

## Les Crocodiliens des faluns miocènes de l'Anjou

par Miguel Telles ANTUNES et Léonard GINSBURG

**Résumé.** Les faluns marins d'âge langhien de l'Anjou contiennent de nombreux restes de Crocodiliens. Leur étude permet de reconnaître trois formes : *Tomistoma* cf. *lusitanica*, *Gavialis* sp. et *Diplocynodon* sp. *Tomistoma* cf. *lusitanica* est une forme longirostre d'assez grande taille, bien reconnaissable par ses dents fortes, coniques et à fine striature. La forme type du Portugal est sensiblement du même âge. Du même âge aussi, et à rapporter à *Tomistoma* cf. *lusitanica*, est le rostre de Polastron (Gers) connu sous le nom de *Gavialosuchus* sp., genre qui doit tomber en synonymie devant *Tomistoma*. La deuxième forme de Crocodilien longirostre des faluns est beaucoup plus rare et a été rapportée au genre *Gavialis*. Elle n'est représentée que par un petit lot de dents plus petites, mais plus hautes, minces, élançées et plus cannelées que striées. Dans les dépôts contemporains du Portugal, ce *Gavialis* est aussi présent, et aussi rare. Enfin le petit Crocodilien *Diplocynodon* est largement représenté dans les faluns, mais un certain nombre de pièces doivent être ramassées de terrains antérieurs. *Tomistoma* et *Gavialis* sont des formes inféodées aux grands fleuves, estuaires et régions marines côtières. Elles sont arrivées dans l'ouest de la France avec la transgression de la mer des faluns. *Diplocynodon*, implanté dans des milieux fluviaux et lacustres depuis l'Éocène, est autochtone.

**Mots-clés.** — Crocodiliens; Miocène; Ouest de la France.

**Abstract.** — The study of crocodilian remains from the miocene "faluns" of western France kept at Institut de Paléontologie (Muséum, Paris) leads to the following conclusions : 1. Most specimens certainly in situ may be reported to a large, longirostrine form *Tomistoma* cf. *lusitanica*. (For a discussion on its generic status and affinities see ANTUNES, 1987.) This crocodilian has been recognized in France for the first time after some specimens from the miocene "faluns" at Pauvreloy, Pontlevoay and Noyant-sous-le-Lude (Antunes, 1987: 72) and then classed as *Tomistoma* sp. — 2. The *Gavialosuchus* sp. from Polastron belongs to the same genus. — 3. A second longirostrine crocodilian is represented but by some rare, slender, acuminate and distinctly striated teeth; in spite of the lack of better anatomical evidence, such teeth strongly suggest the presence of a true Gavia *Gavialis* sp., recognized here for the first time. It most probably is the same one that lived in Portugal by that time. — 4. Other specimens are representative of still another crocodilian, *Diplocynodon* sp., probably the same that has been found at lower Miocene localities from Orléanais. — 5. French *Tomistoma* are more or less contemporaneous of closely related (if not identical) forms from Portugal and Catalonia; this also seems to hold for similar ones from Austria, Sardinia, Italy and Malta. 6. Data concerning the so far known localities clearly indicate that *Tomistoma* were swimmers in environments related to large water bodies, probably rich in fishes (these crocodilians being largely ichthyofagous) : large rivers, estuaries, and probably also marine coastal regions. They certainly (if less commonly) intruded into coastal sea waters. — 7. Otherwise, such environments were not the normal habitat for *Diplocynodon*, probably restricted to less rich environments farther in land (rivers, swamps and lakes). — 8. All data indicate that *Tomistoma* as well as the gavia were tropical forms. Their extinction in Europe at upper Miocene times (or even earlier in some places) is undoubtedly related to less warm climate conditions that prevailed then.

**Keys-words.** — Crocodilians; Miocene; Western France.

Miguel Telles ANTUNES, Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade de Lisboa, Quinta da Torre, 2825 Monte da Caparica, Portugal.  
Léonard GINSBURG, Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.



## INTRODUCTION

La présence de Crocodiliens à museau allongé a été une nouveauté dans le Miocène européen par rapport aux faunes crocodiliennes de l'Oligocène, réduites alors au seul genre *Diplocynodon*.

Les Crocodiliens longirostres, qui atteignaient de très fortes tailles, ont laissé des restes dans des dépôts à faciès de grand fleuve, d'estuaire ou même de mer littorale, notamment en Autriche, Italie, Malte, Catalogne et Portugal. Ils ont colonisé, en outre, d'autres régions sur la façade atlantique (ouest de la France).

Ces Crocodiliens ont été décrits, souvent d'après des restes insuffisants, et sous des appellations diverses. Leurs affinités et leur statut générique ont été discutés, notamment en ce qui concerne le rapprochement avec les Tomistomidés ou avec les Gavialidés. Ces questions ont été abordées ailleurs (ANTUNES, 1987).

Un autre phénomène dont il faut tenir compte est leur extinction presque totale partout en Europe à la fin du Miocène moyen ; la seule exception connue étant celle d'un individu récolté dans le Tortonien inférieur de Lisbonne.

## I. — SYSTÉMATIQUE

### Ordre CROCODYLIA

### Sous-ordre EUSUCHIA

DIAGNOSE : Les plus évolués des Crocodiliens, à palais secondaire formé par les prémaxillaires, maxillaires, palatins et ptérygoïdes, avec les narines internes très repoussées en arrière et bordées uniquement par les ptérygoïdes.

### Famille CROCODYLIDAE Gray, 1825

DIAGNOSE : Eusuchia à museau s'élargissant graduellement vers l'arrière du crâne donc sans contraste très accentué entre le rostre et la région orbito-postorbitale. Formes brévirostrées à longirostres, à pilier postorbital inséré à la surface intérieure de la partie principale du jugal ; jugal latéralement comprimé dans la région de la fosse temporale inférieure et à surface externe à ornementation accentuée ; nasaux en contact avec les prémaxillaires ; épine du quadratojugal absente ou peu développée ; fenêtres supratemporales plus petites ou beaucoup plus petites que les orbites ; face postérieure du crâne presque verticale ; apophyse inférieure du basioccipital devenant plus étroite vers le bas ; surface articulaire des mâchoires considérablement excavée ; denture assez différenciée, avec des dents plus fortes, et d'autres plus réduites spécialement en arrière ; dents peu élançées sans ornementation accentuée, mais simplement finement striées.

### Sous-famille TOMISTOMINAE Kälin, 1955

DIAGNOSE : Crocodylidae à longirostrie accentuée ; nasaux longs et étroits n'atteignant pas la narine externe ; préfrontal beaucoup plus petit que le lacrymal ; orbites plus grandes que les fosses supratemporales ; splénial faisant partie de la symphyse.

Genre **TOMISTOMA** Müller, 1846

ESPÈCE-TYPE : *Tomistoma schlegelii* (Müller, 1838); Récent; Bornéo, Sumatra, Malaisie; dit le « faux-gavial ».

DIAGNOSE : Celle de la sous-famille.

**Tomistoma cf. lusitanica** (Vienna & Moraes, 1945)

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE DE *T. lusitanica* : *T. lusitanica* se distingue principalement de *T. schlegelii* par sa taille nettement plus grande, par l'allure des bords du museau nettement moins régulière, par la formule dentaire (5 dents prémaxillaires + 14 dents maxillaires contre 4 + 16 chez *T. schlegelii*), par ses naseaux relativement plus longs et pénétrant davantage entre les prémaxillaires; diffère de *T. eggenburgensis*, par les bords latéraux du rostre qui s'élargissent beaucoup moins régulièrement (*T. eggenburgensis* rappelant plus *T. schlegelii*), par les processus postérieurs des prémaxillaires qui s'étendent moins en arrière, par la formule dentaire (5 dpmx + 15 dmx chez *eggenburgensis*), par sa table crânienne à bords latéraux moins convergents vers l'avant, et par ses fenêtres supratemporales plus élargies que chez *T. eggenburgensis*; enfin, diffère de *T. americana* par une longirostrie un peu plus accentuée, et par le moindre développement des fenêtres supratemporales.

INVENTAIRE

- jugal droit de Pontigné (Fs 5143);
- jugal gauche de la région de Pontigné (Fs 5590);
- frontal de Pontigné (Fs 5139);
- squamosal droit de Pontigné (coll. ARNAUD);
- surangulaire droit de Pontigné (Fs 5133);
- angulaire droit de Dénézé-sous-le-Lude (Fs 3519);
- 63 dents provenant en partie de Pontigné (Fs 3251, 3279 à 3282, 3284, 3286, 3288, 3395, 3397, 3399 à 3409, 3411, 3414, 3419, 3421, 3422, 3526, 3535, 3536, 3540, 5288, 5378, 5405 à 5411, 5413 à 5415, 5420, 5484, 5489, 5490, 5492, 5496); de Lasse (Fs 3485 à 3487, 3491, 3492, 3587, 3588); de Noyant-sous-le-Lude (Fs 3274, 3475); de Cléré-les-Pins (Fs 3556, 3558); de Savigné-sur-Lathan (Fs 3272); de Pont-Boutard (Fs 5420 et 5505);
- 17 plaques dermiques incomplètes provenant de Pontigné (Fs 3469, 5287, 5424, 5426, 5442, 5444, 5445, 5448, 5449, 5468, 5469); des environs de Pontigné (Fs 5702 et 5703); de Noyant-sous-le Lude (coll. POUIT); de Genneteil (coll. POUIT); de Cléré-les-Pins (Fs 5325); de Chalennes (Fs 5282); et une plaque dermique complète de Pont-Boutard (coll. LÉVÊQUE).

Toutes les pièces précédentes proviennent des faluns du nord de la Loire, qui appartiennent à l'Anjou, hormis le gisement de Pont-Boutard (commune de Langeais) qui est en Touraine. Dans le golfe de Loches au sud de la Loire, la comtesse Lecointre a figuré du gisement de Manthelan (1910, pl. XI, fig. 3) deux grosses dents qui appartiennent aussi à *Tomistoma cf. lusitanica*.

DESCRIPTION

Nous avons pu mettre en évidence la présence d'un *Tomistoma* dans les faluns d'Anjou sur la base des dents et d'un très beau squamosal. L'attribution à ce genre du reste du matériel ici décrit est moins évidente et plus sujette à caution.

Les dents atteignent des tailles qui les excluent immédiatement des *Diplocynodon*, avec des diamètres mésio-distaux dépassant parfois 19 mm. Ce sont des dents hautes, coniques, à surface très finement ridée. Lorsque la couche d'émail manque, on peut observer la surface externe de la dentine ornée de cannelures plus larges. Les dents sont légèrement recourbées (vers l'intérieur?) et portent deux carènes, une antérieure et une postérieure. L'apex est toujours moins piquant que chez *Diplocynodon*. On peut distinguer deux types de dents : les premières sont plus grandes, plus hautes, plus courbes, peu carénées et ont une section plus ou moins elliptique ou ronde. Les dents du deuxième type, qui correspondent manifestement aux dents postérieures, sont plus petites, plus basses, plus dissymétriques car plus aplaties labiolingualement ; les carènes sont de ce fait plus marquées. Entre ces deux types de dents tous les intermédiaires existent.

Quelques ossements ont pu aussi être attribués à *Tomistoma* :

Deux jugaux, difficilement séparables de ceux de *Diplocynodon* par la morphologie générale, nous ont paru cependant pouvoir être attribués à *Tomistoma* en raison de leur taille et de leur ornementation en grosses cupules assez espacées.

Un frontal à ornementation en cupules larges, court à l'arrière car ne participant pas au bord de la fenêtre supratemporale, et peut-être un peu plus allongé le long du rebord de l'orbite que chez *Diplocynodon*, nous a aussi paru devoir appartenir plutôt à *Tomistoma*.

Un squamosal droit, incomplet car privé de son processus postéro-interne nous est parvenu. Il est caractérisé par sa très grande taille et les sculptures très profondes et peu nombreuses de sa face supérieure. Il participe à toute la région postéro-externe de la fosse supratemporale, et sa suture avec le pariétal est longue. Si l'on oriente ce squamosal par rapport à cette suture, qui, chez ces animaux, est sensiblement parallèle au plan sagittal, on constate que le bord externe de la face supérieure de l'os est aussi dans un plan parasagittal, comme chez *Gavialis gangeticus*, *Tomistoma schlegelii*, *Tomistoma americana*, *Tomistoma lusitanica*, mais non comme chez *Tomistoma eggenburgensis*. La longueur de la suture pariéto-squamosale ou, si l'on veut, la longueur de la partie du squamosal se trouvant en arrière de la fosse supratemporale, est plus longue que chez *Gavialis gangeticus*, *Tomistoma lusitanica* et *Tomistoma eggenburgensis* et évoque beaucoup plus *Tomistoma schlegelii* et *Tomistoma americana*. De même, le dessin de la partie postéro-externe de la fenêtre supratemporale rappelle plus par son arrondi *Tomistoma schlegelii* et *Tomistoma americana* que *Tomistoma lusitanica* et *Tomistoma eggenburgensis*.

Un surangulaire incomplet nous est parvenu. Il est reconnaissable à sa grande longueur en arrière de la fosse de Meckel, celle-ci étant en position plus antérieure que chez *Diplocynodon*, mais plus reculée que chez *Gavialis*.

Un angulaire également incomplet a été aussi attribué à un *Tomistoma*, par opposition à *Diplocynodon* et *Gavialis*. Ici la gouttière interne est plus étroite que chez *Diplocynodon*, le bord supérieur pour la fosse de Meckel est plus allongée que chez *Gavialis* et le bord inférieur est plat alors qu'il est toujours bien arrondi chez *Diplocynodon*.

Enfin les plaques dermiques sont très grandes et sculptées de cupules larges et relativement espacées les unes des autres. La pièce la plus complète, qui provient de Pont Boutard, mesure 88 sur 119,5 mm.

#### DISCUSSION

De par la très grande taille, la forme et la faible striature des dents et de quelques autres pièces squelettiques, il est hors de doute que *Tomistoma* est représenté dans les gisements du Miocène moyen de l'ouest de la France, comme l'un de nous l'a déjà signalé (ANTUNES, 1961, p. 65, 72 et fig. 13 du texte).

L'état très incomplet et disparate du matériel empêche une détermination spécifique précise. On pourrait penser soit à *Tomistoma eggenburgensis* soit à *Tomistoma lusitanica* ou même à une forme un peu différente des deux. Cependant, des affinités paléogéographiques évidentes font que ces animaux, qui fréquentaient des fleuves, des estuaires et même les eaux marines côtières (comme d'ailleurs *Tomistoma americana* cf. AUFFENBERG, 1954), étaient sûrement en rapport plus étroit avec les populations contemporaines du Portugal qu'avec celles d'Autriche dont elles étaient séparées par de vastes étendues de terres émergées. C'est pourquoi nous désignerons la forme ayant vécu dans l'ouest de la France comme *Tomistoma cf. lusitanica*.

#### REMARQUE SUR *Gavialosuchus* Toula & Kail, 1885

Un spécialiste en Crocodyliens aussi célèbre que Ch. MOOK avait accepté (1921, 1924) la validité du genre créé par TOULA & KAIL en 1885 sur l'espèce, nouvelle aussi, *eggenburgensis*. Cependant, cette position ne reposait que sur un caractère permettant de le distinguer de *Tomistoma* : la forme plutôt triangulaire des narines internes chez *Gavialosuchus eggenburgensis*, alors qu'elles sont arrondies chez *Tomistoma schlegelii*. Quelques autres caractères avaient été aussi invoqués mais, par leur caractère trop dépendant de variations individuelles et ontogéniques, n'ont aucune fiabilité. Ceci provoqua à juste titre la contestation de L. MÜLLER (1927). Plus tard, et en revenant à l'étude de « *Gavialosuchus americanus* », AUFFENBERG (1954) réitéra des points de vue semblables ; il contesta même la validité de la forme de l'ouverture nasale interne comme critère de différenciation. Néanmoins, et ceci d'une façon un peu surprenante, cet auteur appela au secours de la distinction générique un autre caractère : la présence ou l'absence de quille sur les plaques dermiques dorsales. Au-delà du fait qu'il s'agit manifestement de vouloir chercher la distinction d'une façon forcée, il n'est pas difficile de se rendre compte qu'il est encore question d'un caractère très variable, même parmi les plaques d'un même sujet. On ne peut donc lui accorder aucune validité.

À notre sens, les différences à noter entre les « *Gavialosuchus* » et l'espèce-type *Tomistoma schlegelii* tiennent à : a) la massivité et la taille des « *Gavialosuchus* », qui dépassent en dimensions le maximum connu chez *T. schlegelii* ; b) des différences minimales dans la formule dentaire ; c) la présence de dents plus fortes chez « *Gavialosuchus* », avec la persistance toujours de cinq dents au prémaxillaire ; d) une tendance vers une longirostrie moins accentuée, en particulier chez *americana* ; e) la tendance, nette chez *lusitanica* et *americana*, à l'élargissement du rostre vers l'arrière moins régulière que chez *schlegelii*.

Toutes ces différences sont bien minimales et ne justifient aucune séparation au niveau supraspécifique.

En conclusion, tous les caractères invoqués ne pèsent pas assez pour que *Gavialosuchus* soit un genre valable, distinct de *Tomistoma*.

En outre, il est bien évident que ces animaux sont très nettement différents des Gavialidés, et qu'aucune parenté étroite ne peut par conséquent être admise — malgré les données fournies par l'étude des protéines d'animaux actuels.

#### Sous-famille ALLIGATORINAE Cuvier, 1807 (Kálin, 1933)

Les auteurs ont présenté un certain nombre de caractères pour distinguer les Alligatorinae des Crocodylinae. La valeur de ces caractères en tant que discriminants pour distinguer deux sous-familles est très inégale. Certains caractères sont en effet présents chez chacune des deux sous-familles en cause (cf. BERG., 1966 : 32-33), tandis que d'autres ne le sont pas. A notre sens, seuls ces derniers caractères doivent entrer dans une diagnose différentielle. D'après KÁLIN (1965 : 755-756, 759, 768), (modifié), on aurait chez les Alligatorinae (nous mettons entre parenthèses les caractères observés chez les Crocodylinae) :

- 4<sup>e</sup> dent maxillaire la plus forte (5<sup>e</sup>) ;
- absence d'échancrure primaire à la mâchoire supérieure pour loger la 4<sup>e</sup> dent mandibulaire (présence) ;
- partie interne du *processus retroarticularis* convexe (concave) ;
- épine du quadratojugal absente ou indiquée seulement par un talon (présente) ;
- partie du quadratojugal participant au bord postérieur de la fosse temporale inférieure large et à peine pointue (étroite et pointue) ;
- narines internes avec cloison médiane et crête au bord postérieur (sans cloison médiane, sans crête au bord postérieur) ;
- « festonation » latérale faible (généralement plus prononcée, surtout sur les sujets âgés) ;
- séries des dents de la mâchoire supérieure situées du côté latéral par rapport à celles de la mandibule (séries supérieure et inférieure coïncidant verticalement) ;
- dimensions notables de l'espace interdentaire derrière la 5<sup>e</sup> dent prémaxillaire et derrière la 6<sup>e</sup> dent maxillaire (derrière la 6<sup>e</sup> et la 7<sup>e</sup> dent maxillaire, et derrière la 8<sup>e</sup> dent mandibulaire) ;
- cloison médiane entre les narines externes (manque) ;
- museau court et presque toujours large (généralement plus allongé et étroit, mais avec des exceptions) ;
- nasaux participant normalement au bord des narines externes (quelquefois aussi) ;
- fosses supratemporales plus petites que les orbites (il en est de même).

De cette liste de caractères, les six premiers cités semblent assez nettement appréciables et assez fiables. Les sept derniers paraissent à la fois moins fiables et plus difficiles à appréhender, car portant sur des détails fort minces.

Nous estimons qu'une reprise de la question sera justifiée lorsqu'on aura l'occasion de s'occuper plus en détail de l'excellent matériel de *Diplocynodon* d'autres gisements de France. En particulier, l'insertion de ce genre parmi les Alligatorinae mérite une discussion plus approfondie. L'ambiguïté est telle que des auteurs compétents ont placé ce genre soit dans les

Crocodylinae (KALIN, 1955 : 771), soit parmi les Alligatorinac (BERG, 1966 : 11), ce dernier en se basant finalement sur les caractères des plaques de la carapace semblables à celles des Caïmans (*ibid.*, p. 33).

### Genre DIPLOCYNODON Pomel, 1847

DIAGNOSE : Alligatorinae de taille modeste, avec les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> dents mandibulaires à peu près égales, pouvant être logées dans des fosses de la mâchoire supérieure ou dans une échancrure de celle-ci ; 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> dents maxillaires prédominantes, à peu près de même forme et de même taille, l'une pouvant excéder légèrement l'autre ; développement très considérable des boucliers dorsal et ventral.

### Diplocynodon sp.

En attendant la révision du matériel d'autres gisements français du même âge et d'âge voisin, nous nous bornons à signaler la présence de ce genre dans les faluns, comme il a d'ailleurs été déjà signalé à Pontlevoy (cf. BERG, 1966 : 37, pl. 3, fig. 16) ; d'après cet auteur il s'agirait de « *Diplocynodon* cf. n. sp. (aff. *rateli* bzw. *gracilis*) ». Ceci vient s'ajouter à l'attribution sous réserve à *Diplocynodon*, par L. VAILLANT, de quelques dents récoltées à Bossée et Manthelan (LECOINTRE, 1910).

#### INVENTAIRE

- maxillaire gauche de Pontigné (Fs 5135) ;
- jugal droit de Lasse (Fs 3502) ;
- 5 jugaux de Pontigné (Fs 3450, 3456, 3475, 5141, 5535) ;
- 2 frontaux de Pontigné (Fs 4428 et 5569) ;
- 2 pariétaux de Pontigné (Fs 5532 et 5533) ;
- 2 squamosaux incomplets de Pontigné (Fs 3450 et 3453) ;
- 4 dentaires (partie antérieure avec alvéoles des deux crocs) de Pontigné (Fs 5524, 5571, 5573, 5578) ;
- 1 surangulaire droit de Pont-Boutard (Fs 3520) ;
- 1 surangulaire gauche de Pontigné (Fs 5330) ;
- 4 angulaires de Pontigné (Fs 3249, 5131, 5134, 5526) ;
- 166 dents de Pontigné (Fs 3278, 3291 à 3297, 3299 à 3301, 3398, 3412, 3415, 3416, 3418, 3420, 3423 à 3428, 3430 à 3436, 3439, 3441, 3442, 3444, 3445, 3448, 3474, 3527 à 3531, 5412 à 5414, 5485 à 5488, 5491, 5493, 5577 à 5579, 5710 à 5852) ; Lasse (Fs 3252, 3253, 3256 à 3261, 3263, 3265 à 3270, 5570 à 5574) ; Chavaignes (Fs 5551 à 5564, 5567, 5853 à 5860) ; Noyant-sous-le-Lude (Fs 3273, 3275, 3509 à 3514, 3552) ; Denezé-sous-le-Lude (Fs 3518) ; Cléré-les-Pins (Fs 3522, 3523, 3559, 5580, 5583, 5585) ; Savigné-sur-Lathan (Fs 5581) ; Pont-Boutard (Fs 5501 à 5511, 5513) ;
- plaques dermiques de Pontigné (Fs 3447, 3449, 3452, 3457 à 3468, 3470 à 3472, 3544 à 3546, 3548 à 3550, 5421 à 5425, 5427 à 5441, 5443, 5446, 5447, 5449 à 5452, 5454 à 5462, 5464 à 5468, 5470, 5528 et 5529) ; de Lasse (Fs 3503, 3504, 3506 et 3507) ; du bassin de Pontigné, sans indication précise de localité (Fs 5681 à 5698) ; de Denezé-sous-le-Lude (Fs 3521 et 5522) ; de Noyant-sous-le-Lude (Fs 3515 à 3517) ; de Pont-Boutard (Fs 5498).

## DESCRIPTION

Les dents sont courtes, presque lisses, munies de deux carènes, légèrement courbes et modérément pointues. Les antérieures sont presque aussi larges que longues, tandis que les postérieures sont de plus en plus aplaties labio-lingualement et de moins en moins courbes. Deux dents plus fortes, dites crocs, ou pseudo-canines, prédominent un peu en arrière de la suture prémaxillaire-maxillaire. Ces dents ne diffèrent que par leur taille plus importante de leurs homologues du *Diplocynodon ratelli* de Saint-Gérard-le-Puy et du *Diplocynodon* des sables de l'Orléanais et des sables de l'Armagnac.

La plupart ont la taille des plus grands spécimens du *Diplocynodon* de l'Armagnac, mais certaines les dépassent.

Le maxillaire n'est connu que par une portion postérieure (Fs 5135) qui possède encore quatre alvéoles dentaires, correspondant sans doute aux 10<sup>e</sup> à 13<sup>e</sup> dents maxillaires. La surface externe, supérieure, sculptée de rides profondes et serrées, montre la surface de contact avec la pointe antérieure du lacrymal et celle avec le nasal.

La face palatine montre l'avant de la fosse ptérygoïdienne qui dessine une curieuse ramification en golfe exactement comme chez *Diplocynodon ratelli* et à l'encontre de chez *Tomistoma*.

Le jugal, fin, allongé, légèrement sculpté, ne se distingue pas, tant par sa taille que par sa morphologie, de celui de *Diplocynodon ratelli*. Il en est de même du frontal, qui montre, toujours comme chez *Diplocynodon ratelli*, une légère participation à la fenêtre supratemporale. Le pariétal indique des fosses supratemporales de mêmes dimensions que chez le *Diplocynodon* des sables de l'Armagnac.

Le squamosal et le pariétal indiquent une suture pariéto-squamosale assez longue, comme chez le *Diplocynodon* des sables de l'Armagnac.

Le dentaire est l'os le plus caractéristique permettant de déterminer le genre. Il montre pour la 3<sup>e</sup> et la 4<sup>e</sup> dent inférieure deux alvéoles beaucoup plus grands que pour les autres dents.

Le surangulaire indique une fosse de Meckel plus reculée que chez *Tomistoma*.

L'angulaire est creux et sa face inférieure est bien arrondie, comme chez tous les spécimens de Saint-Gérard-le-Puy, des sables de l'Orléanais et des sables de l'Armagnac.

Les plaques dermiques non plus ne se distinguent pas de celles des sables de l'Orléanais et de l'Armagnac.

## Famille GAVIALIDAE Cuvier, 1807

DIAGNOSE : Crocodyliens longirostres ou très longirostres ; pilier postorbital en position très externe, reposant sur la face dorsale de la partie principale du jugal ; jugal peu sculpté à section transversale bien ou moins isodiamétrique dans la région de la fosse infratemporale ; nasaux relativement courts et bien séparés des prémaxillaires par les maxillaires qui sont largement en contact l'un avec l'autre sur la ligne médiane de la surface supérieure du crâne ; apophyse inférieure du basioccipital à diamètre transversal ne diminuant pas vers le bas ; denture peu différenciée ; dents sveltes, aiguës, élancées et plus ou moins fortement cannelées ; surface postérieure du crâne proéminente vers le bas en direction caudale dans sa région inférieure ; épine du quadratojugal bien développée ; rostre régulièrement étroit avec un brusque élargissement du crâne au niveau des orbites ; frontal très large ; table crânienne très large ; orbites rondes aux rebords saillants et très séparées l'une de l'autre ; fenêtres supratemporales plus ou moins

arrondies excédant légèrement la taille des orbites ; le dental ne se prolonge pas au-dessous de la fenêtre mandibulaire externe ; surface articulaire des mâchoires peu excavée.

### Genre GAVIALIS Opper, 1811

ESPÈCE-TYPE : *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789) ; Récent ; Inde, Birmanie.

DIAGNOSE : Celle de la famille.

#### Gavialis sp.

INVENTAIRE : 27 dents isolées : de Pontigné (Fs 3276, 3283, 3289, 3290, 3297, 3298, 3396, 3417, 3443, 3446, 3447, 3543, 5415 à 5419, 5710), de Lasse (Fs 3250, 3254, 3494, 3496, 5575), de Noyant-sous-le-Lude (Fs 5861), de Dénézé-sous-le-Lude (Fs 5862), de Savigné-sur-Lathan (Fs 3271) et de Pont-Boutard (Fs 5506).

#### DESCRIPTION

Ces dents sont très fines et très allongées, acuminées, aiguës, légèrement courbes. Elles sont ornées de fines cannelures longitudinales qui s'estompent vers l'apex. Elles se distinguent à la fois des dents plus robustes et à morphologie différente de *Tomistoma*, et des dents plus petites et moins hautes de *Diplocynodon*. Elles rappellent assez celles du Gavial actuel pour qu'on puisse les rapporter au même genre.

#### DISCUSSION

Tandis que la présence de *Tomistoma* en Europe méditerranéenne, au Portugal et sur la façade atlantique de la France est clairement attestée depuis longtemps, celle d'une deuxième forme longirostre l'est bien moins. La question n'est cependant pas complètement nouvelle. ZBYSZEWSKI (1949 : 66-67, fig. 153 et 160) avait en effet déjà signalé la présence de dents isolées, moins massives que celles du grand *Tomistoma*, dans quelques gisements d'âge Burdigalien supérieur du bassin de Lisbonne. Il les rapporta à *Tomistoma calaritana* Capellini, dont les types proviennent du Miocène de Cagliari en Sardaigne. Dans un travail consacré à *Tomistoma lusitanica*, l'un de nous (ANTUNES, 1961 : 65, pl. X, fig. 30 à 33) a admis également la présence d'une deuxième forme ayant coexisté avec la précédente tout en étant plus rare ; sans trop s'éloigner de la détermination de ZBYSZEWSKI, quelques réserves avaient toutefois été exprimées, en classant les dents et fragments de mandibule en cause comme *Tomistoma* aff. *calaritanus* (cf. ANTUNES, *ibid.*). En effet, la ressemblance avec *calaritanus* ne paraît pas tellement convaincante, si l'on en juge d'après la description de CAPELLINI (1889) : la forme italienne serait bien à rapporter à un *Tomistoma* dont les rapports avec *eggenburgensis* seraient à revoir.

Par contre, la forme très élancée des dents et leur ornementation, particulièrement la présence de très nettes stries longitudinales, les éloignent des *Crocodylidae* y compris *Tomistoma*. La comparaison directe avec des dents de *Euthecodon* de quelques gisements

africains (Lybie, *Euthecodon arambourgi*; Omo, *Euthecodon brumpti*), lesquelles sont également élancées, quelquefois même davantage, mais dépourvues d'une ornementation pareille, fait écarter tout rapprochement (l'hypothèse de l'appartenance à *Euthecodon* étant d'ailleurs à priori infirmée par la totale absence de fragments de mâchoire à alvéoles saillants, caractère typique de ce genre).

Finalement, c'est avec le genre *Gavialis* que notre petit lot de dents fines et élancées ressemble le plus. La comparaison avec plusieurs individus de *Gavialis gangeticus* inciterait même à un fort rapprochement avec l'espèce actuelle. L'état incomplet de notre matériel fossile ne permet cependant pas de caractériser sérieusement l'espèce. Aussi notre détermination s'arrêtera au niveau du genre.

Les considérations que nous venons de présenter s'appliquent également pour d'autres gisements de l'ouest de la France. Comme au Portugal, deux Crocodiliens longirostres coexistent dans des gisements à faciès fluvatile (plutôt grands fleuves), estuariens ou marins littoraux. Le Gavial dont il est question y est également moins fréquent, et demeure inconnu à l'intérieur du pays dans les petites rivières et lacs où les seuls Crocodiliens sont des *Diplocynodon*.

## II. — DISCUSSION

Comme nous l'avons montré, trois formes de Crocodiliens sont représentées dans les faluns, deux longirostres et une brévirostre.

La plus commune des formes longirostres est étroitement apparentée à des Crocodiliens très répandus au Miocène inférieur et moyen dans des régions de l'Europe situées à la périphérie de la Paléoméditerranée et de l'Atlantique, pénétrant quelquefois un peu plus à l'intérieur : cette forme a été rapportée depuis longtemps à *Tomistoma* (comprenant ou non *Gavialosuchus* Toulou & Kail, 1885, mais en tout cas plaçant ce dernier en position très voisine du point de vue systématique). Ultérieurement, une tendance, qui a été discutée ailleurs (ANTUNES, 1987), s'est manifestée dans le sens du rapprochement avec les Gavialidés. L'analyse des caractères invoqués par les auteurs montre, à notre sens, que les Crocodiliens en question sont bien plus proches de *Tomistoma*.

Plusieurs espèces de *Tomistoma* ont été décrites, fondées souvent sur du matériel fragmentaire et dans l'ignorance des variations individuelles et des changements de nature ontogénique. Une révision réduira peut-être le nombre des espèces. À ce jour, *Tomistoma lusitanica* est l'espèce décrite d'après le matériel le plus complet ; elle semble valable.

Ainsi, nous réitérons l'opinion précédente d'ANTUNES (1961), en classant le Crocodilien longirostre le plus commun des faluns comme *Tomistoma cf. lusitanica*. En tout état de cause, et comme il a été écrit à propos d'un fossile récolté à Polastron, rapporté par ses descripteurs à *Gavialosuchus* sp., il « se rapproche beaucoup de la forme du Portugal » (BUFFETAUT *et al.*, 1984 : 116). Aucun caractère significatif ne permet leur distinction dans l'état actuel des connaissances.

Un type dentaire très différent, correspondant à quelques dents très sveltes, très aiguës et finement cannelées, indique dans les faluns une autre forme de Crocodilien longirostre,

*Gavialis*, qui est même plus longirostre que *Tomistoma*. La situation est semblable à celle observée pour le Burdigalien et le Langhien de Lisbonne, où des dents du même type ont été rapportées à *Tomistoma calaritanus* par ZBYSZEWSKI (1949 : 66-67) (mais qui n'appartiennent pourtant pas à l'espèce décrite par CAPPELINI). Nous avons pensé qu'il s'agissait de Gavialidé, hypothèse d'autant plus vraisemblable que la distribution géographique de ces animaux est énorme (et beaucoup plus vaste qu'on ne le pensait jadis) et, d'autre part, que les échanges faunistiques entre l'Europe et leur principal centre de dispersion — le sous-continent Indo-Pakistanaï et le sud-est de l'Asie — sont maintenant bien connus. On peut même l'inclure dans le genre *Gavialis*.

Enfin, le troisième Crocodylien représenté dans la faune des faluns doit appartenir au genre *Diplocynodon*. La détermination au rang de l'espèce est possible, compte tenu notamment du rapprochement avec les *Diplocynodon* sans doute conspécifiques et représentés par un matériel bien plus complet retrouvé dans le Miocène de l'Orléanais et de l'Armagnac. Il vaut mieux donc attendre l'étude de ces pièces splendides avant d'essayer d'aller plus loin sur la seule base des récoltes médiocres faites dans les faluns.

En somme, la faune crocodylienne des faluns comprend deux formes longirostres immigrées en Europe au Miocène inférieur à côté d'une relique des faunes éocènes représentée par le seul genre ayant franchi le seuil de la Grande Coupure :

- *Tomistoma* cf. *lusitanica* (Vianna & Moraes, 1945) ;
- *Gavialis* sp.
- *Diplocynodon* sp., probablement la même espèce que celle du Miocène de l'Orléanais et de l'Armagnac.

### III. — RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES CROCODYLIENS DES FALUNS

Dans le bassin du Tage (région de Lisbonne), *Tomistoma* apparaît peut-être à l'Aquitainien et existe sûrement au Burdigalien inférieur ; il est très commun au Burdigalien moyen, au Burdigalien supérieur et au Langhien ; il demeure inconnu au Serravallien ; sa présence est exceptionnelle au Tortonien inférieur (un seul individu) ; on ne l'a jamais retrouvé dans des niveaux plus élevés.

En Algarve, *Tomistoma* est connu au Miocène inférieur (Formation de Lagos-Portimas), ainsi que vers la partie supérieure du Miocène moyen (sables de Olhos de Agua), mais jamais plus haut malgré le fait que le Miocène supérieur y soit bien développé et que les recherches ont été actives.

En France, *Tomistoma* n'est pas connu avant la transgression de la mer des faluns en Touraine et en Anjou. Les fossiles ici décrits sont les plus anciens de France. La présence de *Tomistoma* est donc liée à une expansion marine. Dans le bassin d'Aquitaine, une dent postérieure assez typique a été récoltée il y a quelques années dans le gisement du Mouné, à Castelnau d'Arbieu (Gers) lors d'une fouille faite par L. GINSBURG, P. JANVIER, C. DE MUIZON et P. TASSY. Le gisement est d'âge MN5, donc plus ou moins contemporain des faluns langhiens du bassin de la Loire. Plus haut a été seulement retrouvé le maxillaire de Polastron,

gisement situé stratigraphiquement très légèrement au-dessous de Sansan. La présence du dernier *Steneofiber* autorisait à placer ce gisement dans la partie la plus sommitale de la MN5.

Le genre *Gavialis* apparaît dans le Burdigalien marin de Lisbonne et monte dans le Langhien. En France, il apparaît avec la transgression langhienne de la mer des faluns. Plus haut, nous ne l'avons reconnu que dans le gisement du Mouné, à Castelnau d'Arbieu (MN5), où une dent caractéristique coexistait avec la dent citée plus haut de *Tomistoma* et un lot plus important de dents de *Diplocynodon*.

Par contre, le genre *Diplocynodon* est connu en Europe depuis l'Éocène moyen (cf. BERG, 1966) et est particulièrement bien représenté dans l'Oligocène et le Miocène inférieur des Limagnes, où il est même le seul Crocodylien présent. Il est aussi le seul représentant du groupe dans les sables continentaux de l'Orléanais et de l'Armagnac. C'est un animal nettement inféodé à un milieu lacustre et fluviatile. Sa présence, et même sa surabondance, dans les dépôts marins faluniens ne doit pas faire illusion. Comme plus de la moitié de la faune de Mammifères des faluns, c'est une forme en partie remaniée (GINSBURG, 1972) et en partie transportée. L'origine des pièces remaniées est simple à retrouver : ce sont les sables continentaux sous-jacents aux faluns, dits sables du synclinal d'Esvres (GINSBURG, 1988), où L. GINSBURG et P. JANVIER ont trouvé, dans le niveau continental du gisement de La Brosse, des dents typiques de *Diplocynodon*. Une autre partie de la faune mammalienne des faluns est contemporaine de la « mer des faluns » mais transportée par des fleuves côtiers. C'est le cas des formes d'âge postérieur aux sables du synclinal d'Esvres retrouvées dans les faluns, tels que le Primate plus ou moins arboricole *Pliopithecus piveteaui*, les Carnivores *Protictitherium crassum*, *Hemicyon* cf. *sansaniensis*, *Plithocyon* cf. *armagnacensis*, *Mionictis dubia*, *Pseudaelurus quadridentatus*, le Rhinocérotidé *Brachypotherium brachypus*, le Suidé *Bunolistriodon lockharti*, les Tragulidés du genre *Dorcatherium*, les Ruminants *Dicrocerus elegans*, *Palaeomeryx lathanensis*, *Eotragus* cf. *sansaniensis* et les Proboscidiens *Deinotherium* et *Gomphotherium*. Il n'est donc pas besoin d'invoquer un changement d'écologie pour expliquer la présence de restes de *Diplocynodon* dans les dépôts marins des faluns. Les apports riverains suffisent.

Mais quelle est la proportion de pièces remaniées de terrains plus anciens et de pièces transportées à l'époque dans la population de *Diplocynodon* des faluns ? C'est une question difficile à résoudre, car si avant le dépôt des faluns le genre *Diplocynodon* est très abondant en Europe, il a à peu près complètement disparu après. Au Langhien même, il existe encore, puisqu'il a été signalé dans les faluns du sud de la Loire, à Bossée en Touraine proprement dite (Comtesse LECOINTRE, 1910), dans une région où il n'y a pas de remaniements du Miocène inférieur, et que nous l'avons retrouvé à Castelnau-d'Arbieu (cf. plus haut).

M. D. HARÈNE a trouvé aux Beilleaux, dans des couches intermédiaires entre le falun typique et les sables continentaux, quelques beaux restes de *Diplocynodon* associés à une dent typique et quelques ossements de *Tomistoma* cf. *lusitanica*. On peut penser que ces couches sont contemporaines de la mer des faluns mais antérieures à l'installation du régime de dépôt sableux coquillier ou calcareux à Bryozoaires. Ce sont sans doute des couches plus ou moins lacustres ou temporairement lagunaires déposées en bordure de la mer. Quoiqu'il en soit cette découverte montre bien que le *Tomistoma* et le *Diplocynodon* ont coexisté dans le bassin de la Loire.

À la même époque, ou à peine après, on a la même association *Diplocynodon-Tomistoma-Gavialis* au Mouné. Le genre *Diplocynodon* a donc bien existé à la MN5, et on admettra qu'au

moins une certaine proportion des pièces retrouvées dans les faluns est contemporaine de ce dépôt.

#### IV. — ÉCOLOGIE

À Lisbonne, *Tomistoma* apparaît communément, associé d'ailleurs à quelques Gavialidés, dans des contextes non franchement marins. Excepté le seul individu récolté dans les assises marines littorales du Tortonien inférieur, aucun reste clairement non remanié n'a été vu dans des couches à faciès marin. Presque tout le matériel provient de faciès d'estuaires et surtout fluviatiles comme ceux du Burdigalien (jusqu'au Burdigalien tout à fait supérieur) et du Langhien. Les assises fluviatiles ont livré des mammifères non marins associés à de nombreux poissons en principe dulçaquicoles, tropicaux, dont des *Lates* (exigeant d'importantes masses d'eau bien oxygénées) et des Bagridés. Par contre, les restes de poissons marins s'y réduisent à des dents et d'autres éléments roulés, remaniés sans doute de couches sous-jacentes. Les rares vertèbres de *Lates* dans des dépôts marins littoraux semblent indiquer des remaniements dans le sens inverse.

En bref, les Crocodiliens en cause habitaient de grands fleuves, particulièrement près de l'embouchure ; une contre-épreuve en est donnée par l'absence totale de restes de Crocodilien dans les dépôts en partie synchrones du bassin de Madrid (communication orale de Jorge MORALES), où il y a des faciès fluviatiles très étendus mais qui correspondent probablement à des régimes très irréguliers dans une région qui était certainement plus aride.

À Lisbonne, sur les mêmes lieux, les grands *Tomistoma* prédominaient largement sur d'autres Crocodiliens longirostres (apparemment de véritables gavials), lesquels auraient pu être plus strictement ichthyophages. Par contre, la présence de *Diplocynodon* n'a pas été démontrée.

En Algarve, de très rares dents (trois contre des milliers de dents de poissons) proviennent du Miocène inférieur à moyen, et de couches marines littorales. La seule dent de Olhos de Agua (Serravallien ?) y est associée à des ossements de Cétacés très roulés, des os et dents également très roulés de Siréniens et de poissons marins, à des huîtres (*Gryphaea griphoides*), Pectinidés et balanes correspondant à une région littorale sableuse ou plutôt à l'embouchure d'un fleuve ; la présence d'une vertèbre de *Lates* est à noter.

En somme, les *Tomistoma lusitanica* habitaient de grands fleuves où ils se nourrissaient de poissons, même de grosse taille (une preuve en est la présence d'une vertèbre de *Lates* contenue dans un coprolithe), mais pouvant s'attaquer à d'autres proies, mammifères en particulier. Ils se tenaient souvent près des embouchures, en faisant éventuellement des incursions en mer. Ce dernier point est important, car l'on voit que leur dispersion géographique devait être facile.

En ce qui concerne le *Tomistoma* des faluns, des conditions semblables lui ont été propices, des rivages de la mer aux embouchures des fleuves, et même plus à l'intérieur si les fleuves offraient des conditions favorables (grands volumes d'eau, eaux permanentes, climat tropical, nourriture abondante), comme ce serait le cas, au moins épisodique, pour Castelnau d'Arbieu et pour Polastron.

À ce sujet, le réexamen de la pièce de Polastron offre un intérêt supplémentaire. La pièce, un fragment de maxillaire gauche avec quatre alvéoles dentaires, est assez bien conservée avec, en particulier, l'ornementation de sa surface externe bien nette. Or, longeant la suture maxillo-nasale, la partie supérieure porte des traces évidentes d'usure par des dents de gros rongeur ayant entamé la surface de l'os sur 1 à 6 mm de profondeur. On observe de véritables cannelures à fond plat dont la largeur peut indiquer les dimensions et dans une certaine mesure la forme des dents qui ont attaqué la pièce. Les dents en cause auraient eu une surface externe plate et une largeur de 5 à 6 mm. Elles correspondent manifestement aux incisives supérieures du gros Castoridé *Steneofiber depereti carnutense* (à Baigneaux, la largeur des incisives de *St. depereti carnutense* va de 6,1 à 7,4 mm, cf. GINSBURG, 1971), qui est connu dans des dépôts contemporains. D'autres traces semblables, mais moins développées, sont visibles des deux côtés de l'alvéole le plus antérieur et à l'angle postéro-externe de l'alvéole le plus postérieur. L'absence de traces des incisives inférieures semble indiquer que la pièce était plus complète au moment de l'attaque par les Castoridés, conservant des restes encore en connexion des nasaux qui pourraient avoir été détachés par cette action, ou après. Les castors aiguisant leurs incisives sur du matériel dur (bois, os), il apparaît que le *Tomistoma* se trouvait sur une berge, probablement déjà déchiqueté et décharné, ce que pourrait confirmer la perte des dents. Ceci évoque le transport d'une partie du cadavre à la décrue d'un fleuve. Ce détail confirme qu'il s'agit d'un dépôt fluvial.

Par contre, les *Diplocynodon*, de moindre taille et vraisemblablement moins exigeants du point de vue thermique, comme les Alligatorinés modernes, pourraient avoir colonisé des environnements plus restreints à l'intérieur.

## CONCLUSIONS

L'étude de restes de Crocodiliens choisis parmi les mieux conservés appartenant à des récoltes dans les faluns de l'Ouest de la France permet d'arriver aux conclusions suivantes :

1. Les pièces de grande taille appartiennent à un Crocodilien longirostre rapporté à *Tomistoma* cf. *lusitanica* (Vianna & Moraes, 1945).
2. Le « *Gavialosuchus* » sp. de Polastron doit appartenir à la même forme.
3. Le genre *Gavialosuchus* doit tomber en synonymie devant *Tomistoma*.
4. Des pièces plus rares correspondent à un autre Crocodilien longirostre devant être rapportées sans trop de difficultés à *Gavialis* cité ici pour la première fois ; il s'agit sans doute de la même forme qui vivait au Portugal vers la même époque.
5. D'autres pièces, à la fois les plus abondantes et les plus petites, indiquent la présence d'une espèce du genre *Diplocynodon*, vraisemblablement la même qui est représentée dans le Miocène de l'Orléanais. Une partie provient du remaniement de sables sous-jacents d'âge orléanien et une partie est contemporaine du dépôt falunien. On ignore la proportion relative des deux ensembles.
6. Les *Tomistoma* de France sont plus ou moins contemporains de leurs homologues du Portugal ; il en est de même pour des formes affines d'Autriche, Sardaigne, Italie et Malte, notamment.

7. Les données concernant l'ensemble des gisements indiquent que les *Tomistoma* fréquentaient des environnements avec d'importantes masses d'eau : fleuves, estuaires/embouchures, et probablement aussi des régions côtières de la mer.

8. L'habitat normal des *Diplocynodon* était différent : rivières, mares et lacs à l'intérieur du pays.

9. L'ensemble des données fait penser que les *Tomistoma* étaient des formes typiquement tropicales, comme les Gavialidés ; leur extinction en Europe, vers le Miocène supérieur (ou même plus tôt, selon les régions) est sans doute en rapport avec le refroidissement qui s'est alors produit.

#### Remerciements

Nous avons le plaisir de remercier quelques collègues sans l'aide desquels cet article aurait été plus difficile à réaliser : ce sont J. MORALES, du « Museo Nacional de Ciencias Naturales » de Madrid, pour des renseignements concernant les Vertébrés miocènes de la région de Madrid, F. STEININGER, de l'Université de Vienne, qui nous a procuré des photographies du type de *Tomistoma eggenburgensis*, et M. F. JUILLIARD qui nous a confié le maxillaire du Crocodilien de Polastron, sans oublier ceux qui ont donné au Muséum des collections de Crocodiliens des faluns (M. H. BUCHER, M. D. HARÈNE) ou nous ont prêté leurs collections pour étude (M. ARNAUD, M. F. LEVÈQUE et M. D. POUTT). Nous tenons aussi à remercier M<sup>me</sup> J. Brondel et E. MOLIN qui ont assuré la frappe de ce texte, M. D. SERRETTE qui l'auteur des photographies et M<sup>me</sup> F. PILARD qui a monté les planches.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTUNES, M. T., 1961. — *Tomistoma lusitanica*, crocodilien du Miocène du Portugal. *Revta Fac. Ciênc. de Lisboa*, 2<sup>e</sup> série, C, 9 (1) : 3-88.
- 1987. — Affinities and taxonomical status of miocene longirostrine crocodilians from western Europe, with remarks on phylogeny, paleoecology and distribution. *Comunicações Servs geol. Port.*, Lisboa, 73 (1-2) : 49-58.
- AUFFENBERG, W., 1954. — Additional specimens of *Gavialosuchus americanus* (Sellards) from a new locality in Florida. *Q. Jl. Fla Acad. Sci.*, 17 (4) : 185-209.
- 1957. — Notes on fossil Crocodilians from Southeastern United States. *Q. Jl. Fla Acad. Sci.*, 20 (2) : 107-113.
- BERG, D. E., 1966. — Die krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh. hess. Landesamt. Bodenforsch.*, Wiesbaden, 52 : 3-105.
- BUFFETAUT, E., F. CROUZEL, F. JUILLIARD & F. STIGLIANI, 1984. — Le Crocodilien longirostre *Gavialosuchus* dans le Miocène moyen de Polastron (Gers, France). *Geobios*, Lyon, 17 (1) : 113-117.
- CAPELLINI, G., 1889. — Sul cocodrilliano gavialoide (*Tomistoma calaritanus*) scoperto nella collina di Cagliari. *Memorie R. Accad. Lincei*, Cl. Sc. Fis. Mat. Nat., sér. 4, 7.
- GINSBURG, L., 1971. — Sur l'évolution des *Steneofiber* (Mammalia, Rodentia) en France. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 272 : 2159-2161.
- 1972. — Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du nord de la Loire. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 274 : 3345-3347.



- 1988. — La faune des Mammifères des sables miocènes du synclinal d'Esves (Val-de-Loire). *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, **307** : 319-322.
- KALIN, J., 1955. Crocodylia. In *Traité de Paléontologie*, V : 695-784, Masson édité., Paris.
- LECOINTRE, H. D. Comtesse P., 1910. — Les formes diverses de la vie dans les faluns de la Touraine (neuvième suite). Les sauriens des faluns de la Touraine. *Feuille jeun. Nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> série, **40** (479) : 169-171.
- MOOK, C. C., 1921. — Skull characters of recent Crocodylia with notes on the affinities of the recent genera. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **43** (13) : 123-268.
- 1924. — Further notes on the skull characters of *Gavialosuchus americana* (Sellards). *Am. Mus. Novit.*, (155).
- MÜLLER L., 1927. — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den wüsten Aegypten. V. Tertiäre wirbeltiere. 1. Beiträge zur Kenntniss des krokodilier des ägyptischen tertiäre. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Nat.*, **31**.
- TOULA, F., & J. KAIL, 1885. — Ueber einen Krokodilschädel aus der Tertiäralagerungen von Eggenburg, in Nieder Oesterreich. *Denkschr. K. Akad. Wiss., Wien*, **50** : 299-356.
- VIANNA, A., & A. MORAES, 1945. — Sur un crâne de crocodile fossile découvert dans le Miocène de Lisbonne. *Bolm. Soc. geol. Port.*, Porto, **4** (3) : 161-170.
- ZBYSZEWSKI, G., 1949. — Les Vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne. *Ser. Geol. Portugal*, Lisboa, 77 p.

PLANCHE I

*Tomistoma cf. lusitanica*

- 1 — Frontal de Pontigné (Fs 5139).
- 2 — Jugal gauche des Beilleaux (coll. HARÉNE LBS 628).
- 3 — Squamosal droit de Pontigné (coll. ARNAUD).
- 4 — Plaque dorsale de Pont-Boutard (coll. LEVÉQUE).

*Diplocynodon* sp.

- 5 — Frontal des Beilleaux (coll. HARÉNE LBS 624).
- 6 — Jugal gauche de Pontigné (Fs 5141).

Toutes les figures de cette planche sont en grandeur naturelle.

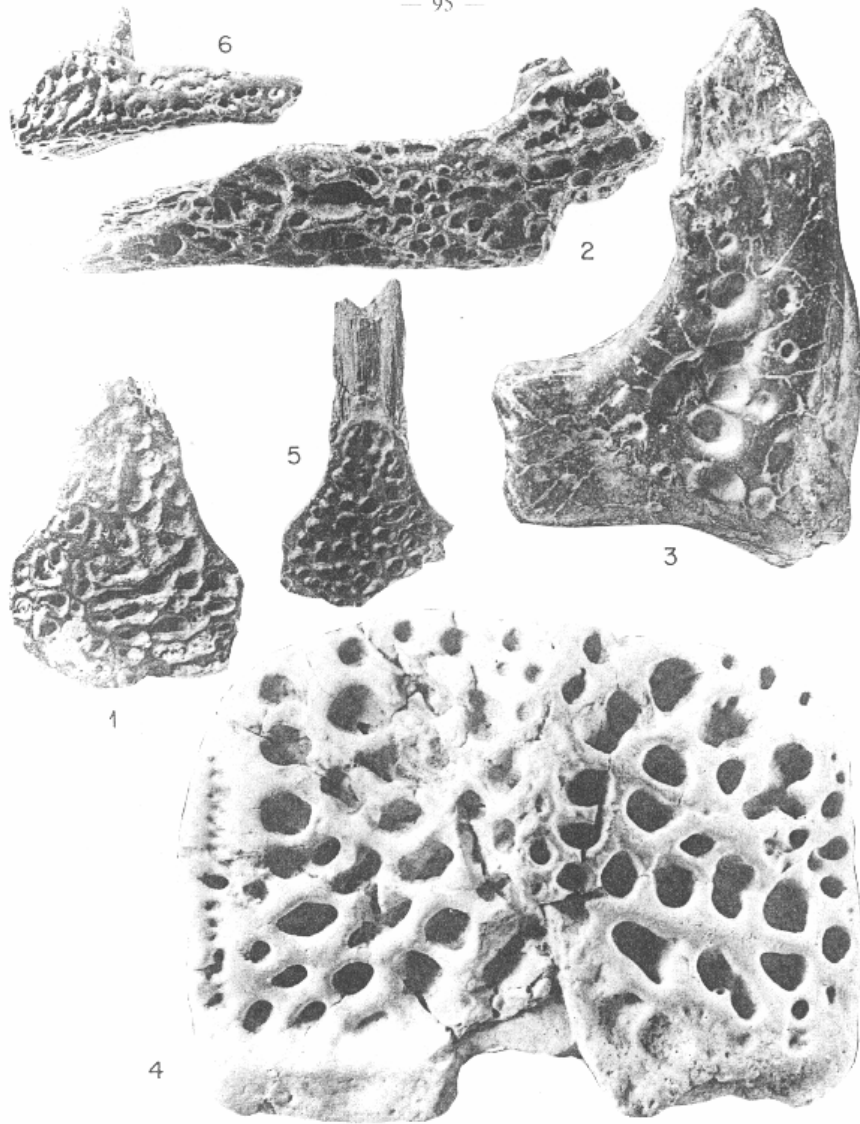


PLANCHE I

PLANCHE II

*Tomistoma cf. lusitanica*

Maxillaire gauche de Polastron (Gers), montrant des traces d'usure par des dents de Castoridés. Les traits interrompus délimitent les parties rongées manquantes. a — vue latérale ( $\times 1$ ); b — vue supérieure ( $\times 1$ ).



a



b

*PLANCHE II*

## PLANCHE III

*Diplocynodon* sp.

1. — Prémaxillaire gauche de Pontigné (Fs 5524) : face inférieure (× 1).
2. — Dent de Pontigné (Fs 5292) : face antérieure (× 1).
3. — Dent de Lasse (Fs 3252) : face postérieure (× 1).
4. — Dent de Pontigné (Fs 3294) : face postérieure (× 1).
5. — Dent de Lasse (Fs 3265) : face latérale (× 1).
6. — Dent du Grand Trouvé à Pontigné (Fs 3277) : face latérale (× 1).

*Gavialis* sp.

7. — Dent du falun de la Brosse à Denezé-sous-le-Lude (Fs 5862) : face latérale (× 1).
8. — Dent de Pontigné (Fs 5419) : face postérieure ; a (× 1), b (× 2).
9. — Dent de Lasse (Fs 3254) : face médiane ; a (× 1), b (× 2).
10. — Dent de Pontigné (Fs 3283) : face médiane ; a (× 1), b (× 2).

*Tomistoma* cf. *lusitanica*

11. — Dent de Pont-Boutard (Fs 5420) : face postérieure (× 1).
12. — Dent de Pontigné (Fs 5288) : face postérieure (× 1).
13. — Dent de Pontigné (Fs 5490) : face latérale (× 1).
14. — Dent de Lasse (Fs 3251) : a, face médiane ; b, face occlusale (× 1).
15. — Dent de Pontigné (Fs 3282) : a, face médiane ; b, face occlusale (× 1).
16. — Dent de Pontigné (Fs 3280) : face latérale (× 1).
17. — Dent du Grand Trouvé à Pontigné (Fs 3279) : face antérieure (× 1).
18. — Dent des Beilleaux (coll. HARÈNE LBS 645) : face antérieure (× 1).

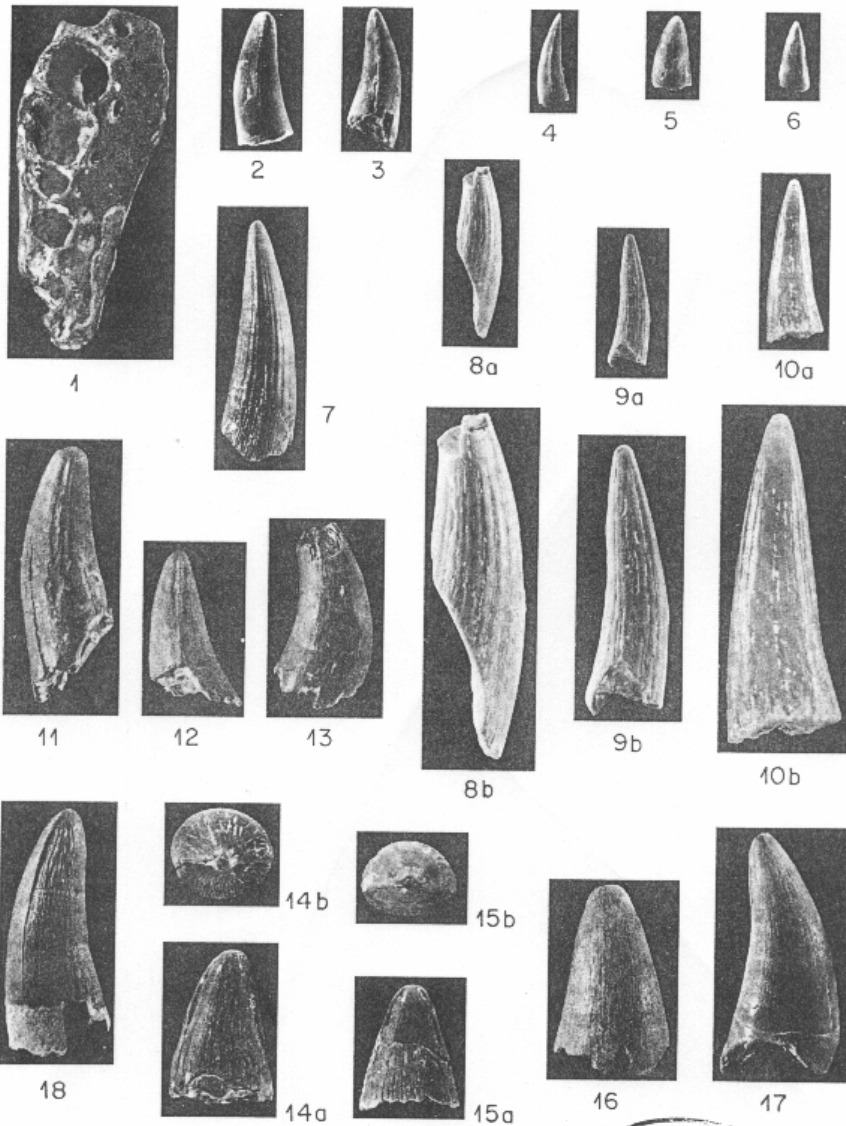


PLANCHE III

MUSEUM  
 Ville de TOURS  
 HISTOIRE NATURELLE