

Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	30-VI-1975
51	SCIENCES DE LA TERRE - AARDWETENSCHAPPEN	2

SUR L'ANATOMIE ET LA POSITION SYSTÉMATIQUE
DE BERNISSARTIA FAGESII DOLLO, L., 1883,
CROCODILIEN DU WEALDIEN DE BERNISSART, BELGIQUE

PAR

Eric BUFFETAUT (*)

(Avec quatre planches et quatre figures dans le texte)

RESUME

Le Crocodylien wealdien *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883 fut décrit par L. DOLLO (1883) comme un Mésosuchien progressif, puis fut considéré par J. KÄLIN (1955a, b) comme un représentant très ancien du sous-ordre des Eusuchia, à cause surtout des choanes supposées très postérieures et des vertèbres considérées comme procoeles. Un nouvel examen du matériel a montré qu'il est difficile de déterminer avec précision la position des choanes — elles paraissent néanmoins être de type mésosuchien — et que les vertèbres sont amphicoeles. L'auteur pense, à la suite de L. DOLLO, que le genre *Bernissartia* DOLLO, L., 1883 est un représentant d'une famille de Mésosuchiens évolués, les Bernissartidae. Des Crocodyliens aux vertèbres procoeles, *Theriosuchus* OWEN, R., 1878 et *Heterosuchus* SEELEY, H. G., 1887, sont connus dans le Purbeckien et le Wealdien et il existe une forme aux choanes de type eusuchien, *Hylaeochampsia* OWEN, R., 1874, dans le Wealdien. C'est peut-être parmi ces animaux qu'il faut chercher l'ancêtre des Crocodyliens modernes. S'il en est ainsi, le genre *Bernissartia* est trop tardif pour avoir joué un rôle dans l'évolution des Eusuchiens.

(*) Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine, Université de Paris VI, 4, place Jussieu. F — 75230 Paris Cedex 05.

ABSTRACT

The Wealdian crocodylian *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883 was described by L. DOLLO (1883) as a progressive mesosuchian, and then considered by J. KÄLIN (1955a, b) as a very early representative of the suborder Eusuchia, mainly because of its choanae supposedly situated very posteriorly and its vertebrae considered as procoelous. A new study of the material has shown that it is difficult to determine the exact position of the choanae — they seem nevertheless to be of mesosuchian type — and that the vertebrae are amphicoelous. The author follows L. DOLLO's opinion that the genus *Bernissartia* DOLLO, L., 1883 is a representative of a family, the Bernissartidae, of advanced Mesosuchia. Crocodylians with procoelous vertebrae, *Theriosuchus* OWEN, R., 1878 and *Heterosuchus* SEELEY, H., 1887, are known in the Purbeckian and the Wealdian, and there is a form with choanae of eusuchian type, *Hylaeochampsa* OWEN, R., 1874, in the Wealdian. It is perhaps among those animals that the ancestor of modern crocodylians must be sought. If this is the case, the genus *Bernissartia* is too late to have played a part in the evolution of the Eusuchia.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Krokodilier *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883 aus dem Wealden war von L. DOLLO (1883) als ein fortgeschrittene Mesosuchier beschrieben, und dann von J. KÄLIN (1955a, b) als ein sehr früher Vertreter der Unterordnung Eusuchia betrachtet, besonders wegen der angeblich sehr posterior gelegenen Choanen und procölen Wirbel. Eine neue Untersuchung des Materials hat gezeigt, dass es schwer ist, die exakte Lage der Choanen festzustellen — sie scheinen doch dem Mesosuchier-Typus anzugehören — und dass die Wirbel amphicöl sind. Der Verfasser ist der Meinung L. DOLLOS, dass die Gattung *Bernissartia* DOLLO, L., 1883 ein Vertreter einer Familie, die Bernissartidae, von evoluierten Mesosuchiern ist. Krokodilier mit procölen Wirbel, *Theriosuchus* OWEN, R., 1878 und *Heterosuchus* SEELEY, H., 1887, sind im Purbeck und Wealden bekannt, und es gibt eine Form mit Choanen von Eusuchier-Typus, *Hylaeochampsa* OWEN, R., 1874, im Wealden. Es ist vielleicht unter diesen Tieren, dass der Vorfahr der modernen Krokodilier zu suchen ist. Sollte es der Fall sein, dann ist die Gattung *Bernissartia* zu spät kommend um eine Rolle in die Stammesgeschichte der Eusuchier gespielt zu haben.

REMERCIEMENTS

Cette étude, suggérée à l'origine par Monsieur W. LANGSTON, professeur à l'University of Texas, à Austin, a pu être menée à bien grâce à l'amabilité de Messieurs P. SARTENAER et P. BULTYNCK, dirigeant respec-

tivement, à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, à Bruxelles, le département de paléontologie et la section des Vertébrés fossiles, qui m'ont accordé toute facilité pour examiner le matériel du genre *Bernissartia* conservé dans cette institution. Mes remerciements vont aussi à Monsieur A. J. CHARIG du British Museum (Natural History), à Londres, qui m'a permis de faire les comparaisons nécessaires avec les Crocodiliens du Purbeckien et du Wealdien d'Angleterre.

I. — HISTORIQUE

En 1879 furent trouvés dans le gisement wealdien de Bernissart, en Belgique, aux côtés des célèbres Iguanodons, quatre squelettes de Crocodiliens. Dès 1883, L. DOLLO publie à leur sujet une note, dans laquelle il signale la présence dans le gisement de deux formes différentes : à savoir *Goniopholis simus* OWEN, R., 1878, déjà connue dans le Wealdien d'Angleterre, et *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883. Il ne donne du nouveau genre *Bernissartia* DOLLO, L., 1883 qu'une diagnose et qu'une description incomplètes, car la note n'était que le prélude à une importante monographie, qui malheureusement ne devait jamais paraître. L'absence d'une description complète des Crocodiliens de Bernissart explique en grande partie les opinions très différentes émises par divers auteurs à propos de la position systématique du genre *Bernissartia*, et même de son anatomie. Aussi, après un bref historique des idées exprimées, vais-je tenter une mise au point des problèmes d'ordre systématique et anatomique en me fondant sur l'étude des spécimens conservés à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

L. DOLLO (1883) montre de façon très claire en quoi le genre *Bernissartia* se distingue des autres Crocodiliens, et en particulier du genre *Goniopholis*, OWEN, R., 1841 et le place dans une nouvelle famille du sous-ordre des Mesosuchia, les Bernissartidae, dans laquelle il range aussi, avec réserve, le genre *Theriosuchus* OWEN, R. 1878 du Purbeckien anglais. Le plus intéressant est qu'il considère les Bernissartidae comme plus évolués dans la direction des Eusuchia — Crocodiliens de type moderne — que les Goniopholidae, à cause, en particulier, de la position des choanes, de la taille relative des fosses temporales supérieures, de la position du pilier post-orbitaire, et de la structure de l'armure dermique. Cependant, il ressort de la définition que donne L. DOLLO des Mesosuchia, auxquels il rattache clairement le genre *Bernissartia*, que les choanes de ce dernier ne sont pas encore complètement entourées par les ptérygoïdes, et que ses vertèbres sont amphicoeles, alors que chez les Eusuchia, suivant la définition de T. H. HUXLEY (1875), les choanes sont entourées par les ptérygoïdes et les vertèbres sont procoeles.

R. LYDEKKER (1887a, p. 310) considère *Bernissartia fagesii* et *Hylaeochampsia vectiana* OWEN, R., 1874, du Wealdien d'Angleterre, comme identiques. Or, le caractère le plus important de cette dernière forme

est la position tout à fait eusuchienne des choanes, complètement entourées par les ptérygoïdes.

L. DOLLO (1887) présente sous forme de tableau les différences séparant *Bernissartia* d'*Hylaeochampsia* OWEN, R., 1874 et note, parmi celles-ci, que les choanes de *Bernissartia* sont placées « very perceptibly more anteriorly » (p. 395).

R. LYDEKKER (1887b), convaincu par ces arguments, admet que les deux formes sont distinctes, mais probablement apparentées. Il considère le genre *Hylaeochampsia* comme « one of the most specialized members of the Goniophiloid (*sic*) Crocodiles » (p. 513), et se demande si des vertèbres procoeles, trouvées dans le Wealdien d'Angleterre et attribuées par H. G. SEELEY (1887) à l'espèce *Heterosuchus valdensis* SEELEY, H. G., 1887, ne lui appartiennent pas. Il note à ce propos que les vertèbres de *Bernissartia* sont amphicoeles, ce qu'il répète (1888, p. 76) en plaçant le genre *Hylaeochampsia* dans une sous-famille nouvelle, les Bernissartiinae, de la famille des Goniopholididae COPE, E. D., 1875. J'emploie le terme Goniopholididae DOLLO, L., 1883 conformément à l'usage quasi général depuis soixante-quinze ans et sans examiner le problème vaste et trop complexe de la priorité du terme Goniopholididae employé par E. D. COPE selon R. STEEL (1973).

L. DOLLO, dans plusieurs articles (1909, 1914, 1922), maintient la famille des Bernissartidae et rappelle que le genre *Bernissartia* se distingue des Goniopholididae par des traits plus progressifs. Ce point de vue est repris par quelques auteurs, dont K. A. ZITTEL (1890).

Néanmoins, un certain nombre de paléontologistes, parmi lesquels S. W. WILLISTON (1925, p. 289), C. C. MOOK (1934, p. 301) et O. KUHN (1936, p. 87), croient préférable d'inclure le genre *Bernissartia* dans les Goniopholididae. F. NOPCSA (1928, p. 80) admet l'existence, à l'intérieur de cette famille, d'une sous-famille des Bernissartiinae, en exprimant ainsi le caractère plus « progressif » du genre de L. DOLLO, qu'il place à l'origine des Eusuchiens brévirostrés.

Quoi qu'il en soit, jusqu'en 1955, le caractère mésosuchien de *Bernissartia* n'est guère mis en doute.

J. KÄLIN (1955a) annonce qu'une monographie — jamais publiée — sur l'espèce *Bernissartia fagesii* est en préparation et place (1955b) la famille des Bernissartidae parmi les Eusuchia. Il justifie ainsi cette classification (p. 758) : « Parmi les caractères de grande " valence phylogénétique ", on note la position du pilier postorbital (qui est déplacé vers l'intérieur), la structure de la voûte du palais, la forme et la position des narines externes, la disposition des éléments des boucliers en plusieurs séries longitudinales. Tous ces caractères peuvent être regardés comme typophéniques pour le sous-ordre des Eusuchiens. La position des narines internes correspond très probablement au type des Eusuchiens parce que ces ouvertures semblent être situées complètement dans les ptérygoïdes. Comme nous avons pu le constater, les vertèbres sont procoeliqes. Voici

pourquoi la classification de la famille des *Bernissartidae* parmi les *Eusuchia* est bien justifiée ».

Le point de vue de J. KÄLIN, bien que non appuyé par une description précise, est repris par de nombreux auteurs, notamment par E. D. KONJOUKOVA (1964, p. 518), O. KUHN (1968, p. 27) et R. STEEL (1973, p. 53), tandis que d'autres placent le genre *Bernissartia* dans le sous-ordre des *Eusuchia*, sans le considérer comme le représentant d'une famille indépendante, en le rapprochant du genre *Hylaeochampsia* : ainsi A. S. ROMER, qui le considère d'abord (1956, p. 602) comme un *Goniopholidae*, le classe ensuite (1966, p. 368) — avec réserves il est vrai — dans les *Hylaeochampsidae*. W. D. SILL (1968, p. 81) fait de même, et A. J. CHARIG (1967, p. 710) considère *Bernissartia* comme le plus ancien *Eusuchien* connu.

Les problèmes posés sont donc multiples. D'abord, le genre *Bernissartia* est-il un *Mésosuchien*, comme le pensent L. DOLLO et la plupart des auteurs avant 1955, ou un *Eusuchien*, comme l'affirme J. KÄLIN et d'autres après lui ? Ensuite, à quelle famille appartient-il ? Enfin, quelle est sa place dans la phylogénie des *Crocodyliens* et peut-on suivre les auteurs lui attribuant un rôle important dans l'évolution des formes de type moderne ?

II. — SYSTEMATIQUE

Les observations et comparaisons faites dans cette note me conduisent à compléter la diagnose de *Bernissartia fagesii* et à adopter, à la suite de L. DOLLO, la classification suivante :

Ordre CROCODYLIA GMELIN, J. F., 1788

Sous-ordre MESOSUCHIA HUXLEY, T. H., 1875

Famille Bernissartidae DOLLO, L., 1883

Diagnose. — Comme pour l'espèce *Bernissartia fagesii*.

Genre *Bernissartia* DOLLO, L., 1883

Diagnose. — Comme pour l'espèce *Bernissartia fagesii*.

Espèce *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883

Diagnose éméndée. Petit *Crocodylien* modérément brévirostre. Choanes très probablement de type *mésosuchien*, bordées antérieurement par les palatins, postérieurement par les ptérygoïdes. Ouverture nasale externe impaire. Museau « festonné », avec une nette échancrure à la limite prémaxillaire-maxillaire. Formule dentaire : vingt dents à la mâchoire supérieure, vingt dents à la mandibule. Dents antérieures pointues,

dents postérieures très arrondies. Certaines des dents antérieures sont particulièrement allongées. Nasaux atteignant probablement les prémaxillaires. Absence de fosses préorbitaires. Orbites plus grandes que les fosses temporales supérieures. Présence d'une échancrure au bord antérieur des orbites. Pilier post-orbitaire très déplacé vers l'intérieur. Jugal très élevé à sa partie antérieure. Symphyse mandibulaire courte, à laquelle le splénial participe. Pas de foramen mandibulaire. Vertèbres amphicoeles. Armure dermique dorsale formée de plus de deux rangées de plaques rectangulaires. Armure ventrale formée de plusieurs rangées de plaques imbriquées, non liées entre elles par des sutures.

MESOSUCHIA ET EUSUCHIA. PROBLÈMES DE DÉFINITION

La distinction entre les sous-ordres des Mesosuchia et des Eusuchia a été établie par T. H. HUXLEY (1875, p. 427-430) en se fondant sur les différences, non répétées ici, entre des Mésosuchiens primitifs — les Teleosauridae notamment — et des Eusuchiens de type moderne. Il est rapidement devenu évident que ces différences s'atténuent quand on considère des Mésosuchiens plus évolués, ce que traduit en particulier la fondation du groupe des Metamesosuchia par J. W. HULKE (1878, p. 381). Il y place les Goniopholidae, qu'il considère comme intermédiaires, par la position de leurs choanes surtout, entre les Mesosuchia et les Eusuchia. Le terme de J. W. HULKE n'a pas été conservé, mais il correspond à une réalité, car il est clair que tous les stades intermédiaires entre Mesosuchia et Eusuchia ont dû exister et que la limite entre les deux est, en dernière analyse, quelque peu artificielle. Certains auteurs anciens considèrent même que les Mesosuchia et les Eusuchia au sens de T. H. HUXLEY ne constituent qu'un seul sous-ordre, pour lequel R. LYDEKKER a successivement proposé les noms de « *Crocodilia vera* » (1887a, p. 311) et d'« *Eusuchia* » (1887b, p. 513). Ce sous-ordre comprend les « vrais Crocodiliens » par opposition aux Parasuchia au sens de T. H. HUXLEY, qui correspondent à divers groupes d'Archosauriens (Phytosaures, etc.) considérés aujourd'hui comme n'appartenant pas à l'ordre des Crocodylia. Cependant, à l'heure actuelle, les termes d'Eusuchia et de Mesosuchia sont généralement employés, car cette classification, si imparfaite soit-elle, se révèle plus satisfaisante que celles proposées pour la remplacer, comme par exemple la division des Crocodiliens en « Longirostres » et « Brévirostres » utilisée par K. A. ZITTEL (1890, p. 658).

Toutefois, les caractères distinctifs des sous-ordres Mesosuchia et Eusuchia n'ont pas dû évoluer à la même vitesse. Ainsi, pour ne considérer que les traits les plus importants, il est peu probable que l'acquisition d'un palais de type eusuchien et le passage de la vertèbre amphicoele à la vertèbre procoele aient été tout à fait simultanés, comme l'exprime R. LYDEKKER (1887b, p. 513) : « ... we may observe that it is highly improbable that the transition from the amphicoelous to the procoelous

type of vertebrae precisely synchronized with the union of the pterygoids beneath the narial passage ». L'existence de formes intermédiaires — au moins morphologiquement — ne répondant ni à la définition des Eusuchia, ni à celle des Mesosuchia, ne peut donc surprendre; *Theriosuchus pusillus* OWEN, R., 1878, comme on le verra, en est un exemple.

On peut aussi se demander si les sous-ordres des Eusuchia et des Mesosuchia sont des groupes monophylétiques. M. T. ANTUNES (1967, p. 412-413) et W. D. SILL (1968, p. 86-87) notamment, avancent des hypothèses similaires, selon lesquelles le groupe mésosuchien serait polyphylétique. La question se pose aussi pour le sous-ordre des Eusuchia. Il est très vraisemblable que les Eusuchiens cénozoïques, ainsi que la plupart de ceux connus du Crétacé supérieur, ont une origine commune, mais rien n'interdit de penser que le type de palais eusuchien et la procoelie des vertèbres soient apparus à plusieurs reprises dans des groupes différents, isolément ou en association. Des arguments plaident en faveur de cette manière de voir. Ainsi, l'espèce *Libycosuchus brevis* STROMER, E., 1914, Crocodilien assez aberrant du Crétacé du Sahara, possède peut-être des choanes de type eusuchien associées à des vertèbres platycoèles, comme l'indique E. STROMER (1914, p. 13). De même, le genre *Hylaeochampsia*, qui possède des choanes en position eusuchienne, est considéré par A. S. ROMER (1956, p. 603) comme étant peut-être le résultat d'une évolution parallèle à celle des véritables Eusuchiens. La définition du sous-ordre des Eusuchia fondée essentiellement sur deux caractères « diagnostiques » pourrait donc mener à réunir sous ce nom un ensemble polyphylétique. Pour éviter cet inconvénient, sans doute faudrait-il en venir à définir ce sous-ordre par son contenu, comme on tend déjà à le faire pour la classe des Mammifères, ainsi que l'indique R. HOFFSTETTER (1973, p. 16).

En bref, je pense que c'est dans le cadre de la classification de T. H. HUXLEY qu'il faut aborder le problème de la position systématique du genre *Bernissartia*. Certes, les caractères distinctifs mentionnés par T. H. HUXLEY n'ont pas tous la même valeur. Certains traits considérés autrefois comme typiquement eusuchiens — déplacement du pilier post-orbitaire vers l'intérieur, disposition des canaux d'Eustache latéraux, bouclier dorsal formé de plus de deux rangées longitudinales de plaques, notamment — ont été découverts chez des Mésosuchiens et ne sont donc pas déterminants. Malgré les réserves exprimées plus haut, seules la position des choanes et la forme des vertèbres sont des caractères pertinents, et mon examen est principalement fondé sur eux.

ÉTAT DU MATÉRIEL

Deux squelettes de *Bernissartia fagesii* ont été découverts en 1879 : le spécimen I. R. Sc. N. B. R 1540, incomplet, est préservé en position de gisement à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, à

Bruxelles, et son état de conservation est tel qu'on ne peut guère en tirer de renseignements utiles; le spécimen I. R. Sc. N. B. R 46, à peu près complet, est monté de façon remarquable, et c'est essentiellement sur lui que porte mon étude. En l'absence de la mention d'un Holotype par L. DOLLO, je désigne ce dernier spécimen comme Lectotype; le premier est donc un Paralectotype. L'état de conservation ne permet pas d'observer certains détails. Ainsi, les sutures du crâne ne sont guère visibles. De plus, le crâne a subi une pression latérale qui l'a déformé de façon importante (Pl. I, II). Le palais, en particulier, est fort endommagé et la plupart des os de cette région sont plus ou moins écrasés et décalés les uns par rapport aux autres.

Les vertèbres sont souvent soudées les unes aux autres par la fossilisation et n'ont pas été séparées lors du montage du squelette. En conséquence, la colonne vertébrale se compose de plusieurs tronçons, formés chacun d'un certain nombre de vertèbres. On ne peut donc pas examiner des vertèbres isolées, et les faces antérieures et postérieures des centres vertébraux sont difficiles à observer. Ceci explique sans doute en partie les avis différents émis sur l'anatomie de l'espèce *Bernissartia fagesii*.

Au British Museum (Natural History) existent deux blocs de grès wealdien en provenance de Hastings, contenant quelques restes du squelette post-crânien d'un petit Crocodilien (n° 37712). Cette pièce est décrite et figurée par R. OWEN (1851, p. 45, pl. 15), qui lui donne plus tard, selon R. STEEL (1973, p. 64), le nom de « *Crocodylus saulii* ». A. S. WOODWARD en note (1886, p. 39) la ressemblance des plaques dermiques avec celles de *Bernissartia*. R. LYDEKKER (1888, p. 77) écrit à son

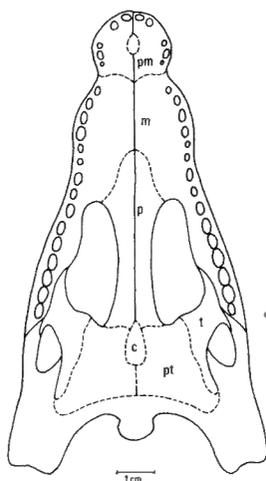


Fig. 1. — *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883. Lectotype I. R. Sc. N. B. R 46. Reconstitution du crâne en vue ventrale ($\times 1/2$). Les limites exactes entre les os et la position précise des choanes sont hypothétiques. c = position probable des choanes; m = maxillaire; p = palatin; pm = prémaxillaire; pt = ptérygoïde; t = transverse.

sujet : « The following specimen is too imperfect to admit of generic identification, but it may be identical with *Bernissartia* ». La prudence, en effet, s'impose. Les plaques dermiques, rectangulaires, carénées, et sans éperon, peuvent évoquer *Bernissartia*, et il semble exister sur l'un des blocs une petite dent isolée, très obtuse, rappelant aussi le genre belge. En tout état de cause, ces restes sont trop fragmentaires pour être d'une aide quelconque dans la détermination de la position systématique du genre *Bernissartia*.

POSITION DES CHOANES

Le palais est très endommagé, surtout dans sa partie postérieure (Pl. II) : les transverses se sont trouvés décalés par rapport aux ptérygoïdes, qui sont très écrasés; la partie postérieure des palatins a subi une compression importante. La couleur sombre du fossile et sa petite taille ajoutent aux difficultés d'interprétation.

On peut dire, néanmoins, que les choanes ne s'étendaient certainement pas à la partie antérieure des palatins, car cette région est relativement bien conservée. La partie postérieure des ptérygoïdes est particulièrement difficile à étudier à cause du déplacement des transverses venant recouvrir partiellement les ptérygoïdes. Dans la région médio-postérieure, c'est-à-dire à l'endroit où se situeraient des choanes de type eusuchien, on ne peut voir qu'une dépression d'origine manifestement accidentelle. L'examen à la loupe binoculaire révèle que toute cette région est très écrasée, à tel point qu'on ne peut y distinguer aucun détail morphologique. Même si les choanes se trouvaient dans cette zone, conformément à l'opinion de J. KÄLIN (1955b), il est impossible d'en trouver la trace.

Par contre, plus en avant, la partie la plus antérieure des ptérygoïdes et l'arrière des palatins sont moins endommagés, quoique déformés par une compression latérale, ce qui rend toute interprétation délicate. A la loupe binoculaire, on voit dans cette région des dépressions allongées longitudinalement, c'est-à-dire à peu près parallèles à l'axe d'allongement du crâne, qui ne sont pas sans rappeler, tant par leur forme que par leur position, les choanes de certains Mésosuchiens, tel *Goniopholis*. Il est donc fort possible que les choanes de *Bernissartia* aient été de forme allongée et bordées à l'avant par les palatins, à l'arrière par les ptérygoïdes, ce qui correspond aux indications de L. DOLLO (1883, p. 334; 1887, p. 395), bien qu'il me paraisse difficile de dire si cette disposition est ou non plus évoluée que celle de *Goniopholis*.

Je ne pense pas qu'il soit possible de parvenir à une certitude absolue en ce qui concerne la position des choanes du Lectotype de l'espèce *Bernissartia fagesii*. Il me paraît impossible d'affirmer l'existence de choanes de type eusuchien, puisque la région où elles se trouveraient est tellement écrasée qu'on ne peut y observer aucun détail. Par contre, on peut avancer des arguments en faveur de l'hypothèse d'un palais de type mésosuchien. Les dépressions visibles à la loupe binoculaire me conduisent à penser que les choanes étaient situées à la limite des palatins et des

ptérygoïdes, comme l'indique L. DOLLO. C'est ce que traduit la reconstitution de la figure 1.

FORME DES VERTÈBRES

La face postérieure de plusieurs centres vertébraux peut être observée. C'est vrai en particulier des sixième et huitième vertèbres dorsales; les surfaces articulaires postérieures de ces deux vertèbres dorsales sont concaves (Pl. III). Les faces postérieures des autres centres vertébraux de la région dorsale ne sont guère visibles. Les faces antérieures que l'on peut observer sont concaves, comme il est de règle chez les Crocodiliens. Il ne fait aucun doute que les vertèbres dorsales de l'espèce *Bernissartia fagesii* sont amphicoeles.

Les vertèbres cervicales sont mal conservées, mais rien n'indique qu'elles aient été procoeles. Quant aux caudales, leurs surfaces articulaires ne sont guère observables, mais leur profil ne montre nullement une convexité des faces postérieures.

L'affirmation de J. KÄLIN, selon laquelle les vertèbres de l'espèce *Bernissartia fagesii* sont de type procoele, est donc erronée. Comme l'indiquent notamment L. DOLLO (1883) et R. LYDEKKER (1887b), ce Crocodilien possède des vertèbres amphicoeles.

AFFINITÉS

L'espèce *Bernissartia fagesii* n'a pas encore atteint le stade ensuchien en ce qui concerne la forme des vertèbres, puisque celles-ci sont encore amphicoeles, et semble ne pas non plus l'avoir atteint du point de vue de la position des choanes. Je considère donc le genre *Bernissartia* comme un représentant du sous-ordre des Mesosuchia.

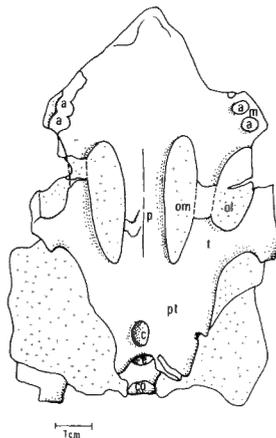
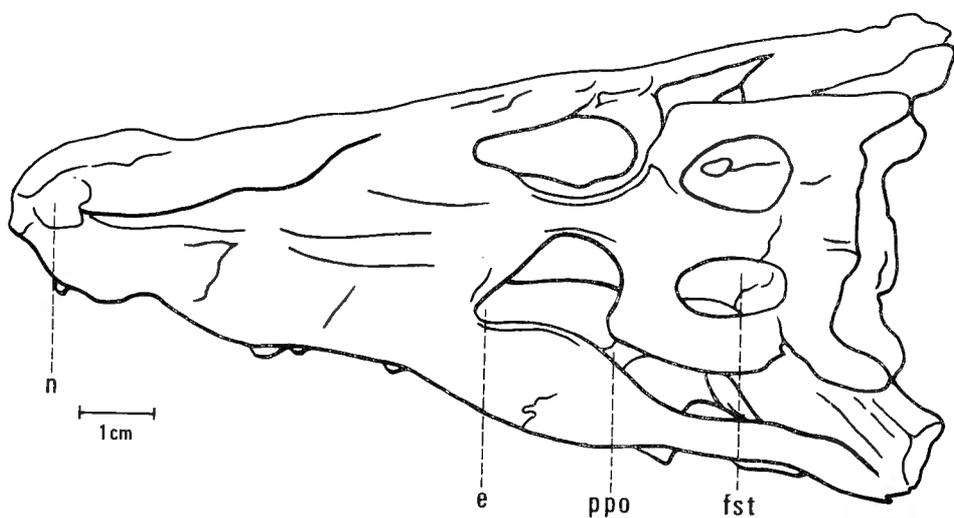
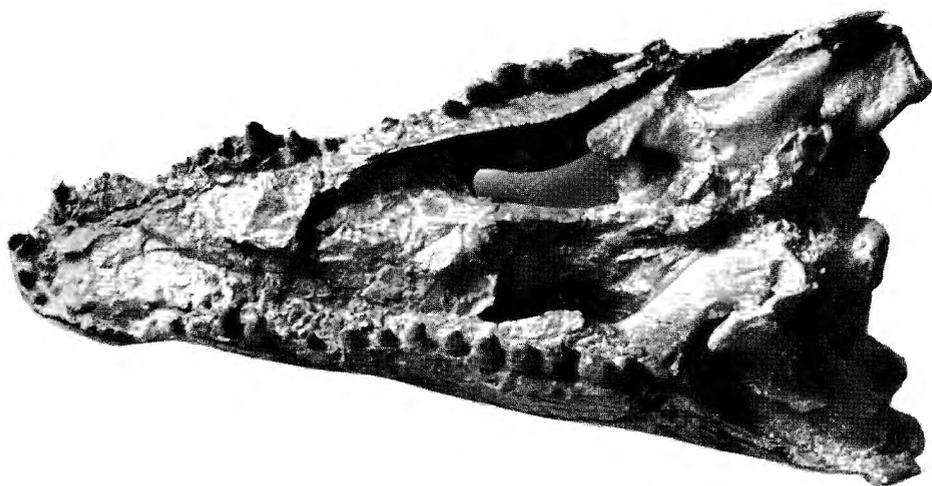
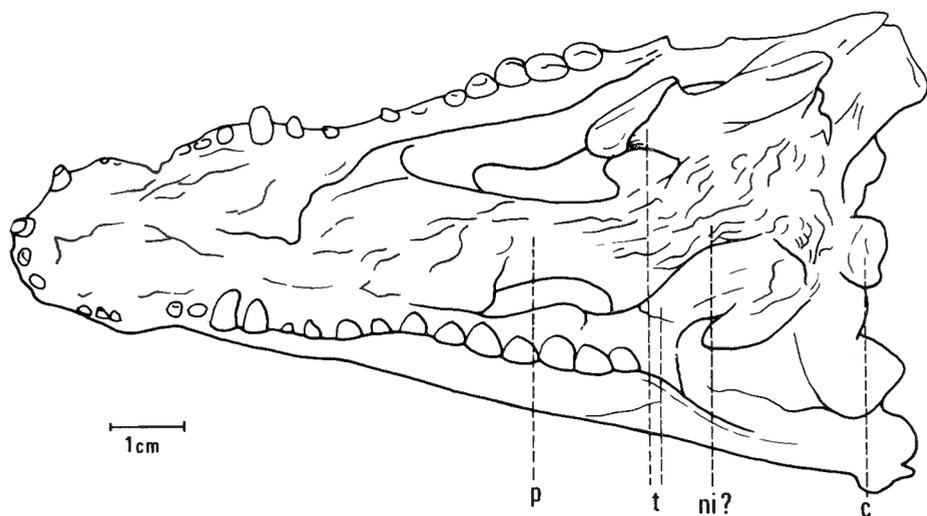


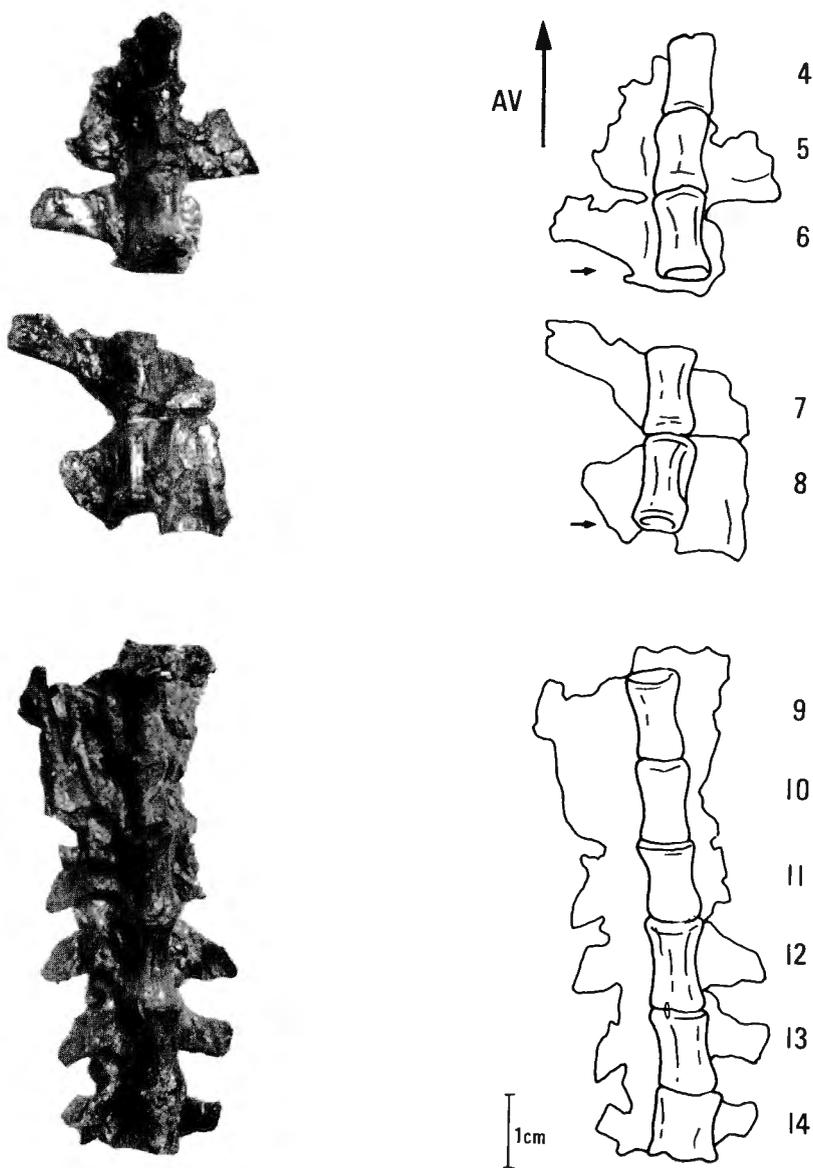
Fig. 2. — *Hylaeochampsa vectiana* OWEN, R., 1874. Holotype B. M. (N.H.) R 177. Face ventrale du crâne ($\times \frac{1}{2}$). a = alvéoles dentaires; c = choanes; co = condyle occipital; e = orifice du canal d'Eustache médian; m = maxillaire; om = ouverture palatine médiale; ol = ouverture palatine latérale; p = palatin; pt = ptérygoïde; t = transverse.



E. BUFFETAUT. — Sur l'anatomie et la position systématique
de *Bernissartia Fagesii* DOLLO, L., 1883,
crocodilien du Wealdien de Bernissart, Belgique.

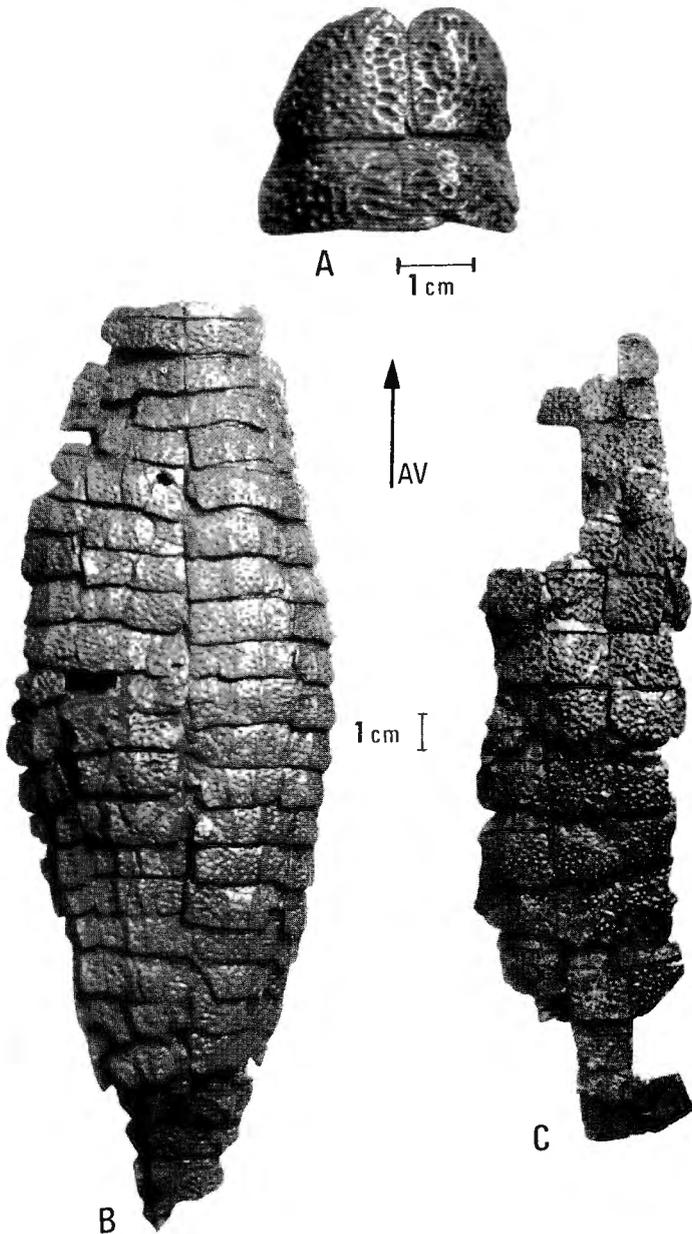


E. BUFFETAUT. — Sur l'anatomie et la position systématique
de *Bernissartia Fagesii* DOLLO, L., 1883,
crocodilien du Wealdien de Bernissart, Belgique.



E. BUFFETAUT. — Sur l'anatomie et la position systématique
de *Bernissartia Fagesii* DOLLO, L., 1883,
crocodilien du Wealdien de Bernissart, Belgique.





E. BUFFETAUT. — Sur l'anatomie et la position systématique
de *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883,
crocodilien du Wealdien de Bernissart, Belgique.

Le problème qui se pose ensuite est celui des affinités familiales du genre. Plusieurs solutions ont été proposées : l'inclusion dans une famille indépendante, les Bernissartidae, l'inclusion dans la famille des Gonio-pholidae avec fondation ou non d'une sous-famille des Bernissartinae, l'inclusion dans la famille des Hylaeochampsidae.

De plus, L. DOLLO suggère des relations possibles avec le genre *Theriosuchus*.

Comparaison avec le genre *Hylaeochampsia*

Le genre *Hylaeochampsia*, représenté uniquement par son espèce-type, *H. vectiana*, n'est connu que par un crâne incomplet du Wealdien du Sussex. Cette forme demeure énigmatique, mais ce que l'on en connaît n'incite nullement à la rapprocher du genre *Bernissartia*. Ses choanes sont très reculées et complètement entourées par les ptérygoïdes, la disposition eusuchienne est donc pleinement réalisée (Fig. 2). D'autre part, la forme du crâne est très différente de celle du genre belge : le départ du museau montre une constriction curieuse, qui incite certains auteurs à voir en *Hylaeochampsia* un longirostre. La forme des orbites, sans échancrure antérieure, n'évoque pas l'espèce *Bernissartia fagesii*, pas plus que celle des fosses temporales supérieures rectangulaires et non arrondies comme dans le fossile de Bernissart. Le contour de la table crânienne est différent lui aussi. Enfin, le transverse de l'espèce *Hylaeochampsia vectiana* est bifurqué (Fig. 2) et le palais présente, de ce fait, deux paires d'ouvertures palatines au lieu d'une seule, ce qui est un cas unique chez les Crocodiliens. Le transverse de *Bernissartia* est lui du type crocodylien « clas-

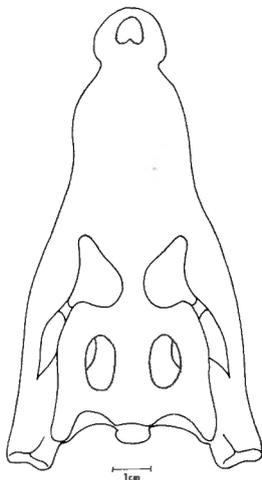


Fig. 3. — *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883. Lectotype I. R. Sc. N. B. R 46. Reconstitution du crâne en vue dorsale ($\times \frac{1}{2}$). Les sutures, peu visibles sur le fossile, n'ont pas été indiquées.

sique ». La plupart des caractères crâniens indiquent donc qu'il n'existe pas de parenté étroite entre les genres *Hylaeochampsa* et *Bernissartia*. En outre, nombre d'auteurs rapportent au genre *Hylaeochampsa* les vertèbres procoeles connues dans le Wealdien d'Angleterre, sur lesquelles H. G. SEELEY (1887) a fondé l'espèce *Heterosuchus valdensis*. Si cette attribution est justifiée, on a là une raison supplémentaire d'écarter le genre *Bernissartia* de la forme anglaise.

Le genre *Hylaeochampsa*, qu'il est légitime de ranger dans une famille indépendante, les Hylaeochampsidae WILLISTON, S. W., 1925, atteint le stade eusuchien, ce qui n'est pas le cas du genre *Bernissartia*. Il ne peut être question de placer deux genres aussi différents dans la même famille.

COMPARAISON AVEC LES *Goniopholidae*

Contrairement aux auteurs classant le genre *Bernissartia* parmi les Goniopholidae, L. DOLLO le considère comme plus évolué que les membres de cette famille. Ses principaux arguments, surtout développés en 1883 et en 1922, et répétés par O. ABEL (1927, p. 436-437), sont repris dans les trois paragraphes suivants.

L'armure dorsale de l'espèce *Bernissartia fagesii* (Pl. IV) est composée de plus de deux séries longitudinales de plaques, comme chez les Eusuchiens, alors que chez les Goniopholidae il n'en existe que deux rangées. Les plaques dorsales de *Bernissartia fagesii* ne portent pas d'éperon comme celles des représentants du genre *Goniopholis*. Le plastron de *Bernissartia fagesii* est composé de plaques imbriquées et non réunies par des sutures comme chez les Goniopholidae; il aurait donc été plus souple.

Les fosses temporales supérieures de *Bernissartia fagesii* sont plus petites que les orbites, alors que l'inverse se produit chez les Goniopholidae. Selon L. DOLLO, cette disposition correspond, dans le genre *Bernissartia*, à la prédominance des muscles ptérygoïdiens sur les muscles temporaux, ce qui indique un mode de mouvement des mâchoires semblable à celui des Eusuchiens. Dans le genre *Goniopholis*, les muscles temporaux seraient prédominants, comme chez les Teleosauridae.

L'oreille de *Bernissartia fagesii* aurait été plus perfectionnée que celle des représentants du genre *Goniopholis* en ce que la membrane tympanique était « enfoncée et protégée par une oreille externe, comme dans les Crocodiliens d'aujourd'hui » (1922, p. 39). Dans le genre *Goniopholis*, au contraire, aurait existé un tympan primitif, « membrane exposée à fleur de tête, sans aucune protection » (1922, p. 39). Pour reconstituer la disposition de l'oreille, L. DOLLO se fonde sur le degré de déplacement du pillier post-orbitaire vers l'intérieur, c'est-à-dire sur la présence de ce qu'il appelle une « échancrure orbito-latéro-temporale ».

L. DOLLO (1922) ne mentionne plus la position plus reculée des choanes dans le genre *Bernissartia* qu'il évoque en 1883.

Sur ce point, la comparaison est très difficile, étant donné l'état du palais du spécimen étudié. Si l'on accepte la reconstitution de la figure 1, les différences sont faibles par rapport aux Goniopholidae.

Les arguments de L. DOLLO justifient-ils la fondation d'une famille spéciale pour le genre *Bernissartia* et indiquent-ils vraiment que celui-ci est plus évolué que les Goniopholidae ?

L'armure est fort variable suivant les genres chez les Crocodiliens actuels; selon T. H. HUXLEY (1859), le nombre de rangées de plaques change et le plastron peut faire défaut. Il est vrai que les Eusuchia ont une armure dorsale formée de plus de deux rangées longitudinales de plaques, alors que les Crocodiliens les plus primitifs, comme par exemple *Protosuchus richardsoni* (BROWN, B., 1933) du Trias supérieur décrit par E. H. COLBERT et C. C. MOOK (1951), n'en montrent que deux et que la plupart des Mesosuchia conservent cette disposition primitive. On peut donc admettre avec L. DOLLO que le genre *Bernissartia* est plus évolué à ce point de vue que les Goniopholidae, du moins que ceux dont on connaît l'armure. Une armure dorsale formée de plus de deux rangées de plaques est connue chez un autre Mésosuchien. En effet, L. DOLLO (1914) décrit dans l'espèce *Congosaurus bequaerti* DOLLO, L., 1914, du Paléocène du Congo, un bouclier dorsal composé de quatre rangées longitudinales de plaques et écrit (p. 294) que « *Bernissartia*, parmi les Mésosuchiens brévirostrés, est l'équivalent de *Congosaurus*, parmi les Mésosuchiens longirostrés ». Le type « évolué » de bouclier dorsal n'est donc pas propre aux Eusuchia.

D'après J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS (1863, p. 71), dans le genre *Teleosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1825 du Jurassique, la partie antérieure du bouclier ventral est formée de plaques imbriquées, seules les plaques plus postérieures étant unies par des sutures. La disposition observée dans le genre *Bernissartia* pourrait bien ne représenter que l'accentuation d'une tendance déjà indiquée chez des formes plus primitives.

L'absence d'éperon sur ses plaques dorsales distingue le genre *Bernissartia* du genre *Goniopholis*, qui n'est d'ailleurs pas le seul Mésosuchien à posséder de tels éperons, puisqu'on en connaît chez certains Teleosauridae et Pholidosauridae.

A propos des dimensions relatives des fosses temporales supérieures et des orbites, on sait que les parois des fosses en question servent de surface d'insertion à la partie moyenne d'un muscle adducteur de la mandibule, appelé aujourd'hui l'adductor mandibulae externus profundus. La petite taille des fosses temporales supérieures indique que l'importance de ce muscle a décliné par rapport à celle d'une masse musculaire plus superficielle nommée *capiti-mandibularis superficialis* par L. A. ADAMS (1919). Ceci correspond dans l'ensemble au point de vue de L. DOLLO, même si les noms des muscles ont été changés. Cependant, les modifications de la taille relative des orbites et des fosses temporales supérieures au cours de l'évolution des Crocodiliens sont assez complexes, car les formes

longirostres ont généralement des fosses temporales supérieures plus grandes que celles des brévirostrés. W. LANGSTON, Jr. (1973, p. 275) exprime le point de vue actuel en ces termes : « The development of large fenestrae in longirostrine forms, however, is superimposed upon a more fundamental long-term trend toward reduction in the size of the openings; regardless of the length of the snout, supratemporal fenestrae are relatively larger in the more primitive crocodylians »; on retrouve l'idée de L. DOLLO. Par la petite taille de ses fosses temporales supérieures, l'espèce *Bernissartia fagesii* est donc un Mésosuchien évolué.

Chez les Goniopholidae, force est de constater que la situation est très variable, ce que L. DOLLO n'a pas pris en considération. Certains représentants du groupe, telles les espèces *Goniopholis crassidens* OWEN, R., 1841 et *G. kirtlandicus* WIMAN, C., 1930, ont les fosses temporales supérieures plus grandes que les orbites; dans d'autres, telles les espèces *Amphicotylus lucasii* COPE, E., 1878 et *Goniopholis simus*, ces orifices sont de dimensions à peu près égales; dans d'autres encore, telles les espèces *Eutreptauranosuchus delfsi* MOOK, C. C., 1967, *Goniopholis felix* MARSH, O., 1877 et *G. gilmorei* HOLLAND, W., 1905, les fosses temporales supérieures sont plus petites que les orbites comme dans le genre *Bernissartia*, qui, à ce point de vue, n'est donc pas plus évolué que les Goniopholidae.

Selon N. N. IORDANSKY (1973, p. 244), l'enfoncement du pilier post-orbitaire, et donc la formation d'une « échancrure orbito-latéro-temporale », permet le développement de la musculature fermant le lobe ventral du volet cutané qui vient couvrir le tympan chez les Crocodyliens actuels. D'après W. LANGSTON, Jr. (1973, p. 277), un pilier post-orbitaire déplacé indiquerait donc un tympan protégé, ce qui rejoint, en moins en partie, l'opinion de L. DOLLO. Mais l'examen de divers Goniopholidae d'Angleterre et de l'Ouest des Etats-Unis révèle que dans cette famille le pilier post-orbitaire est généralement nettement déplacé vers l'intérieur. Une nouvelle fois, on observe des variations d'une espèce à l'autre, depuis des formes au pilier post-orbitaire peu déplacé, telle l'espèce *Goniopholis felix*, jusqu'à d'autres, telle l'espèce *Eutreptauranosuchus delfsi*, dans lesquelles il est à peu près aussi enfoncé que dans l'espèce *Bernissartia fagesii*. Toutefois, si la partie ventrale du pilier, formée par le jugal, est parfois aussi déplacée chez les Goniopholidae que dans le genre *Bernissartia*, la partie dorsale, appartenant au post-orbitaire, devenue semblable à celle des Eusuchiens chez ce dernier, fait encore saillie vers l'extérieur chez les premiers. Il est probable que la plupart des Goniopholidae ont acquis un volet de protection du tympan, mais la disposition connue chez les Eusuchia n'est peut-être pas encore complètement réalisée, alors qu'elle paraît l'être chez *Bernissartia*.

Plusieurs différences mentionnées par L. DOLLO sont donc réelles. Cependant, le genre *Bernissartia* n'est probablement pas aussi « progressif » par rapport aux Goniopholidae qu'il le pense. Aux différences citées

s'en ajoutent d'autres. Ainsi, à la partie postérieure du maxillaire, il existe chez les Goniopholidae une dépression allongée de forme et d'aspect caractéristiques, que l'on désigne généralement sous le nom de « fosse préorbitaire ». En fait, l'homologie de cette dépression et de la véritable fosse préorbitaire d'autres Crocodiliens fossiles, et des Archosauriens en général, me semble très douteuse. Dans le genre *Bernissartia*, on n'observe rien de semblable.

Compte tenu de ces différences, l'inclusion du genre *Bernissartia* dans la famille des Goniopholidae ne me paraît pas justifiée.

Comparaison avec le genre *Theriosuchus* et les Atoposauridae

L. DOLLO (1883, p. 335) suggère de rapprocher le genre *Bernissartia* du genre *Theriosuchus* du Purbeckien anglais. Cet animal de petite taille, aux choanes de type mésosuchien, plus brévirostre que *Bernissartia*, est de position systématique incertaine. R. OWEN (1879) le considère comme un représentant des Goniopholidae en partie à cause d'une interprétation erronée des plaques dorsales. Certains auteurs, comme J. KÄLIN (1955b, p. 743), le placent dans une famille indépendante, les Theriosuchidae. Enfin, J. JOFFE (1967, p. 636) veut y voir un représentant des Atoposauridae. C'est cette dernière opinion qui semble prévaloir actuellement, comme il ressort des ouvrages de O. KUHN (1968, p. 14) et R. STEEL (1973, p. 14). Il ne me paraît pas sûr que les affinités du genre *Theriosuchus* avec les Atoposauridae soient aussi étroites que le pense J. JOFFE; en effet, les vertèbres sont déjà procoeles, alors que celles de la plupart des Atoposauridae sont amphicoeles. Toutefois, P. WELLNHOFER (1971, p. 148) signale des vertèbres apparemment procoeles dans la sous-espèce *Alligatorellus beaumonti bavarius* WELLNHOFER, P., 1971. En tout état de cause, la forme des vertèbres sépare les genres *Bernissartia* et *Theriosuchus*, ce dernier étant, à ce point de vue, plus évolué. Par ailleurs, l'armure dorsale du genre *Theriosuchus* est plus primitive que celle du genre *Bernissartia*, puisqu'elle n'est formée que de deux rangées de plaques.

Le problème des affinités du genre *Theriosuchus* est trop vaste pour être discuté dans cette note, mais il est probable qu'il n'est pas très proche du genre *Bernissartia*.

Dans la famille des Atoposauridae, il existe des formes modérément brévirostrées et au crâne d'aspect assez moderne, tel le genre *Alligatorium* JOURDAN, C., 1862, pouvant évoquer le genre *Bernissartia*. Les vertèbres sont généralement amphicoeles. Le pilier post-orbitaire est déjà déplacé vers l'intérieur. La cuirasse dorsale reste cependant de type primitif avec deux rangées de plaques. Si dans certaines formes les membres sont relativement allongés par adaptation probable, selon P. WELLNHOFER (1971,

p. 161-163), à une vie terrestre, dans d'autres leurs proportions rappellent celles de l'espèce *Bernissartia fagesii*, avec les membres postérieurs plus longs que les antérieurs, ce qui correspondrait à des mœurs amphibies proches de celles des Crocodiles actuels.

F.R. VON HUENE (1933, p. 580) émet l'hypothèse que les Atoposauridae, peu spécialisés, auraient joué au Jurassique supérieur un rôle important dans l'évolution des Crocodiliens, tandis que J. JOFFE (1967) y voit des ancêtres possibles des Eusuchia, par l'intermédiaire du genre *Theriosuchus*. Cette question complexe mérite une étude approfondie; il ne me paraît pas impossible que divers Méso-suchiens évolués, parmi lesquels le genre *Bernissartia*, puissent dériver des Atoposauridae ou de formes voisines.

Au niveau de la famille, la meilleure attitude consiste à suivre L. DOLLO en classant le genre *Bernissartia* dans une famille indépendante, les Bernissartidae, dont il est le seul représentant connu. Il est préférable de ne pas regrouper excessivement les Méso-suchiens évolués de la fin du Jurassique et du début du Crétacé, sous peine d'aboutir à des familles très hétérogènes et artificielles.

III. — PLACE DU GENRE *BERNISSARTIA* DANS L'ÉVOLUTION DES CROCODILIENS

Bien que le genre *Bernissartia* ne puisse être considéré comme le plus ancien des Eusuchia, comme le pense J. KÄLIN, la question de son rôle dans l'évolution de ce sous-ordre doit être posée. On peut en effet considérer cette forme comme l'ancêtre méso-suchien des Eusuchia. F. NOPCSA (1928, p. 82-83) défend ce point de vue en plaçant les « Bernissartinae » à l'origine des « Leidyosuchinae », aujourd'hui considérés comme faisant partie des Crocodylinae. Par certains points le genre *Bernissartia* n'est pas sans évoquer l'Eusuchien primitif *Leidyosuchus* LAMBE, L., 1907 du Crétacé supérieur et du Paléocène de l'Ouest de l'Amérique du Nord : la forme du crâne est assez similaire et, à la partie postérieure des mâchoires, il existe dans les deux genres un certain nombre de dents très arrondies, les « pseudomolaires » de L. DOLLO (Fig. 4). Cette dernière caractéristique indique probablement une convergence due à un régime alimentaire semblable.

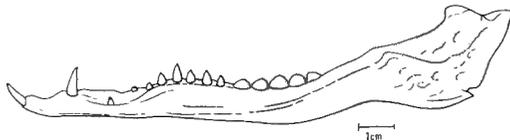


Fig. 4. — *Bernissartia fagesii* DOLLO, L., 1883. Lectotype I. R. Sc. N. B. R 46. Branche mandibulaire gauche, en vue latérale ($\times 1/2$). Remarquer les cinq dernières dents très arrondies, les « pseudomolaires » de L. DOLLO.

Toutefois, dès le Purbeckien existent des Crocodiliens à vertèbres procoeles, tel le genre *Theriosuchus*, et au Wealdien on connaît une forme, le genre *Hylaeochampsa*, aux choanes en position eusuchienne, dont les vertèbres sont peut-être procoeles. La tentation est grande de considérer le genre *Hylaeochampsa* comme un véritable Eusuchien, dont il a les caractères essentiels, mais peut-on y voir l'ancêtre des Eusuchia plus récents du Crétacé supérieur et du Cénozoïque ? L'animal reste fort énigmatique. Le crâne est incomplètement connu, comme le note R. OWEN (1874) et il est difficile de déterminer s'il s'agit d'un longirostre ou d'un brévirostre. Surtout le transverse bifurqué est très particulier; l'opinion de C. W. ANDREWS (1913, p. 493), reprise par O. ABEL (1919, p. 550), selon laquelle on retrouve la trace de cette bifurcation, qui serait primitive, chez les autres Eusuchiens, n'est guère suivie. Enfin, les choanes du genre *Hylaeochampsa* sont en position très reculée, comme dans les Eusuchia actuels, alors que dans des Eusuchia du Crétacé supérieur, comme le genre *Albertochampsa* ERICKSON, B. R., 1972, un Alligatoriné primitif figuré par B. R. ERICKSON (1972, p. 7) et W. LANGSTON, Jr. (1973, p. 273), et le genre *Leidyosuchus*, elles n'ont pas encore reculé aussi loin, tout en étant, bien sûr, complètement entourées par les ptérygoïdes. Par plusieurs caractères, le genre *Hylaeochampsa* semble donc être trop spécialisé pour qu'on puisse le placer à l'origine des Eusuchiens ultérieurs; on peut le considérer, soit comme un rameau latéral détaché très tôt du tronc eusuchien, soit comme le produit d'une évolution parallèle, comme le suggère A. S. ROMER (1956, p. 603). Dans la première hypothèse, il ne peut être question de voir dans le genre *Bernissartia* l'ancêtre mésoeuchien des Eusuchia, puisque ceux-ci sont déjà présents dans le Wealdien. Dans la seconde, il est possible de considérer le genre *Bernissartia* comme l'ancêtre des vrais Eusuchia. Mais alors se pose le problème du genre *Theriosuchus*, qui, dès le Purbeckien, est plus engagé que *Bernissartia* dans la voie eusuchienne, puisque ses vertèbres sont devenues procoeles; la convexité des faces postérieures des centres vertébraux, il est vrai, n'est pas encore aussi accentuée que chez les Eusuchia proprement dits. Ce genre, qui ne présente pas les caractères aberrants du genre *Hylaeochampsa*, me paraît assez conforme à l'idée que l'on peut se faire de l'ancêtre des Crocodiliens de type moderne.

Les vertèbres d'*Heterosuchus valdensis*, si elles n'appartiennent pas au genre *Hylaeochampsa*, indiquent en tout cas l'existence au Wealdien, et probablement aussi au Purbeckien, de Crocodiliens dont les vertèbres ont atteint le degré de procoelie caractéristique des Eusuchia.

Il semble qu'à la fin du Jurassique et au début du Crétacé plusieurs groupes de Mésoeuchiens évolués aient acquis, plus ou moins séparément, un certain nombre de caractères eusuchiens. Les Crocodiliens de type moderne s'enracinent certainement dans un de ces groupes. La situation est encore loin d'être claire à cause de phénomènes d'évolution parallèle, dont on ne connaît pas l'ampleur. En tout état de cause, le genre *Bernis-*

sartia, compte tenu de son âge géologique, me paraît trop primitif, par la position probable des choanes et par la forme des vertèbres, pour avoir pu jouer un rôle dans l'évolution des Eusuchia.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ABEL, O.

1919. Die Stämme der Wirbeltiere. — Berlin, Leipzig.

1927. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, 2. erweiterte Auflage. — Jena.

ADAMS, L. A.

1919. A Memoir on the Phylogeny of the Jaw Muscles in Recent and Fossil Vertebrates. — *Ann. N. Y. Ac. Sc.*, v. XXVIII, 1918-1920, pp. 51-166.

ANDREWS, C. W.

1913. On the Skull and Part of the Skeleton of a Crocodile from the Middle Purbeck of Swanage, with a Description of a new Species (*Pholidosaurus laevis*), and a Note on the Skull of *Hylaeochampsia*. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8th Ser., v. 11, N° 65, pp. 485-494.

ANTUNES, M. T.

1967. Sur quelques caractères archaïques des Crocodiliens, à propos d'un Mésosuchien du Lias supérieur de Tomar (Portugal). Remarques sur l'origine des Crocodilia = pp. 409-414 in *Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)*. — *Colloques internationaux du C. N. R. S.*, N° 163.

CHARIG, A. J.

1967. Subclass Archosauria = pp. 708-718 in *The Fossil Record*, Chapter 8, Reptilia. — *Geol. Soc. London*.

COLBERT, E. H. et MOOK, C. C.

1951. The ancestral crocodilian *Protosuchus*. — *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v. 97, Art. 3, pp. 143-182.

DOLLO, L.

1883. Première note sur les Crocodiliens de Bernissart. — *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, t. II, pp. 309-340.

1887. On some Belgian Fossil Reptiles. — *Geol. Mag.*, N. S., Dec. III, v. IV, N° IX, pp. 392-396.

1909. The Fossil Vertebrates of Belgium. — *Ann. N. Y. Ac. Sc.*, v. XIX, Part. I, pp. 99-119.

1914. Sur la découverte de Téléosauriens tertiaires au Congo. — *Bull. Ac. r. Belg. Cl. Sc.*, N° 7, pp. 288-298.

1922. Les Vertébrés vivants et fossiles du Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles. — *Livret Guide pour la XIII^{ème} session, Belgique 1922, Excursion D1, Congr. Géol. Intern.* (Notice publiée, pour la première fois, dans le *Guide aux Musées de Bruxelles*, édité, en 1917, par le Touring Club de Belgique.)

ERICKSON, B. R.

1972. *Albertochampsia langstoni*, gen. et sp. nov., a new Alligator from the Cretaceous of Alberta. — *Scient. Pub. Sc. Mus. Minnesota*, N. S., v. 2, N° 1.

EUDES-DESLONGCHAMPS, J.-A.

1863. Mémoires sur les Téléosauriens de l'époque jurassique du département du Calvados. Premier Mémoire. — *Mém. Soc. Linn. Normandie*, années 1862-1863, v. XIII.

HOFFSTETTER, R.

1973. Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur : quelques enseignements tirés de l'histoire des Mammifères. — *Ann. Pal., Vert.*, t. 59, fasc. 2, pp. 135-169.

HULKE, J. W.

1878. Note on two Skulls from the Wealden and Purbeck Formations indicating a new Subgroup of Crocodilia. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. XXXIV, pp. 377-382.

HUXLEY, T. H.

1859. On the dermal armour of *Jacare* and *Caiman*, with notes on the Specific and Generic Characters of recent Crocodilia. — *J. Proc. Linn. Soc., Zool.*, v. IV, N° 13, pp. 1-28.
1875. On *Stagonolepis Robertsonii*, and on the Evolution of the Crocodilia. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. XXXI, pp. 423-438.

IODANSKY, N. N.

1973. The Skull of the Crocodilia = pp. 201-262 (chapter 3) in *Biology of the Reptilia* edited by Carl GANS, v. 4 (Thomas S. PARSONS, coeditor for this volume), Morphology D. — London, New York.

JOFFE, J.

1967. The « dwarf » crocodiles of the Purbeck Formation, Dorset : a reappraisal. — *Pal.*, v. 10, Pt. 4, pp. 629-639.

KÄLIN, J.

- 1955a. Zur Stammesgeschichte der Crocodilia. — *Rev. Suisse Zool.*, t. 62, fasc. 2, pp. 347-356.
1955b. Crocodilia = pp. 695-784 in *Traité de Paléontologie*, publié sous la direction de J. PIVETEAU, t. V. — Paris.

KONJOUKOVA, E. D.

1964. Nadotriad Crocodilia. Krokodily = pp. 506-523 in *Osnovy Paleontologii*, t. 12, *Zemnovodnye Presmykaiouchchiesia i Ptitsy*. A. K. ROJDESTVENSKII i L. P. TATARINOV (Otvvetstvennye redaktory). — Moscou.

KUHN, O.

1936. Crocodilia. — *Fossilium Catalogus I : Animalia*, Editus a W. QUENSTEDT, Pars 75.
1968. Die vorzeitlichen Krokodile. — *Krailing bei München*.

LANGSTON, W., Jr.

1973. The Crocodilian Skull in Historical Perspective = pp. 263-284 in *Biology of the Reptilia* edited by Carl GANS, v. 4 (Thomas S. PARSONS, coeditor for this volume), Morphology D. — London, New York.

LYDEKKER, R.

- 1887a. Note on the Hordwell and other Crocodilians. — *Geol. Mag.*, dec. III, v. IV, N° VII, pp. 307-312.
1887b. Note on *Hylaeochamps*. — *Geol. Mag.*, dec. III, v. IV, N° XI, pp. 512-513.
1888. Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat. Hist.), Pt. I. — London.

MOOK, C. C.

1934. The evolution and classification of Crocodilia. — *J. Geol.*, v. 42, pp. 295-304.
1951. Cf. COLBERT, E. H.

NOPCSA, F.

1928. VII. On the classification of the Crocodilia = pp. 75-84 in *Palaeontological Notes on Reptiles*. — *Geologica Hungarica, Ser. Palaeontologica*, t. I, fasc. 1.

OWEN, R.

1851. A Monograph on the Fossil Reptilia of the Cretaceous Formations. — *Palaeontographical Soc.*, v. V.
1874. A Monograph on the Fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement N° VI Crocodilia (*Hylaeochamps*), [Wealden]. — *Palaeontographical Soc.*, v. XXVII.
1879. On the association of dwarf crocodiles (*Nannosuchus* and *Theriosuchus pusillus* e. g.) with the diminutive Mammals of the Purbeck shales. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. XXXV, pp. 148-155.

ROMER, A. S.

1956. Osteology of the Reptiles. — Chicago.

1966. Vertebrate Paleontology, 3d. Edition. — Chicago, London.

SEELEY, H. G.

1887. On *Heterosuchus valdensis*, SEELEY, a Procoelian Crocodile from the Hastings Sands of Hastings. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, v. XLIII, pp. 212-215.

SILL, W. D.

1968. The Zoogeography of the Crocodylia. — *Copeia*, No 1, pp. 76-88.

STEEL, R.

1973. Crocodylia = Teil 16 in Handbuch der Paläoherpetologie, herausgegeben von Oskar KUHN. — Stuttgart, Portland.

STROMER, E.

1914. Ergebnisse des Forschungsreisen Prof. E. STROMERS in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1. Einleitung und 2. *Libycosuchus*. — *Abh. Kön. Bay. Ak. Wiss., Math.-Phys. Kl.*, Bd XXVII, Abt. 3.

VON HUENE, F. R.

1933. Ein Versuch zur Stammesgeschichte der Krokodile. — *Centralblatt für Min., Geol., Pal.*, Jhrg. 1933, Abt. B. Geol. Pal., No 11, pp. 577-585.

1956. Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. — Jena.

WELLNHOFER, P.

1971. Die Atoposauridae (Crocodylia, Mesosuchia) der Oberjura-Plattenkalke Bayerns. — *Palaeontographica*, Abt. A, Bd. 138, Lief. 5-6, pp. 133-165.

WILLISTON, S. W.

1925. The Osteology of the Reptiles. — Cambridge.

WOODWARD, A. S.

1886. The History of Fossil Crocodiles. — *Proc. Geol. Ass.*, v. IX, 1885-1886, No 5, pp. 188-344.

ZITTEL, K. A.

1890. Handbuch der Palaeontologie, I. Abtheilung, Palaeozoologie, Bd. III. Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves. — München, Leipzig, 1887-1890.

LABORATOIRE DE PALÉONTOLOGIE DES VERTÉBRÉS
ET DE PALÉONTOLOGIE HUMAINE,
UNIVERSITÉ DE PARIS VI.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE,
DÉPARTEMENT DE PALÉONTOLOGIE,
SECTION DES VERTÉBRÉS FOSSILES.

EXPLICATION DES PLANCHES

Bernissartia fagesii DOLLO, L., 1883. Lectotype I. R. Sc. N. B. R 46.

- Pl. I. — Crâne en vue dorsale ($\times 1$). e = échancrure du bord antérieur de l'orbite; fst = fosse temporale supérieure; n = ouverture nasale; ppo = pilier post-orbitaire. Remarquer la déformation du fossile.
- Pl. II. — Crâne en vue ventrale ($\times 1$). c = condyle occipital; ni? = position vraisemblable des choanes; p = palatins; t = transverses. Remarquer l'écrasement de la partie postérieure du palais.
- Pl. III. — Onze vertèbres dorsales (de la 4^e à la 14^e) en vue ventrale ($\times 1$), AV — avant. Les flèches indiquent les faces postérieures concaves bien visibles.
- Pl. IV. — Armure dermique. AV = avant; A = bouclier nuqual ($\times 1$); B = bouclier dorsal ($\times \frac{1}{2}$); C = bouclier ventral ($\times \frac{1}{2}$).