

Etude d'un *Metriorhynchus brachyrhynchus*
(Thalattosuchia ; Metriorhynchidae) des
Falaises des Vaches Noires (Normandie,
Calvados).



Résumé :

Les **Falaises des Vaches Noires** (France, Normandie, Calvados) représentent un gisement où de nombreux fossiles de crocodiliens ont pu être retrouvés. Malheureusement ces restes sont relativement fragmentaires. L'individu étudié ici provient de la collection Follet. Il a été acquis par le Paléospace l'Odyssée (Villers-sur-mer) en 2010 et a comme particularité d'être un des rares spécimens « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus* sub-complet retrouvé à ce jour dans ce gisement. Son étude a permis d'une part une description précise de cette espèce, d'autre part de créer un nouveau **modèle d'estimation de la taille** des fémurs par rapport à la longueur de l'ischion. Le spécimen étant sub-complet il permet d'avoir un avis critique sur les modèles d'estimation de la taille totale de ces animaux. La partie distale de la queue présente une **flexure**. Celle-ci, par analogie avec les sélaciens, montre une caractéristique commune avec les **Lamnidae**. Ceci permet de conforter l'hypothèse selon laquelle ces animaux pouvaient pratiquer, au moins, des phases de nage soutenue et étaient capables d'accélération pour attraper leurs proies. L'observation de traces sur la partie externe de la mandibule gauche laisse à penser que l'animal s'est fait attaquer *post-mortem* par un autre Metriorhynchidae, confirmant par ce fait le côté charognard de ces derniers et leur **régime alimentaire** opportuniste.

Mots-clés : Falaises des Vaches Noires, « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus*, Modèle d'estimation de la taille, Ischion, Flexure, Lamnidae, régime alimentaire.

Abstract :

The **Vaches Noires cliffs** (France, Normandy, Calvados) represent a deposit where many fossils of crocodilians have been found. Unfortunately These remains are relatively fragmentary. The specimen studied here comes from the Follet collection. It was acquired by the Paleospace Odyssée (Villers-sur-mer) in 2010 and has the distinction of being one of the rare "*Metriorhynchus*" *brachyrhynchus* sub-complete fossils found so far in this deposit. Its study allowed on the one hand a precise description of this species, on the other hand to create a new **size estimation model** of the femurs with the length of the **ischion**. The specimen being sub-complete, it allows to have a critical opinion on the estimation models of the total size of these animals. The distal part of the tail has a **flexure**, which one, by analogy with the selacians, shows common characteristic with **Lamnidae**. This fact confirms the hypothesis that these animals practiced, at least, sustained swimming phases and were able to speed up to catch their prey. Marks observation on the outer part of the left mandible suggests that the animal was attacked *post-mortem* by another Metriorhynchidae, confirming the scavenger behaviour of these animals and their opportunistic **diet**.

Key words : Vaches Noires cliffs, « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus*, Size estimation model, Ischion, Flexure, Lamnidae, diet.

Table des matières

| | |
|--|----|
| Introduction : | 1 |
| Classification : | 2 |
| Contexte géologique : | 5 |
| Matériels et méthodes : | 7 |
| Résultats : | 7 |
| Description : | 7 |
| Le crâne : | 7 |
| Les mandibules : | 8 |
| Mandibule droite : | 9 |
| Mandibule gauche : | 9 |
| L'atlas/axis : | 9 |
| Les vertèbres cervicales : | 9 |
| Les vertèbres dorsales : | 10 |
| Les vertèbres sacrées : | 10 |
| Les vertèbres caudales : | 10 |
| Dent : | 11 |
| Ischion : | 11 |
| Fémurs : | 11 |
| Discussion : | 12 |
| Identification : | 12 |
| Estimation de la taille : | 12 |
| Remarques sur la régression linéaire : | 14 |
| Paléoécologie : | 14 |
| Taphonomie : | 16 |
| Conclusion : | 18 |
| Remerciements : | 19 |
| Bibliographie : | 19 |

Introduction :

Le Jurassique du Calvados est très connu notamment pour le Callovien supérieur et l'Oxfordien (-166,1 à -157,3 Ma) des Falaises des Vaches Noires (Fig. 1) situées entre Villers-sur-mer et Houlgate. Ces dernières sont mondialement célèbres, non seulement, grâce à la quantité de fossiles qu'elles renferment mais aussi parce qu'elles ont influencé l'histoire de la paléontologie (Buffetaut, 2008). Parmi les restes de vertébrés que l'on peut y retrouver (Ichthyosaures, plésiosaures,

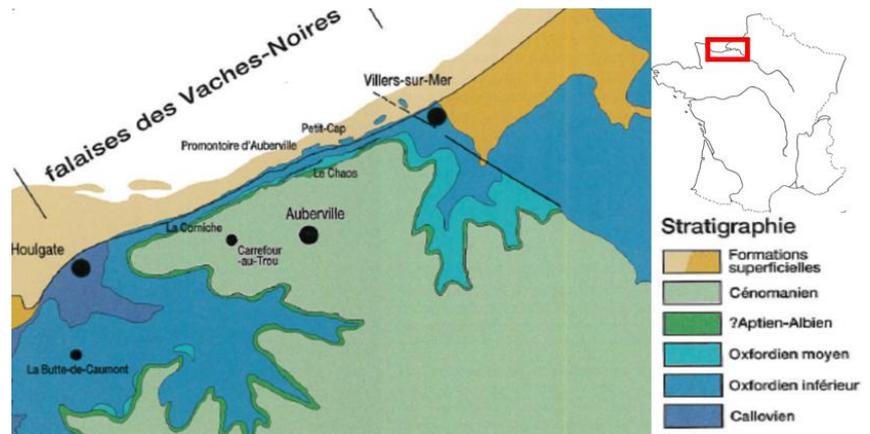


Figure 1 : Carte géologique simplifiée des falaises des Vaches-Noires et du pays d'Auge. Echelle 1/50000. Modifiée de Lebrun & Courville, 2013.

pliosaures, dinosaures...) ce sont ceux des crocodiliens qui sont les plus abondants dans le Callovien supérieur de Villers-sur-mer. Malheureusement cette couche étant aujourd'hui ensablée, elle n'apparaît que sporadiquement lors de grandes marées ou de tempêtes. La présence de crocodiliens est connue depuis le XIX^{ème} siècle. George Cuvier, Eudes-Deslongchamps, et Geoffroy Saint Hilaire (Cuvier, 1800 ; Geoffroy Saint-Hilaire, 1825 ; Eudes-Deslongchamps, 1896) ont étudié ces restes. Mais il faut aussi tenir compte des recherches faites de l'autre côté de la Manche, où le gisement de "l'Oxford Clay", contemporain de celui des Vaches Noires, a livré lui aussi beaucoup de restes de crocodiliens. Charles William Andrews en dressera une monographie en 1913. 2 familles de Thalattosuchia (Fraas, 1901) semblent être présentes dans ces 2 gisements, les Teleosauridae (Geoffroy, 1831) et les Metriorhynchidae (Fitzinger, 1841). La première regroupe les Thalattosuchia avec des plaques dermiques, des orbites orientées vers le haut et vers l'avant et des petits préfrontaux en position latérale (Buffetaut, 1982). La 2^{ème} famille ne présente pas de plaques dermiques, les orbites sont en position latérale, il y a une réduction des membres antérieurs, les préfrontaux sont proéminents et situés en avant des orbites ; on note l'acquisition d'une nageoire caudale hétérocerque et parfois, chez certains individus, la présence d'un anneau sclérotique (Buffetaut, 1982).

L'étude portera sur la description d'un « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus* (sensu Young et al., 2012a) (MPV 2010.3.610) découvert, mais on ne sait pas en quelle année, par le paléontologue amateur André Follet et acquis par le Paléospace l'Odyssée à Villers-sur-mer en 2010. Ce spécimen est remarquable car il est un des rares Metriorhynchidae sub-complet trouvé dans les Vaches Noires. Le but de cette étude est de fournir une description détaillée des différents éléments qui le composent afin de pouvoir l'identifier et le comparer avec les autres spécimens connus de cette lignée fossile. Le fait qu'il soit sub-complet permet tout d'abord d'avoir un avis circonstancié sur les modèles d'estimation de la taille, de fournir des détails supplémentaires sur le mode de vie des *Metriorhynchus* (paléoécologie) ainsi que sur les phénomènes qui interviennent après la mort de l'animal (taphonomie).

Une première partie sera dédiée à la classification des Metriorhynchidae qui a connu moult changements. Avant 1980, Wenz 1968 et 1970 avait déjà souligné que certaines espèces de *Metriorhynchus* pourraient être

L'approche phylogénétique de [Young & Andrade, 2009](#), établit une révision du genre *Geosaurus* car plusieurs espèces longirostres ont été attribuées au genre *Geosaurus* au début du 20^{ème} siècle ([Fraas, 1901](#) et [Fraas, 1902](#)). Il en résulte la réhabilitation des genres *Cricosaurus* ([Wagner, 1858](#)) et *Rhacheosaurus* ([Von Meyer, 1831](#)) et la disparition du genre *Enaliosuchus*. C'est pour cela qu'on peut voir sur la figure 2 que *G. suevicus* ([Fraas, 1901](#)), *G. araucanensis* ([Gasparini & Dellapé, 1976](#)), *E. Schroederi* ([Kuhn, 1936](#)), *E. macrospondylus* ([Koken, 1883](#)) et *M. elegans* ([Wagner, 1852](#)) sont réunis sous le nom de genre *Cricosaurus*. Cela a généré le regroupement de *Dakosaurus* et *Geosaurus* en un groupe monophylétique. D'après [Young & Andrade, 2009](#), le genre *Geosaurus* pourrait se substituer au genre *Dakosaurus*, mais les auteurs ne souhaitent pas le faire car *Dakosaurus* présente des caractéristiques particulières et un tel changement ne ferait que créer plus de confusion dans une phylogénie déjà complexe ([Young & Andrade, 2009](#)). Pour garder le genre *Dakosaurus* une modification doit être faite : *D.lapparenti* ([Debelmas & Strannoloubsky, 1957](#)) devient *Geosaurus lapparenti*. Les mêmes auteurs ont en outre créé 2 sous-familles, les Geosaurinae et les Metriorhynchinae.

L'article de [Young et al., 2010](#) remet en cause le regroupement d'espèces effectué par [Adams-Tresman en 1987](#) et [Vignaud en 1995](#). En effet les méthodes utilisées par ces derniers ont tendance à catégoriser les Metriorhynchidae en 2 groupes:

-Les brévirostres (le rostre occupe 55% de la longueur du crâne)

-Les longirostres (le rostre occupe 70% de la longueur du crâne)

Au vu des définitions ci-dessus, seule une espèce correspond à la diagnose de brévirostre, *D.andiniensis*, et 3 pour les longirostres, *G. acutus* ([Lennier, 1887](#)), *G. leedsi* et *R. gracilis* ([Meyer, 1831](#)) ([Young et al., 2010](#)).

Les autres Metriorhynchidae ont des crânes de type mésorostre (le rostre représente entre 55% et 70% de la longueur du crâne). C'est pour cela que l'ancienne dichotomie « longirostre » et « brévirostre » est un peu mise à l'écart car elle sous-estime la diversité morphologique des Metriorhynchidae. Cependant, les sous-familles Geosaurinae ([Lydekker, 1889](#)) et Metriorhynchinae ([Fitzinger, 1843](#)), correspondent approximativement aux anciens « brévirostres » et « longirostres » ([Young et al., 2010](#)).

Cette étude révèle aussi que le genre *Metriorhynchus* est paraphylétique. Donc pour que ce genre soit valide plusieurs réarrangements ont dû être faits. Tout d'abord les *Teleidosaurus* qui n'étaient plus considérés comme des Metriorhynchidae depuis [Young & Andrade, 2009](#), se révèlent paraphylétiques. Le nouveau genre *Eoneustes* est donc créé pour les espèces *T. bathonicus* ([Mercier, 1933](#)) et *M. gaudryi* ([Collot, 1905](#)).

Les « brévirostres » Européens classés maintenant dans la sous-famille des Geosaurinae changent de nom de genre, c'est l'ancienne appellation, « *Suchodus* » ([Lydekker, 1890](#)), qui sera utilisée pour *S. brachyrhynchus* et *S. durobrivensis*. De la même façon, les « brévirostres » d'Amérique du Sud ont maintenant comme nom de genre « *Purranisaurus* » ([Rusconi, 1948](#)) pour les espèces, *P. potens* ([Rusconi, 1948](#)), *P. casamiquelai* ([Gasparini & Chong, 1977](#)) et *P. westermanni* ([Gasparini, 1980](#)). Cependant *S. brachyrhynchus* va redevenir « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus* car l'espèce type du genre *Suchodus*, *S. durobrivensis*, présente des caractéristiques propres à la tribu des Geosaurini ([Young et al., 2012a](#)). *S. durobrivensis* ne sera donc plus considéré comme un Geosaurinae basal d'où le fait que désormais *S. brachyrhynchus* porte le nom provisoire de

« *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus*. Idem pour *P. casamiquelai* et *P. westermanni* qui se verront attribuer le nom provisoire de « *Metriorhynchus* » *casamiquelai* et « *Metriorhynchus* » *westermanni* car l'espèce type du genre *Purranisaurus* (*P. potens*) passera dans la tribu des Geosaurini. (Herrera *et al.*, 2015)

Un nouveau genre est créé « *Gracilineustes* » (Wagner, 1858) pour *G.acutus* et *G.leedsii* qui étaient autrefois considérés comme, respectivement, *M. acutus* et *M. superciliosus*.

Les changements de classification qui suivront 2010 seront moindres.

Certains ont déjà été évoqués plus haut avec les changements de nom de genre pour les brévirostrés Européens et Américains. En 2011, deux tribus seront créées, les Rhacheosaurini et les Geosaurini (déjà mentionnées plus haut) par, respectivement, Young *et al.*, 2011a et Cau & Fanti, 2011.

La tribu des Geosaurini est créée pour faire la distinction entre les Geosaurinae dit « basaux » (« *M.* », *brachyrhynchus*, « *M.* », *casamiquelai*, « *M.* », *westermanni*, *N. ammoniticus*) et les autres (*Geosaurus*, *Suchodus*, *Dakosaurus*, *Ieldraan*, *Tyrannoneustes*, *Torvoneustes* et *Plesiosuchus*) (Cau & Fanti, 2011). Idem pour Rhacheosaurini qui sépare les *Rhacheosaurus* et les *Cricosaurus* des *Metriorhynchus* et *Gracilineustes* (Young *et al.*, 2011a). *Dakosaurus manselii* (Hulke, 1870) devient *Plesiosuchus manselii* (Young *et al.*, 2012a) et un

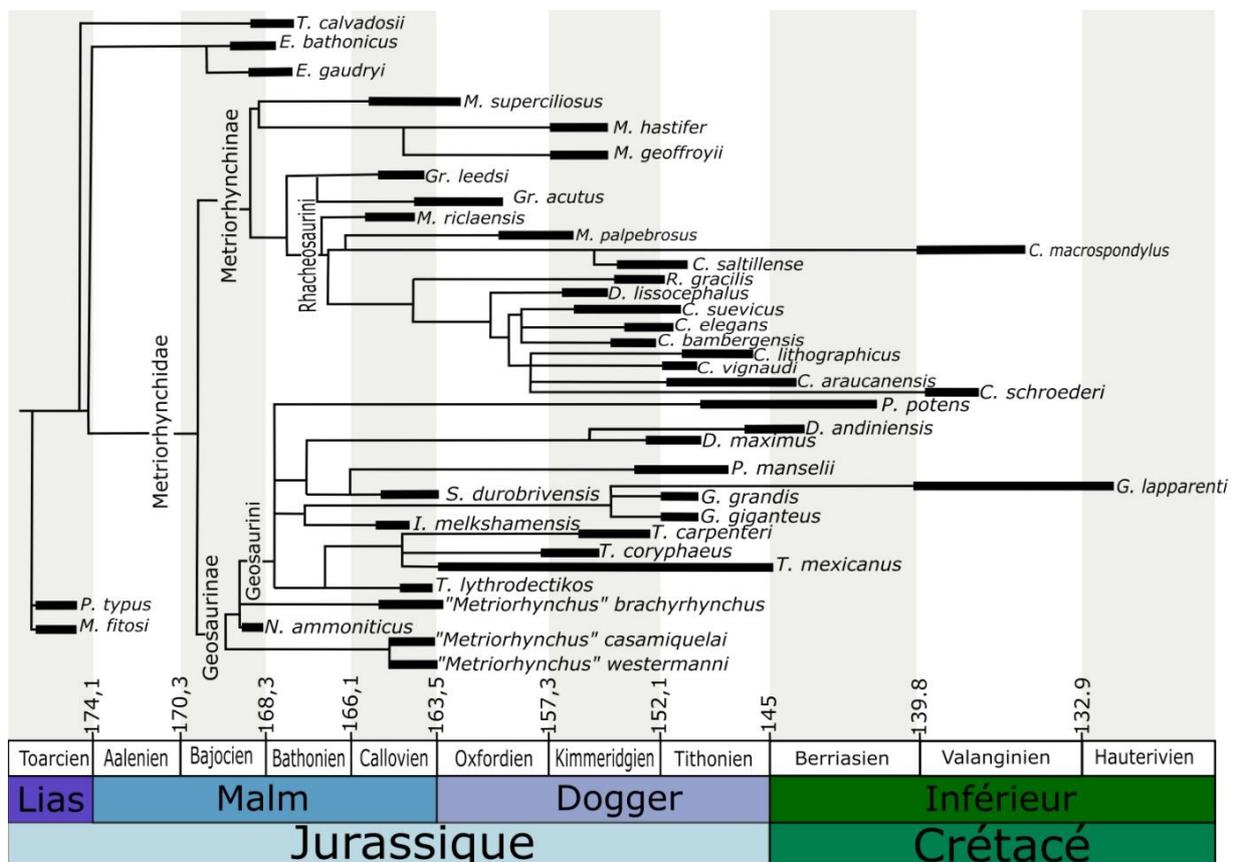


Figure 3 : Classification actuelle et répartition temporelle des Metriorhynchidea au cours du Mésozoïque. Synthèse de Foffa *et al.*, 2017 et de Sachs *et al.*, 2019.

ancien spécimen, découvert par Mr Leeds dans la formation de l'Oxford Clay, qui était considéré comme un *M.brachyrhynchus* s'est vu attribuer le genre et l'espèce *Tyrannoneustes lythrodictikos* (Young *et al.*, 2013b).

L'espèce *Dakosaurus lissocephalus* (Seeley, 1869) ne sera plus considérée comme un *Dakosaurus stricto sensu* (Young *et al.*, 2012b) car l'holotype de cette espèce (CAMSM J.29419) ne présente pas les caractéristiques propres au genre *Dakosaurus* (Young *et al.*, 2014).

M. littoreus est présent sur la figure 2 et pas sur la figure 3 car il n'est pas exclu que ce dernier soit un *M. geoffroyii*. (Young *et al.*, 2010)

En parallèle de ces changements, d'autres espèces de Metriorhynchoidea seront découvertes (surlignées en vert dans la figure 2) et la figure 3 montre l'état de la classification des Metriorhynchoidea actuellement.

Comme nous pouvons le voir la classification a subi d'importants changements ces dernières décennies et elle est encore loin d'être « stable » (en témoigne par exemple les noms provisoires pour les brévirostrés du Callovien européen et sud américain cités plus haut). Ceci rend la dénomination taxonomique des Metriorhynchidae compliquée.

Contexte géologique :

Les Falaises des Vaches Noires, qui se situent entre Villers-sur-mer et Houlgate, présentent des roches d'âges différents, découpées en plusieurs unités lithostratigraphiques. (Fig.4)

Marnes de Dives :

Les Marnes de Dives datent du Callovien supérieur (Zone à *Athleta* et *Lamberti*). Elles se caractérisent par une sédimentation d'éléments terrigènes (Illite, kaolinite et vermiculite) (Poisson, 1962) dans un milieu calme avec des niveaux pyriteux et quelques niveaux carbonatés (Dugué *et al.*, 1998). Ce niveau est très riche en

fossiles, c'est dans ce dernier que la majorité des restes de crocodiliens ont été trouvés (Hua, 2013).

Marnes de Villers aux Argiles à *Lopha gregarea* (Zone à *Mariae* à zone à *Cordatum*) :

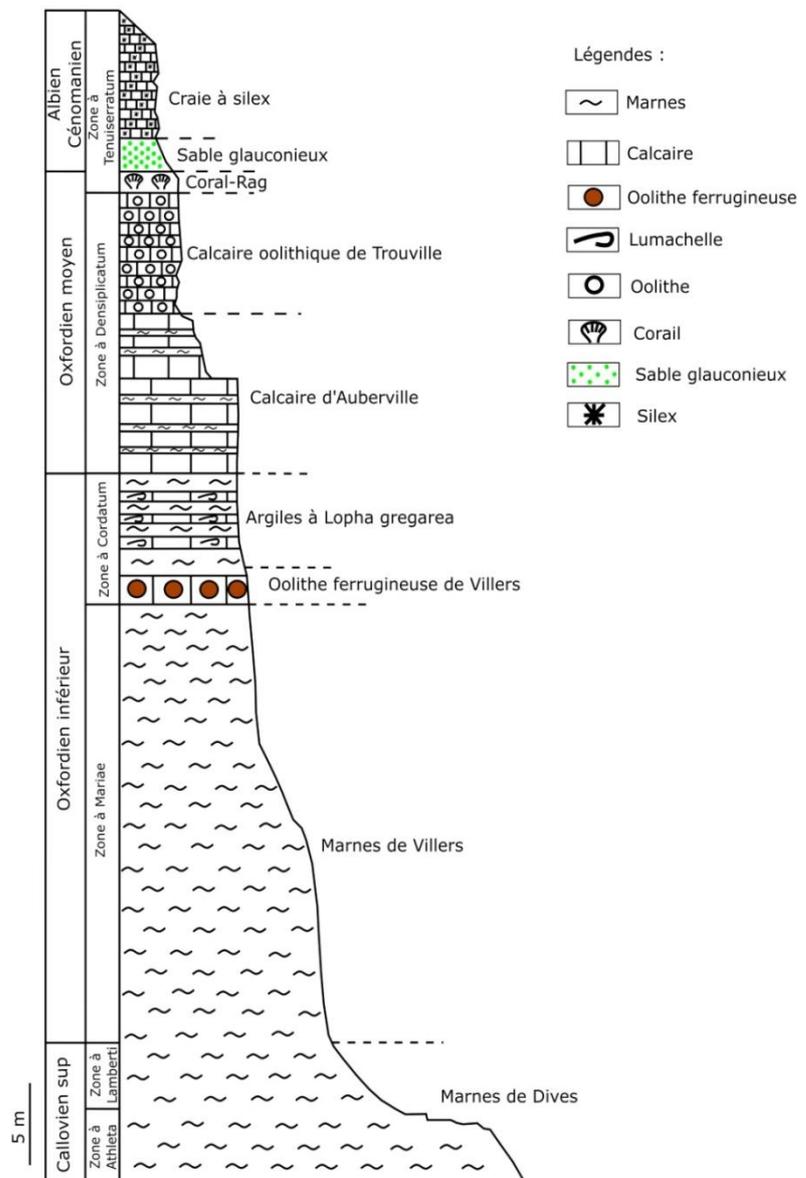


Figure 4 : Coupe synthétique des Falaises des Vaches Noires. Modifiée de Lebrun & Courville, 2013.

Les Marnes de Villers correspondent à l'Oxfordien inférieur (Zone à Mariae). Le milieu de dépôts est toujours calme mais le taux de sédimentation augmente si on compare avec le sommet des Marnes de Dives (La zone à Lamberti fait à peu près 5 mètres d'épaisseurs et la Zone à Mariae fait une vingtaine de mètres de puissance) (Dugué *et al.*, 1998). Les fossiles sont plus rares dans ce niveau mais des restes de *Thalattosuchia* ont déjà été retrouvés (Hua, 2013). Au-dessus nous avons l'Oolithe ferrugineuse de Villers (Zone à Cordatum) qui est reconnaissable à sa couleur ocre. Les oolithes ferrugineuses et la faune (notamment d'ammonites) retrouvées dans cette unité témoignent d'un ralentissement de la sédimentation ainsi que d'un réchauffement des eaux (Lebrun & Courville, 2013). Le niveau sus-jacent, Argiles à *Lopha gregarea*, correspond au dernier niveau de l'Oxfordien inférieur. Il est caractérisé par la présence de biostrome à *Actinostreon gregareum* (anciennement nommé *Lopha gregarea*). La sédimentation est équivalente avec celle des Marnes de Dives et des Marnes de Villers (Dugué *et al.*, 1998).

Calcaires d'Auberville au Coral rag (Zone à *Densiplicatum* à Zone à *Tenuiserratum*) :

Durant l'Oxfordien moyen le faciès sédimentaire va changer. Des Marnes de Dives aux Argiles à *Lopha gregarea* nous étions dans une vasière peu profonde. Ici la sédimentation devient carbonatée et nous avons la mise en place d'une plateforme. Beaucoup de figures sédimentaires peuvent être retrouvées dans le Calcaire d'Auberville indiquant un milieu de dépôts moins profond. La présence de smectites ainsi que d'ammonites d'affinités mésogéennes dans le sédiment indique une élévation de la température. (Dugué *et al.*, 1998). Cette tendance s'amplifie comme en témoigne le Calcaire oolithique de Trouville et le Coral-Rag, typiques d'un environnement peu profond (Dugué *et al.*, 1998).

Crétacé (Albien-Cénomaniens) :

Une lacune sédimentaire (d'à peu près 50 Ma) est présente entre le Coral-Rag et le Crétacé. La sédimentation reprend durant l'Albien supérieur avec du sable glauconieux suivi d'un niveau à craie glauconieuse. Ensuite on retrouve la Craie à silex (Lebrun & Courville, 2013).

L'origine stratigraphique du spécimen MPV 2010.3.610 est difficile à établir car aucune information relative à la strate où il a été récolté n'a été fournie. Mais, des restes de *Thalattosuchia* ont été retrouvés dans les Marnes de Dives (Callovien supérieur) et dans les Marnes de Villers (Oxfordien inférieur) (Hua, 2013).

La gangue présente autour des ossements est marneuse ce qui coïncide avec les niveaux décrits précédemment. Il est probable que le spécimen provienne du Callovien supérieur car l'individu est relativement complet et les Marnes de Dives qui affleurent sur l'estran permettent de trouver des squelettes quasiment entiers. Les restes trouvés dans les Marnes de Villers sont, à l'inverse de ceux des Marnes de Dives, fragmentaires. En effet à cause de l'érosion les ossements se dispersent et apparaissent de manière isolée sur l'estran. De plus l'approfondissement du milieu durant l'Oxfordien inférieur peut expliquer la faible occurrence des *Metriorhynchidae* dans ce niveau (Hua, 2013). Pour confirmer l'origine stratigraphique du spécimen il serait intéressant d'effectuer une étude micropaléontologique des chacun des niveaux cités précédemment chose qui n'a jamais été faite sur ce gisement pourtant très célèbre.

Matériels et méthodes :

Le spécimen étudié fait partie de la collection Follet et a été acquis par le Paléospace l'Odyssée en 2010 par préemption, et il est labélisé « collection musée de France », et porte désormais le numéro d'inventaire MPV 2010.3.610. Il se compose d'un crâne sans prémaxillaire, de la mâchoire, de l'atlas/axis, de 4 vertèbres cervicales, 13 vertèbres dorsales, 2 vertèbres sacrées, 26 vertèbres caudales, l'ischion droit et de 2 fémurs (gauche et droit).

Résultats :

Sous-Ordre : Mesosuchia Huxley 1875

Infra-Ordre : Thalattosuchia Fraas 1901

Famille : Metriorhynchidae Fitzinger 1843

Genre : *Metriorhynchus* Von Meyer 1830

Espèce : *M. brachyrhynchus* Eudes-Deslongchamps 1868

Description :

Les cassures présentent sur les différents éléments du fossile sont toutes récentes. Cela pourrait s'expliquer par le fait que le Callovien supérieur des Vaches Noires affleure sur l'estran, zone de balancement des marées. Le temps pour extraire l'animal est donc limité ; il est alors difficile de prendre toutes les précautions nécessaires à la bonne conservation des os pendant la récolte.

Le crâne :

Ce dernier est encore dans la gangue, on peut cependant distinguer sur sa face dorsale (Fig.5) les maxillaires, les nasaux, les préfrontaux, le frontal, le postorbitaire, le pariétal et le squamosal. Des fragments de côtes, une dent et une partie de la mandibule droite sont également présents dans la gangue qui entoure le crâne.

L'extrémité du crâne n'est pas conservée, en effet il manque la partie distale des maxillaires, des nasaux ainsi que les prémaxillaires.

Les nasaux présentent sur leurs faces dorsales des fissures cristallisées. Ils sont de forme allongée, légèrement bombés, séparés par un sillon longitudinal relativement prononcé. Les sutures liant les nasaux aux maxillaires en latéral, les nasaux aux préfrontaux sur les bords supérieurs et les nasaux au frontal au centre, sont très visibles.

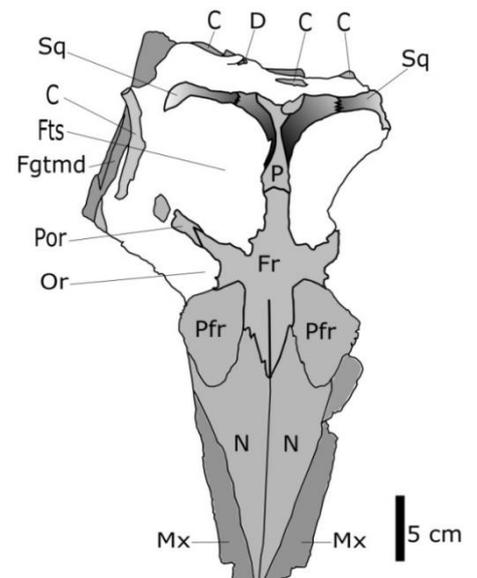


Figure 5 : Schéma du crâne du spécimen MPV 2010.3.610 en vue dorsale. Mx : Maxillaire ; N : Nasal ; Pfr : Préfrontal ; Fr : Frontal ; Or : Orbite ; Por : Postorbitaire ; P : Pariétal ; Fgtmd : Fragment de la mandibule droite ; Fts : Fosse temporale ; C : Côte ; Sq : Squamosal ; D : Dent.

Le préfrontal gauche est cassé sur sa partie externe mais le droit est quasiment complet, seule l'extrémité de la partie anguleuse est cassée. On peut estimer l'angle formé par les bords latéraux du préfrontal droit à approximativement 90°. Les deux sont en connexion avec le reste du crâne.

Le frontal est quasi complet, il ne manque que l'extrémité supérieure gauche. Il est relativement développé, sa surface est lisse et la suture entre ce dernier et les nasaux forme un V avec l'apex orienté antérieurement. On peut voir sur l'extrémité supérieure droite que l'os est en connexion avec le postorbitaire.

Le pariétal est visible ainsi qu'une partie des squamosaux. Bien qu'aucune des fosses temporales ne soit complète on peut deviner que la forme de celle de droite est un parallélogramme. (Largeur : 7,5 cm et hauteur : 10 cm).

En vue ventrale (Fig.6) on observe qu'il manque la partie antérieure des maxillaires. Le maxillaire gauche est endommagé dans sa partie supérieure. On peut observer quelques alvéoles dentaires de forme circulaire sur les maxillaires, 6 à gauche et 3 à droite. Les autres alvéoles dentaires sont encore dans la ganguie mais il ne doit pas y en avoir plus de 18 par maxillaire. La suture entre les maxillaires et les palatins forme un M orienté antérieurement.

Les palatins sont cassés au niveau des orbites et on ne voit pas la continuité de l'os. La cassure est récente, et s'est probablement produite pour les raisons déjà citées plus haut.

Les ptérygoïdes ne sont pas conservées et seules les parties proximales des basisphénoïdes sont présentes. Le reste de la quille formé par les basisphénoïdes et les ptérygoïdes a dû être cassé durant le prélèvement.

Une partie des carrés est visible, celui de gauche est un peu plus discernable que le droit, ce dernier est en partie dans la ganguie. Les carrés forment un sillon dans lequel doit venir s'apposer l'articulaire.

En vue latérale droite (Fig.7) on peut voir l'os lacrymal entouré par le jugal, le préfrontal, le nasal et la fosse préorbitaire qui forme une gouttière.

Les mandibules :

La mâchoire est conservée sur le spécimen bien qu'elle soit en plusieurs fragments. (cf. annexe : Planche I, fig. 1a à 5)

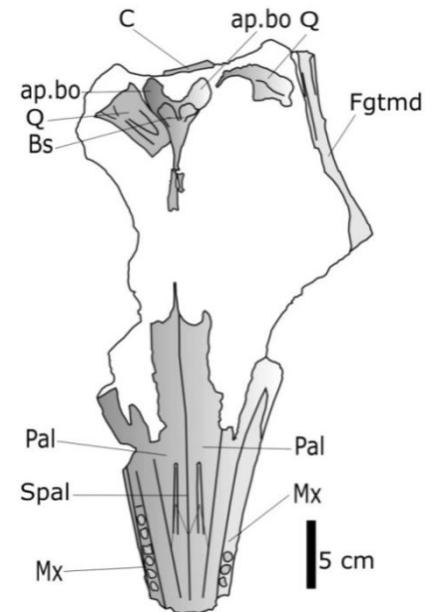


Figure 6 : Schéma du crâne du spécimen MPV 2010.3.610 en vue ventrale. Mx : Maxillaire ; Spal : Sillon du palatin ; Pal : Palatin ; Bs : Basisphénoïde ; Q : Carré ; Fgtmd : Fragment de la mandibule droite ; ap.bo : Apophyse basioccipitale ; C : Côte.

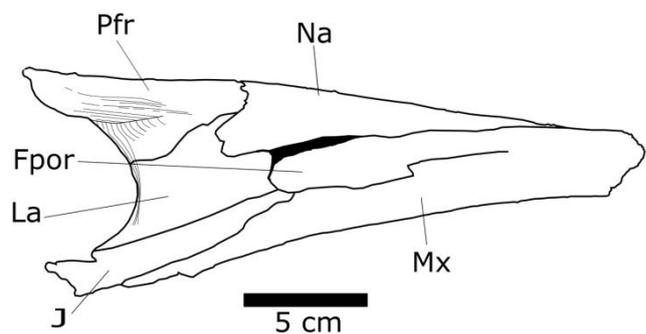


Figure 7 : Schéma du rostre du spécimen MPV 2010.3.610 en vue latérale droite. J : Jugal ; La : Lacrymal ; Fpor : Fenêtre préorbitaire ; Pfr : Préfrontal ; Na : Nasal ; Mx : Maxillaire.

Mandibule droite :

La mandibule droite est quasi complète et séparée en 3 fragments, il nous manque la partie distale de cette dernière et il y a une zone manquante entre l'articulaire et la suite de la mandibule. Sur le premier fragment on peut voir l'articulaire, le préarticulaire, l'angulaire et le surangulaire (*cf.* annexe : Planche I, fig. 2). La partie suivante de la mandibule se trouve dans le même bloc que le crâne (Fig.5 ; *cf.* annexe : Planche I, fig. 1a et 1b). Sur ce fragment on retrouve la suite du surangulaire et de l'angulaire ainsi que le coronoïde et le splénial. Sur la dernière partie (*cf.* annexe : Planche I, fig. 2) on peut voir le dentaire mais les alvéoles ne sont pas visibles car encore dans la ganguie.

Mandibule gauche :

La mandibule gauche comme la droite est séparée en 3 parties. (*cf.* annexe : Planche I, fig. 2, 3 et 5). La partie proximale (*cf.* annexe : Planche I, fig. 5) est semblable à celle de la mandibule droite. On y retrouve l'articulaire avec le préarticulaire, l'angulaire et le début du surangulaire.

La 2^{ème} partie (*cf.* annexe : Planche I, fig. 3) est l'équivalent du 2^{ème} fragment de la mandibule droite. Sa particularité réside dans la présence de 3 traces sur la face externe et de 2 sur la face interne. Ce point sera explicité dans la taphonomie. La dernière partie (*cf.* annexe : Planche I, fig.2) est composée du dentaire où 9 alvéoles sont visibles, mais il doit probablement y en avoir plus car le dentaire n'est pas entier et une partie de ce dernier est sous la ganguie. Ces alvéoles ont une forme plus ovale que celles présentes sur les maxillaires vus précédemment. En regardant la position de la mandibule par rapport au crâne on peut voir que celle-ci est désaxée, ce point sera aussi traité dans la taphonomie.

L'atlas/axis :

L'atlas/axis sont préservés mais l'épine neurale et la diapophyse sont cassées, il manque également la côte de l'atlas. (*cf.* annexe : Planche II, fig.1 ; Fig.8). Le pleurocentre et l'os odontoïde sont fusionnés avec l'épine neurale. L'os odontoïde est soudé à l'arche de l'atlas. L'hypocentre est connecté avec l'os odontoïde mais est séparé du centrum. Les sutures de connexion sont encore toutes visibles. L'hypocentre est plus long que l'os odontoïde (2 cm de long pour 1,1 cm).

Les vertèbres cervicales :

4 vertèbres cervicales sont conservées (*cf.* annexe : Planche II, fig. 2 à 5). Les côtes sont absentes et les zygapophysies sont cassées, il reste une prézygapophysie sur la 1^{ère} vertèbre cervicale et les postzygapophysies sur la dernière vertèbre. Les épines neurales des vertèbres 1, 2 et 3 sont toutes cassées sur dans leur partie postérieure. Les vertèbres sont de forme amphicoele et les parapophysies sont situées sur le centrum. Les arcs

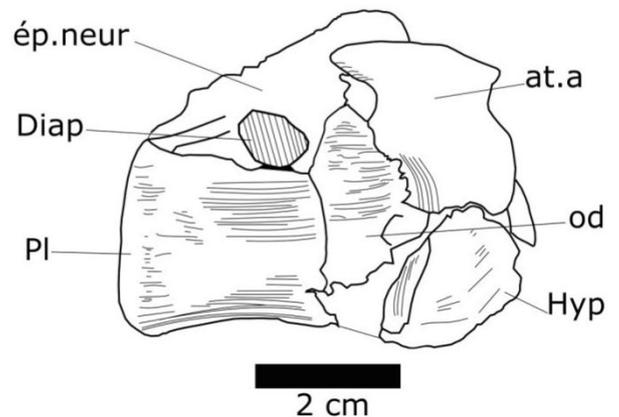


Figure 8 : Schéma de l'Atlas/axis du spécimen MPV 2010.3.610 en vue latérale droite. Pl : pleurocentre ; Hyp : Hypocentre ; at.a : Arche de l'atlas ; ép.neur : Epine neurale ; Diap : Diapophyse ; od : Os odontoïde.

neuraux sont fusionnés aux centrums mais les sutures du neurocentre sont encore visibles. La dernière vertèbre cervicale (*cf.* annexe Planche II, fig. 5) est reconnaissable car la parapophyse est au niveau de la suture du neurocentre mais elle n'est pas encore passée du côté de l'arc neural (Andrews, 1913). La longueur des centrums augmente au fur et à mesure, on passe de 3,1 cm à 3,5 cm de long entre la première (*cf.* annexe : Planche II, fig.2) et la dernière vertèbre cervicale (*cf.* annexe : Planche II, fig. 5). Les centrums sont tous plus longs que hauts. L'hypapophyse devient de plus en plus prononcée au fur et à mesure de la succession des vertèbres. La prézygapophyse conservée sur la première vertèbre cervicale forme un angle obtus ($> 90^\circ$) (*cf.* annexe : Planche II fig. 2). Sur la vertèbre 4 on peut voir les postzygapophysies qui forment un angle aigu ($<90^\circ$) (*cf.* annexe : Planche II fig. 5).

Les vertèbres dorsales :

13 vertèbres dorsales ont pu être conservées sur le spécimen (*cf.* annexe : Planche II, fig. 6 à 11 et Planche III, fig. 1 à 4). Elles sont de forme amphicoele. Les épines neurales sont toutes cassées à différents niveaux. Les prézygapophysies sont conservées sur les vertèbres 7, 8 et 10 (*cf.* annexe : Planche II, fig. 11 et Planche III, fig. 1 et 3) et les postzygapophysies sont visibles sur les vertèbres 1, 2, 5, 7 et 12 (*cf.* annexe : Planche II, fig. 6, 7, 9 et 11 et Planche III, fig. 4). L'angle formé par les zygapophysies est aigu. Les parapophysies sont maintenant alignées avec les diapophysies. La première vertèbre (*cf.* annexe : Planche II, fig. 6) peut être identifiée par le fait que la parapophyse ne se situe pas encore devant la diapophyse. (Andrews, 1913). Au fur et à mesure, les vertèbres dorsales ont tendance à avoir leur centrum qui s'allonge (de 3.7 cm à 4 cm pour la dernière vertèbre). L'hypapophyse encore légèrement prononcée sur la première vertèbre dorsale disparaît au fur et à mesure, la partie ventrale du centrum devient alors arrondie. La "2^{ème} vertèbre dorsale" (*cf.* annexe : Planche II, fig. 7) est dans un bloc où des côtes sont présentes. On peut voir l'extrémité distale d'une côte de vertèbre dorsale intermédiaire caractérisée par le processus diapophysial plus grand que le processus parapophysial. Un autre type de côte est présent avec un processus diapophysial de longueur subégale avec le processus parapophysial typique des vertèbres dorsales antérieures (Andrews, 1913). Les vertèbres "4 et 5" (*cf.* annexe : Planche II, Fig. 8) sont dans un seul et même bloc et en connexion, contrairement aux vertèbres dorsales "9 et 10" (*cf.* annexe : Planche III, Fig. 2 et 3) et "11, 12, et 13" (*cf.* annexe : Planche III, Fig. 4) qui sont dans le même bloc mais pas en connexion. La suture des neurocentres est visible sur la totalité des vertèbres dorsales présentes mais est beaucoup moins prononcée sur les 3 dernières.

Les vertèbres sacrées :

Elles sont aux nombres de 2 (*cf.* annexe : Planche III, fig.4) et en connexion. Dans les 2 cas, les arcs neuraux des vertèbres ne sont pas conservés. L'insertion des côtes se fait ici sur l'arc neural et le centrum. Ces vertèbres particulières sont reconnaissables grâce à la présence de côtes sacrées obliques, orientées vers le bas. (Bigot, 1896 ; Andrews, 1913). Bien que celles-ci soient cassées dans leurs parties distales on voit l'orientation.

Les vertèbres caudales :

On compte 26 vertèbres caudales. Sur quasiment toutes ces vertèbres (excepté *cf.* annexe : Planche IV, Fig 12) les arcs neuraux et les apophysies transverses sont absents.

Ces vertèbres se caractérisent par le fait que les premières présentent des apophyses transverses sur le centrum. Celles-ci ont tendance à se réduire au fur et à mesure et elles disparaissent à la 14^{ème} vertèbre (*cf.* annexe : Planche III, Fig. 4-10 ; Planche IV, Fig. 1-5) comme le décrit [Andrews, 1913](#). Cela permet de les placer précisément sur le spécimen MPV 2010.3.610. La longueur des centrams tend à se réduire quand on progresse vers la partie postérieure de la queue (4,2 cm à 2,1 cm). On note une flexure sur la partie distale de cette dernière, au niveau de la 25^{ème} vertèbre caudale ([Hua, 1997](#)). Cette flexure se traduit par des modifications au niveau des vertèbres. L'épine neurale, d'ordinaire inclinée postérieurement, s'oriente maintenant vers l'avant, comme on peut le voir sur la vertèbre figurée planche IV, Fig. 12. On peut observer aussi que les facettes d'apposition ne sont plus parallèles. En plus de cette réorientation de l'épine neurale, les vertèbres tendent à s'aplatir latéralement dans la zone proximale de la queue. On note un changement dans l'orientation des zygapophyses : avant la flexure, les prézygapophyses forment un angle très aigu, (*cf.* annexe : planche IV, Fig. 4) et au niveau de la flexure elles forment un angle obtus. Des chevrons, normalement présents au niveau de la queue de l'animal, sont absents sur le spécimen. Cependant, on peut retrouver sur les vertèbres caudales 2 à 24 les facettes des chevrons qui sont situées sur le bord postérieur des centrams. Bien qu'il soit difficile de l'affirmer avec certitude car la première vertèbre caudale est encore dans la gangue, il ne semble pas y avoir de facette sur cette vertèbre. On peut supposer que la première vertèbre caudale ne possédait pas de chevrons et que ces derniers ne sont présents qu'à partir de la deuxième vertèbre.

Dent :

La dent mentionnée dans la figure 5, a pu être extraite (Fig.9). Cette dernière mesure 0.9 cm de long et 0.4 cm de large (à la base). Elle est aplatie labiolingualement et est courbée vers l'intérieur. Une carène sépare les parties labiale et linguale. La partie linguale est plus épaisse, et présente une ornementation avec des rides orientées dans l'axe apicobasal alors que la partie labiale ne présente pas d'ornementations particulières.



Figure 9 : Dent du spécimen MPV 2010.3.610. A : vue labiale, B : vue linguale et C : vue latérale gauche. Barre d'échelle : 5 mm.

Ischion :

Sur l'individu, seul l'ischion droit est présent et presque complet. On observe des cassures récentes sur le flanc droit. L'acetabelum est conservé mais le processus antérieur de l'ischion est brisé. La symphyse est sub-complète. (*cf.* annexe : Planche IV, fig. 16)

Fémurs :

Deux fémurs ont été fournis avec le squelette, le droit (*cf.* annexe : Planche IV, fig. 17) et le gauche (*cf.* annexe : Planche IV, fig. 18). Après vérification, ces derniers ne faisaient pas partie du même lot lors de l'acquisition du spécimen par le Paléospace l'Odyssée. Ceux-ci sont "entiers" et mesurent tous les deux 28 cm de long. Ces 2 fémurs ne sont plus considérés comme faisant partie du spécimen MPV 2010.3.610 (cela est explicité dans la

partie estimation de la taille dans la suite du rapport) mais font maintenant partie d'un autre lot, MPV 2010.3.611.

Discussion :

Identification :

Plusieurs éléments diagnostiques permettent d'identifier les restes étudiés comme appartenant à un « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus*. Tout d'abord la forme amphicoele des vertèbres puis le fait que l'os lacrymal soit entouré par le jugal, le préfrontal, le nasal et la fosse préorbitaire est typique des *Thalattosuchia* et plus précisément des *Metriorhynchidae* (Buffetaut, 1982). D'après la diagnose de Young *et al.*, 2013 ce spécimen se rapprocherait de *Suchodus brachyrhynchus* (redevenu « *M.* *brachyrhynchus*) car il a un hypocentrum plus long que l'os odontoïde sur l'atlas/axis, les centrums de ses vertèbres cervicales sont plus longs que hauts et les préfrontaux forment un angle approximatif de 90° au niveau des marges latérales de l'os. Les caractéristiques de la dent (ornementations sur la partie linguale et absentes sur la partie labiale) sont aussi typiques de *S. brachyrhynchus* d'après Young *et al.*, 2013. Cependant, bien que la diagnose de *S. brachyrhynchus* corresponde avec le spécimen étudié, ce dernier montre un caractère différent des *Geosaurinae*. En effet ceux-ci présentent normalement une ligne de suture en forme de U entre les palatins et les maxillaires (Young *et al.*, 2010) alors qu'ici, elle est en forme de M ce qui est un caractère de la sous-famille des *Metriorhynchinae* (Young *et al.*, 2010). Si on compare avec un autre « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus* (NHM R. 3700) (Andrews, 1913) on peut voir que la forme de la suture entre le palatin et le maxillaire forme un U. Le spécimen MPV 2010.3.610 possède donc un caractère différent. Cependant Adams-Tresman, 1987 a déjà mis en évidence la variabilité de la forme des sutures entre le frontal et les nasaux et entre les maxillaire et les prémaxillaires. Elle a conclu que ces sutures ne peuvent pas être considérées comme étant des caractères discriminants entre les brévirostrés et les longirostrés. Il n'est pas impossible que cela soit le cas pour la suture entre les maxillaires et les palatins. Il serait intéressant de réexaminer ce critère sur l'ensemble des spécimens découverts.

Estimation de la taille :

L'inconvénient des spécimens de "grands" vertébrés est qu'ils sont souvent fragmentaires. Ce qui est le cas des *Metriorhynchidae* normands. Si on compare le spécimen MPV 2010.3.610 avec un autre « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus* complet retrouvé dans l'Oxford Clay (spécimen NHM R.3804) on constate qu'il est sub-complet. En effet le spécimen NHM R.3804 est complet et présente 4 vertèbres cervicales, 16 dorsales et 37 caudales. On peut donc supposer que l'individu MPV 2010.3.610 a toutes ses vertèbres cervicales et qu'il lui manque 3 dorsales et 11 caudales. On peut donc estimer de façon empirique la taille de l'animal aux alentours de 2,5 m.

Pour essayer d'avoir une idée plus précise de la taille du spécimen étudié on peut utiliser la régression linéaire. Avant 2011, pour évaluer la taille des *Metriorhynchidae*, on se basait sur les crocodiles actuels. Farlow *et al.*, 2005 a mis en évidence la corrélation entre la taille du fémur et la longueur totale du corps chez *Alligator*

mississippiensis dans le but de créer un modèle d'estimation de la taille des Thalattosuchia. Young *et al.*, 2011b met en place un nouveau modèle pour estimer la taille des Metriorhynchidae en utilisant la longueur des fémurs et la longueur du crâne. Malheureusement la longueur du crâne du spécimen d'étude ne peut se mesurer car la partie distale du rostre est manquante. Mais on peut appliquer l'équation de Young *et al.* 2011b ($y = 12.693x + 25.817$) pour les fémurs et cela nous donne une longueur totale estimée à $368,5 \pm 61.7$ cm. L'avantage de l'individu ici, est qu'il est sub-complet, notamment le squelette axial, ce qui permet d'avoir une idée approximative de la longueur totale et donc d'avoir un avis critique sur les résultats donnés par l'équation de Young *et al.*, 2011b. Le « M ». *brachyrhynchus* (MPV 2010.3.610) mesure 2,11 m. En sachant que 3 vertèbres dorsales et 11 caudales (distales principalement) font défaut il semble très improbable que malgré ces éléments manquants ce spécimen mesurait $368,5 \pm 61.7$ cm. Les fémurs servant pour faire ce calcul ne sont probablement pas les siens. Ceci est appuyé par le fait qu'aucun fémur n'est mentionné sur les documents d'acquisition de l'animal. C'est pour cela qu'ils ne sont pas pris en compte dans cette étude. Comme on peut avoir une idée (bien qu'approximative) de la taille du « M ». *brachyrhynchus* (~2.5 m) on peut ici essayer d'appliquer un nouveau modèle d'estimation de la taille des fémurs à partir d'un autre proxy : la longueur de l'ischion (comm. pers. Hua).

Longueur de l'ischion VS longueur du fémur.

| | Longueur fémur mesurée (cm) | Longueur ischion mesurée (cm) | Longueur fémur estimée (cm) | Localité |
|---|-----------------------------|-------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| <i>M. superciliosus</i> R 2051 (Adams-Tresman, 1980) | 19,3 | 8,2 | 18.8 ± 1,5 cm | Oxford Clay |
| <i>M. superciliosus</i> R 1530 (Adams-Tresman, 1980) | 26,4 | 11,2 | 24.7 ± 0,88 cm | Oxford Clay |
| <i>M. superciliosus</i> R 2054 (Adams-Tresman, 1980) | 26 | 11,4 | 25.1 ± 0,94 cm | Oxford Clay |
| <i>M. superciliosus</i> R 6859 (Adams-Tresman, 1980) | 22,9 | 10,6 | 23.5 ± 0,9 cm | Oxford Clay |
| <i>M. sp</i> 19,96,G15a (Adams-Tresman, 1980) | 22,7 | 9,6 | 21.5 ± 1,08 cm | Oxford Clay |
| <i>M. sp</i> v990 (Adams-Tresman, 1980) | 18,2 | 8,8 | 19.9 ± 1,3 cm | Oxford Clay |
| " <i>M.</i> " <i>brachyrhynchus</i> v 993 (Adams-Tresman, 1980) | 22,3 | 9,5 | 21.3 ± 1,1 cm | Oxford Clay |
| <i>M. sp</i> v 1005 (Adams-Tresman, 1980) | 24,3 | 11,7 | 25.7 ± 0,9 cm | Oxford Clay |
| <i>M. sp</i> v 1013 (Adams-Tresman, 1980) | 25,8 | 12,3 | 26.9 ± 1,02 cm | Oxford Clay |
| <i>M. sp</i> v 941 (Adams-Tresman, 1980) | 26,1 | 12,5 | 27.3 ± 1,06 cm | Oxford Clay |
| <i>Torvoneustes carpenteri</i> BRSMG Cd 7203 (Wilkinson <i>et al.</i> , 2008) | 35 | 16 | 34.2 ± 2,27 cm | Kimmeridge Clay of Westbury |

Figure 10 : Base de données tiré de Adams-Tresman, 1980 et Wilkinson *et al.*, 2008.

Une régression linéaire a pu être faite pour essayer de créer un modèle prédictif, la base de données est tirée Adams-Tresman, 1980 et Wilkinson *et al.*, 2008. (Fig.10)

La régression linéaire entre la longueur de l'ischion et la longueur du fémur est hautement significative avec $R = 0.96$, $R^2 = 0.925$, $P = 2.314e-06$ et $y = 1,980x + 2.522$. (Fig.11) Grâce à ce modèle, on peut estimer que la taille des fémurs du « M ». *brachyrhynchus* est de $20.74 \text{ cm} \pm 1.18 \text{ cm}$. Cela permet ensuite d'utiliser l'équation de Young *et al.* 2011b ($y = 12,693x + 25,817$) pour estimer la longueur totale du spécimen. Cela nous donne une taille

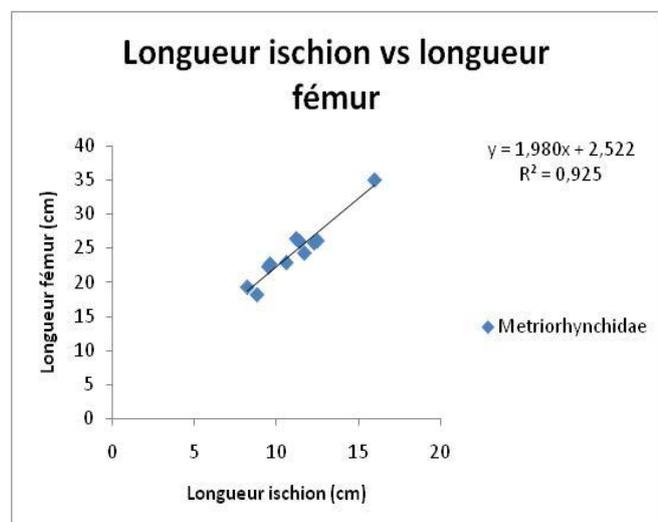


Figure 11 : Graphique représentant la longueur des fémurs par rapport à la longueur des ischions selon la base de données Fig. 10.

totale de 274.1 ± 45.7 cm pour $x= 19.6$, 289.0773 cm ± 45.5 cm pour $x= 20.74$ et 304 ± 46.5 cm pour $x= 21.92$ cm.

Remarques sur la régression linéaire :

L'individu NHM R.3804 mesure 4,19 m contrairement au spécimen étudié (MPV 2010.3.610) qui a une longueur de 2,11 m mesurée et de $2,89 \pm 45,5$ cm estimée avec le modèle ci-dessus. Cette différence de taille peut s'expliquer par l'ontogénie. En effet, l'individu (MPV 2010.3.610) a les arcs neuraux de ses vertèbres cervicales, dorsales et caudales soudés aux centrums mais, la suture est encore visible sur les cervicales et les dorsales. Pour le stade ontogénique, en se basant sur les crocodiles actuels (Brochu, 1996), on peut supposer que l'individu était probablement un jeune adulte. Durant le stade ontogénétique, cette suture du neurocentre, qui témoigne de la fusion de l'arc neural avec le centrum, disparaît (Brochu, 1996 ; Irmis, 2007). Cette dernière est moins visible sur les 2 vertèbres sacrées et sur les 3 dernières vertèbres dorsales ce qui laisse penser que l'individu est un sub-adulte. Cela pourrait expliquer d'une part l'absence d'ornementation du frontal normalement présente chez « *M* ». *brachyrhynchus* et d'autre part le fait que la suture entre le frontal et les nasaux soit très visible sur le spécimen. Enfin, la dent sus-décrite est aplatie labiolingualement et présente une carène individualisée, ce qui correspond, d'après Vignaud, 1997, à une dentition de « *M* ». *brachyrhynchus* adulte. Cela conforte le fait que l'individu soit un sub-adulte.

La régression linéaire permet d'avoir une idée assez précise de la taille des fémurs en utilisant la longueur de l'ischion. Il est donc possible *a posteriori* d'utiliser l'équation de Young *et al.*, 2011b pour pouvoir estimer la taille de l'animal. Mais comme on peut le voir, le modèle prédictif de Young *et al.*, 2011b grâce au fémur n'est pas très précis (à peu près 60 cm d'écart entre la valeur minimale et maximale estimée). Cela vient du fait que très peu de Metriorhynchidae ont été retrouvés complets. Il y a aussi un autre point à souligner : le modèle présenté ci-dessus ainsi que celui de Young *et al.*, 2011b ont dans leurs bases de données des Metriorhynchidae de l'Oxford Clay (NHM 2051 et NHM 384 dans le modèle de Young *et al.*, 2011b et tous les Metriorhynchidae sauf BRSMG Cd 7203 pour le modèle ci-dessus). Les Thalattosuchia trouvés dans l'Oxford Clay ont tendance à être déformés par la compaction, cela peut altérer les proportions. Ce point avait déjà été relevé par Wenz, 1970. A défaut d'avoir plus de matériel on ne peut utiliser que ces valeurs pour le moment, mais pour éviter les marges d'erreurs il serait sans doute plus judicieux d'utiliser des Metriorhynchidae provenant de gisements où les proportions sont moins altérées. Les Thalattosuchia du Calvados bien qu'ayant subi un peu de compaction, restent néanmoins proches des proportions initiales de l'animal. Il vaudrait mieux se baser sur ces spécimens pour créer un modèle prédictif plus fiable.

Paléoécologie :

Les Metriorhynchidae, contrairement aux crocodiles actuels, étaient des chasseurs qui vivaient en pleine mer. Leurs techniques de prédation étaient différentes de celles des crocodiles existants qui chassent en embuscade. En effet, la position latérale des orbites sur le crâne, les préfrontaux modifiés en visières laissent à penser que ces animaux étaient des chasseurs actifs. En regardant les pré et postzygapophysés sur le spécimen

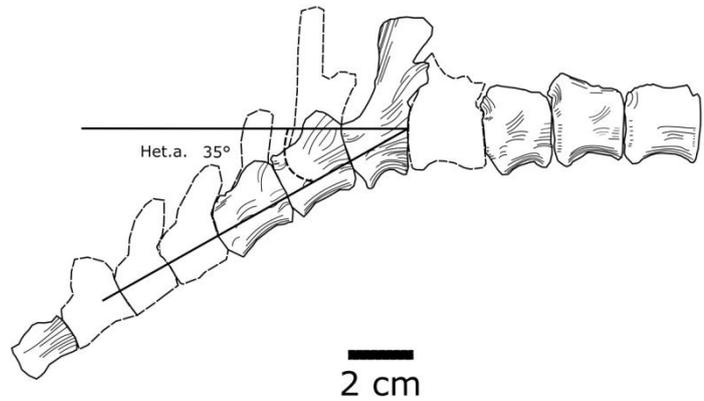


Figure 12 : Schéma représentant la flexure au niveau de la queue chez le spécimen MPV 2010.3.610. He.a. : Angle de flexure.

étudié, on peut remarquer que les angles alpha et postalpha (voir Hua, 1997) sont supérieurs à 110° dans la partie antérieure dans la région cervicale. Plus on se dirige vers la région dorsale, plus l'angle formé par les zygapophysés devient aigu ($<90^\circ$). Celui-ci reste aigu jusqu'à la flexure où il redevient obtus ($\sim 110^\circ$). Cela indique que les mouvements latéraux sont dominants dans la région cervicale et la partie distale de la région caudale. Les mouvements verticaux sont dominants dans la région dorsale et la partie proximale de la région caudale (Hua, 1997). Un des points importants chez les Metriorhynchidae est la présence d'une queue hétérocerque. Les précédentes recherches faites à ce sujet utilisent les sélaciens comme modèle de comparaison actuel, car ces derniers présentent aussi une hétérocercie. Celle-ci permettait probablement aux Metriorhynchidae d'exercer une poussée dirigée vers le haut (le lobe squelettique générant une poussée plus forte que le lobe charnu) grâce à des mouvements latéraux. Ceci devait faciliter la remontée du corps pour pouvoir respirer (Hua, 1997). Très peu de spécimens de crocodiliens fossiles ont pu être retrouvés avec l'empreinte de la peau autour de la nageoire caudale. Chez ces individus, celle-ci présente un lobe épichordal plus faible que le lobe hypochordal ce qui lui donne une forme dissymétrique (Hua, 1997). Ce type de nageoire correspond à une nageoire de type 2 selon la classification de Thomson & Simanek, 1977, c'est-à-dire avec un angle de flexure relativement faible ($<25^\circ$). Malheureusement la pauvreté du registre fossile ne nous permet pas de dire, pour le moment, si les Metriorhynchidae ont pu développer d'autres formes de nageoires caudales. Sur le « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus* MPV 2010.3.610 la mesure de l'angle de flexure est de 35° (Fig. 12). Au vu de l'angle de flexure important, la nageoire caudale du spécimen se rapproche plus d'une nageoire de type 1 selon la classification de Thomson & Simanek, 1977. Selon Kim *et al.*, 2013 l'angle mesuré correspond à des nageoires de type 3 et 4 selon leurs propres classifications qui regroupent les Cetorhinidae et les Lamnidae. Dans les 2 classifications, ces types de nageoires caudales (type 1 chez Thomson & Simanek, 1977 et type 3 et 4 chez Kim *et al.*, 2013) regroupent les Cetorhinidae, les Lamnidae et les Rhynchodontidae. Ces 3 familles présentent des nageoires caudales avec un fort angle de flexure ainsi qu'une queue quasi-isocerque. La différence entre ces 3 familles est le mode de vie. Les Cetorhinidae et Rhynchodontidae sont des espèces à déplacement lent qui migrent sur de longues distances et mangent du plancton. Les Lamnidae en revanche sont des nageurs rapides qui pratiquent une nage soutenue et qui sont capables d'accélération pour attraper leurs proies (Kim *et al.*, 2013). On peut donc voir qu'avec une morphologie similaire au niveau de la nageoire caudale, ces animaux ont des modes de vies très différents. Il semble plus probable que les Metriorhynchidae partageaient un mode de vie similaire aux Lamnidae car ils étaient des prédateurs et la nage lente n'est pas optimale pour chasser. Si on fait l'analogie entre les Lamnidae et les Metriorhynchidae on peut attribuer à ces derniers la capacité d'exercer des

phases de nage soutenue, de pouvoir faire des accélérations brusques (Kim *et al.*, 2013) pour attraper leurs proies et de nager sur de longues distances. Ce mode de vie avait déjà été supposé par Hua, 1997 et 2013. Cependant la nage soutenue *stricto sensu* semble peu probable pour des organismes ectothermes Hua, 1997. Les Lamnidae présentent une endothermie, caractéristique ayant probablement joué sur l'évolution de la nage rapide chez ces animaux (Kim *et al.*, 2013). D'après Hua & Buffrenil 1996, à la vue des coupes histologiques faites sur des Metriorhynchidae (humérus, fibula, côte, fémur, crâne), ces dernières présentent des similitudes avec celles des crocodiles actuels, notamment les marques de croissance de l'os très visibles chez les animaux ectothermes-poïkilothermes. Mais le débat sur la thermophysiologie des Metriorhynchidae reste ouvert car de nouvelles recherches tendent à montrer que ces animaux auraient pu présenter une endothermie (Séon, 2018).

L'orientation des zygapophyses dans les régions dorsale et caudale montre qu'ils étaient capables de mouvements verticaux facilitant la plongée ou la remontée pour pouvoir chasser (Hua, 1994).

Pour ce qui est du régime alimentaire, d'après leurs morphologies dentaires (voir Massare, 1987 et Vignaud, 1997), les jeunes « *M* ». *brachyrhynchus* ont des dents de type 4 selon la classification de Massare, 1987 qui correspond à un type « coupeur ». Avec l'âge, les dents se compriment plus (Vignaud, 1997) et correspondent au type 2 selon la classification de Massare, 1987 donc un type « piquant ». Cela traduirait un régime plus durophage pour les juvéniles (Vignaud, 1997). L'aspect effilé ainsi que les carènes individualisées de la dent du spécimen étudié indiquent une dentition de type « piquant ».

Des contenus stomacaux ont déjà été retrouvés et étudiés par Martill, 1986, et ces derniers ont révélé des crochets de céphalopodes, des bélemnites ainsi que des restes de ptérosaures (~*Rhamphorhynchus*). De plus des traces de prédatons faites par, vraisemblablement, un *M. brachyrhynchus* sur une carcasse de *Cryptoclidus* (Forrest, 2003) ont pu être mises en évidence. Cela témoigne du fait que les *Metriorhynchus* étaient probablement des chasseurs opportunistes (Martill, 1986) pouvant se nourrir de poissons, de céphalopodes, ptérosaures et même se nourrir sur des carcasses.

Taphonomie :

Pour ce qui est de la taphonomie, l'animal ayant conservé une grande partie de son crâne et de son squelette axial, on peut supposer que ce dernier n'a pas dû flotter pendant très longtemps avant de tomber au fond de la mer. Une serpule est présente sur la face externe du maxillaire droit. Cela indique que le spécimen a dû être décomposé avant l'enfouissement. Cependant seule cette serpule est présente ce qui peut indiquer un enfouissement du squelette relativement rapide ce qui empêché la prolifération d'organismes encroûtants.

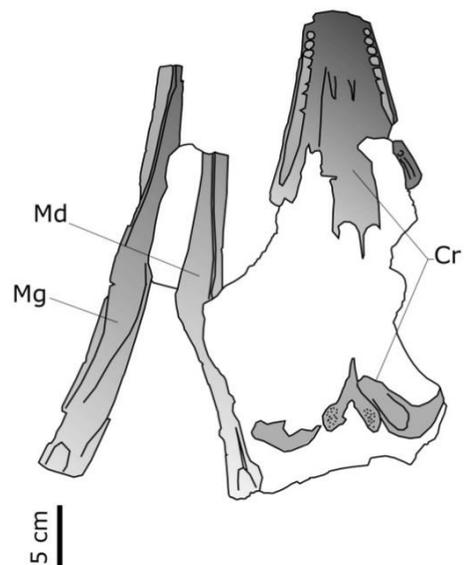


Figure 13: Schéma représentant la position de la mandibule par rapport au crâne chez le spécimen MPV 2010.3.610. Mg : mandibule gauche ; Md : mandibule droite ; Cr : crâne.

Autre point, la mâchoire inférieure du « *M. brachyrhynchus* » est désaxée par rapport au crâne (Fig.13). En regardant la partie externe de la mandibule gauche on peut voir 3 traces alors que deux sont visibles sur la face interne (Fig.14). On peut remarquer que les traces A.3, B.1 et B.2 ont une forme « ovale ». La trace A.2 est plus discrète mais elle présente une forme sub-ovale. La trace A1 est la plus visible. Cette dernière, de forme arrondie en son centre, montre deux échancrures sur ses côtés. La gauche est plus grande car la surface de l'os s'est probablement cassée en suivant le plan de fibrosité. En dessous de l'échancrure droite on peut voir une perforation. Celle-ci est postérieure à la trace principale car elle la recouvre. On peut constater que toutes les traces sont orientées dans l'axe de la mandibule. A noter que les traces A.2 et B.2 se superposent. En suivant la même méthodologie de Philipps, 2008, les crustacés et les poissons ont été éliminés de la liste des potentiels prédateurs ayant pu faire cette marque. Parmi les reptiles marins, seuls les *Thalattosuchia* semblent être capables de laisser de telles empreintes. Les « *Metriorhynchus* » *brachyrhynchus*, *Metriorhynchus superciliosus*, *Tyrannoneustes lythrodectikos* et le genre *Steneosaurus* étaient très présents dans le Callovien supérieur.

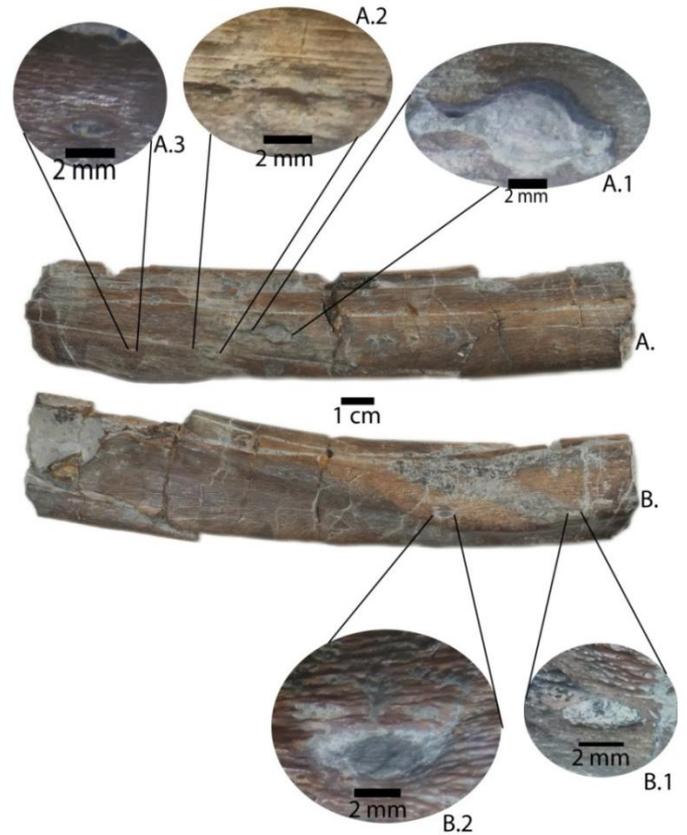


Figure 14 : Vue externe (A) et interne(B) de la mandibule gauche du spécimen MPV 2010.3.610 avec des traces de morsures visibles (A.1, A.2, A.3, B.1 et B.2).

D'après Vignaud, 1997, les dents de *Metriorhynchus* sont plus aplaties labiolingualement et ont une carène plus prononcée que celles des *Steneosaurus*. Il semble plus probable que le spécimen ait été attaqué (post-mortem) par un autre *Metriorhynchidae*.

Le modèle taphonomique proposé est le suivant (Fig.15) :

Etape I :

L'animal meurt et tombe sur le fond de l'eau.

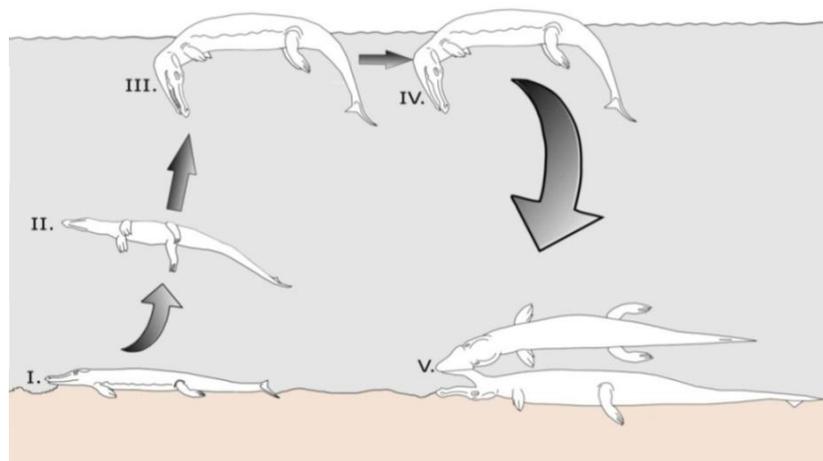


Figure 15 : Schéma représentant les processus taphonomiques ayant affecté le spécimen MPV 2010.3.610. Modifiée de Syme & Salisbury, 2014.

Etape 2 :

A cause de l'activité bactérienne le spécimen va se remplir de gaz et gonfler. Si on prend comme élément de comparaison *Crocodylus porosus*, ce processus arrive assez rapidement (~3 jours qui suivent la mort de l'animal) (Syme & Salisbury, 2014). Et cela va provoquer la flottaison du spécimen.

Etape 3 :

La carcasse va commencer à flotter. Toujours en comparant avec *Crocodylus porosus*, cette flottaison peut durer environ 3 semaines, et avec la partie ventrale orientée vers la surface de l'eau (Syme & Salisbury, 2014).

Etape 4 :

L'animal va se décomposer petit à petit et les dents vont commencer à tomber, ce qui explique que seulement 2 dents ont pu être retrouvées à côté du spécimen.

Etape 5 :

Le gaz ne permettant plus la flottaison, la carcasse coule au fond de l'eau, cette dernière va se faire attaquer par un Metriorhynchidae. La mandibule devait être facilement accessible pour permettre au prédateur d'attaquer cette partie, l'hypothèse est que le spécimen étudié est tombé face ventrale orientée vers la surface permettant l'accessibilité de la mandibule. Après l'attaque la mâchoire inférieure s'est désaxée par rapport au crâne, l'animal a continué à se décomposer, la présence de la serpule sur le maxillaire droit indique que le cadavre s'est d'abord décomposé totalement avant d'être enfoui. La désarticulation de certaines parties du corps vertébral (vertèbres désaxées, côtes désarticulées) ainsi que l'absence des appendices locomoteurs coïncident avec le cas n°2 décrit dans Syme & Salisbury, 2014.

Conclusion :

La classification des Metriorhynchidea a subi beaucoup de changements depuis le début des années 2000. Cette dernière n'est pas encore aboutie et reste confuse. Le spécimen MPV 2010.3.610 de cette étude est identifié comme étant un « *M* ». *brachyrhynchus* (*sensu* Young *et al.*, 2012a) mais cette dénomination risque de changer dans les années qui viennent. Le modèle d'estimation de la taille des fémurs présenté plus haut permet, couplé avec l'équation de Young *et al.*, 2011b, d'avoir une idée de la taille des Metriorhynchidae dans le cas où ils sont fragmentaires. Ces modèles d'estimation sont à utiliser avec précaution car, comme vu précédemment, ces derniers comportent des marges d'erreurs relativement grandes. L'étude de la partie distale de la queue (au niveau de la flexure) montre des caractéristiques communes avec les Lamnidae qui ont une nageoire caudale quasi-isocerque. Ces derniers pratiquent une nage soutenue et sont capables d'accélération pour chasser. Cette étude conforte l'hypothèse que la morphologie de la nageoire caudale devait permettre des accélérations subites et, au moins, des phases de nage soutenue. La thermophysologie des Metriorhynchidae faisant encore débat, il faut attendre pour savoir si ces animaux pouvaient pratiquer une nage soutenue *stricto sensu* à l'instar des Lamnidae. La particularité de cet individu (MPV 2010.3.610) tient au fait qu'il a été attaqué post-mortem par un autre Metriorhynchidae. C'est le deuxième témoignage de prédation d'un Metriorhynchidae sur un cadavre avec celui décrit par Forrest, 2003. Les Metriorhynchidae étaient des chasseurs de surface mais comme le souligne

Forrest, 2003, ils devaient être capables de plonger relativement profondément pour se nourrir sur des cadavres qui représentent une source de nourriture importante.

Remerciements :

Je tiens à remercier mes tuteurs, Stéphane Hua, Jeremy Martin, Laurent Picot et Romain Vullo pour le soutien qu'ils m'ont apporté tout au long du stage. Je remercie aussi Thomas Meschine pour avoir trouvé le temps de m'aider pour le dégagement du spécimen ainsi que toute l'équipe du Paléospace l'Odyssée pour son accueil.

Bibliographie :

- Adams-Tresman, S.M.** 1980. The taxonomy, mode of life, and ecology of the Callovian crocodiles from East Midlands of England. Vol 1, pp. 280.
- Adams-Tresman, S.M.** 1987. The Callovian marine Crocodile *Metriorhynchus* from central England. *Paleontology*, 30, 1, 195-207.
- Andrews, C.W.** 1913. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay.-Part 2, British Museum (Natural History), London.
- Bigot, A.** 1896. Notes sur les reptiles Jurassiques de Normandie. *Bulletin de la Société Géologique de Normandie*, XVII, pp. 13.
- Brochu, C. A.** 1996. Closure of neurocentral during crocodylian ontogeny : implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (2), 49-62.
- Buffetaut, E.** 1982. Radiation évolutive, Paléoécologie et Biogéographie des crocodyliens méso-suchiens. *Mém. Soc. Géol. France*, LX, 142, 1-88.
- Buffetaut, E.** 2008. A l'aube de la Paléontologie des Vertébrés : Cuvier, Geoffroy Saint-Hilaire et les « gavials » de Honfleur, du Havre et de Caen. *Bulletin de la société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, 95 (2), 153-162.
- Cuvier, G.** 1800. Sur les ossements fossiles de crocodiles, et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur, avec des remarques sur les squelettes des sauriens de la Thuringe. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 12, 73-110.
- Cau, A., Fantì, F.** 2011. The oldest known metriorhynchid crocodylian from the Middle Jurassic of North-eastern Italy : *Neptunidraco ammoniticus* gen. et sp. nov. *Gondwana Research*, 19 (2), 550-565.
- Dugué, O., Fily, G., Rioult, M.** 1998. Le Jurassique des côtes du Calvados. *Biostratigraphie, Sédimentologie, Paléoécologie, Paléogéographie et Stratigraphie séquentielle. Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, 85 (2), 3-132.
- Eudes-Deslongchamps, J.-A.** 1896. Histoire d'une vocation. Découverte du premier individu de *Teleosaurus cadomensis*. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 10, 26-49.
- Farlow, J.O., Hurlburt, G. R., Eelsey, R. M., Britton, A.R.C., Langston, J.W.** 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis* estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (2), 354-369.
- Foffa, D., Young, M.T., Brusatte, S.L., Graham M.R., Steel, L.** 2017. A new metriorhynchid crocodylomorph from the Oxford Clay Formation (Middle Jurassic) of England, with implications for the origin and

- diversification of Geosaurini. *Journal of Systematic Palaeontology*.
- Forrest, R.** 2003. Evidence for scavenging by the marine crocodile *Metriorhynchus* on the carcass of a plesiosaur. *Proceedings of the Geologist's Association*, 114 (4), 363-366.
- Fraas, E.** 1901. Die Meerkrokodile (*Thalattosuchia* n. g.) eine neue sauriergruppe der Juraformation. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 57, 409-418.
- Fraas, E.** 1902. Die Meer-Krokodilier (*Thalattosuchia*) des oberen Jura unter specieller berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. *Paleontographica*, 49, 1-72.
- Goffroy Saint-Hilaire, E.** 1825. Recherches sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile vers les confins maritimes de la Basse Normandie, attribués d'abord au crocodile, puis déterminés sous les noms de Téléosaurus et Sténéosaurus. Firmin Didot, Paris, pp. 138.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., Fernandez, M. S.** 2015. *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic Metriorhynchid from the late Jurassic-early Cretaceous of the Neuquén Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35 (2), pp. 15
- Hua, S.** 1994. Hydrodynamique et modalités d'allègement chez *Metriorhynchus superciliosus* (Crocodylia, Thalattosuchia : Implications paléocologiques. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh*, 193 (1), 1-19.
- Hua, S.** 1997. Adaptation des crocodiliens mesosuchiens au milieu marin. PhD thesis, Pierre et Marie Curie Univ. Paris, France.
- Hua, S.** 2013. Les crocodiles marins jurassiques des Vaches-Noires (Calvados, France) : Systématique et paléocologie. *Fossiles*, HS 4, 90-97.
- Hua, S., Buffrenil V.** 1996. Histology of the Thalattosuchia as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *J. Vert. Pal.*(4), 16, 703-717.
- Irmis, R.B.** 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria : Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in Archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (2), 350-361.
- Kim, S. H., Shimada, K., Rigsby, C. K.** 2013. Anatomy and Evolution of Heterocercal Tail in Lamniform Sharks. *The Anatomical Record*, 296 (3), 433-442.
- Lebrun, P., Courville, P.** 2013. Le Jurassique des falaises des Vaches-Noires. *Fossiles*, HS 4, 16-28.
- Martill, D.M.** 1986. The diet of *Metriorhynchus*, a Mesozoic marine crocodile. *N. Jb. Geol. Pal. Abh*, 10, 621-625.
- Massare, J.A.** 1987. Tooth morphology and prey preference of mesozoic marine reptiles. *J vert. Pal.*, 7 ; 2, 121-137.
- Phillips, K. J.** 2008. Evidence of predation on *Gryphaea (Bilobissa) lituola* Lamarck, 1819 from the Oxford Clay Formation of South Cave Station Quarry, Yorkshire. *Proceedings of the Geologists' Association*, 119, 277-285.
- Poisson, A.** 1962. Contribution à la connaissance sédimentologique du Callovo-Oxfordien de Normandie et du Haut-Maine. *Bull. Soc. Geol. De France*, 4(3), 405-412.
- Sachs, S., Young, M.T., Abel, P. Mallison, H.** 2019. A new species of the metriorhynchid crocodylomorph *Cricosaurus* from the Upper Jurassic of southern Germany. *Acta Palaeontol. Pol.* 64, pp. 14.
- Seon, N.** 2018. Thermophysiology des Metriorhynchidae via l'analyse isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$). Mémoire de Master 2, Université de Lyon, pp. 49.
- Syme, C.E., Salisbury, S.W.** 2014. Patterns of aquatic decay and disarticulation in juvenile Indo-Pacific

- crocodiles (*Crocodylus porosus*), and implications for the taphonomic interpretation of fossil crocodyliform material. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, (412), 108-123.
- Thomson, K.S., Simanek, D.E.** 1977. Body form and locomotion in sharks. *Amer. Zool.*, 17, 343-354.
- Vignaud, P.** 1995. Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque : Systématique, phylogénie, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Unpublished Phd dissertation. Université de Poitiers, Poitiers, pp. 245.
- Vignaud, P.** 1997. La morphologie dentaire des Thalattosuchia (Crocodylia, Mesosuchia). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 26, 35-59.
- Wenz, S.** 1968. Contribution à l'étude du genre *Metriorhynchus*. Crâne et moulage endocrânien de *Metriorhynchus superciliosus*. *Ann. Pal. (Vertébrés)*, 54, 149-183.
- Wenz, S.** 1970. Sur un *Metriorhynchus* à museau court du Callovien des Vaches Noires (Calvados). *Ann. Pal. (Vertébrés)*, 54 (2), 149-183.
- Wilkinson, L. E., Young, M.T., Benton, M. J.** 2008. A new Metriorhynchid crocodylian (Mesoeucrocodylia : Thalattosuchia) from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Wiltshire, UK. *Palaeontology*, 1307-1333.
- Young, M. T., Andrade, M. B.** 2009. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia : Metriorhynchidae) from the upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157, 551-585.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta M., Andrade, M. B.** 2010. The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158, 801–859.
- Young, M.T., Bell M.A., Brusatte, S.L.** 2011a. Craniofacial form and function in Metriorhynchidae (Crocodylomorpha : Thalattosuchia) : modelling phenotypic evolution with maximal-likelihood methods. *Biol. Lett.*, (7), 913-916.
- Young, M.T., Bell, M.A., Andrade M.B., Brusatte, S.L.** 2011b. Body size estimation and evolution in metriorhynchid crocodylomorphs implications for species diversification and niche partitioning. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1-18.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Andrade, M.B., Desojo, J.B.** 2012a. The Cranial Osteology and Feeding Ecology of the Metriorhynchid Crocodylomorph Genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe. *PLoS ONE*, (7), pp. 42.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Beatty, B.L., Andrade, M.B., Desojo J.B.** 2012b. Tooth-on-tooth interlocking occlusion suggests macrophagy in the Mesozoic marine crocodylomorph *Dakosaurus*. *Anat Rec.*, (295), 1147-1158.
- Young, M.T., Brandalise, M., Brusatte, S.L., Sakamoto, M., Liston, J.** 2013. The oldest known metriorhynchid super-predator: a new genus and species from the Middle Jurassic of England, with implications for serration and mandibular evolution in predacious clades. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1-39.
DOI:10.1080/14772019.2012.704948
- Young, M.T., Steel, L., Rigby, M.P., Howlett, E.A., Humphrey, S.** 2014. Largest known specimen of the genus *Dakosaurus* (Metriorhynchidae: Geosaurini) from the Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England, and an overview of *Dakosaurus* specimens discovered from this formation (including reworked specimens from the Woburn Sands Formation).

Planche I :

Fig 1a. Crâne en vue dorsale. Barre d'échelle : 10 cm.

Fig 1b. Crâne en vue ventrale. Barre d'échelle : 10 cm

Fig 2. Fragments des mandibules gauche et droite dans la guangue. Face externe. Barre d'échelle : 5 cm.

Fig 3. Fragment de la mandibule gauche. Vue externe. Barre d'échelle : 5 cm.

Fig 4. Angulaire droit. Vue externe. Barre d'échelle : 2 cm.

Fig 5. Angulaire gauche. Vue externe. Barre d'échelle : 2 cm.



1a.



1b.



2. 



3. 



4. 



5. 

Planche II :

Fig 1. Atlas/axis. Vue latérale droite. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 2. 1^{ère} vertèbre cervicales. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 3. 2^{ème} vertèbre cervicale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 4. 3^{ème} vertèbre cervicale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 5. 4^{ème} vertèbre cervicale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 6. 1^{ère} vertèbre dorsale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 7. Vertèbre dorsale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 8. Deux vertèbres dorsales encore dans la gangue. Vue latérale gauche.
Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 9. Vertèbre dorsale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 10. Vertèbre dorsale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 11. Vertèbre dorsale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.



1. 



2. 



3. 



4. 



5. 



6. 



7. 



8. 



9. 



10. 



11. 

Planche III :

Fig 1. Vertèbre dorsale. Vue latérale droite. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 2. Vertèbre dorsale. Vue latérale droite. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 3. Vertèbre dorsale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 4. 3 vertèbres dorsales (désaxées), 2 vertèbres sacrées (vue latérale gauche) et 3 vertèbres caudales (vue latérale gauche) encore dans la gangue. Barre d'échelle : 5 cm.

Fig 5. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 6. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 7. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 8. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 9. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 10. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

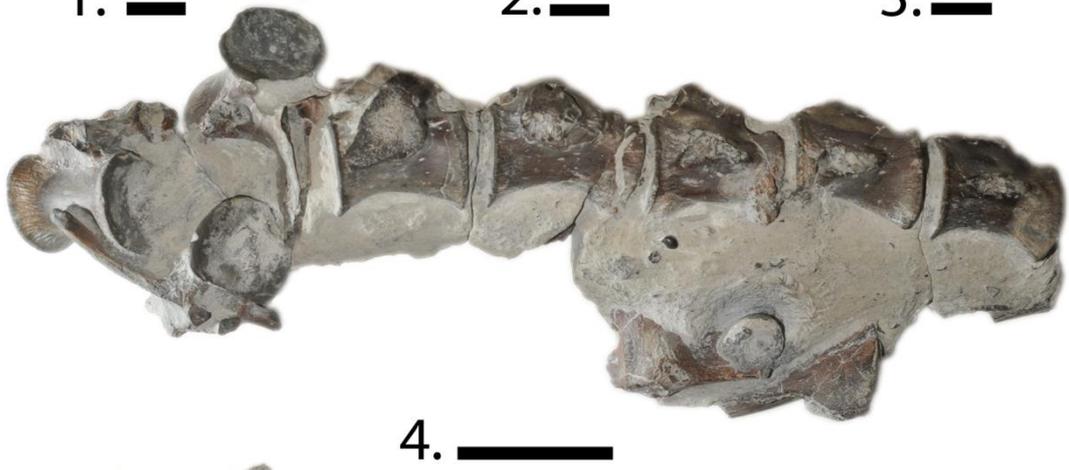


Planche IV :

Fig 1. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 2. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 3. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 4. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 5. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 6. Vertèbre caudale. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 7. Vertèbre caudale. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 8. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 9. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 10. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 11. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 12. Vertèbre caudale. Vue latérale droite. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 13. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 14. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 15. Vertèbre caudale. Vue latérale gauche. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 16. Fragment de vertèbre caudale. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 17. Fragment de vertèbre caudale.. Barre d'échelle : 1 cm.

Fig 18. Fémur droit. Face externe. Barre d'échelle : 5 cm.

Fig 19. Fémur gauche. Face externe. Barre d'échelle : 5 cm.

Fig 20. Ischion droit. Face interne. Barre d'échelle : 1 cm.



1. 



2. 



3. 



4. 



5. 



6. 



7. 



8. 



9. 



10. 



11. 



12. 



13. 



14. 



15. 



16. 



17. 



18. 



19. 



20. 