moins volumineux et plus éloigné du protocône que le métaconule ; mais il peut être presque aussi élevé que ce dernier (6 dents sur 16), ou beaucoup plus petit et plus bas (4). La liaison du paraconule au cingulum parastyloïde est en général forte, avec sur deux dents une interruption du cingulum antéro-lingual ; cette liaison est faible ou nulle sur quatre dents.

Trois des caractères variables qui ont été mesurés se sont révélés indépendants : l'angle au sommet, la hauteur des cônes et la largeur du parastyle. En est-il de même pour les caractères plus qualitatifs qui ont été décrits ensuite ? Pour répondre à cette question, différents états de ces caractères ont été portés sur le tableau IV, en même temps que les caractères mesurés ; les limites des catégories ont été choisies de manière à faire ressortir les états extrêmes des caractères. Les dents étant rangées par longueurs croissantes, on voit que les hypocônes larges sont plutôt vers les grandes longueurs, et les hypocônes minces vers les faibles ; ceci correspond à la corrélation déjà mentionnée. Il y a peut-être une corrélation du même ordre entre la taille et le développement de l'élargissement postéro-labial. Pour les autres caractères non mesurés, il n'apparaît pas sur le tableau de corrélation évidente avec la taille, ni de corrélation évidente de ces divers caractères entre eux. Il faudrait en fait étalonner ces caractères pour l'affirmer nettement à partir de coefficients de corrélation.

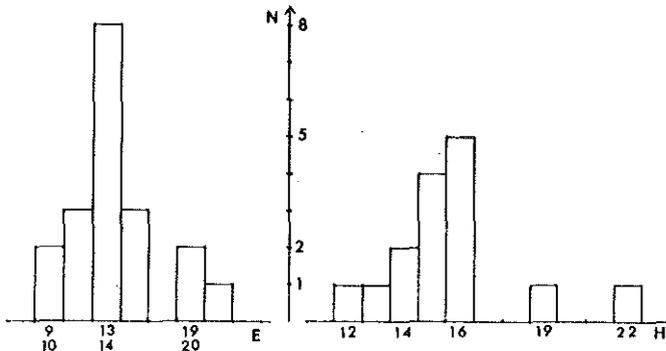


Figure 14. — Polygones de fréquence pour l'épaisseur du parastyle (E) et la hauteur du paracône (H) des M1/.

Etant donné la forte variabilité morphologique des M1/ constatée dès le départ, on pouvait penser que l'échantillon était hétérogène. En fait, tous les caractères qui ont été analysés montrent une variation continue. Les diagrammes de répartition établis à partir de ces caractères s'inscrivent presque tous dans une courbe normale ; celui de la hauteur du paracône est assez dissymétrique (fig. 14) et celui du parastyle montre lui aussi un certain isolement des types extrêmes (fig. 14). La plupart des caractères analysés sont très probablement indépendants ; ils n'ont pas permis de séparer de manière convaincante des groupes. Au total il ne m'a été possible de distinguer ni des morphotypes, ni des groupes quelconques bien séparables dans cet échantillon de M1/.

M2/ :

Les M2/ ont été différenciées des M1/ sur les caractères suivants : elles sont souvent allongées transversalement et assez symétriques en vue occlusale ; l'angle au sommet, mesuré comme pour les M1/, varie de 3 à 27° (moyenne : 18, coefficient de variation : 32) ; elles sont donc en général moins triangulaires que les M1/. Pour celles qui sont assez triangulaires et dissymétriques, la partie la plus large transversalement de la dent est antérieure, alors qu'elle est postérieure sur les M1/. Le cingulum labial des M2/ est beaucoup plus régulier que celui des M1/, et le parastyle n'est jamais très saillant. En vue postérieure, protocône, métaconule et métacône apparaissent un peu plus distants, les crêtes qui les relient sont un peu moins abruptes que sur les M1/. Les cônes externes semblent être un peu moins volumineux et élevés que sur les M1/. Les variations suivantes ont été observées, sur treize M2/ pas trop usées :

— le paraconule est bien formé et presque aussi haut que le métaconule sur 7 spécimens ; il est très petit sur 2, absent sur 2 (DO-535, CL 25) ; 2 autres sont trop usées à cet endroit.

— l'hypocône est ébauché sur 10, comme épaissement du cingulum, et jamais bien individualisé ; il est absent sur WL 1149, et était peut-être remplacé par un dédoublement du cingulum sur CL 9, assez usée.

— il n'y a pas d'élargissement labial sur 7, un élargissement labial antérieur sur 4, et un élargissement labial postérieur, beaucoup moins marqué que sur les M1/, sur WL 1145 et CL 92.

— le cingulum lingual est incomplet sur 9, presque complet sur 2, complet sur 2 (WL 81 et WL 161).

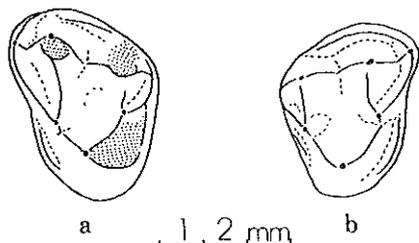


Figure 15. — Dessins schématiques de deux M3/ en vue occlusale ;
a : DO-275 ; b : DO-198.

M3/ :

Les M3/ sont plus petites que les M2/ et très dissymétriques. Toutes (8) ont les deux cônes externes et les deux conules. Une certaine variabilité de forme provient du décalage plus ou moins fort du métacône en direction linguale, et de l'extension variable du parastyle. Sur DO-198, les deux cônes externes sont presque au même niveau labial (fig. 15) ; sur DO-275, le métacône est décalé lingualement, d'où le contour plus allongé transversalement de cette dent (fig. 15). Le parastyle est petit sur WL 1310, qui est relativement grande ; il est un peu plus gros sur DO-198, sans extension labiale ; sur les autres, le parastyle s'étend plus ou moins labialement. Le cingulum est absent en face du métacône, sauf sur CL 95 ; le cingulum lingual est absent sur toutes les dents sauf WL 1490.

III. — ANALYSE DE LA TAILLE. CONCLUSION SYSTEMATIQUE.

Des mesures de la longueur L (antéro-postérieure) et de la largeur l des dents ont été prises au pied-à-coulisse (erreur : 0,1 mm) ; les moyennes, écart-types et coefficients de variation ont été calculés. Les chiffres sont donnés dans le tableau V ; ils concernent uniquement le matériel original, qui nous a été prêté. C'est seulement dans les tableaux I et II que des mesures effectuées sur des moulages de spécimens du Musée de Bruxelles ont été ajoutées, pour augmenter le nombre de dents peu usées utilisables. Des courbes de répartition en fonction de la longueur ou de la largeur ont été faites, ainsi que des diagrammes de dispersion en fonction de ces deux dimensions. Ni les uns, ni les autres n'ont permis de séparer d'une façon significative deux ou plusieurs groupes dans les échantillons.

Les coefficients de variation sont pour la plupart compris entre 4 et 10 ; c'est seulement pour les P3/ et P4/ que des coefficients de 3,5 et 13,3 ont été trouvés, qui sont peu significatifs à cause du petit nombre de dents (la variabilité de la longueur des P3/ est certainement forte). Pour l'ensemble des dents étudiées, les coefficients trouvés sont donc très ordinaires et correspondent à ce qu'on trouve dans des populations d'une même espèce de Mammifères actuels ou fossiles (Simpson et al., 1960 ; Yablokov, 1974 ; Gingerich, 1974). Comme dans la majorité des exemples cités par Gingerich, c'est ici la M/1 qui apparaît la moins variable des dents inférieures ; la M1/ est de même la moins variable des dents supérieures (fig. 16). Il est moins ordinaire par contre que les M3/3 soient moins variables en taille que les M2/2. La P/2 moins variable que la P/3 indique peut-être l'existence de deux champs de variabilité, comme ceux qui ont été décrits chez les indriidés et assimilés aux champs morphogénétiques (Gingerich, 1979).

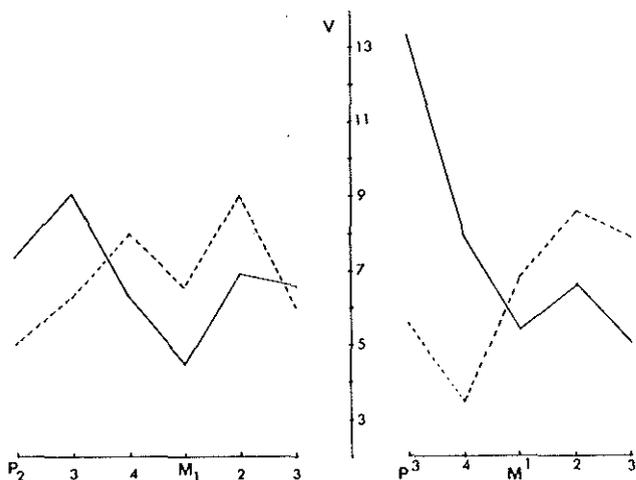


Figure 16. — Diagrammes figurant les valeurs des coefficients de variations des dimensions des dents : dents inférieures à gauche, dents supérieures à droite, longueurs en trait plein, largeurs en tirets (valeurs du Tableau V).

L'analyse de la taille aboutit au même résultat que celui de la morphologie ; il ne paraît pas actuellement possible d'isoler des groupes dans l'assemblage de fossiles, qui est donc considéré comme homogène et appartenant à une seule espèce paléontologique ; les coefficients de variation concernant la taille des dents sont même comparables à ceux d'espèces biologiques actuelles.

Les dimensions des dents de *Landenodon woutersi* et *L. luciani* données par Quinet (1968, p. 29) tombent toutes dans les domaines de variation du tableau V, sauf pour deux dents attribuées à *L. woutersi*, un peu plus grandes ($P/4 : l = 3$; $M3/ : L = 3,8$). Les mesures prises sur les moulages des types de ces deux espèces (le type de *L. luciani* n'a plus sa P/4) sont entièrement dans les domaines de variation du tableau V. Le critère le plus net donné par Quinet pour distinguer les deux espèces est la présence d'un diastème de chaque côté de la P/2 sur le type de *L. woutersi*, alors qu'il n'y en a pas sur le type de *L. luciani* (1968, p. 27). La collection Wouters renferme une portion de mandibule édentée attribuable à *Landenodon*, WL 243, qui montre une situation intermédiaire, avec un seul diastème un peu plus petit en arrière de P/2. Ces diastèmes sont donc probablement un autre caractère variable et ne permettent pas de définir deux espèces. La dent-type de « *Chriacus* » *europaeus* a, d'après les mesures de Quinet (1968, p. 33), une longueur plus grande que les DP4/ que j'ai mesurées (5,3 au lieu de 4,3-4,9 mm), mais une largeur semblable ; il est très probable qu'elle appartient à la même espèce. La synonymie de ces trois noms d'espèce a été énoncée par Van Valen (1978, p. 54). Mais comme Quinet a clairement désigné *L. woutersi* comme espèce-type du genre (p. 18), et que ce genre est retenu ici comme un genre valable, l'espèce-type doit être conservée, malgré le choix du premier réviseur ; cette espèce a en outre l'avantage d'avoir comme spécimen-type la plus belle des deux mandibules dentées connues du genre.

IV. — DISCUSSION

Les descriptions de forte variabilité dans des populations bien délimitées de mammifères fossiles ne sont pas très nombreuses, et en outre d'interprétation difficile. La première hypothèse à envisager pour expliquer ces observations est celle qui met en cause le cadre géologique : mélange de populations d'âges successifs dans les gisements, ou apport dans un même lieu de fossiles de provenances géographiques diverses. Lorsque l'homogénéité de l'assemblage apparaît clairement, ce sont des hypothèses biologiques qu'il faut faire intervenir. Éliminons tout d'abord l'hypothèse géologique. Un relevé précis des couches fossilifères, effectué par J. de Heinzelin, a été publié (Casier, 1967 ; Quinet, 1968). Le complexe de couches fossilifères a localement une épaisseur de 1 m à 1,30 m, et correspond à un dépôt fluviatile. Selon J. de Heinzelin, « géologiquement parlant, tout le dépôt a pu se faire assez rapidement » (*in* Casier, 1967, p. 11). Des cycles ayant été décrits par cet auteur, il serait intéressant d'avoir une idée de leur durée ; il est regrettable que, pour les fossiles présentés ici, on n'ait pas tenté de distinguer leur provenance en fonction de ces cycles. Ce travail long et délicat serait très intéressant pour essayer de voir des changements temporels dans les variations du *Landenodon*.

A la suite des fouilles minutieuses effectuées en 1956, E. Casier a trouvé que l'ichthyofaune était la même dans toute l'épaisseur du gravier. Comme en outre les mammifères autres que *L. woutersi* sont apparemment moins variables, l'interprétation la plus simple est que la faune est homogène dans tout le dépôt. De plus, les coefficients de variation des dimensions des M1/ de *L. woutersi* plaident également en faveur de l'existence d'une seule population ; rappelons que ces caractéristiques permettent à Gingerich de distinguer des espèces proches et sympatriques (Gingerich, 1974), et permettent même à Chaline de distinguer des sous-espèces chez les rongeurs (Chaline, 1972, p. 145).

Il faut donc analyser les différentes hypothèses biologiques susceptibles d'expliquer la forte variabilité précédemment décrite dans la population de Dormaal. A propos d'observations semblables, on a fréquemment envisagé des phénomènes accompagnant différentes phases des lignées spécifiques : « groupes-souches », fins de lignées, ... Ces hypothèses apparaissent de plus en plus difficilement justifiables en théorie, et surtout impossibles à généraliser (voir les exemples dans Van Valen, 1969) ; elles semblent progressivement abandonnées (la cladogenèse n'est pas envisagée ici). Le fait que *L. woutersi* soit une fin de lignée pourrait-il expliquer la forte variabilité morphologique ? Il n'y a aucune raison pour cela, puisque non seulement de nombreuses fins de lignées n'offrent pas de forte variabilité, mais certaines présentent même une variabilité particulièrement basse : *Ursus spelaeus* (d'après Kurten, *in* Van Valen, 1969), *Patriotheridomys altus* (Vianey-Liaud, 1974), ...

Il faut également être prudent en ce qui concerne la corrélation entre la variabilité et les vitesses d'évolution (voir exemples et critiques dans Van Valen, 1969). Alors qu'une forte variabilité pourrait a priori permettre une évolution rapide, Simpson a

montré que « les taux maxima d'évolution sont plus en accord, à un moment donné quelconque, avec une faible qu'avec une forte variabilité intra-groupe » (Simpson, 1950, p. 153) ; ceci a été vérifié par exemple chez les Oréodontes (Bader, 1955).

On a pu envisager l'existence de groupes entiers qui auraient été variables parce que primitifs : exemple le groupe des *Notioprogonia* de Simpson (1937). A ce point de vue *L. woutersi* est très intéressant puisqu'il appartient aux arctocyonidés, famille de condylarthres connue dès le Crétacé supérieur et considérée comme ancestrale à tous les ordres d'ongulés, aux Cétacés,... Mais il est très peu probable que toute cette famille présente ce type de variabilité. En effet les espèces de taille comparable sont souvent peu connues, trop peu abondantes, mais les espèces de plus grande taille et mieux connues ne semblent pas présenter ce type de variabilité, par exemple *Arctocyon*, *Arctocyonides* (Russell, 1964).

Ce sont en fait les hypothèses faisant intervenir divers phénomènes d'adaptation qui se révèlent les plus satisfaisantes. Les fortes variabilité d'éléments en voie de régression, ou sur le point de perdre leur rôle fonctionnel, sont assez répandues : exemple classique de la P3/ de *Ptilodus montanus* (Simpson et al., 1960), présence ou absence de la P/1 chez *Protoadapis curvicaudatus* (Russell et al., 1967),... Les exemples de persistance d'une forte variabilité au long d'une lignée sont beaucoup moins nombreux ; on peut citer l'interprétation par de Bruijn (1974) des morphotypes de *Pseudodryomys* décrits par Daams (1974). Enfin de fortes variabilités morphologiques peuvent correspondre au développement dans une lignée de structures nouvelles ; des exemples en sont connus concernant la molarisation des prémolaires chez les périssodactyles, comme celui du *Lophiodon lautricense* de Robiac (Sudre, 1971).

C'est à mon avis à une variabilité de ce dernier type, correspondant à une transformation adaptative, qu'il faut rapporter les observations faites sur *L. woutersi*. Les remarques qui suivent sont orientées vers la compréhension de cette adaptation et les modalités de sa réalisation ; bien que les variabilités morphologiques et génotypiques ne semblent pas coïncider en général (Van Valen, 1969), il m'a paru intéressant de souligner quelques aspects qui suggèrent une interprétation génétique, bien que celle-ci ne puisse être cohérente que si elle est fondée sur un matériel de meilleure qualité que celui-ci.

Parmi les caractères variables observés sur les M1/ de *L. woutersi*, le fort parastyle, la « draperie », l'élargissement postéro-labial sont des caractères très probablement nouveaux, apparaissant chez cette espèce ; ils sont apomorphes par rapport aux arctocyonidés en général. Leur variabilité ne peut donc pas être attribuée à des phénomènes d'atrophie ou de perte de ces structures. De même pour la P/4, qui n'a en général pas de métaconide chez les arctocyoninés (Russell, 1964 et ce volume). Or l'apparition du métaconide sur les P/4 a montré des modalités particulières, permettant d'esquisser des fréquences de caractères morphologiques indépendants dans la population. Une étude plus poussée sur un matériel plus large devrait permettre d'élaborer des hypothèses génétiques cohérentes : la présence ou l'absence d'un renflement pourrait bien être liée directement à la présence ou l'absence de l'information génétique correspondante.

La variabilité du paraconide des M/2 affecte la partie qui vient en occlusion avec la zone de l'hypocône des M1/, également variable. Parmi les dents les plus grandes, on trouve des M/2 à paraconide fusionné et des M1/ à hypocône net ; mais il n'est pas encore possible d'évaluer une corrélation entre les deux. Le plus intéressant surtout est que ces variations concernent des dents centrales dans la série jugale, donc ayant un rôle fonctionnel essentiel. Chez *Aotus trivirgatus*, les dimensions des molaires supérieures sont un caractère important, auquel de nombreux autres caractères sont rattachés (Olson et Miller, 1958). Gingerich interprète la faible variabilité des M/1 comme provenant d'un étroit contrôle génétique (Gingerich, 1974). Les M1/ sont les moins variables en dimensions des dents supérieures de *L. woutersi*, donc très contrôlées pour ce caractère ; je pense que leur variabilité morphologique reflète en bonne partie une variabilité génétique.

Les fossiles décrits ici ne sont pas assez complets pour faire une analyse fonctionnelle sérieuse. On peut quand même remarquer que, pour les M1/, l'un des caractères apomorphes par rapport aux arctocyoninés en général est la hauteur des cônes externes de quelques-unes ; associée au contour fortement triangulaire, elle donne une allure plus carnivore à ces variants (ou encore plus insectivore : une réversion ?). D'autres populations de *Landenodon* permettront de vérifier la réalité de cette tendance ; ce genre est présent dans le Bassin de Londres (Hooker, sous presse). On peut ajouter que, entre les *Landenodon* cernaysiens (Russell, ce volume) et *L. woutersi*, le rétrécissement du talonide de M/2 peut aussi être interprété comme une tendance carnivore.

La mise en évidence de l'indépendance de plusieurs caractères variables sur les M1/ rejoint les observations de Simpson sur le notongulé primitif *Henricosbornia lophodonta*. La variabilité morphologique chez cette espèce est aussi très remarquable, comme chez *L. woutersi* ; « les différences entre les variants d'*Henricosbornia* sont analogues en sortes et en degrés à des différences qui quelquefois distinguent des groupes de rang générique ou même familial » (Simpson, 1937, p. 248). Ayant observé que les caractères (sur des M/3) variaient indépendamment, Simpson a montré l'importance qu'il faut attribuer aux corrélations entre caractères, et à l'évolution de ces corrélations. Chez le *Landenodon* de Dormaal, les caractères variant fortement se sont aussi révélés indépendants, ce qui est peut-être une condition pour que de telles variabilités se développent.

REMERCIEMENTS

Je remercie beaucoup les collectionneurs belges qui ont bien voulu prêter pour étude, et suffisamment longtemps, leurs fossiles : P. Gigase (Anvers), M. Girardot (Bruxelles) et G. Wouters (Bruxelles). Je remercie vivement D. Russell, qui a été l'initiateur de ce travail ; sa bibliothèque et ses moulages, toujours à ma disposition, m'ont été très utiles. Ce travail a bénéficié des facilités offertes par le laboratoire du Muséum dirigé par J.P. Lehman, à qui j'exprime ma reconnaissance ; les photographies en particulier sont de D. Serrette (L.A. 12 du C.N.R.S., Paris). Enfin je remercie tous les collègues

avec qui j'ai eu des discussions profitables : P. Gingerich, J.L. Hartenberger, D. Krause, J. Michaux, J. Sudre et M. Vianey-Liaud.

BIBLIOGRAPHIE

- BADER R.S., 1955. — Variability and Evolutionary Rate in Oreodonts. *Evolution*, 9, (2), 119-140, 6 fig., 5 tabl.
- BRUIJN H. de, 1974. — Remarks on Daam's Biometrical study of *Pseudodryomys* Teeth from Early and Middle Miocene Deposits in Spain. *Proc. Kon. Ned. Akad.*, Amsterdam, Series B, 77, (3), 241-245.
- CASIER E., 1967. — Le Landénien de Dormaal (Brabant) et sa faune ichthyologique. *Mém. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique*, 156, 1-65, 10 fig., 2 tab., 8 pl.
- CHALINE J., 1972. — Les rongeurs du Pleistocène moyen et supérieur de France. *Cahiers de Paléontologie*, Paris, 1-140, 72 fig., 187 tab., 17 pl.
- DAAMS R., 1974. — *Pseudodryomys* (Gliridae, Rodentia, Mammalia) from Early and Middle Miocene Deposits in Spain. *Proc. Kon. Ned. Akad. van wet.*, Amsterdam, Series B, 77, (3), 201-240, 19 fig., 14 tab.
- DOLLO L., 1909. — The fossil vertebrates of Belgium. *Amer. New-York Acad. Sc.*, 19, 99-119.
- DOLLO L., 1925. — *Saniwa orsmaelensis*, varanide nouveau du Landénien supérieur d'Orsmaal (Brabant). *Bull. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, 33, 76-82.
- DOLLO L. et TEILHARD de CHARDIN P., 1924. — Les gisements de mammifères paléocènes de la Belgique. *Quart. Journ. Géol. of London*, 80, (1), 12-16.
- GINGERICH P., 1974. — Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology*, 48, (5), 895-903, 3 fig., 2 tab.
- GINGERICH P. et RYAN A.S., 1979. — Dental and cranial variation in living Indrididae. *Primates*, Inuyama (Japan), 20, 1, 141-159, 3 fig., 11 tab.
- 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.*, Paris, 287, (D), 1273-1276.
- HOOKE J., 1980. — The succession of *Hyracotherium* (Perissodactyla, Mammalia) in the English early Eocene. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Géol.)*, London, 33, (2), 101-114, 6 fig., 1 tab.
- OLSON E.C. et MILLER R.L., 1958. — Morphological integration. The University of Chicago Press, 1-317, 81 fig., 111 tab.
- QUINET G., 1964. — Morphologie dentaire des mammifères éocènes de Dormaal. *Bull. Group. int. Rech. sc. stom.*, 7, (2), 272-294.
- QUINET G., 1966. — *Teilhardina belgica*, ancêtre des Anthropoidea de l'Ancien Monde. *Bull. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique*, 42, (1), 1-14, 1 pl.
- QUINET G., 1968. — Les mammifères du Landénien continental belge. Etude de la morphologie dentaire comparée des « Carnivores » de Dormaal. *Mém. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique*, 158, 1-64, 4 fig., 7 pl., 3 tab.
- 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. *Mém. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique*, 162, 1-188, 7 fig., 7 pl., 7 tab.
- RUSSELL D.E., 1964. — Les mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, c, 13, 1-324, 74 fig., 16 pl.
- RUSSELL D.E., LOUIS P. et SAVAGE D.E., 1967. — Primates of the French early Eocene. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sc.*, 73, 1-46, 14 fig.
- SIGE B., 1975. — Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale ; Apatemyidés et Leptictidés. in *Problèmes actuels de Paléontologie*, C.N.R.S., Paris, 653-673, 9 fig., 2 tab., 2 pl.
- SIMPSON G.G., 1937. — Supra-specific variation in Nature and in Classification (from the view point of Paleontology). *The American Naturalist*, 71, 236-267, 10 fig.
- SIMPSON G.G., 1950. — Rythme et modalités de l'Evolution. Albin Michel, Paris, 1-354, 36 fig., 19 tab.
- SIMPSON G.G., ROE A. et LEWONTIN R.C., 1960. — Quantitative Zoology. Harcourt, Brace and Company, New-York, 1-440, 64 fig., 111 tab.
- SUDRE J., 1971. — Etude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet. *Palaeovertebrata*, 4, 3, 67-95, 11 fig., 4 pl., 5 tab.

- TEILHARD de CHARDIN P., 1925. — Observations nouvelles sur les mammifères du Tertiaire inférieur de Belgique. *Bull. Acad. Royale de Belgique, Classe des Sciences*, 3, 48-50.
- TEILHARD de CHARDIN P., 1926. — Sur quelques mammifères nouveaux du Tertiaire de la Belgique. *Bull. Acad. Royale de Belgique, Classe des Sciences*, 4-5, 210-215.
- TEILHARD de CHARDIN P., 1927. — Les mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique. *Mém. Musée Royal Hist. Nat. Belgique*, 36, 1-33, 29 fig., 6 pl.
- TEILHARD de CHARDIN P., 1928. — Note complémentaire sur la faune des mammifères du Tertiaire inférieur d'Orsmael. *Bull. Acad. Royale de Belgique, Classe des Sciences*, 5, 14, 471-474.
- VAN VALEN L., 1969. — Variation Genetics of extinct animals. *The American Naturalist*, 103, 931, 193-224.
- VAN VALEN L., 1978. — The beginning of the Age of Mammals. *Evolutionary theory*, Chicago, 4, 2, 45-80, 7 fig., 2 tab., 8 pl.
- VIANEY-LIAUD M., 1974. — Les Rongeurs de l'Oligocène inférieur d'Escamps. *Palaeovertebrata*, 6, 197-241, 23 fig., 1 pl.
- YABLOKOV A.V., 1974. — Variability of Mammals. Amerind, New Delhi, 1-350, 67 fig., 100 tab.

		Domaine de variation	n	\bar{x}	S	V
M/2	Longueur L	4,2 - 5,6 mm	21	4,8	0,35	7,4
	Largeur l	2,9 - 4,0 mm	21	3,3	0,29	8,6
	Epaisseur du paraconide ou du tubercule basal	0,5 - 1,9	19	1,4	0,37	26,6
	Epaisseur du paraconide seulement	0 - 1,9	19	1,2	0,67	54,8
	Distance paraconide-métaconide	0 - 3,8	19	2,1	1,2	58,7
	Distance paraconide-métaconide ou paraconide-tubercule basal	1,5 - 3,9	19	2,9	0,71	24,1
M1/	L	4,0 - 4,9 mm	23	4,5	0,26	5,7
	l	4,5 - 6,0 mm	23	5,3	0,39	7,4
	Angle au sommet	19 - 34°	23	27,1	3,9	14,4
	Largeur de l'hypocône	8 - 14	22	11,2	1,8	16,0
	Largeur du parastyle	9 - 21	22	14,5	3,1	21,5
	Hauteur du paracône	12 - 22	15	15,6	2,4	15,3
	Largeur du paracône	19 - 26	15	22,9	2,05	8,9
	Hauteur du métacône	13 - 20	15	15,6	1,7	11,2
M2/	L	3,8 - 4,7 mm	19	4,2	0,31	7,4
	l	4,6 - 6,5 mm	19	5,5	0,50	9,1
	Angle au sommet	3 - 27°	19	18,8	6,2	32,8

TABLEAU I

Mesures particulières et coefficients de variation calculés pour des M/2, M1/ et M2/. Des moulages de l'Institut Royal de Bruxelles ont été inclus pour augmenter la taille de l'échantillon ; on peut voir leur effet en comparant avec les mesures correspondantes du Tableau V.

	CL 18	moulage a	WL 162	CTM 1352	CL 7	WL 1059	DO-269	moulage b	D-50	WL 100	CTM 67	CL 3	CL 32	CL 28	WL 1067	WL 1399	CL 57	DO-259	CL 12
Longueur L	4,0	4,0	4,2	4,3	4,4	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5	4,6	4,6	4,6	4,7	4,7	4,8	4,9	4,9
Largeur l	4,5	4,5	4,8	5,1	5,5	5,0	5,1	5,2	5,5	5,7	5,8	5,1	5,3	5,5	5,3	5,4	6,0	5,5	5,5
Angle au sommet	33	27	27	28	24	26	21	29	26	25	19	34	27	27	34	29	30	31	27
Largeur de l'hypocône	8	10	10	11	8	10	14	11	12	12	12	9	10	13	11	11	13	14	12
Largeur du parastyle	11	14	15	9	21	14	14	14	14	14	14	10	15	11	20	12	13	19	16
Hauteur du paracône	16	14	15	16		12		14		16	13	16	15	16	19	15	22	15	
Largeur du paracône	19	20	21	23		22		24		23	21	26	24	25	23	23	26	24	
Hauteur du métacône	16	15	16	15		14		13		15	17	13	15	17	17	16	20	16	
Largeur du métacône	22	22	22	23		23		24		23	26	26	26	25	24	28	26	24	

TABLEAU II

Mesures prises sur 19 M1/. Longueur et largeur en mm ($\pm 0,1$) ; angle en degrés ($\pm 1^\circ$).

Les autres mesures sont en unités arbitraires correspondant à l'emploi d'un micromètre (hypocône, parastyle), ou à des mesures prises sur dessins agrandis (paracône, métacône).

x \ y	Longueur L	Angle au sommet	Largeur de l'hypocône	Largeur du parastyle	Hauteur du paracône	Hauteur du métacône	Largeur du paracône	Largeur du métacône
Largeur l	<u>0,75</u>	- 0,26	<u>0,55</u>	0,22	0,38	0,49	<u>0,62</u>	<u>0,63</u>
Longueur L		0,11	<u>0,58</u>	0,20	0,33	0,27	<u>0,78</u>	<u>0,69</u>
Angle au sommet			- 0,27	- 0,08	<u>0,51</u>	- 0,06	0,27	- 0,03
Largeur de l'hypocône				0,02	0,26	0,50	0,47	0,29
Largeur du parastyle					0,05	0,18	- 0,06	- 0,11
Hauteur du paracône						<u>0,66</u>	0,46	0,19
Hauteur du métacône							0,07	0,23
Largeur du métacône							<u>0,59</u>	

TABLEAU III

Coefficients de corrélation calculés à partir du tableau II.

Ceux qui sont isolés à gauche du tableau sont calculés à partir de 19 paires de mesures, les autres à partir de 15. Les valeurs soulignées d'un trait indiquent une corrélation significative avec $P > 95 \%$, de deux traits une corrélation significative avec $P > 99 \%$.

	CL 18	moulage a	WL 162	CTM 1352	CL 7	WL 1059	DO-269	moulage b	D-50	WL 100	CTM 67	CL 3	CL 32	CL 28	WL 1067	WL 1399	CL 57	DO-259	CL 12
Longueur	○	○	○	○	○	+	+	+	+	+	+	+	+	+	□	□	□	□	□
Largeur de l'hypocône	○	+	+	+	○	+	□	+	+	+	+	○	+	□	+	+	□	□	+
Largeur du parastyle	○	+	+	○	□	+	+	+	+	+	+	○	+	○	□	○	+	□	+
Hauteur du paracône	+	○	+	+		○		○		+	○	+	+	+	□	+	□	+	
Angle au sommet	□	+	+	+	+	+	○	+	+	+	○	□	+	+	□	+	+	□	+
Elargissement postéro-labial	○	+	+	○	□	+	+	+	+	+	+	+	+	+		□	+	□	+
« Draperie »	+	□	+	○	○	○	□	+	□	+	+	□	+	○	□	+	□	□	+
Paraconule	□	+	□	○	□		+	□	○	+	○	○	○	□	○	+	+		+
Liaison paraconule-cingulum	+	+	+	□	+	+	+	□	+	+	□	+	+	+	□	+	+	+	+

TABLEAU IV

Répartition des caractères des M1/. Les caractères quantitatifs et qualitatifs ont été répartis en deux ou trois catégories :

1. Longueurs : 4 à 4,4 mm (○), 4,5 à 4,6 (+), 4,7 à 4,9 (□).
2. Largeur de l'hypocône : 8 ou 9 (○), 10 à 12 (+), 13 ou 14 (□).
3. Largeur du parastyle : 9 à 12 (○), 13 à 16 (+), 19 à 21 (□).
4. Hauteur du paracône : 12 à 14 (○), 15 à 16 (+), 19 à 22 (□).
5. Angle au sommet : 19 à 21° (○), 24 à 30 (+), 31 à 34 (□).
6. Elargissement postéro-labial : absent (○), faible à moyen (+), fort (□).
7. « Draperie » : absente (○), légère (+), forte (□).
8. Paraconule : presque aussi haut que le métaconule (○), plus petit que le métaconule (+), très petit (□).
9. Liaison paraconule-cingulum : forte (+), faible ou nulle (□).

		n	Domaine de variation	\bar{x}	S	V
P/2	L	7	2,6 - 3,2	2,9	0,21	7,4
	l	7	1,3 - 1,5	1,4	0,07	5,1
P/3	L	8	3,5 - 4,8	4,2	0,38	9,1
	l	8	1,7 - 2,1	1,9	0,12	6,3
P/4	L	15	4,5 - 5,7	4,9	0,31	6,3
	l	15	2,2 - 2,8	2,4	0,19	8,0
M/1	L	23	4,5 - 5,5	5,0	0,23	4,5
	l	23	2,6 - 3,5	3,0	0,20	6,6
M/2	L	16	4,3 - 5,6	4,8	0,33	6,9
	l	16	2,9 - 4,0	3,4	0,30	9,0
M/3	L	7	3,4 - 4,2	3,8	0,25	6,6
	l	7	2,4 - 2,9	2,7	0,16	6,0
P3/	L	5	3,2 - 4,6	4,1	0,55	13,3
	l	5	2,8 - 3,1	2,9	0,16	5,6
P4/	L	6	3,9 - 4,8	4,3	0,34	7,9
	l	6	4,4 - 4,8	4,5	0,16	3,5
M1/	L	19	4,0 - 4,9	4,6	0,24	5,4
	l	19	4,5 - 6,0	5,4	0,36	6,8
M2/	L	15	3,8 - 4,7	4,2	0,28	6,6
	l	15	4,6 - 6,4	5,4	0,47	8,6
M3/	L	7	2,8 - 3,0	2,9	0,14	5,0
	l	8	3,9 - 5,0	4,4	0,34	7,8
dP/4	L	5	4,8 - 5,6	5,2	0,29	5,7
	l	5	2,0 - 2,3	2,2	0,16	7,5
dP4/	L	8	4,3 - 4,9	4,5	0,22	4,8
	l	8	3,3 - 4,2	3,8	0,28	7,6

TABLEAU V

Variations des dimensions des dents. Longueur L et largeur l en mm ($\pm 0,1$ mm).
Mesures prises uniquement sur les fossiles prêtés, sans y ajouter de moulages.

PLANCHE 1

Vues occlusales de molaires de *Landenodon woutersi* (x 5).

Figures 1 à 4 : M/2 ; 1 : DO-272 ; 2 : DO-270 ; 3 : DO-280 ; 4 : DO-271.

Figures 5 à 13 : M1/ ; 5 : CL 18 ; 6 : CL 57 ; 7 : CL 28 ; 8 : WL 161 ; 9 : DO-259 ;
10 : WL 100 ; 11 : CL 3 ; 12 : DO-383 ; 13 : CL 12.

(Les photographies sont de D. Serrette, Muséum, Paris).

