

CINQUIÈME NOTE SUR LES DINOSAURIENS DE BERNISSART ;

PAR

M. L. DOLLO,

Ingénieur, Aide-naturaliste au Musée.

Depuis la publication de ma *Quatrième Note sur les Dinosauriens de Bernissart* (1), j'ai eu l'occasion de faire, sur les Iguanodons, quelques observations, qui me paraissent dignes d'un certain intérêt. D'un autre côté, la lecture des beaux travaux de MM. Cope et Marsh m'a suggéré diverses réflexions sur plusieurs points de l'organisation des Dinosauriens en général. Ce sont ces observations et ces réflexions que je désire présenter aujourd'hui.

Dans ce but, je traiterai successivement les sujets ci-après :

- I. Le ProAtlas ;
- II. Les muscles éleveurs de la mandibule et leur influence sur la forme du crâne.

I.

LE PROATLAS.

Nous lisons, dans la sixième partie des *Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs* de M. Marsh (2), le passage suivant :

« In two genera of the *Sauropoda* (*Morosaurus* and *Brontosaurus*),
» and probably in all members of this order, there is a pair of
» small bones connected with the skull which have not hitherto
» been observed in any vertebrates. These bones, which may be
» called the *post-occipital* bones, were found in position in one
» specimen, and with the skull in several others. When in place,
» they are attached to the occiput just above the foramen magnum,
» and extend backward and outward, overlapping the lateral pieces
» of the atlas, thus protecting the spinal cord at this point, which
» would otherwise be much exposed. »

« These bones are short, flattened, and slightly curved, resem-

(1) L. DOLLO, *Quatrième Note sur les Dinosauriens de Bernissart* (BULL. MUS. ROY. HIST. NAT. BELG., 1883, t. II, p. 223).

(2) O. C. MARSH, *Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs*. Part VI. *Restoration of Brontosaurus* [AMERICAN JOURNAL OF SCIENCE (SILLIMAN), 1883, vol. XXVI, p. 82].

» bling somewhat a riblet. The anterior end is thickened and
 » rugose for attachment to a roughened surface on the exoccipital
 » just above and outside the foramen magnum. The shaft is flat-
 » tened from above downward, and gradually converges to a thin
 » posterior end. In *Morosaurus grandis*, these bones are about
 » 65 mm. in length, and thirty along the surface which joins the
 » occiput. They correspond in position to the muscle in mammals
 » known as the *rectus capitis posticus minor*. »

« In the existing Cormorants (*Graculus*) a single slender bone
 » is articulated to the occiput on the median line. This, however,
 » does not correspond to the bones here described. To distinguish
 » it from the post-occipitals, it may be called the *nuchal* bone. »

Ainsi qu'on le voit, l'éminent paléontologiste de Yale College se contente de signaler l'existence des os qu'il nomme *post-occipitaux*, mais il ne détermine pas leur valeur morphologique. Tout au plus établit-il une connexion de position entre eux et les muscles *petits droits postérieurs de la tête* de l'anatomie humaine. Cette absence de renseignements, en ce qui concerne un point aussi important, m'a amené à rechercher les homologues des pièces en question. J'ai donc, depuis quelque temps déjà, des idées à leur égard. Cependant, comme il m'était impossible de les contrôler sur les originaux de M. Marsh, je me suis abstenu de rien publier. Maintenant que j'ai eu la bonne fortune de retrouver les post-occipitaux chez l'Iguanodon, je puis en parler en connaissance de cause. J'ajouterai, d'ailleurs, qu'à ma grande satisfaction, cette découverte n'a fait que confirmer l'interprétation qui s'était, dès l'abord, présentée à mon esprit.

Avant de placer la discussion sur le terrain de l'Anatomie comparée, je décrirai brièvement la colonne vertébrale de l'*Iguanodon Mantelli*, Ow. (Individu T de la série du Musée). Cette colonne se compose de :

Vertèbres cervicales	10
— dorso-lombaires.	18
— sacrées.	5
— caudales	32 (Le reste de la queue manque.)
TOTAL	65

De même que chez l'*I. bernissartensis*, Blgr., les centres des vertèbres cervicales sont opisthocœles; ceux des vertèbres dorsales, biplans; ceux des vertèbres caudales, légèrement amphicœles.

Nous avons compté seize paires de côtes dans la région dorso-lombaire. Il y aurait donc :

Dorsales	16
Lombaires.	2
	2
TOTAL	18 dorso-lombaires.

Soit une dorsale de moins et une lombaire de plus que pour l'*I. bernissartensis*.

Toutes les vertèbres cervicales (dans le sens usuel du mot), à l'exception de l'atlas, portent des côtes.

L'atlas offre, d'une manière générale, la forme qu'on rencontre habituellement chez les Reptiles. Les neurapophyses sont en synchondrose entre elles. La mutilation du spécimen ne permet pas d'observer si elles étaient, ou non, synostosées avec le pseudo-centre. Elles nous montrent caudalement des postzygapophyses bien développées articulant avec l'axis. Cranialement et dorsalement, les neurapophyses soutiennent deux petits os, un droit et un gauche, qui répondent en tous points aux post-occipitaux de M. Marsh. Dans une vue de profil, chacun d'eux délimite, avec la neurapophyse du même côté, une échancrure destinée au passage du premier nerf cervical (*N. suboccipitalis*, Winslow).

Ceci posé, quelle est, à présent, la valeur morphologique des post-occipitaux ?

Quatre hypothèses sont admissibles *a priori* (1) :

- 1° Ils sont homologues de la plaque nucale de l'Esturgeon ;
- 2° Ils sont homologues de l'os nocal du Cormoran ;
- 3° Ils sont homologues du Proatlas des Crocodiliens et des Rhynchocéphaliens ;
- 4° Ils constituent un élément *sui generis* inconnu jusqu'à ce jour chez les autres Vertébrés.

1° M. Gegenbaur figure, dans la seconde édition de son *Grundriss der vergleichenden Anatomie* (2), une tête d'Esturgeon où sont représentés et dénommés les os dermiques. Nous remarquons, parmi ces derniers, une plaque impaire en relation avec le sus-occipital et que l'illustre anatomiste de Heidelberg appelle « *Nuchale* ». Il nous paraît impossible de considérer cette plaque

(1) Il est évident que les post-occipitaux n'ont rien de commun, par leur forme et leur situation, avec les « côtes occipitales » de *Micropterus salmoïdes* [R. W. SHUFELDT, *Osteology of Micropterus salmoïdes* (SCIENCE, 1884, vol. III, n° 72, p. 749-*ocx*)].

(2) C. GEGENBAUR, *Grundriss der vergleichenden Anatomie*, p. 449, 2^{te} Auflage. Leipzig, 1878.

comme homologue des post-occipitaux de M. Marsh. En effet :

a) Elle est impaire, tandis que les post-occipitaux sont au nombre de deux, un de chaque côté de la ligne médiane ;

b) Elle occupe une position tout à fait superficielle pendant que les post-occipitaux reposent directement sur les neurapophyses de l'atlas, avec lesquelles ils étaient vraisemblablement en articulation ;

c) Considérée dans ses rapports avec les organes sous-jacents, la plaque nucale est au-dessus des six ou sept premières vertèbres cervicales soudées entre elles et avec le crâne (1), au lieu que les post-occipitaux s'appuient uniquement sur l'atlas ou deuxième vertèbre cervicale (P. Albrecht).

2° Le Cormoran nous présente (2), attaché au sus-occipital et dans le plan médian du corps, un petit stylet osseux, qui, d'après M. Shufeldt, n'est rien autre chose qu'une ossification de la fascia située entre les extenseurs du cou. Suivant le même auteur, il y aurait lieu de comparer ce stylet à la portion craniale du ligament cervical (*lig. nuchæ*) des Mammifères. Enfin, nous savons, par Yarrell, qu'il sert à augmenter la surface d'origine des muscles temporaux, les extenseurs du cou se rendant à l'occipital en passant au-dessous des fibres supplémentaires des premiers.

Il nous semble, ainsi que M. Marsh l'admet d'ailleurs, qu'il ne peut être question d'identifier le stylet du Cormoran et les post-occipitaux. Car :

a) Ceux-ci sont pairs et le stylet ne l'est pas ;

b) Ce dernier, s'il fait réellement partie du ligament de la nuque, est entièrement indépendant de l'atlas, puisque c'est la seule vertèbre cervicale sur laquelle ledit ligament ne s'attache pas (3).

Au contraire, comme nous l'avons déjà répété à plusieurs reprises, les post-occipitaux sont en relation immédiate avec l'atlas.

Afin qu'on ne confonde point la *plaque nucale* de l'Esturgeon

(1) T. H. HUXLEY, *Lectures on the elements of comparative Anatomy*, p. 204, fig. 82, a. London, 1864.

(2) W. YARRELL, *On the Xiphoid Bone, etc... of the Cormorant* (ZOOLOGICAL JOURNAL, 1828, pp. 234-237, pl. VII, fig. 5 et 6); R. OWEN, *Anatomy of Vertebrates*, t. II, pp. 64 et 93. London, 1866; E. SELENKA, *Vögel in BRONN, Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs*, pl. VIII, fig. 5 et 6; A. H. GARROD, *Notes on the Anatomy of Plotus Anhinga* (PROC. ZOOL. SOC. LONDON, 1876, p. 336, pl. XXVIII, fig. 1, a); R. W. SHUFELDT, *Remarks upon the Osteology of Phalacrocorax bicristatus* (SCIENCE, 1883, vol. II, n° 41, p. 640, fig. 1); *Osteology of the Cormorant* (IBID., 1884, vol. III, n° 53, p. 143); *Osteology of the Cormorant* (IBID., 1884, vol. III, n° 63, p. 474); J. A. JEFFRIES, *Osteology of the Cormorant* (IBID., 1883, vol. II, n° 44, p. 739); Th. GILL, *Osteology of the Cormorant* (IBID., 1884, vol. III, n° 61, p. 404).

(3) R. OWEN, *Anatomy of Vertebrates*, t. III, p. 48.

avec l'os *nucal* du Cormoran, qui lui est évidemment étranger, je propose de conserver à la première le nom que lui a donné M. Gegenbaur et d'attribuer au second la qualification d'os *intranucal* pour exprimer que c'est une ossification dans le ligament de la nuque.

3° Les neurapophyses de l'atlas supportent, chez les Crocodyliens, une pièce osseuse impaire en contact, d'autre part, avec le sus-occipital et les exoccipitaux. Cette pièce, qui se développe primitivement de deux moitiés latérales, a reçu de Rathke (1) l'appellation de « *dorsales Schlussstück des Atlas* ». M. P. Albrecht, s'étant occupé depuis de la signification qu'il convient de lui accorder, est arrivé à la conclusion (2) qu'elle représente le dernier reste d'une vertèbre perdue par les Amniotes, vertèbre située jadis entre le crâne et l'atlas. Poursuivant ses recherches, ce savant anatomiste a retrouvé, sur l'*Hatteria* (3), son *Proatlas*, mais ici avec les deux rudiments, droit et gauche, des neurapophyses encore séparés. Or, il suffit de comparer ces deux rudiments aux post-occipitaux, tels qu'on les voit chez l'*Iguanodon*, par exemple, pour se convaincre qu'il y a complète concordance entre eux. En effet :

a) Ils sont pairs tous deux ;

b) Tous deux aussi sont en articulation avec les neurapophyses de l'atlas ;

c) Tous deux enfin butent cranialement contre le sus-occipital et les exoccipitaux.

En résumé :

1° Les post-occipitaux de M. Marsh ne sont homologues ni de la *plaque nucale* de l'Esturgeon, ni de l'os *intranucal* du Cormoran ;

2° Ils coïncident si exactement avec le *Proatlas* de M. Albrecht qu'il n'est pas permis de douter qu'on soit en présence de la même formation ;

3° Ils ne constituent donc pas, comme le suggère l'illustre paléontologiste américain, un élément nouveau du squelette des Vertébrés.

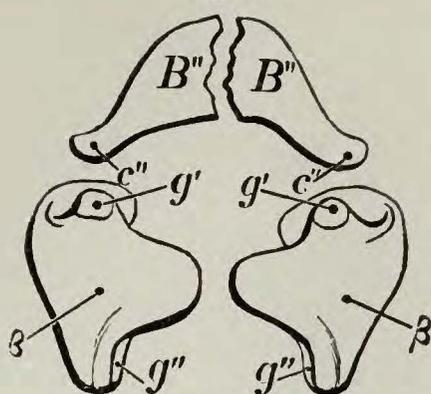
Voici maintenant un tableau des Sauropsides chez lesquels le *Proatlas* a été rencontré jusqu'à présent :

(1) RATHKE, *Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile*, p. 49. Herausg. von v. Wittich. Braunschweig, 1866.

(2) P. ALBRECHT, *Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel und den Nervus spinalis I. s. proatlanticus* (ZOOLOGISCHER ANZEIGER, 1880, p. 450).

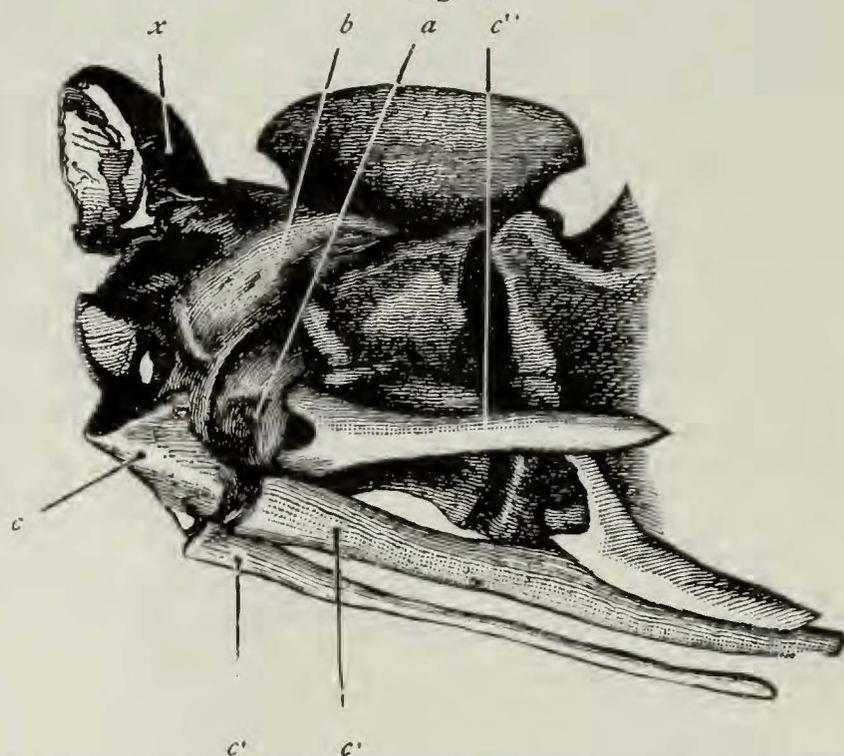
(3) P. ALBRECHT, *Note sur la présence d'un rudiment de Proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata, Gray* (BULL. MUS. ROY. HIST. NAT. BELG., 1883, t. II, p. 185).

Fig. 1.

Vue dorsale du ProAtlas et de l'Atlas d'*Alligator mississippiensis*, Gray.

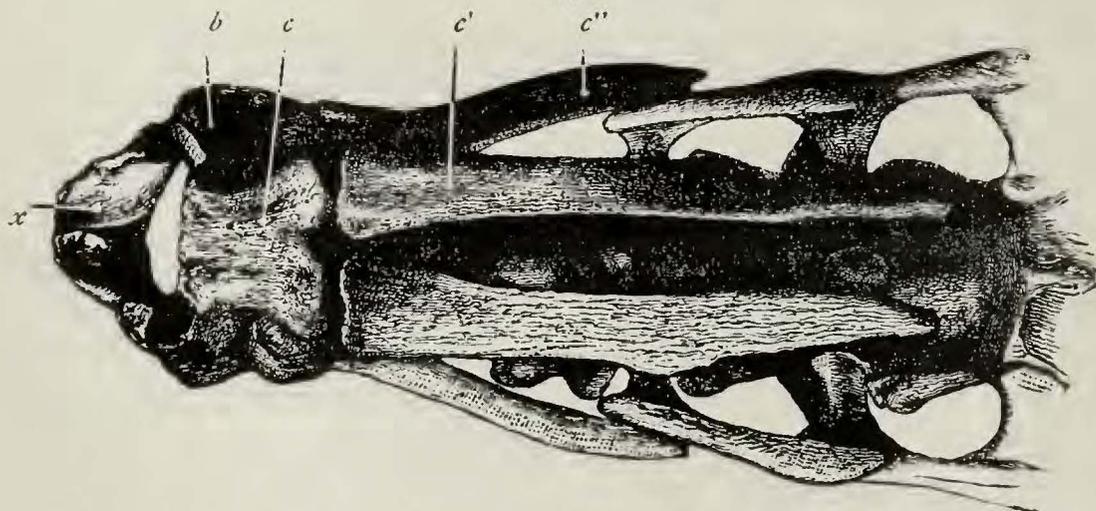
$B''B''$ Éparcuaux droit et gauche du ProAtlas. atlas.
 $\beta\beta$ Neurapophyses droite et gauche de l'Atlas. $g'g'$ Prézygapophyses droite et gauche de l'Atlas.
 $c''c''$ Postzygapophyses droite et gauche du Pro- $g''g''$ Postzygapophyses droite et gauche de l'Atlas.
 (D'après M. P. Albrecht.)

Fig. 2.

Profil gauche des premières vertèbres cervicales d'un *Alligator mississippiensis*, Gray.

a Centre de l'Atlas (os odontoïde). c'' Côte gauche de l'axis.
 b Neurapophyse gauche de l'Atlas. x Eparcual gauche du ProAtlas (au second plan on voit l'éparcual droit).
 c Pseudo-centre (arc ventral) de l'Atlas.
 $c'c'$ Côtes de l'Atlas. (D'après M. P. Albrecht.)

Fig. 3.

Vue ventrale des premières vertèbres cervicales d'un *Alligator mississippiensis*, Gray.

b Neurapophyse gauche de l'Atlas. c' Côte gauche de l'Atlas.
 c Pseudo-centre de l'Atlas. c'' Côte gauche de l'axis.
 x Eparcual gauche du ProAtlas. (D'après M. P. Albrecht.)

PROATLAS DES SAUROPSIDES.							
RHYNCHO- CÉPHALIENS.	CROCODILIENS.			DINOSAURIENS.			
	<i>Parasuchia.</i>	<i>Mesosuchia.</i>	<i>Eusuchia.</i>	<i>Sauropoda.</i>	<i>Stegosauria.</i>	<i>Ornithopoda.</i>	<i>Theropoda.</i>
+	?	+	+	+	?	+	?
P. Albrecht (1).		E. E. Deslongchamps (2) E. Koken (3). L. Dollo (4).	Rathke (5). P. Albrecht (6).	O. C. Marsh (7).		L. Dollo (8).	

(1) P. ALBRECHT, *Note sur la présence, etc.* (v. supra).

(2) E. E. DESLONGCHAMPS, *Mémoires sur les Téléosauriens de l'époque jurassique du Département du Calvados* (MÉMOIRES DE LA SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE NORMANDIE, années 1860-61).

(3) E. KOKEN, *Die Reptilien der norddeutschen unteren Kreide* (ZEITSCHR. D. DEUTSCH. GEOL. GESELLSCH., 1883, pp. 735 et 792).

(4) L. DOLLO, *Première Note sur les Crocodiliens de Bernissart* (BULL. MUS. ROY. HIST. NAT. BELG., 1883, t. II, p. 319).

(5) RATHKE, *Untersuchungen, etc.* (v. supra).

(6) P. ALBRECHT, *Ueber den Proatlas, etc.* (v. supra).

(7) O. C. MARSH, *Principal Characters, etc.* Part VI, p. 82.

(8) L. DOLLO, *Cinquième Note sur les Dinosauriens de Bernissart* (v. supra).

II.

LES MUSCLES ÉLEVEURS DE LA MANDIBULE ET LEUR INFLUENCE
SUR LA FORME DU CRANE.

Lorsqu'on examine les crânes de l'*Iguanodon* (1) et du *Diclonius* (2), on observe sans aucun doute de sérieuses divergences. Cependant, ils se laissent aisément comparer et il est permis de dire que le second n'est qu'une exagération du premier. Si nous passons ensuite aux crânes du *Diplodocus* (3) et du *Ceratosaurus* (4), nous remarquons que ceux-ci sont très éloignés l'un de l'autre, comme on pouvait s'y attendre, eu égard au régime totalement différent de ces deux Dinosauriens. Pourtant, malgré l'écart considérable que nous constatons entre ces crânes, nous leur trouvons encore des caractères communs et, chose curieuse, des caractères que ne possèdent ni l'*Iguanodon*, ni le *Diclonius*, herbivores tous deux comme le *Diplodocus*. Frappé de ces singularités, sur lesquelles nous reviendrons d'une manière plus détaillée dans le cours de cette notice, nous nous sommes demandé, guidé en ceci par les admirables recherches de W. Kowalevsky (5) sur les Ongulés et celles de M. R. H. Traquair (6) sur les Ganoïdes, s'il ne faudrait pas chercher leur cause dans le plus ou moins grand développement de certains muscles de la tête. On verra, dans les pages qui suivent, que l'étude de ceux-ci nous donnera précisément la clef de l'énigme.

(1) L. DOLLO, *Quatrième Note sur les Dinosauriens de Bernissart* (BULL. MUS. ROY. HIST. NAT. BELG., 1883, t. II).

(2) E. D. COPE, *On the Characters of the Skull in the Hadrosauridæ* (PROC. ACAD. NAT. SC. PHILADELPHIA, 1883).

(3) O. C. MARSH, *Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs*. Part VII. *Diplodocidæ, a new family of the Sauropoda* [AMER. JOURN. SC. (SILLIMAN), 1884].

(4) O. C. MARSH, *Principal Characters, etc.* Part VIII. *The order Theropoda* (IBID., 1884).

(5) W. KOWALEVSKY, *Monographie der Gattung Anthracotherium, Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere* (PALEONTOGRAPHICA, 1876, p. 277, pl. IX); *Osteologie des Genus Entelodon, Aym.* (IBID., 1876, p. 483).

(6) R. H. TRAQUAIR, *The Ganoid Fishes of the British Carboniferous formations* [PALEONTOGRAPHICAL SOCIETY OF LONDON, 1877 (*Palæoniscus et Polyodon*, pp. 17 et 40, pl. I, fig. 3, *pa*, et pl. VII, fig. 2, *LM*)].

L'anatomie humaine nous apprend que les muscles éleveurs de la mandibule sont au nombre de huit, quatre à droite et quatre à gauche ; savoir :

- 1° Les muscles temporaux ;
- 2° Les masseters ;
- 3° Les ptérygoïdiens internes ;
- 4° Les ptérygoïdiens externes.

Nous les considérerons d'abord chez les Mammifères, puis chez les Sauropsides.

1° *Mammifères*. — Les quatre paires de muscles prémentionnés coexistent presque toujours chez les Mammifères, bien que les temporaux et les masseters se montrent assez souvent confondus en un seul (1).

Quoi qu'il en soit, ces divers muscles nous offrent rarement un égal développement. Il est, d'ailleurs, facile de déterminer par la formule exprimant le nombre des combinaisons de n objets pris r à r :

$$C_n^r = \frac{n(n-1) \dots (n-r+1)}{1 \cdot 2 \cdot 3 \dots r},$$

formule que chacun connaît, les variations que le système des éleveurs peut présenter ; car :

S'ils sont de même force nous aurons :

$$n = 4 \quad r = 4 \quad C_4^4 = \frac{4 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4} = 1.$$

Si trois sont plus développés que le quatrième :

$$n = 4 \quad r = 3 \quad C_4^3 = \frac{4 \cdot 3 \cdot 2}{1 \cdot 2 \cdot 3} = 4.$$

Si deux sont prédominants :

$$n = 4 \quad r = 2 \quad C_4^2 = \frac{4 \cdot 3}{1 \cdot 2} = 6.$$

Enfin, si un seul l'emporte :

$$n = 4 \quad r = 1 \quad C_4^1 = \frac{4}{1} = 4.$$

(1) ALLEN, HARRISON, *On the Temporal and Masseter Muscles of Mammals* (PROC. ACAD. NAT. SC. PHILADELPHIA, 1880, p. 385); ELLIOTT COUES, *On the Osteology and Myology of Didelphys virginiana* (MEM. BOSTON SOC. NAT. HIST., 1872, p. 92).

Soit, en tout :

$$V = C_4^1 + C_4^2 + C_4^3 + C_4^4 = 4 + 6 + 4 + 1 = 15.$$

Le système des éleveurs de la mandibule est donc susceptible d'avoir, en ne s'occupant que des muscles les plus puissants et en supposant que ceux-ci soient équivalents entre eux, quinze aspects différents. Dès lors, on comprendra qu'il nous est impossible, sans trop nous écarter du but que nous avons en vue, d'entrer dans la description de ces quinze systèmes. Encore moins chercherons-nous s'ils sont réalisés, ou non, chez les Mammifères. Pour l'intelligence de ce qui va suivre, nous nous bornerons à en considérer deux du groupe C_4^2 .

C_4^2 . *Le temporal et le masseter sont les plus puissants ; les ptérygoïdiens sont faibles et à peine distincts l'un de l'autre (1).*

Les modifications correspondantes du crâne sont :

- a) Forte crête sagittale ;
- b) Apophyse coronoïde de la mandibule longue et massive ;
- c) Fosse temporale énorme ;
- d) Arcade zygomatique haute et franchement recourbée ;
- e) Fosse massétérienne profonde ;
- f) Ptérygoïdiens affectant la forme de stylets très grêles.

C_4^2 . *Temporaux faibles. Masseters plus volumineux, mais incomparablement inférieurs à ceux du précédent. Ptérygoïdiens bien développés (2).*

Les modifications correspondantes du crâne sont :

- a) Pas de crête sagittale ;
- b) Apophyse coronoïde de la mandibule fort grêle ;
- c) Fosse temporale petite ;
- d) Arcade zygomatique très mince et presque droite ;
- e) Des rugosités, mais pas de fosse massétérienne ;
- f) Ptérygoïdiens affectant la forme de hautes lames osseuses.

Nous rencontrons le premier de ces deux types dans l'ordre des *Carnivores* ; le second existe chez les Ongulés actuels en général, surtout chez les *Ruminants*. Celui-là appartient donc aux *Carnassiers* ; celui-ci aux *Herbivores*, ou mieux aux *Graminivores* suivant l'expression proposée par W. Kowalevsky (3) ;

(1) R. OWEN, *Anatomy of Vertebrates*, t. III, p. 49.

(2) R. OWEN, *Anatomy of Vertebrates*, t. III, p. 48.

(3) W. KOWALEVSKY, *Anthracotherium*, p. 274.

2° *Sauropsides*. — Passant aux Sauropsides, nous notons d'abord que la fusion du temporal et du masseter est la règle (1). La totalité des variations du système des éleveurs, dans les mêmes conditions que plus haut, serait, par conséquent :

$$\begin{array}{rcl} n = 3 & r = 3 & C_3^3 = \frac{3 \cdot 2 \cdot 1}{1 \cdot 2 \cdot 3} = 1 \\ n = 3 & r = 2 & C_3^2 = \frac{3 \cdot 2}{1 \cdot 2} = 3 \\ n = 3 & r = 1 & C_3^1 = \frac{3}{1} = 3 \\ & & \text{EN TOUT :} \quad \underline{\quad 7} \end{array}$$

Nous en choisirons deux du groupe C_3^1 .

C_3^1 . *Temporaux prédominants* (2).

Les modifications correspondantes du crâne sont :

- a) Forte crête sagittale ;
- b) Apophyse coronoïde de la mandibule bien développée ;
- c) Fosses supratemporales largement ouvertes ;
- d) Ptérygoïdiens faibles se présentant sous l'aspect de lames minces et sensiblement *parallèles* au plan médian du crâne. Leur apophyse quadratique (3) reste membraneuse.
- e) Pas de fontanelle mandibulaire.

C_3^1 . *Ptérygoïdiens internes prédominants*.

Les modifications correspondantes du crâne sont :

- a) Pas de crête sagittale ;
- b) Pas d'apophyse coronoïde à la mandibule ;
- c) Fosses supra-temporales fermées ;
- d) Ptérygoïdiens se présentant sous l'aspect de larges lames *perpendiculaires* au plan médian du crâne et formant elles-mêmes un plan incliné par rapport au plan alvéolaire supérieur ;
- e) Une fontanelle mandibulaire.

Le premier de ces deux types s'observe, plus ou moins accusé, chez les *Lacertiliens* ; le second, chez les *Crocodiliens*.

(1) R. OWEN, *Anatomy of Vertebrates*, t. I, pp. 223 et 235 ; t. II, p. 93 ; St-GEORGE MIVART, *On the Myology of Iguana tuberculata* (PROC. Zool. Soc. LONDON, 1867, p. 768) ; A. SANDERS, *On the Myology of Platydictylus japonicus* (IBID., 1870, p. 414) ; St-GEORGE MIVART, *On the Myology of Chamaeleon parsonii* (IBID., p. 851).

(2) Il est entendu que, dans ces descriptions, nous prenons toujours le type le mieux caractérisé. Tels sont, pour les Sauropsides, le Caméléon et l'Alligator.

(3) L. DOLLO, *Quatrième Note*, etc., p. 238.

Revenons maintenant aux Dinosauriens et comparons le crâne de l'*Iguanodon* à celui du *Ceratosaurus*, nous aurons (1) :

IGUANODON.	CERATOSAURUS.
<p>a) Une crête sagittale.</p> <p>b) Forte apophyse coronoïde à la mandibule.</p> <p>c) Fosses supra-temporales largement ouvertes.</p> <p>d) Ptérygoïdiens se présentant sous l'aspect de lames minces et parallèles au plan médian du crâne (1).</p> <p>e) Pas de fontanelle mandibulaire.</p>	<p>a) Pas de crête sagittale.</p> <p>b) Pas d'apophyse coronoïde à la mandibule.</p> <p>c) Fosses supra-temporales presque fermées.</p> <p>d) Ptérygoïdiens très larges, s'étendant bien loin en avant et appliqués postérieurement sur la face interne du quadratum (1).</p> <p>e) Une fontanelle mandibulaire.</p>
<p>(1) L. DOLLO, <i>Quatrième Note</i>, etc..., p. 239.</p>	<p>(1) O. C. MARSH, <i>Theropoda</i>, p. 332.</p>

En d'autres termes :

Les éleveurs de la mandibule constituaient, chez l'*Iguanodon*, un système assez analogue à celui des Lacertiliens. Chez le *Ceratosaurus*, au contraire, ils se rapprochaient davantage de ceux des Crocodiliens. L'*Iguanodon* mâchait donc surtout à l'aide de ses muscles temporaux, tandis que le *Ceratosaurus* se servait principalement de ses muscles ptérygoïdiens.

Mais l'*Iguanodon* est un herbivore, le *Ceratosaurus* un carnivore. Par conséquent, si l'on se reporte à ce que nous avons dit des Mammifères, on voit que : Un grand nombre de Dinosauriens botanophages utilisaient, dans l'acte de la mastication, les mêmes muscles qui sont presque uniquement développés chez les Mammifères carnassiers et réciproquement.

D'où cela vient-il ? Nous allons essayer de le montrer.

Et d'abord, il semble évident qu'un système d'éleveurs, dans lequel un muscle est prédominant, doit représenter une spécialisation et l'on serait tenté de supposer que, primitivement, les temporaux et les ptérygoïdiens avaient une influence égale. Qu'il en ait été ainsi chez les Proamniotes, c'est une chose dont je ne sais

(1) *Diclonius* se conduit en général comme *Iguanodon* et *Diplodocus* comme *Ceratosaurus*.

rien et que je ne veux pas discuter. Toutefois, en ce qui concerne les Amniotes, notamment les Mammifères et les Sauropsides, il paraît certain que les formes où les muscles temporaux sont les plus forts sont des formes peu modifiées (à l'égard des éleveurs de la mandibule, cela va de soi). Inversement, les types où les muscles ptérygoïdiens ont le dessus sont des types très éloignés de la souche du groupe auquel ils appartiennent. Ceci n'est point de nature à nous surprendre, d'ailleurs; car, si nous considérons les Vertébrés inférieurs, nous constatons que le rôle de la dentition a été, en principe, bien plus un rôle de préhension et de découpage que de mastication véritable. Il ne s'agit là, en réalité, que d'un mouvement vertical des mâchoires. Dès lors, quels muscles auraient été plus propres à accomplir cette fonction que les muscles temporaux?

Comment n'ont-ils pas conservé cette position prépondérante, demandera-t-on? Pour des motifs largement différents suivant qu'on s'adresse aux Sauropsides ou aux Mammifères. Commençons par les derniers.

I. MAMMIFÈRES. — La mastication s'exécute chez eux de deux manières :

1° Par *broiement*, ou mouvement vertical des mâchoires.

Tels sont les Omnivores;

2° Par *trituration*, ou mouvement horizontal des mâchoires.

Tels sont les Ruminants et les Rongeurs.

La trituration est, en outre, susceptible d'être faite, soit par mouvement latéral, soit par mouvement antéro-postérieur. Dans le premier cas, nous avons les Ruminants; dans le second, les Rongeurs.

Pour passer de la préhension et du découpage primordiaux au broiement, point n'est besoin de transformation du système des éleveurs de la mandibule, comme on le comprend aisément. Aussi trouvons-nous, chez *tous* les anciens Ongulés, qui étaient omnivores, une structure osseuse indiquant de puissants muscles temporaux (1). Il faut voir la magnifique crête sagittale qui surmonte le crâne de l'*Anoplotherium* (2), ce pseudo-Ruminant (3), malgré

(1) W. KOWALEVSKY, *Entelodon*, p. 433.

(2) G. CUVIER, *Ossements fossiles*, pl. CXXXVIII, fig. 1 et 2. Paris, 1836.

(3) Pseudo-Ruminant et Pseudo-Cochon sont des expressions qui nous paraissent commodes et faciles à saisir pour indiquer que l'*Anoplotherium* et l'*Entelodon* sont des Paridigités : le premier, Sélénodonte inadatif; le second, Bunodonte inadatif. Sur ces derniers termes, voir : W. KOWALEVSKY, *On the Osteology of the Hyopotamidæ* (ANNALS AND MAGAZINE OF NATURAL HISTORY, 1873, t. XII, 4^e série, p. 164).

son didactylisme. Et celle qui orne la tête de l'*Entelodon*, le pseudo-cochon également didactyle.

Mais voici venir, avec la fin de l'époque éocène, le grand développement des Graminées (de Saporta et Marion) et nos Omnivores — au moins ceux qui ne se sont pas trop spécialisés, car les autres (*Anoplotherium*, *Entelodon*, etc.), se sont éteints sans laisser de descendance — vont se métamorphoser en Graminivores. Limitant la question aux muscles éleveurs de la mandibule, nous voyons graduellement, en même temps que la transformation du régime alimentaire, les temporaux s'affaiblir et les ptérygoïdiens se substituer à eux comme agents principaux de la mastication. De son côté, l'apparition des cornes, qui eut lieu un peu plus tard, et ses conséquences telles que l'extension des frontaux jusqu'au sus-occipital, par-dessus les pariétaux (1), nous semblent encore une circonstance favorable à la décadence des muscles temporaux.

En résumé, pour ce qui touche aux Ongulés, il résulte des travaux de W. Kowalevsky que l'avènement des Graminées a amené, par suite du changement de nourriture, une prédominance des muscles ptérygoïdiens sur les muscles temporaux.

Je dois ajouter que j'ai noté des faits analogues pour les *Siréniens*. Les choses sont surtout sensibles quand on compare le Dugong et l'*Halitherium* (2). Ces modifications correspondent, comme chez les Ongulés, à une évolution d'Acémentodontes en Cémentodontes (3).

II. SAUROPSIDES. — La raison, pour laquelle les muscles ptérygoïdiens ont le pas sur les muscles temporaux dans les Crocodiliens, n'a rien à faire avec la nutrition.

Si on place côte à côte un Téléosaurien et un Crocodilien actuel, on remarque que (4) :

1° Le Téléosaurien a des crêtes temporales très étendues, formant presque une crête sagittale, crêtes temporales qui manquent totalement au Crocodilien ;

2° Le Téléosaurien possède d'énormes fosses superatemporales qui sont presque, ou tout à fait, oblitérées chez le Crocodilien ;

(1) RÜTIMEYER, *Monographie des Genus Bos*, Linné in W. KOWALEVSKY, *Entelodon*, p. 431.

(2) G. R. LEPSIUS, *Halitherium Schinzi, die fossile Sirene des Mainzer Beckens*, p. 120, pl. IX, fig. 92 et 93. Darmstadt, 1882.

(3) G. R. LEPSIUS, *Halitherium Schinzi*, p. 198.

(4) E. E. DESLONGCHAMPS, *Notes paléontologiques*, pl. XIV, fig. 1 et 2 (*Stenosaururus larteti*). Paris et Caen, 1863-69.

3° Le Téléosaurien a des ptérygoïdiens fort étroits, tandis que les mêmes os sont extrêmement larges chez le Crocodilien.

D'où l'on conclut que les muscles temporaux étaient prépondérants chez le Téléosaurien, pendant que les muscles ptérygoïdiens dominent chez le Crocodilien actuel. D'où vient la transformation ?

Les Téléosauriens sont MESOSUCHIA (1) ; les Crocodiliens actuels, EUSUCHIA. Dans l'évolution des premiers vers les seconds, les os ptérygoïdiens, afin de reculer autant que possible les choanes vers l'occiput (2), se sont étendus en lames d'une grande surface. Celles-ci ont offert, par contre-coup, des conditions exceptionnellement favorables au développement des muscles ptérygoïdiens, qui en ont profité pour acquérir un volume considérable. Inversement, les muscles temporaux, n'ayant plus, pour se loger, un espace aussi vaste, ni, d'autre part, un travail aussi important à effectuer, les muscles temporaux, disons-nous, sont devenus plus faibles. Enfin, la voûte crânienne, en vue de protéger une oreille moyenne de plus en plus compliquée et envoyant des prolongements dans tous les sens, s'est resserrée et l'origine des muscles temporaux, qui nous est donnée par le contour des fosses supratemporales, a été réduite à des dimensions dérisoires.

Par conséquent, chez les Crocodiliens, c'est la transformation des MESOSUCHIA en EUSUCHIA qui a amené la prédominance des muscles ptérygoïdiens sur les muscles temporaux.

Après ce qui précède, il semble acquis que, chez les Mammifères comme chez les Sauropsides, des ptérygoïdiens prépondérants sont l'indice d'une spécialisation des muscles éleveurs de la mandibule. Appliquons ceci aux Dinosauriens. *Iguanodon* et *Diclonius* seraient des formes peu modifiées (toujours en ce qui concerne les éleveurs de la mandibule, bien entendu); *Ceratosaurus* et *Diplodocus* des types spécialisés. Pour ce dernier il est même possible, croyons-nous, d'indiquer la cause de cette spécialisation.

Et d'abord, *Diplodocus* a des narines, qui, par leur situation, rappellent les événements des Cétacés. Or, comment ceux-ci sont-ils arrivés à occuper le sommet de la tête ? Par une concentration de la région post-nariale du crâne. En effet, ainsi qu'il résulte des

(1) T. H. HUXLEY, *On Stagonolepis Robertsoni, and on the Evolution of the Crocodilia* (QUART. JOURN. GEOL. SOC. LONDON, 1875, p. 423).

(2) R. OWEN, *On the influence of the Advent of a higher form of Life in modifying the structure of an older and lower form* (IBID., 1878, p. 421).

recherches de M. P. J. Van Beneden (1), on peut établir le curieux parallèle suivant :

MYSTACOCÈTES.	
<i>Miocènes.</i>	<i>Actuels.</i>
1. Crâne étroit et allongé. 2. Os du nez longs, étroits et plats. 3. Distance entre le frontal et le sus-occipital, au sommet de la tête, considérable.	1. Crâne relativement court et large. 2. Os du nez courts, larges et convexes. 3. Distance entre le frontal et le sus-occipital, au sommet de la tête, presque nulle.

Il s'est donc produit un rétrécissement de toute la partie placée en arrière des événements (2).

Comparons à présent les crânes de l'*Iguanodon* (3) et du *Diplodocus*, nous aurons :

IGUANODON.	DIPLODOCUS.
1. Région post-nariale formant environ trois fois la région nario-prénariale du crâne. 2. Os du nez longs et étroits. 3. Frontaux et pariétaux distincts. 4. Fosses temporales (spécialement la fosse supra-temporale) largement ouvertes.	1. Région post-nariale formant environ un tiers de la région nario-prénariale du crâne. 2. Os du nez courts et larges. 3. Frontaux et pariétaux synostosés. 4. Fosses temporales (spécialement la fosse supra-temporale) très étroites.

(1) P. GERVAIS et P. J. VAN BENEDEN, *Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles*, p. 270. Paris, 1880; W. H. FLOWER, *On Whales, past and present, and their probable origin* (THE NATURE, 1883, July 5, p. 229).

(2) C'est ce que confirme, d'ailleurs, l'embryogénie : « Eschricht has described, with much care, the changes which the skulls of the *Balaenoidea* undergo in passing from the foetal to the adult condition, justly remarking that the skull of even a large foetus is more different from that of the adult, than the skulls of distinct species of the same genus of Whales are from one another ».

« ... so that, at length, in that region which, in the youngest foetus, was covered only by the interparietal, three bones — the interparietal, parietal and supraoccipital — are superimposed. » (T. H. HUXLEY, *Lectures, etc.*, pp. 275 et 276.)

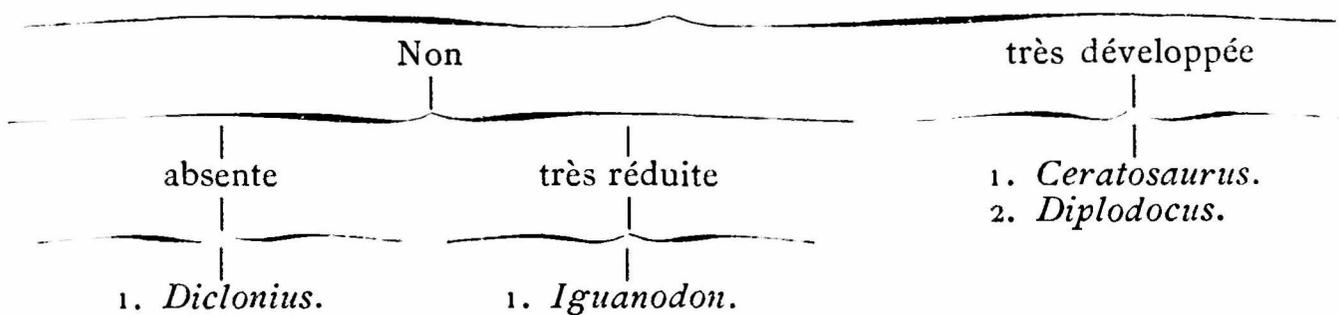
(3) *I. bernissartensis*, Blgr.

Par conséquent, chez les Dinosauriens, de même que chez les Cétacés, la transformation des narines primitives terminales ou subterminales en évents a eu lieu par une concentration de la région post-nariale du crâne. Mais cette concentration a eu pour conséquence, au moins chez les premiers, la réduction des fosses temporales, et celle-ci a entraîné l'affaiblissement des muscles temporaux. D'un autre côté, les os ptérygoïdiens ont pris un développement assez considérable puisque M. Marsh nous dit qu'ils forment « a broad, flat plate (1) ». On est donc fondé à admettre, surtout si l'on tient compte de la structure de la mandibule, que les muscles ptérygoïdiens étaient prépondérants chez le *Diplodocus* et qu'ils doivent cette prépondérance à la métamorphose des narines en évents.

Avec ces préliminaires, nous sommes maintenant à même d'expliquer les concordances (Fosses supra-temporales presque fermées, absence d'apophyse coronoïde à la mandibule, os ptérygoïdiens larges et plats, etc....) existant entre *Ceratosaurus* et *Diplodocus*, concordances qui les séparent d'*Iguanodon* et de *Diclonius*. Elles proviennent simplement de ce que, chez ceux-ci, les muscles éleveurs de la mandibule ont conservé une forme relativement primitive, tandis que, chez ceux-là, ils se sont fortement spécialisés.

Un point reste pourtant. Je veux parler de la fosse prélacrymale (2). La répartition, dans les quatre genres, dont nous nous occupons, se fait comme suit :

FOSSE PRÉLACRYMALE.



(1) O. C. MARSH, *Diplodocidæ*, p. 164.

(2) M. Marsh l'appelle « *autoribital foramen* » (*Diplodocidæ*, p. 161) et nous dit qu'elle existe seulement chez les *Sauropoda* et les *Theropoda* (*Theropoda*, p. 330). Cependant M. Huxley a signalé sa présence chez l'*Hypsilophodon* [T. H. HUXLEY, *On Hypsilophodon Foxii, a new Dinosaurian from the Wealden of the Isle of Wight* (QUART. JOURN. GEOL. SOC. LONDON, 1870, p. 6, pl. I, fig. 1, a)] et je l'ai notée aussi, quoique très réduite, chez l'*Iguanodon* (L. DOLLO, *Quatrième Note*, etc., p. 240, pl. IX, fig. 1, i).

Quel sens faut-il accorder à cette fosse prélacrymale ? Comme c'est chez les Ptérosaures et les Oiseaux qu'elle fut connue d'abord, quelques auteurs ont supposé que c'était une disposition tendant à rendre le crâne plus léger, plus délicat. Si c'était là son unique but, je ne saurais guère comprendre sa présence chez le *Ceratosaurus*. Ce dernier demande plutôt, en effet, un crâne solide, massif :

1° Pour résister aux actions énergiques, qui devaient s'exercer sur les mâchoires de ce puissant carnivore ;

2° Pour supporter le poids de la corne, qui surmontait son nez.

Dès lors, n'y aurait-il pas lieu de rechercher si la grande extension de la fosse prémentionnée n'a rien à faire avec le développement des muscles ptérygoïdiens ? Et, en réalité, nous voyons que :

1° Parmi les quatre Dinosauriens considérés, elle est faible ou nulle, quand les muscles ptérygoïdiens sont faibles. Elle est large, au contraire, lorsque lesdits muscles sont prédominants ;

2° D'après M. le Professeur Wiedersheim (1), dont je puis confirmer l'assertion, une dissection m'ayant démontré l'exactitude de son observation, les muscles ptérygoïdiens s'insèrent, chez les Oiseaux, sur le bord antérieur de la fosse prélacrymale. Serait-il impossible que, dans le cas où les muscles susnommés acquièrent un volume remarquable, ils cherchent un appui supplémentaire sur le maxillaire, comme le masseter chez les Rongeurs, la fosse prélacrymale s'élargissant, de même que le trou infraorbitaire, pour leur livrer passage ? L'examen du bord antérieur de la fosse prélacrymale de *Ceratosaurus* et de *Diplodocus* serait peut-être instructif à cet égard.

Je suis heureux, en terminant, de pouvoir remercier mon excellent ami, M. P. Pelseneer, Docteur en sciences naturelles, qui a bien voulu faire pour moi plusieurs préparations ou croquis. Je prie également M. le Professeur Albrecht d'agréer l'expression de ma profonde gratitude pour l'obligeance qu'il a eue de me prêter les bois imprimés dans le texte de ce travail.

(1) R. WIEDERSHEIM, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, t. I, p. 265. Jena, 1882.

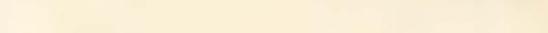
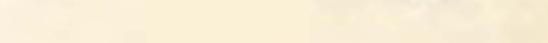
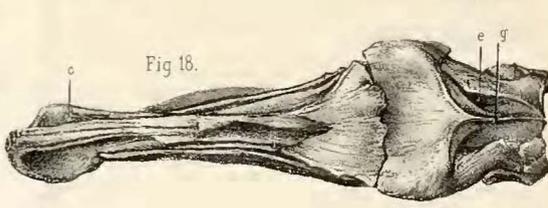
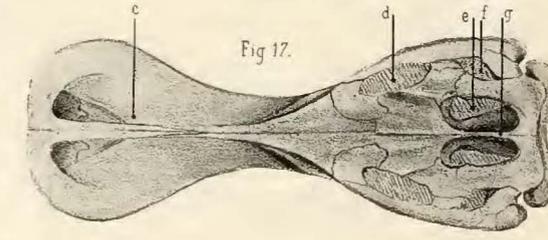
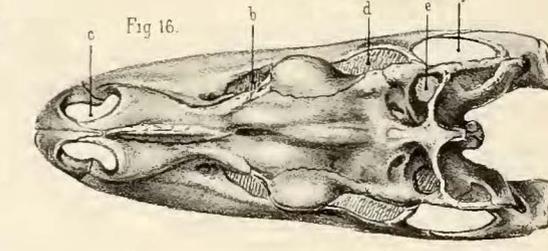
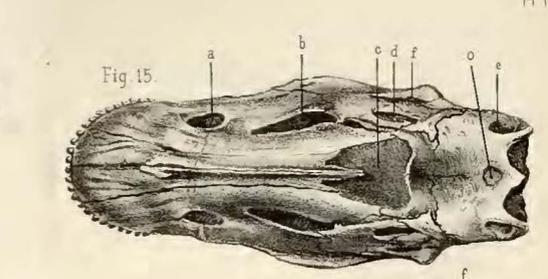
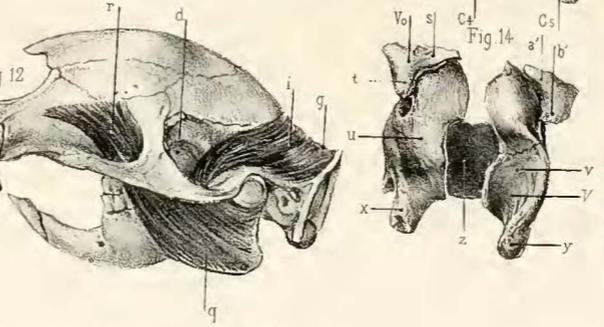
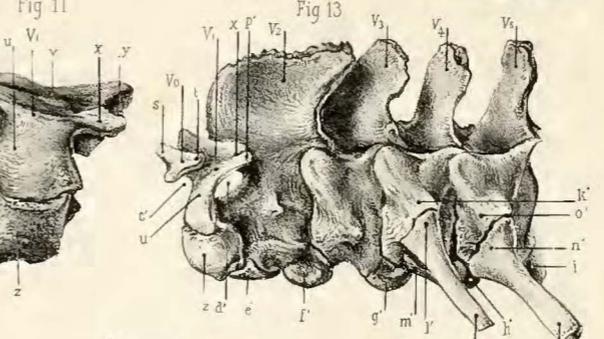
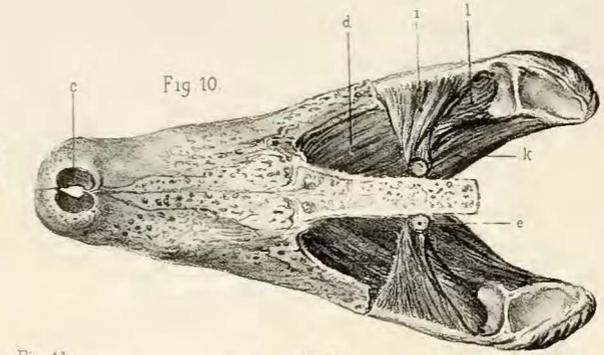
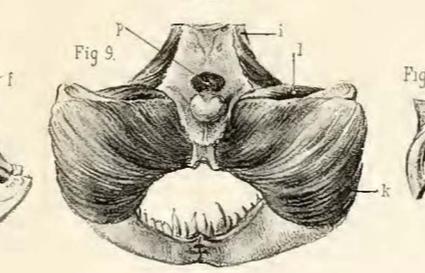
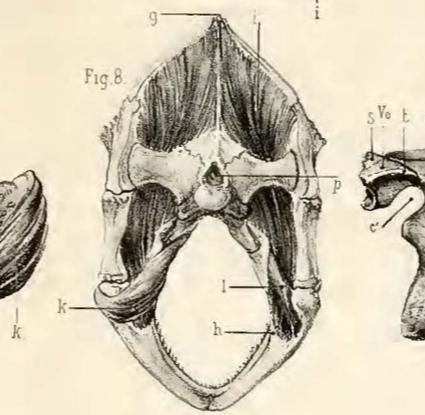
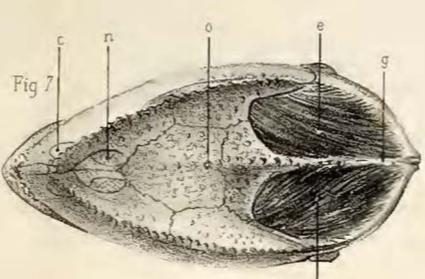
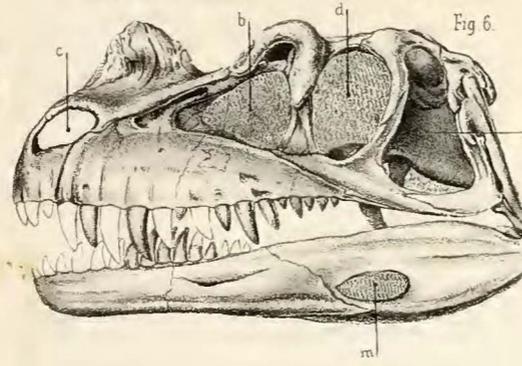
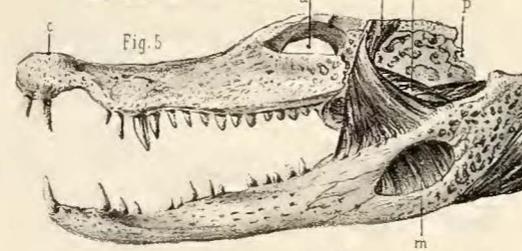
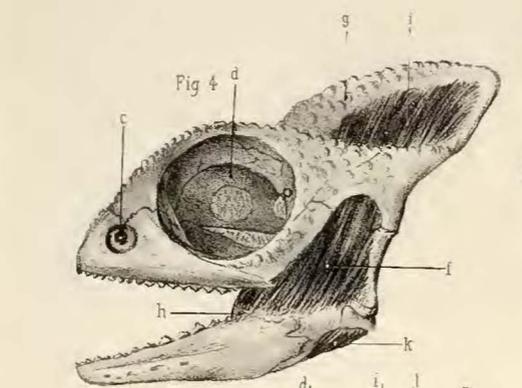
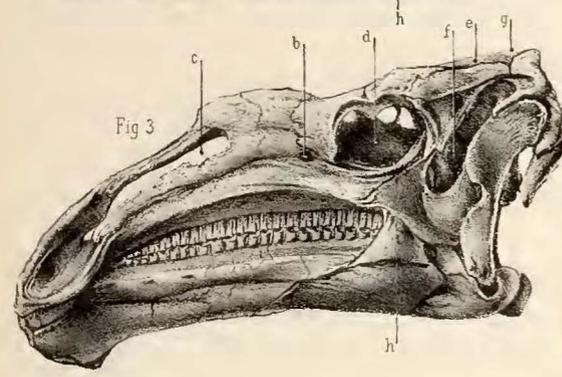
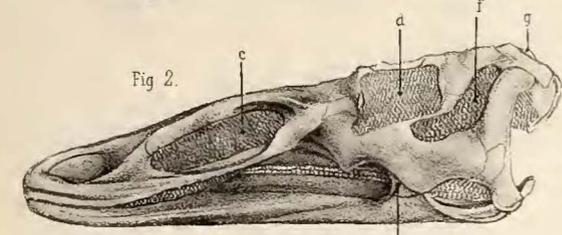
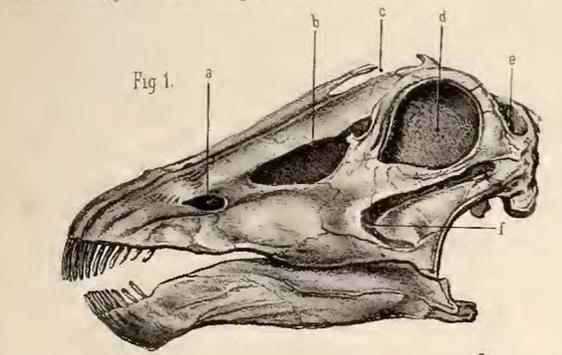
PLANCHE VI.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI.

Signes communs à toutes les figures :

<p><i>a</i> Foramen sus-maxillaire. <i>b</i> Fosse prélacrymale. <i>c</i> Narines externes. <i>d</i> Orbite. <i>e</i> Fosse supra-temporale. <i>f</i> — latéro-temporale. <i>g</i> Crête sagittale. <i>h</i> Apophyse coronôide de la mandibule. <i>i</i> Muscle temporal. <i>k</i> — ptérygoïdien interne. <i>l</i> — ptérygoïdien externe. <i>m</i> Fontanelle mandibulaire. <i>n</i> — naso-préfrontale. <i>o</i> Foramen pariétal. <i>p</i> — magnum. <i>q</i> Masseter. <i>r</i> Faisceau de fibres traversant le trou infraorbitaire. <i>s</i> Lambe de la neurapophyse gauche du ProAtlas. <i>t</i> Postzygapophyse gauche du ProAtlas articulant avec la prézygapophyse gauche de l'Atlas. <i>u</i> Neurapophyse gauche de l'Atlas. <i>v</i> — droite — <i>x</i> Postzygapophyse gauche de l'Atlas. <i>y</i> — droite —</p>	<p><i>z</i> Pseudo-centre de l'Atlas. <i>a'</i> Lambe de la neurapophyse droite du ProAtlas. <i>b'</i> Postzygapophyse droite du ProAtlas. <i>c'</i> Échancrure destinée à la sortie du 1^{er} nerf cervical (<i>n. suboccipitalis</i>, Winslow). <i>d'</i> Trou pour la sortie du second nerf cervical. <i>e'</i> Hypapophyse atlanto-axoïdienne <i>f'</i> — entre l'axis et la 3^e vertèbre cerv. <i>g'</i> — entre la 3^e — 4^e — <i>h'</i> — — 4^e — 5^e — <i>i'</i> — — 5^e — 6^e — <i>k'</i> Diapophyse gauche de la 4^e vertèbre cervicale. <i>l'</i> Tête de la 4^e côte cervicale gauche. <i>m'</i> Tubercule rudimentaire de la 4^e côte cervicale gauche. <i>n'</i> Capitulo-tuberculum de la 5^e côte cervicale gauche. <i>o'</i> Paradiapophyse de la 5^e vertèbre cervicale. <i>p'</i> Diapophyse gauche de l'Atlas. V₀ ProAtlas. V₁ Atlas. V₂ Axis. V₃ 3^e vertèbre cervicale. V₄ 4^e — V₅ 5^e —</p>
---	--

- FIG. 1. — Profil gauche d'un crâne de *Diplodocus* (d'après M. Marsh). Échelle : 1/6.
- FIG. 2. — Profil gauche d'un crâne de *Diclonius* (d'après M. Cope). Échelle : 1/10.
- FIG. 3. — Profil gauche d'un crâne d'*Iguanodon Mantelli*. Échelle approximative : 1/5.
- FIG. 4. — Profil gauche d'un crâne de Caméléon avec les muscles éleveurs de la mandibule.
- FIG. 5. — Profil gauche d'un crâne d'Alligator avec les muscles éleveurs de la mandibule.
- FIG. 6. — Profil gauche d'un crâne de *Ceratosaurus* (d'après M. Marsh). Échelle : 1/6.
- FIG. 7. — Vue de dessus d'un crâne de Caméléon avec les muscles éleveurs de la mandibule.
- FIG. 8. — Vue occipitale d'un crâne de Caméléon avec les muscles éleveurs de la mandibule.
- FIG. 9. — Vue occipitale d'un crâne d'Alligator avec les muscles éleveurs de la mandibule.
- FIG. 10. — Vue de dessus d'un crâne d'Alligator avec les muscles éleveurs de la mandibule.
- FIG. 11. — Profil gauche de l'Atlas et du ProAtlas de l'*Iguanodon Mantelli*, Ow. Échelle : 1/2.
- FIG. 12. — Profil gauche d'un crâne d'*Hystrix cristatus*, pour montrer le faisceau de fibres du masseter qui traverse le trou infraorbitaire (en partie d'après M. Flower).
- FIG. 13. — Profil gauche du ProAtlas et des 5 premières vertèbres cervicales d'*Hatteria punctata*, Gray (d'après M. Albrecht). Échelle : 5/1.
- FIG. 14. — Vue dorsale du ProAtlas et de l'Atlas de l'*Iguanodon Mantelli*, Ow. Échelle : 1/2.
- FIG. 15. — Vue de dessus d'un crâne de *Diplodocus* (d'après M. Marsh). Échelle : 1/6.
- FIG. 16. — Vue de dessus d'un crâne de *Ceratosaurus* (d'après M. Marsh). Échelle : 1/6.
- FIG. 17. — Vue de dessus d'un crâne de *Diclonius* (d'après M. Cope). Échelle : 1/10.
- FIG. 18. — Vue de dessus d'un crâne d'*Iguanodon Mantelli*, Ow. Échelle approximative : 1/5.



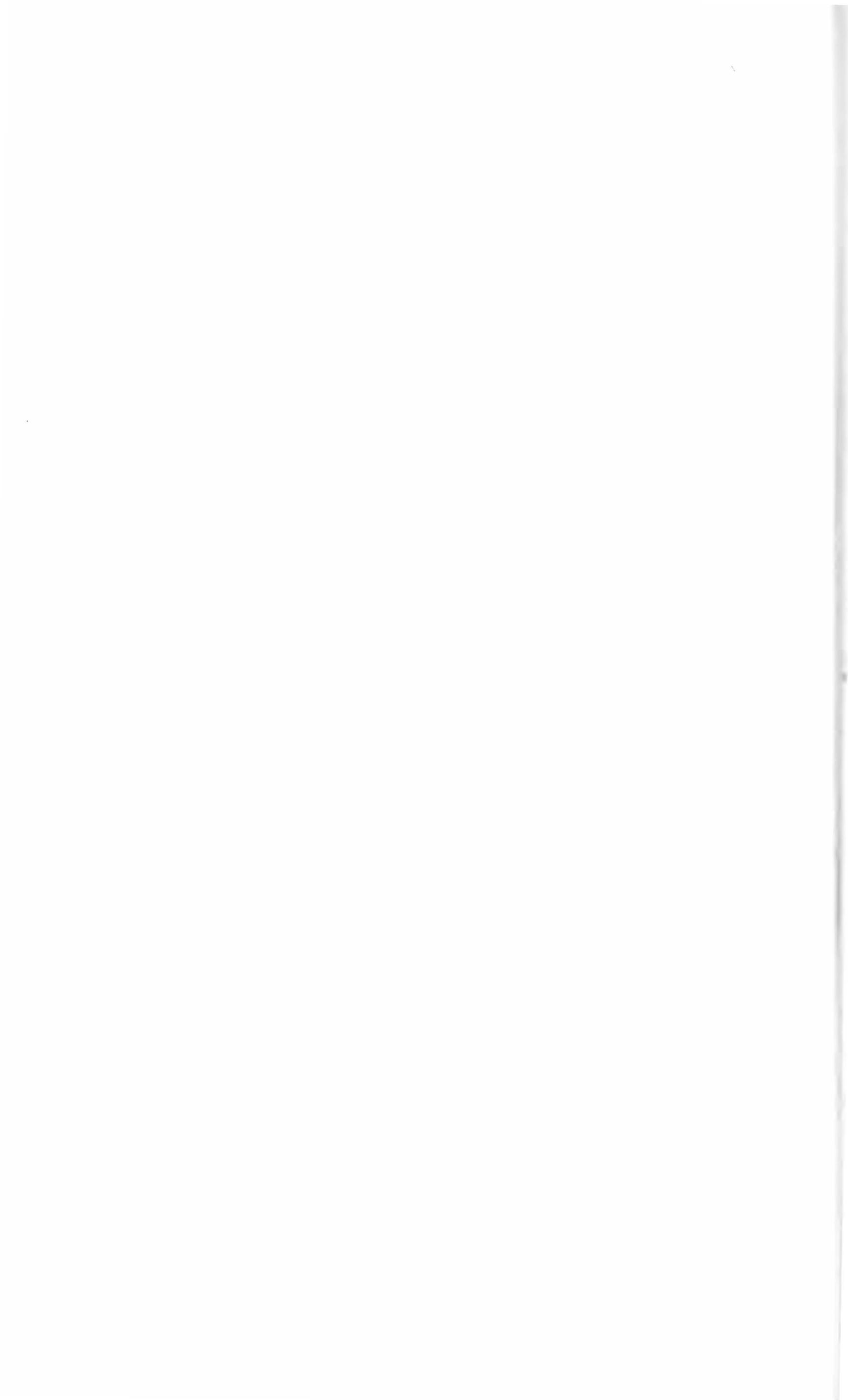


PLANCHE VII.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII.

Iguanodon Mantelli, Owen. (Individu T de la série du Musée.) — Restauration et montage de M. L. F. De Pauw, Contrôleur des ateliers. — Échelle approximative : $\frac{1}{20}$.

IGUANODON MANTELLI, OWEN.

RESTAURATION ET MONTAGE DE M. L. F. DE PAUW.



0 m

1 m

2 m

3 m

Echelle approximative. $\frac{1}{20}$.

3 m 58

