

N° d'ordre :

THESE

pour l'obtention du Grade de
Docteur de l'Université de POITIERS
Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées

(Diplôme National - Arrêté du 30 mars 1992)

Spécialité : Paléontologie des vertébrés

Présentée par :

Patrick VIGNAUD

LES THALATTOSUCHIA, CROCODILES MARINS DU MESOZOIQUE : SYSTEMATIQUE PHYLOGENETIQUE, PALEOECOLOGIE, BIOCHRONOLOGIE ET IMPLICATIONS PALEO GEOGRAPHIQUES

Directeur de Thèse : Pr. Michel Brunet

Soutenue le 6 avril 1995
devant la Commission d'Examen

JURY

L. de BONIS	Professeur, Université de Poitiers	Examineur
M. BRUNET	Professeur, Université de Poitiers	Directeur
E. BUFFETAUT	Directeur de Recherches, CNRS, Université Paris 6	Rapporteur
V. de BUFFRENIL	Maître de Conférences, M.N.H.N., Paris	Examineur
E. CARIOU	Professeur, Université de Poitiers	Examineur
Z. de GASPARINI	Professeur, Universidad Nacional, La Plata (Argentine)	Rapporteur
M. JAEGER	Professeur, U.S.T.L., Montpellier	Examineur
B. KREBS	Professeur, Freie Universität, Berlin (Allemagne)	Rapporteur

AVANT - PROPOS

INTRODUCTION

PREMIERE PARTIE . LES CROCODILES ACTUELS

A . GENERALITES

1 . Principes et méthodes	13
2 . Les limites de la méthode	14
I . Eléments de systématique	15
1 . Taxons de rang famille	15
2 . «Faciès longirostre - brévirostre»	17
3 . Les espèces et les caractères spécifiques	18
II . La répartition biogéographique	20
1 . Les crocodiles (<i>sensu lato</i>)	20
2 . Les formes mésorostres, longirostres et marines	21
III . Mode (s) de vie - Ecologie	22
1 . Les modes de vie	22
2 . La locomotion	23
3 . La chasse	23
4 . Le régime alimentaire	24
5 . Synécologie, évitement écologique	25
6 . les principales adaptations au milieu aquatique	25

B . ANATOMIE CRANIENNE, CROISSANCE, MORPHOLOGIE FONCTIONNELLE

I . Anatomie crânienne	28
1 . Le crâne	28
2 . la denture	30
3 . la musculature	32
II . La croissance	35
1 . La croissance allométrique du crâne	35
2 . la dentition	42
III . Analyse Morpho-fonctionnelle	45
1 . Les structures osseuses	45
2 . Les structures musculaires	50
3 . Le développement ontogénique de l'appareil manducateur	52
IV . Les variations intraspécifiques	55
1 . Le dimorphisme sexuel	55
2 . Les variations individuelles (<i>sensu stricto</i>)	56
3 . Les variations géographiques	58
4 . Synthèse les variations intraspécifiques	59

SECONDE PARTIE . THALATTOSUCHIA

A . HISTORIQUE

- 1 . Historique des découvertes 61
- 2 . Les connaissances actuelles 65

B . GISEMENTS ET MATERIELS ETUDIES

- 1 . Le Callovien du Poitou 70
- 2 . L'Oxford Clay anglais 70
- 3 . Les autres gisements européens 71
- 4 . Les gisements sud-américains 71
- 5 . Liste des principaux gisements étudiés 71

C . ANALYSE DES CARACTERES

- I . Les caractères classiquement utilisés 74**
 - 1 . Les espèces du genre *Metriorhynchus* 75
 - 2 . Les espèces du genre *Steneosaurus* 77
- II . Anatomie - Analyse morphologique 78**
 - 1 . L'ornementation des os crâniens 79
 - 2 . La face dorsale, les ouvertures crâniennes 82
 - 3 . La face dorsale, les principales unités osseuses 86
 - 4 . La face palatine 96
 - 5 . La face occipitale 100
 - 6 . La face latérale et les cavités internes 103
 - 7 . La mandibule 104
 - 8 . La denture 107
 - 9 . Le nombre de dents 113
- III . Analyses biométriques 121**
 - 1 . Méthodologie et critique de la méthode 121
 - 2 . Analyse biométrique des caractères 126
- IV . Etude de la croissance 134**
 - 1 . Principes et méthodes 134
 - 2 . Méthodes biométriques 136
 - 3 . Analyses graphiques 141
 - 4 . Synthèse : les modalités de la croissance 145
- V . Synthèse : les caractères diagnostiques, les tendances évolutives 148**
 - 1 . Les caractères morphologiques 148
 - 2 . Les caractères morphométriques 154

D . DISCUSSION : ANALYSE DES INDIVIDUS

- 1 . Principes et méthodes 158
- 2 . Les espèces callovo-oxfordiennes du genre *Metriorhynchus* 160
- 3 . Les Teleosauridae du Jurassique moyen et supérieur 161

TROISIEME PARTIE . CONCLUSIONS

A . PHYLOGENIE - SYSTEMATIQUE

I . Phylogénie

1 . Généralités	163
2 . Thalattosuchia	164
3 . Les Steneosaurinae du Jurassique moyen et supérieur	169
4 . Les Metriorhynchinae du Jurassique moyen et supérieur	170

II . Systématique

Cuvier et le devenir des premiers genres et espèces créés	172
A . Super-famille Teleosauroida	176
A1 . Famille Peipehsuchidae	176
A2 . Famille Teleosauridae	177
A2.1. Sous-famille Teleosaurinae	177
- genre <i>Platysuchus</i>	178
- genre <i>Teleosaurus</i>	178
A2.2. Sous famille Steneosaurinae	181
- genre <i>Steneosaurus</i>	181
- genre <i>Machimosaurus</i>	205
B . Super famille Metriorhynchoidea	210
B1. Famille Pelagosauridae	210
B2. Famille Metriorhynchidae	212
B2.1 - Nov. sp, Nov. gen.	212
B2.2 - Sous-famille Metriorhynchinae	213
B2.2.1. Tribu Teleidosauridea	213
B2.2.2. Tribu Metriorhynchidea	218
- genre <i>Metriorhynchus</i>	218
- genre <i>Geosaurus</i>	232
- genre <i>Dakosaurus</i>	236

B . PALEOENVIRONNEMENTS, BIOCHRONOLOGIE, PALEOBIOGEOGRAPHIE

I . Paléoenvironnements	241
II . Biochronologie	243
III . Paléobiogéographie	244
1 . Le Lias inférieur	244
2 . Le Lias supérieur et le Dogger inférieur	245
3 . Le Dogger supérieur	247
4 . Le Malm	249

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AVANT-PROPOS

Arrivé au terme de ce travail, il m'est agréable d'exprimer ma gratitude à de nombreuses personnes.

Ma reconnaissance va tout d'abord à M. le Professeur M. Brunet qui m'a confié le superbe matériel du Callovien de la région de Poitiers, m'a dirigé dans ce travail et n'a cessé de me soutenir par tous les moyens à sa disposition. La qualité de ses conseils fut toujours d'un grand secours et c'est donc avec plaisir que je lui exprime toute ma gratitude.

Il m'est très agréable de remercier le Professeur Z. de Gasparini pour la gentillesse de son accueil à La Plata, pour la qualité de ses renseignements, pour la participation à mon jury et pour sa présence lors de la soutenance.

C'est grâce au précieux concours de M. le Professeur E. Cariou que ce travail s'appuie sur une biochronologie détaillée. Les conseils qu'il m'a prodigués m'ont beaucoup aidé pour une meilleure compréhension de la paléogéographie. C'est un grand honneur de le compter parmi les membres de mon jury.

Les informations et les conseils prodigués par le Docteur E. Buffetaut m'ont toujours été d'un grand bénéfice ; c'est un honneur pour moi de l'accueillir parmi ce jury.

Une grande partie du travail sur les crocodiles actuels n'aurait pu être menée à bien sans la bienveillance du Docteur V. de Buffrénil. Je tiens à lui exprimer toute ma gratitude pour son aide et sa participation à ce jury.

Les nombreuses discussions avec MM. les Professeurs B. Krebs, L. de Bonis et J.J. Jaeger m'ont permis de tirer profit de leur savoir. Je ne saurais trop les remercier de l'honneur qu'ils me font en acceptant de juger mon travail.

Il m'est aussi très agréable de remercier les nombreux chercheurs qui m'ont aidé tout au long de ce travail. Je pense tout d'abord au Dr. J.M. Mazin avec qui j'ai partagé de très bons moments en Argentine et en Angleterre et qui ne fut avare ni de renseignements ni de judicieux conseils. Le Dr. P. Hantzpergue m'a beaucoup aidé pour corréler les différentes formations sédimentaires et sa gentillesse m'a permis de passer de très bons moments dans le Quercy. Le Pr. R.A. Reyment m'a fait l'honneur de s'intéresser aux *Thalattosuchia* et a passé de longs moments à la recherche de techniques appropriées à l'étude de la croissance du crâne.

Pour toute l'aide scientifique, logistique, administrative, etc. qu'ils ont eu l'amabilité de m'apporter, c'est avec plaisir que je tiens à remercier les Dr. B. Lange-Badré, S. Wenz, Y. Jehenne, J.P. Bassoulet, P. Godefroit, M. Martin et B. Battail.

Je ne saurais oublier tous les responsables et personnels des musées visités durant cette thèse et l'aide qu'ils m'ont apportée ; en France : le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, et les Musées de Boulogne-sur-Mer, Le Havre, Villers-sur-Mer, Bourg-en-Bresse, Dijon, Montbéliard, Gigouzac, Chauvigny, Montmorillon et La Rochelle ; en Suisse : Solothurn, Olten et Genève ; en Angleterre : British Museum of Natural History, Leicester, Peterborough, Cambridge et Oxford, Stuttgart en Allemagne et La Plata, Buenos Aires et Trelew en Argentine.

De nombreux amateurs très avertis du Poitou, du Quercy et de Normandie m'ont fait la gentillesse de me confier leur matériel. Les responsables des carrières de la région de Poitiers (MM. Rousset, Hainaux et Dutry) m'ont toujours facilité l'accès à leurs exploitations. Qu'ils en soient tous ici remerciés.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude aux différents organismes publics des régions Limousin et Poitou-Charentes qui m'ont permis de mener à bien ce travail par leur confiance et leur soutien financier.

J'ai travaillé avec de nombreux collègues étudiants, notamment de Paris et de Poitiers, je tiens à leur exprimer tous mes remerciements pour l'aide qu'ils m'ont m'apportée. Je tiens aussi à remercier et à féliciter les photographes et les dessinateurs de l'Université de Poitiers (C. Sicard et S. Riffaut) pour le travail qu'ils ont eu la gentillesse d'effectuer.

Ghislaine Florent, Edith Cirot et Guy Mouchelin ont toujours été de précieux soutiens et des amis fiables ; qu'ils trouvent ici l'expression de ma chaleureuse gratitude.

Cette thèse n'aurait pu voir le jour sans Christine et Clémentine, puisse ce travail récompenser leur aide... et leur patience.

INTRODUCTION

Dans l'acception actuelle, le terme de Thalattosuchia regroupe de nombreuses formes de crocodiles adaptés au milieu marin au cours du Jurassique.

Les premières mentions de tels restes fossiles datent de la seconde moitié du XVIII^{ème} siècle (Dicquemare, 1776). Le caractère crocodilien a été mis en évidence par Cuvier (1812) et l'adaptation au milieu marin près d'un siècle plus tard (Fraas, 1902).

Durant le XIX^{ème} siècle, les découvertes furent nombreuses dans les sédiments marins d'Allemagne, d'Angleterre et de France et plus de 190 espèces ont été créées dans le Jurassique (dont plus de la moitié dans le Lias !) très souvent sur des fragments peu caractéristiques. Les paléontologues allemands, anglais et français décrivaient alors des spécimens provenant de leur région puis créaient des espèces qui n'avaient de valeur que locale puisque aucune comparaison n'était effectuée. Eugène Eudes-Deslongchamps fut le premier à s'en émouvoir (1867-69) et tenta de délier le noeud gorgien constitué par cinquante années de travaux isolés.

Le concept invariable de l'espèce fut pour la première fois remis en cause par Mook (1934) qui montra l'existence d'une forte variabilité intraspécifique au sein des crocodiles actuels et émit des doutes quant à la réalité biologique des nombreuses espèces de crocodiles fossiles.

Les tentatives de reconstitution des relations phylogénétiques et de l'histoire paléobiogéographique des Thalattosuchia se sont toujours heurtées au nombre pléthorique d'espèces (essentiellement dû à l'absence de caractères diagnosiques dûment identifiés) et à l'absence de corrélation biochronologique entre les faunes.

L'essentiel de ce travail porte donc sur l'analyse des caractères.

Les biais et les lacunes de connaissance dans la biologie des Thalattosuchia ont pu être contournés par l'étude des crocodiles actuels. La systématique et les variations inter- et intraspécifiques ont été analysées avec précision. Nous avons notamment étudié les importantes variations morphologiques dues à la croissance et les variations individuelles chez les crocodiles actuels. Afin de modérer les interprétations en terme d'actualisme, nous avons confronté ces données avec les observations effectuées sur des faunes fossiles.

L'étude des *Thalattosuchia* est généralement rendue difficile par l'état fragmentaire (Kimméridgien allemand) ou déformé des spécimens (Oxford Clay anglais). Le matériel du Callovien de la région de Poitiers se prête parfaitement à ce type d'analyse des caractères puisque les spécimens sont abondants, non déformés et le moindre détail anatomique est préservé. De plus, leur répartition stratigraphique est connue avec la précision de l'horizon du Callovien inférieur au Callovien moyen.

La définition des différents taxons intègre très fréquemment des caractères biométriques. Afin d'en étudier la variabilité et la réelle valeur diagnostique, différentes techniques bi- ou multivariées, doivent être utilisées sur un échantillon de crânes le plus large possible.

Il est important de souligner tout l'intérêt que doit apporter la meilleure connaissance des caractères morphologiques et biométriques dans le but de reconstituer les relations phylogénétiques. Une systématique plus en adéquation avec la biodiversité devrait ainsi être rendue possible.

La connaissance des relations phylogénétiques entre les thalattosuchiens à travers le monde permettra de proposer des schémas de dispersion qui pourront, dans un second temps, être confrontés aux modèles paléogéographiques existants.

A . GENERALITES

Le terme de "crocodiles" s'applique actuellement à 21 espèces regroupées dans huit genres : *Crocodylus* (11 espèces), *Osteolaemus* (1 espèce), *Tomistoma* (1 espèce), *Gavialis* (1 espèce), *Alligator* (2 espèces), *Caiman* (2 espèces), *Melanosuchus* (1 espèce) et *Paleosuchus* (2 espèces). La majorité de ces genres sont maintenant bien connus et la bibliographie se rapportant à la systématique, la phylogénie, la physiologie, l'anatomie et l'écologie est abondante depuis le début du siècle dernier.

Depuis une vingtaine d'années, les crocodiles sont l'objet d'études du "Crocodile Specialist Group" et de diverses mesures de protections de l'IUCN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature et de la CITES (Convention on the International Trade in Endangered Species). Quelques fermes contiennent de grands nombres d'individus (parfois plusieurs milliers) permettant ainsi d'étudier avec précision les différents aspects de leur biologie.

1. Principes et méthodes

La somme des connaissances accumulées depuis presque deux siècles, permet d'avoir une vision précise de l'écologie et de l'anatomie des crocodiles actuels.

E. Geoffroy Saint-Hilaire (1825) est l'un des premiers à montrer l'existence d'une variabilité intraspécifique importante chez certains crocodiles. Depuis lors, les différentes systématiques proposées (Mook, 1921a et b, 1934, Kälin, 1933, Brazaitis, 1973, etc.) prennent en compte ces variations qui sont souvent citées mais généralement assez peu détaillées dans des travaux plus thématiques que nous citerons au fur et à mesure.

Aujourd'hui, les principales études portent essentiellement sur l'écologie et l'éthologie de ces grands reptiles. Curieusement cependant, rares sont les paléoherpétologues qui se sont intéressés de près à ces études. Il est pourtant important de relever tout l'avantage que devrait permettre l'analyse de ces connaissances afin de mieux appréhender les différentes questions posées lors de l'étude des formes fossiles.

F. de Broin (1965) a étudié les insertions musculaires et les orifices du crâne de *Crocodylus niloticus* et a comparé ses résultats avec l'anatomie des crocodiles cénozoïques provenant du Sahara. P. Dodson a testé les résultats de l'étude de la croissance allométrique de

Alligator mississippiensis (1975a) sur une série de crânes de dinosaures hadrosaures (1975b). Enfin, des travaux ont été menés sur l'ostéologie et la croissance ostéologique de certains reptiles actuels (de Ricqlès, 1975, 1976a et b, de Buffrénil, 1980a et b). Ces résultats ont parfois été appliqués à des formes fossiles (Buffrénil & Buffetaut, 1981, Buffrénil & Mazin, 1992, etc.).

La synthèse des résultats obtenus sur les formes crocodiliennes actuelles devrait permettre - en prenant les précautions inhérentes à de telles extrapolations - de mieux cerner un certain nombre de phénomènes ayant pour origine des variations intraspécifiques. Une fois ces variations mieux connues, il devrait alors être possible d'appréhender la taxonomie des crocodiles fossiles expurgée d'une partie des variations intraspécifiques. De même, l'écologie des grands reptiles actuels devrait apporter des éléments de comparaison importants pour mieux comprendre quelle était la paléoécologie des thalattosuchiens.

2. Les limites de la méthode

Il convient cependant de noter toute la difficulté que représente l'application de données actuelles à des formes fossiles ne vivant pas dans le même contexte paléoécologique. Ainsi par exemple, le complexe proie - prédateur, le climat, le mode de vie, etc. sont autant de paramètres autoécologiques et synécologiques différents entre les thalattosuchiens et les crocodiles actuels. Les décalages observés entre crocodiles actuels et fossiles sont donc bien difficiles à quantifier.

Il en va de même pour l'étude de la variabilité intraspécifique. La plupart des études récentes sur les crocodiles actuels portent sur des formes brévirostrés alors que les thalattosuchiens *sensu lato* sont plutôt à considérer comme des longirostrés. Il convient donc, dans la mesure du possible, de prendre en compte les données issues des crocodiles actuels mésorostrés ou longirostrés. A défaut de ces données, l'étude des crocodiles brévirostrés apportera de précieuses informations, qu'il conviendra cependant d'adapter.

I . Eléments de systématique

Les crocodiles actuels et quelques formes fossiles sont classiquement regroupés dans le sous-ordre des Eusuchia.

diagnose :

Crâne plus ou moins allongé, palais secondaire complet, les narines internes sont repoussées vers l'arrière et ouvertes uniquement dans les os ptérygoïdes. La barre postorbitaire est déplacée vers l'intérieur.

Ce groupe (quelque soit le rang taxonomique qu'on lui donne) est généralement considéré comme monophylétique (Benton & Clark, 1988 et Clark, 1994) même si une récente hypothèse propose de faire dériver les gavials actuels des thalattosuchiens (Tarsitano *et al.*, 1989). Cette dernière hypothèse fait appel à de très nombreuses phases de parallélisme et, dans l'état actuel des connaissances, il paraît plus "économique" de considérer les Eusuchia comme groupe monophylétique. Par contre, de nombreuses divergences apparaissent dans les relations entre les différents taxons de rang inférieur.

1. Taxons de rang famille

Selon la "systématique classique" (Fig.1a) proposée puis amendée par Mook (1921a et b, 1934) et Kälin (1933 et 1955), les eusuchiens actuels sont regroupés en deux familles : Gavialidae (genre *Gavialis*) et Crocodylidae, composée des sous-familles des Crocodylinae (genres *Crocodylus*, *Osteolaemus* et *Tomistoma*) et Alligatorinae (genres *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* et *Paleosuchus*). Depuis, de nombreux travaux ont proposés des rapports de parenté différents. Ainsi, Buffetaut (1985a) sépare Alligatoridae et Crocodylidae et regroupe (dans la super-famille des Crocodyloidea) les Crocodylidae et les Gavialidae (Fig.1c).

De récentes analyses basées sur des données biochimiques et/ou ostéologiques remettent en cause certaines propositions antérieures. La composition du groupe des alligators (quelque soit le rang taxonomique qui lui est attribué) est commune à toutes les propositions récentes (notamment celles de Kälin (1955), Buffetaut (1985a), Densmore (1983) et celle de Norell (Fig. 1b), (*in* : Benton & Clark, 1988)). Par contre, les hypothèses concernant les genres classiquement compris dans la famille des Crocodylidae (*Crocodylus*, *Osteolaemus* et *Tomistoma*) et *Gavialis* diffèrent selon la nature des données prises en compte. Buffetaut (1982a) a montré que la forme du Fayoum *Eogavialis* pouvait constituer une forme intermédiaire entre *Gavialis* et une forme anatomiquement

proche de *Tomistoma*. De même, sur la base de certaines données biochimiques, en particulier des protéines sanguines (Densmore, 1983, Dessauer & Densmore, 1983 et Densmore & Dessauer, 1984), le genre *Tomistoma* serait à rapprocher de *Gavialis* (Buffetaut, 1985a). Par contre, selon les analyses cladistiques de données ostéologiques réalisées par Norell (*in* : Benton & Clark, 1988), *Gavialis* serait le groupe frère de tous les autres crocodiles actuels, Crocodylidae et Alligatoridae (Fig.1b).

Nous n'entrerons pas plus dans le détail de la systématique des crocodiles actuels et dans notre travail, nous considérons l'existence de trois familles : Crocodylidae, Gavialidae et Alligatoridae. Pour les formes actuelles, la composition de ces familles est celle proposée par Wermuth (1953) et Brazaitis (1973) et amendée par Buffetaut (1985a) et Vasse (1993) (Fig.1c et 2).

a - Famille Crocodylidae CUVIER, 1807

Diagnose :

La 5^{ème} dent maxillaire est la plus forte, la 4^{ème} mandibulaire se loge dans une échancrure située entre le prémaxillaire et le maxillaire, les dents postérieures sont espacées. Le processus rétroarticulaire est concave vers le bas. Le carré participe à la formation de la fosse infratemporelle, présence d'une épine sur le bord antérieur du quadrato-jugal. Les narines internes et externes ne sont pas cloisonnées.

Cette famille est composée de formes fossiles connues dès le Crétacé supérieur (*Aigialosuchus*, *Allodaposuchus*), le Paléocène (*Asiatosuchus*), l'Eocène (*Asiatosuchus*, *Kenlisuchus*, *Megalodontosuchus* et *Pristichampsus*), l'Oligocène (*Asiatosuchus*) et de formes actuelles (*Crocodylus* et *Osteolaemus*) regroupées dans la sous-famille des Crocodylinae CUVIER, 1807.

b - Famille Gavialidae ADAMS, 1854

Cette famille est composée de formes fossiles connues dans le Crétacé supérieur et le Paléocène inférieur (*Thoracosaurus*), l'Eocène (*Eosuchus*) et des formes actuelles :

- *Tomistoma*, sous-famille Tomistominae

Diagnose : Museau toujours allongé, les nasaux sont en contact avec les prémaxillaires mais sont exclus des narines externes. Le frontal est exclu de la formation des fosses supratemporelles. Les orbites sont toujours plus grandes que les fosses supratemporelles. L'épine du quadrato-jugal est peu marquée.

- Gavialis, sous-famille Gavialinae

Diagnose : Le museau est toujours allongé, la pointe antérieure des nasaux est éloignée des prémaxillaires, l'extrémité antérieure du museau est élargie. Le carré est exclu de la formation de la fosse infratemporale, le pilier postorbitaire repose sur la face dorsale du jugal et l'épine du quadrato-jugal est bien développée.

c - **Famille Alligatoridae KÄLIN, 1940**

Diagnose : La 4ème dent maxillaire est la plus forte et le museau n'est pas échancré. La face dorsale du processus rétroarticulaire est convexe vers l'intérieur. Les narines internes et externes sont cloisonnées. L'épine latérale du quadrato-jugal est absente ou très réduite.

Cette famille, dont les premiers représentants (non déterminés avec précision, Vasse, 1993) sont aussi datés du Crétacé supérieur, comprend de nombreuses formes fossiles aux affinités parfois incertaines : *Allognatosuchus* (du Paléocène jusqu'à la base de l'Oligocène), *Diplocynodon* (à partir du Paléocène) et *Hispanochampsia* (Oligocène). Elle est représentée dans la nature actuelle par les genres *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* et *Palaeosuchus*.

Remarque (Fig. 2) : Selon Kälin (1955), les Crocodylidae (*sensu stricto*) ont des choanes non cloisonnées, contrairement aux Alligatoridae. Selon Guibé (1970b), les choanes de certains crocodilidés sont séparées par un septum médian qui est plus ou moins développé dorso-ventralement. Nous avons pu vérifier cette variation notamment sur des crânes de *Crocodylus acutus* (Collections de l'Université de Poitiers).

2. "Faciès Longirostre - Brévirostre"

Dollo (1883) est le premier auteur à bien mettre en évidence l'existence simultanée de formes longirostres ("faciès Téléosaurien - Gavial") et brévirostres ("faciès Goniopholis - Crocodile"). La valeur qu'il donne à ces faciès est strictement descriptive. Pourtant, Koken (1888) évoque la possibilité de relations phylogénétiques entre les mésosuchiens et les eusuchiens brévirostres d'une part et les longirostres d'autre part. Cette hypothèse est reprise par Zittel (1890) qui propose de regrouper les formes longirostres (Teleosauridae, Metriorhynchidae, Pholidosauridae, Gavialidae et *Tomistoma*) dans une "section longirostre" et les brévirostres (Atoposauridae, Goniopholidae, Alligatoridae et Crocodylidae) dans une "section brévirostre". Abandonnées à la suite des travaux de Piveteau (1935), ces hypothèses sont reprises *pro parte* par Kälin (1955) qui envisage l'existence d'un ancêtre commun aux Teleosauridae et aux Gavialidae.

Nous avons déjà mentionné l'hypothèse de Tarsitano *et al.* (1989) qui fait dériver les gavials (*Eusuchia*) des thalattosuchiens (*Mesosuchia*). Plus récemment, Clark (1994) évoque aussi cette hypothèse (sans toutefois la retenir) à la suite de l'analyse cladistique des caractères (réalisée à l'aide du logiciel de parcimonie PAUP) dans laquelle certains caractères associés à la longirostrie sont incorporés indépendamment. Il nous semble cependant plus judicieux de penser, comme le signale Buffetaut (1982b), que la longirostrie est apparue plusieurs fois indépendamment dans des lignées différentes. Ainsi, chez les crocodiles actuels, certains crocodylidés montrent une nette tendance à l'allongement du museau : ce sont des formes dites mésorostres (*Crocodylus acutus*, *C. intermedius*, *C. cataphractus* et *C. johnsoni*). Chez les autres espèces de cette famille, le museau est nettement brévirostre. Les deux genres classés dans la famille des Gavialidae (*Gavialis* et *Tomistoma*) sont très longirostres alors que les alligatoridés ne montrent aucune tendance à la longirostrie.

En fait, comme le mentionne Buffetaut (1982b), la longirostrie se fait suivant des modalités différentes dans des groupes qui ont peu d'autres points communs. Ainsi par exemple chez les actuels, la longirostrie est due à l'allongement des prémaxillaires, maxillaires, nasaux et lacrymaux chez *C. cataphractus* et *Tomistoma*, des maxillaires et nasaux chez *C. acutus* et *C. intermedius* et essentiellement des maxillaires chez *Gavialis* (Fig.3). De même, l'allongement de la mandibule est principalement dû à la symphyse dentaire chez *Gavialis* et aux branches chez les crocodylidés. Il résulte de ces constatations que la distinction entre crocodiles actuels longirostres et brévirostres n'a qu'une valeur strictement descriptive. Par conséquent, dans l'état actuel des connaissances, il semble impossible de démontrer l'existence de relations phylogénétiques entre les formes longirostres d'une part et les brévirostres d'autre part.

3. Les espèces et les caractères spécifiques

Comme nous venons de le voir, les taxons de rang élevé sont l'objet à de nombreuses controverses. Il en est de même au niveau infragénérique. Ainsi, Kálin (1955) distingue 18 espèces alors que Brazaitis (1973) en reconnaît 21 (et dix sous-espèces). A défaut de faire l'unanimité, cette dernière version est cependant généralement considérée comme la plus proche de la biodiversité réelle des crocodiles actuels.

Certaines espèces ont été décrites au siècle dernier en utilisant des principes typologiques qui faisaient alors abstraction de toute variabilité intraspécifique (Brühl, 1862 ; Klein, 1863). Les diagnoses récemment amendées tiennent compte de ces variations et portent pour l'essentiel sur des caractères crâniens (Mook, 1921a, 1921b et 1934; Kálin, 1933 et 1955; Mertens, 1943; Wermuth, 1953; Brazaitis, 1973 etc.). Parallèlement, une approche fonctionnelle de l'anatomie crânienne des crocodiles a notamment permis à Iordansky (1964 et 1973) et Dodson (1975a) de préciser les modifications liées au mode de vie et au régime alimentaire.

Les différentes hypothèses portant sur la taxonomie des eusuchiens (et ce quelque soit le rang taxonomique considéré) montre combien il est difficile de définir des caractères apomorphes. Dans une même population, la présence de nombreux stades intermédiaires entre deux extrêmes induit des difficultés pour définir certains taxons par des caractères quantitatifs (nombre de dents, rapport longueur / largeur du museau, prolongement postérieur de la symphyse mandibulaire etc.) ou qualitatifs (développement de la cloison interchoanale, part prise par les carrés dans la formation de la fenêtre supratemporale, hétéroodontie...). Quelque soit le niveau taxonomique considéré, les diagnoses sont donc établies sur un ensemble de caractères ostéologiques, physiologiques ou écologiques.

Les thalattosuchiens, objet de cette étude, étant tous des formes que l'on peut qualifier de longirostres par rapport aux crocodiles actuels, nous ne préciserons que les caractères servant à l'établissement des diagnoses des formes mésorostres et longirostres actuelles.

La famille des Gavialidae (*sensu* Buffetaut, 1985a) comprend deux genres (*Gavialis* et *Tomistoma*, représentés par une espèce chacun). Nous ne reprendrons pas les caractères diagnostiques et renvoyons pour cela à la synthèse proposée Fig.2.

La famille des Crocodylidae comprend deux genres actuels : *Crocodylus* (composé d'espèces mésorostres et brévirostrés) et *Osteolaemus* (brévirostre). Les principaux caractères ostéologiques utilisés dans les diagnoses des crocodylides mésorostres portent essentiellement sur le crâne, la forme et l'organisation des ostéodermes de la nuque (Fig.4). Les deux espèces mésorostres du nouveau monde (*C. acutus* et *C. intermedius*) sont très proches et diffèrent essentiellement par l'extension postérieure de la symphyse mandibulaire (Brazaitis, 1973) et par des caractères non ostéologiques (couleur du tronc et de la queue, *acutus* s'aventure fréquemment en mer...). Les deux autres espèces mésorostres du genre *Crocodylus*, (*cataphractus* et *johnstoni*), outre le fait qu'elles occupent deux territoires biogéographiques bien distincts, se distinguent surtout par le nombre, la forme et la taille des ostéodermes de la nuque.

Il convient ici de mentionner l'existence de nombreux phénomènes d'hybridation (dans la nature ou en captivité) entre diverses espèces comme *C. porosus* et *C. siamensis*, *C. acutus* et *C. rhombifer*, etc. Certains de ses croisements produisent même des hybrides féconds ! La systématique actuelle ne tient donc pas suffisamment compte du principe d'interfécondité. Une refonte de celle ci serait donc souhaitable.

II . La répartition biogéographique

1. Les crocodiles (*sensu lato*)

La répartition actuelle est avant tout dictée par des contraintes physiologiques. Compte tenu de leur métabolisme, les crocodiles sont des animaux incapables de maintenir une température interne du corps sans un apport de chaleur externe. Leur aire de répartition est donc limitée aux régions chaudes c'est à dire globalement à la zone intertropicale. *Alligator sinensis* est l'espèce la plus septentrionale et son aire est située aux alentours de 31° N. Si les conditions de température externe ne sont pas remplies pendant plusieurs jours, les crocodiles tombent dans une sorte de léthargie qui peut leur être fatale par épuisement de leurs réserves énergétiques et blocage de leur croissance. Parmi les formes actuelles, seuls les Alligatoridae peuvent supporter, durant quelques heures seulement, des températures inférieures à 0°C. Dans la répartition biogéographique des crocodiles actuels, il convient aussi de mentionner que la sensibilité thermique des oeufs est primordiale ; la mort de l'embryon se faisant en dessous de 27 - 28°C (Buffrénil, comm.pers.).

Le second facteur limitant à l'occupation d'une aire de répartition plus vaste est lié à leur comportement. La proximité de l'eau (fleuves, rivières, lacs, eaux saumâtres ou salées) est indispensable en raison notamment de son effet tampon sur la température. A la tombée de la nuit, le crocodile se réfugie dans l'eau qui a pour caractéristique de se refroidir moins vite que l'air. Inversement, quand l'air et le sol sont au plus chaud de la journée, l'eau a un effet rafraichissant. Cette éthologie leur permet de maintenir leur température interne aux alentours de 30 à 35°C selon les espèces, c'est à dire dans l'intervalle où leur métabolisme est optimal.

La répartition biogéographique des crocodiles actuels est présentée (Fig.5). Cette carte synthétise les données proposées par Cott (1961), Guibé (1970c), Brazaitis (1973), Mc Ilheny (1976) et "The Red Book of IUCN" (1961). La répartition synthétique proposée ne tient compte que des peuplements "naturels" exception faite des nombreuses fermes d'élevage qui existent aujourd'hui et des programmes de repeuplement mis en place par l'IUCN depuis une quinzaine d'années et par de nombreux pays (Côte d'Ivoire, Australie, Inde ...).

La répartition proposée se heurte donc à quelques imprécisions liées notamment à l'instabilité de ces peuplements. La chasse interdite ici reprend (légalement ou non) à un autre endroit, faisant ainsi diminuer considérablement la population. De même, la destruction des forêts tropicales renfermant les habitats naturels de la plupart des formes sud-américaines, africaines et asiatiques (et à un moindre degré centre-américaines), provoque la diminution et l'isolement des aires de répartition.

Compte tenu de ces précisions, la famille des Alligatoridae (figuré 1) est essentiellement représentée dans le Nouveau monde (Floride, Louisiane, Amérique centrale et Amérique amazonienne). Seule, l'espèce *Alligator sinensis* est présente en Chine (Province du Shense).

La famille des Crocodylidae (figuré 2) est plus ubiquiste. On la rencontre en Amérique Centrale (*Crocodylus acutus* et *C. moreletii*), dans les Iles Caraïbes (*C. rhombifer*) et au nord de l'Amérique du Sud (*C. intermedius*). En Afrique de l'Ouest cette famille est représentée par les espèces *C. cataphractus* et *Osteolaemus tetraspis*. *Crocodylus niloticus* est connu dans presque toute l'Afrique non saharienne et à Madagascar. En Asie, les crocodilidés sont présents dans toutes les îles entre l'Inde et le nord de l'Australie (*C. porosus*), Thaïlande et Cambodge (*C. siamensis*), Philippines et Nouvelle Guinée (*C. novaguineae*), Inde (*C. palustris*) et nord de l'Australie (*C. johnstoni*).

La famille des Gavialidae enfin (figuré 3) n'est représentée qu'en Asie par le genre *Gavialis* (Bassins de l'Indus, Gange et Bramapoutre) et par le genre *Tomistoma* dans les îles de Bornéo, Sumatra et le sud de la Thaïlande.

2. Les formes mésorostres, longirostres et marines

Les crocodiles actuels classiquement considérés comme "mésorostres" sont représentés dans la famille des Crocodylidae (genre *Crocodylus*) et les formes "longirostres" dans la famille des Gavialidae (genres *Gavialis* et *Tomistoma*). La répartition biogéographique de ces formes (Fig. 6) s'étend de l'Amérique Centrale au sud de l'Amérique du Nord (*Crocodylus acutus*), le nord de l'Amérique du Sud (*C. intermedius*), l'Afrique de l'Ouest (*C. cataphractus*), l'Asie (*Gavialis gangeticus* et *Tomistoma schlegeli*) et l'Australie (*C. johnstoni*). Dans les conditions habituelles de vie, les répartitions géographiques de ces formes longirostres ne se chevauchent pas.

Appelé aussi "crocodile marin", *Crocodylus porosus* fréquente essentiellement les côtes des îles situées du nord de l'Australie jusqu'à l'Inde (Fig. 6). Ses nombreuses incursions en haute mer lui permettent d'avoir une aire de répartition très vaste et d'entrer parfois en sympatrie avec *Crocodylus johnstoni* en Australie, *C. siamensis* en Asie du Sud-Est, *Tomistoma* à Bornéo notamment et *Gavialis* en Inde.

III . Mode (s) de vie - Ecologie

Malgré des études plus nombreuses depuis les années 1970, le mode de vie et l'éco-éthologie de certains crocodiles actuels sont très mal connus. Mis à part *Crocodylus niloticus*, *C. porosus* et *Alligator mississippiensis* qui font régulièrement l'objet de sujets d'études pluridisciplinaires (physiologie, éthologie, écologie etc.) en raison notamment du grand nombre d'individus, l'étho-écologie des autres espèces est encore très mal connue. Pour certaines d'entre elles, il devient en effet de plus en plus difficile de les observer dans leur milieu naturel, soit en raison de leurs populations très restreintes (caïmans sud-américains du genre *Paleosuchus*), soit en raison de la difficulté de les approcher à cause de leur agressivité (*Crocodylus porosus*) ou de leur timidité (*C. latirostris*)...

Le mode de vie des crocodiles (*s.l.*) actuels est essentiellement dicté par les nécessités physiologiques (voir Chapitre II . "Répartition biogéographique"). Toutes les espèces sont très liées aux différents milieux aquatiques (eaux douces ou salées) en raison de l'effet tampon de l'eau sur la température extérieure mais aussi parcequ'elles trouvent la majeure partie de leur alimentation à proximité des zones humides.

1 . Les modes de vie

Toutes les espèces actuelles comprennent des individus solitaires et des individus grégaires. Très fréquemment, plusieurs dizaines de crocodiles mâles et femelles, de taille sensiblement identique se regroupent sur un territoire qui peut parfois avoir de grandes dimensions. Cette "société" est organisée hiérarchiquement par des combats entre les mâles. Le mâle dominant n'exerce de prérogatives que lors de la période d'accouplements où il peut alors disposer de plusieurs femelles. L'accouplement a lieu dans l'eau après une parade nuptiale au déroulement complexe, probablement différente selon les espèces.

Les femelles de certaines espèces construisent un nid plus ou moins complexe selon les espèces, proche du rivage à l'aide de matériaux rapportés des environs immédiats (pierres, branchages, herbes etc.). Dans d'autres espèces (*C. niloticus* par exemple), les femelles pondent dans des excavations creusées dans le sable et recouvertes après la ponte. De vingt à soixante dix oeufs, de taille légèrement supérieure à ceux des poules, sont pondus. Une variabilité intraspécifique considérable existe dans la taille des oeufs (Webb & Manolis, 1989). Le développement embryonnaire a une durée de 65 à 95 jours. A l'éclosion, les femelles transportent les nouveaux-nés (d'une taille de 20 à 30 cm selon les espèces) dans le plan d'eau le plus proche et l'éducation commence immédiatement. Chez *C. niloticus*, des comportements sociaux très évolués ont

récemment été observés (J. Hutton, comm. pers.). Certaines femelles assurent la garde des petits pendant que d'autres chassent pour le groupe.

La mortalité est énorme sur les oeufs et les nouveau-nés de moins de six mois. Elle peut atteindre 95% (Waitkuwait, 1986) en raison des très nombreux prédateurs (varans, mammifères, oiseaux, homme, autres crocodiles etc.). A partir de 2 ans, le jeune crocodile n'a plus aucun prédateur hormi l'homme et parfois quelques crocodiles solitaires de grande taille.

Le comportement territorial est bien marqué pendant la période d'accouplement et après la ponte des oeufs. Très généralement en dehors de ces périodes, les crocodiles actuels défendent assez peu leur territoire. Dans certaines populations d'Amérique du Sud (où le territoire potentiel est très vaste), il est fréquent d'observer de véritables "migrations", probablement en fonction de la nourriture ou de la baisse du niveau des eaux (Yanosky, 1990).

2 . La locomotion

Le déplacement des crocodiles dans l'eau se fait soit totalement immergé soit en partie seulement, les organes sensoriels (yeux, appareil auditif et narines externes) restant au dessus de la surface de l'eau. La propulsion se fait par des ondulations horizontales de la queue (Frey, 1982) qui ne produisent pas de remous et permettent ainsi au crocodile de rester parfaitement indétectable à sa proie.

A terre, plusieurs modes de locomotion sont classiquement utilisés selon les espèces. Les déplacements lents se font soit les membres en position transversale, les parties ventrale et caudale du corps trainant sur le sol, soit en position dite "haute". Le "trot" est utilisé par exemple quand le crocodile poursuit une proie. Sur de courtes distances, la vitesse de pointe peut atteindre plus de 20 km/h. Dans ces différents cas, le corps est soulevé du sol par les membres alors en position érigée semi-parasagittale ; la locomotion est facilitée par des mouvements horizontaux de tout le corps. L'utilisation du "galop" *sensu stricto*, est limitée aux jeunes individus ou aux "pré-adultes".

3 . La chasse

La méthode générale de chasse est commune à tous les crocodiles actuels de taille identique. Chez les adultes, elle est basée sur l'affût immergé et la capture rapide de la proie ; l'animal bondit hors de l'eau grâce à une musculature du tronc très puissante (Frey, 1982) et à des pattes très souvent palmées.

Les crocodiles brévirostrés saisissent la proie (souvent de forte taille) puis l'entraînent et la maintiennent dans l'eau jusqu'à la noyade. Les dents, les mâchoires et le complexe musculaire adducteur de la mandibule sont puissants. A titre d'exemple, la puissance des mâchoires du crocodile du Nil (*C. niloticus*) est estimée à plusieurs centaines de kg par cm² (Buffrénil, 1992).

Les formes longirostrés sont essentiellement piscivores et possèdent une dentition et une musculature adductrice et du cou moins puissantes mais plus rapides. Sous l'eau, la capture des proies est alors favorisée par des mouvements latéraux de la tête (Thorbjarnarson, 1990).

4 . Le régime alimentaire

Quelle que soit l'espèce considérée - des plus petites, *Paleosuchus palpebrosus* et *P. trigonatus* ne dépassant guère 150 cm, à la plus grande, *Crocodylus porosus* qui atteint fréquemment 700cm - les crocodiles actuels adultes occupent toujours l'extrémité de la chaîne alimentaire. Contrairement aux jeunes individus en pleine croissance, la physiologie d'un adulte de forte taille ne nécessite que de 3 à 5 kg de viande par semaine.

Les reptiles en général et les crocodiles en particulier sont des animaux à croissance dite continue même si, à partir d'un âge avancé, la vitesse de croissance diminue. La principale conséquence écologique de cette croissance continue est l'occupation de plusieurs niches écologiques successives durant la vie de l'animal (Dodson, 1975b). Chez les oiseaux et les mammifères, ces différentes niches sont occupées par des espèces différentes. Le régime alimentaire des crocodiles se modifie donc entre les stades juvéniles et les stades adultes. Cette modification du régime alimentaire est associée à des variations ontogéniques de l'anatomie musculaire et ostéologique du crâne.

Chez les jeunes individus, le régime alimentaire est commun aux formes longirostrés, méso-rostrés et brévirostrés. Il se compose pour l'essentiel d'invertébrés (insectes, arachnides, crustacés et mollusques) et de petits amphibiens (Cott, 1961).

Le régime alimentaire se différencie rapidement dès la seconde année. Les formes brévirostrés se spécialisent vers des proies plus grandes et moins mobiles (reptiles, grands mammifères mais aussi poissons et certains oiseaux pour *Crocodylus niloticus* par exemple), alors que les formes longirostrés (*Gavialis*, *Tomistoma*) ont un régime essentiellement basé sur des proies aquatiques plus petites et plus rapides comme des poissons, des amphibiens des oiseaux etc. (Brazaitis, 1973). Les formes méso-rostrés (*C. cataphractus*, *C. acutus*, etc.) se nourrissent à la fois de proies terrestres (essentiellement des petits mammifères tels que des singes, des rongeurs, des genettes, etc.) et aquatiques.

Le régime alimentaire de *C. niloticus* est très précisément connu par les études de Cott (1961). Selon cet auteur, trois régimes différents se succèdent durant la vie de l'animal (Fig.7). Chez le crocodile du Nil de moins de un mètre de longueur, le régime est essentiellement composé

d'insectes, d'arachnides et de petits amphibiens, c'est à dire surtout de proies fréquentant les berges. Chez les animaux mesurant de un à 3,5 ou 4 mètres, on observe une prédominance de proies aquatiques de taille intermédiaire (poissons et mollusques) puis à partir de 4 mètres (crocodiles adultes), la proportion de reptiles et de mammifères terrestres (dont certains très gros comme des buffles par exemple) augmente jusqu'à représenter plus de 80% de la totalité des proies. Bien qu'elles n'aient pas fait l'objet d'études aussi détaillées que pour *C. niloticus*, les principales tendances observées par Cott se retrouvent chez toutes les autres espèces : *Caïman latirostris* (Yanosky, 1990), *Alligator mississippiensis* (Dodson, 1975a), *Crocodylus johnstoni* (Webb *et al.*, 1983), *C. porosus* (Webb *et al.*, 1978), etc.

5 . Synécologie, évitement écologique

La répartition géographique des espèces actuelles montre de nombreuses aires de chevauchement (Fig.8). Ces données brutes masquent une partie de la réalité biologique puisque dans la quasi-totalité des cas, ces peuplements polyspécifiques se caractérisent par une très faible concurrence entre les espèces en raison de leurs adaptations à des niches écologiques différentes. Ces adaptations peuvent être d'ordre éthologique (pariades sexuelles, périodes de reproduction, emplacement des nids, territoire traditionnel de repos, horaires de principale activité, etc.) ou écologiques (sources alimentaires et territoires de chasse, habitat, etc.).

Ces phénomènes d'évitements écologiques permettent aux différentes espèces sympatriques de limiter au maximum la concurrence. La figure 9 synthétise d'une part les principales données écologiques (régime alimentaire et habitat) des six espèces longirostres ou méso-rostres et d'autre part les espèces en concurrence avec l'indication de l'aire de sympatrie et les principaux paramètres d'évitement bio-écologique. Il apparaît ainsi que la seule phase de concurrence totale se produit au Nord de l'Australie entre les jeunes de *C. porosus* et de *C. johnstoni*. En fait, malgré la rareté des informations, il est probable que cette concurrence ne se produise que sur un territoire et durant une période très limités (Webb, 1980).

Les exemples de mutilation cités dans la littérature sont rares et sont la plupart du temps la conséquence de combats inter ou intraspécifiques pour la défense des territoires de nidification (exemple de *Caïman latirostris* cité par Yanosky, 1990).

6 . Les principales adaptations au milieu aquatique

L'objectif de notre propos n'est pas ici de développer avec précision chacune des adaptations à la vie en milieu aquatique que l'on rencontre chez les crocodiles actuels. Il nous paraît

cependant intéressant d'en inventorier les principales. Pour plus de détails sur ce sujet, nous renvoyons aux ouvrages qui font référence en la matière : "Biology of the Reptilia", Gans & Parsons Ed. (1969), "Traité de Zoologie", sous la direction de P.-P. Grassé (1970), etc. La plupart des adaptations portant sur l'ostéologie et la musculature crâniennes seront discutées au chapitre "Anatomie crânienne : analyse morphofonctionnelle".

Deux fonctions principales subissent des modifications anatomiques et physiologiques importantes liées à l'adaptation à la vie en milieu aquatique chez les crocodiles actuels : la propulsion et la perception sensorielle du milieu.

a - Le système circulatoire

Chez les reptiles, la double circulation veineuse et artérielle est assurée par divers dispositifs mais seul le cœur des crocodiles possède quatre cavités (le ventricule est entièrement cloisonné). Ce système, très sophistiqué pour un reptile, permet une parfaite séparation entre le sang veineux et le sang artériel qui se mélangent peu (Guibé, 1970d), et uniquement dans l'artère systémique gauche (Webb & Manolis, 1989). Lorsque l'animal est en plongée, la communication entre les deux sangs est totalement rompue et seule l'artère systémique droite reçoit le sang artériel. Les viscères abdominaux ne reçoivent pratiquement que du sang pauvre en oxygène (sang veineux de l'artère systémique gauche), alors que les muscles et les organes sensoriels ne sont irrigués que par du sang artériel. Pendant la plongée, la digestion est donc fortement ralentie mais les fonctions liées à la recherche des proies et à la chasse sont optimisées (Buffrénil, 1992).

b - La propulsion

Nous avons déjà évoqué la propulsion des crocodiles actuels en milieu aquatique par ondulations horizontales de la partie caudale du corps. Cette fonction est favorisée d'une part, par l'augmentation de la longueur relative de la queue (qui peut atteindre la moitié de la longueur totale du corps) et d'autre part par la compression médiolatérale de plus en plus prononcée vers la partie distale de la queue, augmentant ainsi la surface au contact avec l'eau. Cette structure permet à l'animal de se mouvoir sous l'eau ou à sa surface sans provoquer de remous.

c - La perception sensorielle du milieu et la protection des organes sensoriels

De par son mode de vie, le crocodile est amené à passer très rapidement du milieu aquatique au milieu aérien. Les organes sensoriels doivent être protégés contre ces variations tout en permettant la bonne perception du milieu.

Les narines externes, les yeux et le système auditif migrent vers le sommet du crâne. L'allongement du palais secondaire permet de bien séparer les voies respiratoires de la cavité buccale et donc de lutter plus efficacement contre l'envahissement des voies respiratoires par l'eau. Complétant ce dispositif, les choanes en position très reculée sont fermées par une valve.

Les narines externes sont également fermées par une valve quand l'animal est en plongée.

Le tympan est protégé par une forte valvule.

Le système oculaire est protégé par l'apparition d'une troisième paupière (dont la fermeture est antéro-postérieure) et par une fine pellicule cartilagineuse (Rochon-Duvigneaud, 1970). Chez certaines espèces (comme par exemple *C. porosus*) l'oeil peut s'enfoncer dans l'orbite afin de parer plus efficacement aux variations de pression.

B . ANATOMIE CRANIENNE - CROISSANCE

MORPHOLOGIE FONCTIONNELLE

I . Anatomie crânienne

1 . Le crâne

Le crâne des crocodiles est typiquement diapside : les deux fosses temporales supérieure et inférieure, bien apparentes, sont respectivement circonscrites par les os pariétal, postorbitaire et squamosal d'une part et postorbitaire, squamosal, jugal et quadrato-jugal d'autre part (Fig. 10a et 11a).

Le crâne est cependant caractérisé par certains aspects remarquables portant sur le développement du massif facial, l'ornementation des os, le palais secondaire, la base du crâne et la pneumatisation des os.

1 . Le massif facial

Le massif facial, essentiellement formé par le museau, est remarquablement développé antéro-postérieurement et mésio-latéralement (Fig. 10a). Excepté *Gavialis*, chez qui le rétrécissement anté-orbital est important (Fig. 11a), les bords latéraux du museau sont dans le prolongement de l'arrière-crâne, donnant ainsi au crâne une forme triangulaire plus ou moins massive.

Les narines externes, en position très antérieure, sont totalement encloses dans les prémaxillaires. Les maxillaires forment la majeure partie du toit du museau (Gavialinae) et sont parfois séparés sur la ligne médiane par les nasaux (Tomistominae et Crocodylidae). L'élargissement mésio-latéral est principalement dû aux maxillaires et à l'insertion médiane des nasaux et des lacrymaux. En vue latérale, le massif facial est comprimé dorso-ventralement et s'élève progressivement vers l'arrière (Fig. 12).

2 . L'ornementation des os crâniens

Une des caractéristiques rencontrées sur les os du crâne des crocodiles est la présence d'une ornementation composée de rainures et de cupules de forme et d'amplitude variables. Les formes mésorostres et longirostres sont de manière générale, beaucoup moins ornées. Selon Guibé (1970e) et Iordansky (1973), cette ornementation serait due à la soudure de formations osseuses lamelleuses secondaires - les ostéodermes - à la surface du toit crânien. Pour ces auteurs, l'origine de l'ornementation serait donc identique à celle des ostéodermes recouvrant le corps de l'animal et formant la "cuirasse". Selon Bystrow (1935) et Buffrénil (1985) les ostéodermes de la cuirasse recouvrant le corps et les os dermiques du crâne sont composés de tissus lamellaires. La structure ornée de la face externe des os serait alors due à un phénomène de résorption superficielle des os (Buffrénil, 1985)

Cette ornementation est essentiellement localisée sur la face externe des ostéodermes, des os du toit crânien (prémaxillaire, maxillaire, nasal, frontal, préfrontal, lacrymal, jugal, pariétal, squamosal, postorbitaire et quadrato-jugal) et de la mandibule (dentaire, angulaire, surangulaire et articulaire).

Ces différents constituants de l'ornementation sont allongés selon une composante antéro-postérieure sur la base du museau, sur les nasaux et les jugaux et selon une composante latérale sur le frontal et le quadrato-jugal (Buffrénil, 1985).

3 . Le palais secondaire et les choanes

Un des caractères diagnostiques du sous-ordre des Eusuchia est le remarquable développement du palais secondaire. Globalement, des Protosuchia aux Mesosuchia puis aux Eusuchia, on assiste progressivement au recul des narines internes associé au développement postérieur du palais secondaire. Au cours du développement embryologique de *Crocodylus cataphractus*, les choanes sont repoussées de la partie antérieure du museau vers leur position postérieure définitive (Müller, 1967).

Chez les Eusuchia (Fig. 10b et 11b), le palais secondaire est formé par les prémaxillaires (dans lesquels s'ouvre un foramen prémaxillaire clos par une valve chez l'animal vivant), les maxillaires, les palatins et la partie antérieure des ailes horizontales des ptérygoïdes. Les choanes sont entièrement ouvertes dans les ptérygoïdes.

4 . La base du crâne

En arrière des fosses palatales, les ptérygoïdes sont très développés mésio-latéralement et dorso-ventralement. Chez les Eusuchia, ils occupent toute la base du crâne, formant ainsi la partie terminale du palais secondaire (Fig. 10b et 11b). Les ectoptérygoïdes forment les bords latéraux des fosses palatales et complètent ainsi la partie postéro-latérale du palais secondaire.

En vue latérale, le développement des ptérygoïdes et des ectoptérygoïdes en direction latéro-ventrale forme de véritables quilles qui dépassent très nettement le plan représenté par le palais secondaire (Fig. 10c, 11e et 12).

Postérieurement, les carrés et les quadratojugaux sont en position très oblique vers l'arrière. Ils dépassent postérieurement et latéralement le plan de la face occipitale (Fig. 12).

5 . La pneumatisation des os crâniens

Le crâne des crocodiles est très pneumatisé. La plupart des os crâniens sont parcourus par des cavités reliées d'une part au canal d'Eustache (oreille moyenne) et d'autre part au canal nasal (Colbert, 1946). Selon Iordansky (1973) l'oreille moyenne est reliée par l'intermédiaire de ces canaux à la mandibule, à la plupart des os de la partie postérieure du crâne et au pharynx. Les cavités articulaires et carrées sont reliées entre elles par un système complexe de siphons formés par des tissus épithéliaux. Les os de la partie antérieure du crâne (prémaxillaire, maxillaire, palatin, ptérygoïde et éventuellement préfrontal et vomer) sont reliés directement au canal nasal par l'intermédiaire des canaux.

2 . La denture

La littérature concernant la denture des reptiles est extrêmement abondante depuis les travaux d'Owen (1840-45). Plus récemment, après les années 60, le remplacement dentaire fait l'objet du plus grand nombre de publications (Chapitre "Croissance : la dentition).

1 . L'implantation des dents

Chez les crocodiles, les dents sont implantées sur le prémaxillaire et le maxillaire à la mâchoire supérieure et sur le dentaire à la mandibule. Le mode d'insertion est typiquement thécodonte, les dents sont implantées dans des alvéoles (Fig. 20a), excepté chez l'embryon et les très jeunes individus chez qui le sillon alvéolaire n'est pas encore subdivisé en alvéoles indépendants (Iordansky, 1973). L'insertion est réalisée grâce une racine de longueur généralement très supérieure à celle de la couronne.

2 . La forme des dents

La denture des crocodiles actuels est pseudo-hétérodonte et la forme des dents très variable selon leur position et les individus. La pseudo-hétérodontie résulte à la fois de la croissance allométrique de certaines dents et d'une très légère modification structurale qui affecte surtout les

plus grandes dents antérieures et les dents les plus postérieures. Leur forme générale est conique ou cylindro-conique selon la terminologie de Edmund (1960). La couronne est rectiligne ou courbe selon la position de la dent, la racine est toujours plus ou moins courbe. L'intensité de la compression vestibulo-linguale est très variable et les carènes mésiale et distale sont présentes ou absentes.

3 . La pseudo-hétérodonie

La pseudo-hétérodonie est très liée au régime alimentaire. Elle est nettement plus importante chez les formes brévirostres dont le régime alimentaire des adultes se compose essentiellement de proies de grandes tailles.

Chez les formes brévirostres et mésorostres, les dernières dents postérieures sont souvent plus émoussées que les dents antérieures. La couronne est généralement moins haute et sa base est plus comprimée vestibulo-lingualement ou mésio-distalement. La dent adopte alors une forme générale beaucoup plus massive, son implantation est verticale ou sub-verticale au dessus du plateau alvéolaire, l'apex est constamment plus émoussé que chez les formes longirostres.

L'hétérodonie a une valeur diagnostique pour les familles des Crocodylidae et des Alligatoridae. Chez les Crocodylidae, les plus fortes dents sont les PMx4, **Mx5**, Mx9, Mx11 et Dt1, Dt4, Dt11 et Dt12 ; chez les Alligatoridae ce sont les PMx4, **Mx4**, Mx9, Mx11, Dt1, Dt4, Dt11 et Dt12 (Fig. 12b et c).

Chez les formes longirostres, ichtyophages, l'hétérodonie est réduite à une légère croissance allométrique des 4 ou 5 premières dents (Frey, 1982). Chez ces formes, le diamètre de la base de la couronne est plus petit, la couronne est courbe vers l'arrière et l'apex est pointu (Fig. 12a).

4 . L'occlusion

De manière très globale, les grandes dents supérieures et inférieures sont immédiatement suivies par des dents nettement plus petites. A l'occlusion, les grandes dents supérieures se trouvent en face des petites inférieures et réciproquement (Berg, 1966). Lorsque la gueule est fermée, les rangées dentaires supérieures et inférieures sont visibles sur la face latérale du crâne chez les Crocodylidae, alors que chez les Alligatoridae, seules les dents de la mâchoire supérieure sont apparentes. Enfin, chez les Crocodylidae, la 4ème dent mandibulaire (Dt4) est très longue et vient se loger dans une échancrure latérale de la mâchoire supérieure.

5 . L'orientation des dents

Les dents ont une direction d'implantation quasi-perpendiculaire au plateau alvéolaire. Les premières dents inférieures des formes longirostres sont dirigées vers l'avant et sur le côté.

6 . Le nombre de dents

Chez les adultes, le nombre de dents est très variable selon les espèces. Le prémaxillaire porte 4 ou 5 dents, le maxillaire de 12 à 24 et le dentaire de 14 à 26. Le nombre total de dents n'est pas intimement lié à l'allongement du museau puisque *Gavialis gangeticus* (forme très longirostre) porte 28 à 29 dents supérieures et de 24 à 26 dents inférieures alors que les deux espèces brévirostrées du genre *Paleosuchus* portent de 19 à 20 dents supérieures et 21 à 22 dents inférieures. Les Crocodylidae ont un nombre de dents plus réduit et *C. cataphractus* (forme mésorostre) ne possède que 15 à 17 dents de chaque côté.

7 . Remarque

La plupart des caractères dentaires évoqués dans ce chapitre ont été observés et analysés sur des crocodiles adultes. Or, chez les reptiles (*sensu lato*) le remplacement dentaire est continu tout le long de la vie de l'animal. Ce phénomène induit des modifications importantes, notamment dans la forme et le nombre des dents, qui seront évoquées lors de l'étude de la croissance (Chapitre "Croissance : la dentition").

3 . La musculature

L'anatomie des principaux muscles crâniens est bien connue chez les crocodiles. Malgré de nombreuses différences de forme et d'importance relative de certaines insertions, l'organisation générale est sensiblement identique chez tous les crocodiles actuels (Iordansky, 1964 ; Guibé, 1970a).

Les muscles crâniens ont eu de nombreuses appellations différentes depuis le siècle dernier. Dans ce travail, nous utiliserons la terminologie maintenant assez généralement employée (Iordansky, 1964) et qui fut élaborée à partir de celle des mammifères. Pour les crocodiles, elle est composée à la fois de termes descriptifs, que nous citerons quand ces termes sont "classiques" (*Musculus pterygoïdeus* par exemple), et de termes fonctionnels (*M. depressor mandibulae*).

Parmi la musculature de la tête, les muscles de l'appareil masticateur sont les plus nombreux et les mieux représentés sur les faces latérale et ventrale du crâne. La face occipitale sert essentiellement à l'insertion de la musculature du cou.

- **La musculature de l'appareil masticateur** est répartie en deux groupes (Guibé, 1970a) :

 - le groupe facial, composé du *M. constrictor colli* (essentiellement représenté chez les crocodiles par le *M. depressor mandibulae*) et le *M. intramandibularis*.

. le groupe trijumeau, composé du *M. adductor mandibulae* et des dérivés du *M. constrictor dorsalis* (atrophie chez les crocodiles).

- **La musculature du cou** s'insérant sur le crâne est formée par deux groupes de muscles (Vallois, 1922 ; de Broin, 1965) :

. la musculature de l'épisome, composée de deux systèmes (système *transverso-spinalis* et système *longissimus*) eux mêmes comprenant respectivement quatre et deux unités.

. la musculature de l'hyposome, composée de deux unités (le *Musculus longus colli* et le *Musculus rectus capitis anterior*).

Dans ce travail, il n'est pas de notre propos de décrire toutes les unités musculaires crâniennes avec leurs insertions. Nous nous bornerons donc aux principaux muscles selon leur importance morphofonctionnelle (Fig. 13). De même, nous nous attacherons plutôt à décrire les principales insertions et les modifications anatomiques ontogéniques des structures osseuses auxquels ils sont attachés.

1. La musculature de l'appareil masticateur

a - Les muscles dépresseurs de la mandibule

Le système dépresseur de la mandibule se compose de plusieurs faisceaux musculaires mais le principal, le *M. depressor mandibulae* (appelé communément muscle digastrique) assure la quasi-totalité de la fonction abductrice . Chez les crocodiles, ces muscles sont très généralement faibles. Leur origine crânienne se situe sur la face occipitale (extrémités postérieures du squamosal, du pariétal, de l'exoccipital et du supraoccipital). Selon Iordansky (1964), certaines fibres sont aussi attachées sur le carré. L'insertion mandibulaire occupe la majeure partie du processus rétroarticulaire.

b - Les muscles adducteurs de la mandibule

De loin la plus puissante chez les crocodiles, la fonction adductrice est surtout assurée par les *M. adductor mandibulae* et, dans un degré moindre, par le *M. intramandibularis*.

1. *Musculus adductor externus* : ce gros muscle est subdivisé en trois parties dont la plus petite (*M. add. ext. medius*) est intimement liée au *M. add. ext. superficialis*.

* *M. add. ext. superficialis* : il occupe la quasi totalité de la fenêtre infratemporale. Il est inséré sur la barre postorbitaire, le quadratojugal et le carré. Sur la mandibule, il s'insère sur la face dorsale de l'angulaire.

* ***M. add. ext. profundus*** : la partie postérieure (la plus importante) s'insère à la surface des unités osseuses composant la fenêtre supratemporale (carré, postorbitaire, squamosal et pariétal). Son insertion mandibulaire se confond avec celle d'un autre muscle adducteur (*M. add. post.*) à la surface de la crête latérale de l'angulaire et sur le bord postérieur de la fenêtre mandibulaire.

2. ***Musculus adductor posterior*** : ce muscle est souvent confondu latéralement avec la partie médiale du *M. add. ext.* et médialement avec le *M. add. int.* Son insertion crânienne se fait à partir du bord postérieur de la fenêtre supratemporale et sur le carré. Sur la mandibule, il est inséré sur les crêtes latérales de l'angulaire.

3. ***Musculus adductor internus (= M. pterygoïdeus)*** : ce muscle est subdivisé en trois portions dont deux principales, le *M. ptg. anterior* et le *M. ptg. posterior*.

* ***M. ptg. anterior*** : c'est un énorme muscle inséré sur la surface interne des maxillaire, prémaxillaire, palatin, ptérygoïde et préfrontal. Une partie plus dorsale de ce muscle s'insère sur les bords internes de l'orbite où il se confond avec le *M. ptg. post.* Il traverse la fosse palatine et son insertion mandibulaire se fait de la bordure moyenne de la fenêtre mandibulaire jusqu'au processus postérieur de l'angulaire.

* ***M. ptg. posterior*** : sur la mandibule, ce très gros muscle est inséré sur toute la surface ventrale du processus rétroarticulaire jusqu'au bord externe de l'angulaire antérieurement. Sur le crâne, il est attaché aux unités osseuses composant la base de l'arrière-crâne : ptérygoïde, transverse (ectoptérygoïde) et sur la face interne du carré et du quadratojugal.

4. ***Musculus intramandibularis*** : ce muscle s'insère à partir de la face ventrale du processus rétroarticulaire et sur les faces latérale et médiale de l'angulaire, splénial et dentaire. Selon Dodson (1975), la majeure partie de la fenêtre mandibulaire est occupée par ce muscle qui n'est bien développé que chez les crocodiles.

2. La musculature du cou

Comme l'a montré de Broin (1965) sur la dissection d'un crâne de *Crocodylus niloticus*, la musculature du cou est extrêmement complexe. Sur la quinzaine de muscles qui la constituent, neuf s'insèrent sur le crâne (uniquement sur la face occipitale). Leurs insertions crâniennes sont indiquées Fig. 14 et leurs insertions post-crâniennes se situent au niveau des vertèbres cervicales 6 et 7, des cinq premières vertèbres dorsales et de l'épine neurale de l'axis.

II . La croissance

Nous proposons dans ce chapitre d'analyser quelles sont les modalités de la croissance allométrique du crâne chez les crocodiles actuels. L'objectif final étant de mieux appréhender les données très fragmentaires qu'offrent les restes fossiles sur le phénomène de la croissance chez les thalattosuchiens.

A cette fin, nous détaillerons les modalités de la croissance allométrique du crâne et tenterons de dégager un "modèle théorique de la croissance" du crâne.

Dans un second temps, il paraît important d'aborder le phénomène de la dentition, d'une part à cause de son importance physiologique et d'autre part en raison des incidences qu'un phénomène aussi complexe peut avoir sur le développement ontogénique de la manducation.

1. Croissance allométrique du crâne

1. Principes et méthodes

Jusqu'aux années 1960, les principaux travaux sur les crocodiles actuels portaient essentiellement sur l'anatomie et la systématique (Brühl, 1862, Mook, 1921a et b, 1934, Kälin, 1931 et 1933, etc.).

A l'instigation de l'IUCN, d'importants programmes de protection et de repeuplement ont été entrepris dans de nombreux pays. A partir de 1965, ces programmes ont été à la base de la création de fermes d'élevage, d'une part à des fins de repeuplement des habitats traditionnels laissés vacants par des années de chasse intensive, et d'autre part à des fins commerciales puisque la chasse est maintenant strictement réglementée.

Parallèlement, des programmes d'étude ont vu le jour, réunissant de nombreux spécialistes (zoologues, physiologistes, écologistes, etc.) regroupés au sein du "Crocodile Specialist Group". Les modalités de la croissance des crocodiles actuels sont donc très souvent abordées mais surtout sous un angle populationnel. Les principales thématiques actuellement développées portent sur l'évaluation *in vivo* du sexe et de l'âge des individus en fonction de paramètres biométriques et l'influence des facteurs écologiques (climats et saisonnalité, conditions de vie, etc.) sur la croissance des individus et des populations (Buffrénil, 1980b).

L'étude d'animaux vivants explique la rareté des données touchant à la croissance des structures osseuses du crâne. Ces études sont essentiellement basées sur des analyses biométriques prenant comme variable standard la longueur du corps. Les autres variables utilisées portent sur la

longueur relative de la queue, du tronc, de la tête, le poids de l'animal, qui sont des variables difficiles à étudier sur du matériel fossile.

Enfin, comme nous l'avons déjà signalé, les formes brévirostrés (comme par exemple *C. porosus*, *C. niloticus* ou *A. mississippiensis*) sont beaucoup plus étudiées que les longirostrés en raison notamment de la localisation ou de l'étendue de leur aire de répartition, de leur valeur commerciale et du nombre d'individus.

L'analyse de la croissance allométrique du crâne proposée ici, est basée sur de récents travaux portant principalement sur des observations réalisées *in vivo* sur des crocodiles brévirostrés à l'intérieur d'une même population (au sens génétique du terme : "une population est l'ensemble de tous les individus habitant dans une région géographique définie et susceptibles de se croiser entre eux de façon libre et constante", Mayr, 1969). Lorsque cette panmixie n'est pas réalisée (étude sur deux populations isolées par exemple), les modalités de la croissance sont variables quantitativement d'une population à l'autre mais les tendances qualitatives restent les mêmes.

Des précisions importantes sont apportées par des chercheurs ou des responsables de fermes d'élevage : Drs. A.A. Yanosky (El Bagual Ecological Reserve, Argentine), P.A. Regonié (Japan Crocodile Farming Institute, Philippines), H.V. Andrews et R. Whitacker (Madras Crocodile Bank Trust, Inde) et T. Tucker (Département de Zoologie, Brisbane, Australie).

Remarque : dans de nombreux travaux (Webb & Messel, 1978 ; Chabreck & Joanen, 1979 ; Hutton, 1987, etc.) la variable standard inclue la variable à analyser. Cette "auto-corrélation" des mesures occulte une partie des informations. Dans ce chapitre consacré aux crocodiles actuels, nous reprenons et analysons les travaux antérieurs, y compris quand ils ne tiennent pas compte de cet artéfact de calcul. Par contre, lors de l'étude morphométrique des *Thalattosuchia*, nous éviterons - quand cela sera possible - d'utiliser des variables auto-corrélées.

2 . Evolution ontogénique du rapport "Longueur du crâne / Longueur du corps

a - Validité de la valeur standard "Longueur totale du corps" comme indicateur de l'âge

La relation quantitative entre l'âge et la longueur du corps est différente selon les espèces considérées, mais la forme de la courbe représentant cette relation est identique quelles que soient les espèces (Fig. 15). La longueur totale croît très rapidement jusqu'à 15 à 30 ans selon le sexe et l'espèce puis elle continue à croître très lentement au delà. Chabreck et Joanen (1979) ont modélisé la croissance de *Alligator mississippiensis* par une formule exponentielle du type $x = a(1 - be^{-Kt})$ où x est la taille et t l'âge de l'animal. Webb *et al.* (1978) sur *Crocodylus porosus* et (1983) sur *C. johnstoni* ont remis ce modèle en doute puisque selon ces auteurs, la croissance s'exprime par deux fonctions exponentielles successives (une pour les très jeunes individus, l'autre pour les

individus au delà de 2 à 4 ans). En fait, cette double croissance a été observée depuis fort longtemps (Mook, 1921a) avant d'avoir été modélisée. L'exemple de *C. jonhstoni* (Fig. 16) montre la "quantité de croissance" (en mm.jour⁻¹) en fonction de la longueur totale du crâne (en mm). L'intersection des deux droites de régression se situe aux alentours de 180 mm (environ 4 ans pour cette espèce).

En fait, la variable "Longueur totale du corps" est peu utilisée comme valeur standard en raison des nombreuses mutilations de la queue des jeunes crocodiles (Singh & Bustard, 1982). La variable classiquement utilisée est la distance "extrémité antérieure du museau / cloaque (= Snout-Vent Length)" dont la relation avec la longueur totale du corps est maintenant connue chez la plupart des espèces (Fig. 15).

b - Relation "Longueur du crâne / Longueur totale du corps"

Contrairement à la plupart des vertébrés, le crâne des crocodiles mésorostres et brévirostres ne subit pas d'allométrie négative de croissance. Dodson (1975a) sur *A. mississippiensis*, Greer (1974) et Webb *et al.* (1978) sur *C. porosus*, Hutton (1987a) sur *C. niloticus* ont en effet montré l'isométrie qui régissait la longueur du crâne par rapport à la longueur totale du corps ($y = ax + b$, avec y = longueur totale du corps et x = longueur du crâne).

Selon Martin & Bellairs (1977) et Singh & Bustard (1982) la longueur du crâne de *Gavialis* et *Tomistoma* subit une allométrie négative par rapport à la longueur totale du corps. A titre d'exemple, le coefficient d'allométrie est de l'ordre de 0,95 à 1,00 chez les brévirostres et de 0,78 chez *Tomistoma* (Dodson, 1975a). Chez un jeune gavial adulte, le rapport "longueur du corps / longueur du crâne" est voisin de 5 et de 6 à 7 chez un individu âgé (Martin & Bellairs, 1977).

3 . La croissance allométrique du crâne

a - La forme générale du crâne

Chez les brévirostres (Fig. 17), la longueur du crâne croît plus rapidement que la largeur maximale au niveau des carrés chez les jeunes individus (Hutton, 1987a). Dans un second temps, l'élargissement est plus important chez les formes adultes où la largeur peut continuer à croître alors que la longueur se stabilise chez les vieux individus (Kälin, 1955, Webb & Messel, 1978 et Dodson 1975a). Cette tendance générale se retrouve sur la totalité des brévirostres et des mésorostres même si la longueur et la largeur du crâne sont fortement corrélées tout le long de la vie.

Chez les formes longirostres, la croissance en longueur domine très nettement la croissance en largeur (Singh & Bustard, 1982). Selon des observations récentes (Andrews, comm. pers.), la largeur maximale du crâne continue à augmenter chez l'adulte mais selon des valeurs non encore quantifiées.

b - Le museau

La croissance relative de la longueur du museau par rapport à la longueur de la région postorbitaire se déroule en deux temps (Fig. 18) : jusqu'à un âge de 2 à 4 ans, la région préorbitaire s'allonge plus rapidement que la postorbitaire et que la longueur totale du crâne. A partir de 2 à 4 ans (chez les brévirostrés et les mésorostres), l'allométrie positive de la longueur du museau diminue et tend vers l'isométrie de croissance avec la longueur postorbitaire et la longueur du crâne.

Les stades embryonnaires du gavial (nommés "egg space economy during embryonic development" par Singh, 1978) sont très brévirostrés. Durant les 2 à 4 premières années de la vie, le museau croît très rapidement par rapport à la région postorbitaire. Passé cet âge, l'allométrie du museau diminue mais reste positive. Elle tend vers l'isométrie par rapport à la longueur totale du corps (Singh & Bustard, 1982).

La forme du museau : chez toutes les espèces étudiées, la longueur du museau croît plus vite que la largeur mesurée en avant des orbites dans un premier temps. Dans un second temps, la croissance en longueur diminue par rapport à la croissance en largeur de la base du museau. Ce schéma de croissance du museau est le même que celui observé sur le crâne. Il est qualitativement identique chez les brévirostrés, mésorostres et longirostrés. A titre d'exemple, chez *Gavialis gangeticus*, le rapport "longueur / largeur" est d'environ 2,9 à l'éclosion, 4,6 à l'âge de deux mois et de 5 à 6 chez l'adulte (Singh & Bustard, 1982).

c - Les différentes unités osseuses

Les différentes données sur la croissance des crocodiles actuels (Mook, 1921a ; Kälin, 1955 ; Kramer & Medem, 1955, etc.) indiquent que trois régions principales subissent une allométrie positive par rapport à la longueur totale du crâne :

- le museau : croissance dominante antéro-postérieure
- le frontal : croissance dominante latérale
- les os de la face occipitale : croissance dominante latérale.

Webb & Messel (1978) relèvent cependant que les différentes directions de ces croissances allométriques positives ne sont pas synchrones durant toute la vie.

F. de Broin (1965) étudie la croissance de chacun des os du toit crânien de trois espèces brévirostrés (*Crocodylus niloticus*, *C. porosus* et *Melanosuchus niger*) et une mésorostre (*C. cataphractus*). Pour se faire, elle calcule l'indice "(longueur / largeur) * 100" sur chacun des os d'une série de crânes de taille croissante. Cette méthode lui permet de classer les os en quatre groupes selon les tendances générales de leur croissance :

- croissance en longueur (indice croissant)
- croissance en largeur (indice décroissant)
- croissance en longueur puis en largeur (indice croissant puis décroissant)
- croissance en largeur puis en longueur (indice décroissant puis croissant).

Les résultats obtenus sont différents selon les espèces et montrent très peu de tendances communes sur les os. Ainsi par exemple, les indices mesurés sur *C. niloticus* croissent puis décroissent sur chaque crâne de la série croissante. Sur *M. niger* et *C. cataphractus*, les indices de croissance en largeur et en longueur sont très proches. En fait, seules les tendances observées sur les prémaxillaires (croissance en longueur) et sur les nasaux (croissance en longueur sur la forme mésorostre et en largeur sur les formes brévirostres) sont directement corrélables aux modalités de la croissance observées sur la totalité du crâne.

Dodson a analysé la croissance allométrique des structures osseuses de *Alligator mississippiensis* en prenant comme variable standard la longueur totale du crâne (1975a). La distance "carré - ptérygoïde" et la longueur du processus rétroarticulaire subissent une forte allométrie positive. Il interprète ces résultats en terme d'augmentation de l'efficacité du muscle ptérygoïde postérieur (muscle adducteur) et du muscle déprimeur de la mandibule.

Selon Mook (1921a), les reliefs des unités osseuses de la face occipitale du crâne (carré, exoccipital, squamosal, supraoccipital et pariétal) deviennent de plus en plus saillants avec l'âge.

d - Les "fenêtres"

* Les narines externes : il existe peu de données sur la croissance des narines externes. Iordansky (1973) fait état, dans un premier temps, de l'augmentation puis de la diminution de leur largeur par rapport à la longueur du museau (observations faites sur *C. niloticus*, *C. porosus*, *Osteolaemus tetraspis* et *Alligator mississippiensis*).

* Les choanes : chez les jeunes, les choanes s'ouvrent dans la partie antérieure des ptérygoïdes puis sont progressivement repoussées postérieurement (Iordansky, 1973). Ce recul est interprété comme un phénomène de récapitulation par Kälén (1933).

* Les orbites : comme chez la quasi-totalité des vertébrés, l'allométrie de croissance des orbites est fortement négative (Mook, 1921a). Corrélativement, l'espace inter-orbitaire montre une tendance, très généralement observée chez les crocodiles actuels, à l'élargissement (Dodson, 1975a).

* Le foramen magnum : la largeur mésio-distale du foramen magnum subit une forte allométrie négative (Dodson, 1975a).

* Les fenêtres temporales supérieures : chez les formes adultes, ces fenêtres sont de taille plus importante chez les crocodiles longirostres que chez les brévirostres ou les mésorostres. Sur les formes embryonnaires, elles sont très étroites mésio-latéralement et peu allongées antéro-postérieurement. Elles adoptent une forme quadrangulaire chez les espèces longirostres, et restent ovales chez les brévirostres tout en maintenant une légère croissance en direction mésio-latérale (Mook, 1921a; Kälén, 1933; Dodson, 1975a).

Chez *A. mississippiensis*, les longueur et largeur de la partie externe et la longueur antéro-postérieure de la partie interne de la fenêtre supratemporale croissent moins vite que la longueur totale du crâne. Leur croissance se réduit donc à la forte allométrie positive de la largeur de la partie interne (Dodson, 1975a).

Selon Mook (1921a) puis Kälin (1933 et 1955), la croissance en longueur se manifeste par la projection postérieure des angles postéro-latéraux. Enfin, chez certains très vieux individus brévirostrés, on observe une tendance à la fermeture plus ou moins complète de ces fenêtres (Mook, 1921a).

* Les fenêtres temporales inférieures : seul, *Alligator mississippiensis* a fait l'objet d'étude détaillée de la forme de ces fenêtres (Dodson, 1975a). La longueur antéro-postérieure suit une croissance isométrique par rapport à la longueur totale du crâne alors que la hauteur (dorso-ventrale) montre une allométrie négative. Il ne nous a malheureusement pas été possible de savoir ce qu'il advenait de la croissance de ces fenêtres chez les formes longirostrés. Chez l'adulte, elles sont de forme relativement plus allongée que chez les brévirostrés (Mook, 1921b).

* Les fenêtres palatales : chez les espèces brévirostrés et mésorostrés, la largeur relative des fenêtres palatales diminue alors que la longueur croît isométriquement avec la variable standard. Chez les adultes longirostrés, la forme des fenêtres palatales n'est pas significativement différente de celle des brévirostrés (Iordansky, 1964) mais, à notre connaissance, il n'existe pas de données quantitatives sur leur croissance.

* Les fenêtres mandibulaires externes : la croissance en longueur est continue tout le long de la vie (Mook, 1921b; Dodson, 1975a).

e - L'ornementation ostéodermique

L'ornementation est absente sur le crâne des jeunes individus et croît avec l'âge (Mook, 1921a). Selon Buffrénil (1985), elle apparaît d'abord sur la face externe des os de la table crânienne (pariétal, squamosal et postorbitaire), le jugal et la partie antérieure du museau (prémaxillaire et maxillaire) ; elle gagne ensuite le frontal.

Selon Bystrow (1935), la forme des cupules et des sillons composant l'ornementation des os crâniens des "Labyrinthodontes" permet de déceler les principales composantes de la croissance crânienne de ces formes. Ainsi, sur trois crânes de *Benthiosuchus* de taille croissante, il mesure l'indice "(longueur / largeur) x 100" de chacun des os. Il détermine ainsi quatre groupes d'os, correspondant à quatre modes de croissance. La comparaison de ces modes de croissance avec la forme et l'orientation des cupules de l'ornementation permet selon lui de lier les deux phénomènes :

- les unités osseuses à croissance uniforme ont des cupules arrondies,

- les unités osseuses à croissance en longueur ont des cupules allongées antéro-postérieurement,
- les unités osseuses à croissance en largeur ont des cupules allongées mésio-latéralement.

F. de Broin (1965) teste ces résultats en appliquant une méthode similaire sur une vingtaine de crânes de quatre espèces de crocodiles actuels (*Crocodylus porosus*, *C. niloticus*, *C. cataphractus* et *Melanosuchus niger*). Les résultats sont beaucoup plus contrastés que ceux de Bystrow et très différents selon les espèces. La forme des cupules n'apparaît pas intimement liée aux modalités de la croissance des unités osseuses. Ainsi par exemple, l'indice mesuré sur le lacrymal de *M. niger* est décroissant (croissance majoritaire en largeur), alors que les cupules sont dirigées antéro-postérieurement.

Sur la même unité osseuse, l'ornementation peut ainsi prendre plusieurs directions. Sur le maxillaire de *Alligator mississippiensis* par exemple, les cupules sont orientées antéro-postérieurement aux extrémités antérieure et postérieure et mésio-latéralement sur la partie principale de l'os (Iordansky, 1973).

Si l'amplitude de l'ornementation augmente bien avec l'âge, la forme des cupules n'est pas intimement liée à la direction principale de croissance de l'os. La plupart des os du toit crânien montrent en fait plusieurs directions de croissance.

Buffrénil (1985) étudie dans le détail les modalités d'apparition et de développement de l'ornementation des os crâniens. Les cupules initialisées se développent dans un premier temps, par la résorption superficielle de la surface de l'os. Une phase de reconstitution osseuse succède à la résorption. Les cycles résorption - reconstitution sont à l'origine de l'orientation des cupules. Selon l'importance relative et la rapidité de chacune de ces deux phases successives, la cupule se déplace selon la direction principale de croissance de la partie de l'os sur laquelle elle se situe (si la phase de résorption est dominante) ou change de forme si la phase de reconstitution domine. La croissance n'étant pas unidirectionnelle et synchrone sur toute la surface de l'os, l'orientation et l'intensité de l'ornementation sont différentes selon la localisation sur l'os.

L'orientation des cupules n'indique donc pas la direction principale de la croissance relative de l'unité osseuse mais la direction de la croissance absolue de la partie de l'os sur laquelle se situent les cupules (Buffrénil, comm.pers.).

4. Modélisation de la croissance crânienne

Schématiquement, le développement ontogénique des crocodiles actuels se déroule selon trois périodes ayant leurs caractéristiques propres (Fig. 19).

a - De l'éclosion à 2 - 4 ans selon les espèces

Durant cette période, le crâne croît à la même vitesse (brévirostres et mésorostres) ou légèrement moins vite (longirostres) que le corps. Sur le crâne, la croissance en longueur est très nettement supérieure à la croissance en largeur (mesurée au niveau des carrés, des fosses supratemporales ou de la base du museau). La croissance de la région préorbitaire est plus rapide que celle de la région postorbitaire. Les orbites, très grandes au moment de l'éclosion, subissent une croissance allométrique fortement négative. A contrario, les fosses supratemporales ont une allométrie positive toute la vie des longirostres et seulement jusqu'aux premiers stades adultes chez les brevirostres.

b - De 2 - 4 ans à 20 - 50 ans selon les espèces

Pendant toute cette longue période, on observe un ralentissement général et une inversion de la composante principale de la croissance. Le crâne et le museau croissent surtout en largeur bien que la différence entre les croissances en longueur et en largeur ne soit bien exprimée que chez les formes brevirostres. Chez les mésorostres et les longirostres, la croissance en largeur est proportionnellement plus importante que la croissance en longueur. Chez les formes brevirostres et mésorostres, les régions préorbitaire et postorbitaire croissent dans des termes sensiblement identiques alors que la région préorbitaire continue à croître plus rapidement que la région postorbitaire chez les longirostres (cette différence diminue progressivement et tend vers 0 chez les vieux animaux).

c - Chez les vieux individus

La croissance en largeur est fortement ralentie mais continue chez toutes les espèces. Les longueurs du corps, du crâne et du museau ne croissent plus que très lentement et tendent vers une croissance nulle chez les plus vieux individus. Par rapport à la longueur totale du corps, la longueur du crâne croît isométriquement chez tous les crocodiles actuels.

2 . La dentition

Chez la majorité des reptiles actuels, le remplacement dentaire est continu et se déroule pendant toute la vie de l'animal. Le bourgeon dentaire se développe à la base de la dent de fonction puis à l'intérieur de la cavité pulpaire (Fig. 20b). Progressivement, la dent de remplacement envahit la totalité de la cavité pulpaire et entre en fonction quand la dent qui la précède tombe. Ce schéma de "croissance verticale" est maintenant bien connu. Il permet de maintenir le nombre et la qualité

des dents malgré leur chute régulière ou accidentelle. Selon Osborn (1974), ce remplacement dentaire est une réponse au changement de régime alimentaire au cours du développement ontologique. Ce type de dentition a donné lieu à de nombreuses tentatives d'interprétations.

1. La théorie de la lame dentaire (dite "théorie de Bolk")

Partant de l'observation de l'alternance de dents de fonction et de dents de remplacement, cette théorie fait état de deux lames dentaires qui se développent indépendamment (l'une porte les dents paires et l'autre les dents impaires). L'apparition alternée des bourgeons à l'intérieur de chacune de ces lames, expliquerait ainsi l'alternance des dents (Woerdeman, 1921).

2. La théorie du "Zahnreihen"

La théorie précédente ne tenait pas compte de l'apparition successive des bourgeons dentaires de l'avant vers l'arrière de la rangée dentaire. Cette progression antéro-postérieure conduit à la formation de "séries dentaires" régulièrement espacées et inclinées vers l'arrière (= Zahnreihen) (Fig. 21). Chaque série est composée, sur une même verticale, d'éléments à différents stades de développement (du bourgeon dentaire à la dent de fonction). Selon Edmund (1960 et 1962), la mise en place de la denture se fait selon deux composantes : une composante antéro-postérieure ou horizontale (apparition successive des bourgeons le long de la rangée dentaire) et la seconde dorso-ventrale ou verticale (menant de l'initialisation du bourgeon jusqu'à la dent de fonction). Selon cette théorie, le remplacement d'une dent sur une position donnée est conditionné par la dent de la position précédente (vagues de remplacement). Un bourgeon est initialisé alors que trois ou quatre générations de dents existent déjà sur la même verticale.

La composante horizontale se faisant d'avant vers l'arrière, les dents de fonction les plus postérieures apparaissent quand plusieurs générations se sont succédées à l'avant de la rangée dentaire. Selon Edmund (1969), 92 dents ont déjà disparu chez l'embryon de crocodile avant que la dent de la première génération ne soit en fonction sur la dernière position (Fig. 21). Selon De Mar (1973) les espaces séparant les séries dentaires ne sont pas réguliers dans le temps et se modifient tout au long de la vie de l'animal. Il propose une modélisation de la géométrie des séries qu'il nomme "Z. spacing".

3. La théorie de la famille dentaire

Osborn (1971) analyse le développement dentaire sur l'embryon du lézard *Lacerta vivipara*. Il réintroduit le concept d'alternance régulière des dents sur une rangée dentaire (une partie de la théorie de la lame dentaire de Bolk). Selon cet auteur (1972) le remplacement dentaire sur une position n'est pas induit par les dents des séries précédentes (théorie du Zahnreihen de Edmund) mais surtout par les dents de la même série. Sur la mandibule de *Lacerta vivipara* la première dent

initialisée est en position 11 (Fig. 22). Vers l'avant, les initialisations sont successivement les 9, 7, 5 et 3 pour la "lame impaire" et 10, 8, 6, 4 et 2 pour la "lame paire". Le même phénomène se reproduit à l'arrière de la dent 11.

4. La théorie de Westergaard et Fergusson

Westergaard et Fergusson (1986) étudient le développement embryologique des dents de *Alligator mississippiensis* et ne trouvent aucune corrélation directe entre ce développement et les Zahnreihen. Au moyen d'observations réalisées au scanner, ils établissent la carte d'apparition des dents inférieures (1987) puis supérieures (1990). A la suite de ces résultats, il apparaît que la théorie de Osborn est vérifiée quant au mode d'initialisation et que celle de De Mar l'est aussi en partie puisque les espaces séparant les séries ne sont pas fixes dans le temps.

a - Le nombre de dents

A partir du 40ème jour d'incubation, toutes les séries dentaires sont initialisées et la dernière est en position 20.

b - L'ordre d'apparition des dents

Les dents apparaissent selon un ordre qui ne correspond pas à celui qu'elles occupent sur la mâchoire. L'ordre des premières initialisations est : 3, 6, 12, 2, 4, 9, 16, etc. sur la mandibule (Fig. 24), et 3, 7, 10, 2, 4, 13, 6, etc. sur la mâchoire supérieure (Fig. 23).

La principale conséquence est que sur une rangée dentaire, les dents ne sont pas toutes au même stade de développement. Ce décalage est responsable de l'alternance parfois visible de dents de fonction et de dents de remplacement. Ainsi, au moment de l'éclosion (60ème jour), sur la mandibule (Fig. 24), la dent 1 est initialisée depuis 14 jours, la dent 2 depuis deux jours, la dent 3, 13 jours puis successivement 3 jours, 14 jours, 3 jours, 13 jours, etc.

Sur une rangée dentaire, les dents de fonction ne sont pas toutes issues de la même génération. Sur la mâchoire supérieure (Fig. 23), au 65 ème jour, la dent en position 3 est de la troisième génération alors que la dent 13 n'est que de la seconde génération.

A partir de la seconde génération, l'ordre d'apparition des dents est conditionné par la dent qui la précède à la même position et pas par un ordre établi sur la rangée dentaire. Ainsi, la première dent 10 (Fig. 23) apparaît la troisième (juste après la 3 et la 7) alors que la seconde dent 10 apparaît la vingtième. Ce décalage se poursuit tout au long de la vie de l'animal (Westergaard, comm. pers.) si bien que chez l'adulte, il est parfois très difficile de reconnaître l'alternance originelle.

Le modèle théorique proposé par Westergaard et Fergusson peut vraisemblablement être appliqué à de nombreuses espèces de crocodiles. Par contre, l'ordre d'apparition des dents est différent selon les espèces (Westergaard, comm. pers.).

c - La dentition des adultes

Chez de nombreuses espèces, la position 1 disparaît chez l'adulte et une dernière position postérieure apparaît. Chez les jeunes caïmans, la dent perce environ 25 semaines après son initialisation et reste en fonction environ 16 semaines. Chez un adulte, la dent fonctionne environ un an et chez les individus âgés, le remplacement dentaire devient plus lent (Westergaard & Fergusson, 1990).

III . Analyse morpho-fonctionnelle

Après avoir décrit les principales structures osseuses crâniennes, la denture et la musculature, nous avons analysé les modalités de la croissance de chacune d'entre elles au cours de la vie d'un crocodile. Ainsi, nous avons vu que si certaines d'entre elles se développent, d'autres régressent. L'analyse morpho-fonctionnelle des structures osseuses et musculaires du crâne des crocodiles va nous permettre de montrer non seulement leur rôle dans la manducation, mais aussi les particularités fonctionnelles liées à l'état brévirostre et à l'état longirostre. Enfin, la synthèse de l'analyse de la croissance et de la morphologie fonctionnelle nous permettra de préciser les relations entre le développement ontogénique de l'appareil manducateur et les modes de vie successifs.

1 . Les structures osseuses

Iordansky (1967) classe les principales structures osseuses du crâne en trois grands groupes selon leurs implications dans la manducation :

- les structures directement liées à la mécanique de la nutrition
- les structures osseuses liées à l'insertion des muscles impliqués dans la nutrition
- les autres structures osseuses non liées directement à la manducation mais qui sont directement corrélées à des structures appartenant aux deux groupes précédents.

Il nous paraît intéressant de conserver *pro parte* ces catégories en détaillant chacune des structures s'y référant. Cependant, nous proposons de scinder le troisième groupe de Iordansky en

deux sous-groupes, composés respectivement des structures liées à une meilleure perception sensorielle du milieu, et des structures dont le rôle n'entre pas directement dans la manducation mais la facilite en permettant ainsi d'acquies un avantage important vis à vis de la proie.

1 . Les structures osseuses liées à la manducation

La forme générale du crâne permet de distinguer des formes brévirostrs, mésorostrs et longirostrs. Chez les mésorostrs, la plupart des structures ostéologiques du crâne montrent un développement intermédiaire entre les brévirostrs et les longirostrs. La spécialisation alimentaire est moindre chez les mésorostrs qui ont un régime mixte, composé à la fois de proies relativement grandes par rapport à leur propre taille mais aussi de proies plus petites (Cott, 1961).

Les deux principales tendances se font d'une part vers la massivité et la robustesse de plus en plus importante du crâne chez les brévirostrs et d'autre part vers la gracilité accentuée chez les longirostrs.

a - Les formes brévirostrs

- La forme générale du crâne : chez les brévirostrs, le crâne très massif est parfaitement adapté à la capture de grosses proies. La puissance mécanique du crâne se traduit par le faible rapport "longueur du crâne / largeur au niveau des carrés" et par la hauteur dorso-ventrale au niveau de l'arrière-crâne.

- La forme très massive du museau permet de lutter contre les très grandes forces de torsions lors de la capture et du maintien de la proie.

- La festonation du museau, plus importante que chez les formes longirostrs, permet d'une part un engrenage complémentaire de celui des dents, et d'autre part ce système protège contre une traction vers l'avant (Buffrénil, comm.pers.) (Fig. 10a et 12 b et c).

- Les carrés très obliques repoussent l'articulation mandibulaire très en arrière de la face occipitale. L'angle maximal d'ouverture de la gueule est donc accru, ce qui permet à la fois de reculer le point d'appui de la mandibule (donc d'allonger le bras de levier) et d'augmenter la largeur de la cavité buccale.

- Les ailes latéro-ventrales des ptérygoïdes sont très développées; outre leur rôle important d'insertion de certains muscles, elles permettent de lutter mécaniquement contre la désarticulation en maintenant les branches de la mandibule dans l'axe médian. De plus, selon Iordansky (1964), cette structure servirait de soutien mécanique au *M. intramandibularis* lors de la phase de "baillement" du crocodile.

- L'ornementation des os. Orlov (1939) suggère que la présence d'ornementation permet de consolider les crânes qui sont aplatis dorso-ventralement chez certains tétrapodes. Selon Iordansky (1973), l'orientation des rainures et des cupules serait à mettre en parallèle avec la direction des principales tensions appliquées sur le crâne dans sa fonction de mastication. L'absence

ou le moindre développement de l'ornementation sur le crâne des formes longirostres ichtyophages serait un argument supplémentaire à l'appui de cette hypothèse.

- La denture : la denture pseudo-hétérodonte est associée à la forme festonnée des bords latéraux du museau. Selon Iordansky (1973), elle permettrait la fixation et le maintien des proies de grande taille de façon plus efficace. Smith & Savage (1959) ont montré que chez les mammifères carnivores, les forces les plus importantes s'appliquaient sur les canines (force dirigée vers l'avant et vers le bas) et sur la dent carnassière située vers le milieu ou à l'arrière de la rangée dentaire (force dirigée verticalement vers le bas). Chez les crocodiles mésorostres et brévirostrés adultes, la denture est pseudo-hétérodonte et les plus grandes dents sont localisées à l'avant (4 ou 5 premières dents) et vers le milieu de la rangée dentaire (Fig. 12b et c). Selon Iordansky (1964), des forces identiques à celles décrites par Smith & Savage s'appliquent chez les crocodiles : la première quand il déchire sa proie et la seconde quand il la maintient et la lacère.

b - Les formes longirostres

La fonction de saisie des proies chez formes longirostres est essentiellement basée sur la rapidité et l'agilité. Toutes les structures osseuses décrites chez les brévirostrés tendant à rigidifier le crâne sont donc nettement moins développées chez les longirostres. C'est le cas de la largeur du crâne au niveau des carrés, de la hauteur de la face occipitale, de la largeur et de la festonation du museau et de l'ornementation des os crâniens sur le museau.

- Les ailes latéro-ventrales des ptérygoïdes sont moins développées ventralement que chez les mésorostres et les brévirostrés. Cependant, cette structure, que l'on retrouve aussi chez certaines formes reptiliennes plus anciennes (*Diademodon* par exemple), permet tout de même de guider la mandibule et de lutter contre sa désarticulation. Les forces de torsions appliquées au museau lors de la capture sont moins importantes que chez les brévirostrés en raison de la taille généralement plus petite des proies et de la méthode utilisée pour tuer et avaler la proie (les brévirostrés maintiennent la proie puis la noient ou l'assoment en la frappant contre le sol ou la surface de l'eau, les formes longirostres, essentiellement ichtyophages, tuent les proies à l'aide de leurs dents puis les orientent dans la gueule en agitant la tête). Cependant, du fait de l'allongement et de la diminution de la largeur du museau chez les longirostres, la résistance mécanique structurelle à la torsion est bien inférieure à celle des formes plus trapues; le rôle des différentes structures (osseuses et musculaires) luttant contre la désarticulation de la mandibule est donc tout à fait primordial.

- La denture des formes longirostres est très nettement plus homodonte que celle des brévirostrés. Selon Frey (1982), on observe même un gradient croissant de l'hétérodontie des formes longirostres (*Gavialis* et *Tomistoma*) aux mésorostres (*Crocodylus acutus*, *C. intermedius*, *C. cataphractus* et *C. johnstoni*) puis aux espèces brévirostrés (Fig. 12a, b et c). Globalement, les dents des crocodiles longirostres sont plus graciles que celles des brévirostrés. Leur fonction est plus "piquante" et ne permet pas le maintien de proies de grandes tailles.

2 . Les structures osseuses liées à l'insertion des muscles

- Le complexe ptérygoïdien : l'aile latéro-ventrale, composée par le ptérygoïde et l'ectoptérygoïde, est très développée chez les formes mésorostres et brévirostrs (Fig. 10c et 12b et c). Elle est à l'origine de l'insertion du puissant muscle adducteur *M. ptg. posterior*.

- Le carré est en position sub-horizontale, ce qui lui permet d'être en continuité avec le jugal et le quadrato-jugal, son extrémité est postérieure à la face occipitale. Il est le siège de l'insertion des *M. add. ext. profundus* et *superficialis*, *M. add. posterior* et *M. ptg. posterior*. Selon Dodson (1975a), la distance "processus ventral du ptérygoïde / carré" serait un bon indicateur de la puissance du *M. ptg. posterior* dont le rôle est probablement de lutter contre la désarticulation de la mandibule.

- Les reliefs de la face occipitale : ils sont à l'origine de l'insertion d'une part des muscles du cou et d'autre part des muscles déprimeurs (*M. depressor mandibulae*). Les principales unités osseuses concernées sont les extrémités postérieures des squamosal, pariétal, exoccipital et supraoccipital.

- Le processus rétroarticulaire : contrairement à la plupart des reptiles synapsides par exemple, le processus rétroarticulaire des crocodiles est courbé dorsalement (Fig. 10d, e et 11c et d). Il est notamment à l'origine de l'insertion du *M. depressor mandibulae* et son allongement maximum chez les longirostres permet d'augmenter la rapidité d'ouverture de la mandibule. Parallèlement, il est aussi en partie à l'origine de l'insertion du *M. ptg. posterior* et du *M. intramandibularis*.

- L'angulaire : la plus grande partie des insertions mandibulaires des muscles adducteurs se situe au niveau des crêtes des faces latérale (*M. add. ext. profundus*, *M. add. posterior* et *M. ptg. posterior*), dorsale (*M. add. ext. profundus*) et postérieure de l'angulaire (*M. ptg. anterior*). Le *M. intramandibularis* est inséré sur les faces latérale et interne. La forme arquée et les contours découpés de la face interne de cette unité osseuse permet d'offrir une grande surface d'insertion tout en conservant une grande rigidité dorso-ventrale.

Selon Romer (1956), l'ouverture de fenêtres crâniennes permettrait une augmentation substantielle de la surface d'insertion des muscles. Chez les crocodiles, les principales sont les fenêtres supra-temporales, infra-temporales et palatines sur le crâne (Fig. 10a, b et 11a, b) et la fenêtre mandibulaire sur la mandibule.

- La fenêtre supra-temporale est bien développée chez les formes longirostres où elle adopte une forme quadrangulaire à angles plus ou moins arrondis. Elle est à l'origine de l'insertion des muscles adducteurs de la mandibule (*M. add. ext. profundus* et *M. add. posterior*).

- La fenêtre infra-temporale est peu développée chez les crocodiles actuels. Elle est de forme trapue, presque aussi haute que longue chez les brévirostrs et plus rectangulaire chez les longirostres. Elle est occupée par le *M. add. ext. superficialis*.

- La fenêtre palatine : la quasi totalité de cette fenêtre est occupée par le *M. ptg. anterior*.

- La fenêtre mandibulaire, seule véritable fenêtre de la mandibule (Fig. 10d et 11d), est essentiellement occupée par le *M. intramandibularis*. Quelques fibres tendineuses du *M. add. ext. profundus* s'insèrent sur les bords potérieurs et une partie de l'insertion mandibulaire du *M. ptg. anterior* se fait sur sa bordure dorsale.

3. Les structures associées à la manducation

Certaines structures osseuses du crâne non directement liées à la manducation ne sont pas à l'origine d'action mécanique ou d'insertion musculaire. Cependant, elles assurent un rôle important dans la morphologie fonctionnelle du crâne car elles sont liées soit à une meilleure perception du milieu (narines externes, orbites, etc.) soit à un avantage mécanique évident lors de la chasse par exemple (palais secondaire, symphyse mandibulaire).

a - La meilleure perception du milieu

- La taille et la forme des orbites sont très variables à l'intérieur du groupe des crocodiles actuels. Globalement, elles sont de forme plus circulaire chez les formes longirostres (Hecht & Malone, 1972).

- Les narines externes. L'ouverture des narines externes se fait sur la face dorsale du museau, l'extrémité antérieure du vestibule étant courbée verticalement (Guibé, 1970h). Les narines externes sont de forme généralement elliptique, légèrement allongées antéro-postérieurement (*Alligator*, *Crocodylus*) ou mésio-distalement (*Gavialis*, *Paleosuchus*). Leur taille est très variable (relativement grandes chez *Alligator* et petites chez *Gavialis*). La séparation inter-nasale est composée soit grâce à l'extension du processus antérieur de l'os nasal (*Paleosuchus*, *Alligator*, *Crocodylus*), soit grâce à des tissus mous (*Gavialis*, *Tomistoma*).

- La pneumatisation : la fonction biologique de la pneumatisation est encore très mal connue. Selon Colbert (1946), cette structure servirait à équilibrer la pression interne de l'air de chaque côté du crâne lors de la plongée. Selon Iordansky (1973) elle serait plutôt à mettre en relation avec une meilleure isolation de l'oreille moyenne et permettrait ainsi une meilleure perception des sons sous l'eau. Elle pourrait aussi permettre d'équilibrer la pression de part et d'autre du tympan lors de la plongée. Enfin, on sait que les crocodiles sont capables de détecter de quelle direction provient un son émis sous l'eau (Guibé, 1970f) ; cette faculté pourrait être liée à la forte pneumatisation des os crâniens, permettant ainsi une meilleure localisation des proies.

b - Autres avantages mécaniques

- L'allègement du crâne : même s'il ne s'agit vraisemblablement pas de sa fonction première, la fenestration importante rencontrée chez des crocodiles allège considérablement le crâne (principalement chez les longirostres) et augmente peut-être la mobilité de la tête. Selon Buffetaut

(1979a), la pneumatisation des os crâniens des thalattosuchiens (apparemment plus importante que chez les crocodiles actuels) permettrait aussi un certain allègement du crâne facilitant ainsi la flottation et peut-être la remontée passive à la surface après la plongée. Notons enfin qu'une telle structure peut, dans une certaine mesure, tenir le rôle de ballast lors de la plongée.

- Le palais secondaire : cette structure a un rôle mécanique important puisqu'elle permet notamment de rigidifier le museau. Le recul des choanes permet de déglutir en continuant de respirer et d'ouvrir la gueule sous l'eau sans que les voies respiratoires ne soient envahies. Lors de la chasse de proies aquatiques, les divers avantages procurés par une telle structure sont probablement déterminants.

- La symphyse mandibulaire : bien développée chez les formes longirostres, cette structure permet de réduire au minimum la résistance à la fermeture de la mandibule par une diminution importante de la surface au contact de l'eau. D'autre part, elle permet aussi de rigidifier les os dentaires, rendus plus fragiles par leur allongement.

2 . Les structures musculaires

1 . La musculature de la fonction masticatrice

La fonction masticatrice est assurée par l'antagonisme entre muscles dépresseurs (*M. depressor mandibulae*) et muscles adducteurs (*M. adductor mandibulae*). Iordansky (1964) a étudié les relations liant la forme, la position et la fonction masticatrice de chacun des principaux muscles crâniens. De ces études, nous pouvons déduire une "efficacité morphofonctionnelle" de chacun des muscles.

- *M. depressor mandibulae* est le muscle dépresseur dominant.
- La fonction adductrice est assurée par deux muscles puissants : *M. add. ext. profundus* et *M. ptg. anterior*.

* *M. add. ext. profundus* : la ligne médiane d'action est proche de son point d'appui, le bras de levier qu'il forme est donc court. Sa puissance est donc moindre mais sa rapidité d'action plus importante. Ce muscle est surtout bien développé chez les formes longirostres dont la méthode de chasse est basée sur la rapidité de fermeture des mâchoires afin d'attraper surtout de petites proies vives (poissons, insectes, etc.).

* *M. ptg. anterior* : le bras de levier est beaucoup plus long ce qui lui permet d'accroître sa puissance et sa force. Il est d'autant plus puissant que la mandibule est très ouverte ou proche de l'occlusion. Il est surtout bien développé chez les formes brévirostrires dont le régime alimentaire se compose essentiellement de grandes proies que le crocodile maintient captives entre ses mâchoires.

L'action de ces deux muscles adducteurs dominants respectivement chez les longirostres et les brévirostrires, est complétée par les *M. add. ext. superficialis* et *M. add. ext. medius*. Iordansky

(1964) a montré que tous les muscles adducteurs de la mandibule fonctionnent en même temps (donc avec un maximum d'efficacité) lorsque la mandibule est ouverte au maximum ou quand elle est à l'occlusion. Cette particularité permet à l'animal de bénéficier du maximum de puissance soit quand il attrape soit quand il maintient ou lâche sa proie.

La fonction des muscles *M. add. posterior* et *M. add. int. posterior* (= *M. ptg. posterior*) est longtemps restée incertaine. Il semble en fait que leur rôle soit de combattre les forces de torsion exercées sur la mandibule en évitant ainsi la désarticulation carré / articulaire. Leur efficacité importante est renforcée par la présence de très nombreux tendons intramusculaires.

De même, on ne connaît pas avec certitude le rôle et le mode de fonctionnement du *M. intramandibularis*. Classé parmi les muscles adducteurs de la mandibule d'après l'étude de son développement embryonnaire, il n'a cependant pas de rôle dans la mastication (*sensu stricto*). Selon Iordansky (1964), il permet le maintien de l'ouverture de la gueule lors du "bâillement" caractéristique des crocodiles. Ce bâillement pourrait jouer un rôle dans la thermorégulation (Cott, 1961), peut-être en favorisant la respiration bucco-pharyngée. Chez les reptiles en effet, la respiration est constituée d'une composante bucco-pharyngée et d'une composante thoraco-abdominale (Guibé, 1970i). Cette dernière se traduit notamment par l'augmentation du volume de la cage thoracique; hors, il est probable que la position du crocodile au repos, le ventre posé à terre, ne lui permette de maintenir cette respiration qu'au prix d'une dépense d'énergie importante. La respiration bucco-pharyngée pourrait alors y suppléer et être facilitée par le "bâillement" de l'animal au repos.

En plus de sa fonction abductrice de la mandibule, le *M. depressor mandibulae* aurait aussi un rôle lors du bâillement de l'animal. Selon Iordansky (1964) et Dodson (1975), il permet à l'animal de soulever le crâne par effet de pivot quand la mandibule repose à terre.

2. La musculature du cou

L'efficacité de cette musculature est nettement moins bien connue que celle de la fonction masticatrice (Fig. 13). Les muscles du système *transverso-spinalis* permettent de relever le cou et la tête alors que ceux du système *longissimus-capitis* exercent une action de flexion latérale (Wettstein, 1937 ; Guibé, 1970a). Les muscles de l'hyposome ont une fonction de flexion latérale et sagittale du cou (Guibé, 1970a). Aucune mention n'est faite, dans la littérature, sur les différences entre les musculatures du cou des crocodiles brévirostrés et longirostrés. Il est cependant possible que de telles différences existent, en relation avec la plus grande puissance de la manducation des premiers et la plus grande vivacité des seconds, comme l'attestent les différences anatomiques du complexe d'insertion musculaire sur la face occipitale du crâne (voir plus bas). La flexion latérale du cou est essentiellement associée aux techniques de capture des proies chez les formes longirostrés.

3 . Le développement ontogénique de l'appareil manducateur

Brühl (1862) est le premier auteur à mettre en évidence l'existence de corrélations étroites entre la croissance ontogénique de certaines structures et le mode de vie des crocodiles actuels. Aujourd'hui, on reconnaît trois grandes périodes dans la vie de l'animal durant lesquelles croissance et modes de vie successifs sont étroitement corrélés.

Schématiquement, la première période correspond à un stade "nouveau-né / jeune", la seconde à un stade "pré-adulte / adulte" et la dernière à un stade "gérontologique". L'âge correspondant à ces différentes périodes est très fluctuant selon les espèces, mais aussi selon le sexe et la répartition biogéographique (Chapitre "Les variations intraspécifiques").

1 . Le stade "Nouveau-né / jeune"

Chez toutes les espèces, les nouveau-nés possèdent toujours un museau court. Singh (1978) interprète ce phénomène en terme d'économie de place à l'intérieur de l'oeuf.

De l'éclosion à 2 - 4 ans, la croissance est essentiellement antéro-postérieure (longueur du crâne, du museau, des fosses supratemporales). La plupart des très jeunes crocodiles (brévirostrés ou longirostrés) se nourrissent de petits crustacés et d'insectes dont la capture ne nécessite pas d'adaptation anatomique particulière puisque les proies sont abondantes et n'exigent pas une stratégie de chasse très élaborée. Selon Webb *et al.* (1978), l'"efficacité énergétique" de ce mode de chasse est très réduite. Comme chez les brévirostrés, le milieu de vie habituel des jeunes longirostrés est essentiellement terrestre pendant les deux ou trois premières années de leur vie (Singh, 1978). Progressivement, les incursions en milieu aquatique se font plus nombreuses et sont associées à un régime alimentaire plus spécialisé composé de proies essentiellement aquatiques (larves d'insectes, amphibiens, poissons, etc.). Cette tendance est associée à l'allongement important du museau d'une part et de la totalité du corps d'autre part.

A partir de 2 - 4 ans, les régimes alimentaires deviennent plus exclusifs (Cott, 1961) et l'appareil manducateur de plus en plus spécialisé. Le type de proie se déplace du pôle "petite taille / vivacité importante" (comprenant essentiellement des insectes, des araignées et diverses larves) vers le pôle "grande taille / vivacité moindre" (reptiles, mammifères) chez les brévirostrés et vers le pôle "taille moyenne / vivacité importante" (essentiellement composé de poissons et d'oiseaux) chez les longirostrés.

2 . Le stade "adolescent / adulte"

Ce stade est globalement caractérisé par les différences importantes entre les formes brévirostrés et longirostrés, tant dans les modalités de leur croissance que dans leur mode de vie. La croissance des formes méso-rostrés suit un schéma proche de celui des brévirostrés mais leur mode

de vie (et leurs proies) occupe une position plutôt intermédiaire entre celui des longirostres et celui des brévirostrés.

a - Les formes brévirostrés

La croissance crânienne est marquée d'une part par l'isométrie de la longueur du crâne par rapport à la longueur du corps et d'autre part par l'élargissement général des structures osseuses. Associés à ces tendances, la denture devient plus hétérodonte et les bords latéraux du museau plus festonnés. Le recul des surfaces articulaires des carrés permet une ouverture plus grande de la gueule. Les reliefs osseux de la face occipitale sont plus saillants, permettant ainsi l'insertion de muscles du cou plus puissants (notamment le *Musculus spinalis capitis*) et par conséquent l'optimisation de la fixation des proies. La croissance ventrale des crêtes ptérygoïdes et postéro-ventrale des carrés d'une part et des processus rétroarticulaires d'autre part permet d'allonger le bras de levier du *M. pterygoïdeus posterior* et d'accélérer son mouvement.

La signification morpho-fonctionnelle de la croissance allométrique fortement négative de la largeur de la fosse palatale et de l'isométrie de sa longueur n'est pas bien connue. La fenêtre palatale est occupée par le *M. pterygoïdeus anterior* dont la fonction importante est l'adduction de la mandibule. La forme de moins en moins trapue de ce muscle lui permet d'augmenter sa puissance et son endurance à l'action (Dodson, 1975a). Chez les formes brévirostrés, la fonction adductrice, initialement assurée par le *M. pterygoïdeus anterior* chez les jeunes, est en partie relayée au cours de la croissance par le *M. pterygoïdeus posterior* (l'élargissement de la partie postorbitaire étant probablement liée à la modification du rôle de ces muscles). La puissance de l'adduction est successivement assurée, dans un premier temps par le complexe musculaire (essentiellement *M. pterygoïdeus anterior*), puis dans un second temps par le complexe osseux (festonation du museau, hétérodontie, élargissement du crâne et isométrie du crâne par rapport au corps). Le *M. pterygoïdeus posterior* s'allonge et devient donc plus puissant. L'augmentation de la mobilité de la tête est attestée par l'allométrie positive des reliefs occipitaux, à l'origine de l'insertion des muscles du cou.

Au cours de la croissance, on assiste donc à l'augmentation de la mobilité de la tête, de la rapidité de fermeture de la gueule, à une meilleure fixation en puissance de la proie et à une plus grande endurance des muscles adducteurs. Ce schéma de croissance des complexes musculaires et osseux de la nutrition chez les espèces brévirostrés montre bien la parfaite adaptation morpho-fonctionnelle à la capture et au maintien de proies de plus en plus grosses.

En définitive, on assiste à :

- l'augmentation des reliefs de la face occipitale (*M. spinalis capitis*) = plus grande mobilité de la tête
- au recul des faces articulaires des carrés = augmentation de l'angle d'ouverture de la gueule
- la diminution de la largeur de la fosse palatale (*M. pterygoïdeus anterior* moins trapu) = augmentation de l'endurance

- l'augmentation de la distance "carré - pterygoïde" (*M. pterygoideus posterior* plus long) = augmentation de la puissance
- l'augmentation de la largeur du crâne = meilleure fixation de la proie
- l'augmentation de la longueur relative du crâne = meilleure fixation et proies plus grandes
- l'augmentation de l'hétérodontie = meilleure fixation des proies
- l'augmentation de la festonation du museau = meilleure fixation des proies

b - Les formes longirostres

A partir de 2 - 4 ans, la croissance des espèces longirostres diffère de celle des brévirostrés par l'accroissement antéro-postérieur plus important de la partie préorbitaire. La longirostrie est donc privilégiée au détriment de la robustesse. Les fenêtres supratemporales sont plus grandes et permettent ainsi une meilleure insertion du *M. adductor externus profundus* et donc une plus grande rapidité de fermeture de la mandibule. Le processus rétroarticulaire subit une croissance allométrique fortement positive permettant ainsi d'augmenter la rapidité d'ouverture (*M. depressor mandibulae*) et de fermeture (*M. pterygoideus posterior*) de la mandibule. Cette tendance est interprétée comme étant une compensation à la force de résistance de l'eau lors de la chasse sous-aquatique. La denture reste homodonte et le museau est peu festonné, même chez les individus les plus âgés.

La croissance du crâne des formes longirostres, privilégiant rapidité et agilité des mâchoires, associée à une isométrie de la croissance du crâne par rapport à la longueur du corps, peut être interprétée comme une adaptation de plus en plus efficace à la prédation des proies.

Les structures permettant la manducation de proies de plus en plus grandes chez les brévirostrés (recul des faces articulaires des carrés, diminution de la largeur de la fosse palatale, augmentation de l'hétérodontie et de la festonation du museau, etc.) ne suivent pas la même croissance chez les longirostres. A partir du stade adolescent, la croissance du crâne des formes longirostres peut donc être interprétée comme une meilleure adaptation à la manducation de proies de taille toujours identique.

3. Le stade "gérontologique"

Ce stade n'est atteint, dans le milieu naturel, que par 5 à 10% des individus seulement. Chez les brévirostrés, il se caractérise par l'exagération des tendances du stade précédent : le crâne continue sa croissance en largeur. Chez les formes longirostres, la croissance se fait aussi vers une augmentation de la largeur du crâne ce qui affecte vraisemblablement la rapidité de fermeture de la mandibule. Selon H.V. Andrews (comm. pers.), ce handicap est en partie compensé par une meilleure efficacité des stratégies de chasse.

IV . Les variations intraspécifiques

Dans ce chapitre, seront étudiées les principales différences anatomiques intraspécifiques telles que le dimorphisme sexuel, les variations individuelles et les variations géographiques. A défaut d'études suffisamment détaillées pour la plupart des espèces actuelles (et notamment pour les formes longirostres), les données utilisées proviennent de communications personnelles avec des responsables de fermes d'élevage ou de centres d'études et de protection des crocodiles.

1 . Le dimorphisme sexuel

a - Les variations anatomiques

De manière très générale, l'expression anatomique des caractères sexuels secondaires est très faible chez les crocodiles actuels (Guibé, 1970b).

Chez *Gavialis gangeticus*, une petite excroissance osseuse au bout du museau (le "ghari") apparaît dès les premiers stades post-juvéniles chez le mâle uniquement (Martin & Bellairs, 1977). La présence d'une bulle ptérygoïdienne ossifiée a été observée à proximité des choanes des mâles des espèces *Alligator sinensis*, *Osteolaemus tetraspis*, *Crocodylus palustris*, *C. cataphractus* et *Gavialis gangeticus* (Mertens, 1943). Selon Hecht & Malone (1972) cette bulle n'est bien individualisée que chez le gavial mâle.

Enfin, on relève très fréquemment une tendance à l'accentuation des reliefs de la face occipitale chez les mâles de toutes les espèces par rapport aux femelles de même âge (Whitaker, Madras Crocodile Bank Trust, comm. pers.).

b - Les variations biométriques

Comme chez la quasi totalité des formes animales, il n'existe de différence biométrique entre les individus des deux sexes qu'à partir des stades post-juvéniles tandis que chez les jeunes individus, aucune différence notable n'a pu être décelée (Fig. 25) Ainsi par exemple, à âge identique, la longueur totale du corps est supérieure chez le mâle de toutes les espèces de crocodiles (Cott, 1961; Chabreck & Joanen, 1979; Webb *et al.*, 1978 et 1983 etc.). De même, la longueur relative de la queue est supérieure chez les mâles de *Crocodylus porosus* (Webb *et al.*, 1978) et vraisemblablement aussi chez la plupart des autres espèces. Ces disparités biométriques entre mâles

et femelles s'accroissent avec l'âge chez toutes les espèces. De manière générale, à partir d'un certain âge, la croissance des femelles est plus irrégulière que celle des mâles (Chabreck & Joanen, 1979).

Sur le crâne de *Gavialis gangeticus*, la longueur relative du museau n'est pas liée au sexe (Singh & Bustard, 1982). Par contre, Webb *et al.* (1978) signalent que, à longueur corporelle identique, la largeur entre les orbites et la largeur maximale du crâne mesurée au niveau des processus articulaires des carrés de *C. porosus* sont plus grandes chez les femelles. A taille identique, la femelle est plus âgée que le mâle et la croissance du crâne se fait surtout selon une composante latérale à partir des stades âgés. De semblables observations ont été réalisées sur différentes espèces comme *G. gangeticus* (Whitaker, comm. pers.), *C. porosus* (Webb *et al.*, 1978), *C. johnstoni* (Webb *et al.*, 1983), etc. L'expression de paramètres caractéristiques d'un âge avancé (largeur importante du crâne, reliefs crâniens bien marqués, etc.) peuvent donc se rencontrer sur des crânes de taille très différente.

c - La maturité sexuelle

A l'âge de la maturité sexuelle les différences biométriques entre mâles et femelles deviennent importantes. La longueur totale du corps des femelles augmente alors beaucoup plus lentement que celle des mâles (Fig.25). L'âge de la maturité sexuelle est très variable selon les espèces et les conditions de vie en liberté ou en captivité. A titre d'exemple, l'âge de la maturité sexuelle est aux alentours de 7 ans pour les femelles de *Alligator mississippiensis* et de 9 ans pour les mâles (Nicholls *et al.*, 1976) et de 9 à 14 ans pour *Crocodylus johnstoni* (Webb *et al.*, 1983). Cependant, cet âge est très dépendant de la population étudiée. Ainsi, les crocodiles du Nil (*C. niloticus*) ougandais acquièrent leur maturité sexuelle aux alentours de 10 ans pour les mâles et de 12 à 14 ans pour les femelles (Cott, 1961) alors qu'à proximité du Lac Rodolphe, cet âge est respectivement de 15 à 18 ans et de 25 à 30 ans (Graham, 1968).

Le début du ralentissement de la croissance en longueur chez les crocodiles actuels est difficile à apprécier. Selon Chabreck & Joanen (1979) elle se ferait aux alentours de 20 ans pour les femelles et de 30 ans pour les mâles de *A. mississippiensis*. Elle serait plus tardive chez *C. porosus* (respectivement 30 à 40 ans et 50 ans).

2 . Les variations individuelles (sensu stricto)

Les variations individuelles (au sens génétique du terme) comprennent toutes les variations observées à l'intérieur d'une espèce qui ne sont pas liées au sexe (dimorphisme sexuel) ou à l'âge des individus (variations ontologiques) et qui se rencontrent dans toute l'aire de répartition de l'espèce.

Chez les crocodiles actuels, ces variations individuelles sont peu analysées et les références à de tels phénomènes sont souvent très succinctes. Il paraît néanmoins important d'en faire ici un inventaire - très vraisemblablement non exhaustif - afin de donner une idée de la grande variabilité (qualitative et quantitative) existant à l'intérieur de la plupart des espèces de crocodiles actuels.

a - La longueur totale du corps

La longueur totale du corps est un paramètre très variable individuellement. Webb (1980) et Webb *et al.* (1983) ont montré que la taille de l'animal (*Crocodylus johnstoni*) pouvait varier d'environ 10 à 15 % chez des individus de même sexe, de même âge et élevés dans les mêmes conditions. De même, ces auteurs ont montré la forte variabilité de ce paramètre selon l'habitat occupé.

b - Le crâne

Des différences entre individus supérieures à 15 voire 20 % ont fréquemment été observées pour le rapport "longueur du crâne / longueur totale du corps" et pour diverses relations crâniennes telle que "longueur / largeur maximale". Ces rapports, publiés par Cott (1961) pour *Crocodylus niloticus*, Webb *et al.* (1978) pour *C. porosus*, Webb *et al.* (1983) pour *C. johnstoni*, ont été calculés (mais non publiés) par A.A. Yanosky (Réserve écologique de El Bagual, Argentine) pour les alligatoridés sud-américains *Caiman latirostris* et *C. crocodylus yacare* (comm. pers.). Quelquesoit l'espèce considérée, ces variations sont sensiblement de même ampleur (P. Regoniel, R.P. Japan Crocodile Farming Inst. Philipines, comm. pers.).

D'autres variations individuelles sont souvent mentionnées sur le crâne des crocodiles actuels : la forme du contour du museau et / ou de la table crânienne (Mook, 1921a), l'extension antéro-postérieure de certains os tels que le maxillaire, le nasal, le frontal, le splénial, etc., la forme des sutures osseuses des prémaxillaire, maxillaire, nasal, frontal, palatin, dentaire, splénial, etc. (Mook, 1921a; Kälin 1933 et 1955), la forme des narines externes (Kälin, 1933), la forme des foramens occipitaux (Kälin, 1931), le degré de développement des crêtes d'insertion musculaires de la mandibule (Iordansky, 1964), etc.

c - Les dents

De nombreuses variations individuelles ont été signalées sur les dents (Mook, 1921a, Kälin 1933 et 1955, Edmund, 1962, etc.). Certaines d'entre elles peuvent être expliquées en terme de remplacement dentaire : taille de la dent, hauteur relative de la couronne et à un degré moindre nombre de dents (Chapitre "Croissance : La dentition).

D'autres variations telles que l'orientation de la dent, le percement ou non du museau par des dents mandibulaires, la présence et la forme ou l'absence de fossette de contact, sont autant de variations fréquemment observées.

Le nombre de dents varie très fréquemment d'un individu à l'autre. De 1 à 4 par hémimâchoire selon Kälén (1955) et Brazaitis (1973) mais la différence peut atteindre 6 dents chez le gavial (Andrews, comm. pers.). Mook (1921a) et Wermuth (1953) signalent aussi la fréquente différence de 1 à 3 dents des deux côtés de la mandibule ou de la mâchoire supérieure.

d - Les morphotypes de Mc Ilhenny

Mc Ilhenny (1935) puis Neill (1971) ont observé la tendance de certains crânes de *Alligator mississippiensis* à devenir plus étroits et plus bas et d'autres plus larges et plus hauts, indépendamment de la taille, du sexe ou de l'aire de répartition. Dodson (1975) procède aux mêmes observations et indique que le morphotype à crâne plus haut et plus large possède des muscles adducteurs de la mandibule plus forts. Cependant, aucune explication n'a encore été apportée à ce phénomène jusqu'alors uniquement observé sur *A. mississippiensis*.

3 . Les variations géographiques

Les variations anatomiques rencontrées chez les crocodiles actuels en fonction de leur aire de répartition sont très mal connues. La majeure partie des études récentes portent sur des populations au sens génétique du terme (c'est à dire des groupes d'individus occupant la même aire géographique) ou sur des animaux d'élevage. Mook (1921a) et Webb & Messel (1978) ont mentionné certaines de ces variations qui ont pu être précisées, notamment par A.A. Yanosky de la Réserve écologique de El Bagual, Argentine (comm. pers.).

a - Les variations quantitatives

Selon Webb & Messel (1978) la relation "largeur maximale du crâne / longueur du crâne" varie chez les très jeunes individus selon leur aire de répartition mais ces différences tendent à s'estomper chez les animaux plus âgés. D'autres paramètres quantitatifs varient selon l'aire de répartition (notamment dans les rapports entre largeur et longueur des unités osseuses de la face dorsale du crâne) mais sont surtout apparents chez les jeunes individus. D'après Webb & Messel (1978), ces différences sont très vraisemblablement dues au mode de vie plus sédentaire des jeunes et à des différences dans les régimes alimentaires.

b - Les variations qualitatives

Selon la définition utilisée en génétique, un caractère qualitatif peut être présent en relative abondance parmi les individus d'une population mais être absent ou très rare dans une autre. La variation de l'expression de ce caractère peut être continue ou discontinue. De par cette définition, ce type de variation ne peut être observé qu'au sein d'espèces occupant une aire de répartition suffisamment large pour autoriser l'existence de plusieurs populations.

Chez les crocodiles actuels, les rares données faisant acte de ce type de variation intraspécifique ne mentionnent pas si les groupes d'individus concernés sont allopatriques ou sympatriques. Il n'est donc pas possible de savoir avec précision s'il s'agit de variations géographiques (*sensu stricto*) c'est à dire concernant des populations allopatriques ou des gradients géographiques concernant une population à aire de répartition vaste.

Sur *Alligator mississippiensis*, Mook (1921a) a constaté de telles variations portant sur l'intensité de l'ornementation des os crâniens. Ces variations peuvent être importantes et représenter tout le spectre d'intensité entre des formes au crâne lisse jusqu'à des formes au crâne très ornementé, et ce sur des individus de même sexe et d'âge identique.

La seconde variation géographique (*s.l.*) fréquemment constatée chez plusieurs espèces de crocodiles actuels concerne l'implantation, l'orientation et le regroupement anormal de certaines dents (Mook, 1921a). Dans ce cas, il s'agit vraisemblablement de véritables variations géographiques, sans gradient intermédiaire apparent. Comme pour l'ornementation des os crâniens, il n'a pas été possible de corréler ces variations avec une quelconque différence morpho-fonctionnelle.

4 . Synthèse des différentes variations intraspécifiques

a - Le dimorphisme sexuel

- Age de la maturité sexuelle
- Age du début de ralentissement de la croissance en longueur du corps
- Longueur totale du corps
- Longueur relative de la queue
- Caractères sexuels secondaires (uniquement *Gavialis*)
- Importance des reliefs de la face occipitale
- Largeur entre les orbites
- Largeur maximale du crâne

b - Les variations individuelles

- Longueur totale du corps
- Rapport Longueur du crâne / Longueur totale du corps
- Rapport Longueur du crâne / Largeur maximale du crâne
- Forme du contour de la table crânienne
- Forme du museau
- Extension antéro-postérieure de certains os (maxillaire, nasal, frontal, splénial, etc.)
- Forme de certaines sutures
- Forme des narines externes
- Forme des foramens occipitaux
- Implantation, orientation et regroupement des dents
- Nombre de dents

c - Les variations géographiques

- Ornementation des os crâniens
- Rapports Longueur / Largeur des unités de la face dorsale du crâne
- Implantation, orientation et regroupement des dents.

SECONDE PARTIE
THALATTOSUCHIA

A . HISTORIQUE

Si les restes fossiles de Crocodiles fossiles sont connus dans les sédiments du Jurassique depuis près de 250 ans, leur systématique a donné lieu à de très nombreuses controverses depuis les premiers travaux de Cuvier. Plus de 20 genres et de 130 espèces de Teleosauridae et une vingtaine de genres et plus de 60 espèces de Metriorhynchidae ont originalement été créés. L'utilisation du concept typologique de l'espèce en paléontologie d'une part et le manque de communication entre paléontologues d'autre part semblent être les raisons principales de cette pléthore de taxons.

Dans ce chapitre, nous tenterons d'établir un "état historique des connaissances" afin de proposer (Troisième partie) une taxonomie plus en rapport avec la biodiversité réelle de ces formes. Nous ferons donc l'historique des principales découvertes, associées aux grands noms de la paléontologie qui ont fait l'histoire de la connaissance de ce groupe de crocodiles marins. Ensuite, nous aborderons la systématique des thalattosuchiens sous un angle historique en analysant les hypothèses successives. Parallèlement, nous énoncerons les différentes propositions sur la systématique et la phylogénie de ces crocodiles.

1 . Historique des découvertes

1 . Le XVIIIème siècle : les pionniers

Les premières citations concernant des restes de crocodiles dans des dépôts marins remontent à la seconde moitié du XVIIIème siècle en Angleterre (Chapman, 1758), en Allemagne (Walch, 1776) et en France (Dicquemare, 1776). Ce dernier attribua des vertèbres de crocodiles à des poissons mais se servit surtout de ces restes pour argumenter l'origine organique des fossiles (origine qui était alors loin de faire l'unanimité).

2 . La première moitié du XIXème siècle : les premiers essais

Le véritable précurseur de l'étude des thalattosuchiens est en France, le Baron Georges Cuvier. Dès 1800, il publie une note préliminaire sur des restes de crocodiles fossiles provenant de la région de Honfleur (Normandie) et en 1808 un article plus conséquent, basé sur l'anatomie

comparée de ces restes avec les crocodiles actuels. Les reconstitutions qu'il proposa des crânes étaient parfois hasardeuses puisqu'il associa notamment des mandibules et des fragments crâniens de genres différents - nommés "monstres anatomiques" par Eudes-Deslongchamps - (Chapitre "Systématique", Fig. 79). L'important ouvrage de Cuvier "Recherches sur les ossements fossiles" reprend dans ses différentes éditions de 1812 et 1824, la majeure partie des interprétations erronées de l'article de 1808. Ce matériel servit de référence à de nombreux travaux de la première moitié du XIX^{ème} siècle et le type de certains taxons est à rechercher dans ces collections (nous reviendrons en détail sur les descriptions originelles et les attributions successives de ce matériel).

Durant cette première moitié de siècle, de nombreux fossiles furent aussi découverts en Allemagne (dans le Lias du Bade-Würtemberg et le Malm de Bavière et du Hanovre notamment). Les fossiles décrits par Cuvier provenaient pour la plupart du Dogger et les tentatives de comparaisons entre toutes ces formes furent à l'origine de controverses parfois houleuses entre paléontologues allemands (Höll, von Meyer, Kaup, Bronn, etc.) et français (Geoffroy Saint-Hilaire et J.A. Eudes-Deslongchamps). Les difficultés de communication entre paléontologues de pays différents et le concept typologique de l'espèce paléontologique furent à l'origine de la création anarchique de très nombreuses espèces qui constituent en fait très fréquemment des synonymes plus récents (voir par exemple la liste synonymique proposée pour l'espèce *Steneosaurus bollensis*).

Etienne Geoffroy-Saint-Hilaire, paléontologue au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, tenta (dans une série d'articles publiés entre 1825 et 1831) pour la première fois de clarifier les connaissances en utilisant la nomenclature linnéenne et en regroupant certains éléments des "monstres anatomiques" de Cuvier. Ainsi, en 1825, il créa le genre *Teleosaurus* sur une partie du matériel initialement décrit par Cuvier (1812, Article III). En 1831, il créa le genre *Steneosaurus* et mentionna la famille "des Téléosauriens" sans pour autant en donner une définition très précise bien qu'il fit déjà la différence entre téléosauridés et métriorhynchidés. Parallèlement, il montra de façon convaincante les différences existant entre les crocodiles fossiles et le gavial actuel. Pour la première fois, il interpréta les fossiles de vertébrés en termes évolutionnistes et fit dériver les crocodiles actuels des formes fossiles. Quelques interprétations moins heureuses lui firent écrire que *Teleosaurus* représentait une forme intermédiaire entre reptiles et mammifères (1831).

En 1843, Fitzinger créa deux familles, qu'il nomma "Teleosauri" pour les genres *Teleosaurus* et *Steneosaurus* proposés par Geoffroy (1825 et 1831), et "Metriorhynchi" pour le genre *Metriorhynchus* préalablement proposé par Meyer (1830 et 1832) d'après une partie du matériel de Cuvier (Article IV).

3 . La seconde moitié du XIX^{ème} siècle : les débuts de la paléontologie moderne

L'un des principaux artisans de l'essor de la paléontologie des crocodiles fut sans conteste J.A. Eudes-Deslongchamps. Médecin à Caen, il a amassé, préparé et décrit de très nombreux fossiles de Normandie et les a comparés avec des formes d'autres régions ou même

actuelles (1864a). Il créa de très nombreuses espèces dont la plupart sont encore considérées comme valides de nos jours. Ses descriptions sont très précises mais laissent une part trop importante à des détails qui entrent dans le cadre des variations individuelles, normales chez les crocodiles actuels par exemple, comme l'avait montré Geoffroy Saint-Hilaire en 1825. Toutes les espèces créées sont initialement rapportées au genre *Teleosaurus* et ce n'est que vers la fin de sa vie qu'il reconnaît la validité taxonomique des autres genres connus à cette époque. Ses nombreuses publications (Mook & Borker, 1934) et sa correspondance avec H.D. de Blainville (Eudes-Deslongchamps & Blainville, 1853) permettent de suivre le "cheminement systématique" de nombreux taxons (Buffetaut, 1983a). Cependant, ce n'est qu'après sa mort en 1867, que son fils Eugène publiera l'une des plus importantes contributions à la connaissance des thalattosuchiens : le "Prodrome des Téléosauriens du Calvados" (1867-1869).

Cet ouvrage est en fait un recueil de 7 articles écrits par J.A. et E. Eudes-Deslongchamps entre 1866 et 1868 et publiés dans le Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie entre 1867 et 1869 (J.A. E-Deslongchamps, 1868b, c, d et E. E-Deslongchamps, 1868a, 1869a et b). Certains extraits du Prodrome furent par la suite publiés séparément (E. E-Deslongchamps, 1869d, 1870a et b). Il existe donc des décalages entre années mentionnées sur l'article, années de publication de l'article et année de publication du Prodrome (et même parfois années de publications d'extraits du Prodrome !). Ces décalages expliquent les différences existant parfois dans les années de créations de certaines espèces citées par des auteurs plus récents. Dans ce travail, nous avons respecté la recommandation 22A alinéa 1 du Code International de Nomenclature Zoologique qui stipule que nous devons utiliser "la date réelle de publication et non celle spécifiée dans le travail contenant le nom" (p.44).

Dans le Prodrome, E. Eudes-Deslongchamps précise les conclusions que son père n'avait pas eu le temps de publier avant sa mort. Il propose ainsi la première systématique précise et savamment argumentée des genres connus à cette époque.

- Genre *Metriorhynchus*
- Genre *Teleosaurus*
 - . sous genre *Teleosaurus*
 - . sous genre *Steneosaurus*
 - . sous genre *Teleidosaurus*
 - . sous genre *Pelagosaurus*

Enfin, pour la première fois, E. Eudes-Deslongchamps (1870b) représente la succession des espèces en fonction de la stratigraphie et procède à d'intéressantes comparaisons entre l'ontogénie des crocodiles actuels et les formes fossiles (1868b) (voir Buffetaut, 1977a).

A partir de sa publication, le Prodrome sert de référence en matière de "Téléosauriens" (*s.l.*) et de nombreux auteurs s'appuient sur cet ouvrage pour décrire de nouveau matériel et créer de nouvelles espèces dans le Malm du Boulonnais et du Portugal (Sauvage), le Dogger normand

(Bigot) et anglais (Phillips, etc.) notamment. De nombreux travaux sont entrepris, notamment en Angleterre (Owen, Lydekker, etc.) visant à inventorier le matériel contenu dans les collections des grands musées (à titre d'exemple, le British Museum of Natural History de Londres a acquis de très nombreux fossiles normands qui purent ainsi échapper à la destruction lors des bombardements de Caen et du Havre en 1944).

La fin du siècle dernier est marquée par la découverte des importants gisements callovo-oxfordiens de l'Oxford Clay anglais. Il faudra cependant attendre le début du XXème siècle pour que des descriptions précises de ce matériel soient publiées.

A la fin du XIXème siècle, la répartition stratigraphique des thalattosuchiens européens s'étage du Toarcien (Allemagne, Angleterre et France) au Tithonien (Angleterre, Boulonnais, Jura suisse et allemand, etc.). Dans le Crétacé, quelques restes sont signalés en Allemagne du nord (Koken, 1883) et dans le Sud-est de la France (Raspail, 1842). A l'extérieur de l'Europe, les thalattosuchiens sont reconnus dans le Lias d'Inde (Owen, 1852) et le Bathonien de Madagascar (Newton, 1893). Parallèlement, de nouvelles thématiques sont abordées. Ainsi par exemple, l'anatomie post-crânienne, longtemps délaissée, est précisément étudiée par Hulke (1888), Fraas (1901 et 1902), Arthaber (1906), Abel (1907), etc. qui montrent l'importante adaptation à la vie marine des Teleosauridae et des Metriorhynchidae.

4. Le XXème siècle

L'oeuvre majeure du début du siècle est "A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay" de Andrews (1913). Andrews inventorie le matériel découvert dans ces formations et crée de nouvelles espèces sans toutefois les comparer précisément avec les espèces déjà existantes.

Pendant la première moitié du siècle, de nouvelles découvertes apportent des précisions importantes sur la paléobiogéographie (Huene, 1927), la répartition stratigraphique (Huene, 1926, Huene & Maubeuge, 1952 et 1954) et la phylogénie (Mercier, 1933, Piveteau, 1935, etc.).

Depuis les années 50, de nouveaux spécimens furent découverts notamment dans le Bathonien anglais (Phizackerley, 1951), le Malm portugais (Krebs, 1968), le Callovien du Poitou (Brunet, 1969) et en Amérique du Sud (Gasparini, 1985). Parallèlement à ces nouvelles découvertes, les travaux les plus récents portent essentiellement sur la systématique (Westphal, 1962a, Adams-Tresman, 1987a et b, Buffetaut, 1980b, 1982b, etc.).

2 . Les connaissances actuelles

1 . Histoire d'un infra-ordre (Fig. 26)

Le terme de "téléosauriens" créé par Geoffroy en 1825 regroupe alors la quasi-totalité des crocodiles marins fossiles connus en Normandie. En 1843, Fitzinger crée le taxon des "Metriorhynchi" qui regroupe tous les "téléosauriens à museau plus court" de Geoffroy, c'est à dire le genre *Metriorhynchus* Meyer, 1830. En 1875, Huxley propose une classification des crocodiliens (*s.l.*) qui est à la base de celle qui est encore utilisée de nos jours. Il subdivise les crocodiles en trois sous-ordres (Parasuchia, Mesosuchia et Eusuchia). Les Parasuchia sont maintenant compris dans les Thécodontes et les "crocodiliens primitifs" sont nommés Protosuchia (Mook, 1934). La diagnose originelle des Mesosuchia repose sur sept genres connus à cette époque, dont cinq thalattosuchiens : *Steneosaurus*, *Teleosaurus*, *Pelagosaurus*, *Teleidosaurus* et *Metriorhynchus* (aujourd'hui, plus d'une cinquantaine de genres sont rapportés à ce sous-ordre).

Diagnose originelle du sous-ordre des Mesosuchia Huxley, 1875

- Les os ptérygoïdes ne participent pas à la formation de palais secondaire,
- Les canaux d'Eustache latéraux s'ouvrent entre le basioccipital et le basisphénoïde,
- Les vertèbres sont amphicoeles ou platycoeles,
- Le développement des ailes de l'ilium est intermédiaire entre celui des Protosuchia et celui des Eusuchia, le bord acétabulaire est presque droit,
- L'ischium est plus allongé dorso-ventralement et plus court antéro-postérieurement que chez les Protosuchia.

Dollo (1883) propose de regrouper Teleosauridae, Goniopholididae et Bernissartidae dans le sous-ordre des Mesosuchia en excluant les Metriorhynchidae. Durant toute la seconde partie du XIXème siècle, de nombreux auteurs reconnaissent l'existence d'affinités entre Teleosauridae et Metriorhynchidae mais ne les transcrivent pas dans leurs hypothèses sur la systématique (Gervais, 1853, Gaudry, 1890, Zittel, 1890, etc.).

Fraas (1901 et 1902) met en évidence les profondes adaptations à la vie marine des Metriorhynchidae et propose le nouveau sous-ordre des Thalattosuchia qui ne comprend alors que les deux genres reconnus comme des Metriorhynchidae : *Metriorhynchus* et *Geosaurus*. Cette systématique est reprise par notamment Mook (1934), Romer (1956) et Kuhn (1968). Kälin (1955) ne conserve pas ce taxon et range parmi le sous-ordre des Mesosuchia toutes les familles connues en considérant les caractères communs aux Teleosauridae et Metriorhynchidae comme des convergences.

Gasparini (1971 et 1972) fait la synthèse de ces deux hypothèses non satisfaisantes indépendamment. Cet auteur propose donc de regrouper les familles montrant des affinités entre elles dans des infra-ordres à l'intérieur du sous-ordre des Mesosuchia mais elle considère trop importantes les différences anatomiques liées à l'adaptation marine des Metriorhynchidae pour les regrouper avec les Teleosauridae dans un même infra-ordre (Gasparini, 1973 et 1979). Selon Ginsburg (1970), les deux familles Teleosauridae et Metriorhynchidae montrent des adaptations à la vie marine et font partie du sous-ordre des Thalattosuchia, isolé du sous-ordre des Mesosuchia.

La synthèse de ces différentes hypothèses concernant le statut et la composition du taxon des Thalattosuchia est énoncée par Buffetaut (1980a, b et 1982b). Il propose de conserver d'une part le rang taxonomique de l'infra-ordre des Thalattosuchia Fraas, 1901, subordonné au sous-ordre des Mesosuchia, et d'autre part la composition de l'infra-ordre comprenant les deux familles Teleosauridae et Metriorhynchidae. Cette systématique est maintenant classiquement reconnue et utilisée. Selon Buffetaut (1982b), les principales synapomorphies permettant de regrouper ces deux familles portent essentiellement sur des caractères liés à leur adaptation au milieu marin (les facettes articulaires des prézygapophyses vertébrales sont redressées, le membre antérieur est réduit par rapport au membre postérieur, les os crâniens sont allégés par l'augmentation de la part prise par le diploé, etc.).

2 . Phylogénie et systématique : les plus récentes données

a - Phylogénie

L'origine des Thalattosuchiens

Les premiers restes connus de thalattosuchiens (au sens actuel du terme c'est-à-dire regroupant les Metriorhynchidae et les Teleosauridae) remontent au début du Lias. Owen (1852) signale la présence de plaques ostéodermiques, d'un fémur et de quelques fragments indéterminés provenant de la Formation Kota en Inde, maintenant datée du sommet du Trias / base du Lias (Krishna, 1987) ou du Sinémurien / Pliensbachien (Kutty *et al.*, 1987). Au Chili, Chong & Gasparini (1972) mentionnent la découverte de métatarsiens de téléosauridé dans des sédiments marins datés du Sinémurien. En Europe, Huene & Maubeuge (1954) signalent la présence de vertèbres de téléosauridé dans le Pliensbachien supérieur marin de Lorraine (France). Ces premiers restes fossiles de thalattosuchiens appartiennent tous vraisemblablement à des téléosauridés mais sont dans un état trop fragmentaire pour permettre une étude précise de leurs relations avec les formes crocodiliennes triasiques. Le crâne complet de *Peipehsuchus*, trouvé dans la Formation Ziliujing en Chine (Li, 1993) est daté du Jurassique inférieur sans autres précisions. Cependant, selon Li (1994 comm. pers), les sédiments pourraient être contemporains de la Formation Kota en

Inde. Si cette hypothèse était vérifiée, cette forme constituerait le plus ancien thalattosuchien identifiable.

A partir du Toarcien, de très nombreux restes sont connus dans les sédiments marins d'Europe et d'Amérique du Sud notamment. Selon Antunes (1967a et b), l'adaptation marine des formes toarciennes, telles *Mystriosaurus* (genre mis en synonymie avec *Steneosaurus* par Westphal, 1962b) ou *Pelagosaurus* serait déjà trop avancée pour supposer une origine protosuchienne triasique. Selon cet auteur, seulement moins de 20 MA séparent l'apparition des Protosuchia (Trias moyen) de celle des premières formes marines mésosuchiennes connues (Lias moyen). Cette durée serait trop courte pour envisager les modifications anatomiques nécessaires au passage de formes continentales aux premiers thalattosuchiens, même au prix d'une évolution très tachythétique. Les principales modifications anatomiques portent sur l'allongement des mâchoires, le recul important des choanes, le début de réduction du membre antérieur, le redressement des prézygapophyses vertébrales et le début de réduction de l'armure dermique chez *Pelagosaurus* (Buffetaut, 1982b). La différenciation de la lignée des thalattosuchiens en milieu continental dès la base du Lias est envisagée par Westphal (1962b). Il se base pour cela notamment sur l'absence de crocodiles dans les riches gisements de Lyme Regis (Angleterre) qui ont livré de très nombreux restes de reptiles marins mais aucun crocodile. La Formation Kota, d'où proviennent les premiers restes de thalattosuchiens est probablement d'origine fluvio-lacustre comme l'atteste la présence de formes dulçaquicoles -poissons- et terrestres -dinosauriens et mammifères - (Kutty *et al.*, 1987). De même, la Formation Ziliujing qui a fourni les restes de *Peipehsuchus* renferme aussi de nombreux fossiles (invertébrés et vertébrés) continentaux.

L'origine des Metriorhynchidae

Les premières hypothèses concernant l'origine des Metriorhynchidae remontent à Fraas (1901 et 1902). Selon lui, les métriorhynchidés dérivent de formes triasiques terrestres. Pour Huene (1956), leur différenciation serait plus tardive et remonterait seulement au Jurassique, toujours à partir de formes protosuchiennes. Ces deux hypothèses, assez peu argumentées, ne furent pas reprises ultérieurement.

En 1933, Mercier montre les relations phylétiques qui existent entre les métriorhynchidés calloviens (genre *Metriorhynchus*), post-calloviens (genres *Metriorhynchus*, *Geosaurus* et *Dakosaurus* notamment) et les formes bathoniennes (genre *Teleidosaurus*). Pour cet auteur, le caractère longirostre du museau est un caractère primitif chez les Metriorhynchidae. Il considère que l'ancêtre du groupe *Metriorhynchus* - *Teleidosaurus* est à rechercher auprès de formes toarciennes proches de *Pelagosaurus* et montre l'existence de caractères partagés entre ces genres tels que la forme des nasaux, le développement du frontal et la présence de gouttières palatines.

Buffetaut (1980a et b) montre l'appartenance du genre toarcien *Pelagosaurus* à la famille des Metriorhynchidae et le passage progressif de cette forme vers les téléidosauriens bathoniens puis vers les métriorhynques calloviens et post-calloviens. En plus des arguments

évoqués par Mercier, Buffetaut mentionne la présence d'anneaux sclérotiques, le début de développement des préfrontaux sur certains *Pelagosaurus* et l'amorce de la réduction de l'armure dermique. Selon cet auteur, l'origine des Metriorhynchidae se ferait donc dans le Toarcién, à partir de certaines formes de Teleosauridae.

b - La systématique

- Rangs taxonomiques élevés : les résultats de l'analyse cladistique des caractères

La position taxonomique des Thalattosuchia (*sensu* Buffetaut c'est à dire regroupant les familles des Teleosauridae et des Metriorhynchidae) à l'intérieur des Crocodiliens (*s.l.*) pose de nombreux problèmes qui ont récemment été mis en évidence par diverses analyses cladistiques des caractères. Les différentes hypothèses énoncées dépendent des caractères choisis et de leur statut dépendant ou non.

Clark (1986 et 1994) propose trois hypothèses reposant sur trois arbres également parcimonieux.

1 . Thalattosuchia est le groupe frère des autres Crocodyliformes (clade incluant les formes classiquement appelées eusuchiennes, mésosuchiennes et certaines protosuchiennes telles que les Protosuchidae, Fig. 27a),

2 . Thalattosuchia est le groupe frère des Metasuchia (clade comprenant la majeure partie des formes eusuchiennes et mésosuchiennes à l'exception du genre *Gobiosuchus*, Fig. 27b),

3 . Thalattosuchia forme un clade monophylétique avec les Pholidosauridae et les Dyrosauridae (Fig. 27c).

Compte tenu de la dépendance de certains caractères liés à la longirostrie (forme des fosses supratemporales, exclusion des nasaux des narines externes, développement de la symphyse mandibulaire, etc.), Benton & Clark (1988) retiennent la seconde hypothèse : les Thalattosuchia seraient le groupe frère des Metasuchia (Fig. 27b).

Plus surprenantes encore sont les hypothèses concernant la composition du taxon des Thalattosuchia (Clark, 1986 et 1994, Benton & Clark, 1988). Selon ces auteurs, le genre *Pelagosaurus* serait le groupe frère du clade formé par les autres Metriorhynchidae et les Teleosauridae. Les caractères utilisés portent sur la totalité du squelette. Cependant, la polarité choisie, la dépendance ou même l'existence sur certains échantillons de nombreux caractères crâniens (ornementation des os crâniens, frontaux séparés ou non, forams des nerfs crâniens IX, X et XI séparés ou non, etc.) sont parfois contestables. Nous reviendrons en détail sur la signification et la validité de ces caractères.

- Rang infra-générique

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le mentionner, plus de 20 genres et environ 130 espèces ont été créés et attribués à des Teleosauridae et une vingtaine de genres et plus de 60 espèces à des Metriorhynchidae (une bonne partie de ces taxons ne sont plus valables au sens du Code International de Nomenclature Zoologique). De même, nous avons déjà mentionné deux des raisons possibles à la création pléthorique d'espèces et de genres (utilisation du concept typologique de l'espèce et déficit de communications entre paléontologues). La création d'espèces sur des fragments parfois centimétriques ou sur des dents isolées ne facilite pas les comparaisons, de même que les descriptions originelles et la désignation des types trop imprécises. Enfin, la destruction ou la perte de nombreuses collections (notamment celles de J.A. et E. Eudes-Deslongchamps déposées aux musées et université de Caen et du Havre détruits en 1944, la plupart des types des espèces créées au siècle dernier en Allemagne, etc.) rendent les comparaisons plus difficiles encore.

A ce jour, les deux seules révisions systématiques synthétiques portent sur les formes du Lias allemand et anglais (Westphal, 1961, 1962a et b) et de l'Oxford-Clay anglais (Adams-Tresman, 1980, 1987a et b). Nombreux sont les auteurs qui signalèrent les incohérences de la taxonomie actuelle (Wenz, 1968 et 1970 et Buffetaut, 1982b pour ne citer que les plus récents) mais jusqu'à ce jour, aucune révision générale de l'Infra-ordre Thalattosuchia n'a encore été proposée.

B . GISEMENTS ET MATERIELS ETUDIES

La révision systématique et phylogénétique et la reconstitution paléobiogéographique proposées dans ce travail sont basées sur l'étude minutieuse de matériel fossile provenant de différentes régions du monde (Fig. 28). Pour des raisons techniques dues essentiellement au matériel lui-même (état de conservation, abondance, localisation géographique et/ou stratigraphique, etc.), les méthodes d'analyse utilisées n'ont pas été les mêmes pour tous les gisements.

1 . Le Callovien moyen du Poitou

Le matériel provenant du Poitou est abondant (environ 20 crânes plus ou moins complets), remarquablement bien conservé et parfaitement repéré géographiquement et stratigraphiquement. Grâce à ce matériel, nous avons notamment testé les résultats de l'analyse des variations intra- et interspécifiques chez les crocodiles actuels afin de cerner les extrapolations possibles aux thalattosuchiens. D'autre part, il nous a permis de préciser les tendances évolutives d'une faune s'étagant sur plus de 4 millions d'années en continu dans deux gisements (Bonnillet et Les Lourdines), distant de quelques dizaines de mètres seulement, ce qui permet d'éviter d'éventuelles variations géographiques (Fig. 29 et 30). C'est grâce à son parfait état de conservation (non déformé, sutures bien visibles, etc.) que nous avons pu étudier l'anatomie précise des thalattosuchiens - et en particulier les relations entre les différentes unités osseuses composant le crâne.

2 . L'Oxford-Clay anglais

Grâce à l'abondant matériel provenant de différentes excavations de l'Oxford-Clay anglais (Fig. 29 et 31), nous avons pu réaliser de nombreuses analyses biométriques (bi- et multivariées) afin de mieux appréhender les variations inter- et intraspécifiques des principaux caractères quantitatifs.

L'étude (anatomique, biométrique et graphique) du matériel de ces deux principaux gisements calloviens d'Europe a ainsi permis de critiquer précisément la validité des caractères classiquement utilisés dans les diagnoses des thalattosuchiens ; nous avons ainsi défini de nouveaux

caractères diagnostiques, tant anatomiques que biométriques. Le grand nombre de spécimens étudiés dans ces gisements nous a permis d'analyser les modalités de la croissance et leurs incidences sur ces caractères.

Grâce à l'analyse graphique des types porte-noms et des crânes les plus complets provenant de régions distinctes, nous avons critiqué les différents résultats obtenus par les méthodes biométriques et avons montré les similitudes qui existaient entre des crânes souvent attribués à des espèces différentes.

3 . Les autres gisements européens

Une grande partie des collections européennes contenant des restes de thalattosuchiens datés du Lias au début du Crétacé a été étudiée afin d'acquérir une vision générale de la biodiversité de ces crocodiliens au cours du Jurassique (Fig. 29).

Ces différents stades d'analyse du matériel et des gisements européens nous ont permis de détecter des polarités évolutives et ainsi de proposer une phylogénie des thalattosuchiens. Enfin, nous avons élaboré une systématique globale de l'infra-ordre des thalattosuchiens, plus en adéquation avec la réelle biodiversité de ces animaux.

4 . Amérique du Sud

Le matériel découvert récemment en Amérique du Sud (Argentine et Chili, Fig. 28 et 32) a été précisément étudié afin de cerner ses relations phylogénétiques et taxonomiques avec le matériel européen. Cette étude nous permet de reconstituer l'histoire paléobiogéographique de ces faunes et d'apporter des éléments importants à la connaissance de la paléogéographie des régions circum-atlantiques et circum-téthysiennes au cours du Jurassique.

5 . Liste des principaux gisements étudiés

La liste des principaux gisements d'où provient l'essentiel du matériel étudié est non exhaustive et recèle parfois quelques imprécisions dans le repérage géographique et/ou stratigraphique, notamment quand il s'agit de récoltes sporadiques et / ou du siècle dernier.

Ainsi par exemple, il est parfois difficile de préciser la provenance et le niveau stratigraphique exacts des restes découverts dans le "Lias de Whitby" (Angleterre), le "Toarcien de Holzmaden" (Allemagne), "l'Oxford-Clay" (Martill, 1986a) ou les "Kimmeridge-Clay" anglais. Nous avons donc mentionné dans cette liste les principales régions où ont été découverts les thalattosuchiens étudiés dans ce travail. Quand cela est possible, nous précisons la provenance des

restes mentionnés et la stratigraphie exacte des gisements directement dans le texte. Deux tableaux, synthétisant les plus récentes corrélations biochronologiques des gisements et des principales formations ayant livré des restes de thalattosuchiens, sont proposés Fig. 81a et 81b.

Liste des principaux gisements d'où provient le matériel étudié (répartition par grands bassins sédimentaires)

1. Europe (Fig. 29)

a - Bassin anglo-normand

- Yorkshire (Angleterre) : Toarcien inférieur
- Somerset (Angleterre) : Toarcien inférieur - Bathonien supérieur
- Northamptonshire (Angleterre) : Toarcien - Bathonien supérieur
- Normandie (France) : Toarcien - Kimméridgien supérieur
- Gloucestershire (Angleterre) : Bathonien moyen et supérieur
- Oxfordshire (Angleterre) : Bathonien moyen - Tithonien
- Cambridgeshire (Angleterre) : Callovien moyen - Oxfordien inférieur
- Dorset (Angleterre) : Callovien moyen - Tithonien
- Boulonnais (France) : Kimméridgien supérieur - Tithonien
- Norfolk (Angleterre) : Tithonien

b - Bassin d'Aquitaine

- Poitou (France), Fig. 30 : Bathonien moyen - Callovien moyen
- Charentes (France) : Oxfordien supérieur - Kimméridgien supérieur
- Quercy (France) : Kimméridgien supérieur - Tithonien inférieur

c - Bassin Est-Parisien

- Lorraine (France) : Bathonien - Kimméridgien supérieur
- Bourgogne (France) : Bathonien inférieur - Oxfordien moyen
- Bresse (France) : Kimméridgien inférieur

d - Bassins Souabe et Jurassien

- Bade-Württemberg (Allemagne) : Toarcien - Kimméridgien supérieur
- Franconie (Allemagne) : Toarcien
- Jura (France) : Oxfordien
- Vaud (Suisse) : Oxfordien - Kimméridgien
- Soleure (Suisse) : Kimméridgien
- Neuchâtel (Suisse) : Kimméridgien

- Bavière (Allemagne) : Kimméridgien
- Hannovre (Allemagne) : Kimméridgien

e - Sud-Est de la France

- Ardèche : Callovien
- Provence : Bajocien supérieur et Tithonien inférieur - Néocomien

2 . Amérique du Sud (Fig. 32)

- Antofagasta (Chili) : Callovien inférieur
- Mendoza (Argentine) : Tithonien inférieur
- Neuquen (Argentine) : Tithonien inférieur

C . ANALYSE DES CARACTERES

I . Les caractères classiquement utilisés

Dans ce chapitre, nous proposons d'analyser les caractères afin d'en préciser la variabilité et par conséquent la validité taxonomique. Pour cela, nous utiliserons essentiellement d'une part les faunes calloviennes du Poitou en raison de la qualité de leur conservation et d'autre part les faunes de l'Oxford-Clay anglais pour le nombre important de spécimens récoltés.

Les caractères classiquement utilisés pour différencier les taxons sont sensiblement les mêmes pour toute la période d'extension de l'infra-ordre Thalattosuchia (du Lias à la base du Crétacé). Nous nous bornerons donc essentiellement dans ce paragraphe, à l'énoncé des apomorphies des taxons représentés dans le Callovien moyen, inférieur et la base de l'Oxfordien inférieur. En effet, mis à part les découvertes récentes dans le Poitou, la plupart des spécimens proviennent de récoltes du siècle dernier (Oxford-Clay anglais et "Callovien" de Normandie) dont la position stratigraphique est assez peu précise. L'Oxford-Clay anglais et le "Callovien" de Normandie regroupent en fait des dépôts datant du Callovien moyen à l'Oxfordien inférieur (Martill, 1985 et 1986a et Mazin *et al.*, 1995). Les spécimens provenant de dépôts bien datés du Callovien inférieur et de l'Oxfordien (*sensu stricto*) sont très rares ; c'est la raison pour laquelle nous parlerons du "Callovo-Oxfordien" pour les formes datées du Callovien moyen à l'Oxfordien inférieur. La zone et l'horizon à ammonites seront mentionnés quand une approche biochronologique plus précise sera possible (notamment pour les spécimens du Poitou).

Certains caractères portent sur la totalité du squelette (longueur du crâne par rapport à la longueur du crâne pour les espèces liasiques, Westphal, 1961 et 1962a) ou sur des éléments du squelette post-crânien (ostéodermes, fémurs, humérus, etc.). La récolte de squelettes complets reste exceptionnelle et se limite, dans la plupart des cas, au Lias allemand et anglais. Les éléments du squelette post-crânien sont souvent récoltés isolément et ne peuvent donc pas constituer de bons critères diagnostiques ; ils sont rarement utilisés dans les diagnoses. Par contre, au siècle dernier, les vertèbres même isolées, donnèrent lieu à des descriptions fort détaillées (Glangeaud, 1896 par exemple) et furent même à la base de la création de nouvelles espèces (voir notamment Sauvage, 1874). Nous reviendrons sur la validité taxonomique de tels caractères. La quasi-totalité des taxons est cependant définie sur des caractères portant sur le squelette crânien.

Jusque dans les années 1860, les paléontologues ont décrit des spécimens sans utiliser de critères diagnostiques précisément détaillés. Les taxons ainsi créés étaient décrits sans comparaison avec les taxons préexistants. J.A. et E. Eudes-Deslongchamps ont été les premiers à bien définir les caractères permettant de distinguer les genres *Teleosaurus*, *Steneosaurus*, *Teleidosaurus* et *Metriorhynchus* alors connus et leurs espèces respectives. Les caractères utilisés sont d'ordre qualitatif (forme du crâne, du museau, des sutures, des dents, etc.) ou quantitatifs (distance nasal - prémaxillaire, longueur du museau, longueur et largeur des fenêtres supratemporales, etc.). Ils sont alors surtout bien définis pour les espèces de sténéosaures et de métriorhynques mais leur description est trop succincte (forme des dents) ou trop précise pour tenir compte des variations intraspécifiques (nombre de dents, distance nasal - prémaxillaire, longueur relative de la symphyse mandibulaire, etc.).

1 . Les espèces du genre *Metriorhynchus*

Fraas (1902) reprend en partie les diagnoses des espèces proposées par Deslongchamps et en simplifie l'expression. Il distingue trois espèces qu'il ne définit que par quelques caractères seulement :

- formes à museau très court, les nasaux sont en contact avec les prémaxillaires, les préfrontaux sont fortement développés, les dents sont fortes : *Metriorhynchus brachyrhynchus*.
- formes à museau trapu, les nasaux sont séparés des prémaxillaires par une distance importante, les préfrontaux sont modérément développés, la denture puissante est composée de moins de 25 dents par demi-mâchoire supérieure : *M. hastifer*.
- formes au museau allongé, les nasaux sont longs mais séparés des prémaxillaires par une distance importante, les préfrontaux sont petits et peu proéminents, plus de 25 dents de forme gracile par demi-mâchoire supérieure : *M. superciliosum* (sic), *M. moreli* et *M. blainvillei*.

Andrews (1913) crée de nouvelles espèces en ajoutant ou en précisant quelques caractères dont la validité diagnostique sera partiellement remise en cause pour la première fois par Wenz (1968 et 1970). Parmi les nouveaux caractères utilisés par Andrews, citons l'intensité et la forme de l'ornementation des os du crâne, l'extension de la pointe antérieure du frontal, la forme du frontal et de ses sutures avec le préfrontal et le nasal, la forme de l'échancrure préorbitaire, l'extension postérieure du nasal, le nombre de dents, etc. Selon Andrews, la systématique des espèces du genre *Metriorhynchus* s'établit comme suit :

A . Formes à surface crânienne dépourvue d'ornementation

1. *M. laeve* Andrews, 1913 : petite espèce au museau étroit, dents petites, nombreuses (plus de 30 par hémi-mandibule) et rapprochées

2. *M. leedsi* Andrews, 1913 : crâne plus massif que *laeve*, dents grandes et rapprochées, environ 36 sur chaque maxillaire.

B . Formes dont les os crâniens sont ornementés

a - formes au museau étroit

3. *M. superciliosum* (sic) (Blainville) 1848 (voir Troisième partie, Systématique, Cuvier et l'origine des premiers genres et espèces, Fig. 79) : frontal sculpté de fossettes bien développées, le processus antérieur du frontal atteint la ligne passant par la pointe antérieure des préfrontaux, la longueur du frontal en avant de la fenêtre supratemporale est plus grande que sa largeur entre les orbites, environ 25 dents par maxillaire

4. *M. moreli* Deslongchamps, 1867 : frontal orné de sculptures peu profondes et parfois occultées, l'extrémité antérieure du frontal est postérieure à la ligne joignant les angles antérieurs des préfrontaux, la longueur du frontal en avant des fenêtres supratemporales est égale à sa largeur entre les orbites, environ 26 dents par maxillaire

b - formes au museau large

5. *M. cultridens* Andrews, 1913 : museau relativement court, le nasal est séparé du prémaxillaire par une distance égale au quart de leur longueur, l'encoche préorbitaire est régulièrement arrondie, les dents sont lisses et fortement comprimées, environ 20 dents par maxillaire

6. *M. brachyrhynchus* (Deslongchamps) 1868 : museau court, les nasaux sont séparés des prémaxillaires par une très courte distance ou sont en contact, l'encoche préorbitaire forme un angle bien marqué, la ligne joignant les angles externes des préfrontaux passe en arrière de l'extrémité postérieure des nasaux, 18 dents par maxillaire

7. *M. durobrivense* (Lydekker) 1890 : le crâne est large et le museau court, les nasaux sont très proches des prémaxillaires, la ligne joignant les angles externes des préfrontaux passe par l'extrémité postérieure des nasaux, environ 13 dents par maxillaire

S. Wenz (1968 et 1970) a discuté la validité diagnostique de ces caractères et a émis l'hypothèse que la plupart d'entre eux montraient en fait une grande variabilité intraspécifique mais elle ne pût cependant conclure, faute d'un matériel suffisant à sa disposition. S. Adams-Tresman (1980 et 1987a) propose une critique sérieusement argumentée de ces caractères à l'aide d'analyses biométriques effectuées sur le matériel anglais de l'Oxford-Clay.

2 . Les espèces du genre *Steneosaurus*

Les caractères utilisés par Eudes-Deslongchamps (1867-69), Morel de Glasville (1876), Andrews (1909 et 1913) et Phizackerley (1951) pour décrire les principales espèces callovo-oxfordiennes sont sensiblement les mêmes que ceux utilisés pour les espèces de *Metriorhynchus*. Ils portent essentiellement sur la forme générale du crâne, du museau, des fenêtres supratemporales, de la symphyse mandibulaire, l'extension et la forme des os dorsaux du crâne, le nombre de dents, etc. Sur ces critères, 9 espèces sont créées dans le Callovo-Oxfordien de France et d'Angleterre. Ces espèces sont classiquement regroupées en deux principaux groupes (Adams-Tresman, 1987b), longirostre et brévirostre. Selon Buffetaut (1982a), *S. heberti* Morel de Glasville, 1876 est une forme qu'il qualifie de "moyenne". L'espèce *S. intermedius* Bigot, 1896 est rarement prise en compte en raison notamment de la disparition du crâne holotype de l'espèce.

1 . *S. heberti* Morel de Glasville, 1876 : crâne de grande taille, le museau et allongé et trapu, il représente 65% de la longueur totale du crâne, le prémaxillaire est fortement recourbé vers la face ventrale, la pointe antérieure du frontal est au niveau du bord antérieur des orbites, la symphyse représente 48% de la longueur totale de la mandibule, 41 dents supérieures et 34 mandibulaires.

2 . *S. intermedius* Bigot, 1896 : le museau représente 66% de la longueur du crâne, l'angle antérieur du frontal est obtus et est légèrement en avant des bords antérieurs des orbites, 38 à 39 dents supérieures, la symphyse représente 52% de la mandibule.

A . Groupe longirostre (*sensu* Adams-Tresman, 1987b)

3 . *S. leedsi* Andrews, 1909 : museau très gracile et allongé, représentant 73% de la longueur totale du crâne, distance séparant le nasal du prémaxillaire importante, la symphyse représente 58% de la longueur totale de la mandibule, les dents sont fines, pointues et finement striées et sont au nombre de 45 à 46 par demi-mâchoire supérieure, la carène médiane des ostéodermes est prolongée par une quille.

4 . *Mycterosuchus nasutus* (Andrews) 1909 : grande forme plus robuste, essentiellement distinguée de la précédente par des caractères post-crâniens (membre antérieur moins réduit, apophyses neurales des vertèbres caudales plus concaves antérieurement et postérieurement, ostéodermes dorsaux plus massifs) et crâniens (fenêtres supratemporales plus réduites).

B . Groupe brévirostre (*sensu* Adams-Tresman, 1987b)

5 . *S. durobrivensis* Andrews, 1913 : museau modérément allongé, représentant 61% de la longueur du crâne, l'extrémité antérieure du frontal est large et légèrement en retrait du bord antérieur des orbites, la symphyse représente 44% de la longueur totale de la mandibule, 34 dents de

forme variable par demi-mâchoire supérieure, les ostéodermes sont grands, de forme régulière et sont ornés superficiellement.

6 . *S. hulkei* Andrews, 1913 : museau court, la région préorbitaire représente moins de 60% de la longueur totale du crâne, les nasaux sont séparés des prémaxillaires par une distance plus courte que chez *durobrivensis*, la pointe antérieure du frontal est arrondie et située très en arrière de la ligne passant par les angles antérieurs des préfrontaux, la symphyse représente 40% de la longueur totale de la mandibule, les dents sont grandes, les ostéodermes petits, allongés médio-latéralement et portent des fossettes larges et séparées.

7 . *S. obtusidens* Andrews, 1913 : selon Andrews (1913), les différences avec l'espèce précédente reposent essentiellement sur la forme des dents (plus trapues et apex plus émoussé) et sur les ostéodermes (fossettes plus superficielles, allongées et disposées radialement).

8 . *S. edwardsi* Deslongchamps, 1868 : selon Andrews (1913), cette espèce se distingue de *S. durobrivensis* par la forme de l'extrémité antérieure du frontal (plus aiguë sur *S. edwardsi*) et par son extension plus en avant des orbites, la distance entre le nasal et le prémaxillaire est plus grande chez *edwardsi*, la forme de la suture ventrale entre le prémaxillaire et le maxillaire est différente.

9 . *S. depressus* Phizackerley, 1951 : le museau représente 64% de la longueur totale du crâne, la pointe antérieure du frontal est située au niveau antérieur des orbites, les dents sont petites, fines, pointues et au nombre de 36-37 par demi-mâchoire supérieure, la symphyse représente 48% de la longueur totale de la mandibule.

Les principaux caractères diagnostiques permettant de distinguer les espèces callovo-oxfordiennes des genres *Metriorhynchus* et *Steneosaurus* portent essentiellement sur l'anatomie du squelette crânien. Nous analyserons ces caractères, dans un premier temps en détaillant les principales structures morphologiques, puis nous effectuerons des analyses biométriques (bi et multivariées). Enfin, nous analyserons graphiquement la forme des holotypes et de certains crânes caractéristiques.

II . Anatomie - Analyse morphologique

Notre objectif dans ce travail est de montrer quelle est la validité des caractères morphologiques chez les *Thalattosuchia sensu* Buffetaut (1982a) c'est-à-dire incluant les familles des *Teleosauridae* (genres *Peipehsuchus*, *Platysuchus*, *Teleosaurus*, *Steneosaurus* et *Machimosaurus*) et des *Metriorhynchidae* (genres *Pelagosaurus*, *Teleidosaurus*, *Metriorhynchus*, *Geosaurus*, *Dakosaurus* et ? *Enaliosuchus*). Pour cela, nous nous proposons non pas de décrire tous

les crânes disponibles, mais plutôt d'analyser dans le détail les structures anatomiques pouvant servir à l'établissement de diagnoses.

La critique des caractères est basée, à la fois sur les observations réalisées sur les thalattosuchiens étudiés (provenant essentiellement du Callovien du Poitou, de l'Oxford-Clay anglais et du Jurassique d'Amérique du Sud) et sur les informations issues de l'analyse de l'anatomie des crocodiles actuels (Première partie : Les crocodiles actuels). Les spécimens cités sont indiqués par leur numéro d'inventaire dans la collection. La liste des abréviations utilisées à cette fin est située page 1 des planches photographiques.

1 . L'ornementation des os crâniens

a - Les Teleosauridae

Deux types d'ornementation peuvent être observés sur les os crâniens : des cupules plus ou moins allongées sur les os frontal, préfrontal, postorbitaire et partie postérieure du pariétal et des sillons allongés antéro-postérieurement localisés sur les faces dorsale du maxillaire et ventrale de la mandibule.

Les variations observées chez les espèces liasiques s'expriment par des différences d'intensité, notamment sur les préfrontal, postorbitaire et pariétal (Westphal, 1962a ; Godefroit, 1994), les cupules frontales étant toujours très creusées. Dans le Lias, aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre les caractéristiques de l'ornementation et l'âge relatif des individus.

Les Teleosauridae du Dogger et du Malm sont beaucoup moins ornés et il ne subsiste souvent que des rainures d'extension antéro-postérieure sur le maxillaire et la mandibule des plus grands spécimens. L'ornementation des unités péri-orbitaires se compose de cupules souvent superficielles et sans orientation dominante. Le crâne des *Steneosaurus* kimméridgiens et tithoniens est quasiment lisse (Vignaud *et al.*, 1993). *Steneosaurus priscus* (MNHN, sans numéro) du Tithonien de Canjuers (Var, France) est vraisemblablement un spécimen juvénile sur lequel seul le frontal est orné de quelques cupules ovoïdes orientées médio-latéralement. Compte tenu de la tendance à la disparition de l'ornementation observée chez les sténéosaures du Lias au sommet du Malm, la présence de cupules sur ce jeune crâne du Tithonien pourrait constituer un exemple de récapitulation phylogénétique par l'ontogénie.

La présence dans le Poitou de spécimens juvéniles et âgés permet de mettre en évidence les modifications de l'intensité et de la forme de l'ornementation chez les sténéosaures calloviens. Ainsi, les fragments de crânes LPP.M.6 et LPP.M.36 (Pl. 9) doivent être attribués à un très jeune individu (étroitesse du museau, sutures largement ouvertes, dents très courtes, etc.). L'ornementation des faces dorsale du maxillaire et ventrale de la mandibule est composée de très fines stries allongées antéro-postérieurement, discernables uniquement en lumière rasante. A contrario, la mandibule

LPP.M.38 (Pl. 10, fig.b), attribuée à un vieil individu (Vignaud, 1993), montre une ornementation ventrale composée de profondes et larges stries anastomosées et terminées antérieurement par de petits foramens.

Sur le crâne de *Steneosaurus edwardsi* (initialement attribué à *S. cf. heberti* in : Brunet, 1969 et Vignaud *et al.*, 1993a), LPP.M.21 (Pl. 4, fig.a), l'ornementation des os péri-orbitaires est extrêmement bouleversée et se compose de quelques cupules (frontales, lacrymales, préfrontales et postorbitaires) peu profondes, de diamètre et d'agencement très irréguliers. L'ornementation des bords latéraux des maxillaires se compose de stries peu allongées mais profondes et larges.

Ces différentes variations autour du même thème ornementation peuvent s'expliquer en terme de croissance osseuse. Les remaniements osseux modifient considérablement la forme et l'intensité de l'ornementation des os crâniens : les cupules de la région péri-orbitaire deviennent plus superficielles et plus irrégulières alors que les stries des os du museau (maxillaire et nasal) et de la mandibule (splénial et dentaire) se creusent et s'élargissent.

A partir du Bathonien, la localisation des différentes formes de sculptures crâniennes reste sensiblement la même quelque soit l'âge de l'individu, par contre, l'intensité et la forme dépendent de l'âge des individus. Contrairement aux téléosaures liasiques, les formes plus récentes ne peuvent donc pas être définies par les caractéristiques de leur ornementation. Celle ci peut, tout au plus, être un indicateur très général de l'âge individuel.

b - Les Metriorhynchidae

La composition de l'ornementation des os crâniens est sensiblement identique à celle décrite chez les Teleosauridae ; les os du museau (prémaxillaire, maxillaire et nasal) et de la mandibule (dentaire et splénial) sont ornés de rainures d'allongement antéro-postérieur alors que les unités de la région péri-orbitaire (lacrymal, préfrontal, frontal, postorbitaire, squamosal et pariétal) sont ornées de cupules elliptiques plus ou moins allongées. Comme chez les Teleosauridae, seule l'intensité varie (Wenz, 1968) ; globalement, elle diminue des formes toarciennes (*Pelagosaurus typus*) aux formes plus récentes du Tithonien (*Geosaurus*).

Pelagosaurus typus présente une partie postérieure du crâne très sculptée alors que les rainures parcourant le museau sont très discrètes (Westphal, 1962a). L'ornementation rencontrée sur les crânes des espèces du genre *Metriorhynchus* est généralement importante mais très variable au cours du Callovien puis devient plus faible à partir du Kimméridgien (*M. hastifer* Lennier, 1887 et surtout *M. acutus* Lennier, 1887 et ? *M. incertus* (*nomen inquirendum*) Deslongchamps, 1867 (in : Lennier, 1887). Le frontal et les préfrontaux de *Dakosaurus* sont faiblement ornés et le crâne des espèces européenne (*G. suevicus*) et sud-américaine (*G. araucanensis*, MCNLP 72.IV.7.2., Pl. 27 et 28) du genre *Geosaurus* sont parfaitement lisses, hormis quelques cupules superficielles sur les préfrontaux (Gasparini & Dellapé, 1976).

Dans le Callovien, Andrews (1913) argumente la création des espèces *Metriorhynchus laeve*, *M. leedsi* et *M. cultridens* en partie sur l'absence d'ornementation frontale et préfrontale. De même,

selon Eudes-Deslongchamps (1867-69), les os du crâne seraient légèrement plus sculptés chez *M. superciliosus* que chez *M. moreli*. Plus récemment, Wenz (1968) puis Adams-Tresman (1980 et 1987a) ont montré l'existence d'une forte variabilité de l'ornementation dans le genre *Metriorhynchus*. Selon Adams-Tresman (1987a), on trouve tous les intermédiaires entre l'ornementation des crânes les plus ornés et celle des plus lisses. Le crâne de *M. laeve* (BMNH R 2042, Pl. 25, fig.b) est intéressant à ce sujet puisqu'il montre que le frontal n'est orné que dans sa partie principale entre les barres postorbitaires.

L'étude des *Metriorhynchus* du Poitou montre que l'ornementation du museau et de la région péri-orbitaire varie selon la taille du crâne (Tableau récapitulatif, Fig. 33), selon l'appartenance à l'un des deux groupes (longirostre ou brévirostre) ou même sur des crânes de même groupe et de même taille.

Chez les jeunes individus (dont la longueur du crâne n'excède pas 350 à 400 mm), les os du museau sont faiblement ornés de fines rainures allongées antéro-postérieurement (LPP.M.359, Pl. 23, fig.c). Le frontal et les préfrontaux sont sculptés de petites cupules d'intensité variable mais généralement superficielle et d'orientation antéro-postérieure (LPP.M.23, Pl. 20, fig.a) ; certains sont quasiment lisses (LPP.M.49, Pl. 21, fig.c).

Sur les crânes de longueur située aux alentours de 400 à 550 mm, l'ornementation du museau est forte chez les brévirostrés (LPP.M.22, Pl. 18, fig.a) et plus faible chez les longirostrés (LPP.C.1, Pl. 19, fig.e et LPP.M.358, Pl. 22, fig.e). Les frontal, préfrontal et postorbitaire sont très fortement sculptés chez les brévirostrés (LPP.M.22, Pl. 18, fig.a) et plus faiblement chez les longirostrés (LPP.C.1, Pl. 19, Fig.e).

Chez les plus grands spécimens (dont la longueur du crâne est supérieure à 550 - 600 mm), la tendance à l'augmentation de l'intensité de l'ornementation observée sur le museau s'accroît chez les brévirostrés (LPP.B.3, Pl. 17, Fig.a) et chez les longirostrés (LPP.M.26, Pl. 15, fig.e et LPP.M.48, Pl. 19, fig.a). Cette tendance augmente aussi considérablement sur les préfrontaux des brévirostrés (LPP.B.1, Pl. 16, fig.a et LPP.B.3, Pl. 17, fig.a) et plus modérément chez les longirostrés (LPP.M.47, Pl. 19, fig.c et LPP.M.48, Pl. 19, fig.a). Comme chez les *Steneosaurus*, l'intensité des remaniements sur le frontal est si importante que les sculptures sont occultées à la surface de l'os (LPP.B.1, LPP.M.26, etc.).

Nous avons vu que chez les crocodiles actuels, de telles variations étaient observées à l'intérieur de la zone de répartition de *Alligator mississippiensis* (Mook, 1921a). Or, la plupart des spécimens au crâne lisse ont été décrits en Angleterre (*M. leedsi* et *M. laeve*). De telles disparités pourraient, dans une certaine mesure, être en partie liées à des variations géographiques.

Les caractères basés sur l'intensité de l'expression de l'ornementation ne paraissent pas être de bons critères discriminants spécifiques en raison de leur forte variabilité continue, d'une part selon l'âge des individus et d'autre part selon la provenance.

Du Lias au Tithonien, la tendance générale est à la réduction de l'ornementation des os du crâne chez les *Metriorhynchidae* comme chez les *Teleosauridae*.

2 . La face dorsale : les ouvertures crâniennes

a - Les fenêtres supratemporales

Chez tous les thalattosuchiens (Fig. 34a et 35a), les fenêtres supratemporales sont limitées antérieurement par le frontal (*Fr*) et le postorbitaire (*POrb*), latéralement par l'arcade temporale supérieure (composée du postorbitaire et du squamosal), médialement par le frontal et le pariétal (*Pa*) et postérieurement par le pariétal et le squamosal (*Sq*). La partie dorsale des fenêtres supratemporales est limitée latéralement par l'arcade temporale supérieure, médialement par la crête pariétale et postérieurement par la crête formée par le squamosal. La partie ventrale est limitée latéralement par l'arcade temporale supérieure, antérieurement et médialement par le frontal et le ptérygoïde (*Ptg*) et postérieurement par la face oblique vers le bas du squamosal.

E. Eudes-Deslongchamps (1867-69) relève la grande variabilité de taille et de forme de ces fenêtres à l'intérieur de chacune des espèces alors connues. La forme générale est quadrangulaire et le grand axe, antéro-postérieur, relativement plus long chez les *Teleosauridae* que chez les *Metriorhynchidae*. A l'intérieur de chacune de ces deux familles, la taille des fenêtres est proportionnellement plus grande chez les formes à museau plus court (voir "analyses bivariées"). Indépendamment de ce facteur taille que nous analyserons ultérieurement, la forme des fenêtres supratemporales dépend de la croissance du crâne.

Ces fenêtres sont de forme ovoïde chez les spécimens juvéniles tels que LPP.M.23 (Fig. 41a et Pl. 20, fig.a) et *Metriorhynchus* sp. du Callovien inférieur de La Voulte, Ardèche (Kuhn-Schnyder, 1960). Les angles sont très arrondis et l'arcade temporale supérieure est convexe latéralement (*Geosaurus araucanensis*, MCNLP 72.IV.7.4., Pl. 27, fig.a). Sur les spécimens plus grands, la barre postorbitaire et la face occipitale se développent médio-latéralement, provoquant ainsi la diminution de la convexité de l'arcade. Sur les spécimens les plus grands, les angles médio-antérieurs et postéro-latéraux sont projetés respectivement vers l'avant et vers l'arrière du crâne ; ainsi, la longueur de la diagonale "postorbitaire - pariétal" est nettement supérieure à la longueur de la diagonale "frontal - squamosal" (*Metriorhynchus superciliosus*, LPP.M.26, Pl. 15, fig.e et *Steneosaurus edwardsi*, LPP.M.21, Fig. 34a et Pl. 4, fig.a).

Au cours du Jurassique, on assiste à une augmentation de la taille des fenêtres supratemporales chez le genre *Steneosaurus*. Chez *Teleosaurus* et les plus grands spécimens de *Metriorhynchus*, ces fenêtres sont sub-carrées. Chez *Peipehsuchus* (Fig. 36a) elles sont de forme sensiblement identique à celles des *Steneosaurus* du Dogger (barre postorbitaire perpendiculaire à l'allongement du crâne, angles presque droits, longueur très supérieure à la largeur, etc.).

Si la composition de l'arcade temporale supérieure est la même dans tout l'infra-ordre, son épaisseur varie assez peu selon les genres mais est très puissante chez *Peipehsuchus* (Li, 1993).

Clark (1986) utilise notamment le caractère "fenêtre supratemporale petite" pour différencier *Pelagosaurus* des autres thalattosuchiens. Proportionnellement à la longueur du crâne (qui dépasse rarement 40 cm chez ce genre), la différence de taille de ces fenêtres entre *Pelagosaurus* et les *Metriorhynchus* calloviens n'excède pas celle qui existe entre les *Steneosaurus* liasiques et calloviens. L'impression de taille apparemment réduite des fenêtres chez *Pelagosaurus* est donnée par la largeur proportionnellement importante de la crête pariétale (Westphal, 1962a).

b - Les fenêtres temporales inférieures

La fenêtre temporale inférieure est limitée antérieurement par le pilier postorbitaire, ventralement par l'arcade temporale inférieure formée par le jugal (*Jg*), dorsalement par l'arcade temporale supérieure et postérieurement par le jugal, le quadrato-jugal (*Qj*) et le carré (*Q*). L'arcade inférieure est une fine baguette (de 10 à 15 mm de diamètre) qui n'est que très rarement conservée sur les spécimens. La fenêtre inférieure forme schématiquement un triangle dont la base est constituée par l'arcade inférieure. Compte tenu de sa fragilité, il est très difficile de se prononcer sur sa forme réelle car quand elle n'a pas disparu, elle est déplacée et/ou déformée.

c - Les orbites

Si la forme des orbites reste sensiblement la même au sein de l'infra-ordre, l'orientation, la taille et les unités osseuses participant à leur formation diffèrent considérablement.

La forme des orbites est ovoïde à sub-circulaire, le grand axe toujours dirigé antéro-postérieurement. Dans tous les genres de *Metriorhynchidae* et de *Teleosauridae*, à l'exception du genre *Peipehsuchus*, les orbites sont fermées antérieurement par le lacrymal (*La*), le préfrontal (*PFr*) et le frontal (*Fr*), postérieurement par le postorbitaire (*POrb*) et ventralement par le jugal (*Jg*). Chez *Peipehsuchus*, le postorbitaire ne participe pas à la formation de la barre postérieure de l'orbite (Fig. 36a) : le frontal entrant directement en contact avec le jugal (Li, 1993 et comm. pers.). C'est, à notre connaissance, le seul thalattosuchien montrant cette particularité anatomique. Ce caractère n'étant pas non plus connu chez d'autres Crocodylomorphes, il doit être considéré comme une apomorphie.

Chez les *Teleosauridae*, cette disposition est constante et ne varie que dans les limites des variations individuelles et ontogéniques. Les variations observées dans l'orientation des orbites (plus ou moins latérale ou dorsale) sont en fait dues à la croissance allométrique du crâne. Selon Westphal (1962a), les orbites subissent une allométrie fortement négative et l'espace inter-orbitaire tend donc à croître avec l'âge des individus (voir les analyses biométriques dans le présent travail).

La structure géométrique de la région péri-orbitaire peut parfois être modifiée considérablement par la compression dorso-ventrale du crâne lors de sa fossilisation. Un tel phénomène a ainsi pu être mis en évidence sur une série de crânes de l'Oxford-Clay anglais ayant subi des compressions dorso-ventrales et obliques plus ou moins importantes et régulières.

La part prise par chacune des unités osseuses constituant les bords de l'orbite varie de façon assez peu significative à l'intérieur d'un même genre. Cependant, sur le type de *Platysuchus multiscrobiculatus* (Berkheimer, 1929) et sur les crânes de *Teleosaurus cadomensis* décrits et figurés par J.A. (1868d) et E. Eudes-Deslongchamps (1868a et 1867/69), le préfrontal est réduit au profit de l'extension antérieure du frontal et dorsale du lacrymal. Chez *Teleosaurus* (BMNH 32655) la participation du postorbitaire à la bordure postérieure et ventrale de l'orbite est plus importante que chez les autres genres cependant, la disparition de la quasi-totalité du matériel attribué à ce genre ne permet pas de cerner avec précision la variabilité de ce caractère.

Godefroit (1994a) mentionne une ébauche de visière anté-orbitaire chez *Steneosaurus gracilirostris* du Toarcien inférieur du Luxembourg. Cette visière est essentiellement formée par un développement médio-latéral important du frontal, repoussant l'orbite en position quelque peu latérale. Le préfrontal est en position très antérieure. La visière (visible aussi sur l'holotype de cette espèce BMNH 16792), représente un caractère diagnostique de cette espèce, sans relation autre que morpho-fonctionnelle avec la visière des Metriorhynchidae qui est formée par les préfrontaux.

L'orbite de *Pelagosaurus* est encore très semblable à celle des *Steneosaurus* contemporains. Cependant, Mercier (1933) puis Buffetaut (1980a) ont mentionné le début de latéralisation de l'orbite en association avec un léger développement dorsal du préfrontal. Ces tendances sont très nettes sur le genre bathonien *Teleidosaurus* puis sur les Metriorhynchidae calloviens et post-calloviens. La forme générale de l'orbite est très rarement observable puisque la bordure ventrale est rarement conservée.

Chez les Metriorhynchidae post-liasiques, l'orbite, de forme ovoïde est dirigée latéralement, presque perpendiculairement à l'allongement du crâne. La différence de longueur entre le diamètre antéro-postérieur et le diamètre dorso-ventral tend à s'estomper et chez *Geosaurus araucanensis* Gasparini & Dellapé 1976 du Tithonien du Chili, l'orbite est sub-circulaire et nettement plus grande que la fosse supratemporale sur le spécimen MCNLP 86.XI.5.7 (Pl. 27, fig.d). Compte tenu des tendances évolutives observées dans cette famille, ce caractère doit être considéré comme dérivé. "Fosses supratemporales plus grandes que les orbites" est un caractère classiquement utilisé pour définir l'infra-ordre des Thalattosuchia. Compte tenu des observations réalisées sur les *Geosaurus* sud-américains, ce caractère ne peut donc être utilisé que dans la définition de la famille des Teleosauridae.

La présence d'anneaux sclérotiques ossifiés est mentionnée sur les genres *Metriorhynchus* (Andrews, 1913), *Geosaurus* (Fraas, 1902) et plus récemment sur *Pelagosaurus* (Westphal, 1962a). Cependant, l'association de ces anneaux avec un crâne n'a pu être attestée que sur *Metriorhynchus superciliosus* (CMPR 20) de l'Oxford-Clay anglais.

d - Les fenêtres anté-orbitaires

Selon l'opinion exprimée par Kälin (1955), cette structure serait apparue secondairement puisqu'on ne la retrouve pas sur les formes considérées alors à l'origine des Crocodylia comme *Protosuchus*. Selon Antunes (1967), l'état de conservation des espèces de protosuchiens ne permet pas d'affirmer l'absence de ces fenêtres. Enfin, la présence d'un espace libre entre les ébauches du lacrymal et du maxillaire chez l'embryon de *Crocodylus* (Schiino, 1914) confirmerait l'état plésiomorphe de ce caractère. Actuellement, il paraît plus justifié de penser, comme le proposent Gautier & Padian (1985) puis Benton & Clark (1986), que la fenêtre anté-orbitaire se serait oblitérée secondairement dans certains groupes comme les crocodiles par exemple, et serait donc un caractère permettant de définir les Archosauria.

Chez les Thalattosuchia, cette fenêtre est conservée chez tous les genres des deux familles. Contrairement à l'assertion de Mercier (1933), cette structure est présente chez *Teleidosaurus* comme l'ont précisément mentionné J.A. (1866b) et E. Eudes-Deslongchamps (1867-69) et comme nous avons pu le vérifier sur le type de *T. gaudryi* (BMNH R 3353).

Chez les Teleosauridae, elle se présente sous la forme d'une cuvette allongée antéro-postérieurement. Chez les Metriorhynchidae, elle se termine antérieurement par un sillon prolongé sur le processus postérieur du maxillaire. Elle est circonscrite par le lacrymal (*La*), le maxillaire (*Mx*), le jugal (*Jg*) et le nasal (*Na*) chez la plupart des espèces. Cependant, le nasal ne participe apparemment pas à sa formation chez *Pelagosaurus* en raison de la position très basse de la fenêtre et du faible développement latéral des nasaux. De même, chez *Teleosaurus* et *Peipehsuchus*, le lacrymal est très développé antérieurement et empêche le contact du nasal avec la fenêtre pré-orbitaire. Enfin, selon Godefroit (1994a et b), le lacrymal est exclu de sa formation sur un spécimen de *Steneosaurus gracilirostris* du Lias inférieur du Luxembourg.

Le développement antéro-postérieur de cette fenêtre est très variable selon les individus et les espèces. Du Lias au Malm, sa taille tend globalement à diminuer chez les Teleosauridae et à augmenter chez les Metriorhynchidae. Sur l'holotype de *Geosaurus araucanensis* par exemple, elle est profonde et son développement antéro-postérieur atteint plus de 6 à 7 cm pour une largeur de 1,5 à 2 cm. Selon l'hypothèse de Fraas (1902), *Geosaurus suevicus* ne posséderait pas de fenêtre anté-orbitaire, ce qui est l'une des principales différences relevées entre cette espèce et *G. araucanensis* du Tithonien d'Amérique du Sud (Gasparini & Dellapé, 1976). Nous avons pu observer, sur un spécimen juvénile de Eischtadt (BMNH 37006, enregistré "*Metriorhynchus elegans*"), la présence d'un petit espace libre à l'emplacement de la fenêtre. En raison de la rareté du matériel juvénile, il est difficile de choisir entre l'oblitération tardive de cet espace ou l'existence de formes ayant conservé cette plésiomorphie. Parmi les *Steneosaurus*, la fenêtre pré-orbitaire est présente chez les formes du Lias, réduite au Bathonien et quasiment oblitérée sur certaines formes callovo-oxfordiennes (*S. edwardsi*, LPP.M.21, etc.). La présence de cette structure n'a pu être mise en évidence avec certitude sur aucune forme du Kimméridgien ou du Tithonien.

e - Les narines externes

Les narines externes (*n.e.*) sont ouvertes dans les prémaxillaires uniquement, à l'exception de quelques spécimens de grande taille attribués à *Metriorhynchus brachyrhynchus* chez lesquels la pointe antérieure des nasaux pénètre dans les narines externes (Leeds, 1908). Sur la face ventrale des prémaxillaires, le foramen incisif est présent chez tous les Thalattosuchia.

Chez les Teleosauridae, les narines externes sont dirigées vers l'avant et vers le haut. Elles sont d'autant plus dirigées antérieurement que la courbure ventrale du prémaxillaire est bien exprimée. Leur forme est ovoïde et la longueur du grand diamètre médio-latéral est directement corrélée à l'élargissement de l'extrémité antérieure du prémaxillaire. Des *Steneosaurus* liasiques aux formes fini-jurassiques, on assiste globalement à l'augmentation relative de la taille des narines externes. Elles sont de taille importante chez *Teleosaurus* (E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69) mais relativement petites chez *Peipehsuchus* (Li, 1993). Les processus médiaux des prémaxillaires ne séparent pas complètement les narines et seul un petit processus dirigé vers l'avant, de quelques millimètres de longueur est parfois apparent sur le bord postérieur des narines.

Chez les Metriorhynchidae, les narines externes sont ouvertes dorsalement. De forme ovoïde (le grand axe est antéro-postérieur) elles sont encore très larges médio-latéralement chez *Pelagosaurus* et *Teleidosaurus* (J.A. Eudes-Deslongchamps, 1866b). A partir du Callovien, elles adoptent une forme très allongée (la longueur est supérieure à 1,5 à 2,5 fois la largeur). Chez *Metriorhynchus* et *Dakosaurus*, elles sont séparées postérieurement sur une longueur représentant environ un tiers à un demi de leur longueur totale par une épine médiane formée par un processus prémaxillaire. Chez *Geosaurus*, les prémaxillaires développent deux processus antérieur et postérieur qui cloisonnent complètement les narines externes selon Fraas (1902), Gasparini & Dellapé (1976) et Rieppel (1979). Cependant, Broili (1932) relève que les narines ne sont cloisonnées que sur les deux tiers postérieurs seulement. Après examen détaillé d'un crâne rapporté à *Geosaurus gracilis* (BMNH R 3948, Pl. 25, fig.e) par Ammon (1906), il apparaît que la cloison est très étroite vers le milieu des narines. Une cassure du tiers antérieur de la cloison pourrait être à l'origine de l'interprétation de Broili. Chez *Geosaurus*, le cloisonnement total des narines est donc vraisemblablement un caractère correspondant à l'accentuation d'une tendance évolutive amorcée dès le Jurassique inférieur.

3 . La face dorsale : les principales unités osseuses

a - Le prémaxillaire, la suture prémaxillaire / maxillaire

Le prémaxillaire est en contact postérieurement avec le maxillaire et parfois avec le nasal chez certains grands spécimens de *Metriorhynchus brachyrhynchus* (Leeds, 1908).

Chez les *Metriorhynchidae*, le prémaxillaire est plan dorsalement et ventralement. Selon J.A. (1866b) et E. Eudes-Deslongchamps (1867-69), la face dorsale du prémaxillaire de *Teleidosaurus calvadosi* est fortement excavée latéralement au niveau des narines externes ; les spécimens attribués à ce genre encore disponibles en collection sont très rares (type de *T. gaudryi* et un spécimen inédit du Bajocien supérieur des Alpes de Haute Provence, Hua, comm.pers.) et ne permettent pas de vérifier ces observations.

Chez les *Teleosauridae*, la face dorsale du prémaxillaire se courbe ventralement et s'épaissit en arrière des narines à partir du Jurassique moyen. La face ventrale, quasiment plane chez les *Steneosaurus* du Lias et du Dogger est plus concave chez *Teleosaurus* et les *Steneosaurus* du Kimméridgien (Vignaud *et al.*, 1993). Cette courbure est associée à l'élargissement mésio-latéral de la partie antérieure du prémaxillaire - fréquemment nommé "appareil préhensile" (Godefroit *et al.*, 1995). Cette structure se rencontre, de façon plus atténuée, chez *Peipehsuchus* et *Machimosaurus*.

La forme de la suture dorsale prémaxillaire / maxillaire est très variable ; globalement, trois types géométriques se rencontrent chez les *Thalattosuchia*. La partie postérieure de la suture est toujours formée d'indentations généralement plus nombreuses et développées chez les grands spécimens (Fig. 37).

La forme la plus fréquente est dite en "V" orienté pointe vers l'arrière (Fig. 37a et 37b). L'angle ainsi formé est généralement très fermé (entre 30 et 60°). C'est le cas de la plupart des formes liasiques (*Steneosaurus*, *Platysuchus* et *Pelagosaurus*, in : Westphal, 1962a), de *Teleosaurus* (J.A. Eudes-Deslongchamps, 1864a), *Teleidosaurus* (J.A. Eudes-Deslongchamps, 1866b), *Steneosaurus* et *Metriorhynchus*. Adams-Tresman (1987a) a cependant mentionné les nombreux cas de variation rencontrés dans la forme de cette suture chez les espèces calloviennes du genre *Metriorhynchus*. De semblables observations ont été faites sur le matériel poitevin comme par exemple sur les spécimens LPP.M.359 (Fig. 37b et Pl. 23, fig.c.) ; LPP.M.3 (Pl. 23, fig.e) et LPP.M.13 (Fig. 37f et Pl. 23, fig.a). Les variations portent sur l'angle d'ouverture, sur la longueur des bras et sur la forme de l'extrémité postérieure mais la forme générale en "V" est maintenue.

Le second type de suture dorsale prémaxillaire / maxillaire se rencontre sur certains *Teleosauridae* tels que le type de *Steneosaurus obtusidens* (BMNH R 3168) de l'Oxford-Clay anglais, *S. edwardsi* (LPP.M.21, Fig. 37c) du Callovien moyen du Poitou et sur *Machimosaurus hugii* du Kimméridgien supérieur de Solothurn (NMS 7012, Fig. 37d). Sur ces spécimens, la suture dorsale prémaxillaire / maxillaire est perpendiculaire à l'allongement du crâne et adopte donc une forme en "U". Une structure sensiblement identique peut être observée sur le type de *S. durobrivensis* (BMNH R 3701) et de *S. leedsi* (BMNH R 3320) mais est cependant plus oblique par rapport à l'allongement du crâne.

Le dernier type ne se rencontre que sur le type de l'espèce sud-américaine *Metriorhynchus casamiquelai* (Gasparini & Diaz 1977). La forme de la suture est en forme de "W" (Fig. 37e) mais ne présente pas les indentations aussi développées que celles rencontrées sur les autres spécimens.

Pour Gasparini & Diaz (1977), la forme de cette suture est diagnostique de l'espèce *M. casamiquelai*.

La forme de cette suture est très vraisemblablement liée au mode de croissance allométrique de la partie antérieure du museau. Buffetaut *et al.* (1982) ont montré quelles étaient les modalités de la croissance de cette région chez un Dyrosauridae du Cénozoïque (*Dyrosaurus phosphaticus*) et il apparaît ainsi que la forme de la suture prémaxillaire / maxillaire résulte, dans une certaine mesure, de la croissance. Ainsi, la suture en "V" de la plupart des Thalattosuchia pourrait résulter d'une croissance antéro-postérieure dominante. La forme en "U" ou en "W" pourrait refléter soit une croissance médio-latérale dominante dans le cas de la suture en "U", soit une phase irrégulière de la croissance de *M. casamiquelai* (cette hypothèse peut aussi expliquer en partie, la forme du processus antérieur du frontal de *M. casamiquelai*). La suture prémaxillaire / maxillaire du *Metriorhynchus* callovien du Poitou LPP.M.13 (Fig. 37f et Pl. 23, fig.a) est intéressante puisqu'elle est en forme générale de "V" mais ébauche un petit processus dirigé vers l'avant.

b - Le nasal, la suture nasal / maxillaire

Le nasal est en contact antéro-latéralement avec le maxillaire, postéro-latéralement avec le lacrymal et postérieurement avec le préfrontal et le frontal.

La forme générale est la même chez tous les Thalattosuchia ; il adopte une forme lancéolée, plus ou moins développée antérieurement et latéralement. Postérieurement, chacune des deux unités nasales forme un processus qui s'insère entre le processus antérieur du frontal médialement et le bord médial du préfrontal latéralement. Les paramètres quantitatifs liés à cette unité osseuse (notamment la distance prémaxillaire/nasal) seront analysés ultérieurement.

Chez tous les genres de Thalattosuchia, du Lias jusqu'à la fin du Jurassique, le développement médio-latéral des nasaux est plus important sur les crânes brévirostrés que sur les longirostrés. Les nasaux des Metriorhynchidae sont toujours plus développés médio-latéralement que ceux des Teleosauridae contemporains. Cette différence est apparente dès le Lias entre *Pelagosaurus typus* d'une part et les Teleosauridae d'autre part (Buffetaut, 1980a).

Chez les Metriorhynchidae, la largeur relative des nasaux augmente régulièrement de *P. typus* aux formes plus récentes telles que *Metriorhynchus*, *Geosaurus* ou *Dakosaurus*. Chez ce dernier genre, l'augmentation de la base du museau est due à l'élargissement conjoint de la partie postérieure des nasaux et des processus postéro-latéraux des maxillaires.

La convexité de sa face dorsale et le creusement de la suture inter-nasale sont deux caractères fréquemment utilisés afin de distinguer certaines espèces de *Metriorhynchus* calloviens. Selon E. Eudes-Deslongchamps (1867-69), *M. blainvillei* aurait les nasaux plus renflés et la suture inter-nasale plus creusée que *M. superciliosus* ou *M. moreli*. Wenz (1968) a montré de façon convaincante combien ces caractères pouvaient être variables sur des individus attribués à la même espèce. Kälin (1933 et 1955) signale que chez les crocodiles actuels, de semblables modifications

sont liées à la croissance de l'individu. De même, il signale que la région péri-frontale tend à devenir plus concave avec l'âge. Sur les thalattosuchiens poitevins (longirostres et brévirostrés), les plus grands spécimens ont des nasaux globalement moins renflés et la suture inter-nasale est par conséquent moins creusée (Brunet, 1969).

Selon Andrews (1913), l'extension postérieure du nasal permet de distinguer *M. brachyrhynchus* de *M. durobrivensis*. Nous avons pu observer, sur le matériel du Poitou d'une part et sur celui de l'Oxford-Clay anglais d'autre part que ce caractère est très variable selon les individus (longirostres et brévirostrés) et qu'il ne peut pas être corrélé avec la taille générale du crâne. Ce caractère n'a donc pas de véritable valeur taxonomique.

Chez les Teleosauridae, le nasal est moins développé dorso-ventralement et médio-latéralement que chez les Metriorhynchidae et n'est pas utilisé à des fins diagnostiques. E. Eudes-Deslongchamps (1867-69) reconnaît lui-même la forte variabilité de ce caractère chez les Teleosauridae. Du Dogger à la fin du Jurassique, la forme et le développement relatif du nasal ne montrent pas de modifications très nettes, même chez les formes très longirostres comme par exemple *Steneosaurus* cf. *megarhinus* (Vignaud *et al.*, 1993) ou très brévirostrés comme *Machimosaurus mosae* (Hua *et al.*, 1993). Chez les formes brévirostrés, l'augmentation relative de la largeur de la base du museau est essentiellement due à l'élargissement des processus postéro-latéraux des maxillaires. Une légère tendance à l'élargissement de la partie postérieure au contact avec le préfrontal et le lacrymal peut cependant être observée du Lias au Malm chez les brévirostrés comme chez les longirostres.

c - Le lacrymal

Le lacrymal est en contact antéro-dorsalement avec le nasal, postéro-dorsalement avec le préfrontal, ventralement avec le maxillaire et le jugal et postérieurement il forme le bord de l'orbite. Il forme aussi la bordure dorsale de la fenêtre pré-orbitaire. Son développement est très variable selon les taxons et globalement, il est plus développé dans la direction antéro-postérieure. Il est réduit chez les Teleosauridae et repoussé sur la face latérale chez les Metriorhynchidae.

Le lacrymal est large et bien développé antéro-postérieurement chez *Steneosaurus bollensis* et *Peipehsuchus* du Toarcien, mais aussi chez *S. megistorhynchus*, *S. leedsi*, LPP.M.37, etc. Chez les formes telles que *Teleosaurus*, *S. durobrivensis*, *S. edwardsi* (LPP.M.21), etc. le lacrymal est étroit.

Chez *Pelagosaurus typus*, le lacrymal est de forme identique à celle des *Steneosaurus* contemporains (E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69 ; Westphal, 1962a). Chez *Teleidosaurus gaudryi* et *T. bathonicus*, il adopte encore une forme très oblongue, légèrement plus trapue que chez *P. typus*. Chez *T. calvadosi* par contre, son développement est surtout en direction médio-latérale et il adopte alors une forme triangulaire presque équilatérale. Chez *Metriorhynchus*, le développement antéro-postérieur et médio-latéral du préfrontal, associé à l'augmentation de la taille des orbites

refoulent le lacrymal en position latérale sous l'arcade sus-orbitaire. La pointe antérieure du lacrymal n'atteint que très rarement le niveau de la pointe antérieure du préfrontal comme c'est le cas sur le type de *M. brachyrhynchus* (E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69) mais pas sur les autres spécimens rapportés à cette espèce. Sur la quasi-totalité des *Metriorhynchus*, le lacrymal est réduit à une petite languette rectangulaire. Sur un jeune spécimen de *M. superciliosus* du Callovien du Poitou (Coll. Porcheron, Pl. 21, Fig.a et b), le lacrymal est très allongé et se prolonge antérieurement entre le nasal et le maxillaire, par une pointe étroite qui surplombe la fenêtre pré-orbitaire. Sur ce spécimen, il apparaît donc que la croissance de la partie postérieure du nasal se fait essentiellement vers l'arrière et vient recouvrir le processus antérieur du lacrymal.

d - Le préfrontal

La position, la forme et l'extension du préfrontal sont des caractères très souvent utilisés dans la définition des différents taxons de Thalattosuchia.

Chez les Teleosauridae, le préfrontal est généralement très réduit. Il forme une partie de la bordure médio-antérieure de l'orbite et est lui-même bordé par le nasal et le lacrymal antérieurement et par le frontal médialement. La forme du préfrontal est variable intraspécifiquement. Ainsi, son extrémité antérieure est nettement orientée latéralement sur le crâne de *Steneosaurus gracilirostris* (MNHN TU 515, Godefroit, 1994a et b) et médialement sur l'holotype (BMNH 14792). Andrews (1913, p.122) évoque l'existence de différences dans la forme de la suture frontal / préfrontal afin de séparer les espèces *S. edwardsi* et *S. hulkei*. Adams-Tresman (1980 et 1987b, Text-Fig.5) a montré que non seulement cette différence se retrouvait sur des crânes attribués à la même espèce (par exemple *S. durobrivensis* BMNH R 2073, BMNH R 2865 et BMNH R 3701), mais que parallèlement, des crânes d'espèces différentes montraient des similitudes importantes de la forme de cette suture (par exemple *S. boutilieri* OUM J 1401 et *S. cf. megarhinus*, Pl. 12, fig.a et Vignaud *et al.*, 1993). La forte variabilité intraspécifique ainsi observée corrobore donc les observations faites par Kálin (1933 et 1955) sur les crocodiles actuels. Dans ce contexte, aucune tendance évolutive clairement établie n'a pu être mise en évidence entre les formes liasiques et les formes plus récentes.

Chez les Metriorhynchidae, le développement du préfrontal est l'un des paramètres importants permettant de définir cette famille. Du Lias au Jurassique Terminal, on assiste à une augmentation de la part prise par le préfrontal dans la constitution du toit crânien.

Chez *Pelagosaurus* (Fig. 38a), Gaudry (1890) puis Buffetaut (1980a Fig.1, 1981 et 1982b Fig.4) ont montré que le préfrontal amorçait un début de développement sur la face dorsale et que sur certains spécimens (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich n°1890 I 5, cité par Buffetaut, 1980a) il forme un léger surplomb au dessus de la bordure antérieure de l'orbite. Nous avons observé le même phénomène sur le spécimen BMNH 14437.

Cette tendance, amorcée chez *Pelagosaurus* se retrouve en partie chez *Teleidosaurus*. Sur l'un des seuls exemplaires encore disponible (holotype de *T. gaudryi*, BMNH R 3353, Pl. 15, fig.d), le préfrontal forme un léger surplomb au dessus de l'orbite (Fig. 38b) et est plus développé antéro-postérieurement que chez *Pelagosaurus*. Sur le moulage de l'holotype de *T. calvadosi* (BMNH R 2681), le préfrontal apparaît plus développé antéro-postérieurement que sur les figures originales de J.A. (1866b, pl.3 fig.1) et E. Eudes-Deslongchamps (1867-69, pl.19 fig.1). La fiabilité de la figuration et des descriptions originales n'étant pas à mettre en doute, la qualité du moulage ne permet peut-être pas de bien discriminer la suture préfrontal / lacrymal des sillons composant l'ornementation (orientée antéro-postérieurement dans cette région). Quoiqu'il en soit, le préfrontal de *T. calvadosi* est tout de même moins développé que celui de *T. gaudryi*.

Mercier (1933) évoque la possibilité de faire dériver les *Metriorhynchus* brévirostrés de *T. gaudryi* et les longirostrés de *T. bathonicus* en argumentant notamment sur les différences de développement du préfrontal (Mercier, 1933 p.21 et fig.4). Les comparaisons effectuées entre l'holotype de *T. gaudryi* et les figurations de *T. bathonicus* montrent en fait que ces différences sont trop ténues pour argumenter de telles relations phylétiques.

Avec le genre *Metriorhynchus*, le préfrontal se développe considérablement et forme l'arcade sus-orbitaire typique des Metriorhynchidae post-bathoniens. Par rapport à *Pelagosaurus* ou à *Teleidosaurus*, le développement du préfrontal se fait en direction antéro-postérieure, médio-latérale et dorso-ventrale. La face dorsale, généralement très ornée, est horizontale au dessus de l'orbite. La face ventrale est lisse et entre en contact avec le lacrymal. Le processus postérieur de la face ventrale du préfrontal participe à la formation du pilier interne.

Dès le Callovien inférieur, les rares spécimens connus ont déjà des préfrontaux très développés (holotype de *Metriorhynchus blainvillei* de la zone à Calloviense de Normandie, *in* : Brunet, 1969 ; *M. sp* du Callovien inférieur (*sensu lato*) de La Voulte, *in* : Kuhn-Schnyder, 1960 et *M. cf. durobrivensis*, LPP.B.1 (Pl.16, fig.a) de la zone à Gracilis du Poitou, *in* : Vignaud, 1991 et 1993).

Les préfrontaux des formes brévirostrés (*M. brachyrhynchus*, Fig. 38c et *M. casamiquelai* dans le Callovien et *Dakosaurus* dans le Tithonien) sont nettement plus développés médio-latéralement que chez les formes longirostrés contemporaines comme *M. superciliosus* (Fig. 38d) par exemple (voir aussi les analyses biométriques). Ces tendances s'accroissent dans chacun des deux groupes du Callovien au Tithonien. Chez les brévirostrés, *Dakosaurus* montre des préfrontaux extrêmement développés latéralement (Fig. 38e) alors que sur la forme longirostre *M. acutus* Lennier 1887 du Kimméridgien du Cap de La Hève, on assiste à une régression notable de la part prise par le préfrontal dans la formation du toit crânien (Fig. 38f).

Chez *Geosaurus*, le préfrontal est fortement développé antérieurement. La partie antérieure est recourbée ventralement, protégeant ainsi la bordure antérieure de l'orbite (voir par exemple *G. araucanensis*, Gasparini & Dellapé, 1976 Fig.1B). Le bord médian du préfrontal est concave sur l'holotype de cette espèce (MCNLP 72.IV.7.1, Pl. 28, fig.a), mais est rectiligne ou même légèrement convexe sur les autres spécimens de cette espèce. De même, le bord postérieur du préfrontal de

l'holotype est rectiligne et forme un angle de 60° avec l'allongement du crâne. Sur les autres spécimens, ce bord est nettement convexe. Le bord externe est convexe sur tous les spécimens rapportés au genre *Geosaurus*. Les cupules d'ornementation sont radialement orientées vers l'extérieur. Chez *Metriorhynchus elegans* (BMNH 43005, Pl. 25, fig.d) du Tithonien de Eischadt (Allemagne), les préfrontaux adoptent la même disposition et le même développement que sur *Geosaurus*.

Malgré une forme générale constante (Fig. 38d), on observe fréquemment de fortes variations intraspécifiques dans la forme et le développement des préfrontaux. Ainsi, parmi les spécimens de *Metriorhynchus superciliosus* du Callovien moyen du Poitou, la variation de la longueur des préfrontaux peut atteindre 15 à 20% sur des spécimens de taille sensiblement identique (LPP.M.26, Pl. 15, fig.e ; LPP.M.47, Pl. 19, fig.c ; LPP.M.48, Pl. 19, fig.a). De même, l'extension médio-latérale varie dans des proportions importantes comme sur LPP.M.26 par exemple où les angles externes ne dépassent pas le bord maxillaire. Sur les spécimens longirostres, l'angle externe des préfrontaux est très ouvert et dépasse généralement 120° .

Chez *M. brachyrhynchus*, le grand axe transversal est décalé vers l'avant, donnant ainsi aux préfrontaux une forme plus trapue et presque aussi large que longue (Fig. 38c). L'angle formé par le bord externe du préfrontal est proche de 90° ce qui permet, d'après Wenz (1970), de reconnaître un spécimen brévirostre d'un longirostre.

Andrews (1913) utilise la forme du préfrontal et de l'encoche supra-orbitaire pour discriminer les trois espèces brévirostrées du Callovien d'Europe (chez *M. brachyrhynchus* et *M. durobrivensis*, le bord postérieur du préfrontal et le bord antérieur de la barre post-orbitaire forment un angle bien marqué alors que chez *M. cultridens*, l'encoche est régulièrement arrondie). Grâce à la présence dans le Callovien du Poitou de jeunes individus (LPP.M.23 et LPP.M.49) et de crânes tronçonnés par les carriers au niveau des préfrontaux (LPP.M.22 et LPP.B.1), nous avons pu analyser les modalités de la croissance de cette partie du crâne. Sur LPP.M.49 (Pl. 21, fig.c) les préfrontaux sont de forme triangulaire et la suture avec le large processus antérieur du frontal est très ouverte et atteint 1 cm de largeur (Fig. 38g). LPP.M.22 (Pl. 18, fig.a) est un spécimen plus âgé. Les préfrontaux sont de forme quadrangulaire (Fig. 38h), les bords médian, antéro-latéral et postéro-latéral sont très convexes. Selon une coupe dorso-ventrale (Fig. 38i), les préfrontaux développent deux processus médians dorsal et ventral qui recouvrent le processus interne du frontal. De plus, comme l'a montré Buffrénil sur les crocodiles actuels (1982), les cupules ornant les préfrontaux sont orientées selon les principales directions de la croissance. Sur LPP.M.22, on retrouve les trois principales composantes de la croissance des préfrontaux, telles qu'elles sont indiquées Fig. 38h. La forme de l'encoche supra-orbitaire est elle-même fortement dépendante de la composante postérieure de la croissance des préfrontaux.

Enfin, selon Andrews (1913), la ligne joignant les angles externes des préfrontaux passe par les angles postérieurs des nasaux chez *M. durobrivensis* et nettement en arrière chez *M. cultridens* et

M. brachyrhynchus. Compte tenu, d'une part des modalités de la croissance des préfrontaux mises en évidence sur le matériel du Poitou, et d'autre part de la forte variabilité de l'extension antéro-postérieure des sutures (observée chez les crocodiles actuels par Kálin, 1955), il ne paraît pas possible d'utiliser ce caractère à des fins systématiques.

Ces observations permettent d'expliquer d'une part les variations intraspécifiques de la forme des préfrontaux et le l'encoche supra-orbitaire chez les *Metriorhynchus* brévirostres, et d'autre part les variations observées sur la forme de la suture frontal / préfrontal (Adams-Tresman (1980 et 1987a).

e - Le frontal

Au sein des Thalattosuchia, la forme du frontal est moins variable que celle du préfrontal. Le processus antérieur s'insère entre les nasaux, latéralement, il est en contact avec les préfrontaux et forme la bordure médiane de l'orbite. Les processus latéraux du frontal composent la barre postorbitaire qui sépare les orbites des fenêtres supratemporales. Enfin, le processus postérieur entre en contact avec le pariétal pour former la crête pariétale séparant les fenêtres supratemporales.

1 . "Le frontal" ou "les frontaux" ?

Chez les Thalattosuchia, le frontal se présente sous la forme d'un os impair. Cependant, un sillon inter-frontal plus ou moins apparent est présent sur la plupart des spécimens liasiques (*Steneosaurus*, *Platysuchus*, *Peipehsuchus* et *Pelagosaurus*), qu'ils soient juvéniles ou adultes (Antunes, 1967). Selon Wenz (1968) ce sillon pourrait - dans une certaine mesure - provenir d'une cassure du frontal selon une zone de moindre résistance. A partir du Dogger, on ne distingue plus ce sillon sur la plupart des spécimens adultes. Par contre, chez de nombreux jeunes individus, le sillon est bien visible et ne peut pas être confondu avec une cassure. Sur deux *Metriorhynchus* juvéniles du Callovien moyen du Poitou, ce sillon apparaît soit sous la forme d'une suture encore ouverte sur LPP.M.23 (Fig. 41a et Pl. 20, fig.a), soit sous la forme d'un étroit sillon parcourant la partie principale du frontal sur LPP.M.49 (Pl. 21, fig.c). *A contrario*, un fragment de *Metriorhynchus* juvénile (CSTD 817) de l'Oxfordien moyen de Etrochey (Côte d'Or) ne montre pas la moindre trace de sillon inter-frontal (Buffetaut & Thierry, 1977, Pl.5 fig.2). Dans le Kimméridgien et le Tithonien, la plupart des crânes attribués à des individus juvéniles montrent encore cette suture. C'est le cas par exemple de *Steneosaurus priscus* du Tithonien de Canjuers (MNHN, sans numéro, Pl. 11, fig.a) et de Daiting (BMNH R 1086, Pl. 11, fig.f), de *Geosaurus araucanensis* (MCNLP 72.IV.7.2, Pl. 27, fig.b) du Tithonien d'Argentine, etc. Les seuls crânes adultes sur lesquels cette suture est encore visible sont des spécimens de l'espèce *G. araucanensis* (MCNLP 72.IV.7.3, Pl. 27, fig.a).

Chez les crocodiles actuels, De Beer (1937) puis Kesteven (1957) signalent la fusion de deux unités osseuses frontales dès les stades embryonnaires. Chez les Thalattosuchia, le frontal est

un os originellement pair dont les processus antérieur et postérieur fusionnent très tôt. La fusion de la partie principale ne se produit, vraisemblablement que très tardivement sur certains individus.

2 . Les Teleosauridae

Le frontal des Teleosauridae est très généralement en forme de "flèche pédonculée" (selon les termes de E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69), la grande base étant postérieure (Fig. 39a). La largeur du frontal entre les orbites est corrélée à l'allométrie négative de la croissance des orbites (voir : Analyses biométriques). De ce fait, la largeur inter-orbitaire tend à augmenter avec l'âge des individus.

Les principales modifications de la forme du frontal portent sur la forme et l'extension des processus antérieur et postérieur. Le processus antérieur forme un angle très fermé comme chez *Steneosaurus leedsi* du Callovien moyen et supérieur d'Europe (Fig. 39b), *S. edwardsi* de l'Oxfordien inférieur, *Machimosaurus mosae* (Hua *et al.*, 1993) du Kimméridgien ou très ouvert comme chez *S. durobrivensis* ou *S. obtusidens* du Callovien (Fig. 39c). Comme l'a montré Westphal (1962a) sur *S. bollensis*, la variabilité de l'extension antérieure du processus antérieur du frontal est importante au sein de cette espèce. De même, l'extension postérieure et latérale du processus postérieur formant partie de la crête pariétale est très variable selon les individus. Postérieurement, il compose environ de un à deux tiers de la longueur totale de la crête. Latéralement, il peut être très large (*S. gracilirostris*, in : Godefroit, 1994a et b) ou très étroit (Fig. 39a). De manière générale, ce processus est d'autant plus large que la crête pariétale est courte (comme par exemple sur *Teleosaurus cadomensis*, Fig. 39d). La variation de la forme du processus postérieur du frontal est très importante et il est impossible d'en définir une typologie précise. Notons enfin que les variations ontogéniques relevées chez les crocodiles actuels (extension antéro-postérieure des os du toit crânien, concavité de plus en plus marquée du frontal) se retrouvent sur les Teleosauridae.

Chez *Peipehsuchus* (Fig. 36a), le postorbitaire ne participe pas à la formation de la bordure de l'orbite (Li, 1993). De ce fait, le frontal entre en contact directement avec le jugal au niveau de la partie latérale de la barre postorbitaire. Selon Li (comm. pers.), il est malheureusement impossible d'observer précisément la suture frontal / postorbitaire. En l'absence de tout autre spécimen, il n'est pas possible de conclure quant à la validité taxonomique d'un tel caractère.

3 . Les Metriorhynchidae

La forme et l'extension du frontal ont souvent été utilisées à des fins systématiques dans cette famille. Nous avons vu que certains paramètres portant sur le frontal étaient variables selon les individus (extensions antérieure et postérieure, forme de la suture frontal / préfrontal). La largeur du frontal au niveau de l'encoche supra-orbitaire sera analysée ultérieurement à l'aide de techniques biométriques.

Chez *Pelagosaurus*, la partie principale du frontal (en avant des fenêtres supratemporales) est longue et trapue (Fig. 39e). La forme de la pointe antérieure est variable selon les individus mais est globalement assez obtuse. Le processus postérieur est court et ne représente que 1/4 à 1/5 de la longueur totale de la crête pariétale.

Chez *Teleidosaurus*, le frontal adopte une forme classique rencontrée chez les *Metriorhynchidae* plus récents. Le frontal est triangulaire, trapu, le bord latéral ne participe que pour 1/3 à 1/4 du pourtour de l'orbite et le processus postérieur est long. Selon J.A. (1866b) et E. Eudes-Deslongchamps (1867-69), la suture frontal / postorbitaire est convergente vers l'arrière. Sur le moulage du type (BMNH R 2681) cette partie du crâne n'est pas discernable, il est donc impossible de se prononcer sur cette particularité anatomique.

Chez *Metriorhynchus*, Andrews (1913) utilise la forme du frontal pour définir les espèces brévirostrées. Paradoxalement, il figure les crânes des espèces longirostrées rencontrées dans l'Oxford-Clay anglais mais n'utilise pas la forme du frontal pour discriminer les espèces. Les sutures frontal / nasal et frontal / préfrontal montrent pourtant d'étonnantes variations de formes au sein d'une même espèce (par exemple *M. superciliosus*, Fig. 39f, 39g et 39h), ou même de nombreuses similitudes entre espèces différentes (par exemple *M. superciliosus* Fig. 39h, *M. leedsi* Fig. 39i, *M. durobrivensis* Fig. 39j et *M. casamiquelai* Fig. 39k). D'autres exemples de telles variations sont proposées par Adams-Tresman (1980 fig.8 et 1987a text-fig.8). L'espèce *M. jaeckeli* fut créée en partie en raison de l'existence de différences de formes du frontal avec *M. superciliosus* ou *M. moreli* (Schmidt, 1904). Arthaber (1906) puis Leeds (1907) ont montré que ces différences n'étaient pas suffisantes pour permettre la création d'une nouvelle espèce.

Chez *M. casamiquelai* (Fig. 39k), le frontal adopte une forme très particulière due notamment au fort développement médio-latéral de la partie antérieure et des processus latéraux, et à la forte croissance des préfrontaux selon une composante médiale et postéro-médiale. Au lieu d'être très massif comme chez les autres *Metriorhynchus* brévirostrées contemporains, le frontal de *M. casamiquelai* est très découpé et sa base postérieure est très large.

Au cours du Kimméridgien, les tendances observées sur le frontal des *Metriorhynchus* callovo-oxfordiens s'accroissent. Chez *M. palpebrosus*, (Pl. 26, fig.a), forme brévirostre des Kimmeridge-Clay de Shotover (Angleterre), le frontal est très trapu, notamment en raison de l'important développement antéro-postérieur et médio-latéral. De même, l'espèce longirostre *M. acutus* (Fig. 39l) du Kimméridgien du Cap de la Hève, présente un frontal très gracile et fortement développé vers l'avant et vers l'arrière du crâne.

Le frontal de *Geosaurus* est caractérisé par son grand développement antéro-postérieur chez les formes européennes (*G. suevicus*, Fig. 39n) et sud-américaines (*G. araucanensis*, Fig. 39m). Les processus latéraux sont projetés vers l'arrière. Ainsi, les bords internes de la barre postorbitaire forment un angle fermé d'environ 40 à 50° chez *G. suevicus* et 90° chez *G. araucanensis*, contre environ 120 à 150° chez les *Metriorhynchus* callovo-oxfordiens. Le processus antérieur est large à sa base chez *G. suevicus* comme chez les *Metriorhynchus* longirostrées. Chez *G. araucanensis* au

contraire, la base est très étroite entre les préfrontaux ; le processus antérieur se prolonge par une surface ovale logée entre les bords médians des préfrontaux.

Chez *Dakosaurus* (Fig. 39o), le processus antérieur est réduit et montre le même degré de variation dans sa forme que chez les *Metriorhynchus* brévirostrés (voir à titre d'exemple *D. maximus* in : Kälin, 1955, fig.33 et *Dakosaurus lissocephalus*, SMC J 29419, Pl. 26, fig.e). Les processus latéraux, formant partie de la barre post-orbitaire, sont très développés postéro-latéralement, en continuité géométrique avec les arcades temporales supérieures. Les angles médio-antérieurs des fenêtres supratemporales sont très fermés et les angles latéraux sont très ouverts ou même proches de 180°.

Sur ces deux derniers genres (*Geosaurus* et *Dakosaurus*), la croissance du frontal semble être un bon indicateur des tendances morpho-fonctionnelles générales observées sur le crâne : la principale composante de la croissance est antéro-postérieure ; elle est dirigée vers l'avant chez *Geosaurus* (forme longirostre) et est oblique latéralement et postérieurement chez *Dakosaurus* (forme brévirostre).

4 . La face palatine

a - Composition de la face palatine

La face palatine du crâne des *Thalattosuchia* (Fig. 34c et 35b) est marquée par le faible relief des unités osseuses, contrairement aux *Eusuchia*, chez qui les ptérygoïdes sont très développés ventralement (Première partie : Les crocodiles actuels).

Le prémaxillaire (*PMx*) est peu développé vers l'arrière et sa suture ventrale avec le maxillaire est en position bien antérieure à sa suture dorsale. Le foramen incisif (*f.i.*) est ouvert dans les prémaxillaires. Chez les *Teleosauridae*, le prémaxillaire est plus ou moins élargi et porte de 4 à 5 dents. Chez les *Metriorhynchidae*, il n'est pas élargi et porte 4 (genre *Pelagosaurus*) puis 3 dents à partir du Jurassique moyen. Ventralement, la suture prémaxillaire / maxillaire est variable mais adopte globalement une forme de "V" chez les *Metriorhynchidae* et de "U" chez les *Teleosauridae* (voir la discussion sur la forme de la suture dorsale).

Le maxillaire (*Mx*) représente la majeure partie de la face ventrale du museau. La surface inter-alvéolaire médiane est plane ou légèrement convexe, la surface alvéolaire est oblique vers l'extérieur. Postérieurement, les maxillaires sont séparés médialement par les palatins et les dernières dents sont situées au niveau du bord antérieur des orbites.

Les palatins (*Pal*) sont développés longitudinalement et leur surface est généralement convexe. Ils sont excavés latéralement par les fenêtres palatines (*f.pal.*) et postérieurement par le bord antérieur des choanes. La forme des choanes (*n.i.*) est très variable selon les taxons et sera discutée ultérieurement. La fenêtre palatine est bordée latéralement par le jugal (*Jg*) et postérieurement par l'ectoptérygoïde (*EcPtg*).

Les ptérygoïdes (*Ptg*) sont développés latéralement et forment le plafond des choanes. Postérieurement, ils sont en contact avec le processus antérieur du basisphénoïde (*BSph*) qui envoie postérieurement deux processus entre lesquels s'ouvre le foramen inter-tympanique médian (*f.int.*). Les apophyses basioccipitales (*ap.bocc.*) sont en position ventrale et dirigées vers l'avant et vers l'axe médian du crâne.

Les carrés (*Q*) sont massifs et forment un angle d'environ 120 à 150°, ouvert vers l'arrière du crâne.

b - Les fenêtres palatines

Les fenêtres palatines sont bordées latéralement par les maxillaires et les jugaux, médialement par les palatins et postérieurement par les ectoptérygoïdes et les ptérygoïdes. Leur forme générale est ovoïde, l'axe principal est longitudinal, le grand axe transversal est en position postérieure. La position précise de l'ectoptérygoïde a fait l'objet de reconstitutions souvent hasardeuses. L'extrême fragilité de cette région provoque sa déformation ou même sa destruction totale. De cette interprétation dépend la forme de la fenêtre palatine. Après étude des spécimens non déformés (notamment dans le Toarcien anglais, le Callovien du Poitou et le Tithonien argentin), il apparaît que l'ectoptérygoïde est oblique mésio-postérieurement chez les *Thalattosuchia* du Lias (la bordure postérieure est alors assurée par le processus latéral du ptérygoïde). Au moins à partir du Callovien chez les *Metriorhynchidae* et du Kimméridgien chez les *Teleosauridae*, l'ectoptérygoïde se redresse vers l'avant et sa longueur diminue. Il adopte alors une position presque perpendiculaire à l'axe longitudinal du crâne ; la part prise par le ptérygoïde dans la formation de la fenêtre palatine est donc plus réduite. Elle devient ainsi plus trapue, par recul et augmentation de la longueur de son grand axe transversal.

c - Les choanes

Chez tous les *Thalattosuchia*, les choanes sont ouvertes sur la bordure postérieure des palatins. Le plafond est constitué par les ptérygoïdes qui se prolongent postérieurement en formant une dépression médiane nommée fosse ptérygoïdienne.

La cloison interne des canaux naso-pharyngiens est formée conjointement et successivement par le vomer, les palatins puis les ptérygoïdes. Sa terminaison postérieure se fait en avant des choanes ou dans la fosse ptérygoïdienne.

En raison de la fragilité de cette région du crâne, il est très rare de pouvoir observer cette structure. La forme des choanes et la constitution de la cloison médiane des canaux naso-pharyngiens ont donné lieu à de nombreuses interprétations.

1 . Les Teleosauridae

Les choanes des *Steneosaurus* du Lias sont très allongées antéro-postérieurement (*S. bollensis*, in : Westphal, 1962a). Les processus postérieurs des palatins sont longs et les ptérygoïdes sont peu développés vers l'avant. Chez *S. brevior* (BMNH R 756, Pl. 1, fig.a), la limite postérieure de la fosse ptérygoïdienne est repoussée en arrière, au contact avec le basisphénoïde (Fig. 40a). Chez tous les *Steneosaurus* liasiques étudiés, la cloison interne des canaux naso-pharyngiens se prolonge dans la fosse ptérygoïdienne par un petit processus issu de la suture entre les ptérygoïdes.

A partir du Bathonien, les ptérygoïdes des *Steneosaurus* s'allongent, réduisant ainsi la longueur du bord latéral des choanes. Elles adoptent alors une forme plus trapue, composée d'un bord antérieur palatin plus large et de bords latéraux plus courts. La longueur antéro-postérieure reste cependant supérieure à la largeur mésio-latérale (Godefroit *et al.*, 1995). Cette physionomie se rencontre sur toutes les espèces bathoniennes connues (Fig. 40b). La cloison interne des canaux naso-pharyngiens n'est pas prolongée postérieurement.

Au cours du Callovien, le processus médian du basisphénoïde tend à s'allonger vers l'avant. Les ptérygoïdes forment un bourrelet transversal qui ferme postérieurement la fosse ptérygoïdienne très creusée (Fig. 40c). Les restes du Malm, suffisamment bien conservés pour permettre l'observation de cette région, montrent que la fosse ptérygoïdienne continue à s'élargir comme par exemple chez *S. deslongchampsianus* (Lennier, 1887, pl.13 fig.2). Le basisphénoïde s'allonge vers l'avant (*S. cf. megarhinus*, Pl.12, fig.b et Vignaud *et al.*, 1993, fig.2). Il est intéressant de noter que sur un spécimen juvénile du Tithonien du Hannovre (BMNH R 2570), un début de cloisonnement, formé conjointement par le basisphénoïde et le ptérygoïde est apparent en arrière des choanes. Aucune structure semblable n'a été observée sur les formes adultes. Enfin, l'angle postérieur des palatins, formant le bord des choanes, montre une nette tendance à l'ouverture entre les formes du Lias et celles du Malm (Fig. 40a et 40c). La forme exacte des choanes de *Machimosaurus* est inconnue.

Chez *Peipehsuchus* (Fig. 40d) la fosse ptérygoïdienne est très longue mais ouverte postérieurement sur le basisphénoïde. La cloison interne se prolonge vers l'arrière par un processus médian des ptérygoïdes (Fig. 40d).

Les choanes de *Teleosaurus* sont de forme circulaire, les processus postérieurs des palatins sont longs mais les ptérygoïdes sont très réduits et ne forment ni bourrelet postérieur, ni crête médiane (Fig. 40e).

2 . Les Metriorhynchidae

Chez *Pelagosaurus* (Fig. 40f), la fosse ptérygoïdienne est très allongée. Les choanes sont de forme très angulaire. Les processus postérieurs des palatins sont très longs en arrière de leur symphyse. Latéralement, les ailes des ptérygoïdes se substituent progressivement aux processus postérieurs des palatins pour constituer le bord latéral des fosses. Les ptérygoïdes se soudent

ventralement pour former une crête médiane dans le prolongement de la cloison des canaux naso-pharyngiens. *Pelagosaurus* montre donc à la fois des caractères retrouvés sur les Teleosauridae contemporains (fosse ptérygoïdienne allongée) et des caractères annonçant les Metriorhynchidae plus récents (bord antérieur des choanes anguleux).

Selon Kålin (1955), les terminaisons postérieures des palatins des Teleosauridae et des Metriorhynchidae sont en contact sur toute leur longueur et le bord antérieur des choanes est modérément concave. Ce caractère est utilisé par Clark (1986, p.406) afin de séparer *Pelagosaurus* des Teleosauridae et des Metriorhynchidae. Les différences entre la forme des choanes de *Pelagosaurus* (Fig. 40f), de *Steneosaurus brevior* (Fig. 40a) ou de certains *Metriorhynchus* calloviens (Fig. 40g) sont trop ténues et ne portent en fait que sur l'angle formé par les processus latéraux des palatins.

Deux types de choanes peuvent être observés chez les *Metriorhynchus* calloviens :

- Type 1, (Fig. 40h) : les choanes sont triangulaires. La pointe, dirigée vers l'avant, forme un angle de 50 à 70°. Ce type a été décrit sur *M. superciliosus* (E. E.-Deslongchamps, 1867-69, pl.20 et Wenz, 1968, fig.8) et peut-être sur *M. cf. durobrivensis* du Callovien inférieur du Poitou (Vignaud, 1991 et 1993).

- Type 2, (Fig. 40g) : le bord postérieur des palatins forme deux processus latéraux et un processus médian qui donnent aux choanes une forme complexe en "M". Ce type de choanes a été décrit sur *M. brachyrhynchus* (Leeds, 1908 et Andrews, 1913, text-fig.58) et sur *M. casamiquelai* (Gasparini, 1980).

Il paraît extrêmement hasardeux d'interpréter ces observations en terme de systématique puisque le type 1 est essentiellement présent sur les formes longirostres mais aussi probablement sur le spécimen brévirostre du Callovien inférieur du Poitou. De même, le type 2 est décrit sur les spécimens brévirostres mais Leeds (1908) et Andrews (1913) signalent la présence de choanes "du même type que celles de *M. brachyrhynchus*" sur un crâne de l'Oxford-Clay anglais attribué à *M. superciliosus* (BMNH R 3016).

La forme de la fosse ptérygoïdienne est très généralement ovoïde et, excepté sur *M. casamiquelai* (Fig. 40i), elle n'est pas fermée postérieurement par le bourrelet ptérygoïdien rencontré chez les *Steneosaurus* contemporains. Chez tous les *Metriorhynchus* calloviens, les canaux naso-pharyngiens sont prolongés vers l'arrière par une carène formée par les ptérygoïdes.

La face palatine des formes kimméridiennes et tithoniennes est très mal connue. Chez *Geosaurus araucanensis*, les choanes sont régulièrement arrondies, la fosse ptérygoïdienne est oblongue et séparée en son milieu par une carène médiane peu développée dorso-ventralement et close vers l'arrière par un bourrelet ptérygoïdien (Fig. 40j).

d - Les sillons palato-maxillaires

La présence de deux sillons parallèles (Fig. 35b, *s.p.m.*), d'extension antéro-postérieure sur la partie antérieure des palatins et la face ventrale des maxillaires est classiquement considérée comme caractérisant la famille des Metriorhynchidae (Mercier, 1933, Wenz, 1968, Clark, 1986, etc.).

Ces sillons trouvent leur origine à partir de deux foramens situés sur le processus antérieur des palatins (*Teleosaurus gaudryi*) ou en avant de la suture maxillaires / palatins. Ils sont généralement faiblement exprimés sur les palatins puis se creusent fortement sur la première moitié environ de leur parcours maxillaire. Ils disparaissent progressivement vers l'avant au niveau de la 4ème à la 15ème dent selon les spécimens.

Leur présence a été signalée dans des termes sensiblement identiques sur tous les Metriorhynchidae : *Pelagosaurus*, *Teleosaurus* (Collot, 1905), *Metriorhynchus*, *Geosaurus* (Broili, 1932) et *Dakosaurus*. L'extension antérieure varie considérablement d'un spécimen à l'autre. La terminaison maxillaire se situe très généralement vers le tiers antérieur des maxillaires. De même, les foramens originels sont parfois totalement oblitérés, notamment sur les formes post-bathonniennes.

Chez les Teleosauridae, E. Eudes-Deslongchamps (1867-69, pl.12, fig.1 et 3) mentionne et figure de tels sillons sur la face ventrale des maxillaires de *Teleosaurus gladius* mais paradoxalement, cette observation est tombée dans l'oubli durant plus d'un siècle. Récemment, Godefroit (1994 a et b) signale leur présence sur deux crânes de *Steneosaurus* sp. du Toarcien belgo-luxembourgeois. Nous avons pu observer ce type de sillons sur certains crânes de Teleosauridae du Lias anglais (*Steneosaurus brevior*, BMNH R 756), du Bathonien (*S. boutillieri*, OUM J 1403, *S. megistorhynchus*, in : Godefroit et al., 1995), du Callovien anglais (*S. teleosauroides*, SMNS 10114, Pl. 7, fig.e et f, et *Mycterosuchus nasutus*, SMC sans numéro) et poitevin (LPP.M.37, Fig. 42b et Pl. 8, fig.b) et du Kimméridgien du Jura suisse (*Machimosaurus hugii*, NMS 7012, Pl. 13, fig.b). Sur le spécimen du Callovien moyen du Poitou, les sillons semblent trouver leur origine non pas à partir de deux foramens comme chez les Metriorhynchidae, mais à partir d'un seul foramen situé au niveau de la suture inter-palatale (Fig. 42b). Ce foramen est aussi visible sur le crâne de *S. edwardsi* (LPP.M.21, Fig. 34c) mais aucun sillon n'a pu être décelé sur ce crâne. En accord avec Godefroit (1994 a et b), la présence de sillons palato-maxillaires ne peut donc pas être considérée comme une apomorphie de la famille des Metriorhynchidae.

5 . La face occipitale

a - composition de la face occipitale

La composition et la forme de la face occipitale des Teleosauridae (Fig. 42c) et des Metriorhynchidae (Fig. 35c) sont sensiblement identiques. Les variations observées portent sur le

développement plus ou moins important de certaines unités osseuses (carré, pariétal, basioccipital, etc.).

La bordure dorsale est composée mésialement par le pariétal (*Pa*) et latéralement par les squamosaux (*Sq*). La face occipitale du pariétal est massive et de forme quadrangulaire. Le supraoccipital (*SOcc*) est très réduit, il surplombe le foramen magnum (*f.m.*) et est bordé latéralement par les exoccipitaux (*EOcc*), mésialement plats, qui augmentent de reliefs pour former les processus paroccipitaux (*pr.parocc.*). Latéralement, les squamosaux forment deux surfaces planes, obliques vers l'avant qui ferment la face occipitale. La moitié inférieure de la face occipitale est essentiellement composée mésialement par le basioccipital (*BOcc*), formant partie du condyle occipital (*c.o.*), et latéralement par les carrés (*Q*) et les processus articulaires des carrés. Les apophyses basioccipitales (*ap.bocc.*) encadrent la partie occipitale du basisphénoïde (*BSph*) qui compose la bordure du foramen inter-tympanique médian (*f.int.*).

b - les foramens

Les foramens de la face occipitale du crâne ont été interprétés d'après les connaissances acquises sur les crocodiles actuels. Dès le siècle dernier, J.A. et E. Eudes-Deslongchamps s'inspirèrent des recherches de Geoffroy Saint-Hilaire (1825) et de Blainville (1835) sur la signification fonctionnelle de ces foramens. Wenz (1968) réinterprète le rôle des foramens d'après des données plus récentes acquises sur l'anatomie des crocodiles actuels, notamment par Shiino (1914), Kälén (1931), Wettstein (1937-54) et de Broin (1965).

Les fenêtres post-temporales (Fig. 41c, *f.postt*) sont matérialisées par deux petits orifices, rarement observables, situés à proximité de la suture pariétal / supraoccipital / squamosal. Selon Broin (1965) et Wenz (1968), elles sont en liaison avec les fenêtres supratemporales. Chez *Peipehsuchus*, elles sont plus développées et occupent la majeure partie de la face occipitale du pariétal (Li, 1993). Compte tenu de la rareté du matériel rapporté à cette espèce, il paraît hasardeux de se prononcer sur la validité d'un tel caractère.

De part et d'autre du foramen magnum (*f.m.*), la sortie du nerf hypoglosse XII est subdivisée en deux foramens : XII 1 et XII 2 (Fig. 41c et 42c, XII). En raison de leur taille très réduite chez les *Thalattosuchia*, il est extrêmement difficile de les discerner.

Le foramen crânio-carré (Fig. 41c et 42c, *f.cr.*), est en position très latérale. Il s'ouvre en direction postéro-latérale et est surplombé par les processus paroccipitaux (*pr.parocc.*).

Sous la partie mésiale du processus paroccipital, s'ouvre un groupe de petits foramens dont le nombre semble assez variable (Fig. 41c et 42c, IX+X+XI). Deux de ces foramens sont assez généralement reconnus (Wenz, 1968 et 1970). Cependant, l'exceptionnelle conservation de certains crânes du Callovien moyen du Poitou, et notamment de LPP.M.37 (Fig. 42c et Pl. 8, fig.c), permet de distinguer les deux foramens classiquement reconnus accompagnés, mésio-ventralement, de quatre autres petits foramens accessoires (Fig. 42c, IX+X+XI). Selon Wenz (1968), les deux principaux foramens sont attribués aux nerfs IX, X et XI, "sans qu'il soit possible de préciser le rôle

de chacun" (de ces foramens) (p.171). Selon Clark (1986), le nerf IX passe dans un foramen indépendant des nerfs X et XI chez les Teleosauridae et les Metriorhynchidae, excepté dans le genre *Pelagosaurus* chez qui ces trois nerfs passeraient dans le même foramen. Compte tenu, d'une part de l'état de conservation de la plupart des spécimens de *Pelagosaurus*, et d'autre part de la variabilité importante enregistrée à la fois sur le matériel du Poitou et sur les crocodiles actuels (Broin, 1965, p.16), il paraît hasardeux de tenir compte de ce caractère à des fins systématiques. Wenz (1968) signale d'autre part la présence, sur un jeune *Metriorhynchus* du Callovien de Normandie, d'un orifice unique pour la sortie des nerfs IX, X et XI.

Les foramens de l'artère carotide interne (*a.car.int.*) sont situés de part et d'autre du condyle occipital, ventralement aux foramens IX, X et XI précités. Chez les Metriorhynchidae et les Teleosauridae liasiques, ces foramens s'ouvrent postérieurement et directement dans la partie inférieure des exoccipitaux (Fig. 41c, *a.car.int.*). Chez les Teleosauridae post-liasiques (*Teleosaurus*, *Steneosaurus* et peut-être *Machimosaurus*), ces foramens sont protégés par un processus dorso-ventral développé dans la partie inférieure des exoccipitaux (Fig. 42c, *a.car.int.*) ; ils ne s'ouvrent donc plus postérieurement mais en direction ventrale.

Le foramen inter-tympanique médian (*f.int.*) est ouvert essentiellement sur la face ventrale du crâne chez les adultes (Fig. 42b, *f.int.*) et en position très postérieure chez les jeunes (Fig. 41c, *f.int.*). Le développement des apophyses basioccipitales vers l'avant au cours de la croissance, repousse le foramen inter-tympanique médian en position plus antérieure chez l'adulte.

L'anatomie de la face occipitale est très difficile à préciser, en raison notamment de la conservation très souvent médiocre. La déformation dorso-ventrale ne permet pas d'apprécier le réel développement des unités osseuses. Le matériel du Poitou est rarement déformé et la présence de formes juvéniles permet de préciser les variations ontogéniques.

Sur une série de crânes de taille croissante, le diamètre relatif des principaux foramens diminue chez les plus grands spécimens (foramen magnum, foramen de l'artère carotide interne, foramens crâniens, etc.). Parmi les autres constituants de cette face, les reliefs subissent une allométrie négative (condyle occipital, processus paroccipitaux, squamosaux, reliefs pariétaux et apophyses basioccipitales). La hauteur dorso-ventrale peut être subdivisée en deux parties à croissance différente : la part prise par la partie supérieure au foramen magnum augmente, essentiellement en raison de la croissance du pariétal. La part prise par la partie inférieure diminue, corrélativement à l'allométrie négative de la partie médiane du basioccipital et à son déplacement vers la face ventrale (voir LPP.M.22, Pl. 18, fig.c et LPP.M.23, Pl. 20, fig.c).

6 . La face latérale et les cavités internes

a - composition de la face latérale

Comme le signale Wenz (1968), la face latérale de la boîte crânienne est difficile à interpréter en raison de l'oblitération des sutures. Cette interprétation n'est possible que sur les jeunes spécimens chez lesquels les sutures sont encore visibles. La plupart des observations sont donc effectuées sur un *Metriorhynchus* juvénile du Callovien moyen du Poitou (LPP.M.23, Fig. 41d et Pl. 20, fig.d).

La partie supérieure de cette face est composée antérieurement par le frontal (*Fr*) et postérieurement par le pariétal (*Pa*). L'aile horizontale du frontal constitue la partie antérieure du plancher de la fenêtre supratemporale. Le latérosphénoïde (*LSph*) est formé par une surface supérieure concave qui surplombe une surface inférieure dans laquelle s'ouvrent les orifices des branches ophtalmiques profonde (*V1*), maxillaire et mandibulaire (*V2+3*) du nerf trijumeau. Ventralement, la suture avec le basisphénoïde (*BSph*) n'est pas discernable. Postérieurement, le latérosphénoïde est au contact avec le prootique (*Pro*) de forme ovoïde qui constitue une partie de l'angle interne mésio-postérieur de la fenêtre supratemporale. Le carré (*Q*) envoie ventralement et vers l'avant un processus qui participe à la formation de la paroi externe de la boîte crânienne et qui borde le foramen *V2+3*. Un petit processus dorsal du carré sépare le prootique de la bordure dorsale du foramen *V2+3*. La partie basale de la face latérale de la boîte crânienne est composée postérieurement par le basisphénoïde qui est recouvert antérieurement par le ptérygoïde (*Ptg*).

b - les cavités internes

La belle conservation des spécimens du Callovien du Poitou permet d'observer la forme des cavités crâniennes. Les structures ventrales situées entre les préfrontaux (*PFr*) et la quille postérieure des ptérygoïdes (*Ptg*) sont conservées sur de nombreux spécimens (LPP.M.23, Fig. 41b et Pl. 20, fig.b ; LPP.M.22, Pl. 19, fig.b, etc.).

Au niveau des angles externes des préfrontaux (*PFr*), le bulbe olfactif (*b.olf.*) forme un élargissement entre les piliers préfrontaux. Postérieurement, le second renflement correspond au passage du tractus olfactif (*t.olf.*) situé entre la barre postorbitaire et la suture frontal / latérosphénoïde. Enfin, sur le spécimen juvénile rapporté à *Metriorhynchus* sp. (LPP.M.23, Fig. 41b) un troisième élargissement, situé en avant de la quille formée conjointement par le basisphénoïde et les ptérygoïdes, doit probablement correspondre à la partie basale du bulbe rachidien (*b.rach.*) (Anthony, 1970).

7. La mandibule

La mandibule est composée de six unités osseuses : quatre sur la face externe (dentaire, angulaire, surangulaire et articulaire) et deux unités sur la face interne (splénial et coronoïde).

La principale différence structurale entre la mandibule des Teleosauridae et des Metriorhynchidae réside dans la présence ou l'oblitération de la fenêtre mandibulaire des Metriorhynchidae (au moins à partir du Callovien). Les autres différences sont d'ordre essentiellement biométrique.

1. Les Teleosauridae

Dans cette famille, peu de modifications structurales sont apparentes entre les mandibules des formes liasiques et des formes du Malm.

Le plateau antérieur est généralement plus large que la symphyse et sa largeur augmente avec l'âge des individus, corrélativement à l'élargissement du prémaxillaire. Chez *Teleosaurus*, il n'est pas allongé alors que chez *Steneosaurus*, son développement principal est en direction antéro-postérieure avec une forte composante latérale sur les formes brevirostres comme *S. boutilieri* du Bathonien (OUM J 1416, *in* : Phizackerley, 1951 fig.6) ou *Machimosaurus mosae* du Kimméridgien du Quercy (Pl. 13, fig.c ; initialement rapportée à *Steneosaurus* sp. *in* : Hantzpergue *et al.*, 1982).

La symphyse mandibulaire est toujours composée des dentaires (*Dt*) et des spléniaux (*Sp*). Le développement antérieur de ces unités est très variable au sein d'une même espèce. Les coronoïdes (*Cor*) participent fréquemment à la formation du rebord latéral de la symphyse. Aucune corrélation n'a cependant pu être mise en évidence entre la longueur totale de la mandibule et la participation des coronoïdes et des spléniaux à la formation de la mandibule. Ainsi par exemple, la mandibule du Bathonien de Tercé (Vienne), rapportée à *S. cf. megistorhynchus* par Vignaud (1993) est longue de 116 cm (Pl. 10, fig.a). La participation des coronoïdes est sensiblement identique à celle observée sur la mandibule rapportée à *Steneosaurus* sp. LPP.M.6 (Pl. 9, fig.c et d) appartenant à un très jeune individu. L'extension antérieure des spléniaux est proportionnellement plus importante sur la petite mandibule que sur la grande. Ce schéma, observé aussi sur des spécimens de l'Oxford-Clay anglais, montre que la croissance de la mandibule est essentiellement la résultante du développement antérieur des dentaires.

La face linguale de la symphyse est légèrement concave, convexe ou plane, sans qu'il soit possible de corréler cette typologie à des variations ontogéniques, stratigraphiques ou systématiques.

La terminaison postérieure de la symphyse est oblique vers l'arrière. La réunion des spléniaux se fait postérieurement sur la face inférieure. La longueur de la symphyse sera analysée à l'aide de méthodes biométriques.

La section transversale de la symphyse est très variable. Globalement, elle est de forme quadrangulaire chez les jeunes individus et plus étendue latéralement chez les individus plus âgés. La section de la symphyse des formes brévirostrés est trapue que celle des formes longirostrés.

Le bord alvéolaire est oblique latéralement.

Les branches mandibulaires sont caractérisées par la présence d'une fenêtre d'extension principale antéro-postérieure très variable. Dodson (1975) a montré que chez *Alligator mississippiensis*, l'extension de la fenêtre était très variable ontogéniquement et individuellement.

Selon Clark (1986), la longueur des processus rétro-articulaires est liée à la longirostrie. Dans le genre *Steneosaurus*, du Lias au Tithonien, les mesures prises sur une trentaine de mandibules complètes (disponibles en collections ou d'après les descriptions et/ou les figurations originales) montrent que les processus rétro-articulaires représentent entre 9 et 10,5% de la longueur totale de la mandibule chez les formes longirostrés (*S. gracilirostris* du Toarcien, *S. megistorhynchus* du Bathonien, *S. leedsi* et *Mycterosuchus nasutus* du Callovien, *S. cf. megarhinus* in : Vignaud *et al.*, 1993 et *S. jugleri*, Pl. 11, fig.e du Malm) alors que chez les formes mésorostres et brévirostrés, ils représentent entre 10,7 et 12,4% de la longueur totale (*S. bollensis* du Toarcien, *S. larteti* et *S. boutilieri* du Bathonien, *S. obtusidens*, *S. durobrivensis* du Callovien, *S. heberti* de l'Oxfordien et *Machimosaurus hugii* du Kimméridgien). La robustesse de ces processus est plus importante chez les formes brévirostrés.

2. Les Metriorhynchidae

La mandibule de *Pelagosaurus* est encore très semblable à celle des Teleosauridae contemporains comme *Steneosaurus bollensis* par exemple. Le plateau antérieur est légèrement élargi, la symphyse est relativement longue et la fenêtre mandibulaire est encore présente et bien développée. Les processus rétro-articulaires sont proportionnellement courts (entre 6 et 8% de la longueur totale de la mandibule).

La mandibule de *Teleidosaurus* n'est connue que sur l'holotype de *T. calvadosi*. Elle est courte, trapue, plus haute que chez *Steneosaurus*, le plateau antérieur est peu élargi, les processus rétro-articulaires sont courts et non recourbés vers le haut. Contrairement aux Teleosauridae, le surangulaire est peu développé dorsalement. La fenêtre mandibulaire est présente.

La présence de la fenêtre est l'un des arguments avancés notamment par Kälin (1955), en tant que caractère "typophénique" (c'est à dire plésiomorphe) pour ranger *Pelagosaurus* et *Teleidosaurus* parmi les Teleosauridae. Chez les crocodiles actuels (Première partie : Les crocodiles actuels), la signification morpho-fonctionnelle de cette structure est d'être à l'origine de l'insertion du *musculus intramandibularis*. Nous avons vu que la principale fonction de ce muscle était le maintien de la gueule ouverte lors du "bâillement" quand le crocodile est en position de repos à terre. La disparition de la fenêtre mandibulaire chez les Metriorhynchidae récents (*Metriorhynchus*,

Geosaurus et *Dakosaurus*) pourrait être liée à l'abandon du milieu de vie terrestre à partir du Callovien.

A partir du Callovien inférieur, les *Metriorhynchidae* sont caractérisés par l'oblitération totale de la fenêtre mandibulaire (*Metriorhynchus brachyrhynchus*, LPP.B.1, Pl. 16, fig. d et e). En arrière de la symphyse, la partie latérale des dentaires cède la place aux surangulaires (*SAng*) qui constituent la moitié supérieure externe de la branche mandibulaire. Postérieurement, les surangulaires se prolongent jusqu'à la surface articulaire. La partie inférieure des branches est formée par l'angulaire (*Ang*) dont la terminaison antérieure se fait ventralement, au niveau ou en arrière de la symphyse. Le processus postérieur constitue la majeure partie du processus rétro-articulaire.

La face interne est marquée par la présence d'une large fosse - la fosse adductrice mandibulaire (*f.add.md*) - bordée antérieurement par le dentaire et le coronoïde (*Cor*) et postérieurement par le processus articulaire. Cette fosse est d'autant plus profonde que la branche mandibulaire est large et que le processus dorsal du surangulaire est courbé vers l'intérieur ; elle est donc plus creusée chez les formes brévirostrés.

Les processus rétro-articulaires sont courts par rapport aux *Teleosauridae*, ils ne représentent que de 3 à 5% de la longueur totale de la mandibule. Ils sont relativement plus courts chez les formes brévirostrés. Sur la mandibule LPP.M.8 (Pl. 21, fig.d et e) appartenant à un jeune métriorhynque, le processus est très long par rapport à la hauteur au niveau de la surface articulaire. Une allométrie de croissance fortement négative est à envisager. Chez les crocodiles actuels, cette structure suit une croissance allométrique majorante (Dodson, 1975a). Elle est notamment à l'origine de l'insertion du *Musculus pterygoïdeus posterior* qui assurerait une partie de la lutte contre la désarticulation de la mandibule (Première partie : Les crocodiles actuels).

Sur la face linguale, les dents sont disposées sur une surface oblique vers l'extérieur et sont irrégulièrement espacées. Les dernières sont implantées en arrière de la symphyse, sur une longueur très variable. La partie antérieure de la symphyse n'est pas élargie et est dans le prolongement du bord latéral de la mandibule.

La longueur relative de la symphyse est variable et sera discutée lors de l'analyse biométrique des caractères. De même, la participation des spléniaux à la formation de la symphyse est très variable. Globalement, ils sont plus courts et plus larges chez les brévirostrés mais aucune corrélation réelle n'a pu être mise en évidence entre les espèces et l'extension antérieure des spléniaux (exprimée en nombre de dents ou en pourcentage de la symphyse ou de la longueur totale de la mandibule).

La mandibule de *Geosaurus* est très mal connue. Les dentaires sont réduits antérieurement et la majeure partie de la face externe de la mandibule est assurée par l'angulaire et le surangulaire (Fraas, 1902 et Barfeld *et al.*, 1988). La mandibule de l'holotype de *G. araucanensis* est bien

conservée mais déformée : elle est grêle, très allongée, la symphyse est étroite et les processus rétro-articulaires sont proportionnellement allongés (Pl. 28, fig.e).

Les restes de mandibules de *Dakosaurus* sont très rares et de trop mauvaise conservation pour permettre une description précise.

8 . La denture

Les variations de la morphologie dentaire, observées au sein d'une même espèce ou dans des espèces différentes ont attiré l'attention des anciens auteurs qui ont parfois créé de nouveaux taxons uniquement sur des caractères dentaires. De manière générale, les dents sont implantées irrégulièrement et la distance inter-alvéolaire est très variable au sein d'une espèce. De fortes variations de ce type ont même été observées entre les côtés d'un même crâne comme par exemple *Steneosaurus* sp. du callovien moyen du Poitou (LPP.M.35, Pl. 8, fig.d et e).

a : L'implantation des dents

Chez les Teleosauridae, la rangée dentaire peut être subdivisée en trois parties correspondant, à la mâchoire supérieure (Fig. 43a) : au prémaxillaire, au maxillaire et à la partie postérieure du maxillaire, et à la mâchoire inférieure (Fig. 43b) : au plateau antérieur, au corps principal de la symphyse et enfin à la partie post-symphysée. Les deux premières dents (supérieures et inférieures) sont de taille réduite et sont plus ou moins dirigées vers l'avant. Les deux suivantes sont les plus grandes et sont dirigées sur le côté. Elles sont immédiatement suivies par une dent plus petite qui est la 5ème prémaxillaire ou la 1ère maxillaire selon l'espèce. Sur le maxillaire et la partie principale de la symphyse, les dents sont de taille variable (notamment en raison du mode de remplacement) mais le diamètre des alvéoles est sensiblement constant ; il diminue sur la partie post-symphysée (Fig. 43a et b).

Chez les Metriorhynchidae, la plus grande dent (4ème supérieure et 3ème inférieure) est immédiatement suivie d'une dent plus petite. Le diamètre des alvéoles suivantes augmente puis se stabilise jusqu'à l'extrémité postérieure de la rangée dentaire (Fig. 43c et d).

b : Les modifications morphologiques de la denture

Nous avons vu que chez les crocodiles actuels, la poussée dentaire était un phénomène complexe qui induisait d'importantes modifications d'ordre structurel dans la denture. Chez les Thalattosuchia, ce phénomène est difficilement observable en détail et le matériel fossile n'en offre qu'un aperçu ponctuel et souvent altéré. Cependant, quelques spécimens suffisamment complets et

bien conservés permettent de préciser les variations morphologiques de la denture. Ces modifications portent essentiellement sur la forme et l'ornementation des dents.

La variabilité de la forme des dents d'un individu est globalement assez faible si l'on excepte les modifications liées à l'ontogénie, au stade dentaire et à la position de la dent sur les trois parties de la rangée dentaire définies ci-dessus. Les principales modifications individuelles sont liées au stade dentaire atteint par la dent (voir "La dentition", Première partie : Les crocodiles actuels, p.28). Sur la plupart des individus portant à la fois des dents de fonction et des dents de remplacement (LPP.M.35, Pl. 8, fig.d et e), on observe sensiblement les mêmes tendances :

- l'apex devient plus mousse
- l'expression de l'ornementation se réduit
- la hauteur de la dent au dessus du plateau alvéolaire augmente, essentiellement en raison de la croissance de la racine, la hauteur de la couronne reste stable
- la forme de la couronne (mesurée par le rapport "hauteur de la couronne / longueur de la base") n'est pas modifiée
- l'intensité de la compression de la couronne n'est pas modifiée

Parallèlement à ces tendances liées à la croissance dentaire, on observe que sur les spécimens attribués à de vieux individus, les dents de fonction sont plus intensément usées et plus hautes au dessus du plateau alvéolaire (*Metriorhynchus brachyrhynchus*, LPP.B.3, Pl. 17, Fig.c, d et e). Ce phénomène est probablement à mettre en corrélation avec les observations de Westergaard & Fergusson (1990) selon lesquelles le remplacement dentaire est ralenti chez les vieux animaux.

Ces modifications de la morphologie dentaire est à l'origine de controverses au sujet de la validité diagnostique de ces caractères sur les espèces calloviennes *Steneosaurus obtusidens* et *S. durobrivensis*. Selon Andrews (1909 et 1913), les dents de remplacement en connexion sur le crâne type de *S. durobrivensis* (BMNH R 3701, Pl.5, fig. a, b et d) sont fortes et plus ou moins mousses. Il mentionne la présence de dents isolées, "said to be associated to the type", beaucoup plus grêles et pointues. Les dents de *S. obtusidens* sont très trapues et l'apex est arrondi. Massare (1987) réinterprète ces observations et attribue des dents "grêles et pointues" à *S. durobrivensis*. Adams-Tresman (1987b) montre par contre la grande similitude de forme entre certaines dents de *S. durobrivensis* et celles de *S. obtusidens*. Après examen détaillé des spécimens à l'origine de la controverse (au City Museum de Peterborough et au British Museum of Natural History de Londres), il apparaît en fait que les différences entre les dents de remplacement de certains spécimens de *S. durobrivensis* (Pl. 14, fig. a) et celles de *S. obtusidens* (Pl. 14, fig. b) sont parfois ténues mais l'apex est cependant toujours plus mousse chez *S. obtusidens*.

Ces différences sont plus importantes sur les dents en fonction : ainsi, à un stade dentaire donné, les dents de *S. obtusidens* sont très trapues et mousses alors que celles de *S. durobrivensis* restent relativement élancées. En aucun cas cependant, les dents de ces deux espèces n'atteignent la forme (gracile et apex pointu) des dents des formes longirostres comme le suggère Massare (1987).

c : Les morphotypes dentaires

1 . Les Teleosauridae ,

Les dents des Teleosauridae sont de forme générale conique. La compression est faible, la courbure et l'ornementation très variables, les carènes sont peu marquées ou absentes.

Chez *Teleosaurus*, les dents sont extrêmement grêles (la hauteur représente plus de 4 à 5 fois la longueur de la base de la couronne), finement et régulièrement côtelées (Pl. 14, fig.c). Elles sont courbes, non comprimées, orientées latéralement et ne présentent pas les carènes caractéristiques du genre *Steneosaurus*.

Dans le Lias, les dents ne montrent pas de grandes différences entre les *Steneosaurus* et *Platysuchus*. La courbure est modérée vers l'arrière, l'ornementation est composée de côtes fines et régulières. Les dents de *S. gracilirostris* sont plus grêles (le rapport "hauteur de la couronne / longueur de la base de la couronne" est voisin de 3, Godefroit, 1994a et b). Chez *S. brevior*, les dents sont globalement plus fortes mais le matériel rapporté à cette espèce est peu abondant et ne permet pas de préciser davantage (Westphal, 1961).

Chez les *Steneosaurus* et *Machimosaurus* du Jurassique moyen et supérieur, Vignaud (1995) reconnaît deux types dentaires dans le Bathonien puis cinq à partir du Callovien (Fig. 44). Ces morphotypes sont basés sur la forme (matérialisée par le rapport "Hauteur de la couronne / Longueur de la base de la couronne" (= H / L) et l'intensité de la courbure vers l'arrière) et sur l'ornementation de la couronne et la forme de l'apex.

1 - Type A : dents peu comprimées, caractérisées par une valeur "H / L" supérieure à 2,7. L'apex est constamment pointu, l'ornementation est régulière et n'atteint qu'exceptionnellement le sommet de la couronne. Ce type se rencontre chez les *Steneosaurus* longirostres. Trois sous-types peuvent être reconnus :

- **Type A1** : "H / L" est proche de 3. Les dents sont ornées de fines côtes, elles sont courbes vers l'arrière (Pl. 14, fig.d).

Ce type est présent sur *S. megistorhynchus*, *S. leedsi*, *S. teleosauroides*, *Mycterosuchus nasutus* et *S. depressus* du Bathonien et Callovien d'Europe.

- **Type A2** : "H / L" compris entre 2,7 et 3, l'ornementation se compose de fortes côtes régulières, au nombre de 13 à 17 seulement par dent (Pl. 14, fig.e).

Ce type de dent ne se rencontre jusqu'à présent que sur un crâne de *Steneosaurus* longirostre du Callovien moyen du Poitou (LPP.M.35 et LPP.M.37, Pl. 8).

- **Type A3** : "H / L" supérieur à 3,5, la dent est très grêle, et sub-v verticale ou légèrement courbée au dessus du plateau alvéolaire. L'ornementation est composée de côtes fines et nombreuses (Pl. 14, fig.f).

Ce type de dents est reconnu chez les formes longirostres du Malm telles que *S. cf. megarhinus* du Kimméridgien du Quercy (Pl.12 et Vignaud *et al.*, 1993) et de nombreuses dents isolées provenant du Kimméridgien de Suisse. Les dents de *S. priscus* du Tithonien de Bavière (BMNH R 1086, Pl. 11, fig.f) et de *S. jugleri* de l'Oxfordien (Buffetaut *et al.*, 1985) de Normandie et du Kimméridgien du Hannovre (Selenka, 1867) appartiennent aussi vraisemblablement à ce type, de même que celles de *S. morinicus* du Kimméridgien supérieur du Boulonnais (Pl. 11, fig.d).

2 - Type 2 : Dents fortes, le rapport "H / L" est inférieur à 2,5. L'apex est constamment mousse, même sur les dents de remplacement. L'ornementation est bien exprimée sur la totalité de la couronne. Ce morphotype se rencontre chez les formes mésorostres et brévirostres dès le Bathonien. Il peut être subdivisé en deux sous-types, B1 et B2, caractérisés d'une part par la valeur de "H / L", et d'autre part par l'ornementation.

- **Type B1** : la valeur "H / L" est comprise entre 2,0 et 2,3. Les côtes sont régulières sur la couronne et peuvent être anastomosées sur l'extrémité apicale. L'apex est nettement moins émoussé que sur le type suivant (Pl. 14, fig.a et g).

Ce type est très fréquent dans le Bathonien (*Steneosaurus larteti*, *S. boutillieri* et *S. meretrix*) et le Callovien (*S. durobrivensis* et *S. heberti*). D'après les descriptions originelles de E. Eudes-Deslongchamps (1867-69), les dents de *S. edwardsi* (Oxfordien inférieur) seraient aussi de ce type. De même, les dents de *Steneosaurus* sp. du Kimméridgien du Canton de Vaud (Suisse) décrites par Guignard & Weidmann, 1977 (MGCL 40484) ainsi que celles de *S. rudis* (Pl. 13, fig.f) du Tithonien du Boulonnais (Sauvage, 1872) montrent de nombreuses affinités avec ce type dentaire (robustesse, nature et forme de l'ornementation, etc.). A défaut de matériel plus complet, il est difficile de préciser le type (B1 ou B2) des dents de *S. hulkei* de l'Oxford-Clay anglais (Andrews, 1913) ; les dents présentes sur l'holotype (BMNH R 2074, Pl.5, fig.e et f) sont très fragmentaires.

- **Type B2** : le rapport "H / L" est inférieur à 1,8. L'ornementation, composée de côtes à section anguleuse, est plus ou moins régulière et bien exprimée sur les deux tiers inférieurs de la couronne. Le tiers apical est caractérisé par une ornementation très irrégulière (Pl.14, fig.b, h et i). L'apex est toujours mousse et l'usure se manifeste essentiellement par une petite surface lisse sur le côté de l'apex (Krebs, 1968).

Les caractéristiques de ce type de dents sont à l'origine de la création du genre *Machimosaurus* Meyer, 1837, dont la diagnose originelle était uniquement basée sur des dents isolées. L'espèce *M. hugii* est ainsi essentiellement connue par des dents isolées et par quelques rares restes osseux. Elle est connue de l'Oxfordien supérieur de Lorraine (Maubeuge, 1963) au Kimméridgien et Tithonien de France (Ain, Buffetaut, 1982d ; Bourgogne, Sauvage, 1879 ; Quercy,

Sauvage 1900b et 1902 ; Indre, Sauvage, 1900a et Vignaud *et al.* 1993 ; Normandie, Buffetaut, 1982c et Boulonnais, Sauvage, 1874), de Suisse (Huene, 1926), d'Allemagne (Selenka, 1867) et du Portugal (Sauvage, 1896 et Krebs, 1968). Les espèces *M. interruptus* et *M. ferox* (Sauvage, 1888 et 1900a), créées à partir de dents isolées, ont été mises en synonymie avec l'espèce précédente (Krebs, 1968 et Buffetaut, 1982d). L'espèce *M. mosae* a été originellement décrite en Lorraine (Sauvage & Liénard, 1879). Récemment, Hua *et al.*, 1993 ont décrit un superbe squelette provenant du Kimméridgien du Boulonnais. La mandibule du Kimméridgien supérieur de Gigouzac (Quercy) attribuée à *Steneosaurus* sp. par Hantzpergue *et al.*, 1982, doit être rapprochée de *Machimosaurus mosae* avec qui elle partage le nombre et la forme des dents (Pl.14, fig.i), la brièveté et la forme de la symphyse et la robustesse générale de ses formes.

Les dents de *Steneosaurus obtusidens* Andrews 1909 sont identiques à celles attribuées à *Machimosaurus hugii* et *M. mosae* (Hua *et al.*, 1994). Cette espèce est connue dans le Callovien moyen et supérieur d'Angleterre (Andrews, 1909 et 1913), de Normandie (Hua *et al.*, 1994) et dans l'Oxfordien de Lorraine (Basse de Ménorval, 1963 attribue le crâne décrit par Maubeuge, 1963 à *S. obtusidens*).

En se basant sur les descriptions originales de Tribollet (1873), les dents de *S. picteti* du Tithonien du Jura suisse appartiennent probablement au type B2. Comme le mentionne Buffetaut (1982d), c'est donc à tort que von Huene (1926) attribue des fragments de crânes portant des dents grêles du Kimméridgien de Solothurn (Suisse) à cette espèce. Enfin, le fragment de mâchoire du Valanginien supérieur du Massif d'Allauch (Sud-Est de la France), décrit par Cornée & Buffetaut (1979) porte des dents dont il est difficile de préciser si elles appartiennent au type B1 ou B2.

Comme le signalent Hua *et al.* (1994), les différences de la morphologie dentaire chez ces spécimens sont extrêmement ténues et ne portent que sur des paramètres trop variables (courbure, nombre de côtes, détails du dessin de l'ornementation apicale) pour être retenus. Il paraît donc tout à fait aléatoire de vouloir discriminer ces espèces uniquement sur les caractères de la morphologie dentaire.

2 . Les Metriorhynchidae

Les dents de *Pelagosaurus* sont encore très semblables à celles des Teleosauridae contemporains (dents grêles, coniques, légèrement courbes vers l'arrière, ornées de côtes saillantes). Par contre, un début de compression vestibulo-linguale est très net sur le spécimen BMNH 32599 (Pl.15, fig.a, b et c). Sur le spécimen juvénile décrit par Duffin (1979), le diamètre de la base de la couronne est encore sub-circulaire.

Buffetaut & Thierry (1977) décrivent l'empreinte d'un fragment de mandibule (CSTD 812) du Bathonien inférieur de Côte d'Or qu'ils rapportent à un Téléosauridé ou au genre *Teleidosaurus*. Les dents sont de section circulaire, fortement côtelées et sans carène. L'état de conservation de ce spécimen ne permet malheureusement pas de préciser ni son attribution exacte, ni le détail des dents.

Les dents de *Metriorhynchus* sont comprimées vestibulo-lingualement (la face vestibulaire est toujours plus comprimée que la face linguale), courbes et plus ou moins carénées. L'apex est généralement pointu. L'ornementation est très discrète et se compose de quelques côtes mieux exprimées sur la face linguale. Deux types dentaires ont été mis en évidence sur ce genre (Vignaud, 1995).

- **Type 1** : dents trapues et courbées vers l'arrière. L'ornementation est discrète et peut être irrégulière. L'apex est mousse sur les dents de fonction. Les carènes ne sont apparentes que sur les dents de remplacement.

Ce type correspond à la "quatrième morphologie dentaire" définie par Massare (1984 et 1987). Il se rencontre sur la plupart des spécimens attribués à *Metriorhynchus superciliosus*, *M. laevis* et, selon Massare, sur *M. durobrivensis* de l'Oxford-Clay anglais.

- **Type 2** : les dents sont plus graciles, hautes, courbes vers l'arrière et parfois vers l'intérieur. La compression est plus importante, les carènes sont bien individualisées à tous les stades dentaires, l'apex est toujours pointu et l'ornementation quasiment inexistante.

Ces dents sont plus tranchantes que les précédentes ; c'est la "seconde morphologie dentaire" de Massare. Elle se rencontre sur la quasi-totalité des formes brévirostrées. Selon Massare (1987), ce type se rencontre aussi sur l'espèce longirostre *M. leedsi*. L'examen détaillé des spécimens attribués à cette espèce montre que les dents sont moins comprimées et légèrement plus mousses que celles du type 2.

Si ces deux types sont bien définis sur la plupart des spécimens, certains (dont ceux attribués à *M. durobrivensis*) sont plus équivoques et l'interprétation de Massare peut être contestée. Il apparaît donc, que de manière très générale, le type 1 se rencontre essentiellement sur les formes longirostrées. En terme d'habitudes alimentaires, ces formes auraient un régime plus durophage. Le type 2 est nettement plus "piquant" et se rencontre surtout sur les formes brévirostrées : il pourrait correspondre à un régime alimentaire composé de proies moins dures.

Les deux tendances matérialisées par les deux types dentaires reconnus sur les *Metriorhynchus* calloviens et oxfordiens s'amplifient sur les formes plus récentes. Les dents de *Dakosaurus* sont de grande taille, fortement comprimées, la carène est forte, la courbure vers l'intérieur est plus importante et l'apex est constamment pointu, l'ornementation, formée de fines rides longitudinales est très discrète (Debelmas & Strannoloubsky, 1956). Les dents de *Geosaurus* sont plus coniques à la base de la couronne et légèrement comprimées vers l'apex. Les carènes sont discrètes et l'expression de l'ornementation est très variable (nulle sur *Geosaurus giganteus*, BMNH R 1229, Pl.26, fig.f et irrégulière sur *G. araucanensis*, MCNLP 84.IV.25.1).

9. Le nombre de dents

1. Le nombre de dents chez les crocodiles actuels

Chez les crocodiles actuels, le nombre total de dents varie de 1 à 2 dents au sein d'une même espèce selon Kálin (1933). Cependant, Brazaitis (1973) et Regoniel (comm. pers.) relèvent la fréquence de nombreuses exceptions. La variation maximale du nombre total de dents classiquement mentionnée est de 4 dents par hémi-mâchoire chez *Caiman yacare* du Nord de l'Amérique du Sud. De même, si le nombre de dents prémaxillaires est fixe dans la plupart des espèces, des variations fréquentes de 1 à 2 dents ont été observées chez *Tomistoma schlegelii*, *Crocodylus porosus*, *C. palustris*, *C. cataphractus*, etc. (Brazaitis, 1973). Une variation de 1 à 2 dents entre les deux hémi-mâchoires sont fréquentes chez les crocodiles actuels (Regoniel, comm. pers.).

Les variations relevées par Mook (1921a) sur le nombre de dents en dessous de l'orbite, sont essentiellement dues à la modification de la position et de la taille de l'orbite durant le développement ontogénique de l'individu. Elles ne concernent donc pas directement le nombre de dents.

D'après Westergaard & Fergusson (1987 et 1990), toutes les positions dentaires sont initialisées dès le 40ème jour d'incubation. La seule variation normale liée à la croissance ontogénique est la perte de la 1ère position prémaxillaire et l'apparition de 1 à 2 dents en position postérieure du maxillaire.

2. Définition du caractère "nombre de dents" chez les Thalattosuchia

Depuis le début du siècle dernier, les auteurs ont multiplié les modes de calcul du nombre de dents, ce qui rend les synthèses parfois assez confuses. Ainsi, sur le crâne, sont régulièrement indiqués le nombre total de dents, le nombre de dents maxillaires ou encore le nombre de dents en avant et en arrière de la pointe antérieure des nasaux ou des palatins. Sur la mandibule, le nombre total, le nombre de dents symphysées ou le nombre de dents en avant ou en arrière de la pointe antérieure des spléniaux, sont autant de paramètres cités et utilisés à des fins systématiques. De nombreuses confusions ont ainsi été faites entre ces caractères.

Nous avons déjà vu que l'extension antérieure des nasaux était très variable au sein d'une même espèce (Chapitre "Analyse morphologique des caractères"). Le nombre de dents en avant de l'extrémité antérieure des nasaux est variable et ne peut donc correspondre qu'à une estimation très approximative du nombre total de dents.

L'extension antérieure des spléniaux est beaucoup moins variable mais souvent très difficile à discerner en raison de l'effacement de leur suture avec les dentaires. Quand la suture est visible, le nombre de dents en avant des spléniaux est un bon indicateur du nombre total de dents mandibulaires (Fig. 45). De même, la longueur relative de la symphyse est proportionnelle à la longueur totale de la mandibule. La variation du nombre de dents symphysées est sensiblement identique à celle observée sur la totalité de la mandibule (Fig. 45). Ce nombre partiel de dents constitue donc un bon indicateur du nombre total de dents.

Quand cela sera possible, nous indiquerons le nombre total de dents, subdivisé sur le crâne en nombre de dents prémaxillaires et maxillaires et sur la mandibule en nombre de dents symphysées et post-symphysées.

3 . Anatomie normale et pathologique

Certaines particularités anatomiques compliquent parfois l'estimation précise du nombre de dents. Ainsi, nous avons vu que le diamètre des alvéoles les plus postérieures a tendance à diminuer. L'espace inter-alvéolaire se réduit considérablement en arrière de la symphyse et sur le quart postérieur du maxillaire, jusqu'à ne plus subsister que par une fine paroi osseuse qui disparaît complètement sur le fossile, masquant ainsi le nombre réel de dents.

Sur plusieurs spécimens (notamment sur le type de *Steneosaurus obtusidens*, BMNH R 3168 et sur *S. leedsi*, CMP R 179) la rangée dentaire est marquée par la présence de profondes cupules formées par le contact des dents de la mâchoire opposée. Sur l'hémi-mandibule gauche de *S. leedsi* (CMP R 179), l'extrémité apicale des dents supérieures est parfois encore en place dans la cupule de contact. Seule une étude minutieuse permet de reconnaître l'alvéole de la mandibule de la cupule de la dent supérieure.

Enfin, sur quelques crânes de l'Oxford Clay anglais, la dent de remplacement ne pousse pas dans la cavité pulpaire de la dent de la génération précédente comme il est de règle, mais à côté de la dent de fonction. Il résulte de cette anomalie pathologique que certains alvéoles contiennent 2 voire même 3 dents de génération différentes, visibles à sa surface et modifiant ainsi l'estimation du nombre de dents.

4 . Le nombre de dents des *Thalattosuchia*

Compte tenu des difficultés énumérées ci-dessus pour déterminer le nombre exact de dents, nous nous sommes limité à analyser les spécimens présentant un intérêt particulier comme les spécimens types et ceux retrouvés en collection.

a - Les Teleosauridae

De fortes disparités existent dans le nombre de dents des spécimens rapportés aux cinq genres de cette famille.

Il existe peu de précisions concernant les formes liasiques. En raison notamment de la conservation du crâne, souvent en connexion avec la mandibule, il est difficile de préciser les nombres de dents total, prémaxillaires, maxillaires et symphysées (Westphal, 1961 et 1962a). La seule espèce liasique bien documentée du genre *Steneosaurus* (*S. bollensis*) porte 4 dents prémaxillaires et de 25 à 30 maxillaires selon Mateer (1977). Les données portant sur les dents inférieures sont plus approximatives ; globalement, la mandibule porterait de 25 à 40 dents sur les spécimens étudiés au British Museum of Natural History de Londres et au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. Pour *S. gracilirostris*, seuls quelques spécimens permettent d'apprécier le nombre de dents : selon Westphal (1962a), cette espèce porterait 38 dents supérieures. Un spécimen du Toarcien inférieur de Dudelange (Luxembourg) porterait une trentaine de dents par hémimâchoire supérieure (Godefroit, 1994a et b) mais le prémaxillaire n'est pas visible sur ce spécimen.

Peipehsuchus teleorhinus n'est connu que par un spécimen suffisamment complet pour permettre une détermination précise du nombre de dents. Selon Li (1993), la formule dentaire serait composée de 3 dents prémaxillaires et de 26 à 27 maxillaires.

Dans le Bathonien, les spécimens rapportés au genre *Teleosaurus* sont caractérisés par un grand nombre de dents mais la disparition de la plupart des crânes suffisamment complets ne permet pas de vérifier les estimations fournies par J.A. (1864a et 1868d) et E. (1867-69) Eudes-Deslongchamps. Selon ces auteurs, *T. geoffroyi* porterait de 35 à 40 dents inférieures, *T. cadomensis* de 45 à 50 et *T. gladius* de 58 à 60 dents.

Les espèces bathoniennes du genre *Steneosaurus* sont connues par des spécimens plus nombreux et encore en collection. Deux groupes d'espèces peuvent être constitués en se basant sur le nombre de dents total ou partiel (Fig. 45 et 46). *S. megistorhynchus* porte de 37 à 38 dents supérieures (E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69 et Godefroit *et al.*, 1995) et de 35 à 43 inférieures (Phizackerley, 1951 et Bigot, 1896a et b). Les autres espèces bathoniennes montrent un nombre de dents supérieures sensiblement identique : de 32 à 34 pour *S. larteti* et *S. meretrix* et de 31 à 32 pour *S. boutillieri*. De même, les nombres total et partiel (en avant des spléniaux et symphysées) de dents inférieures est identique chez *S. meretrix* et *S. boutillieri* (aucune mandibule n'a été rapportée à *S. larteti*).

Dans le Callovien, trois groupes de sténéosaures peuvent être reconnus d'après leur nombre de dents :

- un groupe composé de formes classiquement rangées parmi les longirostres et comprenant les espèces *S. leedsi* (45 à 46 dents supérieures et 43 à 44 inférieures), *S. teleosauroides* (45 à 46

supérieures et 43 à 45 inférieures) et *Steneosaurus* (= *Mycterosuchus*) *nasutus* (41 à 42 supérieures et 40 à 42 inférieures).

- un groupe composé de *S. depressus* (36 à 38 dents supérieures et 33 à 35 inférieures), *S. intermedius* (38 à 40 supérieures et 37 à 38 inférieures) et *S. heberti* (39 à 41 supérieures et 33 à 35 inférieures).

- le troisième groupe se compose de *S. edwardsi* (30 à 31 dents supérieures) et des espèces décrites dans l'Oxford-Clay anglais, *S. durobrivensis* (32 à 34 dents supérieures et 30 à 32 inférieures), *S. obtusidens* (une trentaine de dents supérieures et 28 inférieures) et *S. hulkei* (de 27 à 29 dents supérieures et 26 à 27 inférieures). Le crâne complet du Callovien moyen du Poitou (LPP.M.21), rapporté à *S. cf. heberti* (Brunet, 1969) porte le même nombre de dents que *S. durobrivensis*.

Dans le Kimméridgien-Tithonien, les spécimens rapportés à *Machimosaurus hugii* portent de 24 à 25 dents supérieures et inférieures. Le néotype de *M. mosae* (Hua *et al.*, 1993) porte de 20 à 21 dents supérieures et 19 dents inférieures. Sur la mandibule provenant du Kimméridgien de Gigouzac, Lot (Hantzpergue *et al.*, 1982), les nombres de dents totales, symphysées et en avant des spléniaux sont identiques à ceux rencontrés sur *M. mosae*.

Les spécimens longirostres du Kimméridgien et Tithonien, suffisamment complets sont rares. Le nombre de dents est donc estimé sur la plupart des spécimens. Certains de ces spécimens ont disparus des collections comme *Steneosaurus deslongchampsianus* (*in* : Cousin & Breton, 1994) ou l'holotype de *S. jugleri*. D'autres sont fragmentaires ou dans un état de conservation qui ne permet pas de préciser le nombre de dents :

- le type de *S. priscus* du Tithonien de Daiting (Soemmering, 1814) est désarticulé et couché sur la face ventrale sur une plaque de calcaire lithographique (BMNR R 1086, Pl.11, Fig.f). *S. priscus* du Tithonien du Sud-Est de la France (Buffetaut, 1980 ; Atrops, 1991 et 1994) est conservé en position ventrale sur une plaque de calcaire lithographique (MNHN, sans numéro). Selon Soemmering (1814) et Cuvier (1824), la mandibule de *S. priscus* (BMNH R 1086) possède 22 dents symphysées et 3 ou 4 postérieurement, le prémaxillaire porte 4 et le maxillaire (incomplet) 25 dents. Le réexamen du spécimen de Daiting montre que les nombres ont été sous-estimés et que la mandibule notamment porte en fait plus de 30 dents au total.

- le crâne type de *S. bouchardi* (MHNB 180, AN 3541, Pl.10 , Fig.e, f et g) est très fragmentaire (Buffetaut *et al.*, 1986) et le spécimen rapporté à cette espèce par Buffetaut & Makinsky (1982) est brisé en arrière des prémaxillaires. La mandibule rapportée probablement à tort à *S. bouchardi* par Huene (1926) provenant du Kimméridgien de Solothurn (Suisse) repose sur sa face dorsale (NMS 8252, Pl.11, fig.e) et le nombre de dents est impossible à préciser,

- la mandibule type de *S. morinicus* (MHNB 95, AN 4002, Pl.11 , Fig.d) est trop fragmentaire,

- le type de *S. megarhinus* des Kimmeridge-Clay anglais (Hulke, 1871) est restreint aux prémaxillaires et à la partie antérieure des maxillaires (BMNH 43086, Pl.11, fig.b et c) ; sur le crâne

du Kimméridgien supérieur du Lot, décrit par Vignaud *et al.* (1993b), il manque la partie postérieure des maxillaires et de la mandibule. Le nombre total de dents supérieures et inférieures ne peuvent donc qu'être estimés.

A l'intérieur d'une même espèce, la variation serait de 1 à 8 dents par hémi-mâchoire. La variation maximale étant atteinte sur la mandibule de *S. megistorhynchus*. Grâce aux nombres de dents, il est possible de pratiquer des regroupements d'espèces qui correspondent globalement aux groupements effectués à l'aide d'autres caractères (morphologiques et anatomiques). On peut ainsi proposer une "formule dentaire moyenne", ne tenant compte que des nombres de dents confirmés.

Bathonien :

- Même si son crâne est encore très imparfaitement connu, *S. megistorhynchus* possède un nombre de dents bien supérieur (37-38 / 37-42) à celui des autres espèces contemporaines ; cette espèce constitue donc le premier groupe bathonien.

- Le second groupe, composé des espèces *S. larteti*, *S. meretrix* et *S. boutillieri* est homogène et bien défini par son nombre de dents 31-34 / 29-33.

Callovien :

- Le groupe composé des formes longirostres, *S. leedsi*, *S.* (= *Mycterosuchus*) *nasutus* et *S. teleosauroides* est caractérisé par une formule dentaire moyenne de type 41-46 / 39-45.

- Le second groupe, comprenant les espèces "moyennes" (*S. heberti*, *S. depressus* et *S. intermedius*) est homogène mais les valeurs "basses" ne sont pas très différentes des valeurs "hautes" du groupe suivant. La formule dentaire de ce second groupe pourrait s'établir autour de 36-41 / 33-38.

- Le troisième groupe callovien comprend les trois espèces brévirostrées décrites dans l'Oxford-Clay anglais (*S. durobrivensis*, *S. obtusidens* et *S. hulkei*) auxquelles on peut ajouter *S. edwardsi*. La variation à l'intérieur de ce groupe est supérieure à la distance qui le sépare du groupe précédent : 27-34 / 26-32. Cependant, mettre en synonymie ces 7 espèces comme le propose Adams-Tresman (1980 et 1987b) ne nous paraît pas satisfaisant, notamment en raison de la variabilité intraspécifique énorme que cela induirait (de l'ordre de 14 dents supérieures et 12 inférieures !).

Kimméridgien - Tithonien :

Les deux espèces rapportées au genre *Machimosaurus* sont bien définies par leur nombre de dents : *M. hugii*, 24-25 / 24-25 et *M. mosae*, 20 / 19.

Comme nous l'avons déjà mentionné, il est très difficile de préciser le nombre de dents chez les formes longirostres du Jurassique supérieur. Globalement cependant, deux groupes peuvent être distingués grâce à ce caractère :

- un groupe composé de *S. deslongchampsianus*, *S. jugleri* (Selenka, 1867) et de la mandibule attribuée à *S. bouchardi* par Huene (1926). Ce groupe est caractérisé par un nombre très important de dents ?40-47 / 43-?47
- l'autre groupe, composé des autres spécimens inventoriés est caractérisé par un nombre plus réduit de dents ?29-?37 / ?30-?35.

Remarques :

- Le prémaxillaire porte 4 dents chez toutes les espèces rapportées au genre *Steneosaurus*, excepté *S. megarhinus*, chez qui le prémaxillaire porte 5 dents. Les spécimens rapportés aux genres *Peipehsuchus* et *Machimosaurus* portent 3 dents sur le prémaxillaire et *Teleosaurus cadomensis* en porte 5.
- Le nombre total de dents mandibulaires est généralement inférieur au nombre total de dents supérieures.
- Sur la mandibule, les nombres de dents symphysées et en avant de l'extrémité antérieure des spléniaux sont de bons indicateurs du nombre total de dents mandibulaires (Fig. 45).
- Sur le crâne, le nombre de dents en avant de la pointe antérieure des nasaux est très variable en fonction de l'extension antérieure des nasaux ; ce nombre ne saurait donc être utilisé à des fins taxonomiques.

b - Metriorhynchidae

Pelagosaurus typus porte 4 dents prémaxillaires et 25 (Westphal, 1961 et 1962a) à 28 (Duffin, 1979) dents maxillaires. Le nombre précis de dents inférieures est très mal connu et varie de 25 (Bronn, 1837) à 35 (Westphal, 1962a) selon les auteurs (Fig. 47).

A partir du Jurassique moyen, tous les Metriorhynchidae portent 3 dents prémaxillaires. La présence de 4 dents prémaxillaires chez *Pelagosaurus* constitue un argument supplémentaire en faveur de l'origine commune des Metriorhynchidae et des Teleosauridae. Chez *Pelagosaurus*, ce caractère doit donc être considéré comme plésiomorphe.

Le seul spécimen rapporté au genre *Teleidosaurus* permettant de déterminer le nombre prémaxillaire de dents est le type de *T. calvadosi*, maintenant disparu des collections mais dont un moulage est conservé au British Museum of Natural History de Londres (BMNH R 2681). Comme le précisent J.A. (1866b) et E. Eudes-Deslongchamps (1867-69), le prémaxillaire porte 3 dents. Ils mentionnent la présence de 19 alvéoles maxillaires alors que l'iconographie originale et l'observation minutieuse du moulage montrent qu'il y en a en fait 18 sur le maxillaire gauche et 20

sur le droit. La mandibule porte 20 alvéoles à gauche et 20 à 22 à droite ; il y a 18 dents symphysées. La mandibule de *T. joberti* (BMNH 32612) porte 18 dents symphysées et 1 à 2 postérieures. Selon Mercier (1933), les maxillaires de *T. bathonicus* (espèce rapportée à tort au genre *Metriorhynchus*) portent 18 dents chacun.

Le nombre total de dents supérieures et inférieures dans le genre *Metriorhynchus* est indiqué Fig. 47. Parmi les formes brévirostrès, les spécimens rapportés à *M. durobrivensis* sont caractérisés par leur faible nombre de dents (13 à 15 inférieures et 15 à 18 supérieures). L'holotype de cette espèce est un fragment écrasé de mandibule (Lydekker, 1890). Les deux caractères diagnostiques de l'espèce sont d'une part le faible nombre de dents (12 à droite et 14-15 à gauche) et d'autre part l'absence d'espace inter-alvéolaire entre les 4ème et 5ème dents. La déformation post-mortem (Wenz, 1970) et le remaniement osseux importants masquent en partie les détails de la disposition des alvéoles. Nous avons vu de plus que les espaces entre les alvéoles pouvaient être très variables au sein d'une même espèce (Chapitre : Anatomie, analyse morphologique). Il est cependant très difficile de conclure en raison notamment de la rareté des mandibules rapportées à des *Metriorhynchus* brévirostrès : une à *M. cultridens* (BMNH R 3804), une à *M. brachyrhynchus* mais en très mauvais état de conservation (BMNH R 3939) et 4 à *M. durobrivensis*, dont celle décrite par Bigot (1896) et celle du Callovien inférieur du Poitou (Vignaud, 1993) sur lesquelles il est impossible de dénombrer le nombre exact d'alvéoles. Le nombre de dents supérieures varie de 15 à 18 chez *M. durobrivensis*, de 17 à 21 chez *M. brachyrhynchus* et de 18 à 20 chez *M. cultridens*.

Comme le préconisent Wenz (1970) puis Buffetaut (1982a) la mise en synonymie de ces trois espèces doit être envisagée en l'absence de toute autre différence significative. Adams-Tresman (1980 et 1987a) propose cette synonymie mais ne tient pas suffisamment compte du nombre de dents de tous les spécimens rapportés à ces espèces. La formule dentaire globale, regroupant tous les spécimens retrouvés en collection ou disparus s'élève à 15-21 / 12-17 (avec cependant les précautions mentionnées ci-dessus compte tenu de la rareté des mandibules).

Le nombre de dents mandibulaires de *M. casamiquelai* peut être estimé à 20-23 (Gasparini & Chong Diaz, 1977). Indépendamment de l'existence d'autres caractères distinctifs entre cette espèce et les formes brévirostrès européennes (Chapitre : Anatomie, analyse morphologique), la différence du nombre de dents inférieures entre *M. durobrivensis* d'une part et *M. casamiquelai* d'autre part, paraît trop important (environ 11 dents) pour exprimer une variabilité intraspécifique.

La variation du nombre de dents supérieures est plus importante au sein de l'espèce longirostre *M. superciliosus* (de 23 à ? 31) qu'entre cette espèce et *M. jaeckeli*, *M. blainvillei* et *M. moreli* (Fig. 47). Sur les mandibules, la variation est de 6 dents (de 18 à 24) entre ces 4 espèces. Aucune autre différence significative n'a pu être mise en évidence entre les spécimens rapportés à ces espèces (Leeds, 1907 ; Andrews, 1913 ; Wenz, 1968 ; Buffetaut, 1982a, etc.). Les spécimens longirostrès du Callovien moyen du Poitou (LPP.M.11, LPP.M.12, LPP.M.24, LPP.M.27,

LPP.M.30, LPP.M.47, LPP.M.48, etc.) entrent parfaitement dans le cadre de la variabilité définie sur *M. superciliosus*.

Adams-Tresman (1987a) propose la synonymie entre *M. superciliosus* et les deux espèces longirostres de l'Oxford-Clay anglais, *M. laeve* et *M. leedsi*. Si l'on ne se réfère qu'au caractère "nombre de dents", la variation intraspécifique serait alors de 23 (nombre minimal observé chez *M. superciliosus*) à 38 (nombre maximal observé chez *M. leedsi*, LEI.G.418.1956.25) soit de 15 dents. Là encore, il ne nous paraît pas possible d'admettre une telle variation intraspécifique pour des formes contemporaines et occupant un même territoire biogéographique. Le nombre exact de dents de *M. laeve* est très mal connu. Les dents postérieures sont très rapprochées (l'espace inter-alvéolaire est quasiment nul) et le crâne est souvent écrasé dorso-ventralement. Néanmoins, l'estimation de Andrews (1909 et 1913) sur le nombre de dents mandibulaires (au delà de 30) est tout à fait juste. Les deux espèces *M. laeve* et *M. leedsi* ne peuvent donc pas être discriminées par leur nombre de dents qui avoisine 36-38 / ?35-?37.

Les quatre espèces de *Metriorhynchus* du Jurassique supérieur ne sont représentées que par un crâne chacune et par quelques fragments ; il n'est donc pas possible de préciser la variation intraspécifique : *M. palpebrosus*, 23-24 / 17-19 ; *M. hastifer*, ?22-23 / ?16-19 (J.A., 1868a et c ; E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69 ; Lennier, 1887) ; *M. incertus*, 25-26 / ? (E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69 ; Lennier, 1887) et *M. acutus*, 28-29 / ? (Lennier, 1887).

Les genres *Geosaurus* et *Dakosaurus* sont connus par un petit nombre de spécimens dont la plupart sont très fragmentaires et ne permettent donc pas de discuter de la variation du nombre de dents. *Geosaurus suevicus* porte de 28 à 32 dents supérieures et de 27 à 30 dents inférieures (Fraas, 1902 ; Broili, 1932), *G. araucanensis* de 30 à 31 sur la mâchoire supérieure et 29 sur la mandibule (Gasparini & Dellapé, 1976) et une vingtaine chez *Dakosaurus maximus* (Broili, 1932).

Comme chez les Teleosauridae, le nombre total de dents mandibulaires est généralement inférieur de 1 à 3 par rapport aux dents supérieures. Le prémaxillaire porte 4 dents chez *Pelagosaurus* puis 3 chez les Metriorhynchidae du Jurassique moyen et supérieur. Le nombre de dents en avant de la pointe antérieure des nasaux est sujet à de fortes variations alors que le nombre de dents symphysées est étroitement corrélé au nombre total de dents. Le petit nombre d'observations ne permet pas de tirer des conclusions sur le nombre de dents en avant des spléniaux ; cependant, sur les spécimens disponibles, les brévirostrs callovo-oxfordiens portent de 7 à 8 dents en avant des spléniaux (sur 5 mandibules étudiées) et les longirostres de 10 à 13 (sur 14 mandibules étudiées).

c - Conclusions

Le nombre de dents en avant de la pointe antérieure des nasaux ne peut pas être utilisé à des fins taxonomiques. Par contre, le nombre total de dents supérieures et inférieures et le nombre de dents en avant des spléniaux peuvent - dans une certaine mesure et compte tenu de la variabilité relevée dans ce travail - être considérés comme des caractères diagnostiques valides. Selon Adams-Tresman (1987b), le nombre de dents des Teleosauridae "never provide the sole basis on which species are recognized" (p.201). Cette hypothèse doit être nuancée, notamment par l'utilisation d'intervalles qui tiennent compte de la variabilité. La variabilité maximale observée chez les *Thalattosuchia* est de 8 dents supérieures (chez *M. superciliosus*) et de 6 dents inférieures (chez *M. superciliosus*). Compte tenu du nombre important de dents, cette variabilité se situe sensiblement dans les mêmes proportions que celle classiquement observée chez les crocodiles actuels (de 2 à 4 dents par demi-mâchoire).

III . Analyses biométriques

1 . Méthodologie et critique de la méthode

Toutes les analyses biométriques (bi-, tri- et multidimensionnelles) ont été réalisées sur des spécimens du Jurassique moyen et supérieur. Aux spécimens mesurés directement en collection, nous avons ajouté quelques holotypes réputés disparus ou détruits mais dont les figurations sont en parfait accord avec les mesures données dans la description comme c'est le cas par exemple de *Steneosaurus deslongchampsianus* (Lennier) 1887, *S. larteti* (Deslongchamps) 1866, *S. edwardsi* Deslongchamps 1868, *S. intermedius* Bigot 1896, *Metriorhynchus moreli* Deslongchamps 1869, *M. blainvillei* Deslongchamps 1868 et *M. brachyrhynchus* Deslongchamps 1868. Par contre, nous avons délibérément choisi de ne pas y incorporer les spécimens du Lias en raison de leur état de conservation souvent médiocre (crâne généralement écrasé dorso-ventralement et / ou obliquement). D'autre part, ces formes sont moins connues que les formes plus récentes (Westphal, 1962a) ; elles se prêtent donc moins aisément aux comparaisons des données morphologiques et biométriques.

Dans ces analyses, nous avons conservé l'attribution spécifique originale des spécimens dans un but essentiellement pratique (plutôt que d'indiquer le numéro d'inventaire). Enfin, nous avons pratiqué des regroupements d'individus analysés afin de simplifier les commentaires. Ces regroupements "*a priori*" tiennent compte des classifications les plus complètes effectuées à ce jour (Wenz, 1970 ; Buffetaut, 1982b ; Adams-Tresman, 1987a et b, etc.) et de l'analyse morphologique des caractères (Chapitre 2).

Constitution des groupements effectués dans les analyses biométriques

1 - Genre *Metriorhynchus*, spécimens du Callovien et Oxfordien

- a - groupe longirostre : *M. laeve*, *M. leedsi*, *M. superciliosus*, *M. moreli*, *M. blainvillei*, *M. sp.*
- b - groupe brévirostre : *M. brachyrhynchus*, *M. durobrivensis*, *M. cultridens*, *M. casamiquelai*

2 - Genres *Steneosaurus* et *Machimosaurus*, formes du Jurassique moyen et supérieur

- a - formes mésorostres du Bathonien : *S. larteti*, *S. boutillieri*, *S. meretrix*
- b - formes longirostres du Callovien : *S. leedsi*, *S. nasutus*, *S. teleosauroides*
- c - formes mésorostres du Callovo-Oxfordien : *S. intermedius*, *S. depressus*, *S. heberti*, *S. edwardsi*
- d - formes brévirostrires du Callovien : *S. hulkei*, *S. obtusidens*, *S. durobrivensis*
- e - formes longirostres du Kimméridgien - Tithonien : *S. deslongchampsianus*, *S. priscus*, *S. cf. megarhinus*
- f - *Machimosaurus hugii*
- g - *Machimosaurus mosae*

1 - Définition des mesures

Les canevas proposés indiquent les mesures prises sur les crânes de Teleosauridae (Fig. 49) et de Metriorhynchidae (Fig. 48). Le choix de ces mesures a été fait de façon à représenter le maximum d'informations utiles aux différentes analyses biométriques effectuées dans ce travail. Ces canevas incluent des mesures prises classiquement sur les crânes (longueur et largeur maximales du crâne, distance nasal - prémaxillaire, etc.) ainsi que des paramètres permettant de détailler certaines parties du crâne (longueur de la rangée dentaire, longueur et largeur de la partie interne des fenêtres supratemporales, hauteurs du museau, etc.). Les valeurs ne sont pas toutes utilisées directement dans les analyses ; elles permettent tout de même de mieux définir certains spécimens. En règle générale, les tableaux synthétiques des valeurs numériques (Fig. 50 et Fig. 51) ne prennent en compte que les spécimens complets et les fragments permettant de préciser certains paramètres. Ils ne prennent donc pas en compte les spécimens trop déformés pour permettre une bonne estimation de leurs paramètres biométriques. Les spécimens suffisamment complets pour être utilisés dans les analyses multivariées sont indiqués en gras. L'attribution spécifique mentionnée dans la 1ère colonne est l'attribution proposée dans la publication originelle ou dans l'inventaire de la collection.

Définition des mesures prises sur les crânes des Teleosauridae (Fig. 49)

Face dorsale du crâne

- A - longueur totale du crâne, du bout du museau au condyle occipital
- B - distance entre prémaxillaire et nasal
- C - longueur de la région préorbitaire, en avant du bord antérieur des orbites
- D - largeur maximale du prémaxillaire
- E - largeur minimale du museau, en arrière de la suture prémaxillaire - maxillaire
- F - largeur du museau au niveau de la pointe antérieure des nasaux
- G - largeur du museau, au niveau du bord antérieur des orbites
- H - largeur du crâne entre les angles externes des processus articulaires des carrés
- I - longueur de la partie interne des fenêtres supratemporales, mesurée parallèlement à l'allongement du crâne
- II - largeur de la partie interne des fenêtres supratemporales, mesurée perpendiculairement à l'allongement du crâne
- J - longueur de la partie externe des fenêtres supratemporales, mesurée parallèlement à l'allongement du crâne
- JJ - largeur de la partie externe des fenêtres supratemporales, mesurée perpendiculairement à l'allongement du crâne
- K - diamètre maximal de l'orbite
- KK - diamètre transversal de l'orbite, mesuré perpendiculairement à K

Face ventrale du crâne

- L - longueur de la rangée dentaire, mesurée parallèlement à l'allongement du crâne
- M - largeur maximale de la fenêtre palatine, mesurée perpendiculairement à l'allongement du crâne
- MM - longueur de la fenêtre palatine, mesurée parallèlement à l'allongement du crâne

Face latérale du crâne

- N - hauteur du museau au niveau de la suture dorsale prémaxillaire - maxillaire
- O - hauteur du museau au niveau de la 10^{ème} dent maxillaire
- P - longueur de la fenêtre temporale inférieure

Face occipitale du crâne

- Q - largeur médio-latérale du foramen magnum
- QQ - hauteur dorso-ventrale du foramen magnum
- R - hauteur du crâne, de l'extrémité ventrale des processus articulaires des carrés au sommet de la crête pariétale, mesurée perpendiculairement à l'allongement du crâne

Mandibule, Face occlusale

- S - longueur totale de la mandibule, de l'extrémité antérieure à la ligne joignant les extrémités postérieures des processus rétro-articulaires, parallèlement à l'allongement de la mandibule
- T - longueur de la symphyse

- T - longueur de la rangée dentaire, parallèlement à l'allongement de la mandibule
- V - largeur minimale de la symphyse, en arrière du plateau antérieur
- W - largeur maximale du plateau antérieur
- X - largeur au niveau de l'extrémité postérieure de la symphyse
- Y - largeur entre les bords externes des processus rétro-articulaires, mesurée perpendiculairement à l'allongement de la mandibule

Définition des mesures prises sur le crâne des Metriorhynchidae (Fig. 48)

Face dorsale du crâne

- A - longueur totale du crâne, du bout du museau au condyle occipital
- B - longueur totale des nasaux
- C - distance entre le nasal et le prémaxillaire
- D - distance entre l'angle antérieur de la fenêtre supratemporale et l'angle antérieur du préfrontal
- E - longueur en avant de l'angle antérieur du préfrontal
- F - largeur entre les angles externes des processus articulaires des carrés
- G - longueur maximale de la partie externe de la fenêtre supratemporale
- GG - largeur de la partie externe de la fenêtre supratemporale, mesurée perpendiculairement à G
- H - longueur de la partie interne de la fenêtre supratemporale, mesurée parallèlement à l'allongement du crâne
- HH - largeur de la partie interne de la fenêtre supratemporale, mesurée perpendiculairement à l'allongement du crâne
- I - largeur du frontal au niveau de la constriction orbitaire
- J - largeur du crâne au niveau de l'angle externe du préfrontal
- K - largeur du crâne au niveau de l'angle antérieur du préfrontal
- L - largeur des prémaxillaires en arrière des narines externes

Face ventrale du crâne

- M - longueur de la rangée dentaire, mesurée parallèlement à l'allongement du crâne
- N - largeur maximale de la fenêtre palatine, mesurée perpendiculairement à l'allongement du crâne
- NN - longueur de la fenêtre palatine, mesurée parallèlement à l'allongement du crâne

Face latérale du crâne

- O - hauteur du museau au niveau de la suture dorsale prémaxillaire - maxillaire
- P - hauteur du museau au niveau de la 10^{ème} dent maxillaire
- Q - longueur antéro-postérieure de la fenêtre temporale inférieure

Face occipitale du crâne

- R - largeur médio-latérale du foramen magnum
- RR - hauteur dorso-ventrale du foramen magnum

- S - hauteur du crâne, de l'extrémité ventrale des processus articulaires des carrés au sommet de la crête pariétale, mesurée perpendiculairement à l'allongement du crâne

Mandibule, face occlusale

- T - longueur de la symphyse
 U - longueur totale de la mandibule, de l'extrémité antérieure à la ligne joignant les extrémités postérieures des processus rétro-articulaires, parallèlement à l'allongement de la mandibule
 V - longueur de la rangée dentaire, parallèlement à l'allongement de la mandibule
 W - largeur au niveau de l'extrémité postérieure de la symphyse
 X - largeur entre les bords externes des processus rétro-articulaires, mesurée perpendiculairement à l'allongement de la mandibule

2 - Objectifs et méthodes

Les caractères biométriques sont successivement analysés afin d'étudier d'une part leur variation au sein d'un taxon et d'autre part afin de tester leur pouvoir discriminant entre les taxons.

Nous utiliserons essentiellement des analyses bivariées qui permettent d'étudier la variation d'un caractère par rapport à un second caractère considéré alors comme référentiel. Le référentiel classiquement utilisé dans ce type d'analyse est la longueur totale du crâne (Dodson, 1975). Cependant, afin d'analyser des variables mesurées antéro-postérieurement (longueur du museau, distance nasal - prémaxillaire, etc.) il convient de choisir un autre référentiel puisque ces variables sont géométriquement incluses dans la longueur du crâne. Le problème de l'auto-corrélation des variables se pose donc et occulte une partie des résultats. Même si la plupart des publications ne tiennent pas compte de l'auto-corrélation des variables (comme nous l'avons mentionné lors de l'analyse de la croissance des crocodiles actuels), il nous paraît plus juste de changer de référentiel selon la variable à étudier. Les relations entre la longueur totale du crâne d'une part et la largeur entre les angles externes des carrés et la longueur du museau d'autre part sont bien connues (Fig. 55a et b, et 57a) ; ces deux variables seront donc parfois utilisées comme référentiel. Il convient cependant de noter que si cette méthode est mathématiquement plus juste, les conclusions ne sont pas significativement différentes quelque soit la variable standard choisie. Certains cas particuliers, comme la longueur de l'orbite des Teleosauridae, de la fenêtre supratemporale des Metriorhynchidae ou de la mandibule seront abordés ultérieurement.

A partir du Bathonien, tous les spécimens sur lesquels ont pu être mesurés les variables étudiées, ont été incorporés à ces analyses. Comme pour les autres méthodes analytiques employées (analyses tri- et multivariées), seules les variables non modifiées par les déformations post-mortem sont prises en compte.

Le second type de méthodes utilisé pour analyser les caractères est l'analyse dite multidimensionnelle ou multivariée. Elle permet notamment d'obtenir une bonne vision générale des corrélations, d'une part entre les variables, et d'autre part entre les variables et les individus. Ce type d'analyse sera essentiellement utilisé dans le dernier chapitre, lors de l'étude des individus.

3.- Limites de ces méthodes

Nous aurons l'occasion, lors de l'interprétation des résultats, de mentionner les précautions d'usage inhérentes à chacune des méthodes. Il est d'ores et déjà important de signaler que, en raison de l'imperfection des données biométriques prises sur du matériel fossile (spécimens plus ou moins complets, déformations post-mortem, imprécision de certaines mesures, etc.), les résultats obtenus (exprimés mathématiquement ou graphiquement) ne pourront être interprétés que de façon globale. Cette précaution est d'autant plus justifiée que l'on prend en compte un grand nombre de variables.

A ces précautions d'ordre "mathématique", il est nécessaire d'y adjoindre un train de précautions d'ordre plus "biologique". La taille des échantillons est toujours restreinte. Les analyses ont été réalisées à l'aide de matériel provenant de régions différentes (Poitou, Normandie, Angleterre, etc.) et de niveaux biochronologiques différents. Les résultats des analyses bi- ou multidimensionnelles ne peuvent donc prétendre refléter "la réalité biologique", mais uniquement des tendances générales.

2 . Analyse biométrique des caractères

Dans cette étude, nous analyserons successivement les différentes relations biométriques permettant de préciser la forme générale du crâne, la longueur relative et la forme du museau, de la région péri-orbitaire, des fosses supratemporales et de la mandibule. Pour chacun de ces paramètres, nous préciserons les relations existant entre les variables (corrélations et pente de la courbe représentative), et entre les individus (dispersion des points et discrimination de groupements). Le détail de l'analyse des groupes et des individus sera discuté ultérieurement (D . Discussion, Analyse des individus).

Avant d'étudier les caractéristiques de chacune des variables, il importe d'analyser les corrélations globales entre ces variables. Les méthodes multidimensionnelles classiques (ACP et AFC) permettent d'analyser les relations mathématiques et leurs représentations graphiques régissant les variables. Comme nous l'avons déjà précisé, le choix des variables utilisées respecte d'une part, la représentativité de chacune d'elles pour quantifier les différentes parties du crâne que l'on souhaite décrire, et d'autre part, il tient compte du nombre suffisamment important de spécimens sur lesquels ont pu être pratiqué les observations.

1 - Teleosauridae

Les variables remplissant les conditions édictées ci-dessus sont au nombre de 8 pour les Teleosauridae étudiés : A, B, C, F, G, H, J et JJ (Fig. 52). Les 27 spécimens sub-complets étudiés

sont indiqués en caractères gras sur le tableau synthétique des mesures (Fig. 50). Les statistiques élémentaires montrent que les trois premiers axes représentent plus de 95% de la variation totale. Cependant, l'analyse de la représentation des variables sur les axes montre que l'axe 3 n'est représentatif (corrélation au carré supérieure à 0,05) que pour la variable G pour laquelle $r^2 = 0,07$. Le plan constitué par les axes 1 et 2 peut donc être considéré comme le seul plan représentatif de toutes les variables (la somme des r^2 est supérieure à 0,92 en moyenne). Sur la représentation graphique, la corrélation entre les variables est matérialisée par l'angle formé entre ces variables et le centre du cercle (Lebart *et al.*, 1984 ; Reyment, 1991).

Aucun angle n'est supérieur à 90° , ce qui indique qu'aucune variable n'est corrélée négativement. Par contre, B et C sont faiblement corrélées au groupe de variables constitué de F, G, H, J et JJ (la valeur de ces corrélations est située respectivement autour de 0,25 et 0,50). La longueur totale du crâne (variable A) est fortement corrélée à toutes les autres variables ($r > 0,70$) mais ce résultat doit être nuancé en raison de l'auto-corrélation de certaines variables.

2 - Metriorhynchidae

Sept variables ont été analysées par les différentes méthodes multivariées : A, C, D, E, F, I et J (Fig. 53) sur 49 spécimens (indiqués en caractères gras, Fig. 51).

Les trois premiers axes représentent 93% de la variabilité totale. Certaines variables sont fortement représentées sur l'axe 3 (A, C, D et E), il convient donc de prendre en compte les trois plans constitués par les trois axes pris deux à deux (plans 1-2, 1-3 et 2-3). Les corrélations sont globalement supérieures à 0,7, sauf pour la variable C, dont la corrélation avec les autres variables est nulle ou très faible (Fig. 53). Comme chez les Teleosauridae, il n'y a pas de variables fortement corrélées négativement. La longueur totale du crâne est fortement corrélée ($r > 0,65$) à toutes les autres variables, exceptée la distance prémaxillaire / nasal (C). Dans ce cas aussi, il convient de prendre en compte les erreurs de calculs liées à l'auto-corrélation des variables et donc de ne tenir compte que des principales tendances observées dans chacun des groupes définis.

1. La forme générale du crâne

Ce paramètre est analysé grâce à la relation "Longueur totale du crâne / Largeur maximale du crâne entre les angles externes des carrés". Chez les Teleosauridae (A/H, Fig. 55a) et les Metriorhynchidae étudiés (A/F, Fig. 57a), la corrélation entre ces deux variables est forte, respectivement autour de 0,8 et 0,9.

Pour une valeur de A inférieure à 1000 mm chez les Teleosauridae et de 750 chez les Metriorhynchidae, la largeur entre les angles externes des carrés augmente régulièrement mais dans des proportions moins importante que la longueur totale du crâne. Au delà de ces valeurs, la pente de la droite moyenne se redresse, indiquant ainsi une augmentation importante de la largeur par

rapport à la longueur. La rareté des spécimens de longueur totale supérieure à ces valeurs ne permet malheureusement pas de généraliser cette tendance.

Chez les *Metriorhynchidae* (Fig. 57a), la discrimination entre les brévirostres et les longirostres est nette ; à longueur totale égale, la largeur au niveau des carrés est nettement supérieure chez les brévirostres.

Chez les *Teleosauridae* (Fig. 55a), la distinction entre longirostres et brévirostres calloviens est bonne. Les formes calloviennes "moyennes" se répartissent entre les longirostres et les brévirostres. Les spécimens bathoniens étudiés apparaissent comme des formes moyennes ou brévirostres. La largeur du crâne entre les angles externes des carrés chez *Machimosaurus mosae* est très supérieure à celle mesurée sur les *Steneosaurus* de longueur totale identique. Les spécimens longirostres du Malm suivent la tendance observée chez les longirostres calloviens.

2. Longueur pré-orbitaire et longueur post-orbitaire

La longueur pré-orbitaire a été mesurée en avant des orbites chez les *Teleosauridae* (Fig. 48a) et en deux parties (D et E) chez les *Metriorhynchidae* (Fig. 49a) afin de mieux cerner la part prise par chacune de ces deux variables. Pour cette famille, la longueur pré-orbitaire mesurée antérieurement au centre virtuel du frontal sera analysée graphiquement lors de l'étude de la croissance.

Chez *Metriorhynchus*, la longueur en avant de l'angle antérieur du préfrontal (F/E, Fig. 57b) est fortement corrélée à F (0,67). A l'intérieur de chacun des groupes définis, elle est proche de 0,87. Les variables F et D (largeur du crâne / distance entre l'angle antéro-médian de la fenêtre supratemporale et l'angle antérieur du préfrontal, F/D, Fig. 57c) sont mieux corrélées (0,79 en moyenne pour l'ensemble du genre).

La pente de la courbe représentative de F/E augmente à partir d'une valeur de F voisine de 250 mm ; de même, la pente de F/D est régulière jusqu'à F voisin de 250 mm puis elle tend vers l'horizontal au delà : la valeur des variables E et D se stabilisent donc à partir d'une valeur de F proche de 250 mm.

La distinction entre les deux groupes est aisée grâce à F/E (les brévirostres ayant un museau plus allongé mais un arrière-crâne plus large) mais impossible pour F/D.

Chez les *Teleosauridae*, la corrélation intergroupes entre les deux variables H et C est faible (0,49) alors que les corrélations dans chacun des groupes constitués est forte (en moyenne supérieure à 0,85). La distinction entre les trois groupes calloviens est nette (H/C, Fig. 55b) ; par rapport à la longueur du museau, la largeur du crâne augmente plus vite chez les formes brévirostres et mésorostres. *Machimosaurus mosae* a une valeur relative de F très importante par rapport à C.

3. Le museau

Afin d'étudier les principaux caractères portant sur la forme du museau, une série de mesures ont été analysées : B, C, D, G et F chez les Teleosauridae (Fig. 48a) et C, E et K chez les Metriorhynchidae (Fig. 49a).

a - Metriorhynchidae

La forme générale du museau peut être analysée biométriquement par les variables E et K. Les tendances observées sur K sont les mêmes, que l'on choisisse A (longueur totale du crâne) ou E (longueur en avant des angles antérieurs des préfrontaux) comme référentiel. La corrélation intragroupe est forte (supérieure à 0,90) et les deux groupes sont bien distincts (A/K, Fig. 57d). La largeur en avant des préfrontaux est la même sur tous les spécimens de longueur totale inférieure à 500 mm. Progressivement, les deux groupes se séparent par une augmentation rapide de K chez les brévirostrés alors que l'augmentation de la largeur en avant des préfrontaux reste très faible chez les longirostrés. La même disparité est apparente chez les Teleosauridae étudiés (Fig. 55b et 55c).

Comme nous avons eu l'occasion de le mentionner lors de la synthèse des caractères classiquement utilisés à des fins systématiques, la distance nasal / prémaxillaire a été évoquée, notamment par Andrews (1913) pour discriminer les espèces brévirostrés du genre *Metriorhynchus*. L'analyse bivariée présentée (F/C, Fig. 57f), repose sur l'étude de plus de 60 spécimens. La corrélation est négative entre ces deux variables en intergroupe (- 0,12) et très faiblement positive à l'intérieur de chacun de ces groupes (0,30 chez les longirostrés et 0,27 chez les brévirostrés). Chez les longirostrés, aucune valeur de C n'est inférieure à 40 mm et les points représentatifs des spécimens forment un nuage de forme caractéristique d'une corrélation faible. Chez les brévirostrés, les valeurs de C sont très hétérogènes et sans corrélation, ni avec la longueur totale ni avec la largeur maximale du crâne. Ainsi, sur trois spécimens de taille très différente (*M. brachyrhynchus* et *M. durobrivensis*), le nasal est au contact avec le prémaxillaire. A contrario, deux spécimens (*M. casamiquelai* IIG A 1.080573 et *M. cultridens* BMNH R 3804) montrent des valeurs de C très importantes. Sur les autres spécimens (tous très incomplets) rapportés à l'espèce *M. cultridens* en utilisant les critères de Andrews, la distance nasal / prémaxillaire est inférieure à l'écart-type calculé chez les brévirostrés qui ne montrent pas cette particularité. Il semble donc que sur ce spécimen, la distance nasal / prémaxillaire élevée soit en fait une particularité anatomique individuelle ne pouvant être assimilée à une caractéristique diagnostique. Le crâne IIG A.1.080573 étant le seul spécimen connu de *M. casamiquelai*, il n'est pour l'instant pas possible de conclure sur la validité taxonomique de ce caractère pour cette dernière espèce. La représentation graphique de la variable C par rapport à la longueur totale du crâne - non présentée - mène strictement aux mêmes conclusions.

b - Teleosauridae

La forme générale du museau peut être appréciée par les variables C et G (longueur du museau / largeur basale du museau, Fig. 48a). La corrélation totale entre ces variables est modérée (0,65) mais les trois groupes calloviens peuvent être discriminés par cette relation (C/G, Fig. 55c). Les formes bathoniennes (figuré 1) se répartissent globalement entre les formes mésorostres (figuré 4) et les formes brévirostres (figuré 3) calloviennes. Les longirostres du Malm (figuré 5) apparaissent - pour deux d'entre eux - comme des "hyper-longirostres" avec une valeur de G inférieure à celle des longirostres calloviens. *Machimosaurus mosae* (figuré 7) par contre apparaît comme un "hyper-brévirostre".

Des tendances sensiblement identiques peuvent être observées sur la relation C/F (longueur du museau / largeur en avant des nasaux, Fig. 55d). La corrélation totale est faible (inférieure à 0,5) mais la corrélation intragroupe est forte (supérieure à 0,8). Chez les longirostres calloviens (figuré 2), la valeur de F est constante ou augmente insensiblement sur l'intervalle de C représenté. Cette valeur augmente plus fortement chez toutes les formes brévirostres et mésorostres.

La corrélation entre la distance nasal / prémaxillaire et la largeur du crâne entre les angles externes des carrés est très faible (0,22). Aucune tendance nettement exprimée n'est apparente chez la plupart des spécimens mesurés (H/B, Fig. 55e). Cependant, et compte tenu de la faible taille de l'échantillon, la distance nasal / prémaxillaire paraît augmenter jusqu'à une valeur de H proche de 250 mm puis se stabiliser au delà. Le manque de spécimens de H supérieur à 350 mm ne permet cependant pas de conclure. La distance nasal / prémaxillaire est très faible chez *Machimosaurus mosae* par rapport aux formes brévirostres plus anciennes.

La forme de l'extension latérale du prémaxillaire est l'un des caractères classiquement mentionné dans la famille des Teleosauridae. La corrélation entre les variables A et D (longueur totale du crâne / largeur maximale de l'extension latérale du prémaxillaire) est forte (aux alentours de 0,85) si l'on n'incorpore pas *M. mosae* dans l'analyse (A/D, Fig. 56a). Chez les longirostres calloviens, la valeur de D reste stable jusqu'à une longueur totale voisine de 800 mm puis augmente brusquement. La même tendance est observée chez les formes mésorostres alors que chez les brévirostres, la valeur de D augmente régulièrement (mais seulement quatre mesures ont été effectuées). Les formes longirostres du Malm suivent les mêmes tendances que celles des formes calloviennes alors que le prémaxillaire de *M. mosae* est très élargi.

4. La région péri-orbitaire

Les paramètres biométriques de la région péri-orbitaire ont essentiellement été utilisés pour la systématique du genre *Metriorhynchus*. Deux paramètres sont analysés : I, largeur de la

constriction inter-orbitaire (nommée aussi largeur inter-orbitaire) et J, largeur entre les angles externes des préfrontaux.

A ces deux paramètres "classiques", on peut adjoindre la variable D, étudiée précédemment (Fig. 57c). La distance entre la fenêtre supratemporale et l'angle antérieur du préfrontal est classiquement considérée comme proportionnellement plus grande chez les formes longirostres (Wenz, 1970). La représentation graphique (Fig. 57c) montre que la possibilité de discriminer les deux groupes grâce à cette variable est très improbable. La variabilité de D est importante : à titre d'exemple, les valeurs de D varient de 55 à 159 mm chez les spécimens rapportés à *Metriorhynchus superciliosus* dont la longueur totale du crâne avoisine 600 mm.

La largeur de la constriction inter-orbitaire (I) est fortement corrélée à A chez les longirostres (0,86) et plus faiblement (0,50) chez les brévirostrés (A/I, Fig. 58a). La distance I augmente lentement et régulièrement avec la longueur totale du crâne chez les longirostres. La dispersion des points représentatifs des spécimens brévirostrés permet difficilement de discerner une tendance. Cependant, trois spécimens montrent une valeur de I nettement supérieure aux autres formes brévirostrés. *Metriorhynchus durobrivensis* (BMNH R 3321) est écrasé dorso-ventralement et sa valeur I est surestimée. De même, *M. cf. durobrivensis* (MMV) provenant du Callovien de la Falaise des Vaches Noires (Calvados, France) est un spécimen fragmentaire et la largeur de la constriction inter-orbitaire est probablement surestimée (Wenz, 1968). Le troisième spécimen (*M. casamiquelai*, IIGA.1.080573) n'a pas subi de déformations post-mortem importantes. Compte tenu de la présence de nombreux autres particularités anatomiques (voir chapitre "Analyse morphologique") ou biométriques (distance prémaxillaire - nasal par exemple), la largeur inter-orbitaire a probablement une valeur spécifique mais en l'absence d'autre matériel montrant de semblables particularités, il est bien difficile de conclure.

La représentation de I en fonction de la largeur du crâne entre les angles externes des carrés (F) indique la même disposition, sans toutefois montrer les mêmes disparités entre longirostres et brévirostrés (F/I, Fig. 58d). Il apparaît en fait que chez les formes longirostres, I augmente moins rapidement à partir d'une valeur de F comprise entre 150 et 200 mm. Les brévirostrés semblent montrer une tendance similaire mais le petit nombre de spécimens mesurés (12) ne permet pas de la préciser.

La largeur entre les angles externes des préfrontaux (J) est fortement corrélée à A chez les longirostres (0,84) et plus faiblement (0,75) chez les brévirostrés (A/J, Fig. 58b). Les spécimens brévirostrés BMNH R 3321 et MMV sont écrasés dorso-ventralement et n'ont pas été pris en compte dans le calcul de la corrélation avec A. Globalement, la valeur de J est proportionnellement plus grande chez les brévirostrés.

Les variations de J en fonction de A sont difficiles à apprécier en raison notamment de la variabilité observée et du petit échantillon de brévirostrés. Néanmoins, il apparaît que J augmente

lentement mais régulièrement sur l'intervalle de A chez les longirostres et les brévirostrires mesurés. Nous aurons l'occasion de discuter de la signification de ces différents phénomènes dans le chapitre consacré à la croissance ontogénique de ces formes.

La largeur entre les angles externes des préfrontaux est l'un des arguments avancés par E. Eudes-Deslongchamps (1867-69) pour discriminer *Metriorhynchus superciliosus*, *M. moreli* et *M. blainvillei*. L'analyse bivariée effectuée sur tous les spécimens suffisamment complets disponibles (Fig. 58b) montre que toutes les valeurs intermédiaires existent entre ces spécimens. Les points représentatifs de ces trois holotypes sont parfaitement intégrés dans la représentation de la variation globale de ce caractère chez les formes longirostres. Par conséquent, la largeur entre les angles externes des préfrontaux ne permet pas de discriminer plusieurs taxons au sein du groupe longirostre.

Chez les Teleosauridae, nous avons notamment étudié le paramètre "longueur antéro-postérieure de l'orbite" (K). Malgré le risque d'auto-corrélation des variables, nous avons maintenu la variable standard A en raison de la différence de taille entre ses valeurs et celles de K. De plus, le grand axe mesuré de l'orbite n'est pas strictement dirigé antéro-postérieurement mais forme toujours un angle de 15 à 35° avec l'allongement du crâne. Dans ces conditions, la corrélation avec A est faible (approximativement comprise aux alentours de 0,55 quand cette valeur est calculée en intergroupe) et aucune tendance claire n'a pu être identifiée (A/K, Fig. 56b).

5. Les fenêtres supratemporales

Les fenêtres supratemporales ont été mesurées intérieurement (variables H et HH chez les Metriorhynchidae, Fig. 48a, et I et II chez les Teleosauridae, Fig. 49a) et extérieurement à partir du sommet de la crête pariétale et de la crête formée par les squamosaux. Chez les Teleosauridae (Fig. 49a), la longueur externe de la fenêtre supratemporale a été mesurée parallèlement à l'allongement du crâne, à partir de la suture frontal / postorbitaire (J) et la largeur, perpendiculairement à J, à partir de la suture dorsale postorbitaire / squamosal (JJ). Chez les Metriorhynchidae, la longueur externe a été mesurée entre les angles antéro-médian et postéro-latéral (G) et la largeur (GG), perpendiculairement à G.

Chez les Metriorhynchidae, nous avons maintenu l'usage de la variable standard "longueur totale du crâne" afin d'homogénéiser les observations avec la largeur de la fenêtre supratemporale. La corrélation intergroupe de la longueur de la fenêtre supratemporale avec la variable A est forte (0.9). La dispersion des points représentatifs est faible chez les brévirostrires et les longirostrires (A/G, Fig. 58c), excepté chez le spécimen du Callovien du Poitou noté E.M.M. sur lequel la valeur G a pu être sous-estimée en raison de son médiocre état de conservation. La discrimination entre les

groupes brévirostre et longirostre est malaisée mais pour une valeur de A donnée, la longueur de la fenêtre supratemporale est globalement supérieure chez les brévirostrés.

La corrélation entre la longueur totale du crâne et la largeur de la fenêtre supratemporale (A/GG, Fig. 58e) est forte chez les longirostrés (supérieure à 0,9) et plus faible chez les brévirostrés (environ 0,65). La largeur de la fenêtre supratemporale est globalement plus petite chez les formes longirostrés. Chez les brévirostrés, mis à part *M. casamiquelai*, les spécimens dont la représentation n'est pas située sur ou à proximité de la courbe (voir Fig. 58a), ont subi une déformation post-mortem qui a modifié la mesure de la largeur.

Chez les Teleosauridae étudiés, la corrélation de J avec H est forte (0,90) mais les différences entre les groupes sont importantes. Afin d'éviter les effets de l'auto-corrélation des variables, nous représenterons J en fonction de H. Ainsi, la longueur de la fenêtre supratemporale est quasiment stable par rapport à H, chez les longirostrés sur l'intervalle de H considéré (H/J, Fig. 56c), elle augmente régulièrement chez les formes brévirostrés et mésorostres.

La largeur de la fenêtre supratemporale (A/JJ, Fig. 56d) suit un développement homogène et augmente dans des termes sensiblement identiques dans les trois groupes de *Steneosaurus* callovo-oxfordiens définis. Pour une longueur totale du crâne inférieure à 700 mm, le manque de données suffisamment complètes ne permet pas de préciser la forme de la courbe. Il semble cependant qu'il existe un point d'inflexion aux alentours de 750 mm, qui modifie la forme de la courbe. Nous aurons l'occasion de préciser, lors de l'étude la croissance, quelle peut être la signification d'une telle configuration. Les trois spécimens rapportés au genre *Machimosaurus* se singularisent par un développement antéro-postérieur et latéral des fenêtres supratemporales plus important que sur les spécimens calloviens.

Nous avons déjà mentionné que l'utilisation du caractère "fenêtres supratemporales plus grandes que les orbites" pour définir l'infra-ordre des Thalattosuchia, devait être restreinte à la définition de la famille des Teleosauridae puisque chez certains spécimens de *Geosaurus araucanensis*, les orbites étaient de taille supérieure à celle des fenêtres supratemporales.

De même, selon Clark (1986), "les fenêtres supratemporales sont de grande taille" est un caractère lié à la longirostrie. Si cette hypothèse se vérifie à un rang taxonomique élevé, cela n'est pas le cas pour les espèces des genres *Metriorhynchus* (Fig. 58c et e) et *Steneosaurus* (Fig. 56c et d). A l'intérieur de ces deux genres et à longueur totale de crâne identique, la longueur et la largeur de ces fenêtres sont plus grandes chez les formes brévirostrés. Dans le chapitre consacré à la croissance, nous analyserons les modifications ontogéniques de la taille et de la forme de ces fenêtres.

6 . La mandibule

Outre le développement de la fenêtre mandibulaire et des processus rétro-articulaires que nous avons abordés lors de l'analyse morphologique des caractères, la longueur relative de la symphyse est l'un des caractères très fréquemment utilisé à des fins systématiques.

Afin d'en étudier la variabilité, nous avons choisi de confronter cette variable à la "longueur totale de la mandibule" en tant que référentiel pour des raisons pratiques et ce, malgré l'auto-corrélation de ces deux variables. Il est en effet très rare de trouver le crâne en connexion avec la mandibule, ce qui ne permet donc pas de choisir une variable standard sur le crâne. D'autre part, lorsque les mandibules (ou hémi-mandibules) sont entières, elles sont fréquemment déformées au niveau des processus articulaires, l'utilisation de la largeur entre les surfaces articulaires est donc quasiment impossible.

Chez les Metriorhynchidae, (U/T, Fig. 58f), la corrélation entre ces deux variables est forte (voisine de 0,80). Les deux groupes brévirostrés et longirostrés ne sont pas bien discriminés mais la longueur de la symphyse est globalement inférieure chez les brévirostrés (représentés seulement par quatre spécimens).

Chez les Teleosauridae (S/T, Fig. 56e), la corrélation est de 0,87. Les différents groupes constitués ne sont pas bien discriminés mais on peut cependant observer que la symphyse des formes longirostrés est proportionnellement plus longue que celle des brévirostrés (quelque soit le niveau stratigraphique considéré). Très globalement, à longueur totale de la mandibule identique, la longueur de la symphyse est plus importante respectivement chez les longirostrés calloviens, les longirostrés bathoniens, les mésorostres calloviens puis les brévirostrés calloviens.

D'autre part, il apparaît que pour une longueur totale de la mandibule supérieure à 1000 mm, la pente de la courbe représentative diminue dans tous les groupes analysés. L'absence d'échantillons de longueur totale supérieure à 1200 mm ne permet malheureusement pas de préciser cette tendance.

IV . Etude de la croissance

1 . Principes et méthodes

L'étude des modalités de la croissance des formes fossiles se heurte d'une part aux problèmes liés à la croissance des formes animales (croissance variable quantitativement et qualitativement au

cours du développement ontogénique) et d'autre part aux problèmes liés aux imperfections de l'échantillon fossile (diachronisme des faunes, imprécision de certaines mesures, déformations post-mortem, etc.). Trois méthodes sont utilisées dans ce travail afin de cerner avec le plus de précision possible les modalités de la croissance des Thalattosuchia.

1- Méthodes analytiques morphologiques

Elles sont basées sur l'observation des structures anatomiques liées à la croissance (forme et développement des sutures, de l'ornementation, etc.). Ces observations sont essentiellement liées à l'analyse qualitative et ont été abordées lors de l'analyse morphologique des caractères.

2 - Méthodes analytiques biométriques

Ces méthodes, basées sur les mensurations des crânes, sont figurées sur les canevas des mesures (Fig.48 et Fig.49). A partir de ces mesures, trois types de traitement possibles sont utilisés successivement.

2a - Analyse trivariée

Cette analyse, présentée sous la forme de nuages de points, prend en compte deux caractères à étudier sous la forme d'un rapport de type "x/y" placé dans un référentiel fortement corrélé à l'âge de l'individu comme par exemple la longueur totale du crâne. Cette méthode permet de mettre en évidence la variation du caractère x par rapport à y (variation d'une forme bidimensionnelle) durant la période de croissance matérialisée par l'intervalle de la longueur totale du crâne.

2b - Analyse semi-graphique

Cette analyse, issue de la précédente, permet de matérialiser une relation simple telle que la longueur en avant des orbites par rapport à la longueur en arrière des orbites, dans un référentiel corrélé à l'âge. Dans cette analyse, nous utiliserons la longueur totale du crâne, malgré les biais introduits dans l'analyse par l'auto-corrélation des variables; seules les tendances générales auront ainsi une signification valable.

2c - La loi d'allométrie

La formulation mathématique de cette loi date de 1924 ; elle s'énonce $Y = b X^a$ où Y représente la mesure à analyser. X celle de la variable standard et a et b sont deux constantes. Cette fonction "puissance" (et non "exponentielle") est plus pratique à étudier en coordonnées logarithmiques. On obtient alors l'équation d'une droite $y = ax + b$, avec $y = \text{Log } Y$, $x = \text{Log } X$ et $b = \text{Log } \beta$. L'équation d'allométrie prend alors la forme $\text{Log } Y = \alpha \text{ Log } X + \text{Log } \beta$. La valeur α est appelée "coefficient d'allométrie" et correspond à la pente de la droite $Y = \alpha X + \beta$. Quand $\alpha = 1$, la fonction est dite isométrique, quand $\alpha > 1$, l'allométrie est dite majorante (terme préférable à celui

d'allométrie positive, Chernoff, 1973) ; quand $\alpha < 1$, l'allométrie est dite minorante et quand $\alpha < 0$, on parle alors d'énantiométrie (Gould, 1966).

3 - Méthode analytique graphique

Généralement assez peu employée car trop aléatoire en raison des imperfections du matériel fossile, cette analyse est à la base de nombreuses méthodes mathématiques élaborées notamment par Penrose (1954) puis Reyment (1982, 1985, 1991, etc.), Reyment *et al.* (1984) et Bookstein (1983). Les divers logiciels existant sur le marché et traitant de l'analyse d'images en 2D ("Thin-plate spline = TPSpline", 1991 de F.J. Rolf, Dept. of Ecology and evolution, State Univ. of New-York, USA et "Thin-plate spline relative Warp analysis = TPSRW", 1991, etc.) n'ayant pas pleinement donné satisfaction (pour des raisons essentiellement dues à l'inadéquation entre la technique et l'imperfection du matériel fossile), nous avons tenté d'élaborer un programme mieux adapté. Ce programme d'étude, mis au point en collaboration avec le Professeur R. A. Reyment de l'Université d'Uppsala (Suède) n'a malheureusement pas pu aboutir, en raison des difficultés inhérentes au matériel fossile utilisé. Nous reviendrons plus en détail sur les résultats obtenus et les difficultés rencontrées.

Nous nous sommes bornés dans ce travail, à une analyse descriptive basée sur les mêmes principes mais utilisés de façon plus sommaire. Les résultats sont moins précis mais ne manquent cependant pas d'intérêts dans une étude globale de la croissance de formes fossiles.

2 . Méthodes biométriques

1 - Analyses trivariées et semi-graphiques

Des analyses trivariées ont été réalisées par Westphal (1962a) sur les Teleosauridae du Lias. Ces méthodes permettent plus de se faire une idée générale que de réaliser une véritable analyse, en raison notamment des caractéristiques non linéaires de la croissance (Dodson, 1975a).

Les analyses de Westphal sont réalisées en pourcentage d'une variable par rapport à la longueur totale du crâne (var / longueur totale du crâne x 100). Ces valeurs sont ensuite disposées sur un graphique en nuage de points (le pourcentage de la variable est en ordonnées) par rapport à la longueur totale du crâne (en abscisse). Selon Westphal, ces analyses permettent notamment de montrer que la longueur relative du museau est identique chez toutes les espèces étudiées et que cette valeur est stable par rapport à la longueur totale du crâne (Westphal, 1962a, fig.56-2). La longueur relative de l'orbite diminue quand la longueur totale du crâne augmente (fig.56-3) alors que la largeur relative de l'espace inter-orbitaire augmente avec la longueur du crâne (fig.56-4). Selon l'échelle utilisée, ces nuages de points ne permettent pas d'apprécier quel est le coefficient d'allométrie ni de préciser si sa signification est faible ou importante. Malgré le fait que ces analyses

ne tiennent pas compte de l'auto-corrélation des mesures (notamment de la longueur pré-orbitaire par rapport à la longueur totale du crâne), elles permettent tout de même de montrer que si les longueurs relatives du museau et de l'orbite de *Pelagosaurus typus* sont identiques à celles des Teleosauridae, la largeur inter-orbitaire par contre est nettement supérieure pour une longueur totale du crâne identique. Nous reviendrons plus en détail sur ces différents paramètres, en utilisant des méthodes plus appropriées.

Les méthodes trivariées peuvent être utilisées afin de montrer quelle est la variation globale d'une surface par rapport à une valeur standard. Nous avons réalisé ce type d'analyse afin d'étudier la variation de la forme des fenêtres supratemporales, exprimée sous la forme "longueur / largeur". La variable standard choisie est la longueur totale du crâne.

1 - Teleosauridae

La variabilité est très forte (Fig. 59a) et aucune tendance n'est bien exprimée. Le coefficient de corrélation est faible (environ 0,25). L'absence de petits spécimens dont la longueur du crâne serait inférieure à 550 mm occulte probablement une partie des informations.

La diminution du rapport J/JJ (longueur / largeur de la fenêtre supratemporale) matérialise l'augmentation relative de la largeur de ces fenêtres. Chez les longirostres, une nette tendance à l'élargissement relatif des fenêtres est apparente sur l'intervalle de longueur totale du crâne considérée. Chez les *Steneosaurus* brévirostres et *Machimosaurus hugii*, cette tendance est nettement moins bien exprimée alors que chez les six spécimens mésorostres, on observe une stabilité - voire même une légère augmentation - du rapport J/JJ.

2 - Metriorhynchidae

La corrélation intragroupe est forte, 0,87 chez les longirostres et 0,91 chez les brévirostres (Fig. 59b). La discrimination des deux groupes est malaisée mais globalement, le rapport G/GG est plus faible chez les brévirostres. Cette caractéristique généralement admise (Clark, 1986) montre que les fenêtres supratemporales sont de forme sub-carrée chez les brévirostres et plus rectangulaires chez les longirostres.

La méthode semi-graphique employée dans ce travail permet de positionner plusieurs variables sur un même graphique plan. Les longueurs pré-orbitaires et post-orbitaires sont indiquées sur l'axe des ordonnées puis reportées sur l'axe des abscisses représentant la longueur totale du crâne. Nous n'avons pas tenu compte ici de l'auto-corrélation des variables et les graphiques n'ont donc qu'une valeur qualitative. Cette méthode permet de matérialiser la variation simultanée de trois variables auto-corrélées.

Chez les Teleosauridae (Fig. 60), les groupes brévirostre et mésorostre d'une part et longirostre d'autre part sont bien séparés par les longueurs relatives pré-orbitaires et post-orbitaires mais aussi par la tendance ontogénique de ces deux caractères. La longueur pré-orbitaire des formes longirostres est plus importante que celle des brévirostre et mésorostres. la longueur post-orbitaire montre une tendance inverse. Les différences entre formes brévirostre et mésorostres sont très ténues et ne permettent pas de discriminer ces deux groupes

Chez tous les spécimens (Teleosauridae du Jurassique moyen et supérieur et *Metriorhynchus*) représentés sur ces graphiques (Fig. 60 et 61), la différence entre les longueurs pré- et post-orbitaires des brévirostre et des longirostre s'accroît avec l'âge (la pente des droites est différente). Aucun crâne de très jeune spécimen n'a été incorporé à cette analyse. Bien qu'il puisse paraître hasardeux de vouloir extrapoler les tendances ontogéniques observées sur les crânes plus grands, il apparaît que les différences biométriques exprimées sur ces graphiques soient de plus en plus ténues chez les jeunes spécimens. Ces hypothèses rejoignent celles formulées lors de l'analyse morphologique de certains caractères tels que la forme et l'extension du frontal, des préfrontaux, des fenêtres supratemporales, le développement de l'ornementation, etc. (voir Chapitre II. Anatomie - Analyse morphologique).

2 - La fonction d'allométrie

Comme pour l'analyse des caractères biométriques, nous avons choisi les variables de façon à limiter les approximations dues à l'auto-corrélation des valeurs. Les coefficients d'allométrie de chacune des variables étudiées sont indiqués Fig. 62.

1 - Teleosauridae

La croissance des structures crâniennes analysées se répartit en trois groupes selon le signe et la signification de la relation d'allométrie liant la variable étudiée à la variable standard.

a - structures à allométrie fortement majorante ($\alpha > 1,20$)

- largeur du crâne entre les angles externes des carrés (H) par rapport à la longueur totale du crâne (A); A/H, Fig. 63c ; $\alpha = 1,21$.

- largeur de la fenêtre supratemporale (JJ) par rapport à la longueur totale du crâne (A); A/JJ, Fig. 63d ; $\alpha = 1,24$.

b - structures à allométrie majorante ($1,10 < \alpha < 1,20$)

- largeur du prémaxillaire en arrière des narines externes (D) par rapport à la longueur totale du crâne (A) ; A/D, Fig. 63b ; $\alpha = 1,12$.

- longueur de la symphyse (T) par rapport à la longueur totale de la mandibule (S) ; S/T, Fig. 63f ; $\alpha = 1,10$.

c - structures à allométrie minorante et fortement minorante ($\alpha < 0.90$)

- longueur de l'orbite (K) par rapport à la longueur totale du crâne (A) ; A/K, Fig. 63e ; $\alpha = 0,88$.

- longueur du museau (C) par rapport à la largeur du crâne entre les angles externes des carrés (H) ; H/C, Fig. 63a ; $\alpha = 0,35$. Cette valeur confirme l'allométrie fortement majorante de H par rapport à A (A/H, Fig. 63c). Sur l'intervalle de A considéré (de 600 à 1400 mm), la largeur entre les angles externes des carrés croît proportionnellement plus que la longueur totale du crâne et que la longueur du museau. La longueur totale de ces crânes correspond très vraisemblablement à des individus adultes (voir notamment les arguments mentionnés lors de l'analyse morphologique des caractères).

d - structures isométriques

- largeur de la base du museau, mesurée en avant des orbites (G) par rapport à la longueur totale du crâne (A) ; A/G, Fig 59c ; $\alpha = 0,98$).

Les principales tendances montrent que chez les Teleosauridae étudiés du Jurassique moyen et supérieur et sur l'intervalle de longueur totale du crâne considéré, les variables mesurées en largeur subissent une allométrie de croissance majorante, alors que les variables mesurées antéro-postérieurement subissent une allométrie minorante. Il est néanmoins important de souligner que compte tenu de la difficulté de choisir une variable standard compatible avec les variables mesurées antéro-postérieurement (voir Paragraphe "Principes et méthodes"), la valeur du coefficient d'allométrie indiquée ne représente qu'une partie de la croissance totale de ces variables. L'auto-corrélation des deux variables étudiées sur la mandibule occulte une partie des réelles tendances ontogéniques mais ne modifie pas radicalement le sens de l'allométrie.

Les tendances observées sur la plupart des variables correspondent à celles décrites chez les crocodiles actuels (largeur du crâne, longueur des orbites, longueur du museau, etc.). Par contre, Mook (1921a) signale que chez les crocodiles actuels, les fenêtres supratemporales tendent à se réduire au cours de la croissance du crâne. Chez les Teleosauridae du Jurassique moyen et supérieur, il apparaît au contraire que l'allométrie de la croissance en largeur est fortement majorante par rapport à la longueur totale du crâne (A/JJ, Fig. 63d ; $\alpha = 1,24$). Ces disparités sont probablement liées à des différences dans la biologie de ces formes.

Tous les groupes constitués du Bathonien au Kimméridgien-Tithonien sont représentés par les spécimens analysés. Les tendances ontogéniques mises en évidence sont identiques dans tous les groupes. Les valeurs de α varient de 5 à 10 % entre les formes longirostres et les formes brévirostres mais ne modifient pas les tendances générales de la croissance. Chez *Metriorhynchus* au contraire,

les tendances mises en évidence sont souvent différentes selon les groupes. En termes morpho-fonctionnels et biologiques, ces résultats peuvent refléter des différences de biologie plus importantes entre brévirostrés et longirostrés chez *Metriorhynchus* que chez les Teleosauridae du Jurassique moyen et supérieur.

2 - *Metriorhynchus*

Pour de nombreux caractères, la fonction d'allométrie a été calculée séparément pour les brévirostrés et les longirostrés mais représentée sur le même graphique. Afin d'éviter les erreurs liées à l'auto-corrélation des variables, la largeur entre les angles externes des carrés (variable F) a été utilisée comme variable standard, notamment afin d'analyser des paramètres mesurés antéro-postérieurement.

L'allométrie de croissance de la largeur entre les angles externes des carrés (A/F, Fig. 64b) est fortement majorante ($\alpha = 1,27$) et se comporte identiquement chez les brévirostrés et les longirostrés.

Parmi les variables localisées en avant des fenêtres supratemporales, seule la largeur de la base du museau en avant de la pointe antérieure des préfrontaux (A/K, Fig. 65a) chez les brévirostrés subit une croissance à allométrie majorante ($\alpha = 1,17$). Chez les longirostrés, le coefficient d'allométrie α est égal à 0,62.

La largeur de la constriction supra-orbitaire (I) subit une croissance à allométrie quasiment isométrique dans les deux groupes de *Metriorhynchus* ($\alpha = 1,03$ par rapport à A, A/I, Fig. 65c et $\alpha = 0,92$ par rapport à F, F/I, Fig. 65d). Toutes les autres variables analysées (longueur préorbitaire par rapport à la largeur maximale du crâne, F/E, Fig. 64a ; largeur entre les angles externes des préfrontaux, A/J, Fig. 65b, distance séparant la fenêtre supratemporale de la pointe antérieure des préfrontaux, F/D, Fig. 65e et largeur de la base du museau des longirostrés, A/K, Fig. 65a) subissent une croissance à allométrie minorante à fortement minorante. Il convient cependant de signaler que compte tenu de la forte allométrie majorante liant les deux variables standard utilisées (longueur totale du crâne (A) et largeur entre les angles externes des carrés (F), A/F, Fig. 64b), les coefficients d'allométrie liant F et les autres variables doivent être majorés afin d'obtenir une estimation de leur valeur si le référentiel utilisé était A. Ainsi, le coefficient est très inférieur à 1 pour la relation liant F et la longueur pré-orbitaire (F/E, Fig. 64a, $\alpha = 0,60$ chez les brévirostrés et 0,85 chez les longirostrés). Si l'on majore ces coefficients, on obtient la formule d'une fonction vraisemblablement proche de l'isométrie.

L'allométrie de croissance de la longueur de la fenêtre supratemporale (A/G, Fig. 64c) est faiblement majorante chez les *Metriorhynchus* ($\alpha = 1,06$). La variable G n'est pas directement auto-corrélée à la longueur totale du crâne puisque la mesure est prise selon le grand axe de la fenêtre qui forme un angle de 20 à 45° par rapport à l'allongement du crâne. De ce fait, la valeur du coefficient

est vraisemblablement sous-estimée. Par contre, la largeur de la fenêtre (A/GG, Fig 64d) croît selon une fonction allométrique fortement majorante ($\alpha = 1,37$).

La croissance de la symphyse mandibulaire suit une fonction allométrique majorante ($\alpha = 1,20$) par rapport à la longueur totale de la mandibule (U/T, Fig. 64e). Compte tenu d'une part du petit nombre de spécimens disponibles et d'autre part de l'auto-corrélation de T par rapport à U, la valeur du coefficient ne peut indiquer que la tendance générale d'une allométrie de croissance majorante à fortement majorante.

Le tableau présenté Fig. 66 synthétise les principales tendances ontogéniques déduites de l'analyse de la fonction allométrique chez les *Metriorhynchus* (genre subdivisé en deux groupes brévirostre et longirostre) et chez les Teleosauridae du Jurassique moyen et supérieur (genres *Steneosaurus* et *Machimosaurus*). Là où les comparaisons sont possibles (même signification des mesures), les tendances sont sensiblement identiques chez les *Metriorhynchus* et les Teleosauridae.

Les variables analysées localisées dans la région du museau et en arrière de la bordure antérieure des fenêtres supratemporales subissent des croissances à allométrie forte (et majorante dans la plupart des cas). Par contre, la région péri-orbitaire est caractérisée par des allométries faibles (majorantes ou minorantes) ou par des isométries, que les variables correspondent à des mesures prises antéro-postérieurement ou mésio-latéralement.

La principale différence significative est localisée dans la modalité de la croissance en largeur de la base du museau. La croissance est fortement majorante chez les *Metriorhynchus* brévirostrés, fortement minorante chez les longirostrés et isométrique chez les Teleosauridae.

3 . Analyses graphiques

Le programme d'étude mis au point avec le Professeur R.A. Reymont de l'université d'Uppsala (Suède) en 1992 avait pour but dans un premier temps d'étudier puis de quantifier la déformation nécessaire pour homogénéiser les différents groupes de *Metriorhynchus* et de *Steneosaurus* constitués dans le Callovien d'Europe. Dans un second temps, ce programme devait permettre de "reconstituer" les stades intermédiaires de croissance entre le plus petit et le plus grand spécimen. L'analyse se base sur une trentaine de points dits homologues localisés sur la face dorsale de chaque crâne. La méthode était basée sur l'ordination des formes et consistait d'une part en une analyse des flexions ("relative warp") et d'autre part en une analyse discriminante basée sur la forme.

Cette analyse nécessitait un nombre important de crânes complets, non déformés et provenant de niveaux biochronologiques et géographiques les plus proches possible. Seulement 14 crânes de *Steneosaurus* (brévirostrés, mésorostres et longirostrés), remplissant ces conditions, ont

pu être collectés. Chacun des trois groupes comprenait donc un nombre trop restreint de spécimens pour permettre une analyse significative.

Vingt crânes de *Metriorhynchus*, classés en deux groupes (brévirostre et longirostre) furent analysés. Malgré les différences morphologiques apparentes sur les crânes, les distances morphométriques (distance non-affine d'une part et distance uniforme + distance non-affine d'autre part) sont faibles entre les deux groupes (environ 1/3). La déformation non-affine (dite régulière) est faible à l'intérieur et entre les deux groupes. Par contre, l'analyse discriminante basée sur la forme, montre que la déformation totale (déformation affine + non-affine) est importante entre les groupes mais moyenne à faible à l'intérieur de chacun d'eux.

L'analyse des flexions (Fig. 67) montre que les principales déformations entre les groupes brevirostre et longirostre d'une part et au sein de chacun d'eux d'autre part sont essentiellement localisées au niveau de la région péri-orbitaire (points homologues 2 à 5).

Compte tenu du petit nombre de spécimens disponibles, de la répartition biochronologique trop vaste (du Callovien inférieur à l'Oxfordien inférieur) et de la variabilité intraspécifique très importante à l'intérieur de chacun des groupes, nous avons convenu qu'il n'était pas judicieux de pousser plus loin les investigations qui auraient fait alors appel à de trop nombreuses imprécisions pour que le résultat soit significatif. Malgré des résultats apparemment assez décevants, il nous paraît important de noter ici que pour des animaux actuels ou des formes fossiles ne présentant pas les mêmes inconvénients que les *Thalattosuchia* (nombreux spécimens provenant d'un même gisement par exemple) cette méthode devrait permettre d'appréhender les phénomènes d'allométrie de croissance avec beaucoup de succès.

De façon à obtenir tout de même une image graphique approchée de la croissance des différentes espèces, nous avons effectué des comparaisons graphiques (toujours basées sur le principe des points homologues) du contour externe du crâne. Pour ce faire, nous avons aligné les crânes à partir d'un point virtuel correspondant à un "centre de croissance": le centre géométrique du frontal. Nous avons ensuite ordonné les crânes en fonction de leur longueur totale, variable réputée fortement corrélée à l'âge des individus (voir Première partie: "Les crocodiles actuels").

Les représentations graphiques proposées tiennent compte des groupes constitués à l'aide des caractères analysés précédemment (caractères morphologiques et biométriques, nombres de dents, etc.). Dans chacun de ces groupes, n'ont été représentés que les crânes les plus caractéristiques (essentiellement en raison de leur taille et de leur état de conservation) et les crânes holotypes quand ils sont peu déformés, encore disponibles en collection ou quand la figuration correspond très précisément à la description originale. Pour des raisons de lisibilité des graphiques, nous n'avons pas figuré tous les crânes de taille intermédiaire analysés.

1 . Le genre *Steneosaurus* du Jurassique moyen et supérieur

Les crânes complets du Callovien, rapportés à des formes longirostres, sont tous de taille sensiblement identique et de longueur totale supérieure à 750 mm. Deux crânes sont figurés (Fig. 68a), *Steneosaurus teleosauroides* (SMNS 10114) et *S. leedsi* (BMNH R 3320). Les types des formes mésorostres du Callovien-Oxfordien sont représentés Fig. 68b et les principaux crânes brévirostrés non déformés Fig. 68c.

Avec toutes les précautions d'usage inhérentes à la validité taxonomique des regroupements constitués, ces graphiques permettent de mettre en évidence d'importantes tendances ontogéniques.

1 - Les modalités de la croissance ne sont pas homogènes sur la totalité du crâne.

2 . De nombreuses similitudes sont apparentes dans la forme générale du crâne des plus petits spécimens et des plus grands. (museau proportionnellement plus court par rapport à la largeur, partie post-orbitaire plus trapue, élargissement pré-orbitaire brusque, etc.).

3 . Entre les plus petits spécimens, la croissance est essentiellement antéro-postérieure, vers l'avant et vers l'arrière. Les différences de largeur au niveau du museau et de la partie post-orbitaire sont faibles (*Steneosaurus hulkei* et *S. durobrivensis*, Fig. 68c; *S. depressus* et *S. intermedius*, Fig. 68b, etc.).

4 . Excepté chez les plus grands spécimens, la croissance vers l'avant est quantitativement plus importante que la croissance vers l'arrière (Fig. 68a). Chez les plus grands spécimens (*S. obtusidens*, Fig. 68c et *S. heberti*, Fig. 68b), la "quantité de croissance" est sensiblement identique vers l'avant et vers l'arrière.

5 . La croissance en largeur de la partie pré-orbitaire est relativement faible entre les plus petits spécimens. Elle est plus importante chez les deux spécimens les plus grands.

6 . Au sein des groupes brévirostre et mésorostre (Fig. 68b et c), la croissance en largeur de la partie post-orbitaire du crâne est faible chez les petits spécimens analysés mais forte entre ces spécimens et les plus grands.

7 . Le profil du crâne au niveau des orbites est plus régulièrement élargi chez les spécimens de taille intermédiaire et l'élargissement est plus brusque chez les petits (en raison de la taille importante des orbites) et chez les plus grands spécimens (en raison de la croissance importante en largeur de la région post-orbitaire).

8 . A l'intérieur de chaque groupe, les tendances observées entre les spécimens sont en accord avec les regroupements effectués. On peut ainsi définir une "série de croissance" qui inclue tous les crânes de taille différente, logiquement liés entre eux par une même tendance ontogénique générale. Si l'on modifie les groupes (en incluant par exemple un spécimen mésorostre parmi les brévirostrés), le graphique ainsi réalisé ne montre plus de tendance commune à tous les spécimens du groupe. Les regroupements présentés pour les *Steneosaurus* et les *Metriorhynchus* callovo-oxfordiens semblent donc être en accord avec la systématique.

Le crâne rapporté à *Steneosaurus* cf. *bouchardi* (Buffetaut & Makinsky, 1985) et le crâne de *S. bouchardi* (Sauvage, 1879) semblent bien appartenir à la "série de croissance" d'une même espèce (Fig. 69a) si l'on se réfère aux mêmes tendances de croissance décrites chez les *Steneosaurus* du Callovien-Oxfordien.

De même, les modalités de croissance définies sont compatibles avec les crânes de *S. priscus* du Tithonien de Canjuers (MNHN, sans numéro) et de *S. cf. megarhinus* (Vignaud *et al.*, 1993) du Kimméridgien supérieur du Quercy (Fig. 69b). Par contre, le crâne de *S. deslongchampsianus* du Kimméridgien inférieur du Cap de La Hève (Lennier, 1887) ne semble pas appartenir à la même série de croissance. Le museau est plus grêle, plus long et l'arrière-crâne plus étroit que chez *S. cf. megarhinus* (Fig. 69b). Il convient cependant de rappeler que les deux seuls crânes rapportés à *S. deslongchampsianus* ont été détruits lors du bombardement de la ville du Havre en 1944 (Cousin & Breton, 1994). Même si la description originale est en parfait accord avec les figurations, il n'est pas possible de conclure.

2 . Le genre *Metriorhynchus*

Comme pour les Teleosauridae, nous avons regroupé les crânes les plus complets à l'aide des caractères morphologiques, biométriques et les nombres de dents. Nous avons incorporé à cette analyse certains crânes sub-complets quand il s'agissait de spécimens particulièrement importants comme par exemple les holotypes de *M. superciliosus*, *M. laeve* ou *M. moreli*. Trois groupes ont ainsi été constitués dans le Callovien-Oxfordien d'Europe Occidentale.

- groupe brévirostre comprenant les espèces *M. durobrivensis*, *M. brachyrhynchus* et *M. cultridens* (Fig. 70a)

- groupe longirostre : les types de *M. moreli* et *M. superciliosus* sont représentés ainsi qu'un crâne d'un petit spécimen longirostre (Fig. 70b) non rapporté à une espèce en collection (MGCL 9960)

- un groupe constitué des types de *M. laeve* et de *M. leedsii* déformé par écrasement dorso-ventral (Fig. 70c)

Enfin, nous avons représenté (Fig. 70d) les trois fragments de crânes juvéniles suffisamment complets pour être analysés.

L'analyse de ces graphiques montre sensiblement les mêmes tendances que celles observées chez *Steneosaurus*.

- 1 . Les modalités de la croissance ne sont pas homogènes.

- 2 . Dans un premier temps, la principale composante de la croissance est dirigée vers l'avant du crâne (*Metriorhynchus* sp. et *M. superciliosus*, Fig. 70b; *M. durobrivensis* BMNH R 2618 et *M. brachyrhynchus* LPP.M.22 Fig. 70a)

3 . La croissance antéro-postérieure vers l'arrière est plus importante sur les grands spécimens que sur les petits (Fig. 70a et b)

4 . La croissance en largeur de la partie post-orbitaire est forte sur les grands spécimens et relativement plus faible sur les petits (Fig. 70a et b)

Certaines tendances mises en évidence par ces graphiques ne se rencontrent que chez le genre *Metriorhynchus*.

1 . Contrairement aux Teleosauridae, la croissance en largeur du museau est forte (Fig. 70a et b)

2 . Le profil de la région préfrontale devient fortement anguleuse chez les grands spécimens en raison de la forte composante latérale de la croissance

3 . La forme de l'échancrure supra-orbitaire tend à s'arrondir le long de la série de croissance (Fig. 70a et b)

4 . La forme du bord postérieur de l'échancrure, formé par la barre post-orbitaire, est constante quelque soit la longueur du crâne

La série de croissance formée par *M. leedsi* et *M. laeve* (présentée sur le graphique par les deux types mais étudiée sur 6 spécimens) montre les mêmes tendances que celles observées chez les brévirostrés et les longirostrés. Cette série de croissance se confond avec celle formée par les spécimens longirostrés (Fig. 70b).

Il n'est pas possible par cette méthode de préciser à quel groupe appartiennent les petits spécimens analysés (Fig. 70d). Comme nous l'avons déjà mentionné lors de l'analyse semi-graphique de la croissance (Fig. 60 et 61), il semble que les différences entre brévirostrés et longirostrés soient extrêmement ténues chez les petits spécimens. Graphiquement, il n'y a pas de différences notables entre BMNH R 2065 et LPP.M.23. La partie postérieure du spécimen de La Voulte (Kuhn-Schnyder, 1960) est beaucoup plus courte et étroite que celle des deux autres spécimens représentés (Fig. 70d). Par contre, la largeur de l'encoche supra-orbitaire est presque aussi large. Ce spécimen se caractérise donc par un crâne vraisemblablement très court, trapu et au profil arrondi. Compte tenu de l'absence du museau de ces trois échantillons, il n'est pas possible de connaître plus en détail la réelle forme de ces crânes.

4. Synthèse : les modalités de la croissance

La synthèse proposée ici est essentiellement basée sur l'analyse de restes datés du Jurassique moyen et supérieur pour les données morphométriques, et sur tous les spécimens disponibles (datés du Lias à la base du Crétacé) pour les données morphologiques. Les trois stades de croissance

définis font référence à des stades “morphologiques” et les longueurs totales du crâne mentionnées ne correspondent qu'aux trois genres les plus fréquents sur lesquels ont été effectués les analyses morphométriques (*Metriorhynchus*, *Steneosaurus* et *Machimosaurus*). Ces valeurs ne sont alors citées qu'à titre indicatif.

L'absence de restes attribuables à de très jeunes individus (dont le crâne serait de longueur totale inférieure à 350 mm pour les trois genres sus-cités) ne permet pas de proposer un schéma complet et détaillé des modalités de la croissance du crâne de l'éclosion jusqu'au stade gérontologique. Il est néanmoins possible de proposer un schéma général de la croissance en se basant sur la totalité de l'analyse qualitative (morphologique) et quantitative (morphométrique et graphique).

La croissance ontogénique des *Thalattosuchia* peut très schématiquement être scindée en trois grandes périodes caractérisées par des modalités particulières.

1 - Stade “juvénile”

Comme le montre le sténéosaure juvénile du Toarcien allemand LEI G 119 1987 0 0 (Pl.1, fig.b), le crâne des très jeunes individus est relativement gracile, les orbites sont grandes (l'espace inter-orbitaire est réduit) et les fenêtres supratemporales sont de grande taille.

Chez les jeunes *Metriorhynchus*, le museau est relativement réduit, les préfrontaux sont bien développés latéralement mais relativement peu mésialement, la largeur de l'encoche supra-orbitaire est relativement importante chez les petits spécimens. Les fenêtres supratemporales sont de forme ovale, la différence entre la longueur de l'axe antéro-postérieur et l'axe méso-latéral est importante.

L'expression de l'ornementation est nulle ou très faible. La distinction entre formes brévirostrès, mésorostrès et longirostrès est alors impossible.

Pour les trois genres analysés dans le Jurassique moyen et supérieur, ce stade correspond à des spécimens dont la longueur totale du crâne est inférieure à 300 - 350 mm.

2 - Stade “adulte”

Les analyses graphiques montrent que durant la période correspondant à une longueur totale de crâne comprise entre 350 et 600 mm, la principale composante de la croissance ontogénique du crâne est dirigée antéro-postérieurement. La croissance vers l'avant est supérieure à la croissance vers l'arrière. Durant cette période, s'amorcent la croissance en largeur de la base du museau (modérée chez les *Teleosauridae* et les *Metriorhynchidae* longirostrès, plus importante chez les *Metriorhynchidae* brévirostrès), et de la distance entre les angles externes des carrés.

La taille des orbites reste quasiment stable et subit donc une diminution relative par rapport à l'allongement du crâne. La forme des fenêtres supratemporales (matérialisée par le rapport “longueur sur largeur”) croît isométriquement. Les caractères morphométriques localisés dans la région péri-orbitaire (mesurés antéro-postérieurement et latéralement) subissent une croissance globalement isométrique.

Certaines sutures dorsales s'effacent rapidement (suture frontal / préfrontal, lacrymal / préfrontal, etc.) mais la plupart sont encore bien visibles (prémaxillaire / maxillaire, maxillaire / nasal, préfrontal / nasal, etc.).

Globalement, l'expression de l'ornementation des os crâniens de *Metriorhynchus* devient importante sur le museau et dans la région péri-orbitaire mais elle est très variable selon les unités osseuses.

La composante antéro-postérieure de la croissance tend à diminuer relativement à partir de l'âge correspondant à un crâne de longueur totale proche de 550 à 650 mm chez *Metriorhynchus* et de 700 à 800 mm chez les Teleosauridae du Jurassique moyen et supérieur. Parallèlement, la composante latérale de la croissance augmente relativement par rapport à la longueur totale du crâne.

3. Stade “gérontologique”

Chez tous les Thalattosuchia étudiés, la croissance antéro-postérieure diminue vers l'avant et augmente vers l'arrière du crâne. Parallèlement, la composante mésio-latérale devient prépondérante sur toutes les régions du crâne, exceptée la largeur du museau qui continue à ne croître que très modérément. La largeur maximale du crâne, mesurée entre les angles externes des carrés croît selon une allométrie fortement majorante. Les sutures sont quasiment toutes effacées.

Chez *Steneosaurus* et *Machimosaurus*, la largeur du prémaxillaire en arrière des narines externes augmente considérablement.

Chez *Metriorhynchus*, la croissance de la largeur basale du museau suit une fonction allométrique fortement majorante par rapport à la longueur totale du crâne chez les brévirostrés; cette fonction est minorante chez les longirostrés. La croissance des préfrontaux se fait essentiellement mésio-latéralement vers l'extérieur du crâne alors qu'elle était plutôt centripète durant le stade “juvénile” et au début du stade “adulte”. Corrélativement à l'élargissement de la partie post-orbitaire du crâne, les fenêtres supratemporales deviennent sub-carrées en raison du différentiel d'allométrie entre la longueur (allométrie faiblement majorante) et la largeur (allométrie fortement majorante). Chez *Steneosaurus* et *Machimosaurus*, cette tendance est mise en évidence mais elle est moins nettement exprimée.

L'expression de l'ornementation de la surface dorsale des os crâniens de *Metriorhynchus* augmente peu entre les deux derniers stades de croissance morphologique définis. Une diminution apparente de l'ornementation frontale a même été mise en évidence chez les spécimens les plus âgés.

V . Synthèse : Les caractères diagnostiques, les principales tendances évolutives

1. Les caractères morphologiques

1. L'ornementation des os crâniens

Nous avons montré que si la forme de l'ornementation était commune à tous les Thalattosuchia, l'intensité de son expression subit de nombreuses variations ontogéniques (Fig. 33). Cependant, le crâne des Teleosauridae est généralement moins orné que celui des Metriorhynchidae.

Parmi les Teleosauridae, on assiste globalement à une diminution de l'ornementation des formes liasiques aux formes du Malm.

Cette tendance est aussi très sensible chez les Metriorhynchidae, de *Pelagosaurus* à *Geosaurus*. Le crâne lisse ou peu orné de certaines espèces de *Metriorhynchus* de l'Oxford-Clay anglais (*M. leedsi*, *M. laevis* et *M. cultridens*) relève probablement plus de la variation individuelle, ontogénique et/ou géographique que de véritables différences diagnostiques.

2. Les ouvertures crâniennes

a - Les fenêtres supratemporales

La composition des arcades les bordant est commune à tous les Thalattosuchia. La forme générale est globalement plus trapue chez les Metriorhynchidae que chez les Teleosauridae et au sein de chacune des familles, ces fenêtres sont de forme plus allongée chez les espèces longirostres. Ces tendances générales souffrent cependant de nombreuses exceptions en raison notamment des modifications de la forme liées à l'ontogénie (Fig. 59).

A la condition de pouvoir estimer l'âge relatif des spécimens, il est possible de discriminer les deux groupes de *Metriorhynchus*, brévirostre et longirostre, d'après la forme de la fenêtre supratemporale. Par contre, les analyses effectuées chez les *Steneosaurus* du Jurassique moyen et supérieur ne nous ont pas permis de reconnaître les différents groupes.

Chez les Metriorhynchidae, la crête fronto-pariétale est plus trapue que chez les Teleosauridae contemporains. Ce caractère permet notamment de distinguer les espèces toarciennes *Pelagosaurus typus* de *Steneosaurus bollensis*. De même, le genre *Peipehsuchus* est caractérisé par l'importante robustesse de l'arcade temporale supérieure.

b - Les orbites

La constitution du rebord de l'orbite est commune à tous les Thalattosuchia excepté *Peipehsuchus* chez qui le postorbitaire ne participe pas à la formation de la barre postorbitaire.

La position de l'orbite est très différente selon la famille.

Chez les Teleosauridae, elle est orientée vers le haut et plus ou moins vers l'avant et le côté. L'orientation exacte de l'orbite est dépendante du développement ontogénique (par diminution relative de la taille de l'orbite et élargissement de la surface inter-orbitaire).

Chez les Metriorhynchidae, l'orbite est orientée principalement sur le côté. Cette particularité n'est encore que discrètement ébauchée chez *Pelagosaurus* mais elle devient très nette à partir du Jurassique moyen (genre *Teleidosaurus*). Chez *Metriorhynchus*, *Geosaurus* et *Dakosaurus*, l'orientation de l'orbite forme un angle proche de 90° avec le grand axe du crâne.

La taille des orbites est fortement corrélée à l'âge des individus.

Chez *Geosaurus araucanensis* du Tithonien du Chili, l'orbite est sub-circulaire et de taille plus importante que celle des fenêtres supratemporales. Compte tenu de la difficulté d'observation de ce caractère (en raison notamment de la disparition de l'arcade sous-orbitaire), cette espèce est actuellement la seule à montrer une telle particularité. A *contrario*, chez tous les Teleosauridae, les fenêtres supratemporales sont de taille nettement supérieure à celle des orbites.

La présence d'anneaux sclérotiques ossifiés est attestée dans tous les genres de Metriorhynchidae, du Toarcien jusqu'au Tithonien.

La part prise par chacune des unités osseuses participant à la constitution des bords de l'orbite, varie assez peu chez les Thalattosuchia. Les variations observées chez les Metriorhynchidae et dans le genre *Steneosaurus* sont restreintes à de faibles variations individuelles et aucune tendance commune n'a été mise en évidence. Cependant, chez *Platysuchus* et *Teleosaurus cadomensis*, le préfrontal est très réduit au profit de l'extension antérieure du frontal et dorsale du lacrymal. Enfin, chez *Teleosaurus*, la barre post-orbitaire est essentiellement constituée par le postorbitaire au détriment du frontal.

c - La fenêtre anté-orbitaire

La présence de cette fenêtre est considérée comme un caractère diagnostique des Archosaures et son absence dans certains groupes - comme les crocodiles actuels - est interprétée comme une fermeture secondaire. Chez les Thalattosuchia, la fenêtre anté-orbitaire se présente sous la forme d'une dépression ovale allongée antéro-postérieurement chez les Teleosauridae et prolongée vers l'avant par un sillon chez les Metriorhynchidae.

Chez les Metriorhynchidae, elle tend à augmenter de taille des formes toarciennes (*Pelagosaurus*) jusqu'aux formes plus récentes du Tithonien (comme *Geosaurus araucanensis*). Fraas (1902) mentionne cependant son absence chez *G. suevicus* du Tithonien d'Europe

Occidentale. Chez cette espèce, la fermeture secondaire de la fenêtre anté-orbitaire pourrait alors être interprétée comme une apomorphie.

Chez les Teleosauridae, la tendance est inverse; la fenêtre anté-orbitaire tend à diminuer du Toarcien au Bathonien. Elle est quasiment fermée chez les *Steneosaurus* brévirostres, très réduite chez les mésorostres et présente chez les longirostres du Callovien - Oxfordien. Elle est absente chez la plupart des spécimens du Jurassique supérieur.

d - Les narines externes

La forme des narines externes est assez peu variable chez les Teleosauridae. Elles sont de forme trapue, ovales et leur grand axe est dirigé mésio-latéralement. L'orientation relative varie selon l'intensité de la courbure du prémaxillaire qui tend à augmenter chez les *Steneosaurus* longirostres du Jurassique moyen et supérieur. De même, la largeur relative des narines externes augmente avec l'élargissement du prémaxillaire en "appareil préhensile" que l'on rencontre chez les formes longirostres dès le Bathonien

Chez *Pelagosaurus* et *Teleidosaurus*, elles adoptent encore une forme trapue que l'on rencontre chez certains Teleosauridae contemporains. Dès le Callovien, les narines externes de *Metriorhynchus* s'allongent considérablement sans augmenter de largeur et atteignent leur maximum de "gracilité" avec les genres *Geosaurus* et *Dakosaurus*. Dès le genre *Metriorhynchus*, le prémaxillaire envoie un processus antérieur qui cloisonne le tiers ou la moitié postérieurs des narines. Chez *Geosaurus*, elles sont entièrement cloisonnées antéro-postérieurement par le processus prémaxillaire.

3 . Les unités osseuses de la face dorsale

a - La suture prémaxillaire / maxillaire

Trois principaux types de sutures prémaxillaire / maxillaire ont été recensées chez les Thalattosuchia (Fig. 37). La forme en "V" est la plus fréquente et se rencontre chez la quasi-totalité des formes liasiques. La forme en "U" est connue essentiellement chez les plus grands *Steneosaurus* et *Metriorhynchus* à partir du Jurassique moyen. La forme en "W" n'est bien individualisée que chez *Metriorhynchus casamiquelai* mais de nombreux spécimens de *Metriorhynchus* européens montrent une ébauche intermédiaire entre ce type et la forme en "V". Nous avons montré que la forme de cette suture était étroitement corrélée aux modalités de la croissance de l'extrémité antérieure du museau. Chez *M. casamiquelai*, la forme de cette suture peut être interprétée en termes d'irrégularité dans le processus de développement ontogénique. Un tel phénomène (normal ou pathologique) est probablement aussi à l'origine d'autres particularités anatomiques localisées sur différentes parties du crâne. Dans ce contexte, la forme en "W" de la suture prémaxillaire / maxillaire peut être

considérée comme diagnosique de l'espèce. Cependant, le crâne IIG A 1.080573 étant le seul spécimen connu de l'espèce *M. casamiquelai*, il est actuellement difficile de conclure.

b - Le nasal. la suture nasal / prémaxillaire

Qualitativement, la position et la forme générale du nasal sont sensiblement identiques chez tous les Thalattosuchia. On observe cependant une tendance, exprimée dès le Toarcien, vers une convexité de la face dorsale du nasal de plus en plus importante chez les Metriorhynchidae.

Parmi les Metriorhynchidae, la part prise par le nasal dans la formation de la partie dorsale de la région pré-orbitaire augmente du Lias au Malm. Le creusement de la suture inter-nasale est très variable individuellement et en fonction de l'âge ; il ne peut donc pas constituer un bon caractère diagnosique. De même, les extensions antérieure et postérieure (analysées à l'aide de méthodes biométriques) sont extrêmement variables selon les individus.

c - Le lacrymal

Chez les Teleosauridae, l'extension antéro-postérieure du lacrymal est maximale chez les formes au crâne gracile et chez *Peipehsuchus*.

Chez les Metriorhynchidae, le lacrymal est repoussé en position très latérale. Le développement et l'orientation de cette unité chez *Pelagosaurus* sont encore très semblables à ceux des Teleosauridae contemporains. Chez *Teleidosaurus gaudryi* et *T. bathonicus*, la forme du lacrymal est beaucoup plus allongée que chez *T. calvadosi* chez qui il adopte une forme trapue et triangulaire. Chez *Metriorhynchus*, il est repoussé en position latérale mais son extension dépend, pour une part importante, du développement ontogénique du processus postéro-latéral du nasal qui tend à recouvrir progressivement le bord antérieur du lacrymal.

d - Le préfrontal

La forme et l'extension du préfrontal sont des caractères permettant de bien définir la famille des Metriorhynchidae mais essentiellement à partir des formes du Jurassique moyen (*Teleidosaurus*). Buffetaut (1980) a montré que chez *Pelagosaurus typus* (Toarcien), le préfrontal avait déjà amorcé un début de surplomb au dessus du rebord antérieur de l'orbite. Cependant, sur le crâne type de *Steneosaurus gracilirostris* (Toarcien) et sur un spécimen rapporté à cette espèce et provenant du Lias belge, le préfrontal amorce également un début de surplomb au dessus de la bordure antérieure de l'orbite (Godefroit, 1994a et b).

A partir du Jurassique moyen, la part prise par le préfrontal dans la formation de la région péri-orbitaire est plus importante chez les Metriorhynchidae. Son développement mésio-latéral est encore peu accentué chez *Teleidosaurus* mais il forme une véritable arcade au dessus de l'orbite chez *Metriorhynchus*, *Geosaurus* et *Dakosaurus*. L'orbite est alors repoussée en position latérale. Le

développement mésio-latéral est plus important chez les formes brévirostrés et cette tendance s'accroît jusqu'au Jurassique supérieur. Le développement du préfrontal vers l'avant est bien exprimé chez les *Metriorhynchus* longirostrés du Callovien et Oxfordien et plus encore chez *Geosaurus* du Tithonien. Les nombreuses variations d'extension et de forme du préfrontal, mises en évidence chez *Metriorhynchus* ne modifient pas ces tendances générales.

La forme de l'encoche supra-orbitaire dépend en grande partie de la composante postérieure de la croissance du préfrontal, ce caractère ne saurait donc être utilisé à des fins systématiques.

e - Le frontal

La fusion des deux unités osseuses constituant le frontal est très incomplète chez tous les spécimens liasiques. À partir du Jurassique moyen, la fusion est complète chez les spécimens estimés "adultes" (dont la longueur totale du crâne est supérieure à 400 à 500 mm) et chez quelques spécimens "juvéniles". À un stade "adulte", le sillon inter-frontal n'est apparent que sur les spécimens rapportés au *Metriorhynchidae* du Tithonien du Chili, *Geosaurus araucanensis*.

La forme et l'extension du frontal sont très variables chez les Teleosauridae et aucune typologie n'a pu être mise en évidence. Chez *Peipehsuchus*, l'absence de participation du postorbitaire à la formation de la bordure postérieure de l'orbite, permet le contact entre le frontal et le jugal au niveau de la barre post-orbitaire. Sur le spécimen type, la conservation de cette partie du crâne ne permet cependant pas d'observer précisément la forme de la suture (Li, comm. pers., 1994). Dans l'état actuel des connaissances et en l'absence de nouveau matériel, ce caractère semble unique dans la documentation paléontologique et doit être considéré soit comme résultant d'une pathologie, soit comme une apomorphie.

Chez les *Metriorhynchidae*, la forme et l'extension du frontal peuvent, dans une certaine mesure, être utilisées à des fins systématiques. Chez *Pelagosaurus*, le frontal est trapu, peu découpé et peu développé mésio-latéralement. Chez *Teleidosaurus* et *Metriorhynchus*, la forme du frontal est commune aux formes brévirostrés et aux formes longirostrés. Elle se caractérise par une silhouette triangulaire pédonculée (la base formant la bordure antérieure des fenêtres supratemporales est perpendiculaire à l'allongement du crâne). La forme très particulière du frontal de *Metriorhynchus casamiquelai* du Callovien d'Argentine peut constituer l'expression d'une apomorphie. De même, le frontal des formes du Jurassique supérieur *M. acutus*, *G. araucanensis*, *G. suevicus* et *Dakosaurus* peut constituer un bon caractère diagnostique. Le frontal de ces formes du Malm est plus découpé que celui des formes du Dogger.

4 . La face palatine

a - Les choanes et la fosse ptérygoïdienne

Chez les Teleosauridae du Lias (genres *Steneosaurus*, *Platysuchus* et *Peipehsuchus*), le cloisonnement des choanes par le prolongement postérieur de la paroi naso-pharyngienne est bien réalisée et la fosse ptérygoïdienne est ouverte vers l'arrière. Les bords latéraux de cette fosse sont divergents vers l'arrière chez *Peipehsuchus* alors que ceux des genres *Steneosaurus* et *Platysuchus* sont convergents, amorçant ainsi un début de fermeture.

A partir du Bathonien (genres *Steneosaurus* et *Teleosaurus*), les choanes ne sont plus cloisonnées. La fosse ptérygoïdienne de *Teleosaurus* est courte et très ouverte vers l'arrière en raison de l'orientation divergente des bords latéraux.

A partir du Callovien (genre *Steneosaurus*), la fosse est fermée postérieurement par un bourrelet mésio-latéral constitué par les ptérygoïdes. La forme exacte de la fosse et des choanes de *Machimosaurus* n'est pas précisément connue.

Chez les Metriorhynchidae, la fosse ptérygoïdienne est close postérieurement. Le rebord antérieur des choanes est de forme variable chez *Metriorhynchus*. Chez *Geosaurus*, la fosse ptérygoïdienne est ovale.

b - Les sillons palato-maxillaires

Les sillons palato-maxillaires sont classiquement interprétés comme une apomorphie de la famille des Metriorhynchidae. Leur présence a cependant été mentionnée chez de nombreux spécimens de *Teleosaurus* (E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69), de *Steneosaurus sp.* du Lias belgo-luxembourgeois (Godefroit, 1994a et b) et de *Steneosaurus megistorhynchus* du Bathonien lorrain (Godefroit *et al.*, 1995). Nous avons observé cette structure sur de nombreux autres spécimens provenant notamment du Callovien anglais et du Poitou. Ce caractère ne doit donc plus être considéré comme une apomorphie des Metriorhynchidae.

5 . La face occipitale

Le seul réel caractère valide en terme de systématique est localisé dans la région du foramen de l'artère carotide externe. Chez les Teleosauridae liasiques et les Metriorhynchidae, ce foramen s'ouvre directement vers l'arrière du crâne. Chez les Teleosauridae post-liasiques (genres *Teleosaurus*, *Steneosaurus* et *Machimosaurus*), il s'ouvre ventralement et est protégé par un processus dorso-ventral constitué par l'exoccipital.

6 . La mandibule

Chez les Teleosauridae, *Pelagosaurus* et *Teleidosaurus*, la fenêtre mandibulaire est présente et bien développée. Elle disparaît chez les Metriorhynchidae post-bathoniens (genres *Metriorhynchus*, *Geosaurus* et *Dakosaurus*). Les autres caractères sont d'ordre biométrique et leur validité sera abordée ultérieurement.

7 . La denture et le nombre de dents

Chez les formes du Jurassique inférieur, la denture des Thalattosuchia est homodonte. Au moins à partir du Jurassique moyen la différenciation des dents antérieures s'accroît. Chez les Teleosauridae, les plus grandes dents sont en position 3 et 4. Chez les Metriorhynchidae, la plus grande est la 4ème supérieure et la 3ème inférieure. Nous ne reviendrons pas plus en détail sur la validité taxonomique des autres caractères liés à la denture et renvoyons pour cela au texte (p. 49 à 53) et au tableau synthétique (Fig. 44).

Nous ne reviendrons pas non plus en détail sur le nombre de dents des formes du Jurassique moyen et supérieur et renvoyons au texte (p. 54 à 62) et aux figures (Fig. 45 à 47). Précisons cependant que le nombre total de dents supérieures et inférieures et le nombre partiel de dents en avant de la pointe antérieure des spléniaux et en avant de la symphyse, peuvent être utilisés à des fins taxonomiques en admettant une variation intraspécifique d'environ 8 dents supérieures et 6 inférieures (contre 3 ou 4 chez les crocodiles actuels dont le nombre total de dents est cependant inférieur).

2 . Les caractères morphométriques

Nous ne reprendrons pas dans ce chapitre les résultats des analyses morphométriques effectuées sur les Teleosauridae du Lias (Westphal, 1962a) et sur les Teleosauridae et Metriorhynchidae du Jurassique moyen et supérieur que nous avons détaillés précédemment (Chapitre C. III., Les analyses biométriques). Dans ce chapitre, sont précisées les principales variations, exprimées sous forme de graphiques ou à l'aide des coefficients de corrélation. Nous ne reviendrons pas non plus sur les variations morphométriques liées au développement ontogénique telles que nous les avons analysées précédemment (Chapitre "Les modalités de la croissance").

Nous nous bornerons donc à préciser les caractères permettant de discriminer les taxons et les principales tendances évolutives.

Compte tenu de la composante allométrique de la croissance, il n'est pas souhaitable dans la plupart des cas, de proposer une valeur numérique pour chacun des taxons discriminés puisque, par définition, cette valeur varie avec l'âge.

1 - La forme générale du crâne

Ce caractère, exprimé par la relation “largeur entre les angles externes des carrés par rapport à la longueur totale du crâne” est un bon discriminant pour reconnaître les formes brévirostrés et longirostrés dans chacune des deux familles (Fig. 55a et 57a).

Pour une longueur totale du crâne identique, l'arrière-crâne des brévirostrés est plus large que celui des longirostrés. Les sténéosaures mésorostrés sont définis par des valeurs intermédiaires entre longirostrés et brévirostrés. La largeur de l'arrière-crâne des *Steneosaurus* bathoniens analysés (*S. larteti*, *S. meretrix* et *S. boutillieri*) est identique à celle des brévirostrés calloviens. *Machimosaurus mosae* apparaît dans ce contexte comme une forme “hyper-brévirostre” alors que *M. hugii* ne montre pas de différences significatives avec les *Steneosaurus* brévirostrés calloviens. De même, ce caractère, analysé chez les trois spécimens longirostrés du Malm est identique chez les longirostrés calloviens.

2 - Longueur pré-orbitaire et longueur post-orbitaire

Les longueurs pré-orbitaire (Teleosauridae, Fig. 55b) et en avant des préfrontaux (Metriorhynchidae, Fig. 57b) ont été analysés par rapport à la largeur du crâne entre les angles externes des carrés afin d'éviter les approximations liées à l'auto-corrélation des variables. Dans les deux familles, la distinction entre les formes brévirostrés et longirostrés (et mésorostrés chez les Teleosauridae) est aisée: pour une largeur maximale du crâne donnée, la longueur est supérieure chez les longirostrés. Les mêmes tendances que celles décrites pour la forme générale du crâne peuvent être mises en évidence.

3 - Le museau

La forme générale du museau est exprimée par la relation “largeur basale du museau, mesurée en avant des orbites chez les Teleosauridae et en avant des préfrontaux chez les Metriorhynchidae, par rapport à la longueur du museau”. Les formes longirostrés sont caractérisées par un museau plus gracile (moins large et plus long) que les mésorostrés chez les Teleosauridae et que les brévirostrés.

Parmi les Teleosauridae analysés, les longirostrés du Malm apparaissent comme des “hyper-longirostrés” (par rapport aux formes du Callovien) caractérisées par un museau relativement plus étroit à la base. La largeur basale du museau de *Machimosaurus mosae* est très importante par rapport à son allongement. Dans cette famille, le pouvoir discriminant de la largeur en avant des nasaux (Fig. 55d) est identique à celui de la forme générale du museau. L'expression de la longirostrie est accentuée chez les formes du Malm et celle de la brévirostrie chez *M. mosae*. La

largeur du prémaxillaire en arrière des narines externes (Fig. 56c) ne permet de discriminer que *M. mosae*, chez qui le prémaxillaire est extrêmement élargi.

Chez les *Metriorhynchus* du Callovien, la discrimination des deux groupes brévirostre et longirostre à l'aide de la relation "longueur totale du crâne / largeur du museau en avant des préfrontaux" (Fig. 57d), n'est possible que pour une longueur totale du crâne supérieure à 650 700 mm. La distance nasal - prémaxillaire (Fig. 57f) est très variable au sein de chacun des deux groupes. Cependant, elle est globalement inférieure chez les brévirostrés, excepté chez *M. casamiquelai*.

4 - La région péri-orbitaire

La longueur de l'orbite n'a été analysée directement que chez les Teleosauridae (Fig. 56b) mais aucune discrimination ni tendance évolutive ne peut être mise en évidence.

Chez les *Metriorhynchus*, la largeur du frontal au niveau de l'encoche supra-orbitaire (Fig. 58a et d) ne permet pas de reconnaître les différents groupes. Le crâne de *M. casamiquelai* n'a pas subi de déformation post-mortem. Comme c'est aussi le cas pour de nombreux autres caractères morphométriques définis mésio-latéralement, la largeur du frontal est très supérieure à celle mesurée chez les autres *Metriorhynchus*. La largeur entre les angles externes des préfrontaux (Fig. 58b) est un bon caractère discriminant qui permet de distinguer les brévirostrés des longirostrés. Aucune autre subdivision n'a pu être mise en évidence dans chacun des deux groupes.

5 - Les fenêtres supratemporales

Chez *Metriorhynchus*, la forme (Fig. 59c), la longueur (Fig. 58c) et la largeur (Fig. 58e) ne peuvent constituer de bons critères discriminants en raison des trop faibles différences entre les groupes. Cependant, si la longueur est identique, la largeur de la fenêtre supratemporale de *M. casamiquelai* est nettement supérieure à celle des *Metriorhynchus* européens.

Chez les Teleosauridae (Fig. 56c, d et 59a), la longueur et la forme de la fenêtre supratemporale sont sensiblement identiques chez tous les spécimens analysés et ne sont donc pas de bons caractères discriminants.

6 - La symphyse mandibulaire

Nous avons déjà eu l'occasion de mentionner que l'analyse morphométrique de ce paramètre posait problème quant au choix de la variable standard. Le choix de la longueur totale de la mandibule induit une approximation due à l'auto-corrélation de ces deux variables qui occulte une

partie des informations. Ainsi, les diagrammes présentés (Fig. 56e et 58f) ne mettent pas bien en évidence les réelles différences qui existent entre formes longirostres, mésorostres et brévirostres. Globalement, la longueur relative de la partie symphysée est plus importante chez les longirostres. Chez les Teleosauridae, la longueur des processus rétro-articulaires est proportionnellement plus importante chez les formes mésorostres et brévirostres. *A contrario*, le processus rétro-articulaire des *Metriorhynchus* brévirostres est relativement plus court que chez les longirostres.

D . ANALYSE DES INDIVIDUS

On sait, depuis la fin des années 50 que le nombre d'espèces différentes dans un même milieu est fonction de la taille des organismes (Hutchinson, 1959). Le nombre pléthorique d'espèces de *Metriorhynchus* et de *Steneosaurus* créées dans le Jurassique moyen et supérieur du Bassin Anglo-Normand amène à mettre en doute la validité de certaines espèces (Wenz, 1968, 1969 ; Buffetaut, 1982a, etc.).

Nous nous sommes attaché à étudier la validité des caractères morphologique et biométriques utilisés à des fins de systématique. Nous avons vu que le développement ontogénique induisait des modifications dans l'anatomie crânienne qui ont souvent été interprétées en termes de variations inter-spécifiques.

Dans ce chapitre, nous nous proposons de vérifier la validité des espèces et des groupes d'espèces mis en évidence grâce aux analyses morphologiques et biométriques.

Pour ce faire, nous emploierons des techniques dites multidimensionnelles qui permettent de représenter simplement de nombreux spécimens (n observations) définis chacun par de nombreux caractères morphométriques (p variables). Ne seront incorporées à ces analyses que les spécimens bien décrits et figurés originellement et les spécimens retrouvés en collection sur lesquels nous avons pu effectuer nos propres mesures. La validité des autres espèces sera discutée au fur et à mesure, dans le chapitre proposant la révision systématique.

1 . Principes et méthodes

a - Analyse des Composantes Principales - ACP

Les n individus décrits par les p variables forment un nuage de point dans un espace à p dimensions. La représentation de ce nuage dans un plan à deux dimensions s'effectue en minimisant les distorsions liées à la réduction des variables sur deux axes. Toutes les variables ont même valeur.

b - Analyse Factorielle des Correspondances - AFC

Issue de la précédente, cette méthode permet de représenter les individus et les variables dans un même plan qui correspond à une projection d'un espace à n dimensions. Cette

représentation conjointe des individus et des variables permet notamment de connaître les variables responsables de la proximité ou de la différence entre les individus.

c - Analyse Factorielle Discriminante - AFD

Cette méthode permet de séparer des groupes d'individus constitués *a priori* sur la base de variables quantitatives ou d'attribuer de nouveaux individus à l'un des groupes. L'assignation des individus est résolue par la création de nouvelles variables créées à partir d'une fonction discriminante.

d - Analyse Canonique - AC

Cette analyse permet de discriminer des groupes d'individus en minimisant la variabilité intragroupe et en maximisant la variabilité entre les groupes.

Puisque nous avons déjà analysé les variables, nous utiliserons dans ce chapitre la méthode qui permet la meilleure approche des individus et des groupes d'individus : l'ACP. Une telle méthode ne saurait prétendre à elle seule discriminer toutes les espèces valides. Il s'agit donc plus d'un test que d'une véritable analyse. La technique la plus appropriée serait plutôt l'AFD elle a tendance à masquer les réelles variabilités intra- et intergroupes. Dans un second temps, la validité des regroupements effectués sera testée à l'aide d'une analyse factorielle discriminante.

Le choix des spécimens et des variables intégrés aux analyses prend en compte les trois contraintes suivantes :

- les spécimens doivent être peu ou pas déformés, suffisamment complets et bien repérés stratigraphiquement,
- ces analyses nécessitent un nombre maximal de spécimens
- afin de bien définir les spécimens, les variables doivent être nombreuses et doivent être représentatives des spécimens.

Les spécimens analysés sont indiqués en gras (Fig. 50 et 51), le code utilisé dans les graphiques est précisé dans la seconde colonne.

Comme pour toutes les analyses morphométriques effectuées, il convient de tenir compte des principales tendances, sans entrer dans le détail de la représentation de chacun des individus. Lors de ce type d'analyse, l'étude préalable de la valeur des "cosinus carrés" est importante puisqu'elle permet de déceler les individus pour lesquels la représentation sur un axe n'est pas significative. Ainsi, nous n'avons pas tenu compte de la représentation des spécimens dont le "cosinus carré" était inférieur à 0,05 sur l'un des axes du plan. De même, il convient de ne pas accorder une trop grande importance aux plans dont la différence de variable entre les axes est très élevée (exemple du plan 1-3). Enfin, l'axe 1 représente la taille, les axes suivants (2 et 3 dans ce travail) représentent la forme.

2. Les espèces callovo-oxfordiennes du genre *Metriorhynchus*

1. Analyse des Composantes Principales - ACP

L'axe 1 représente plus de 64% de la variance, l'axe 2 plus de 22% et l'axe 3, 6,2% (Fig. 53). La forte disparité entre les variances des axes 1 et 3 induit d'importantes distorsions dans la représentation des individus sur le plan 1-3 (Fig. 72).

Sur le plan 1-2 (Fig. 73), la discrimination "longirostres - brévirostrés" est bonne. La répartition des spécimens longirostres est homogène sur l'axe 2 malgré de fortes disparités sur l'axe 1 (à titre d'exemple, la longueur de SP8 est double de celle de LA2 ou LA3). Les spécimens rapportés à *Metriorhynchus laeve* (LA) ou *M. leedsi* (LE) ne se distinguent pas des autres longirostres.

Parmi les brévirostrés, trois spécimens se distinguent des autres sur le plan 1-2 : DU4, BR4 et CA1. Leur grande taille est attestée par la position de leur représentation sur l'axe 1 mais leurs coordonnées sur l'axe 2 sont conformes à leur attribution originelle au groupe des brévirostrés.

Sur le plan 2-3 (Fig. 72) BR4 et CU1 (point vu SP3) se distinguent des autres brévirostrés, notamment par la largeur plus importante entre les angles externes des préfrontaux. Cependant, le cosinus carré de BR4 sur l'axe 2 et de CU1 sur l'axe 3 sont très inférieurs à 0,05 et la représentation de ces spécimens n'est donc pas significative. Dans ces conditions, CA1 (dont la qualité de la représentation est bonne sur les trois axes) est le seul spécimen brévirostre significativement différent des autres. Cette analyse confirme donc la particularité de *M. casamiquelai*.

La représentation graphique des spécimens sur les deux axes principaux (plan 1-2) permet de définir quatre pôles correspondant à deux "tendances de formes" : "juvénile - âgé" et "longirostre - brévirostre".

2. Analyse Factorielle Discriminante - AFD

Afin de tester la validité des groupements effectués (groupe longirostre, comprenant les spécimens rapportés à *M. laeve*, *M. leedsi*, *M. superciliosus*, *M. moreli*, *M. blainvillei* et *M. sp.* ; groupe brévirostre comprenant *M. brachyrhynchus*, *M. durobrivensis* et *M. cultridens* et *M. casamiquelai*, incorporé dans un troisième groupe), nous avons effectué une analyse factorielle discriminante (Fig. 74 et 75). Les numéros correspondent aux spécimens indiqués en gras dans l'ordre suivi dans le tableau (Fig. 51).

Cette analyse montre une certaine homogénéité à l'intérieur des groupes brévirostre et longirostre. Le spécimen 048 (*M. cf. durobrivensis*, in : Wenz, 1970) est assigné au groupe 3 (*M. casamiquelai*) mais est cependant très éloigné du centre de gravité de celui-ci (indiqué G3.). Les déformations post-mortem subies par ce spécimen modifient essentiellement les variables mesurées méso-latéralement (Wenz, 1970). Ces déformations sont à l'origine des similitudes mises en

exergue avec *M. casamiquelai* qui est caractérisé par des valeurs importantes des variables mésio-latérales (mais sans déformation post-mortem).

A partir des spécimens et des variables choisis pour cet examen, on ne distingue donc que deux groupes de *Metriorhynchus* dans le Callovien-Oxfordien d'Europe. Adams-Tresman (1987a) reconnaît trois groupes : un longirostre, un brévirostre et un groupe hétérogène. Par rapport à son analyse, nous n'avons considéré que les spécimens complets ou sub-complets et nous avons analysé plus de spécimens définis par plus de variables.

Après analyse des coordonnées des individus sur les axes discriminants (Fig. 75), il apparaît que la distance séparant chacun des individus au centre de gravité de son groupe d'assignation est nettement inférieure à la distance de Mahalanobis (distance entre les centres de gravité). En d'autres termes, la distance intragroupe est inférieure à la distance entre les groupes.

3. Conclusions

L'existence de deux groupes de *Metriorhynchus*, brévirostre et longirostre, est bien réelle. Au sein des longirostres, aucune discrimination n'a pu être mise en évidence à l'aide des méthodes morphométriques. La validité taxonomique de *M. laeve* et de *M. leedsi* ne repose donc que sur le nombre de dents. *M. superciliosus*, *M. moreli* et *M. blainvillei* doivent être considérés comme des synonymes. Parmi les brévirostromes, *M. casamiquelai* est une espèce valide, définie par de nombreux caractères morphométriques et morphologiques. *M. brachyrhynchus*, *M. cultridens* et *M. durobrivensis* doivent être considérés comme des synonymes.

3. Les Teleosauridae du Jurassique moyen et supérieur

1. Analyse des composantes principales - ACP

Les axes 1 et 2 contribuent pour plus de 93% à la variation totale (Fig. 52) ; les axes 3, 4, 5 et 6 représentent moins de 2% chacun. le seul plan représentatif des individus sera donc le plan 1-2 (Fig. 76).

La discrimination longirostres - brévirostromes est aisée dans le Callovien ; les spécimens rapportés au groupe mésorostre et les spécimens bathoniens se répartissent entre ces deux groupes. Le spécimen du Poitou (noté HE2) doit être assigné au groupe des brévirostromes (comme l'avait déjà suggéré l'analyse du nombre de dents). *Machimosaurus mosae* (représenté en individu supplémentaire afin de ne pas influencer sur la constitution des axes, noté S1) occupe une position "hyper-brévirostre" et les longirostres du Malm une position "hyper-longirostre". La position des deux plus grands spécimens OB1 (type de *S. obtusidens*) et HE1 (type de *S. heberti*) n'est influencée que par le facteur taille (l'axe 1 représente respectivement 99 et 96% de la variation

globale de ces spécimens exprimée sur tous les axes) et ne peut donc pas donner lieu à des interprétations d'ordre taxonomique.

Compte tenu de la représentativité négligeable des axes 3, 4, 5 et 6, l'analyse factorielle discriminante est inutile puisqu'elle reflète la variabilité globale exprimée par les axes (dans ce cas, seulement 1 et 2).

2 . Conclusions

Dans le Bathonien, l'analyse ne permet pas de discriminer des groupes parmi les spécimens rapportés à *S. meretrix* et *S. larteti*.

Dans le Callovien-Oxfordien, les deux groupes brévirostre et longirostre sont bien distincts. Le groupe mésorostre s'exprime moins bien mais tous les spécimens qui lui sont rapportés sont représentés en position intermédiaire entre brévirostres et longirostres. Les différences mises en évidence entre les formes bathoniennes analysées et les mésorostres callovo-oxfordiens sont très faibles (les formes bathoniennes sont très légèrement plus trapues).

Dans le Malm, *Machimosaurus mosae* est très distinct et se positionne vers le pôle hyper-brévirostre. Les spécimens longirostres se positionnent vers le pôle hyper-longirostre.

De même que chez les *Metriorhynchus*, on peut définir deux "tendances de formes". Les plus petits spécimens (brévirostres et longirostres) sont positionnés dans le même cadran ce qui confirme les similitudes de formes déjà recensées à l'aide des analyses morphologiques et biométriques.

TROISIEME PARTIE

CONCLUSIONS

A . I . PHYLOGENIE

1 . Généralités

Les principales hypothèses concernant la phylogénie des Thalattosuchia portent sur les taxons de rang élevé (Fraas, 1902 ; Mook, 1934 ; Kälin, 1955 ; Clark, 1986, etc.). Quelques hypothèses abordent les relations des genres (voire même parfois des espèces), E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69 ; Mercier, 1933 et plus récemment Buffetaut, 1980a, etc.

Seul, Clark a utilisé des méthodes cladistiques (Clark, 1984, 1986, 1994 ; Benton & Clark, 1988). Nous avons eu l'occasion - lors de l'analyse morphologique - de critiquer le choix des caractères utilisés et de montrer les nombreux phénomènes de dépendance entre certains. Les résultats ainsi obtenus sont peu convaincants.

De nombreuses phases de convergence et de parallélisme sont observés. L'allongement du rostre est ainsi classiquement considéré comme une synapomorphie par les auteurs du XIX^{ème} siècle qui regroupent tous les crocodiles longirostres (certains Crocodylidae, Alligatoridae, Pholidosauridae et Teleosauridae) dans le même taxon (Gervais, 1859 ; Gaudry, 1890 ; Zittel, 1900, etc.). Certains arbres obtenus par analyse cladistique ont récemment donné de semblables résultats, sans avoir été cependant retenus (Clark, 1986).

Comme nous l'avons montré lors de son étude, la croissance ontogénique continue est à l'origine de modifications non homothétiques et non synchrones dans l'anatomie du squelette des crocodiles. Par conséquent, il est parfois particulièrement difficile de discerner le stade de croissance atteint par un spécimen. S'il est possible d'introduire de tels phénomènes dans la définition des taxons, il est apparu plus difficile de les inclure dans une analyse cladistique.

Parmi les crocodiles, les taxons de rang inférieur (genre et espèce) sont anatomiquement très hétérogènes (variations individuelles fortes). *A contrario*, les taxons de rang élevé (ordre, infra-ordre et famille) sont très homogènes. Cette différence d'homogénéité structurale entre les taxons rendent difficiles le choix des caractères et hasardeuses les interprétations phylogénétiques. La rareté du matériel rapporté à certaines espèces et les lacunes de connaissance (Aalénien, Bajocien, Bathonien supérieur, Callovien inférieur, Oxfordien) ne permettent pas encore d'argumenter de façon satisfaisante certaines hypothèses.

2 . Thalattosuchia

Nous ne reviendrons pas sur les différentes hypothèses concernant l'origine des Thalattosuchia et renvoyons pour cela à la seconde partie de ce travail : Thalattosuchia ; Historique.

L'hypothèse la plus convaincante actuellement (à défaut d'être très argumentée) fut proposée puis amendée par Westphal (1962a et b), Antunes (1967 a et b), Gasparini (1979) et Buffetaut (1980b et 1982b). Les Thalattosuchia dériveraient de formes proches des Protosuchia du Trias. Les premières formes bien documentées de Thalattosuchia datent du toarcien et les différences morphologiques avec les Protosuchia sont déjà très importantes, tant sur le crâne (forme du rostre, des fenêtres supratemporales, orbites, palais, etc.) que sur le squelette post-crânien (membres, vertèbres, ceintures, armure dermique, etc.).

La reconstitution des relations phylogénétiques est proposée Fig. 77. Les caractères numérotés dans cette figure sont les suivants :

1 - Infra-ordre : Thalattosuchia

- museau allongé et étroit
- prémaxillaires et nasaux généralement séparés
- pilier postorbitaire en position externe
- fenêtres supratemporales de grande taille, généralement plus grandes que les orbites
- (facettes articulaires des prézygapophyses redressées ?)
- (membres antérieurs réduits par rapport aux postérieurs ?)

Ces deux derniers caractères n'ont pas pu être vérifiés sur *Peipehsuchus*, faute de matériel.

2 - Super-famille : Teleosauroidea

Cette super-famille est caractérisée par une moindre adaptation au milieu marin. L'armure dermique est toujours présente bien qu'elle se réduise (par allègement des ostéodermes), surtout à partir du Callovien.

- orbite en position dorsale
- rostre long
- prémaxillaires larges, portant 3, 4 ou 5 paires de dents
- nasaux plats
- lacrymaux bien développés
- préfrontaux petits, ne représentant qu'une faible partie de la bordure de l'orbite

3 - Genre *Peipehsuchus*

Ce genre est encore très imparfaitement connu. Seuls un crâne et quelques ostéodermes lui sont rapportés. Il est défini par certains caractères inconnus chez les autres Crocodylia (notamment

le contact frontal - jugal): Une étude plus approfondie du matériel rapporté à des pliosaures par Young (1944 et 1948) et appartenant probablement en partie à *Peipehsuchus* (Li, comm.pers), permettra de mieux appréhender les relations entre ce genre et les formes européennes. L'hypothèse selon laquelle *Peipehsuchus* serait le groupe frère de tous les autres *Thalattosuchia* n'est pas à écarter.

- fosse ptérygoïdienne non individualisée postérieurement
- 3 dents prémaxillaires
- os crâniens peu ornés
- narines externes très étroites
- contact frontal - jugal
- contact carré - basisphénoïde

4 - Famille : Teleosauridae

- fosse ptérygoïdienne bien individualisée
- os crâniens ornementés
- membre antérieur très réduit par rapport au membre postérieur

5 - Sous-famille : Teleosaurinae

Cette sous-famille est caractérisée par la moindre adaptation du squelette post-crânien au milieu marin.

- armure dermique puissante, squelette appendiculaire peu modifié
- brusque rétrécissement en avant des orbites
- fenêtres supratemporales trapues et quadrangulaires

6 - Genre : *Platysuchus*

La forme des narines internes est inconnue chez ce genre. Il est défini essentiellement par le stade moins dérivé des caractères de *Teleosaurus*.

- crâne court par rapport à la longueur totale du corps
- narines externes réduites et étroites

7 - Genre : *Teleosaurus*

- fenêtres supratemporales carrées
- dents très nombreuses, grêles et orientées latéralement
- rétrécissement pré-orbitaire très important
- narines internes non cloisonnées

8 - Sous-famille : Steneosaurinae

- nette tendance à allègement de l'armure dermique
- crâne régulièrement élargi vers l'arrière

- fosse ptérygoïdienne fermée postérieurement par un bourrelet formé par les ptérygoïdes
- ailes latérales des ptérygoïdes développées

9 - Genre : *Steneosaurus*

Ce genre est anatomiquement très hétérogène. Trois groupes - brévirostre, mésorostre et longirostre - coexistent durant tout le Jurassique. A l'intérieur de chacun d'eux, la variabilité intragroupe est très importante.

- narines externes plus larges que longues
- 4 à 5 dents prémaxillaires et 25 à 40 dents maxillaires
- fenêtres supratemporales grandes et rectangulaires (longueur > largeur)
- symphyse mandibulaire longue (plus de 40% de la longueur de la mandibule)

10 - Genre : *Machimosaurus*

- 3 dents prémaxillaires et moins de 25 dents maxillaires
- fenêtres supratemporales très larges
- ailes latérales des ptérygoïdes très développées
- symphyse mandibulaire représente moins de 40% de la longueur de la mandibule

11 - Super-famille : *Metriorhynchoidea*

Cette super-famille est définie par la nette tendance à l'adaptation à la vie marine, tant sur le crâne que sur le squelette post-crânien. Comme l'ont montré Mercier (1933) et Buffetaut (1980b et 1982b), *Pelagosaurus* se situe déjà dans la lignée des *Metriorhynchoidea* plus récents.

- armure dermique réduite ou absente
- préfrontaux développés
- nasaux bombés
- lacrymaux réduits
- orbites en position latérale
- présence d'anneaux sclérotiques
- fosse ptérygoïde allongée
- 3 à 4 paires de dents prémaxillaires

12 - Genre *Pelagosaurus*

Ce genre est essentiellement défini par l'apparition des caractères adaptatifs au milieu marin. Chez *Pelagosaurus*, ils sont encore très peu dérivés. Les 4 dents prémaxillaires et la présence - même réduite - de l'armure dermique sont des caractères plésiomorphes.

- armure dermique réduite
- orbites légèrement latérales
- début de régression du lacrymal
- fosse ptérygoïdienne de forme amygdaloïde

- choanes pincées à l'avant

13 - Famille Metriorhynchidae

Le nouveau genre décrit très succinctement dans l'Aalénien de l'Orégon par Stricker & Taylor (1989) est encore très mal défini. La principale synapomorphie de cette famille, regroupant ce nouveau genre et *Teleidosaurus*, *Metriorhynchus*, *Geosaurus* et *Dakosaurus* est la disparition complète de l'armure dermique.

14 - Nouveau genre (non nommé)

Les caractères mentionnés par Stricker & Taylor (orbites plus grandes et plus latérales, frontal et préfrontal plus développés, choanes plus arrondies, diminution de l'ornementation des os crâniens) montrent que le spécimen constitue bien un "intermédiaire morphologique entre *Pelagosaurus* et les formes plus récentes". Une étude plus détaillée permettra de préciser ses réelles relations avec les autres Metriorhynchoidea et d'apporter d'importantes précisions sur l'histoire paléobiogéographique de ces formes.

15 - Sous famille : Metriorhynchinae

Compte tenu de la méconnaissance du nouveau genre de l'Orégon, il est pour l'instant impossible de se prononcer avec précision sur la validité du regroupement proposé ici. Les synapomorphies de la sous-famille des Metriorhynchinae (dans l'acception proposée dans ce travail, c'est à dire regroupant *Teleidosaurus*, *Metriorhynchus*, *Geosaurus* et *Dakosaurus*) sont les suivantes:

- 3 dents prémaxillaires
- fenêtres supratemporales grandes et sub-carrées
- angles postérieurs des fenêtres supratemporales bien marqués
- frontal et préfrontal bien développés
- constriction sus-orbitaire importante

16 - Genre *Teleidosaurus*

- orbites en position latérale
- angle mésio-antérieur des fenêtres supratemporales arrondi
- narines externes trapues, aussi larges que longues

17 - Tribu : Metriorhynchini

- préfrontal très développé en oeillette sus-orbitaire
- lacrymal réduit et en position latérale
- échancrure sus-orbitaire très importante
- réduction de la largeur de la crête fronto-pariétale
- début de spécialisation dentaire

- disparition de la fenêtre mandibulaire
- allègement des os crâniens par augmentation de la part prise par le diploé

18 - Genre *Metriorhynchus*

Comme le genre *Steneosaurus*, *Metriorhynchus* est très hétérogène. Il est composé de formes très brévirostrées aux dents peu nombreuses et de formes longirostrées aux dents nombreuses. Aucun caractère satisfaisant ne permet de diviser ce genre en sous-groupes;

- fenêtres supratemporales quadrangulaires, larges, aux angles bien marqués
- narines externes allongées mais pas cloisonnées
- préfrontal non recourbé vers le bas

19 - Sous-tribu Geosaurini

- frontal de forme très découpée, les processus latéraux sont obliques par rapport à l'axe du crâne

- narines externes cloisonnées
- fenêtres supratemporales ovoïdes (la longueur est supérieure à la largeur)
- développement vers le bas et vers l'avant de la partie antérieure du préfrontal
- fenêtres temporales inférieures très trapues

20 - Genre *Geosaurus*

- rostre très grêle au niveau de la symphyse des maxillaires
- orbites énormes
- forme arrondie des préfrontaux
- arcades temporales supérieures plus basses que la crête fronto-pariétale
- angulaire et surangulaire très allongés

21 - Genre *Dakosaurus*

- forte réduction antéro-postérieure des maxillaires
- développement dorso-ventral du rostre
- frontal court
- fenêtres supratemporales étroites à l'avant et sub-carrées à l'arrière
- surface articulaire des carrés très courte
- dents fortement carénées et parfois crénelées

La systématique proposée dans ce travail s'établit comme suit :

Infra-ordre : Thalattosuchia

A . Super famille : Teleosauroidea Geoffroy, 1831

- 1 - Famille : Peipehsuchidae nov. fam. (genre *Peipehsuchus*)
- 2 - Famille : Teleosauridae Geoffroy, 1831
 - a - Sous famille : Teleosaurinae Geoffroy, 1831 nov. sub. fam.
(genres *Platysuchus* et *Teleosaurus*)
 - b - Sous famille : Steneosaurinae nov. sub. fam.
(genres *Steneosaurus* et *Machimosaurus*)

B . Super famille : Metriorhynchoidea Fitzinger, 1843

- 1 - Famille Pelagosauridae nov. fam. (genre *Pelagosaurus*)
- 2 - Famille Metriorhynchidae Fitzinger, 1843
 - a - nouveau genre; nouvelle espèce, non nommés
 - b - Sous-famille Metriorhynchinae Fitzinger, 1843
 - 1. Tribu Teleidosaurini nov. trib. (genre *Teleidosaurus*)
 - 2. Tribu Metriorhynchini Fitzinger, 1843
 - * genre *Metriorhynchus*
 - * sous-tribu Geosaurini nov. sub.trib. (genres *Geosaurus* et *Dakosaurus*)

3 . Les Steneosaurinae du Jurassique moyen et supérieur

Les relations phylogénétiques entre les différentes espèces de *Steneosaurus* et de *Machimosaurus* sont très complexes. A l'intérieur de chacun des groupes longirostre, mésorostre et brévirostre, les similitudes entre les espèces bathoniennes et calloviennes sont très importantes. Nous sommes donc amenés à envisager des relations phylogénétiques étroites entre *S. megistorhynchus* et *S. leedsi* (voir Godefroit *et al.*, 1995) et entre *S. larteti* et *S. heberti*. Les relations liant *larteti* et *boutilieri* d'une part et *edwardsi* et *obtusidens* d'autre part sont plus complexes. La forme des dents et du rostre privilégient plutôt une origine commune à *edwardsi* et *obtusidens*, probablement à proximité de *boutilieri*.

Les lacunes de connaissance d'une part à l'Aalénien - Bajocien et d'autre part dans l'Oxfordien ne permettent des hypothèses phylogénétiques qu'au prix d'extrapolations très

hasardeuses. *S. bollensis* et *S. gracilirostris* sont des formes toarciennes peu différenciées à proximité desquelles pourrait se situer l'origine des *Steneosaurus* bathoniens.

Les relations entre formes mésoirostres et formes brévirostrires durant le Jurassique supérieur sont très aléatoires. Aucune réelle synapomorphie ne peut être détectée sur le crâne (exceptée peut-être la forme des dents, voir Seconde partie - "Analyse morphologique des caractères"). L'origine de *Machimosaurus* est située très probablement à proximité de *S. obtusidens* (compte tenu de l'état fragmentaire de la plupart des spécimens de *Machimosaurus*, ces formes ne diffèrent que par le nombre de dents prémaxillaires).

L'origine des formes longirostrires *S. jugleri*, *S. priscus* et *S. megarhinus* est vraisemblablement à rechercher à proximité de *S. leedsi* (nombre élevé de dents, forme très élancée des dents, forme du prémaxillaire, etc.). La Fig. 78a est un essai de reconstitution des relations phylogénétiques des principales espèces de Steneosaurinae du Jurassique moyen et supérieur (à défaut de matériel suffisamment complet, les caractères portant sur le squelette post-crânien n'ont pu être vérifiés que sur *S. megistorhynchus*, *S. leedsi* et *S. priscus*).

- 1 - longirostrie accentuée, nombre de dents supérieur à 30, dents très graciles
- 2 - couronne dentaire légèrement comprimée dans sa partie apicale
- 3 - fort élargissement du prémaxillaire, humérus plus court
- 4 - nombre de dents supérieur à 40, prémaxillaire très large
- 5 - dents à couronne courte et droite
- 6 - double courbure de la couronne dentaire
- 7 - nombre de vertèbres caudales élevé, faible longueur du tibia et du péroné par rapport au fémur
- 8 - prémaxillaire courbé vers le bas, 5 dents prémaxillaires.

4 . Les Metriorhynchinae longirostrires du Jurassique moyen et supérieur

Les relations phylogénétiques entre *Teleidosaurus*, *Metriorhynchus*, *Geosaurus* et *Dakosaurus* sont très complexes.

Les différences anatomiques entre *Teleidosaurus* et *Metriorhynchus* sont très importantes et comme le mentionne Buffetaut (1982b), il semble prématuré de placer l'espèce brévirostre (*T. gaudryi*) et l'espèce longirostre (*T. calvadosi*) à l'origine respectivement de *M. brachyrhynchus* et de *M. superciliosus* comme le préconisait Mercier (1933). L'hypothèse d'une origine allopatrique de *Metriorhynchus* (peut-être à partir de formes situées à proximité du nouveau genre nord américain) n'est pas à écarter.

Parmi les Metriorhynchinae brévirostres, *M. casamiquelai* et *M. brachyrhynchus* sont très proches. Dans le Jurassique supérieur, le crâne rapporté à *M. ? incertus* par Lennier (1887) pourrait se situer à proximité de la souche des *Dakosaurus* (forme du préfrontal, du frontal, crâne élevé, maxillaires relativement courts, etc.).

Comme le signale Buffetaut (1982b), on retrouve, dans le Kimméridgien, trois formes longirostres : *M. palpebrosus*, encore très proche de *M. superciliosus*, *M. hastifer*, au rostre assez peu allongé et *M. acutus* au rostre très gracile. Cette dernière forme est la plus dérivée du genre et présente des caractères qui annoncent *Geosaurus* (forme des préfrontaux, du frontal, gracilité du rostre et du bord externe du crâne). Les relations phylogénétiques entre les Metriorhynchinae longirostres sont indiquées Fig. 78b.

1 - rostre allongé, nombre de dents supérieur à 22, dents peu comprimées, carène absente ou discrète

2 - ornementation des os variable mais présente, développement modéré du préfrontal

3 - crâne élevé et massif

4 - rostre très allongé, préfrontaux très développés latéralement

5 - rostre modérément allongé, préfrontaux peu développés, symphyse maxillaire courte

6 - ornementation crânienne discrète, couronne dentaire basse

7 - nombre de dents supérieur à 35, couronne dentaire très faiblement courbée

8 - rostre très étroit en avant des nasaux, frontal long et gracile, préfrontaux peu développés latéralement, prémaxillaires étroits et longs

9 - frontal de forme triangulaire, narines externes non cloisonnées, processus latéraux du frontal sub-perpendiculaires à l'axe du crâne, fenêtres supratemporales rectangulaires, maxillaires étroits

10 - narines externes très allongées, partiellement ou totalement cloisonnées, préfrontaux très longs et courbés à l'avant, orbites très grandes, processus latéraux du frontal projetés vers l'arrière, fenêtres supratemporales allongées et étroites, fenêtres temporales inférieures courtes et hautes, arcade temporale inférieure en position basse, face occipitale élevée

11 - crâne élargi régulièrement, processus antérieur du frontal long et étroit, fenêtres supratemporales ovales mais la longueur n'est que légèrement supérieure à la largeur, fenêtre pré-orbitaire présente et bien développée

12 - 18 à 20 dents maxillaires, narines externes cloisonnées sur les 3/4 de leur longueur

13 - plus de 30 dents maxillaires, lacrymaux courts et trapus, préfrontaux développés surtout vers l'arrière, fosse ptérygoïdienne ovale

14 - élargissement brusque du crâne au niveau des orbites, processus antérieur du frontal trapu et non découpé, processus latéraux très projetés vers l'arrière, fenêtres supratemporales amygdaloïdes, très pincées à l'avant, fenêtre pré-orbitaire absente, 23 à 24 dents maxillaires.

A . II . SYSTEMATIQUE

Classe Reptilia Cuvier, 1797

Sous-classe Archosauria Cope, 1869

Ordre Crocodylia Gmelin, 1788

Sous-ordre Mesosuchia Huxley, 1875

Diagnose émandée : Palais secondaire formé par les prémaxillaires, maxillaires et palatins. Les narines internes sont bordées antérieurement par les palatins et postérieurement par les ptérygoïdes. Centra vertébraux amphicoeles ou platycoeles.

Infra-ordre Thalattosuchia Fraas, 1901

Diagnose émandée : Museau allongé et étroit. Les prémaxillaires et les nasaux sont généralement séparés par une distance variable, sauf chez certains *Metriorhynchus* âgés. Persistance de la fenêtre pré-orbitaire sous la forme d'un foramen de taille réduite et fréquemment prolongé par une gouttière antérieure. Ailes ventrales des ptérygoïdes peu développées. Pilier postorbitaire peu déplacé vers l'intérieur. Fenêtres supratemporales de grande taille. Symphyse mandibulaire très développée. Les facettes articulaires des prézygapophysies vertébrales sont très redressées. Les membres antérieurs sont réduits par rapport aux postérieurs.

Cuvier et le devenir des premiers genres et espèces créés

Nous avons vu que Cuvier avait associé des fragments crâniens appartenant en fait à des espèces voire à des genres différents (1812 et 1824). Les descriptions de Cuvier étant les premières, certains éléments représentent les types de taxons de rang espèce, genre et famille qui furent précisés et nommés comme tels ultérieurement. Les interprétations étant nombreuses et souvent incomplètes dans la littérature du XIXème et XXème siècles, il nous paraît important de clarifier les premiers essais de systématique afin de déterminer quels sont les types porte-nom des taxons que nous retenons (Fig.79).

1 . Cuvier (1824) Article III

Cuvier (1824) décrit (Article III) et figure (pl.7, fig.1-17) un ensemble de restes fossiles découverts en Normandie qu'il attribue à une "espèce de crocodile" dont il propose la reconstitution pl.6, fig.16. Il s'agit du "Gavial de Caen" ou "Grand Crocodile de Cuilly" ou "Crocodile de Caen" ou encore "Gavial de Cuilly" selon les termes de Cuvier. Les restes du "Gavial de Caen" proviennent du petit village de Allemagne et ceux du "Gavial de Cuilly" du village de Quilly (selon l'orthographe exacte), deux villages situés près de Caen (Calvados). Selon l'auteur, ces restes ont été trouvés dans la "Pierre de Caen" qui correspond au Bathonien inférieur et moyen (Mazin *et al.*, sous presse).

Les études de Geoffroy Saint-Hilaire (publiées en partie en 1831) et de J.A. et E. Eudes-Deslongchamps montrent qu'il s'agit en fait d'un assemblage hétéroclite d'ossements provenant de plusieurs espèces différentes. L'analyse des figures de Cuvier (et des quelques restes encore conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, indiqués MNHN suivis de leur numéro d'inventaire) permet de retracer le devenir systématique des restes figurés planche 7.

a - "Le Gavial de Caen"

Les figures 1-5 correspondent à un fragment de crâne (MNHN 8746) qui servira à Geoffroy Saint-Hilaire pour définir l'espèce *Teleosaurus cadomensis* créée en 1820 par Lamouroux. Eudes-Deslongchamps, (1867-69, pl.11 fig.6) rapporte à cette espèce le fragment antérieur de mandibule fig.10 (MNHN 8745).

b - "Le Gavial de Cuilly"

Les figures 6, 8-9 et 11-13 correspondent très vraisemblablement à une partie de ce que Geoffroy (1825) appelle "Sténéosaure aux longs maxillaires" ou "*Steneosaurus rostro-major*" (ces termes recouvrent aussi une partie du matériel décrit par Cuvier à l'Article IV que nous aborderons plus bas). La référence Geoffroy (1831) est un recueil de divers autres mémoires datés, parfois assez confusément de 1825 à 1830. Dans un souci de clarté, et conformément à la recommandation 22A alinéa 1 du Code International de Nomenclature Zoologique, seule la référence à la date de publication du recueil (1831) est mentionnée.

Les restes du "gavial de Cuilly" sont désignés par Geoffroy (1831) sous le nom de "*Steneosaurus Megistorhynchus*"(sic) dans une lettre manuscrite adressée à J.A. Eudes-Deslongchamps en 1831 (*in* : E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69, p.220). Considérée comme non valable par le Code International de Nomenclature Zoologique, cette désignation est pourtant retenue par la plupart des auteurs ultérieurs. Nous avons choisi de maintenir ce nom afin de ne pas alourdir inutilement la taxinomie et retenons donc cette espèce comme l'espèce-type du genre *Steneosaurus* Geoffroy, 1825. A défaut de désignation originelle explicite d'un holotype, les spécimens de Cuvier rapportés à cette espèce (Cuvier, 1824, pl.7, fig. 6, 8, 9, 11-13) sont donc les syntypes de l'espèce-type *megistorhynchus* Geoffroy, 1831. Comme le fait remarquer Eudes-

Deslongchamps (1867-69), la création du "gavial de Cuilly" est basée sur un bloc de calcaire contenant divers éléments d'un squelette en connexion anatomique. Ce bloc (figuré pl.7 fig.13) est donc le lectotype ; les autres spécimens figurés par Cuvier sont les paralectotypes.

En 1830, von Meyer crée le genre *Streptospondylus* (sans espèce) pour ce matériel déjà nommé par Geoffroy. En 1832, von Meyer crée l'espèce *altorfensis* pour le "Gavial de Cuilly" de Cuvier. Le genre *Streptospondylus* et l'espèce *altorfensis* doivent donc être considérés comme des synonymes plus récents de *Steneosaurus megistorhynchus*.

Les autres restes figurés sur la planche 7 de Cuvier n'appartiennent probablement pas à des Crocodiles marins (dent figurée fig.7) ou sont trop fragmentaires pour permettre une détermination même approximative (fig.14-17).

2 . Cuvier (1824), Article IV

Cuvier décrit (Article IV) deux espèces provenant des "marnes d'Oxford" (probablement Callovien supérieur et/ou Oxfordien inférieur) des Falaises de Dives et des Vaches-Noires (Calvados) et du "banc bleu" de Honfleur (Kimméridgien).

a - "Le Gavial de Honfleur"

La première espèce est nommée "Tête à museau plus allongé" ou "Gavial de Honfleur" ou encore "Gavial à museau plus allongé". Cuvier la représente pl.6, fig.10-15, pl.8, fig.3-4 et 8 et pl.10, fig.1-4 et 8-10. Geoffroy (1825) regroupe une partie de ce matériel avec le "Gavial de Cuilly" décrit dans l'Article III de Cuvier pour former le taxon qu'il nomme "*Steneosaurus rostro-major*". Les divers éléments osseux attribués au "Gavial de Honfleur" par Cuvier se révèlent appartenir en fait à des formes très différentes de crocodiles marins :

- Le crâne de ce "Gavial de Honfleur" (MNHN 8900), représenté pl.10, fig.1-4, est en fait composé de six fragments disparates : 3 fragments de museau représentés séparément (pl.8 fig.3-4) appartenant réellement au genre *Steneosaurus* (J.A. Eudes-Deslongchamps, 1866 en fera le lectotype de *S. edwardsi*) et 3 fragments de crâne appartenant en fait à l'espèce qu'il nomme "Deuxième gavial de Honfleur" c'est à dire au genre *Metriorhynchus*.

- Cuvier rapporte aussi à son "Gavial de Honfleur" un fragment de crâne (pl.6 fig.10-15) et un fragment de mandibule (pl.10, fig.8-10) tous deux appartenant au genre *Steneosaurus* et une région préfrontale (pl.8, fig.8, MNHN 8753) rapportée à *Metriorhynchus superciliosus* par Eudes-Deslongchamps (1867-69).

b - "Le Deuxième gavial de Honfleur"

La seconde forme décrite par Cuvier dans l'Article IV est appelée "Tête à museau plus court" ou "Deuxième gavial de Honfleur" ou enfin "Gavial à museau plus court" ; elle est composée de l'extrémité antérieure d'un museau (pl.10 fig.5-7). Cuvier rapporte à cette forme une autre extrémité antérieure d'un museau (pl.8 fig.5-7, MNHN 8754) et une mandibule presque complète

(pl.8 fig.1-2, MNHN 8902). Geoffroy (1831) attribue le matériel de Cuvier à *Steneosaurus rostrum minor*. En 1830, von Meyer crée le terme *Metriorhynchus* pour ce même matériel mais ce n'est que deux ans plus tard (Meyer, 1832) qu'il lui adjoint le nom d'espèce *geoffroyi* qui doit donc être considérée comme espèce-type du genre *Metriorhynchus* ; le lectotype de cette espèce devant être le museau initialement décrit et figuré par Cuvier (pl.10, fig.5-7) et rapporté à *Metriorhynchus hastifer* par Eudes-Deslongchamps (1867-69). Cependant, en 1848, Blainville (*in* : Eudes-Deslongchamps & Blainville, 1853) propose d'utiliser comme espèce-type l'espèce *superciliosus* (genre *Crocodylus*), créée sur un autre crâne sub-complet d'un crocodile décrit par Blainville (le nom de *Cròcodylus superciliosus* reprend en fait le nom créé quelques années plus tôt dans un manuscrit resté inédit et signé d'un naturaliste anglais, Mr. Conybeare). Ainsi, l'espèce-type du genre *Metriorhynchus* Meyer, 1830, valable au sens du Code International de Nomenclature Zoologique est *geoffroyi* Meyer, 1832. Mais l'espèce-type communément utilisée est *superciliosus* (Blainville, 1848).

Systematique proposée dans ce travail

Infra- ordre : Thalattosuchia Fraas, 1901

A . Super-famille Teleosauroidae Geoffroy, 1831

A1 - Famille Peipehsuchidae nov. fam.

genre *Peipehsuchus*, Young, 1948

A2 - Famille Teleosauridae Geoffroy, 1831

A2.1 - Sous-famille Teleosaurinae Geoffroy, 1831

genres *Platysuchus* Westphal, 1961 et *Teleosaurus* Geoffroy, 1825

A2.2 - Sous-famille Steneosaurinae nov. sub. fam.

genres *Steneosaurus* Geoffroy, 1825 et *Machimosaurus* Meyer, 1837

B . Super-famille Metriorhynchoidea Fitzinger, 1843

B1 - Famille Pelagosauridae nov. fam.

genre *Pelagosaurus* Bronn, 1841

B2 - Famille Metriorhynchidae Fitzinger, 1843

nouveau genre, nouvelle espèce, non nommés

B2 - Sous-famille Metriorhynchinae Fitzinger, 1843

B2.1 - Tribu Teleidosaurini nov. trib.

genre *Teleidosaurus* Deslongchamps, 1866

B2.2 - Tribu Metriorhynchini Fitzinger, 1843

- genre *Metriorhynchus* Meyer, 1830
- sous-tribu Geosaurini : genres *Geosaurus* Cuvier, 1824 et *Dakosaurus* Quenstedt, 1856

A. Super-famille Teleosauroidea Geoffroy, 1831

Diagnose de la super-famille : crâne au rostre allongé, prémaxillaires élargis, portant 3, 4 ou 5 dents, préfrontaux de taille réduite. Orbites plus petites que les fosses supratemporales, dirigées vers le haut et vers l'avant, sans anneau sclérotique ossifié. Nasaux plats, lacrymaux bien développés. Fosses supratemporales très développées antéro-postérieurement et médio-latéralement, de forme globalement rectangulaire. Armure dermique présente, bouclier dorsal bien développé et composé de deux rangées d'ostéodermes de forme variable et d'épaisseur généralement faible, le bouclier ventral est plus court et composé de plusieurs rangées d'ostéodermes plus trapus.

Genres retenus : *Peipehsuchus* Young, 1948 ; *Platysuchus* Westphal, 1961 ; *Teleosaurus* Geoffroy, 1825 ; *Steneosaurus* Geoffroy, 1825 et *Machimosaurus* Meyer, 1837 émend. 1838

A1 - Famille Peipehsuchidae, nov. fam.

Genre *Peipehsuchus* Young, 1948

Diagnose émondée du genre (d'après Li, 1993) : Teleosauridae au museau allongé mais robuste, représentant en longueur 71% de la longueur totale du crâne. Les prémaxillaires sont très étendus latéralement, les narines externes sont étroites et dirigées vers l'avant et vers le haut. Les orbites sont grandes et dirigées dorsalement. Le rétrécissement anté-orbitaire est bien marqué, la barre postorbitaire est très étroite et perpendiculaire à l'allongement du crâne. Le postorbitaire ne participe pas à la bordure de l'orbite, le fontal entre donc en contact avec le jugal (?). Les frontaux sont fusionnés mais la ligne de suture est nettement visible. Les fosses supratemporales sont rectangulaires et leur longueur représente 20% de la longueur totale du crâne. En vue occipitale, le crâne est très peu élevé, la quille ptérygoïde est en position très ventrale par rapport au plan défini par la face palatine des maxillaires et les processus articulaires des carrés. Les ectoptérygoïdes sont en position oblique, les processus postérieurs des ptérygoïdes sont absents. Les narines internes ne sont pas fermées postérieurement mais sont séparées par une cloison médiane formée par les palatins. Les canaux palato-maxillaires sont très distincts sur les palatins et se poursuivent, sur les maxillaires, à proximité des prémaxillaires. Les dents sont peu courbées, finement striées et légèrement comprimées vestibulo-lingualement. On compte 3 paires de dents prémaxillaires et 26 à 27 maxillaires. L'ornementation des os crâniens est réduite aux frontaux.

Espèce type (et seule espèce du genre) : *Peipehsuchus teleorhinus* Young, 1948

Synonymie

- 1944 *Sinopliosaurus* sp. ; Young, p.187
- * 1948 *Peipehsuchus teleorhinus*, n.gen. n.sp. ; Young, p.255
- 1961 *Teleosaurus* sp. ; Liu, p.69-70
- 1964 *Peipehsuchus teleorhinus* Young ; Young, p. 189
- 1993 *Peipehsuchus teleorhinus* Young ; Li, p.85-94, fig.1-2, pl.1 fig.1-2

Holotype : Fragment antérieur de museau. IVPP RV 48001

Localité type : Région de Beipeh, Province du Sichuan (Chine)

Etage type : Ziliujing Formation, probablement Lias inférieur (Li, comm. pers.)

Autre matériel rapporté à cette espèce : diverses dents isolées, un fragment de plastron ventral et trois vertèbres (initialement attribués à *Teleosaurus* sp. par Liu, 1961), un crâne complet (IVPP V 10098, décrit et figuré par Li, 1993)

Répartition géographique et stratigraphique : Ziliujing Formation, Province du Sichuan (Chine)

Diagnose : (la même que celle du genre)

Discussion. Ce genre diffère considérablement de tous les autres genres liassiques jusqu'alors connus (notamment par la forme du museau, la forme des dents, de la partie postérieure des choanes et par la non participation du postorbitaire à la formation de l'orbite). Si les corrélations stratigraphiques sont confirmées (notamment avec la Formation Kota en Inde, Li, comm.pers.), ce genre constituerait le premier thalattosuchien connu au monde.

A2 - Famille Teleosauridae Geoffroy, 1831

Diagnose différentielle la famille : Cette famille se distingue de la précédente par l'ornementation des os du crâne plus importante, la fosse ptérygoïdienne est bien individualisée vers l'arrière, le membre antérieur est réduit par rapport au membre postérieur.

A2.1 - Sous-famille Teleosaurinae Geoffroy, 1831

Diagnose différentielle de la sous-famille : cette sous-famille est caractérisée par une moindre adaptation au milieu marin. L'armure dermique est puissante, le crâne subit un brusque élargissement en avant des orbites, les fenêtres supratemporales sont de taille relativement réduite, la longueur est légèrement supérieure à la largeur, les angles sont bien marqués

A2.1 - 1 . Genre *Platysuchus* Westphal, 1961

Diagnose éمندée du genre (d'après Westphal, 1961 et 1962a) : Forme massive à armure dermique très développée. Les ostéodermes sont très larges, le rapport "largeur / longueur" est voisin de 1,5 à 1,7. L'ornementation des os crâniens est très intense sur les nasaux, lacrymaux, préfrontaux, frontal, postorbitaires et jugaux.

Espèce type (et seule espèce du genre) : *Platysuchus multiscrobiculatus* (Berckhemer, 1929)

Synonymie

V*	1929	<i>Mystriosaurus multiscrobiculatus</i> n.sp. ; Berckhemer, p.20-28, pl.4
non	1953	<i>Mystriosaurus multiscrobiculatus</i> Berckhemer ; Hauf, p.18, pl.26
V	1961	<i>Platysuchus multiscrobiculatus</i> (Berckhemer) n.gen. ; Westphal, p.213, fig.3
V	1962a	<i>Platysuchus multiscrobiculatus</i> (Berckhemer) ; Westphal, p.101-104, fig.24-25, pl.4 fig.4, pl.5
V	1982	<i>Platysuchus multiscrobiculatus</i> (Berckhemer) ; Buffetaut, p.20

Holotype : Squelette sub-complet, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, n° 9930

Localité type : Holzmaden (Württemberg, Allemagne)

Etage type : Toarcien

Spécimen étudié : SMNS 9930 (Holotype)

Répartition géographique et stratigraphique : Toarcien du Württemberg

Diagnose : la même que celle du genre

Discussion : La création d'un genre nouveau pour l'espèce *multiscrobiculatus* décrite par Berkhemer est justifiée. Les apomorphies portent essentiellement sur la robustesse du squelette qui n'entre pas dans le cadre des différentes variations intraspécifiques observées chez les thalattosuchiens. Cependant, le petit nombre de spécimens rapportés à cette espèce ne permet pas de conclure.

A2.1 - 2 . Genre *Teleosaurus* Geoffroy, 1825

Diagnose éمندée du genre : Museau très allongé et bien séparé du reste du crâne par une constriction anté-orbitaire nette. Crâne peu élevé. Prémaxillaires élargis, narines externes dirigées vers l'avant. Orbites circulaires, fosses infratemporelles élevées, fosses supratemporelles sub-carrées. Os palatins étroits, canaux naso-palatins présents et plus ou moins développés. Alvéoles dentaires dirigés nettement vers l'extérieur. dents fines, courbes et non carénées. Armure dermique puissante.

Espèce type : *Teleosaurus cadomensis* (Lamouroux, 1820)

Remarque : Geoffroy (1825) est très souvent indiqué comme créateur de l'espèce *cadomensis* (Lydekker, 1888, Kuhn, 1936, Phizackerley, 1951, etc.) alors que Lamouroux (1820) est le premier à avoir cité cette espèce (genre *Crocodilus*).

Espèces retenues : *T. cadomensis* (Lamouroux, 1820) et *T. geoffroyi* Deslongchamps, 1867

Espèce non retenue : *T. gladius* Deslongchamps, 1868 (synonyme de *T. cadomensis*)

***Numen nudum* :** *T. asthenodeirus* Owen, 1842, *T. brevirostris* Owen, 1861, *T. ischnodon* Charlesworth, 1855, *T. lacunosae* Quenstedt, 1858, *T. ornati* Quenstedt, 1852, *T. parkinsoni* Quenstedt, 1858, *T. portlandi* Quenstedt, 1852, *T. suprajurensis* Schlosser, 1881

Discussion : Si l'on en croit E. Deslongchamps (1868d), ce genre constitue la majeure partie des restes de thalattosuchiens découverts dans le Bathonien de Normandie. Il en décrit de superbes spécimens mais la quasi-totalité fut détruite à Caen durant la seconde guerre. Les rares restes qui subsistent en collection permettent cependant de confirmer la coexistence des deux genres *Teleosaurus* et *Steneosaurus*.

1. *Teleosaurus cadomensis* (Lamouroux, 1820)

Synonymie :

p*	1820	<i>Crocodilus cadomensis</i> n.sp. ; Lamouroux, p.160-163
Vmp	1824	"Gavial de Caen" ; Cuvier, p.127, pl.7 fig.1-5 et 10
Vm	1825	<i>Teleosaurus cadomensis</i> , n.gen. ; Geoffroy, p.124-135, 145, pl.6 fig.1-4
(?)	1859	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Gervais, p.450, pl.61 fig.14
	1864a	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; J.A. E-Deslongchamps, p.7, pl.2 fig.4
(?)	1866	" <i>teleosaurus codomensis</i> " (sic) ; Bornet, p.436-439
(?)	1868d	<i>Teleosaurus gladius</i> n.sp. ; J.A. E-Deslongchamps, p.326
	1867-69	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; E. E-Deslongchamps, p.140-154 et 163-201, pl.11 fig.1-9, pl.13 fig.1-3
(?)	1867-69	<i>Teleosaurus gladius</i> Deslongchamps ; E. E-Deslongchamps, p.154, pl.12 fig.1-6
	1870a	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; E. E-Deslongchamps, p.318-320 et 345-348, pl.2 fig.1-9, pl.8 fig.1-3
(?)	1870a	<i>Teleosaurus gladius</i> Deslongchamps ; E. E-Deslongchamps, p.320, pl.3 fig.1-6
Vp	1871	<i>Teleosaurus subulidens</i> n.sp. ; Phillips, p.185-194, fig.54
(?)	1874	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Sauvage, p.20, pl.1 fig.9-10
	1887	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Koken, p.31-32
V	1888	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Lydekker, p.118-120
V	1951	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Phizackerley, p.1171-1172, fig.1
	1973	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Steel, p.34-35
(?)	1973	<i>Teleosaurus gladius</i> Deslongchamps ; Steel, p.35
	1982b	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Buffetaut, p.20 et 22
	1983a	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Buffetaut, p.42
	1995	<i>Teleosaurus cadomensis</i> (Lamouroux) ; Mazin <i>et al.</i> (sous presse)

Lectotype : Crâne complet, mentionné par Lamouroux et décrit par Geoffroy (1825, p.145). Détruit à Caen en 1944.

Paralectotypes : Fragments de crâne, MNHN 8746 (Cuvier, 1824, pl.7 fig.1-5), MNHN 8746 (Cuvier, 1824, pl.7 fig.10), BMNH R 880 (moulage du fragment de la partie principale d'un crâne, Cuvier, 1824, pl.7 fig.1-5 et Geoffroy, 1825, pl.16 fig.1-3)

Etagé type : "Fuller's earth", Bathonien (Zones à Tenuiplicatus, Progracilis, Subcontractus, Morrisi et Hodsoni *in* : Mazin *et al.*, sous presse)

Localité type : Allemagne près de Caen (Calvados, France)

Spécimens étudiés : BMNH R 880, OUM J 1418 (fragment de symphyse mandibulaire), OUM J 1419 (fragment antérieur de mandibule, holotype de *Teleosaurus subulidens* ; Phillips, 1871, fig.54 ; Phizackerley, 1951, fig.1), BMNH 32655 (moulage de la partie principale d'un crâne), BMNH 33124 (symphyse mandibulaire, enregistrée sous *T. subulidens*).

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien de Normandie (France) et Bathonien moyen et supérieur de l'Oxfordshire (Angleterre).

Discussion : Il n'existe plus aujourd'hui de spécimens rapportés à *T. gladius* ce qui empêche toute conclusion. Cependant, l'étude des descriptions originales montre que les caractères qui ont été utilisés par E-Deslongchamps pour séparer cette espèce de *T. cadomensis* (crête pariétale plus large, frontal plus étroit, forme bombée des nasaux, sillons palato-maxillaires très prononcés et différence du nombre de dents) peuvent représenter l'expression de variations individuelles et/ou ontogéniques.

Diagnose éméndée : Forme de petite taille, la longueur totale ne dépasse pas 2m50. Museau extrêmement grêle, représentant en moyenne 76% de la longueur totale du crâne. Un alvéole sur trois est en position plus latérale. Formule dentaire, 4 PMx, 45-55 Mx / 50-60 Dt. Intensité de l'ornementation très variable sur les frontal, préfrontal, la partie postérieure du lacrymal et la partie médiane du postorbitaire.

2. *Teleosaurus geoffroyi* Deslongchamps, 1868

Synonymie :

- * 1868d *Teleosaurus geoffroyi* n.sp. ; J.A.E-Deslongchamps, p.326-352
- 1867-69 *Teleosaurus geoffroyi* Deslongchamps ; E.E-Deslongchamps, p.159, pl.12 fig.7-8
- 1870a *Teleosaurus geoffroyi* Deslongchamps ; E.E-Deslongchamps, p.322, pl.3 fig.7-8
- V(?) 1888 *Teleosaurus geoffroyi* Deslongchamps ; Lydekker, p.120-121
- V 1951 *Teleosaurus geoffroyi* Deslongchamps ; Phizackerley, p.1172-1174, fig.2
- 1973 *Teleosaurus geoffroyi* Deslongchamps ; Steel, p.35

Holotype : Fragments disjoints de symphyse mandibulaire. Détruits à Caen en 1944

Etage type de l'holotype : "Calcaire de Caen", Bathonien inf. (Zones à Zig-zag, Tenuiplicatus et Progracilis *in* : Mazin *et al.*, sous presse)

Localité type de l'holotype : Allemagne près de Caen (Calvados, France)

Spécimens étudiés : OUM J 1421 (fragment de mandibule, Phizackerley, 1951, fig.2b et c), BMNH 33126 (fragment de symphyse), BMHN 39788 (museau)

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien inférieur et moyen de Normandie et d'Angleterre

Remarque : cette espèce fut créée sur trois fragments de symphyse mandibulaire. A partir des rares données biométriques dont il pouvait disposer sur ce matériel, E-Deslongchamps compara cette espèce et *T. cadomensis*. Selon lui, *geoffroyi* est une espèce "deux fois plus grande" et porte un nombre sensiblement inférieur de dents. A partir de ces maigres caractères, Lydekker (1888) attribua deux fragments crâniens et une symphyse à cette espèce.

Diagnose émandée : Forme mal connue mais relativement plus grande que la précédente. Le museau est plus trapu. Les dents sont plus fortes et ne montrent pas le décalage observé chez *cadomensis*. Formule dentaire probablement plus réduite : environ de 35 à 40 dents par hémimâchoire.

A2.2 - Sous-famille Steneosaurinae, nov. sub. fam.

Diagnose de la sous-famille : Par rapport aux Teleosaurinae, cette sous-famille se caractérise par une adaptation plus poussée à la vie en milieu marin. Nette tendance à l'allègement de l'armure dermique : les ostéodermes sont de grande taille mais peu épais. Le crâne est régulièrement élargi vers l'arrière. Les fenêtres supratemporales sont de forme quadrangulaire, la longueur nettement supérieure à la largeur. La fosse ptérygoïdienne est fermée postérieurement par un bourrelet formé par les ptérygoïdes. Les ailes latérales des ptérygoïdes sont développées.

A2.2 - 1. Genre *Steneosaurus* Geoffroy, 1825

Diagnose émandée du genre : Steneosaurinae caractérisés par leurs grandes fosses supratemporales de forme rectangulaire, plus longues que larges et séparées entre elles par une crête fronto-pariétale très étroite. Ornementation des os crâniens très variable mais généralement peu développée. Museau de longueur variable, de section ovale antérieurement allant en s'aplatissant postérieurement. Préfrontaux relativement peu développés. Orbites toujours moins grandes que les fosses supratemporales, de forme sub-circulaire et ouvertes vers l'avant et le haut du crâne. Narines externes plus larges que longues, orientées vers l'avant. Ailes latérales des ptérygoïdes développées.

Fosses ptérygoïdiennes relativement petites. 25 à 40 paires de dents maxillaires, 4 à 5 paires prémaxillaires. Symphyse mandibulaire très longue, angle symphysaire compris entre 30 et 40°.

Espèce type : *S. megistorhynchus* (Geoffroy , 1831 émend. J.A. E.-Deslongchamps, 1866)

Espèces retenues :

- Toarcien : *S. brevior* Blake, 1876 ; *S. bollensis* (Jaeger, 1828) ; *S. gracilirostris* Westphal, 1961
- Bathonien : *S. boutilieri* Deslongchamps, 1866 ; *S. larteti* (Deslongchamps, 1866) ; *S. megistorhynchus* Deslongchamps, 1866 ; *S. baroni* Newton 1893
- Callovien - Oxfordien : *S. leedsi* Andrews, 1909 ; *S. heberti* Morel de Glasville, 1876 ; *S. edwardsi* (Deslongchamps, 1868) ; *S. obtusidens* Andrews, 1909
- Kimméridgien - Tithonien : *S. jugleri* (Meyer, 1845) ; *S. priscus* (Soemmering, 1814) ; *S. megarhinus* (Hulke, 1871) et *S. bouchardi* Sauvage, 1872

Espèces de validité douteuse : ? *S. deslongchampsianus* (Lennier, 1887) ; *S. rudis* Sauvage, 1872

Espèces non retenues dans le Jurassique moyen et supérieur : *S. stephani* Hulke, 1877 ; *S. meretrix* Phizackerley, 1951 ; *S. subulidens* (Phillips, 1871) ; *S. roissyi* Deslongchamps, 1867 ; *S. nasutus* Andrews, 1909 ; *S. teleosauroides* Auer, 1909 ; *S. intermedius* Bigot, 1896 ; *S. depressus* Phizackerley, 1951 ; *S. durobrivensis* Andrews, 1909 ; *S. hulkei* Andrews, 1909 ; *S. larteti* var. *kokeni* Auer, 1909 ; *S. picteti* (Tribollet, 1873)

Discussion : Comme nous l'avons vu lors dans la seconde partie de ce travail, de nombreux caractères crâniens qualitatifs et biométriques montrent des valeurs occupant tout le spectre entre les valeurs extrêmes. Dans son remarquable travail sur la systématique des formes liasiques, Westphal (1962) a montré que semblable phénomène se retrouvait aussi sur le squelette post-crânien (longueur du crâne / longueur du corps, longueur de l'humérus / longueur du fémur, etc.).

Les différences analyses effectuées sur les spécimens du genre *Steneosaurus* montrent globalement la co-existence de trois espèces - longirostre, mésorostre et brévirostre - dans le Toarcien, le Bathonien, le Callovo-Oxfordien et le Kimméridgien-Tithonien. Comme Godefroit (1994) l'a mentionné dans le Toarcien, chacune de ces espèces est définie par une mosaïque de caractères que l'on retrouve sur deux voire trois espèces différentes.

1. *Steneosaurus brevior* Blake, 1876

Synonymie

V*	1876	<i>Steneosaurus brevior</i> n.sp. ; Blake, in : Tate & Blake, p. 244-245, pl. 1, fig. 1-2
V	1876	<i>Teleosaurus chapmanni</i> (Buckland) ; Tate & Blake, p. 244-245, pl. 1, fig.3
V(?).	1880	<i>Teleosaurus eucephalus</i> n.sp. ; Seeley, p.627, fig.1-5
V	1884	<i>Teleosaurus brevior</i> (Blake) ; Owen, p. 140, pl. 16

V	1885	<i>Mystriosaurus brevior</i> (Blake) ; Woodward, p. 499
V	1888	<i>Steneosaurus brevior</i> Blake ; Lydekker, p. 111
V	1936	<i>Steneosaurus brevior</i> Blake ; Kuhn, p.32-33
V	1890	<i>Steneosaurus brevior</i> Blake ; Woodward & Sherbon, p. 285
V	1961	<i>Steneosaurus brevior</i> Blake ; Westphal, p. 210
V	1962a	<i>Steneosaurus brevior</i> Blake ; Westphal, p. 89-91, fig.22-23
V	1973	<i>Steneosaurus brevior</i> Blake ; Steel, p. 29

Holotype : Crâne incomplet, BMNH 14781

Localité type : Whitby, Yorkshire (Angleterre)

Etage type : Toarcien, Jet Rock series (Zone à Serpentinum)

Spécimens étudiés : BMNH 14781 (Holotype, Blake, 1876, pl.1 fig1-2 ; Westphal, 1962a, fig.22), BMNH R 756 (fragment de crâne, Tate & Blake, 1876 pl.1 Fig.3), BMNH 20691 (fragment de crâne ; Westphal, 1962a, fig.23)

Spécimens étudiés et rapportés avec doute à cette espèce : SMC J 35177a et b (partie postérieure d'un crâne, holotype de *Teleosaurus eucephalus* Seeley, 1880, p.627 Fig.1-5, et enregistrée sous *Pelagosaurus brongniarti*)

Répartition géographique et stratigraphique : Toarcien du Yorkshire

Remarque : cette espèce n'est connue que par quelques spécimens seulement ; elle constitue le "pôle" brévirostre des sténéosaures du Toarcien. Selon Westphal (1961), cette espèce serait la plus ancienne du Toarcien européen. Il est cependant difficile de tenir compte de cette remarque car le lieu exact de la découverte est très imprécisément signalé dans la publication originale.

Diagnose émandée : Le museau est relativement court et large, il ne représente que 64% en moyenne de la longueur totale du crâne. Les orbites sont dirigées plus antérieurement. Les fosses supratemporales sont proportionnellement grandes. La face occipitale est haute, les choanes sont très allongées postérieurement, la fenêtre palatine est de forme sigmoïde. Les dents sont obtuses. Environ 28 dents par héli-mâchoire.

2 . *Steneosaurus bollensis* (Jaeger, 1828)

Synonymie : Westphal (1962a) propose une liste complète et développée, nous ne reprendrons donc ici que la liste des espèces mises en synonymie par Westphal et les références qui lui sont postérieures.

	1825	<i>Crocodylus cylindrirostris</i> Krüger
*	1828	<i>Geosaurus bollensis</i> Jaeger
	1831	<i>Crocodylus altorfensis</i> Höll
	1832	<i>Steptospondylus altorfensis</i> Meyer
	1834	<i>Engyomasaurus brongniarti</i> Kaup
	1836	<i>Teleosaurus chapmanni</i> König (in : Buckland, 1836)

	1837	<i>Mystriosaurus laurillardi</i> Kaup
	1841	<i>Mystriosaurus egertoni</i> Kaup
	1841	<i>Mystriosaurus mandelslohi</i> Bronn
	1841	<i>Mystriosaurus schmidtii</i> Bronn
	1841	<i>Mystriosaurus tiedemanni</i> Bronn
	1841	<i>Mystriosaurus longipes</i> Bronn
	1843	<i>Mystriosaurus canalifer</i> Münster
	1843	<i>Mystriosaurus franconicus</i> Münster
	1843	<i>Mystriosaurus speciosus</i> Münster
	1843	<i>Mystriosaurus tenuirostris</i> Münster
	1844	<i>Mystriosaurus senkenbergianus</i> Meyer
	1844	<i>Mystriosaurus murkii</i> Theodori
	1847	<i>Macrospondylus jaegeri</i> Giebel
	1847	<i>Mystriosaurus münsteri</i> Wagner
	1850	<i>Mystriosaurus macrolepidotus</i> Wagner
V	1852	<i>Teleosaurus minimus</i> Quenstedt
	1878	<i>Mystriosaurus stukelyi</i> Winkler
(?)	1842	<i>Glaphyrorhynchus aalensis</i> Meyer
V	1961	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Westphal, p.208, fig.1
V	1962a	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Westphal, p.29-84, pl.1-2, pl.3 fig.1, pl.4 fig.1-3, pl.6 fig.1
(?)	1967	<i>Mystriosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Antunes, p.409, pl.1
	1973	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Steel, p.28
	1974	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Mateer, p.62-72, fig.3-9, pl.1, pl.2 fig.1-6, pl.3 fig.1-3
	1981	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Hauff & Hauff, p.47, pl.54-56, pl.58-60
	1982	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Buffetaut, p.20
	1994a	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Godefroit, p. 212-216, fig.69, pl.19B
	1994b	<i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Godefroit, p.56-64, fig.29 (? 30-33), pl.6 fig.b (? pl.7-11)

Holotype : Partie postérieure d'un squelette, Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie, Dresden (Allemagne)

Localité type : Boll, Württemberg (Allemagne)

Etagé type : Toarcien

Spécimens étudiés : BMNH R 324 (fragment de crâne), BMNH R 3937 (squelette complet), BMNH 12011 (symphyse mandibulaire), BMNH 14436 (fragment de crâne), BMNH 15295 (squelette sub-complet), BMHN 33107, SMC J 47097 (crâne), SMNS 10000 (squelette sub-complet), SMNS 15391 (squelette sub-complet), SMNS 15712 (squelette sub-complet), 15951 (squelette complet), SMNS 19073 (squelette sub-complet), SMNS 20281 (fragment postérieur de crâne), SMNS 20284 (squelette sub-complet), SMNS 20286 (squelette sub-complet)

Spécimens étudiés et rapportés avec doute à cette espèce : BMNH 33095 (fragment de crâne juvénile, enregistré sous *S. minimus*), LEI G 119 1987 0 0 (crâne juvénile, enregistré sous *S. minimus*), SMC J 46983a-b (fragments de crâne, cités par Seeley, 1869, p.122 comme *Teleosaurus*

sp.), SMC J 46984 (mandibule juvénile, citée par Seeley, 1868, p.122 comme *Teleosaurus* sp.), SMC J 47048 (fragment de symphyse mandibulaire), SMC J 47096 (fragment de symphyse mandibulaire, enregistré sous *Pelagosaurus brongniarti*)

Répartition géographique et stratigraphique : Toarcien inférieur du Yorkshire (Angleterre), Yonne (France) et Luxembourg, Toarcien du Württemberg et Franconie (Allemagne), Toarcien supérieur de ? Tomar (Portugal)

Remarque : Cette espèce "moyenne" est de loin la plus fréquente dans les dépôts du Lias.

Diagnose éméndée : Le museau est modérément allongé, il représente environ 72% de la longueur totale du crâne. Le foramen anté-orbitaire est de petite taille. Les orbites sont en position dorsale. Le frontal est étroit. L'ornementation ostéodermique est essentiellement présente sur le frontal. Les humérus sont courts, ils ne représentent que 62% en moyenne de la longueur du fémur.

3. *Steneosaurus gracilirostris* Westphal, 1961

Synonymie

p	1836	<i>Teleosaurus Chapmanni</i> n.sp. ; Buckland, pl.25 fig.2
Vp	1877	<i>Pelagosaurus brongniarti</i> (Kaup) ; Deslongchamps, p.7
Vp	1884	<i>Teleosaurus chapmanni</i> Buckland ; Owen, pl.15, fig.1
Vp	1888	<i>Pelagosaurus brongniarti</i> (Kaup) ; Lydekker, p.107
V*	1961	<i>Steneosaurus gracilirostris</i> n.sp. ; Westphal, p.211-212, fig.2
V	1962a	<i>Steneosaurus gracilirostris</i> Westphal ; Westphal, p.77-78, pl.3 fig.2
	1973	<i>Steneosaurus gracilirostris</i> Westphal ; Steel, p.29
	1982	<i>Steneosaurus gracilirostris</i> Westphal ; Buffetaut, p.20
	1984	<i>Steneosaurus gracilirostris</i> Westphal ; Benton & Taylor, p.408
	1994a	<i>Steneosaurus gracilirostris</i> Westphal ; Godefroit, p.200-212, fig.57, pl.18-19B
	1994b	<i>Steneosaurus gracilirostris</i> Westphal ; Godefroit, p.50-56, fig.27, pl.5, pl.6 fig.a

Holotype : Squelette complet, BMNH 14792

Localité type : Whitby, Yorkshire (Angleterre)

Etage type : Toarcien inférieur, Alum Shale series

Spécimens étudiés : BMNH 14792 (Holotype, squelette sub-complet ; Owen, 1884, pl.15 fig.1 ; Westphal, 1961 fig.2 ; Westphal, 1962a pl.3 fig2a), BMNH R 757 (crâne, Westphal, 1962a pl.3 fig.2b), BMNH 15500 (crâne)

Répartition géographique et stratigraphique : Toarcien inf. du Yorkshire (Angleterre) et du Luxembourg.

Discussion : cette espèce très longirostre, montre selon Godefroit (1994a et b) de nombreux caractères communs avec *S. bollensis* (forme des fenêtres supratemporales, orbites proportionnellement petites, boîte crânienne étroite, etc.) et avec *Pelagosaurus typus* (forme du frontal, surface légèrement bombée de la partie postérieure des nasaux, orientation légèrement latérale des orbites, ébauche de développement des préfrontaux, etc.).

Diagnose éméndée : Forme très longirostre, la longueur du museau est d'environ 77% de la longueur totale du crâne. Le crâne est étroit et élevé. Le foramen anté-orbitaire très allongé. Les orbites sont légèrement dirigées sur le côté et une visière anté-orbitaire est ébauchée. Le frontal, les postorbitaires, la partie postérieure des préfrontaux et la partie postéro-dorsale du pariétal sont ornés. La longueur de l'humérus représente en moyenne environ 72% de la longueur du fémur.

4. *Steneosaurus boutilieri* (Deslongchamps, 1868)

Synonymie :

V	1821	<i>Crocodylus oxoniensis</i> n.sp. ; Conybeare <i>in</i> : Conybeare & de La Bêche, p.591
V	1822	<i>Crocodylus oxoniensis</i> Conybeare ; Conybeare & Phillips, p.208
V*	1868a	<i>Teleosaurus boutilieri</i> n.sp. ; J.A. E-Deslongchamps, p.112-118, pl.5 fig.1-6
V	1868b	<i>Teleosaurus boutilieri</i> (Deslongchamps) ; J.A. E-Deslongchamps, p.121-129, pl.5, fig.8-10
V	1867-69	<i>Steneosaurus boutilieri</i> (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.228, pl.16, fig.1-2
V	1870a	<i>Steneosaurus boutilieri</i> (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.329
Vp	1871	<i>Teleosaurus brevidens</i> n.sp. ; Phillips, p.185-187, fig.44.1
V	1877	<i>Steneosaurus stephani</i> n.sp. ; Hulke, <i>in</i> : Mansell <i>et al.</i> , p.29, pl.1
	1936	<i>Steneosaurus boutilieri</i> (Deslongchamps) ; Kuhn, p.38
V	1951	<i>Steneosaurus boutilieri</i> (Deslongchamps) ; Phizackerley, p.1177, fig.4-6
	1973	<i>Steneosaurus boutilieri</i> (Deslongchamps) ; Steel, p.31
(?)	1981	<i>Steneosaurus</i> sp. ; Rieppel, p.739, fig.2
	1995	<i>Steneosaurus boutilieri</i> (Deslongchamps) ; Mazin <i>et al.</i> , (sous presse),

Holotype : fragment de museau, décrit et figuré par Eudes-Deslongchamps (1867-69), pl.16 fig.1, mais non retrouvé en collection. Cet auteur désigne (non expressément) un fragment antérieur de crâne appartenant à la même espèce (OUM J 1401). Ce spécimen doit donc être considéré comme paralectotype. L'espèce *oxoniensis* n'est pas valide puisque sa création, dans une liste de collection, n'est accompagnée ni de description ni de figuration.

Localité type : Falaise de Longres, Arromanches (Calvados, France)

Etage type : "Sommet de la Grande Oolithe", Bathonien supérieur (Zones à Orbis et Discus *in* : Mazin *et al.*, sous presse)

Spécimens étudiés : OUM J 1401 (museau, paralectotype, J.A. E.-Deslongchamps, 1868a pl.5 fig.1-6, E. E.-Deslongchamps, 1867-69, pl.16 fig.2 ; Phizackerley, 1951 fig.4), OUM J 1402 (fragment de crâne), OUM J 1403 (crâne sub-complet, Phillips, 1871 p.187, Phizackerley, 1951 fig.5), OUM J 1416 (mandibule, Phizackerley, 1951 fig.6), BMNH 49126 (crâne et mandibule incomplets, holotype de *S. stephani*, Hulke, 1877 pl.1), BMNH R 3048 (fragment de symphyse mandibulaire)

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien supérieur de Normandie (France), du Somerset et Northamptonshire (Angleterre) et peut-être de Suisse (Rieppel, 1981).

Discussion : Si l'holotype provient de Normandie, la plupart des spécimens rapportés à cette espèce brévirostre sont originaires d'Angleterre. Le museau, relativement trapu à bords latéraux sub-parallèles est la principale apomorphie permettant de distinguer cette espèce de la suivante *S. larteti*. Le fragment de mandibule décrit par Rieppel (1981) dans le Bathonien de Aargau (Suisse) pourrait être rapporté à cette espèce. Les dents (très mal connues) sont trapues (comme chez *larteti*) mais le diamètre basal de la couronne est plus important (Vignaud, 1995, sous presse). En fait, seules les analyses multivariées (Seconde partie) permettent de distinguer clairement *boutillieri* de *meretrix* - *larteti*.

Diagnose éméndée : Museau relativement trapu, représentant en moyenne 60 à 64% de la longueur totale du crâne. La base du museau, mesurée antérieurement aux orbites représente plus de 30% de sa longueur. La largeur maximale du crâne mesurée au niveau des angles externes des processus articulaires des carrés est de 30 à 33% de la longueur totale du crâne. Les prémaxillaires sont peu élargis. Les orbites sont sub-circulaires. Le frontal est large entre les orbites et les processus postéro-latéraux sont courts. Les fosses supratemporales sont proportionnellement grandes et quadrangulaires. L'ornementation des os du toit crânien est essentiellement composée de cupules sur le frontal. Les dents sont relativement fortes et l'apex est généralement mousse. Formule dentaire : les prémaxillaires portent 4 paires de dents, les maxillaires de 27 à 29 et la mandibule de 31 à 32 paires. La symphyse mandibulaire représente de 45 à 50% de la longueur des mandibules en avant des surfaces articulaires, le plateau antérieur est élargi.

5. *Steneosaurus larteti* (Deslongchamps, 1866)

Synonymie :

- | | | |
|------|---------|---|
| * | 1866a | <i>Teleosaurus larteti</i> nov.sp. ; J.A. E.-Deslongchamps, p.80-85, pl.5 fig.6 |
| | 1868b | <i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; J.A. E.-Deslongchamps, p.124 |
| | 1867-69 | <i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; E. E.-Deslongchamps, p.202, pl.14 fig.1-4 (? 5) |
| | 1870a | <i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; E. E.-Deslongchamps, p.325, pl.4 fig.1-4 (? 5) |
| Vp. | 1871 | <i>Teleosaurus brevidens</i> n.sp. ; Phillips, p.186 |
| (?). | 1888 | " <i>Steneosaurus</i> " de Parmilieu ; Larrazet, p.8-15, pl.1-2 |

	1888	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Lydekker, p.114
non	1909	<i>Stenosaurus Larteti</i> var. <i>Kokeni</i> (sic) n.var. ; Auer, p.256, pl.22-23
non.	1914	<i>Stenosaurus larteti</i> (sic) (Deslongchamps) ; Dreverman, p.42-43, fig.5
	1936	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Kuhn, p.36
V.	1951	<i>Steneosaurus meretrix</i> n.sp. ; Phizackerley, p.1185-1187, fig.4-6
	1962	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Krebs, p.15
	1973	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Steel, p.31
V	1977	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Buffetaut & Thierry, p.158, fig.3
	1982b	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Buffetaut, p.20
	1995	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Mazin et al. (sous presse)

Holotype : Crâne sub-complet. Détruit à Caen en 1944

Localité type : Allemagne près de Caen (Calvados, France)

Remarque : De nombreux auteurs (Kuhn, 1936, Steel, 1973, etc.) ont indiqué que des restes, dont l'holotype, décrits par Deslongchamps provenaient d'Allemagne (au sens du pays !). En fait, il s'agit du petit village de Allemagne, situé à quelques km au sud de Caen.

Etage type : "Calcaire de Caen" ou "Fuller's earth inférieur", Bathonien inférieur et moyen (Zones à Zig-zag, Tenuiplicatus et Progracilis *in* : Mazin et al., 1995)

Spécimens étudiés : OUM J 29850 (= DZO 1639/1, Holotype de *S. meretrix*, crâne et mandibule complets, Phillips, 1871 p.186 ; Phizackerley, 1951, fig.8), OUM J 29851 (= DZO 1639/2, Paratype de *S. meretrix*, crâne et mandibule complets), OUM J 1407 (symphyse, enregistrée sous *S. meretrix*, Phizackerley, 1951 fig.9)

Spécimens étudiés et rapportés avec doute à cette espèce : OUM J 1404 (symphyse mandibulaire, enregistrée sous *S. boutilieri*), OUM J 1405 (fragment de museau), OUM J 1406 (fragment de symphyse mandibulaire), OUM J 1408 (fragment de mandibule), OUM J 1413 (fragment de face occipitale), OUM J 1417 (symphyse mandibulaire, enregistrée *S. boutilieri*), OUM J 9618 (fragment de mandibule, enregistrée sous *Teleosaurus* sp.), OUM J 10575 (fragment antérieur de museau, figuré par Phillips, 1871 p.188 fig.14 comme *Teleosaurus brevidens*)

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien inférieur et moyen de Normandie, Bathonien moyen de Bourgogne, Bathonien moyen et supérieur du Northamptonshire (Angleterre) et ? Bathonien supérieur de l'Isère.

Discussion : Comme dans le Lias, le même phénomène apparaît dans le Bathonien ; l'espèce "mésorostre" est de loin la plus fréquente dans les sédiments. De nombreux spécimens anglais peuvent être attribués à cette espèce mais leur état souvent fragmentaire ne permet pas une attribution définitive.

Le squelette de l'Oxford-Clay décrit et attribué à *S. larteti* var. *kokeni* par Auer (1909) est trop trapu pour appartenir à cette espèce ; il doit plutôt être rapproché des formes moyennes du Callovo-Oxfordien.

Le "*Steneosaurus* de Parmilieu" (Larrazet, 1888) est rapproché de l'espèce *larteti* sur la base de la description originale puisque le spécimen est introuvable en collection. La forme du fragment antérieur du museau et de la symphyse d'une part, de la région péri-orbitaire d'autre part sont les principales ressemblances entre ce spécimen et *S. larteti*.

L'espèce *S. meretrix* a de nombreux caractères communs avec *larteti* (forme du crâne, du museau, largeur en arrière des orbites, nombre et forme des dents, etc.). Elle se rapproche de *S. boutillieri* par la longueur des fosses temporales supérieures et par le nombre de dents. Les analyses multivariées utilisées (ACP et AFD) montrent la proximité de *meretrix* et de *larteti*. Selon le principe d'antériorité, le nom valide est *larteti*. L'holotype est considéré comme disparu, mais la description et la figuration originales sont précises et il n'est donc pas nécessaire de désigner un néotype.

Diagnose émandée (d'après E. E-Deslongchamps, 1867-69 et Phizackerley, 1951) : Museau relativement grêle et allongé, représentant de 65 à 68% de la longueur totale du crâne. La largeur du museau en avant des orbites est inférieure à 25% de sa longueur. Les orbites sont dirigées vers le haut. Le frontal est étroit entre les orbites et les processus postéro-latéraux représentent environ la moitié de la longueur de la barre post-orbitaire. Les fosses supratemporales, de forme quadrangulaire, sont proportionnellement peu développées antéro-postérieurement, leurs angles antérieurs sont arrondis. L'ornementation, formée de cupules, est restreinte au frontal. Les dents sont relativement fortes et striées, la forme de l'apex est inconnue. Formule dentaire : les prémaxillaires portent 4 paires de dents, les maxillaires de 28 à 32 et la mandibule de 31 à 34. Le plateau antérieur de la mandibule est faiblement élargie.

6. *Steneosaurus megistorhynchus* (Geoffroy, 1831 émand. Deslongchamps, 1866)

Synonymie

p	1824	"Gavial de Cuilly" ou "Grand Gavial de Cuilly" ; Cuvier, p.259-281, pl.7 fig.6, 8-9, 11-13
p	1825	" <i>Steneosaurus</i> aux longs maxillaires" ou <i>Steneosaurus rostro-major</i> ; Geoffroy, p.135-149
p	1830	<i>Streptospondylus</i> ; Meyer, p.518-519
	1831	<i>Steneosaurus Megistorhynchus</i> m.s. ; Geoffroy, (in : Eudes-Deslongchamps & Blainville, 1853)
*	1866a	<i>Teleosaurus megistorhynchus</i> n.sp. ; J.A. E-Deslongchamps, p.80-85, pl.5 fig.4
	1868a	<i>Steneosaurus megistorhynchus</i> (Deslongchamps) ; E. E-Deslongchamps, p.381-473
	1867-69	<i>Steneosaurus megistorhynchus</i> (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.217, pl.15 fig.1-4
	1870a	<i>Steneosaurus megistorhynchus</i> (Deslongchamps) ; E. E-Deslongchamps, p.327-329
Vp	1871	<i>Teleosaurus subulidens</i> n.sp. ; Phillips, p.195, fig.55, pl.42 fig.6-10, pl.54-55, pl.58 fig.1-3

- V 1888 *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Lydekker, p.116
V 1888 *Teleosaurus subulidens* Phillips ; Lydekker, p.121
V 1890 *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Woodward & Sherbon, p.286
Vp 1890 *Steneosaurus subulidens* (Phillips) ; Woodward & Sherbon, p.288
1896 *Stenosaurus roissyi* (sic) Deslongchamps ; Bigot, p.23-27, Pl.2 fig.1
1896 *Stenosaurus megistorhynchus* (sic) (Deslongchamps) ; Bigot, p.25-27
1936 *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Kuhn, p.36-37
V 1951 *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Phizackerley, p.1174, fig.3
1973 *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Steel, p.30
1982b *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Buffetaut, p.20
V. 1993 *Steneosaurus cf. megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Vignaud, p.253-254, pl.1 fig.B
V. 1993a *Steneosaurus* sp. ; Vignaud *et al.*, p.
V. 1995 *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Godefroit *et al.*, (sous presse)
1995 *Steneosaurus megistorhynchus* (Deslongchamps) ; Mazin *et al.*, (sous presse)

Série type : Fragments de crâne décrits par Cuvier comme "Gavial de Cuilly" (pl.7, fig.6, 8-9, 11-13). Détruits à Caen en 1944. Lectotype, bloc fig.13 et paralectotypes, fig.6, 8-9 et 11-12

Localité type : Village de Quilly près de Caen (Calvados, France)

Etage type : "Calcaire de Caen", Bathonien inférieur et moyen (Zones à Zig-zag, Tenuiplicatus et Progracilis *in* : Mazin *et al.*, sous presse)

Spécimens étudiés : OUM J 1414 (mandibule figurée par Phillips, 1871 fig.55, Phizackerley, 1951 fig.3 et enregistrée sous *Teleosaurus subulidens*), OUM J 1415 (fragment antérieur de crâne), MMT R1 (squelette incomplet, Godefroit *et al.*, 1995), LPP T 1 (mandibule, Vignaud, 1993 pl.1 fig.B)

Spécimens étudiés et rapportés avec doute à cette espèce : OUM J 29840 (fragment antérieur de museau, enregistré comme *Teleosaurus* sp.), BMNH 4809 (fragment de mandibule)

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien inférieur et moyen de Normandie, Bathonien moyen du Poitou, Bathonien moyen et supérieur de l'Oxfordshire et du Gloucestershire et Bathonien supérieur de Lorraine.

Discussion : La mandibule décrite par Bigot (1896) provient du Callovien du Calvados. Elle a été attribuée à *S. roissyi*, une espèce créée sur des éléments hétéroclites, dont des fragments d'un Sténéosaure longirostre. Les arguments évoqués par Bigot pour séparer cette mandibule de l'espèce *megistorhynchus* sont trop ténus et entrent parfaitement dans le cadre des variations individuelles observées par ailleurs. La mandibule du Bathonien moyen de Tercé, Vienne (Mourier, 1983) attribuée à *S. cf. megistorhynchus* (Vignaud, 1993) montre toutes les apomorphies de l'espèce (nombre et forme des dents, forme de la symphyse, etc.) mais la fenêtre mandibulaire est nettement plus allongée (environ 16 cm) que celles généralement présentes sur les autres spécimens de cette espèce (Bigot, 1896 ; Phizackerley, 1951). Nous avons vu que ce paramètre variait individuellement et ontogéniquement chez les crocodiles actuels (Dodson, 1975) et chez les thalattosuchiens

(Seconde partie). Compte tenu de cela, il apparait donc que cette mandibule peut être attribuée à *S. megistorhynchus*.

Les deux dents figurées par Phillips (1871) n'ont pas été retrouvées en collection.

Diagnose éمندée (d'après E.E-Deslongchamps, 1867-69) : Museau très allongé et grêle, représentant en moyenne plus de 70% de la longueur totale du crâne. La largeur anté-orbitaire de la base du museau représente environ 30% de sa longueur mesurée en avant des orbites. La largeur maximale du crâne, mesurée entre les angles externes des processus articulaires des carré est de 28% en moyenne de la longueur totale du crâne. Les prémaxillaires sont fortement élargis. Les orbites sont de forme elliptique, allongées antéro-postérieurement. Le frontal est relativement large et court. Les fosses supratemporales sont de forme quadrangulaire et sont proportionnellement courtes (la longueur ne représente que de 12 à 15% de la longueur totale du crâne) ; les angles antérieurs et postérieurs sont arrondis. L'ornementation est essentiellement marquée sur le frontal. La mandibule est très comprimée dorso-ventralement. La symphyse est longue, elle représente de 52 à 57% de la longueur totale de la mandibule. Le plateau antérieur est allongé et généralement surélevé. Les dents sont longues, courbes, de forme conique, régulièrement et finement striées et légèrement carénées. Les prémaxillaires portent 4 paires de dents, les maxillaires de 30 à 34 paires et la mandibule de 37 à 40.

7. *Steneosaurus baroni* Newton, 1893

Synonymie :

V*	1893	<i>Steneosaurus Baroni</i> n.sp.; Newton, p.193-196, pl.9 fig.1-4
V	1981	<i>Steneosaurus baroni</i> Newton ; Buffetaut <i>et al.</i> , p.315
V	1982b	<i>Steneosaurus baroni</i> Newton ; Buffetaut, p.23

Holotype : fragments antérieurs de crâne et de mandibule, BMNH R 1999

Localité type : Andranosamonta (Sud de Maromandia), Madagascar

Etage type : Bathonien supérieur (P. Baloges, comm.pers.)

Spécimen étudié : Holotype, BMNH R 1999

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien supérieur de Madagascar

Discussion : L'holotype est le seul spécimen connu de cette espèce. Ses similitudes avec *S. larteti* (forme du prémaxillaire) et avec *S. megistorhynchus* (nombre de dents, forme du museau et de la symphyse mandibulaire) sont importantes mais l'état fragmentaire de l'holotype ne permet pas de conclure.

Diagnose éمندée : crâne au museau gracile, les prémaxillaires sont bombés vers le haut et épaissis mais pas élargis latéralement. Le nombre de dents est important, entre 35 et 40 dents inférieures, dont 28 symphysées. Le plateau antérieur de la mandibule est peu élargi latéralement.

8 . *Steneosaurus leedsi* Andrews, 1909

Synonymie :

Vp	1867	<i>Steneosaurus roissyi</i> nov.sp. ; Deslongchamps, p.381-473
Vp	1867/69	<i>Steneosaurus roissyi</i> Deslongchamps ; Deslongchamps, p.252, pl.16, fig.4
(?)	1896	<i>Steneosaurus roissyi</i> Deslongchamps ; Bigot, p.23, fig.1
V*	1909	<i>Steneosaurus leedsi</i> nov.sp. ; Andrews, p.300, pl.8, fig.1
V	1909	<i>Steneosaurus nasutus</i> nov.sp. ; Andrews, p.302, pl.9, fig.1
V	1909	<i>Stenosaurus teleosauroides</i> nov.sp. ; Auer, p.266, pl.24, fig.1-2
V	1913	<i>Steneosaurus leedsi</i> Andrews ; Andrews, p.118-122, text-fig.34a-b, 35a-b, 36, 38d-f, 40, 41b, 43-49, pl.5, fig.1-5
V	1913	<i>Mycterosuchus nasutus</i> nov.gen. ; Andrews, p.135-143, text-fig.51-54, pl.8, fig.1-9
V	1955	<i>Mycterosuchus nasutus</i> (Andrews) ; Kälin, p.728-730
(?)	1973	<i>Steneosaurus roissyi</i> Deslongchamps ; Steel, p.31
V	1973	<i>Mycterosuchus nasutus</i> (Andrews) ; Steel, p.25, fig.14.10
V	1973	<i>Steneosaurus leedsi</i> Andrews ; Steel, p.33, fig.13.3
V	1973	<i>Steneosaurus teleosauroides</i> Auer ; Steel, p.34, fig.13.9
V	1987b	<i>Mycterosuchus nasutus</i> (Andrews) ; Adams-Tresman, p.195-206
V	1987b	<i>Steneosaurus leedsi</i> Andrews ; Adams-Tresman, p.195-206
	1995	<i>Steneosaurus leedsi</i> Andrews ; Godefroit <i>et al.</i> (sous presse)

Holotype : crâne complet, BMNH R 3320

Localité type : région de Peterborough (Cambridgeshire, Angleterre)

Stratigraphie type : Lower Oxford-Clay (Callovien moyen et supérieur, de la Zone à Jason à la Zone à Lamberti, *in* : Martill, 1985 et 1986a et Mazin *et al.*, 1995)

Spécimens étudiés : holotype (BMNH R 3320), holotype de *S. teleosauroides* (SMNS 10114), holotype de *M. nasutus* (BMNH R 2617), crâne (BMNH R 2619), crâne (BMNH R 3806), crâne juvénile (CMP R 179), crâne et mandibule (SMC, sans numéro), mandibule (SMC, sans numéro), mandibule (LPP.M.38), mandibules (MAC, sans numéro)

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien moyen et supérieur d'Angleterre et de Normandie, Callovien moyen (Zone à Coronatum) du Poitou.

Discussion : E. Eudes-Deslongchamps (1867-69) crée l'espèce *S. roissyi* sur trois fragments de crâne et de mandibule provenant de la falaise des Vaches Noires (Calvados). Le fragment figuré pl.16 fig.3 (MNHN 8913) est en fait attribuable à *Metriorhynchus* et les deux autres (fig.4, MNHN 8904) correspondent à deux fragments d'une mandibule très grêle. Bigot (1896) rapporte une mandibule complète à *S. roissyi*. Selon le Code de Nomenclature, le nom valide devrait être *S. roissyi*. Cependant, afin de stabiliser la nomenclature acceptée depuis, il me paraît souhaitable de maintenir l'espèce *S. leedsi* (dans ce cas, *S. roissyi* est un synonyme plus ancien de *S. leedsi*).

Selon Andrews (1913) *S. teleosauroides* ne présente pas de différences significatives avec *S. leedsi*. En accord avec Andrews, nous considérons donc ces deux espèces comme des synonymes. Adams-Tresman (1980 et 1987b) a montré de façon convaincante que *Mycterosuchus nasutus* était synonyme de *S. leedsi* ; nous ne reviendrons donc pas sur les arguments utilisés. Godefroit *et al.* (1995) ont discuté des différences existant entre *S. leedsi* et *S. megistorhynchus* (nombre de dents, forme du prémaxillaire et des fenêtres palatines). Ces deux espèces sont cependant très proches et les différences évoquées pourraient être interprétées comme l'expression d'une tendance évolutive.

Diagnose : crâne très gracile, le rapport "largeur entre les angles externes des carrés / longueur du crâne" est compris entre 0,22 et 0,26. le museau est long et étroit, le rapport "largeur basale / longueur du museau" est compris entre 0,18 et 0,23. Le nombre de dents est important (environ 41-46 / 40-45). Les dents sont petites, la couronne est basse et peu ornée.

9. *Steneosaurus heberti* Morel de Glasville, 1876

Synonymie :

V*	1876	<i>Steneosaurus heberti</i> nov.sp. ; Morel de Glasville, p.342, pl.8, fig.A-C, pl.9, fig.2-4
V	1880	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Morel de Glasville, p.318-329
	1887	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Koken, p.57, fig.27
V	1888	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Lydekker, p.109, fig.16
	1896a	<i>Stenosaurus</i> (sic) <i>Heberti</i> Morel ; Bigot, p.30, pl.2, fig.2
(?)	1896b	<i>Stenosaurus</i> (sic) <i>heberti</i> Morel ; Bigot, p.234
	1896a	<i>Stenosaurus intermedius</i> nov.sp. ; Bigot, p.27, pl.1, fig.1-5
	1896b	<i>Stenosaurus intermedius</i> Bigot ; Bigot, p.234
	1897	<i>Steneosaurus intermedius</i> Bigot ; Sauvage, p.870, pl.25, fig.3-5
(?)	1914	<i>Steneosaurus larteti</i> (Deslongchamps) ; Dreverman, fig.5
	1936	<i>Steneosaurus intermedius</i> Bigot ; Kuhn, p.35
V	1936	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Kuhn, p.35
V	1951	<i>Steneosaurus depressus</i> nov.sp. ; Phizackerley, p.1189, fig.10
(?)	1962	<i>Steneosaurus intermedius</i> Bigot ; Krebs, p.16
(?)	1962	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Krebs, p.16
Vnon.	1969	<i>Steneosaurus</i> cf. <i>heberti</i> Morel ; Brunet, p.2669, pl.1, fig.b-b'
V	1973	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Steel, p.32, fig.13
	1973	<i>Steneosaurus intermedius</i> Bigot ; Steel, p.32
V	1977	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Buffetaut & Thierry, p.166, fig.4
V	1977	<i>Steneosaurus</i> cf. <i>intermedius</i> Bigot ; Buffetaut & Thierry, p.168
V	1986	<i>Steneosaurus intermedius</i> Bigot ; Buffetaut <i>et al.</i> , p.77
	1995	<i>Steneosaurus heberti</i> Morel ; Mazin <i>et al.</i> (sous presse)

Holotype : crâne et mandibule, MNHN 13.1890

Localité type : Les Vaches Noires, Calvados

Stratigraphie type : Callovien supérieur (Zone à Lamberti)

Spécimens étudiés : holotype (MNHN 13.1890), crâne (*S. intermedius*, MHNB 52), crâne et mandibule (*S. depressus*, OUM J 1420), fragment antérieur de mandibule (CSTD 821)

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien supérieur et supérieur d'Angleterre et de Normandie, Callovien supérieur ou Oxfordien inférieur du Boulonnais et Oxfordien moyen de Bourgogne

Discussion : Les caractères distinctifs entre cette espèce et *S. edwardsi* sont ténus et portent essentiellement sur la forme générale du crâne et du museau et sur le nombre de dents. Par conséquent, l'attribution d'un fragment à l'une de ces espèces est souvent hasardeuse. La liste synonymique proposée fait référence aux spécimens rapportés à *S. heberti* mais cette attribution est impossible à vérifier quand il s'agit de spécimens fragmentaires.

Cette espèce est caractérisée par des proportions intermédiaires entre les formes brévirostrés (*S. edwardsi* et *S. obtusidens*) et les longirostrés (*S. leedsi*). Nous avons montré que de nombreuses variables morphométriques étaient en fait plus proches des brévirostrés que des longirostrés. Ainsi, Brunet (1969) rapporte à *S. cf heberti* un crâne qui est plus proche de *S. edwardsi* en utilisant le nombre de dents et des méthodes morphométriques. De plus, le type dentaire est le même chez ces deux espèces (Vignaud, 1995). Dans ce contexte, les dents isolées, rapportées à l'une de ces espèces peuvent en fait appartenir à l'autre ; c'est le cas par exemple des spécimens MGCL 40484 du Kimméridgien suisse et de NMS 7154 de l'Oxford-Clay anglais. La répartition géographique et stratigraphique s'en trouverait donc modifiée.

Adams-Tresman (1987b) regroupe *S. depressus* avec *S. edwardsi*, *S. durobrivensis*, *S. hulkei* et *S. obtusidens* (cet auteur ne prend pas en compte *S. heberti* et *S. intermedius*). Comme nous l'avons vu, une telle hypothèse n'est basée que sur les résultats d'une ACP et ne tient pas compte de la variation intra-spécifique considérable qu'elle induit (nombre et forme des dents, forme du crâne, du museau, etc.). De plus, elle ne tient pas compte du déroulement de la croissance tel que nous l'avons mis en évidence.

Diagnose : crâne trapu, le rapport "largeur entre les angles externes des carrés / longueur du crâne" est compris entre 0,28 et 0,35 (comme chez les deux espèces brévirostrés suivantes). Le museau est plus gracile, la largeur de sa base représente de 22 à 24% de sa longueur. A longueur totale identique, la longueur pré-orbitaire est intermédiaire entre celle de *S. edwardsi* - *S. obtusidens* et celle de *S. leedsi*. La symphyse représente de 48 à 55% de la longueur de la mandibule. Les dents sont fortes (le rapport "hauteur de la couronne / longueur de sa base" est compris entre 2,0 et 2,3), l'apex est relativement pointu, l'ornementation est composée de côtes régulières sur les deux tiers basaux puis irrégulières mais discrètes sur le tiers apical.

10. *Steneosaurus edwardsi* (Deslongchamps, 1868)

Synonymie :

- * **1868a** *Teleosaurus edwardsi* nov.sp. ; J.A. Deslongchamps, p.112-118, pl.5, fig.5
- 1867-69** *Steneosaurus edwardsi* (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.239, pl.17, fig.1-3
- 1874 *Steneosaurus edwardsi* (Deslongchamps) ; Sauvage, p.20-21
- 1888 *Steneosaurus edwardsi* (Deslongchamps) ; Lydekker, p.117
- V 1888 *Steneosaurus* ; Hulke, p.433, text-fig.3-6, pl.18, fig.6, pl.19, fig.3-6
- V* **1909** *Steneosaurus durobrivensis* nov.sp. ; Andrews, p.304, pl.8, fig.2
- (?) **1909** *Steneosaurus Larteti* var. *Kokeni* nov.var. ; Auer, p.224
- V **1913** *Steneosaurus durobrivensis* Andrews ; Andrews, p.124, pl.6, fig.1-3, text-fig.31-33
- V **1913** *Steneosaurus hulkei* nov.sp. ; Andrews, p.122-124
- V. **1969** *Steneosaurus* cf. *heberti* Morel ; Brunet, p.2669, pl.1, fig.b-b'
- 1973 *Steneosaurus edwardsi* (Deslongchamps) ; Kuhn, p.31, fig.13-4
- V 1973 *Steneosaurus durobrivensis* Andrews ; Steel, p.33, fig.13.8
- V 1973 *Steneosaurus hulkei* Andrews ; Steel, p.34
- (?) 1973 *Steneosaurus larteti* var. *kokeni* Auer ; Steel, p.32, fig.13.12
- (?) **1977** *Steneosaurus* sp. ; Buffetaut & Thierry, p.163-164, pl.1 fig.2 et pl.4 fig.2
- 1987b** *Steneosaurus edwardsi* (Deslongchamps) ; Adams-Tresman, p.205-206
- 1987b** *Steneosaurus durobrivensis* Andrews ; Adams-Tresman, p.195-206
- 1987b** *Steneosaurus hulkei* Andrews ; Adams-Tresman, p.195-206
- 1995 *Steneosaurus durobrivensis* Andrews ; Mazin *et al.* (sous presse)

Type : Le museau du crâne décrit par Cuvier (1824, pl.10 fig.1-3, MNHN 8900) a été rapporté à *S. edwardsi* par J.A. (1868a) et E. Eudes-Deslongchamps (1867-69) et devrait donc constituer le lectotype de cette espèce. En fait, ce museau est vraisemblablement trop gracile pour appartenir à cette espèce (selon la définition de Eudes-Deslongchamps). Dans ce cas, l'holotype de cette espèce est le fragment de crâne figuré pl.17 fig.1-3 et décrit par E.Eudes-Deslongchamps (1867-69, p.239, MNHN 8909).

Localité type : inconnue précisément mais probablement Falaise des Vaches Noires, Calvados

Stratigraphie type : incertaine mais Callovien supérieur, Zone à Lamberti dans le cas où la localité type est la Falaise des Vaches Noires.

Spécimens étudiés, rapportés à cette espèce : crâne et mandibule (holotype de *S. hulkei*, BMNH R 2074, forme juvénile), crâne (holotype de *S. durobrivensis*, BMNH R 3701), crâne (BMNH R 2865, figuré *in* : Andrews, 1913 pl. 13), squelettes incomplets (BMNH R 2075, BMNH R 2076 et BMNH R 2077), crâne et mandibule (LPP.M.21)

Spécimens rapportés avec doute à cette espèce : crâne et mandibule (CMP R 178), mandibule (CMP R 1), crâne (CMP R 175), fragment de mandibule (*in* : Buffetaut & Thierry, 1977,

pl.1 fig.2 et pl.4 fig.2), squelette incomplet (~~in~~ Michelin *et al.*, 1985), dents isolées (NMS 7154, *pars.*), dents isolées (LPP.M. 41).

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien moyen à supérieur d'Angleterre et de Normandie, Callovien moyen du Poitou et ? de Bourgogne, et peut-être Oxfordien supérieur du Jura.

Discussion : Les caractères avancés par Andrews (1909 et 1913) pour séparer *S. durobrivensis* et *S. edwardsi* ne sont pas valables. Ils portent sur l'extension antérieure du frontal, l'extension postérieure du prémaxillaire et la forme de la suture ventrale prémaxillaire - maxillaire. L'expression de ces différences est trop minime pour être considérée comme valable taxonomiquement. *S. hulkei* est un individu juvénile dont la forme du crâne entre parfaitement dans le cadre du schéma de croissance que nous avons mis en évidence. Les fragments décrits et figurés par Buffetaut & Thierry (1977) dans le Callovien bourguignon sont peu significatifs et sont donc rapportés avec doute à *S. edwardsi*. De même, le crâne de l'Oxfordien supérieur du Jura (Michelin *et al.*, 1985) pourrait être rapporté à cette espèce.

Il est en fait extrêmement difficile de distinguer cette espèce de l'espèce contemporaine *S. obtusidens*. Les analyses bivariées, multivariées et l'étude de la croissance tendraient à montrer qu'il s'agit d'une seule et même espèce (comme le propose Adams-Tresman, 1980 et 1987b). Sur le crâne, la forme des dents est le seul caractère distinctif entre ces espèces. La validité d'un tel caractère peut paraître hasardeuse dans un groupe où la variation individuelle est importante. Cependant, comme nous l'avons montré, le type de dents de *S. obtusidens* ne se retrouve pas chez les autres formes calloviennes, contrairement à ce que prétend Adams-Tresman (1987b). Sur les dents de tous les spécimens (juvéniles ou adultes) de *S. edwardsi*, l'apex est toujours plus pointu et le rapport "hauteur de la couronne / longueur basale" est nettement supérieur à celui de *S. obtusidens*. D'autres différences entre ces deux espèces portent sur le squelette post-crânien, en particulier sur les ceintures et les ostéodermes (Andrews, 1913 et Hua *et al.*, 1994).

Les spécimens MGCL 40484 (fragment de museau) et *S. rudis* (AN 456, MNHB 55) pourraient être rapportés à cette espèce mais leur état fragmentaire ne permet pas de conclure.

Diagnose : le crâne est trapu, la largeur entre les angles externes descarrés représente plus de 29% de la longueur totale du crâne. Le museau est fort, le rapport "largeur basale / longueur" est supérieur à 0,25. Le nombre de dents est de 28 à 34 en haut et de 26 à 32 en bas. Les dents sont robustes (la valeur "hauteur de la couronne / longueur basale" est comprise entre 2,0 et 2,3), l'ornementation est composée de côtes régulières sur la couronne mais anatomosées vers l'apex. L'apex des dents de fonction comme des dents de remplacement est constamment plus pointu que chez *S. obtusidens*.

11. *Steneosaurus obtusidens* Andrews, 1909

Synonymie :

V*	1909	<i>Steneosaurus obtusidens</i> nov.sp. ; Andrews, p.306, pl.9, fig.2
V	1913	<i>Steneosaurus obtusidens</i> Andrews; Andrews, p.130, text-fig.50, pl.7, fig.1-8
(?)	1963	<i>Steneosaurus</i> cf <i>obtusidens</i> Andrews ; Basse de Ménorval, p.86-87
(?)	1963	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Maubeuge, p.104-105
V	1973	<i>Steneosaurus obtusidens</i> Andrews ; Steel, p.33, fig.13.13
V	1987b	<i>Steneosaurus obtusidens</i> Andrews ; Adams-Tresman, p.195-206
V.	1994	<i>Steneosaurus obtusidens</i> Andrews ; Hua <i>et al.</i> , p.1557-1562, pl.1
	1995	<i>Steneosaurus obtusidens</i> Andrews ; Mazin <i>et al.</i> (sous presse)

Holotype : squelette sub-complet, BMNH R 3168

Localité type : région de Peterborough, Cambridgeshire (Angleterre)

Stratigraphie type : Lower Oxford-Clay (Callovien moyen et supérieur, de la Zone à Jason à la Zone à Lamberti, *in* : Martill, 1985 et 1986a et Mazin *et al.*, 1995)

Spécimens étudiés : holotype (BMNH R 3168), crâne (CMP R 39), squelette incomplet (*in* : Hua *et al.*, 1994)

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien moyen et supérieur (Zones de Jason à Lamberti) d'Angleterre et Zone à Lamberti de Normandie, cette espèce est peut-être représentée jusqu'à l'Oxfordien supérieur de la Meuse.

Discussion : Nous ne reviendrons pas sur les différences anatomiques avec l'espèce précédente. Par contre, de nombreux auteurs (Krebs, 1967 et 1968, Buffetaut, 1982b et Hua *et al.*, 1994 notamment) ont mentionné les similitudes importantes avec *Machimosaurus hugii*. Basse de Ménorval (1963) et Maubeuge (1963) ont même rapporté le même spécimen de l'Oxfordien supérieur de la Meuse, l'un à *S. cf obtusidens* et l'autre à *M. hugii*.

~ La forme des dents de ces espèces et l'anatomie du squelette crânien et post-crânien sont très semblables. Du Callovien moyen (*S. obtusidens*) au Valanginien (*S. sp.*, *in* : Cornée & Buffetaut, 1979) aucune différence importante n'a pu être mise en évidence entre les spécimens fragmentaires rapportés à ces espèces. La distinction entre ces formes est basée sur la présence de trois dents seulement sur le prémaxillaire de *Machimosaurus* et sur quelques variations minimales : légère augmentation relative de la largeur du crâne, diminution du nombre de dents et baisse de la valeur du rapport "hauteur de la couronne / longueur de la base".

Diagnose : le crâne est trapu, le rapport "largeur entre les angles externes des carrés / longueur totale du crâne" est identique à celui de *S. edwardsi*. Le nombre de dents est de 29-32 / 28. Les dents sont robustes, le rapport "hauteur de la couronne / longueur de la base" est inférieur à 1,8. La couronne est ornée de côtes saillantes en nombre variable sur les deux tiers inférieurs qui s'anastomosent fortement sur le tiers apical. L'apex est mousse sur toutes les dents.

12 . *Steneosaurus jugleri* (Meyer, 1845)

Synonymie :

*	1845	<i>Sericodon jugleri</i> nov.gen., nov.sp. ; Meyer, p.689-691
	1860	<i>Teleosaurus</i> ; Pictet & Jaccard, p.23-25, pl.5 fig.2
	1867	<i>Sericodon jugleri</i> Meyer ; Selenka, p.137-141, pl.9-10
(?)	1874	<i>Coricodon (Sericodon) jugleri</i> Meyer ; Sauvage, p.53-54, pl.3, fig.11
(?)	1896	<i>Steneosaurus (Sericodon) jugleri</i> (Meyer) ; Sauvage, p.47
(?)	1897-98	<i>Steneosaurus (Sericodon) jugleri</i> (Meyer).; Sauvage, p.27-28, ? pl.3 fig.7-8
V	1926	<i>Steneosaurus Jugleri</i> (Meyer) ; Huene, p.591, pl.26, fig.25
V(?)	1926	<i>Steneosaurus Bouchardi</i> Sauvage ; Huene, pl.26, fig.1-2
V(?)	1926	<i>Steneosaurus Picteti</i> (Tribollet) ; Huene, pl.26 fig.3-19
	1936	<i>Steneosaurus jugleri</i> (Meyer) ; Kuhn, p.39
	1973	<i>Steneosaurus jugleri</i> (Meyer) ; Steel, p.29
	1985	<i>Steneosaurus jugleri</i> (Meyer) ; Buffetaut <i>et al.</i> , p.931

Type : dents isolées (sans désignation d'holotype) de Lindener Berg (région de Hanovre, Allemagne) et de Solothurn (Suisse).

Stratigraphie type : inconnue, Kimméridgien supérieur à Tithonien inférieur

Discussion : Cette espèce fut créée sur la forme de dents trouvées isolées dans le Jura suisse et le Hanovre allemand. Les dents sont très fines, la couronne est ornée de fines côtes et présente une double courbure. Ce caractère diagnostique de l'espèce semble valable mais les dents trouvées en connexion sur un crâne sont rares et toute conclusion reste hasardeuse.

Selenka (1867) rapporte à cette espèce un crâne dont les caractéristiques anatomiques et morphométriques le rapprochent de *S. deslongchampsianus* : valeur du rapport "largeur entre les angles externes des carrés / longueur totale du crâne", longueur pré-orbitaire par rapport à la longueur totale, nombre de dents, etc. Il semble cependant que les dents figurées sur ce crâne ne présentent pas toutes la double courbure...

La mandibule complète décrite et figurée par Huene (1926, pl.26 fig.2, NMS 8252) et attribuée à tort à *S. bouchardi* (le spécimen étant trop gracile pour appartenir à cette espèce) pourrait être rapportée à *S. jugleri*. La conservation sur la face ventrale ne permet cependant pas de préciser le nombre et la forme des dents. Les autres fragments de mandibules figurés pl.26 (fig.3, NMS 7023, fig.4, NMS 7022 et fig.25, NMS 7013) ne montrent pas de différence avec cette espèce. L'attribution originale de NMS 7022 et NMS 7023 à *S. picteti* n'est pas valable puisque, comme le signale Buffetaut (1982d, p.20), les dents de cette espèce sont identiques à celles de *Machimosaurus hugii* donc beaucoup plus massives que celles de ces spécimens.

Les caractères natomiques et morphométriques des différentes espèces longirostres du Kimméridgien et Tithonien d'Europe (*S. jugleri*, *S. megarhinus*, *S. priscus* et peut-être *S. deslongchampsianus*) sont très proches. Seuls quelques caractéristiques observables sur des crânes complets permettent de les reconnaître (nombre et forme des dents et relations morphométriques).

Répartition géographique et stratigraphique : Compte tenu d'une part des imprécisions portant sur la définition et d'autre part de la rareté des spécimens rapportés à cette espèce et encore disponibles en collection, il n'est pas possible de préciser sa répartition géographique et stratigraphique. Cependant, le type de dents à double courbure se rencontre notamment dans l'Oxfordien supérieur de Normandie (Buffetaut *et al.*, 1985), le Kimméridgien du Jura suisse (Huene, 1926) et le Tithonien du Hanovre (Selenka, 1867).

Diagnose (d'après Meyer, 1845 et Selenka, 1867) : Le crâne est très longirostre, la largeur entre les angles externes des carrés représente environ 24% de la longueur totale du crâne. Le museau est très grêle (la valeur du rapport "largeur basale / longueur" est voisin de 0,18 à 0,20). La région pré-orbitaire représente environ 70% de la longueur totale du crâne, le prémaxillaire semble fortement élargi en arrière des narines externes. Les dents sont nombreuses (plus de 40 en haut et une trentaine de symphysées) et grêles (le rapport "hauteur de la couronne / longueur de la base de la couronne" est supérieur à 3,5). La couronne présente une double courbure, l'ornementation est régulière et se compose de fines côtes longitudinales, l'apex est pointu.

13 . *Steneosaurus priscus* (Soemmering, 1814)

Synonymie :

V*	1814	<i>Crocodilus priscus</i> nov.sp. ; Soemmering, p.9, pl.1
V	1824	"Gavial des schistes calcaires".; Cuvier, p.239, pl.6 fig.1
V	1829	<i>Teleosaurus soemmeringi</i> nov.sp. ; Höll, p.87
V	1830	<i>Aelodon</i> nov.sp. ; Meyer, p.518
V	1831	<i>Gavialis priscus</i> (Soemmering) ; Gray, p.56
V	1833	<i>Palaeosaurus</i> nonem nudum ; Geoffroy, p.48
V	1833	<i>Palaeosaurus</i> nov.gen. ; Geoffroy, p.61
V	1836	<i>Crocodilus priscus</i> Soemmering ; Cuvier, p.239-250, pl.234, fig.1
V	1842	<i>Teleosaurus priscus</i> (Soemmering).; Owen, p.76
Vp	1854	<i>Teleosaurus gracilis</i> nov.sp. ; Alton & Burmeister, p.77
V	1854	<i>Aelodon priscus</i> (Soemmering) ; Alton & Burmeister, p.69, 77
V	1888	<i>Aelodon priscus</i> (Soemmering) ; Lydekker, p.101
V	1936	<i>Aelodon priscus</i> (Soemmering) ; Kuhn, p.53-54
?	1965	<i>Steneosaurus priscus</i> (Soemmering) ; Westphal, p.105-114, pl.7, fig.1 (? 2)
Vp	1973	<i>Aelodon priscus</i> (Soemmering) ; Steel, p.23
V	1980	<i>Steneosaurus priscus</i> (Soemmering) ; Buffetaut, p.74
V	1993b	<i>Steneosaurus priscus</i> (Soemmering) ; Vignaud <i>et al.</i> , p.1511-1513

Holotype : squelette sub-complet, BMNH R 1086

Localité type : Daiting (Bavière, Allemagne)

Stratigraphie type : Tithonien inférieur, Zone à Hybonotum (Zeiss, 1968 et Barthel *et al.*, 1990)

Spécimens étudiés : squelette sub-complet d'un individu juvénile (holotype, BMNH R 1086), squelette sub-complet (MNHN sans numéro).

Discussion : Comme le mentionne Buffetaut (1980c), le spécimen type est un jeune individu. Il est donc difficile d'en préciser les caractères diagnostiques. Le squelette du Tithonien inférieur (Zone à mucronatum, *in* : Atrops, 1994) de Canjuers provient vraisemblablement d'un individu plus âgé mais a subi de fortes déformations. L'étude des deux crânes montre que les différences avec l'espèce précédente (*S. jugleri*) portent essentiellement sur la forme et probablement sur le nombre de dents. Sur l'holotype, le nombre de dents que nous avons indiqué (*in* : Vignaud *et al.*, 1993b) a été sous-estimé en raison de l'état fragmentaire du maxillaire.

La comparaison des caractères morphométriques montre que les différences crâniennes avec *S. megarhinus* sont très ténues et portent essentiellement sur la forme du prémaxillaire. La synonymie de ces espèces sera donc à envisager quand du matériel plus abondant permettra des comparaisons précises. Provisoirement, nous proposons de maintenir les deux espèces.

Répartition géographique et stratigraphique : Dans l'état actuel des connaissances, cette espèce n'est connue que dans le Tithonien inférieur, de la Zone à Hybonotum de Daiting (et probablement de Eischtätt si on lui rapporte le squelette post-crânien décrit par Westphal, 1965) et de la Zone à Mucronatum de Canjuers. Néanmoins, en raison de la proximité de ces espèces, et comme nous l'avons déjà mentionné (*S. jugleri*, discussion), certaines dents isolées du Kimméridgien et Tithonien suisse et allemand pourraient être rapportées à cette espèce.

Diagnose : Le crâne est gracile et peu orné. La largeur estimée entre les angles externes des carrés représente environ 20 à 21% et la partie pré-orbitaire plus de 73% de la longueur totale du crâne. Le prémaxillaire est peu élargi, les narines externes sont étroites. Le rostre est gracile, les nasaux allongés et peu développés latéralement. Le frontal est massif et peu découpé. Les fenêtres supra-temporales sont sub-rectangulaires. Sur l'holotype (spécimen juvénile), la longueur de la symphyse représente plus de 55% de la longueur totale de la mandibule. Les dents sont élancées (le rapport "hauteur / longueur de la couronne" est supérieur à 3,5), peu comprimées, finement ornées et l'apex est pointu. Le nombre de dents estimé est d'environ 35 sur la mâchoire supérieure et de 32 à 34 sur la mandibule.

14. *Steneosaurus megarhinus* (Hulke, 1871)

Synonymie :

V*	1871	<i>Teleosaurus megarhinus</i> nov.sp. ; Hulke, p.442-443, pl.18, fig.1-3
V	1872	<i>Steoneosaurus morinicus</i> (sic) nov.sp. ; Sauvage, p.180
V	1874	<i>Steneosaurus morinicus</i> Sauvage ; Sauvage p.38-40
V	1888	<i>Steneosaurus megarhinus</i> (Hulke) ; Lydekker, p.117
V	1936	<i>Steneosaurus megarhinus</i> (Hulke) ; Kuhn, p.39

V	1936	<i>Steneosaurus morinicus</i> Sauvage ; Kuhn, p.33
V	1973	<i>Steneosaurus megarhinus</i> (Hulke) ; Steel, p.33
V	1973	<i>Steneosaurus morinicus</i> Sauvage ; Steel, p.32
V	1986	<i>Steneosaurus morinicus</i> Sauvage ; Buffetaut et al., p.80-81
V.	1993	<i>Steneosaurus</i> cf. <i>megarhinus</i> (Hulke) ; Vignaud <i>et al.</i> , p.1509-1514, fig.2

Holotype : fragment antérieur de museau, BMNH 43086

Localité type : Kimeridge Bay (Dorset, Angleterre)

Stratigraphie type : Kimméridgien supérieur, Zone à Autissiodorensis (*in* : Cox & Gallois, 1981)

Spécimens étudiés : holotype (BMNH 43086), crâne sub-complet, symphyse mandibulaire et processus rétro-articulaire (*in* : Vignaud *et al.*, 1993b), fragment antérieur de museau du Kimméridgien supérieur du Quercy (inédit), symphyse mandibulaire (holotype de *S. morinicus*, *in* : Sauvage, 1872, BHN2 R 95))

Répartition géographique et stratigraphique : Les quatre spécimens rapportés à cette espèce proviennent du Kimméridgien supérieur du Dorset, du Boulonnais et du Quercy. Cependant, de nombreuses dents isolées et fragments de crâne provenant du Kimméridgien inférieur du Jura suisse (Huene, 1926) et attribués à *S. bouchardi*, *S. jugleri* ou *S. picteti* pourraient être rapportés à cette espèce (voir *S. jugleri* et *S. priscus*, discussions).

Discussion : Selon Buffetaut (1982b), le spécimen type de *S. megarhinus* décrit par Hulke (1871) pourrait appartenir en fait à la famille des Pholidosauridae (p.36). Les caractères anatomiques invoqués par Buffetaut se retrouvent sur le crâne que nous avons décrit (Vignaud *et al.*, 1993b) et sur le spécimen inédit du Kimméridgien du Quercy: le prémaxillaire est très étendu latéralement et courbé ventralement, il porte 5 alvéoles dentaires dont le 5ème est en position plus dorsale que les quatre premiers. Cinq arguments principaux nous permettent de rapporter ces spécimens aux Teleosauridae :

- la projection estimée de la suture maxillaire / nasal vers l'avant (cette région manquant sur le spécimen) montre que les maxillaires sont en contact sur la face dorsale sur au moins une trentaine de centimètres (chez les Pholidosauridae, les nasaux sont en contact avec les prémaxillaires).

- les fenêtres supratemporales sont grandes et de forme rectangulaire (140 / 80 mm) alors qu'elles sont de taille plus réduite et sub-carrées chez les Pholidosauridae.

- si l'extension latérale et la courbure du prémaxillaire sont importantes chez *S. megarhinus* (comme chez les Pholidosauridae), on retrouve ces caractéristiques chez d'autres sténo-saures longirostres comme *S. megistorhynchus* (*in* : Godefroit *et al.*, 1995), *S. leedsi* ou encore *S. jugleri* (*in* : Selenka, 1867).

- chez les Pholidosauridae, le bord antérieur des prémaxillaires est perpendiculaire à l'allongement du crâne, les quatre premiers alvéoles sont donc alignés. Chez *Steneosaurus*, le bord

des prémaxillaires est courbe et seuls les deux premiers alvéoles sont alignés perpendiculairement à l'allongement du crâne.

- la courbure ventrale du prémaxillaire de *S. megarhinus* est essentiellement due à une augmentation de la hauteur du prémaxillaire alors que chez les Pholidosauridae, la courbure débute dès la partie antérieure du maxillaire. Pour toutes ces raisons, il nous paraît plus justifié de rapporter l'espèce *megarhinus* au genre *Steneosaurus*.

Le fragment antérieur de mandibule, holotype de *S. morinicus* (BHN2 R 95) est en tous points semblable à celle de *S. cf megarhinus* du Kimméridgien du Quercy. Nous proposons donc de mettre en synonymie *S. morinicus* avec *S. megarhinus*. Cependant, compte tenu des fortes similitudes entre cette dernière espèce et *S. priscus*, la synonymie de ces trois espèces devra être envisagée quand du matériel supplémentaire permettra de préciser ces similitudes, notamment au niveau de la mandibule.

Diagnose : Le crâne est gracile, le museau est très allongé (valeurs numériques estimées : "largeur entre les angles externes des carrés / longueur totale" voisin de 0,23, "largeur basale du museau / longueur du museau" inférieur à 0,20). Les prémaxillaires sont larges, courbés vers le bas et portent 5 alvéoles dentaires non alignés, les narines externes sont très développées mésio-latéralement. La section du museau est de forme ovale. Les unités de la face dorsale du crâne sont sans relief et sans ornementation. Les fenêtres supra-temporales sont allongées et rectangulaires. Les dents sont très grêles ("hauteur de la couronne / longueur basale" supérieur à 3,5). La couronne est ornée de fines côtes régulières, elles sont peu comprimées et sans carènes. Le nombre de dents est estimé à 33 - 35 sur la mâchoire supérieure.

15. *Steneosaurus bouchardi* Sauvage, 1872

Synonymie :

(?)p.	1860	<i>Steneosaurus</i> sp. ; Pictet & Jaccard, p.23-26, pl.5
Vp*	1872	<i>Steneosaurus Bouchardi</i> nov.sp. ; Sauvage, p.178-179
Vp	1874	<i>Steneosaurus bouchardi</i> Sauvage ; Sauvage, p.24-34, pl.6, fig.1-4, (? pl.8, fig.2), pl.9, fig.2-3, (? pl.10, fig.2-3)
Vnon	1926	<i>Steneosaurus Bouchardi</i> Sauvage ; Huene, p.589, pl.26, fig.1-2
Vp	1936	<i>Steneosaurus bouchardi</i> Sauvage ; Kuhn, p.33
V	1973	<i>Steneosaurus bouchardi</i> Sauvage ; Steel, p.32
V	1984	<i>Steneosaurus cf. bouchardi</i> Sauvage ; Buffetaut & Makinsky, p.19-23, pl.1 fig.A-D
	1986	<i>Steneosaurus bouchardi</i> Sauvage ; Buffetaut <i>et al.</i> , p.73-75

Type : La série type était originellement composée d'un crâne, d'une mandibule et de vertèbres. La mandibule ayant disparu, les fragments de crâne restant (BHN2 R 59) sont considérés comme lectotype par Buffetaut *et al.* (1986). Les vertèbres encore disponibles sont les paralectotypes. Le lectotype se compose d'une partie de la face occipitale et du rostre.

Localité type : Falaise de Chatillon (Boulonnais, France)

Stratigraphie type : Kimméridgien supérieur, Zone à Autissiodorensis (*in* : Mazin *et al.*, 1995).

Spécimens étudiés : lectotype (BHN2 R 59), crâne incomplet (Coll. Makinsky).

Répartition géographique et stratigraphique : Les spécimens rapportés à cette espèce proviennent du Kimméridgien inférieur du Calvados et supérieur du Boulonnais. Cependant, comme nous l'avons déjà indiqué, de nombreux fragments de crâne et de dents isolées du Jura suisse pourraient être rapportés à cette espèce.

Discussion : Le crâne lectotype est probablement une forme juvénile (sutures très larges, orbites de grande taille, etc.). Le spécimen du Kimméridgien inférieur normand montre que cette espèce est plus robuste que les trois espèces longirostres précédentes (largeur de la face occipitale, du crâne au niveau des orbites, de la base du museau, hauteur du museau, le crâne ne s'élargit pas brusquement au niveau des orbites, etc.). Nous avons montré que les deux crânes rapportés à cette espèce appartiennent à la même "série de croissance" qui est très différente de celle de *S. priscus* - *S. megarhinus*.

Malgré le manque de précision au sujet du nombre de dents et des proportions exactes du crâne, cette espèce paraît valide. La connaissance de cette espèce est trop imprécise pour conclure mais comme le signalent Buffetaut & Makinsky (1984), il est probable que la plupart des spécimens qui lui sont rapportés par Huene (1926) appartiennent en fait à l'une des espèces longirostres étudiées précédemment. De même, certaines dents décrites et figurées par Pictet & Jaccard (1860) dans le Jura neuchâtelois pourraient lui être rapportées.

Diagnose : Le crâne est trapu, la valeur (estimée) du rapport "largeur entre les angles externes des carrés / longueur totale du crâne" est compris entre 0,25 et 0,30. Le rostre est long mais la base est large en avant des orbites (selon des valeurs estimées, la largeur basale représenterait de 25 à 26% de sa longueur). Le frontal est large et peu découpé entre les orbites. Les apophyses basioccipitales sont très développées ventralement et latéralement. Les dents sont pointues, ornées de côtes très nettes sur les deux tiers inférieurs de la couronne et très discrètes ou absentes sur le tiers apical. Elles ont peu comprimées et les carènes sont discrètes. Le nombre de dents supérieures est estimé à 34 ou 35.

16 . Espèces de validité douteuse

a -. ? *Steneosaurus deslongchampsianus* (Lennier, 1887)

Synonymie :

1875-76 (non nommé) ; Savalle, Bull. Soc. géol. Norm., 3, p.59

* 1887 *Teleosaurus Deslongchampsianus* nov.sp. ; Lennier, p.65-67, pl.13, fig.1-3

- 1973 *Steneosaurus deslongchampsianus* (Lennier) ; Steel, p.35, fig.14-3
 1993b *Steneosaurus deslongchampsianus* (Lennier) ; Vignaud *et al.*, p.1511-1513

Type : Deux crânes complets et une mandibule, détruits au Havre en 1944 (Cousin & Breton, 1994). Le crâne figuré pl.13 fig.1-3 doit être considéré comme le lectotype de l'espèce. Malgré une description sommaire et le manque de matériel disponible, il est souhaitable de maintenir cette espèce, même si de nombreux caractères la rapproche de *S. jugleri*.

Localité type : Bléville, Calvados

Stratigraphie type : Kimméridgien inférieur, Zone à Cymodoce (*in* : Guyader, 1968)

Discussion : Cette forme peut être considérée comme une "hyper-longirostre". Elle est reconnue essentiellement par la forme très allongée de son rostre et par le très grand nombre de dents. La description et la figuration originelles sont peu précises et ne permettent donc pas de proposer des comparaisons détaillées. A défaut de précisions sur la forme des dents, cette espèce se rapproche de *S. jugleri* par la forme générale du crâne, du rostre et par le nombre de dents. Tout le matériel ayant disparu, nous nommons cette espèce ? *Steneosaurus deslongchampsianus* (Richter, 1948, p.39).

Diagnose (d'après Lennier, 1887) : Le crâne est très longirostre, la largeur entre les angles externes des carrés représente 24% de la longueur totale du crâne. Le museau est très allongé et gracile (le rapport "largeur basale / longueur" est voisin de 0,18). L'expansion latérale du prémaxillaire en arrière des narines externes est très modérée. La symphyse représente environ 60% de la longueur totale de la mandibule. La forme des dents est inconnue. Le nombre d'alvéoles est de 47 supérieures et de 43 inférieures.

b - *Steneosaurus rudis* Sauvage, 1872

Synonymie :

- | | | |
|-----|------|---|
| V | 1872 | <i>Steneosaurus robustus</i> nov.sp. ; Sauvage, p.179-180 |
| V* | 1874 | <i>Steneosaurus rudis</i> nomen novum ; Sauvage, p.34-38, pl.3, fig.1-2, (? pl.4, 22) |
| (?) | 1926 | "Crocodile indéterminé" ; Huene, p.597, pl.26 fig.22-24 |
| V | 1936 | <i>Steneosaurus rudis</i> Sauvage ; Kuhn, p.33 |
| V | 1973 | <i>Steneosaurus rudis</i> Sauvage ; Steel, p.32 |
| (?) | 1977 | <i>Steneosaurus</i> sp. ; Guignard & Weidman, p.302, pl.1 fig.4 |
| | 1986 | <i>Steneosaurus rudis</i> Sauvage ; Buffetaut <i>et al.</i> , p.82-84 |

Série type : Fragments de museau (BHN2 R 55 et BHN2 R 80) et fragment antérieur de mandibule (BHN2 R 56). Le fragment de mandibule, plus caractéristique est choisi comme lectotype.

Localité type : Mont-Lambert, Boulonnais

Stratigraphie type : Tithonien inférieur (*in* : Buffetaut *et al.*, 1986, p.23)

Discussion : Cette espèce n'est connue que par les fragments crâniens composant la série type. Bien que très partiels, ces fragments montrent des caractéristiques intéressantes puisque cette espèce correspond à une forme robuste mais dont les dents sont trapues mais différentes de celles de *Machimosaurus* et se rapprochent plus de celles de *S. edwardsi*.

La présence, dans le Kimméridgien et Tithonien, de sténéosaures robustes différents de *Machimosaurus* n'est attestée par aucun autre matériel bien conservé. Cependant, certaines dents classiquement rapportées à *Machimosaurus* sont trop grêles pour appartenir à ce genre. C'est le cas notamment de la dent isolée décrite par Guignard & Weidman (1977) dans le Kimméridgien inférieur du Canton de Vaud, Suisse (MGCL 40484) ou de celle (non nommée) figurée par Huene (1926, pl.26 fig.22 à 24). En l'absence de matériel suffisamment complet, il est bien évidemment impossible de se prononcer quant à la réelle validité de ces rapprochements. C'est la raison pour laquelle il nous paraît souhaitable de maintenir *S. rudis*.

Diagnose : La forme du crâne est inconnue. La partie antérieure de la symphyse mandibulaire est robuste. Le plateau antérieur est court et large, il porte 4 dents dont les 3ème et 4ème sont les plus fortes. Les alvéoles sont de forte taille, les dents sont robustes, peu comprimées, la totalité de la couronne est ornée de fines côtes nombreuses et régulières, deux d'entre elles, mieux exprimées forment une carène. L'apex est plus pointu que chez *Machimosaurus*.

c. ? *Steneosaurus* ? *nowackianus* (Huene, 1938)

Cette espèce a été créée par Huene (1938) et rapportée à cf. *Simolestes*. Le type est un fragment antérieur de mandibule provenant du "Corallien" (Oxfordien *s.l.*) du Harrar en Ethiopie. La forme des dents permet de le rapporter à la famille des Teleosauridae. La forme de l'ornementation de la couronne dentaire permet de rapporter ce spécimen à *Steneosaurus obtusidens* ou *Machimosaurus* sp.

A2.2 - 2 . Genre *Machimosaurus* Meyer, 1837 émend. 1838

Le genre a été créé dans un manuscrit datant de 1837 (et orthographié "*Madrimosaurus*") puis fut amendé en 1838.

Diagnose : Formes au crâne très trapu, élargi dans sa partie occipitale. Le museau est massif, les nasaux étroits, le prémaxillaire est élargi au niveau des narines externes et porte 3 dents (contre 4 à 5 chez *Steneosaurus*). Les orbites sont proportionnellement petites (mais ce genre n'est connu que par des spécimens adultes...). Les fenêtres supratemporales sont très développées mésio-

latéralement et antéro-postérieurement. Les unités mésiales de la face palatine (palatins, ptérygoïdes et basisphénoïde) sont très développées mésio-latéralement.

Les dents sont au nombre de 19 à 25 supérieures et de 18 à 25 sur la mandibule. Leur couronne est très massive, le rapport "hauteur / longueur de la base" est inférieur à 1,8. L'ornementation est bien exprimée et se compose de côtes régulières sur les 2/3 inférieurs de la couronne et très verniculée sur le tiers apical. L'apex est toujours optu.

Discussion : Ce genre, longtemps connu que par des dents, fut décrit en détail par Krebs (1967 et 1968) puis Buffetaut (1982d). Des nombreuses espèces créées au siècle dernier, Krebs ne retient que *M. hugii*. Les dents de *M. bathonicus* et *M. rigauxi*, créées par Sauvage dans le Bathonien du Boulonnais sont trop graciles et l'apex trop pointu pour appartenir à ce genre. Les différences entre le dessin de l'ornementation des dents de *M. ferox* et *M. interruptus* (Sauvage, 1874) et celui de *M. hugii* sont extrêmement ténues et entrent parfaitement dans le cadre des variations intra-spécifiques.

Selon Krebs, l'espèce *Machimosaurus mosae* fut créée sur un ensemble d'ossements hétéroclite dont la figuration ne correspond pas à la description originales. Hua *et al.* (1993) ont montré la validité de cette espèce et lui ont rapporté un superbe squelette du Kimméridgien boulonnais.

Espèce type : *M. hugii* Meyer, 1837 émend; 1838

Espèces retenues : *M. hugii* et *M. mosae* Sauvage & Liénard, 1879

Espèces non retenues : *M. bathonicus* Sauvage, 1874 ; *M. rigauxi* Sauvage, 1874 ; *M. ferox* Sauvage, 1874 et *M. interruptus* Sauvage, 1874.

1. *Machimosaurus hugii* Meyer, 1837 émend. 1838

Synonymie : La plupart des références bibliographiques portent sur des restes dentaires. Compte tenu de la grande similitude des dents de *S. obtusidens*, *Machimosaurus hugii* et *M. mosae*, il est souvent impossible de savoir avec précision à quelle espèce doivent être rapportées les dents référencées. Dans la liste synonymique de *M. hugii*, nous avons fait précédé le millésime par (?) quand la description et la figuration ne permettent pas de préciser l'espèce.

(?)	1824	"Crocodile fossile" ; Cuvier, p.147, pl.10, fig.8-10
(?)	1836	"Dent obtuse d'un crocodile du Jura" ; Cuvier, pl.234, fig.7
(?)p	1836	<i>Ichtyosaurus</i> ; Roemer, p.12, pl.12, fig.19
*	1837	<i>Madrimosaurus hugii</i> nov.sp. ; Meyer, p.560
	1838	<i>Machimosaurus hugii</i> ; Meyer (émendation)
(?)	1867	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Selenka, p.141-142, pl.II, fig.17-19
V	1867-69	"Sténéosaure qui paraît se rapprocher beaucoup du Steneosaure Edwardsi" ; Eudes-Deslongchamps, p.251
(?)	1873	<i>Teleosaurus picteti</i> nov.sp. ; Tribollet, p.45, pl.1, fig.1-7, pl.3, fig.15
V	1873	<i>Steneosaurus burgensis</i> nov.sp. ; Jarrin, p.103-104
(?)	1874	<i>Machimosaurus ferox</i> nov.sp. ; Sauvage, p.52, pl.7, fig.6-6a

(?)	1874	<i>Machimosaurus interruptus</i> nov.sp. ; Sauvage, p.50, pl.3, fig.7-9, pl.4, fig.10-14
(?)	1874	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.49-50, pl.8, fig.5-9
(?)	1876	<i>Steneosaurus burgensis</i> Jarrin ; Jarrin, p.94-96
(?)	1878	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Struckmann, p.62, 120
(?)	1878	<i>Machimosaurus interruptus</i> Sauvage ; Struckmann, p.62, 120
(?)	1879	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.78-81, pl.8
(?)	1879	<i>Machimosaurus interruptus</i> Sauvage ; Sauvage, p.81
(?)	1888	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.628
(?)	1888	<i>Steneosaurus recurvirostris</i> nov.sp. ; Lennier, p.86, pl.21
(?)	1888	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Lydekker, p.103
(?)	1888	<i>Machimosaurus</i> ; Dames, p.778
(?)	1896	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.47
(?)	1897-98	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.27, pl.3 fig.9-10, pl.5 fig.6-7
non	1900b	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.502
(?)	1900b	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.498-499
(?)	1902	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Sauvage, p.27-28, pl.5, fig.4-5 (?)
(?)	1905	<i>Machimosaurus</i> nov.sp. ; Schmidt, p.126
V	1905	<i>Steneosaurus Burgensis chanuti</i> nov.sp. ; Chanel, p.17, fig.1-3
V	1926	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Huene, p.585, pl.25, fig.1-11 (?12-26)
(?)	1943	<i>Machimosaurus</i> ; Teixeira, p.109, fig.1
(?)	1963	<i>Steneosaurus</i> cf. <i>obtusidens</i> Andrews ; Basse de Ménorval, p.86-87
(?)	1963	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Maubeuge, p.104-105
(?)	1967	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Krebs, p.56, fig.1-4
	1968	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Krebs, p.21, fig.1-18
(?)	1973	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Steel, p.25, fig.14.8
(?)	1973	<i>Machimosaurus interruptus</i> Sauvage ; Steel, p.25
(?)	1973	<i>Machimosaurus ferox</i> Sauvage ; Steel, p.25
(?)	1973	<i>Steneosaurus recurvirostris</i> Lennier ; Steel, p.32
(?)	1973	<i>Steneosaurus picteti</i> (Tribollet) ; Steel, p.32
V	1977	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Guignard & Weidman, p.299-300, pl.1, fig.3, pl.2 fig.2-3
	1981	<i>Steneosaurus</i> sp. ; Rieppel, p.742-750, fig.3-5 (?6)
	1982c	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Buffetaut, p.19-22, pl.1 fig.A-D
V	1982d	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Buffetaut, p.17-26, pl.1
V	1985	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Buffetaut <i>et al.</i> , p.931
(?)	1994	<i>Machimosaurus</i> ; Werner, p.230, pl.4 fig.1-2
	1995	<i>Machimosaurus hugii</i> Meyer ; Mazin <i>et al.</i> (sous presse)

Syntypes : les deux dents isolées (NMS 8352 et 8353) sont indiquées "lectotypes" dans les collections du NaturMuseum de Solothurn (Suisse). La dent NMS 8352, la plus complète, est considérée comme lectotype, NMS 8353 est le paralectotype.

Localité type : Sainte-Verena, Canton de Solothurn, Suisse

Stratigraphie type : Formation Reuchenette, Kimméridgien inf. et sup. (Zones à Cymodoce et Mutabilis), *in* : Meyer (1994) et Mazin *et al.* (1995).

Spécimens étudiés : lectotype et paralectotype (dents isolées, NMS 8342 et 8243), museau (NMS 7012), museau (NMS 7015), fragment de symphyse (NMS 7021), fragment de l'arcade temporale (NMS 7024), une centaine de dents isolées (NMS 7007, 7018, 7032 à 7035, 7065, 7066, 7068, 7069, 7072, 7075, 7079, 7080, 7085, 7087, 7158, MGCL 8232, 9905, 9906 (pars.), 40483, crâne et mandibule (MMB, sans numéro).

Répartition géographique et stratigraphique : Oxfordien (probablement supérieur) au Tithonien (*s.l.*) d'Europe Occidentale (Angleterre, Jura Souabe, Poméranie ?, France et Portugal).

Discussion : Les restes attribués à cette espèce (essentiellement des dents isolées) sont référencés de l'Oxfordien supérieur (Maubeuge, 1963) au Tithonien (Sauvage, 1874 ; Krebs, 1968, etc.). Les dents du Bathonien de l'Indre, rapportées à cette espèce par Sauvage (1900b) sont trop grêles et appartiennent probablement à *Steneosaurus* (Vignaud *et al.*, 1993a). Le fragment de mandibule du Valanginien du Massif d'Allauch (Cornée & Buffetaut, 1979) peut être rapproché de *M. hugii* en raison des similitudes dentaires. Selon Krebs (comm. pers.) l'attribution à *Machimosaurus* de la dent provenant de la base du Crétacé supérieur du Soudan (Werner, 1994) est douteuse. Elle pourrait en fait appartenir à un Dyrosauridae... Buffetaut (1982) a proposé la synonymie de plusieurs formes ; nous ne reprendrons donc pas les arguments qu'il utilise et renvoyons pour cela à cet article (p.20-21).

Comme nous l'avons indiqué, la création de ce genre n'est basée que sur la présence de trois dents prémaxillaires. La première occurrence de ce caractère générique remonte à l'Oxfordien supérieur du Canton de Vaud, Suisse (Guignard & Weidman, 1977 et Rieppel, 1981).

Diagnose : Crâne trapu, caractérisé par une largeur entre les angles externes des carrés représentant plus de 35% de la longueur totale du crâne. Le museau est modérément allongé. Le nombre de dents est de 24-25 / 24-25. Les dents sont très fortes (la valeur du rapport "hauteur de la couronne / longueur de la base" est inférieure à 1,8), la couronne ornée de côtes saillantes, en nombre variable, qui s'anastomosent sur le tiers apical. L'apex est constamment obtus, sur les dents de fonction comme sur les dents de remplacement.

2. *Machimosaurus mosae* Sauvage & Liénard, 1879

Synonymie : Comme nous le signalions auparavant, les différences dentaires entre *S. obtusidens*, *M. hugii* et cette espèce sont inexistantes. Les références bibliographiques portant sur les dents isolées ont été inventoriées avec *M. hugii*. Ne sont répertoriées ici que les références portant sur *M. mosae*.

V	1867-69	<i>Metriorhynchus</i> ; Eudes-Deslongchamps, p.329
Vp	1868	<i>Pliosaurus trochanterius</i> Owen ; Owen, pl.12, fig.3-5
	1876	<i>Teleosaurus mosae</i> ; Liénard, <i>Vide</i> Sauvage & Liénard, 1879 p.7
*	1879	<i>Machimosaurus mosae</i> nov.sp. ; Sauvage & Liénard, p.1-31, pl.1, fig.1-5, pl.2, fig.1-7, pl.3, fig.8, pl.4, fig.1,3-7
p	1885	<i>Metriorhynchus</i> sp. ; Woodward, p.502

V	1888	<i>Machimosaurus mosae</i> Sauvage & Liénard ; Lydekker, p.104
V	1890	<i>Machimosaurus mosae</i> Sauvage & Liénard ; Lydekker, p.286, pl.3 fig.3-5
	1936	<i>Machimosaurus mosae</i> Sauvage & Liénard ; Kuhn, p.84
	1968	<i>Machimosaurus mosae</i> Sauvage & Liénard ; Krebs, p.21-22
	1973	<i>Machimosaurus mosae</i> Sauvage & Liénard ; Steel, p.25
V	1982	<i>Steneosaurus</i> sp.; Hantzpergue <i>et al.</i> , p.375-385, pl.1, fig.1-3, pl.2, fig.1-3
V	1993	<i>Machimosaurus mosae</i> Sauvage & Liénard ; Hua <i>et al.</i> , p.851-856, fig.a-e

Type : Comme le signalent Krebs (1968) et Hua *et al.* (1993), l'holotype de cette espèce (crâne du Kimméridgien de Verdun, Meuse) a été détruit durant la première Guerre mondiale. De plus, il existe de nombreuses contradictions entre la description et la figuration originales. C'est la raison pour laquelle Hua *et al.* (1993) proposent - à juste titre - de désigner un néotype. Malgré quelques irrégularités par rapport aux recommandations du Code de Nomenclature Zoologique (le néotype provient du Kimméridgien terminal du Boulonnais), cette désignation est indispensable à la bonne connaissance de l'espèce.

Néotype : Squelette sub-complet, MHNH 1100

Localité type : Ambléteuse (Pas de Calais, France)

Stratigraphie type : Kimméridgien terminal, Zone à Autissiodorensis

Spécimens étudiés : néotype (MHNH 1100), mandibule (*in* : Hantzpergue *et al.*, 1982, Coll. G. Lafaurie), région occipitale et fragment de mandibule (*in* : Owen, 1868 et Lydekker, 1888 et 1890, BMNH R 1089).

Répartition géographique et stratigraphique : En tenant compte des précautions mentionnées auparavant concernant les références à des dents isolées, les spécimens suffisamment complets, rapportés à cette espèce ne sont connus que dans la Zone à Autissiodorensis (Kimméridgien supérieur). Les spécimens BMNH R 1089 proviennent de Kimeridge Bay (Dorset) et sont datés d'après Cox & Gallois (1981). Le spécimen original de Verdun provient très vraisemblablement des "Marnes supérieures de la Meuse" (Mazin *et al.*, 1995).

Discussion : Nous ne reviendrons pas en détail sur cette espèce et renvoyons aux travaux de Hua *et al.* (1993). Signalons cependant que cette espèce est caractérisée par une forte tendance "hyper-brévirostre" définie par un crâne et un museau très courts et très larges et par la diminution du nombre de dents. Parmi les caractères diagnostiques cités par Hua *et al.* (1993), certains ont très variables intra-spécifiquement chez les *Steneosaurus* (développement des ecto-ptérygoïdes, concavité de la fenêtre palatine, etc.) et ne peuvent vraisemblablement pas être utilisés à des fins systématiques.

Diagnose (d'après Hua *et al.*, 1993) : Forme au crâne très trapu (la largeur entre les angles externes des carrés représente environ 44% de la longueur totale du crâne), au museau plus robuste que celui de *M. hugii* (le rapport "largeur basale / longueur" est voisin de 0,37. Les prémaxillaires sont proportionnellement très larges en arrière des narines externes. Les fenêtres supratemporales

sont grandes. Les ptérygoïdes sont très développés. La symphyse mandibulaire est très brève et ne représente que de 38 à 40% de la longueur de la mandibule. 20 dents supérieures et de 18 à 19 inférieures.

B . Super-famille Metriorhynchoidea Fitzinger, 1843

Diagnose : Cette famille est définie par la nette tendance à l'adaptation à la vie marine, tant sur le crâne que sur le squelette post-crânien. L'armure dermique est réduite ou absente. Les prémaxillaires sont peu ou pas élargis et portent 3 à 4 paires de dents. Les nasaux sont bombés, les préfrontaux développés et les lacrymaux réduits. Les orbites sont dirigées latéralement et portent des anneaux sclérotiques ossifiés. La fosse ptérygoïdienne est allongée.

B1 . Famille Pelagosauridae nov. fam.

Diagnose différentielle : L'armure dermique est encore très développée. Orbites circulaires, de grande taille et orientées sur le côté et légèrement vers le haut. Présence d'anneaux sclérotiques ossifiés. Les préfrontaux montrent déjà un début de développement vers l'avant. Fosses supratemporales petites, aux contours arrondis et séparées par une crête fronto-pariétale large. Museau relativement court (représentant en moyenne 69% de la longueur totale du crâne), large et sans rétrécissement anté-orbitaire marqué. Frontal large et court. Narines externes orientées vers l'avant et vers le haut. Nasaux généralement bombés. Foramens anté-orbitaires petits. Ornementation crânienne importante sur les pariétal, frontal, lacrymal, préfrontal, postorbitaire, squamosal, nasal et mandibule. 4 paires de dents prémaxillaires et 23 à 26 maxillaires. Fosses ptérygoïdiennes de grande taille. Choanes allongées antéro-postérieurement. Ailes latérales des ptérygoïdes peu développées. Symphyse mandibulaire relativement courte. Membres antérieurs en moyenne deux fois plus petits que les postérieurs.

Genre Pelagosaurus Bronn, 1841

Discussion : Les caractères évoqués par Mercier (1933) et Buffetaut (1980a) pour rapporter ce genre à la famille des Metriorhynchidae sont essentiellement définis par des tendances : nasaux bombés, frontal relativement large, morphologie et relations des préfrontaux et des lacrymaux, tendance au développement des préfrontaux en arcade sus-orbitaire (tendance également observée chez *Steneosaurus gracilirostris*), orientation latérale des orbites, présence d'anneaux sclérotiques ossifiés, présence de sillons palato-maxillaires et tendance à la réduction de l'armure dermique.

Clark (1986) puis Benton & Clark (1988) proposent de séparer *Pelagosaurus* et d'en faire le groupe frère de tous les autres thalattosuchiens. Pour ce faire, ils invoquent certains caractères dont la valeur discriminante est remise en cause dans ce travail (Seconde Partie, "Analyse des caractères") : fenêtres supratemporales petites, pariétal large et sculpté, surface dorsale du crâne sculptée, frontaux séparés, nombre de foramens occipitaux. Pour les autres caractères invoqués par Benton & Clark, il est bien difficile de se prononcer en raison de l'état fragmentaire ou généralement mal conservé de la plupart du matériel disponible (forme du bord antérieur des choanes).

Dans l'état actuel des connaissances, il paraît donc plus justifié de considérer que *Pelagosaurus* est un thalattosuchien encore très proche des *Steneosaurus* contemporains mais probablement déjà engagé dans la lignée des Metriorhynchidae post-liassiques typiques.

Espèce type : *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841

Espèce retenue : *P. typus* Bronn, 1841

***Pelagosaurus typus* Bronn, 1841**

Synonymie

?	1835	<i>Crocodylus temporalis</i> , n.sp. ; Blainville, pl.6
*	1841	<i>Pelagosaurus typus</i> , n.gen. n.sp. ; Bronn <i>in</i> : Bronn & Kaup, p.28, pl.3 fig.1-6
?	1847	<i>Mosellosaurus rostro-minor</i> , n.gen. n.sp. ; Monard, p.15
	1853	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Pictet, p.487, pl.25 fig.8
	1854	<i>Mystriosaurus bollensis</i> (Jaeger) ; Alton & Burmeister, p.71, pl.11-12
V	1864a	<i>Teleosaurus temporalis</i> (Blainville) ; J.A.Eudes-Deslongchamps, p.99-100, pl.1, pl.7, pl.8 fig.9
-	1864a	<i>Teleosaurus temporalis</i> (Blainville) ; J.A. Eudes-Deslongchamps, p.99-100, pl.2 fig.3-7, pl.3 fig.1-3, 7-11 et 17-22, pl.4 fig.1-3 et 9-14, pl.5, pl.6 fig.3-10, pl.8 fig.2-8
V	1867-69	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; E. Eudes-Deslongchamps, p.256, pl.12 fig.9-11
V	1870a	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; E. Eudes-Deslongchamps, p.331-334, pl.3 fig.9-11
V	1877	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; E. Eudes-Deslongchamps, p.13, pl.4-10
	1888	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Lydekker, p.106-107
	1929	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Berckhemer, 95, pl.6 fig.9-10-11 a c e et 12a c
	1933	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Mercier, p.15-22
	1936	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Kuhn, p.50-52
	1953	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Hauff, pl.28-29
V	1961	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Westphal, p.212-213
V	1962a	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Westphal, p.93-101, fig.26-29, pl.6 fig.2, pl.7
	1973	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Steel, p.26
	1979	<i>Pelagosaurus typus</i> Bronn ; Duffin, 475-485, fig.1-2

- 1980a** *Pelagosaurus typus* Bronn ; Buffetaut, p.783-786
 1981 *Pelagosaurus typus* Bronn ; Hauff & Hauff, p.47, pl.61-62
 1982b *Pelagosaurus typus* Bronn ; Buffetaut, p.24
 1984 *Pelagosaurus typus* Bronn ; Benton & Taylor, p.428
 1991 *Pelagosaurus typus* Bronn ; Godefroit & Nolf, p.10
1994a *Pelagosaurus typus* Bronn ; Godefroit, p.230, pl.25 c-e
1994b *Pelagosaurus typus* Bronn ; Godefroit, p.64-65, pl.11 b-d
 1995 *Pelagosaurus typus* Bronn ; Mazin *et al.* (sous presse)

Holotype : Crâne incomplet, Teylers Museum, Haarlem (Pays-Bas), n°2744

Localité type : Nabern (Württemberg, Allemagne)

Etage type : Toarcien

Spécimens étudiés : SMNS 52034, SMNS 17758 (squelette sub-complet), BMNH 14437 (fragment de crâne), BMNH 19735 (moulage d'un crâne décrit par d'Alton & Burmeister, 1854, pl.11 et pl.12 fig.1), BMNH 32598 (colonne vertébrale, J.A. E.-Deslongchamps, 1864a), BMNH 32599 (crâne sub-complet, figuré par J.A. E.-Deslongchamps, 1864a, pl.1 fig.1-6 et E.E.-Deslongchamps 1867-69, 1870a et 1877), BMNH 32600 (fragment postérieur du crâne, J.A.E.-Deslongchamps, 1864a et E.E.-Deslongchamps, 1877), BMNH 32601 (bouclier dermique ventral, J.A.E.-Deslongchamps, 1864a)

Répartition géographique et stratigraphique : Toacien inf. du Somerset et du Yorkshire (Angleterre), Normandie (France) et Luxembourg, Toarcien du Württemberg (Allemagne) et de ? Lorraine (France).

B2 . Famille Metriorhynchidae Fitzinger, 1843

Diagnose différentielle : La principale synapomorphie de cette famille est la disparition complète de l'armure dermique. La méconnaissance du nouveau genre cité dans l'Aalénien de l'Orégon (Stricker & Taylor, 1989) ne permet malheureusement pas de préciser davantage la diagnose.

B2.1 - Nouveau genre, nouvelle espèce, non nommés

Diagnose différentielle (d'après Stricker & Taylor, 1989) : Armure dermique absente. Orbites en position latérale de grande taille. Os crâniens peu ornés. Frontal et préfrontal développés, narines internes de forme arrondie.

Discussion : Stricker & Taylor (1989) ne font que mentionner les caractères de ce nouveau spécimen de l'Aalénien supérieur de l'Orégon (USA) en précisant qu'il doit être considéré comme

un nouveau genre. Ces caractères montrent qu'il constitue un stade intermédiaire entre *Pelagosaurus* et les Metriorhynchidae (s.s.). L'absence de description et de figuration ne permet pas de nommer l'espèce et le genre.

B2.2 - Sous-famille Metriorhynchinae Fitzinger, 1843

Diagnose : (d'après Westphal, 1962a, Gasparini, 1973 et Buffetaut, 1980a) : Crocodiles généralement de grande taille, montrant une nette tendance à l'adaptation au milieu marin. Les membres antérieurs sont réduits par rapport aux membres postérieurs. Les orbites sont de grande taille et en position latérale. Les prémaxillaires portent 3 paires de dents. Nasaux larges et convexes, préfrontaux développés antéro-postérieurement et médio-latéralement. La constriction sus-orbitaire est bien marquée. Fosses supratemporales grandes et de forme quadrangulaire ; la longueur est légèrement supérieure à la largeur. La face palatine est marquée par la présence de sillons palato-maxillaires d'extension antéro-postérieure variable.

Discussion : L'un des caractères classiquement considéré comme diagnostique de la sous-famille (fenêtres supratemporales plus grandes que les orbites) est écarté de la définition de la famille des Metriorhynchidae. En effet, comme nous l'avons vu sur certains spécimens de *Geosaurus araucanensis* du Tithonien du Chili, les orbites sont de taille identique ou même légèrement supérieure aux fenêtres supratemporales.

Les deux sillons palato-maxillaires sont effectivement présents sur tous les spécimens rapportés à cette sous-famille. Cependant, ces sillons, caractérisant jusqu'alors les Metriorhynchinae, se rencontrent aussi, de façon plus sporadique, sur certains Teleosauridae (*Peipehsuchus* et certains *Teleosaurus* et *Steneosaurus*). Ce caractère doit donc apparaître dans la définition de la sous-famille des Metriorhynchinae mais plus en tant que caractère distinctif de ce taxon.

Genre type : *Metriorhynchus* Meyer, 1830

Genres retenus : *Teleidosaurus* Eudes-Deslongchamps, 1866, *Metriorhynchus* Meyer, 1830, *Geosaurus* Cuvier, 1824, *Dakosaurus* Quenstedt, 1856, ? *Enaliosuchus* Koken, 1883

B2.2.1 - Tribu Teleidosaurini, nov. trib.

Diagnose différentielle : Par rapport aux Metriorhynchidea, cette tribu se distingue par la forme arrondie de la partie antérieure des fenêtres supratemporales. Les narines externes sont larges et trapues, les préfrontaux ne forment pas d'oeillère très développée au dessus de l'orbite ; la constriction sus-orbitaire n'est que faiblement accusée.

Genre *Teleidosaurus* Deslongchamps, 1869

Diagnose éméndée du genre : Museau de longueur variable mais relativement court, ne représentant que de 60 à 68% de la longueur totale du crâne. Le frontal est large et peu développé antéro-postérieurement ; il participe peu à la formation du rebord dorsal de l'orbite. La crête sagittale est courte et formée essentiellement par le pariétal. Les préfrontaux sont bien développés antéro-postérieurement et médio-latéralement mais ne forment pas d'arcade surplombant l'orbite. Les lacrymaux sont développés antéro-postérieurement et médio-latéralement. Les orbites sont dirigées obliquement vers le côté, le haut et vers l'avant du crâne. Le prémaxillaire porte 3 paires de dents et le maxillaire une vingtaine. Les prémaxillaires sont courts et peu élargis. L'ornementation des os du crâne est essentiellement dirigée antéro-postérieurement sur la partie principale du frontal et sur les postorbitaire, lacrymal, préfrontal et nasal. Les fosses supratemporales sont de forme elliptique peu allongée. Les fosses palatines sont petites. La face occipitale est peu élevée ; le bord dorsal des squamosaux ne forme qu'un angle d'environ 10 à 15% avec l'horizontale. Les sillons palato-maxillaires sont très creusés sur la partie postérieure des maxillaires et très développés vers l'avant. Sur le type de *T. gaudryi*, deux petits foramens palatins sont apparents à l'origine de ces sillons. Les dents sont comprimées vestibulo-lingualement, finement striées mais non carénées, l'apex est aigu. La mandibule est haute dans sa partie angulaire et la fenêtre mandibulaire est bien développée dorso-ventralement.

Discussion : Ce genre n'est connu que par quelques spécimens aujourd'hui presque tous disparus. Seul le type de *T. gaudryi* est encore conservé au British Museum (Londres) et permet de confirmer la validité du genre. Tous les spécimens récoltés proviennent de France (Normandie et Bourgogne).

Espèce type : *Teleidosaurus calvadosi* (Deslongchamps, 1866)

Espèces retenues : *T. calvadosi* (Deslongchamps, 1866), *T. gaudryi* Collot, 1905, *T. bathonicus* (Mercier, 1933)

Espèce non retenue : *T. joberti* (Deslongchamps, 1869)

1. *Teleidosaurus calvadosi* (Deslongchamps, 1866)

Synonymie :

Vm	1866b	<i>Teleosaurus Calvadosii</i> (sic) n.sp. ; J.A. E-Deslongchamps, p.193, pl.3
Vm	1869b	<i>Teleidosaurus</i> , n.gen. ; E. E-Deslongchamps, p.142
Vm*	1867-69	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; E. E-Deslongchamps, p.271-287, pl.19 fig.1-4 (? 5)
Vm(?)	1867-69	<i>Teleidosaurus joberti</i> n.sp. ; E. E.-Deslongchamps, p.287-291, pl.18 fig.4-6
Vm	1870a	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; E. E-Deslongchamps, p.336-338, pl.5 fig.1-4 (? 5)

Vm(?)	1870a	<i>Teleidosaurus joberti</i> Deslongchamps ; E. E.-Deslongchamps, p.338
Vm	1933	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; Mercier, p.111-118, fig.5B
	1936	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; Kuhn, p.55-56
(?)	1936	<i>Teleidosaurus joberti</i> (Deslongchamps) ; Kuhn, p.56
Vm	1973	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; Steel, p.34
	1977	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; Buffetaut & Thierry, p.157
	1980b	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; Buffetaut, p.11-22
	1982b	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; Buffetaut, p.24-25
	1995	<i>Teleidosaurus calvadosi</i> (Deslongchamps) ; Mazin <i>et al.</i> , (sous presse)

Holotype : Crâne sub-complet, en connexion avec la mandibule. Détruit à Caen en 1944, moulage BMNH R 2681

Localité type : Allemagne près de Caen (Calvados, France)

Stratigraphie type : "Calcaire de Caen", Bathonien inf. et moy. (Zones à Zig-zag, Tenuiplicatus et Progracilis) *in* : Mazin *et al.* (sous presse)

Spécimens étudiés : BMNH R 2681 (moulage de l'holotype), BMNH 32612 (moulage d'une hémi-mandibule droite, holotype de *T. joberti*)

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien inférieur et moyen de Normandie (France)

Discussion : La disparition de l'holotype et seul spécimen connu de cette espèce, ne permet aucune conclusion. Cependant, la conservation d'un moulage de l'holotype au British Museum (BMNH R 2681) et la précision de la figuration et de la description originales de J.A. Eudes-Deslongchamps (1866b) permettent de proposer le maintien de l'espèce. Elle constitue le "pôle brévirostre" du genre *Teleidosaurus*.

L'espèce *T. joberti* n'est connue que par un fragment de mandibule (E. E-Deslongchamps, 1867-69, p.287, pl.18 fig.4-6). L'holotype a disparu à Caen en 1944 mais un moulage est conservé au British Museum (BMNH 32612). Autant que l'on puisse en juger sur ce moulage, la mandibule ne montre aucune différence notable avec celle de *T. calvadosi*.

Diagnose éméndée : Museau court et robuste, n'exédant pas 66% de la longueur totale du museau. L'élargissement du crâne est régulier jusqu'au niveau des lacrymaux. Les nasaux sont courts et plus étroits que ceux de l'espèce suivante. Les lacrymaux sont larges et assurent la totalité de la bordure antérieure des orbites. Les préfrontaux sont courts et dirigés vers l'intérieur. Les forams anté-orbitaires sont très réduits. Les fosses supratemporales sont presque aussi larges que longues et leurs angles médio-antérieurs sont arrondis. La fenêtre mandibulaire est bien développée. Formule dentaire : 3 PMx, 18 à 20 Mx / 20 à 21 Dt.

2. *Teleidosaurus gaudryi* Collot, 1905

Synonymie :

- V* 1905 *Teleidosaurus gaudryi*, n.sp. ; Collot, p.1-7, pl.1-3
 V 1933 *Metriorhynchus gaudryi* Collot ; Mercier, p.106, fig.3-4F-5C
 1936 *Teleidosaurus gaudryi* Collot ; Kuhn, p.56
 1973 *Teleidosaurus gaudryi* Collot ; Steel, p.34
 V 1977 *Teleidosaurus gaudryi* Collot ; Buffetaut & Thierry, p.157-158, pl.1 fig.1
 1982b *Teleidosaurus gaudryi* Collot ; Buffetaut, p.24-25
 1995 *Teleidosaurus gaudryi* Collot ; Mazin *et al.* (sous presse)
 1995 *Teleidosaurus* cf. *gaudryi* Collot ; Hua & Atrops (sous presse)

Holotype : Fragment de crâne comprenant la partie entre l'extrémité antérieure des nasaux et les fosses supratemporales. BMNH R 3353

Localité type : Saint-Seine-L'Abbaye (Côte d'Or, France)

Stratigraphie type : "Calcaires blancs jaunâtres de Bourgogne", Bathonien inf. (Zone à Zig-Zag) (*in* : Mazin *et al.*, sous presse)

Spécimen étudié : BMNH R 3353 (Holotype, fragment moyen d'un crâne)

Répartition géographique et stratigraphique : Bajocien supérieur du Sud-Est de la France et Bathonien inférieur de Bourgogne

Discussion : Selon Mercier (1933), le spécimen type de cette espèce serait en fait un *Metriorhynchus*. Le raisonnement circulaire lui permettant de proposer cette systématique ("Le spécimen décrit et nommé *Metriorhynchus bathonicus* est un Metriorhynchidae, *Teleidosaurus gaudryi* ressemble à *M. bathonicus*, donc *T. gaudryi* est un Metriorhynchidae") est basé sur un raisonnement tautologique peu convainquant puisque le spécimen qu'il nomme *M. bathonicus* est en fait un *Teleidosaurus* (forme des préfrontaux ...).

Le spécimen attribué par Collot (1905) à l'espèce *gaudryi* est bien un *Teleidosaurus* et les différences anatomiques avec l'espèce *calvadosi* sont suffisamment importantes pour que la distinction entre les deux espèces soit acceptée : les préfrontaux de *T. gaudryi* sont plus développés antéro-postérieurement et médio-latéralement, la barre postorbitaire est perpendiculaire à l'allongement du crâne, le frontal adopte une forme proche de celle des *Metriorhynchus* alors qu'il est beaucoup plus arrondi chez *T. calvadosi*, les lacrymaux sont développés dans le sens antéro-postérieur mais sont réduits médio-latéralement.

Diagnose éméndée : Forme à museau trapu. Les nasaux sont larges et de forme triangulaire. Les préfrontaux sont larges, épais et très développés antéro-postérieurement et médio-latéralement ; ils rendent la bordure dorsale de l'orbite sinueuse. Les lacrymaux, en position très ventrale sont développés médio-latéralement. Les forams anté-orbitaires sont bien développés. Le frontal est large mais dépasse à peine le bord antérieur des orbites. La barre post-orbitaire est perpendiculaire à l'allongement du crâne. L'ornementation est essentiellement marquée sur le frontal.

3. *Teleidosaurus bathonicus* (Mercier, 1933)

Synonymie

- 1931** *Teleidosaurus* sp. ; Mercier, p.46
 * **1933** *Metriorhynchus bathonicus*, n.sp. ; Mercier, p.99-119, fig.1, 2, 4A, 5D
 1977 *Teleidosaurus bathonicus* (Mercier) ; Buffetaut & Thierry, p.157
 1982b *Teleidosaurus bathonicus* (Mercier) ; Buffetaut, p.24-25
 1995 *Teleidosaurus bathonicus* (Mercier) ; Mazin *et al.*, (sous presse)

Holotype : Crâne subcomplet. Détruit à Caen en 1944

Localité type : Port-en-Bessin (Calvados, France)

Stratigraphie type : "Calcaire de Caen", Bathonien inf. et moy. (Zones à Zig-Zag, Tenuiplicatus et Progracilis) (*in* : Mazin *et al.*, sous presse)

Répartition géographique et stratigraphique : Bathonien inférieur et moyen de Normandie.

Discussion : Contrairement à ce que prétend Mercier (1933), les caractères portés par le spécimen qu'il décrit sous le nom de *Metriorhynchus bathonicus* sont en fait des caractères que l'on rencontre sur le genre *Teleidosaurus* (frontal large et peu développé antéro-postérieurement, préfrontal bien développé antéro-postérieurement et médio-latéralement mais ne formant pas d'arcade sus-orbitaire, lacrymal long). Rappelons d'ailleurs que dans un premier temps, Mercier avait rapporté ce crâne au genre *Teleidosaurus* (1931).

Les différences mentionnées par Mercier pour séparer son espèce de *T. gaudryi* paraissent extrêmement ténues. Selon lui, les deux seules différences résident d'une part dans l'extension latérale du frontal (plus large sur *gaudryi*), et d'autre part dans la forme de la bordure latérale du préfrontal (plus convexe sur *gaudryi*).

La disparition du matériel originel d'une part et des figuration et description trop succinctes d'autre part ne permettent pas de conclure quant à la validité de cette espèce. Pour cette raison, et en l'absence de tout autre matériel, nous proposons de maintenir provisoirement cette espèce en précisant toutefois que les caractères diagnostiques donnés par Mercier ne sont pas suffisants. Par conséquent, l'espèce *bathonicus* devra vraisemblablement être considérée comme synonyme plus récent de *T. gaudryi*.

Diagnose émondée (d'après Mercier, 1933) : Museau représentant plus de 68% de la longueur totale du crâne mais encore robuste à la base (la largeur anté-orbitaire représentant environ 58% de la largeur maximale du crâne). Les préfrontaux sont épaissis dorso-ventralement. Les lacrymaux sont très allongés et de forme sinueuse, formant ainsi la totalité de la bordure antérieure de l'orbite. La crête pariétale est très étroite. La longueur des fosses supratemporales représente plus de 1,5 fois leur largeur. Formule dentaire : 3 PMx, 18 Mx.

B2.2.2 - Tribu Metriorhynchini

Diagnose différentielle : Les os du crâne sont allégés par augmentation de la diploé. Le préfrontal est très développé en oiellère qui surplombe l'orbite, le lacrymal est réduit à une fine languette repoussée en position latérale. L'échancrure sus-orbitaire est bien marquée, la crête fronto-pariétale est étroite. La fenêtre mandibulaire est absente. La denture est légèrement hétérodonte.

B2.2.2a - Genre *Metriorhynchus* Meyer, 1830

Diagnose émondée du genre : Le prémaxillaire n'est pas élargi mésio-latéralement et porte 3 dents. Les narines externes sont allongées antéro-postérieurement, dirigées vers le haut et ne sont pas cloisonnées. Les préfrontaux sont très développés mais pas recourbés vers le bas. La barre post-orbitaire est perpendiculaire à sub-perpendiculaire à l'allongement du crâne ; de ce fait, les fenêtres supratemporales sont de forme quadrangulaire. Sur la face occipitale, le foramen de l'artère carotide interne est ouvert vers l'arrière et n'est pas protégé. La forme des choanes est variable mais elles sont toujours séparées par un septum médian. La fosse ptérygoïdienne est allongée et fermée vers l'arrière.

Les dents sont plus ou moins comprimées vestibulo-lingualement, la carène est présente mais pas toujours bien exprimée. Sur la partie apicale de la couronne, l'ornementation est réduite sur la face linguale à très réduite voire absente sur la face vestibulaire. La dent est courbée vers l'intérieur et parfois vers l'arrière.

Espèce type : La première espèce reconnue est *M. geoffroyi* Meyer, 1832. E. Eudes-Deslongchamps (1867-69) désigne *M. superciliosus* Blainville (in : Eudes-Deslongchamps & Blainville, 1853) comme espèce-type du genre *Metriorhynchus*. Même si *M. geoffroyi* n'a pas été expressément désignée par Cuvier, la loi d'antériorité doit s'appliquer et cette espèce est donc l'espèce-type valide du genre.

Espèces retenues : *M. geoffroyi* Meyer, 1832 ; *M. superciliosus* (Blainville, 1853) ; *M. brachyrhynchus* (Deslongchamps, 1868) ; *leedsi* Andrews, 1913 ; *hastifer* (Deslongchamps, 1868) ; *palpebrosus* Phillips, 1871 et *M. acutus* Lennier, 1887 en Europe et *M. casamiquelai* Gasparini & Chong, 1977 ; *M. westermanni* Gasparini, 1980 et *M. potens* (Rusconi, 1948) en Amérique du Sud.

Espèces non retenues : *M. blainvillei* (Deslongchamps, 1868) ; *M. moreli* Deslongchamps, 1867-69 ; *M. jaeckeli* Schmidt, 1904 ; *M. cultridens* Andrews, 1913 ; *M. durobrivensis* (Lydekker, 1889) ; *M. laeve* Andrews, 1913 ; *M. gracilis* Phillips, 1871 ; *M. elegans* (Wagner, 1852)

Espèces de validité douteuse : *M. incertus* (*nomen inquirendum*) ; *M. littoreus* Sauvage, 1874.

1. *Metriorhynchus geoffroyi* Meyer, 1832

Synonymie :

- Vpm. 1824 "Deuxième gavial de Honfleur" ; Cuvier, p. 152-153, pl.10 fig.5-7
 Vpm. 1831 *Steneosaurus rostro-minor* ; Geoffroy Saint-Hilaire, p.97
 Vpm. 1831 *Metriorhynchus geoffroyi* nov.sp. ; Meyer, p.106
 1936 *Metriorhynchus geoffroyi* Meyer ; Kuhn, p. 64
 1968 *Metriorhynchus geoffroyi* Meyer ; Wenz, p. 390
 1973 *Metriorhynchus geoffroyi* Meyer ; Steel, p.45

Lectotype : fragment antérieur de museau, décrit et figuré par Cuvier (1824, p.152-153, pl.10 fig.5-7). Moulage OUM (sans numéro) et MGCL 9868

Localité-type : "région de Honfleur", Calvados

Stratigraphie type : "banc bleu", Kimméridgien (inférieur ?, zone à Cymodoce)

Discussion : le terme de *Metriorhynchus geoffroyi* s'applique au "Deuxième gavial de Honfleur" que Cuvier créa à partir d'un fragment antérieur du museau d'un *Metriorhynchus* (pl.10 fig.5-7), lectotype de l'espèce provenant du Kimméridgien (vraisemblablement inférieur) de Normandie (voir Fig. 79). Cette espèce est valide au sens du Code de Nomenclature. E. Eudes-Deslongchamps (1867-69 et in : Lennier, 1887) proposent de rapporter ce spécimen à *M. hastifer*. Après étude du moulage du lectotype de *M. geoffroyi*, il apparaît en fait que la forme du museau est assez différente : l'élargissement important au niveau des nasaux et la forme des narines externes montrent que *M. geoffroyi* doit plutôt être rapproché de l'espèce *M. palpebrosus*. Malheureusement, l'état fragmentaire du lectotype ne permet pas de lui rapporter d'autres spécimens.

Diagnose : Extrémité antérieure du museau robuste et très élevée. Les narines externes sont trapues et allongées antéro-postérieurement. Les prémaxillaires sont étendus vers l'arrière, les maxillaires ne sont joints que sur une petite distance sur la ligne médiale ; leur développement dorso-ventral est très important, de sorte que la section du museau en avant de la pointe antérieure des nasaux est sub-carrée. La partie antérieure des nasaux est bombée. La face palatine des maxillaires est fortement convexe. La distance entre les alvéoles est courte. Jusqu'à la pointe antérieure des nasaux, le maxillaire porte 8 alvéoles.

2. *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville, 1853)

Synonymie :

- Vpm 1824 "Gavial à museau plus court" = "Gavial de Honfleur" Cuvier, p.145, pl.8 fig.1-2
 Vpm 1825 *Steneosaurus rostro-minor* nov.sp. ; Geoffroy Saint-Hilaire, p.97
 p 1830 *Metriorhynchus* nov.gen. ; Meyer, p.518
 p 1832 *Metriorhynchus geoffroyi* nov.sp. ; Meyer, p.106

- V* 1853 *Crocodylus superciliosus* nov.sp. ; Blainville, (in: Eudes-Deslongchamps & Blainville), p.114
- Vp 1868c *Teleosaurus superciliosus* (Blainville) ; J.A. Deslongchamps, p.149
- 1868c *Teleosaurus blainvillei* nov.sp. ; J.A. Deslongchamps, p.148
- Vp 1869b *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; E. Deslongchamps, p.124-221
- 1869b *Metriorhynchus blainvillei* (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.124-221
- Vp 1867-69 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; E. Deslongchamps, p.306, pl.20 fig.2, pl.21 fig.1
- 1867-69 *Metriorhynchus blainvillei* (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.295, pl.20 fig.1, pl.21 fig.2-3
- 1867-69 *Metriorhynchus moreli* nov.sp. ; E. Deslongchamps, p.320, pl.21 fig.4-5, pl.22 fig.1-2
- V. 1869 *Steneosaurus dasyceps* nov.sp. ; Seeley, p.140
- Vp 1888 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Lydekker, p.96
- Vp 1888 *Metriorhynchus moreli* Deslongchamps ; Lydekker, p.97
- 1888 *Metriorhynchus moreli* Deslongchamps ; Hulke, p.418, pl.28 fig.1
- V 1890 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Lydekker, p.232
- 1896 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Glangeaud, p.157
- 1902 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Fraas, p.67
- 1907 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Leeds, p.314
- 1909 *Stenosaurus dasycephalus* Seeley ; Auer, p.269
- 1909 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Auer, pl.25 fig.19, 22
- 1904 *Metriorhynchus jaeckeli* nov.sp. ; Schmidt, p.97, pl.11 et pl.12
- 1906 *Metriorhynchus jaeckeli* Schmidt ; Arthaber, p.320, pl.27
- V 1913 *Metriorhynchus superciliosum* (Blainville) ; Andrews, p.180-188, text-fig.55-56-73C, pl.9 fig.1-2
- V 1913 *Metriorhynchus* aff. *moreli* Deslongchamps ; Andrews, p.188, text-fig.57, 73D, pl.9fig.3-4
- 1913 *Metriorhynchus jaeckeli* Schmidt ; Andrews, p.180
- (?) 1914 *Metriorhynchus* cf. *jaeckeli* Schmidt ; Dreverman, fig.6
- 1932 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Broili, p.141, fig.7
- V 1933 "Téléosaure" ; Laféteur, p.113, pl.1-5 fig.E-F
- 1936 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Kuhn, p. 63-64
- 1936 *Metriorhynchus jaeckeli* Schmidt ; Kuhn, p. 66
- 1936 *Metriorhynchus blainvillei* (Deslongchamps) ; Kuhn, p.68
- 1936 *Metriorhynchus moreli* Deslongchamps ; Kuhn, p. 68-69
- Vp 1968 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Wenz, p.149, pl.1 fig.A-C, pl.2 fig.A-F, pl.3 fig.A-F, pl.4 fig.A-G
- 1968 *Metriorhynchus blainvillei* (Deslongchamps) ; Wenz, p.175-181
- V 1968 *Metriorhynchus moreli* Deslongchamps ; Wenz, p.175-181
- 1968 *Metriorhynchus jaeckeli* Schmidt ; Wenz, p.175-181
- V 1969 *Metriorhynchus* cf. *blainvillei* (Deslongchamps) ; Brunet, p.2668, pl.1 fig.d-d'
- V 1969 *Metriorhynchus* cf. *moreli* Deslongchamps ; Brunet, p.2668, pl.1 fig.c-c'
- 1973 *Metriorhynchus superciliosum* (Blainville) ; Steel, p.45, fig.19-7
- 1973 *Metriorhynchus moreli* Deslongchamps ; Steel, p.46, fig.19-1
- 1973 *Metriorhynchus blainvillei* (Deslongchamps) ; Steel, p.46, fig.19-2
- 1974 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Matter, p.54-62, pl.1 fig.1-4, pl.2 fig.1-4, pl.3 fig.1-6
- V 1977 *Metriorhynchus superciliosus* (Blainville) ; Buffetaut, p.252, pl.1 fig.1-4

	1979	<i>Metriorhynchus</i> cf. <i>superciliosus</i> (Blainville) ; Buffetaut, p.78, fig.1
V	1987	<i>Metriorhynchus superciliosus</i> (Blainville) ; Adams-Tresman, p. 179-194
V	1987	<i>Metriorhynchus moreli</i> Deslongchamps ; Adams-Tresman, p.193
V.	1993a	<i>Metriorhynchus</i> cf. <i>blainvillei</i> (Deslongchamps) ; Vignaud <i>et al.</i> , p.
V	1993a	<i>Metriorhynchus</i> cf. <i>moreli</i> Deslongchamps ; Vignaud <i>et al.</i> , p.
	1995	<i>Metriorhynchus superciliosus</i> (Blainville) ; Mazin <i>et al.</i> (sous presse)

Holotype : cette espèce a été créée (description et désignation d'un holotype) par Blainville dans un manuscrit adressé à J.A. E.-Deslongchamps (*in* : Eudes-Deslongchamps & Blainville, 1853). Au sens strict du Code de Nomenclature, le lectotype aurait dû être choisi parmi les syntypes composés d'une partie du "Gavial de Honfleur" et du "Deuxième gavial de Honfleur" (voir Tableau récapitulatif, Fig. 79). Blainville choisit un autre crâne sub-complet (MNHN 8903) qu'il désigna comme holotype (et qui est donc en fait un néotype). Les spécimens originaux de Cuvier, attribuables à cette espèce doivent donc être considérés comme des paratypes plus anciens !

Localité type : (de MNHN 8903) Marnes de Dives, Calvados

Stratigraphie type : Callovien supérieur (Zones à Athleta et Lamberti)

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien inférieur (Poitou et Ardèche) - Oxfordien supérieur de France et Angleterre

Discussion : Blainville considérait lui-même que le crâne MNHN 8903 (holotype de *M. superciliosus*) provenait de la même espèce que celui qui servit à l'établissement de *M. blainvillei* (Deslongchamps, 1868). Andrews (1913) propose la synonymie de *M. superciliosus* avec *M. jaeckeli* et *Steneosaurus dasyceps* (ou *dasycephalus*). Plus récemment, Wenz (1970) puis Buffetaut (1977b et 1982b) mettent en doute la validité de *M. moreli* et de *M. blainvillei*. Adams-Tresman (1980 et 1987a) synonymise ces espèces avec *M. laeve* et *M. leedsi*. Par contre, Brunet (1969) estime hasardeux de mettre *M. superciliosus*, *M. moreli* et *M. blainvillei* en synonymie, en raison notamment de la disparition de deux des types et du petit nombre de spécimens disponibles et bien repérés stratigraphiquement.

L'étude de plus d'une soixantaine de crânes plus ou moins complets nous a permis d'apprécier la variabilité des caractères chez les trois dernières espèces dans le Callovien moyen et supérieur d'Angleterre et de France. Comme le mentionnaient déjà Wenz (1968) et Buffetaut (1977b et 1982b), pour chaque caractère, de très nombreuses valeurs intermédiaires existent entre ces trois formes. Les différences anatomiques et morphométriques relèvent bien de variations intraspécifiques autour "d'un type central correspondant à *M. superciliosus*" (Wenz, 1968, p.180).

L'espèce ainsi constituée (regroupant *M. superciliosus*, *M. moreli*, *M. blainvillei*, *M. jaeckeli* et *Steneosaurus dasyceps*) est anatomiquement moins homogène que les autres espèces valides du Callovien européen (*M. leedsi* et *M. brachyrhynchus*) mais aucune distinction n'a pu être mise en évidence entre les spécimens rapportés à ces formes. Une telle variabilité intra-spécifique est vraisemblablement liée au grand nombre de spécimens rapportés à *M. superciliosus* par rapport aux autres espèces. Un spécimen inédit du Callovien (probablement inférieur) de l'Ardèche doit vraisemblablement être rapporté à cette espèce (Vasse, 1995, comm.pers.).

Diagnose éméndée : Le crâne est gracile (le rapport "largeur du crâne entre les angles externes des carrés / longueur totale du crâne est compris entre 0,22 et 0,32), la longueur pré-orbitaire est très supérieure à la longueur post-orbitaire. Les narines externes sont plus longues que larges. Le prémaxillaire est étendu vers l'arrière, les maxillaires restent soudés sur la ligne médiane sur une distance variable mais toujours longue (le rapport "largeur du museau en avant des préfrontaux / longueur en avant des préfrontaux est compris entre 0,24 chez les petits spécimens et 0,38 chez les plus grands). Les nasaux sont longs et étroits, l'angle formé par leurs bords externes est faible. Les préfrontaux sont de forme ovale, sans angles bien marqués. Le frontal est gracile et les processus latéraux sont étroits et constituent au moins la moitié de la longueur de la barre post-orbitaire. Les fenêtres supratemporales sont de forme variable avec l'âge mais la longueur est toujours supérieure à la largeur. La symphyse mandibulaire et les processus rétro-articulaires sont proportionnellement longs et étroits. Les couronnes dentaires sont peu comprimées et parfois ornées à leur extrémité apicale. L'apex est parfois mousse. La hauteur de la couronne est moins importante que chez *M. brachyrhynchus* mais plus que chez *M. leedsi*. Le nombre total de dents varie entre 23 et 31 supérieures et 18 et 24 inférieures.

3. *Metriorhynchus brachyrhynchus* (Deslongchamps, 1868)

Synonymie :

- | | | |
|-----|----------------|---|
| | 1864b | "Téléosaure du Mesnil de Bavent" ; J.A. Deslongchamps, p.287-288 |
| * | 1868 | <i>Teleosaurus brachyrhynchus</i> nov.sp. ; J.A. Deslongchamps, p.150 |
| | 1869b | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.124-221 |
| | 1867-69 | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.333, pl.23 fig.1 |
| V | 1889 | <i>Suchodus durobrivensis</i> nov.gen. nov.sp. ; Lydekker, p.284, fig.2-3 |
| V | 1890 | <i>Suchodus durobrivensis</i> Lydekker ; Lydekker, p.231 |
| V | 1890 | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; Lydekker, p.287 |
| | 1896 | <i>Suchodus durobrivensis</i> Lydekker ; Bigot, p.31, pl.2 fig.3-8 |
| | 1896 | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; Glangeaud, p.157 |
| V | 1908 | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; Leeds, p.345, pl.40 fig.1-2, pl.41 fig.1-2 |
| V | 1913 | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; Andrews, p.198, text-fig.58-59 et 73F, pl.12 fig.1-2 |
| V | 1913 | <i>Metriorhynchus durobrivensis</i> (Lydekker) ; Andrews, p.199, text-fig.73G, pl.13 fig.1-5 |
| V | 1913 | <i>Metriorhynchus cultridens</i> nov.sp. ; Andrews, p.196, text-fig.60, 73E, pl.11, fig.2-4 |
| | 1936 | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; Kuhn, p.64-65 |
| | 1936 | <i>Metriorhynchus durobrivensis</i> (Lydekker) ; Kuhn, p.66 |
| | 1936 | <i>Metriorhynchus cultridens</i> Andrews ; Kuhn, p.67 |
| V | 1970 | <i>Metriorhynchus</i> cf. <i>durobrivensis</i> (Lydekker) ; Wenz, p.390, pl.22 fig.A-D |
| V | 1973 | <i>Metriorhynchus brachyrhynchus</i> (Deslongchamps) ; Steel, p.46, fig.19.8 |
| V | 1973 | <i>Metriorhynchus cultridens</i> Andrews ; Steel, p.48, fig.19-4 |
| V | 1973 | <i>Metriorhynchus durobrivensis</i> (Lydekker) ; Steel, p.48, fig.19-10 |
| (?) | 1980 | "Coccodrillo di Portomaggiore" ; Kotsakis & Nicosia, p.103-104 |

- Vnon. 1985 *Metriorhynchus* aff. *durobrivensis* (Lydekker) ; Gasparini, p.28, pl.1 fig.5
 Vnon. 1987 *Metriorhynchus* aff. *durobrivensis* (Lydekker) ; Goni, p.1, pl.1 fig.1-4
 V 1987 *Metriorhynchus durobrivensis* (Lydekker) ; Adams-Tresman, p.193
 V 1987 *Metriorhynchus brachyrhynchus* (Deslongchamps) ; Adams-Tresman, p.193
 V 1987 *Metriorhynchus cultridens* Andrews ; Adams-Tresman, p.179-194
 V. 1993 *Metriorhynchus* cf. *durobrivensis* (Lydekker) ; Vignaud, p.255-258, pl.2
 fig.A1-A2
 V. 1993 *Metriorhynchus* cf. *brachyrhynchus* (Deslongchamps) ; Vignaud, p.255-258,
 pl.2 fig.C
 V. 1993a *Metriorhynchus* cf. *durobrivensis* (Lydekker) ; Vignaud *et al.*, p.
 V. 1993a *Metriorhynchus* cf. *brachyrhynchus* (Deslongchamps) ; Vignaud *et al.*, p.
 1995 *Metriorhynchus brachyrhynchus* (Deslongchamps) ; Mazin *et al.* (sous presse)

Holotype : fragment de crâne, disparu des collections

Localité type : Le Mesnil de Bavent, Calvados

Stratigraphie type : Probablement Callovien moyen (Zone à Jason, Sous-zone à Medea)

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien inférieur du Poitou à Oxfordien moyen de France, d'Angleterre et peut-être d'Italie.

Discussion : Wenz (1970) relève les similitudes existant entre les espèces *M. brachyrhynchus*, *M. durobrivensis* et *M. cultridens* et évoque la possibilité de synonymie de ces espèces. Adams-Tresman (1987a) propose cette synonymie en raison notamment des très nombreux exemples de formes présentant des caractères intermédiaires.

Nous avons vu dans ce travail que les différences évoquées pour discriminer ces trois espèces pouvaient provenir soit de variations ontogéniques (relations morphométriques "longueur / largeur") soit de variations individuelles (espaces entre les dents, nombre de dents, forme et expression de l'ornementation, etc.). De même, nous avons vu que les différences de forme entre les crânes des spécimens brévirostres étaient minimales et pouvaient s'expliquer par les modalités complexes et hétérogènes de la croissance du crâne.

Le spécimen rapporté à *Metriorhynchus* aff. *durobrivensis* par Gasparini (1985) et Goni (1987) est un fragment de rostre montrant la région située entre les prémaxillaires et les nasaux. Il provient de la Formation Vaca Muerte du Tithonien supérieur de la province de Mendoza (Argentine). Le grand développement antérieur des nasaux, la forme de la suture prémaxillaire - maxillaire, la réduction de la face dorsale du maxillaire et la hauteur du museau en avant de la pointe antérieure des nasaux permettent de montrer qu'il ne s'agit pas de *M. brachyrhynchus*. La forme générale du museau et les caractères énoncés ci-dessus rappellent plutôt le genre *Dakosaurus* mais l'état très fragmentaire de ce spécimen ne permet pas de conclure.

Diagnose éméndée (d'après J.A., 1864a et E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69) : Crâne trapu au museau court et large dans sa partie basale, le rapport "largeur entre les angles externes des carrés / longueur du crâne" est compris entre 0,35 et 0,43. En avant des préfrontaux, la largeur divisée par la longueur est comprise entre 0,38 et 0,48. Les maxillaires ne sont soudés sur la ligne médiane que sur une courte longueur. Les nasaux sont larges et courts. Les préfrontaux des

spécimens adultes sont très développés mésio-latéralement et leur largeur est quasiment identique à leur longueur. Le corps principal du frontal entre les orbites est trapu. Chez les adultes, les fenêtres supratemporales sont de forme sub-carrées mais le rapport "longueur / largeur" varie avec l'âge. La symphyse mandibulaire et le processus rétro-articulaire sont toujours proportionnellement plus courts que chez *M. superciliosus* et *M. leedsii*. Les couronnes dentaires sont comprimées, presque lisses et la carène est bien exprimée, l'apex est toujours pointu. La formule dentaire est de type 15-21 / 12-17.

4. *Metriorhynchus leedsii* Andrews, 1913

Synonymie :

V*	1913	<i>Metriorhynchus leedsii</i> nov.sp. ; Andrews, p.195, text-fig.73B, pl.11, fig.1
V	1913	<i>Metriorhynchus laeve</i> nov.sp. ; Andrews, p.192, text-fig.73A, pl.10 fig.1-5
	1936	<i>Metriorhynchus laevis</i> (sic) Andrews ; Kuhn, p.67
	1936	<i>Metriorhynchus leedsii</i> Andrews ; Kuhn, p.69
	1968	<i>Metriorhynchus leedsii</i> Andrews ; Wenz, p.177
	1968	<i>Metriorhynchus loeve</i> (sic) Andrews ; Wenz, p.177
V	1973	<i>Metriorhynchus leedsii</i> Andrews ; Steel, p.48, fig.19.11
V	1973	<i>Metriorhynchus laeve</i> Andrews ; Steel, p.48, fig.19-5
	1982b	<i>Metriorhynchus leedsii</i> Andrews ; Buffetaut, p.26
	1982b	<i>Metriorhynchus laeve</i> Andrews ; Buffetaut, p.26
V	1987	<i>Metriorhynchus leedsii</i> Andrews ; Adams-Tresman, p.179-194
V	1987	<i>Metriorhynchus laeve</i> Andrews ; Adams-Tresman, p.179-194

Holotype : crâne sub-complet, BMNH R 3540

Localité type : Région de Peterborough (Cambridgeshire, Angleterre)

Stratigraphie type : Lower ou Middle Oxford Clay (Callovien moyen et supérieur, Zones à Jason, Coronatum, Athleta et Lamberti)

Autres spécimens rapportés à cette espèce : crâne (LEI G 418 1956 25)

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien moyen et supérieur d'Angleterre

Discussion : Aucune différence notable n'a pu être mise en évidence entre *M. leedsii* et *M. laeve*. Andrews (1913) base la distinction entre ces deux formes sur des différences anatomiques localisées au niveau de la région péri-orbitaire. Une déformation post-mortem importante de cette région sur le crâne de *M. leedsii* est probablement à l'origine de cette méprise.

Ces deux espèces ont été créées essentiellement en raison de l'absence d'ornementation du crâne. La distinction "formes au crâne orné / formes au crâne lisse" est acceptée notamment par Wenz (1968) mais elle mentionnée et mise en doute par Buffetaut (1982b). Pour Adams-Tresman (1980 et 1987a), les différences minimales entre ces espèces et *M. superciliosus* ne justifient pas leur création.

Dans le présent travail, nous avons montré que les caractères morphométriques de *M. superciliosus*, *M. leedsi* et *M. laeve* étaient sensiblement identiques. Ces deux dernières formes entrent parfaitement dans le schéma de croissance mis en évidence : la forme du crâne de *M. leedsi* et de *M. laeve* est identique à celle des jeunes *M. superciliosus* (museau trapu, préfrontaux peu développés, arrière-crâne large, etc.). Nous avons montré que l'absence d'ornementation ne pouvait pas constituer un bon caractère diagnostique puisque d'une part tous les intermédiaires existent et d'autre part le frontal de certains spécimens est orné à l'arrière et totalement lisse à l'avant. En plus de l'expression d'une variation ontogénique, nous pensons que l'absence d'ornementation sur certains crânes (anglais uniquement) est liée à une variation géographique et/ou individuelle.

Par contre, le nombre de dents de *M. leedsi* (36-38 / 30-37) est très supérieur à celui de *M. superciliosus*. Si on regroupe ces formes dans une même espèce (comme le propose Adams-Tresman, 1987a) la variation intra-spécifique maximale est alors de 15 dents supérieures et de 19 dents inférieures ! La coexistence, en Angleterre, de deux espèces longirostres paraît donc plus logique, même si la distinction entre ces espèces ne repose que sur le nombre de dents.

Diagnose éméndée : Petite forme caractérisée par un nombre important de dents 36-38 / 30-37. Les dents sont petites, la couronne est basse et peu comprimée, la distance séparant les dents est faible. La surface dorsale du crâne est généralement peu ou pas ornée. La forme du museau est trapue : le rapport "largeur en avant des préfrontaux / longueur en avant des préfrontaux" est compris entre 0,32 et 0,37.

5. ? *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps, 1868)

Synonymie :

- * **1868a** *Teleosaurus hastifer* nov.sp. ; J.A. Deslongchamps, p.112-118
- 1869b** *Teleosaurus hastifer* Deslongchamps ; J.A. Deslongchamps, p.124-221
- 1867-69** *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps) ; E. Deslongchamps, p.343, pl.23 fig.2, pl.24 fig.1-5
- 1886** *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps) ; Lennier, p.71-80, pl.15 fig.1-4, pl.16 fig.1-2
- 1900** *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps) ; Sauvage, p.498-499
- 1936** *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps) ; Kuhn, p.66-67
- 1939** *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps) ; Bigot & Cardinet, p.26
- 1973** *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps) ; Steel, p.46, fig.19-6
- 1982b** *Metriorhynchus hastifer* (Deslongchamps) ; Buffetaut, p.26

Holotype : fragment de museau, détruit au Havre en 1944.

Localité type : Cap de la Hève, Calvados

Stratigraphie type : Kimméridgien inférieur (Zone à Cymodoce)

Autres spécimens rapportés à cette espèce : frag. antérieur de museau (SMC J 18212)

Répartition géographique et stratigraphique : Kimméridgien inférieur du Calvados

Discussion : Selon Wenz (1968 et 1970), *M. hastifer* est une forme brévirostre. Pour Buffetaut (1982b) au contraire, elle serait à rapprocher des formes longirostres. Le crâne est certes massivement charpenté et la forme externe des préfrontaux rappelle celle des brévirostrés. Cependant, la participation respective du maxillaire et du nasal à la constitution du museau (maxillaire long et nasal étroit), le nombre estimé de dents supérieures (22-23) et la forme de la surface alvéolaire montrent qu'il s'agit vraisemblablement d'une forme longirostre. Il convient cependant de noter que seulement deux fragments de crânes (aujourd'hui disparus) ont été rapportés à cette espèce ; c'est la raison pour laquelle un ? précède le nom de l'espèce. La figuration d'un crâne complet par E. Eudes-Deslongchamps (1867-69, pl.24 fig.5) résulte d'une interprétation qui accentue peut-être son apparence trapue.

Diagnose éméndée (d'après E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69 et Lennier, 1887) : Crâne au museau trapu, les bords externes des maxillaires sont parallèles, les nasaux sont longs et étroits. Les préfrontaux sont peu développés et quadrangulaires et leur bord externe courbé vers le bas. Le frontal est gracile. Les alvéoles dentaires sont de diamètres régulier et la distance les séparant est très faible. Le nombre total estimé de dents supérieures s'élève à 22 ou 23.

6 . *Metriorhynchus palpebrosus* (Phillips, 1871)

Synonymie :

V*	1871	<i>Steneosaurus palpebrosus</i> nov.sp. ; Phillips,
V	1890	<i>Metriorhynchus palpebrosum</i> (Phillips) ; Woodward & Sherbon, p.250
V	1936	<i>Metriorhynchus palpebrosus</i> (Phillips) ; Kuhn, p.65
V	1973	<i>Metriorhynchus palpebrosum</i> (Phillips) ; Steel, p.48
V	1982b	<i>Metriorhynchus palpebrosus</i> (Phillips) ; Buffetaut, p.26

Holotype : crâne sub-complet et hémi-mandibule, OUM J 29823

Localité-type : Shotover Hill (Oxfordshire, Angleterre)

Stratigraphie-type : Kimméridgien

Spécimens étudiés : holotype (OUM J 29823)

Répartition géographique et stratigraphique : Kimméridgien d'Angleterre

Discussion : Selon Buffetaut (1982b), cette espèce est encore proche de *M. superciliosus*. Elle s'en distingue cependant par la forme plus massive du museau, par la compression plus accusée de l'arrière-crâne et par la hauteur très importante de la totalité du crâne. Le nombre de dents est très comparable à celui de *M. superciliosus*. La partie du frontal située entre les orbites est reconstituée en plâtre. Sur le crâne avant la cassure, cette partie devait vraisemblablement être moins large et peut-être plus longue.

Un fragment antérieur de museau, retrouvé dans les collections du Naturmuseum de Olten (Suisse) pourrait être rapporté à cette espèce mais la conservation très incomplète empêche toute conclusion. Il provient de la région située entre Olten et Solothurn (Suisse) et daté du Kimméridgien inférieur.

Diagnose émendée : Crâne à la fois très longirostre, très massif et très haut. Le museau est large à sa base et de section sub-carrée au niveau de la pointe antérieure des nasaux. L'arrière-crâne est comprimé antéro-postérieurement, les fenêtres supratemporales sont grandes et sub-carrées. Les arcades, la barre post-orbitaire et la crête fronto-pariétale sont puissantes, le pilier postorbitaire est légèrement déplacé vers l'intérieur. La fenêtre pré-orbitaire est très grande. Les préfrontaux sont très développés dans les trois directions. Les reliefs de la face occipitale (apophyses basioccipitales, crêtes situées de part et d'autre du condyle et du foramen magnum) sont très saillants, hormi les reliefs exoccipitaux peu développés. Les alvéoles dentaires sont circulaires, grands et au nombre de 23-24 / 17-19.

7. *Metriorhynchus acutus* Lennier, 1887

Synonymie :

- * **1887** *Metriorhynchus acutus* nov.sp. ; Lennier, p.84-86, pl.20 fig.1 et 2 (? pl.21 fig.3)
- 1973 *Metriorhynchus acutus* Lennier ; Steel, p.48, fig.19-3
- 1982b *Metriorhynchus acutus* Lennier ; Buffetaut, p. 26

Holotype : crâne complet, détruit au Havre en 1944 (Cousin & Breton, 1994)

Localité type : Cap de la Hève, Calvados

Stratigraphie type : Kimméridgien inférieur (Zone à Cymodoce)

Spécimen rapporté à cette espèce : ? SMC J 29475a et b, Kimmeridge Clay de Ely (Cambridgeshire, Angleterre)

Répartition géographique et stratigraphique : Kimméridgien inférieur de Normandie et peut-être d'Angleterre.

Discussion : Cette espèce n'est connue que par un crâne, aujourd'hui disparu. Par de nombreux caractères, elle constitue une forme intermédiaire entre les *Metriorhynchus* longirostres du Callovien-Oxfordien (*M. superciliosus*) et *Geosaurus*. Le crâne est gracile, le museau étroit, les fenêtres supratemporales plus longues que larges, le processus antérieur du frontal est étroit, les os de la face dorsale sont peu ornés. Elle se distingue de *Geosaurus* par les narines externes non cloisonnées, la barre post-orbitaire encore très redressée, les fenêtres supratemporales sub-rectangulaires, la partie antérieure des préfrontaux non recourbée vers le bas.

La description originale et la figuration ne font pas mention de sillons palato-maxillaires qui ornent pourtant la face palatale de tous les *Metriorhynchidae*. Compte tenu de l'imprécision de la

figuration et de la description, il n'est probablement pas souhaitable d'accorder une trop grande importance à cette absence.

Diagnose éméndée (d'après Lennier, 1887) : Crâne très gracile au museau long, étroit et quasiment dépourvu d'ornementation. Les préfrontaux sont petits, non courbés à l'avant et de forme quadrangulaire. Le processus antérieur du frontal est long, le corps principal large et non découpé entre les préfrontaux, les processus latéraux formant partie de la barre post-orbitaire sont courts et sub-parallèles à l'allongement du crâne. Les fenêtres supratemporales sont sub-rectangulaires, de grand axe antéro-postérieur beaucoup plus long que l'axe transversal. Les choanes sont ovales, larges et apparemment pas cloisonnées. La rangée dentaire supérieure est probablement composée de 28 à 29 dents.

8. *Metriorhynchus casamiquelai* Gasparini & Chong, 1977

Synonymie :

V*	1977	<i>Metriorhynchus casamiquelai</i> nov.sp. ; Gasparini & Chong, p.341, fig.3-5
V	1978	<i>Metriorhynchus casamiquelai</i> Gasparini & Chong ; Gasparini, p.4, pl.1 fig.A
V	1981	<i>Metriorhynchus casamiquelai</i> Gasparini & Chong ; Gasparini, p.181
V	1985	<i>Metriorhynchus casamiquelai</i> Gasparini & Chong ; Gasparini, p.28, pl.1 fig.2
V	1987	<i>Metriorhynchus casamiquelai</i> Gasparini & Chong ; Adams-Tresman, p.192-193

Holotype : crâne complet et mandibule en connexion, IIG.1.080573

Localité type : Quebrada Sajasa (Province d'Antofagasta, Chili)

Stratigraphie type : Callovien, probablement moyen

Spécimen étudié : holotype

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien moyen du Chili

Discussion : Selon Adams-Tresman (1987a), les caractères permettant de discriminer *M. casamiquelai* (ornementation, forme des sutures crâniennes, relations morphométriques analysées par cet auteur, etc.) ne sont pas valides puisqu'ils forment une suite continue entre les valeurs extrêmes (p.192).

Nous avons montré dans ce travail que si cette espèce s'intégrait parfaitement dans le groupe constitué par les *Metriorhynchus* brévirostrés du Callovien et Oxfordien d'Europe Occidentale, certains caractères étaient très particuliers (forme des choanes, nombre de dents, développement des foramens occipitaux, distance prémaxillaire - nasal, composante mésio-latérale très importante). Les relations biométriques F/A et K/E montrent que parmi les brévirostrés, *M. casamiquelai* se singularise par un crâne relativement moins massif (F/A voisin de 0,36) et un museau plus trapu (K/E = 0,42).

Ainsi, cette forme n'est pas définie par une apomorphie mais plutôt par un ensemble de caractères dont chacun est commun à au moins un spécimen rapporté à *M. brachyrhynchus* ou *M. superciliosus*. L'importance de la composante mésio-latérale de la croissance représente la caractéristique principale du crâne de *M. casamiquelai*. Pour toutes ces raisons, il nous paraît plus justifié de maintenir la validité de cette espèce.

Diagnose émandée : Le crâne est massif, le museau est large et court. La distance prémaxillaire - nasal est proportionnellement longue. Les fenêtres supratemporales sont quadrangulaires, les arcades post-orbitaires sont massives. Les préfrontaux sont bien développés antéro-postérieurement et relativement peu mésio-latéralement. La forme des sutures prémaxillaire / maxillaire et frontal / nasal est conditionnée par une composante mésio-latérale importante ; de même, le frontal est très large entre les orbites. L'orbite est circulaire, le lacrymal et le foramen pré-orbitaire bien développés. Les choanes sont cloisonnées, la fosse ptérygoïdienne aussi large que longue. Les formamens de la face occipitale sont grands. La formule dentaire est de type 20-21 / 20-23.

9 . *Metriorhynchus westermanni* Gasparini, 1980

Synonymie :

- * **1980** *Metriorhynchus westermanni* nov.sp. ; Gasparini, p.97, pl.1 fig.A-B, pl.2 fig.A-C
- 1981** *Metriorhynchus westermanni* Gasparini; Gasparini, p.181
- 1985** *Metriorhynchus westermanni* Gasparini; Gasparini, p.28, pl.1 fig.3

Holotype : fragment postérieur de crâne et partie postérieure de la mandibule en connexion, McM J 1151r, Dept. of Geology, Mc Master University, Hamilton, Canada

Localité type : Placilla de Caracoles (Province de Antofagasta, Chili)

Stratigraphie type : Callovien (probablement moyen)

Répartition géographique et stratigraphique : Callovien moyen du Chili

Discussion : Ce fragment de crâne présente tous les caractères d'un jeune individu (taille réduite, forme de la table crânienne et des fenêtres supratemporales, orientation de la face occipitale, région prootique globuleuse, etc.). Comme le précise Gasparini, la non conservation des sutures et de la partie antérieure ne permet pas de conclure. Cependant, la mise en synonymie avec l'espèce *M. casamiquelai* doit être envisagée.

Diagnose émandée (d'après Gasparini, 1980) : Crâne de petite taille, les fenêtres supratemporales sont sub-circulaires et de grande taille, la barre post-orbitaire est épaisse et légèrement convexe vers le haut. Le frontal est large entre les orbites, les préfrontaux sont peu étendus latéralement. Toute la région du crâne est dépourvue d'ornementation. Les choanes ne sont pas cloisonnées.

10 . *Metriorhynchus potens* (Rusconi, 1948)

Synonymie :

- * **1948** *Purranisaurus potens* nov.gen. nov.sp. ; Rusconi, p.3-12, fig.6
- 1948** *Purranisaurus potens* Rusconi ; Rusconi, fig.1-4
- 1973** ? *Purranisaurus potens* Rusconi ; Gasparini, p.423, fig.1
- 1973** *Purranisaurus potens* Rusconi ; Steel, p.49, fig.19-12
- 1978** ? *Purranisaurus potens* Rusconi ; Gasparini, p.4
- 1981** ? *Purranisaurus potens* Rusconi ; Gasparini, p.181, pl.1 fig.B
- 1985** *Metriorhynchus potens* (Rusconi) ; Gasparini, p.28, pl.1 fig.4

Holotype : fragment de crâne sans l'extrémité antérieure du museau et fragment de mandibule.

Localité type : Malargüe (Province de Mendoza, Argentine)

Stratigraphie type : Tithonien terminal

Répartition géographique et stratigraphique : Tithonien terminal de la Province de Mendoza, Argentine

Discussion : D'abord rapporté à un plésiosaure (Rusconi, 1948a et b) puis à un nothosaure, ce spécimen appartient très certainement à un Metriorhynchidae (Kälin, 1955 ; Gasparini, 1973, etc.). Selon Gasparini (1973) ce spécimen doit être rapproché des *Metriorynchus* brévirostrés du Jurassique moyen d'Europe comme *M. cultridens*. Buffetaut (1982b) pense qu'il évoque plutôt *Dakosaurus*. Même si les dents à couronne peu comprimée rappelle plus les formes longirostrés comme *Metriorhynchus superciliosus* ou *Geosaurus*, ce spécimen se situe bien dans le groupe des brévirostrés. Il rappelle *Metriorhynchus* par la forme du frontal, des fenêtres supratemporales et par le développement mésio-latéral des préfrontaux. Par contre, la largeur relative du frontal au niveau des échancrures orbitaires rappelle *Dakosaurus* mais surtout *M. casamiquelai* du Callovien du Chili. Compte tenu de son état de conservation, il n'est pas possible de conclure mais son appartenance au genre *Metriorhynchus* semble plus argumenté.

Diagnose éméndée (d'après Gasparini, 1973) : crâne massif aux fenêtres supratemporales trapues et de forme régulièrement arrondie, la crête fronto-pariétale est massive. Le frontal est large entre les orbites et la partie postérieure est peu découpée. Les préfrontaux sont bien développés et leur contour extérieur est régulier. La base du museau en avant des préfrontaux est large. Sur la face occipitale, le supraoccipital forme une crête verticale bien marquée qui joint le foramen magnum et la crête pariétale. La fenêtre mandibulaire est absente. Les dents sont peu comprimées et de section circulaire.

11 . Espèces de validité douteuse

a : ? *Metriorhynchus ? incertus* Deslongchamps, 1868

Sous le nom de *Metriorhynchus ? incertus*, E. Eudes-Deslongchamps (1867-69, p.353) décrit un ostéoderme et huit vertèbres caudales qui feront aussi l'objet d'une description publiée *in* : Lennier (1887). Dans le podrome de 1867-69, Deslongchamps prenait soin d'indiquer qu'il ne s'agissait pas là d'une nouvelle espèce mais uniquement "d'une espèce à rechercher" (sic). Entre la rédaction et la publication de l'article de Lennier, celui-ci a recueilli un crâne sub-complet qu'il attribua à *M. incertus* ! (Lennier, 1887, p.80, pl.18 fig.1-2).

Si l'on en croit la figuration (la description est assez sommaire), ce spécimen montrerait à la fois des similitudes avec *Metriorhynchus* et *Dakosaurus*. La forme générale du crâne, du frontal, des préfrontaux, des nasaux et l'étroitesse de la surface inter-alvéolaire rappellent *Dakosaurus*. Par contre, le museau paraît relativement plus gracile, les processus latéraux du frontal sont moins projetés vers l'arrière et les préfrontaux sont moins développés antéro-postérieurement que chez ce genre. Ce crâne ayant malheureusement été détruit durant la seconde guerre au Havre et ne possédant pas de description plus détaillée que celle de Lennier, il est impossible de conclure. Par ses similitudes à la fois avec *Metriorhynchus* et *Dakosaurus*, c'est vraisemblablement à proximité de cette forme que doit se situer la différenciation vers le genre *Dakosaurus*.

b : *Metriorhynchus littoreus* Sauvage, 1874

La série syntypique de cette espèce se compose de plusieurs petits fragments du squelette post-crânien et d'un fragment de museau (Sauvage, 1874, p. 45-48, pl.7 fig.3, MHNB 58, AN 352). Ce matériel est très insuffisant pour proposer une attribution même avec doute. Buffetaut (*in* : Buffetaut *et al.*, 1986) pense même qu'il peut s'agir en fait d'un fragment de museau de *Steneosaurus* (p.79).

B2.2.2b - Sous-tribu Geosaurini

Diagnose différentielle : Les narines externes sont très allongées et totalement ou partiellement cloisonnées. Le frontal est de forme très découpée, les processus latéraux sont obliques par rapport à l'axe du crâne. Les fenêtres supratemporales sont ovoïdes, la longueur étant supérieure à la largeur. La partie antérieure du préfrontale est courbée vers le bas. Les fenêtres temporales inférieures sont courtes et hautes.

1. Genre *Geosaurus* Cuvier, 1824

Ce genre a été discuté en détail par Fraas (1902) et Broili (1932). Nous ne précisons donc que les principales caractéristiques et les nouvelles découvertes. Pour les listes synonymiques détaillées, nous renvoyons pour les anciennes références à Broili (1932), Kuhn (1936) et Steel (1973).

Diagnose : Crâne presque sans ornementation. Rostre très gracile. Les préfrontaux sont de forme arrondie. Les orbites sont très grandes, parfois plus grandes que les fenêtres supratemporales. Le frontal est découpé, l'angle formé par les processus latéraux tend à se réduire. Les fenêtres supratemporales sont sub-circulaires chez les jeunes et très allongées chez les adultes. Les arcades temporales supérieures sont dans un plan plus bas que la crête fronto-pariétale. Les fenêtres temporales inférieures sont trapues. La face occipitale est élevée. L'angulaire et le surangulaire sont très développés antérieurement. Les couronnes dentaires sont peu comprimées, sans carène et presque lisses.

Discussion : Depuis le début du siècle dernier, de très nombreux spécimens furent rapportés à ce genre. En fait, comme le fait remarquer Broili (1932), c'est le cas de la plupart des fragments de Metriorhynchidae (et parfois de Teleosauridae) graciles du Jurassique supérieur d'Europe. La plupart de ces spécimens, conservés dans des collections allemandes, ont été détruits ou sont maintenant considérés comme disparus.

Espèce-type : *Geosaurus giganteus* (Soemmering, 1816)

Espèces retenues : *Geosaurus giganteus* (Soemmering, 1816), *G. gracilis* (Meyer, 1830), *G. suevicus* Fraas, 1902 et *G. araucanensis* Gasparini & Dellapé, 1976

Espèces non retenues : *G. gigondarum* (Raspail, 1842), *G. mitchelli* De Kay, 1830 ; *G. soemmeringi* Meyer, 1860

1. *Geosaurus giganteus* (Soemmering, 1816)

Holotype : crâne incomplet (de l'extrémité antérieure des nasaux à la partie postérieure des orbites) et déformé, BMNH R 1229

Localité type : Monheim (Franconie, Allemagne)

Stratigraphie type : Probablement Tithonien inférieur, Zone à Hybonotum

Discussion : Cette espèce n'est connue que par le spécimen type. Quelques restes du squelette post-crânien lui ont été rapportés au siècle dernier mais aucun argument valable ne permet de les associer au crâne type. *G. giganteus* paraît cependant valide en raison notamment de ses formes plus trapues que chez les autres espèces. Le type est écrasé méso-latéralement ce qui occulte une grande partie de ses caractéristiques.

Diagnose : La partie conservée du crâne est trapue. Les orbites sont grandes et sub-circulaires. La fenêtre pré-orbitaire est bien développée et terminée antérieurement par un sillon. Les dents sont lisses, comprimées vestibulo-lingualement et sont parcourues par une carène discrète.

2 . *Geosaurus gracilis* (Meyer, 1830)

Synonymie :

- * 1830 *Rhacheosaurus gracilis* n.gen. n.sp. ; Meyer, p.518
- 1852 *Steneosaurus elegans* n.sp. ; Wagner, p.98, pl.14
- (?) 1854 *Teleosaurus gracilis* (Meyer) ; Alton & Burmeister, p.68
- (?) 1858 *Cricosaurus* n.gen. ; Wagner, p.3-5, pl.1, 2 et 3 fig.1-3
- V. 1871 *Metriorhynchus gracilis* (Meyer) ; Philipps, p.384 fig.188-189
- V. 1885 *Metriorhynchus gracile* (sic) (Meyer) ; Woodward, p.502
- 1902 *Geosaurus gracilis* (Meyer) ; Fraas, p.65
- V. 1906 *Geosaurus gracilis* (Meyer) ; Ammon, p.62-71, fig.3-9
- 1932 *Geosaurus gracilis* (Meyer) ; Broili, p.127-142, fig.1-6
- 1936 *Geosaurus gracilis* (Meyer) ; Kuhn, p.71-72
- 1936 *Metriorhynchus gracilis* (Meyer) ; Kuhn, p.65
- 1973 *Geosaurus gracilis* (Meyer) ; Steel, p.44

Localité type : Daiting (Bavière, Allemagne)

Stratigraphie type : Tithonien inférieur, Zone à Hybonotum

Spécimens rapportés à cette espèce : squelette incomplet (BMNH 43005), squelette complet (BMNH R 3948, décrit par Ammon, 1905)

Répartition géographique et stratigraphique : Cette espèce n'est reconnue que dans les gisements de Bavière et de Franconie (Allemagne), Daiting et Eischadt, datés de la Zone à Hybonotum (Zeiss, 1968)

Discussion : La reconstitution faite par Broili (1932) fausse les comparaisons. Toute la partie frontale est reconstituée et la forme des fenêtres supra-temporales est très suspecte. Comme nous avons pu l'observer sur l'un des spécimens conservés au British Museum (BMNH R 3948, lui aussi fracturé au niveau du frontal), les fenêtres supratemporales ont une forme beaucoup plus allongée que sur la reconstitution de Broili (1932).

Cette espèce diffère de *G. giganteus* par son crâne beaucoup plus gracile. La forme du crâne rappelle encore beaucoup celle de *Metriorhynchus* (les narines externes sont très allongées mais ne sont apparemment pas entièrement cloisonnées, la fenêtre pré-orbitaire est grande, etc.).

Le crâne s'élargit régulièrement vers l'arrière, les nasaux sont bien développés mesio-latéralement. Les préfrontaux, bien que très longs, sont loin d'atteindre le développement de ceux de *G. suevicus* ou même de *G. araucanensis*. Les fenêtres supratemporales sont ovales mais la barre post-orbitaire forme encore un angle relativement ouvert vers l'arrière. Ces caractères montrent que

cette forme est encore proche des formes kimméridgiennes de *Metriorhynchus* comme *M. acutus*. Il s'en distingue cependant par la courbure ventrale de la partie antérieure des préfrontaux, la forme très découpée du frontal et les fenêtres temporales supérieures ovales.

Diagnose : Le crâne est gracile et s'élargit régulièrement vers l'arrière. Le processus antérieur du frontal est étroit. Les préfrontaux sont très étroits vers l'arrière et fortement courbés à l'avant. La fenêtre pré-orbitaire est très creusée et entre presque en contact avec l'oeillère du préfrontal. La face occipitale est élevée et les processus latéraux du pariétal sont très haut. La bordure occipitale des fenêtres supratemporales est haute et régulièrement arrondie. Chaque prémaxillaire porte 3 dents et le maxillaire de 18 à 20.

3. *Geosaurus suevicus* Fraas, 1902

Synonymie :

*	1901	<i>Geosaurus suevicus</i> n.sp. ; Fraas, p.409-418
	1902	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Fraas, p.41-71, pl.5-8
non	1928	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Piveteau, p.32-36, fig.1-2
	1936	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Kuhn, p.70
	1973	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Steel, p.44
	1976	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Gasparini & Dellapé, p.C1-C15
	1980b	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Buffetaut, p.11-22
	1982b	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Buffetaut, p.26-28, fig.3D
	1995	<i>Geosaurus suevicus</i> Fraas ; Mazin <i>et al.</i> (sous presse)

Localité type : Nusplingen (Suisse)

Stratigraphie type : Probablement Tithonien inférieur, Zone à Hybonotum

Répartition géographique et stratigraphique : Cette espèce n'est connue avec certitude que dans les bassins du Jura Blanc de Suisse et d'Allemagne.

Discussion : Nous ne décrivons pas cette espèce en détail et renvoyons pour cela à la très belle étude de Fraas (1902). Cette espèce est la plus dérivée du genre par rapport à *Metriorhynchus*. Les narines sont cloisonnées, les préfrontaux fortement développés et courbés à l'avant. Le frontal est très découpé postérieurement aux orbites et trapu à l'avant. Les orbites sont énormes, les fenêtres supratemporales sont très étroites antérieurement et plus larges à l'arrière. Fraas (1902) mentionne la disparition des fenêtres pré-orbitaires. Sur certains spécimens cependant, la partie antérieure du préfrontal et du nasal est encore marquée par le creusement d'une cuvette allongée. *G. suevicus* se distingue aisément des autres espèces de *Geosaurus* notamment par la forme gracile du rostre, associé à un crâne de forme ovoïde aux fenêtres supratemporales très étroites. Sur certains spécimens, Fraas mentionne la présence de 4 dents prémaxillaires... ce caractère n'a pu être vérifié sur aucun spécimen encore disponible en collection.

La partie caudale décrite par Raspail (1842) dans le Néocomien du Vaucluse sous le nom de *Neustosaurus gigondarum* fût rapportée au genre *Geosaurus* par Piveteau (1928). En accord avec Buffetaut (1982b), il est probable que ce spécimen soit plutôt à rapprocher de *Dakosaurus*, connu dans ces niveaux et de plus forte taille.

Diagnose : Crâne au rostre très gracile. Les narines externes sont totalement cloisonnées. Les préfrontaux sont très développés et fortement courbés vers le bas en avant des orbites. Les fenêtres pré-orbitaires sont occultées. Le crâne subit un net élargissement au niveau des préfrontaux. Le processus antérieur du frontal est court, les processus latéraux sont projetés vers l'arrière, les arcades temporales supérieures forment un angle inférieur à 45° entre elles. Les fenêtres supra-temporales sont très étroites à l'avant, allongées et de forme arrondie. Les fenêtres temporales inférieures sont très réduites. Les branches mandibulaires sont essentiellement constituées par l'allongement des coronoïdes, angulaires et surangulaires. Le nombre total de dents est compris entre 26 et 27.

4 . *Geosaurus araucanensis* Gasparini & Dellapé, 1976

Synonymie :

V*	1976	<i>Geosaurus araucanensis</i> , n.sp. ; Gasparini & Dellapé, p.1-21, pl.1 et 2
V	1981	<i>Geosaurus araucanensis</i> Gasparini & Dellapé ; Gasparini, p.177-205
V	1982b	<i>Geosaurus araucanensis</i> Gasparini & Dellapé ; Buffetaut, p.28
V	1985	<i>Geosaurus araucanensis</i> Gasparini & Dellapé ; Gasparini, p.23-34
V	1992	<i>Geosaurus araucanensis</i> Gasparini & Dellapé ; Gasparini, p.361

Holotype : Crâne complet et mandibule, MLP 72.IV.7.1

Localité type : Cerro Lotena (Dept. Zapala, Prov. de Neuquén, Argentine)

Stratigraphie type : Formation Vaca Muerta, Tithonien inférieur ou moyen

Spécimens étudiés : Holotype (MLP 72.IV.7.1), crâne (MLP 72.IV.2), fragment de crâne (MLP 72.IV.3), crâne complet (MLP 72.IV.4), fragments de rangées dentaires (MLP 86.IV.25.1), fragment de crâne (MLP 86.XI.5.7)

Répartition géographique et stratigraphique : Tithonien inférieur ou moyen d'Argentine

Discussion : comme le mentionnent Gasparini & Dellapé (1976) les similitudes entre cette forme et *G. suevicus* sont nombreuses sur le crâne (forme générale du crâne, du museau, des fenêtres temporales inférieures, des préfrontaux, etc.). Les principales différences résident dans la forme des processus antérieur et latéraux du frontal et dans l'existence chez *G. araucanensis* de fenêtres pré-orbitaires. Cette espèce se rapproche donc plus de l'espèce européenne *G. gracilis* avec qui elle partage un certain nombre de plésiomorphies qui témoignent de l'origine européenne de l'espèce sud-américaine. Nous reviendrons ultérieurement sur les implications paléobiogéographiques d'une telle hypothèse.

Diagnose émendée (d'après Gasparini & Dellapé, 1976) : crâne relativement petit, très gracile et dépourvu d'ornementation. Le museau est long et étroit. Les narines externes sont entièrement cloisonnées. La fenêtre pré-orbitaire est très développée. Les préfrontaux sont allongés mais peu saillants latéralement, les lacrymaux sont courts et trapus. Les nasaux sont larges à leur base, le processus antérieur du frontal est découpé et les processus latéraux sont peu projetés vers l'arrière. La face occipitale est élevée, les reliefs exoccipitaux sont saillants. La fosse ptérygoïdienne est ovale. La mâchoire supérieure porte de 30 à 31 dents et la mandibule 29.

2. Dakosaurus Quenstedt, 1856

Comme le précédent, ce genre a été discuté en détail par Fraas (1902). Il n'est connu que par quelques restes épars, un squelette incomplet (Fraas, 1902) et un squelette très incomplet du Crétacé inférieur de Provence (Debelmas & Strannoloubsky, 1957).

Diagnose : Forme massive au crâne très trapu. Le rostre est très court, large et très élevé. Les maxillaires sont réduits, les prémaxillaires très développés et les narines externes larges et probablement cloisonnées. La fenêtre pré-orbitaire est présente, les préfrontaux sont très larges et se terminent antérieurement par une pointe aiguë. Le frontal est court, les processus latéraux forment un angle fermé par rapport à l'allongement du crâne. Les fenêtres supratemporales sont pincées à l'avant et très dilatées et sub-carrées à l'arrière. La face occipitale est très élargie. Les surfaces articulaires des carrés et des articularies sont très étroites mésio-latéralement. Les dents sont presque lisses, comprimées vestibulo-lingualement, fortement carénées et parfois crênelées.

Discussion : En raison de la rareté des restes crâniens, une analyse de la variabilité est impossible. La diagnose du genre est donc essentiellement basée sur le spécimen décrit par Fraas (1902) et rapporté à *D. maximus*.

Espèce type : *D. maximus* (Plieninger, 1846)

Espèce retenue : *D. maximus* (Plieninger, 1846)

Espèces de validité incertaine : *D. lissocephalus* Seeley, 1869 ; *D. lapparenti* Debelmas & Strannoloubsky, 1957 ; *D. n.sp.*

Espèces non retenues : *D. manselii* Hulke, 1870 ; *D. paradoxus* (Wagner, 1853) ; *D. primaevus* (Sauvage, 1871)

1. Dakosaurus maximus (Plieninger, 1846)

Synonymie : Le nombre de découvertes sporadiques rapportées à cette espèce est très important ; nous nous bornerons donc à donner la liste des principales. Pour les citations de découvertes plus anecdotiques, nous renvoyons à la liste complète proposée par Kuhn (1936, p.73-74).

- * 1846 *Geosaurus maximus* n.sp. ; Plieninger, p.150, pl.3 fig.3
- 1852 *Dakosaurus maximus* n.gen. ; Quenstedt, p.112, pl.8 fig.4
- p. 1870 *Steneosaurus manselii* n.sp. ; Hulke, p.167, pl.9
- 1873 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Sauvage, p.380
- p. 1890 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Woodward & Sherbon, p.224
- 1894 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Sauvage, p.922
- 1900b *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Sauvage, p.498-499
- 1902 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Sauvage, p.25-27, pl.3 fig.5-6 (? pl.4 fig.6 ; pl.5 fig.2)
- p. 1902 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Fraas, p.7-38, fig.1-6, pl.1 et (? 2 et 3, 4)
- (?) 1922 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Corroy, p.1192
- 1926 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Huene, p.600, pl.26 fig.27
- (?) 1928 *Geosaurus gigondarum* (Raspail) ; Piveteau, p.32
- 1955 *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Kälin, p.733, fig.31
- 1982b *Dakosaurus maximus* (Plieninger) ; Buffetaut, p.26

Holotype : fragment de mandibule (disparu ?)

Localité type : ? Daiting (Bavière, Allemagne)

Stratigraphie type : Probablement Tithonien inférieur, Zone à Hybonotum

Discussion : Cette espèce est connue par un squelette incomplet décrit par Fraas (1902), par de rares fragments de crânes et de nombreuses dents isolées. La mise en synonymie avec les espèces mentionnées dans la liste est délicate car celles ci ne sont connues que par des dents isolées ou des éléments du squelette post-crânien peu caractéristiques.

L'espèce *D. lissocephalus* est connue par un petit crâne incomplet qui pourrait représenter un stade juvénile de *D. maximus* (voir discussion de *D. lissocephalus*). Il n'est pas possible de préciser l'attribution des dents isolées signalées dans le Néocomien de la Meuse par Corroy (1922).

Diagnose : Crâne très massif, de forme triangulaire. Les narines externes sont ovales mais très larges, les maxillaires restent soudés sur la ligne mésiale sur une courte distance entre nasaux et prémaxillaires. Les nasaux sont courts et larges à la base. Les préfrontaux sont de forme amygdaloïde, la pointe antérieure est très très fine et la base postérieure très large. Le frontal est court, la bordure antérieure des fenêtres supra-temporales est très étroite, la partie postérieure très large. Comme chez *Metriorhynchus*, le coronoïde, réduit ne participe pas à la formation de la face externe de la mandibule. L'angulaire et le surangulaire sont peu développés vers l'avant. Le prémaxillaire porte 3 dents et le maxillaire 13.

2 . Espèces de validité incertaine

a - *Dakosaurus lissocephalus* Seeley, 1869

Le crâne des Kimmeridge Clay (*s.l.*) de Ely (SMC J 29419, Cambridgeshire) décrit par Seeley (1869) est très incomplet (il manque notamment le rostre en avant des nasaux et l'arcade

temporale supérieure droite) mais montre cependant quelques caractères assez différents de ceux rencontrés sur le crâne de *D. maximus* décrit par Fraas (1902). La pointe antérieure du frontal est longue et découpée, le bord mésial de la partie postérieure du préfrontal est concave de sorte que le préfrontal adopte une forme symétrique par rapport à l'axe transversal. L'angle postérieur externe de la fenêtre supra-temporale est arrondi et peu projeté vers l'arrière.

L'étude de *M. brachyrhynchus* (LPP.M.22) du Callovien moyen du Poitou a permis de montrer que la croissance des préfrontaux et de la pointe postérieure des nasaux s'opérait par recouvrement du processus antérieur du frontal. De même, nous avons vu que l'arrière crâne subissait une allométrie fortement majorante dans le sens méso-latéral. Dans ce contexte, le crâne de *D. lissocephalus* pourrait représenter un stade juvénile de *D. maximus*. La taille de ces crânes et la forme ouverte des sutures de *D. lissocephalus* confirme ces hypothèses (le crâne de *D. maximus* dépasse 90 cm alors que celui de *lissocephalus* n'excède pas 30 à 35 cm estimés). Compte tenu de la rareté du matériel, il nous paraît souhaitable de maintenir provisoirement cette espèce.

b - *Dakosaurus lapparenti* Debelmas & Strannoloubsky, 1957

Cette espèce est connue par les restes très incomplets d'un squelette du Néocomien du Var. Les caractères utilisés par Debelmas & Strannoloubsky (1957) sont peu significatifs et portent essentiellement sur des différences de taille avec *D. maximus* ou sur des différences anatomiques variant avec l'âge (largeur basale du rostre, fermeture de l'angle postérieur des nasaux, etc.). Pour cette espèce aussi, un seul spécimen est connu et il est impossible de conclure de façon satisfaisante. Il paraît donc préférable de maintenir l'espèce en espérant la découverte de nouveau matériel.

c - *Dakosaurus* nov.sp.

Synonymie :

Vm	1985	<i>Metriorhynchus</i> aff. <i>durobrivensis</i> ; Gasparini, p.27-28, pl.1 fig.5
Vm	1987	<i>Metriorhynchus</i> aff. <i>durobrivensis</i> ; Goñi, p.1-8, pl.1 fig.1-4
Vm	1992	<i>Metriorhynchus</i> aff. <i>durobrivensis</i> ; Gasparini, p.361-364

Holotype : fragment antérieur de rostre, conservé de la partie postérieure des prémaxillaires à la pointe antérieure des nasaux. Museo de Historia Natural, San Rafael, Mendoza (Argentine), PV 344

Localité type : Cari-Lauquen, Prov. de Mendoza. Argentine

Stratigraphie type : Calcaires gris-noirs (Goñi. 1987), Lower Vaca Muerta Fm., Tithonien inférieur ou moyen (Leanza & Zeiss, 1993)

Discussion : Ce fragment de rostre a été rapporté à *M. aff. durobrivensis* en raison de la brièveté de la distance prémaxillaire - nasal. En fait, comme le suggère Gasparini (1985, p.28), ce fragment montre de nombreuses affinités avec *Dakosaurus* et plus précisément avec *D. maximus* (largeur basale du rostre, la section du rostre est très élevée, la suture dorsale prémaxillaire-maxillaire est perpendiculaire à l'allongement du crâne, etc.). Il diffère de *D. maximus* par son rostre plus élevé et plus court encore (les prémaxillaires ne sont distants que de 9 cm des fenêtres pré-orbitaires). Les dents sont mal conservées mais sont fortes, peu comprimées et probablement carénées. L'ornementation de la couronne n'est pas connue.

Ce spécimen représente très vraisemblablement une nouvelle espèce de *Dakosaurus* et le premier représentant de ce genre en Amérique du Sud.

Diagnose : Rostre de grande taille, extrêmement court, élevé et large. La suture prémaxillaire-maxillaire est perpendiculaire à l'allongement du crâne. Les maxillaires sont courts et hauts, ils ne séparent les prémaxillaires des nasaux que sur quelques millimètres. Les nasaux forment un triangle presque isocèle et sont très bombés. Sur la face ventrale, les deux sillons palato-maxillaires sont bien exprimés. Les dents de remplacement (mal conservées) sont fortes, peu comprimées et probablement carénées.

3. Spécimens de rang taxonomique incertain

a - *Enaliosuchus* ? Koken, 1883

Ce genre fut créé (avec l'espèce *macrospondylus*) sur des éléments du squelette post-crânien provenant du Néocomien (s.l.) de Hills Osterwaldes (Nord de l'Allemagne). En 1921, Schröder rapporte à ce genre un crâne bien conservé du Crétacé inférieur d'Allemagne du Nord ; Kuhn (1936) crée pour celui ci une nouvelle espèce : *E. schröderi* sans toutefois en donner de diagnose. Selon Buffetaut (1982b), ce crâne est très proche de *Geosaurus*.

Ce crâne se rapproche en effet de *G. gracilis* par la forme générale du crâne, des fenêtres supra-temporales, par le développement des nasaux et la forme de la face occipitale. La partie frontale est très différente mais nous avons déjà mentionné que la reconstitution faite de cette région chez *G. gracilis* n'était pas correcte... Les différences portant sur la forme des préfrontaux peuvent être dues à une différence d'âge entre ces deux spécimens. Sur la face latérale, les fenêtres temporales inférieures sont trapues et la fenêtre pré-orbitaire est présente, comme chez *G. gracilis*. Il existe cependant deux différences majeures entre *Enaliosuchus* et *Geosaurus* : la partie antérieure du préfrontal n'est pas courbée vers le bas et les dents sont ornées de fortes côtes longitudinales.

Ces différences semblent suffisamment importantes pour maintenir - au moins provisoirement - le genre *Enaliosuchus*. Le manque de matériel disponible ne permet cependant pas de conclure.

b - *Neustosaurus ? gigondarum* Raspail, 1842 cf. *Dakosaurus*

Sous le nom de *Neustosaurus*, Raspail décrit la partie postérieure d'un squelette comprenant la ceinture pelvienne, les membres postérieurs et la queue et provenant du Néocomien du Vaucluse. Ce spécimen fut, dans un premier temps, rapproché de *Enaliosuchus* puis rapporté à *Geosaurus* par Piveteau (1928). En accord avec Buffetaut (1982b), il est difficile de se prononcer sur cette partie du squelette mais la forte taille de ce spécimen nous amène plus à le rapprocher de *Dakosaurus*.

c - ? *Capellinosuchus mutinensis* Simonelli, 1896

Sous ce nom, fut décrit le fragment d'un rostre en connexion avec la partie antérieure de la mandibule. Ce spécimen provient du "Crétacé inférieur" de San Valentini (Emilia, Italie). Si, comme le précise Gortani (1926-27), il n'y a pas de narines externes sur le prémaxillaire, ce spécimen ne peut pas être un Crocodylia. D'après Simonelli cependant, il existe une "trace des narines externes". Dans ce cas, ce spécimen pourrait être rapporté à *Dakosaurus* en raison de la forme des dents. Simonelli (1896) compte 2 (!) ou 3 dents sur le prémaxillaire et 9 sur la partie conservée du maxillaire en avant de la pointe antérieure des nasaux.

C . PALEOENVIRONNEMENTS

BIOCHRONOLOGIE

PALEOBIOGEOGRAPHIE

I . PALEOENVIRONNEMENTS

Afin de bien apprécier les potentialités migratoires des *Thalattosuchia* au cours du Jurassique, la méthode la plus "directe" consiste à analyser les modalités adaptatives du squelette au milieu marin. Fraas (1902) puis Westphal (1962a) et Krebs (1962, 1967 et 1968) notamment ont détaillé l'anatomie du squelette et ont montré la profonde adaptation des *Thalattosuchia* à ces milieux. Cette thématique est actuellement l'objet d'un travail synthétique dans le cadre d'une thèse d'Université (Hua, en cours) ; nous ne détaillerons donc pas les modifications anatomiques.

Selon Fraas (1902), *Metriorhynchus* est très bien adapté à la locomotion en milieu marin : les membres antérieurs sont plus courts et plus larges, la colonne vertébrale est capable de mouvements de bas en haut, le crâne est allégé, l'armure dermique est absente, etc. Selon Buffetaut (1979a) *Metriorhynchus* est un très bon plongeur et un nageur efficace. Pour Buffetaut (1980a) et Hua (1994), ces formes devaient fréquenter les plates formes à la poursuite d'ammonites qui constituaient l'essentiel de leur régime alimentaire. L'anatomie de *Dakosaurus* et de *Geosaurus* est encore plus modifiée vers une adaptation maximale à la vie en milieu marin (Fraas, 1902).

Les *Teleosauroides* sont réputés moins bons nageurs et leur anatomie est moins modifiée que celle des *Metriorhynchoidea* (Westphal, 1962a) : l'armure dermique est encore présente, les membres antérieurs sont moins modifiés, sur les spécimens du Callovien moyen du Poitou, on peut observer que les os du crâne sont moins allégés que ceux de *Metriorhynchus*. Pour Westphal, les *Steneosaurus* du Lias étaient essentiellement littoraux et fréquentaient surtout les rivages. Selon Krebs (1962, 1967 et 1968), *Machimosaurus* est un très bon nageur et plongeur du Jurassique supérieur dont l'habitat est la haute mer. Comme le précise Buffetaut (1982b), ces deux hypothèses ne sont pas contradictoires mais indiquent plutôt l'amélioration de l'adaptation au milieu marin au cours du Jurassique.

Une méthode plus indirecte consiste à analyser les dépôts dans lesquels ont été trouvés les restes fossiles de *Thalattosuchia*.

La plupart des découvertes de *Teleosauroides* et de *Metriorhynchoidea* proviennent de dépôts marins de plate forme relativement peu profonde en milieu calme. C'est le cas, dans le Dogger, des gisements de l'Oxford Clay anglais (Martill *et al.*, 1994 ; Hudson & Martill, 1994), de Normandie (Riout *et al.*, 1989), du Poitou (Barale *et al.*, 1974 ; Vignaud *et al.*, 1993a) ou de Bourgogne (Buffetaut & Thierry, 1977) et dans le Malm du Quercy (Vignaud *et al.*, 1993a et Hantzpergue & Lafaurie, 1994) ou encore du Jura suisse (Meyer, 1994). En Amérique du Sud, Gasparini (1977, 1981 et 1985) précise que les *Thalattosuchia* (essentiellement des *Metriorhynchoidea*) découverts en Argentine et au Chili proviennent aussi de ce type de milieu marin peu profond. Signalons cependant que le *Machimosaurus* décrit par Krebs (1968) au Portugal provient de dépôts saumâtres.

Dans le Lias, des gisements de Holzmaden (Allemagne) et de Whitby (Angleterre) proviennent de milieux de bassins plus ou moins confinés dont on ne connaît pas très bien les caractéristiques paléocéologiques. La proximité du rivage est cependant très généralement reconnue (Westphal, 1962a).

Malgré les modifications anatomiques plus importantes chez les *Metriorhynchoidea*, leurs restes sont très souvent associés à ceux des *Teleosauroides* (Callovien anglais, normand et poitevin, Kimméridgien et Tithonien anglais, boulonnais, souabe, suisse, etc.). La richesse des gisements provenant des dépôts de plate forme ou de mer épicontinentale peut provenir d'un biais taphonomique (la plupart des gisements de reptiles *s.l.* du Jurassique moyen et supérieur provient de tels dépôts). Les restes provenant de milieux plus ouverts et plus pélagiques ne sont pas rares mais sont généralement plus fragmentaires et moins bien conservés comme dans l'Oxfordien de Bourgogne (Buffetaut & Thierry, 1977), des Charentes (Buffetaut, 1977b et Vignaud *et al.*, 1993a) ou même du Kimméridgien du Quercy (Vignaud *et al.*, 1993a). La répartition paléoenvironnementale globale des *Thalattosuchia* durant le Jurassique s'étage donc des milieux littoraux (voire deltaïques) aux milieux de bassins peu profonds.

Il est donc probable que le milieu de vie des *Thalattosuchia* se situait à proximité des terres émergées, mais ils devaient pouvoir s'aventurer plus ou moins épisodiquement en haute mer.

La comparaison proposée par Buffetaut & Thierry (1977) avec l'actuel *Crocodylus porosus* est intéressante. Comme nous l'avons vu (Fig. 6), cette espèce est capable aussi bien de fréquenter les milieux fluviaux et fluvio-deltaïques que la haute mer. Des capacités migratoires sensiblement identiques, ou même supérieures, peuvent être envisagées pour les *Thalattosuchia*.

Les incidences sur la répartition paléobiogéographique sont importantes puisque aucune barrière marine ne devait pouvoir restreindre les capacités migratoires des *Metriorhynchoidea*. Les *Teleosauroides* par contre ne devaient s'éloigner des rivages qu'occasionnellement : leurs capacités migratoires sont donc probablement plus restreintes.

II . BIOCHRONOLOGIE

Depuis le début du siècle dernier, les termes stratigraphiques employés sont hétérogènes (souvent d'extension locale ou régionale) et parfois très succincts ou imprécis. Le nombre pléthorique de termes et le manque de corrélations stratigraphiques inter-régionales rendaient hasardeuse toute tentative de synthèse biochronologique et paléobiogéographique.

Depuis quelques décennies, des échelles biochronologiques précises ont été mises au point dans le Jurassique, notamment grâce aux ammonites.

Dans un premier temps, nous avons répertorié toutes les découvertes de *Thalattosuchia* à travers le monde et précisé - quand cela fut possible - la position stratigraphique et géographique (Fig. 80).

Dans un second temps, nous proposons une corrélation synthétique biochronologique des principales faunes de *Thalattosuchia* inventoriées (Fig. 81a et b). Cette synthèse - jamais encore réalisée - permet de mieux appréhender les relations paléobiogéographiques. Ce travail précise (en ne prenant en compte que les *Thalattosuchia*) et étend à l'ensemble du Jurassique la synthèse réalisée pour les Reptiles marins du Jurassique moyen et supérieur (*in* : Mazin *et al.*, 1995). Cette synthèse n'aurait pu être mise au point sans le savoir de MM. E. Cariou, P. Hantzpergue et J.M. Mazin.

Parmi les formations mentionnées, certaines n'ont pu être positionnées précisément.

- La Formation Kota en Inde est datée du sommet du Rhétien à l'Hettangien par Krishna (1987) mais du Lias supérieur par Kutty *et al.* (1987).

- La Formation Ziliujing de la Province du Sichuan (Chine) est datée du Lias (*s.l.*) et peut - peut-être - être corrélée avec la Formation Kota (Li, 1994, comm.pers.).

- Le Toarcien d'Europe : parmi les *Thalattosuchia* provenant du Toarcien d'Europe, les gisements allemands notamment ne sont pas tous précisément datés. De plus, la provenance exacte de nombreux spécimens n'est pas connue.

- Le Malm d'Europe : la provenance et la biochronologie sont parfois peu détaillées dans le Kimméridgien et le Tithonien d'Allemagne et d'Angleterre (la formation des Kimmeridge Clay notamment recouvre tout le Kimméridgien, le Tithonien inférieur et la base du Tithonien moyen, *in* : Mazin *et al.*, 1995).

- La Formation Karkah (Dagestan, CEI) est rapportée au Jurassique moyen (*s.l.*) par Yefimov (1982).

- L'Oxford Clay anglais : les nombreux spécimens provenant de cette formation ne sont ni positionnés géographiquement ni stratigraphiquement et sont rapportés généralement à l'Oxford Clay (*s.l.*) qui recouvre en fait le Callovien moyen, supérieur et l'Oxfordien inférieur. Grâce aux travaux de D. Martill (Martill, 1985 ; Martill *et al.*, 1994 ; Hudson & Martill, 1994, etc.) nous

savons maintenant que la plupart des spécimens proviennent essentiellement du Lower Oxford Clay (Callovien moyen et supérieur).

Les échelles biochronologiques utilisées sont issues de différentes sources (Volume de résumés du 3ème Symposium International sur la Stratigraphie du Jurassique, Poitiers, 1991 ; Cavelier & Roger, 1980 ; Busnardo, 1984 ; Bulot & Thieuloy, 1993, etc.).

III . PALEOBIOGEOGRAPHIE

L'analyse de la répartition paléobiogéographique des *Thalattosuchia* au cours du Jurassique est basée sur des reconstitutions paléogéographiques récentes (Smith *et al.*, 1994) et sur de nombreux travaux concernant la paléobiogéographie des invertébrés (essentiellement foraminifères et ammonites), sur de récentes reconstitutions des paléoenvironnements et sur l'analyse des principales circulations marines.

Dans un souci de clarté, nous avons subdivisé le Jurassique en 4 grandes périodes correspondant sensiblement aux 4 mégaséquences du cycle jurassique : Lias inférieur, Lias supérieur et Dogger inférieur, Dogger supérieur, Malm.

1 . Le Lias inférieur

a - La répartition des *Thalattosuchia* (Fig. 82a)

La connaissance de la répartition des premiers *Thalattosuchia* est très imparfaite. Ils sont datés du Sinémurien (*s.l.*) du Chili et d'Argentine et du Sinémurien supérieur de Lorraine. Selon Li (1994, comm.pers.), la Ziliujing Fm. (Province du Sichuan, Chine) qui a livré *Peipehsuchus teleorhinus* pourrait être contemporaine de la Kota Fm. (ce qui ne simplifie pas les interprétations en raison des controverses au sujet de la datation de cette dernière !). L'imprécision de la détermination et de la position stratigraphique des restes mentionnés par Owen (1852) dans la Kota Fm. (Inde) ne permet pas de préciser la répartition des *Thalattosuchia* durant le Lias inférieur.

b - Paléogéographie

Les reconstitutions paléogéographiques les plus récentes ne font mention d'aucune possibilité de passage maritime direct entre l'Amérique du Sud et l'Europe (Scotese, 1991 ; Fourcade *et al.*, 1994 ; Smith *et al.*, 1994). L'existence de communications marines franches entre

les côtes occidentales et orientales du Gondwana ne paraît donc possible que par le Sud (Riccardi, 1991). Selon Bassoulet *et al.* (1993), aucun argument sédimentologique n'existe attestant de la présence d'un corridor marin (même épisodique) reliant la partie occidentale de la Tethys et la bordure Ouest de l'Amérique (les traces marines les plus occidentales étant localisées entre le Sud du Maroc actuel et le Nord du Sénégal).

c - Les migrations fauniques

Selon Bonaparte (1981) et Gasparini (1985 et 1992), certaines données paléontologiques (notamment la répartition de certains Mollusques) attesteraient de la présence, dès le Lias inférieur, d'un "corridor hispanique" permettant des communications maritimes entre la côte Ouest de l'Amérique du Sud et l'Europe. Ces communications épisodiques auraient pu se faire au gré de fortes variations eustatiques liées à la grande transgression Sinémuro-Pliensbaschienne.

Cette problématique a donné lieu à de très nombreux travaux et n'est toujours pas résolue. Selon Mouterde & Elmi (1993) la répartition de certaines ammonites, à la fois dans la partie occidentale de la Tethys et sur la marge ouest de l'Amérique, peut s'expliquer par la mise en évidence de "relais de faunes" qui jalonnent la bordure orientale de la Tethys (Sibérie, Japon au Nord et Nouvelle Calédonie, Nouvelle Zélande au Sud).

Dans l'état actuel des connaissances, une origine puis une dispersion des Thalattosuchia à partir du Gondwana, est une hypothèse qui peut être retenue (Buffetaut, 1982b ; Gasparini, 1985) malgré les incertitudes inhérentes à leur répartition paléogéographique encore très mal connue à cette époque.

2 . Le Lias supérieur et le Dogger inférieur

a - La répartition des Thalattosuchia (Fig. 82b)

Les restes de Thalattosuchia reconnus dans le Toarcien sont restreints à l'Europe Occidentale, à Madagascar et peut-être à la Chine (*Peipehsuchus teleorhinus*, voir les remarques précédentes concernant la Ziliujing Fm.). Dans le Dogger inférieur, les restes sont très rares et se cantonnent à l'Europe Occidentale et à la côte Ouest de l'Amérique du Nord et du Sud.

b - Paléoenvironnements

Le Lias supérieur et le Dogger inférieur sont marqués par une nette décroissance de l'extension des plates-formes carbonatées, en liaison avec un approfondissement quasi général (Bassoulet *et al.*, 1985).

c - Les migrations fauniques

Dans ce contexte, et compte tenu de la répartition paléoenvironnementale des *Thalattosuchia*, localisée essentiellement sur les plates-formes carbonatées, les communications potentielles semblent limitées. L'essentiel de la spéciation se déroule en Europe Occidentale, alors caractérisée par un ensemble de terres probablement émergées (Dercourt *et al.*, 1993 ; Fourcade *et al.*, 1994) : Meseta Ibérique, Armorique, Pays de Galle, Irlande, Ecosse, Massif de Londres-Brabant, Massif Rhénan. La plupart des découvertes importantes de *Thalattosuchia* toarciens sont localisées à proximité de ces terres.

Les restes de *Thalattosuchia* découverts dans le Bajocien du Chili et dans l'Aalénien supérieur (Snowshoe Fm.) et le Bajocien inférieur (Weberg Fm.) de l'Oregon sont encore trop imparfaitement connus pour permettre une bonne interprétation paléobiogéographique.

Comme nous l'avons vu lors de l'étude des relations phylogénétiques, le spécimen de l'Oregon décrit brièvement par Stricker & Taylor (1989) pourrait trouver son origine à proximité des formes européennes toarciennes comme *Pelagosaurus*.

Dans cette hypothèse, il faut admettre une migration dans le sens Europe - Amérique du Nord, dès le Toarcien ou l'Aalénien. La paléogéographie connue de cette période est sensiblement identique à celle du Lias inférieur (Smith *et al.*, 1994). Aucune modification majeure n'est alors intervenue dans le schéma des couloirs de migrations (Bassoulet, comm.pers.) entre le Lias inférieur et le Lias supérieur. Quatre hypothèses sont donc théoriquement envisageables (Fig. 82b) :

1 - Migration vers l'Ouest : voie directe par le "Corridor Hispanique"

Cette hypothèse, soutenue notamment par Bonaparte (1991) et Gasparini (1992) est argumentée par la répartition paléobiogéographique de certains invertébrés (Mollusques, Ammonites, etc.) mais il n'existe aucun argument sédimentologique.

2 - Migration par le Nord de l'Amérique

Cette migration est possible au regard des connaissances sur la sédimentologie et les reconstitutions paléogéographiques récentes.

3 - Migration par le Sud

Cette hypothèse, faisant appel à un schéma de migration en longeant la bordure méridionale de la Tethys, du Gondwana puis remontant vers le Nord en suivant la côte ouest-américaine, n'est pas impossible au regard des connaissances sur la sédimentologie et la paléogéographie mais paraît cependant très longue...

4 - Migration vers l'Est, en longeant la bordure nord de la Tethys

Cette hypothèse a été mentionnée par Mouterde & Elmi (1993) pour expliquer la répartition de certaines ammonites. Elle fait appel à des "relais de faunes" connus pour ces ammonites en Sibérie et au Japon sur la bordure Nord et en Nouvelle Calédonie et Nouvelle Zélande sur la bordure Sud;

Il semble que les migrations 2 et 3 (faisant appel à des passages près des pôles) ne présentent pas de facteur température limitant à l'extension de formes reptiliennes. Les régions concernées les plus polaires sont situées aux environs de 60 à 70° de latitude. La présence de charbons (Hallam, 1984) et les caractéristiques des faunes (Provinces septentrionales et méridionale, *in* : Lemoigne, 1988) indiquent que le climat de ces latitudes était alors chaud et plus ou moins humide.

Le schéma de répartition par le "Corridor hispanique" est donc le seul à présenter de véritables arguments à son encontre. Les nombreux travaux et discussions au sujet de l'ouverture de ce couloir n'ont pas encore permis de conclure.

Gasparini (1992) relève que de nombreux autres reptiles marins (ichtyosaures et plésiosaures notamment) se rencontrent à la fois en Europe et en Amérique du Nord et du Sud et privilégie l'hypothèse du "Corridor hispanique". Même si cette hypothèse ne peut pas être totalement rejetée, la migration par le Nord ou par l'Est restent les plus probables.

3 . Le Dogger supérieur

a - La répartition des Thalattosuchia (Fig. 82c)

Les restes de Thalattosuchia sont connus dans le Bathonien et le Callovien d'Europe Occidentale, le Bathonien de Madagascar et dans le Callovien du Dagestan, de l'Inde, de l'Amérique Centrale (Mexique) et du Sud (Chili).

b - Bathonien

Du Bajocien supérieur au Bathonien moyen, on assiste à une tendance régressive responsable de la hausse de la provincialité des faunes d'ammonites (Cariou *et al.*, 1985).

La fin du Bathonien est marquée par l'extension des plates-formes carbonatées peu profondes. La quasi totalité des faunes de Thalattosuchia connues dans le Bathonien se rencontre sur la bordure méridionale des Massifs Armoricaïn, Gallois et de Londres-Brabant.

Comme nous l'avons montré, *Steneosaurus baroni* du Bathonien supérieur malgache est - autant que l'on puisse en juger sur le matériel très fragmentaire - très proche des formes

contemporaines européennes *S. larteti* ou *S. megistorhynchus*. Une origine puis une dispersion à partir de l'Europe Occidentale peuvent raisonnablement être envisagées.

c - Callovien

La grande transgression généralisée du début du Callovien provoque la diminution de l'extension des plates-formes carbonatées peu profondes au profit de plates-formes à passées plus détritiques et plus profondes. Au niveau des Caraïbes, le domaine marin franc s'étend jusqu'au sud de la Floride. Jusqu'à la bordure ouest du Gondwana, se succèdent des environnements fluvio-deltaïques et fluvio-lacustres (Fourcade *et al.*, 1994).

Thierry (1978) a montré l'origine andine des Macrocephalitidae rencontrés sur les marges sud et nord de la Tethys dès le Callovien inférieur. Selon lui, leur migration se serait faite en contournant le Gondwana par le sud. Cariou (1984) montre l'origine andine des Reineckeidae et propose plutôt une migration vers l'Europe par un diverticule occidental de la Tethys.

Durant le Callovien, les Thalattosuchia sont très diversifiés en Europe Occidentale mais sont aussi reconnus en Amérique du Sud, en Inde et au Dagestan. Autant que l'on puisse en juger, les *Steneosaurus* de l'Inde (Phansalkar *et al.*, 1994) et du Dagestan (Yefimov, 1982) ne sont pas très différents des formes contemporaines d'Europe Occidentale. Une datation plus précise de la Chari Fm. (Inde) et de la Karkah Fm. (Dagestan) et une étude détaillée de ces spécimens permettront de préciser leurs affinités. Aucun obstacle paléogéographique majeur ne semble réfuter l'hypothèse d'une migration à partir de l'Europe.

Les Thalattosuchia du Callovien inférieur sont très rares et sont restreints à la France (Poitou, Bourgogne et Ardèche). Récemment, un fragment non déterminable fut découvert au Mexique (Gasparini, 1992). Dans le Callovien moyen, les restes de Thalattosuchia sont très nombreux en Europe. La présence de *Metriorhynchus casamiquelai* (forme très proche de *M. brachyrhynchus*) dans le Callovien moyen du Chili (Gasparini & Chong, 1977) montre que des communications marines - au moins épisodiques - étaient possibles entre Europe et Amérique du Sud, probablement à travers les domaines fluvio-deltaïque et fluvio-lacustre (Corridor Hispanique).

Comme dans le Lias, on rencontre de nombreux genres de reptiles marins communs à l'Europe et à l'Amérique du Sud (Gasparini, 1992). Malgré les difficultés de corrélations, on observe un décalage biochronologique entre les faunes européennes et sud-américaines (voir la synthèse de la répartition biochronologique des faunes de reptiles marins d'Amérique du Sud (Gasparini, en cours) et Mazin *et al.*, 1995).

Concernant la famille des Metriorhynchidae, les relations entre *Teleidosaurus* (Bathonien moyen d'Europe) et *Metriorhynchus* ne sont pas connues précisément. Les dépôts datés du Bathonien supérieur en Europe n'ont pas livré de Metriorhynchidae et dès le Callovien inférieur, le genre *Metriorhynchus* est bien différencié en France.

Comme nous l'avons déjà mentionné, l'origine du genre *Metriorhynchus* est totalement inconnue. Deux hypothèses (peu argumentée par des restes fossiles) peuvent cependant être ébauchées :

1 - Origine européenne (Fig. 83a) :

Cette hypothèse, la plus classique, situe l'origine du genre *Metriorhynchus* en Europe à partir de *Teleidosaurus* ou de formes (non retrouvées) issues, durant le Bathonien supérieur de *Teleidosaurus*. Cette hypothèse implique des modifications structurelles importantes et rapides durant le Bathonien supérieur. La colonisation de l'Amérique du Sud se ferait à partir de l'Europe dès le Callovien inférieur.

2 - Origine américaine (Fig. 83b) :

L'origine de *Metriorhynchus* peut être allopatrique et suivie par l'envahissement du domaine ouest-téthysien à la base du Callovien inférieur au gré de la transgression callovienne.

Dans cette hypothèse, le crâne cité brièvement par Stricker & Taylor (1989) dans l'Aalénien terminal de l'Oregon est intéressant. Ce crâne paraît très proche de la souche des *Metriorhynchus* (voir chapitre "Phylogénie"). L'origine et la différenciation pourrait alors se situer sur la bordure occidentale de l'Amérique du Nord. Les migrations se feraient d'une part vers l'Amérique du Sud et d'autre part vers l'Europe. Une étude détaillée de ce crâne et la découverte de nouveau matériel permettront de mieux connaître l'origine et la paléobiogéographie des Metriorhynchidae.

4 . Le Malm

a - Oxfordien

L'apogée de la transgression est atteinte à l'Oxfordien moyen (Cariou *et al.*, 1985 ; Marchand & Thierry, 1986).

Les restes de *Thalattosuchia* sont rares et se cantonnent à l'Europe Occidentale (essentiellement Normandie, Bassin d'Aquitaine, Bassin Est-Parisien et Jura). La présence de *Machimosaurus* (ou *Steneosaurus*) en Ethiopie (Huene, 1938) n'est pas en contradiction avec les reconstitutions paléogéographiques (Fig. 82d).

b - Kimméridgien

Cette période est marquée en Europe Occidentale par la subdivision du grand domaine océanique du Callovo-Oxfordien en bassins plus petits et moins ouverts (Enay *et al.*, 1980) ; cette situation perdure jusqu'au Tithonien inférieur.

Les Thalattosuchia reconnus sont cantonnés en Europe Occidentale du Portugal à la Pologne. L'augmentation du nombre d'espèces durant le Kimméridgien est probablement liée à la restriction des différents bassins.

c - Tithonien

Au Tithonien moyen et supérieur, l'Europe Occidentale est ouverte aux communications marines vers l'ouest (entre le Massif Ibérique et le Massif Armorico-Central), vers le nord (sur la bordure septentrionale du Massif du Brabant) et vers la Tethys (Fig. 82d). Les bassins épicontinentaux sont reliés entre eux, ce qui permet des communications pour les formes marines (Broin *et al.*, 1991). Les communications océaniques entre Tethys et Panthalassa sont possibles par l'intermédiaire de la partie ouest de la Tethys.

Les Thalattosuchia se rencontrent en Europe Occidentale, du Portugal à la Pologne et sur la bordure occidentale de l'Actuel Amérique du Sud (Chili et Argentine).

La faune de Thalattosuchia d'Amérique du Sud est uniquement constituée de Metriorhynchidae, très proches des formes européennes. L'origine de ces Metriorhynchidae sud-américains est très vraisemblablement européenne : *Geosaurus araucanensis* à partir de *G. gracilis*, *Dakosaurus* n.sp. à partir de *Dakosaurus maximus* ? et *M. potens* à partir de *Metriorhynchus brevirostres*.

L'hypothèse d'une différenciation sympatrique de ces formes à partir d'une souche sud-américaine puis d'une migration vers l'Europe n'est pas à écarter *a priori* mais fait appel à plus de biais hypothétiques. De plus, la succession des formes européennes du Callovien au Tithonien est maintenant bien argumentée.

Au Tithonien, les migrations de Thalattosuchia s'effectuent donc vraisemblablement de l'Europe vers l'Amérique du Sud. De récentes simulations des circulations marines (Cottéreau & Lautenschlager, 1994) montrent que les courants principaux étaient en direction Est - Ouest au niveau du Corridor Hispanique. Les Metriorhynchidae, réputés bons nageurs, ne devaient pas être handicapés par le sens de ces courants.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La meilleure connaissance de l'anatomie crânienne des Thalattosuchia a permis de définir des caractères diagnostiques valables, de préciser les principales tendances évolutives au cours du Jurassique et de mieux cerner les variations intraspécifiques.

De nouvelles relations phylogénétiques sont proposées. Il apparaît ainsi que les deux super-familles Teleosauroidea et Metriorhynchoidea se sont individualisées dès le Toarcien. Malheureusement, les restes datés du Lias inférieur sont encore trop fragmentaires pour être incorporés dans une analyse argumentée.

Les premiers Thalattosuchia bien connus (*Peipehsuchus* dans le Lias inférieur ou supérieur de Chine et les formes européennes du Toarcien) sont déjà très dérivés par rapport aux ancêtres protosuchiens pressentis. Leur origine et les modalités évolutives nous sont encore très imparfaitement connues. Une meilleure corrélation biostratigraphique et une connaissance plus approfondie, d'une part de la faune associée aux premiers Thalattosuchia gondwaniens, et d'autre part des crocodiles protosuchiens, devraient permettre de mieux connaître l'origine des Thalattosuchia.

Bien qu'elle soit surtout bien exprimée chez les Metriorhynchoidea, la principale tendance évolutive au cours du Jurassique se fait vers une meilleure adaptation au milieu marin. Parmi les Teleosauroidea, *Peipehsuchus* et la sous-famille des Teleosaurinae (genres *Teleosaurus* et *Platysuchus*) conservent des caractères moins dérivés que la sous-famille des Steneosaurinae (genres *Steneosaurus* et *Machimosaurus*). Chez les Metriorhynchoidea, l'adaptation est de plus en plus poussée du Lias jusqu'au Malm.

Sur plus de 190 espèces de Thalattosuchia créées dans le Jurassique et le Crétacé inférieur depuis le début du XIX^{ème} siècle, l'analyse des caractères que nous avons effectuée a permis d'en retenir 42 (et 11 de validité douteuse).

Malgré des différences assez importantes dans leur anatomie, l'étude des paléoenvironnements associés aux gisements de Thalattosuchia montre que Teleosauroidea et Metriorhynchoidea fréquentaient essentiellement les plates formes peu profondes. Les capacités de dispersion des Metriorhynchoidea sont cependant nettement supérieures à celles des Teleosauroidea. La répartition biogéographique atteste de la différence entre les capacités de dispersion de ces deux super-familles.

Les Teleosauroida sont presque cantonnés à l'Europe occidentale alors que les Metriorhynchoidea se rencontrent en Europe, mais aussi sur la bordure occidentale de l'Amérique du Nord durant l'Aalénien-Bajocien et de l'Amérique du Sud au Callovien puis au Tithonien.

Différentes hypothèses ont été formulées pour expliquer cette dispersion. L'étude détaillée des nouveaux spécimens nord-américains et chinois permettra de préciser les trajets migratoires et ainsi de mieux appréhender l'évolution de la paléogéographie de la bordure occidentale de la Tethys durant le Jurassique.

Il convient enfin de souligner tout l'intérêt apporté par une meilleure connaissance du paléoenvironnement (faune, flore, sédimentologie, etc.) des époques pauvrement illustrées par des restes de Thalattosuchia (Trias supérieur - Lias inférieur, Aalénien - Bajocien, Bathonien supérieur - Callovien inférieur et Oxfordien). Ces lacunes sont-elles dues à des phénomènes sédimentologiques et / ou stratigraphiques ou marquent-elles de véritables crises de la biodiversité des Thalattosuchia ?

Une étude synthétique détaillée de ces époques permettra de mieux comprendre les phénomènes liés à la répartition et à la biodiversité des faunes de reptiles marins au cours du Jurassique.

Enfin, lors de l'étude des crocodiles actuels, il est apparu un déficit dans la connaissance de leur systématique et de leur histoire biogéographique. Une étude synthétique, intégrant à la fois des données biochimiques, morphologiques et paléontologiques devrait permettre de combler ce déficit.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL O., 1907 - Der Anpassungstypus von Metriorhynchus. Centrabl. Min. Geol. Paläont., Stuttgart, 8 : 225-235.
- ADAMS-TRESMAN S., 1980 - The taxonomy and mode of life and ecology of the Callovian crocodiles from the East Midlands of England. Unpublished Ph. D. Thesis, University of London.
- ADAMS-TRESMAN S., 1987a - The Callovian marine crocodile Metriorhynchus from Central England. Palaeontology, 30(1) : 179-194.
- ADAMS-TRESMAN S., 1987b - The Callovian Teleosaurid marine crocodiles from Central England. Palaeontology, 30(1) : 195-206.
- ALTON E. d' & BURMEISTER H., 1854 - Der fossile Gavial von Böll in Württemberg mit Bezugnahme auf die lebenden Crocodile. Halle : 1-82
- AMMON L. von, 1906 - Über jurassische Krokodile aus Bayern. Geognost. Jahresh., München, 18 : 55-71
- ANDREWS W.C., 1909 - On some new Steneosaurs from the Oxford Clay of Petersborough. Ann. Mag. Nat. Hist., London, 3(15) : 299-308.
- ANDREWS W.C., 1913 - A descriptive catalogue of the marine Reptiles of the Oxford-Clay, London : 1-206.
- ANTHONY J., 1970 - Le névraxe des Reptiles. in : Traité de Zoologie. sous la dir. de P.P. Grassé, Masson éd., Paris, 14(2) : 202-332
- ANTUNES M.T., 1967a - Um mesosauquiano do Liasico de Tomar (Portugal). Consideracoes sobre a origem dos crocodilos. Mem. de Serviços Geologicos de Portugal. Mem.nº13 (nov.ser.), Lisboa : 1-66.
- ANTUNES M.T., 1967b - Sur quelques caractères archaïques des Crocodiliens. A propos d'un mésosuchien du Lias supérieur de Tomar (Portugal). Remarques sur l'origine des Crocodilia. In: Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). Coll. intern. du CNRS, nº163, Paris : 409-414.
- ARTHABER G. von, 1906 - Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinungen des Genus Metriorhynchus. Beitr. Paläont. Österreich-Ungarn, Wien, 19, 4 : 287-320
- ARTHABER G. von, 1907a - Über die Hinterextremität von Metriorhynchus. Centrabl. Min. Geol. Paläont., Stuttgart, 16 : 502-508.
- ARTHABER G. von, 1907b - Über den Anpassungstypus von Metriorhynchus (Erwiderung auf den gleichnamigen Artikel O.Abel's). Centrabl. Min. Geol. Paläont., Stuttgart, 13 : 385-397.
- ATROPS F., 1994 - Présence d'ammonites du Tithonique inférieur dans les calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France), conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. Géobios, Lyon, Mém.spéc.nº16 : 137-146.
- AUER E., 1909 - Über einige Krokodile der Juraformation. Paläontogr., Stuttgart, 55 : 217-294.
- BARALE G., CARIOU E. & RADUREAU G., 1974 - Etude biostratigraphique et paléobotanique des gisements de calcaires blancs calloviens du Nord de Poitiers. Géobios, Lyon, 7 (1) : 43-70

- BARFELD R., BRÜLL H., PÖSGES G., 1988 - Ein Geosaurus (Crocodylia) aus dem Oberen Jura von Mörsheim (Fränkische Alb.). Neues jahrb. palaeont. monatsh., Stuttgart, 4 : 191-196.
- BARTHEL K.W., SWINBURNE N.H.M. & CONWAY-MORRIS S., 1990 - Solnhofen. A study in Mesozoic palaeontology. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 1-236.
- BASSE DE MENORVAL E., 1963 - Présence d'un crocodilien Steneosaurus cf. obtusidens ANDREWS dans le Rauracien supérieur (couches à Trigonia clavellata) des environs de Verdun (Meuse). C. R. somm. Soc. Géol. Fr., Paris, 3 : 86-87.
- BASSOULET J.P., FOURCADE E. & PEYBERNES B., 1985 - Paléobiogéographie des grands foraminifères benthiques des marges néo-téthysiennes au Jurassique et au Crétacé Inférieur. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, (8), 1, 5 : 699-713
- BASSOULET J.P., ELMIS S., POISSON A., RICOUL E., CECCA F., BELLION Y., GUIRAUD R. & BAUDIN F., 1993 - Mid-Toarcian. in : Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. Explanatory Notes. Dercourt, Ricou & Vrielynck eds. : 63-80
- BENTON M.J., CLARK J.M., 1988 - Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. in : The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Syst. Assoc., spec. vol., 35A : 295-338.
- BENTON M.J. & TAYLOR M.A. 1984 - Marine reptiles from the Upper Lias (Lower Toarcian, Lower Jurassic) of the Yorkshire coast. Proc. York. geol. Soc., 44(4) : 399-429
- BERKHEMER F., 1929 - Beiträge zur Kenntnis der Krokodilier des schwäbischen oberen Lias. N. Jb. Miner. Beil.-BD., Stuttgart, 64B : 1-59
- BERG D.E., 1966 - Die Krokodile, insbesondere Asiatosuchus und aff. Sebecus ?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt / Hessen. Abh. hess. L.-Amt. Bodenforsch., 52 : 1-105
- BIGOT A., 1896a - Notes sur les reptiles jurassiques de Normandie. Bull. Soc. Géol. Norm., Caen, 17 : 23-34.
- BIGOT A., 1896b - Note sur les reptiles jurassiques du Calvados. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris : 234-235.
- BIGOT A., GARDINET J., 1939 - Sur les Metriorhynchus hastifer et incertus. Bull. mens. Soc. Linn. de Norm., Caen, 9, 1 (2) : 26.
- BLAINVILLE H. de, 1835 - Ostéographie. Atlas du genre Crocodylus. Paris
- BONAPARTE J., 1981 - Inventario de los vertebrados jurasicos de America del Sur. in : Cuencas Sedimentarias del Jurassico y Cretacico de America del Sur, Volkeimer & Musacchio eds., Buenos Aires, 2 : 661-682
- BOOKSTEIN F.L., 1983 - A statistical method for biological shape comparisons. J. Theor. Biol., 107 : 475-520
- BORNET T., 1866 - Squelette de crocodile trouvé dans une carrière des environs de Nevers. Bull. Soc. Nivern. des lettres et sci. nat., Nevers, 2 (2) : 436-439
- BRAZAITIS P., 1973 - The identification of living crocodilians. Zoologica, 58 : 59-101
- BROILI F., 1932 - Weitere Beobachtungen an Geosaurus. N. Jb. Min. Geol. Paläont., Stuttgart, 68B : 127-148.
- BROIN F. de, 1965 - Etude paléontologique de quelques crocodiliens du Sahara. Thèse 3ème cycle, Univ. Paris : 1-140 (inédit)
- BROIN F.de, BARTA-CALMUS S., BEAUVAIS L., CAMOIN G., DEJAX J., GAYET M., MICHARD J.G., OLIVAUX T., ROMAN J., SIGOGNEAU-RUSSEL D., TAQUET P., WENZ S., 1991 - Paléobiogéographie de la Téthys, apports de la paléontologie à la localisation des rivages des aires émergées et des plate-formes au Jurassique et au Crétacé. Bull. Soc. Géol. Fr., 162(1) : 13-26.
- BRONN H.G., 1837 - Lethaea geognostica. 1 : Übergangs - bis Oolithen Gebirge. Verschiedene Auflagen, Stuttgart : 1-1350

- BRONN H.G. & KAUP J.J., 1841 - Abhandlungen über die gavialartigen Reptilien der Lias - Formation. Stuttgart : 1-47
- BRÜHL C.B., 1862 - Das Skelet der Krokodilinen, dargestellt in 20 Tafen. Wilhem Braumüller, Wien : 1-48
- BRUNET M., 1969 - Note préliminaire sur une faune de Vèrtébrés du Callovien des environs de Poitiers. C. R. Acad. Sc., Paris, 268 : 2667-2670.
- BUCKLAND W., 1836 - Geology and Mineralogy. London, 1 : 1-599, 2 : 1-128
- BUFFETAUT E., 1977a - Eugène Eudes-Deslongchamps et le parallélisme entre les formes fossiles et les stades embryonnaires chez les crocodiliens (1868). Histoire et Nature, Paris, 11 : 81-94.
- BUFFETAUT E., 1977b - Sur un crocodilien marin, Metriorhynchus superciliosus, de l'Oxfordien supérieur de l'Ile de Ré (Charente-Maritime). Ann. Soc. sci. nat. Char.-Mar., La Rochelle, 6(4) : 252-266.
- BUFFETAUT E., 1979a - A propos d'un crâne de Metriorhynchus de Bavent (14) : l'allègement des os crâniens chez les Metriorhynchidae et sa signification paléontologique. Bull. Soc. Géol. de Norm. et amis du Musée du Havre, 66(4) : 77-83.
- BUFFETAUT E., 1979b - Jurassic marine crocodilians (Mesosuchia, Teleosauridae) from Central Oregon, first record in North-America. J. Paleont., Tulsa, 53(1) : 210-215.
- BUFFETAUT E., 1980a - Position systématique et phylogénique du genre Pelagosaurus BRONN 1841 (Crocodylia, Mesosuchia) du Toarcien d'Europe. Géobios, Lyon, 13(5) : 783-786.
- BUFFETAUT E., 1980b - Teleosauridae et Metriorhynchidae : l'évolution de deux familles de crocodiles méso-suchiens marins du Mésozoïque. 105ème congr. nat. des Soc. savantes, Caen, 3 : 11-22.
- BUFFETAUT E., 1980c - Le crocodilien Steneosaurus priscus dans les calcaires lithographiques de Canjuers. 8ème réunion ann. Sci. Terre, Marseille : 74
- BUFFETAUT E., 1981 - Observation à la note de E. Buffetaut : position systématique et phylogénique du genre Pelagosaurus BRONN 1841 du Toarcien d'Europe. Géobios, Lyon, 14(2) : 293-294.
- BUFFETAUT E., 1982a - Systématique, origine et évolution des Gavialidae sud-américains. Géobios, Lyon, mém. spéc. n°6 : 127-140
- BUFFETAUT E., 1982b - Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens Méso-suchiens. Mém. Soc. Géol. Fr., Paris, 60, Mém. n°142 : 1-88.
- BUFFETAUT E., 1982c - Présence du crocodilien Machimosaurus hugii (Mesosuchia, Teleosauridae) dans le Kimméridgien de Normandie. Bull. trim. Soc. Géol. Norm. et amis Muséum du Havre, 69, 4 : 19-22
- BUFFETAUT E., 1982d - Le crocodilien Machimosaurus VON MEYER (Mesosuchia, Teleosauridae) dans le Kimméridgien de l'Ain. Bull. Soc. Géol. Norm. et Amis du Musée du Havre, 69(1-2) : 17-26
- BUFFETAUT E., 1983a - La paléontologie des vertébrés mésozoïques en Normandie du 18e siècle à nos jours. Essai historique. Actes du Muséum de Rouen, Rouen, 2 : 39-60.
- BUFFETAUT E., 1985a - The place of Gavialis and Tomistoma in eusuchian evolution : a reconstitution of palaeontological and biochemical data. N. Jb. Geol. Paläont., H, 12 : 707-716
- BUFFETAUT E. & MAKINSKY M., 1985 - Un crâne de Steneosaurus (Crocodylia, Teleosauridae) dans le Kimméridgien de Villerville (Calvados). Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis du Muséum du Havre, 71, 4 : 19-24
- BUFFETAUT E., THIERRY J., 1977 - Les crocodiles fossiles du Jurassique moyen et supérieur de Bourgogne. Géobios, Lyon, 10(2) : 151-194.

- BUFFETAUT E., TERMIER G., TERMIER H., 1981 - A teleosaurid (Crocodylia, Mesosuchia) from the Toarcian of Madagascar and its palaeobiogeographical significance. Paläont. Z., Stuttgart, 55(3/4) : 313-319.
- BUFFETAUT E., BUFFRENIL V.de, RICQLES A.de, SPINAR Z., 1982 - Remarques anatomiques et paléohistologiques sur Dyrosaurus phosphaticus, Mesosuchien, Yprésien de Tunisie. Ann. Paléont., 68(4) : 327-341.
- BUFFETAUT E., BÜLOW M., GHEERBRANT E., JAEGER J.J., MARTIN M., MAZIN J.M., MILSENT C., RIOULT M., 1985 - Zonation biostratigraphique et nouveaux restes de Vertébrés dans les "Sables de Glos" (Oxfordien sup., Normandie). C.R. Acad. Sci., 2, 300(18) : 929-932.
- BUFFETAUT E., ROSE J.M., VADET A., 1986 - Catalogue commenté des types de crocodiliens fossiles du Musée d'Histoire Naturelle de Boulogne-sur-Mer. Mém. Soc. Acad. Boulonnais, Boulogne, 1(2) : 72-85.
- BUFFRENIL de V., 1980a - Données préliminaires sur la structure des marques de croissance squelettiques chez les crocodiliens actuels et fossiles. Bull. Soc. Zool. Fr., 105(2) : 355-361.
- BUFFRENIL de V., 1980b - Mise en évidence de l'incidence des conditions du milieu sur la croissance de Crocodylus siamensis (SCHNEIDER 1801), et valeur des marques de croissance squelettique pour l'évaluation de l'âge individuel. Arch. Zool. exp. gén., 121 : 63-76.
- BUFFRENIL de V., 1982 - Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct Crocodilians. Zoomorphology, 99 : 155-166
- BUFFRENIL de V., 1992 - Le seigneur des eaux. Apnea, 40 : 16-24
- BUFFRENIL de V. & BUFFETAUT E., 1981 - Skeletal growth lines in an Eocene crocodilian skull from Wyoming as an indicator of ontogenic age and paleoclimatic conditions. J. Vert. Paleont., 1(1) : 57-66.
- BUFFRENIL de V. & MAZIN J.M., 1992 - Contribution de l'histologie osseuse à l'interprétation paléobiologique du genre Placodus AGASSIZ, 1833 (Reptilia, Placodontia). Rev. Paléobiol., Genève, 11(2) : 397-407.
- BULOT L.G. & THIEULOY J.P., 1993 - Implications chronostratigraphiques de la révision de l'échelle biostratigraphique du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien du Sud-Est de la France. C. R. Acad. Sci., Paris, 317 (2) : 387-394
- BUSNARDO R., 1984 - Crétacé inférieur : échelles biostratigraphiques. Mém. B.R.G.M., Orléans, n°125 : 291-294
- BYSTROW A.P., 1935 - Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltiere. I. Mitteilung Schädel der Stegocephalen. Acta Zool., Stockholm, 16 : 65-141
- CARIOU E., 1984 - Structure, origine et paléobiogéographie de la famille des Reineckeidae, Ammonitina, du Jurassique moyen. C. R. Acad. Sci., Paris, 298 (2) : 245-248
- CARIOU E., CONTINI D., DOMMERGUES J.L., ENAY R., GEYSSANT J., MANGOLD C., THIERRY J., 1985 - Biogéographie des Ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. Bull. Soc. Géol. Fr., 1, 5(8) : 679-697.
- CASANOVAS-CLADELLAS M.L., CALZADA BADIA S., 1976 - Un fragmento de Teleosaurido en el Dogger de Obón (Teruel, Esp.). Acta. Geol. Hisp., 11(3) : 71-72.
- CAVELIER C. & ROGER J. Eds, 1980 - Les étages français et leurs stratotypes. Mém. B.R.G.M., Orléans, n°109
- CHABRECK R.H., JOANEN T., 1979 - Growth rates of american alligators in Louisiana. Herpet., 35(1) : 51-57.
- CHANEL E., 1905 - Le crocodilien fossile du musée de Bourg Steneosaurus Burgensis Chanuti. Bull. Soc. Nat. Ain, Bourg, 16 : 17-39, 42-44

- CHAPMAN W., 1758 - An account of the fossil bone of an Alligator, found on the seashore, near Whitby in Yorkshire. Phil. Trans., 50(2) : 688-691
- CHONG G., GASPARINI Z.B. de, 1972 - Presencia de crocodilia marinos en el Jurasico de Chile. Rev. Asoc. Geol. Argent., Buenos-Aires, 27(4) : 406-409.
- CLARK J.M., 1985 - A new crocodylomorph from the Late Jurassic Morriston Formation of Western Colorado with a discussion of relationships within the "Mesosuchia". Master's thesis. Univ. of California, Berkeley : 1-85 (unpublished)
- CLARK J.M., 1986 - Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs. Ph D Dissertation, University of Chicago.
- CLARK J.M., 1994 - Patterns of evolution in Mesozoic crocodyliforms. In : In the shallow of the Dinosaurs : Early Mesozoic Terapods. N. Fraser and H.D. Sues Eds., Cambridge Univ. Press.
- CHERNOFF H., 1973 - The use of faces to represent points in k-dimensional space graphically. J. Am. Stat. Assoc., 68 : 361-368
- COLBERT E.H., 1946 - The eustachian tubes in the Crocodylia. Copeia, 1946(1) : 12-14
- COLLOT L., 1905 - Reptile jurassique (Teleidosaurus gaudryi) trouvé à St-Seine-l'Abbaye (Côte-d'Or). Mem. Acad. Sci. Arts et Belles-Lettres, Dijon, 10 : 41-45.
- CORNEE J.J. & BUFFETAUT E., 1979 - Découverte d'un Téléosauridé (Crocodylia, Mesosuchia) dans le Valanginien sup. du Massif d'Allauch (Sud-Est de la France). C.R. Acad. Sci., Paris, 288(D) : 1151-1154.
- CORROY G., 1922 - Les reptiles néocomiens et albiens du Bassin de Paris. C. R. Acad. Sci., Paris, 174 : 1192-1194
- COTT H.B., 1961 - Scientific results of an enquiry into the ecology and economic statuts of the Nile Crocodile (Crocodylus niloticus) in Uganda and Northern Rodhesia. Trans. Zool. Soc., London, 29(4) : 211-357.
- COTTEREAU N. & LAUTENSCHLAGER M., 1994 - Tethyan oceanic circulations during the Latest Jurassic : a G.C.M. simulation. C. R. Acad. Sci., Paris, 318(2) : 389-396
- COUSIN R. & BRETON G., 1994 - Inventaire des spécimens de vertébrés fossiles conservés au Muséum d'Histoire Naturelle du Havre et détruits lors des bombardements du 5 septembre 1944. Ann. Mus. du Havre, Le Havre, 48 : 1-10
- COX B.M. & GALLOIS R.W., 1981 - The stratigraphy of the Kimmeridge Clay of the Dorset type area and its correlation with some other Kimmeridgien sequences. Instit. geol. Sci. : 1-28.
- CUVIER G., 1800 - Sur une nouvelle espèce de crocodile fossile. Bull. Soc. philomat., Paris, 2 : 159
- CUVIER G., 1808 - Sur les ossements fossiles de Crocodiles et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur, avec des remarques sur les squelettes des sauriens de Thuringe. Ann. Mus. Hist. Nat., Paris, 12 : 73-110.
- CUVIER G., 1812 - Sur les ossements fossiles de crocodiles et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur. In : Recherches sur les ossements fossiles, 1ère édition, Deterville Ed., Paris, 5, 5(3) : 1-38
- CUVIER G., 1824 - Sur les ossements fossiles de Crocodiles, 5, In : Recherches sur les ossements fossiles, 2e édition. Dufour et D'Occagne Ed., Paris, 5(2) : 143-160
- DAMES W., 1888 - Wirbelthier - Reste aus dem Oberen Jura von Fritzow bei Cammin. Z. deutsch. geol. Ges., Berlin, 40 : 777-779
- DE BEER R.G., 1937 - The development of the vertebrate skull. Oxford Univ. Press : 1-553
- DEBELMAS J., 1952 - Un crocodilien marin dans l'Hauterivien des environs de Comps (Var) : Dacosaurus maximus PLIENINGER var. gracilis QUENSTEDT . Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Univ. Grenoble, 29 : 101-116.

- DEBELMAS J., 1957 - Sur la persistance du genre Dacosaurus dans le Néocomien de la Haute-Provence. C. R. Acad. Sci., Paris, 244 : 1238-1240.
- DEBELMAS J., 1958 - Découverte d'une ceinture pelvienne de Dacosaure dans le Néocomien des environs de Castellane (Basses-Alpes). Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Univ. Grenoble, 34 : 43-48.
- DEBELMAS J., DEMIANS D'ARCHIMBAUD J., 1957 - Sur un métatarsien de Dacosaure trouvé à Robion, près Castellane (Basses-Alpes). Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Univ. Grenoble, 33 : 101-104
- DEBELMAS J., STRANNOLOUBSKY A., 1956 - Découverte d'un crocodilien dans le Néocomien des environs de la Martre (Var) Dacosaurus lapparenti n.sp. Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Univ. Grenoble, 33 : 89-99
- DEMAR R., 1973 - The functional implications of the geometrical organization of dentitions. J. Paleont., 47 : 452-461
- DENSMORE L.D., 1983 - Biochemical and immunological systematics of the order Crocodilia. Evol. Biol., 16 : 397-465.
- DENSMORE L.D. & DESSAUER H.C., 1984 - Low levels of protein divergence detected between Gavialis and Tomistoma : evidence for crocodilian monophyly ? Comp. Bioch. Physiol., 77B, 4 : 715-720.
- DERCOURT J., ZONENSHAIN L.P., RICOU L.E., KAZMIN V.G., LE PICHON X., KNIPPER A.L., GRANDJACQUET C., SBORSHCHIKOV I.M., BOULIN J., SOROKHTIN O., GEYSSANT J., LEPURIER C., BIJU-DUVAL B., SIBUET J.C., SAVOTIN L.A., WESTPHAL M., LAVER J.P., 1985 - Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20 000 000e, s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'Actuel. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 1, 5(8) : 637-652
- DERCOURT J., RICOU L.E. & VRIELYNCK B. Eds., 1993 - Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. Gauthier-Villars, Paris, 307 p.
- DERCOURT J., FOURCADE E., AZEMA J., CECCA F., ENAY R., BASSOULET J.P. & COTTEREAU N., 1993 - Palaeoenvironment of the Jurassic system in the Western and Central Tethys (Toarcian, Callovian, Kimmeridgian, Tithonian) : an overview. 3rd Intern. Symp. on Jurassic Stratigraphy, Poitiers, 1991, Géobios, Lyon, Mém. spéc. (sous presse)
- DESSAUER H.C. & DENSMORE L.D., 1983 - Biochemical genetics. In : Alligator metabolism : studies on chemical reaction in vivo. R.A. Coulson & T.H. Hernandez eds., Oxford : 6-13
- DICQUEMARE J.F., 1776 - Suite des observations sur la nature et l'origine des coquilles fossiles. Obs. Phys. Hist. nat. Arts, Paris, 7 : 38-41
- DODSON P., 1975a - Functional and ecological significance of relative growth in Alligator. J. Zool., London, 175 : 315-355.
- DODSON P., 1975b - Taxonomic implications of relative growth in lambeosaurine Hadrosaurs. Syst. Zool., 24(1) : 37-54.
- DOLLO L., 1883 - Première note sur les Crocodiliens de Bernissart. Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg., Bruxelles, 2 : 309-338.
- DREVERMANN F., 1914 - Die Meersaurier im Senckenbergischen Museum. Bericht Senckenberg Naturf. Ges., Frankfurt, 45 : 35-48
- DUFFIN C., 1979 - Pelagosaurus (Mesosuchia, Crocodylia) from English Toarcian (Lower Jurassic). N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Stuttgart, 8 : 475-485.
- EDMUND A.G., 1960 - Tooth replacement phenomena in the Lower vertebrates. Contrib. Life Sci. Div., R. Ont. Mus., 52 : 1-90.
- EDMUND A.G., 1962 - Sequence and rate of tooth replacement in the Crocodilia. Contrib. Life Sci. Div. R. Ont. Mus., 56 : 1-42.

- EDMUND A.G., 1969 - Dentition. in : Biology of Reptilia, 1, Morphology, A. Gans, A. d'A. Bellairs and T. Parsons Ed., Academic Press, London & New-York : 117-200.
- ENAY R., MANGOLD C., CARIOU E., CONTINI D., DEBRAND-PASSARD S., DONZE P., GABILLY J., LEFAVRAIS-RAYMOND A., MOUTERDE R., THIERRY J., 1980 - Synthèse paléogéographique du Jurassique français. Doc. Lab. Géol. Lyon, h.s.5 : 1-210.
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1868a - Note sur le squelette et la restauration du Teleosaurus cadomensis. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1867), 2, 2 : 381-473
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1868b - Observations faites sur le foetus du caïman à museau de brochet, et constatation d'un fait très important dans l'anatomie des Crocodiles. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, 2(3) : 222-225.
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1869a - Plan d'un Prodrôme des Téléosauriens de la Normandie. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1868), 2, 3 : 2-3
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1869b - Mémoire sur les Téléosauriens de la Normandie. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1868), 2, 3 : 124-221
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1869c - Découverte d'une nouvelle espèce de Steneosaurus dans le Jura. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1868), 2, 3 : 298
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1869d - Notice sur les animaux fossiles de la famille des Téléosauriens recueillis en Normandie. Mém. Acad. Imp. Sci. et Arts et Belles-Lettres, Caen : 31-80
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1867-69 - Prodrôme des Téléosauriens du Calvados. Notes paléontologiques, 1 : 95-354
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1870a - Note sur les reptiles fossiles appartenant à la famille des Téléosauriens dont les débris ont été recueillis dans les assises jurassiques de Normandie. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 2, 27 : 299-348
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1870b - Distribution stratigraphique des diverses espèces de Téléosauriens jusqu'ici observées en France, en Angleterre et en Allemagne. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, (Années 1869-70), 2, 27 : 349
- EUDES-DESLONGCHAMPS E., 1877 - Le Jura normand. Paris & Caen, 3(4) : 1-60
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1864a - Mémoire sur les Téléosauriens de l'époque Jurassique du Calvados. Mém. Soc. Linn. Norm., Caen, (Années 1862-63), 13 : 1-138.
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1864b - Observations sur une tête de Teleosaurus trouvée dans le Callovien du Mesnil de Bavent par M. Morière. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Années 1862-63), 8, : 287-288
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1866a - Sur la découverte d'une mâchoire inférieure entière de Teleosaurus megistorhynchus (GEOFFROY) trouvée à Allemagne, et comparaison de cette espèce avec le Teleosaurus larteti (DESLONGCHAMPS). Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Années 1864-65), 10 : 80-85.
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1866b - Description d'une espèce inédite de Téléosaure des environs de Caen, le Teleosaurus calvadosii. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Années 1864-65), 10 : 193-223.
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1868a - Remarques sur l'os de la mâchoire inférieure des Téléosauriens, désigné sous le nom de complémentaire. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1866), 2, 1 : 112-118
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1868b - Note sur un tronçon de mâchoire supérieure d'une espèce nouvelle de Téléosaure. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1866), 2, 1 : 121-129
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1868c - Note sur un groupe de vertèbres et d'écailles rapportées au Teleosaurus hastifer et provenant des argiles kimméridgiennes du Cap de la Hève. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1866), 2, 1 : 146-155

- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A., 1868d - Note sur trois espèces de Téléosauriens du Calcaire de Caen, se rapprochant du premier type créé par Geoffroy Saint-Hilaire, sous le nom de Teleosaurus cadomensis. Bull. Soc. Linn. Norm., Caen, (Année 1866), 2, 1 : 326-352
- EUDES-DESLONGCHAMPS J.A. & BLAINVILLE H.D. de, 1853 - Lettres sur les Crocodiles vivants et fossiles. Mem. Soc. Linn. Norm., Caen, (Années 1849-53), 9 : 103-138.
- FITZINGER L., 1843 - Systema Reptilium. Braumüller & Seidel Ed., Wien : 1-106.
- FOURCADE E., AZEMA J., BASSOULET J.P., CECCA F., DERCOURT J., ENAY R. & GUIRAUD R., 1994 - Palaeogeography and Palaeoenvironments of the Tethyan realm during Jurassic Pangea Break up. Plenum Ed.
- FRAAS E., 1901 - Die Meerkrkodile (Thalattosuchia n.g.) eine Sauriergruppe der Juraformation. Jahresheft. Ver. vaterländ. Naturk. Würt., Stuttgart, 57 : 409-418.
- FRAAS E., 1902 - Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von Dacosaurus und Geosaurus. Palaeontographica, Stuttgart, 49 : 1-79.
- FREY E., 1982 - Ecology, locomotion and tail muscle anatomy of crocodiles. N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh., 164 : 194-199
- GASPARINI Z.B. de, 1971 - Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como un nuevo infraordo de los Mesosuchia (Crocodylia). Ameghiniana, Buenos-Aires, 8, 2 : 83-103
- GASPARINI Z.B. de, 1972 - Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su "status" taxonomico. Ameghiniana, Buenos-Aires, 9, 1 : 23-34
- GASPARINI Z.B. de, 1973 - Revision de "? Purranisaurus potens" RUSCONI 1948 (Crocodylia, Thalattosuchia). Los Thalattosuchia como un nuevo infraorden de los Crocodylia. Act.5 Congr. Geol. Argent., Buenos-Aires, 3 : 423-431.
- GASPARINI Z.B. de, 1979 - Consideraciones sobre los Metriorhynchidae (Crocodylia, Mesosuchia) : su origen, taxonomia y distribucion geografica. Obra del Centenario del Museo de La Plata, 5 : 1-9.
- GASPARINI Z.B. de, 1980 - Un nuevo cocodrilo marino (Crocodylia, Mesosuchia) del Caloviano del norte de Chile. Ameghiniana, 17(2) : 97-103.
- GASPARINI Z.B. de, 1981 - Los Crocodylia fosiles de la Argentina. Ameghiniana, Buenos Aires, 18 (3/4) : 177-205.
- GASPARINI Z.B. de, 1985 - Los reptilos marinos jurasicos de America del Sur. Ameghiniana, 22(1-2) : 23-34.
- GASPARINI Z.B. de, 1992 - Marine reptiles of the Circum-Pacific region. In : The Jurassic of the Circum-Pacific. G.E.G. Westermann ed., World and regional Geology 3. Cambridge Univ. Press : 361-364.
- GASPARINI Z.B. de, CHONG DIAZ G., 1977 - Metriorhynchus casamiquelai n.sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassique (Callovian) of Chile. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart, 153(3) : 341-360.
- GASPARINI Z.B. de, DELLAPE D., 1976 - Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la formacion de Vaca Muerte (Tithoniano) de la Provincia de Neuquen (Argentina). 1e congreso geologico chileno : 1-22.
- GAUDRY A., 1890 - Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles secondaires. Paris, Masson ed. : 255-266.
- GAUTIER J.A. & PADIAN K., 1985 - Phylogenetic, fonctionnal and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. in : The beginning of birds. M.K. Hecht, J.H.Ostrom, G.Viohl & P. Wellnhofer Eds., Freunde des Jura-Museums, Eichstätt : 185-197
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E., 1825 - Recherches sur l'organisation des Gavials, sur leurs affinités naturelles desquelles résulte la nécessité d'une autre distribution générique : Gavialis, Teleosaurus, Steneosaurus. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 12 : 97-155.

- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E., 1831 - Recherches sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile aux confins maritimes de la Basse-Normandie, attribués d'abord au Crocodile, puis déterminés sous les noms de Teleosaurus et Steneosaurus. Mém. Acad. Sci., Firmin Didot Ed., Paris, 12 : 1-138
- GERVAIS P., 1853 - Indications relatives aux Reptiles fossiles de France. Proc. sect. Sci. Acad. Sci. Lett., Sci., Montpellier : 5-10
- GERVAIS P., 1859 - Zoologie et Paléontologie françaises. Seconde édition, Paris
- GINSBURG L., 1970 - Sous-Ordre des Mesosuchia. in Traité de Zoologie, sous la Dir. de P.P. Grassé, 16(3) : 1298-1300.
- GLANGEAUD P., 1896 - Les reptiles et les poissons du Jurassique des environs de Poitiers, Angoulême et La Rochelle. Bull. Soc. Géol. Fr., 3(24) : 155-171.
- GODEFROIT P., 1994a - Les reptiles marins du Jurassique inférieur en Lorraine Belgo-Luxembourgeoise. Thèse de Doctorat, Univ. Cathol. Louvain, Louvain La Neuve : 1-359.
- GODEFROIT P., 1994b - Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgo-luxembourgeois. Mém. Expl. Cartes Géol. et Minières de la Belgique, n°39 : 1-98
- GODEFROIT P., NOLF D., 1991 - Les Vertébrés fossiles des terrains mésozoïques de Lorraine belge et les fouilles récentes de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Bull. Inf. Géol. Bass. Paris., 28(2) : 3-12.
- GODEFROIT P., VIGNAUD P., LIEGER A., 1995 - Un Teleosauridae (Reptilia, Mesosuchia) du Bathonien supérieur lorrain (France). Bull. Soc. Géol. Belg., Bruxelles (sous presse)
- GONI R., 1987 - Metriorhynchus aff. durobrivensis (Crocodylia, Thalattosuchia) : un cocodrilo marino de la formacion Vaca Muerte, Mendoza, Argentina. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Bern. Rivadavia, Paleont., 4(1) : 1-8.
- GORTANI M., 1926-27 - Note geologica sui colli bolognesi. Rend. R. Acc. Sci. Ist. di Bologna, Cl. Sc. Fiz., Sez. Sc. Nat.
- GOULD S.J., 1966 - Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev., 41 : 587-640.
- GRAHAM A., 1968 - the Lake Rudolf crocodile (Crocodylus niloticus Laurenti) population. Report to Kenya Game Department (Mimeo).
- GRAY J.E., 1831 - Synopsis Reptilium, or short descriptions of the species of Reptiles. 1. Cataphracta : 1-85
- GREER A.E., 1974 - On the maximum total length of the Salt Water Crocodile (Crocodylus porosus). J. Herpet., 8 : 381-384.
- GUIBE J., 1970a - La musculature. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(2) : 144-180.
- GUIBE J., 1970b - La systématique des reptiles actuels. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(3) : 1055-1160.
- GUIBE J., 1970c - La répartition actuelle. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(3) : 1044-1053.
- GUIBE J., 1970d - L'appareil circulatoire. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(2) : 429-473.
- GUIBE J., 1970e - La peau et les productions cutanées. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(2) : 6-32.
- GUIBE J., 1970f - Les organes stato-acoustiques. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(2) : 360-375.
- GUIBE J., 1970g - L'appareil digestif. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(2) : 521-548.
- GUIBE J., 1970h - Les organes de l'olfaction. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(2) : 347-359.

- GUIBE J., 1970i - L'appareil respiratoire. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(2) : 499-520
- GUIBE J., 1970j - La reproduction des Reptiles. In : Traité de Zoologie. Sous la dir. de P.P. Grassé. Masson Ed., Paris, 14(3) : 858-890.
- GUIGNARD J.P., WEIDMANN M., 1977 - Nouveaux gisements de crocodiliens dans le Malm du Jura. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., Lausanne, 351(73) : 297-304.
- GUYADER J., 1968 - Le Jurassique supérieur de la Baie de Seine. Etude stratigraphique et micropaléontologique. Thèse Fac. Sci., Univ. Paris, 268p. (inédit).
- HALLAM A., 1984 - Continental humid and hard zones during the Jurassic and Cretaceous. Pal., Pal., 47 : 195-223.
- HANTZPERGUE P. & LAFAURIE G., 1994 - Les calcaires lithographiques du Tithonien quercynois : stratigraphie, paléogéographie et contexte biosédimentaire. Géobios, Lyon, Mém. spec. n°16 : 237-244
- HANTZPERGUE P., LAFAURIE G. & LANGE-BADRE B., 1982 - Un crocodilien du Jurassique sup. dans les environs de Cahors. Bull. Soc. des études du Lot, Cahors, 102(4) : 375-385.
- HAUFF B., 1953 - Das Holzmadenbuch. Öhringen : 1-54
- HAUFF B. & HAUFF R.B., 1981 - Das Holzmadenbuch. Hauff & Hauff, Holzmaden : 1-136
- HECHT M.K., MALONE B., 1972 - On the early history of the gavialid crocodilians. Herpetologica, 28 : 281-284
- HÖLL F., 1829-1831 - Handbuch der Petrefactenkunde, Dresden : 1-489
- HUA S., 1994 - Hydrodynamique et modalités d'allègement chez Metriorhynchus superciliosus (Crocodylia, Mesosuchia) : implications paléocéologiques. N. JB. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart, 193, 1 : 1-19
- HUA S. & ATROPS F., 1995 - un crâne de Teleidosaurus cf. gaudryi Collot, 1905 (Crocodylia, Metriorhynchidae) dans le Bajocien supérieur des environs de Castellane (Sud-Est de la France). Bull. Soc. Géol. Fr., Paris (soumis)
- HUA S., VASSE D., BUFFETAUT E., MARTIN M., MAZIN J.M., VADET A., 1993 - Un squelette de Machimosaurus mosae SAUVAGE & LIENARD 1879 (Crocodylia, Thalattosuchia) dans le Kimméridgien du Boulonnais. C. R. Acad. Sci., Paris, 317, 2 : 851-856
- HUA S., VIGNAUD P., PENNETIER E., PENNETIER G., 1994 - Un squelette de Steneosaurus obtusidens Andrews 1909 dans le Callovien de Villers-sur-mer (Calvados, France) et le problème de la définition des Teleosauridae à dents obtuses. C. R. Acad. Sci., Paris, 2, 318 : 1557-1562
- HUDSON J.D. & MARTILL D.M., 1994 - The Peterborough Member (Callovian, Middle Jurassic) of the Oxford Clay Formation at Peterborough, UK. J. Geol. Soc., London, 151 : 113-124
- HUENE F. von, 1926 - Die Saurierfauna des Portlandkalkes von Solothurn. Eclog. geol. Helv., 19, 3 : 584-603
- HUENE F. von, 1927 - Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. Centralbl. Min. Geol. Paläont., Stuttgart, B(1) : 22-29
- HUENE F. von, 1938 - Ein Pliosauride aus Abessinien. : 370-376
- HUENE F. von, 1956 - Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. G. Fisher Ed., Iena : 1-716
- HUENE F. von, MAUBEUGE P.L., 1952 - Sur quelques restes de reptiles du Lias de Jeandelaincourt (Meurthe et Moselle). Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 6, 2(1-3) : 13-17.
- HUENE F. von, MAUBEUGE P.L., 1954 - Sur quelques restes de Sauriens du Rhétien et du Jurassique lorrain. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 6, 4(1-3) : 105-109.
- HULKE J.W., 1871 - Note on a fragment of a Teleosaurian snout from Kimmeridge Bay, Dorset. Quart. J. Geol. Soc., 27 : 442-443.

- HULKE J.W., 1888 - Contribution to the skeletal anatomy of the Mesosuchia based on fossils remains from the clays near Peterborough in the Collection of A. Leeds, Esq. Proc. Zool. Soc., London : 417-442
- HUTCHINSON G.E., 1959 - Hommage to Sandra Rosalia, or why are there so many kinds of animals ? Amer. Nat., 93 : 145-159.
- HUTTON J.M., 1987a - Morphometrics and field estimation of the size of the Nile crocodile. Afr. J. Ecol., 25 : 225-230
- HUTTON J.M., 1987b - Growth and feeding ecology of the Nile Crocodile Crocodylus niloticus at Ngezi (Zimbabwe). J. An. Ecol., 56 : 25-38
- HUXLEY T.H., 1875 - On Stagonolepis robertsonii and on the evolution of the Crocodylia. Q. Jl. Geol. Soc. London, London, 31 : 423-438.
- IODANSKY N.N., 1964 - The jaw muscles of the Crocodiles and some relative structures of the crocodilian skull. Anat. Anz., 155 : 256-280.
- IODANSKY N.N., 1967 - Peculiarities of the crocodilian skull related to the feeding function and origin of Gavialidae. Zool. Zh., 46(4) : 567-575 (en russe).
- IODANSKY N.N., 1973 - The skull of Crocodylia. In : Biology of the Reptilia. C. Gans & T.S. Parsons Ed., Academic Press, London & New-York. A(4) : 201-261.
- I.U.C.N., 1968 - Red Data Book. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources.
- JAIN S.L., 1980 - The continental Lower Jurassic fauna from the Kota Formation, India. in : Aspects of vertebrate history, essays in honor of E.H. Colbert. L. Jacob Ed., Mus. North. Ariz. Press, Flagstaff : 99-123
- JARRIN P.C., 1873 - Le crocodile de Montmerle (Steneosaurus Burgensis). Ann. Soc. Emul. Ain, 6, 1 : 103-104
- JARRIN P.C., 1876 - Musée de Bourg. Dons de l'Etat et dons particuliers, le Steneosaurus Burgensis. Ann. Soc. Emul. Ain, Bourg, 9, 1 : 94-96
- KÄLIN J., 1933 - Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodilidenschädels. Zool. Jb. Abt. Anat., Jena, 57 : 535-714.
- KÄLIN J., 1955 - Crocodylia. in : Traité de Paléontologie. Sous la dir. de J. Piveteau. Masson Ed., Paris. 5 : 695-784.
- KESTEVEN H.L., 1957 - On the development of the Crocodilian skull. Proc. Lin. Soc. N.S.W., Sydney, 82 : 117-124.
- KLEIN F. von, 1863 - Beiträge zur Osteologie der Krokodilschädel. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Stuttgart, 19 : 70-100
- KOKEN E., 1883 - Die Reptilien der norddeutschen unteren Kreide. Z. deutsch. geol. Gesell., Berlin, 35 : 735-827
- KOKEN E., 1887 - Die Dinosaurier, Crocodiliden und Sauropterygier des norddeutschen Wealden. Paläont. Abh., Berlin, 3 : 311-419
- KOKEN E., 1888 - Thoracosaurus macrorhynchus BL., aus der Tuffreide von Maastricht. Z. deutsch. geol. Gesell., Berlin, 40 : 754-773
- KOTSAKIS T., NICOSIA U., 1980 - Il "coccodrilo" di Portomaggiore (Ferrara). In : I vertebrati fossili italiani, catalogo della Mostra, G. Parisi et al. Ed., Verona : 103-104.
- KRAMER G. & MEDEM V., 1955 - Über wachstumsbedingte Proportionsänderungen bei Krokodilen. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Ontog. Tiere, 66 : 62-74
- KREBS B., 1962 - Ein Steneosaurus Rest aus dem Oberen Jura von Dielsdorf, Kt Zurich. Schweiz. Paläont. Abh., Basel, 79 : 1-28
- KREBS B., 1967a - Der Jura-Krokodilier Machimosaurus VON MEYER. Paläont. Z., Stuttgart, 41(1/2) : 46-59.

- KREBS B., 1967b - Zwei steneosaurus- Wirbel aus den Birnenstorfer Schichten (Ober Oxford) vom "Weissen Grabben" bei Mönthal (Kt. Aargau). Eclog. geol. Helvet., Basel, 60, 2 : 689-695
- KREBS B., 1968 - Le crocodilien Machimosaurus. Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de lignito Guimrota (Leiria, Portugal). Mem. Serv. geol. Portugal, Lisboa, n.s.14 : 1-53
- KRISHNA J., 1987 - Biological evidence for better appreciation of the Indian Gondwana. The Palaeobotanist, 36 : 268-284
- KUHN O., 1936 - Crocodilia. In : Fossilium Catalogus, Animalia. W. Quenstedt Ed, Berlin, 1, 75 : 1-144
- KUHN O., 1968 - Die vorzeitlichen Krokodile. Oeben, Krailling bei, München : 1-124.
- KUHN-SCHNYDER E., 1960 - Ein Schädelfragment von Metriorhynchus aus dem unteren Callovien von La-Voulte (Ardèche-France). Eclog. Geol. Helvet., Basel, 53(2) : 793-804.
- KUTTY T.S, JAIN S.L., ROY-CHOWDHURY T., 1987 - Gondwana sequence of the northern Pranhita-Godavari valley: its stratigraphy and vertebrate faunas. The Palaeobotanist, 36 : 214-229.
- LAFETEUR F., 1933 - Sur les ossements de Téléosaure du Corallien de l'Ile de Ré. Ann. Soc. sci. nat. Char. inf., n.s., 1(6) : 113-120
- LAMOUREUX , 1820 - Sur le Crocodilien fossile trouvé dans la carrière de Bourg. Ann. gén. Sci. phys., Paris, 3 : 160-163
- LANGSTON W., 1973 - The crocodilian skull in historical perspective. in : Biology of the Reptilia, C. Gans & T.S. Parsons Eds, Academic Press, London & New-York, A(4) : 263-284
- LARRAZET M., 1888 - Le Steneosaurus de Parmilieu. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 3, 17 : 8-15
- LEANZA H. & ZEISS A., 1994 - The "Lithographic Limestones" of Zapala (Central Argentina) and their ammonite fauna. Géobios, Mém. spéc. n°16, Lyon : 245-250
- LEBART L., MORINEAU A., WARWICK K.M., 1984 - Multivariate descriptive statistical analysis. Correspondence analysis and related techniques for large matrices. J. Wiley and Sons Eds., New-York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore : 1-231
- LEEDS E.T., 1907 - Notes on Metriorhynchus superciliosus DESL. Geol. Mag. (new ser.), London, 5, 4 : 314-319
- LEEDS E.T., 1908 - On Metriorhynchus brachyrhynchus (DESL.) from the Oxford Clay near Peterborough. Quart. J. Geol. Soc., London, 64 : 345-357
- LEMOIGNE Y., 1988 - La flore au cours des temps géologiques. Le Jurassique. Géobios, Mém. spec. n°10, 1 : 18-25
- LENNIER G., 1887 - Description des fossiles du Cap de la Hève. Bull. Soc. Géol. Norm., Le Havre, 12 : 17-98
- LI J., 1993 - A new specimen of Peipehsuchus teleorhinus from Ziliujing Formation of Daxion, Sichuan. Vert. Palasiat., 31(2), 4 : 85-94
- LIU H.T., 1961 - The discovery of Teleosaurus in China. Vert. Palasiat., 1 : 69-71
- LYDEKKER R., 1888 - Catalogue of fossil Reptiles and Amphibia of the British Museum. Part 1, London : 1-303
- LYDEKKER R., 1890 - On a crocodilian jaw from the Oxford Clay of Petersborough. Q. J. geol. Soc. London, London, 46 : 284-288
- MANSELL-PLEYDEL & HULKE J.W., 1877 - Note on Gavial skull from the Cornbrash of Closwort. Proc. Dorset Nat. Hist. Antiq. Field Club, 1 : 29
- MARCHAND D., THIERRY J., 1986 - Relations entre les événements calloviens et l'évolution des peuplements d'Ammonites en Europe Occidentale. Bull. C.R.E.D.P. Elf Aquitaine, Pau, 10(2) : 383-392

- MARTILL D.M., 1985 - The preservation of marine vertebrates in the lower Oxford Clay (Jurassic) of Central England. Philos. Trans. R. Soc., London, B, 311(1148) : 155-165
- MARTILL D.M., 1986a - The stratigraphic distribution and preservation of fossil vertebrates in the Oxford Clay of England. Mercian Geol., 10(3) : 161-188
- MARTILL D.M., TAYLOR M.A., DUFF K.L., RIDING J.B. & BOWN P.R., 1994 - The trophic structure of the biota of Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK. J. Geol. Soc., London, 151 : 173-194
- MARTIN B.G.H., BELLAIRS A., 1977 - The narial excrescences and pterygoid bulla of the gharial Gavialis gangeticus (Crocodilia). J. Zool., London, 182 : 541-558
- MASSARE J.A., 1984 - Ecology and evolution of Mesozoic marine Reptiles. Ph.D Thesis, Johns Hopkins University, Baltimore : 1-182 (inédit)
- MASSARE J.A., 1987 - Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. J. Vert. Pal., 7(2) : 121-137.
- MASSARE J.A., 1988 - Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles : implications for method of predation. Paleobiology, 14(2) : 187-205
- MATEER N., 1974 - Three Mesozoic crocodiles in the collections of the Palaeontological Museum, Uppsala. Upps. Univ. Geol. Inst. Bull., Uppsala, 4(1-8) : 53-72
- MAUBEUGE P.L., 1963 - Découverte de restes importants de Machimosaurus hugii dans l'Oxfordien de la Meuse. C. R. somm. Soc. Géol. Fr., Paris, 3 : 104-105.
- MAYR E., 1969 - The biological meaning of species. Biol. J. linn. Soc., 1 : 311-320
- MAZIN J.M., BARDET N., VIGNAUD P. & HUA S., 1995 - Marine reptiles faunas from the Middle and Upper Jurassic of Western Europe. 6 Congr. Argent. Pal. y Bioestrat., Trelew, 1994, résumés : 35-36. A paraître in : Ameghiniana
- Mc ILHENY , 1976 - The Alligator's life history. Soc. for the study of Amphibians and Reptiles. London : 1-117
- MERCIER J., 1931 - Présentation d'une tête de Teleidosaurus. Bull. Soc. Linn. de Norm., Caen, 8(4) : 46-
- MERCIER J., 1933 - Contribution à l'étude des Métriorhynchidés (Crocodiliens). Ann. Paléont., Paris, 22 : 99-119
- MERTENS R., 1943 - Die rezenten Krokodile des Naturmuseums Senkenberg. Senkenbergiana biol. 26(B), 4 : 252-312
- MEYER C.A., 1994 - Depositional environment and paleoecology of the Solothurn Turtle Limestone (Kimmeridgian Northern Switzerland). Géobios, Mém. spéc. n°16, Lyon : 227-236
- MEYER H. von, 1830 - Achte Versammlung der Naturforscher und Aerzte zu Heidelberg im September 1829. B. Mineralogische Abteilung, 15, 2. Isis v. Oken, Leipzig, 4/5/6 : 517-519
- MEYER H. von, 1831 - Neue fossile Reptilien aus der Ordnung der Sauria. Nov. Act. phys. med. Acad. caesar Leopold carol. nat. curios., Nürnberg, 15(2) : 171-200
- MEYER H. von, 1832 - Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. Frankfurt : 1-560
- MEYER H. von, 1845 - System er fossilen Saurier, Mittheilung an Prof. Bronn gerichtet. N. Jb. Miner., Stuttgart : 689-691
- MICHELIN C., BUFFETAUT E., ENAY R., 1985 - Le crocodile Steneosaurus (Mesosuchia, Teleosauridae) dans le Jurassique supérieur franc-comtois (Jura français). Géobios, Lyon, 18(1) : 115-120

- MONARD de, 1847 - Notice sur les caractères anatomiques d'un fragment de tête fossile rapporté à un individu voisin du genre Crocodile, ordre des Sauriens, Classe des Amphibies, provenant de la formation liasique supérieure, à Chaudebourg près Thionville, de la vallée de la Moselle. Metz (inédit)
- MOOK C.C., 1921a - Individual and age variations in the skulls of recent Crocodilia. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New-York, 44 : 51-66.
- MOOK C.C., 1921b - Skull characters of Recent Crocodilia with notes on the affinities of Recent genera. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New-York, 44 : 123-268.
- MOOK C.C., 1934 - The evolution and classification of the Crocodilians. J. Geol., Chicago, 42 : 295-304.
- MOOK C.C., BORKER L.R., 1934 - The Deslongchamps publications on fossils crocodiles. Am. Mus. Nat. Hist. Novitates, New-York, 701 : 1-7
- MOREL DE GLASVILLE, 1876 - Sur la cavité crânienne et la position du trou optique dans le Steneosaurus heberti. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris : 342-348.
- MOREL DE GLASVILLE, 1880 - Note sur le Steneosaurus heberti : appréciation de la cavité crânienne de ce reptile. Trajet du nerf optique depuis sa sortie du crâne. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris : 318-329.
- MOURIER J.P., 1983 - Le versant parisien du Seuil du Poitou de l'Hettangien au Bathonien. Stratigraphie, sédimentologie, caractères paléontologiques, paléogéographie. Thèse 3ème cycle, Univ. Poitiers : 1-192 (inédit)
- MOUTERDE R. & ELMI S., 1993 - Eléments de comparaison entre les faunes liasiques d'ammonites du Nord Ouest européen, de la Tethys occidentale et de l'Ouest de l'Amérique du Nord. Géobios, Lyon, Mém. spec.n°15 : 313-315
- MULLER F., 1967 - Zur embryonaten Kopfentwicklung von Crocodylus cataphractus CUVIER. Rev. Suisse Zool., Genève, 74 : 129-294.
- NEILL W.T., 1971 - The last of the ruling reptiles. Alligators, Crocodiles and their kin. Columbia University Press, New-York and London : 1-486.
- NEWTON R.B., 1893 - On Steneosaurus Baroni : a secondary reptile from Madagascar. Geol. Mag., London, 3(10), 347 : 193-198.
- NICHOLS J.D., VIEHMAN L., CHABRECK R.H. & FENDERSON B., 1976 - Simulation of a commercially haversted alligator population in Louisiana. La State Univ. Agric. Mach., n°691
- OCHEV V.G., 1981 - Marine crocodiles in the Mesozoic of the region along the Volga. Priroda, Moscou, 5(789) : 103- (En russe).
- OSBORN J.W., 1971 - The ontogeny of tooth succession in Lacerta vivipara Jacquin (1787). Proc. R. Soc. London (Biol.), 179 : 261-289.
- OSBORN J.W., 1972 - On the biogical improbability of Zahnreihen as embryological units. Evolution, 26 : 601-607
- OSBORN J.W., 1974 - On the control of tooth replacement in reptiles and its relationship to growth. J. theor. Biol., 46 : 509-527.
- OWEN R., 1840-45 - Odontography. H. Baillière Ed., London, 2 vol., 74 : 1-655.
- OWEN R., 1842 - Report on British fossil Reptiles. Rep. Brit. Ass. Adv. Sci., London, 184, 11 : 60-204
- OWEN R., 1849-84 - A history of British fossils reptiles. Cassel Ed. London
- OWEN R., 1852 - Note on the crocodilians remains accompanying Dr.T.L.Bell's paper on Kotah. Q. J. geol. Soc. London, London, 8 : 233
- OWEN R., 1868 - Monography of the fossil reptilia of the Kimmeridge Clay - Sauropterygia. Pal. Soc., London, 3 : 7
- PENROSE L.S., 1954 - Distance, size and shape. Ann. Eugen., 18 : 337-343

- PHANSALKAR V.G., SUDHA G. & KHADKIKAR A.S., 1994 - Giant marine reptilian skulls from the Jurassic of Kachchh, Gujarat. Current Sci., 67(6) : 460-461
- PHILLIPS, 1871 - The Geology of Oxford and the Valley of the Thames. Clarendon Press, Oxford : 1-523
- PHIZACKERLEY P.H., 1951 - A revision of the Teleosauridae in the Oxford University Museum and the British Museum (Natural History). Ann. Mag. nat. Hist., 12(4) : 1169-1192.
- PICTET F.J., 1853 - Traité de Paléontologie. Paris, 2ème éd., 1 : 1-584
- PICTET F.J., JACCARD A., 1860 - Description des reptiles et poissons fossiles de l'étage Virgulien du jura neuchâtelois. Matériaux pour la Paléontologie suisse, Genève, 3
- PIVETEAU J., 1928 - Le reptile de Gigondas et l'évolution des Métriorhynchidés. Ann. Paléont., Paris, 17 : 30-47
- PIVETEAU J., 1935 - Un crocodilien de l'Eocène inférieur de l'Afrique du Nord : le Dyrosaurus. Ann. Paléont., Paris, 24 : 51-71
- RASPAIL E., 1842 - Observations sur un nouveau genre de saurien fossile : Neustosaurus gigondarum. Meilhar, Paris & Clément-St-Just, Avignon Eds. : 1-56
- REYMENT R.A., 1982 - Multivariate morphometrics. in : Handbook of Statistics. Krishnaiah & Kanal Eds., Amsterdam, 2 : 721-745
- REYMENT R.A., 1985 - Multivariate morphometrics and analysis of shape. J. Int. Assoc. Math. Geol., 17(6) : 591-609.
- REYMENT R.A., 1991 - Multidimensional Palaeobiology. Pergamon Press Ed., Oxford, New-York, Seoul, Tokyo : 1-377
- REYMENT R.A., BLACKITH R.E., CAMPBELL N.A., 1984 - Multivariate morphometrics. 2nd Ed., Academic Press, London : 1-233
- RICCARDI A.C., 1991 - Jurassic and Cretaceous marine connections between the Southeast Pacific and Tethys. Pal. Pal. Pal., 87 : 155-189
- RICHTER R., 1948 - Introduction à la Nomenclature Zoologique pour 'explication des règles internationales. 2ème éd., Frankfurt, 251p.
- RICQLES de A., 1975 - Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes, 7. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire du tissu osseux des tétrapodes. Ann. Pal. (Vert.), Paris, 61(1) : 51-129
- RICQLES de A., 1976a - Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes, 7. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire du tissu osseux des tétrapodes. (2ème partie). Ann. Pal. (Vert.), Paris, 62(1) : 71-126
- RICQLES de A., 1976b - On bone histology of fossil and living reptiles with comments on its functional and evolutionary significance. in : Biology of the Reptiles. Bellairs & Cox Ed., London & New-York, Linn. Soc. Symposium : 123-150.
- RIEPPPEL O., 1979 - Ein Geosaurus-Fragment (Reptilia, Thalattosuchia) aus dem oberen Malm von Evillard bei Biel. Jahrb. Naturhist. Mus. Bern, Bern, 7 : 1-10.
- RIEPPPEL O., 1981 - Fossile Krokodilier aus dem Schweizer Jura. Eclogae geol. Helv., Basel, 74/3 : 735-751
- RIOULT M., COUTARD J.P., DE LA LAQUERIERE P., HELLVIN M., LARSONNEUR C., PELLERIN J. & PROVOST M., 1989 - Notice explicative Carte géologique de France (1/50000) Caen, B.R.G.M. Ed., Orléans (120), 104p.
- ROCHON-DUVIGNEAUD A., 1970 - L'oeil et la vision. In : traité de Zoologie. sous la dir. de P.P. Grassé, Masson Ed., Paris, 14(2) : 382-428.
- ROMER A.S., 1956 - Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, Chicago & London : 1-772.
- ROMER A.S., 1966 - Vertebrate Paleontology. University of Chicago Press, Chicago & London : 1-772.

- RUSCONI C., 1948a - Nuevo plesiosaurio, pez y langosta de mar jurasicos de Mendoza. Rev. Mus. Hist. Nat., La Plata, 2 : 3-12
- RUSCONI C., 1948b - Plesiosaurios del Jurasico de Mendoza. An. Soc. Cien. Argent., 146, 5 : 327-351
- SAUVAGE H.E., 1872 - Sur quelques espèces de Sténéosaures provenant des assises jurassiques supérieures de Boulogne-sur-mer. Bull. Soc. philom., Paris : 178-180
- SAUVAGE H.E., 1874 - Mémoire sur les Dinosauriens et les Crocodiliens des terrains jurassiques de Boulogne-sur-Mer. Mém. Soc. Géol. Fr., Paris, 10(2) : 1-58
- SAUVAGE H.E., 1879 - Etude sur les poissons et les reptiles des terrains crétacés et jurassiques supérieurs de l'Yonne. Bull. Soc. des Sci. Hist. et Nat. de l'Yonne, 3(1) : 20-84.
- SAUVAGE H.E., 1888 - Sur les reptiles trouvés dans le Portlandien supérieur de Boulogne-sur-mer. Bull. Soc. géol. Fr., Paris, 3(16) : 623-632.
- SAUVAGE H.E., 1896 - Les crocodiliens et les dinosaures des terrains mésozoïques du Portugal. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 24 : 46-48.
- SAUVAGE H.E., 1897 - Notes sur les reptiles fossiles jurassiques du Boulonnais. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 2(15) : 864-875.
- SAUVAGE H.E., 1897-98 - Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et du Crétacique. Direction Trav. géol. Portugal, Lisbonne : 1-47
- SAUVAGE H.E., 1898 - Les reptiles et les poissons des terrains mésozoïques du Portugal. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 26 : 442-446.
- SAUVAGE H.E., 1900a - Note sur les poissons et les reptiles du Jurassique inférieur du département de l'Indre. Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 28 : 500-504.
- SAUVAGE H.E., 1900b - Les poissons et les reptiles du Jurassique supérieur de Fumel (Lot-et-Garonne). Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 28 : 496-499
- SAUVAGE H.E., 1902 - Recherches sur les Vertébrés du Kimméridgien supérieur de Fumel (Lot-et-Garonne). Mém. Soc. Géol. Fr., Paris, 9(4), 25 : 1-32.
- SAUVAGE H.E. & LIENARD F., 1879 - Mémoire sur le genre Machimosaurus. Mém. Soc. Géol. Fr., Paris, 3(1), 4 : 1-31.
- SAVALLE E., 1876 - Note sur une tête de Teleosaurus trouvée à Bléville. Bull. Soc. Géol. Norm., Caen, 3 : 52-57
- SCHMIDT M., 1905 - Über Oberen Jura in Pommern. Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie. Abh. königl. preuss. geol. Landesanstalt und Bergakademie, Berlin, n.F.41 : 1-222
- SCHMIDT W.E., 1904 - Über Metriorhynchus jaeckeli n.sp. Z. deutsch. geol. Gesell., Berlin, 56 : 97-119
- SCHRÖDER H., 1923 - Ein Meereskrokodilier aus der unteren Kreide Norddeutschlands. Jahrb. Preuss. Geol. landesanst., Berlin, 42 : 352-364
- SCOTESE C.R., 1991 - Jurassic and Cretaceous plate tectonic reconstructions. Pal. Pal. Pal., 87 : 493-501
- SEELEY H.G., 1869 - Index to the fossils remains of Aves, Ornithosauria and reptilia from the secondary strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. London
- SELENKA E., 1867 - Die fossilen Krokodilinen des Kimmeridge von Hannovre. Palaeontographica, 16(5) : 137-144.
- SHIINO K., 1914 - Studien zur Kenntnis der Wirbeltierköpfe. I. Das Chondrocranium von Crocodylus mit Berücksichtigung der Gehirnnerven und Kopfgefäße. Anat. Hefte, I. Abt., 50, Wiesbaden : 257-382
- SICKENBERG O., 1961 - Das wiederaufgefundene Typusexemplar vom Meereskrokodil aus Sachsenhagen. Naturhist. Ges., Hannover, 105 : 5-6

- SIMONELLI V., 1896 - Intorno agli avanzi di Coccodrilliano scopati a San Valentino (provincia di Reggio Emilia) nel 1886. Atti Real. Accad. Lincei, 293 : 11-18
- SINGH L.A.K., 1978 - Ecological studies on the Indian Gharial Gavialis gangeticus (Gmelin) (Reptilia, Crocodilia). Unpublished Ph. D. Thesis, Utkal University
- SINGH L.A.K. & BUSTARD H.R., 1982 - The snout of the gharial Gavialis gangeticus (Gmelin). Brit. J. Herp., London, 6 : 253-258
- SMITH J.M. & SAVAGE R.J.G., 1959 - The mechanics of mammalian jaws. School Sci. Rev., 40, 141 : 289-301.
- SMITH A.G., SMITH D.G. & FUNNEL B.M., 1994 - Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 99p.
- SOEMMERING S.T., 1814 - Über den Crocodylus priscus oder über ein in Baiern versteint gefundenes Krokodil, Gavial der Vorwelt. Denkschr. k. Akad. Wiss., München, 5 : 9-82.
- STEEL R., 1973 - Crocodylia. in : Handbuch der Paläoherpetologie. Fisher Ed., Stuttgart & Portland, 16 : 1-116.
- STRICKER L.S., TAYLOR D.G., 1989 - A new marine crocodile (Mesosuchia, Metriorhynchidae) from the Snowshoe Formation (Jurassic) Oregon. J. Vert. Pal., 9(3), 28 : 40A.
- STRUCKMANN C., 1878 - Der Obere Jura der Umgegend von Hannover. Eine paläontologisch - geognostisch - statistische Darstellung. Hahn'sche Buchhandlung, Hannover : 1-169
- TARSITANO S., FREY D. & RIESS J., 1989 - The evolution of the Crocodilia : a conflict between morphological and biochemical data. Amer. Zool., 29 : 853-856
- TATE R. & BLAKE J.F., 1876 - The Yorkshire Lias. London : 1-475
- TEIXEIRA C., 1943 - Um dente de Machimosaurus. Bol. Soc. geol. Portugal, Lisbonne, 3 : 109
- THIERRY J., 1978 - Le genre Macrocephalites au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). Mém. Géol. Univ. Dijon, 4 : 491p.
- THORBJARNARSON J.B., 1990 - Notes on the feeding behavior of the Gharial (Gavialis gangeticus) under semi-natural conditions. J. Herpetol., 24(1) : 99-100
- TRIBOLLET M. de, 1873 - Recherches géologiques et paléontologiques dans le Jura neuchâtelois. Mem. Soc. Sci. nat., Neuchâtel, 4 : 40-144
- VALLOIS H.V., 1922 - Les transformations de l'épisome chez les vertébrés. Arch. Morph. gén. exp., Paris, 13 : 1-538
- VASSE D., 1993 - Les crocodiliens du Crétacé supérieur et du Paléogène d'Europe. Aspects paléobiogéographique et paléoécologique. Mém. Sci. Terre, Univ. Paris 6 : 1-173
- VIGNAUD P., 1991 - Les Thalattosuchiens calloviens du Poitou : anatomie, systématique, phylogénie, biochronologie et paléoenvironnements. Mém. DEA, Univ. Montpellier et Poitiers, 80p. (inédit)
- VIGNAUD P., 1993 - Thalattosuchians from the Callovian of Poitou (Vienne, France). Rev. Paléobiol., Genève, vol. spec. 7 : 251-261
- VIGNAUD P., 1995 - La morphologie dentaire des Thalattosuchia (Reptilia, Mesosuchia). (en cours)
- VIGNAUD P., BROIN de F., BRUNET M., CARIOU E., HANTZPERGUE P. & LANGE-BADRE B., 1993a - Les faunes de vertébrés jurassiques de la bordure Nord-Orientale du Bassin d'Aquitaine (France) : biochronologie et environnement. Géobios, Mém. sp., 3rd Intern. Symp. on Jurassic Strat., Poitiers, 1991 (sous presse)
- VIGNAUD P., LANGE-BADRE B., HANTZPERGUE P., DUTRIEUX M. & MAURY G., 1993b - Découverte d'un crâne de Teleosauridae dans la Zone à Eudoxus du Kimméridgien supérieur quercynois (France). C. R. Acad. Sci., Paris, 2 (317) : 1509-1514
- WAGNER A., 1852 - Neu aufgefundene Saurier-Überreste aus den lithographischen Schieferen und dem Oberen Jurakalke. Abh. bayr. Acad. Wiss., 8 : 98

- WAGNER A., 1858 - Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schifers. Abh. bayr. Acad. Wiss., 8, 2 : 3-5
- WAITKUWAIT W.E., 1986 - Contribution à l'étude des crocodiles en Afrique de l'Ouest. Nature et faune : 13-29
- WALSH J.E.I., 1776 - Vom dem versteinten Kopfskelet eines Crocodills. Der Naturforscher, 9 : 279-284
- WEBB G.J.W., 1980 - A preliminary examination of a near pristine population of C. johnstoni. Proc. SSAR Symp. "Reproductive Biology and conservation of Crocodilians", Milwaukee, 1980, Abstracts
- WEBB G.J.W., BUCKWORTH R. & MANOLIS C.S., 1983 - Crocodylus johnstoni in the Mc Kinlay River Area, N.T. III, Growth, movement and the population age structure. Austr. Wildl. Res., 10 : 383-401
- WEBB G.J.W. & MANOLIS S.C., 1989 - Crocodiles of Australia. Reed Books Ptg. Ltd Forest. Eds., 2. Aquatic Drive Frenchs : 63-65
- WEBB G.J.W., MANOLIS S.C. & BUCKWORTH R., 1982 - Crocodylus johnstoni in the Mc Kinlay River area, N.T. 1 Variation in the diet and a new method of assessing the relative importance of prey. Austr. J. Zool., 30 : 877-899
- WEBB G.J.W. & MESSEL H., 1978 - Morphometric analysis of Crocodylus porosus from the North Coast of Arnhem Land, Northern Australia. Austr. J. Zool., 26 : 1-27.
- WEBB G.J.W., MESSEL H., CROWFORD J. & YEARBURY M.J., 1978 - Growth rates of Crocodylus porosus (Reptilia, Crocodylia). Austr. Wildlife Research, 5 : 385-399.
- WENZ S., 1968 - Contribution à l'étude du genre Metriorhynchus. Crâne et moulage endocrânien de Metriorhynchus superciliosus. Ann. Paléont., Paris, 54(2) : 148-191.
- WENZ S., 1970 - Sur un Metriorhynchus à museau court du Callovien des Vaches Noires (Calvados). Bull. Soc. Géol. Fr., Paris, 7, 12(2) : 390-397.
- WERMUTH H., 1953 - Systematik der reznten Krokodile. Mitteil. Zool. Mus. Berlin, 29(2) : 375-514
- WERNER C., 1994 - Die kontinentale Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (Wadi Milk Formation). Berl. geowiss. Abh., Berlin, E13 : 221-249
- WESTERGAARD B. & FERGUSON M.W.J., 1986 - Dentition development in Alligator mississippiensis. Early embryonic development in the lower jaw. J. Zool., London, A, 210 : 575-597.
- WESTERGAARD B. & FERGUSON M.W.J., 1987 - Development of the dentition in Alligator mississippiensis. Later development in the lower jaws of embryos, hatchlings and young juveniles. J. Zool., 212 : 191-222.
- WESTERGAARD B. & FERGUSON M.W.J., 1990 - Development of the dentition in Alligator mississippiensis : upper jaw dental and craniofacial development in embryos, hatchlings, and young juveniles, with a comparison to lower jaw development. Am. J. Anat., 187 : 393-421.
- WESTPHAL F., 1961 - Zur Systematik der deutschen und englischen Lias-Krokodilier. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart, 113(2) : 207-218.
- WESTPHAL F., 1962a - Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. Palaeontographica, Stuttgart, A, 118 : 1-96
- WESTPHAL F., 1962b - Zum Lebensraum der Lias-Krokodilier. Paläont. Z., Stuttgart, 36(1-2) : 9
- WESTPHAL F., 1965 - Ein neuer Krokodil-Fund aus dem Plattenkalk des Oberen Malm von Eichstätt (Bayern). N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart, 123(1) : 105-114.
- WETTSTEIN von O., 1937-1954 - Ordnung der Klasse Reptilia Crocodylia. In : Handbuch der Zoologie. Kükenthal W., de Gruyter and Co. Ed., Berlin, 7, 1, (3/4) : 236-424

- WOERDEMAN M.W., 1921 - Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen und Gebiss der Reptilien. Beitrag. IV. Über die Anlage und Entwicklung der Zähne. Arch. mikrosk. Anat., 95 : 265-395
- WOODWARD A.S., 1885 - On the literature and nomenclature of British fossil Crocodilia. Geol. Mag, London, 3(2)
- WOODWARD A.S. & SHERBON C.D., 1890 - A catalogue of British fossil Vertebrata. Dulau Ed., London :1-396
- YANOSKY A.A., 1990 - Histoire naturelle du Caïman à museau large (Caiman latirostris), un alligatoriné mal connu. Rev. fr. Aquariol., 17, 1 : 19-31
- YEFIMOV M.B., 1982 - New fossil crocodiles from the USSR. Paleont. J., 16(2) : 140-145
- YOUNG C.C., 1944 - On the reptilian remains from Weiyan, Szechuan, China. Bull. Geol. Soc. China, Beijing, 24 (3-4) : 187-210
- YOUNG C.C., 1948 - Fossils crocodiles in China, with notes on dinosaurian remains associated with the Kansu crocodiles. Bull. Geol. Soc. China, Beijing, 28 (3-4) : 255-288
- YOUNG C.C., 1964 - New fossil crocodiles from China. Vert. Palasiat., Beijing, 8 (2) : 189-208
- ZITTEL von K.A., 1890 - Traité de Paléontologie, Oldenbourg Ed., München & Leipzig, 3 : 1-900.
- ZEISS A, 1968 - Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter Tithon der Südlichen Frankenalb. Abh. Bayer Akad. Wiss., math. naturw., 132 : 1-190