

# A PROPOS D'UN CRÂNE DE *DYROSAURUS PHOSPHATICUS* (THOMAS, 1893), (CROCODYLIA, MESOSUCHIA) : CONTRIBUTION A L'INTERPRETATION PALEOECOLOGIQUE ET BIOGEOGRAPHIQUE DES DYROSAURIDAE.

HUA Stéphane<sup>1</sup>

**RESUME.** Un crâne de *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893) de la collection Wouters (Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique n° IRSNR-R146) est décrit. Une anomalie osseuse est mise en évidence aux environs de la narine externe. L'analyse morphofonctionnelle du crâne montre que ces reptiles marins ne devaient pas être exclusivement ichthyophages mais devaient aussi fréquenter le milieu fluviatile où ils devaient chasser d'autres vertébrés. Diverses hypothèses paléogéographiques intégrant notamment leur présence en Asie sont proposées. L'une d'entre elles, à la lueur des résultats de l'analyse morphofonctionnelle, envisage une voie de passage continentale par le Moyen-Orient et l'Inde dès le Maastrichtien.

**MOTS-CLES:** *Dyrosaurus phosphaticus*, Dyrosauridae, Mesosuchia, Paléoécologie, Biogéographie, Yprésien.

**ABSTRACT.** A skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893) from the WOUTERS collection (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, n° IRSNR-R146) is described. It displays an osseous anomaly near the external naris. The morphofunctional analysis of the skull shows that these marine reptiles could not have been exclusively ichthyophageous and that they were frequent in freshwater where they hunted other kinds of vertebrate prey. Various paleogeographical hypotheses are proposed, taking into account the Asian specimens. One of them, based on the results of the morphofunctional analysis, suggests a possible continental crossing from Africa to Asia by way of the Middle-East and India during the Maastrichtian.

**KEYWORDS:** *Dyrosaurus phosphaticus*, Dyrosauridae, Mesosuchia, paleoecology, biogeography, Ypresian.

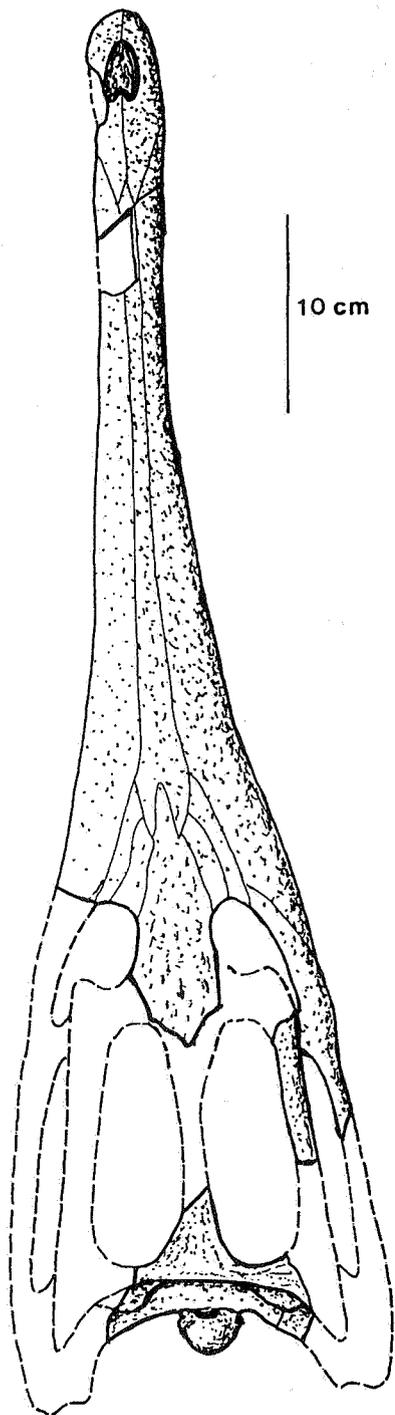
## 1. INTRODUCTION

Ce crâne (Pl. 1, Institut royal des sciences naturelles de Belgique, collection Wouters, n° IRSNR-R146) a été récolté par G. Wouters en Octobre 1970 dans les phosphates yprésiens près de Boujniba-Khouribga (Maroc). Seule la région postorbitaire gauche et la moitié postérieure des arcades temporales droites sont absentes (Pl. 1., ph. A à C; Fig. 1). Il ne reste de la mandibule que la symphyse (Pl. 1 D). La présence d'un palais secondaire et d'une paire de fosses temporales montrent l'appartenance de ce spécimen aux crocodiliens. L'absence de déformation, la face palatine visible et des indices d'anomalies osseuses sont des caractères rarement observés qui donnent à ce spécimen un intérêt tout particulier.

## 2. SYSTEMATIQUE

Le museau est long et élevé. Les nasaux sont en contact avec les prémaxillaires. Les fosses temporales supérieures sont plus grandes que les orbites. Le post-orbitaire droit présente un processus antérolatéral, cassé à la base. La face occipitale se singularise par sa hauteur et par les exoccipitaux participant au condyle occipital et formant deux tubérosités très fortes. Ces caractères définis par Buffetaut (1976) prouvent l'appartenance de ce crâne aux Dyrosauridae DE STEFANO, 1903, une famille de mésosuchiens marins s'étendant de l'Albo-Cénomaniens (Buffetaut *et al.*, 1990) à l'Eocène supérieur (Buffetaut, 1978a). Les caractères mandibulaires définis chez les Dyrosauridae se retrouvent aussi ici, comme l'extré-

<sup>1</sup> Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de Paris 6, U.R.A. 1761, Tour 15, 3ème étage, 4 place Jussieu - F-75252 Paris Cedex 05.



**Figure 1.** Reconstitution du crâne de *Dyrosaurus phosphaticus* (Institut royal des sciences naturelles de Belgique, collection Wouters, n° IRSNR-R146). Les lignes pointillées indiquent les parties manquantes.

mité antérieure de la symphyse non élargie et surtout le septième alvéole dentaire réduit et proche du huitième (Pl. 1. D). Buffetaut (1980) distingue deux sous-familles suivant le degré de robustesse des mâchoires et la spécialisation des dents : les Phosphatosaurinae, à la mâchoire et aux dents robustes, et les

Hyposaurinae, à la mâchoire et aux dents graciles. Le museau long, étroit, peu festonné, et les dents longues à apex pointu font de notre spécimen un Hyposaurinae.

Le squelette post-crânien reste assez constant chez les Dyrosauridae (Buffetaut, 1982) et ne peut donc servir à distinguer les différentes espèces. Les crânes suffisamment complets sont rares et montrent une importante variation intraspécifique comme par exemple chez *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893) (Bergounioux, 1956; Buffetaut, 1978b). Les mandibules, porteuses de nombreux caractères spécifiques, servent essentiellement de base aux diagnoses. Les caractères les plus souvent utilisés sont la section de la symphyse, la participation des spléniaux à la symphyse, le diamètre relatif des alvéoles par rapport à l'espace interalvéolaire. A l'heure actuelle, seuls ces caractères permettent de distinguer les différentes espèces. Sur notre spécimen, les spléniaux atteignent dorsalement le onzième alvéole, la symphyse a une section semi-circulaire et s'étend jusqu'au dix-septième alvéole. Ces caractères correspondent parfaitement à la diagnose émondée de *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893) formulée par Buffetaut, 1976. D'autres caractères diagnostiques formulés par cet auteur se retrouvent sur ce spécimen comme les nasaux fusionnés, les dents comprimées bicarénées au nombre de vingt par demi-mâchoire, les bords saillants des alvéoles séparés par de profondes encoches, et une ornementation du crâne développée. Pour toutes ces raisons, ce crâne est rapporté à *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893).

Ce spécimen inédit de Dyrosauridae va permettre de préciser certains points anatomiques et d'en interpréter certains autres du point de vue morphofonctionnel.

### 3. DESCRIPTION

L'ostéologie de *Dyrosaurus phosphaticus* a déjà fait l'objet de nombreux articles (notamment Thévenin, 1911; Piveteau, 1935; Bergounioux, 1955, 1956). Il sera donc fait ici une description sommaire qui soulignera certains points anatomiques. Les études précédentes ont fait ressortir que la variabilité intraspécifique était très importante chez *Dyrosaurus phosphaticus*; aussi les différentes mesures biométriques sont-elles à prendre à titre indicatif.

La **narine externe** de grandes dimensions (5,8 cm x 4 cm) s'ouvre vers le haut et légèrement vers l'avant. A gauche, la cassure de la narine forme une surface irrégulière et boursouflée (Pl. 1. E, F).

Le **foramen incisif** est masqué par la gangue encore présente.

Les **orbites** sont de forme parallélépipédique et allongées suivant le plan sagittal (longueur 7,1 cm). Elles sont dirigées vers le haut et l'extérieur. Un bourrelet

osseux formé par les préfrontaux et surtout les lacrymaux ourle l'avant des orbites et gêne la vision frontale.

Les **fosses temporales** étaient grandes, de taille supérieure à celle des orbites. L'état fragmentaire du matériel ne nous permet pas de préciser leurs dimensions. Le **foramen magnum** a la forme d'un triangle isocèle, pointe vers le bas, d'une largeur de 3,9 cm pour une hauteur de 2,3 cm.

Le **foramen eustachien médian** est bien marqué, d'une longueur antéropostérieure de 2,4 cm pour une largeur de 2,1 cm, avec un septum médian. Aucune autre fenestration n'est visible.

a longueur antéorbitaire est de 48,9 cm. Les **prémaxillaires** apparaissent déformés aux abords de la narine externe jusqu'au niveau de la quatrième dent prémaxillaire. Ce boursoufflement dorsal épaissit le rostre de 1,7 cm. La face ventrale (longueur : 6,2 cm) présente aussi à la périphérie de la cassure des traces d'anomalies osseuses sous forme de piquetis (Pl 1. F). L'alvéole et la troisième dent prémaxillaire sont décalés vers l'arrière sans aucune trace de fracturation responsable d'un décalage *post-mortem*. L'anomalie Osseuse se cantonne à la périphérie de la cassure (Pl 1. E, F). Il semble donc que l'aspect de l'os soit dû à une infection osseuse ayant décalé la troisième dent prémaxillaire et ce du vivant de l'animal. Cott (1961) figure un cas de mutilation identique chez *Crocodylus niloticus* ayant pris place du vivant de l'animal. Il semblerait que nous ayons ici le même cas de figure, avec des traces d'infections osseuses du style ostéomyélite. Buffetaut (1983) avait signalé des traces de blessures sur une symphyse de *Tilemisuchus lavocati*, un autre Dyrosauridae, pouvant être le résultat d'une lutte intraspécifique. Ici, cette blessure ne provenait vraisemblablement pas d'un combat mais ce type de blessure se retrouve sur les crocodyliens actuels. Dorsalement, les prémaxillaires atteignent le niveau de la deuxième dent maxillaire (Longueur dorsale = 12,3 cm). Ventralement, les prémaxillaires portent quatre dents. La troisième est la plus importante (1,4 cm de diamètre alvéolaire contre 0,8 pour la quatrième) induisant un élargissement du rostre à cet endroit (5,6 cm contre 3,7 cm au niveau de la quatrième dent). Aucune pseudohétérodonie n'est à remarquer. Les dents, comme déjà précisé ci-dessus, sont bicarénées, pointues portant de fines cannelures. Les nasaux entrant dorsalement en contact avec les prémaxillaires, les **maxillaires** sont repoussés en position latérale (pour plus de détails cf. Piveteau, 1935, longueur latérale des maxillaires : 51 cm). Le rostre a une section semi-circulaire de diamètre relativement constant (3,7 cm). L'ornementation rostrale consiste en de nombreux sillons parallèles. Les maxillaires se terminent latéralement 2,5 cm après le pilier postorbitaire. Ventralement, chaque maxillaire porte 16 alvéoles bien individualisés chacun par de profondes ensellures. L'espace interalvéolaire est relati-

vement constant à 2 cm, à l'exception d'un léger diamètre de 2,7 cm entre la dernière dent prémaxillaire et la première dent maxillaire. Le contact ventral avec les prémaxillaires se fait selon une digitation atteignant le niveau du troisième alvéole prémaxillaire. Le plancher buccal est plan.

Les **palatins** s'insèrent au niveau du 17ème alvéole (distance palatin-prémaxillaire : 49,4 cm).

Les **nasaux** complètement fusionnés forment un os impair selon une «fourche» qui débute sur le plan sagittal à 2,1 cm en avant des orbites. De forme allongée, il forme la surface dorsale du rostre et rentre en coin dans les prémaxillaires (longueur pointe du frontal - pointe du nasal : 32,8 cm).

Le **frontal** (longueur : 12,3 cm) comme chez tous les Dyrosauridae connus est étroit, formant un espace interorbitaire réduit (2,8 cm en moyenne). Cet os rentre en pointe dans le nasal sur 3 cm.

Le **préfrontal** sépare le frontal du lacrymal en partant du bord de l'orbite pour rejoindre le nasal (longueur approximative : 4,5 cm). L'ornementation est moins marquée.

Le **lacrymal** forme un bourrelet osseux important partant du bord antérieur jusqu'à la moitié de la face latérale de l'orbite. Il s'amincit en rejoignant le nasal. A la base de cet épaississement osseux, se trouve une rigole séparant le lacrymal du maxillaire.

Le **jugal**, étant brisé postérieurement, ne forme plus que le quart postéroinférieur de l'orbite.

Du **postorbitaire**, dont là aussi la partie postérieure manque, on distingue la base du processus antérolatéral brisé. L'ornementation est très prononcée.

L'arrière-crâne a la plupart de ses cavités remplies de phosphate. Les cassures sagittales, que ce soit au niveau du supraoccipital ou du squamosal, laissent apparaître une pneumatisation importante.

La surface ventrale du **basioccipital** est encroûtée. Les apophyses basioccipitales sont réduites. Le foramen eustachien médian, comme déjà précisé, est déprimé. Le condyle occipital, très proéminent, dépasse postérieurement de près de 3,8 cm le niveau du foramen magnum.

Les **exoccipitaux** participent au pourtour du foramen magnum à l'exception du plancher formé par le basioccipital. Les tubérosités occipitales, fortement marquées, ne dépassent pas postérieurement le niveau du foramen magnum. Sur d'autres spécimens consultés on peut voir que l'importance de ces tubérosités, soulignées par la forte convexité du supraoccipital, varie en fonction de la taille de l'animal et semble donc être corrélable à des variations ontogénétiques.

Le **supraoccipital** ne montre aucune particularité par rapport à celui figuré par Buffetaut (1982), p. 59. Cet os ne participe pas au toit du foramen magnum. En vue dorsale, l'ornementation du supraoccipital est bien marquée. Les capsules otiques sont visibles par le foramen magnum et se signalent par leur importance. Elles sont soudées sur le plan sagittal. Ce caractè-

re avait déjà été noté par Lavocat (1955) et Buffetaut (1982).

La mandibule étant cassée à l'extrémité postérieure de la symphyse (longueur = 51,4 cm), on ne compte que dix-sept alvéoles sur le **dentaire**, caractère spécifique déjà énoncé précédemment. Aucune pseudo-hétérodontie n'est visible ici à l'exception de la quatrième dent qui est plus ou moins caniniforme et de la septième qui est réduite et proche de la huitième. Les alvéoles ont un relief bien marqué, séparés, comme pour la mâchoire supérieure, par de profondes enclures. L'espace interalvéolaire est plan. Toutes les dents ont une implantation verticale. La largeur de la mandibule est constante (4,6 cm) sans spatule terminale. Les bords de la mandibule restent parallèles jusqu'au quatorzième alvéole. La section de la symphyse est semi-circulaire (hauteur = 3 cm). De nombreux sillons marquent la face ventrale et latérale de la symphyse.

Les **spléniaux** prennent place dorsalement au niveau du onzième alvéole, et du douzième ventralement.

#### 4. ANALYSE MORPHOFONCTIONNELLE DU CRÂNE

Deux grands types crâniens se distinguent au sein des Dyrosauridae formant les sous-familles des Phosphatosaurinae et des Hyposaurinae. Les Phosphatosaurinae aux dents très obtuses, spécialisation qui n'est pas sans rappeler celle du *Machimosaurus*, un autre méso-suchien marin de la famille des Teleosauridae (Krebs 1967, 1968), se diversifient depuis le Maastrichtien jusqu'à l'Yprésien (Buffetaut, 1982). Ces animaux devaient chasser principalement tortues et nautilies, très abondants dans les niveaux associés (Buffetaut, *op. cit.*). Les Hyposaurinae auxquels appartient notre spécimen ont surtout connu leur apogée au Paléocène. Frey (1982) a distingué trois grands types de rostre parmi les crocodiliens actuels. Les brévirostres comme *Osteolaemus tetraspis*, attaquent frontalement des proies venant s'abreuver. Les mésorostres comme *Crocodylus porosus* sont polyvalents : ils sont ichthyophages mais peuvent aussi attaquer des proies terrestres. Les longirostres comme *Gavialis gangeticus*, *Crocodylus johnstoni* et le faux-gavial, *Tomistoma schlegelii* sont essentiellement ichthyophages en attaquant par de rapides mouvements latéraux. La traînée et l'inertie sont réduites par l'aplatissement du crâne. Neill (1971) indique que pour attaquer le gavial reste sur le fond en attendant que les proies passent à portée. L'absence de spatule terminale fait que la région antéorbitaire de *Dyrosaurus* s'apparente plus à celle de *Crocodylus johnstoni* et *Tomistoma* qu'à celle de *Gavialis*. Le faux-gavial et *C. johnstoni* ont un régime

alimentaire beaucoup plus varié que celui du gavial exclusivement piscivore, puisqu'il inclut des petits vertébrés terrestres. Les alvéoles bien individualisés montrent que les dents devaient supporter une certaine résistance à la traction (De Buffrénil, comm. pers.). Ce cas de figure se retrouve chez *T. schlegelii* et *C. johnstoni* mais pas chez le gavial. De plus, le rostre de *D. phosphaticus* compte presque autant de dents que chez *Tomistoma* et *Crocodylus johnstoni*, soit presque un tiers de moins que chez le Gavial du Gange. L'orientation des orbites de *G. gangeticus* empêche ce dernier d'avoir une vision frontale même limitée comme *Tomistoma* et le crocodile de Johnston. Les orbites de ce spécimen de *Dyrosaurus phosphaticus* montrent que l'animal avait aussi une vision frontale limitée. Les méthodes de chasse de *Dyrosaurus* devaient plus ressembler à celles de *Tomistoma*, à l'affût comme les autres Crocodiliens. L'implantation dentaire de ces animaux et la forme de la région antéorbitaire laissent supposer un régime alimentaire qui n'étaient pas exclusivement piscivore. Ces animaux marins devaient aussi être capables de chasser en milieu fluvial comme l'attestent certains milieux de dépôts.

La région occipitale est élevée avec de fortes tubérosités occipitales, que l'on retrouve moins développées mais plus rapprochées chez certains crocodiliens dont le Gavial. Les apophyses basioccipitales sont peu développées à la différence des crocodiliens terrestres comme les Sebecidae où les mouvements verticaux cervicaux sont dominants (Gasparini, comm. pers.). Chez les crocodiliens, l'angle d'ouverture des zygapophyses cervicales est aigu. Leur région cervicale effectue de manière préférentielle des mouvements verticaux. Les mouvements latéraux sont restreints par les côtes cervicales (Hoffstetter & Gasc, 1969). La région cervicale des Dyrosauridae est connue sur l'un des rares squelettes complets, celui de *Hyposaurus bequaerti* (Dollo, 1914) du paléocène du Zaïre. L'angle d'ouverture des zygapophyses cervicales est obtus et les épines neurales cervicales sont hautes et larges (obs. pers.) limitant les mouvements cervicaux verticaux. Par contre, les mouvements latéraux devaient être plus importants que chez les crocodiliens actuels car les côtes cervicales sont peu développées. La forme du condyle occipital devait donner au crâne un important degré de liberté par rapport au cou. En fait, le fort développement des épines neurales cervicales et des hémaphyses devait traduire une musculature cervicale importante. De toute manière, il est logique de penser que *Dyrosaurus* attrapait ces proies sous l'eau par flexion latérale du cou. L'allègement du crâne déjà noté par Buffetaut *et al.* (1982) devait aussi contribuer à réduire significativement l'inertie du mouvement. Le développement des capsules otiques a été interprété par Buffetaut (1982) comme une amélioration de l'ouïe ou surtout de l'équilibre. Les capsules otiques des autres méso-suchiens marins comme

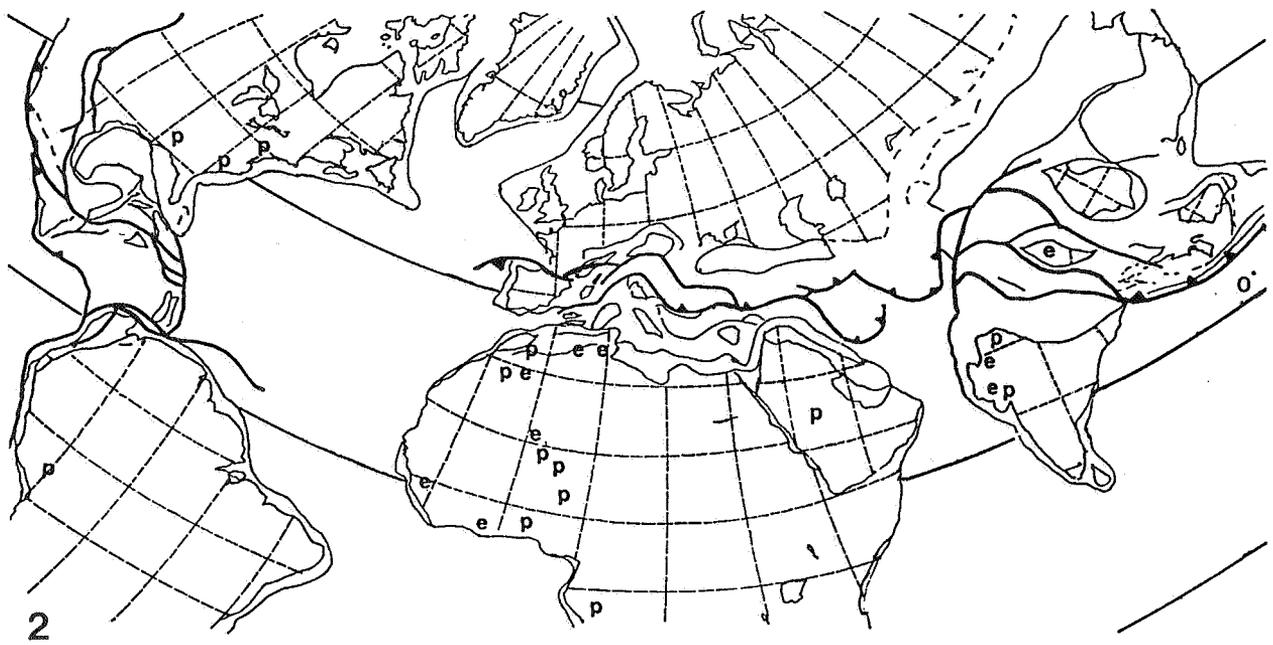
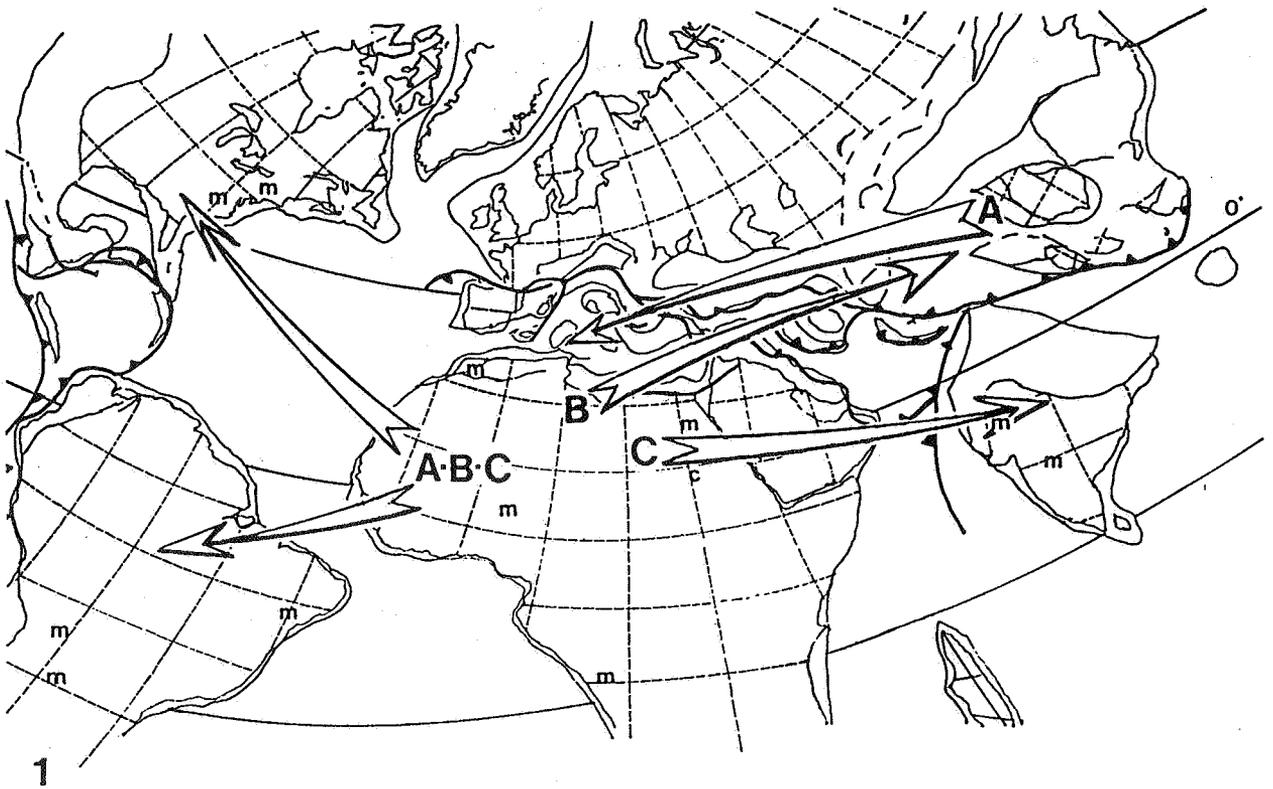


Figure 2. Cartes paléogéographiques de répartition des Dyrosauridae (modifiées d'après DERCOURT *et al.*, 1993).

1. c = spécimen céno-manien et m = spécimens maastrichtiens (Remarque : l'Inde a été mise en contact avec l'Asie car des échanges fauniques attestent du contact, RAGE comm. pers.).

\* Hypothèse A prenant l'Asie comme berceau anté-céno-manien des Dyrosauridae avec une dispersion «passive» par la Téthys vers l'Afrique puis le reste du monde.

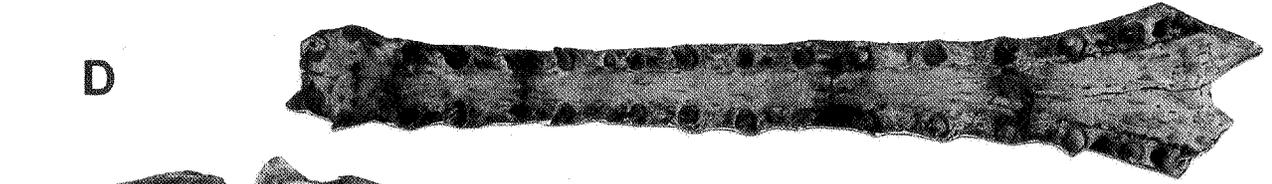
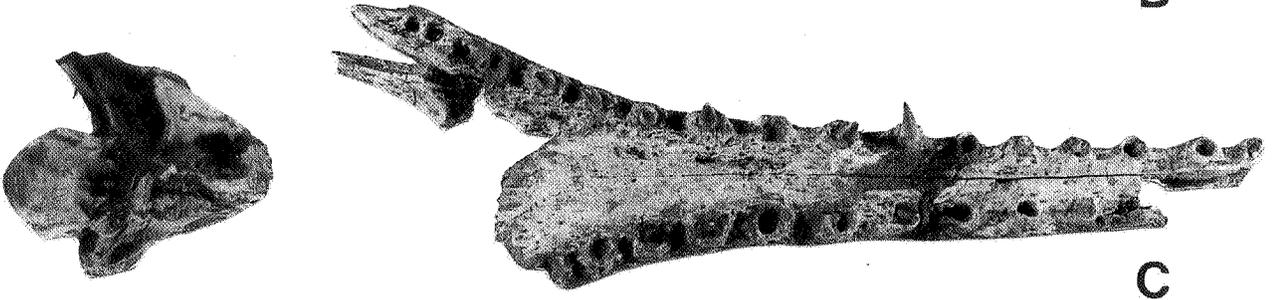
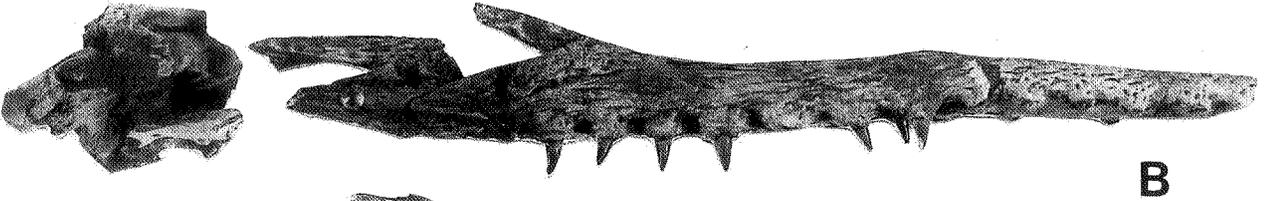
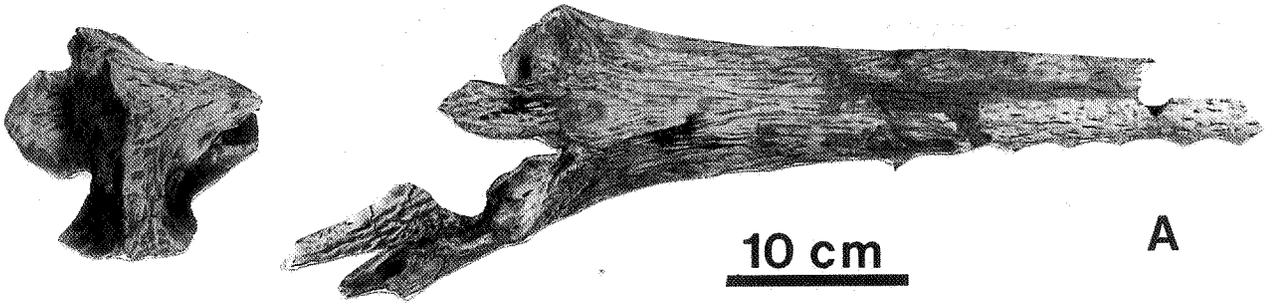
\* Hypothèse B prenant l'Afrique comme berceau avec une dispersion à «contre-courant» par la Téthys vers l'Asie et «passive» par le proto-Atlantique vers les autres continents.

\* Hypothèse C prenant l'Afrique comme berceau avec une dispersion par voie continentale vers l'Asie et «passive» par le proto-Atlantique vers les autres continents.

2. p = spécimens paléocènes et e = spécimens éocènes.

## PLANCHE 1

Crâne de *Dyrosaurus phosphaticus* (Institut royal des sciences naturelles de Belgique, collection Wouters, n° IRSNR-R146) - **A**, vue dorsale; **B**, vue latérale droite; **C**, vue ventrale; **D**, symphyse mandibulaire (vue dorsale); **E**, Extrémité antérieure du rostre en vue dorsale et **F**, en vue ventrale (Clichés W. MISEUR).



les Thalattosuchiens n'ont pas fait l'objet d'étude particulière mais ne semblent pas être aussi développées, notamment chez les thalattosuchiens (obs. pers.). Le développement de l'ouïe chez les Dyrosauridae à des fins éthologiques n'est pas à écarter car les crocodiliens actuels utilisent un large éventail de fréquence sonores (Grenard, 1991).

## 5. PALEOBIOGEOGRAPHIE

La paléobiogéographie des Dyrosauridae a largement été influencée par la taxinomie de cette famille dont l'acceptation et la position systématique n'ont pas toujours fait l'unanimité. De Stéfano crée la famille des Dyrosauridae en 1903 avec le genre type, *Dyrosaurus* POMEL, 1894, qu'il rattache aux rynchocéphales. Le rattachement de *Dyrosaurus* aux crocodiliens est due à Thévenin (1911). Le statut des Dyrosauridae par contre en tant que famille à part entière fut longtemps mis en doute du fait de l'absence de synthèse effectuée sur du matériel suffisamment complet. Bon nombre d'auteurs prônèrent le rattachement de *Dyrosaurus* aux familles mésosuchiennes longirostres préexistantes et mieux connues comme les Pholidosauridae (Piveteau, 1935; Arambourg, 1952; Bergounioux, 1955, 1956; Romer, 1966) ou encore les Teleosauridae (Thévenin, 1911) (voir synthèses sur les conceptions historiques des Dyrosauridae de Buffetaut 1976, 1978b, 1979). Le réexamen du matériel africain attribuable aux Dyrosauridae a permis à Buffetaut (1976) d'isoler certains caractères propres à cette famille et donc de valider son existence au sein des mésosuchiens. Les caractères autapomorphiques ainsi définis permirent à cet auteur d'inclure dans cette famille le genre *Hyposaurus* OWEN, 1849 et *Sokotosuchus* HALSTEAD, 1979. Cette redéfinition confère aux Dyrosauridae une répartition allant de l'Amérique du Nord et du Sud à l'Asie du Sud-Est en passant par l'Afrique et le Moyen-Orient (Fig. 2) très différente d'une répartition crue strictement africaine comme auparavant (Steel, 1973). Les Dyrosauridae font leur apparition dans les dépôts fluviatiles albo-cénomaniens du Soudan (Buffetaut *et al.*, 1990). Les dépôts ayant livré des restes de Dyrosauridae sont pour la plupart marins à l'exception de quelques gisements, comme par exemple au Pakistan et en Birmanie à l'Eocène moyen et supérieur (Buffetaut, 1978a, 1978c), les derniers connus. Cette disparité des dépôts dans lesquels on trouve ces animaux indique probablement que chaque population devait se répartir comme chez les crocodiliens actuels, les jeunes en amont évitant d'entrer en concurrence avec les adultes en aval (Hutton, 1989; Webb & Messel, 1978), ici en l'occurrence, la mer. Buffetaut (1982) a proposé de créer l'infra-ordre des Tethysuchia composé, pour le

moment, de l'unique famille des Dyrosauridae. L'étymologie vient du fait que les Dyrosauridae ont surtout été trouvés en domaine téthysien. Les courants Est-Ouest téthysiens ont été invoqués par le même auteur pour expliquer la dispersion de ces crocodiliens à partir d'un berceau africain. Selon cette hypothèse, leur absence en Europe serait explicable par l'existence de ce courant qui les empêcherait de traverser la Téthys. Cependant, cette hypothèse peut apparaître contradictoire avec la présence des derniers représentants en Asie du Sud-Est, c'est à dire à contre-courant et sur l'autre rive de la Téthys. Bien que les courants aient dû jouer un rôle dans la dispersion des Dyrosauridae, comme nous allons le voir plus loin, ils ne peuvent en tout cas pas expliquer à eux seuls la répartition des Dyrosauridae.

Les crocodiliens actuels à affinités marines (comme *C. porosus*, *C. johnstoni*, *C. acutus*, *C. niloticus*) se répartissent d'après les connaissances actuelles suivant les courants de surface et les latitudes des eaux intertropicales, les plus chaudes de la planète. La conductance thermique de l'eau étant grande, les crocodiliens, ectothermes, ne peuvent risquer dans des eaux trop froides une déperdition calorifique qui pourrait leur être fatale. En pointant tous les gisements ayant livré des restes de ces crocodiliens, on s'aperçoit que leur répartition suit approximativement une bande latitudinale s'étendant jusqu'à environ 30° (Fig. 2). Cependant les faunes terrestres contemporaines, dont les nombreux crocodiliens retrouvés en Europe, montrent que la zone tropicale se trouvait bien au-delà de 30 : le climat n'est donc pas seul responsable de leur répartition. En fait, la répartition des Dyrosauridae ne doit pas être seulement due à une seule cause, le climat ou les courants, mais certainement à plusieurs autres encore inconnues. La multiplication des gisements nord-américains (*cf.* Denton, 1994) suggère plutôt une population importante, relativement étendue dans l'espace, qu'une implantation de courte durée comme suggérée par Buffetaut (1982). A ce titre, il faudrait comprendre comment ces crocodiliens ont pu s'installer peut-être à la faveur d'un courant chaud, plus riche en proies potentielles, du style «Gulf Stream» longeant les côtes. Quoi qu'il en soit, l'étude de cette population nord-américaine, de ses affinités et du cadre sédimentologique (plus particulièrement les palécourants) permettra de mieux comprendre la répartition des Dyrosauridae.

A l'intérieur de la zone intertropicale, l'aire biogéographique actuelle et fossile, d'après ce que l'on connaît, occupée par *C. porosus* se superpose à celle des courants océaniques. La dispersion de cette espèce de crocodile, incapable de longues phases de nage soutenue semble se faire suivant un procédé que l'on peut qualifier de «migration passive». Cette dispersion est limitée par l'existence d'archipels d'îles, véri-

table relais pour la reproduction et la ponte (Mazzoti & Dunson, 1989).

Trois hypothèses sont à retenir quant à la dispersion des Dyrosauridae. La première hypothèse considère que la répartition de ces méso-suchiens marins se faisait par migration passive, le long des courants téthysiens, comme les crocodiliens actuels. Afin d'intégrer leur présence en Asie, il faut envisager un berceau qui n'est plus africain mais asiatique. Ce berceau asiatique serait ante Albo-Cénomaniens car les plus anciens restes connus sont africains et albo-cénomaniens (Buffetaut *et al.*, 1990) (Fig. 2.1, hypothèse A). Cependant la grande diversité taxonomique africaine et la précédence stratigraphique font pencher la balance en faveur d'un berceau africain et semblent écarter cette hypothèse.

En considérant l'Afrique comme point de départ, deux autres hypothèses sont possibles pour expliquer leur répartition orientale. Une première serait une migration active, par voie de mer, c'est à dire à contre-courant, vers l'Asie en se servant d'«îles-relais» téthysiennes (Fig. 2.1, hypothèse B). L'étude de ce crâne, certains milieux de dépôts et le squelette appendiculaire développé des Dyrosauridae (*cf.* Swinton, 1950) suggèrent que ces animaux aient pu chasser des proies terrestres et se déplacer aisément sur la terre ferme. Il ne faut cependant pas perdre de vue que ces animaux marins ont du être désavantagés en milieu fluviatile par rapport aux autres crocodiliens dulçaquicoles, comme l'a montré Dunson (1986) pour des chéloniens. Une hypothèse plausible serait donc une dispersion par voies continentales au sens large c'est à dire incluant le milieu terrestre, fluviatile et littoral. Ils n'auraient plus eu à affronter de courants contraires que pour la traversée Moyen-Orient-Inde qui étaient très proches au Maastrichtien et de là rejoindre le Pakistan et au moins la Birmanie (Fig. 2.1, hypothèse C). Le spécimen indien signalé par Rana (1987) provient justement des niveaux maastrichtiens (Infratrapps du Deccan, Lameta Formation) et représente des niveaux d'eau douce. Ce spécimen pourrait très bien montrer qu'il y a eu passage vers l'Asie au moins au Maastrichtien. L'Atlantique étant plus étroit à l'époque, la traversée vers l'Amérique du Sud (notamment le Brésil et la Bolivie) et de là vers l'Amérique du Nord a pu se faire par une simple «migration passive» le long des courants océaniques.

## 6. CONCLUSION

Les Dyrosauridae sont surtout connus par des crânes ou d'autres pièces squelettiques isolées. Par la simple approche actualiste, il a été possible de décrire ce crâne du point de vue morphofonctionnel. Une telle étude serait souhaitable sur du matériel postcrânien

complet malheureusement trop rare à l'exception des spécimens décrit par Dollo (1914) et Troxell (1925).

A ce titre, l'étude du squelette évoqué par Denton (1994) peut se révéler de première importance. Différentes hypothèses paléobiogéographiques ont été proposées quant à la dispersion des Dyrosauridae. L'origine de la présence des Dyrosauridae en Amérique du Nord pourrait fournir des informations supplémentaires. Outre de nouvelles découvertes, c'est par une meilleure connaissance du squelette post-crânien et de ses possibilités que passe le développement de ces hypothèses paléogéographiques qui demeurent pour le moment assez floues. L'apparente absence des Dyrosauridae en Europe reste mystérieuse. Elle réside peut-être dans le manque des proies de prédilection de ces animaux.

## 7. REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier P. Bultynck de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique pour m'avoir accueilli et confié ce matériel, W. Miseur d'avoir réalisé les photos ainsi qu'E. Buffetaut du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de Paris 6, CNRS, U.R.A. 1761.

## 8. BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG, C., 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Notes & Mémoires du Service géologique du Maroc*, 92, 372 p.
- BERGOUNIOUX, F.M., 1955. Les Crocodiliens fossiles des dépôts phosphatés du Sud-Tunisien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 240: 1917-1918.
- BERGOUNIOUX, F.M., 1956. Les reptiles fossiles des dépôts phosphatés du Sud-Tunisien. *Annales des mines et de la Géologie de Tunis*, 105 p.
- BUFFETAUT, E., 1976. Une nouvelle définition de la famille des Dyrosauridae De Stefano, 1903 (Crocodylia, Mesosuchia) et ses conséquences : inclusion des genres *Hyposaurus* et *Sokotosuchus* dans les Dyrosauridae. *Geobios*, 9(3): 333-336.
- BUFFETAUT, E., 1978a. A dyrosaurid (Crocodylia, Mesosuchia) from the Upper Eocene of Burma. *Neues Jahrbuch für Geologische und Paläontologische Mitteilungen*, 5, 273-281.
- BUFFETAUT, E., 1978b. Les Dyrosauridae (Crocodylia, Mesosuchia) des phosphates de l'Eocène inférieur de Tunisie : *Dyrosaurus*, *Rhabdogathus*, *Phosphatosaurus*. *Géologie méditerranéenne*, 5(2): 237-256.
- BUFFETAUT, E., 1978c. Crocodilians from the Eocene of Pakistan. *Neues Jahrbuch für Geologische*

- und *Palaontologische Abhandlungen*, 156(2): 262-283.
- BUFFETAUT, E., 1979. *Sokotosuchus ianwilsoni* and the evolution of the Dyrosaurid crocodylians. *Nigerian Field Monographs*, 1: 31-41.
- BUFFETAUT, E., 1980. Les crocodyliens paléogènes du Tilemsi (Mali) : un aperçu systématique, in Mémoire jubilaire René Lavocat, *Palaeovertebrata*, pp. 15-35.
- BUFFETAUT, E., 1982. Radiation évolutive, palé-écologie et biogéographie des crocodyliens méso-suchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle Série*, 142, 1-88.
- BUFFETAUT, E., 1983. Wounds on the jaw of an Eocene mesosuchian crocodylian as possible evidence for the antiquity of crocodylian intraspecific fighting behaviour. *Paläontologisches Zeitschrift*, 57 (1/2) : 143-145.
- BUFFETAUT, E., De BUFFRENIL, V., De RICQLES, A., SPINAR, V.Z., 1982. Remarques anatomiques et paléohistologiques sur *Dyrosaurus phosphaticus*, Crocodylien méso-suchien des phosphates yprésiens de Tunisie. *Annales de Paléontologie*, 68(4) : 327-341.
- BUFFETAUT, E., BUSSERT, R. & BRINKMANN, W., 1990. A new nonmarine vertebrate fauna in the Upper Cretaceous of Northern Sudan. *Berliner Geowissenschaftlicher Abhandlungen*, A, 120(1): 183-202.
- COTT, H.B., 1961. Scientific results of an enquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *Transactions of the Zoological Society of London*, 29 (4) : 211-354.
- DE STEFANO, G., 1903. Nuovi rettili degli strati a fosfato della Tunisia. *Bull. Soc. Geol. Ital.*, 22(1): 51-80.
- DENTON, R.K., 1994. The marine crocodylian *Hyposaurus* in North America. *J.V.P. abstract of papers, fifty fourth annual meeting*, 14(3) : p. 23.
- DERCOURT, J., RICOU, L.E. & VRIELYNCK B., 1993. Atlas of Paleoenvironmental maps. Gauthier Villars, Paris, 307 pp.
- DOLLO, L., 1914. Sur la découverte de Téléosauriens tertiaires au Congo. *Bulletin Cl. Sc. de L'Académie royale de Belgique*, p. 288-298.
- DUNSON, W.A., 1986. Estuarine populations of the snapping turtle (*Chelydra*) as a model for the evolution of marine adaptations in Reptiles. *Copeia*, 1986(3): 741-756.
- FREY, E., 1982. Ecology, locomotion and tail muscle anatomy of Crocodiles. *Neues Jahrbuch für Geologische und Paläontologische Abhandlungen*, 164(1-2) : 194-199.
- GRECARD, S., 1991. Handbook of Alligators and Crocodiles. Krieger publishing company, Malabar, 210 p.
- HOFSTETTER, R. & GASC, J.P., 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In : GANS, C., BELLAIRS A. d'A. & PARSONS, T.S. (Editors), *Biology of the Reptilia*, London & New York, p. 201-310.
- HUTTON, J., 1989. Movements, Home range, Dispersal and separation of size classes in Nile crocodiles. *American Zoologist*, 29: 1033-1049.
- KREBS, B., 1967. Der Jura-Krokodilier *Machimosaurus* H. v. MEYER. *Paläontologisches Zeitschrift*, 41(1/2) : 46-59.
- KREBS, B., 1968. Le crocodylien *Machimosaurus*. Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de lignito Guimarães (Leiria, Portugal), 1. *Memorias do Serviços Geológicos de Portugal*, 14: 53 p.
- LAVOCAT, R., 1955. Observations anatomiques nouvelles sur le genre de crocodylien *Dyrosaurus* POMEL. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 240: 2549-2551.
- MAZZOTI, F.J. & DUNSON, W.A., 1989. Osmoregulation in Crocodylians. *American Zoologist*, 29: 903-920.
- NEILL, W.T., 1971. The last of the ruling reptiles. Alligators, Crocodiles and their kin. Columbia University Press, New York & London, 486 p.
- PIVETEAU, J., 1935. Un crocodylien de l'Eocène inférieur de l'Afrique du Nord : le *Dyrosaurus*. *Annales de Paléontologie*, 24: 51-71.
- RANA, S.R., 1987. Dyrosaurid crocodylien (Mesosuchia) from the infratappean beds of Vikarabad, Hyderabad district, Andhra Pradesh. *Current Science*, 5(11): 532-534.
- ROMER, A.S., 1966. *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago & London, 772 p.
- STEEL, R., 1973. Crocodylia. In : KUHN, O. (Editors), *Handbuch der Paläoherpetologie*. G. Fischer, Stuttgart & Portland, 116 p.
- SWINTON, W.E., 1950. On *Congosaurus bequaerti* DOLLO. *Annales du Musée Belge*, 13 : 9-56.
- THEVENIN, A., 1911. Le *Dyrosaurus* des phosphates de Tunisie. *Annales de Paléontologie*, 6 : 95-108.
- TROXELL, E.L., 1925. *Hyposaurus*, a marine crocodylian. *American Journal of Science*, 9 (54): 489-514.
- WEBB, G.J.W. & MESSEL, H., 1978. Movement and dispersal patterns of *Crocodylus porosus* in some rivers of Arnhem Land, Northern Australia. *Australian Wildlife research*, 5: 263-283.

Manuscrit reçu le 3.08.1995 et accepté pour publication le 13.09.1995.