

Mémoires pour servir à l'Explication
des Cartes Géologiques et Minières
de la Belgique.
N° 39



Toelichtende Verhandelingen
voor de Geologische en Mijnkaarten
van België.
Nr 39

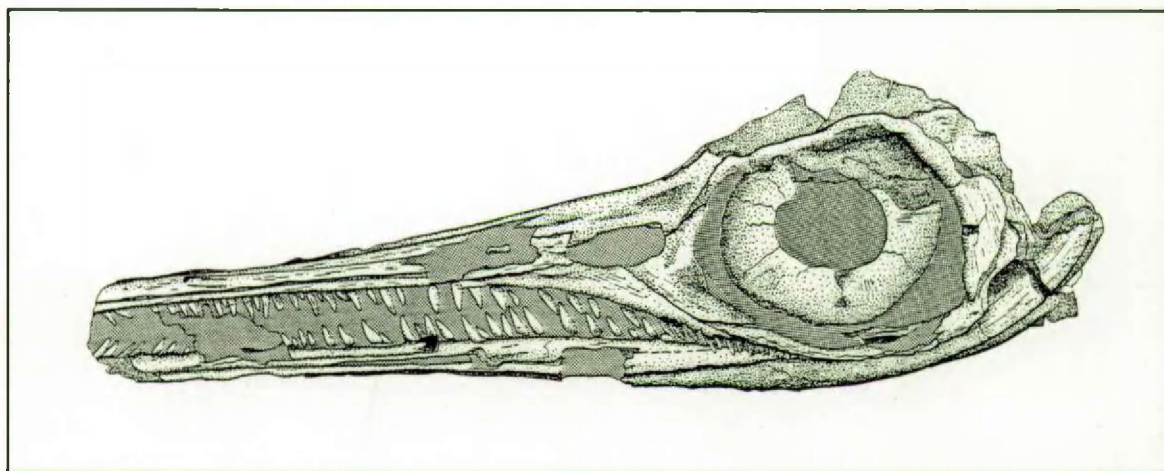
MINISTERIE VAN ECONOMISCHE ZAKEN

LES REPTILES MARINS DU TOARCIEN (JURASSIQUE INFÉRIEUR) BELGO-LUXEMBOURGEOIS

par

Pascal GODEFROIT

1994



LES REPTILES MARINS DU TOARCIEEN (JURASSIQUE INFÉRIEUR) BELGO-LUXEMBOURGEOIS

par

Pascal GODEFROIT

Edition

Imprimerie du Ministère des Affaires Economiques
Rue de Mot, 24 - 1040 Bruxelles
Septembre 1994

Comité éditorial : L. Dejonghe, P. Laga, R. Paepe
Service Géologique de Belgique
Rue Jenner, 13 - 1040 Bruxelles

Uitgeverij

Drukkerij van het Ministerie van Economische Zaken
De Motstraat, 24 - 1040 Brussel
September 1994

Commissie van uitgevers : L. Dejonghe, P. Laga, R. Paepe
Belgische Geologische Dienst
Jennerstraat, 13 - 1040 Brussel

LES REPTILES MARINS DU TOARCIEN (JURASSIQUE INFERIEUR) BELGO-LUXEMBOURGEOIS

par Pascal GODEFROIT (*)

Résumé:

Les affleurements toarciens (Jurassique Inférieur) de Belgique et, surtout, du Grand-Duché de Luxembourg ont livré de nombreux fossiles de reptiles marins Ichthyosauria, Thalattosuchia et Plesiosauria. Leur bon état de conservation permet, dans de nombreux cas, une détermination spécifique et la description de caractères anatomiques mal connus chez ces animaux. L'étude des ichthyosaures a nécessité une révision systématique du genre *Stenopterygius*. Une synthèse paléogéographique des reptiles marins toarciens est proposée. Des différences quantitatives importantes ont été observées dans la composition des faunes de reptiles marins découvertes dans la région du Württemberg (Allemagne), du Yorkshire (Angleterre) et du Luxembourg. Cette dernière faune se caractérise par une nette prédominance de formes bien adaptées à la vie en pleine mer.

Mots-Clés: Reptiles marins (Ichthyosauria, Thalattosuchia et Plesiosauria), Toarcien, Lorraine belge, Gutland luxembourgeois, systématique, paléogéographie.

Abstract:

Toarcian (Lower Jurassic) outcrops have yielded many marine reptiles Ichthyosauria, Thalattosuchia and Plesiosauria in Belgium and, principally, in Grand Duchy of Luxemburg. Their preservation allows a determination at a specific level as also the description of badly known anatomical characters. The study of ichthyosaurs required a systematic revision of the genus *Stenopterygius*. A palaeogeographical synthesis of Toarcian marine reptiles is proposed. Important quantitative differences can be observed in the composition of marine reptiles' faunae from Württemberg (Germany), Yorkshire (England) and Luxemburg. This latter fauna is characterized by a predominance of animal well adapted for the life in open sea.

Key words: Marine reptiles (Ichthyosauria, Thalattosuchia and Plesiosauria), Toarcian, Belgian Lorraine, Luxemburger Gutland, systematics, palaeogeography.

(*) P. GODEFROIT, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Département de Paléontologie, rue Vautier 29, 1040 BRUXELLES, BELGIUM.

TABLE DES MATIERES

I.	Introduction	2
II.	Cadre géologique	2
III.	Paléoenvironnement et conditions de dépôt	7
IV.	Description des reptiles marins du Toarcien belgo-luxembourgeois	7
	A. Collections étudiées	7
	B. Définition des mesures	8
	C. Remarques sur la systématique adoptée dans ce travail: discussion et révision du genre <i>Stenopterygius</i> JAEKEL, 1904	13
	D. Paléontologie systématique	22
V.	Paléogéographie des reptiles marins toarciens	66
	A. Aperçu synoptique de la distribution des reptiles marins toarciens	66
	B. Comparaisons entre les grandes faunes de reptiles marins toarciens	69
VI.	Conclusions	76
	Remerciements	77
	Liste des abréviations	78
	Références bibliographiques	80
	Planches	88

I. INTRODUCTION

Les terrains toarciens (Jurassique Inférieur) d'Europe occidentale sont bien connus pour leurs grandes richesses paléontologiques. Les falaises de Whitby, le long des côtes du Yorkshire (Angleterre) et, surtout, les célèbres carrières d'Holzmaden, dans le Baden-Württemberg (Allemagne), sont les gisements toarciens les mieux connus. Cette dernière localité a notamment livré, depuis le 18^{ème} siècle, des centaines de squelettes de reptiles marins ichthyosaures, plésiosaures et crocodiles méso-suchiens. Les conditions de fossilisations exceptionnelles de ce gisement ont permis la conservation particulièrement fine de nombreux spécimens. Certains ichthyosaures ont ainsi conservé l'empreinte de leur peau, sous la forme d'un fin film phosphaté (KELLER, 1992), rappelant la silhouette de l'animal vivant. De nombreux embryons d'ichthyosaures, à tous les stades du développement, ont également été découverts à l'intérieur du corps de leur mère, attestant l'ovoviviparité de ces animaux (BÖTTCHER, 1990). La plupart des spécimens découverts à Holzmaden sont écrasés sur des plaques de schiste: la description ostéologique de leur crâne est de ce fait très compliquée et nécessite l'observation de nombreux spécimens.

La présence de reptiles marins dans les terrains toarciens de Belgique et du Grand-Duché de Luxembourg est reconnue depuis le siècle dernier (MORIS, 1854; VAN BENEDEN, 1871; PURVES, 1884). Depuis plusieurs années, de nombreux paléontologues amateurs explorent systématiquement les grands travaux qui entament les terrains Toarcien luxembourgeois. Ils ont pu rassembler d'impressionnantes collections (voir STREITZ, 1983) conservées, en grande partie, au Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg. Des nouveaux spécimens ont également été découverts récemment à l'occasion de fouilles organisées conjointement par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique et le Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg, à Bascharage.

L'étude des reptiles marins du Toarcien belgo-luxembourgeois est l'objet de cet article. L'intérêt de ces spécimens est leur conservation, en trois dimensions, dans des nodules calcaires: les détails anatomiques crâniens sont de ce fait beaucoup plus facilement observables que sur les spécimens découverts à Holzmaden. Les trois grands groupes de reptile marins liasiques sont très inégalement représentés dans ces terrains. Les ichthyosaures sont les plus fréquents. L'identification des ichthyosaures a nécessité un important travail préliminaire de révision systématique: les travaux antérieurs (v. HUENE, 1922b; Mc GOWAN, 1979), basés essentiellement sur une analyse biométrique de spécimens complets, ne permettaient pas l'identification de fossiles plus fragmentaires. De plus, ces travaux ne tenaient pas toujours compte de la croissance allométrique et de la variabilité individuelle. Les détails de cette nouvelle révision systématique des ichthyosaures du Jurassique inférieur peuvent être lus ailleurs (GODEFROIT, 1994). Les crocodiles méso-suchiens sont également fréquents, dans le Toarcien belge et luxembourgeois. Leur étude n'a pas nécessité de révision systématique: la nomenclature établie par WESTPHAL (1961, 1962) est en effet parfaitement fiable et est suivie par la plupart des auteurs (voir BUFFETAUT, 1982). Les fossiles de plésiosaures sont, par contre, extrêmement rares, et en tout cas trop fragmentaires pour justifier une révision systématique, pourtant indispensable, de ce groupe dans le cadre du présent travail.

La paléogéographie des reptiles marins liasiques est également discutée dans ce travail. La composition de la faune reptilienne du Toarcien belgo-luxembourgeois est comparée avec celles, mieux connues, d'Angleterre et d'Allemagne.

II. CADRE GEOLOGIQUE

La Figure 1 montre que des terrains mésozoïques appartenant aux Systèmes triasique et jurassique affleurent en Lorraine belge, à l'extrême sud de la Belgique, ainsi que dans la partie méridionale du Grand-Duché de Luxembourg (Gutland, ou Trierer Bucht des auteurs allemands). Ces terrains forment une série continue allant du Trias Inférieur, au nord et à l'est du Gutland, jusqu'au Bajocien (Jurassique Moyen), au sud. L'alternance de sédiments tendres (marnes) et plus résistants (grès) et le léger pendage nord-sud des couches engendrent le relief caractéristique de la région: trois cuestas forment dans le paysage des arêtes boisées orientées approximativement est-ouest.

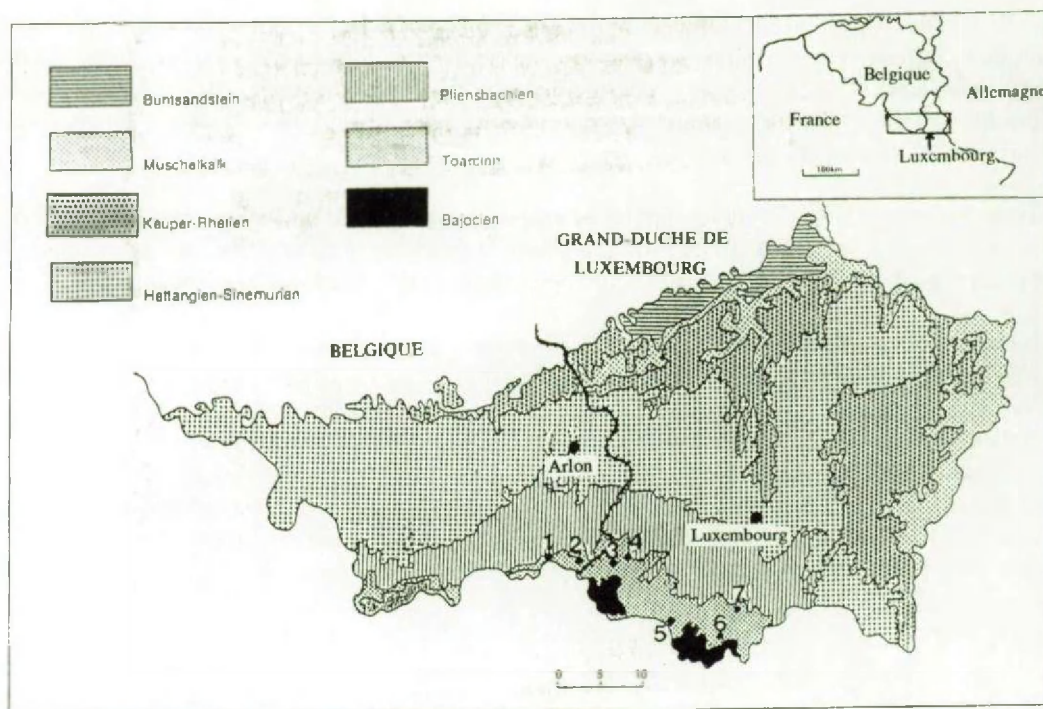


Figure 1. Carte géologique simplifiée des formations mésozoïques de Lorraine belge et luxembourgeoise et localisation des principaux gisements à grands reptiles marins. 1: Halanzy; 2: Aix-sur-Cloie; 3: Bascharage; 4: Schhouweiler; 5: Esch-sur-Alzette; 6: Dudelande; 7: Bettembourg.

La Figure 2 replace les différentes formations toarciennes dans le contexte stratigraphique plus général du Jurassique Inférieur, en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg. Les terrains toarciens forment une fine bande, au sud de la Lorraine belge et du Gutland luxembourgeois, parallèle à la frontière française. Les faciès suivants peuvent être observés, de bas en haut (MAUBEUGE, 1951, 1954 & 1955; BINTZ & *al.*, 1973; DELSATE, 1990):

- **"marnes sableuses bleues"**. Cette formation, épaisse d'environ 2.5 m, en Belgique et à l'ouest du Grand-Duché de Luxembourg, fait la transition entre le sommet du Pliensbachien et la base du Toarcien. On retrouve, en effet, l'ammonite plienschbachienne *Pleuroceras spinatum* à sa base et l'ammonite toarcienne *Dactylioceras tenuicostatum* à son sommet. Le sommet de ces marnes est riche en nodules calcaires.
- **"premier niveau toarcien à débris osseux"**. Reposant sur la formation précédente, un niveau centimétrique gréseux à débris osseux (ossements épars et dents de poissons et de reptiles), lignite et ammonites a été observé en Lorraine belge et au Grand-Duché de Luxembourg. Ce niveau peut localement être remplacé par une mince couche de marnes ocres.
- **Schistes de Grandcourt** (ou "schistes carton"). Ce sont des schistes gris finement feuilletés, bitumineux, renfermant de la pyrite disséminée et des cristaux de gypse. Cette formation appartient à la Zone à *Harpoceras falcifer*. Elle renferme plusieurs bancs de nodules calcaires brun-clair de forme lenticulaire. L'épaisseur de cette formation dépasse 25 mètres en Lorraine belge orientale.
- **Marnes de Grandcourt à petits nodules septariés**. Ces marnes gris-noir, qui appartiennent à la Zone à *Hildoceras bifrons*, peuvent localement prendre un aspect feuilleté. Elles renferment de nombreux nodules septariés de taille moyenne qui contiennent fréquemment des ammonites.
- **"second niveau toarcien à débris osseux"**. Au dessus des marnes à *Hildoceras bifrons*, on trouve un niveau phosphaté constant, épais de 10 à 20 cm, renfermant de très nombreux moules internes de bivalves, des ammonites, des bélemnites, des otolithes et une grande variété de dents de sélaciens. Ce niveau a pu être suivi en quasi-affleurement de Saint-Mard à Halanzy, en Lorraine belge (DELSATE, 1990). Il a également été repéré en de nombreux points au Grand-Duché de Luxembourg (Sanem). Ce niveau appartient au sommet de la Zone à *Hildoceras bifrons* (Sous-zone à *Zugodactylites braunianus*) et à la Zone à *Haugia variabilis*.

- **Marnes de Grandcourt à grands nodules septariés.** Marnes micacées bleues, à cristaux de gypse et nodules septariés de très grande taille. Ces marnes peuvent être feuilletées à la base. Elles appartiennent à la base de la Zone à *Grammoceras thouarsense* (partie inférieure de la Sous-Zone à *Grammoceras striatulum*). La puissance totale des Marnes de Grandcourt (à petits et grands nodules septariés) dépasse 70 mètres à hauteur d'Halanzy (sud-est de la Lorraine belge).
- **"grès supraliasique".** Grès friables à nodules et plaquettes grésocalcaires jaunes roulées, intercalés de grès argileux et de sables ferrugineux. Cette formation, dont la puissance peut atteindre une vingtaine de mètres à l'est de la Lorraine belge, appartient à la majeure partie de la Zone à *Grammoceras thouarsense*.
- **Partie inférieure de la "minette aalénienne".** Cette formation est très peu développée en Lorraine belge, où elle forme l'**Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin**. Elle est constituée de calcaires marneux, riches en petites oolithes ferrugineuses, renfermant également de gros grains de quartz. Sa majeure partie est toarcienne (Zone à *Dumortiera levesquei*). Son sommet, formé d'un conglomérat avec des graviers de quartz roulés, représente probablement la base du Jurassique Moyen. Cette formation est bien développée sur le territoire luxembourgeois. Le bassin ferrifère luxembourgeois, qui constitue le prolongement septentrional du gisement lorrain, s'étend sur 3 650 ha. La formation ferrifère se développe sur une puissance variant entre 15 et 65 mètres et peut montrer jusqu'à 12 séquences superposées.

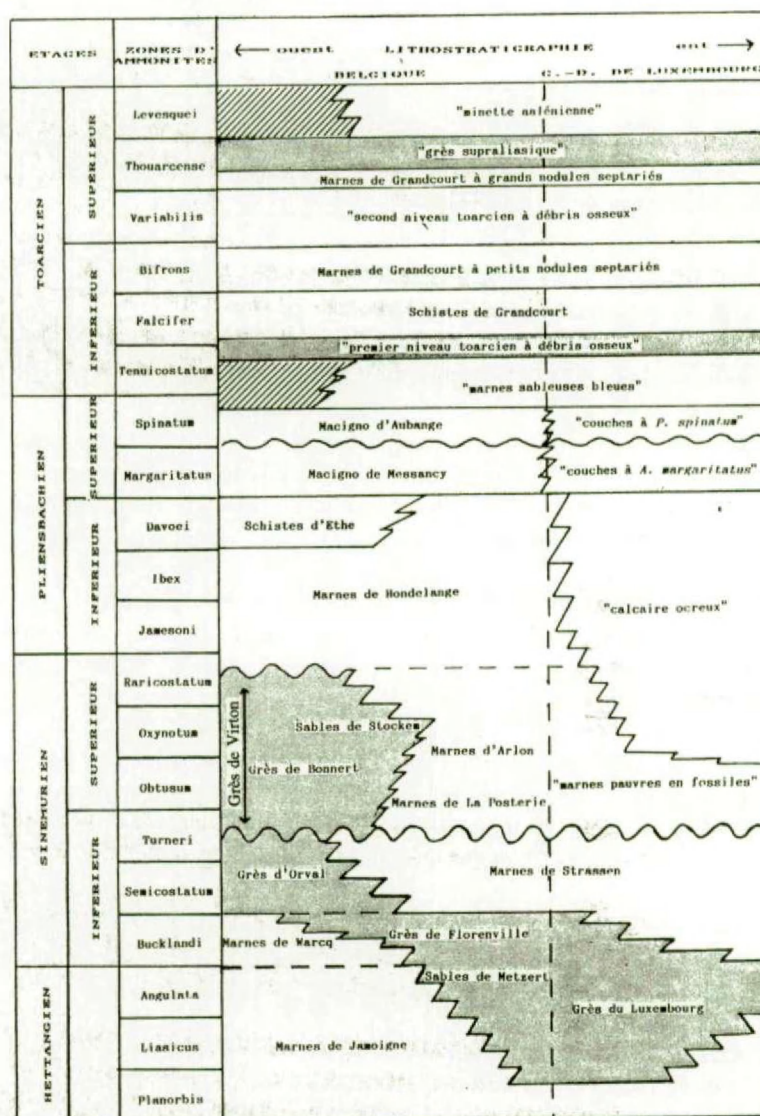


Figure 2. Répartition stratigraphique des formations liasiques en Belgique et au Grand-Duché de Luxembourg. En hachuré: lacunes; en gris: formations gréseuses.

La grande majorité des reptiles marins étudiés dans le cadre de ce travail a été découverte dans des nodules calcaires de la partie inférieure des Schistes de Grandcourt. Un échantillonnage régulier des ammonites a été réalisé à la base de cette formation, sur le site "Hinter-der-Croac" à Aix-sur-Cloie (Lorraine belge; coordonnées Lambert: $x = 252.59$, $Y = 29.86$; Figure 1, point 2; Figure 3). Ce site est géographiquement très proche des principaux gisements contemporains à grands reptiles marins du Grand-Duché de Luxembourg. La Figure 4 montre que les Sous-zones à *Dactylioceras semicelatum* et à *Harpoceras exaratum* ont bien été mises en évidence. La Sous-zone à *Harpoceras exaratum* peut elle-même être subdivisée en Horizons à *Harpoceras exaratum* et à *Harpoceras elegans* (LAENEN, 1991). D'autres sites de la base du Toarcien ont récemment été fouillés dans cette région par le Département de Paléontologie de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, confirmant les observations stratigraphiques réalisées sur le site "Hinter-der-Croac": usine Champion à Aix-sur-Cloie (Lorraine belge; coordonnées Lambert: $x = 253.08$, $y = 28.83$), lotissement Ottemt à Aubange (Lorraine belge; coordonnées Lambert: $x = 254.64$, $y = 29.14$) et parc industriel de Bascharage (G.-D. Luxembourg; projections GAUSS luxembourgeoises: $x = 63.5$, $y = 72.2$). Les dépôts du Toarcien inférieur sont en effet caractérisés par leur grande uniformité, dans toute la région lorraine.

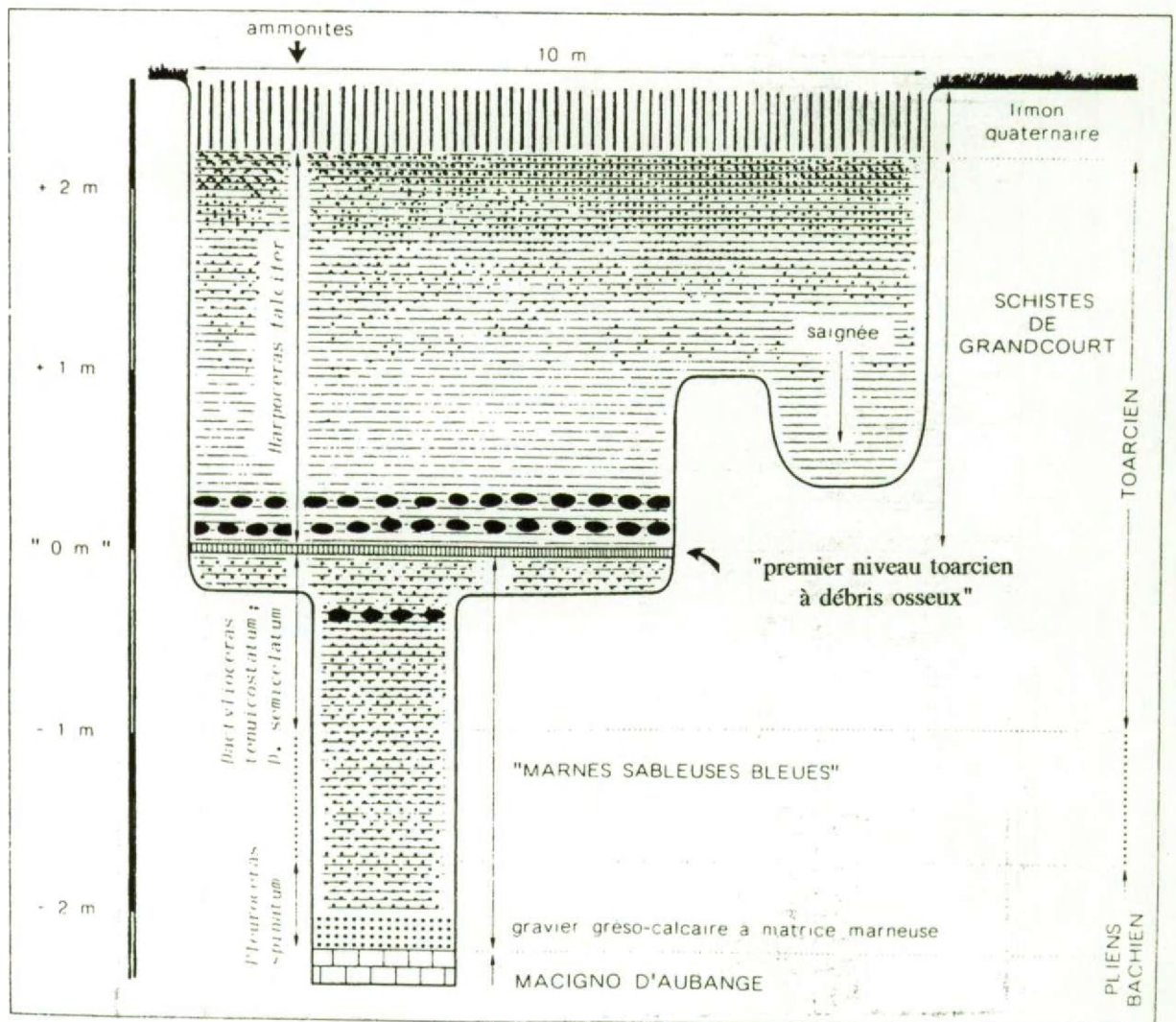


Figure 3. Coupe stratigraphique succincte relevée lors des fouilles de l'IRSNB à Aix-sur-Cloie ($x = 252.59$; $y = 29.86$; GODEFROIT & NOLF, 1991).

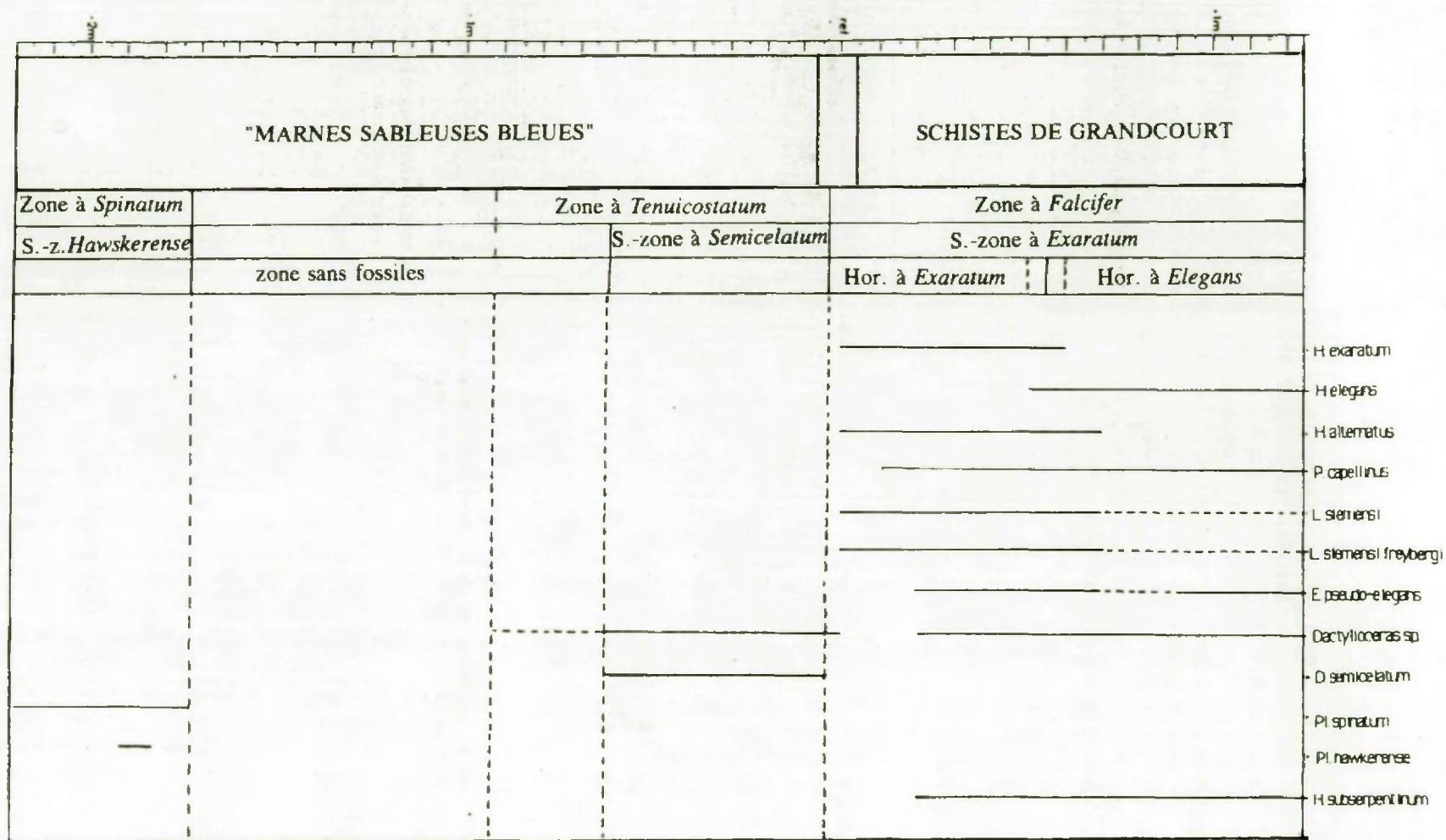


Figure 4. Biozonation des ammonites relevée lors des fouilles de l'IRSNB à Aix-sur-Cloie (x= 252.59; y= 29.86; LAENEN, 1991).

III. PALEOENVIRONNEMENT ET CONDITIONS DE DEPOT

LAENEN (1991) a proposé une synthèse faunique et sédimentologique de la base du Toarcien, à partir de données récoltées sur le site "Hinter-der-Croac", à Aix-sur-Cloie. Les "marnes sableuses bleues", à la base de la coupe, se sont déposées en milieu marin normal: les eaux profondes étaient riches en oxygène et permettaient le développement d'une abondante vie benthique. La présence du "premier niveau toarcien à débris osseux", coiffant ces marnes, est expliqué par un accroissement de la turbulence au fond de la mer. Ce phénomène peut être dû à un accroissement de l'intensité des courants et/ou à un abaissement relatif du niveau de la mer. Il en résulte une période de lessivage au cours de laquelle seuls les fragments de fossiles et la fraction détritique grossière se sont déposés. Les Schistes de Grandcourt se sont classiquement déposés dans des conditions anaérobiques régnant près de l'interface eau-sédiment. On remarque cependant, à la base de cette formation, des horizons riches en bivalves, indiquant qu'occasionnellement les eaux du fond étaient modérément aérobiques. La présence de nombreuses ailes d'insectes dans des nodules calcaires, à la base des schistes de Grandcourt (DELSATE & *al.*, 1992), et l'abondance de lignite indiquent la proximité de la côte et l'action de courants suffisamment forts pour faire dériver les bois flottés.

HANZO (1979) a étudié la genèse des nodules carbonatés des Schistes de Grandcourt à Bettembourg (G. D. Luxembourg; Figure 1, point 7). Ce phénomène est considéré comme une phase diagénétique très précoce, affectant un sédiment encore peu consolidé. Les nodules résultent du dépôt de minéraux authigènes dans les espaces intergranulaires des argilites encaissantes, sans modification du volume et de la disposition des pores. La précipitation des carbonates peut être expliquée par une activité bactérienne locale, lors de la décomposition d'organismes accumulés au fond de la mer. HANZO a observé une concentration très importante de petites ammonites, interprétées comme des "larves" mortes précocément, au sein de ces nodules. Le milieu de dépôt devait donc être très proche de celui où vivaient ces jeunes ammonites. Par analogie avec les nautilus actuels, il est raisonnable d'imaginer que les ammonites se reproduisaient par ponte dans des algueraies côtières. L'absence de toute trace de bioturbation par des rhizoïdes dans les Schistes de Grandcourt indique qu'il devait s'agir d'une algueraie flottante, comme dans l'actuelle Mer des Sargasses. L'existence d'une telle algueraie est en accord avec le caractère stratifié des eaux lors du dépôt de ces argilites, ainsi qu'avec les résultats de la géochimie organique (HUC, 1977), qui ont révélé, dans le Toarcien de Lorraine méridionale, l'existence de composés organiques provenant d'algues procaryotes, mais également d'algues rouges et brunes.

IV. DESCRIPTION DES REPTILES MARINS DU TOARCIEN BELGO-LUXEMBOURGEOIS

A. COLLECTIONS ETUDIEES

La liste et les coordonnées des collections étudiées, officielles ou privées, précédées des initiales utilisées dans ce travail, est détaillée ci-dessous:

- **IRSNB** Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Département de Paléontologie. Rue Vautier 29. B-1040 BRUXELLES.
- **MNHNL** Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg. Rue Munster 24. L-2160 LUXEMBOURG.
- **MMD** Musée municipal de Dudelange. Rue D. Lang. L-3505 DUDELANGE.
- **DEL** Collection privée de D. DELSATE. Rue du Quartier 5. B-6767 BATTINCOURT.
- **H** Collection privée de R. HAAS. Rue du Faubourg 100. L-3631 KAYL.
- **MIC** Collection privée de A. MICHELS. Cité J. F. KENNEDY 14. L-7243 HELMSANGE.
- **STR** Collection privée de E. STREITZ. Rue d'Hespérange 27. L-5959 ITZIG.
- **WAT** Collection privée de D. WATRINELLE. Rue de Luxembourg 18. L-4760 PETANGE.

Plusieurs institutions étrangères ont également été visitées, au cours de ces 4 années, afin d'y étudier des collections de référence:

- **BMNH** British Museum (Natural History), LONDON, Angleterre.
- **GPIT** Geologisch-Paläontologisches Institut, TÜBINGEN, Allemagne.
- **MHH** Museum HAUFF, HOLZMADEN, Allemagne.
- **MNHP** Museum national d'Histoire naturelle, PARIS, France.
- **SMNS** Staatliches Museum für Naturkunde, STUTTGART, Allemagne.

B. DEFINITION DES MESURES

Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un pied à coulisse calibré à 0.1 mm et d'un mètre ruban métallique, calibré à 1 mm. Elles sont prises préférentiellement sur le côté gauche du corps, sauf si les mesures prises sur le côté droit sont plus précises. Chez les ichthyosaures, les mesures crâniennes définies par Mc GOWAN (1974a) ont été reprises, autant que possible, pour que les résultats obtenus puissent être comparés avec ceux de cet auteur. Les termes "diaphyse" et "épiphyse" sont utilisés lors de la description des os longs, vu l'absence de termes équivalents chez les reptiles et leur usage fréquent par de nombreux auteurs. Ces deux noms ne s'appliquent cependant, au sens strict, qu'aux os longs des mammifères.

Chez les Ichthyosauria

La Figure 5 illustre la manière dont les principales mesures crâniennes ont été prises, chez les Ichthyosauria.

- A. **Axe longitudinal de la colonne vertébrale:** droite passant par le milieu de la face latérale de l'atlas et de la dernière vertèbre caudale, avant l'angle flexural de la queue.
 - B. **Axe longitudinal du crâne:** droite passant par l'extrémité antérieure du museau et par le bord postérieur de la surface articulaire du carré.
 - C. **Axe de l'orbite:** axe déterminé par la mesure de la longueur maximale de l'orbite.
 - D. **Axe médian de la patte:** Axe passant par le point le plus proximal de la tête humérale (ou fémorale) et par le bord distal de la dernière phalange du doigt le plus long.
1. **Longueur du corps:** distance entre l'extrémité antérieure du museau et l'extrémité postérieure de la queue, projetée sur une droite suivant l'axe de la colonne vertébrale.
 2. **Longueur du crâne:** distance entre l'extrémité antérieure du museau et le bord postérieur de la surface articulaire du carré. Quand le carré est déplacé, le point postérieur peut être estimé.
 3. **Longueur de la mandibule:** distance entre l'extrémité antérieure du dentaire et le bord postérieur de l'angulaire, parallèlement à l'axe du crâne. Cette mesure est plus précise que la précédente: elle sera donc fréquemment utilisée comme dénominateur des rapports de mesures crâniennes.
 4. **Longueur du museau:** distance entre l'extrémité antérieure du museau et le point le plus antérieur de l'orbite. Ce dernier point est situé sur la face latérale du lacrymal, le long du bord postérieur de cet os. La mesure est prise parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.
 5. **Longueur de l'orbite:** distance entre le point le plus antérieur de l'orbite, tel qu'il a été défini ci-dessus et son point le plus postérieur. Ce dernier est situé sur la face latérale du postorbitaire, le long de son bord antérieur. Cette mesure détermine l'axe longitudinal (C) de l'orbite. Ce dernier ne correspond pas nécessairement avec l'axe du crâne.
 6. **Hauteur de l'orbite:** distance maximale entre le bord supérieur de l'orbite, le long du bord latéral de la face ventrale du postorbitaire, et son bord inférieur, le long du bord latéral de la face dorsale du jugal. Cette mesure doit être prise perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'orbite.

7. **Diamètre interne de l'anneau sclérotique:** diamètre interne maximal de l'anneau sclérotique, parallèlement à l'axe longitudinal de l'orbite.
8. **Longueur de la narine externe:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la narine externe, mesurée parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.
9. **Hauteur de la narine externe:** distance maximale entre le bord inférieur et le bord supérieur de la narine externe, perpendiculairement à l'axe longitudinal de crâne.
10. **Distance orbite-narine:** distance entre le point le plus postérieur de la narine externe et le point le plus antérieur de l'orbite, parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.
11. **Longueur du segment post-orbitaire du crâne:** distance entre le point le plus postérieur de l'orbite et le bord postérieur de la surface articulaire du carré, parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.
12. **Longueur de la fenêtre temporale:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la fenêtre temporale, parallèlement au plan sagittal du crâne.
13. **Largeur de la fenêtre temporale:** distance maximale entre le bord mésial et le bord latéral de la fenêtre temporale, perpendiculairement au plan sagittal du crâne.
14. **Longueur du foramen pinéal:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur du foramen pinéal, parallèlement au plan sagittal du crâne.
15. **Largeur du foramen pinéal:** distance maximale entre les bords latéraux du foramen pinéal, perpendiculairement au plan sagittal du crâne.
16. **Hauteur du museau au niveau de la mi-narine:** Distance entre le bord inférieur du maxillaire et le bord supérieur de la face latérale du nasal, au niveau de la moitié de la distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la narine externe. Cette mesure doit être prise perpendiculairement à l'axe longitudinal du crâne.
17. **Longueur du prémaxillaire:** distance entre le bout du museau et le point le plus postérieur du prémaxillaire, parallèlement à l'axe longitudinal du crâne. Cette mesure ne peut être prise que si l'extrémité postérieure du prémaxillaire n'a pas été endommagée.
18. **Longueur du segment prémaxillaire:** distance entre le bout du museau et le point le plus antérieur du maxillaire, parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.
19. **Longueur du nasal:** distance entre l'extrémité antérieure et le point le plus postérieur du nasal, parallèlement au plan sagittal du crâne. La plaque postérieure du nasal doit être intacte.
20. **Hauteur du maxillaire:** hauteur maximale du maxillaire, perpendiculairement à son bord inférieur.
21. **Longueur du maxillaire:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur du maxillaire, parallèlement à son bord inférieur. Cette mesure ne doit être prise que lorsque le maxillaire est déplacé et complètement visible.
22. **Hauteur de l'exoccipital:** distance maximale entre la surface dorsale de contact avec le supraoccipital et la surface ventrale de contact avec le basioccipital, parallèlement au plan sagittal du crâne.
23. **Diamètre mésio-latéral de la base de l'exoccipital:** distance entre le point le plus mésial et le point le plus latéral de la surface ventrale de contact avec le basioccipital, perpendiculairement au plan sagittal du crâne.
24. **Longueur du basioccipital:** distance maximale entre le condyle occipital et le processus antérieur du basioccipital, parallèlement au plan sagittal du crâne.

25. **Longueur du basiphénoïde:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur du basiphénoïde, parallèlement au plan sagittal du crâne.
26. **Longueur du coracoïde:** distance maximale entre le bord antérieur et le bord postérieur du coracoïde, parallèlement au plan sagittal du corps.
27. **Largeur du coracoïde:** distance maximale entre le bord mésial et le bord latéral du coracoïde, perpendiculairement au plan sagittal du corps.
28. **Longueur de la scapula:** distance maximale entre le processus acromial et le bord latéral de la scapula, parallèlement au grand axe de l'os.
29. **Hauteur de la scapula:** distance maximale entre le bord antérieur et le bord postérieur de la scapula au niveau du processus acromial, perpendiculairement à la longueur.
30. **Longueur de l'humérus:** distance maximale entre la surface articulaire de la tête humérale et la droite tangente au bord distal de l'humérus, parallèlement à l'axe médian de la patte.
31. **Diamètre antéro-postérieur de la tête humérale:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la tête humérale, perpendiculairement à la longueur de l'humérus.
32. **Diamètre dorso-ventral de la tête humérale:** distance maximale entre la face ventrale et la face dorsale de la tête humérale, perpendiculairement à la longueur de l'humérus.
33. **Diamètre antéro-postérieur de la diaphyse humérale:** distance minimale entre la face antérieure et la face postérieure de la diaphyse humérale, perpendiculairement à la longueur de l'humérus.
34. **Diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse distale de l'humérus:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de l'épiphyse distale de l'humérus, perpendiculairement à la longueur de l'os.
35. **Longueur de la palette natatoire:** distance entre la tangente au bord supérieur du radius et de l'ulna et le bord distal de la dernière phalange du doigt le plus long.

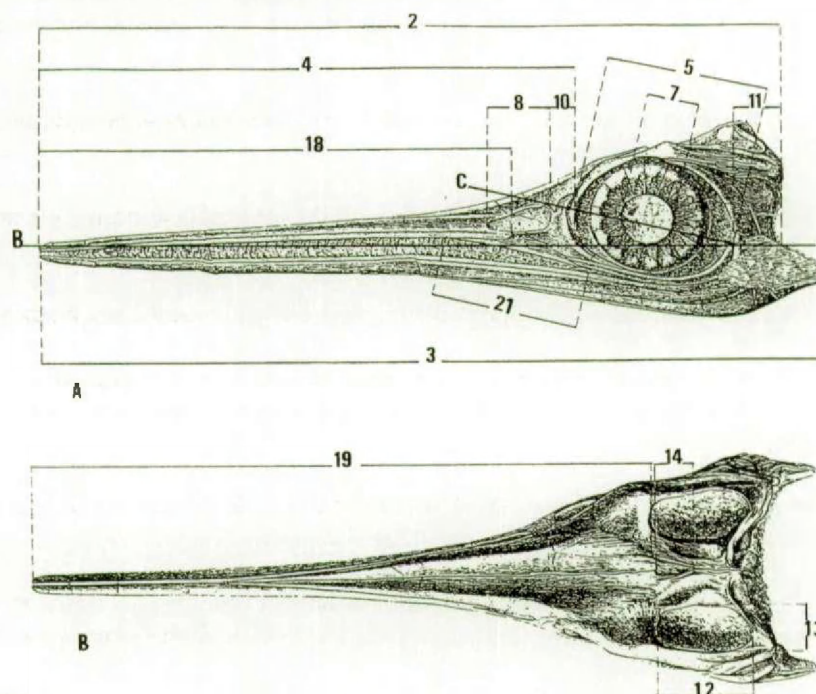


Figure 5. Définitions des principales mesures crâniennes chez les Ichthyosauria. A: vue latérale; B: vue dorsale. Pour la signification des numéros, voir texte. Dessin d'après EUDES-DESLONGCHAMPS, 1877.

Chez les *Thalattosuchia*

La Figure 6 illustre la manière dont les principales mesures crâniennes ont été prises, chez les *Thalattosuchia*.

1. **Longueur du crâne:** distance entre l'extrémité antérieure du museau et le bord postéro-latéral de squamosal. Cette mesure définit l'axe longitudinal du crâne.
2. **Longueur de la mandibule:** distance entre le bord antérieur du dentaire et le bord postérieur du processus rétro-articulaire.
3. **Largeur du crâne:** distance maximale entre les bords latéraux des squamosaux.
4. **Longueur de la symphyse mandibulaire:** distance entre le bord antérieur du dentaire et l'extrémité postérieure de la symphyse, parallèlement au plan sagittal du crâne.
5. **Longueur de la branche libre de la mandibule:** distance entre l'extrémité postérieure de la symphyse et le bord postérieur du processus rétro-articulaire, parallèlement au plan sagittal du crâne.
6. **Largeur de la symphyse mandibulaire:** distance maximale entre les bords latéraux de la symphyse mandibulaire.
7. **Longueur du museau:** distance entre l'extrémité antérieure du museau et le point le plus antérieur de l'orbite, parallèlement au plan sagittal du crâne.
8. **Largeur du museau:** largeur maximale du museau à la moitié de la distance entre l'extrémité antérieure du museau et le point le plus antérieur de l'orbite.
9. **Longueur de l'orbite:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de l'orbite. Cette mesure détermine l'axe longitudinal de l'orbite.
10. **Hauteur de l'orbite:** distance entre le point le plus ventral et le point le plus dorsal de l'orbite, perpendiculairement à son axe longitudinal.
11. **Distance entre les orbites:** distance entre les points les plus mésio-dorsaux des orbites.
12. **Longueur de la fenêtre temporale supérieure:** distance maximale entre la marge antérieure et la marge postérieure de la fenêtre temporale supérieure, parallèlement au plan sagittal du crâne.
13. **Largeur de la fenêtre temporale supérieure:** distance maximale entre le bord mésial et le bord latéral de la fenêtre temporale supérieure, perpendiculairement au plan sagittal du crâne. Le bord mésial de la fenêtre temporale supérieure est situé sur le bord latéral de la crête sagittale.
14. **Largeur de la boîte crânienne:** distance minimale entre les parois latérales de la boîte crânienne, perpendiculairement au plan sagittal du crâne.
15. **Longueur de la fenêtre temporale inférieure:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la fenêtre temporale inférieure, parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.
16. **Hauteur de la fenêtre temporale inférieure:** distance entre le point le plus ventral et le point le plus dorsal de la fenêtre temporale inférieure, perpendiculairement à l'axe longitudinal du crâne.
17. **Longueur de la fenêtre antéorbitaire:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la fenêtre antéorbitaire, parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.
18. **Longueur de la fenêtre mandibulaire externe:** distance entre le point le plus antérieur et le point le plus postérieur de la fenêtre mandibulaire, parallèlement à l'axe longitudinal du crâne.

C. REMARQUES SUR LA SYSTEMATIQUE ADOPTÉE DANS CE TRAVAIL: DISCUSSION ET REVISION DU GENRE *STENOPTERYGIUS* JAEKEL, 1904

La systématique de l'ichthyosaure toarcien *Stenopterygius* adoptée dans ce travail diffère radicalement de celle proposée par d'autres auteurs. Il paraît donc indispensable de discuter les modèles proposés par v. HUENE (1922b, 1926, 1931, 1939, 1949a, 1952), puis par Mc GOWAN (1979). Les différentes étapes qui ont conduit à l'élaboration de la systématique adoptée dans cet article seront ensuite décrites en détails.

La systématique de *Stenopterygius* établie par v. HUENE (1922b, 1931, 1949a)

v. HUENE a étudié, pendant près de 30 ans, de très nombreux spécimens provenant du Lias supérieur du Württemberg, et particulièrement des célèbres carrières d'Holzmaden. Au cours de ses travaux, il a multiplié les espèces du genre *Stenopterygius*. En 1922b, il reconnaissait 6 espèces liasiques au sein de ce genre: *St. quadriscissus* (QUENSTEDT, 1858), *St. megacephalus* v. HUENE, 1922, *St. zetlandicus* (SEELEY, 1880), *St. megalorhinus* v. HUENE, 1922, *St. crassicostatus* (FRAAS, 1891; non THEODORI) et *St. hauffianus* v. HUENE, 1922. Il attribua à une nouvelle espèce, *Stenopterygius banzensis* v. HUENE, 1922, une série de sept vertèbres découvertes dans le Jurassique Moyen germanique. En 1931, il créa une nouvelle espèce, *St. uniter* v. HUENE, 1931 et 5 taxons de rang subspécifique: *St. quadriscissus mut. eos*, *St. quadriscissus mut. incessa*, *St. hauffianus forma typica*, *St. hauffianus mut. postera* et *St. crassicostatus mut. antecessens*. En 1939, v. HUENE réfuta l'espèce *St. zetlandicus* (SEELEY, 1880): l'holotype, décrit par SEELEY (1880a) serait un *Leptopterygius cf. acutirostris* (OWEN, 1840); les autres formes nommées jusqu'alors sont référées à *St. longifrons*, (OWEN, 1881). Il attribua, en 1949a, un rang spécifique aux "mutations" *eos* et *incessa* et nomma une nouvelle espèce, *St. promegacephalus*, v. HUENE, 1949.

Sans rentrer dans les détails de la systématique, il est possible de formuler quelques remarques générales sur les définitions des différentes espèces proposées par v. HUENE:

1°) Les critères de détermination spécifique proposés sont presque toujours d'ordre biométrique, basés sur les proportions relatives de certaines parties du squelette. De tels critères doivent tenir compte de la croissance allométrique des différents organes, condition qui n'a pas été vérifiée lors des travaux de v. HUENE.

2°) La forme du coracoïde et de son échancrure antérieure tient un rôle important dans ces déterminations. Il faut cependant remarquer que cet os est très variable au sein des espèces adaptées à la vie aquatique (ROMER, 1956). De plus, la taille relative de l'encoche antérieure du coracoïde est vraisemblablement très influencée par l'âge des individus, comme cela a été montré pour les encoches antérieures des éléments radiaux des palettes natatoires (JOHNSON, 1977). JOHNSON (1979, p.42) considère que le complexe pectoral n'a aucune importance systématique, chez *Stenopterygius*.

3°) Les différences entre les nombreuses espèces définies par v. HUENE sont souvent peu importantes et peuvent rentrer dans la fourchette de variation attendue pour une espèce largement distribuée.

En conclusion, on peut affirmer que les critères taxonomiques définissant, selon v. HUENE, les différentes espèces du genre *Stenopterygius* sont difficilement applicables, parce que basés sur des caractères continus ou quasi-continus, dont la distribution intra-spécifique est vraisemblablement large.

La systématique de *Stenopterygius* établie par Mc GOWAN (1979)

La révision systématique des ichthyosaures liasiques d'Allemagne, entreprise en 1979 par Mc GOWAN, a pour but initial de remettre de l'ordre dans la taxonomie pléthorique de ce groupe. Conscient des lacunes des travaux de v. HUENE, Mc GOWAN tente de regrouper les spécimens en un minimum d'espèces, plutôt que de les disperser dans de trop nombreux taxons. Les nouveaux groupes spécifiques établis sont délimités biométriquement. Huit espèces sont cependant encore distinguées pour le seul genre *Stenopterygius*, toutes présentes dans le Toarcien de la région d'Holzmaden: *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT, 1858), *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922, *Stenopterygius megacephalus* v. HUENE, 1922, *Stenopterygius megalorhinus* v. HUENE, 1922, *Stenopterygius longipes* (WURSTEMBERGER, 1876), *Stenopterygius promegacephalus* v. HUENE, 1949,

Stenopterygius macrophasma Mc GOWAN, 1979 et *Stenopterygius cuneiceps* Mc GOWAN, 1979. Il faut remarquer que Mc GOWAN considère *Stenopterygius promegacephalus* comme une espèce valide, bien qu'il n'ait pu retrouver le matériel de référence et qu'il ne propose aucun caractère diagnostique.

De nombreuses difficultés ont été rencontrées en voulant appliquer les diagnoses proposées par Mc GOWAN, qui reposent sur l'analyse biométrique de spécimens complets, pour identifier les spécimens du Toarcien luxembourgeois souvent très incomplets. Il m'est également apparu que la plupart des caractères diagnostiques et différentiels des espèces de *Stenopterygius*, reconnus par Mc GOWAN, pouvaient être expliqués par la croissance allométrique des différents organes et par une variabilité intra-spécifique normale. Ces caractères sont discutés en détail ci-dessous et des interprétations alternatives, qui aboutissent à un moindre morcellement du genre, sont proposées:

***Stenopterygius megacephalus* v. HUENE, 1922 et *Stenopterygius megalorhinus* v. HUENE, 1922:**

Mc GOWAN (1979, p.110) admet que "(*St. megacephalus*) is a small to moderate-sized species lacking any distinguishing features" et que "The majority of distinguishing characters (between *St. megacephalus* and *St. megalorhinus*) are in the postcranial skeleton, consequently isolated skulls are likely to be indistinguishable". Le principal caractère qui permettrait de distinguer les deux espèces serait en fait le nombre de vertèbres: le nombre de vertèbres jusqu'à la ceinture pelvienne est compris entre 41 et 44, chez *St. megalorhinus* et entre 45 et 47, chez *St. megacephalus*; le nombre de vertèbres jusqu'à l'angle flexural de la queue varie entre 77 et 81, chez *St. megalorhinus* et entre 80 et 83, chez *St. megalorhinus*. Le nombre de vertèbres est très variable chez les ichthyosauriens. De plus, la ceinture pelvienne a perdu, chez *Stenopterygius*, tout contact avec la colonne vertébrale, de telle sorte que le "nombre de vertèbres jusqu'à la ceinture pelvienne" est un concept subjectif, qui dépend des éventuels petits déplacements post-mortem de la ceinture pelvienne et de la décision arbitraire de l'observateur. D'autant plus qu'il n'existe pas de véritables vertèbres sacrées, mais un continuum morphologique entre des vertèbres dorsales et des vertèbres caudales typiques. Le caractère "nombre de vertèbres jusqu'à l'angle flexural de la queue" n'est également pas très précis: il est rarement aisé de pouvoir repérer exactement les vertèbres "en coin" qui forment l'angle flexural. Ces caractères sont donc trop douteux pour être parfaitement fiables, d'autant plus que les différences entre *St. megacephalus* et *St. megalorhinus* sont faibles par rapport à la grande variabilité intra-générique.

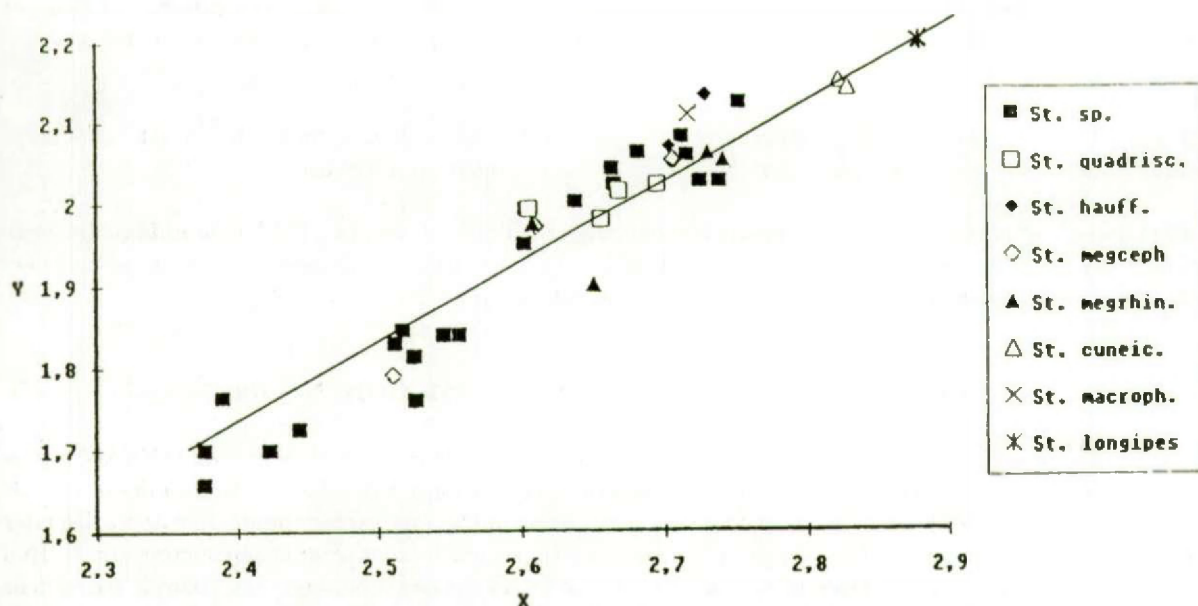


Figure 7. Croissance relative de la longueur de l'orbite (Y, en log) et de la longueur de la mandibule (X, en log), chez *Stenopterygius*. Droite de régression: $Y = -0.9448 + 1.105 X$.

Mc GOWAN reprend également quelques caractères crâniens différents, chez *St. megacephalus* et *St. megalorhinus*. Il observe ainsi que l'orbite et la narine externe sont, en moyenne, plus petite chez *St. megalorhinus*. La Figure 7 compare la croissance relative de la longueur de l'orbite (en $\log_{10}$) et de la longueur de la mandibule (en $\log_{10}$). Les mesures ont été prises sur des spécimens conservés à Stuttgart, à Tübingen et à Holzmaden, ainsi que sur certaines figures publiées avec une échelle fiable. Les différents symboles utilisés se réfèrent aux identifications spécifiques effectuées par Mc GOWAN. Le coefficient de corrélation de PEARSON entre les deux mesures, toutes espèces confondues, est élevé ($r = 0.94$). Le coefficient d'allométrie (k) a été calculé à partir de la droite de régression linéaire des données logarithmiques: il vaut 1.1, ce qui permet de conclure à l'isométrie entre ces deux mesures. Les individus identifiés comme *St. megacephalus* et *St. megalorhinus* se distribuent de part et d'autre de la droite de régression, tout en restant très proches de celle-ci. Il semble donc que rien ne permette d'affirmer que l'orbite de *St. megalorhinus* est plus petite que celle de *St. megacephalus*. De même, la Figure 8 montre la croissance relative de la longueur de la narine externe (en $\log_{10}$) et de la longueur de la mandibule (en $\log_{10}$), chez *Stenopterygius*. Le coefficient de corrélation de PEARSON (r), calculé pour l'ensemble des espèces, vaut 0.79: malgré une importante variabilité individuelle, la taille de la narine dépend essentiellement de la taille générale du crâne. Le coefficient d'allométrie (k), calculé à partir de la droite de régression des données logarithmiques, vaut 0.724. Il y a une allométrie négative relativement importante entre la taille de la narine et la longueur de la mandibule: plus grand est le crâne, plus petite est la taille relative de la narine. Les individus identifiés comme *St. megacephalus* et *St. megalorhinus*, sur lesquels les mesures ont pu être prises, se distribuent de part et d'autre de la droite de régression. L'observation de Mc GOWAN peut ainsi être expliquée par la croissance allométrique négative de la narine: les spécimens attribués à *St. megalorhinus* sont en effet, en moyenne, plus grands que ceux identifiés comme *St. megacephalus* (Mc GOWAN, 1979, fig.4).

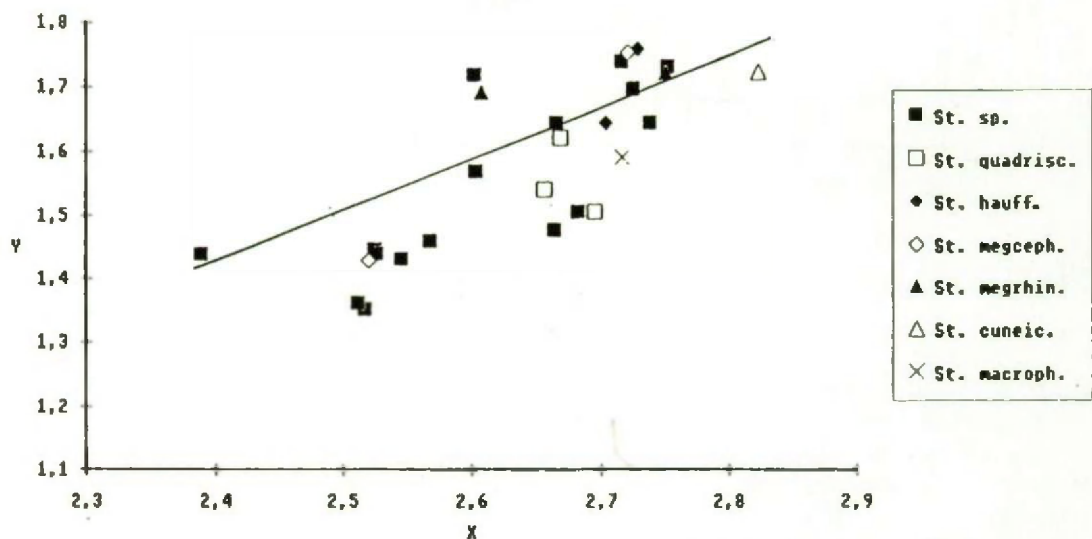


Figure 8. Croissance relative de la longueur de la narine (Y, en log) et de la longueur de la mandibule (X, en log), chez *Stenopterygius*. Droite de régression: $Y = -0.472 + 0.724 X$.

Mc GOWAN signale également que le rapport "longueur du segment prémaxillaire / longueur de la mandibule" est plus important chez *St. megalorhinus* et que le nombre de dents sur le maxillaire est en moyenne un peu plus élevé chez *St. megacephalus*. Le premier rapport vaut en moyenne 0.457 chez *St. megacephalus* et 0.498, chez *St. megalorhinus* (Mc GOWAN, 1979, tab.1). Ces différences ne sont pas du tout significatives, d'autant plus que la longueur du segment prémaxillaire est une mesure très imprécise chez des spécimens conservés sur plaques. Pour la même raison, le nombre exact de dents maxillaires est également difficile à établir. Ce dernier caractère semble dépendre de l'âge des individus lors de leur mort (voir ci-dessous).

Pour Mc GOWAN, les résultats des analyses statistiques multivariées confirment la bonne séparation entre les deux espèces. Ces analyses se basant sur des moyennes de groupes établis a priori, leurs résultats doivent être considérés avec la plus grande prudence afin d'éviter tout raisonnement circulaire masquant la variation intra-groupes. Il semble donc que les caractères distinctifs entre *St. megacephalus* et *St. megalorhinus* peuvent être expliqués par une variabilité individuelle normale de certains de ces caractères au sein-même du genre *Stenopterygius* et par la croissance allométrique de certaines mesures.

***Stenopterygius quadriscissus* QUENSTEDT, 1858:**

La dégénérescence de la denture est, pour Mc GOWAN, le seul caractère réellement diagnostique de *St. quadriscissus*. Une denture réduite est cependant également signalée chez *St. hauffianus* et *St. longipes*. La dégénérescence de la denture chez les spécimens âgés est considérée, dans le présent travail, comme caractéristique du genre *Stenopterygius*. La Figure 9 montre que, chez les spécimens du Württemberg conservés à Stuttgart et à Holzmaden, la proportion d'individus à dents éparées ou absentes, toutes espèces confondues, augmente avec la taille de la mandibule et donc, avec l'âge des animaux. De plus, MAZIN (1983) a pu mettre en évidence un mode de fixation souple et peu solide des dents dans un sillon longitudinal, chez les ichthyosaures post-triasiques (mode d'implantation aulacodonte): les dents peuvent, de ce fait, être facilement déplacées lors de la fossilisation.

Mc GOWAN ne signale que très peu d'autres caractères distinctifs entre, d'une part, *St. quadriscissus* et *St. megacephalus* et, d'autre part, *St. quadriscissus* et *St. megalorhinus*:

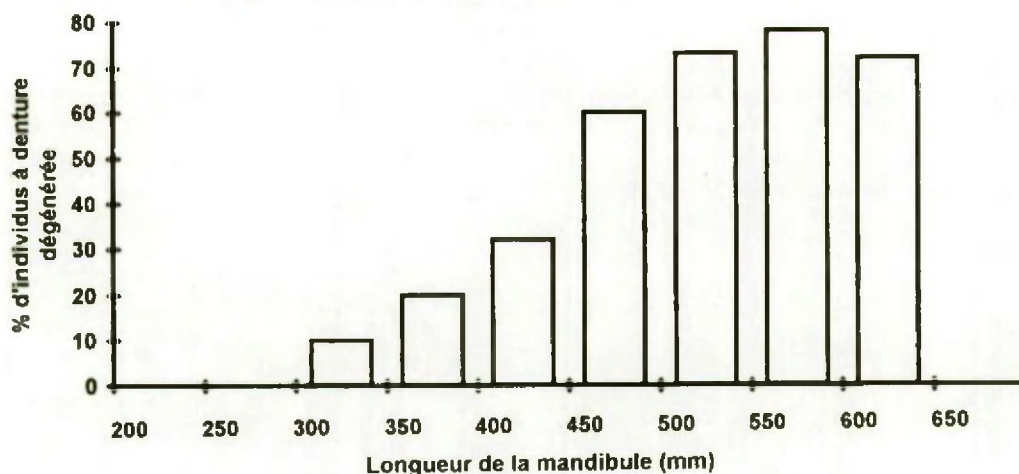


Figure 9. Proportions d'individus à denture dégénérée par rapport à la longueur de la mandibule, chez *Stenopterygius*.

Le crâne de *St. megacephalus* tend à être, en moyenne, relativement plus petit que celui de *St. quadriscissus*. Le rapport "longueur de la mandibule / longueur du corps (sans le crâne)" est en effet, en moyenne, un peu plus élevé chez *St. megacephalus*. La Figure 10 montre la croissance relative de la mandibule (en $\log_{10}$) par rapport à la longueur totale du corps (en $\log_{10}$). Le coefficient de corrélation de PEARSON (toutes espèces confondues) est très élevé: $r = 0.95$. Le coefficient d'allométrie (k), calculé à partir de la droite de régression des données logarithmiques vaut 0.58: plus un individu est grand, plus la taille relative de son crâne est petite. Les spécimens attribués à *St. quadriscissus* et à *St. megacephalus* ne s'éloignent pas de manière significative de la droite de régression: l'indice mandibulaire est, en moyenne, un peu plus élevé chez *St. megacephalus* parce que la taille générale moyenne des individus attribués à cette espèce est plus petite que celle des spécimens identifiés comme *St. quadriscissus*.

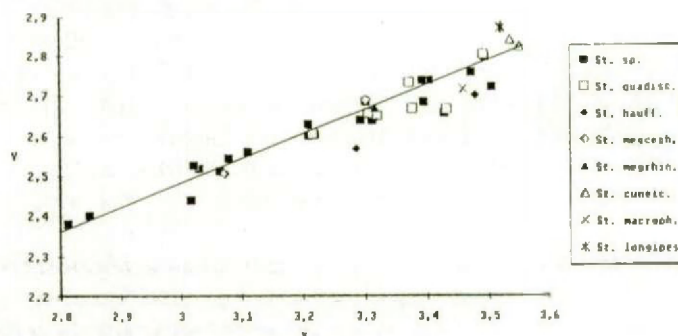


Figure 10. Croissance relative de la longueur de la mandibule (Y, en log) et de la longueur du corps (X, en log), chez *Stenopterygius*. Droite de régression: $Y = 0.75 + 0.577 X$.

De plus, les palettes natatoires antérieures de *St. megalorhinus* sont, en moyenne, plus longues que celles de *St. quadriscissus*. La Figure 11 représente la croissance relative de la palette natatoire antérieure (en $\log_{10}$) par rapport à la longueur totale du corps (en $\log_{10}$). Le coefficient de corrélation de PEARSON, toutes espèces confondues, est à nouveau très élevé: $r = 0.96$. Le coefficient d'allométrie vaut 1.23. Les deux mesures semblent donc allométriques: les grands spécimens ont, proportionnellement, de plus grandes palettes natatoires antérieures que les plus petits individus. Deux spécimens identifiés comme *St. megalorhinus* ne sont pas significativement éloignés de la droite de régression. Ceux attribués à *St. quadriscissus* se distribuent de part et d'autre de cette droite. Les palettes de *St. megalorhinus* ne peuvent donc être considérées comme significativement plus grandes que celles de *St. quadriscissus*.

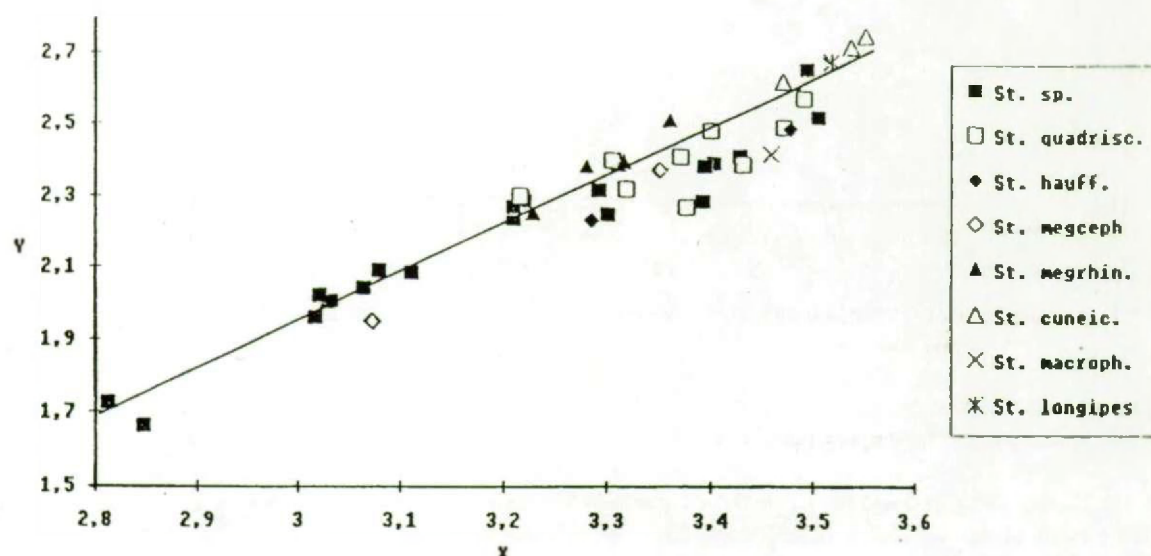


Figure 11. Croissance relative de la longueur des palettes natatoires antérieures (Y, en log) et de la longueur du corps (X, en log), chez *Stenopterygius*. Droite de régression: $Y = -1.757 + 1.23 X$.

Les différences entre *St. quadriscissus*, *St. megacephalus* et *St. megalorhinus* peuvent donc être expliquées par la croissance allométrique de ces animaux. Tous les spécimens observés sont, en effet, morphologiquement très semblables. Les individus actuellement regroupés dans *St. quadriscissus* seraient simplement "plus âgés (au moment de leur mort)" que ceux référés à *St. megacephalus* et à *St. megalorhinus*.

Stenopterygius hauffianus v. HUENE, 1922:

Cette espèce de taille moyenne est, pour Mc GOWAN, caractérisée par son museau court, ses orbites de grande taille et par la dégénérescence de la denture (taille et nombre); l'absence totale de dents n'a cependant pu être observée. La longueur du museau et la longueur de l'orbite doivent, dans ce cas-ci, être considérées comme deux mesures indépendantes (*sensu* TEISSIER, 1948): on ne peut en effet pas décider quelle mesure dépend de l'autre. Le coefficient d'allométrie entre deux mesures interdépendantes peut être facilement calculé par la droite des moindres rectangles de TEISSIER (1948): $k = Y / X$, où X et Y représentent les données exprimées en $\log_{10}$. Le coefficient d'allométrie entre la longueur du museau (Y) et le diamètre antéro-postérieur des orbites (X), calculé par cette méthode, vaut 0.96. L'isométrie entre ces deux mesures peut donc être établie. La Figure 12 représente leur évolution relative. Le groupe des spécimens identifiés comme *St. hauffianus* se sépare correctement des autres: leur museau est plus court par rapport à leur diamètre orbitaire. La Figure 7 montre que la grande taille de l'orbite, par rapport à la longueur de la mandibule, ne peut être considérée comme caractère diagnostique de *St. hauffianus*. L'orbite ne paraît grande que parce que le museau est très court. Cette brièveté du museau se reflète naturellement dans plusieurs autres rapports de mesures crâniennes. *St. hauffianus* semble donc correctement définie par la brièveté de son museau.

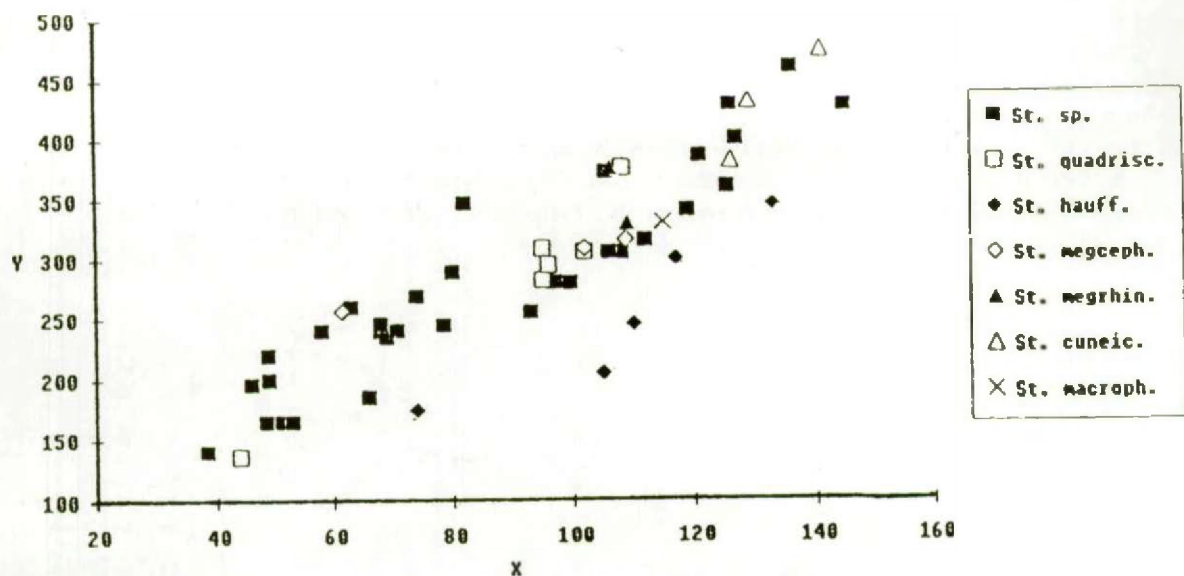


Figure 12. Croissance relative de la longueur du museau (Y, en mm) et de la longueur de l'orbite (X, en mm), chez *Stenopterygius*.

Stenopterygius macrophasma Mc GOWAN, 1979:

C'est une espèce de taille moyenne caractérisée par ses palettes natatoires antérieures relativement courtes, par son petit crâne et par ses nombreuses dents. Cette espèce, dont la diagnose est basée sur l'analyse d'un seul spécimen (MNHP 1849-29), semble donc caractérisée par un mélange de caractères juvéniles (petites palettes natatoires, nombreuses dents) et adultes (crâne de petite taille relative). Les Figures 10 et 11 montrent que la tête et les palettes natatoires de *St. macrophasma* ne sont pas exceptionnellement petites: leur taille relative au corps est comparable à celle de certains spécimens identifiés comme *St. quadriscissus*. La présence d'une denture non-dégénérée chez des spécimens de cette taille n'est pas non plus exceptionnelle, d'autant plus que Mc GOWAN signale que, chez l'holotype, "the dentition is not degenerate, but the teeth are small towards the tip of the snout, and some have become detached and displaced... This disparity in dentitions (between the holotype and the referred specimen) may be attributable to differences in maturity". Les caractères diagnostiques de *St. macrophasma* ne permettent pas d'isoler de façon satisfaisante cette espèce, du groupe *St. quadriscissus* - *St. megacephalus* - *St. megalorhinus*.

Stenopterygius longipes (WURSTEMBERGER, 1876):

C'est, pour Mc GOWAN, un ichthyosaure de grande taille caractérisé par son nombre de vertèbres très bas jusqu'à l'angle flexural de la queue et par ses palettes natatoires antérieures très longues et minces. Il réfère deux spécimens à cette espèce. Sa diagnose et sa description sont presque entièrement basées sur un seul d'entre eux, SMNS"B12" (= SMNS 3145, BÖTTCHER, comm. pers.). Il a déjà été établi que les palettes natatoires antérieures ont une croissance relative plus rapide que le corps considéré dans son ensemble. La Figure 11 montre que *St. longipes* ne s'éloigne pas significativement de la droite de régression logarithmique: la grande taille relative de ses palettes peut en grande partie être expliquée par cette allométrie positive. Il semble que, chez *Stenopterygius*, la taille des palettes natatoires antérieures soit indépendante du nombre de phalanges (voir JOHNSON, 1977). Ce dernier caractère est très variable entre individus.

Pour Mc GOWAN, le nombre exceptionnellement bas de vertèbres jusqu'à l'angle flexural est le caractère de plus grande valeur diagnostique, chez *St. longipes*. Je n'ai malheureusement pas pu observer SMNS 3145: ce spécimen n'a pu être retrouvé lors de mes visites à Stuttgart. La photographie reprise dans l'article de Mc GOWAN (1979, pl.3, fig.1) montre une nette discontinuité en son milieu. Faute d'avoir vu ce spécimen, j'ignore si cette discontinuité est due à la prise de vue ou si le fossile se présente réellement tel qu'il est photographié. Au niveau de cette discontinuité, il y a discordance entre certains éléments de l'avant et de l'arrière du corps. Ce fossile peut dès lors

être considéré comme composite (reconstitué à partir de deux spécimens différents) ou incomplet (il manque un fragment, au milieu du corps). Dans ces deux cas, le nombre de vertèbres ne peut être utilisé comme caractère diagnostique. A cause des doutes planant sur l'intégrité de SMNS 3145, il semble impossible de se prononcer sur la validité de *Stenopterygius longipes*, qui est dès lors considérée comme une espèce de validité douteuse attribuable à *Stenopterygius*.

***Stenopterygius cuneiceps* Mc GOWAN, 1979:**

C'est une espèce de grande taille caractérisée par son museau très court et par ses longues et minces palettes natatoires antérieures. La Figure 12 montre que le museau des spécimens référés par Mc GOWAN à *St. cuneiceps*, dont j'ai pu prendre les mesures, n'est pas de petite taille, proportionnellement au diamètre de l'orbite. Cette impression de brièveté semble due à l'orientation du crâne, sur la plaque de schiste. La grande taille des palettes antérieures des individus rattachés à cette espèce peut, en grande partie, être expliquée par l'allométrie positive observée lors de leur croissance au sein-même du genre *Stenopterygius* (Figure 11). Les spécimens identifiés comme *St. cuneiceps* sont, en effet, tous de grande taille.

Les caractères diagnostiques des espèces du genre *Stenopterygius* établies par Mc GOWAN sont presque tous d'ordre biométrique. Il a été montré que la plupart d'entre eux pouvaient être correctement expliqués par la croissance allométrique de certains organes, par une variabilité individuelle normale chez une espèce largement distribuée, ou par l'âge des individus lors de leur mort. L'espèce *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922 semble, par contre, correctement définie par son museau court.

Nouvelle approche systématique du genre *Stenopterygius*

La systématique du genre *Stenopterygius*, telle qu'elle est proposée par v. HUENE et Mc GOWAN, présente de nombreuses difficultés. Mc GOWAN, tout en voulant établir des diagnoses claires pour des espèces bien définies, est resté trop proche de l'esprit des travaux de v. HUENE. La révision du genre *Stenopterygius* présentée dans le présent article ne se base pas sur des systématiques antérieures. Il faut cependant tenir compte des conclusions qui peuvent être dégagées de l'analyse critique des travaux de v. HUENE et de Mc GOWAN: certaines parties du corps (crâne, palettes natatoires,...) ont une croissance allométrique au sein-même du genre; la variation individuelle de certains caractères en relation étroite avec l'adaptation au milieu marin (forme du coracoïde, nombre de vertèbres, nombre de phalanges,...) est trop importante pour avoir une quelconque valeur systématique; certaines caractéristiques semblent fonction de l'âge des individus lors de leur mort (taille du corps, degré de dégénérescence de la denture, nombre d'encoches sur le bord radial des palettes natatoires).

Dans un premier temps, les spécimens rattachés au genre *Stenopterygius* ont pu être séparés en deux grands groupes, sur base de caractères anatomiques crâniens:

- Le premier groupe ("forme A") est, de loin, le plus abondant dans le Toarcien allemand. Chez ces individus, le maxillaire est généralement complètement séparé de la marge inférieure de la narine externe par le lacrymal et le prémaxillaire qui se contactent à ce niveau. Les rares exceptions à cette règle peuvent être expliquées par un déplacement ou des cassures post-mortem des os de la région nasale. Sur le toit crânien, le frontal et le postfrontal se contactent largement.
- Les spécimens de forme B sont très rares dans le Lias supérieur allemand. Plusieurs spécimens pouvant être rattachés à ce groupe ont cependant été décrits dans le Toarcien de Normandie, en France (OWEN, 1881, p.118, pl.23, figs. 1-5; pl.24, fig.1; pl.25, fig.1; pl.26, fig.1; pl.27, figs. 2-5; EUDES-DESLONGCHAMPS, 1877, p.1, pl.A, figs.1-3.; MAZIN, 1988 & 1993). Ces individus se différencient des spécimens de forme A par leurs maxillaires très hauts, qui atteignent toujours la marge ventrale de leur narine externe et par leurs frontaux étroits, séparés des postfrontaux par les nasaux et les pariétaux qui se contactent au niveau du toit crânien et par le préfrontal, qui s'avance très postérieurement. Le museau des individus de forme B est toujours long et très mince.

La dégénérescence de la denture a été observée chez des individus de forme A et de forme B. L'échantillon des spécimens de forme B est trop petit et les fossiles, souvent trop incomplètement conservés pour vérifier statistiquement leur homogénéité morphométrique. La morphométrie crânienne permet, par contre, de distinguer deux sous-groupes, chez les individus de forme A :

- Le premier sous-groupe (Forme A1) rassemble des spécimens au museau et à la mandibule longs, au profil relativement droit. Leur maxillaire est très bas, ce qui est généralement considéré comme un caractère évolué chez les ichthyosaures.
- Le second (Forme A2) rassemble des individus au museau et à la mandibule très courts, au profil concave. Leur maxillaire, qui n'atteint pas la marge ventrale de la narine externe, est haut.

Sur base de ces critères, il est possible de bien séparer biométriquement les individus de forme A1 et de forme A2. La Figure 13 montre que, chez les individus de forme A2, les rapports "longueur de l'orbite / longueur du museau" et "hauteur du maxillaire / hauteur du museau au niveau de la mi-narine" sont plus élevés que chez les individus de forme A1. N'ont été repris, dans cette analyse, que des spécimens dont le maxillaire n'a pas subi de déplacement post-mortem pouvant influencer les mesures. Les deux sous-groupes ne se chevauchent ni sur l'axe des abscisses, ni sur celui des ordonnées. Il a déjà été montré que la longueur de l'orbite et la longueur de la mandibule étaient isométriques. Le coefficient d'allométrie entre la hauteur maximale du maxillaire et la hauteur du museau a été estimé par la droite des moindres rectangles de TEISSIER (1948): $k = 1.07$ ($r = 0.90$). Ces deux mesures peuvent également être considérées comme isométriques. Le coefficient de corrélation entre les deux rapports de mesures a été calculé par la méthode de PEARSON, pour les individus de forme A1: $r = 0.20$, $p > 5\%$. Les caractères "brièveté relative du museau" et "développement du maxillaire en hauteur" ne sont donc pas intimement corrélés.

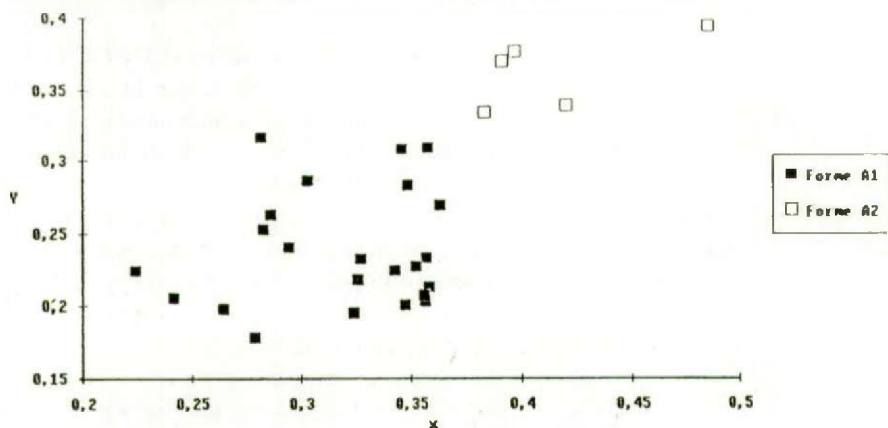


Figure 13. Séparation biométrique des spécimens de forme A1 et de forme A2, chez *Stenopterygius*. X= longueur de l'orbite / longueur du museau; Y = hauteur du maxillaire / hauteur du museau au niveau de la mi-narine.

L'analyse discriminante de FISCHER (1940) établit, pour deux populations et p variables, une fonction linéaire $Y = a_0 + a_1 \cdot x_1 + a_2 \cdot x_2 + \dots + a_p \cdot x_p$, permettant d'affecter à une population tout individu caractérisé par une valeur négative de Y et à l'autre, tout individu qui, pour la même fonction, montre une valeur positive. L'analyse est menée de telle façon que le risque de classement erroné (un individu appartenant à un groupe est classé dans l'autre) soit le plus petit possible. En d'autre mots, la fonction discriminante de FISCHER maximise la variance inter-groupes par rapport à la variance intra-groupes. Le calcul de la fonction discriminante nécessite de longues opérations matricielles dont les détails sont discutés par LEGENDRE & LEGENDRE (1984). Les calculs ont été effectués sur l'ordinateur IBM 4381 de l'Université Catholique de Louvain-la-Neuve, à l'aide du programme S.A.S. (procédure "Discrim"). La fonction de FISCHER peut, dans un second temps, servir comme critère de classification a posteriori des individus sur lesquels s'est basée l'analyse. Un grand nombre de spécimens mal classés amènera à rejeter la fonction discriminante; par contre, celle-ci sera adoptée si plus de 95 % des individus sont correctement replacés dans leur groupe d'origine. Le taux d'erreurs sera cependant sous-estimé à cause de la circularité du raisonnement. La distance entre les centroïdes (= "centres de gravité") de deux groupes dans un espace dont les axes ne sont pas orthogonaux peut être estimée par la distance généralisée de MAHALANOBIS:

$$D^2_{(U)} = d'_{ij} S^{-1} d_{ij}$$

où $-d_{ij}$ est le vecteur des différences entre les moyennes des n variables dans les deux échantillons.

$-S$ est la matrice de dispersion variances-covariances commune pour les deux échantillons, estimée à partir des matrices pour chacun des deux groupes.

La distance de MAHALANOBIS peut être testée par un test F , après avoir été transformée en un T^2 d'HOTELLING (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984).

Une fonction discriminante, séparant le mieux possible les individus appartenant aux formes A1 et A2, a pu être établie sur base de 5 mesures crâniennes:

$$Y = 4,96 + 0,021.x_1 - 0,114.x_2 + 0,015.x_3 + 0,37.x_4 - 1,642.x_5$$

où x_1 = longueur de la mandibule

x_2 = longueur de l'orbite

x_3 = longueur du museau

x_4 = hauteur du museau, au niveau de la mi-narine

x_5 = hauteur du maxillaire

Si la fonction discriminante établie est fiable, sa valeur sera positive pour les individus de forme A1: leur mandibule et leur museau (signe +) sont grands par rapport à leur diamètre orbitaire (signe -); leur museau (signe +) est haut, par rapport au maxillaire (signe -). La valeur de la fonction sera, par contre, négative pour les individus de forme A2. Les résultats du reclassement a posteriori sont repris à la Figure 14. Les 33 spécimens utilisés lors de cette analyse ont été correctement replacés dans leur groupe d'origine. La fonction discriminante semble donc tout à fait fiable. La distance généralisée de MAHALANOBIS entre les centroïdes des sous-groupes A1 et A2, vaut 12.45, ce qui est une valeur très significative ($T^2 = 50.93$; $F = 8.87$ avec 5, 27 ddl; $p < 0.0001$). Les centroïdes ne peuvent être considérés comme confondus.

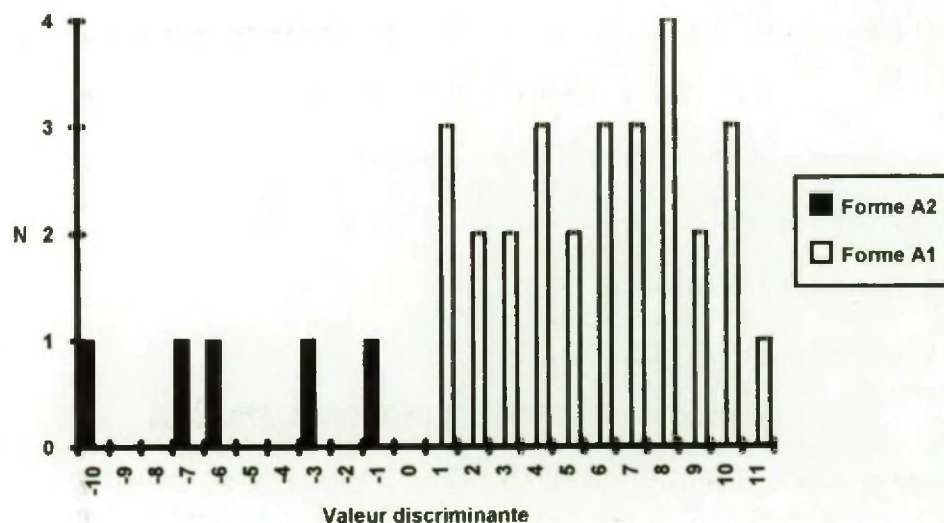


Figure 14. Discrimination des spécimens de forme A1 et A2, chez *Stenopterygius*.

Les spécimens identifiés par v. HUENE (1922b & 1931) et Mc GOWAN (1979) comme *Stenopterygius hauffianus* qui ont été observés forment le groupe A2. Sont regroupés parmi les formes A1 les spécimens identifiés par Mc GOWAN (1979) comme *St. quadriscissus*, *St. megacephalus*, *St. megalorhinus*, *St. cuneiceps*, *St. macrophasma*, dont les caractères diagnostiques sont très équivoques. Je ne me prononce pas sur la validité de *St. longipes*, n'ayant pu voir le spécimen sur lequel se base la diagnose. Morphométriquement, son crâne peut cependant être rattaché à la forme A1. Sont regroupés parmi les formes B des individus précédemment identifiés comme *Ichthyosaurus tenuirostris* (QUENSTEDT, 1856-57; EUDES-DESLONGCHAMPS, 1877; MAZIN, 1988) et *Ichthyosaurus (Stenopterygius) longifrons* (OWEN, 1881; v. HUENE, 1922b & 1939; MAZIN, 1993).

D. PALEONTOLOGIE SYSTEMATIQUE

SUPERORDO ICHTHYOPTERYGIA OWEN, 1840

ORDO EUICHTHYOPTERYGIA MAZIN, 1982

SUBORDO ICHTHYOSAURIA DE BLAINVILLE, 1835

SUPERFAMILIA ICHTHYOSAUROIDEA BONAPARTE, 1841

Diagnose: Extrémité de la queue infléchi vers le bas, formant une nageoire caudale hétérocerque inverse; on remarque, au niveau de l'angle flexural de la queue, la présence de centra en forme de "coins". Implantation dentaire aulacodonte: les dents sont implantées dans un sillon dentaire commun et les septa osseux inter-alvéolaires ont complètement disparu. Ceinture pelvienne réduite. Le cinquième doigt primaire, quand il n'a pas disparu, est toujours repoussé en position post-axiale.

Familles incluses: Ichthyosauridae BONAPARTE, 1841; Temnodontosauridae Mc GOWAN, 1974; Leptopterygiidae APPLEBY, 1979.

FAMILIA ICHTHYOSAURIDAE BONAPARTE, 1841

Diagnose amendée: Ichthyosauroida de taille moyenne (longueur du corps < 5 m; longueur du crâne < 70 cm). Orbites de forme ovoïde à sub-circulaire de grande taille relative (rapport "longueur de l'orbite / longueur du crâne" > 0.20, chez les spécimens matures). Rapport "longueur du museau / longueur du crâne" < 0.70; rapport "hauteur du museau au niveau de la mi-narine / longueur du museau" > 0.12. Le quatrième doigt primaire des membres antérieurs garde toujours le contact avec la série carpienne distale. Membres postérieurs de très petite taille relative: rapport "longueur du membre antérieur / longueur du membre postérieur" > 1.8.

Genre-type: *Ichthyosaurus* DE LA BECHE & CONYBEARE, 1821.

Sous-familles incluses: Ichthyosaurinae BONAPARTE, 1841; Stenopterygiinae KÜHN, 1934.

SUBFAMILIA STENOPTERYGIINAE KÜHN, 1934

Diagnose: Petit os surnuméraire néoformé intercalé entre le squamosal, le postorbitaire et recouvrant partiellement le quadratojugal. Dégénérescence de la denture chez les spécimens matures. Fusion complète de l'ischium et du pubis: la séparation originelle de ces deux os subsiste sous la forme d'un petit foramen.

Genre-type: *Stenopterygius* JAEKEL, 1904.

Autre genre inclus: *Ophthalmosaurus* SEELEY, 1875.

GENUS STENOPTERYGIUS JAEKEL, 1904

Diagnose amendée: Dents de petite taille et présentes sur toute la longueur du maxillaire, du prémaxillaire et du dentaire, chez les jeunes spécimens; dégénérescence partielle ou complète de la denture chez les spécimens matures; couronnes dentaires fines et coniques, légèrement courbées et finement plicaturées. Marge postérieure du coracoïde jamais encochée. Membre antérieur à 4 doigts primaires: le doigt IV est repoussé en position post-axiale, mais garde toujours le contact avec les éléments carpiens distaux. Certains doigts peuvent être bifurqués. Le doigt V, quand il existe encore, est rejeté en position post-axiale et ne contacte jamais les éléments carpiens distaux.

Espèce-type: *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT, 1856)

Autres espèces incluses: *Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881); *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922

Espèces de validité douteuse attribuables à *Stenopterygius*: *Ichthyosaurus aduncus* QUENSTEDT, 1856; *Ichthyosaurus longipes* WURSTEMBERGER, 1876; *Ichthyosaurus bambergensis* BAUER, 1901; *Stenopterygius promegacephalus* v. HUENE, 1949.

***Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881)**

(Figures 15-20; Planches 1-2)

- 1856-57 *Ichthyosaurus tenuirostris* - QUENSTEDT, partim, p. 220, pl.26, fig.7.
1877 *Ichthyosaurus tenuirostris* CONYBEARE, 1822 - EUDES-DESLONGCHAMPS, p.1, pl.A, figs.1-3.
1881 *Ichthyosaurus longifrons* OW. - OWEN, 1881, p.118, pl.23, figs.1-5; pl.24, fig.1; pl.25, fig.1; pl.26, fig.1; pl.27, figs 2-5.
1885 *Ichthyosaurus tenuirostris* CONYB. - QUENSTEDT, partim,p.204, pl.15, fig.2.
1889a *Ichthyosaurus zetlandicus* SEELEY, 1880 - LYDEKKER, partim, p.78, fig.29.
1889b *Ichthyosaurus zetlandicus* - LYDEKKER, partim, p.44.
1890 *Ichthyosaurus zetlandicus* SEELEY, 1880 - WOODWARD & SHERBORN, partim, p.241.
1891 *Ichthyosaurus zetlandicus* SEELEY - FRAAS, pl.2, figs. 1-2.
1895 *Ichthyosaurus zetlandicus* SEELEY - BAUR, p.456, fig.1.
1922b *Stenopterygius zetlandicus* SEELEY - v. HUENE, partim, p.45, pl.8, fig.2, pl.10, fig. 1, fig.3.
1925 *Stenopterygius zetlandicus* - HAUFF, pl.5.
1931 *Stenopterygius zetlandicus* - v. HUENE, p.16, fig.1.
1932 *Stenopterygius zetlandicus* SEELEY - v. ZITTEL, partim, p.281, figs. 375 & 377.
1934 *Stenopterygius zetlandicus* SEELEY 1880 - KUHN, partim, p.51.
1939 *Stenopterygius longifrons* OWEN - v. HUENE, partim, p.7, pl.1.
1949a *Stenopterygius longifrons* OWEN - v. HUENE, p.80.
1949b *Stenopterygius longifrons* - v. HUENE, p.216, figs.2 & 5.
1953 *Stenopterygius longifrons* OWEN 1881 - HAUFF, p.17, fig.2; pl.12, fig.b.
1958 *Stenopterygius longifrons* OWEN - HOFMANN, p.50.
1961 *Stenopterygius longifrons* (OWEN 1881) - KUHN, partim, p.111.
1974a *Stenopterygius acutirostris* OWEN, 1840 - Mc GOWAN, partim, p.31.
1981 *Stenopterygius longifrons* OWEN, 1881 - HAUFF & HAUFF, p.20, fig.9, fig.23.
1988 *Ichthyosaurus tenuirostris* CONYBEARE, 1882 - MAZIN, p.121, figs.1-3, pl.1.
1993 *Stenopterygius longifrons* OWEN, 1881. MAZIN, p.51

Diagnose amendée: Le maxillaire, haut (rapport "hauteur du maxillaire / hauteur du museau au niveau de la minarine" > 0.35), participe à la marge ventrale de la narine externe. Frontaux étroits, largement recouverts par les nasaux et les pariétaux et ne contactant pas les postfrontaux. La suture mésio-sagittale des frontaux forme une dépression étroite et particulièrement profonde. Museau long (rapport "longueur de l'orbite / longueur du museau" < 0.37) et mince (rapport " $\log_{10}$ hauteur du museau à la mi-narine / $\log_{10}$ longueur de la mandibule" < 0.58).

Holotype: Le crâne cité et figuré par OWEN (1881) est identifié par LYDEKKER (1889a) comme BMNH 33157. Ce crâne est presque complet, l'extrémité antérieure de son museau est cassée.

Locus typicus: Curcy, près de Caen (Normandie, France).

Stratum typicum: Zone à *Hildoceras bifrons* (Toarcien inférieur).

Description des spécimens du toarcien luxembourgeois:

- IRSNB R124 (Figure 15; Planche 1, A-B) a été dégagé d'un nodule calcaire gris-foncé découvert dans les Schistes de Grandcourt, à Esch-sur-Alzette (G.-D. Luxembourg, Figure 1, point 5). Le crâne et la mandibule sont bien conservés. L'extrémité du museau est cassée. Le toit crânien est malheureusement fracturé en de nombreux endroits, si bien que les contacts osseux à ce niveau ne peuvent être correctement décrits. L'arrière-crâne n'est pas visible non plus dans l'état de dégagement dans lequel il se trouve. Comme le spécimen est très attaqué par la pyrite, un dégagement ultérieur à l'acide formique est très risqué. Plusieurs autres fragments appartenant au même individu existent également dans les collections de l'IRSNB: vertèbres thoraciques, côtes, humérus.

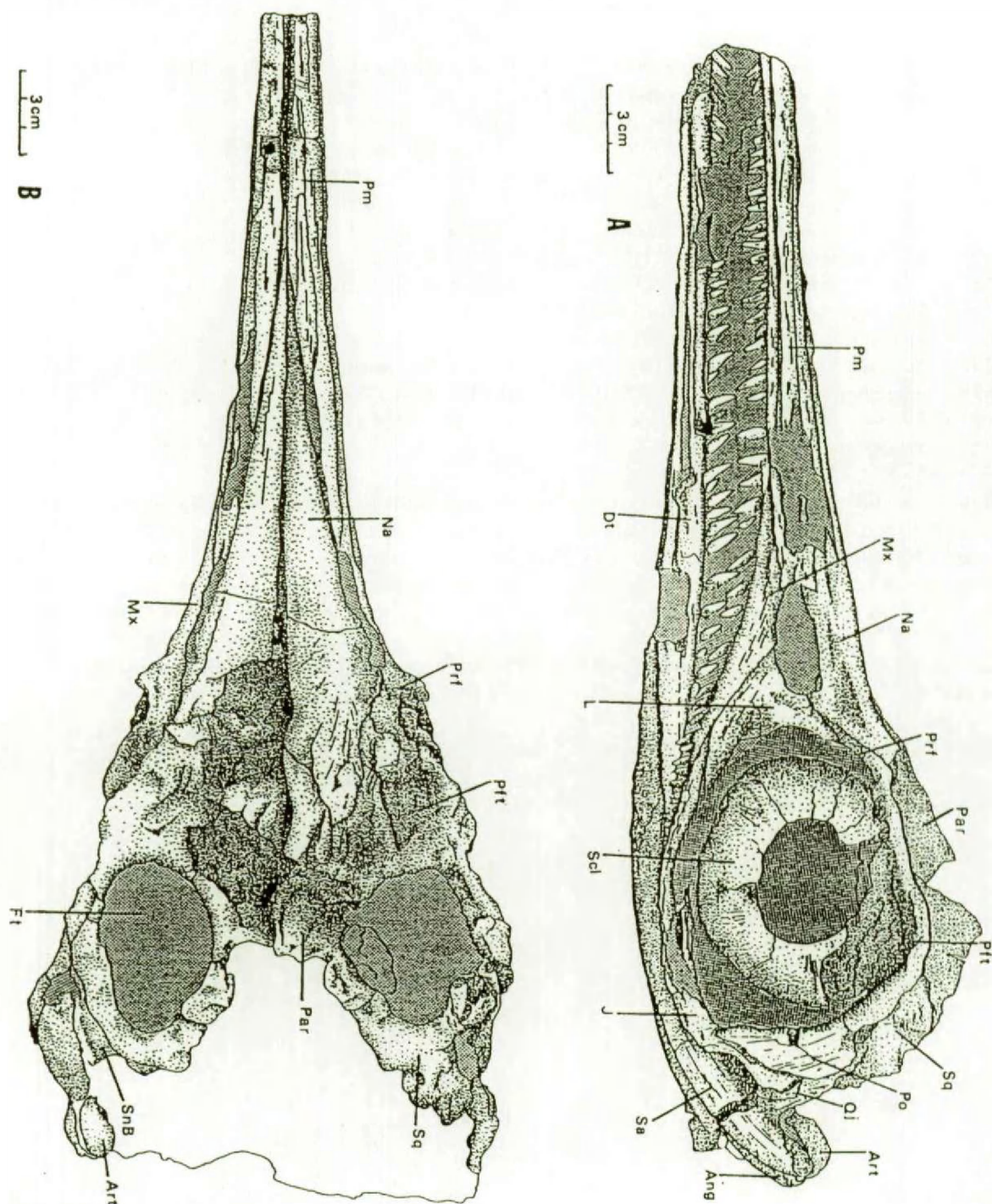


Figure 15. Crâne de *Stenopterygius longifrons* (IRSNB R124). A: vue latérale; B: vue dorsale.

- IRSNB R125 (Figure 16, Planche 1, C-D) a été dégagé d'un nodule calcaire trouvé à la base des Schistes de Grandcourt en août 1992, lors des fouilles menées conjointement par l'IRSNB et le MNHN à Bascharage (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 3). Ce crâne, de petite taille, est presque complet: seule l'extrémité du museau est absente. L'arrière-crâne est emprisonné dans une gangue très dure, qui réagit mal à l'acide formique. Il n'a donc pas pu être convenablement dégagé.

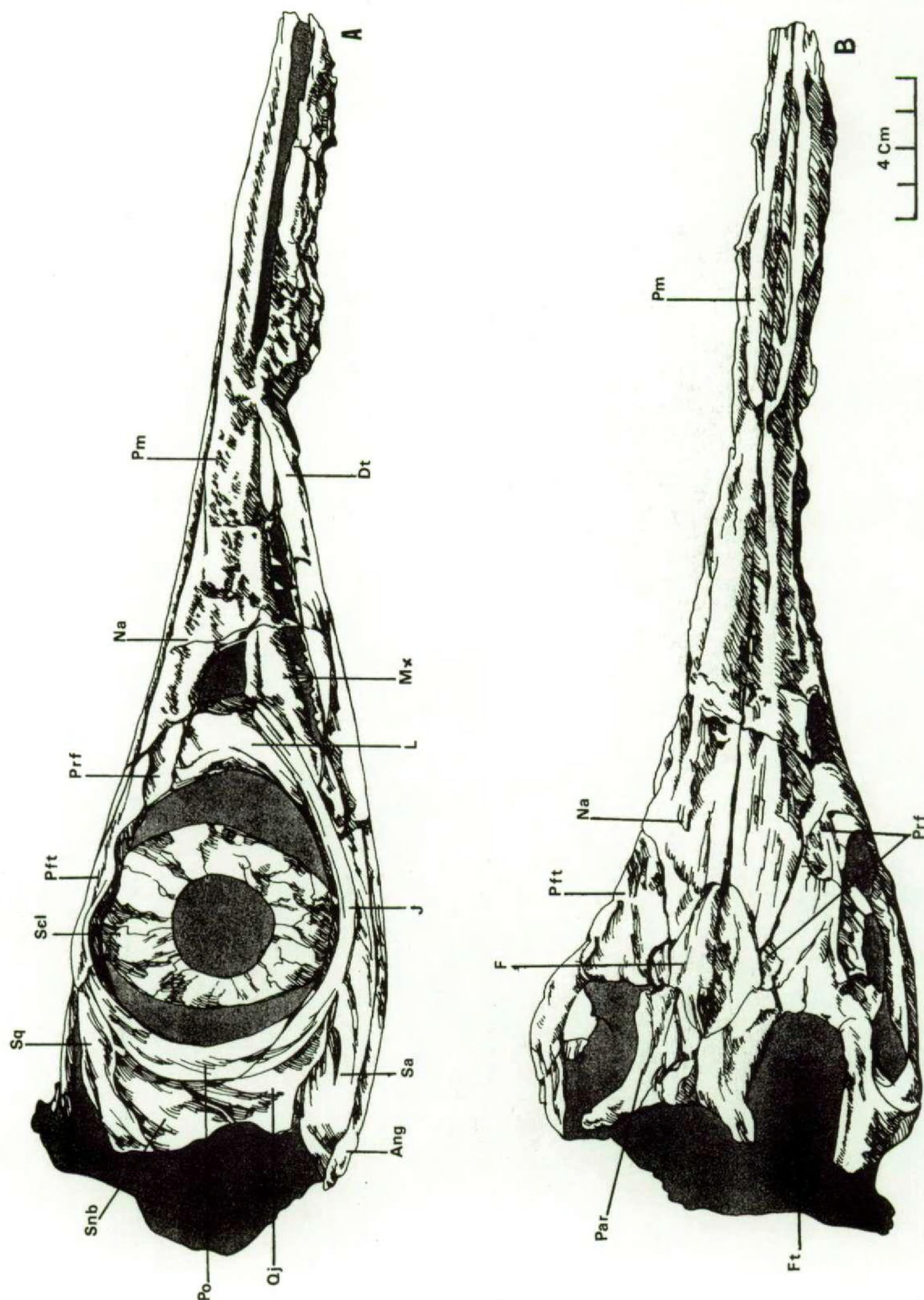


Figure 16. Crâne de *Stenopterygius longifrons* (IRSNB R125). A: vue dorsale; B: vue latérale.

- MNHNL TU332 (Figure 17, Planche 2) a été découvert par J. SIMON dans les Schistes de Grandcourt, lors des fondations du dépôt de l'OTAN, à Sanem, près de Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6). La face ventrale de la ceinture scapulaire et la portion antérieure des humérus sont très bien dégagés. Deux centra vertébraux, quatre arcs neuraux, plusieurs vertèbres thoraciques et de nombreuses côtes sont également visibles. Le crâne et la mandibule sont cassés juste à l'avant de l'orbite. Une petite portion du rostre, longue de 125 mm, a également été retrouvée et montre la portion antérieure de la narine externe. La denture est complètement dégénérée: il s'agit vraisemblablement d'un individu très âgé.

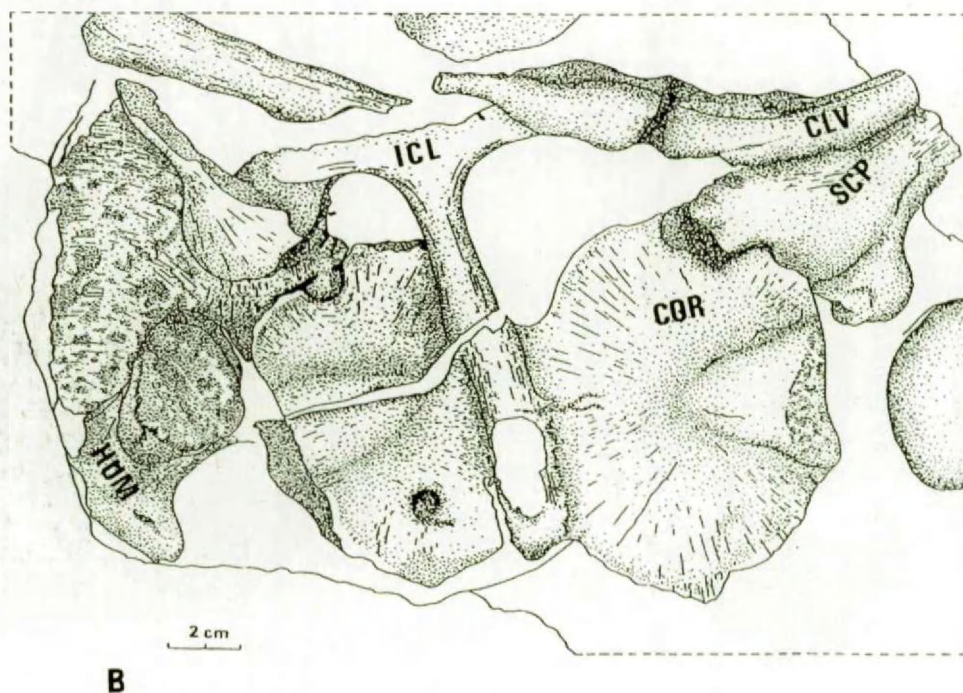
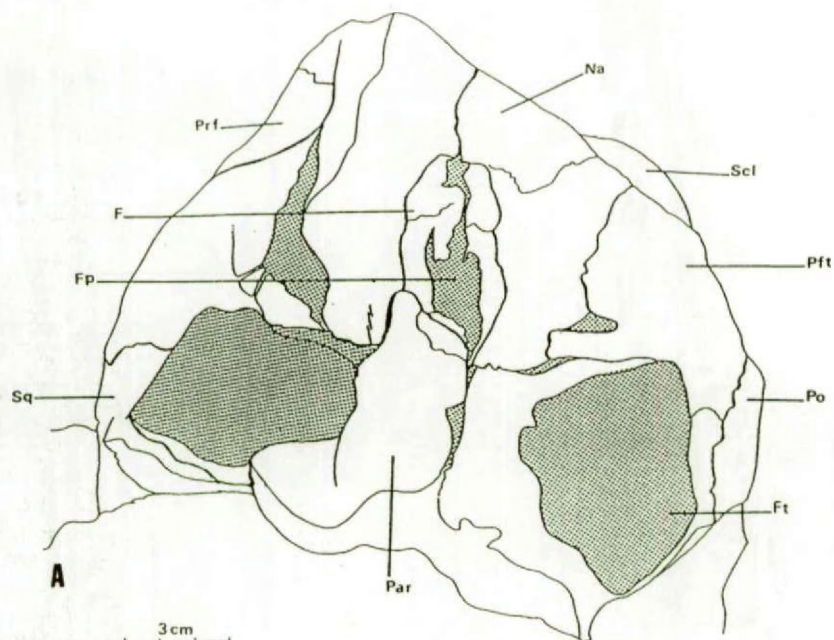


Figure 17. A. Crâne de *Stenopterygius longifrons* (MNHNL TU332). Vue dorsale.
B. Ceinture scapulaire de *Stenopterygius longifrons* (MNHNL TU332). Vue ventrale.

Les fossiles suivants ont été découverts dans les Schistes de Grandcourt à Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6), lors des travaux de creusement de la Collectrice du sud:

- MNHNL TU548 est un crâne inclus dans un nodule calcaire. Il est très peu dégagé, de telle sorte que seule la face latérale gauche est visible. L'extrémité du museau est cassée. L'anneau sclérotique n'est pas dégagé.
- MMD 1, découvert et dégagé par J. VALENTINY. Ne subsistent du crâne que la région périnasale du museau, une petite portion de la mandibule et les anneaux sclérotiques, composés d'environ 15 plaques sclérales.
- MMD 5 est un crâne ayant subi une importante déformation post-mortem vers le côté droit. Le museau est cassé un peu à l'avant du maxillaire. L'arcade latérale des fenêtres temporales est également absente. L'arrière-crâne n'est pas visible.
- DEL 1 (Figure 18) montre la région du toit crânien, la partie supérieure des orbites, ainsi qu'une partie, malheureusement incomplètement dégagée, du palais. Les arcades postérieures et l'arcade latérale gauche des fenêtres temporales sont cassées. L'inclinaison des orbites montre que le crâne a été écrasé après la mort de l'animal.

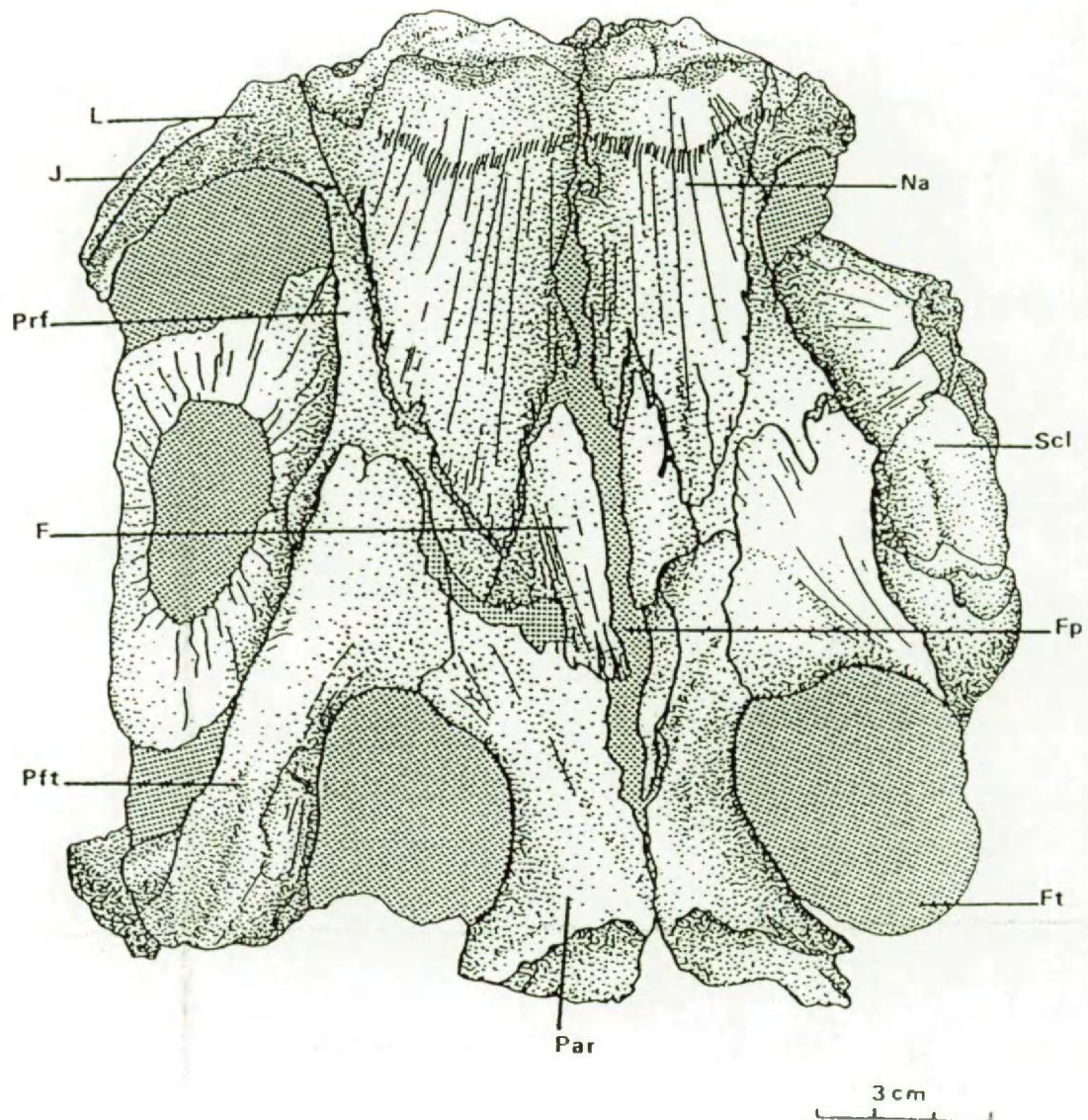


Figure 18. Crâne de *Stenopterygius longifrons* (DEL 1). Vue dorsale.

La Figure 19 est une reconstitution du crâne de *Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881), qui résume la description proposée ci-dessous. Les mesures prises sur les différents spécimens sont rassemblées dans le Tableau 1.

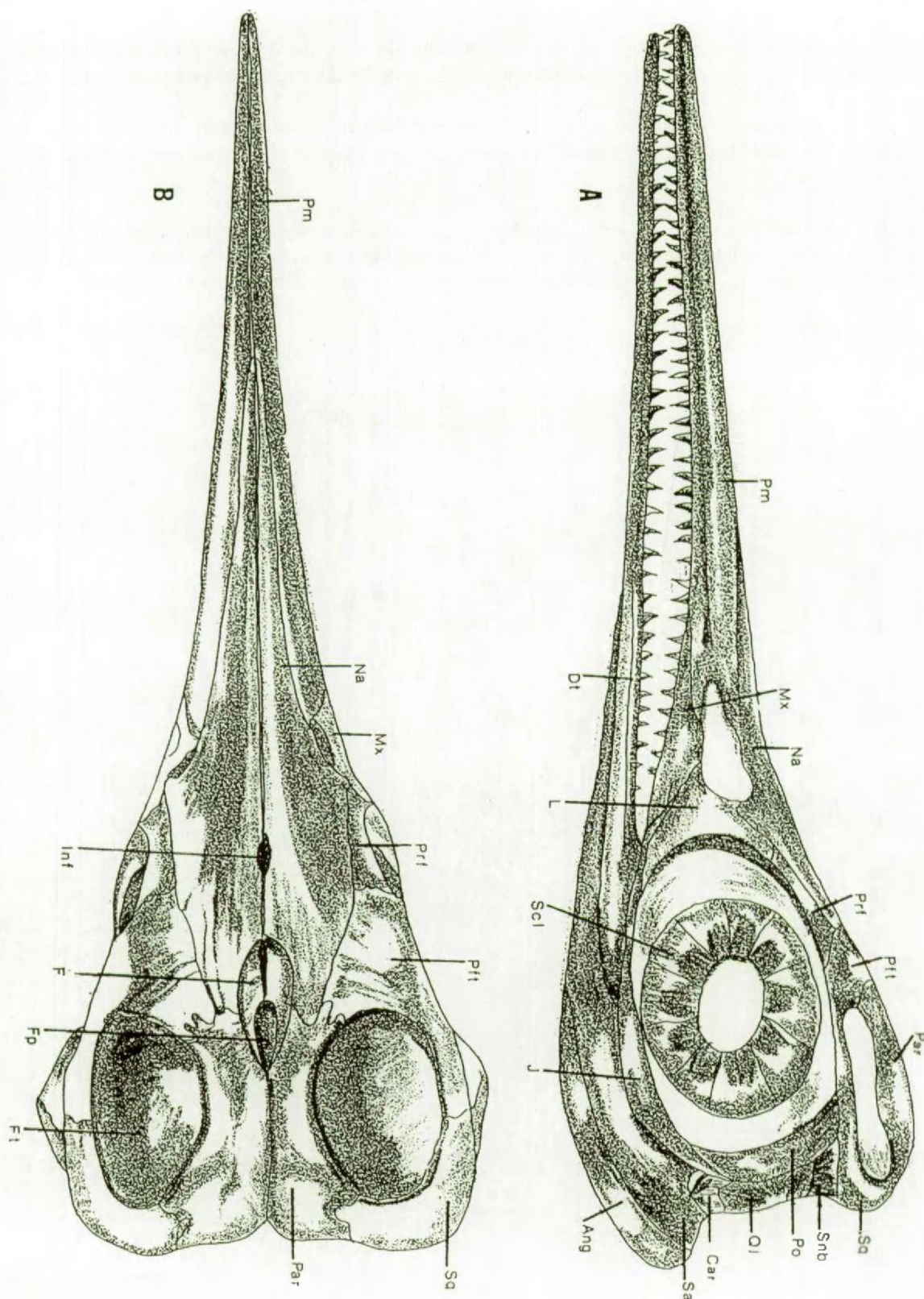


Figure 19. Reconstitution du crâne de *Stenopterygius longifrons*. A: vue latérale; B: vue dorsale.

L'exoccipital (Figure 20; IRSNB R124) est similaire à celui décrit par FRAAS (1891, pl.5, fig.1). Cet os est relativement haut et sa base n'est pas très élargie. La surface dorsale, ou surface articulaire pour le supraoccipital, est convexe: sa surface latérale est dirigée obliquement vers le bas. La surface ventrale, ou surface articulaire pour le basioccipital, a un contour ovoïde et est très rugueuse. La surface mésiale est très concave et forme le mur latéral du foramen magnum. Latéralement, une émargination très accusée, surmontée d'un petit éperon, est interprétée comme le foramen jugulaire. Le foramen pour la transmission de la première branche du nerf hypoglosse longe le foramen jugulaire. Le foramen pour la transmission de la seconde branche du nerf hypoglosse perce la surface postérieure de l'os. Il n'y a pas de trace du foramen pour le nerf spinal accessoire.

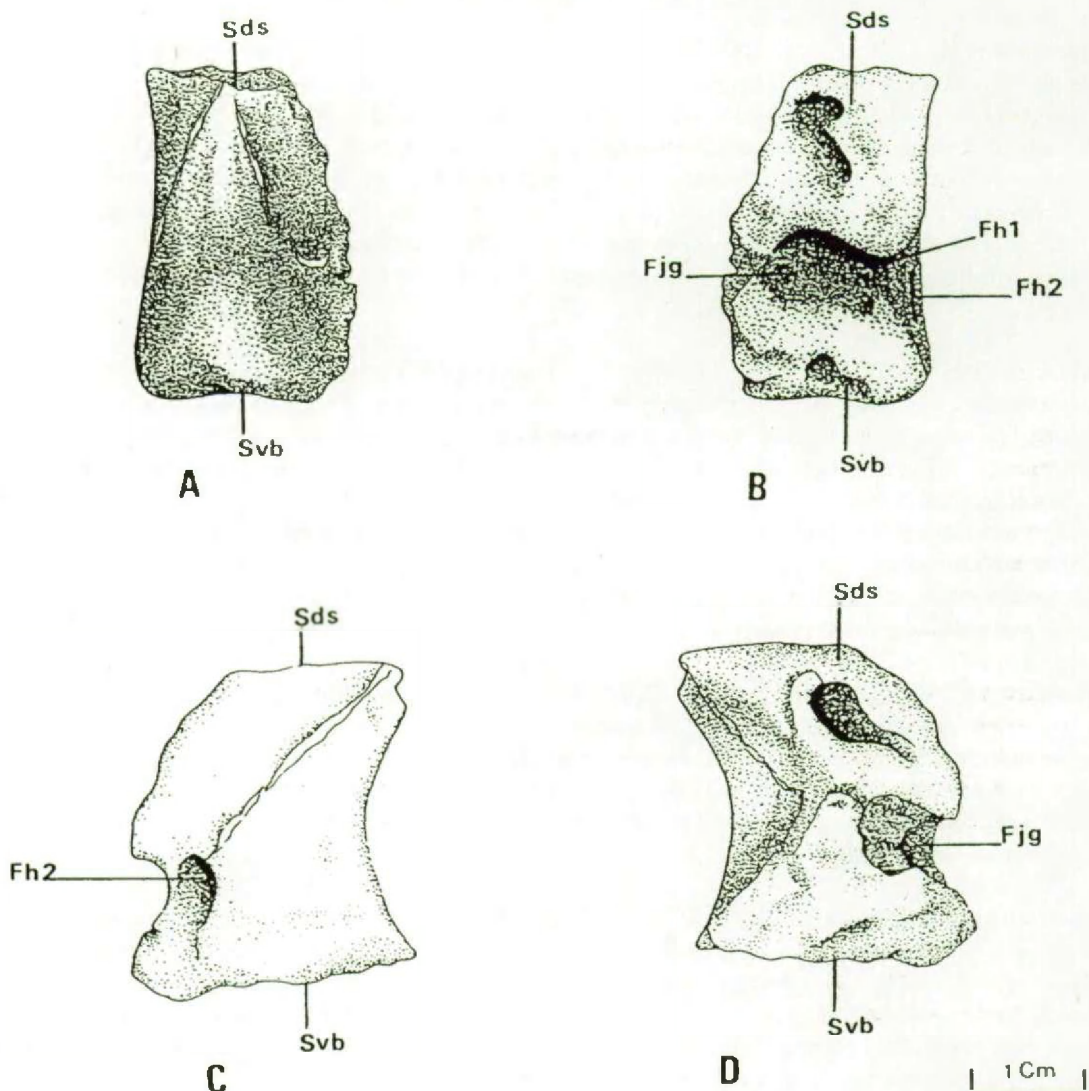


Figure 20. Exoccipital gauche de *Stenopterygius longifrons*. A: vue mésiale; B: vue latérale; C: vue postérieure; D: vue antérieure.

Le basisphénoïde et le parasphénoïde (MNHNL TU332 & DEL 1) ne peuvent être décrits qu'en vue ventrale. Intimement agencés l'un à l'autre, ils occupent l'espace interptérygoïdien. Les ailes latérales du basisphénoïde sont très développées et forment les processus basiptérygoïdes. Au milieu de la surface postérieure, quelque peu ventralement, le foramen carotidien forme une large ouverture elliptique.

Le carré (DEL 1) est massif. Son bord externe est très émarginé. Le condyle articulaire porte trois facettes articulaires, tout comme le spécimen décrit par MAZIN (1988). La première facette est subverticale et contactait l'articulaire; la facette postéro-latérale est très petite et contactait probablement le processus rétroarticulaire du surangulaire; le troisième, long et concave, contactait la cavité articulaire du surangulaire. La surface postérieure du carré porte une large dépression pour la tête distale de la columelle.

Les fenêtres temporales (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332 & DEL 1), de grande taille, ont un plan d'ouverture parfaitement horizontal. Leur forme générale est sub-ovoïde, à grand axe (=longueur) antéro-postérieur et à pointe postérieure. Leur marge latérale est nettement plus rectiligne que leur marge mésiale. Chaque fenêtre temporale est limitée mésialement par le pariétal, postérieurement et postéro-latéralement par le squamosal, antérieurement et antéro-latéralement par le postfrontal.

Le foramen pinéal (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MMD 5 & DEL 1) est long et a la forme d'une goutte d'eau. Sa marge est formée par le bord mésial postérieur des frontaux et par le bord mésial antérieur des pariétaux.

Les squamosaux (IRSNB R124, IRSNB R125 & MNHNL TU332) sont formés de trois branches orientées dans les trois plans de l'espace. Ces trois branches se rejoignent au point le plus postérieur du crâne, en formant une petite protubérance. La branche mésiale, la plus courte, est horizontale. Elle s'articule avec le pariétal. La suture entre les deux os n'est pas visible. La branche latérale, également horizontale, est élargie postérieurement et prend ainsi la forme d'un triangle. Son bord ventral contacte le postorbitaire sur presque toute sa longueur et le postfrontal à son extrémité antérieure. Son bord dorsal participe, avec le bord latéral de la branche mésiale, à la marge postérieure et postéro-latérale de la cavité temporale. La branche ventrale, verticale, est la plus large. Elle forme la paroi postéro-latérale du crâne. Son bord latéral est chevauché par une néoformation osseuse (discutée plus loin).

Les pariétaux (IRSNB R125, MNHNL TU332 & DEL 1) participent à la marge mésiale des fenêtres temporales. Antérieurement, ils recouvrent la portion postérieure des frontaux et contactent, lorsqu'ils sont intacts, les préfrontaux et l'extrémité postérieure des nasaux. Postérieurement et latéralement, ils contactent les squamosaux. Les pariétaux sont formés de trois surfaces perpendiculaires. La surface dorsale est horizontale et forme la portion postérieure du toit crânien. La surface latérale est sub-verticale et courbée: elle forme le mur mésial de la fenêtre temporale. La surface postérieure est également sub-verticale et participe à l'arrière-crâne. La marge mésiale des pariétaux accolés forme une crête sagittale développée. Dans sa portion postérieure, cette crête se dirige obliquement, parallèlement à la surface postérieure du pariétal. Antérieurement, le bord mésial des pariétaux est légèrement encoché et participe à la marge postérieure du foramen pinéal.

Les frontaux (IRSNB R125, MNHNL TU332, MMD 5 & DEL1) sont de très petite taille. Ils sont largement recouverts postérieurement par les pariétaux et antérieurement par les nasaux. Leurs bords latéraux contactent la lamina postérieure des préfrontaux. La suture mésiale des frontaux accolés forme une étroite dépression particulièrement profonde. Postérieurement, leurs bords mésiaux sont très émarginés et forment la marge antérieure du foramen pinéal. La surface dorsale des frontaux est percée par plusieurs petits foramens, probablement pour le passage de vaisseaux sanguins.

Les postfrontaux (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MMD 5, DEL), en vue dorsale, peuvent être décrits en deux parties. Antérieurement, ils forment une surface trapézoïdale, à petit côté antérieur, dont l'axe méso-latéral est sensiblement égal à l'axe antéro-postérieur. Cette surface participe à la portion antéro-latérale du toit crânien. Son bord antérieur contacte le préfrontal. Son bord postérieur forme la marge antérieure de la cavité temporale. Son bord latéral participe à la marge dorsale de l'orbite. Son bord mésial entre en contact avec le nasal, antérieurement, puis avec le frontal et, tout à fait postérieurement, avec le pariétal. La surface antérieure se poursuit par une fine branche postéro-latérale, dont la face dorsale subit une légère torsion latérale. Le bord mésial de cette branche participe, dans son tiers antérieur, à la marge antéro-latérale de la cavité temporale, puis prend contact avec le squamosal. Son bord latéral participe à la marge dorsale de l'orbite et chevauche postérieurement le postorbitaire.

Les préfrontaux (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548, MMD 5 & DEL 1) sont des os minces, étroits et courbés, dont la surface ventrale participe à la marge dorsale antérieure des orbites. Ils sont largement recouverts mésialement par l'extension postérieure des nasaux, postérieurement et latéralement par les postfrontaux. Le bord postérieur des préfrontaux contacte le lacrymal et leur bord mésial, le frontal et le pariétal.

Les orbites (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548, MMD 1, MMD 5 & DEL 1) sont grandes, ovoïdes, à grand axe antéro-postérieur. Elles sont limitées antérieurement et antéro-ventralement par le lacrymal, sur presque toute leur marge ventrale par le jugal, dans la région antéro-dorsale par le préfrontal, au milieu de la marge dorsale par le postfrontal et dans la région postéro-dorsale et postérieure par le postorbitaire.

Le lacrymal (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548, MMD 1 & MMD 5) a la forme d'une proue de bateau, dirigée antérieurement. Son bord ventral, un peu concave, contacte la branche horizontale du jugal et, antérieurement, le bord postérieur du maxillaire. L'ouverture nasale encoche la partie antérieure de son bord dorsal. La partie postérieure non-encochée touche la marge postérieure et le petit processus triangulaire du nasal. La surface postérieure du lacrymal, qui forme la marge antérieure de l'orbite, est large, rugueuse et concave. L'épaisseur de cette marge est encore accrue par la présence, sur la face latérale de l'os, d'un contrefort osseux hémi-conique qui suit la partie médiane de la marge antérieure de l'orbite.

Le jugal (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548 & MMD 5) est un os long, incurvé, composé d'une branche antérieure horizontale très mince et d'une aile postérieure oblique et élargie. La branche horizontale est comprimée dorso-ventralement. Le bord dorsal du jugal forme la marge ventrale et postéro-ventrale de l'orbite; il est chevauché, dans sa portion la plus haute, par le bord ventro-postérieur du postorbitaire. Le bord postérieur de l'aile postérieure s'articule avec le quadratojugal. La portion antérieure très effilée de la branche horizontale s'insinue entre la surface ventrale du lacrymal et le bord postérieur du maxillaire.

Le postorbitaire (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548 & MMD 5) a la forme d'une faucille mince, longue et très étroite. En vue latérale, son bord ventral concave forme la marge postéro-dorsale et postérieure de l'orbite. Son bord dorsal est un peu moins courbe: l'arrière du postorbitaire est ainsi plus large que l'avant. Le postorbitaire s'articule antérieurement avec le postfrontal, postéro-dorsalement avec le squamosal et postérieurement avec la néoformation osseuse surnuméraire et le quadratojugal. Son bord postéro-ventral chevauche le jugal.

Le quadratojugal (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332 & MNHNL TU548) est bien développé et forme une grande partie de la joue. Il est cependant largement recouvert par les éléments adjacents. Son bord ventral repose sur le condyle articulaire du carré. Une crête court le long de sa surface externe et forme une encoche contre laquelle s'appuie le bord postérieur du postorbitaire. Son bord dorsal s'articule avec la branche ventrale du squamosal. Postéro-dorsalement, il est recouvert par l'os surnuméraire néoformé et contacte, antéro-ventralement, le jugal.

Un **os surnuméraire néoformé** (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332 & MNHNL TU548), très fin et relativement étendu, complète la joue de *Stenopterygius longifrons*. Cet élément recouvre partiellement le quadratojugal et le carré et contacte le squamosal et le postorbitaire. Il est particulièrement bien visible chez le jeune spécimen découvert à La Caîne (Normandie, France) et décrit par MAZIN (1988).

L'anneau sclérotique (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MMD 1, MMD 5 & DEL 1) circonscrit une grande pupille de forme elliptique. Cette structure est relativement aplatie et est donc parfaitement adaptée à la vision sous l'eau (œil de type "poisson": Mc GOWAN, 1973a). L'anneau sclérotique est formé de plus de 15 plaques sclérales intimement unies les unes aux autres par de nombreux recouvrements et interdigitations. Chaque plaque sclérale est courbée et formée de deux surfaces distinctes. La surface mésiale est longue, fine et plate; son bord interne, qui participe à la marge de la pupille, est légèrement surélevé par un sulcus peu marqué. Sa surface externe a un aspect squameux. La surface latérale courbée de la plaque sclérale contribue au mur latéral de l'anneau sclérotique.

Les narines externes (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548, MMD 1 & MMD 5), très proches des orbites, ont leur forme classique en "pépin de pomme". Elles sont bordées antérieurement par le prémaxillaire, dorsalement par le nasal, postéro-dorsalement par le petit processus triangulaire postérieur du nasal, postérieurement et postéro-ventralement par le lacrymal et ventralement par le maxillaire.

Le nasal (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548 & MMD 5) est très long et effilé. Ses faces latérale et dorsale forment entre elles un angle d'environ 90°. La face latérale est, dans sa portion antérieure, en grande partie recouverte par le prémaxillaire. Le tiers postérieur de sa marge ventrale délimite le bord supérieur de l'ouverture nasale. Sa marge postérieure, qui touche le préfrontal, et sa marge ventrale forment entre elles un angle obtus. Au niveau de cet angle, un petit processus triangulaire descend vers le bord postérieur de la narine externe. Les faces dorsales des deux nasaux accolés forment une surface concave. Celle-ci participe à la partie antérieure du toit crânien et au toit du museau. La face dorsale du nasal a une extrémité antérieure très effilée qui s'avance "en coin" entre les prémaxillaires. Son bord postérieur oblique mésialement et entre en contact avec le préfrontal et le postfrontal. Le nasal recouvre postérieurement une partie du frontal. Au niveau de la marge anté-

rière de l'orbite, les bords mésiaux des frontaux s'écartent quelque peu l'un de l'autre, entourant un foramen internasal. Mc GOWAN (1973a) avance une possible fonction respiratoire pour cette structure.

Les maxillaires (IRSNB R124, IRSNB R125, MNHNL TU332, MNHNL TU548 & MMD 5) sont de forme générale triangulaire, hauts et relativement allongés. Le bord antérieur est parcouru par un large sillon chevauché par le prémaxillaire. La partie postérieure du bord antérieur, encochée, participe à la formation de la marge ventrale de la narine. Le bord postérieur forme un angle d'environ 135° avec le bord antérieur. Il entre en contact antérieurement avec le lacrymal et postérieurement avec le jugal. Le bord ventral forme la portion postérieure de la marge dentaire supérieure. Il forme un angle d'environ 30° avec le bord antérieur et porte une petite vingtaine de dents dont l'insertion n'est malheureusement pas visible.

Le prémaxillaire (IRSNB R124, IRSNB R125 & MNHNL TU548) est rectiligne dans le sens de la longueur, courbé en hauteur, étroit et extrêmement long. Sa hauteur augmente légèrement et régulièrement, postérieurement. Son bord dorsal contacte antérieurement son antimère et forme la portion antérieure du toit du museau. Les deux prémaxillaires s'écartent ensuite l'un de l'autre, séparés par les nasaux. Leur bord ventral forme la marge antérieure de l'arc dentaire supérieur. Ils contactent postérieurement le bord antérieur des maxillaires. L'insertion des dents n'y est pas visible. L'extrémité antérieure est bifide et forme l'angle antérieur de la narine. Un sillon étroit et profond parcourt la face latérale du prémaxillaire. Son rôle n'est pas établi: peut-être s'agit-il d'un canal muqueux ou d'un canal sensoriel (DECHASEAUX, 1955).

Les ptérygoïdes (MNHNL TU332 & DEL 1) forment la portion postérieure du palais. Leurs bords mésiaux émarginés entourent une large ouverture interptérygoïde. Plus postérieurement, une émargination similaire affecte le bord latéral des ptérygoïdes, formant une large ouverture intraptérygoïde. L'arrière du ptérygoïde est formé de trois ailes. L'aile mésiale est horizontale et contacte le basisphénoïde. L'aile latérale se dirige légèrement horizontalement et contacte le condyle du carré. L'aile dorsale verticale couvre le carré.

La description de **la mandibule** proposée ci-dessous est incomplète à cause des contacts très intimes entre les différents os et de la présence de gangue calcaire entre les branches de la mandibule. Pour une description plus complète de la mandibule, chez *Ichthyosaurus*, le lecteur peut consulter l'étude réalisée par SOLLAS (1918).

Le surangulaire (IRSNB R124, IRSNB R125 & MNHNL TU548) participe latéralement à la portion dorsale postérieure de la mandibule. Au niveau de la marge antérieure de l'orbite, la face latérale du surangulaire est progressivement recouverte dorsalement par le dentaire. En vue latérale, il semble donc très effilé antérieurement. Sa portion la plus antérieure n'est plus visible qu'en vue ventrale. Son bord ventral chevauche progressivement la face latérale de l'angulaire. Sa face mésiale contacte postérieurement l'articulaire. Sa face latérale porte, au niveau du contact avec l'articulaire, une légère dépression allongée antéro-postérieurement qui correspond vraisemblablement à la surface d'insertion du *M. depressor mandibulae* (Mc GOWAN, 1973a). Antérieurement et ventralement par rapport à cette dépression, un court sillon terminé postérieurement par un foramen devait laisser le passage à des vaisseaux sanguins vers la face mésiale de la mandibule.

L'angulaire (IRSNB R124, IRSNB R125 & MNHNL TU548) forme la portion postéro-ventrale de la face latérale de la mandibule. Sa face dorsale est progressivement chevauchée par le surangulaire, ce qui lui donne un aspect effilé antérieurement. Sa portion antérieure n'est plus visible qu'en vue ventrale. Sa face mésiale est bordée postérieurement par l'articulaire.

Le dentaire (IRSNB R124, IRSNB R125 & MNHNL TU548) est un os mince, étroit et très allongé qui forme la portion antérieure de la mandibule. Il prend naissance postérieurement au niveau de la marge postérieure de l'orbite. Sa hauteur s'accroît progressivement et sa face mésio-ventrale chevauche le surangulaire. Sa face mésiale est bordée postérieurement par le surangulaire, puis par le splénial. Les faces mésiales des deux dentaires antimères se rejoignent à l'avant du museau. Leur bord dorsal forme l'arc dentaire inférieur. Leur face latérale est parcourue sur presque toute sa longueur par un étroit et profond sillon, semblable à celui du prémaxillaire. Notons la grande similitude morphologique entre ces deux os: très grand développement antéro-postérieur, insertion de nombreuses dents, sillon latéral.

L'articulaire (IRSNB R124, IRSNB R125 & DEL 1) est un petit os circulaire aplati. Sa face mésiale contacte le surangulaire et l'angulaire. Sa face antéro-dorsale, qui représente la surface articulaire avec le carré, est rugueuse. Toute la surface mésiale forme une dépression quadrangulaire.

L'espace entre les branches de la mandibule d'IRSNB R125, rempli de gangue, est parcouru par plusieurs "baguettes" osseuses. Ces éléments correspondent soit à des côtes déplacées, soit aux tiges hyoïdiennes décrites par SOLLAS (1918).

Les dents sont nombreuses chez les individus relativement jeunes (IRSNB R124, IRSNBR 125 & MNHNL TU548), coniques, effilées, légèrement courbées vers l'arrière et vers l'intérieur. Leur couronne porte de nombreuses et très fines plicatures longitudinales. La racine, élargie, est lisse. Elle est séparée de la couronne par un fin sillon. Les mâchoires de IRSNB R124 portent plusieurs générations de dents, de tailles différentes.

L'humérus (IRSNB R124) est court, trapu et très robuste. La tête humérale, qui s'emboîte dans la cavité glénoïde, est arrondie et offre une importante surface d'insertion aux ligaments provenant du coracoïde et de la scapula. La face ventrale de l'humérus est parcourue par une crête deltopectorale très développée et décalée vers le bord ulnaire. La surface proximale de cette crête est en continuité avec le bord ventral de la tête humérale. Elle se prolonge ensuite distalement en se rétrécissant et en s'aplatissant pour se terminer, effilée, au niveau de l'épiphyse distale. Le puissant *M. pectoralis* venait s'insérer au sommet proximal de cette crête deltopectorale, le *M. brachialis*, sur son bord radial et le *M. coracobrachialis longus*, sur son bord ulnaire (ROMER, 1956). Le bord radial est très mince. Une crête semblable à la crête deltopectorale, quoique moins développée, est également présente sur la face dorsale de l'humérus: c'est la crête tricipitale. Son sommet proximal devait servir de point d'attache au *M. latissimus dorsalis*, sa tranche et son bord radial, au *M. triceps*. Postérieurement à la crête tricipitale venaient s'insérer le *M. scapulohumeralis anterior* et le *M. scapulohumeralis posterior*. La diaphyse de l'humérus, considérablement rétrécie, est courte et robuste. L'épiphyse distale est considérablement élargie - plus que la tête humérale -et aplatie. La trochlea et le capitellum, séparés l'un de l'autre par une crête, envahissent toute sa surface distale et forment deux larges encoches. La trochlea est un peu plus étendue que le capitellum.

TABEAU 1 : Ostéométrie de *Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881)

Mesures en mm

Mesures	IRSNB R124	IRSNB R125	MNHNL TU332	MMD 5
Longueur de l'orbite	105	81	-	132.5
Hauteur de l'orbite	-	66	-	-
Diamètre interne de l'anneau sclérotique	45	28	78	47.5
Longueur de la narine externe	42	27	-	56
Hauteur de la narine externe	15	10	-	21.5
Distance orbite-narine	12.5	12	-	24.5
Longueur du segment post-orbitaire du crâne	39	31	-	-
Longueur de la fenêtre temporale	60	47	63.5	-
Largeur de la fenêtre temporale	38.5	24	43.5	-
Longueur du foramen pinéal	20	22	34.5	21.5
Largeur du foramen pinéal	7.5	6.5	10.5	8
Hauteur du museau au niveau de la mi-narine	40.5	35	-	-
Hauteur du maxillaire	17	12	-	14.5
Longueur du maxillaire	137	-	-	165
Hauteur de l'exoccipital	30	-	-	-
Diamètre méso-latéral de la base de l'exoccipital	25	-	-	-
Diamètre antéro-postérieur de la tête humérale	58	-	-	-
Diamètre dorso-ventral de la tête humérale	61	-	53	-
Diamètre antéro-postérieur de la diaphyse humérale	42	-	-	-
Diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse distale de l'humérus	94	-	-	-

Discussion:

A titre d'exemple, IRSNB R124 est comparé, d'un point de vue morphométrique, avec 8 autres spécimens décrits par d'autres auteurs et attribués, dans le présent travail, au genre *Stenopterygius*.

La distance carrée moyenne (C^2_{μ}) de Penrose (1954) a été calculée en utilisant 8 rapports de mesures crâniennes : "diamètre interne de l'anneau sclérotique / longueur de l'orbite", "longueur de la fosse temporale / longueur de l'orbite", "longueur de la narine externe / longueur de l'orbite", "hauteur de la narine externe / longueur de l'orbite", "hauteur du museau au niveau de la mi-narine / longueur de l'orbite", "distance orbite-narine / longueur de l'orbite", "longueur du segment postorbitaire / longueur de l'orbite" et " hauteur du maxillaire / hauteur du museau au niveau de la mi-narine". Les indices ont été préférés aux mesures absolues, afin de standardiser les mesures, en éliminant le facteur "longueur du crâne". Le numérateur et le dénominateur de chaque indice peuvent dans chaque cas être considérés comme isométriques. Signalons également que le crâne figuré par EUDES-DESLONGCHAMPS ("E-DES 1877") repris dans cette analyse n'est pas accompagné d'une échelle permettant d'estimer sa taille réelle

(ce fossile a disparu lors des bombardements de Caen, durant la seconde guerre mondiale). Comme ce dessin est dû à un artiste qui l'a certainement réalisé à main levée, les proportions ne sont peut-être pas parfaitement respectées et la distance carrée moyenne calculée pour ce spécimen doit être envisagée avec certaines réserves. Outre E-DES 1877, les spécimens suivants ont été sélectionnés : l'holotype de *Stenopterygius longifrons* OWEN, 1881 (BMNH 33157), SMNS 14846 (identifié comme *Stenopterygius longifrons*), SMNS 53424, SMNS 15033 (identifiés comme *Stenopterygius hauffianus*), SMNS 17500, SMNS 16811 et SMNS 54816 (identifiés comme *Stenopterygius quadriscissus*).

La distance carrée moyenne (C^2_H) a été définie par PENROSE (1954) comme :

$$C^2_H = (\sum d^2) / m$$

où - "d" est la différence des mesures standardisées entre deux échantillons.
- "m" est le nombre de caractères utilisés.

L'écart-type des rapports de mesures a été estimé sur un échantillon de 80 spécimens, toutes espèces confondues, provenant d'Holzmaden.

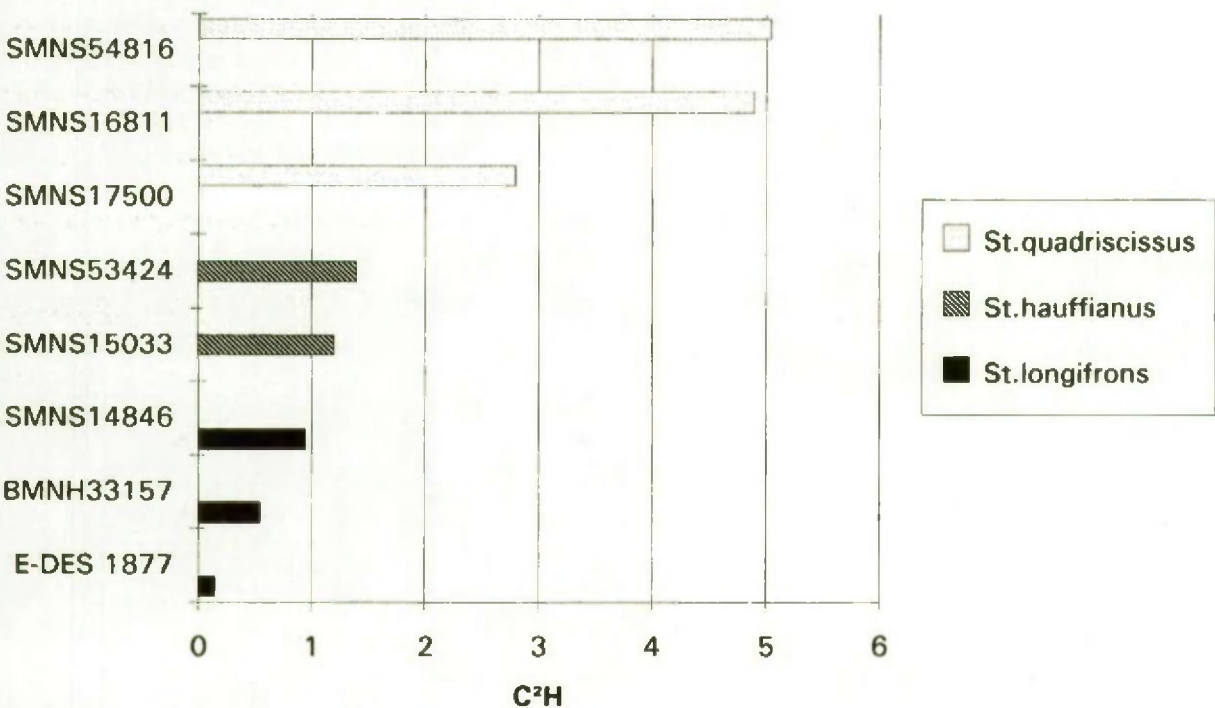


Figure 21. Distance carrée moyenne (C^2_H) entre IRSNB R124 et 8 autres spécimens du genre *Stenopterygius*.

La Figure 21 montre que, malgré les réserves formulées ci-dessus, IRSNB R124 est morphométriquement quasi-indistinguable du crâne figuré par EUDES-DESLONGCHAMPS. Il est également très proche des deux autres crânes attribués à *Stenopterygius longifrons*. Sur base de ces 8 indices, les spécimens identifiés comme *Stenopterygius hauffianus* sont morphométriquement plus proches de IRSNB R124 que ceux référés à *Stenopterygius quadriscissus*.

***Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922**

(Figures 22-23; Planche 3, A-B)

- 1922b *Stenopterygius hauffianus* - v. HUENE, p.54, pl.8, figs.4-5; pl.19, fig.1.
1926 *Stenopterygius hauffianus* - v. HUENE, p.76, pl.4.
1931 *Stenopterygius hauffianus forma typica* - v. HUENE, pl.2, fig.1.
1931 *Stenopterygius hauffianus mut. antecessens* - v. HUENE, pl.2, fig.2.
1934 *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE 1922 - KUHN, p.52.
1934 *Stenopterygius crassicostatus* FRAAS 1891 *mut. antecessens* v. HUENE 1931 - KUHN, p.53.
1939 *Stenopterygius hauffianus* - v. HUENE, p.5.
1949a *Stenopterygius hauffianus* - v. HUENE, p.81, figs.1-2.
1952 *Stenopterygius hauffianus* - v. HUENE, p.57, figs.15-16.
1953 *Stenopterygius hauffianus* (v. HUENE 1922) - HAUFF, p.17, pl.7b.
1958 *Stenopterygius hauffianus* - HOFMANN, p.49.
1961 *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE 1922 - KUHN, p.110.
1978 *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE - Mc GOWAN, p.1159, figs.1-7.
1979 *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE 1922 - Mc GOWAN, partim, p.104, pl.1, fig.4; pl.2, figs.1-2.
1981 *Stenopterygius hauffianus* (v. HUENE 1922) - HAUFF & HAUFF, 1981, p.20, fig. 16.
1981 *Stenopterygius cf. hauffianus* - ANTI, p.494, fig.14, 20, pl.4.

Diagnose amendée: Museau très court (rapport "longueur de l'orbite / longueur du museau" > 0.37); portion postérieure du museau à profil concave. Le museau est cependant encore relativement haut, au niveau de la minarine (rapport " $\log_{10}$ hauteur du museau au niveau de la mi-narine / $\log_{10}$ longueur de la mandibule" > 0.58). Le maxillaire, bien que n'atteignant pas la marge inférieure de la narine externe, est haut (rapport "hauteur du maxillaire / hauteur du museau au niveau de la mi-narine" > 0.33). Les frontaux et les postfrontaux se contactent sur le toit crânien.

La fonction discriminante $Y = 4,96 + 0.021.x_1 - 0.114.x_2 + 0.015.x_3 + 0.37.x_4 - 1.642.x_5 < 0$

où x_1 = longueur de la mandibule
 x_2 = longueur de l'orbite
 x_3 = longueur du museau
 x_4 = hauteur du museau au niveau de la mi-narine
 x_5 = hauteur du maxillaire

Syntypes:

- GPIT 18387. Lias epsilon II₇₋₈ (Toarcien inférieur). Ohmden (Württemberg, Allemagne).
- MHH "v. HUENE, 1922(b), pl.8, fig.4". Lias epsilon II_{4 ou 5} (Toarcien inférieur). Holzmaden (Württemberg, Allemagne).
- SMNS 8664 (v. HUENE, 1922, pl.19, fig.1). Lias epsilon II₁₀ (Toarcien inférieur). Holzmaden (Württemberg, Allemagne).

Description des spécimens du Toarcien luxembourgeois:

-MNHNL TU246 (Figure 22) a été découvert à Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6) dans les Schistes de Grandcourt et a été dégagé par J. SIMON. Ce fossile est étalé et aplati sur une plaque de schiste calcaire très dur, comme les spécimens du Württemberg. La partie antérieure du corps est conservée: crâne, sans l'extrémité du museau, ceinture scapulaire, membre antérieur gauche, 19 centra vertébraux et épines neurales. La face latérale gauche du crâne est exposée; à cause de l'écrasement, le toit crânien est également exposé, mais pas descriptible, vu son mauvais état de conservation. Le nasal droit est déplacé et expose sa face dorsale. Ce spécimen est de petite taille, sans doute encore juvénile.

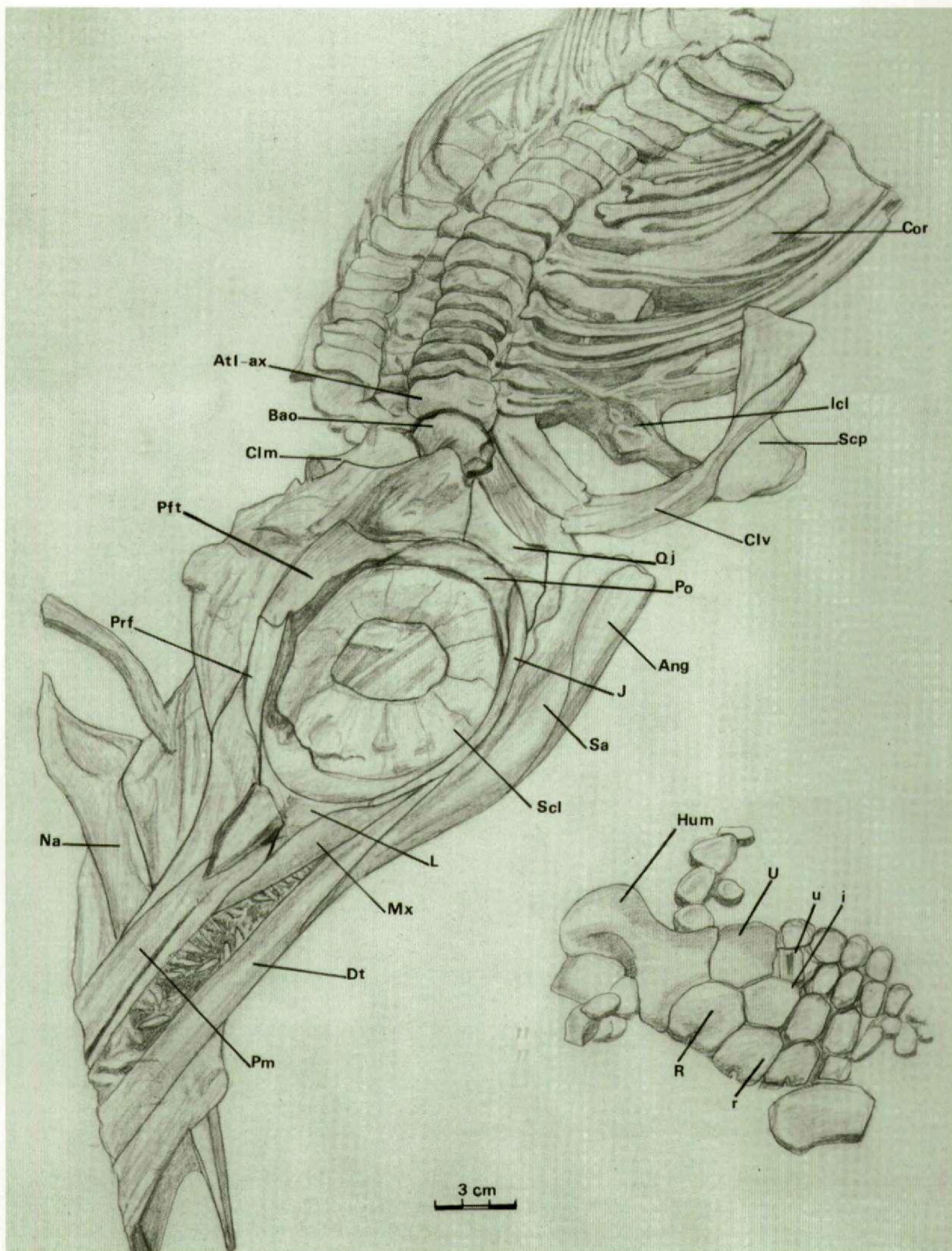


Figure 22. Crâne et portion antérieure du corps de *Stenopterygius hauffianus* (MNHN TU246). Vue latérale.

-WAT 1 (Planche 3, A) a été trouvé lors des fondations du dépôt de l'OTAN à Sanem, près de Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6), dans les Schistes de Grandcourt. Ce fossile a été partiellement dégagé d'un nodule calcaire. La partie antérieure gauche du corps est visible. C'est un individu juvénile. Le museau est complet. Les mâchoires sont garnies de nombreuses petites dents. Une partie du coracoïde et la portion proximale de la scapula et de l'humérus sont également visibles.

-WAT 2 (Planche 3, B) a été découvert au cours des fondations de l'usine "Luxguard", à Bascharage (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 3), dans les Schistes de Grandcourt. Ce crâne a subi un écrasement dorso-ventral post-mortem très important. Le museau, très effilé, est cassé antérieurement. Les dents semblent absentes du maxillaire, mais sont encore présentes, quoiqu'éparses sur le prémaxillaire. Une baguette hyoïdienne est partiellement visible sur la face ventrale du crâne, entre les deux branches de la mandibule.

-H 18 a été découvert, comme WAT 1, à l'occasion des fondations du dépôt de l'OTAN à Sanem, près de Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6), dans les Schistes de Grandcourt. Ce fossile a été partiellement dégagé d'un nodule calcaire. Le côté droit du crâne et de la portion antérieure du squelette axial ont été dégagés. La scapula et l'humérus sont partiellement visibles.

-IRSNB BASCHR2 a été découvert, en 1993, à Bascharage (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 3), dans la partie basale des Schistes de Grandcourt (Sous-zone à *Harpoceras exaratum*). C'est le crâne fragmentaire d'un individu juvénile conservé sur une plaque de schiste. Seul le côté gauche du crâne est conservé.

Les mesures prises sur ces différents spécimens sont reprises dans le Tableau 2.

Le basioccipital (MNHNL TU246, Figure 23, A) paraît relativement allongé antéro-postérieurement et bas. Le condyle occipital est étendu, globuleux, mais peu saillant. Ventralement, l'aire extracondyloïde est presque inexistante. Postéro-dorsalement, une surface étendue et aplanie représente la facette de contact avec l'exoccipital. Un peu ventralement à cette surface, le basioccipital porte une facette ovoïde allongée antéro-postérieurement: il s'agit de la facette de contact avec l'opisthotique. La face ventrale du basioccipital peut être décrite en deux parties. Sa portion postérieure est très convexe et est séparée du condyle occipital par un léger sulcus. Sa portion antérieure forme une surface oblique qui rejoint la surface antérieure, donnant à l'os l'aspect d'une proue de bateau. Un petit mamelon correspond au processus antérieur du basioccipital, très peu marqué.

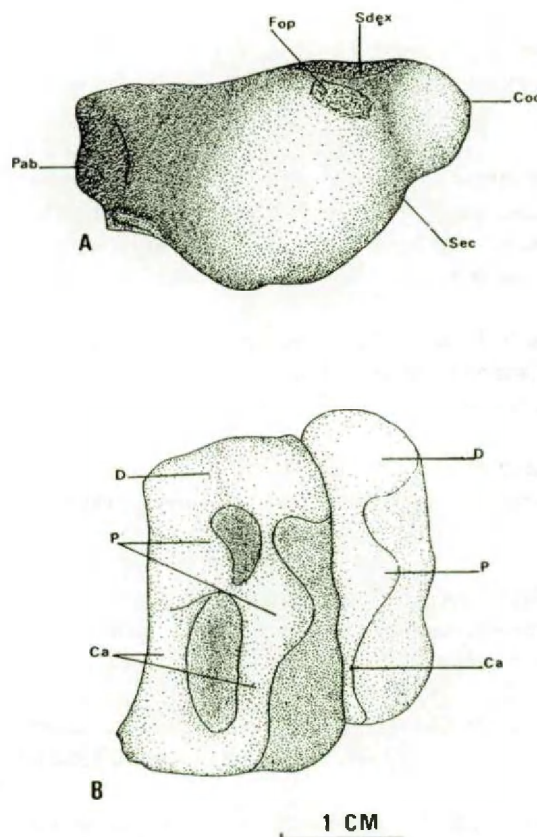


Figure 23. A. Basioccipital de *Stenopterygius hauffianus* (MNHNL TU246). Vue latérale.
B. Complexe atlas-axis et premier centrum cervical de *Stenopterygius hauffianus* (MNHNL TU246).
Vue latérale.

Les exoccipitaux (MNHNL TU246) sont relativement moins hauts que celui observé chez IRSNB R124. Leur facette supraoccipitale est moins convexe, le foramen jugulaire se situe plus dorsalement. Ils sont percés de deux larges foramens, laissant respectivement passer la branche antérieure et la branche postérieure du nerf hypoglosse (un seul foramen percevait l'exoccipital de IRSNB R124). L'extrémité latérale antérieure est camouflée, de telle sorte que l'on ne peut voir si le foramen spinal accessoire existe, comme chez *Ichthyosaurus* (Mc GOWAN, 1973a) ou *Platypterygius* (BARDET, 1989).

La columelle (MNHNL TU246) est composée d'un tête mésiale large et arrondie, suivie d'une "hampe" rétrécie. Celle-ci s'aplatit et s'élargit quelque peu à son extrémité latérale. Son bord ventral est plus concave que son bord dorsal. La face mésio-postérieure de la tête de la columelle est parcourue par un sillon dans lequel venait se placer l'artère stapédiale. La face postérieure de l'os porte, sur presque toute sa longueur, une crête sur laquelle devait sûrement s'insérer un muscle. Le rapport "hauteur de la tête stapédiale / longueur de la columelle", défini par APPLEBY (1961, fig.9c) vaut environ 0.63, ce qui est une valeur normale chez *Stenopterygius*.

Les fenêtres temporales de WAT 2 sont remarquables par leur petite taille et leur forme arrondie. Ce caractère n'est cependant pas constant chez *Stenopterygius hauffianus* et paraît très influencé par la variabilité individuelle.

Les frontaux (WAT 1 & WAT 2) sont de petite taille relative. Postérieurement, leurs bords mésiaux délimitent la marge d'un foramen pinéal de grande taille. Contrairement à ce qui a été observé chez *Stenopterygius longifrons*, leurs bords latéraux contactent largement les postfrontaux.

Les nasaux (MNHNL TU246, WAT 1 & WAT 2) ont une extension postérieure moins importante que chez *Stenopterygius longifrons*. Ils recouvrent donc moins les frontaux et ne rejoignent pas les pariétaux.

Les orbites (MNHNL TU246, WAT 1 & H 18) paraissent de forme plus arrondies que chez *Stenopterygius longifrons*. Ce caractère n'est cependant pas constant et est naturellement très influencé par l'écrasement post-mortem du crâne.

Les os de la série orbitaire (MNHNL TU246, WAT 1, WAT 2 & H 18) sont semblables à ceux décrits chez *Stenopterygius longifrons*. Le lacrymal s'avance cependant plus antérieurement et contacte le prémaxillaire au niveau de la marge ventrale de la narine, excluant ainsi le maxillaire.

Le quadratojugal (MNHNL TU246) a un bord dorsal très échancré, qui prend la forme d'un "V". Il est séparé du squamosal par un petit os surnuméraire néoformé. Son bord ventral, qui s'articule au condyle latéral du carré, est légèrement convexe. Parallèlement au bord antérieur du quadratojugal, une crête court tout le long de l'os. Le postorbitaire venait se placer contre la surface comprise entre cette crête et le bord antérieur.

Le museau (MNHNL TU246, WAT 1 & WAT 2) est, en comparaison avec les spécimens identifiés comme *Stenopterygius longifrons*, beaucoup plus court. Comme il est également très effilé antérieurement, le profil antérieur du crâne est très concave.

Le maxillaire (MNHNL TU246, WAT 1, WAT 2 & H 18) a la forme d'un triangle isocèle. Il est très long et relativement haut. Son bord dorsal n'atteint cependant pas, contrairement à *Stenopterygius longifrons*, la marge ventrale de la narine externe.

Les dents (MNHNL TU246, WAT 1, WAT 2 & H 18) sont petites et très nombreuses chez les spécimens juvéniles, semblables à celles de *Stenopterygius longifrons*. Leur couronne semble cependant parfois plus lisse, ce qui constitue sans doute un artefact de préparation.

Les coracoïdes (MNHNL TU246 & WAT 1) sont très semblables à ceux décrits chez MNHNL TU332. L'encoche antéro-latérale est assez profonde, ce qui peut être mis en relation avec l'état juvénile des spécimens.

La scapula (MNHNL TU246, WAT 1 & H 18) a un angle acromial peu marqué, mais l'angle mésio-postérieur, ou facette glénoïde de la scapula, est proéminent. La hampe scapulaire est très rétrécie; l'extrémité distale de l'os est aplatie et réélargie. La surface latérale porte, le long de son bord dorsal, une crête sur laquelle s'inséreraient le *M. scapulohumeralis posterior*. Le *M. scapulohumeralis anterior* prenait son origine sur la surface latérale proximale, le *M. deltoïdes scapularis* sur la surface latérale distale, le *M. levator scapulae* à l'angle disto-dorsal et le *M.*

serratus à l'angle disto-ventral. Le *M. triceps* prenait naissance sur le bord proximo-ventral de la scapula (JOHNSON, 1979).

La branche horizontale de l'**interclavicule** (MNHNL TU246), au contact avec la branche verticale, est très élargie et prend ainsi une forme triangulaire. Une crête parcourt la face ventrale de la branche horizontale, le long de la marge antérieure.

La **clavicule** (MNHNL TU246) est très arquée. Sa portion mésiale est une fine baguette qui s'élargit ensuite dorso-ventralement. Une crête, semblable à celle observée chez MNHNL TU332, parcourt le bord ventral de sa face antérieure. Le sillon du *M. omohyoideus* est également bien visible. Le *M. sternohyoideus* s'insérait le long du bord dorsal de la surface antérieure.

Les **humérus** (MNHNL TU246, WAT 1 & H 18) sont relativement courts, ce qui peut également mis en relation avec l'aspect juvénile des spécimens. Ils ne se distinguent sinon en rien de ce qui a été décrit chez *Stenopterygius longifrons*.

Le **radius** (MNHNL TU246) est un petit os trapu pentagonal dont le côté proximal convexe s'emboîte dans le capitulum de l'humérus. Son côté postérieur contacte l'ulna, son côté distal antérieur, le radial et son côté distal postérieur, l'intermédiaire. Sa marge antérieure, concave, est encochée.

L'**ulna** (MNHNL TU246) a une forme symétrique à celle du radius. Son bord postérieur est cependant convexe et ne porte pas d'encoche. Son bord proximal, convexe, s'emboîte dans la trochlea de l'humérus. Son côté antérieur contacte le radius, son côté distal antérieur, l'intermédiaire et son côté distal postérieur, l'ulnaire. Son angle distal postérieur est en contact avec l'élément carpien proximal postérieur.

Le **radial** (MNHNL TU246) est un os quadrangulaire dont le bord proximal, oblique, est en contact avec le côté distal antérieur du radius. Le côté postérieur contacte l'intermédiaire et le côté distal, le premier élément distal du carpe. L'angle distal postérieur touche le second élément distal du carpe. La marge antérieure, convexe, est encochée.

L'**intermédiaire** (MNHNL TU246) est hexagonal:

- Son bord antérieur contacte le radial.
- Son bord postérieur contacte l'ulnaire.
- Son bord proximal antérieur contacte le radius.
- Son bord proximal postérieur contacte l'ulna.
- Son bord distal contacte le deuxième élément distal du carpe.
- Son angle distal postérieur touche le troisième élément distal du carpe.

L'**ulnaire** (MNHNL TU246) est basculé et montre sa face proximale. Entre ses faces ventrale et dorsale, cette face est étranglée en son milieu. L'ulnaire contacte l'intermédiaire, le radius, le troisième élément distal du carpe et l'élément carpien proximal postérieur.

Les **éléments distaux du carpe** ont une forme intermédiaire entre celle des éléments carpiens proximaux et celle des phalanges. De forme pentagonale ou hexagonale, leurs angles sont adoucis et leurs côtés ne sont plus bien individualisés. Leur diamètre antéro-postérieur devient plus important que leur diamètre proximo-distal. Le bord antérieur du premier élément est encoché. Chacun des quatre os porte un doigt primaire. Le troisième élément touche le quatrième doigt par sa face distale postérieure.

Les **doigts** (MNHNL TU246) sont au nombre de 4. Le quatrième doigt est repoussé en position post-axiale. La portion distale de la palette est malheureusement dissociée de sorte que le nombre de phalanges par doigts ne peut être estimé. Les phalanges, très plates, sont de forme elliptique: un aplatissement proximo-distal apparaît progressivement sur les phalanges distales. Certains éléments proximaux sont encore légèrement angulaires, comme les os du carpe. La première phalange du premier doigt porte une encoche sur sa face radiale.

Les **centra vertébraux** de l'atlas et de l'axis (MNHNL TU246, Figure 23, B) sont, comme chez tous les ichthyosauriens post-triasiques, fusionnés. Les diapophyses fusionnées forment une barre qui parcourt dorso-latéralement toute l'épaisseur du complexe atlas-axis. Les parapophyses se touchent, mais ne sont pas fusionnées.

Celle de l'atlas est reliée à la barre diapophysaire par une épaisse crête qui longe le bord antérieur de l'atlas-axis. Une crête semblable et parallèle, quoique plus mince, relie la parapophyse de l'axis aux diapophyses fusionnées. Ces deux crêtes fusionnent ventro-latéralement. Outre l'atlas et l'axis, MNHNL TU246 montre 19 centra vertébraux de la région troncale antérieure. Chez les ichthyosaures, qui ont secondairement perdu leur "cou", vertèbres cervicales et troncals antérieurs sont très semblables. Sur les centra les plus antérieurs, diapophyse et parapophyse sont proches de la marge antérieure et bien écartées l'une de l'autre; la diapophyse a une position très dorsale. Elles sont reliées entre elles par une large crête parallèle à la marge antérieure du centrum. Cette crête s'estompe sur les vertèbres troncals antérieurs. La diapophyse migre ventralement et se rapproche de la parapophyse. Cette dernière se déplace un peu dorsalement, pour occuper une position médiane. Dorsalement, deux crêtes parcourent l'épaisseur du centrum: ce sont les facettes de contact avec les arcs neuraux, de part et d'autre du plancher du canal neural.

Les arcs neuraux (MNHNL TU246) sont de morphologie classique. Les pédicelles, de part et d'autre du cordon médullaire, s'élargissent à leur base de façon à contacter toute l'épaisseur du centrum. L'épine dorsale est inclinée et décalée postérieurement par rapport aux pédicelles. Les zygapophyses des arcs neuraux adjacents ont des contacts très serrés. Les arcs neuraux de l'atlas et de l'axis ne sont pas fusionnés; celui de l'atlas est plus étroit, surtout dans sa partie pédicellaire, que celui de l'axis et des vertèbres suivantes.

Les côtes (MNHNL TU246) sont présentes depuis l'atlas-axis: courtes dans la région "cervicale", leur taille s'accroît progressivement. Toutes les côtes visibles (une quinzaine) sont dichocéphales: une tête principale ventrale, le capitulum, contacte la parapophyse tandis qu'une projection dorsale, le tuberculum, touche la diapophyse. La taille du tuberculum est faible sur les côtes les plus antérieures et s'accroît ensuite progressivement. La face postérieure des côtes est parcourue par un sillon bien marqué, indiquant l'insertion d'une musculature axiale segmentaire bien développée.

TABEAU 2: Ostéométrie de *Stenopterygius hauffianus* von HUENE, 1922

Mesures en mm

Mesures	MNHNL TU 246	WAT 1	H 18
Longueur du crâne	-	272	-
Longueur de la mandibule	-	275	-
Longueur du museau	-	176	-
Longueur de l'orbite	86.5	78	67
Hauteur de l'orbite	-	59	57
Diamètre interne de l'anneau sclérotique	30.5	28	24.5
Longueur de la narine externe	29	34.5	26.5
Hauteur de la narine externe	14	12	9
Distance orbite-narine	10	6.5	7
Longueur de la fenêtre temporale	-	40.5	35.5
Hauteur du museau au niveau de la mi-narine	41	29.5	23
Longueur du prémaxillaire	-	140.5	-
Longueur du nasal	211.5	140	-
Hauteur du maxillaire	14	10	11
Longueur du maxillaire	75	94	-
Hauteur de l'exoccipital	19	-	-
Longueur du coracoïde	60.5	-	-
Largeur du coracoïde	44	-	-
Longueur de la scapula	72.5	-	-
Hauteur de la scapula	35.5	-	-
Longueur de l'humérus	52.5	-	-
Diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse distale de l'humérus	42	-	-

Discussion:

La fonction discriminante établie précédemment pour distinguer *Stenopterygius quadriscissus* et *Stenopterygius hauffianus* a pu être calculée avec précision chez WAT 1: elle prend une valeur négative (-0.794), ce qui confirme l'identification de ce spécimen.

La Figure 24 montre, à titre d'exemple, la distance carrée moyenne (C^2_H) entre WAT 1 et 8 autres représentants du genre *Stenopterygius*: trois d'entre eux ont précédemment été attribués à *Stenopterygius hauffianus* (SMNS 8664, SMNS 15033 et SMNS 53424), deux autres, à *Stenopterygius longifrons* (E-DES 1877 et SMNS 14846) et les trois derniers, à *Stenopterygius quadriscissus* (SMNS 54816, SMNS 17500 et SMNS 16811). L'analyse est basée sur 7 indices de mesures crâniennes: "hauteur du maxillaire / hauteur du museau au niveau de la mi-narine",

"longueur de l'orbite / longueur du museau", "longueur de la narine externe / longueur de l'orbite", "hauteur de la narine externe / longueur de la narine externe", "distance orbite-narine / longueur de l'orbite", "longueur de la fenêtre temporale / longueur de l'orbite" et "diamètre interne de l'anneau sclérotique / longueur de l'orbite". L'isométrie entre chaque mesure a été vérifiée préalablement. WAT 1 se rapproche, d'un point de vue morphométrique, plus des spécimens préalablement identifiés comme *Stenopterygius hauffianus* que des autres.

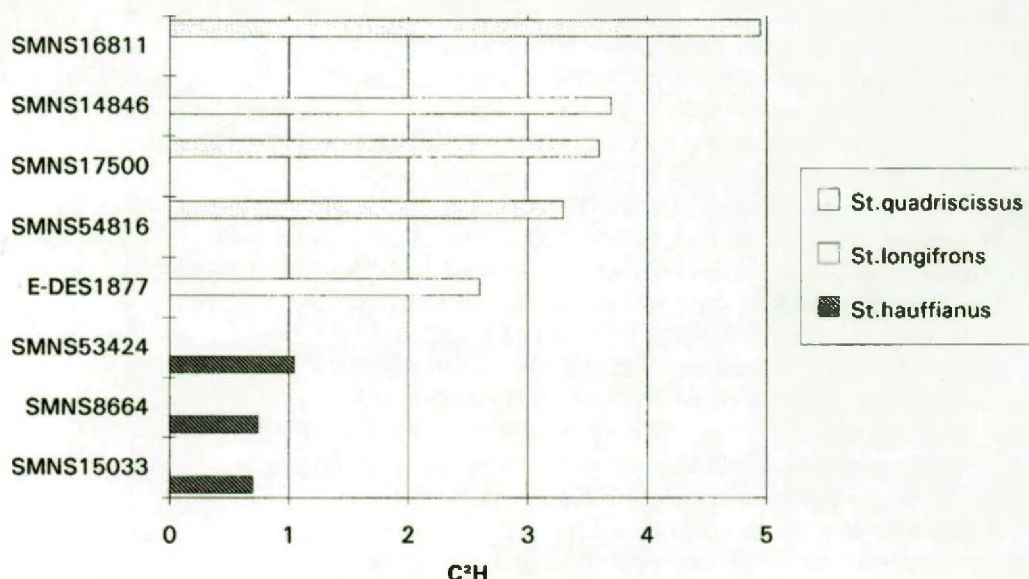


Figure 24. Distance carrée moyenne (C^2_H) entre WAT 1 et 8 autres spécimens du genre *Stenopterygius*.

Stenopterygius quadriscissus (QUENSTEDT, 1856)

(Planche 3, C)

- 1852 *Ichthyosaurus acutirostris* - WAGNER, p.509.
- 1852 *Ichthyosaurus acutirostris* var. *microdon* - WAGNER, p.516.
- 1856-57 *Ichthyosaurus quadriscissus* - QUENSTEDT, p. 219.
- 1856-57 *Ichthyosaurus triscissus* - QUENSTEDT, p.219.
- 1876 *Ichthyosaurus tenuirostris quadriscissus* - WURSTEMBERGER, p. 225, p. 229.
- 1876 *Ichthyosaurus tenuirostris triscissus* - WURSTEMBERGER, p.225.
- 1880b *Ichthyosaurus quadriscissus* - SEELEY, p.71, pl.1, fig.2.
- 1885 *Ichthyosaurus tenuirostris* CONYB. - QUENSTEDT, p.199, partim, p.204, pl.15, fig.1.
- 1885 *Ichthyosaurus quadriscissus* QUENST - RENEVIER, p.10, fig.
- 1888 *Ichthyosaurus quadriscissus* - FRAAS, p.288, pl.7, fig.1.
- 1889a *Ichthyosaurus acutirostris*, OWEN - LYDEKKER, partim, p.73, fig.27.
- 1891 *Ichthyosaurus quadriscissus* QUENSTEDT - FRAAS, p.46, pl.4.
- 1892 *Ichthyosaurus quadriscissus* - FRAAS, p.87, figs.1-2.
- 1894 *Ichthyosaurus quadriscissus* QU. - FRAAS, p.493, pl.5.
- 1904 *Ichthyosaurus quadriscissus* - JAEKEL, p.27.
- 1905 *Ichthyosaurus quadriscissus* - MERRIAM, p.27, fig.5.
- 1908 *Ichthyosaurus multiscissus* - SEELEY, p.440.
- 1908 *Ichthyosaurus triscissus* QU. - SEELEY, p.440.
- 1911 *Ichthyosaurus quadriscissus* QU. emd. E. FRAAS - FRAAS, p.480, fig.1.
- 1921 *Stenopterygius quadriscissus* - WIMAN, p.118.
- 1921 *Ichthyosaurus quadriscissus* QU. emend. FRAAS - HAUFF, p.33, pl.17.
- 1922a *Ichthyosaurus quadriscissus* - v. HUENE, p.277.
- 1922b *Stenopterygius quadriscissus* QUENSTEDT (E.FRAAS) - v. HUENE, p.40, pl.6; pl.7, fig.1
- 1922b *Stenopterygius megacephalus* n. sp. - v. HUENE, p.44, pl.7, fig.2-3.
- 1922b *Stenopterygius megalorhinus* n. sp. - v. HUENE, partim, p.49, pl.9, fig.1.
- 1922b *Stenopterygius crassicosatus* E. FRAAS (non THEODORI) - v. HUENE, p.51, pl. 8, fig.1.

- 1925 *Stenopterygius crassicosatus* - HAUFF, pl.5.
1925 *Stenopterygius megacephalus* - HAUFF, pl.6.
1925 *Stenopterygius quadriscissus* - HAUFF, pl.7.
1926 *Ichthyosaurus (Stenopterygius) crassicosatus* FRAAS - DREVERMANN, p.182, pls.15-16.
1931 *Stenopterygius quadriscissus* - v. HUENE, p.349.
1931 *Stenopterygius quadriscissus mut. eos* - v. HUENE, p.355, pl.1, figs.3-4.
1931 *Stenopterygius quadriscissus mut. incessa* - v. HUENE, p.355, pl.1, figs.1-2.
1931 *Stenopterygius sp. forma intercedens* - v. HUENE, p.356, pl.1, fig.5.
1931 *Stenopterygius megalorhinus* - v. HUENE, p.356, pl.2, figs.3-4.
1931 *Stenopterygius megacephalus* - v. HUENE, p.358.
1931 *Stenopterygius crassicosatus mut. antecedens* - v. HUENE, partim, p.364, pl.2, fig.2.
1931 *Stenopterygius uniter n. sp.* - v. HUENE, p. 366, pl.2, fig.5.
1932 *Stenopterygius quadriscissus* QUENSTEDT sp. - v. ZITTEL, p.281, fig.386.
1934 *Stenopterygius quadriscissus* QUENSTEDT 1858 - KUHN, partim, p.49.
1934 *Stenopterygius quadriscissus* QU. *mutatio eos* v. HUENE 1931 - KUHN, p.50.
1934 *Stenopterygius quadriscissus* QU. *mutatio incessa* v. HUENE 1931 - KUHN, p.51.
1934 *Stenopterygius uniter* v. HUENE 1931 - KUHN, p.52.
1934 *Stenopterygius megacephalus* v. HUENE 1922 - KUHN, p.52.
1934 *Stenopterygius megalorhinus* v. HUENE 1922 - KUHN, p.52.
1934 *Stenopterygius crassicosatus* FRAAS non THEODORI 1854 - KUHN, partim, p.53.
1934 *Stenopterygius spec. forma intercedens* v. HUENE 1931 - KUHN, p.54.
1938 *Ichthyosaurus quadriscissus* - OEHMICHEN, p. 9, fig.4.
1939 *Stenopterygius quadriscissus* - v. HUENE, p.5.
1939 *Stenopterygius megacephalus* - v. HUENE, p.5.
1939 *Stenopterygius megalorhinus* - v. HUENE, p.5.
1939 *Stenopterygius crassicosatus* - v. HUENE, p.6.
1947 *Ichthyosaurus quadriscissus* - BESMER, p.6, figs. 1, ?3-4, partim, pls.77-78.
1949a *Stenopterygius quadriscissus* - v. HUENE, p.81, figs.1-2.
1949a *Stenopterygius eos* - v. HUENE, p.81, figs.1-2.
1949a *Stenopterygius crassicosatus* - v. HUENE, p.81, figs.1-2.
1949a *Stenopterygius megacephalus* - v. HUENE, p.82, figs.1-2.
1949a *Stenopterygius megalorhinus* - v. HUENE, p.84, fig.2.
1949a *Stenopterygius incessus* - v. HUENE, p.84, fig.2.
1949a *Stenopterygius uniter* - v. HUENE, p.85, figs.1-2.
1949b *Stenopterygius megalorhinus var. postera* - v. HUENE, p.221, fig.4.
1952 *Stenopterygius megacephalus* - v. HUENE, p.56, figs.15-16.
1952 *Stenopterygius quadriscissus* - v. HUENE, p.57, figs.8-11, figs 14-16.
1952 *Stenopterygius megalorhinus* - v. HUENE, p.58, figs.15-16.
1953 *Stenopterygius eos* (v. HUENE 1931) - HAUFF, p.17.
1953 *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT 1858) - HAUFF, p.17, pl.4, pl.5, pl.6, pl.7a, pl.9, pl.11.
1953 *Stenopterygius incessus* (v. HUENE 1931) - HAUFF, p.17.
1953 *Stenopterygius megacephalus* (v. HUENE 1922) - HAUFF, p.17, pl.12a.
1953 *Stenopterygius crassicosatus* (E. FRAAS 1891) - HAUFF, p.17, pl.13b.
1953 *Stenopterygius crassicosatus mut. antecedens* v. HUENE - HAUFF, pl.14b.
1953 *Stenopterygius megalorhinus* (v. HUENE 1922) - HAUFF, p.17, fig.13a.
1953 *Stenopterygius uniter* (v. HUENE 1931) - HAUFF, p.17.
1955 *Stenopterygius quadriscissus* - DECHASEAUX, p.387, figs.16, 18, 36, 37.
1958 *Stenopterygius quadriscissus* E. FRAAS - HOFMANN, p.49, pl.7, fig.1..
1958 *Stenopterygius megalorhinus* v. HUENE - HOFMANN, p.49, pl.7, fig.2.
1958 *Stenopterygius eos* v. HUENE - HOFMANN, p.49.
1958 *Stenopterygius incessus* v. HUENE - HOFMANN, p.49.
1958 *Stenopterygius crassicosatus* E. FRAAS - HOFMANN, p.49.
1958 *Stenopterygius crassicosatus antecedens* v. HUENE - HOFMANN, p.49.
1958 *Stenopterygius uniter* v. HUENE - HOFMANN, p.49.
1958 *Stenopterygius megacephalus* v. HUENE - HOFMANN, p.49.
1961 *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT 1858) - KUHN, p.112.
1961 *Stenopterygius megacephalus* v. HUENE 1922 - KUHN, p.112.

- 1961 *Stenopterygius crassicosatus* E. FRAAS 1891 non THEODORI 1854 - KUHN, partim, p.110.
 1961 *Stenopterygius eos* v. HUENE 1931 - KUHN, p.110.
 1961 *Stenopterygius incessus* v. HUENE 1931 - KUHN, p.111.
 1961 *Stenopterygius uniter* v. HUENE 1931 - KUHN, p.111.
 1961 *Stenopterygius megalorhinus* v. HUENE 1922 - KUHN, p.111.
 1973b *Stenopterygius quadriscissus* - Mc GOWAN, p.1, fig. 1c, figs.4-6., fig.10.
 1979 *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT) 1858 - Mc GOWAN, p.102, pl.1, figs.1-3.
 1979 *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE 1922 - Mc GOWAN, partim, p.105.
 1979 *Stenopterygius megacephalus* v. HUENE 1922 - Mc GOWAN, p.106, pl.2, fig.3.
 1979 *Stenopterygius megalorhinus* v. HUENE, 1922 - Mc GOWAN, p.109, pl.2, fig.4; text-figs.5-6.
 1979 *Stenopterygius macrophasma* sp.nov. - Mc GOWAN, p.112, pl.3, fig.2; pl.4, fig.1-2.
 1979 *Stenopterygius cuneiceps* sp. nov. - Mc GOWAN, p.114, pl.4, figs.3-5.
 1981 *Stenopterygius eos* (v. HUENE 1931) - HAUFF & HAUFF, p.19.
 1981 *Stenopterygius quadriscissus* (Qu. Em. E. Fr.) - HAUFF & HAUFF, p.19, figs.12-15, figs.17-21, fig.26.
 1981 *Stenopterygius incessus* (v. HUENE 1931) - HAUFF & HAUFF, p.20.
 1981 *Stenopterygius megacephalus* (v. HUENE 1922) - HAUFF & HAUFF, p.20, fig.22.
 1981 *Stenopterygius crassicosatus* (E. FRAAS 1891) - HAUFF & HAUFF, p.20, fig.25.
 1981 *Stenopterygius mut. antedens* (v. HUENE) - HAUFF & HAUFF, p.20, figs.29-34.
 1981 *Stenopterygius megalorhinus* (v. HUENE 1922) - HAUFF & HAUFF, p.20, fig.24.
 1981 *Stenopterygius uniter* (v. HUENE 1931) - HAUFF & HAUFF, p.20.
 1981 *Stenopterygius crassicosatus mut. antedens* (v. HUENE) - HAUFF & HAUFF, partim, p.20, fig. 30.
 1981 *Stenopterygius quadriscissus* - ANTI, p. 494, figs.1-13, 16-19, 21, pls.1-3, 5.
 1994 *Ichthyosaurus triscissus* QUENSTEDT 1856 - HUNGERBÜHLER, p.250, fig.1.
 1994 *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT 1856) - HUNGERBÜHLER, p.252, figs.2-6.

Diagnose amendée: Maxillaire très petit et très peu élevé (rapport "hauteur du maxillaire / hauteur du museau au niveau de la mi-narine" < 0.33), bien séparé de la marge ventrale de la narine externe par le lacrymal et le prémaxillaire. Le frontal et le postfrontal se contactent largement sur le toit crânien. Le museau est long (rapport "longueur de l'orbite / longueur du museau" < 0.37) et haut (rapport " $\log_{10}$ hauteur du museau au niveau de la mi-narine / $\log_{10}$ longueur de la mandibule" > 0.58). Portion postérieure du museau à profil rectiligne.

La fonction discriminante $Y = 4,96 + 0,021.x_1 - 0,114.x_2 + 0,015.x_3 + 0,37.x_4 - 1,642.x_5 > 0$

où x_1 = longueur de la mandibule

x_2 = longueur de l'orbite

x_3 = longueur du museau

x_4 = hauteur du museau au niveau de la mi-narine

x_5 = hauteur du maxillaire

Syntypes: HUNGERBÜHLER (1994) a pu reconnaître 7 spécimens de la série-type décrite par QUENSTEDT (1856-57):

- GPIT 43/02119-I. Lias epsilon II_{3,4} (Toarcien inférieur). Holzmaden (Württemberg, Allemagne).
- GPIT 1491/9. Lias epsilon II₆ (Toarcien inférieur). Ohmden (Württemberg, Allemagne).
- GPIT 1491/6. Lias epsilon II₁₀ (Toarcien inférieur). Holzmaden (Württemberg, Allemagne).
- GPIT 1491/8. Lias epsilon II₃ (Toarcien inférieur). Holzmaden (Württemberg, Allemagne).
- GPIT 29/9/7. Lias epsilon II (Toarcien inférieur). Frittlingen (Württemberg, Allemagne).
- GPIT 43/26/3. Lias epsilon II₄ (Toarcien inférieur). Holzmaden (Württemberg, Allemagne).
- GPIT 29/9/2. Lias epsilon II₃ (Toarcien inférieur). Ohmden (Württemberg, Allemagne).

Description des spécimens du Toarcien luxembourgeois:

- MNHNL "M1" est exposé, accompagné d'un second spécimen (MNHNL "M2"), dans les salles du Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg. Ces deux ichthyosaures sub-complets ont été découverts dans les schistes de Grandcourt, à proximité de la gare de Schouweiler (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 3), lors du creusement de la ligne de chemin de fer Luxembourg-Paris. Le crâne et une grande partie de la colonne vertébrale de MNHNL "M1" sont conservés en connexion. Les membres et les ceintures sont très incomplets. Ce spécimen est malheureusement présenté couché sur le dos et ne peut, de ce fait, être décrit qu'en vue ventrale.

Malgré son excellent état de conservation, ce fossile ne livre que très peu de renseignements anatomiques intéressants. Je ne parlerai pas de MNHNL "M2", qui ne peut être identifié au niveau spécifique.

- WAT 3 (Planche 3, C) a été trouvé lors des fondations de l'usine "Luxguard" à Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6), dans les Schistes de Grandcourt. Ce fossile est inclus dans un nodule calcaire. Le côté droit du crâne a été dégagé. La région troncale postérieure, le membre postérieur et la queue manquent, ainsi que l'extrémité du museau et la portion distale de la palette natatoire. Les dents semblent éparses sur le maxillaire et sur la portion postérieure du prémaxillaire.
- STR 1 provient de Krakelshof, près de Bettembourg (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6). Il est figuré par STREITZ (1983, p.124). Il a été découvert dans les Schistes de Grandcourt. Les faces latérales et dorsale du crâne sont visibles. Le museau est cassé à l'avant du maxillaire. La palette natatoire droite est partiellement exposée. Plusieurs autres éléments post-crâniens (vertèbres, côtes, fragments de la ceinture scapulaire) sont également présents. Le toit crânien de ce spécimen n'est pas bien conservé.

Stenopterygius quadriscissus est anatomiquement très proche de *Stenopterygius hauffianus*. La description qui suit sera donc très brève et ne reprendra que les caractères différentiels par rapport aux deux espèces précédemment décrites. Les mesures prises sur les différents spécimens sont reprises dans le Tableau 3.

Le basioccipital (MNHNL "M1") a, vu ventralement, la forme d'un bouchon de champagne et est très étiré antéro-postérieurement. Le condyle occipital est extrêmement développé et très saillant. La surface postérieure extracondyloïde semble inexistante. A l'avant du condyle, la surface ventrale du basioccipital est très rugueuse.

Le basisphénoïde (MNHNL "M1") semble plus long que large: ses processus basiptyrgoïdes paraissent, en effet, peu développés, contrairement à ce qui a été décrit chez *Stenopterygius longifrons*. Les caractères portant sur les os de l'arrière-crâne sont cependant sujet à d'importantes variations ontogéniques et ont donc une faible valeur systématique. Sa surface ventrale est rugueuse. Antérieurement, il s'articule avec un parasphénoïde relativement long et mince.

Les frontaux (WAT 3 & STR 1) sont courts et relativement larges. Ils contactent latéralement les préfrontaux et les postfrontaux. Leur extrémité postérieure s'insère entre les pariétaux accolés. La majeure partie du foramen pinéal, de petite taille, est formée par les frontaux. La dépression frontale sagittale semble moins accusée que chez *Stenopterygius longifrons*.

Le préfrontal (WAT 3) est large. Il est partiellement recouvert médialement par le nasal et postérieurement par le postorbitaire. Son angle médio-postérieur contacte la branche latérale du frontal. La surface antérieure du **postfrontal** (WAT 3, STR 1) est peu étendue. Elle recouvre légèrement le préfrontal et contacte médialement le frontal et le pariétal. **Le nasal** (WAT 3 & STR 1) n'a pas d'extension postérieure très développée et ne contacte pas le pariétal. Le petit processus triangulaire du nasal, qui borde la marge postérieure de la narine externe, est très développé.

Les orbites (WAT 3 & STR 1), de grande taille, sont de forme ovoïde, allongées antéro-postérieurement. Elles rappellent donc plutôt celles de *Stenopterygius longifrons* que celles de *Stenopterygius hauffianus*. Parmi les os de la série circum-orbitaire, **le lacrymal** (WAT 3 & STR 1), de morphologie classique, se distingue par sa très petite taille. **La narine externe** (WAT 3 & STR 1) est haute et très proche de l'orbite.

Le museau (MNHNL "M1" & WAT 3) est toujours long et relativement robuste. Son profil, à l'avant des orbites, est droit: sa hauteur diminue progressivement. L'extrémité du museau est ainsi moins effilée que chez *Stenopterygius longifrons* ou *Stenopterygius hauffianus*.

Le maxillaire (MNHNL "M1", WAT 3 & STR 1) est relativement court et moins élevé que celui de *Stenopterygius hauffianus* et surtout que celui de *Stenopterygius longifrons*. Son bord dorsal est bien séparé de la marge ventrale de la narine externe par le lacrymal et le prémaxillaire qui se contactent à ce niveau.

Le bord méial du **ptyrgoïde** (MNHNL "M1") est très émarginé et forme une large cavité interptyrgoïde. **Le palatin** (MNHNL "M1"), effilé dans sa portion postérieure, contacte la marge latérale antérieure du ptyrgoïde. Une paire de fines **baguettes hyoïdiennes** occupe, chez ce même spécimen, une position postéro-latérale, contre le palais. La baguette de droite montre clairement une petite surface articulaire postérieure.

La face ventrale de l'**humérus** est parcourue, chez MNHNL "M1", par une seconde petite crête peu marquée, postérieure et parallèle à la crête deltopectorale. Ce caractère paraît exceptionnel et ne se retrouve pas, par exemple, chez les spécimens découverts dans la région du Württemberg, en Allemagne.

TABLEAU 3 : Ostéométrie de *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT, 1856)

Mesures en mm

Mesures	MNHNL "M1"	WAT 3	STR 1
Longueur de la mandibule	550	-	-
Longueur du museau	377	-	-
Longueur de l'orbite	95	107	90.5
Hauteur de l'orbite	75	83	62.5
Diamètre interne de l'anneau sclérotique	41	36	32.5
Longueur de la narine externe	23	33.5	31.5
Hauteur de la narine externe	-	17.5	15
Distance orbite-narine	17	10	9
Hauteur du museau au niveau de la mi-narine	-	49.5	37
Longueur du nasal	-	236	-
Hauteur du maxillaire	-	15	10
Longueur du basioccipital	43.5	-	-
Longueur du basisphénoïde	36.5	-	-
Longueur de l'humérus	-	67	-
Diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse distale de l'humérus	-	58	-

Stenopterygius sp., du Toarcien luxembourgeois
(Figure 25)

Les nombreux spécimens trop fragmentaires pour permettre une identification précise, découverts dans le Toarcien belgo-luxembourgeois, ne seront pas décrits dans ce travail. Parmi ceux-ci, STR 10 mérite cependant d'être étudié en détail, car il présente des éléments osseux qui n'ont pas encore été décrits, chez *Stenopterygius*.

STR 10 est un crâne très fragmentaire découvert dans les Schistes de Grandcourt, dans la région de Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6). Ce crâne a d'abord été dégagé mécaniquement par J.-C. STREITZ. Un traitement ultérieur à l'acide formique a permis de dégager, notamment, le supraoccipital, le prootique droit et l'articulaire droit.

En vue postérieure, la forme générale du **supraoccipital** est quadrangulaire. Sa marge ventrale est échancrée par une profonde ouverture quadrangulaire qui forme le toit et les parois latérales supérieures du foramen magnum. Un petit processus médian est projeté sur la marge dorsale de l'échancrure. Les bords latéraux de celle-ci sont resserrés à leur base par deux autre petits processus latéraux. Latéralement et un peu dorsalement par rapport à cette ouverture ventrale, deux larges foramens ovoïdes se dirigent vers la surface antérieure de l'os, en prenant une direction mésiale. Ces ouvertures devaient vraisemblablement permettre le passage de vaisseaux endolymphatiques (Mc GOWAN, 1973a). Autour de chacun de ces foramens, la surface postérieure du supraoccipital forme une légère dépression allongée dans le sens de la hauteur. Juste au dessus de l'échancrure du foramen magnum, trois petites ouvertures, disposées en triangle, devaient laisser passer des vaisseaux sanguins. L'épaisseur du supraoccipital est faible (rapport "épaisseur / largeur" = 0.2). La convexité de sa surface postérieure et la concavité de sa surface antérieure lui imposent une légère courbure. Les surfaces d'articulation avec les pariétaux, sur la marge dorsale, sont très peu marquées, suggérant que le contact devait se faire par des éléments cartilagineux (voir DECHASEAUX, 1955). En vue ventrale, les surfaces d'articulation avec les exoccipitaux, de part et d'autre du foramen magnum, ont une forme triangulaire et sont très concaves. Elles sont légèrement inclinées vers la surface antérieure. Latéralement à chaque surface articulaire, une légère dépression est interprétée par Mc GOWAN (1973a) comme une impression du labyrinthe membraneux, indiquant la contribution du supraoccipital à la capsule otique.

Le prootique est un petit os pair qui forme le mur antérieur de la capsule otique. Il ne possède pas de facette de contact avec les autres os: ses connections avec l'opisthotique et le supraoccipital devaient se faire au moyen des cartilages otiques (ANDREWS, 1910). Cette absence de surface articulaire rend difficile l'interprétation de cet os. Mc GOWAN (1973a) a cependant proposé une orientation acceptable du prootique, après reconstitution du labyrinthe membraneux, chez *Ichthyosaurus*. Cette interprétation semble préférable à celle proposée par APPLEBY (1956). Le prootique droit de STR 10 est bien conservé. De forme générale ovoïde, il ressemble à celui figuré par FRAAS (1891, pl.5, fig.2a) et attribué à *Ichthyosaurus quadriscissus* QUENSTEDT. Un épais processus court le long du bord mésio-dorsal concave de sa face antérieure. Plus intéressante est la face postérieure, qui porte l'impression du labyrinthe membraneux. Celle-ci a la forme caractéristique "en poire", telle qu'on peut l'observer chez *Ichthyosaurus* (Mc GOWAN, 1973a) ou chez *Ophthalmosaurus* (ANDREWS, 1910) et qui correspond à la rencontre de deux canaux semi-circulaires rejoignant l'utricule. Selon Mc GOWAN, la branche la plus étroite serait l'impression du canal semi-circulaire vertical antérieur. La branche la plus large correspondrait au canal semi-circulaire horizontal. Une légère dépression, au niveau de la jonction des deux canaux, semble marquer la position de l'ampulla du canal semi-circulaire vertical antérieur.

L'articulaire est de forme sub-circulaire. Sa face latérale est formée par une grande surface ovale concave, entourée d'une mince marge. Sa surface mésiale est convexe. Sa portion inférieure forme une facette articulaire, vraisemblablement pour le préarticulaire (voir Mc GOWAN, 1973a). Sa face antéro-dorsale, élargie, forme la surface articulaire avec le carré.

FAMILIA LEPTOPTERYGIIDAE APPLEBY, 1979

Diagnose amendée: Museau très long et très mince: rapport "longueur du museau / longueur du crâne" > 0.70 ; rapport "hauteur du museau au niveau de la mi-narine / longueur du museau" < 0.12 . Orbites presque parfaitement circulaires et proportionnellement petites: rapport "longueur de l'orbite / longueur du crâne" < 0.21 . Narines externes fréquemment bilobées. Dents fines et coniques. Membres antérieurs fondamentalement tridactyles: le quatrième doigt primaire, rejeté en position post-axiale, garde cependant souvent le contact avec les éléments distaux du carpe. Membres postérieurs proportionnellement longs (rapport "longueur du membre antérieur / longueur du membre postérieur" < 1.8). Eléments des palettes natatoires peu anguleux de forme sub-elliptique.

Genre-type: *Leptopterygius* v. HUENE, 1922 (*sensu* GODEFROIT, 1994).

Autres genres inclus: *Eurhinosaurus* ABEL, 1909; *Excalibosaurus* Mc GOWAN, 1986.

GENUS EURHINOSAURUS ABEL, 1909

Diagnose amendée: Voir diagnose de l'espèce unique *Eurhinosaurus longirostris* (MANTELL, 1851).

Espèce-type: *Eurhinosaurus longirostris* (MANTELL, 1851).

Espèce de validité douteuse attribuable à *Eurhinosaurus*: *Ichthyosaurus macrophthalmus* THEODORI, 1854

Eurhinosaurus longirostris (MANTELL, 1851) (Figure 26; Planche 4)

- 1851 *Ichthyosaurus longirostris* - MANTELL, p.385.
- 1856 *Ichthyosaurus longirostris* OWEN & JAEGER - JAEGER, p.937, pl.30.
- 1858 *Ichthyosaurus longirostris* - QUENSTEDT, p.217, pl.26, fig.2.
- 1876 *Ichthyosaurus longirostris* - WURSTEMBERGER, p.232.
- 1881 *Ichthyosaurus longirostris*, OW. - OWEN, p.124, pl.32 fig.8.
- 1885 *Ichthyosaurus longirostris* - QUENSTEDT, p.205, pl.16, fig.26.
- 1889a *Ichthyosaurus latifrons*, KÖNIG - LYDEKKER, partim, p.89.
- 1890 *Ichthyosaurus longirostris*, R.OWEN - WOODWARD & SHERBORN, p.235.
- 1891 *Ichthyosaurus longirostris* JAEGER - FRAAS, p.63, pl.11, fig.2 & 4; pl.12, fig.5; pl.14, fig.10.
- 1891 *Ichthyosaurus planartus* THEODORI - FRAAS, p.65, pl.11, fig.9.

- 1909 *Eurhinosaurus longirostris* - ABEL, p.245.
 1921 *Ichthyosaurus longirostris* JAEG. - HAUFF, p.34.
 1922b *Eurhinosaurus longirostris* JAEGER (non OWEN) - v. HUENE, partim, p.32, ? pl.4, fig.6, pl.5; pl.9, figs.3-4; pl.16, figs.1-7, 22-24, 26-27; pl.17, figs.1-2.
 1926 *Eurhinosaurus longirostris* - v. HUENE, p.70, pl.5.
 1928 *Eurhinosaurus longirostris* - v. HUENE, p.471, figs.1-4; pl.37.
 1930 *Eurhinosaurus huenei* sp. nov. - SWINTON, p.275.
 1931 *Eurhinosaurus longirostris* - v. HUENE, p.374, pl.3, fig.1.
 1934 *Eurhinosaurus longirostris* - KUHN, partim, p.61.
 1938 *Eurhinosaurus longirostris* - BRECKHEMER, p.151.
 1951 *Eurhinosaurus longirostris* - v. HUENE, p.277, fig.1; pl.18.
 1952 *Eurhinosaurus longirostris* - v. HUENE, p.56, fig.11 & 13.
 1953 *Eurhinosaurus longirostris* (JAEGER 1856) - HAUFF, p.16, pl.21.
 1955 *Eurhinosaurus longirostris* JAEGER - DECHASEAUX, p.385, figs.15 & 20.
 1958 *Eurhinosaurus longirostris* JAEGER - HOFMANN, p.49.
 1961 *Eurhinosaurus longirostris* (JAEGER 1856) - KUHN, p.108.
 1974a *Temnodontosaurus longirostris* (MANTELL) - Mc GOWAN, partim, p.22.
 1979 *Eurhinosaurus longirostris* - LAMAUD, p.42, figs.2-3.
 1979 *Eurhinosaurus huenei* SWINTON 1930 - Mc GOWAN, p.116, fig.7-8.; pl.5, figs.2-3.
 1979 *Ichthyosaurus planartus* THEODORI, 1854 (*nomen dubium*) - Mc GOWAN, p.128.
 1981 *Eurhinosaurus longirostris* (JAEGER 1856) - HAUFF & HAUFF, p.19, pls.40-41.
 1986 *Eurhinosaurus huenei* - Mc GOWAN, p.454, fig.2b.
 1984 *Temnodontosaurus longirostris* (MANTELL 1851) - BENTON & TAYLOR, p.428.
 1989 *Eurhinosaurus longirostris* (MANTELL 1851) - Mc GOWAN, p. 412.

Diagnose amendée: Espèce de grande taille (la longueur du corps peut atteindre 7 m et la longueur du crâne, 150 cm), caractérisée par son museau remarquablement long et mince, qui s'étend bien au-delà de la mandibule: le crâne est, ainsi, environ deux fois plus long que la mandibule; rapport "longueur du museau / longueur de la mandibule" = 1.6, en moyenne. Dents minces, acérées et implantées sur la face latérale du prémaxillaire. La couronne est ornementée d'anneaux circulaires concentriques, alternativement plus clairs et plus foncés.

Holotype: BMNH 14566, un squelette complet observable en vue dorsale et figuré par OWEN (1881, pl.32, fig.8).

Locus typicus: Whitby (Yorkshire, Angleterre).

Stratum typicum: Toarcien inférieur.

Description des spécimens du Toarcien luxembourgeois:

- MMD 6 (Planche 4, B) est un fragment de rostre, découvert dans les Schistes de Grandcourt des environs de Dudelange (G.-D. Luxembourg, Figure 1, point 6), lors des travaux de la Collectrice du sud.
- MNHNL TU112 (Figure 26; Planche 4, A) est la portion postérieure d'un rostre, écrasée sur une plaque de schiste calcaire. Ce fossile provient également des Schistes de Grandcourt de Dudelange (G.-D. Luxembourg, Figure 1, point 6).

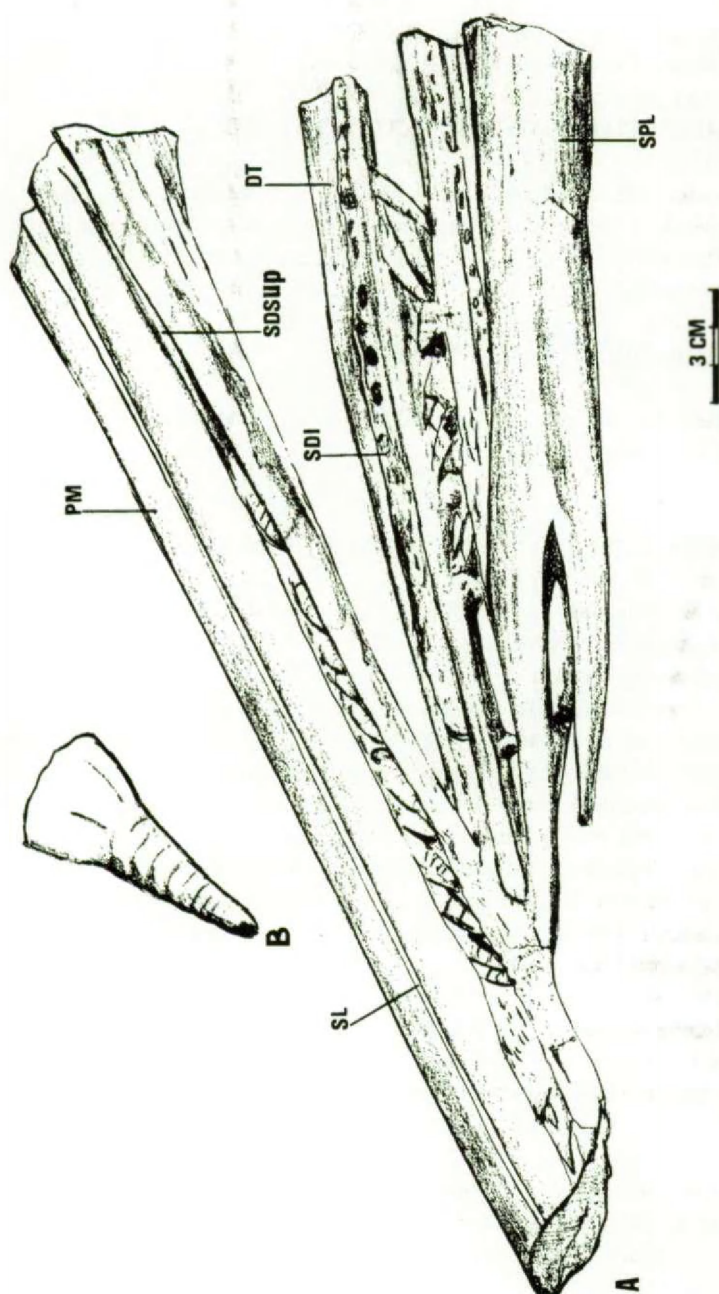


Figure 26. A: Portion postérieure du rostre d'*Eurhinosaurus longirostris* (MNHNL TU112). B: détail d'une dent (X 2.5, environ).

Les dents (MNHNL TU112) sont, pour la plupart, déplacées. Certaines sont cependant encore en place dans le sillon dentaire supérieur. Elles sont couchées, la pointe dirigée vers l'avant du museau. La racine est relativement grande, élargie et lisse. Sa base semble complètement ouverte. La couronne est conique, relativement effilée et légèrement courbée. Elle ne porte pas de plicatures longitudinales, mais semble constituée d'une succession d'anneaux concentriques, alternativement plus clairs et plus foncés.

Le museau, étroit et très allongé, est formé, sur toute la longueur des fragments conservés, par les **prémaxillaires** (MMD 6 & MNHNL TU212) accolés. Sa section est ovale, très aplatie transversalement. Ses faces latérales sont parcourues, à mi-hauteur, par un sillon. Celui-ci, élargi et profond dans sa portion postérieure, se rétrécit progressivement pour ne plus former qu'une fine ligne, antérieurement. On identifie généralement ce sillon comme un canal muqueux ou un canal sensoriel (DECHASEAUX, 1955). Le sillon dentaire supérieur forme une large rainure parallèle au bord ventral des prémaxillaires. Il n'y a aucune trace d'alvéole dentaire.

La portion antérieure du **splénial** droit peut être décrite, en vue mésiale chez MNHNL TU112. Comme chez *Ophthalmosaurus* (ANDREWS, 1910), l'extrémité antérieure du splénial est bifide: le long et mince processus supérieur se prolonge bien au devant du processus inférieur. Sur la partie non-divisée de l'os, ces deux processus se prolongent sous forme de deux bourrelets qui s'atténuent progressivement. La hauteur du splénial augmente progressivement, de l'avant vers l'arrière.

Les **dentaires** (MNHNL TU112) sont très courts et très étroits. La face mésiale du dentaire gauche, retourné, est visible. La portion antérieure du dentaire droit est encore en connexion avec le splénial. Une crête oblique parcourt la face mésiale du dentaire. Postérieurement, elle longe le bord supérieur de l'os et se termine antérieurement contre son bord inférieur. Cette crête participe au plancher du sillon dentaire inférieur: elle porte encore quelques traces d'alvéoles dentaires. La partie antérieure du sillon dentaire inférieur semble uniquement formée par un large sillon, sur la face mésiale de la portion antérieure du dentaire.

SUBCLASSIS ARCHOSAURIA COPE, 1869
 ORDO CROCODYLIA GMELIN, 1788
 SUBORDO MESOSUCHIA HUXLEY, 1875
 INFRAORDO THALATTOSUCHIA FRAAS, 1901
 FAMILIA TELEOSAURIDAE GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1831

Diagnose: Thalattosuchia aux orbites petites et arrondies, dirigées essentiellement vers le haut et vers l'avant, sans anneau sclérotique ossifié. Fenêtres temporales beaucoup plus grandes que les orbites. Préfrontaux très petits. Bouclier dorsal très développé, composé de deux rangées longitudinales de plaques. Bouclier ventral plus court, composé de plus de deux rangées longitudinales de plaques.

Genre-type: *Teleosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1825.

Autres genres inclus: *Steneosaurus* GEOFFROY-SAINT HILAIRE, 1825; *Machimosaurus* v. MEYER, 1837; *Platysuchus* WESTPHAL, 1961; *Mycterosuchus* ANDREWS, 1913.

GENUS STENEOSAURUS GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1825

Diagnose amendée: Teleosauridae caractérisés par leurs très grandes fenêtres temporales supérieures de forme trapézoïdale, considérablement allongées antéro-postérieurement, séparées l'une de l'autre par une barre intertemporale extrêmement mince. Orbites proportionnellement très petites et de forme sub-circulaire: le rapport " $\log_{10}$ longueur de l'orbite / $\log_{10}$ longueur de la fenêtre temporale supérieure" < 0.85 . Fenêtres antéorbitaires présentes, mais de petite taille. Museau de longueur variable, mince (rapport "largeur du museau / longueur du crâne" $= 0.05$, environ), de section circulaire antérieurement, puis progressivement plus aplati. Pas de rétrécissement antéorbitaire marqué du museau. Narines externes anguleuses et orientées vers l'avant. Fosses ptérygoïdiennes proportionnellement très petites: leur marge antérieure ne s'avance pas très au devant de celle de l'ouverture nasale interne. Processus latéraux des ptérygoïdes très proéminents. Ouverture nasale interne de forme elliptique. 25 à 36 dents sur le maxillaire. 4 à 5 dents sur le prémaxillaire. Symphyse mandibulaire beaucoup plus longue que les branches libres. Angle symphysaire compris entre 35° et 40° . Ornementation crânienne réduite, se cantonnant essentiellement sur le supraoccipital, le frontal et le squamosal.

Espèce-type: *Steneosaurus megistorhynchus* EUDES-DESLONGCHAMPS, 1869.

Espèces liasiques référées: *Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828); *Steneosaurus brevior* BLAKE, 1876; *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL, 1961.

Remarque: Si, grâce aux travaux de WESTPHAL (1961, 1962), les différentes espèces liasiques du genre *Steneosaurus* sont bien définies, la systématique de ce genre, au cours du Jurassique Moyen et Supérieur, reste très floue, faute de travaux de synthèse.

***Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL, 1961**

(Figure 27; Planches 5-6, A)

WESTPHAL (1962, p.78) donne une liste synonymique complète de cette espèce. Je me contenterai donc de détailler les principales références postérieures à cette date:

- 1962 *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL 1961 - WESTPHAL, p.77, pl.3, fig.2.
- 1973 *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL 1961 - STEEL, p.29.
- 1982 *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL, 1961 - BUFFETAUT, p.20.
- 1984 *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL 1961 - BENTON & TAYLOR, p.408.

Diagnose amendée: Museau très long et mince (rapport "longueur du museau / longueur du crâne" $= 0.77$, en moyenne). Crâne proportionnellement long (rapport "longueur du crâne / longueur du tronc" $= 0.67$, en moyenne), étroit et élevé. Foramens antéorbitaires considérablement allongés. Orbites en position légèrement latérale. Vi-

sière antéorbitaire ébauchée. Portion postérieure des nasaux légèrement bombée. Ornementation dermique du crâne principalement localisée sur le frontal, les postorbitaires, sur la petite surface postérieure triangulaire du pariétal et sur la portion postérieure des préfrontaux. Humérus relativement longs: rapport "longueur de l'humérus / longueur du fémur" = 0.72, en moyenne.

Holotype: BMNH 14792, un squelette complet figuré par WESTPHAL (pl.3, fig.2a).

Locus typicus: Whitby (Yorkshire, Angleterre).

Stratum typicum: Alum Shales Series (Toarcien inférieur).

Description des spécimens du Toarcien luxembourgeois:

MNHNL TU515 (Figure 27, Planche 5) a été découvert à Dudelange (G.-D. Luxembourg, Figure 1, point 6), dans les Schistes de Grandcourt. C'est un crâne, avec sa mandibule, inclus dans une miche calcaire allongée de couleur foncée. Les faces postérieure, dorsale et latérales du crâne sont dégagées et peuvent être décrites. La face ventrale, ainsi qu'une partie de la face latérale droite du museau, sont encore incluses dans la gangue. La portion antérieure de la mâchoire supérieure est cassée. Le toit du museau est complètement broyé.

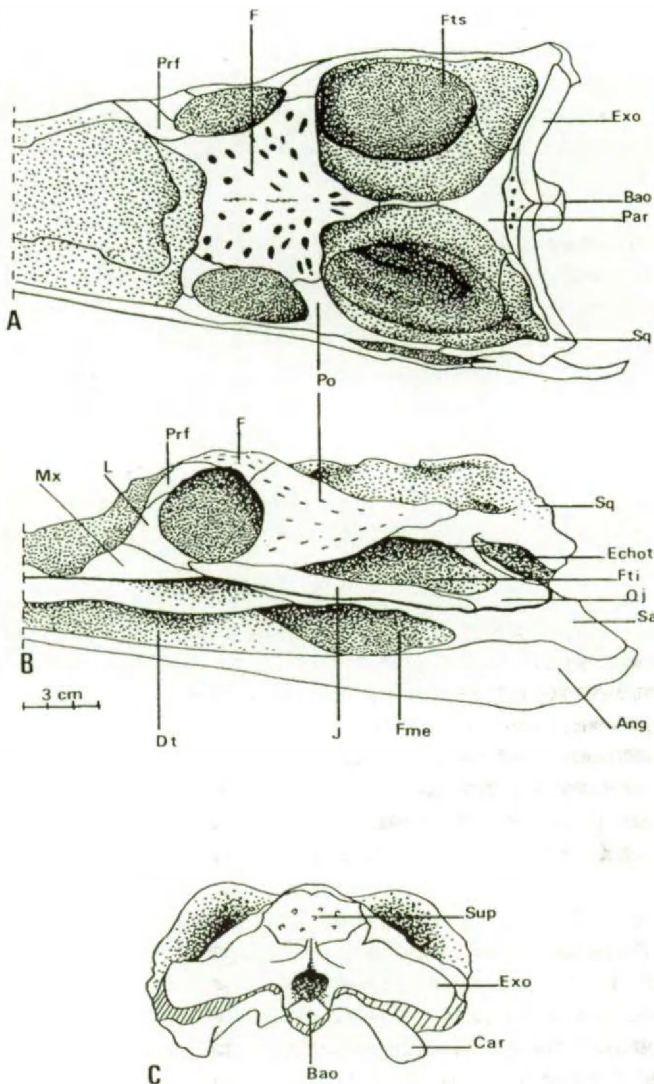


Figure 27. Crâne de *Steneosaurus gracilirostris* (MNHNL TU515). A: vue dorsale; B: vue latérale; C: vue postérieure.

- MIC 453 et MIC 454 (Planche 6, A), inclus dans deux nodules associés appartiennent vraisemblablement au même individu. Ils ont été trouvés dans les Schistes de Grandcourt, lors du creusement du contournement du sud, à Suessem (G.-D. Luxembourg). MIC 453 est un crâne dont le rostre est cassé au niveau des fenêtres antéorbitaires. Ses faces dorsale et latérales sont dégagées. L'arrière-crâne est partiellement visible. L'arc intertemporal gauche et les arcades inférieures des fenêtres intertemporales inférieures sont brisées. Le nodule MIC 454 contient certains éléments de la ceinture scapulaire, l'épiphyse proximale de l'humérus droit, plusieurs vertèbres, en vue latéro-ventrale, ainsi qu'une dizaine de plaques du plastron ventral de l'armure dermique. Les éléments scapulaires et les vertèbres sont insuffisamment dégagés pour être décrits.

Le Tableau 4 reprend les mesures prises sur ces deux spécimens.

Le basioccipital (MNHNL TU515) forme la quasi-totalité du condyle occipital, à l'exception de ses bords latéraux formés par les exoccipitaux. Le condyle occipital est peu saillant, à l'arrière du crâne; son bord ventral est bien arrondi. Les faces dorso-latérales de la portion condylaire du basioccipital forment deux surfaces aplanies et obliques, au contact avec les exoccipitaux. Ces deux facettes sont séparées l'une de l'autre par une crête, au sommet de l'os.

Les exoccipitaux (MNHNL TU515), très développés, forment la majeure partie de la surface de l'arrière-crâne. Ils bordent les faces latérales et dorsale du foramen magnum. La portion ventrale des exoccipitaux forme un pédicelle dont la face ventrale, élargie et épaissie, se pose sur les facettes dorso-latérales du basioccipital. La face mésiale de chaque pédicelle forme la marge latérale du foramen magnum. La partie dorsale des exoccipitaux forme une grande plaque osseuse. Ces deux plaques exoccipitales se rencontrent en une courte ligne médiane, juste au dessus du foramen magnum. La partie latérale de la plaque dorsale des exoccipitaux forme une aile paroccipitale oblique qui contacte, sur toute sa longueur, le squamosal. Le bord dorsal des ailes paroccipitales est plus oblique que leur bord ventral.

Le supraoccipital (MNHNL TU515) a la forme d'un losange à grand axe horizontal. Il s'insère entre les bords dorsaux mésiaux des exoccipitaux accolés. Il contacte dorsalement les pariétaux.

Une petite partie du **carré** (MNHNL TU515) est visible en vue postérieure. Cet os semble très large et très robuste. Il est courbé vers le bas, latéralement et vers l'arrière. Il se termine distalement en une tête très massive pour l'articulaire. Il contacte mésialement le basioccipital.

Les orbites (MNHNL TU515 & MIC 453) sont arrondies et de taille moyenne. Elles sont dirigées vers le haut et vers l'avant et, à cause de la largeur relativement du frontal qui forme leur marge dorsale, elles sont rejetées latéralement. Leur marge ventrale est formée par le jugal, leur marge postérieure, par le postorbitaire et leur marge antérieure, par le lacrymal.

Les fenêtres temporales supérieures (MNHNL TU515 & MIC 453) sont de grande taille et très allongées antéro-postérieurement. Elles sont dans un plan tout à fait horizontal. Leur bord latéral est plus long que leur bord mésial. Leur bord postérieur est, de ce fait, oblique. Les deux fenêtres sont séparées l'une de l'autre par les pariétaux. Leur bord antérieur est formé par le frontal, leur bord latéral, par le postorbitaire et le squamosal et leur bord postérieur, par le squamosal.

Les fenêtres temporales inférieures (MNHNL TU515) ont une forme en "courbe de Gauss" très allongées antéro-postérieurement et aplaties. Elles sont ouvertes dans le plan vertical. Elles sont bordées ventralement par le jugal et le quadratojugal et dorsalement par le postorbitaire, le squamosal et le quadratojugal.

Les échancrures otiques (MNHNL TU515) sont situées tout à fait postérieurement, entre les fenêtres temporales supérieures et inférieures. Elles ont la forme d'un pépin de pomme, à grand axe oblique. Leur bord postérieur est libre. Leur marge dorsale est formée par le squamosal et leur marge ventrale, par le quadratojugal et le carré.

Les fenêtres antéorbitaires (MNHNL TU515) ne peuvent être décrites avec précision à cause des nombreuses fractures affectant le toit du museau. Elles sont fines, très allongées et semblent être formées en grande partie par les nasaux.

Le squamosal (MNHNL TU515) est composé d'une branche antérieure et d'une branche mésiale. Le point de contact de ces deux branches se fait au point le plus postérieur et le plus latéral du crâne. A ce niveau se développe un petit processus postérieur. La branche latérale participe à la marge postérieure de la fenêtre temporale supérieure. Elle y contacte le pariétal. La branche antérieure participe à l'arc intertemporal. Elle se termine antérieurement en pointe; son bord dorsal, oblique, est chevauché par le postorbitaire. Postérieurement, le squamosal participe à la marge latérale postérieure de la cavité temporale supérieure. Son bord ventral forme, à ce niveau, la marge dorsale de l'échancrure otique; il contacte ensuite, sur une très courte distance, le quadratojugal, puis participe à la marge dorsale de la cavité temporale inférieure.

Les pariétaux (MNHNL TU515 & MIC 453) sont accolés le long de la ligne médiane du toit crânien et forment une fine crête sagittale. Cette crête s'élargit à l'arrière pour former une petite surface dorsale postérieure triangulaire. Les branches mésiales des pariétaux sont subverticales et forment les parois dorso-latérales de la boîte crânienne. A l'arrière du crâne, les pariétaux émettent une branche latérale qui se glisse sous la branche mésiale des squamosaux, participant, ainsi, à la paroi postérieure de la fenêtre temporale supérieure. La petite branche antérieure des pariétaux est recouverte par le frontal.

Les frontaux (MNHNL TU515 & MIC 453) sont également accolés le long de la ligne médiane. Toute trace de suture a disparu: c'est pourquoi je parlerai, par la suite, du frontal. Le frontal a une forme générale trapézoïdale. Il

est relativement large: les orbites sont ainsi relativement bien orientées latéralement. Son bord antérieur est cassé et le contact avec les nasaux n'est pas visible. Son bord postérieur, considérablement élargi, forme la marge antérieure des fenêtres temporales supérieures; il émet, en son milieu, un processus triangulaire qui recouvre quelque peu les pariétaux. Les bords latéraux du frontal touchent antérieurement les préfrontaux. Les angles latéraux postérieurs contactent les postorbitaires. Sa face dorsale est très ornementée.

Les nasaux (MIC 453) forment une surface relativement bombée à l'avant du toit crânien. Leurs contacts antérieurs ne sont pas bien visibles.

Le postorbitaire (MNHNL TU515, MIC 453) a une forme triradiée. La branche ventrale forme la marge postéro-ventrale de l'orbite et contacte la partie antérieure du jugal. La branche dorsale forme la marge postérieure de l'orbite et participe à la marge antérieure de la fosse temporale supérieure. Elle contacte l'angle postéro-latéral du frontal. La branche postérieure forme la majeure partie de l'arc intertemporal: son bord dorsal forme la marge antéro-latérale de la cavité temporale supérieure et son bord ventral, très oblique, forme la marge antéro-dorsale de la cavité temporale inférieure pour chevaucher postérieurement la branche antérieure du squamosal. La face externe du postorbitaire est très légèrement sculptée.

Les préfrontaux (MNHNL TU515, MIC453) sont relativement peu développés et s'avancent postérieurement jusqu'au niveau de la mi-orbite. Leur bord mésial contacte le frontal et le nasal et leur bord ventral, le lacrymal. Leur bord latéral participe à la marge dorsale antérieure de l'orbite. Chez MIC 453, les préfrontaux forment, à ce niveau, une ébauche de visière antéorbitaire qui tend à surplomber l'orbite. Leur portion postérieure est légèrement ornementée: 4 ou 5 petites dépressions elliptiques longues de 3 ou 4 mm et profondes d'1 ou 2 mm, dont le grand axe est parallèle au bord mésial de l'os.

Le lacrymal (MNHNL TU515) est de petite taille et de forme triangulaire. Son bord postérieur concave forme la marge antérieure de l'orbite. Son bord dorsal, également concave, contacte antérieurement le nasal et postérieurement le préfrontal. Son bord ventral est légèrement convexe: il contacte le bord dorsal antérieur du jugal et le bord dorsal postérieur du maxillaire. Le lacrymal ne semble pas contacter la fenêtre antéorbitaire.

Le quadratojugal (MNHNL TU515) est l'os le plus latéral du crâne. Il est composé de deux branches formant entre elles un angle de 45°. Le point de contact entre les deux branches est épaissi par un petit bourrelet postéro-latéral. Le quadratojugal forme l'angle postérieur de la fenêtre temporale inférieure et participe à la marge inférieure de l'échancrure otique. La branche dorsale contacte, sur presque toute sa longueur, le carré et touche, tout à fait antérieurement, le squamosal. La branche ventrale chevauche l'extrémité postérieure du jugal.

Le jugal (MNHNL TU515 & MIC 453) est un os long et très mince qui délimite une grande partie du bord ventral du crâne, depuis son extrémité postérieure jusqu'au niveau de l'orbite. Il contacte postérieurement la branche ventrale du quadratojugal; il participe ensuite à la marge ventrale de la cavité temporale inférieure, contacte le postorbitaire et, au niveau de la marge antérieure de l'orbite, le maxillaire. La portion antérieure du jugal de MIC 453 est légèrement ornementée: 3 rangées parallèles de petits puits allongés horizontalement (longueur: 7-10 mm).

Les fenêtres mandibulaires externes (MNHNL TU515) sont très allongées antéro-postérieurement et de forme ovoïde. Leur bord ventral est formé par l'angulaire, leur bord postérieur, par le surangulaire, leur bord dorsal, par le dentaire et le surangulaire.

La portion antérieure du **surangulaire** (MNHNL TU515) est bifide et forme l'angle postérieur de la fenêtre mandibulaire externe. Sa branche antérieure dorsale est longue et fine; elle touche l'extrémité de la branche postérieure dorsale du dentaire. Sa branche antérieure ventrale est beaucoup plus courte. Le bord ventral du surangulaire est commun, sur toute sa longueur, avec le bord dorsal postérieur de l'angulaire. Le bord postérieur est oblique et participe au processus rétroarticulaire de la mandibule. La hauteur du surangulaire augmente légèrement postérieurement.

L'angulaire (MNHNL TU515) est l'élément postéro-latéral de la mandibule. Son bord postéro-dorsal participe au processus rétroarticulaire de la mandibule. La hauteur de l'angulaire décroît rapidement. Son bord dorsal contacte postérieurement le surangulaire; il forme ensuite la marge ventrale de la fenêtre mandibulaire externe, puis est progressivement recouvert par le bord ventral du dentaire. L'angulaire disparaît de la face latérale du

museau à hauteur de la moitié du museau. Cet os participe également à la paroi interne de la mandibule: il émet une branche mésiale sub-verticale visible par la fenêtre mandibulaire externe et prolonge, ainsi, postérieurement le canal de Meckel.

Les dentaires (MNHNL TU515) sont minces et très longs: ils sont présents sur les 4/5 de la longueur de la mandibule. Ils forment la portion antérieure de la symphyse mandibulaire. A ce niveau, leur face dorsale est creusée par une gouttière mésiale, longée par deux crêtes latérales. Les alvéoles dentaires perforent la marge dorsale latérale du dentaire. Elles sont légèrement inclinées vers l'extérieur. Les alvéoles antérieurs sont bien rondes, les postérieures sont plus ovales. Le dentaire contacte postérieurement le surangulaire. Son bord ventral postérieur participe à la marge dorsale de la fenêtre mandibulaire externe. Antérieurement, il chevauche progressivement l'angulaire.

Les dents (MNHNL TU515) sont insérées dans des alvéoles arrondis, distribués régulièrement le long du maxillaire et du dentaire (le prémaxillaire n'est pas visible, sur ce spécimen). Chaque héli-mâchoire possède une trentaine de dents, y compris les dents de remplacement. Les postérieures sont presque verticales, les antérieures sont plus obliques. Elles sont fines et coniques, courbées vers l'arrière et légèrement vers l'intérieur. Les plus grandes ont une longueur d'environ 12 mm et un diamètre de 4 mm.

L'ornementation des os crâniens (MNHNL TU515, MIC 453) semble surtout localisée sur les postorbitaires, les préfrontaux et sur le frontal. Sur ce dernier, les fossettes sont elliptiques: elles ont une profondeur d'environ 2 mm et une longueur de 3 à 5 mm. Elles radient à partir d'un centre d'ossification situé au milieu de l'os. Les fossettes du postorbitaire sont plus petites, proportionnellement plus minces et moins profondes. Leur orientation suit la forme générale de l'os. La petite surface postérieure triangulaire du pariétal semble également sculptée, ainsi que, chez MIC 453, la portion antérieure du jugal.

Les plaques dermiques du plastron dorsal (MIC 454) se distribuent en plusieurs rangées longitudinales. Les plaques antérieures de la rangée latérale ont une forme sub-carrée. Leur bord latéral est concave. La marge mésiale est crénelée, permettant une parfaite imbrication avec les plaques de la deuxième rangée. Les bords antérieur et postérieur sont droits: le bord postérieur chevauche le bord antérieur de la plaque suivante et l'armure est mobile, à ce niveau. L'ornementation des plaques antérieures est constituée de fossettes rondes à ovales, longues de 2 à 8 mm. Elles sont disposées plus ou moins radialement. Les plaques plus postérieures sont plus petites et arrondies. Elles sont crénelées sur la presque totalité de leur pourtour. L'imbrication entre plaques adjacentes était donc complète et l'armure dermique ne devait plus être mobile, à ce niveau.

TABLEAU 4 : Ostéométrie de *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL, 1961

Mesures en mm

Mesures	MNHNL TU515	MIC 453
Longueur du crâne	645	-
Longueur de la mandibule	675	-
Largeur du crâne	128	-
Longueur du museau	490	-
Largeur du museau	29	-
Longueur de l'orbite	52	43.5
Hauteur de l'orbite	41	39.5
Distance entre les orbites	43	41.5
Longueur de la fenêtre temporale supérieure	85	83
Largeur de la fenêtre temporale supérieure	57	50.5
Largeur de la boîte crânienne	33	-
Longueur de la fenêtre temporale inférieure	78	-
Hauteur de la fenêtre temporale inférieure	18.5	-
Longueur de la fenêtre antéorbitaire	31	-
Longueur de la fenêtre mandibulaire externe	162	-
Hauteur de la fenêtre mandibulaire externe	16.5	-

Discussion:

MNHNL TU515 est indubitablement un *Thalattosuchia*: le museau est long et étroit, les nasaux ne contactent pas les prémaxillaires, la fenêtre antéorbitaire subsiste sous la forme d'une dépression longue et étroite. Les caractères suivants permettent l'attribution de ce fossile au genre *Steneosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1825: fenêtres temporales vastes et proportionnellement longues, orbites de petite taille (rapport "longueur des orbites / longueur du crâne" = 0.08), boîte crânienne très étroite, petite taille des préfrontaux, ornementation crânienne non-extensive. Le très grand développement du museau (rapport "longueur du museau / longueur du crâne" = 0.76), l'étroitesse relative du crâne, le grand allongement des forams antéorbitaires et l'orientation latérale des orbites sont autant de caractères permettant d'identifier MNHNL TU515 comme *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL, 1961.

La Figure 28 montre, à titre d'exemple, la distance carrée moyenne (C^2_H) entre MNHNL TU515 et 9 autres crocodiles méso-suchiens liasiques: *Steneosaurus gracilirostris* (BMNH 14792 et BMNH 15500), *Steneosaurus bollensis* (SMNS 10985, SMNS 18878, SMNS 20284, GPIT "Re1193/17" et GPIT "Re1193/18") et *Pelagosaurus typus* (SMNS 8666 et SMNS 52034). L'analyse est basée sur 4 rapports de mesures crâniennes: "longueur de l'orbite / longueur du crâne", "distance entre les orbites / longueur du crâne", "longueur du museau / longueur du crâne" et "longueur de la fenêtre temporale supérieure / longueur du crâne". Les mesures ont préalablement été transformées en logarithmes afin d'éviter les effets de la croissance allométrique des différents composants du crâne. MNHNL TU515 se rapproche plus, d'un point de vue morphométrique, des deux spécimens préalablement identifiés (cfr. WESTPHAL, 1962) comme *Steneosaurus gracilirostris* que des autres individus. Ceci confirme son attribution à cette espèce.

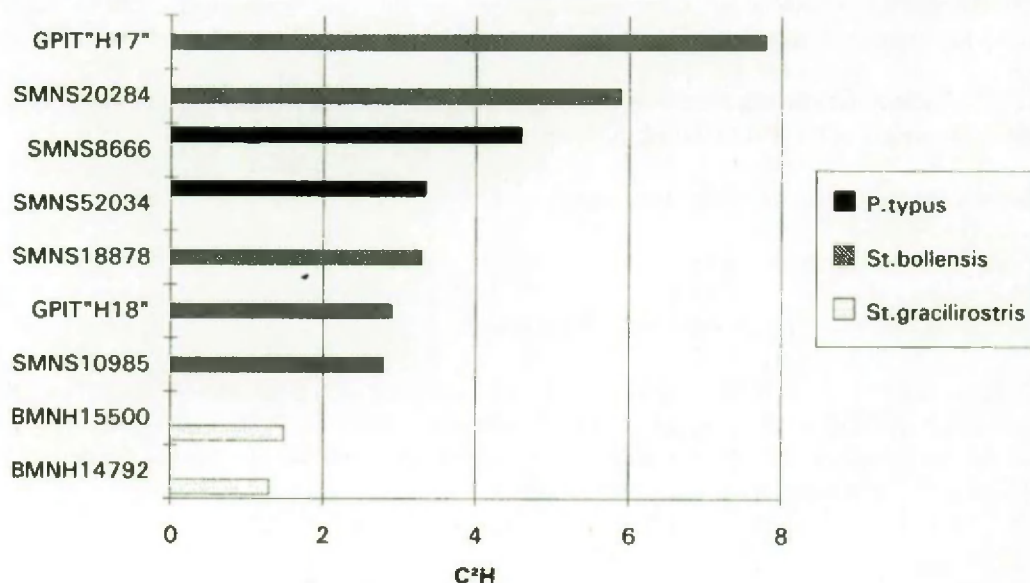


Figure 28. Distance carrée moyenne (C^2_H) entre MNHNL TU515 et 9 autres crocodiles méso-suchiens toarciens.

Les parties du crâne exposées chez MIC 453 sont en tous points similaires à MNHNL TU515.

Le crâne de *Steneosaurus gracilirostris* présente une mosaïque de caractères morphologiques propres à *Steneosaurus bollensis*, à *Pelagosaurus typus* et intermédiaires:

- Les fosses temporales supérieures sont de grande taille et de forme sub-rectangulaire (~ *Steneosaurus bollensis*).
- Les orbites sont de petite taille (~ *Steneosaurus bollensis*).
- La boîte crânienne est très étroite (~ *Steneosaurus bollensis*).
- Le frontal est plus large que chez *Steneosaurus bollensis* et les orbites sont plus repoussées en position latérale (~ *Pelagosaurus typus*).
- La portion postérieure des nasaux forme une surface quelque peu bombée (~ *Pelagosaurus typus*).
- Les préfrontaux semblent plus développés que chez *Steneosaurus bollensis*. La visière antéorbitaire se retrouve

également à l'état d'ébauche chez *Pelagosaurus typus* et se développe tout au long de la lignée des Metriorhynchidae.

- L'extension de l'ornementation dermique des os crâniens est intermédiaire entre ce qui est observé chez *Steneosaurus bollensis* et *Pelagosaurus typus*.

***Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828)**

(Figure 29, Planche 6, B)

WESTPHAL (1962, p.78) donne une liste synonymique complète de cette espèce. Je me contenterai donc de détailler les principales références postérieures à cette date:

- 1962 *Steneosaurus bollensis* (JAEGER 1828) - WESTPHAL, p.29, figs. 2-21, pls.1-2; pl.3, fig.1; pl.4, figs.1-3, pl.6, fig.1.
- ?1963 *Mystriosaurus bollensis* (JAEGER) - ANTUNES, p.410, pl.1.
- 1973 *Steneosaurus bollensis* (JAEGER 1828) - STEEL, p.28
- 1981 *Steneosaurus bollensis* (JAEGER) - HAUFF & HAUFF, p.47, pls.54-56, 58-60.
- 1982 *Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828) - BUFFETAUT, p.20.
- 1984 *Steneosaurus bollensis* (JÄGER 1828) - BENTON & TAYLOR, p.408.

Diagnose amendée: Museau modérément allongé: rapport "longueur du museau / longueur du crâne" = 0.72, en moyenne. Crâne modérément long (rapport "longueur du crâne / longueur du tronc" = 0.58, en moyenne), assez large et bas. Foramens antéorbitaires de petite taille. Orbites en position tout à fait dorsale et frontal très étroit. Portion postérieure des nasaux plane. Ornementation dermique du crâne uniquement localisée sur le frontal. Humérus courts: rapport "longueur de l'humérus / longueur du fémur" = 0.62, en moyenne.

Holotype: Un spécimen très incomplet, conservé au Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie de Dresden (Allemagne), figuré par WESTPHAL (1962, pl.3, fig.1).

Locus typicus: Bad Boll (Württemberg, Allemagne).

Stratum typicum: Lias epsilon (Toarcien).

Description d'un spécimen du Toarcien luxembourgeois:

MIC 343 (Figure 29, Planche 6, B) a été découvert lors des fondations du Schutthalde ARBED, à Galgebierg, près de Bettembourg (G.-D. Luxembourg, Figure 1, point 7), dans les Schistes de Grandcourt. Ce crâne est inclus dans un nodule calcaire grisâtre. L'arrière-crâne est bas et très large. La largeur du crâne diminue rapidement au niveau des orbites, de telle sorte que le museau est bien marqué.

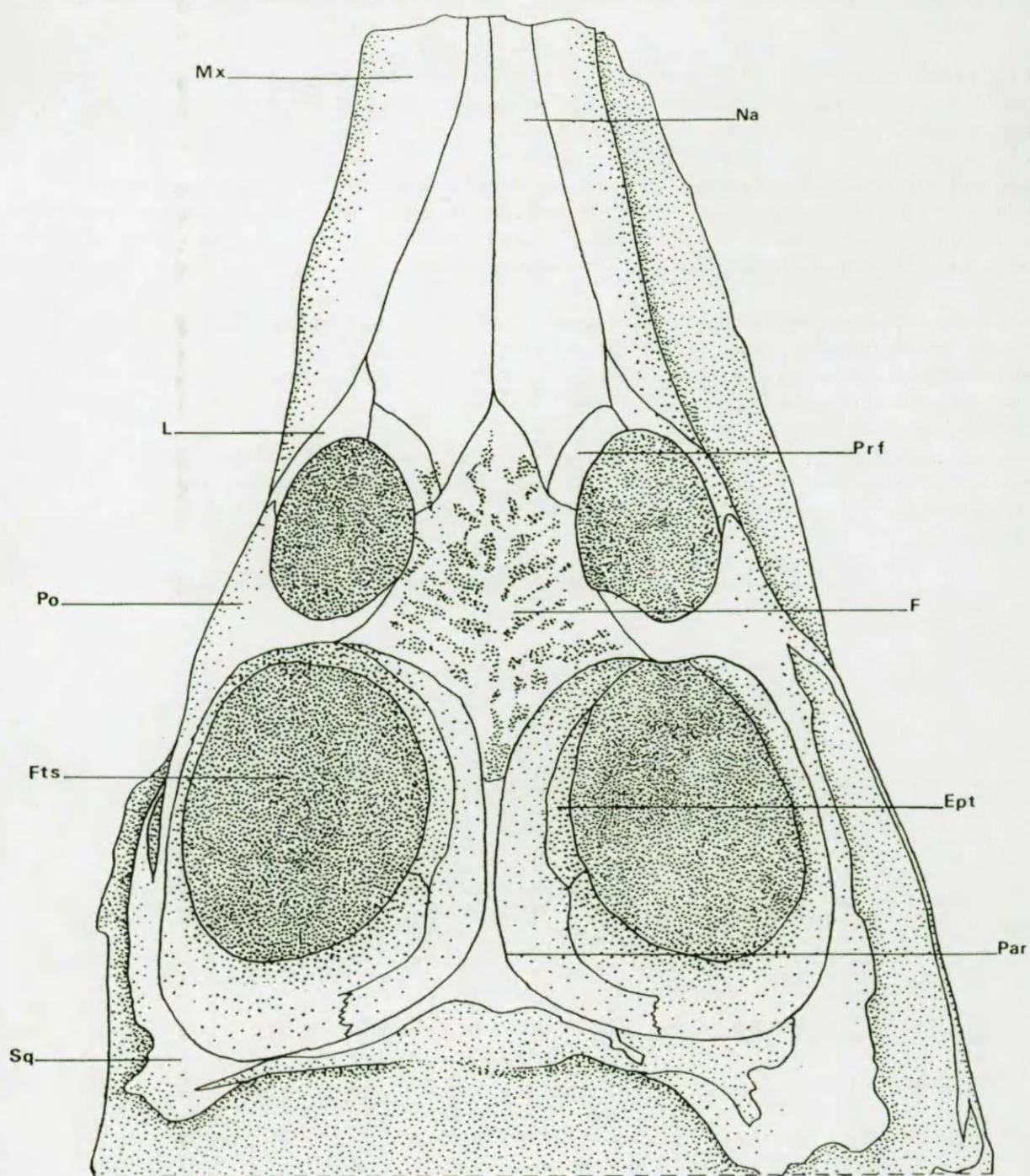


Figure 29. Crâne de *Steneosaurus bollensis* (MIC 343). Vue dorsale.

Les principales mesures prises sur ce spécimen sont rassemblées dans le Tableau 5.

Les orbites sont elliptiques à grand axe antéro-postérieur. Elles sont à la fois orientées dorsalement, antérieurement et légèrement latéralement. Leur faible écartement est dû à l'étroitesse des frontaux, dont on aperçoit encore la ligne de suture.

Les fenêtres temporales supérieures sont de grande taille et relativement larges. La boîte crânienne, très étroite, porte à son sommet une crête sagittale bien marquée. Les arcs intertemporaux et les arcades ventrales des fenêtres temporales inférieures sont très minces.

Les préfrontaux sont de petite taille et forment la marge antéro-dorsale des orbites. **Les pariétaux** contactent ventralement **les épiptérygoïdes** dont on n'aperçoit que la partie supérieure, dégagée de la gangue. **Les squamosaux** se glissent sous les pariétaux pour rencontrer l'angle postéro-dorsal des épiptérygoïdes. La portion postérieure **des nasaux** est aplatie. Ils forment à ce niveau une languette s'insérant entre les préfrontaux et les frontaux.

L'ornementation crânienne est limitée aux seuls frontaux. Les puits sont allongés (3-7 mm) et étroits (2-4 mm). Ils sont orientés obliquement vers l'extérieur et vers l'avant, à partir de la ligne mésio-sagittale. **Les fenêtres mandibulaires externes** sont en grande partie cachées par la gangue. Elles semblent cependant proportionnellement plus petites que celles décrites chez MNHNL TU515.

L'arrière-crâne large et bas, les fenêtres temporales supérieures vastes et rectangulaires, l'ornementation crânienne localisée sur les seuls frontaux, les frontaux étroits et les orbites orientées essentiellement vers le haut sont caractéristiques de *Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828).

TABLEAU 5 : Ostéométrie de *Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828)

Mesures en mm

Mesures	MIC 343
Largeur du crâne	136
Longueur de l'orbite	35
Hauteur de l'orbite	30.5
Distance entre les orbites	29
Longueur de la fenêtre temporale supérieure	77
Largeur de la fenêtre temporale supérieure	60
Largeur de la boîte crânienne	23

Steneosaurus sp., du Toarcien belgo-luxembourgeois

MIC 1 (Planche 11, A):

Ce nodule calcaire renferme une partie, longue de 17 cm, du squelette d'un jeune téléosaurien, découvert dans les Schistes de Grandcourt, à Dudelange (G.-D. Luxembourg; Figure 1, point 6). La face dorsale du crâne est bien visible, à partir du bord antérieur des orbites. Une quinzaine de vertèbres sont présentes, mais trop incomplètement dégagées pour être décrites. Les deux humérus peuvent également être identifiés, de part et d'autre de la colonne vertébrale.

Les orbites sont relativement grandes et de forme ovoïde. Elles sont extrêmement rapprochées l'une de l'autre. **Les frontaux**, très étroits, ne sont pas encore soudés. Les fenêtres temporales supérieures sont relativement grandes,

très allongées antéro-postérieurement. La boîte crânienne est large. Les **processus rétroarticulaires** de la mandibule sont très développés. Il n'y a pas de trace d'ornementation dermique, ce qui est sans doute dû au jeune âge de l'animal.

Mesures:

- Longueur de l'orbite: 14.5 mm
- Hauteur de l'orbite: 11 mm
- Distance entre les orbites: 4 mm
- Longueur de la fenêtre temporale: 22 mm
- Largeur de la fenêtre temporale: 11.5 mm
- Largeur de la boîte crânienne: 9.5 mm

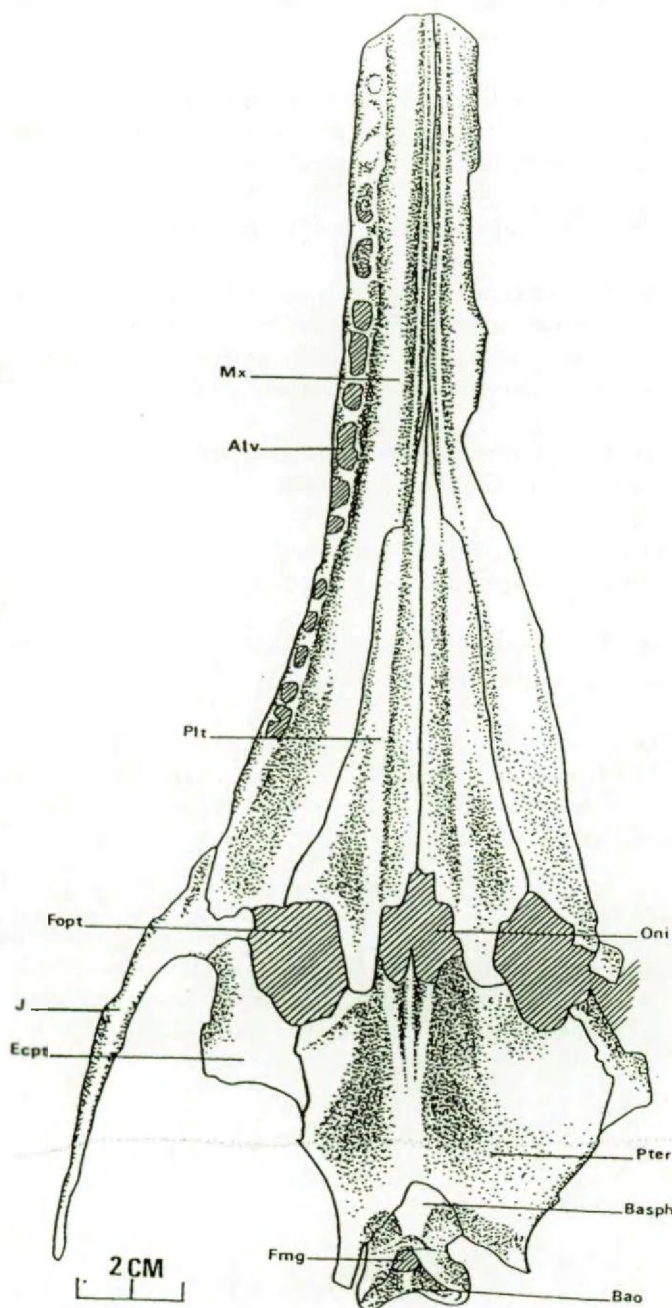


Figure 30. Crâne de *Steneosaurus* sp. (MNHNL TU799). Vue ventrale.

MNHNL TU799 (Figure 30; Planche 7):

Ce fossile provient des environs de Dudelange (Grand-Duché de Luxembourg; Figure 1, Point 6). Il a été trouvé dans les Schistes de Grandcourt. MNHNL TU799 est un nodule calcaire renfermant divers ossements d'un *Steneosaurus*:

- Le crâne, en vue palatine. La portion antérieure du rostre est cassée.
- Quelques dents éparses.
- Un humérus.
- Un centrum et un arc neural.
- Des côtes.
- Des plaques dermiques.
- Des éléments de la ceinture scapulaire.

La face palatine du crâne est très bien conservée et sera décrite en détails ci-dessous.

Les **fosses ptérygoïdiennes** sont de très petite taille relative et de forme ovoïde. Leur marge est formée antérieurement par le maxillaire, antéro-mésialement par le palatin, postéro-mésialement par le ptérygoïde, postéro-latéralement par l'ectoptérygoïde et antéro-latéralement par le jugal.

L'**ouverture nasale interne**, longue et relativement étroite, est localisée entre les fosses ptérygoïdiennes. Elle est bordée antérieurement par les palatins et postérieurement par les ptérygoïdes.

Les **maxillaires** sont accolés sur une longue distance. Deux sillons longitudinaux, étroits et relativement profonds, longent leur suture mésio-sagittale, qui forme une fine crête. Postérieurement, les maxillaires s'écartent progressivement l'un de l'autre pour contacter mésialement les palatins. Leur bord postérieur participe à la marge antérieure des fosses ptérygoïdiennes et contacte latéralement le jugal. La face

ventro-latérale des maxillaires, oblique, est percée par une vingtaine d'alvéoles dentaires. Ceux-ci sont de forme elliptique. Leur diamètre varie entre 4 et 6 mm et ils sont faiblement espacés.

Les palatins sont longs et de forme générale triangulaire. Très effilés antérieurement, ils s'insèrent entre les maxillaires. Les deux sillons palatins longitudinaux se prolongent sur leur portion antérieure et s'effacent progressivement. Leurs bords postérieurs participent à la marge antérieure des narines internes (choanes) et des fosses ptérygoïdiennes. Entre ces ouvertures, les palatins envoient un fin processus postérieur à la rencontre des ptérygoïdes.

Les ptérygoïdes, très étendus antéro-postérieurement, sont entièrement fusionnés. Très déprimés médialement, ils forment le toit de l'ouverture nasale interne. Ils envoient, à ce niveau, un fin septum internasal. Leurs bords antérieurs contactent les palatins. Leurs bords antéro-latéraux sont émarginés par les fosses ptérygoïdiennes. Ils contactent latéralement les ectoptérygoïdes. Ils forment postérieurement un bord très concave dans lequel s'insère le basisphénoïde et envoient, de part et d'autre de cet os, un processus postérieur très saillant.

L'ectoptérygoïde est un petit os pair qui contacte antérieurement le jugal, postérieurement le carré et postéro-médialement le ptérygoïde. Son bord médial antérieur participe à la marge latérale de la fosse ptérygoïdienne. Son bord latéral participe, quant à lui, à la marge médiale antérieure de la fenêtre temporale inférieure.

Les carrés sont incomplets chez ce spécimen. Leur tête médiale, très massive, a une forme trapézoïdale.

Le basisphénoïde paraît très court. Sa face ventrale se compose d'une surface médiale pyriforme bordée de deux surfaces latérales trapézoïdales et déprimées. Son bord antérieur, convexe, se place contre le bord postérieur des ptérygoïdes. Son bord postérieur est très concave: il forme médialement la marge antérieure du foramen intertympanicum et suit latéralement le bord postérieur des apophyses latérales du basioccipital.

Le basioccipital est partiellement caché par la matrice. Sa face ventrale participe médialement à la marge antérieure du foramen intertympanicum. Ses apophyses latérales paraissent bien développées.

La portion antérieure du **jugal** s'insère entre le maxillaire et l'ectoptérygoïde. Elle participe à la marge antéro-latérale de la fosse ptérygoïdienne. La branche postérieure est longue, droite et très mince.

Si la structure du palais est celle que l'on peut observer chez *Steneosaurus* (cfr. WESTPHAL, 1962, figs.3-5), la cassure antérieure du museau empêche toute identification plus précise, au niveau spécifique.

BUFFETAUT (1982), à la suite de MERCIER (1933), considère que le double sillon palatin, observé chez *Pelagosaurus*, permet de rapprocher celui-ci des Metriorhynchidae. Il est cependant intéressant de constater que ce caractère a également été observé chez MNHNL TU799 et chez IRSNB R141, attribués à *Steneosaurus*. Il ne peut dès lors être considéré comme une apomorphie des Metriorhynchidae par rapport aux Teleosauridae.

IRSNB R140 (Figures 31-32; Planche 8):

Ce spécimen a été découvert dans la minière d'Halanzy (Lorraine belge; Figure 1, point 1). Il provient de Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin. Ce fossile comprend la portion médiale du toit crânien d'un crocodilien, ainsi qu'une petite partie de l'occiput. La pièce est cassée antérieurement au niveau de la naissance des nasaux.

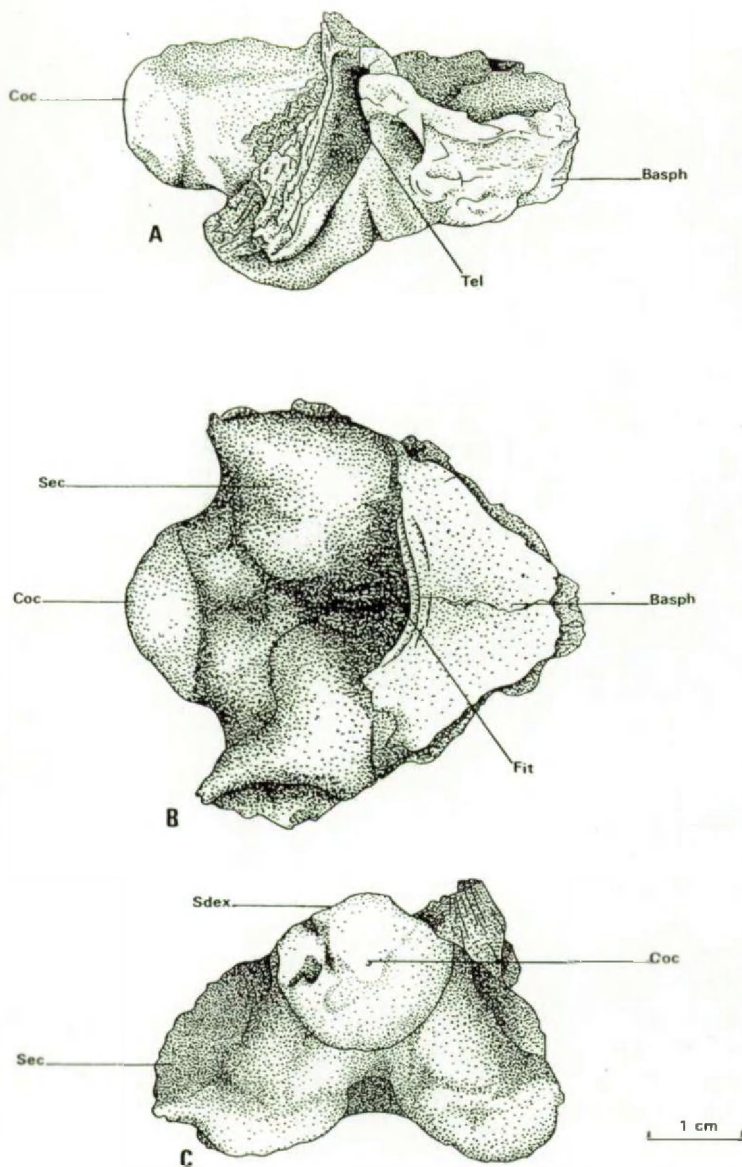


Figure 31. Basioccipital et basisphénoïde de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R140). A: vue latérale; B: vue ventrale; C: vue postérieure.

crânien. En vue ventrale, la marge orbitaire des frontaux est très mince. L'os s'épaissit médialement, pour former deux crêtes longitudinales longeant une dépression mésio-sagittale. Chaque crête développe antérieurement une tubérosité qui participe au pilier antérieur de l'orbite. **Les pariétaux**, en coupe transversale, forment un losange aux côtés concaves et aux axes de longueur subégale. **Les fenêtres temporales** sont de grande taille et semblent allongées antéro-postérieurement.

L'ornementation affecte les frontaux et la surface triangulaire postéro-dorsale des pariétaux accolés. Les alvéoles sont profonds de 1 à 2 mm et leur longueur peut atteindre 8 mm. Les alvéoles médiaux sont sub-circulaires, les périphériques sont allongés radialement.

Le condyle occipital, bien marqué, a sa forme ovoïde, à grand axe transversal, habituelle. Ses faces latéro-dorsales forment deux larges facettes de contact pour les pédicelles des exoccipitaux. Entre ces deux surfaces, un sillon médian, bordé par deux crêtes longitudinales, marque le plancher du foramen magnum. **La portion extracondyloïde ventrale du basioccipital** est formée par deux apophyses très massives, dirigées latéralement vers le bas et vers l'avant. Leur angle postéro-latéral est particulièrement proéminent. Leur bord dorso-latéral contacte une plaque osseuse émise ventralement par les ailes paroccipitales des exoccipitaux. Cette plaque osseuse n'était pas visible chez MNHNL TU515, parce qu'elle était cachée par la matrice. Antérieurement, le basioccipital contacte le **basisphénoïde**. A la limite entre les deux os, sur l'axe mésio-sagittal, une profonde dépression marque l'emplacement du **foramen intertympanicum** (ouverture du tube d'Eustache médian). Sur les faces latérales, à la limite entre les apophyses ventrales du basioccipital, les plaques ventrales des processus paroccipitaux et le basisphénoïde, un large et profond sillon indique l'emplacement des **tubes d'Eustache latéraux**. Ces deux sillons se prolongent sur la face latérale des apophyses basioccipitales. Ils se rétrécissent, à ce niveau, considérablement et prennent une orientation horizontale.

Les frontaux de IRSNB R140 sont nettement moins larges que ceux de MNHNL TU515. Les orbites sont donc orientées plus dorsalement. Le bord antérieur des frontaux est chevauché par un petit processus dorsal triangulaire provenant des nasaux. Leur bord antéro-latéral contacte les préfrontaux, relativement bien développés. La suture interfrontale est encore bien visible, sur la face dorsale du toit

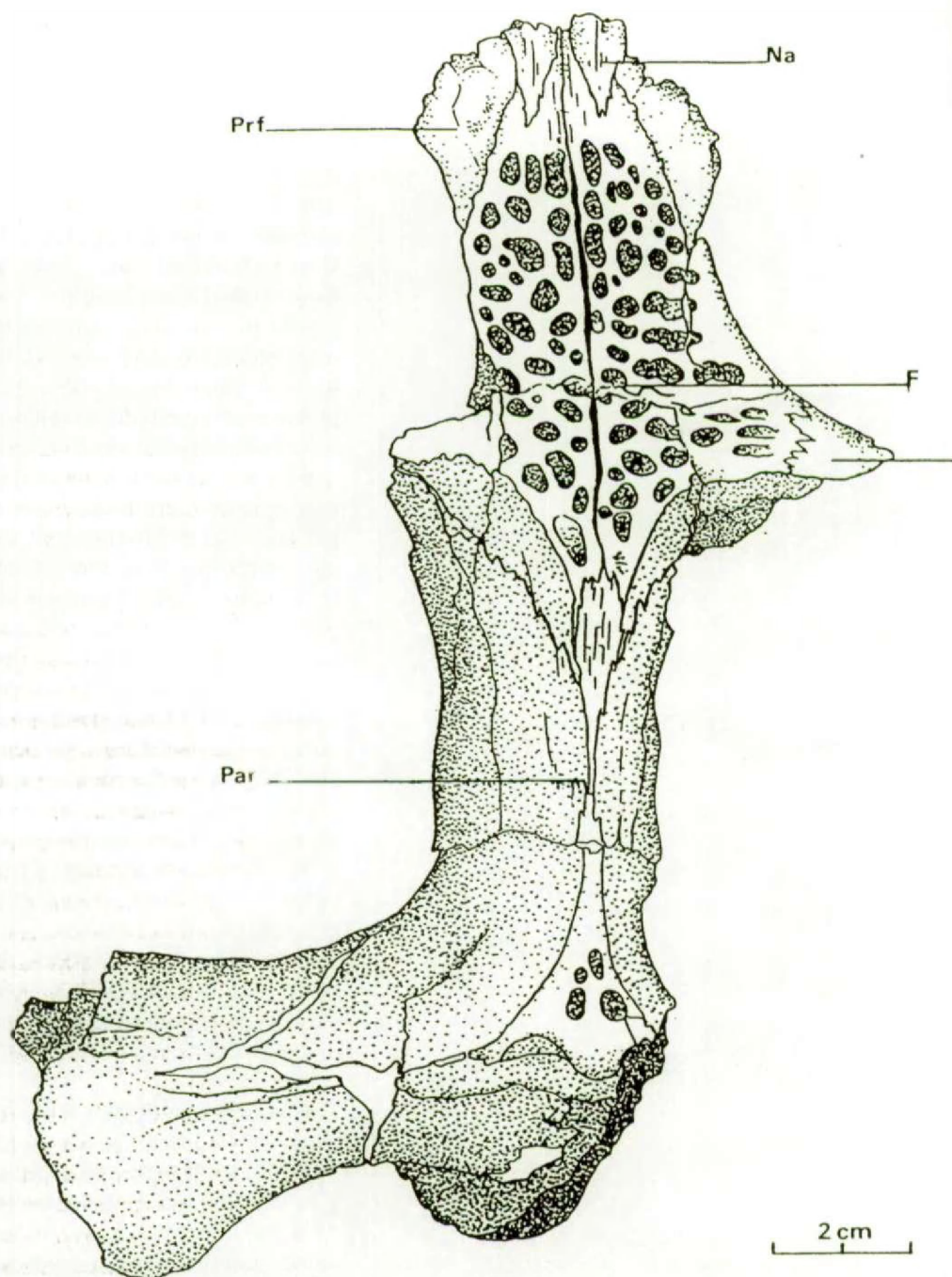


Figure 32. Toit crânien de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R140). Vue dorsale.

A cause de son état fragmentaire, ce fossile est prudemment identifié comme *Steneosaurus* sp. Notons cependant que l'étroitesse des frontaux et l'orientation dorsale corollaire des orbites sont telles qu'elles peuvent être observées chez *Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828).

IRSNB R141 (Figure 33; Planche 9):

Ce fossile aurait été découvert par PURVES (1884, p.22) à l'est du village de Lamorteau (Lorraine belge), dans la couche grésifiée à bone-bed entre le sommet de la Zone à *Dactylioceras tenuicostatum* et la base de la Zone à *Harpoceras falcifer*. VAN BENEDEN (1871, p.15), STAINIER (1893, p.202: "*Metriorhynchus purvesi*") et CASIER (1965, p.60) mentionnent la portion proximale d'un téléosaurien dont la description correspond à IRSNB R141. L'origine exacte de cette pièce est donc douteuse.

IRSNB R141 est la portion proximale de la mâchoire supérieure d'un thalattosuchien. Les **nasaux** sont accolés dans le plan mésio-sagittal de la face dorsale, sur toute la longueur de ce fragment. Leur largeur diminue cependant vers l'avant du museau. Séparées par les nasaux, les faces dorsales des **maxillaires** sont très convexes. Sept paires d'alvéoles dentaires percent la face ventro-latérale des maxillaires. Ils ont une forme arrondie et sont de grande taille: leur diamètre maximal oscille entre 8 et 9 mm et ils sont faiblement espacés (5 à 10 mm). Le plan alvéolaire est oblique par rapport au plan horizontal du palais.

En vue palatine, les maxillaires sont accolés dans le plan mésio-sagittal, sur le tiers antérieur du fossile. Ils sont séparés l'un de l'autre, postérieurement, par la fine portion antérieure des **palatins**. Deux sillons, larges d'environ 4 mm et relativement profonds, longent la suture mésiale du palais qui forme une fine crête.

La hauteur et la largeur du museau décroissent lentement de l'arrière vers l'avant. La section transversale de la portion antérieure du fragment montre clairement le canal nasal. Sa forme suit le contour externe du museau.

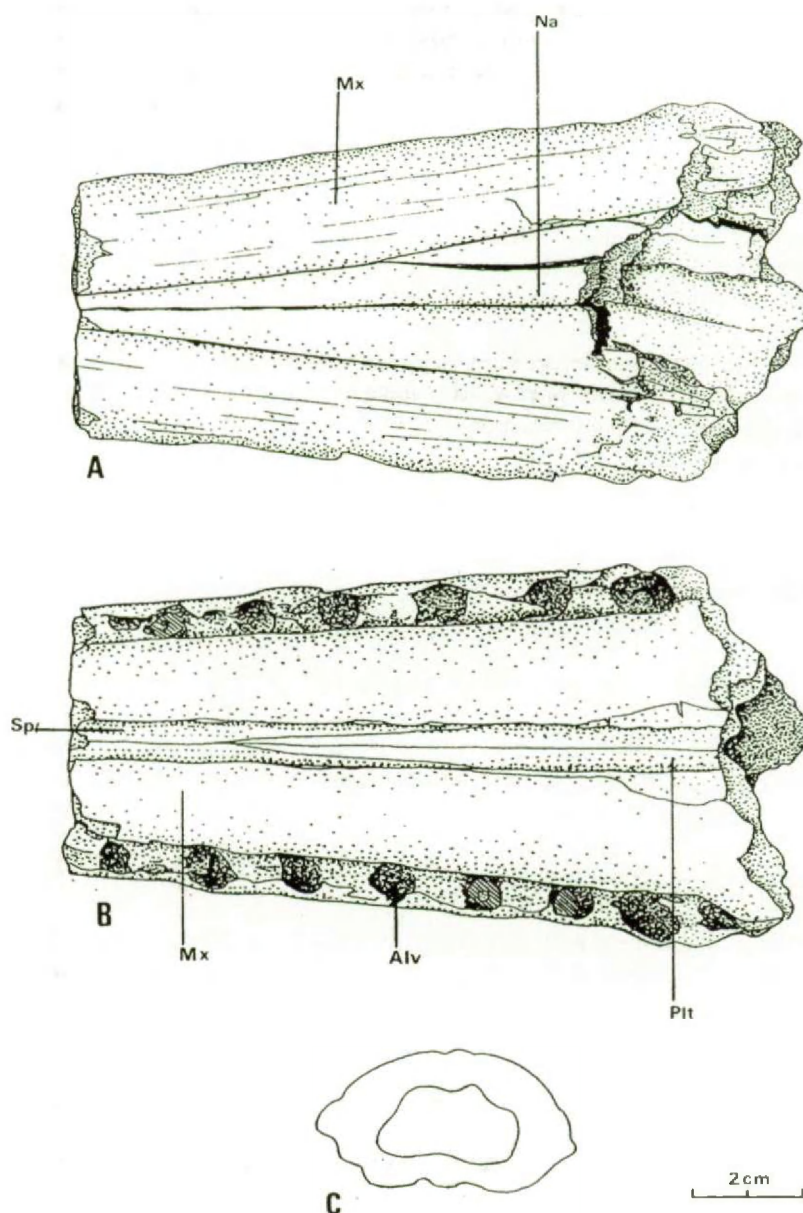


Figure 33. Portion basilaire du rostre de *Steneosaurus* sp. ("*Metriorhynchus purvesi* STAINIER, 1893" = IRSNB R141). A: vue dorsale; B: vue ventrale; C: coupe transversale à travers l'extrémité antérieure du fossile.

IRSNB R142-R144 (Planche 10):

Ces trois fossiles ont été découverts, en 1897, dans la minière d'Halanzy (Lorraine belge; Figure 1, point 1), dans l'Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin. Ils sont mentionnés par DOLLO (1909, p.100). IRSNB R142 est figuré par CASIER (1965, fig.12).

IRSNB R142 et R143 sont deux symphyse mandibulaires complètes, encore garnies de quelques dents cassées. La base antérieure des branches libres mandibulaires est également visible. De façon générale, la hauteur et la largeur de la symphyse décroissent régulièrement vers l'avant. Son extrémité antérieure est légèrement spatulée. Les seuls **dentaires**, accolés dans le plan mésio-sagittal, forment les deux tiers antérieurs de la symphyse. Une coupe transversale à ce niveau montre que la face ventrale de la mandibule épouse une courbe douce. La face dorsale est très légèrement bombée. Deux légers sillons longitudinaux longent une petite crête mésio-sagittale. Les sillons alvéolaires obliques font la jonction entre les face dorsale et ventrale de la mandibule. 30 **alvéoles dentaires** perforent le sillon alvéolaire de la symphyse de IRSNB R142. L'extrémité antérieure spatulée porte 4 paires d'alvéoles. Les deux paires antérieures sont très rapprochées et s'ouvrent obliquement vers l'avant, vers les faces latérales et vers la haut. Un diastème les sépare des deux paires plus postérieures, également très rapprochées, l'une de l'autre. Ces dernières s'ouvrent plus latéralement et plus dorsalement. Les alvéoles suivants sont plus petits et sont régulièrement distribués tous les 8-10 mm. Ils s'ouvrent dorsalement et latéralement, légèrement vers l'avant. Les alvéoles distaux sont arrondis, les proximaux sont plus ovoïdes. Les dents sont absentes ou cassées. On aperçoit cependant des germes dentaires poussant à l'intérieur des dents efficaces.

Au niveau du tiers antérieur de la symphyse, les dentaires s'écartent progressivement l'un de l'autre, séparés, sur la face dorsale de la mandibule, par les **spléniaux** et, sur la face ventrale, par les **angulaires**. La naissance des branches libres de la mandibule se marque d'abord sur la face dorsale, par la séparation progressive des spléniaux, alors que les angulaires restent encore accolés à ce niveau.

IRSNB R144 est la portion antérieure d'une symphyse mandibulaire. Seuls les dentaires, cassés proximale, sont visibles. La spatule antérieure est mieux marquée que chez les deux autres spécimens. Les dents présentes sont fines et élancées (hauteur ~ 13 mm, diamètre ~ 4 - 5 mm), courbées vers l'arrière et vers l'intérieur. Elles portent de fines stries longitudinales.

Mesures:	<u>IRSNB R142</u>	<u>IRSNB R143</u>
Longueur de la symphyse mandibulaire:	421 mm	378 mm
Largeur de la symphyse mandibulaire:	54 mm	44.5 mm

FAMILIA METRIORHYNCHIDAE FITZINGER, 1843

Diagnose: Thalattosuchia aux orbites relativement grandes, en position latérale, avec anneaux sclérotiques ossifiés. Nasaux larges et bombés; préfrontaux développés dans le plan dorsal. Palais parcouru de gouttières longitudinales bien marquées.

Genre-type: *Metriorhynchus* v. MEYER, 1830.

Autres genres inclus: *Pelagosaurus* BRONN, 1841; *Teleidosaurus* EUDES-DESLONGCHAMPS, 1869; *Geosaurus* CUVIER, 1824; *Dakosaurus* QUENSTEDT, 1852; *Enaliosuchus* KOKEN, 1883.

GENUS PELAGOSAURUS BRONN, 1841

Diagnose: Voir diagnose de l'espèce unique *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841.

Espèce-type: *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841.

***Pelagosaurus typus* BRONN, 1841**

(Planche 11, B-D)

WESTPHAL (1962, p.100) donne une liste synonymique complète de cette espèce. Je me contenterai donc de détailler les principales références postérieures à cette date:

- 1962 *Pelagosaurus typus* BRONN 1841 - WESTPHAL, p.93, figs. 26-29, pl.6, fig.2; pl.7.
- 1973 *Pelagosaurus typus* BRONN 1841 - STEEL, p.26.
- 1979 *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841 - DUFFIN, p.475, figs.1-2.
- 1980 *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841 - BUFFETAUT, p.783.
- 1981 *Pelagosaurus typus* (BRONN) - HAUFF & HAUFF, p.47, pls.61-62.
- 1982 *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841 - BUFFETAUT, p.24.
- 1984 *Pelagosaurus typus* BRONN 1841 - BENTON & TAYLOR, p.428.

Diagnose amendée: Metriorhynchidae primitif de petite taille (longueur du corps < 150 cm, longueur du crâne < 40 cm), à l'armure dermique encore très développée. Orbites de forme elliptique, relativement grandes, situées en position latérale, mais légèrement orientées vers le haut. Petites visières antéorbitaires. Fenêtres temporales supérieures relativement petites (rapport " $\log_{10}$ longueur de l'orbite / $\log_{10}$ longueur de la fenêtre temporale supérieure" > 0.85), de forme elliptique et bien écartées l'une de l'autre. Museau relativement court (rapport "longueur du museau / longueur du crâne" = 0.69, en moyenne), large (rapport "largeur du museau / longueur du crâne" = 0.07, en moyenne), sans rétrécissement antéorbitaire net. Portion antérieure des nasaux bombée. Frontal proportionnellement large et court. Narines externes arrondies et orientées vers le haut. Foramens antéorbitaires petits et allongés. Fosses ptérygoïdiennes de grande taille: leur marge antérieure s'avance au-delà de celle de l'ouverture nasale interne. Processus latéraux des ptérygoïdes nettement moins proéminents que ceux de *Steneosaurus*. Ouverture nasale interne très allongée. 25 dents sur le maxillaire; 4 dents sur le prémaxillaire. Symphyse mandibulaire plus courte que les branches libres. Ornementation crânienne extensive, s'étendant sur le supraoccipital, le frontal, le préfrontal, le lacrymal, le postorbitaire, le squamosal, le nasal et la mandibule. Membres antérieurs proportionnellement très petits, moitié plus courts que les membres postérieurs.

Holotype: Le spécimen original décrit par BRONN est conservé au Teylers Museum (n°2744), à Haarlem (Pays-Bas).

Locus typicus: Kirchheim (Württemberg, Allemagne).

Stratum typicum: Lias epsilon (Toarcien).

Description d'un spécimen du Toarcien luxembourgeois:

IRSNB R129 a été découvert lors de la campagne de fouilles 1992, menée conjointement par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique et le Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg, à Bascharage (G.-D. Luxembourg, Figure 1, point 3). Il a été trouvé à la base des Schistes de Grandcourt, plus précisément dans l'Horizon à *Harpoceras exaratum*.

C'est un fragment de dentaire (droit?) long de 113 mm. Cet os paraît relativement long et frêle. Sa face latérale est très ornementée, parcourue de nombreuses rides enchevêtrées et assez profondes. Un bourrelet lingual très développé court le long du bord dorsal de sa face mésiale. Le reste de cette face est formé d'une surface de contact très étendue pour le splénial. La face dorsale du dentaire est percée de 12 alvéoles dentaires elliptiques très étroites. Leur diamètre antéro-postérieur fait, en moyenne, 5 mm et leur diamètre vestibulo-lingual, 2 à 3 mm. Une petite dent cassée, courbée vers la face linguale, est encore implantée dans un alvéole.

Ce dentaire peut être rapporté à *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841 à cause de son aspect général très frêle, de la très petite taille de ses alvéoles dentaires et, surtout, de l'ornementation très dense de sa face latérale. Ce dernier caractère indique que cet individu était adulte lors de sa mort.

SUBCLASSIS SAUROPTERYGIA OWEN, 1860
ORDO PLESIOSAURIA de BLAINVILLE, 1835
SUPERFAMILIA PLESIOSAUROIDEA (GRAY, 1825) WELLES, 1943
FAMILIA ELASMOSAURIDAE COPE, 1869

Elasmosauridae ind.

MNHNL TU797:

MNHNL TU797 est un centrum vertébral très érodé découvert dans le "second niveau toarcien à débris osseux", à Sanem (G.-D. Luxembourg). La présence de foramens nourriciers sur la face ventrale du centrum indique son origine plésiosauroïenne. Ces foramens sont rapprochés l'un de l'autre et les apophyses latérales, de forme elliptique, sont situées très bas, sur les faces latérales du centrum: il s'agit donc d'une vertèbre cervicale antérieure. Comme ce fossile est très érodé, des mesures précises ne peuvent être prises. Il faut cependant constater que ce centrum est très allongé et paraît légèrement plus long que large: c'est un caractère propre à la famille des Elasmosauridae.

MNHNL TU798:

MNHNL TU798 est une couronne dentaire découverte dans le "second niveau toarcien à débris osseux", à Sanem (G.-D. Luxembourg). Cette couronne est conique, de section circulaire, assez fine, légèrement déjetée vers la face linguale et légèrement carénée. L'émail est parcouru de très fines stries longitudinales, sur toute la hauteur de la dent. Ces stries sont beaucoup plus denses, plus régulières et mieux marquées sur la face linguale que sur la face vestibulaire. La forme générale et l'ornementation de cette dent rappellent celles des Elasmosauridae typiques du Jurassique Supérieur et du Crétacé (ANDREWS, 1910; WELLES, 1943; MULDER, 1990).

Chez les Pliosauridae toarciens, représentés par le genre *Rhomaleosaurus*, les couronnes dentaires sont plus massives et les stries longitudinales sont moins denses et beaucoup moins fines (TAYLOR, 1992).

V. PALEOGEOGRAPHIE DES REPTILES MARINS TOARCIENS

La paléogéographie des reptiles marins toarciens est envisagée dans ce chapitre. La première partie reprend, de façon synoptique, la distribution des différents taxons en suivant la systématique des reptiles marins liasiques discutée par GODEFROIT (1994). Les spécimens ne pouvant pas être identifiés au niveau générique et les *nomina dubia* n'ont pas été repris. Chaque espèce est suivie par la liste des localités où elle a été mentionnée, avec des indications stratigraphiques les plus précises possibles et une référence bibliographique.

La seconde partie compare les trois principaux assemblages de reptiles marins toarciens découverts en Europe du nord-ouest: la faune du Württemberg, en Allemagne, celle du Yorkshire, en Angleterre et celle de la région luxembourgeoise. Quelques hypothèses sont envisagées pour expliquer les différences observées.

A. APERCU SYNOPTIQUE DE LA DISTRIBUTION DES REPTILES MARINS TOARCIENS

Subordo Ichthyosauria

***Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT, 1856)**

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₃ - II₁₁ (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Ohmden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Frittlingen (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). HUNGERBÜHLER, 1994.
- Dudelange (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Bettembourg (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Schouweiler (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).

***Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881)**

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon (Toarcien inférieur). v. HUENE, 1922b.
- Ohmden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₄ - II₁₀ (Toarcien inférieur). v. HUENE, 1922b.
- Banz (Franconie, Allemagne). Lias epsilon (Toarcien inférieur). v. HUENE, 1922b.
- ? Donau-Mains-Kanal (Franconie, Allemagne). Lias epsilon (Toarcien inférieur). v. HUENE, 1922b.
- Esch-sur-Alzette (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Bascharage (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Dudelange (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- La Caine (Normandie, France). "argiles à poissons" (Toarcien inférieur). MAZIN, 1988.
- Curcy (Normandie, France). Toarcien inférieur. OWEN, 1881.
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. Observations personnelles.
- Teysachaux (Canton de Fribourg, Suisse). Toarcien. v. HUENE, 1939.

***Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922**

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₄ - II₁₀ (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Ohmden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₄ - II₈ (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Dudelange (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Bascharage (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. v. HUENE, 1922b.
- Ilminster (Somerset, Angleterre). Toarcien. Mc GOWAN, 1978.

***Stenopterygius* sp.**

- Geisfeld (Franconie, Allemagne). Lias epsilon. BAUER, 1901.
- ? Mésandans (Franche-Comté, France). Toarcien inférieur. PHARISAT & al., sous presse.
- ? Le Clapier (Aveyron, France). Zone à *Pleydellia aalensis* (Toarcien supérieur). SANDER & BUCHER, 1993.

***Temnodontosaurus burgundiae* GAUDRY, 1892**

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₄ - II₁₁ (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Frittlingen (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Göppingen (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Sainte-Colombe (Yonne, France). Toarcien. GAUDRY, 1892.
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. Cfr. v. HUENE, 1922b.

***Temnodontosaurus disinteger* v. HUENE, 1926**

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₆ (Toarcien inférieur). v. HUENE, 1926.

***Temnodontosaurus* sp.**

- Bad Boll (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon (Toarcien). Mc GOWAN, 1979.
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. Mc GOWAN, 1974a.
- Kettlewell (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BENTON & TAYLOR, 1984.
- Kingsthorpe (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BENTON & TAYLOR, 1984.
- Hawsker Bottoms (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BENTON & TAYLOR, 1984.
- Lofthouse (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BENTON & TAYLOR, 1984.

***Eurhinosaurus longirostris* (MANTELL, 1851)**

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₄ - II₁₁ (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- Ohmden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₆ (Toarcien inférieur). Mc GOWAN, 1979.
- ? Banz (Franconie). Lias epsilon (Toarcien). Mc GOWAN, 1979.
- Dudelange (G.-D. Luxembourg). Toarcien inférieur.
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. Mc GOWAN, 1989.
- Pic-Saint-Loup (Montagne noire, France). Toarcien inférieur. LAMAUD, 1979.
- Noirefontaine (Franche-Comté, France). Toarcien inférieur. GODEFROIT & MAZIN, en préparation.

Subordo Mesosuchia

Platysuchus multiscrobiculatus (BERCKHEMER, 1929)

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₆ - II₁₁ (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962; HAUFF & HAUFF, 1981.
- ? Holzheim (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₅ (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.

Steneosaurus bollensis (JAEGER, 1828)

- Bad Boll (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Ohmden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Altdorf (Franconie, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Banz (Franconie, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Berg (Franconie, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Mistelgau (Franconie, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Galvalange (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. WESTPHAL, 1962.
- Sandsend (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BENTON & TAYLOR, 1984.
- Greens-Norton (Northamptonshire). Toarcien. WESTPHAL, 1962.
- Sainte Colombe (Yonne, France). Toarcien inférieur. THEVENIN, 1903.
- ? Tomar (Portugal). Toarcien supérieur. ANTUNES, 1967.

Steneosaurus brevior BLAKE, 1876

- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. WESTPHAL, 1962.
- Saltwick (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BENTON & TAYLOR, 1984.
- Kettlewell (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BENTON & TAYLOR, 1984.

Steneosaurus gracilirostris WESTPHAL, 1961

- Dudelange (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Suessem (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. WESTPHAL, 1962.

Steneosaurus sp.

- Hesselberg (Franconie, Allemagne). Lias epsilon. WESTPHAL, 1962.
- Lamorteau (Belgique). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Halanzy (Belgique). Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin (Toarcien supérieur).
- Linger (G.-D. Luxembourg). ? Toarcien inférieur ou Pliensbachien.
- Behazonaty (nord-ouest de Madagascar). Toarcien supérieur. BUFFETAUT & al., 1981.
- Nord-ouest de l'Argentine. Toarcien. BUFFETAUT & al., 1981.

Pelagosaurus typus BRONN, 1841

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Ohmden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Nabern (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Zell (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Ohmenhausen (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). WESTPHAL, 1962.
- Bascharage (G.-D. Luxembourg). Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur).
- Thionville (Lorraine, France). Toarcien. WESTPHAL, 1962.
- Amaye-sur-Orne (Normandie, France). Toarcien inférieur. WESTPHAL, 1962.
- Curcy (Normandie, France). Toarcien inférieur. WESTPHAL, 1962.
- Ilminster (Somerset, Angleterre). Toarcien inférieur. DUFFIN, 1979.
- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. DUFFIN, 1979.

Ordo Plesiosauria

Plesiosaurus brachypterygius v. HUENE, 1923

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₄ (Toarcien inférieur). HAUFF & HAUFF, 1981.
- Ohmden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₄ (Toarcien inférieur). HAUFF & HAUFF, 1981.

Plesiosaurus guilelmiimperatoris DAMES, 1895

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II (Toarcien inférieur). FRAAS, 1910.

Microcleidus homalospondylus (OWEN, 1840)

- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. OWEN, 1881
- Wellingborough (Northamptonshire, Angleterre). Toarcien inférieur. WATSON, 1909.
- Lofthouse (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. (= *Plesiosaurus macropterus* SEELEY, 1865).

"*Plesiosaurus*" *tournemirensis* SCIAU, CROCHET & MATTEI, 1990

- Tournemire (Aveyron, France). Toarcien inférieur. Sciau & al., 1990.

Rhomaleosaurus victor (FRAAS, 1910)

- Holzmaden (Württemberg, Allemagne). Lias epsilon II₅ (Toarcien inférieur). HAUFF & HAUFF, 1981.

Rhomaleosaurus cramptoni (CARTE & BAILY), 1863

- Kettlewell (Yorkshire, Angleterre). Toarcien supérieur. CARTE & BAILY, 1863.

Rhomaleosaurus thorntoni ANDREWS, 1922

- Kingsthorpe (Northamptonshire, Angleterre). Toarcien. ANDREWS, 1922.

Rhomaleosaurus zetlandicus (PHILLIPS, 1854)

- Lofthouse (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. TAYLOR, 1992.

Rhomaleosaurus propinquus (BLAKE, 1876)

- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. WATSON, 1910.

Rhomaleosaurus longirostris (BLAKE, 1876)

- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. WHITE, 1940.
- Robin Hood Bay (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. BROADHURST & DUFFY, 1970.

Eretmosaurus dubius (BLAKE, 1876)

- Whitby (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. PERSSON, 1963.

Sthenarosaurus dawkinsi WATSON, 1909

- Saltwick (Yorkshire, Angleterre). Toarcien inférieur. WATSON, 1909.

B. COMPARAISONS ENTRE LES GRANDES FAUNES DE REPTILES MARINS TOARCIENS

Dans l'état actuel de nos connaissances, il apparaît que les fossiles de reptiles marins toarciens ont jusqu'à présent été principalement découverts en Europe occidentale, le long de la marge téthysienne nord-occidentale et dans les Bassins anglais méridionaux. Les spécimens découverts en dehors de cette région sont rares et mal conservés. La Figure 34 est une reconstitution paléogéographique de l'actuelle Europe occidentale au cours du Toarcien. Le Bassin de Paris était alors situé au carrefour occidental entre la Téthys et la Mer Boréale. Les communications entre les Bassins de Paris, anglais, aquitain, souabe et nord-germanique étaient bien établies et les organismes marins pouvaient donc en principe circuler librement entre ces différentes régions.

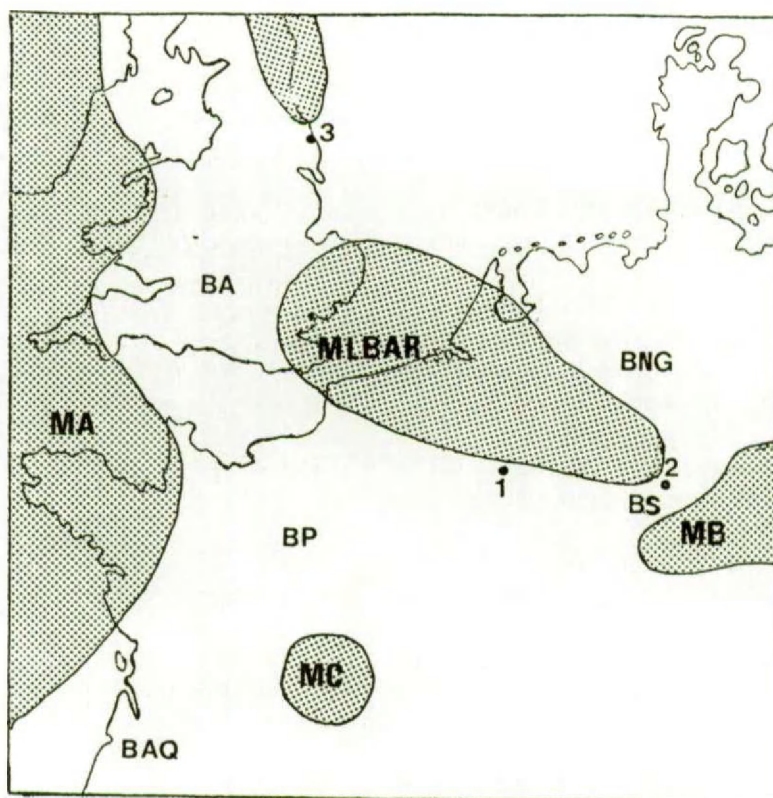


Figure 34. Répartition présumée des mers (en blanc) et des continents (en hachuré) au Toarcien. BA: Bassins anglais; BAQ: Bassin aquitain; BNG: Bassin nord-germanique; BP: Bassin de Paris; BS: Bassin souabe; MA: Massif armoricain; MB: Massif de Bohême; MC: Massif central; MLBAR: Massif Londres-Brabant-Ardenne-Rhin; 1: Luxembourg; 2: Holzmaden (Württemberg, Allemagne); 3: Whitby (Yorkshire, Angleterre).

Les principaux gisements à reptiles marins toarciens sont organisés, en Europe occidentale, en quatre grandes zones, représentant des entités géographiquement limitées: la zone souabo-franconienne (Allemagne méridionale), la zone du Yorkshire (nord-est de l'Angleterre), la zone luxembourgeoise et la zone normande (France).

La distribution des reptiles marins toarciens, au sein des quatre zones géographiques définies ci-dessus, est synthétisée dans le Tableau 6. Les découvertes ponctuelles et isolées sont rassemblées sous la rubrique "Autres".

A l'exception de *Temnodontosaurus disinteger*, connu par un seul spécimen découvert à Holzmaden, toutes les espèces valides d'ichthyosaures toarciens ont été signalées dans plusieurs entités paléogéographiques distinctes. *Stenopterygius longifrons* et *Eurhinosaurus longirostris* paraissent le plus largement distribués. La grande adaptation des ichthyosaures toarciens au milieu marin explique facilement leur aire de distribution paléogéographique relativement large, à l'échelle de l'actuelle Europe occidentale.

Parmi les 5 espèces de crocodiles méso-suchiens reconnues dans le Lias supérieur, 2 paraissent endémiques: *Platysuchus multiscobiculatus* n'a été signalé que dans la région d'Holzmaden et *Steneosaurus brevior*, le long des côtes du Yorkshire, près de Whitby. Les 3 autres espèces sont, par contre, largement distribuées en Europe occidentale. BUFFETAUT & al. (1981, fig.2) expliquent la présence de *Steneosaurus* à Madagascar et au Chili par un bras de mer épicontinental s'étendant de la Téthys au sud de l'Afrique, qui réalisait une connexion marine entre l'Europe occidentale et l'Amérique du Sud.

Contrairement aux ichthyosaures et aux crocodiles méso-suchiens, les plésiosaures toarciens paraissent avoir, en règle générale, une distribution géographique limitée à une seule zone géographique. Il faut cependant remarquer que ce groupe n'a jusqu'à présent pas fait l'objet d'une révision systématique détaillée. Il est dès lors fort probable que plusieurs espèces soient synonymes ou invalides. L'endémisme pourrait donc être moins important qu'il apparaît dans cette analyse.

Tableau 6. Distribution géographique synthétique des reptiles marins toarciens en Europe occidentale. zone 1 = zone souabo-franconienne; zone 2 = zone du Yorkshire; zone 3 = zone luxembourgeoise; zone 4 = zone normande.

<u>Espèces</u>	<u>zone 1</u>	<u>zone 2</u>	<u>zone 3</u>	<u>zone 4</u>	<u>autres</u>
<i>Stenopterygius quadriscissus</i>	X		X		
<i>Stenopterygius longifrons</i>	X	X	X	X	X
<i>Stenopterygius hauffianus</i>	X	X	X		
<i>Temnodontosaurus burgundiae</i>	X				X
<i>Temnodontosaurus disinteger</i>	X				
<i>Eurhinosaurus longirostris</i>	X	X	X		X
<i>Platysuchus multiscrobiculatus</i>	X				
<i>Steneosaurus bollensis</i>	X	X	X		X
<i>Steneosaurus gracilirostris</i>		X	X		
<i>Steneosaurus brevior</i>		X			
<i>Pelagosaurus typus</i>	X	X	X	X	
<i>Plesiosaurus brachypterygius</i>	X				
<i>Plesiosaurus guilelmiimperatoris</i>	X				
<i>Microcleidus homalospondylus</i>		X			
" <i>Microcleidus macropterus</i> "		X			
" <i>Plesiosaurus</i> " <i>tournemirensis</i>					X
<i>Rhomaleosaurus victor</i>	X				
<i>Rhomaleosaurus cramptoni</i>		X			
<i>Rhomaleosaurus thorntoni</i>		X			
<i>Rhomaleosaurus zelandicus</i>		X			
<i>Rhomaleosaurus propinquus</i>		X			
<i>Rhomaleosaurus longirostris</i>		X			
<i>Eretmosaurus dubius</i>		X			
<i>Sthenarosaurus dawkinsi</i>		X			

Une analyse quantitative des trois principales faunes européennes de reptiles toarciens (dans les zones souabo-franconienne, du Yorkshire et luxembourgeoise) est proposée ci-dessous, en tenant compte des données numériques actuellement disponibles. Il faut signaler que l'excellent état de conservation des vertébrés fossiles découverts dans ces terrains montre que le transport post-mortem des cadavres devait être extrêmement limité. On peut donc affirmer sans trop se tromper que les thanatocénoses découvertes sont un bon reflet des biocénoses y ayant vécu au cours du Toarcien. La zone normande, dont la faune reptilienne est beaucoup moins riche et moins bien connue, n'a pas été reprise dans cette analyse.

La faune reptilienne de la zone souabo-franconienne

Située dans la cuvette germanique entre le Massif de Bohême, à l'est, et le Massif Londres-Brabant-Ardenne-Rhin, à l'ouest, cette région faisait communiquer la Téthys et la Mer Boréale par le Détroit de Hesse-Thuringe. Les célèbres carrières d'Holzmaden sont exploitées depuis plusieurs siècles et livrent aujourd'hui encore de très nombreux spécimens magnifiquement conservés. Des reptiles toarciens ont également été découverts dans d'autres localités de cette région: Ohmden, Bad Boll, Kirchheim, Nabern, Zell, Ohmenhausen, Altdorf, Banz, Berg, Mistelgau,...

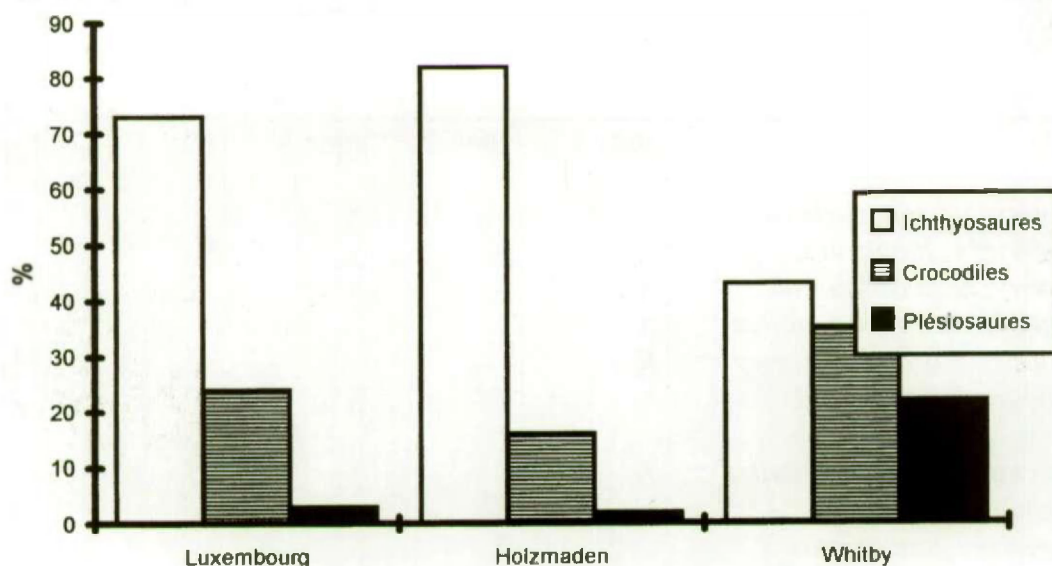


Figure 35. Fréquence relative des 3 grands groupes de reptiles marins découverts dans les terrains toarciens d'Holzmaden (Württemberg, Allemagne), du Grand-Duché de Luxembourg et des environs de Whitby (Yorkshire, Angleterre).

Les "Posidonienschiefer" des environs d'Holzmaden appartiennent au Schwarzer Jura epsilon. La grande majorité des reptiles marins a été trouvée entre les horizons Π_3 et Π_{12} (partie supérieure de la Zone à *Dactyloceras tenuicostatum* et Zone à *Harpoceras falcifer*; HAUFF, 1921).

HAUFF (1921, 1953) détaille l'origine de tous les reptiles fossiles qu'il connaît, provenant de la région d'Holzmaden. Il a ainsi pu dénombrer environ 350 spécimens relativement complets d'ichthyosaures, plus de 70 crocodiles thalattosuchiens et 10 plésiosaures, dont 4 squelettes complets. Ces chiffres sont largement sous-estimés. WILD (comm. pers.) estime à environ 3000 le nombre d'ichthyosaures trouvés à ce jour dans la région du Württemberg. Ces spécimens sont éparpillés partout dans le monde. On peut néanmoins penser que les chiffres fournis par HAUFF constituent un échantillon représentatif de l'ensemble de la faune reptilienne d'Holzmaden. La Figure 35 montre les fréquences estimées d'ichthyosaures, de crocodiles thalattosuchiens et de plésiosaures, dans la zone souabo-franconienne. Il faut remarquer que des représentants de chacun de ces trois groupes ont été retrouvés à des niveaux différents du Mittel Epsilon et que la présence d'un groupe n'exclut pas les deux autres (voir HAUFF & HAUFF, 1981). Les ichthyosaures, qui étaient les mieux adaptés à la vie en pleine mer et qui, grâce à leur ovoviviparité, ne dépendaient pas du milieu terrestre pour se reproduire, sont largement prédominants. Plus de 80% des ichthyosaures appartiennent au genre *Stenopterygius* (WILD, comm. pers.). Le nombre de spécimens attribuables à *Temnodontosaurus* et à *Eurhinosaurus* est comparable (environ 10%; Mc GOWAN, 1979). On retrouve donc, parmi les reptiles marins découverts dans la région d'Holzmaden, une large prédominance d'ichthyosaures de taille moyenne et parfaitement adaptés à une nage rapide et soutenue. Cette observation soutient l'hypothèse développée par KAUFFMAN (1978) et par BRENNER & SEILACHER (1978): le Württemberg ne formait probablement pas, au Toarcien, un bassin fermé, complètement isolé de la haute mer, comme l'avaient imaginé de nombreux auteurs par le passé (voir DECHASEAUX, 1955).

La Figure 36 montre la fréquence relative des différentes espèces de l'ichthyosaure *Stenopterygius*. Les trois espèces reconnues diffèrent notamment par la morphologie de leur museau: ce caractère, étroitement lié au régime alimentaire, peut apporter d'intéressants renseignements sur la paléoécologie de ces animaux. Chez les crocodiliens actuels, un museau long et mince est une spécialisation au régime alimentaire ichthyophage et à un mode de vie en milieu ouvert (JORDANSKY, 1973; LANGSTON, 1973; FREY, 1982). *Gavialis* et *Tomistoma*, par exemple, passent la journée en eau profonde et rejoignent le rivage pour y passer la nuit. La capture de petites proies promptes à la nage exige la fermeture rapide de la gueule du prédateur. La résistance et le moment d'inertie

du crâne sont considérablement réduits par la gracilisation du museau. Les Alligatoridae sont des crocodiles au museau très court et large: ils vivent en milieu relativement fermé et occupent les bras morts des rivières. Ils se nourrissent de grosses proies grâce à leurs mâchoires très robustes capables de briser les os. La plupart des Crocodylidae de grande taille (*Crocodylus americanus*, *Crocodylus johnstoni*, *Crocodylus acutus*, *Crocodylus porosus*, *Crocodylus australis*,...) ont un museau allongé mais robuste. Leur régime alimentaire est varié et opportuniste: vertébrés terrestres, poissons,... Ils vivent souvent le long des côtes, mais certaines espèces peuvent toutefois s'aventurer en pleine mer.

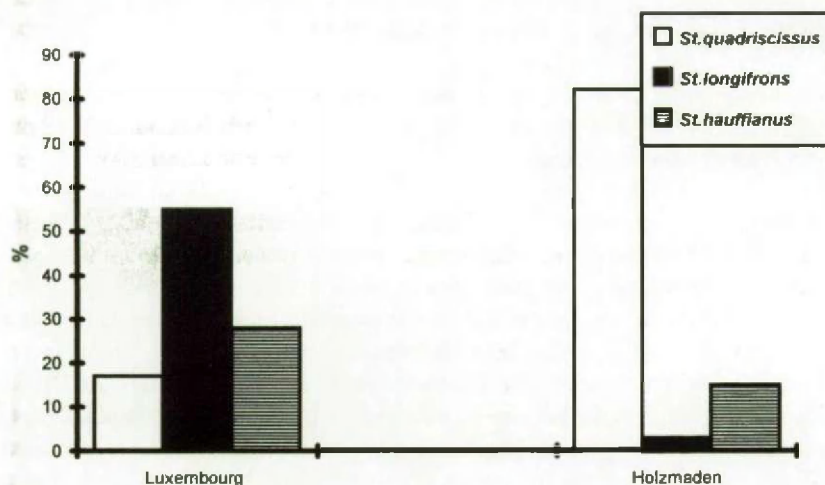


Figure 36. Fréquence relative des 3 espèces du genre *Stenopterygius* découvertes dans les terrains toarciens d'Holzmaden (Württemberg, Allemagne) et du Grand-Duché de Luxembourg.

On peut estimer que, parmi les ichthyosaures identifiés comme *Stenopterygius*, environ 15% sont des formes à museau très court, de l'espèce *Stenopterygius hauffianus* (d'après Mc GOWAN, 1979). Les formes à museau long et mince (*Stenopterygius longifrons*) sont très rares et représentent au maximum quelques pourcents des spécimens de ce genre. Le milieu favorisait donc la prolifération de formes au museau allongé mais robuste, représentées par *Stenopterygius quadriscissus*. Ce phénomène est encore plus net, chez les thalattosuchiens (Figure 37): *Steneosaurus bollensis*, au museau allongé et robuste, est abondant dans les terrains toarciens de cette région tandis que *Steneosaurus brevior* (museau très court) et *Steneosaurus gracilirostris* (museau long et très mince) n'y ont pas été signalés (WESTPHAL, 1962). *Pelagosaurus typus* représente à peu près 30% des crocodiliens découverts dans la région souabo-franconienne.

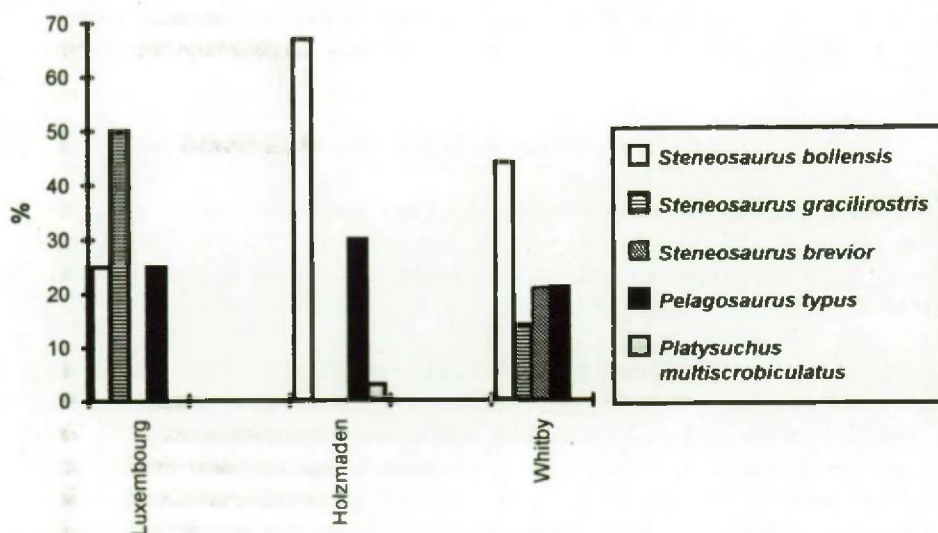


Figure 37. Fréquence relative des 5 espèces de crocodiles méso-suchiens découverts dans les terrains toarciens d'Holzmaden (Württemberg, Allemagne), du Grand-Duché de Luxembourg et des environs de Whitby (Yorkshire, Angleterre).

La faune reptilienne de la zone du Yorkshire

Cette zone est la plus septentrionale et est située dans les Bassins anglais. Les calcaires toarciens de cette région ont été exploités jusqu'en 1860 pour récolter des sels d'aluminium et pour fabriquer du ciment; depuis l'arrêt de ces activités, les découvertes paléontologiques sont rares. Le gisement le plus célèbre et le plus riche de cette région est celui de Whitby. Les localités voisines de Kettlewell, Saltwick, Robin Hood Bay, Ravenscar, Hawsker Bottoms, Staithes-Port Mulgrave et Loftthouse ont également livré des fossiles de reptiles marins (voir BENTON & TAYLOR, 1984). Ailleurs en Angleterre, plusieurs sites ont également livré des spécimens isolés: Ilminster (Somerset), Kingsthorpe, Greens Norton et Wellingborough (Northamptonshire),...

Les reptiles marins de la région du Yorkshire proviennent en grande majorité des Zones à *Harpoceras falcifer* et à *Hildoceras bifrons* (voir BENTON & TAYLOR, 1984). Ils sont donc, en moyenne, un peu plus récents que ceux découverts dans la zone souabo-franconienne.

BENTON & TAYLOR (1984) ont dressé un inventaire des reptiles fossiles toarciens du Yorkshire, essayant de spécifier l'horizon et la localité dans lesquels chaque fossile a été découvert. Ils ont ainsi pu dénombrer, pour l'ensemble de la région, 69 ichthyosaures, 55 crocodiles et 34 plésiosaures. Ces deux derniers groupes sont donc proportionnellement beaucoup mieux représentés dans la région du Yorkshire que dans la zone souabo-franconienne (Figure 35). Il est actuellement très difficile d'estimer les fréquences relatives des différents taxons d'ichthyosaures, dans la région de Whitby. La plupart de ces spécimens sont rassemblés, dans l'article de BENTON & TAYLOR, sous le nom *Leptopterygius acutirostris*. C'est une espèce "fourre-tout", rassemblant aussi bien des spécimens du genre *Temnodontosaurus* que des représentants de *Stenopterygius*. Il semble toutefois que la proportion de fossiles attribuables à *Temnodontosaurus* est beaucoup plus importante à Whitby qu'à Holzmaden. Le genre *Stenopterygius* semble représenté par au moins deux de ses espèces: *Stenopterygius hauffianus* (voir v. HUENE, 1922b) et *Stenopterygius longifrons* (BMNH 39454?). *Eurhinosaurus longirostris* est connu, à Whitby, par son holotype (BMNH 14566). Une révision exhaustive des ichthyosaures toarciens du Yorkshire est donc indispensable, pour avoir une estimation correcte des fréquences des différents genres et espèces. Chez les crocodiles thalattosuchiens, *Steneosaurus* est représenté par ses trois espèces toarciennes. D'après les renseignements fournis par BENTON & TAYLOR (1984), on peut estimer que *Steneosaurus bollensis* représente environ 44 % du nombre total de Thalattosuchia découverts dans cette région (Figure 37). Les spécimens identifiés comme *Steneosaurus brevior* (21 %), *Steneosaurus gracilirostris* (14 %) et *Pelagosaurus typus* (21 %) sont moins nombreux.

La faune reptilienne découverte dans le Toarcien du Yorkshire apparaît donc écologiquement plus variée que celle de la région souabo-franconienne. La proportion plus importante de crocodiles thalattosuchiens et de plésiosaures montre que la côte devait probablement être plus proche. Ces animaux étaient, au cours du Toarcien, moins bien adaptés à la vie en pleine mer que les ichthyosaures: ainsi, les membres des Thalattosuchiens n'étaient pas encore transformés en palettes natatoires et ces animaux venaient vraisemblablement pondre sur terre (WESTPHAL, 1962). Cette importante diversité des reptiles marins, situés au sommet de la chaîne alimentaire, indique que la mer recouvrant la région du Yorkshire était riche en proies potentielles variées.

La faune reptilienne de la zone luxembourgeoise

Les reptiles marins toarciens découverts dans cette région font l'objet de cet article. La majorité des spécimens a été récoltée dans la Zone à *Harpoceras falcifer*, à la base des Schistes de Grandcourt. Quelques spécimens inidentifiables au niveau spécifique ont cependant été trouvés au sommet de l'étage (Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin).

A cause du grand nombre de collections privées, au Grand-Duché de Luxembourg, et de leur éparpillement, il est difficile de se faire une idée précise de la fréquence relative des différents taxons de reptiles marins toarciens dans cette région. J'ai, au cours de ce travail, pu examiner 48 crânes sub-complets ou partiels d'ichthyosaures, 16 portions de squelettes de crocodiles mésosuchiens et quelques ossements épars de plésiosaures. La Figure 35 montre que la composition globale de la faune reptilienne de la région Luxembourg-Lorraine se rapproche, au Toarcien inférieur, plus de la faune de la région souabo-franconienne que de celle des côtes du Yorkshire. Chez les ichthyosaures, *Stenopterygius* est largement prédominant (31 spécimens identifiés). *Eurhinosaurus* est connu par 2 fragments de rostrales. *Temnodontosaurus* n'a pu être identifié avec certitude. La Figure 36 montre que la

fréquence relative des différentes espèces du genre *Stenopterygius* est radicalement différente dans la zone Lorraine-Luxembourg et dans la zone souabo-franconienne. *Stenopterygius longifrons* (environ 10 spécimens) semble l'espèce la plus fréquente dans le Toarcien luxembourgeois, *Stenopterygius hauffianus* (5 spécimens) et *Stenopterygius quadriscissus* (3 spécimens) sont proportionnellement plus rares. La prédominance d'une espèce au museau long et mince, adaptée à la prédation de petites proies rapides, tend à montrer que le milieu de vie était plus ouvert, au Toarcien inférieur, dans l'actuelle région luxembourgeoise que dans la zone souabo-franconienne. Chez les crocodiles méso-suchiens, l'espèce longirostre *Steneosaurus gracilirostris*, absente de la faune souabo-franconienne, a été reconnue par au moins deux spécimens. Le nombre thalattosuchiens identifiables au niveau spécifique est malheureusement trop faible, dans le Toarcien luxembourgeois, pour permettre des comparaisons significatives avec les deux autres régions (Figure 37).

Si les rostrés de bélemnites forment un véritable "champ de bataille", au niveau de l'interface entre les "marnes sableuses bleues" et le "premier niveau toarcien à débris osseux", ces céphalopodes sont curieusement assez rares au sein-même des Schistes de Grandcourt, dans toute la bande toarcienne belgo-luxembourgeoise. Sur base des campagnes de fouilles menées dans la région, j'estime que le rapport "nombre de rostrés de bélemnites / nombre de coquilles d'ammonites" est inférieur à 0.001 à la base de cette formation, zone où les fossiles de reptiles marins sont les plus abondants. Les restes de petits poissons (*Leptolepis*, *Pholidophorus*) sont, par contre, beaucoup plus abondants. Ceci peut expliquer l'abondance relative, à ce niveau, d'ichthyosaures et de téléosauriens longirostres, mieux adaptés à un régime alimentaire ichthyophage.

VI. CONCLUSIONS

Une faune relativement variée de reptiles marins a été découverte dans les terrains toarciens du Grand-Duché de Luxembourg. Les taxons suivants ont, jusqu'à présent pu être identifiés:

Subordo Ichthyosauria:

- *Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881). Zone à *Harpoceras falcifer*, (Toarcien inférieur).
- *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922. Zone à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur).
- *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT, 1856). Zone à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur).
- *Stenopterygius* sp. Zone à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur).
- *Eurhinosaurus longirostris* (MANTELL, 1851). Zone à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur).

Subordo Mesosuchia:

- *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL, 1961. Zone à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur).
- *Steneosaurus bollensis* (JAEGER, 1828). Zone à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur).
- *Steneosaurus* sp. Zones à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur) et à *Dumortiera levesquei* (Toarcien supérieur).
- *Pelagosaurus typus* BRONN, 1841. Zone à *Harpoceras falcifer* (Toarcien inférieur).

Subordo Plesiosauria:

- Elasmosauridae ind. Zones à *Hildoceras bifrons* et à *Haugia variabilis* (Toarcien inférieur).

L'identification des ichthyosaures a nécessité une révision systématique du genre *Stenopterygius* JAEKEL, 1904. Cette révision a établi la validité de trois espèces: *Stenopterygius quadriscissus* (QUENSTEDT, 1856), *Stenopterygius longifrons* (OWEN, 1881) et *Stenopterygius hauffianus* v. HUENE, 1922.

Un niveau "Lagerstätten" peut être défini, en Europe occidentale, au Toarcien inférieur (BARDET, 1992): des conditions de fossilisation exceptionnelles se traduisent par une importante diversité de fossiles découverts. Ce phénomène est particulièrement net pour les gisements toarciens de la région du Wurtemberg, en Allemagne, et, dans une moindre mesure, pour les gisements du Yorkshire, en Angleterre et pour la région luxembourgeoise. La diversité des reptiles marins découverts dans ces trois régions montre que ces animaux ont occupé de nombreuses niches écologiques, en multipliant les méthodes de prédation (MASSARE, 1987 & 1988; GODEFROIT, en préparation).

La faune de reptiles marins découverts en région luxembourgeoise se caractérise par une nette prédominance d'espèces bien adaptées à la vie en pleine mer et à la nage rapide et soutenue. La mer qui recouvrait l'actuel territoire luxembourgeois semble plus ouverte que celle qui occupait la région souabo-franconienne et, surtout, la région du Yorkshire.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à des crédits octroyés par le Fonds pour la Recherche fondamentale et collective d'Initiative ministérielle (FRFC-IM), au Département de Paléontologie de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Je tiens tout d'abord à remercier D. CAHEN et P. BULTYNCK pour la confiance qu'ils m'ont accordée au cours des années passées auprès de leur institution.

Les reptiles marins du Toarcien luxembourgeois ont pu être étudiés dans les meilleures conditions possibles grâce à la collaboration amicale des responsables, des techniciens et des collaborateurs du Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg. A. FABER, Conservateur de la Section paléontologique, s'est donné beaucoup de peine pour rassembler les spécimens et pour organiser les fouilles à Bascharage. J.-C. STREITZ, A. MICHELS, R. HAAS, M. et N. SCHROEDER, D. WATRINELLE, J. et N. SIMON, K. MEIERS et le regretté J. VALENTINY m'ont très aimablement encouragé à étudier leurs collections privées. Je tiens à leur exprimer toute ma gratitude pour leur cordialité et leur accueil sympathique.

L'aide et les encouragements témoignés par D. DELSATE m'ont été particulièrement précieux, pendant ces dernières années.

Je voudrais également exprimer ma gratitude aux responsables des institutions étrangères qui m'ont ouvert les portes de leurs collections et m'ont accueilli chaleureusement: R. WILD et R. BÖTTCHER (SMNS, Stuttgart), F. WESTPHAL (GPIT, Tübingen), R.B. HAUFF (MHH, Holzmaden) et S. CHAPMAN (BMNH, London).

Je remercie P. BULTYNCK et J.-M. MAZIN qui ont aimablement accepté de relire le manuscrit.

Les figures qui illustrent ce travail ont été réalisés par I. THIENPONT, C. BRISON, A. WAUTERS et A.-M. BORREMANS. Les photographies ont été prises par W. MISEUR et A. MICHEL.

Je voudrais enfin adresser mes remerciements au Service géologique de Belgique, pour l'aide technique apportée à l'élaboration de ce travail.

LISTE DES ABREVIATIONS DES CARACTERES ANATOMIQUES

Alv = Alvéole
Am = Aile mésiale
Amp = Ampulla
Ang = Angulaire
Aet = Articulaire
Atl-ax = Complexe atlas-axis
Bao = Basioccipital
Basph = Basisphénoïde
Ca = Crête antérieure
Car = Carré
Clm = Columelle
Clv = Clavicule
Coc = Condyle occipital
Cor = Coracoïde
Csh = Zone d'impression du canal semi-circulaire horizontal
Csv = Zone d'impression du canal semi-circulaire vertical antérieur
D = Diapophyse
Dt = Dentaire
Echot = Echancrure otique
Ecpt = Ectoptérygoïde
Ept = Epiptérygoïde
Exo = Exoccipital
F = Frontal
Fel = Foramen endolymphatique
Fex = Facette pour l'exoccipital
Fh1 = Foramen pour la branche antérieure du nerf hypoglosse
Fh2 = Foramen pour la branche postérieure du nerf hypoglosse
Fit = Foramen intertympanique
Fjg = Foramen jugulaire
Fmd = Foramen médian
Fme = Fenêtre mandibulaire externe
Fmg = Foramen magnum
Fop = Facette pour l'opisthotique
Fopt = Fosse ptérygoïdienne
Fp = Foramen pinéal
Ft = Fenêtre temporale
Fti = Fenêtre temporale inférieure
Fts = Fenêtre temporale supérieure
Hum = Humérus
i = Intermédiaire
lcl = Interclavicule
Inf = Foramen internasal
J = Jugal
L = Lacrymal
Mx = Maxillaire
Na = Nasal
Oni = Ouverture nasale interne
P = Parapophyse
Pab = Processus antérieur du basioccipital
Par = Pariétal
Pft = Postfrontal
Pm = Prémaxillaire
Pmd = Processus mésio-dorsal
Pmed = Processus médian

Pl = Processus latéral
Plt = Palatin
Po = Postfrontal
Prf = Préfrontal
Pter = Ptérygoïde
Qj = Quadratojugal
R = Radius
r = Radial
Sa = Surangulaire
Scl = Anneau sclérotique
Scp = Scapula
Sdex = Surface dorsale de contact avec le basioccipital
Sdi = Sillon dentaire inférieur
Sds = Surface dorsale de contact avec le supraoccipital
Sdsup = Sillon dentaire supérieur
Sec = Surface extracondylaire
Sl = Sillon latéral
Snb = Os néoformé surnuméraire
Sp = Sillons palatins
Spl = Splénial
Sq = Squamosal
Sup = Supraoccipital
Svb = Surface ventrale de contact avec le basioccipital
Tel = Tube d'Eustache latéral
U = Ulna
u = Ulnaire

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABEL, O., 1909. Cetaceenstudien. I. Mitteilung: Das Skelett von *Eurhinodelphis cocheteuxi* aus der Obermiozän von Antwerpen. *Sitzungsberichte Akademie der Wissenschaften in Wien*, 118: 241-253.
- ANDREWS, C.W., 1910. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part I. British Museum, Natural History, London, 205 pp.
- ANDREWS, C.W., 1922. Note on the skeleton of a large Plesiosaur (*Rhomaleosaurus thorntoni*, sp. n.) from the Upper Lias of Northamptonshire. *The annals and magazine of natural History*, 9 (10): 407-415.
- ANTI, A., 1981. Gli ittosauri del Lias germanico conservati nel Museo paleontologico universitario di Padova. *Memorie di Scienze geologiche*, 34: 465-506.
- ANTUNES, M.T., 1967. Sur quelques caractères archaïques des crocodiliens, à propos d'un Mésosuchien du Lias supérieur de Tomar (Portugal). In: Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). *Colloques internationaux du C.N.R.S.*, 163, pp. 409-413.
- APPLEBY, R.M., 1956. The osteology and the taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. *Proceedings of the zoological Society of London*, 126 (3): 403-446.
- APPLEBY, R.M., 1961. On the cranial morphology of ichthyosaurs. *Proceedings of the zoological Society of London*, 137 (3): 333-370.
- APPLEBY, R.M., 1979. The affinities of Liassic and later ichthyosaurs. *Palaeontology*, 22 (4): 921-946.
- BARDET, N., 1989. Un crâne d'Ichthyopterygia dans le Cénomaniens du Boulonnais. *Mémoires de la Société académique du Boulonnais*, 6 (1): 1-32.
- BARDET, N., 1992. Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. *Mémoires des Sciences de la Terre de l'Université P. et M. CURIE*, 9230, 212 pp.
- BAUER, F., 1901. *Ichthyosaurus bambergensis* spec. nov., Beschreibung einer neuen *Ichthyosaurus*-Art aus dem oberen-Lias von Geisfeld. *Bericht der naturforschende Gesellschaft zu Bamberg*, 18: 1-56.
- BAUR, G., 1895. Palatingegend der Ichthyosaurier. *Anatomischer Anzeiger*, 10: 465-458.
- BENTON, M.J. & TAYLOR, M.A., 1984. Marine reptiles from the Upper Lias (Lower Toarcian, Lower Jurassic) of the Yorkshire coast. *Proceedings of the Yorkshire geological Society*, 44 (4): 399-429.
- BERCKHEMER, F., 1938. Das Gebiss von *Leptopterygius platyodon* CONYB. *Palaeobiologica*, 6 (1): 150-162.
- BESMER, A., 1947. Beiträge zur Kenntnis des Ichthyosauriergenisses. *Mémoires suisses de Paléontologie*, 65: 1-21.
- BINTZ, J., HARY, A. & MULLER, A., 1973. Luxembourg. In: WATERLOT, G., BEUGNIES, A. & BINTZ, J., Guides géologiques régionaux: Ardennes-Luxembourg. Masson, Paris, pp. 135-188.
- BÖTTCHER, R., 1990. Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B, 164: 1-51.
- BRENNER, K. & SEILACHER, A., 1978. New aspects about the origin of the Toarcian *Posidonia* shales. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 157: 11-18.
- BROADHURST, F.M. & DUFFY, L., 1970. A plesiosaur in the Geology Department, University of Manchester. *Museum Journal*, 70 (1): 30-31.

- BRONN, H.G., 1841. Untersuchung zweier Gavial-Skelette und der Gaumen zweier andern aus den Boller Lias-Schiefen. In: BRONN, H.G. & KAUPP, J.J., Abhandlungen über die Gavialartigen Reptilien der Lias-Formation. Schweizerbart, Stuttgart, pp.5-30.
- BUFFETAUT, E., 1980. Position systématique et phylogénétique du genre *Pelagosaurus* BRONN 1841 (Crocodylia, Mesosuchia) du Toarcien d'Europe. *Geobios*, 13 (5): 783-786.
- BUFFETAUT, E., 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens. *Mémoires de la Société géologique de France*, 142: 1-88.
- BUFFETAUT, E., TERMIER, G. & TERMIER, H., 1981. Ateleosaurid (Crocodylia, Mesosuchia) from the Toarcian of Madagascar and its palaeobiogeographical significance. *Paläontologische Zeitschrift*, 55 (3/4): 313-319.
- CARTE, A. & BAILY, W.H., 1863. Description of *Plesiosaurus*, from the Lias, near Whitby, Yorkshire. *Journal of the royal Dublin Society*, 4: 160-170.
- CASIER, E., 1965. Terrains et fossiles de la Lorraine belge. Editions du Musée gaumais, 61 pp.
- CONYBEARE, W.D., 1822. Additional notices on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*. *Transactions of the geological Society of London*, first series, 1 (1): 103-123.
- COPE, E.D., 1869. Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America. *Transactions of the american Philosophical Society*, 14: 1-252.
- DAMES, W., 1895. Die Plesiosaurier der süddeutschen Lias formation. *Physikalische Mathematische Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1895: 1-83.
- DEAN, W.T., DONOVAN, D.T. & HOWARTH, M.K., 1961. The Liassic ammonite zones and subzones of the north-west European Province. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 4 (10): 435-505.
- DECHASEAUX, C., 1955. Ichthyopterygia. In: PIVETEAU, J., *Traité de Paléontologie*, tome 5. Masson & Cie, Paris, pp.376-408.
- DELSATE, D., 1990. Deux nouveaux horizons à vertébrés (Chondrichthyes - Elasmobranchii et Osteichthyes - Actinopterygii) dans le Toarcien belge et limitrophe (Lorraine): Synthèse stratigraphique et profils nouveaux. *Service géologique de Belgique, Professional Paper*, 1990/1, 151: 1-53.
- DELSATE, D., HENROTAY, M. & GODEFROIT, P., 1991. Présence d'insectes dans le Toarcien inférieur de la Belgique. *Bulletin de la Société belge de Géologie*, 100 (1/2): 147-153.
- DOLLO, L., 1909. The fossil vertebrates of Belgium. *Annals of the New-York Academy of Sciences*, 19 (1): 99-119.
- DREVERMANN, F., 1926. Eine neue Ichthyosaura mit Jungem in Senckenberg. *Bericht der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft*, 56: 181-186.
- DUFFIN, C.J., 1979. *Pelagosaurus* (Mesosuchia, Crocodilia) from the English Toarcian (Lower Jurassic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1979 (8): 475-485.
- EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1864. Mémoires sur les téléosauriens de l'époque jurassique du département du Calvados. *Mémoires de la Société linéenne de Normandie*, 13: 1-138.
- EUDES-DESLONGCHAMPS, E., 1877. Le Jura normand. Savy, Paris, 75 pp.
- FISCHER, R. A., 1940. The precision of discriminant functions. *Annals of eugenics*, 10: 422-429.
- FRAAS, E., 1888. Ueber die Finne von *Ichthyosaurus*. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 44: 280-303.

- FRAAS, E., 1891. Die Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias- und Jura- Ablagerungen. Laupp, Tübingen, 81 pp.
- FRAAS, E., 1894. Die Hautbedeckung von *Ichthyosaurus*. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 50: 493-497.
- FRAAS, E., 1901. Die Meerkrokodile (*Thalattosuchia* n.g.), eine Sauriergruppe der Juraformation. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 57: 409-418.
- FRAAS, E., 1910. Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden. *Palaeontographica*, 57: 105-140.
- FRAAS, E., 1911. Embryonaler *Ichthyosaurus* mit Hautbekleidung. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 67: 480-487.
- FREY, E., 1982. Ecology, locomotion and tail muscle anatomy of crocodiles. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 164: 194-199.
- GAUDRY, M.A., 1892. L'*Ichthyosaurus burgundiae*. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun*, 5: 365-372.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1825. Recherches sur l'organisation des gavials. *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle*, 12: 97-155.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1831. 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 *Teleosaurus* et *Steneosaurus*. Firmin Didot, Paris, 138 pp.
- GODEFROID, P., 1994. Les reptiles marins du Jurassique Inférieur en Lorraine belgo-luxembourgeoise. Thèse de doctorat non-publiée à l'U.C.L., Faculté des Sciences, Louvain-la-Neuve, 359 pp.
- GODEFROID, P. & NOLF, D., 1991. Les vertébrés fossiles des terrains mésozoïques de Lorraine belge et les récentes fouilles de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. *Bulletin d'information des Géologues du Bassin de Paris*, 28 (2): 3-12.
- HANZO, M., 1979. Milieu de dépôt et évolution diagénétique des argilites toarciennes d'après l'étude de nodules carbonatés des "schistes carton" de Bettembourg (Grand-Duché de Luxembourg). *Sciences de la Terre*, 23 (1): 45-59.
- HAUFF, B., 1921. Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer der oberen Lias Württembergs. *Palaeontographica*, 64: 1-42.
- HAUFF, B., 1925. Neue funde von Ichthyosauriern im schwabischen Jura. *Der Naturforscher*, 2: 19-21.
- HAUFF, B., 1953. Das Holzmadenbuch. H. Wolf, Öhringen, 54 pp.
- HAUFF, B. & HAUFF, R.B., 1981. Das Holzmadenbuch. Hauff & Hauff, Holzmaden, 136 pp.
- HOFMANN, J., 1958. Einbettung und Zerfall der Ichthyosaurier im Lias von Holzmaden. *Meyniana*, 6: 10-55.
- HUC, A.-Y., 1977. Contribution de la géochimie organique à une esquisse paléoécologique des Schistes cartons de la base du Toarcien du Bassin de Paris. *Action concertée "Schistes bitumineux", I.F.P., Division Géologie*, 56 pp.
- HUENE, F. von, 1922a. Bemerkungen über das Becken von *Ichthyosaurus quadriscissus*. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 9: 277-282.
- HUENE, F. von, 1922b. Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Borntraeger, Berlin, 114 pp.

- HUENE, F. von, 1923. Eine neuer Plesiosaurier aus dem Oberen Lias Württembergs. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 79: 1-21.
- HUENE, F. von, 1926. Neue Ichthyosaurierfunde aus dem schäbischen Lias. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Beilage-Band*, 55 (B): 66-86.
- HUENE, F. von, 1928. Ein neuer *Eurhinosaurus* aus dem oberer Lias von Holzmaden. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Beilage-Band*, 59 (B): 471-484.
- HUENE, F. von, 1931. Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 42 (4): 345-382.
- HUENE, F. von, 1939. Ein ganzes Ichthyosaurier-Skelett aus den west-schweizerischen Voralpen. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft*, 1939, 14 pp.
- HUENE, F. von, 1949a. Ein Versuch, die *Stenopterygius*-Arten des Oberen Lias in Zusammenhang zu bringen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Monatshefte*, B: 80-88.
- HUENE, F. von, 1949b. Das Hinterhaupt der Ichthyosaurier. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Monatshefte*, B: 215-221.
- HUENE, F. von, 1952. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. G. Fischer, Jena, 716 pp.
- HUNGERBÜHLER, A., 1994. Recently identified type material of the Lower Jurassic ichthyosaur *Stenopterygius* in the Geological-Paleontological Institute, Tübingen. *Paläontologische Zeitschrift*, 68 (1/2): 245-258.
- IORDANSKY, N.N., 1973. The skull of the Crocodilia. In: GANS, C., Biology of the Reptilia, volume 4, morphology D. Academic Press, London and New-York, pp. 201-262.
- JAEGER, G.F. von, 1828. über die fossile Reptilien elche in Württemberg aufgefunden worden sind. Stuttgart, 48 pp.
- JAEGER, G.F. von, 1856. Über eine neue species von Ichthyosauriern (*Ichthyosaurus longirostris* OWEN & JÄGER). *Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae*, 25: 937-967.
- JAEKEL, O., 1904. Eine neue Darstellung von *Ichthyosaurus*. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, 56: 26-34.
- JOHNSON, R., 1977. Size independent criteria for estimating relative age and the relationships among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia: Ichthyosauria). *Canadian journal of Earth Sciences*, 14: 1916-1924.
- JOHNSON, R., 1979. The osteology of the pectoral complex of *Stenopterygius* JAEKEL (Reptilia: Ichthyosauria). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 159 (1): 41-86.
- KAUFFMAN, E.G., 1978. Benthic environments and palaeoecology of the Posidonienschiefer. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 157: 18-36.
- KELLER, T., 1992. "Weichteil-Erhaltung" bei grossen Vertebraten (Ichthyosauriern) des Posidonienschiefers Holzmadens (oberen Lias, Mesozoikum süddeutschlands). *Kaupia*, 1: 23-62.
- KUHN, O., 1934. Ichthyosauria. In: QUENSTEDT, W., Fossilium Catalogus, 1: Animalia, pars 63. Junk, Berlin, 75 pp.
- KUHN, O., 1961. Reptilia, supplementum I (2). In: WESTPHAL, F., Fossilium Catalogus, 1: Animalia, pars 99. Junk, Gravenhage, pp. 103-118.

- LAENEN, B., 1991. Ammonietenfauna en afzettingsmilieu van de basis van de formatie van Grandcourt te Aix-sur-Cloie (overgang Pliensbachiaan-Toarciaan van Belgisch Luxemburg). Mémoire de licence non-publié présenté à la K.U.L., Departement Geologie-Geographie, Afdeling Historische Geologie, Leuven, 79 pp.
- LAMAUD, P., 1979. Les ichthyosaures et la mer toarcienne du Pic Saint-Loup. *Minéraux et fossiles*, 58: 42-49.
- LANGSTON, W., Jr., 1973. The crocodilian skull in historical perspective. In: GANS, C., *Biology of the Reptilia*, volume 4, morphology D. Academic Press, London and New-York, pp. 263-284.
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1984. *Ecologie numérique, 2: la structure des données écologiques*. Masson, Paris, 335 pp.
- LYDEKKER, R., 1889a. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part II. Containing the orders Ichthyopterygia and Sauropterygia. Printed by orders of the Trustees of the British Museum, London, 307 pp.
- LYDEKKER, R., 1889b. *Ichthyosaurus acutirostris, zetlandicus & longifrons*. *The geological Magazine*, 6: 44.
- MANTELL, G.A., 1851. Petrifications and their teachings; or, a hand-book to the gallery of organic remains of the British Museum. H.G. Bohn, London, 496 pp.
- MASSARE, J.A., 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of vertebrate Paleontology*, 7 (2): 121-137.
- MASSARE, J.A., 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Palaeobiology*, 14 (2): 187-205.
- MAUBEUGE, P.L., 1951. Sur la présence de la zone à *Dactylioceras semicelatum* dans le Grand-Duché de Luxembourg. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 60 (3): 365-374.
- MAUBEUGE, P.-L., 1954. Trias et Jurassique du sud-est de la Belgique. In: *Prodrôme d'une description géologique de la Belgique*. Société géologique de Belgique, Vaillant-Carmanne, Liège, pp.385-416.
- MAUBEUGE, P.-L., 1955. *Observations géologiques dans l'est du Bassin de Paris*. Edition privée, Nancy, 1955, 1083 pp.
- MAZIN, J.-M., 1982. Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Géobios, mémoire spécial*, 6: 85-98.
- MAZIN, J.-M., 1983. L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1983 (7): 406-418.
- MAZIN, J.-M., 1988. Le crâne d'*Ichthyosaurus tenuirostris* CONYBEARE, 1822 (Toarcien, La Caïne, Normandie, France). *Bulletin de la Société linéenne de Normandie*, 112-113: 121-132.
- MAZIN, J.-M., 1994. Le "bébé" ichthyosaure de La Caïne (Normandie). *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des Amis du Museum du Havre*, 80 (3-4): 51.
- Mc GOWAN, C., 1973a. The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 24 (1): 1-109.
- Mc GOWAN, 1973b: Differential growth in three ichthyosaurs: *Ichthyosaurus communis*, *Ichthyosaurus breviceps* and *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia, Ichthyosauria). *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum*, 93: 1-21.
- Mc GOWAN, C., 1974a. A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with description of two new species (Reptilia, Ichthyosauria). *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum*, 97: 1-37.

- Mc GOWAN, C., 1974b. A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia, Ichthyosauria). *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum*, 100: 1-30.
- Mc GOWAN, C., 1978. Further evidence for the wide geographical distribution of Ichthyosaur taxa (Reptilia: Ichthyosauria). *Journal of Paleontology*, 52 (5): 1155- 1162.
- Mc GOWAN, C., 1979. A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with description of two new species. *Palaeontographica*, 166(A): 93-135.
- Mc GOWAN, C., 1989. *Leptopterygius tenuirostris* and other long-snouted Ichthyosaurs of the English Lower Lias. *Palaeontology*, 32 (2): 409-427.
- MERCIER, J., 1933. Contribution à l'étude des Métriorhynchidés (Crocodyliens). *Annales de Paléontologie*, 22: 99-119.
- MERRIAM, J.C., 1905. The limb structure in Liassic Ichthyosauria. *American journal of Sciences*, 19: 27-43.
- MORIS, A., 1854. Catalogue des fossiles recueillis dans le terrain jurassique du Grand-Duché du Luxembourg et faisant partie du Musée de la Société des Sciences naturelles. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles du Grand-Duché de Luxembourg*, 2: 89-153.
- MULDER, E.W.A., 1990. Ein Elasmosaurierzahn aus der Oberen Kreide des St. Pietersberges bei Maastricht, Süd-Limburg, Niederlande. *Paläontologische Zeitschrift*, 64 (1-2): 145-151.
- OEHMICHEN, E., 1938. Essai sur le dynamique des Ichthyosauriens longipinnati. *Annales de Paléontologie*, 27: 1-26.
- OWEN, R., 1840. Report on the British fossil reptiles. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 9: 43-126.
- OWEN, R., 1865-1881. A monograph of the Fossil Reptilia of the Liassic formations, part III, *Plesiosaurus*, *Dimorphodon*, and *Ichthyosaurus*. *Monograph of the Paleontographical Society*, 35: 83-130.
- PENROSE, L.S., 1954. Distance, size and shape. *Annals of Eugenics*, 18: 37-343.
- PERSSON, P.O., 1963. A revision of the classification of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group. *Lunds universitets Arsskrift*, (2) 59 (1): 1-60.
- PHARISAT, A., CONTINI, D. & FRICKERT, J.-C., 1993. Présence d'"Ichthyosaures" dans le Toarcien inférieur de Franche-Comté, France. *Revue de Paléobiologie*, sous presse.
- PURVES, J.-C., 1884. Explication de la feuille de Lamorteau. Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, Service de la Carte géologique du Royaume, 32 pp.
- QUENSTEDT, F.A., 1856-57. Der Jura. Laupp, Tübingen, 842 pp.
- QUENSTEDT, F.A., 1885. Handbuch der Petrefaktenkunde. Laupp, Tübingen, 1239 pp.
- RENEVIER, E., 1885. L'ichthyosaure du Musée de Lausanne. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, 3ème série, 21: 8-12.
- ROMER, A.S., 1956. Osteology of the reptiles. The University of Chicago Press, Chicago, 772 pp.
- SANDER, M. & BUCHER, H., 1993. An ichthyosaur from the Uppermost Toarcian of southern France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1993 (10): 631-640.

- SCIAU, J., CROCHET, J.-Y. & MATTEI, J., 1990. Le premier squelette de plésiosaure de France sur le Causse du Larzac (Toarcien inférieur, Jurassique inférieur). *Geobios*, 23 (1): 111-116.
- SEELEY, H.G., 1865. On *Plesiosaurus macropterus*, a new species from the Lias of Whitby. *Annals and magazine of natural History*, 3 (15): 50-62.
- SEELEY, H.G., 1880a. On the skull of an *Ichthyosaurus* from the Lias of Withby, apparently indicating a new species (*I. zetlandicus* SEELEY) and preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Quarterly journal of the geological Society of London*, 36: 635-647.
- SEELEY, H.G., 1880b. Report on the mode of reproduction of certain species of *Ichthyosaurus* from the Lias of England and Württemberg. *Report of the british Association for the advancement of Science*, 1880, 68-76.
- SEELEY, H.G., 1908. On the interlocking of the neural arches in *Ichthyosauria*. *Annals and magazine of natural History*, serie 1, 8: 441-444.
- SOLLAS, W.J., 1918. The skull of *Ichthyosaurus*, studied in serial sections. *Philosophical transactions of the royal Society of London*, B, 208: 63-126.
- STAINIER, X., 1893. Note sur les sauriens du Jurassique belge. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 7: 201-203.
- STEEL, R., 1973. Crocodylia. *Encyclopedia of Paleoherpétology*, 16:1-116.
- STREITZ, J.-C., 1983. Auf Fossiliensuche in Luxemburg. Edition privée, 191 pp.
- SWINTON, W.E., 1930. On a new species of *Eurhinosaurus* in the British Museum. *Geological Magazine*, 67: 275-277.
- TAYLOR, M.A., 1992. Functional anatomy of the head of the large aquatic predator *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower Jurassic) of Yorkshire, England. *Philosophical Transactions of the royal Society of London*, B, 335: 247-280.
- TEISSIER, G., 1948. La relation d'allométrie. *Biometrics*, 4: 14-48.
- THEVENIN, A., 1903. Sur un crâne de Steneosaurien découvert dans le Lias de l'Yonne. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle*, 9: 106-108.
- VAN BENEDEN, P.-J., 1871. Les reptiles fossiles de la Belgique. *Bulletin de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 2ème série, 31: 9-16.
- WAGNER, A., 1852. Beiträge zur Unterscheidung der im süddeutschen Lias vorkommenden Arten von *Ichthyosaurus*. *Abhandlungen der bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 6: 485-538.
- WATSON, D.M.S., 1909. A preliminary note on two new genera of Upper Liassic plesiosaurs. *Memoirs and Proceedings of the Manchester literary and philosophical Society*, 54 (4): 1-28.
- WATSON, D.M.S., 1910. Upper Liassic Reptilia. Part 2. The Sauropterygia of the Whitby Museum. *Memoirs and Proceedings of the Manchester literary and philosophical Society*, 57 (11): 1-13.
- WELLES, S.P., 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with a description of new material from California and Edorado. *Memoirs of the University of California*, 13 (3): 125-215.
- WESTPHAL, F., 1961. Zur Systematik der deutschen und englischen Lias-Krocodiler. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 113 (2): 207-218.
- WESTPHAL, F., 1962. Die Krokodilier des deutschen und englischen Lias. *Palaeontographica*, A, 118: 23-118.

WHITE, T.E., 1940. Holotype of *Plesiosaurus longirostris* BLAKE and classification of the plesiosaurs. *Journal of Paleontology*, 14 (5): 451-467.

WIMAN, C., 1921. Über den Beckengürtel bei *Stenopterygius quadriscissus*. *Paläontologische Zeitschrift*, 4: 118-119.

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

WURSTEMBERGER, A. R. C. von (1878). Ueber Lias Epsilon. *Jahreshefte des Vereins für vaterlandische Naturkunde in Württemberg*, 32: 193-233.

ZITTEL, K.A. von, 1932. Text-book of Palaeontology, vol.II, Order Ichthyosauria. Macmillan & C°, London, pp.272-282.

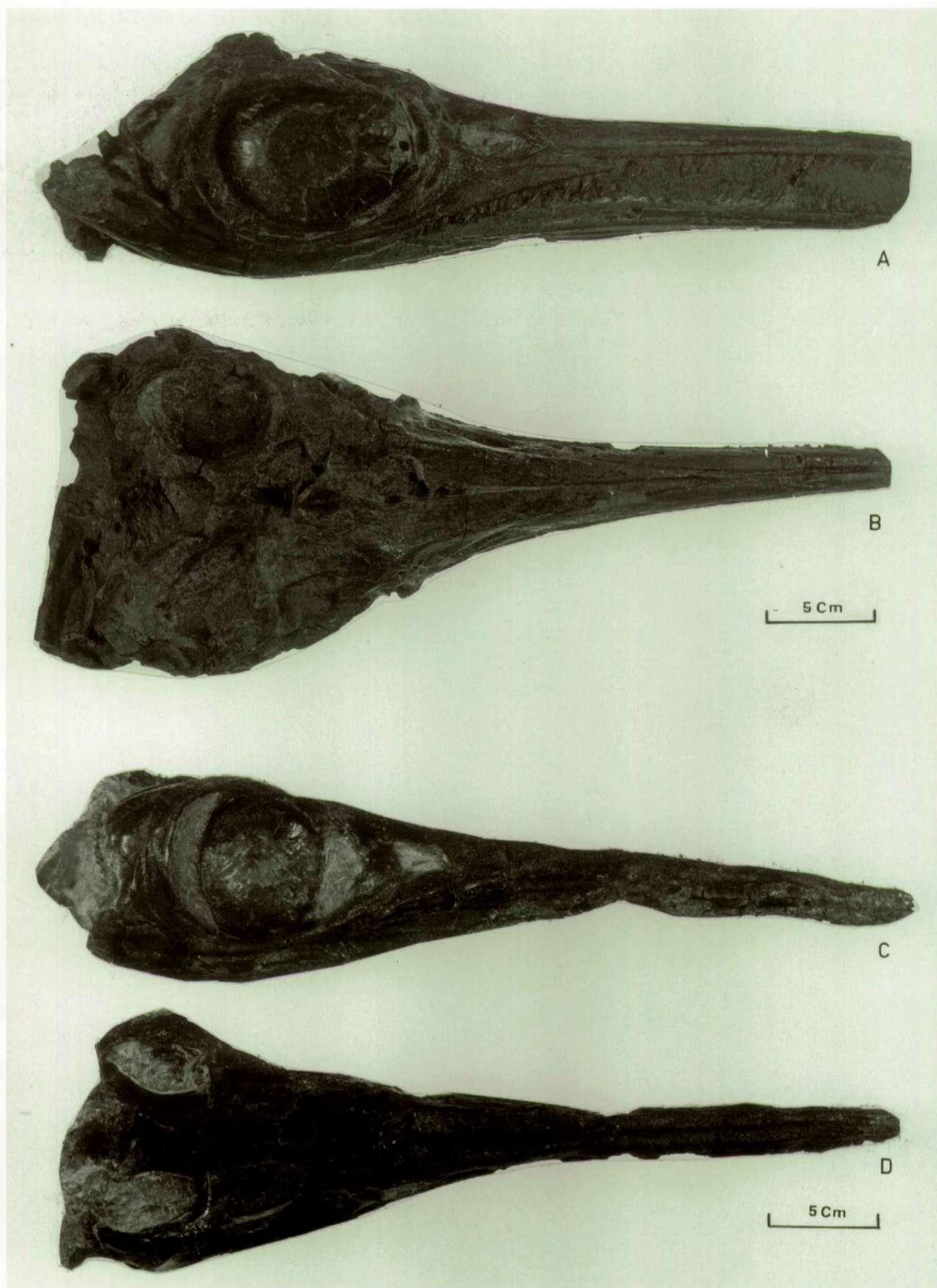


Planche 1. Crâne de *Stenopterygius longifrons* (IRSNB R124); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). A: vue latérale; B: vue dorsale.
Crâne de *Stenopterygius longifrons* (IRSNB R125); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Bascharage (G.- D. Luxembourg). C: vue latérale; D: vue dorsale.

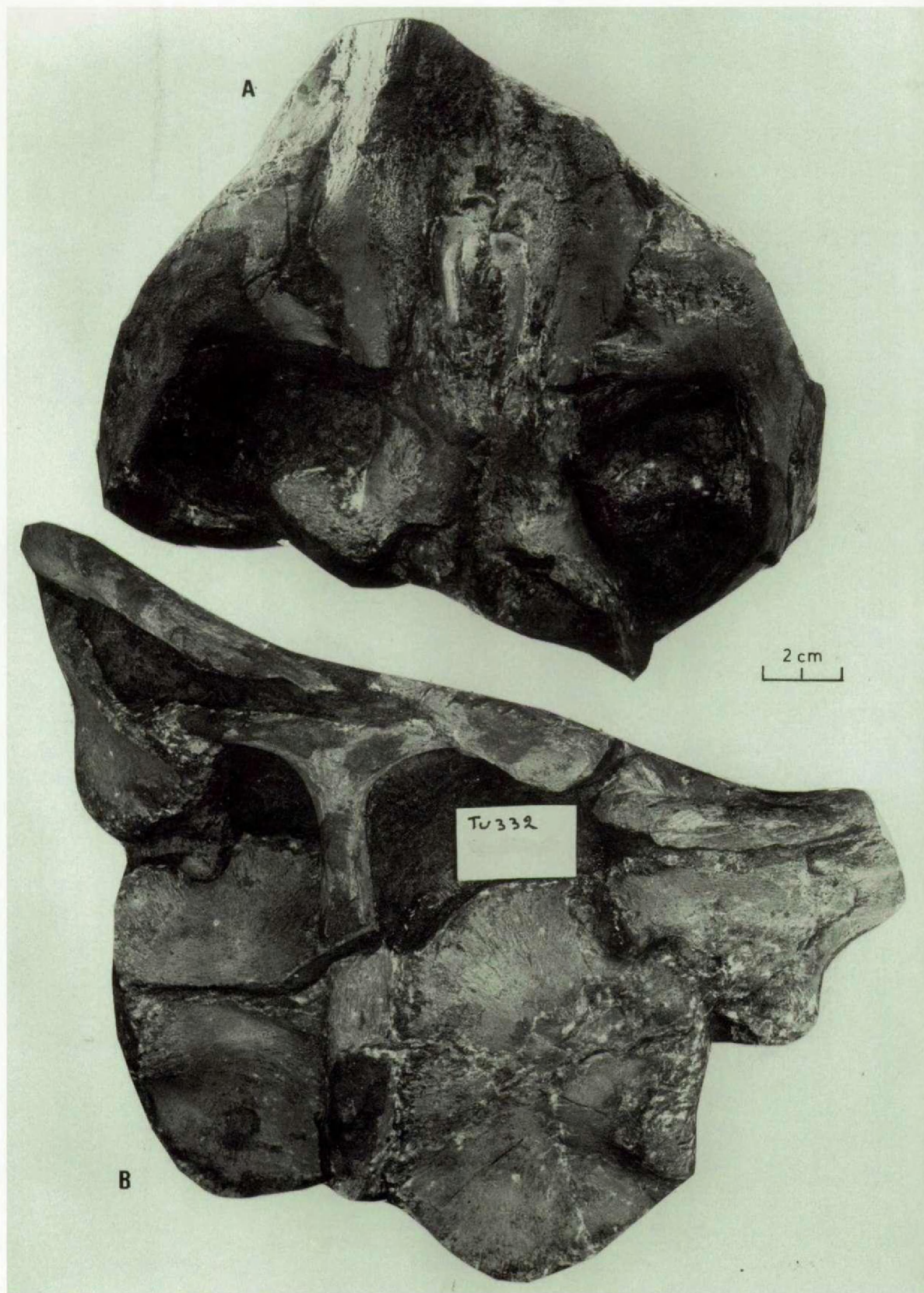


Planche 2. Crâne de *Stenopterygius longifrons* (MNHNL TU332); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). A: vue dorsale.
Ceinture scapulaire de *Stenopterygius longifrons* (MNHNL TU332); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). B: vue ventrale.

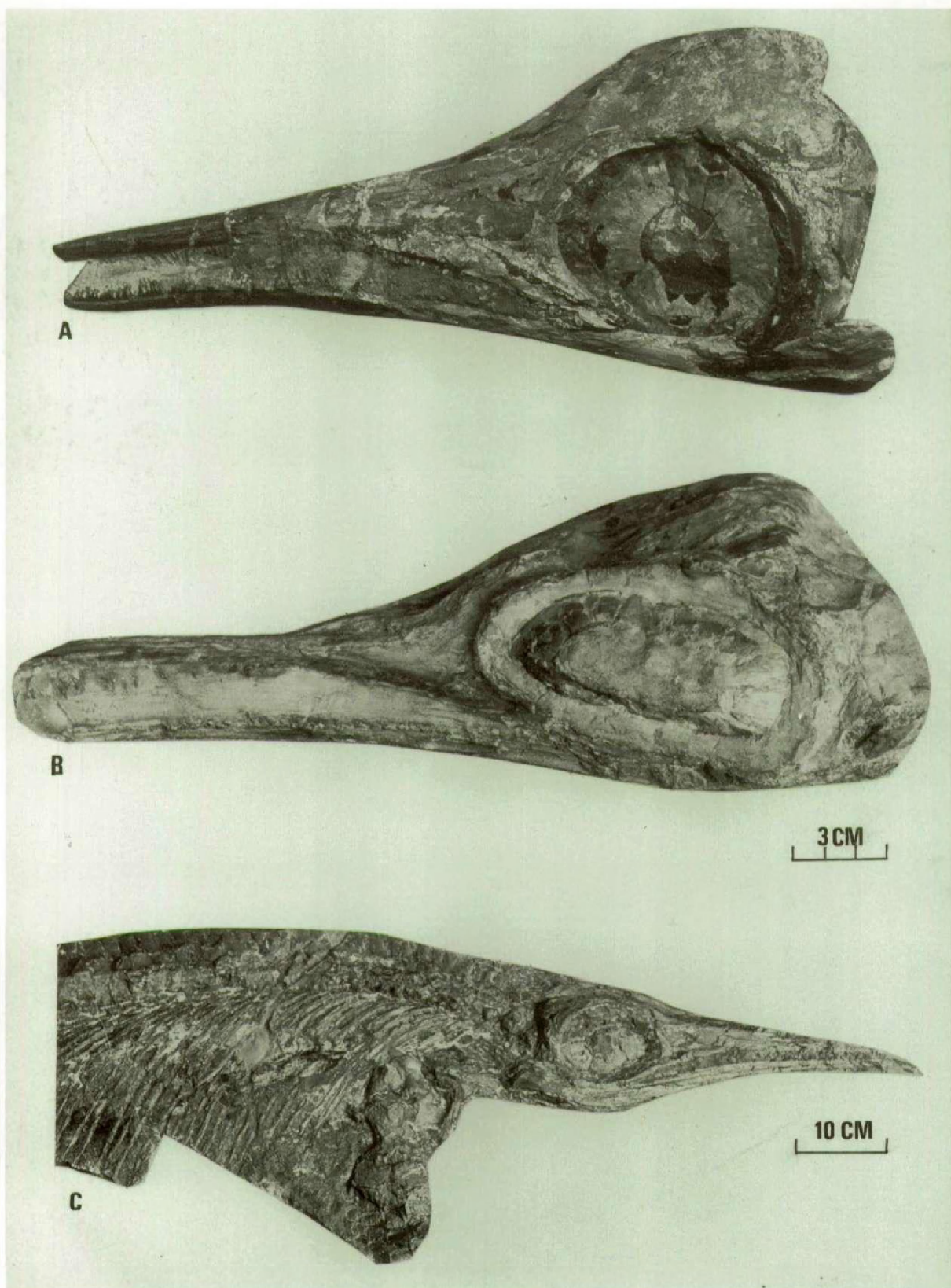


Planche 3. Crânes de *Stenopterygius hauffianus*.

A: WAT 1; Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). Vue latérale.
 B: WAT 2; Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Bascharage (G.- D. Luxembourg). Vue latérale.

Crâne et partie antérieure du corps de *Stenopterygius quadriscissus*. C: WAT 3; Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). Vue latérale.



Planche 4. Portions du museau et de la mandibule d'*Eurhinosaurus longirostris*; Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.-D. Luxembourg). A: MNHNL TU112 (vue latérale); B: MMD 6 (vue latérale).

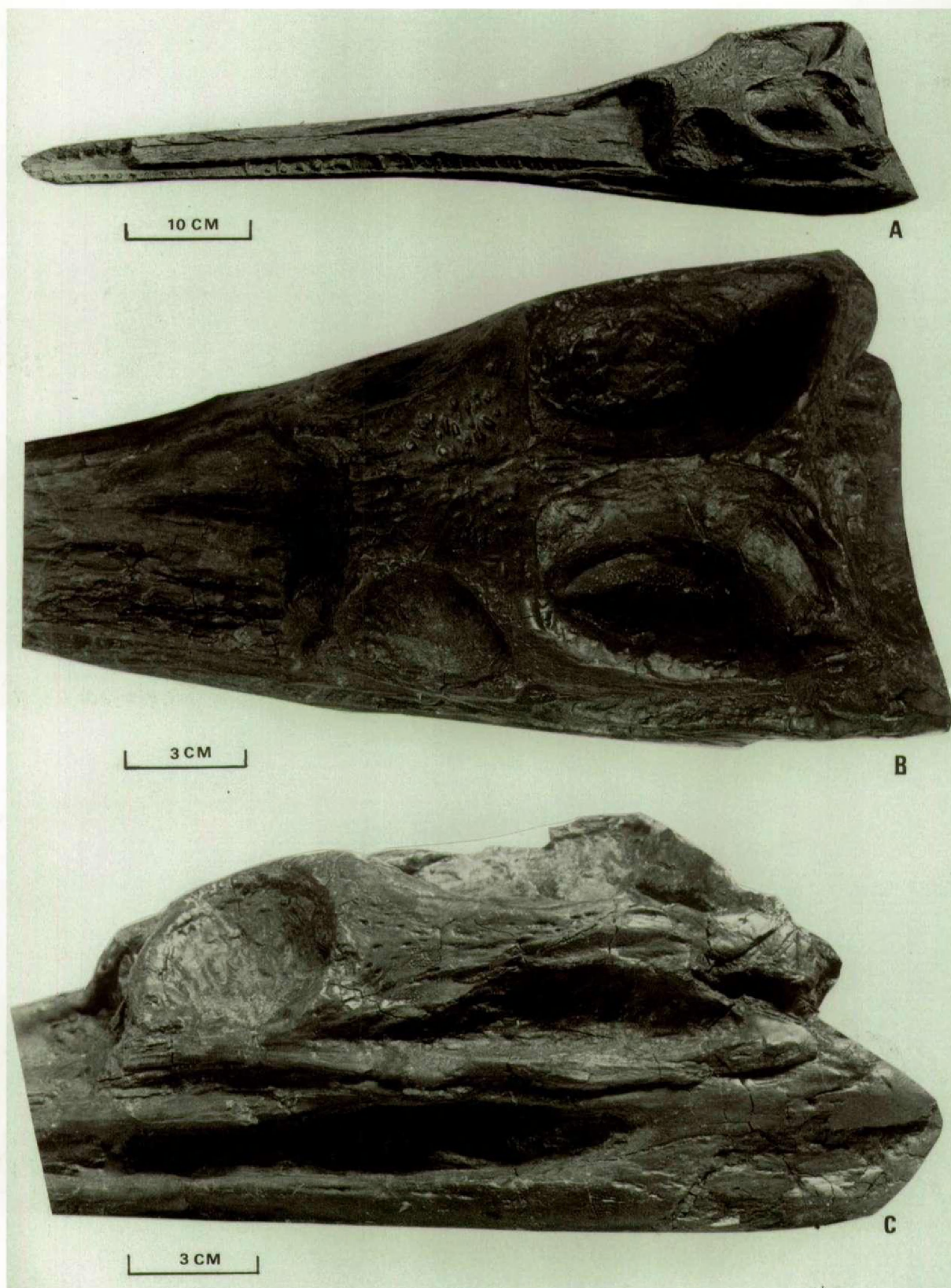


Planche 5. Crâne de *Steneosaurus gracilirostris* (MNHNL TU515); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). A: vue dorso-latérale; B: vue dorsale (détail); C: vue latérale (détail).

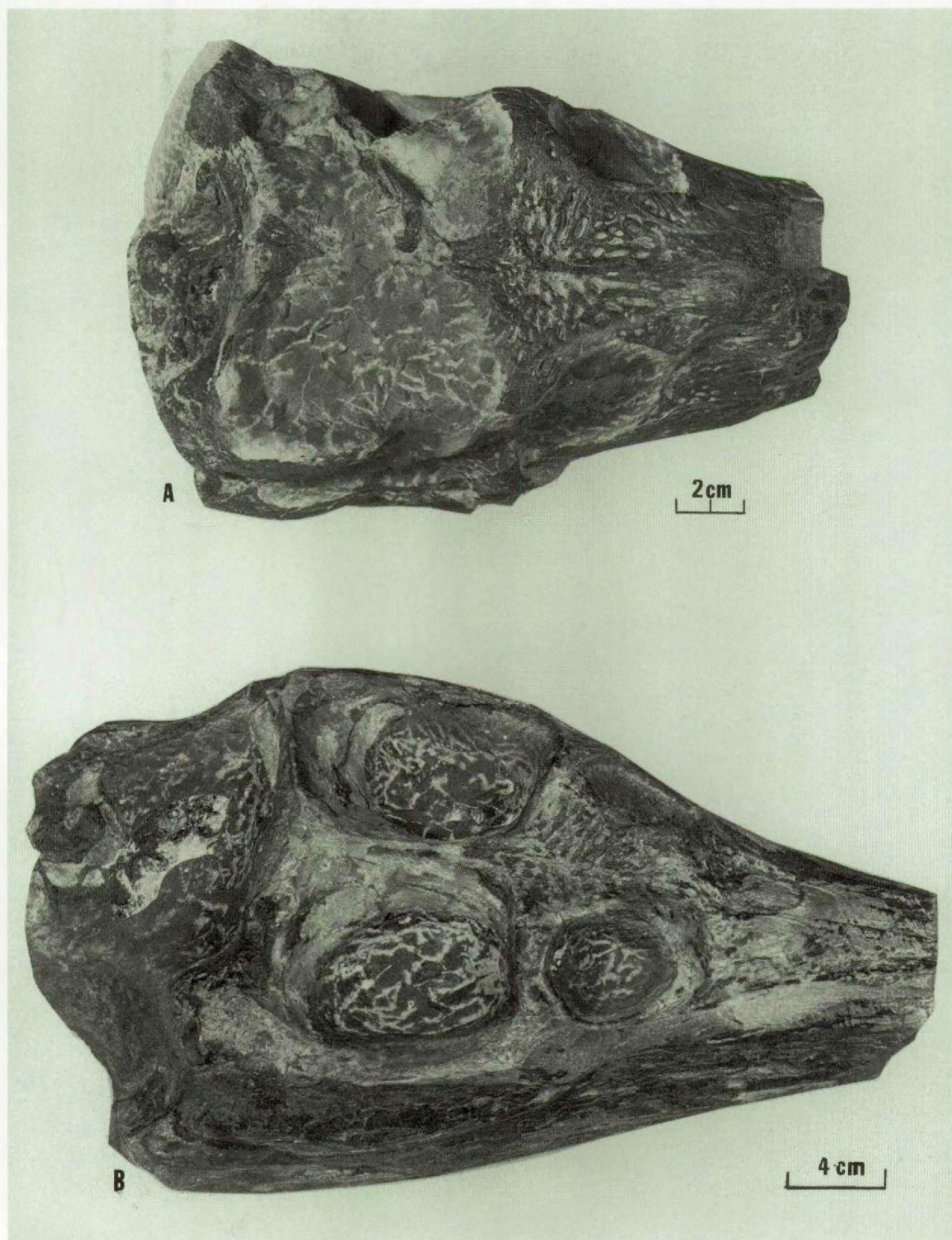


Planche 6. Crâne de *Steneosaurus gracilirostris* (MIC 453); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Suessem (G.- D. Luxembourg). A: vue dorsale.

Crâne de *Steneosaurus bollensis* (MIC 343); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Bettembourg (G.- D. Luxembourg). B: vue dorso-latérale.

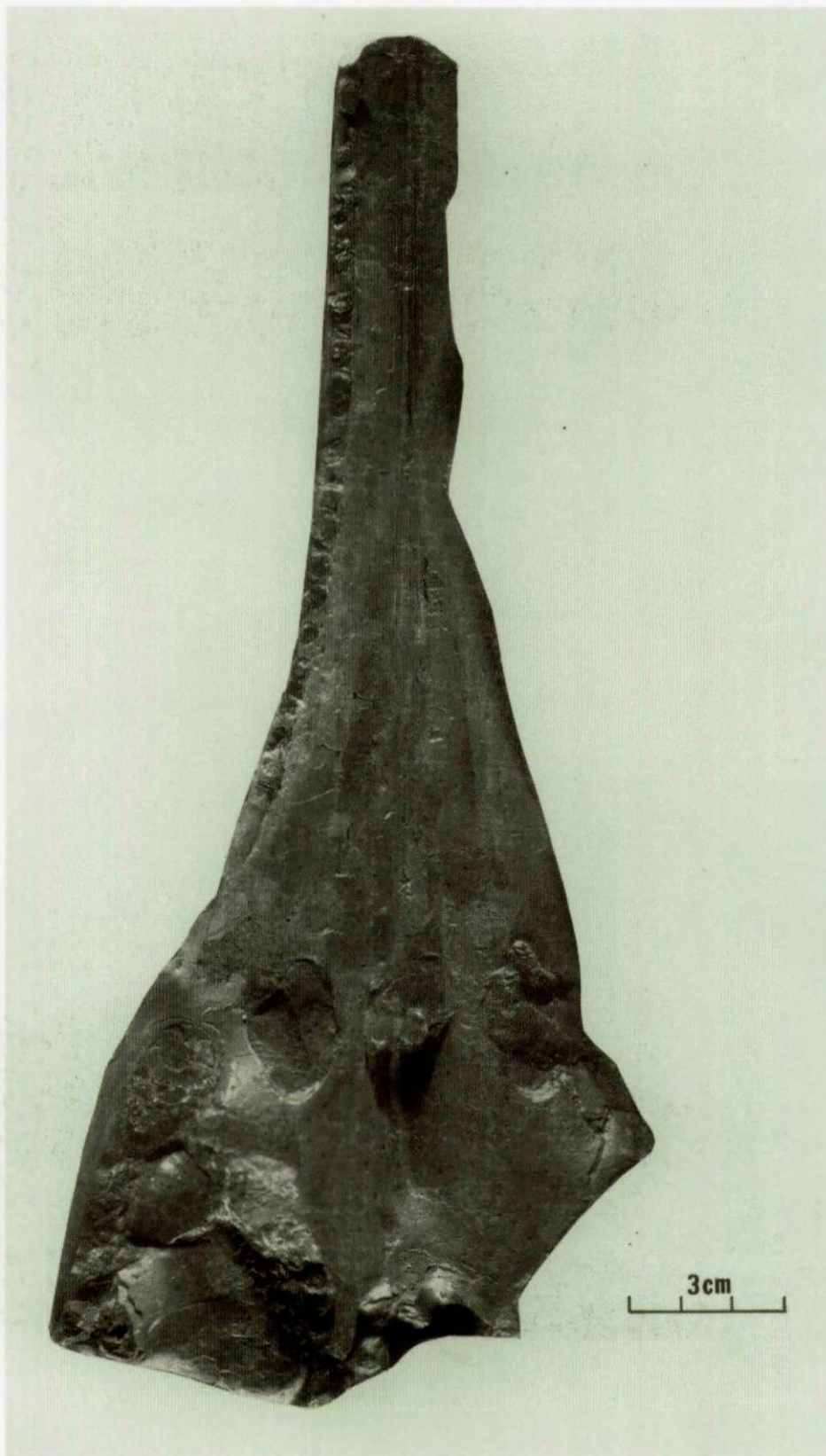


Planche 7. Crâne de *Steneosaurus* sp. (MNHNL TU799); Schistes de Grandourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). Vue ventrale.

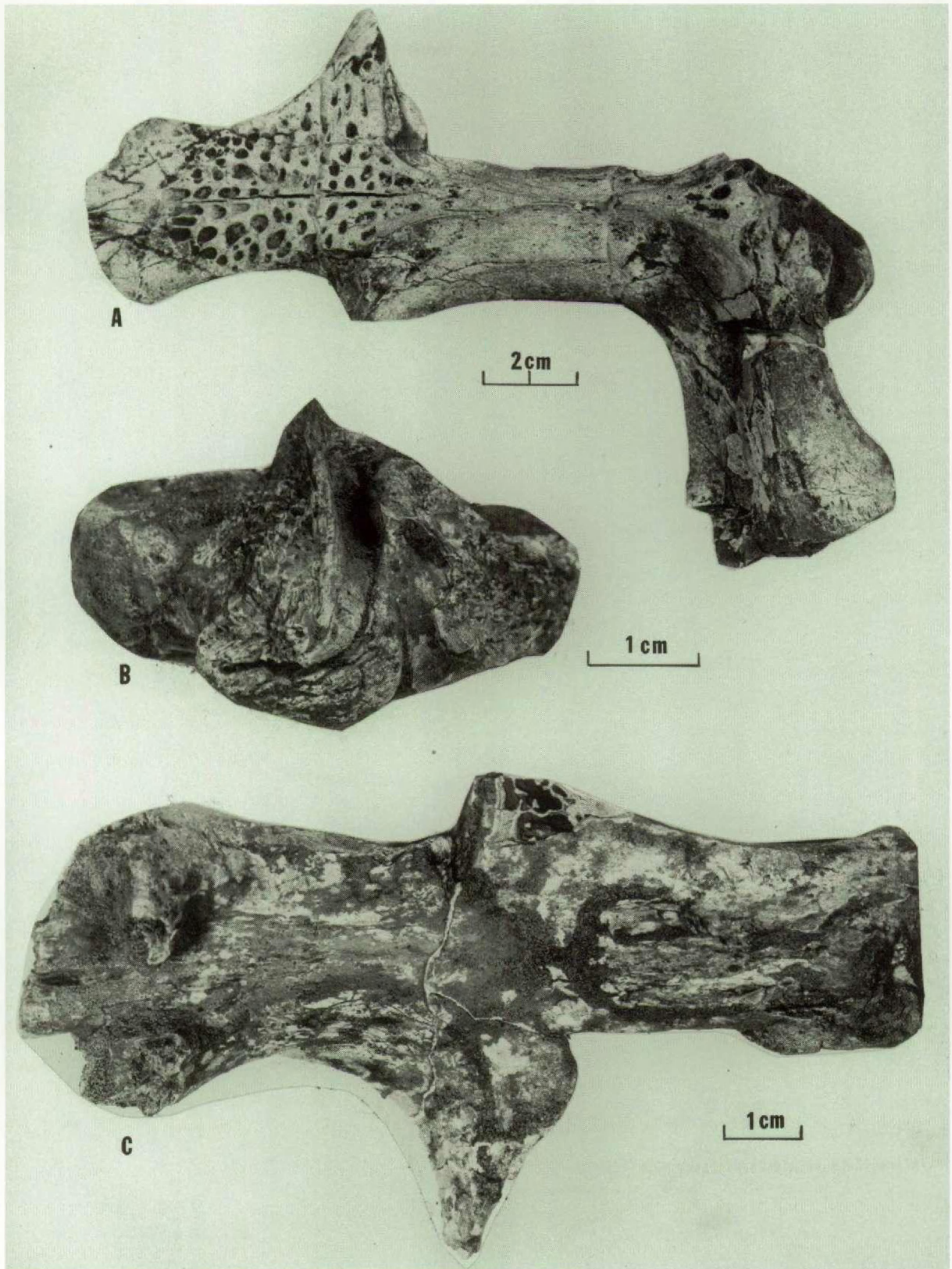


Planche 8. Toit crânien de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R140); Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin (Toarcien supérieur); Halanzy (Lorraine belge). A: vue dorsale; C: vue ventrale.

Basioccipital et basisphénoïde de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R140); Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin (Toarcien supérieur); Halanzy (Lorraine belge). B: vue latérale.

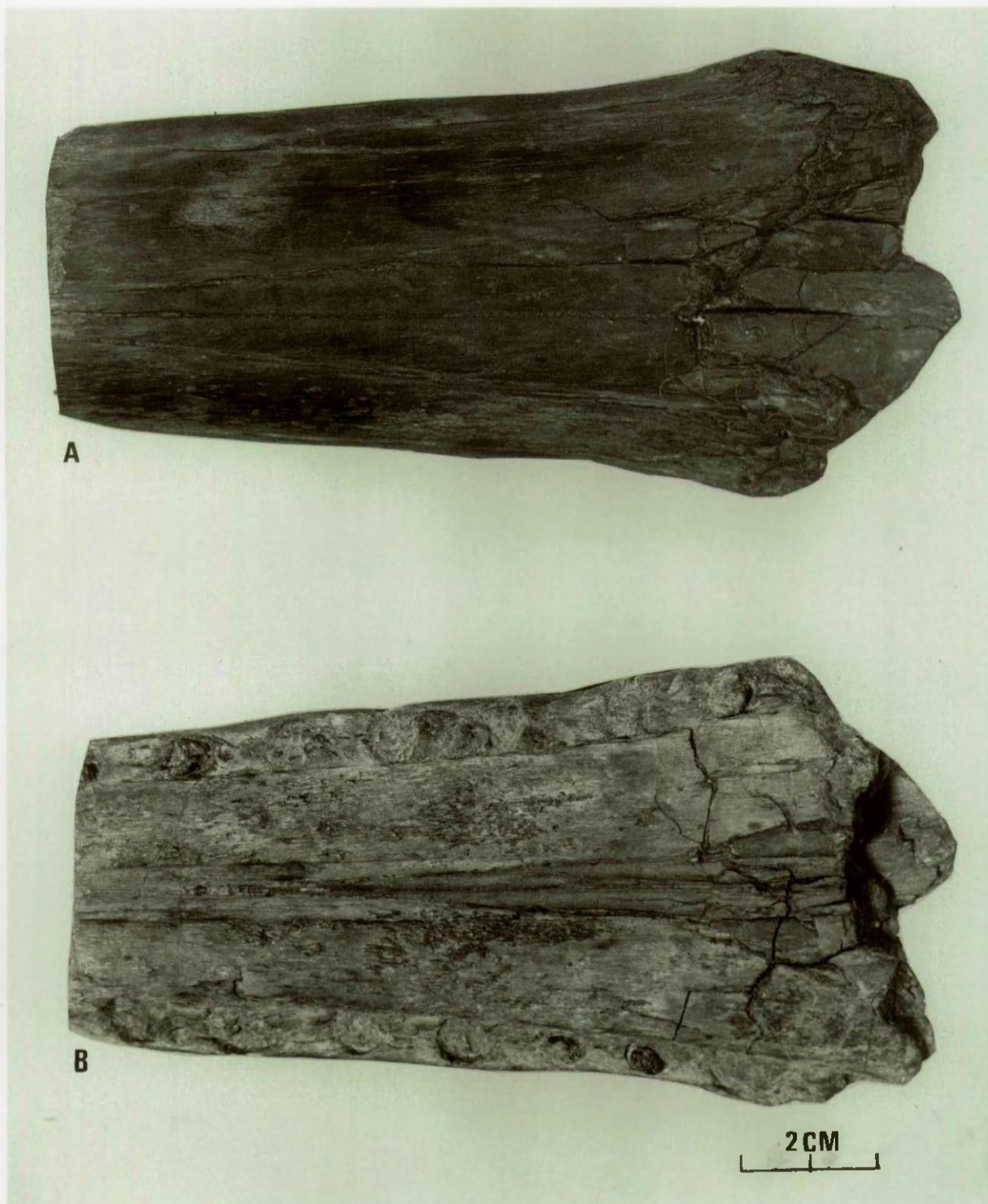


Planche 9. Portion basiliaire du museau de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R141); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Lamorteau (Lorraine belge). A: vue dorsale; B: vue ventrale.

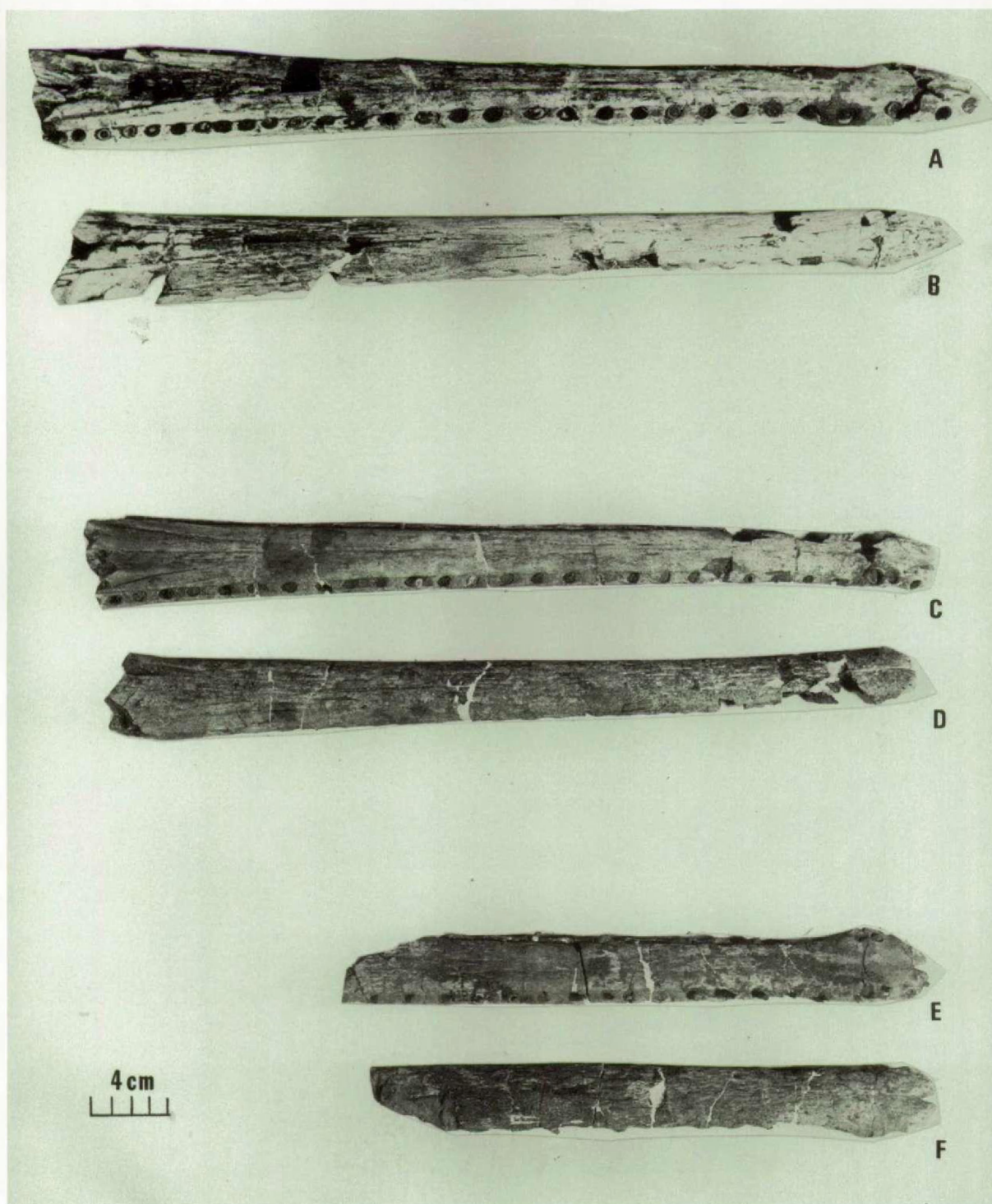


Planche 10. Fragment de la mandibule de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R142); Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin (Toarcien supérieur); Halanzy (Lorraine belge). A: vue dorsale; B: vue ventrale.

Fragment de la mandibule de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R143); Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin (Toarcien supérieur); Halanzy (Lorraine belge). C: vue dorsale; D: vue ventrale.

Fragment de la mandibule de *Steneosaurus* sp. (IRSNB R144); Oolithe ferrugineuse de Mont-Saint-Martin (Toarcien supérieur); Halanzy (Lorraine belge). E: vue dorsale; F: vue ventrale.

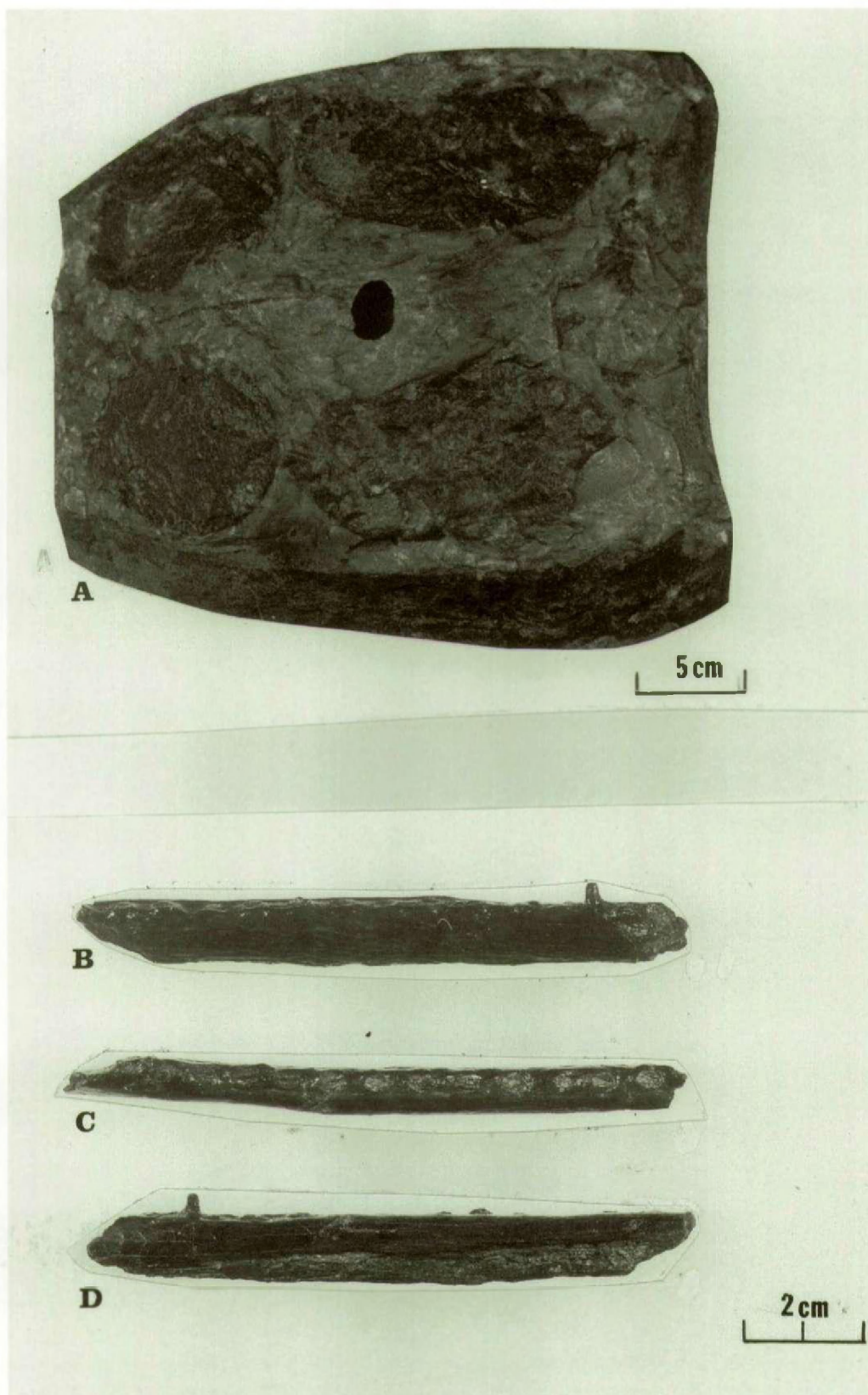


Planche II. Crâne de *Steneosaurus* sp. (MIC 1); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Dudelange (G.- D. Luxembourg). A: vue dorsale.

Fragment de mandibule de *Pelagosaurus typus* (IRSNB R129); Schistes de Grandcourt (Toarcien inférieur); Bascharage (G.- D. Luxembourg). B: vue latérale; C: vue dorsale; D: vue mésiale.

