

BIODIVERSITE DES REPTILES MARINS DU JURASSIQUE INFERIEUR BELGO-LUXEMBOURGEOIS

Pascal GODEFROIT¹

ABSTRACT. The marine reptiles discovered in Lower Jurassic outcrops from Belgium and Luxemburg are briefly described in the present paper. These animals show various adaptations to the life in the sea. These adaptations permit the co-existence of several groups of great predators in a limited hunting territory. A predominance of marine reptiles, well adapted to life in the open sea, can be observed in the Toarcian of Luxemburg.

KEY WORDS: Marine reptiles, Lower Jurassic, Belgian Lorraine, Luxemburger Gutland, palaeoecology.

RÉSUMÉ. Les reptiles marins découverts dans le Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois sont brièvement présentés dans cet article. Ces animaux montrent une grande variété d'adaptations au milieu marin, permettant la coexistence de plusieurs groupes de grands prédateurs sur un territoire de chasse limité. On remarque, dans le Toarcien luxembourgeois, une nette prédominance de reptiles marins bien adaptés à la vie en haute mer.

MOTS CLÉS: Reptiles marins, Jurassique inférieur, Lorraine belge, Gutland luxembourgeois, paléoécologie.

1. INTRODUCTION

Au cours du Jurassique inférieur (encore fréquemment appelé Lias), une large transgression marine venant de l'est a affecté toute l'actuelle Europe occidentale, envahissant un domaine précédemment érodé dans lequel ne subsistaient que des reliefs résiduels très faibles et localisés. Une vie très abondante et diversifiée s'est développée dans ces eaux épicontinentales relativement peu profondes. Certains gisements d'Angleterre (Lyme Regis, Whitby) et d'Allemagne (Holzmaden) ont ainsi livré, depuis le 18^{ème} siècle, des centaines de squelettes exceptionnellement bien conservés de grands reptiles marins appartenant à trois grands groupes: le Sous-ordre des Ichthyosauria, l'Infra-ordre des Crocodylia Thalattosuchia et l'Ordre des Plesiosauria. La faune très diversifiée accompagnant ces animaux permet une reconstitution très précise de leur milieu de vie. Les reptiles occupaient la niche écologique des grands prédateurs mobiles dans les communautés marines du Jurassique inférieur (Massare, 1987, 1988): comme de nombreux mammifères marins actuels, ils se nourrissaient probablement d'animaux pélagiques macroscopiques. Leurs proies potentielles étaient nom-

breuses et variées: céphalopodes, petits requins, poissons osseux et autres reptiles marins.

Depuis le siècle passé, de nombreux restes de reptiles marins ont été découverts dans le Jurassique inférieur de Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg. Une étude de ces animaux a été entreprise (Godefroit, 1992, 1993, 1994a, b, 1995a, b). Les adaptations écologiques au milieu marin et les stratégies de prédation des différents groupes de reptiles découverts dans cette région sont présentées dans cet article.

2. APERÇU GÉOLOGIQUE DU JURASSIQUE INFÉRIEUR BELGO- LUXEMBOURGEOIS

Le sous-sol de la Lorraine belge et du Gutland luxembourgeois est formé de sédiments qui se sont déposés au cours du Trias et du Jurassique (Figure 1). Ces terrains forment une série continue allant du Trias inférieur, au nord du Gutland, jusqu'au Bajocien (base du Jurassique moyen), au sud. Tous les Etages du Jurassique inférieur sont particulièrement bien repré-

¹ Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Département de Paléontologie, rue Vautier 29 - B-1040 Bruxelles, Belgique.

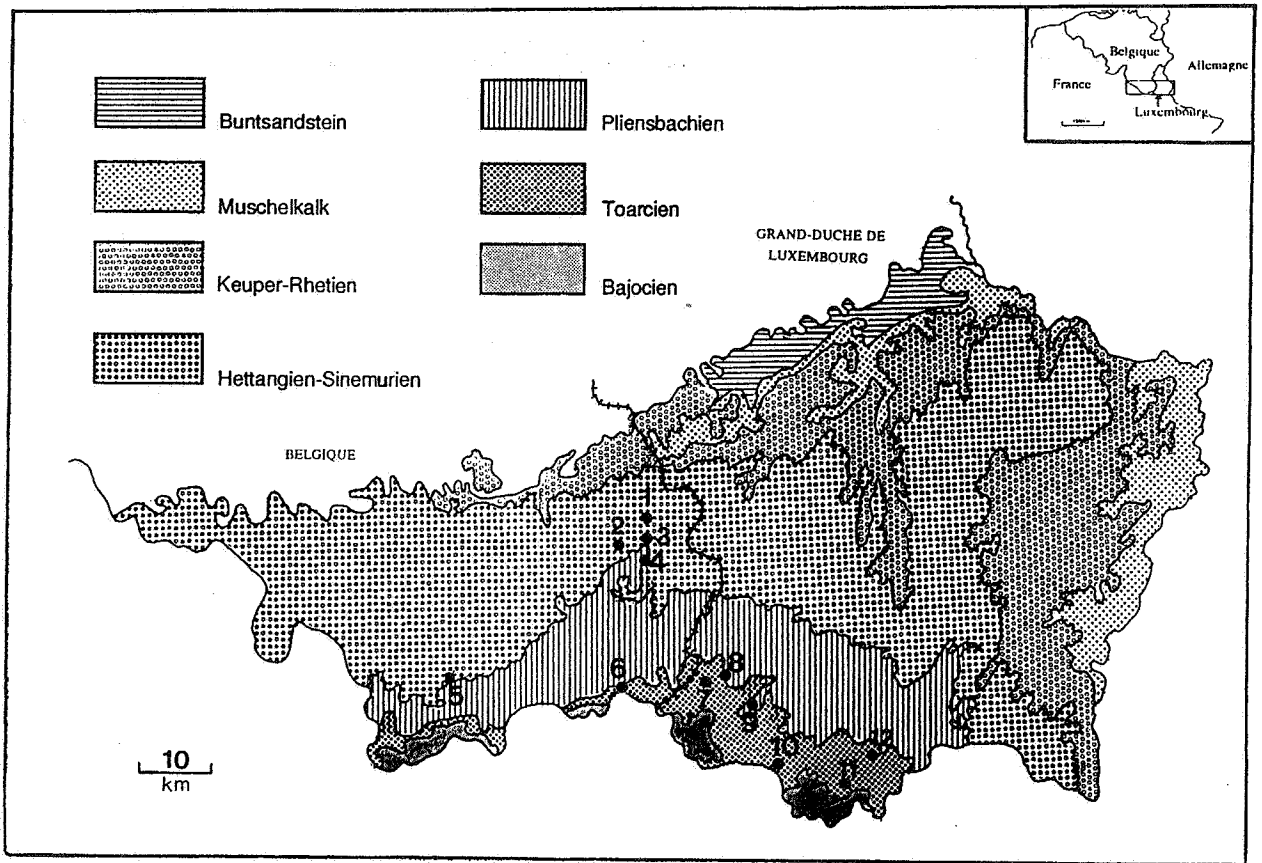


Figure 1. Carte géologique simplifiée des formations mésozoïques de Lorraine belge et luxembourgeoise et localisation des principaux gisements à grands reptiles marins (d'après Godefroit, 1994b, modifiée). 1: Bonnert; 2: Stockem; 3: Arlon-Station; 4: Differt; 5: Dampicourt; 6: Halanzy; 7: Bascharage; 8: Schouweiler; 9: Sanem; 10: Esch-sur-Alzette; 11: Dudelange et Suessem; 12: Bettembourg et Galvalange.

sentés, principalement par des formations gréseuses et marneuses déposées en milieu marin peu profond: l'Hettangien, le Sinémurien, le Pliensbachien et le Toarcien. Chaque Etage est lui-même caractérisé par plusieurs Zones à ammonites. Le Tableau 1 replace les principales formations du Jurassique inférieur en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg dans leur contexte stratigraphique. La plupart de ces formations ont livré des fossiles de reptiles marins, en quantités et en qualité toutefois très inégales. D'un point de vue strictement paléontologique les plus importantes sont les Grès de Virton *sensu lato*, du Sinémurien supérieur, et surtout les Schistes de Grandcourt, du Toarcien inférieur.

3. BIODIVERSITÉ ET AUTÉCOLOGIE DES REPTILES MARINS

Le Tableau 2 reprend les taxons de reptiles marins identifiés dans le Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois, ainsi que les gisements et les formations dans lesquelles les fossiles ont été découverts. Les gisements sont localisés à la Figure 1. Les nombreuses adaptations au milieu marin développées par ces reptiles sont détaillées ci-dessous:

3.1. LE SOUS-ORDRE DES ICHTHYOSAURIA

Les ichthyosaures les plus représentatifs, que l'on retrouve au Jurassique inférieur, étaient des reptiles marins admirablement bien adaptés à la vie marine, comme en témoigne leur grande ressemblance morphologique avec les dauphins ou les requins. L'appareil locomoteur des ichthyosaures jurassiques et crétacés est formé d'une queue propulsive transformée en nageoire caudale de type poisson, de membres transformés en palettes natatoires et d'un aileron dorsal stabilisateur. Cet équipement est caractéristique d'animaux nageurs de haute mer. Ces transformations empêchaient les ichthyosaures de venir pondre à terre. La découverte, dans le fabuleux gisement d'Holzmaden en Allemagne, d'embryons encore enroulés, ainsi que de femelles mortes en cours de parturition atteste que les ichthyosaures étaient ovovivipares. Les oeufs n'étaient pas pondus, mais séjournaient dans le tractus génital des femelles jusqu'à l'éclosion (Böttcher, 1990). La denture des ichthyosaures jurassiques et crétacés a également suivi une évolution semblable à celle de certains cétacés odontocètes (cétacés à dents): les dents sont indifférenciées (toutes sont pointues et identiques) et les alvéoles dentaires ont disparu, au profit d'un sillon dentaire com-

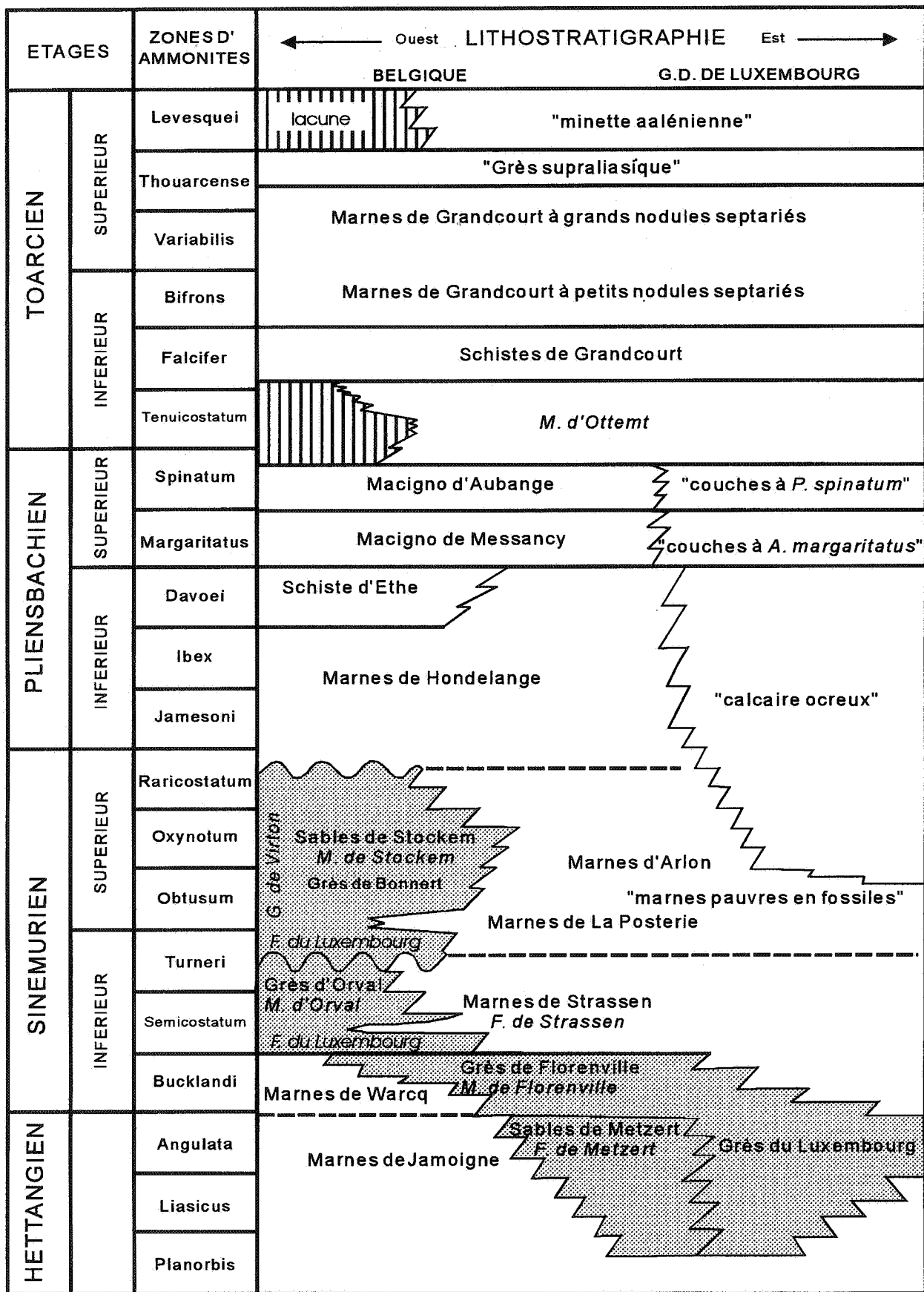


Tableau 1. Répartition stratigraphique des formations du Jurassique inférieur en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg. En hachuré: lacunes; en gris: formations gréseuses (d'après Godefroit, 1994b).

Tableau 2. Biodiversité, localisation géographique et stratigraphique des reptiles marins découverts dans les terrains du Jurassique inférieur belge-luxembourgeois. LB: Lorraine belge; GDL: Grand-Duché de Luxembourg.

TAXONS DECOUVERTS	LOCALITES	HORIZON STRATIGRAPHIQUE
<p>Sous-ordre: Ichthyosauria Famille: Ichthyosauridae - <i>Ichthyosaurus communis</i> Conybeare, 1822 - <i>Stenopterygius quadriscissus</i> (Quenstedt, 1856) - <i>Stenopterygius longifrons</i> (Owen, 1881) - <i>Stenopterygius hauffianus</i> v. Huene, 1922</p>	<p>- Bonnert (LB) - Dudelage, Schouweiler et Bettembourg (GDL) - Esch-sur-Alzette, Bascharage et Dudelage (GDL) - Dudelage et Bascharage (GDL)</p>	<p>- Grès de Virton (Sinémurien supérieur) - Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur) - Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur) - Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur)</p>
<p>Famille: Temnodontosauridae - <i>Temnodontosaurus platyodon</i> (Conybeare, 1822)</p>	<p>- Stockem et Arlon (LB)</p>	<p>- Marnes de La Posterie et Grès de Bonnert (Sinémurien supérieur)</p>
<p>Famille: Leptopterygiidae - <i>Leptopterygius tenuirostris</i> (Conybeare, 1822) - <i>Eurhinosaurus longirostris</i> (Mantell, 1851)</p>	<p>- Differt (LB) - Dudelage (GDL)</p>	<p>- Schistes d'Ethé (Pliensbachien inférieur) - Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur)</p>
<p>Infra-ordre: Thalattosuchia Famille: Teleosauridae - <i>Steneosaurus bollensis</i> (Jaeger, 1828) - <i>Steneosaurus gracilirostris</i> Westphal, 1961 - <i>Steneosaurus</i> sp.</p>	<p>- Galvalange (GDL) - Dudelage et Suessem (GDL) - Halanzy (LB)</p>	<p>- Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur) - Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur) - « minette aalénienne » (Toarcien supérieur)</p>
<p>Famille: Metriorhynchidae - <i>Pelagosaurus typus</i> Bronn, 1841</p>	<p>- Bascharage (GDL)</p>	<p>- Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur)</p>
<p>Ordre: Plesiosauria Famille: Elasmosauridae - <i>Elasmosauridae</i> ind. (« Plésiosaure de Dampicourt ») - <i>Elasmosauridae</i> ind.</p>	<p>- Dampicourt (LB) - Sanem (GDL)</p>	<p>- Grès de Virton (Sinémurien supérieur) - Marnes de Grandcourt (Toarcien inférieur)</p>
<p>Famille: Pliosauridae - <i>Pliosauridae</i> ind.</p>	<p>- Stockem (LB)</p>	<p>- Base des Marnes de La Posterie (Sinémurien supérieur)</p>

mun dans lequel les dents sont fixées de façon très souple par un tissu organique de type ligamentaire. Ce type d'implantation dentaire (appelé aulacodonte; Mazin, 1983) traduit une évolution du régime alimentaire vers de petites proies nageuses ingérées entières.

Les ichthyosaures sont les reptiles marins les plus fréquents dans les terrains liasiques de Lorraine belgo-luxembourgeoise. Des représentants des trois grandes familles post-triasiques y ont été découverts.

3.1.1. Les Ichthyosauridae (Figure 2A): des nageurs rapides et endurants

La famille des Ichthyosauridae est représentée dans le Lias belgo-luxembourgeois par un crâne d'*Ichthyosaurus communis* CONYBEARE, 1822, découvert dans le Sinémurien supérieur de Bonnet, en Lorraine belge (Godefroit, 1995b) et par de nombreux fossiles rapportés à trois espèces du genre *Stenopterygius* (*St. quadricissus* (Quenstedt, 1858), *St. longifrons* (Owen, 1881) et *St. hauffianus* v. HUENE, 1922, découverts dans le Toarcien inférieur au sud du Grand-Duché de Luxembourg (Godefroit, 1994b).

Le corps de ces ichthyosaures de taille moyenne était hautement hydrodynamique (Massare, 1988). La propulsion était uniquement engendrée par les battements latéraux de leur longue et puissante nageoire caudale. Leurs membres antérieurs relativement larges jouaient un rôle important dans les changements de direction tant verticaux qu'horizontaux (Mc Gowan, 1991). Leurs membres postérieurs extrêmement réduits n'avaient probablement plus qu'un rôle stabilisateur. Grâce à leurs capacités natatoires exceptionnelles, les Ichthyosauridae pouvaient parcourir un territoire de chasse très étendu et poursuivre des proies rapides: leur régime alimentaire pouvait ainsi être relativement spécialisé. La grande taille relative de leurs yeux indique que leur vue devait être particulièrement bien développée pour localiser leurs proies et qu'ils vivaient probablement dans les tranches d'eau supérieures, où la visibilité ne limitait pas leur vitesse de déplacement (Massare, 1988).

Ichthyosaurus et *Stenopterygius* sont morphologiquement très semblables. *Stenopterygius*, plus tardif, apparaît cependant un peu plus spécialisé. On observe, par exemple, la dégénérescence de la denture chez les spécimens adultes. Ce caractère est une évolution du type d'implantation dentaire aulacodonte observé chez tous les ichthyosaures post-triasiques: les adultes avalaient directement leurs proies sans les déchiqueter.

La sympatrie de trois espèces du genre *Stenopterygius* dans les eaux toarciennes luxembourgeoises peut s'expliquer par des différences de proportions du museau. Ce caractère hautement adaptatif est en effet étroitement lié au régime alimentaire des animaux: les

différences observées sont des spécialisations à la prédation de différents types de proies et limitent ainsi la compétition entre ces prédateurs phylogénétiquement très proches. Des différences morphologiques du museau entre espèces d'un même genre est un phénomène courant chez les reptiles marins: on l'observe notamment chez d'autres ichthyosaures (*Ichthyosaurus*, *Temnodontosaurus*), mais également chez les crocodiles méso-suchiens (*Steneosaurus*) et actuels (*Crocodylus*). *Stenopterygius longifrons* est caractérisé par son museau long et mince. Par analogie avec les crocodiliens actuels (Frey, 1982), ce caractère peut être corrélé à la prédation en pleine mer de petites proies particulièrement vives et rapides, exigeant la fermeture rapide de la gueule du prédateur: la résistance de l'eau et le moment d'inertie du crâne sont en effet considérablement réduits par la gracilisation du museau. Le museau de *Stenopterygius hauffianus* est au contraire particulièrement court: cette espèce chassait probablement des proies plus grosses et moins rapides à proximité du rivage. *Stenopterygius quadricissus* a un museau long, mais robuste: c'est, chez les crocodiles actuels, un caractère de prédateur plus opportuniste, au régime alimentaire moins spécialisé.

3.1.2. Les Temnodontosauridae (Figure 2B): des super-prédateurs géants

Deux spécimens fragmentaires découverts dans le Sinémurien supérieur des environs d'Arlon peuvent être rapportés à l'espèce *Temnodontosaurus platyodon* (Conybeare, 1822) (Godefroit, 1993). Ce sont les seuls spécimens du Jurassique belgo-luxembourgeois à pouvoir être rattachés à la famille des Temnodontosauridae. Le plus grand des deux devait dépasser 9 mètres de long et son crâne, à lui seul, mesurait plus de 2 mètres. Le corps de ce géant est particulièrement robuste. Ses quatre membres sont longs, étroits et de taille sub-égale: il n'est pas impossible qu'ils aient pu prendre part dans la locomotion de l'animal, notamment au cours de déplacements lents (Mc Gowan, 1991). Les dents de cette espèce sont hautes, massives et de forme spatulée à bord très tranchant; elles sont implantées dans de longues et très robustes mâchoires. Cette impressionnante denture faisait de *Temnodontosaurus platyodon* un formidable prédateur capable de se nourrir d'un large éventail de proies potentielles: céphalopodes, poissons et autres reptiles marins. Des preuves directes de «cannibalisme» peuvent être observées chez deux individus d'espèces voisines. La masse gastrique d'un spécimen de *Temnodontosaurus burgundiae* (Gaudry, 1892), découvert dans le Toarcien d'Holzmaden (Württemberg, Allemagne) contient, au milieu d'un amas de crochets de céphalopodes bélemnitoïdes, environ 200 vertèbres appartenant à un petit ichthyosaure (Böttcher, 1989). L'hotype de

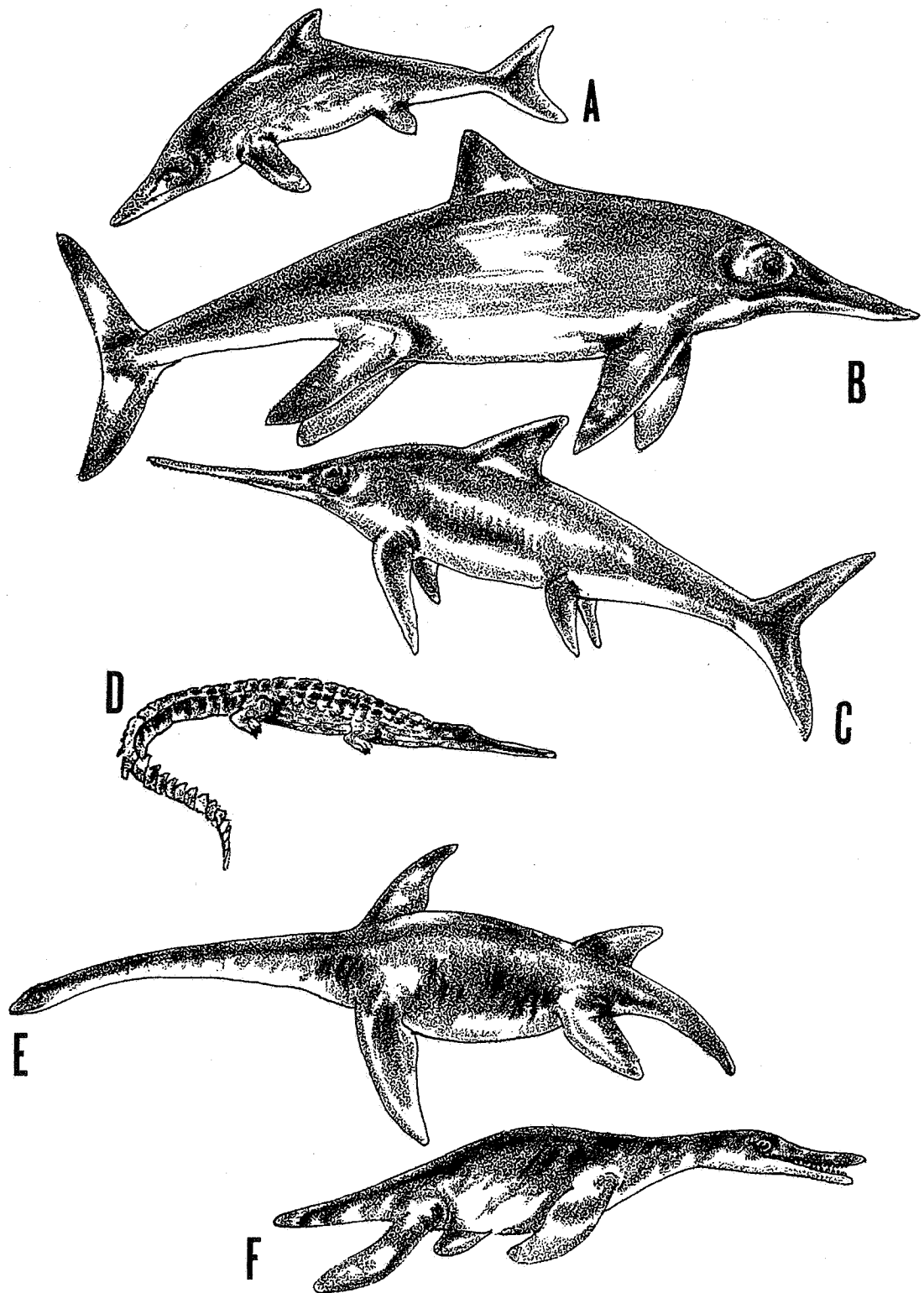


Figure 2. Reconstitution de quelques reptiles marins du Jurassique inférieur. Barre d'échelle = 1 mètre. A: *Stenopterygius quadriscissus* (Ichthyosauria, Ichthyosauridae); B: *Temnodontosaurus platyodon* (Ichthyosauria, Temnodontosauridae); C: *Eurhinosaurus longirostris* (Ichthyosauria, Leptopterygiidae); D: *Steneosaurus bollensis* (Thallosuchia, Teleosauridae); E: *Microcleidus homalospondylus* (Plesiosauria, Elasmosauridae); F: *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Pliosauridae). Dessin par A.-M. Borremans.

Temnodontosaurus eurycephalus Mc Gowan, 1974 serre entre ses mâchoires un basisphénoïde appartenant à un ichthyosaure de plus petite taille. Ceci indique que les Temnodontosauridae pouvaient occuper la niche écologique des super-prédateurs, au sommet de la chaîne alimentaire.

3.1.3. Les Leptopterygiidae (Figure 2C): des prédateurs fousseurs

La famille des Leptopterygiidae est représentée dans le Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois par un fragment de palette natatoire attribué à *Leptopterygius tenuirostris* (Conybeare, 1822) découvert dans le Pliensbachien inférieur de Differt (Lorraine belge; Godefroit, 1992), ainsi que par deux fragments de rostrés d'*Eurhinosaurus longirostris* (Mantell, 1851), trouvés dans le Toarcien inférieur de Dudelange (G.-D. Luxembourg; Godefroit, 1994b).

Les Leptopterygiidae sont caractérisés par leur museau excessivement allongé et gracile. Ce caractère est surtout remarquable chez *Eurhinosaurus longirostris*, dont la mâchoire supérieure est environ deux fois plus longue que la mandibule. Le corps des Leptopterygiidae n'était visiblement pas bâti pour une nage aussi rapide et efficace que celle des Ichthyosauridae: le corps, allongé, semble moins hydrodynamique, les quatre palettes natatoires sont longues et très minces et l'angle flexural de la queue est peu marqué, indiquant une nageoire caudale moins puissante. Mc Gowan (1988) souligne l'étroite ressemblance morphologique entre *Eurhinosaurus* et l'espadon, *Xiphias*: comme ce dernier, *Eurhinosaurus* pouvait peut être foncer dans des bancs de poissons et, par des mouvements brusques de son long rostre effilé, blesser puis avaler quelques proies. Riess (1986) voit plutôt en *Eurhinosaurus longirostris* un prédateur fousseur, utilisant son rostre pour débusquer de petites proies tapies au fond de l'eau. L'implantation latérale des dents sur la mâchoire supérieure de cette espèce plaide en faveur de cette hypothèse: on retrouve en effet un type d'implantation semblable chez le poisson-scie (*Pristis*) et le requin-scie (*Pristiophorus*) qui sont des prédateurs de type fousseurs. Le canal prémaxillaire latéral particulièrement profond et ramifié d'*Eurhinosaurus* montre en outre qu'il pouvait probablement utiliser son museau comme organe tactile, en explorant les boues au fond de la mer.

3.2. L'INFRA-ORDRE DES THALATTOSUCHIA (Figure 2D): des prédateurs littoraux

L'Infra-ordre des Thalattosuchia rassemble les Familles des Teleosauridae et des Metriorhynchidae (Buffetaut, 1982). Les plus anciens restes de crocodiles thalattosuchiens ont été découverts dans le

Sinémurien de Lorraine française (v. Huene & Maubeuge, 1954) et du Chili (Chong & Gasparini, 1972). Ce n'est cependant qu'au Toarcien qu'ils apparaissent vraiment en abondance dans les couches marines, essentiellement en Europe occidentale (voir Westphal, 1962). Ces animaux ont acquis au cours de leur évolution un nombre croissant de caractères adaptatifs au milieu marin. Ces transformations sont essentiellement liées à la locomotion (transformation des membres antérieurs en palettes natatoires, orientation des zygapophysys vertébrales, inflexion vers le bas de l'extrémité caudale de la colonne vertébrale, disparition progressive de l'armure dermique), mais portent également sur l'architecture crânienne (allègement des os crâniens, apparition d'une visière antéorbitaire).

La Famille des Teleosauridae est représentée dans le Toarcien belgo-luxembourgeois par le seul genre *Steneosaurus*. Si les fossiles attribuables à ce genre ne sont pas rares dans cette région, très peu de spécimens sont suffisamment bien conservés pour pouvoir être identifiés au niveau spécifique. Deux crânes, découverts à Dudelange et à Suessem (G.-D. Luxembourg), ont été rapprochés de *Steneosaurus gracilirostris* Westphal, 1961. *Steneosaurus bollensis* (Jaeger, 1928) n'est connu que par un seul crâne, trouvé près de Bettembourg (G.-D. Luxembourg). Un seul fossile a pu être rattaché avec certitude à la Famille des Metriorhynchidae: il s'agit d'un petit fragment de branche mandibulaire découvert dans le Toarcien de Bascharage (G.-D. Luxembourg), appartenant à l'espèce *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841 (Godefroit, 1994b).

Les adaptations des Teleosauridae toarciens au milieu marin ne sont pas encore bien affirmées: l'armure dermique est encore lourde et les membres antérieurs restent allongés. Le déplacement en milieu marin se faisaient vraisemblablement par des ondulations ou des battements de la partie postérieure de la queue: les mouvements horizontaux du tronc et de la portion antérieure de la queue étaient limités par l'armure dermique et par l'orientation des zygapophysys. Massare (1988) a calculé que, d'un point de vue hydrodynamique, *Steneosaurus* n'était pas bâti pour une nage rapide: elle suggère pour ces animaux une stratégie de prédation en embuscade et un régime alimentaire plutôt généraliste. Pour Westphal (1962), les longs processus rétroarticulaires de la mandibule de *Steneosaurus* suggèrent des animaux passant une partie de leur temps sur terre la mandibule appuyée contre le sol, d'où la nécessité d'un long bras de levier pour ouvrir la gueule. La rareté des fossiles de jeunes spécimens dans les couches marines pourrait s'expliquer, selon le même auteur, par le fait que les Teleosauridae liasiques venaient pondre à terre et que les jeunes y demeuraient un certain temps avant de regagner la mer.

Comme cela a déjà été décrit chez *Stenopterygius*, les deux espèces de *Steneosaurus* identifiées dans le Toarcien luxembourgeois diffèrent par la morphologie de leur museau. Celui de *Steneosaurus gracilirostris* est particulièrement long et mince: par analogie avec certains crocodiles actuels (*Gavialis*, *Tomistoma*), on peut penser que cette espèce avait un régime alimentaire plutôt ichthyophage et pouvait s'aventurer en pleine mer pour chasser. Celui de *Steneosaurus bol-lensis* est plus court et plus robuste, ce qui suggère un régime alimentaire plus opportuniste et plus généraliste, ainsi qu'un mode de vie plus littoral.

Pelagosaurus typus est un petit Metriorhynchidae primitif dépassant rarement 1,5 m de long. S'il partage un certain nombre de caractères anatomiques avec les représentants plus tardifs de cette famille (anneaux sclérotiques ossifiés, nasaux bombés, orbites en position relativement latérale, ébauche de visière anté-orbitaire,...), son squelette post-crânien ne présente pas encore les adaptations morphologiques très poussées à la locomotion en milieu marin, telles qu'on peut les observer chez les genres plus récents comme *Metriorhynchus*, *Geosaurus* ou *Dakosaurus*. A cause de sa petite taille et de ses dents particulièrement graciles, on peut supposer que *Pelagosaurus typus* se nourrissait de plus petites proies que les Teleosauridae contemporains.

On peut donc, en conclusion, supposer que les Thalattosuchia toarciens, bien qu'indiscutablement inféodés au milieu marin, n'étaient pas encore parfaitement adaptés à ce milieu comme leurs successeurs: ils devaient essentiellement fréquenter la zone littorale, mais pouvaient également s'aventurer sur terre et en mer ouverte.

3.3. L'ORDRE DES PLESIOSAURIA

Les premiers plésiosaures sont apparus à la fin du Trias. Ils ont très rapidement évolué et se sont diversifiés. De nombreux squelettes ont ainsi été découverts dans le Lias inférieur du sud de l'Angleterre, montrant que les deux grandes lignées de Plesiosauria existaient déjà à cette époque. Les plésiosaures au sens strict (Super-famille des Plesiosauroida) possèdent un cou très long et un crâne minuscule; les pliosaures (Super-famille des Pliosauroida, définie pour la seule Famille des Pliosauridae) ont, au contraire, un cou plus court, mais un crâne plus grand et plus robuste. Les différences entre ces deux lignées, assez peu marquées au Lias inférieur, se sont graduellement accentuées au cours du temps à travers une évolution divergente conduisant à deux modes profondément différents d'adaptation au milieu marin.

Contrairement aux ichthyosaures, les longues palettes natatoires des plésiosaures avaient un rôle propulseur: l'analyse fonctionnelle du squelette de ces reptiles (Robinson, 1975) permet de conclure qu'ils effectuaient un vol battu sous-marin, comme les tortues marines, les manchots et les otaries. Contrairement à ces animaux actuels, les plésiosaures utilisaient leurs quatre membres pour se déplacer, comme en témoigne la remarquable convergence entre leurs ceintures et entre leurs membres antérieurs et postérieurs.

3.3.1. Les Elasmosauridae (Figure 2E): des spécialistes de l'embuscade

Les Elasmosauridae forment la famille la plus étendue et la plus accomplie de Plesiosauroida. Un des plus anciens représentants de cette famille a été découvert au siècle passé dans le Sinémurien supérieur de Dampicourt, en Lorraine belge (Godefroit, 1995a). Des restes épars et indéterminables d'Elasmosauridae ont également été trouvés dans le Toarcien inférieur du Grand-Duché de Luxembourg (Godefroit, 1994b). A cause du très grand allongement de leur cou, les Elasmosauridae étaient très mal profilés pour une nage rapide. En neutralisant leur flottabilité par des gastrolithes, ils pouvaient vraisemblablement rester immergés passivement sans dépenser beaucoup d'énergie propulsive (de Ricqlès, 1981). Ils devaient dès lors chasser à l'affût, happant les proies passant à leur portée par de rapides mouvements du cou. La position de leurs orbites, dirigées vers le haut et vers l'avant, est caractéristique de prédateurs attrapant leurs proies par le bas. Leur crâne proportionnellement minuscule et leurs dents longues et très minces suggèrent que les proies des Elasmosauridae étaient de petite taille.

3.3.2. Les Pliosauridae (Figure 2F): des chasseurs vifs et puissants

Les Pliosauridae sont connus en Lorraine belge par une série de vertèbres découverte dans le Sinémurien supérieur de Stockem, en Lorraine belge (Godefroit, 1995a).

Les Pliosauridae ont un corps plus hydrodynamique que celui des Elasmosauridae: le cou est plus court et le crâne, plus long. De plus, leurs membres postérieurs sont plus grands que leurs membres antérieurs: ce caractère indique qu'ils devaient être capables de bonnes accélérations et qu'ils avaient une grande mobilité verticale. Ils pouvaient ainsi changer de direction rapidement et précisément en poursuivant leurs proies. Pour Robinson (1975), les Pliosauridae étaient surtout des accélérateurs, plutôt que des nageurs d'endurance, comme les ichthyosaures.

Taylor (1992) a étudié l'anatomie crânienne de *Rhomaleosaurus zetlandicus*, du Toarcien anglais. Il a montré que cette espèce était parfaitement adaptée à la prédation de proies de toutes tailles. La mandibule est longue, ce qui permet la fermeture rapide de la gueule pour attraper des petites proies rapides. La forme triangulaire du crâne et de la mandibule permet l'insertion de puissants muscles adducteurs de la mandibule, ainsi qu'une importante ouverture de gorge, permettant d'avaler de grands morceaux. Grâce à ses robustes dents caniniformes, *Rhomaleosaurus* pouvait attraper et démembrer vigoureusement des proies de grande taille. Les yeux de *Rhomaleosaurus* sont de grande taille, inclinés latéralement et situés au milieu de la tête: la vue semble donc l'organe de sens prédominant chez ce reptile.

Les Pliosauridae du Lias étaient donc des prédateurs à la fois vifs et puissants, capables de se nourrir, comme les Temnodontosauridae, d'un large éventail de proies. Sans doute étaient-ils occasionnellement des super-prédateurs, se nourrissant d'autres reptiles marins. Il faut cependant remarquer que les pliosaures du Lias inférieurs étaient moins différenciés et donc moins bien adaptés à ce type de prédation que les espèces plus tardives.

4. IMPLICATIONS PALÉOGÉOGRAPHIQUES

Les reptiles marins du Jurassique inférieur ont jusqu'à présent principalement été découverts en Europe occidentale. Trois régions géographiquement bien limitées ont livré d'importantes faunes reptiliennes toarciennes: la région du Württemberg, en Allemagne, la région du Yorkshire, en Angleterre, et la région luxembourgeoise. Des fossiles ont bien entendu été découverts ailleurs, mais ils n'y forment pas d'associations écologiques d'importance comparable. En étudiant la composition de ces trois grandes faunes

reptiliennes, on peut remarquer des différences notables. Les détails de ces comparaisons peuvent être lus ailleurs (Godefroit, 1994b). Je me contenterai donc de reprendre ici les principales conclusions.

Les faunes du Württemberg et du Luxembourg sont très largement dominées par les ichthyosaures, qui représentent respectivement 82 % et 73 % du nombre de reptiles marins découverts. Le genre *Stenopterygius*, animal parfaitement adapté aux longs déplacements en pleine mer, représente plus de 80 % des ichthyosaures découverts dans ces deux régions. La fréquence des plésiosaures et des crocodiles thalattosuchiens est significativement plus élevée dans la région du Yorkshire (Figure 3). Comme il a été montré que ces deux derniers groupes n'étaient pas aussi bien adaptés aux longs déplacements en pleine mer que ne l'étaient les ichthyosaures et, tout particulièrement, *Stenopterygius*, on peut donc penser que la mer qui recouvrait l'actuelle région du Yorkshire était moins ouverte ou que la côte était plus proche.

La Figure 4 montre que la fréquence des différences espèces au sein du genre *Stenopterygius* est radicalement différente entre la région du Württemberg et la région luxembourgeoise. L'espèce longirostre *Stenopterygius longifrons* est la plus fréquente au Luxembourg, tandis que *Stenopterygius quadriscissus*, au museau plus robuste, est nettement moins fréquent. On observe, dans la faune du Württemberg, la situation inverse: *Stenopterygius quadriscissus* est largement prédominant, alors que *Stenopterygius longifrons* est peu fréquent. L'environnement des reptiles marins du Toarcien luxembourgeois favorisait donc le développement préférentiel de formes spécialisées à la prédation de petites proies rapides et vives en haute mer: la mer qui recouvrait l'actuelle région luxembourgeoise devait donc être bien ouverte. Ce n'était donc probablement pas un golphe stagnant, simple petit diverticule «aveugle» du Bassin de Paris, tels que l'imaginaient les auteurs anciens.

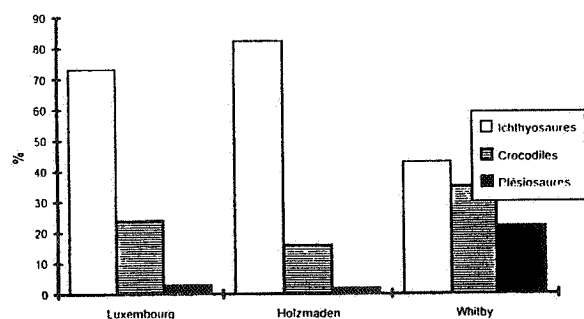


Figure 3. Fréquence relative des 3 grands groupes de reptiles marins découverts dans les terrains toarciens d'Holzmaden (Württemberg, Allemagne), du Grand-Duché de Luxembourg et des environs de Whitby (Yorkshire, Angleterre) (d'après Godefroit, 1994b).

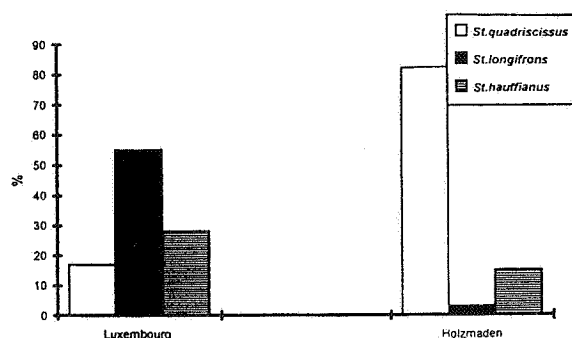


Figure 4. Fréquence relative des 3 espèces du genre *Stenopterygius* découvertes dans les terrains toarciens d'Holzmaden (Württemberg, Allemagne) et du Grand-Duché de Luxembourg (d'après Godefroit, 1994b).

5. CONCLUSIONS

Les reptiles marins du Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois étaient écologiquement variés. La diversification des adaptations à la prédation de proies pélagiques macroscopiques permettait la coexistence de plusieurs groupes de grands prédateurs sur un même territoire, en réduisant de façon significative la compétition entre eux. Ces adaptations portaient essentiellement sur le mode de locomotion et sur la morphologie crânio-dentaire. La sympatrie de plusieurs groupes de grands prédateurs, situés au sommet de la chaîne alimentaire, implique un milieu riche où pouvaient s'épanouir un grand nombre de proies potentielles variées. On remarque, dans le Toarcien luxembourgeois, une nette prédominance de prédateurs bien adaptés à la vie en haute mer, essentiellement représentés par l'ichthyosaure *Stenopterygius longifrons*.

6. REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement J. Geys et E. Groessens pour avoir relu le manuscrit et y avoir apporté des remarques constructives.

7. RÉFÉRENCES

- BÖTTCHER, R., 1989. Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süd-deutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. *Stuttgarter Beitr. Naturk., B*, **41**: 1-19.
- BÖTTCHER, R., 1990. Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). *Stuttgarter Beitr. zur Naturk., B*, **164**, 1-51.
- BUFFETAUT, E., 1982. Radiation évolutive, palé-écologie et biogéographie des crocodiles méso-suchiens. *Mém. Soc. géol. France*, **142**: 1-88.
- CHONG, G. & GASPARINI, Z. B., 1972. Presencia de crocodilia marinos en el Jurásico de Chile. *Rev. Asoc. geol. Argentina*, **27/4**: 406-409.
- FREY, E., 1982. Ecology, locomotion and tail musculature anatomy of crocodiles. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **164**: 194-199.
- GODEFROIT, P., 1992. Présence de *Leptopterygius tenuirostris* (Reptilia, Ichthyosauria) dans le Lias moyen de Lorraine belge. *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sc. Terre*, **62**: 163-170.
- GODEFROIT, P., 1993. Les grands ichthyosaures sinémuriens d'Arlon. *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sc. Terre*, **63**: 25-71.
- GODEFROIT, P., 1994a. Les reptiles marins du Jurassique inférieur en Lorraine belgo-luxembourgeoise. Thèse de doctorat non-publiée à l'U.C.L., Faculté des Sciences, Louvain-la-Neuve, 359 pp.
- GODEFROIT, P., 1994b. Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgo-luxembourgeois. *Mém. Expl. Cartes géol. min. Belgique*, **39**, 98 pp.
- GODEFROIT, P., 1995a. Plesiosauria (Reptilia) sinémuriens de Lorraine belge. *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sc. Terre*, **65**: 165-175.
- GODEFROIT, P., 1995b. Un crâne d'*Ichthyosaurus communis* (Reptilia, Ichthyosauria) du Sinémurien supérieur de Lorraine belge. *Bull. Soc. belge Géol.*, présent volume.
- HUENE, F. von & MAUBEUGE, P. L., 1954. Sur quelques restes de sauriens du Rhétien et du Jurassique lorrains. *Bull. Soc. géol. France, série 6*, **1954/4**: 105-109.
- MASSARE, J. A., 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *J. vert. Paleont.*, **7/2**: 121-137.
- MASSARE, J. A., 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for methods of predation. *Palaeobiology*, **14/2**: 187-205.
- MAZIN, J.- M., 1983. L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia. *N. Jb. Geol. Paläont. Monatsh.*, **1983/7**: 406-418.
- Mc GOWAN, C., 1988. Differential development of the rostrum and mandible of the swordfish (*Xiphias gladius*) during ontogeny and possible functional significance. *Can. J. Zool.*, **66**: 496-503.
- Mc GOWAN, C., 1991. Dinosaurs, spitfires and sea dragons. Harvard University Press, Cambridge, 365 pp.
- RICQLES, A. de, 1981. Quand les plésiosaures ne rament plus. *La Recherche*, **126/12**: 1141-1143.
- RIESS, J., 1986. Fortbewungsweise, Schwimm-biophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier. *Palaeontographica, A*, **192**: 93-155.
- ROBINSON, J. A., 1975. The locomotion of plesiosaurs. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **149**: 286-332.
- TAYLOR, M. A., 1992. Functional anatomy of the head of the large aquatic predator *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower Jurassic) of Yorkshire, England. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, **335**: 247-280.
- WESTPHAL, F., 1962. Die Krokodilier des deutschen und englischen Lias. *Palaeontographica, A*, **118**: 23-118.

Manuscrit reçu le 30.01.1995 et accepté pour publication le 22.05.1995.