

UN TELEOSAURIDAE (REPTILIA) DU BATHONIEN SUPERIEUR LORRAIN (FRANCE)

Pascal GODEFROIT¹, Patrick VIGNAUD² et Abel LIEGER³

ABSTRACT. The remains of a Teleosauridae from the Upper Bathonian (Middle Jurassic) of Dommartin-lès-Toul (Meurthe-et-Moselle, France) are described in the present paper. This specimen can be referred to the narrow-skulled species *Steneosaurus megistorhynchus* EUDES-DESLONGCHAMPS, 1866. This is, at the present time, the best preserved specimen of this species: the type material was indeed destroyed during the bombing of Caen, in June 1944.

KEY WORDS: *Steneosaurus*, Teleosauridae, Bathonian, Lorraine, osteology.

RÉSUMÉ. Les ossements d'un Teleosauridae, découverts dans le Bathonien supérieur (Jurassique moyen) de Dommartin-lès-Toul (Meurthe-et-Moselle, France), sont décrits dans cet article. Ce fossile peut être rapporté à l'espèce longirostre *Steneosaurus megistorhynchus* EUDES-DESLONGCHAMPS, 1866. Ce spécimen est actuellement le mieux conservé, le matériel-type ayant disparu lors du bombardement de Caen, en juin 1944.

MOTS CLÉS: *Steneosaurus*, Teleosauridae, Bathonien, Lorraine, ostéologie.

1. INTRODUCTION

Le fossile décrit dans cet article a été découvert en mars 1976 à Dommartin-les-Toul (Meurthe-et-Moselle. Coordonnées: x= 1115.1, y= 864.3, z= 225), à l'occasion de la construction de l'autoroute reliant Toul à Nancy (Figure 1). Il gisait dans des «**Marnes à rhynchonelles**», datées du Bathonien supérieur (Jurassique moyen; Maubeuge, 1955). Les fouilles ont été réalisées par le Capitaine Marcil, aidé par une équipe du «Cercle d'étude du Toulais». Les ossements sont actuellement conservés au Musée municipal de Toul (MMT P28-1).

Si de nombreux restes de crocodiles thalattosuchiens ont été découverts au siècle passé dans les terrains bathoniens de Normandie (voir Eudes-Deslongchamps, 1867-69), la plupart des spécimens-types ont été détruits par le bombardement de Caen, en juin 1944. La disparition du matériel de référence complique considérablement l'identification de nouveaux spécimens, mais rend leur description détaillée d'autant plus précieuse.

Abréviations des collections

BMNH The Natural History Museum, London, England.
LPP Laboratoire de Géobiologie de l'Université de Poitiers, Poitiers, France.
MMT Musée municipal de Toul, Toul, France.
OUM Oxford University Museum, Oxford, England.

2. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Classis Reptilia CUVIER, 1797
Subclassis Archosauria COPE, 1869
Ordo Crocodylia GMELIN, 1788
Subordo Mesosuchia HUXLEY, 1875
Infraordo Thalattosuchia FRAAS, 1901
Familia Teleosauridae GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1831
Genus *Steneosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1825

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

² Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, Faculté des Sciences fondamentales et appliquées, Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau - F-86022 Poitiers Cedex, France.

³ Musée municipal de Toul, 25 rue Gouvion Saint-Cyr - F-54200 Toul, France.

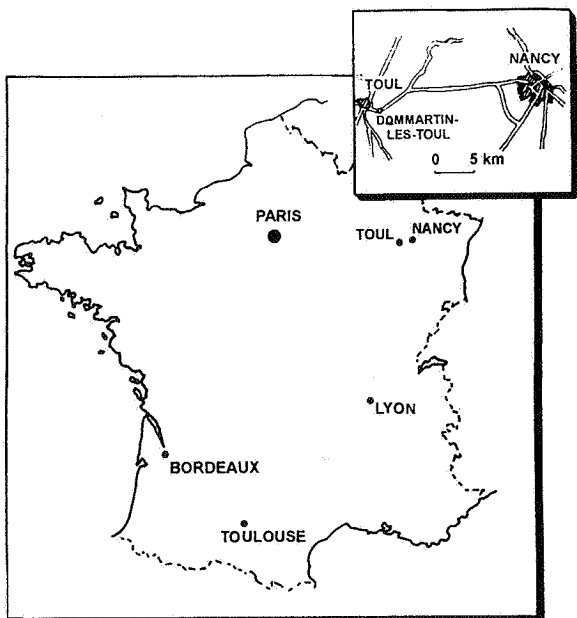
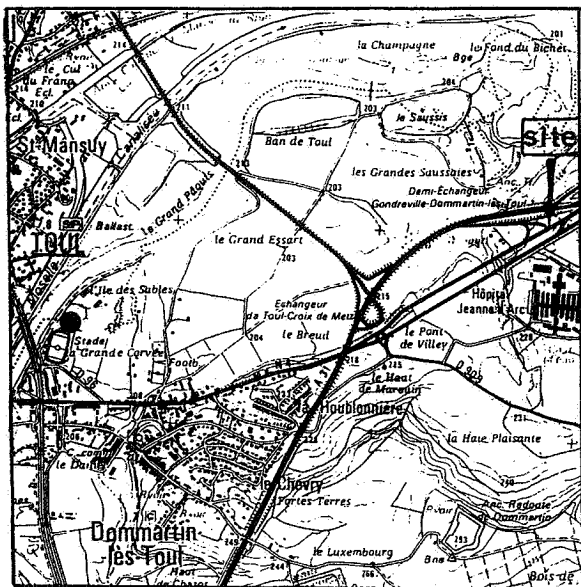


Figure 1. Localisation de l'endroit où a été découvert MMT P28-1.

Steneosaurus megistorhynchus EUDES-DESLONG-CHAMPS, 1866.

Synonymie

1824 «Gavial de Cuilly» ou «Grand Gavial de Cuilly» - Cuvier, p. 259-281, pl. 7, figs. 6, 8-9, 11-13.

p 1825 «*Steneosaurus* aux longs maxillaires» ou *Steneosaurus rostro-major* - Geoffroy Saint-Hilaire, p. 135-149.

p 1830 *Streptospondylus* - Meyer, p. 518-519.

1831 *Steneosaurus Megistorhynchus* m.s. - Geoffroy Saint-Hilaire (*in*: Eudes-Deslongchamps & Blainville, 1863).

* 1866 *Steneosaurus megistorhynchus* n.sp. - J.A. Eudes-Deslongchamps, p. 80-85, pl. 5, fig. 4.

1868 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - E. Eudes-Deslongchamps, p. 381-473.

1867-1869 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - E. Eudes-Deslongchamps, p. 217, pl. 15, figs. 1-4.

1870 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - E. Eudes-Deslongchamps, p. 327-329.

Vp 1871 *Teleosaurus subulidens* n.sp. - Phillips, p. 195, fig. 55, pl. 42, fig. 6-10; pls. 54-55; pl. 58, figs. 1-3.

V 1888 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - Lydekker, p. 116.

V 1888 *Steneosaurus subulidens* (DESLONG-CHAMPS) - Lydekker, p. 121.

V 1890 *Steneosaurus megistorhynchus* - Woodward & Sherborn, p. 286.

V 1890 *Steneosaurus subulidens* - Woodward & Sherborn, p. 288.

1896 *Stenosaurus megistorhynchus* (sic) (DESLONG-CHAMPS) - Bigot, p. 25-27.

1936 *Steneosaurus megistorhynchus* DESL. 1866 - Kühn, p. 36-37.

1936 *Steneosaurus subulidens* PHIL. 1871 - Kühn, p. 44.

V 1951 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - Phizackerley, p. 1174, fig.3.

1973 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - Steel, p. 30.

1982 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - Buffetaut, p. 20.

V. 1994 *Steneosaurus cf. megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - Vignaud, p. 253-254, pl.1, fig.B.

1995 *Steneosaurus megistorhynchus* (DESLONG-CHAMPS) - Mazin *et al.*, sous presse.

Série-type: Fragments de crâne décrits par Cuvier (1824) comme «Gavial de Cuilly» (pl. 7, figs. 6, 8-9, 11-13). Détruits à Caen en 1944.

Locus typicus: Village de Quilly, près de Caen (Calvados, France).

Stratum typicum: «Calcaire de Caen», Bathonien inférieur et moyen (Zones à Zig-zag, *Tenuiplicatus* et *Progracilis*) (Mazin *et al.*, 1995).

Spécimens étudiés: OUM J1414 (mandibule: Philips, 1871, fig. 55, pl. 42, fig. 6-10; pls. 54-55; pl. 58, figs. 1-3; Phizackerley, 1951, fig.3), OUM J1415 (fragment antérieur de crâne), LPP T1 (Mandibule: Vignaud, 1994, pl. 1, fig. B), MMT P28-1.

Spécimens étudiés et rapportés avec doute à cette espèce: OUM J29840 (fragment antérieur du museau), BMNH 4809 (fragment de mandibule).

Répartition géographique et stratigraphique:

Bathonien inférieur et/ou moyen de Normandie, Bathonien moyen du Poitou, Bathonien supérieur de Lorraine, Bathonien moyen et supérieur de l'Oxfordshire et du Gloucestershire.

Diagnose (d'après E. Eudes-Deslongchamps, 1867-69, amendée): Museau très allongé et grêle, représentant plus de 70 % de la longueur totale du crâne. La largeur anté-orbitaire de la base du museau représente environ 30 % de la longueur mesurée en avant des orbites. La largeur maximale du crâne, mesurée entre les angles externes des processus articulaires des carrés, est de 28 % en moyenne par rapport à la longueur totale du crâne. Les prémaxillaires sont très élargis et forment un «appareil préhensif» très développé. Les orbites sont de forme elliptique, allongées antéro-postérieurement. Le frontal est relativement large et court. Les fenêtres temporales supérieures sont de forme quadrangulaire et sont relativement courtes (leur longueur ne représente que 12 à 15 % de la longueur totale du crâne); leurs angles antérieurs et postérieurs sont arrondis. L'ornementation est essentiellement marquée sur le frontal. La mandibule est très comprimée dorso-ventralement. Sa symphyse est longue: elle représente 52 à 57 % de la longueur totale de la mandibule. Le plateau antérieur est allongé et généralement surélevé. Les dents sont longues, courbes, de forme conique, régulièrement et finement striées et légèrement carénées. Les prémaxillaires portent 4 paires de dents, les maxillaires 30 à 34 paires et la mandibule 37 à 40 paires.

Description de MMT P28-1

CRANE (Figure 2, Planche 1)

Le crâne de ce spécimen est bien conservé jusqu'au niveau de la moitié des fenêtres temporales supérieures. L'arrière-crâne est extrêmement fragmentaire et ne peut être décrit.

Forme générale

Ce crâne est très longirostre. L'allongement du museau est principalement dû à la grande taille des maxillaires et, dans une moindre mesure, des nasaux: la distance entre l'extrémité antérieure de ces derniers et l'extrémité postérieure des prémaxillaires est, de ce fait, importante. La partie principale du crâne paraît large et très basse, bien qu'il n'y ait pas de déformation post-mortem importante. En vue dorsale, la transition entre le museau et la partie postérieure du crâne est progressive, sans constriction anté-orbitaire marquée, mais nette. En vue latérale, le profil dorsal de la portion postérieure du museau s'élève insensiblement vers la partie principale du crâne. Le profil ventral apparaît rectiligne. Le rostre est beaucoup plus aplati

postérieurement qu'antérieurement: l'élargissement de sa région postérieure est en effet beaucoup plus accusée que son élévation. La partie antérieure de la mâchoire s'élargit considérablement, formant un «organe préhensif» remarquable. Cette particularité anatomique, bien connue chez les Teleosauridae, est propre à certains crocodiliens longirostres: on la rencontre, actuellement, chez *Gavialis* et chez *Tomistoma*.

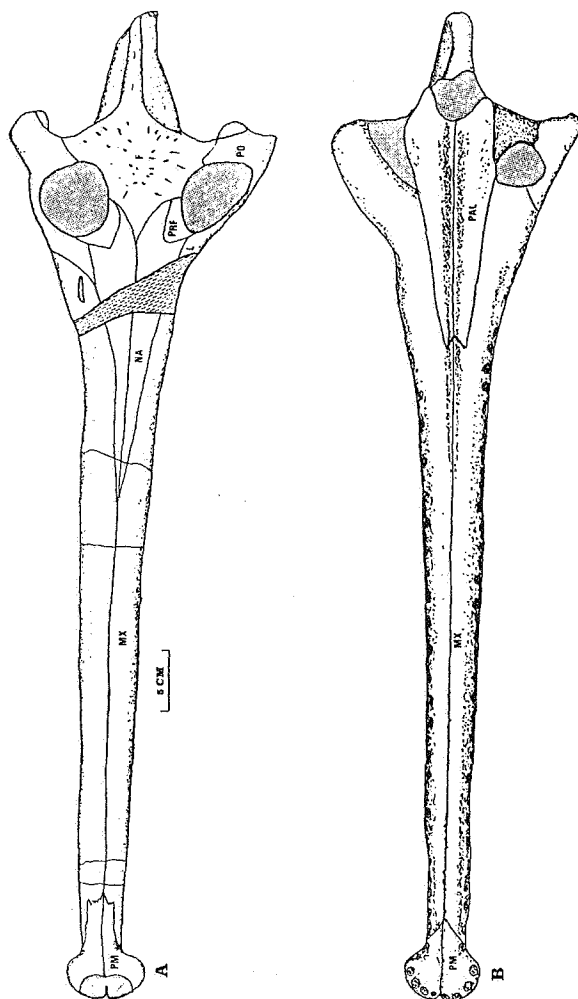


Figure 2. Crâne de *Steneosaurus megistorhynchus* (MMT P28-1); Bathonien supérieur de Dommartin-les-Toul, France. A: vue dorsale; B: vue ventrale. L: lacrymal; Mx: maxillaire; Na: nasal; Pal: Palatin; Pm: prémaxillaire; Po: Postorbitaire; Prf: Préfrontal.

Ouvertures crâniennes

Les fenêtres temporales supérieures, bien que partiellement conservées, apparaissent de très grande taille et plus longues que larges. Leur grand développement réduit considérablement la table crânienne à de fines barres osseuses entre, d'une part, les fenêtres droite et gauche et, d'autre part, les fenêtres temporales supérieures et les orbites. Elles sont bordées antérieurement par les frontaux et antéro-latéralement par les postorbitaires.

Les orbites sont de petite taille et sub-circulaires: leur diamètre antéro-postérieur est légèrement supérieur à leur diamètre méso-latéral. Elles sont essentiellement orientées vers le haut et très légèrement vers l'avant et vers le côté. Chaque orbite est circonscrite par le préfrontal, le lacrymal, le jugal, le postorbitaire et le frontal.

La narine externe est de contour sub-elliptique, allongée latéralement. Elle est orientée vers le haut et vers l'avant: son plan d'ouverture forme ainsi un angle d'environ 60° avec le toit du museau. Elle est étranglée par les prémaxillaires qui envoient, au niveau de la ligne médiane deux petites épines dorsale et ventrale.

Les fenêtres antéorbitaires, allongées, semblent formées principalement par le maxillaire, avec une contribution mineure du lacrymal.

Seule **la fenêtre palatine** droite peut être observée. Son contour exact ne peut cependant pas être décrit, car l'ectoptérygoïde manque. Cette ouverture est de petite taille relative et de contour sub-circulaire. Elle est bordée latéralement par le jugal, antérieurement par le maxillaire et mécialement par le palatin.

La narine interne est cassée postérieurement. Elle semble cependant allongée antéro-postérieurement et peu étendue latéralement. Sa marge antérieure est formée par les palatins.

Os crâniens

Le frontal, impair, ne montre aucune trace de suture médiane. Il participe aux marges postéro-mésiale des orbites et antéro-mésiale des fenêtres temporales supérieures. Le corps principal de l'os, triangulaire, est large et relativement court. Il envoie, antérieurement entre les préfrontaux et les nasaux, une fine pointe qui dépasse le niveau de la marge antérieure des orbites. Il contacte latéralement les postorbitaires. Postérieurement, le frontal forme un processus qui participe à la crête sagittale, peu développée, séparant les fenêtres temporales supérieures. L'os envoie un méplat dans ces dernières, contre lequel venait s'insérer une partie du muscle adducteur externe.

Le postorbitaire, incomplètement conservé chez ce spécimen, forme l'angle antéro-latéral de la fenêtre temporale supérieure et la marge postéro-latérale des orbites. Il contacte, à l'avant, la partie antérieure du jugal et mécialement le corps principal du frontal.

Le préfrontal forme une petite plaque trapézoïdale participant à la marge antérieure de l'orbite. Il contacte mécialement et antérieurement le nasal, latéralement le lacrymal et postérieurement le frontal. De très petite taille relative, son angle antérieur atteint le niveau de la pointe antérieure du frontal. Il n'y a pas de trace d'ébauche de visière antéorbitaire.

Le lacrymal, de forme triangulaire, participe également à la marge antérieure des orbites. Son angle postéro-latéral contacte le jugal, son bord latéral le maxillaire, son bord mésial le nasal et son angle postéro-mésial le préfrontal.

Le jugal est très partiellement conservé. Très gracile et allongé, il s'articule antéro-mésialement avec le maxillaire, puis forme la marge latérale de la fenêtre palatine. Il s'élargit postérieurement pour former un condyle ventral contre lequel venait s'insérer l'ectoptérygoïde.

Les nasaux sont relativement allongés. Ils sont unis sur presque toute leur longueur et leurs bords latéraux contactent les maxillaires sur une longue distance. Au niveau du contact avec le préfrontal, les extrémités postérieures des nasaux se séparent et se subdivisent en deux branches. La branche méciale, la plus fine, s'insinue entre le frontal et le préfrontal. La branche latérale s'insère entre le préfrontal et le lacrymal. L'extrémité antérieure des nasaux accolés se termine en pointe, au niveau du tiers postérieur du museau. Leur surface dorsale est très aplatie sur toute leur longueur.

Les maxillaires sont très développés et relativement graciles. Dorsalement, ils sont unis sur presque 60 % de leur longueur et séparent donc les nasaux des prémaxillaires sur une distance importante. Ils divergent vers l'arrière et en direction latérale, séparés par les nasaux. Ils contactent postérieurement les lacrymaux. Antérieurement, les prémaxillaires sont séparés l'un de l'autre par les processus postérieurs dorsal et ventral des prémaxillaires accolés. Ventralement, la portion postérieure des maxillaires est séparée par les palatins. Ils participent, tout à fait postérieurement, à la marge antérieure des fenêtres palatines et contactent les jugaux. La face ventrale des maxillaires est parcourue par deux sillons longitudinaux parallèles à la suture méso-sagittale, qui prolongent les sillons palatins. Ils s'atténuent progressivement vers l'avant pour s'effacer complètement. Le sillon alvéolaire est oblique par rapport à la face palatine des maxillaires. Il est percé par une trentaine d'alvéoles dentaires sub-circulaires, légèrement allongés antéro-postérieurement, de dimension constante (10-15 mm) et distribués régulièrement tous les 8 à 12 mm. Le premier alvéole maxillaire est séparé du dernier alvéole prémaxillaire par un diastème bien marqué (environ

25 mm) dans lequel venaient se loger la troisième et la quatrième dents mandibulaires. Le premier alvéole maxillaire est en position très latérale; les suivants migrent progressivement en position plus ventrale.

Les prémaxillaires sont très élargis transversalement. Ils sont tronqués antérieurement par la narine externe et leur face palatine est oblique vers le bas. Ils forment ainsi un «appareil préhensif» particulièrement développé. Dorsalement, la partie postérieure des prémaxillaires forme une languette rectangulaire s'insérant entre les maxillaires et atteignant le niveau de la quatrième dent maxillaire. Sur la face ventrale, les prémaxillaires s'avancent moins loin vers l'arrière et ne dépassent pas le niveau du troisième alvéole maxillaire. Les prémaxillaires accolés envoient, au niveau du bord dorsal et du bord ventral de la narine externe, un petit processus formant l'ébauche d'une cloison médiane. Chaque prémaxillaire porte 4 alvéoles dentaires arrondis et s'ouvrant ventralement. Le premier est le plus petit (diamètre: 7 mm); les troisième et quatrième sont, par contre, extrêmement développés. Les dents qu'ils contenaient venaient se loger dans le diastème antérieur de la mandibule.

Les palatins sont longs et larges. Effilés antérieurement, ils s'insinuent entre les maxillaires. Ils contribuent à la marge mésiale des fenêtres palatines et forment le bord antérieur de la narine interne. Leur face ventrale est parcourue par deux sillons longitudinaux bien marqués, le long de la suture mésio-sagittale.

Mandibule

La symphyse mandibulaire est formée en grande partie par les dentaires, avec une contribution mineure des spléniaux et des angulaires, postérieurement. Ces deux os sont ici presque entièrement cachés par un encroûtement. De façon générale, la largeur et la hauteur de la symphyse décroissent régulièrement vers l'avant. La face ventrale est légèrement convexe; la face dorsale est presque plane. Cette dernière est parcourue par deux sillons longitudinaux longeant la suture mésio-sagittale. Les sillons alvéolaires, obliques et concaves, sont percés d'une trentaine d'alvéoles dentaires comparables aux alvéoles maxillaires et s'ouvrant vers le haut, légèrement latéralement. L'extrémité antérieure de la symphyse mandibulaire est élargie et de forme spatulée. Elle porte 4 paires d'alvéoles dentaires. Les deux premiers sont de petite taille (diamètre: environ 8 mm) et s'ouvrent latéralement, vers l'avant et légèrement vers le haut. Un diastème long d'environ 13 mm sépare le deuxième et le troisième alvéole: il recevait les troisième et quatrième dents prémaxillaires. Les troisième et quatrième alvéoles mandibulaires sont contigus, de grande taille et très proéminents; ils sont orientés presque parfaitement vers le haut. Les dents qu'ils contenaient allaient

se loger dans le diastème séparant les alvéoles prémaxillaires et maxillaires.

Les branches mandibulaires sont très fragmentaires et trop incomplètement dégagées pour être correctement décrites.

Ornementation crânienne

L'ornementation crânienne affecte la face dorsale du corps principal du frontal. Ce sont des cupules elliptiques plus ou moins allongées dans le sens transversal et rayonnant à partir de l'axe mésio-sagittal du crâne.

Dents

Les dents sont longues, très courbées et de forme conique (hauteur: environ 50 mm; diamètre maximal: environ 12 mm). La racine est légèrement plus haute que la couronne et est ouverte à sa base. La couronne porte deux carènes latérales peu développées qui se prolongent sur la partie supérieure des racines. La couronne porte, sur toute sa hauteur, de nombreuses stries longitudinales extrêmement fines. Les racines sont lisses.

Mesures

1. Distance entre les nasaux et les prémaxillaires: environ 390 mm
2. Longueur du museau en avant des orbites: 765 mm
3. Largeur maximale des prémaxillaires: 79 mm
4. Largeur du museau à l'extrémité postérieure des prémaxillaires: 50 mm
5. Largeur du museau à l'extrémité antérieure des nasaux: 77 mm
6. Largeur du museau à l'extrémité antérieure des lacrymaux: environ 120 mm
7. Largeur du crâne au bord antérieur des orbites: 173 mm
8. Longueur de l'orbite droite: 79 mm
9. Largeur de l'orbite droite: 72 mm
10. Distance entre les orbites: 76 mm
11. Largeur minimale de la boîte crânienne: ?43 mm
12. Longueur de l'arc dentaire supérieur: 745 mm
13. Distance entre l'extrémité antérieure du museau et celle des nasaux: environ 490 mm
14. Distance entre l'extrémité antérieure des nasaux et celle du frontal: 250 mm
15. Hauteur du museau à l'extrémité postérieure des prémaxillaires: 34 mm
16. Hauteur du museau à l'extrémité antérieure des nasaux: 41 mm
17. Longueur de la symphyse mandibulaire: environ 600 mm

18. Largeur maximale de la symphyse mandibulaire: 104 mm
19. Largeur de la mandibule à l'extrémité postérieure de la spatule: 50 mm
20. Largeur maximale de la spatule mandibulaire: 67 mm

SQUELETTE APPENDICULAIRE

L'humérus droit est partiellement conservé: son extrémité distale manque. La tête humérale est élargie antéro-postérieurement et aplatie dorso-ventralement. Elle est considérablement déjetée vers l'arrière du corps et légèrement vers l'intérieur. Sa face mésiale porte une crête deltopectorale triangulaire assez proéminente. Une fine crête part de l'angle antérieur de la tête humérale et s'atténue vers la diaphyse. La portion proximale de cette dernière est également comprimée dorso-ventralement; sa section devient progressivement plus circulaire vers son extrémité distale.

Deux petits éléments symétriques en forme de «diabolo» sont identifiés comme étant les **calcaneum**. Leur tête mésiale est très développée et légèrement concave. Elle porte, au niveau de son angle proximo-mésial, une tubérosité très saillante interprétée comme étant la facette articulaire pour la fibula. La facette articulaire pour le cuboïde forme une surface plane qui tronque l'angle disto-mésial de la tête mésiale du calcaneum. Celle-ci porte plus ventralement une troisième facette articulaire étendue et concave pour l'astragale. Le *tuber calcis*, relié à la tête mésiale par un col relativement étroit, est considérablement étendu et porte une large surface proximo-latérale très rugueuse.

Deux éléments métapodiaux sont également conservés. Ils sont proportionnellement longs et grêles. Leur grande taille relative rappelle plutôt les éléments métatarsiens que les métacarpiens, beaucoup plus petits chez les Teleosauridae. Leur extrémité proximale élargie forme une tête articulaire convexe et latéralement asymétrique. L'extrémité distale est beaucoup plus étroite. Sa tête articulaire est divisée par un sillon reliant les faces ventrale et dorsale de l'os. Un petit élément globuleux de forme très irrégulière montre une grande ressemblance morphologique avec le cinquième élément métatarsien figuré par ANDREWS (1913, fig.47) chez *Steneosaurus leedsi*.

Mesures

21. Diamètre antéro-postérieur maximal de la tête humérale: 75 mm.
22. Diamètre dorso-ventral maximal de la tête humérale: 46.5 mm
23. Longueur des deux longs métatarsiens: 142 mm.

SQUELETTE AXIAL

Le matériel conservé comprend également quelques vertèbres mal conservées. Celles-ci sont de morphologie téléosaurienne tout à fait classique. Leurs surfaces articulaires sont très concaves. Une vertèbre cervicale bien conservée montre que l'angle d'ouverture des zygapophyses est obtus: les mouvements de cette région étaient donc horizontaux, comme chez les Metriorhynchidae (Hua, 1993) et non pas verticaux, comme chez les crocodiliens actuels (Mook, 1921a). Une vertèbre dorsale montre, au contraire, un angle aigu entre les zygapophyses. Cette région du corps ne pouvait donc effectuer que des mouvements verticaux, comme chez les Metriorhynchidae (Hua, 1993) et contrairement aux crocodiliens actuels (Mook, 1921a).

Discussion

La position de la narine interne, bordée antérieurement par les palatins, est caractéristique du Sous-ordre des Mesosuchia HUXLEY, 1875. La très longue symphyse mandibulaire, l'absence de contact entre nasaux et prémaxillaires, la persistance de la fenêtré antéorbitaire, la grande taille des fenêtres temporales supérieures et le redressement des facettes articulaires des zygapophyses vertébrales permettent de rattacher ce spécimen à l'Infra-ordre des Thalattosuchia FRAAS, 1901.

Les Thalattosuchia sont subdivisés en deux Familles (Buffetaut, 1982): les Teleosauridae GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1831 et les Metriorhynchidae FITZINGER, 1843. Plusieurs caractères observés chez le spécimen de Dommartin-les-Toul permettent de l'attribuer aux Teleosauridae: les orbites sont bien orientées vers le haut, les préfrontaux sont très petits et latéraux, sans ébauche de visière anté-orbitaire et les nasaux sont très aplatis. Mercier (1933), Wenz (1968) et Buffetaut (1982) considèrent que la présence de sillons palatins longitudinaux bien développés est un caractère propre aux Metriorhynchidae. Cette particularité a cependant été observée chez MMT P28-1, ainsi que chez plusieurs spécimens attribués au genre *Steneosaurus* du Toarcien (Jurassique Inférieur) belgo-luxembourgeois (Godefroit, 1994) et du Callovien (Jurassique Moyen) poitevin (Vignaud, en préparation). Ce n'est donc pas un bon caractère distinctif entre les Familles des Metriorhynchidae et des Teleosauridae.

Les Teleosauridae sont représentés, au cours du Bathonien, par les genres *Teleosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1825 et *Steneosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1825. Eudes-Deslongchamps (1867-69), Phizackerley (1951), Westphal (1962) et Steel (1973) donnent une liste de

traits distinctifs entre ces deux genres. Les caractères suivants permettent de rattacher MMT P28-1 au genre *Steneosaurus*:

- Les alvéoles dentaires sont dirigés vers le haut sur les dentaires et vers le bas sur les maxillaires. Chez *Teleosaurus*, les dents sont implantées plus latéralement.
- Les bords alvéolaires paraissent droits, en vue latérale. Ils apparaissent crénelés, chez *Teleosaurus*.
- Chaque héli-mâchoire portait une trentaine de dents. Celles-ci peuvent être plus nombreuses, chez *Teleosaurus* (45-50 dents chez *Teleosaurus cadomensis*; 35 à 40 dents chez *Teleosaurus geoffroyi*).
- Le prémaxillaire est percé de 4 alvéoles dentaires (5, chez *Teleosaurus*).
- Les dents sont carénées.
- Le crâne est très bas. Il est considérablement plus élevé chez *Teleosaurus*.
- La transition entre le crâne et le museau se fait de façon progressive. On observe, chez *Teleosaurus*, un rétrécissement antéorbitaire plus net du museau.
- Les orbites sont plus longues que larges, alors qu'elles sont parfaitement circulaires chez *Teleosaurus*.
- La narine interne est plutôt allongée antéro-postérieurement. Elle est considérablement plus élargie transversalement chez *Teleosaurus*.
- Les fenêtres temporales supérieures, bien qu'elles soient cassées, paraissent rectangulaires, allongées antéro-postérieurement. Elles sont sub-carrées chez *Teleosaurus*.

La détermination spécifique de MMT P28-1 est rendue très difficile par la disparition, lors du bombardement de Caen, de la plupart des téléosauriens bathoniens découverts en Normandie. Ce spécimen est donc, dans un premier temps, comparé avec les différentes espèces bathoniennes du genre *Steneosaurus* sur base de données essentiellement bibliographiques. Des comparaisons ont également été établies, dans un deuxième temps, avec d'autres espèces longirostres non-bathoniennes.

COMPARAISONS AVEC LES ESPECES BATHONIENNES DE STENEOSAURUS

Steneosaurus megistorhynchus EUDES-DES-LONGCHAMPS, 1866

Steneosaurus megistorhynchus est caractérisé par son museau très long (environ 70 % de la longueur du crâne), gracile et aplati. Les proportions du museau de MMT P28-1 paraissent tout à fait comparables à celles observées chez *Steneosaurus megistorhynchus*. L'extrémité du museau est malheureusement cassée, sur le spécimen figuré par Eudes-Deslongchamps et cet auteur ne mentionne nulle part la présence, chez

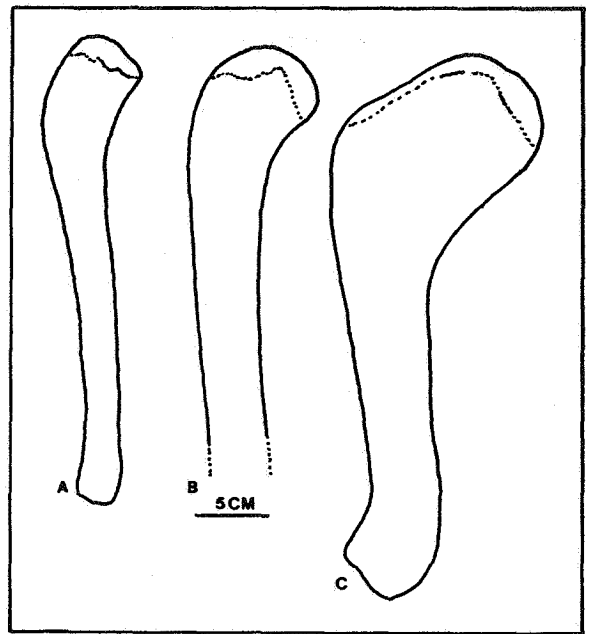


Figure 3. Comparaison de l'humérus droit de *Steneosaurus megistorhynchus* (B: MMT P28-1; Bathonien supérieur de Dommartin-les-Toul, France) avec celui de *Steneosaurus bollensis* (A: Toarcien d'Holzmaden, Allemagne) et de *Steneosaurus durobrivensis* (C: Callovien de Peterborough, Angleterre). A: d'après Westphal, 1962; C: d'après Andrews, 1913.

Steneosaurus megistorhynchus, d'un appareil préhensif extrêmement développé, caractéristique du *Steneosaurus* de Dommartin-les-Toul. Le crâne du spécimen figuré par Cuvier (1824, pl. 7, fig. 13) a cependant laissé dans la roche une empreinte sur laquelle on peut observer un net élargissement de la région prémaxillaire.

Les dents de MMT P28-1 sont également semblables à celles de *Steneosaurus megistorhynchus*: longues, minces, courbées et à couronne finement striée.

Les mandibules sont également très semblables: la symphyse est longue, étroite, basse et le sillon alvéolaire est très concave.

Les fenêtres temporales supérieures de *Steneosaurus megistorhynchus* paraissent relativement courtes, comparées à celles d'autres espèces du même genre. Ce caractère ne peut cependant être observé chez MMT P28-1, à cause de la cassure postérieure du crâne.

Les orbites de MMT P28-1 apparaissent plus circulaires et orientées moins latéralement que chez le spécimen figuré par Eudes-Deslongchamps (1867-69, pl. 15). Les différences entre ces deux individus entrent cependant parfaitement dans la fourchette de variation

observée chez des espèces largement représentées comme, par exemple, *Steneosaurus bollensis* (Westphal, 1962; Godefroit, 1994).

Steneosaurus larteti

(EUDES-DESLONGCHAMPS, 1867) et

Steneosaurus meretrix PHIZACKERLEY, 1951

L'holotype de *Steneosaurus larteti* est un crâne découvert à Allemagne (Calvados, France), probablement disparu à Caen lors du bombardement de 1944. Lydekker (1888) réfère à cette espèce deux dents (BMNH 32653-4) et un fragment de symphyse mandibulaire (BMNH 33125), découverts à Caen. Buffetaut et Thierry (1977) décrivent un beau crâne, accompagné de divers ossements post-crâniens, découvert dans le Bathonien supérieur, à Talant (Bourgogne, France), qu'ils attribuent également à *Steneosaurus larteti*. Le crâne de *Steneosaurus baroni* Newton, 1893 du Bathonien supérieur de Madagascar et celui du «*Steneosaurus*» bathonien de Parmillieu (Isère, France; Larrazet, 1888) ne montrent pas de différences notables par rapport à celui de *Steneosaurus larteti*.

MMT P28-1 se distingue de *Steneosaurus larteti* par les caractères suivants:

- Le museau de *Steneosaurus larteti* est proportionnellement plus court (65% de la longueur du crâne), plus robuste et moins aplati, surtout dans sa partie antérieure.
- Les prémaxillaires sont nettement moins élargis transversalement, chez *Steneosaurus larteti*, formant un appareil préhensif moins développé.
- Les orbites de *Steneosaurus larteti* sont orientées beaucoup plus latéralement.
- Les couronnes dentaires de *Steneosaurus larteti* sont plus courtes et plus robustes.
- Les sillons dentaires inférieurs paraissent moins concaves chez *Steneosaurus larteti*.

Steneosaurus meretrix est connu par trois spécimens découverts dans le Bathonien d'Enslow Bridge (Oxfordshire, Angleterre) et indiqué comme étant l'holotype de *Teleosaurus brevidens* PHILLIPS, 1871. Cette espèce est très semblable à *Steneosaurus larteti*. Elle s'en distingue par des détails anatomiques pouvant refléter une variabilité individuelle normale chez *Steneosaurus* (orbites légèrement plus latérales, 1 dent en plus sur le maxillaire), un certain dimorphisme sexuel (arcades externes des fenêtres temporales supérieures moins parallèles, prémaxillaires légèrement moins élargis transversalement) ou encore, un état de conservation différent (légère constriction antéorbitaire).

Steneosaurus boutillieri

EUDES-DESLONGCHAMPS, 1868

L'holotype de *Steneosaurus boutillieri* est un fragment de mâchoire supérieure très mutilé découvert dans le Bathonien supérieur d'Arromanche (Normandie, France) et présumé détruit lors du bombardement de Caen. Phizackerley (1951) rapporte à cette espèce 4 crânes plus ou moins fragmentaires découverts dans le Bathonien du Dorset et de l'Oxfordshire (Angleterre). Parmi ceux-ci, on retrouve le type de *Steneosaurus stephani* HULKE, 1877.

Le museau de cette espèce est beaucoup moins long (63 % de la longueur du crâne) et plus trapu que celui de MMT P28-1. De plus, la symphyse mandibulaire paraît proportionnellement plus courte et les dents sont plus petites et beaucoup plus robustes. Le prémaxillaire est beaucoup moins élargi transversalement.

COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ESPECES LONGIROSTRES DU JURASSIQUE

Steneosaurus gracilirostris WESTPHAL, 1961

Cette espèce est connue par plusieurs spécimens bien conservés découverts dans le Toarcien (Jurassique inférieur) des environs de Whitby (Yorkshire, Angleterre) et du Grand-Duché de Luxembourg (Godefroit, 1994). Le crâne de *Steneosaurus gracilirostris* présente des différences notables, par rapport à MMT P28-1:

- Le crâne, dans son ensemble, est beaucoup plus élevé.
- Le museau paraît encore plus long: il représente environ 77 % de la longueur du crâne.
- Les orbites sont orientées beaucoup plus latéralement.
- Les prémaxillaires ne sont pas élargis en appareil préhensif.
- L'ornementation crânienne est beaucoup plus extensive: elle affecte le frontal, le postorbitaire, le pariétal et le préfrontal.
- Les dents ne semblent pas carénées.
- La portion proximale de l'humérus est proportionnellement moins élargie et moins aplatie. Buffetaut (1982) constate un raccourcissement progressif, au cours du temps, des segments proximaux des membres de *Steneosaurus*, ainsi qu'un aplatissement et un élargissement de certaines extrémités de ces os, de telle sorte que les os du membre antérieur prennent un aspect plus trapu. Ce type de transformation est courant chez les tétrapodes aquatiques, chez qui les membres tendent à se transformer en palettes nataires.

Steneosaurus leedsi ANDREWS, 1909

Cette espèce a été signalée par Andrews (1909) dans le Callovien (Jurassique moyen) de Peterborough (Angleterre) et des Vaches Noires (Calvados, Normandie).

C'est également une espèce au museau extrêmement allongé (73 % de la longueur du crâne) qui semble morphologiquement très proche de MMT P28-1. Certaines différences peuvent cependant être observées:

- L'humérus est proportionnellement plus court, plus élargi antéro-postérieurement, surtout dans sa portion proximale, et aplati dorso-ventralement. Cet os est donc beaucoup plus trapu, chez *Steneosaurus leedsi*.
- Les dents sont beaucoup plus nombreuses, chez *Steneosaurus leedsi*: 45-46, sur chaque face de la mâchoire supérieure et 43-44, sur chaque face de la mâchoire inférieure.
- L'apex des couronnes dentaires est légèrement comprimé vestibulo-lingualement.
- Les prémaxillaires sont beaucoup moins élargis transversalement.
- Les fenêtres palatines semblent beaucoup plus allongées.
- Les sillons alvéolaires de la mandibules sont moins concaves.

Si les trois derniers caractères énumérés peuvent être expliqués par les variations individuelle et ontogénique, les différences observées sont cependant suffisamment importantes pour rejeter l'identification de MMT P28-1 comme *Steneosaurus leedsi*.

Steneosaurus heberti MOREL de GLASVILLE, 1876

Le crâne-type de cette espèce a été découvert dans le Callovien supérieur (Jurassique moyen) des Vaches Noires (Calvados, France). Brunet (1969) rapproche de cette espèce un crâne bien conservé du Callovien (Jurassique Moyen) de Migné-les-Lourdines (Poitou, France). Buffetaut & Thierry (1977) y réfèrent également un fragment de rostre découvert dans l'Oxfordien moyen d'Étrochey (Bourgogne, France).

Si le museau de cette espèce paraît proportionnellement plus court et plus robuste que celui de MMT P28-1, les prémaxillaires sont comparativement élargis, formant un appareil préhensif développé. Ils ne portent cependant que 3 alvéoles dentaires. Si le nombre d'alvéoles maxillaires montre une certaine variabilité intra-spécifique, chez les Teleosauridae longirostres (voir Vignaut *et al.*, 1993), le nombre de dents prémaxillaires semble constant au sein des espèces, comme chez les crocodiles actuels.

Steneosaurus deslongchampsianus (LENNIER, 1887)

La série-type comprend deux crânes et une mandibule, découverts dans le Kimmeridgien inférieur (Jurassique supérieur) de Bléville (Calvados, France). Le crâne de Dommartin-les-Toul diffère principalement de cette espèce par le nombre de dents (47 supérieures, dont 5 sur le prémaxillaire, et 43 inférieures chez *Steneosaurus deslongchampsianus*).

Steneosaurus megarhinus (HULKE, 1871)

Cette espèce est basée sur un grand fragment de mâchoire supérieur (BMNH 43086), découvert dans le Kimmeridgien supérieur (Jurassique supérieur) de Kimmeridge Bay (Dorset, Angleterre). Un crâne bien conservé a été décrit dans le Kimméridgien supérieur du Quercy (France) (Vignaud *et al.*, 1993). Les prémaxillaires sont très élargis transversalement, comme chez MMT P28-1. Ils portent toutefois 5 alvéoles dentaires.

Steneosaurus priscus (SOEMMERING, 1814)

Cette espèce se base sur un jeune individu du Tithonien inférieur (Jurassique supérieur) de Daïting (Bavière, Allemagne) (Buffetaut, 1980). Ce spécimen ne porte que 29 dents par demi-mâchoire, dont 5 sur le prémaxillaire. Il faut cependant noter que le petit nombre de dents observé chez ce spécimen peut être mis en relation avec l'allométrie négative du museau observée chez les crocodiliens: les jeunes spécimens ont, proportionnellement, un museau plus court (Mook, 1921b). L'humérus de *Steneosaurus priscus* est nettement plus court, plus large et plus aplati que celui de MMT P28-1, ce qui est en accord avec son âge plus récent.

3. CONCLUSIONS

MMT P28-1, du Bathonien supérieur de Dommartin-les-Toul, peut être raisonnablement rapporté à *Steneosaurus megistorhynchus* EUDES-DESLONGCHAMPS, 1866. L'ensemble des caractères anatomiques observés et l'âge de ce spécimen sont en accord avec cette identification. Des différences notables ont été mises en évidence avec, d'une part, d'autres espèces bathoniennes du genre *Steneosaurus* et, d'autre part, d'autres espèces longirostres du même genre.

Suite à la disparition du matériel-type, lors du bombardement de Caen en juin 1944, MMT P28-1 est actuellement le spécimen le plus complet attribuable à *Steneosaurus megistorhynchus*.

Les relations phylogénétiques entre sténoosaures longirostres sont encore très imprécises. La solution à ce problème nécessitera une révision approfondie de l'ensemble des spécimens encore conservés et une approche critique argumentée de la variabilité inter-et intraspécifique des Teleosauridae jurassiques.

4. REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier chaleureusement M. Hachet, qui a aimablement confié le matériel pour étude et P.-L. Maubeuge, pour renseignements stratigraphiques. E. Buffetaut et M.-C. Groessens-Van Dyck ont relu le manuscrit et y ont apporté des remarques constructives.

5. RÉFÉRENCES

ANDREWS, C.W., 1909. On some new steneosaurs from the Oxford Clay near Peterborough. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **8/3**: 299-308.

ANDREWS, C. W., 1913. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, 2. British Museum (Natural History), London, 206 p.

BIGOT, A., 1896. Notes sur les reptiles jurassiques de Normandie. *Bull. Soc. Géol. Normandie*, **17**: 23-34.

BUFFETAUT, E., 1980. Le crocodylien *Steneosaurus priscus* dans les calcaires lithographiques de Canjuers. *8^e réun. ann. Sci. Terre (Marseille)*: 74.

BUFFETAUT, E., 1982. Radiation évolutive, paléo-écologie et biogéographie des crocodiles mésozoïques. *Mém. Soc. géol. France*, **152**, 88 p.

BUFFETAUT, E. & THIERRY, J., 1977. Les crocodyliens fossiles du Jurassique moyen et supérieur de Bourgogne. *Géobios*, **10/2**: 151-194.

CUVIER, G., 1824. Recherches sur les ossements fossiles, 2^{ème} édition. Dufour & d'Ocagne, Paris, 548 p.

EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1867-1869. Prodrôme des téléosauriens du Calvados. Notes paléontologiques: 95-354.

EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1868. Note sur le squelette et la restauration de *Teleosaurus cadomensis*. *Bull. Soc. linn. Normandie*, **10**: 80-85.

EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1870. Note sur les reptiles fossiles appartenant à la famille des Téléosauriens dont les débris ont été recueillis dans les assises jurassiques de Normandie. *Bull. Soc. Géol. France*, **2/27**: 299-348.

EUDES-DESLONGCHAMPS, J. A., 1866. Sur la découverte d'une mâchoire inférieure entière de *Steneosaurus megistorhynchus* (GEOFF.) trouvée à Allemagne et comparaison de cette espèce avec le *Teleosaurus larteti* (DESL.). *Bull. Soc. linn. Normandie*, **10**: 80-85.

EUDES-DESLONGCHAMPS, J.A. & BLAINVILLE, H.D. de, 1853. Lettres sur les Crocodiles vivants

et fossiles. *Mém. Soc. linn. Normandie*, **9**: 103-138.

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1825. Recherches sur l'organisation des Gavials, sur leurs affinités naturelles desquelles résulte la nécessité d'une autre distribution générique: *Gavialis*, *Teleosaurus*, *Steneosaurus*. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, **12**: 97-155.

GODEFROIT, P., 1994. Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique Inférieur) belgo-luxembourgeois. *Mém. Expl. Cartes géol. min. Belgique*, **39**, 98 p.

HUA, S., 1993. Sur des vertèbres d'un crocodylien marin. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et amis Museum du Havre*, **80/3-4**: 45-48.

KUHN, O., 1936. Crocodylia. In: Quenstedt, W., Fossilium Catalogus, 1: Animalia, pars 75. Junk, Berlin, 144 p.

LARRAZET, M., 1888. Le «*Steneosaurus*» de Parmilieu. *Bull. Soc. géol. France*, **17**: 8-17.

LYDEKKER, R., 1888. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History), Part I. British Museum (Natural History), London, 309 p.

MAUBEUGE, P.-L., 1955. Observations géologiques dans l'est du Bassin de Paris. Edition privée, Nancy, 1083 p.

MAZIN, J.-M., BARDET, N., VIGNAUD, P. & HUA, S., 1995. Marine reptile faunas from the Middle and Upper Jurassic of Western Europe. *Ameghiniana*, sous presse.

MERCIER, J., 1933. Contribution à l'étude des metriorhynchidés (crocodyliens). *Ann. Paléont.*, **22**: 99-119.

MEYER, H. von, 1830. Achte Versammlung der Naturforscher und Aerzte zu Heidelberg im September 1829. B. Mineralogische Abteilung. *Isis v. Oken*, **4/5/6**: 517-519.

MOOK, C. C., 1921a. Notes on the postcranial skeleton in the Crocodylia. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **44**: 67-100.

MOOK, C. C., 1921b. Individual and age variations in the skulls of recent Crocodylia. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **44**: 51-56.

NEWTON, R. B., 1893. On the discovery of a secondary reptile in Madagascar: *Steneosaurus baroni* (n. sp.). *Geol. Mag.*, **3/10**: 193-198.

PHILLIPS, J., 1871. The Geology of Oxford and the Valley of the Thames. Clarendon Press, Oxford, 523 p.

PHIZACKERLEY, P. H., 1951. A revision of the Teleosauridae in the Oxford University Museum and the British Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **12/4**: 1169-1192.

STEEL, R., 1973. Crocodylia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, **16**, 116 p.

VIGNAUD, P., 1994. Thalattosuchians from the Callovian of Poitou (Vienne, France). *Rev. Paléobiol.*, vol. spec., **7**: 251-261.

VIGNAUD, P., LANGE-BADRE, B., HANTZ-PERGUE, P., DUTRIEUX, M & MAURY, G., 1993. Découverte d'un crâne de Teleosauridae dans la Zone à *Eudoxus* du Kimmeridgien supérieur quercynois (France). *C. R. Acad. Sc. Paris, Série II*, **317**: 1509-1514.

WENZ, S., 1968. Contribution à l'étude du genre *Metriorhynchus*. Crâne et moulage endocrânien de *Metriorhynchus superciliosus*. *Ann. Paléont.*, **54/2**: 149-183.

WESTPHAL, F., 1962. Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. *Palaeontographica, A*, **118**: 23-118.

WOODWARD, A.S. & SHERBORN, C.D., 1890. A catalogue of the British fossil Vertebrata. Dulau, London, 396 p.

Manuscrit reçu le 30.01.1995 et accepté pour publication le 22.05.1995.

PLANCHE 1

Steneosaurus megistorhynchus (MMT P28-1); Bathonien supérieur de Dommartin-les-Toul, France. A: crâne, vue dorsale; B: crâne, vue ventrale; C: mandibule, vue ventrale; D: détail du crâne, vue dorsale; E: détail du crâne, vue latérales. Echelles en cm.

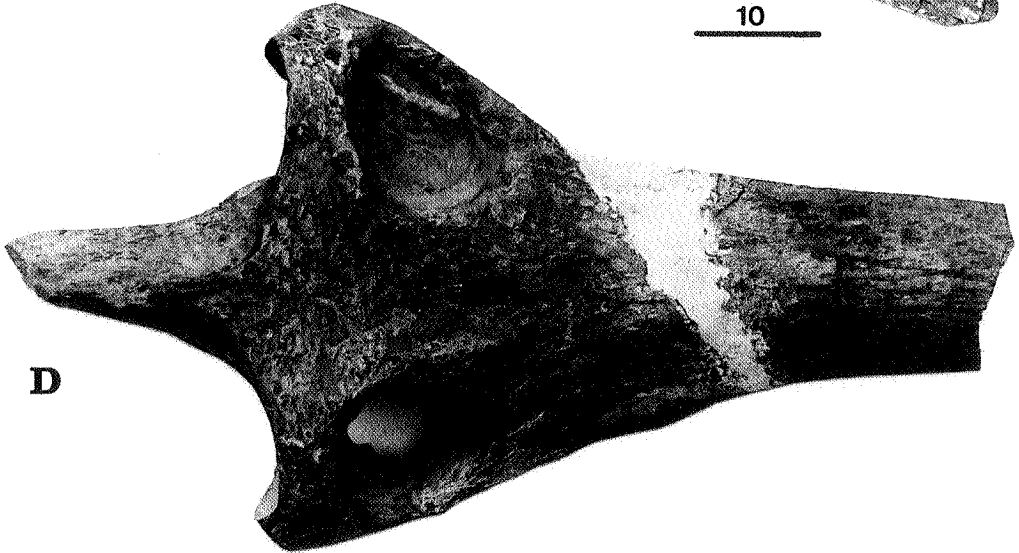
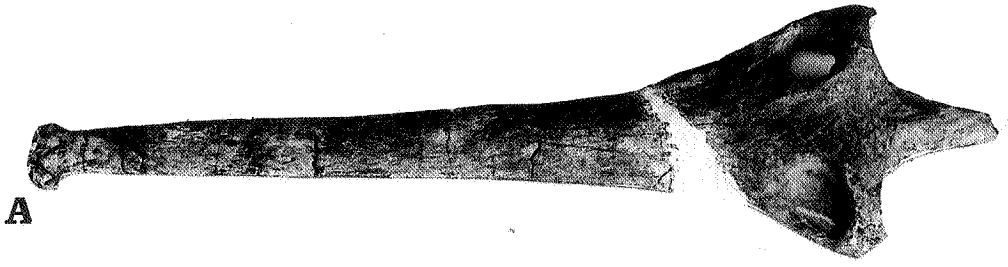


PLANCHE 2

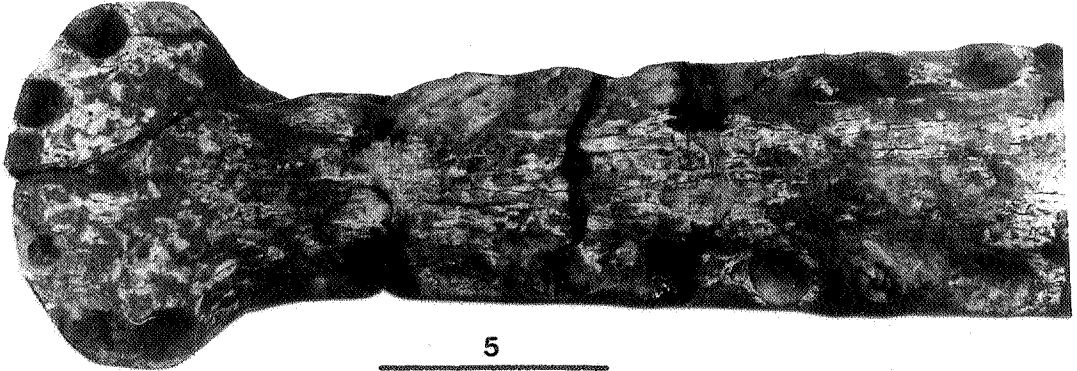
Steneosaurus megistorhynchus (MMT P28-1); Bathonien supérieur de Dommartin-les-Toul, France. A: extrémité antérieure de la mâchoire supérieure, vue dorsale; B: extrémité antérieure de la mâchoire supérieure, vue latérale; C: extrémité antérieure de la mâchoire supérieure, vue ventrale; D: extrémité antérieure de la mandibule, vue dorsale; E: extrémité antérieure de la mandibule, vue latérale. Echelles en mm.



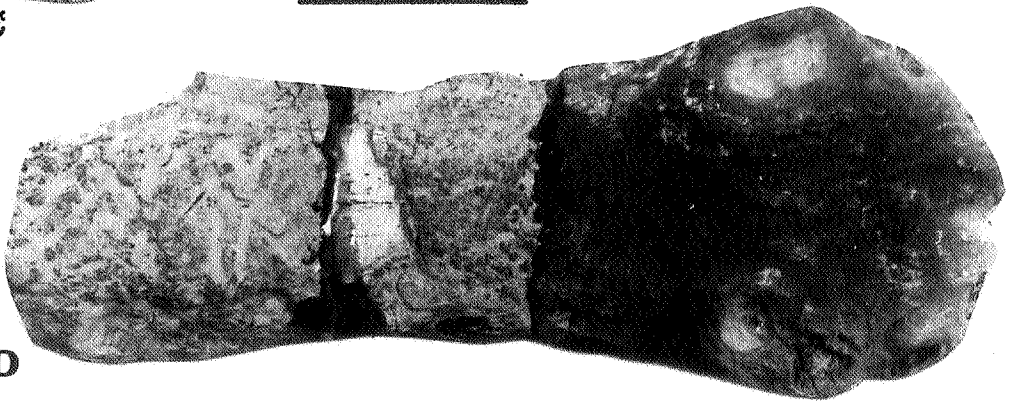
A



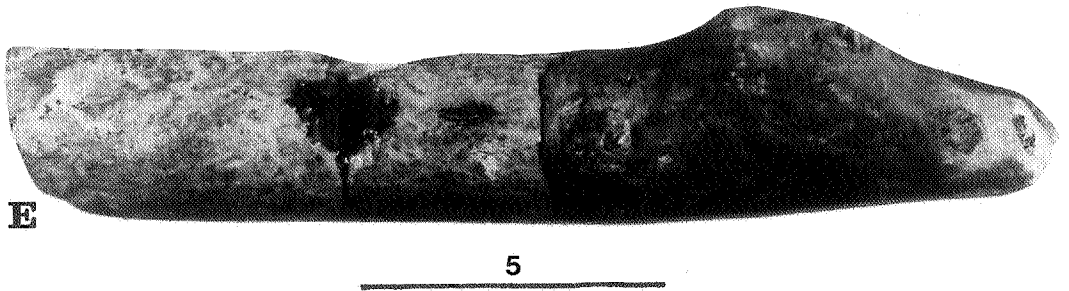
B



C



D



E

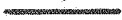
PLANCHE 3

Steneosaurus megistorhynchus (MMT P28-1); Bathonien supérieur de Dommartin-les-Toul, France. A: vertèbre cervicale, vue antérieure; B: vertèbre dorsale, vue postérieure; C: vertèbre sacrée, vue postérieure; D: dent; E: calcaneum gauche, vue dorsale. Echelles en mm.



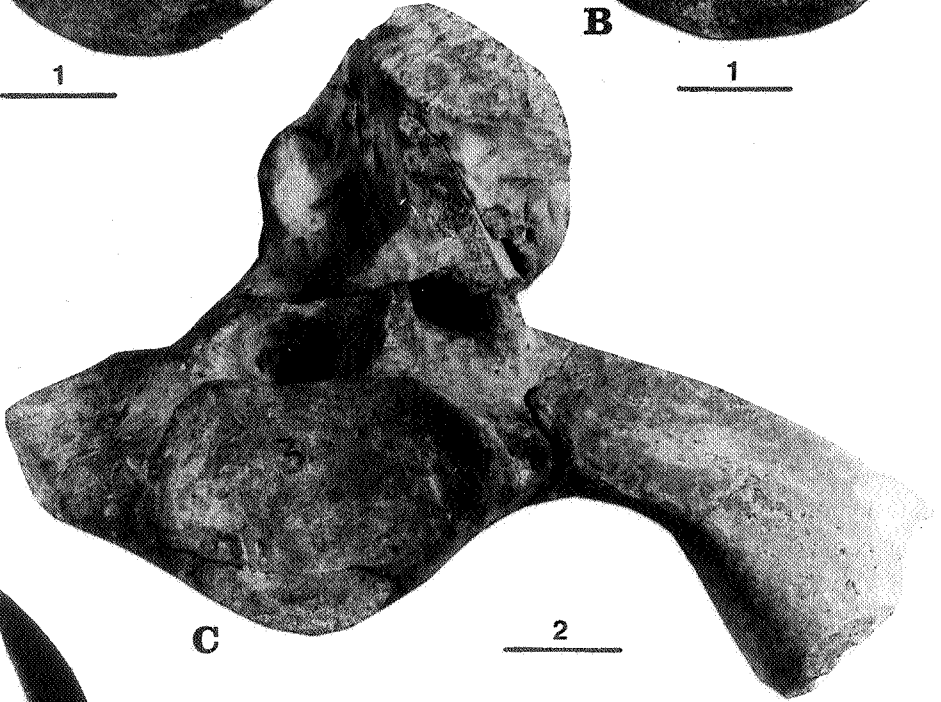
A

1



B

1

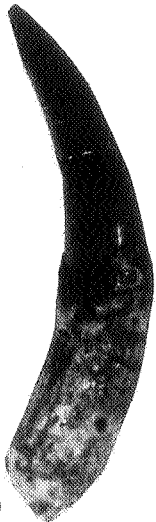


C

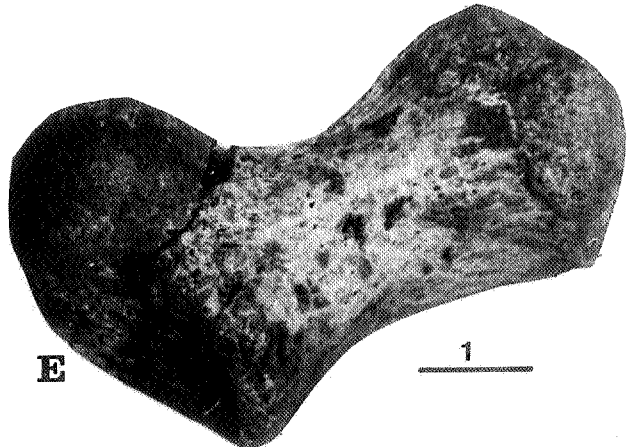
2



1



D



E

1

