

Eigendom van het

Flamands Economisch Studiebureau  
Brugge Reeks / Boek

**Institut royal des Sciences  
naturelles de Belgique**

BULLETIN

Tome XL, n° 7

Bruxelles, avril 1964.

**Koninklijk Belgisch Instituut  
voor Natuurwetenschappen**

MEDEDELINGEN

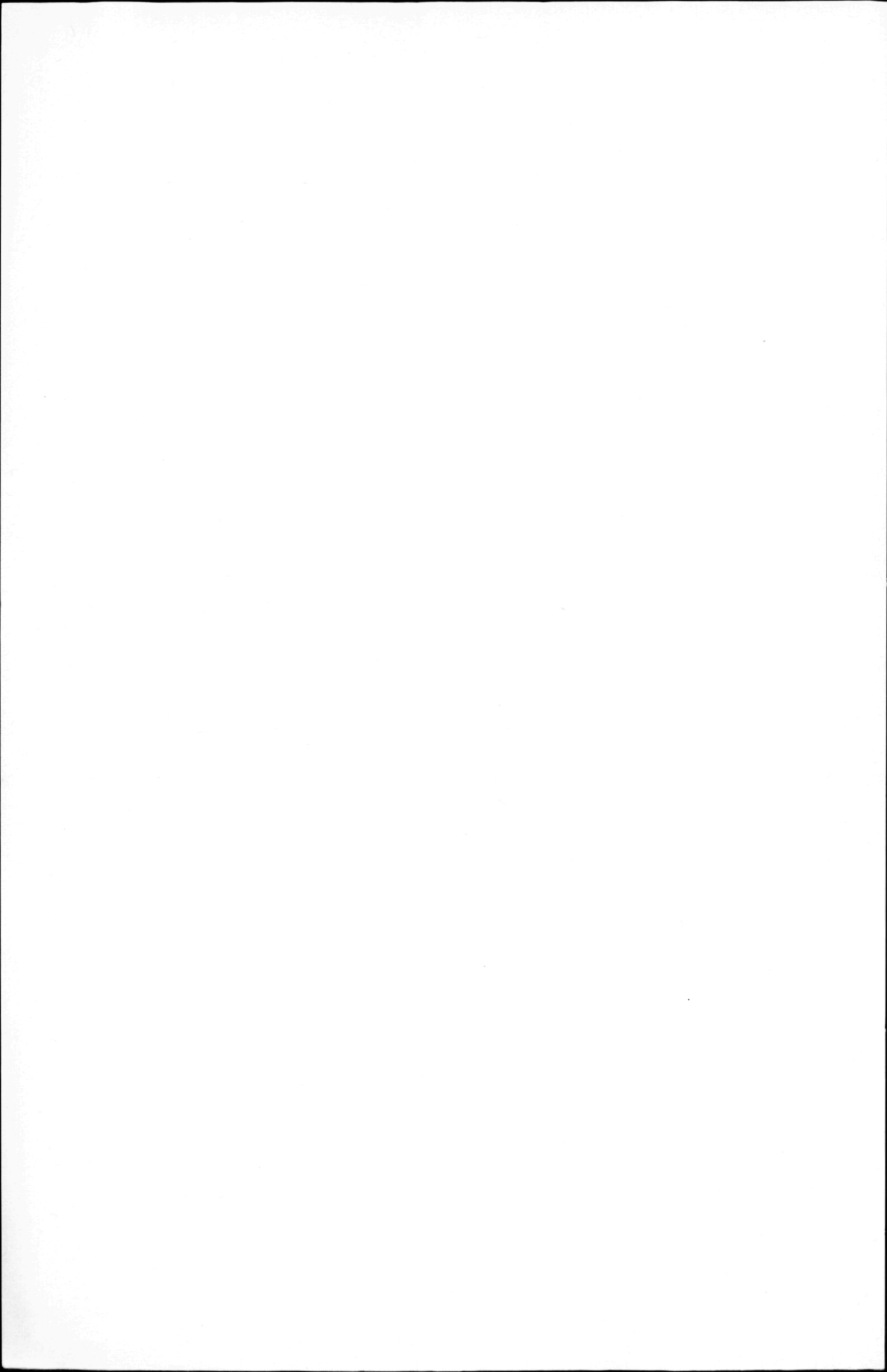
Deel XL, n° 7

Brussel, april 1964.

PLIOPATECARPUS (DOLLO, 1882),

ANIMAL PLONGEUR DES GRANDES PROFONDEURS ?

par G.-E. QUINET (Bruxelles).





Institut royal des Sciences  
naturelles de Belgique

Koninklijk Belgisch Instituut  
voor Natuurwetenschappen

BULLETIN

Tome XL, n° 7

Bruxelles, avril 1964.

MEDEDELINGEN

Deel XL, n° 7

Brussel, april 1964.

PLIOPATECARPUS (DOLLO, 1882),

ANIMAL PLONGEUR DES GRANDES PROFONDEURS ?

par G.-E. QUINET (Bruxelles).

Les Mosasauriens ont constitué, avec les Ichthyosauriens et les Plésiosauriens, les grands dominateurs Reptiliens des mers Mésozoïques.

Phylogénétiquement, ils se rattachent au tronc des Squamates, qui dérive lui-même de la base commune des Archosauriens (E. CASIER, 1960, p. 30).

Ils caractérisent essentiellement le Crétacé supérieur et peuvent être considérés comme les uniques Sauriens secondaires, présentant un quelconque intérêt stratigraphique.

En Belgique, ils sont représentés par un certain nombre de genres et d'espèces qui ont été magistralement étudiés par L. DOLLO (1882, 1885, 1885, 1888, 1889, 1890, 1892, 1893, 1896, 1903, 1904, 1905, 1913, 1924).

On peut, toujours suivant L. DOLLO (1924), les énumérer comme suit :

- I. *Mosasaurus giganteus* SÖMMERING, 1816.
- II. *Mosasaurus lemonnieri* DOLLO, 1889.
- III. *Mosasaurus lonzeensis* DOLLO, 1904.
- IV. *Mosasaurus compressidens* GAUDRY, 1892.
- V. *Plioplatecarpus marshi* DOLLO, 1882.
- VI. *Plioplatecarpus houzeau* DOLLO, 1889.
- VII. *Hainosaurus bernardi* DOLLO, 1885.
- VIII. *Hainosaurus lonzeensis* DOLLO, 1904.
- IX. *Prognathosaurus solvayi* DOLLO, 1889.
- X. *Prognathosaurus giganteus* DOLLO, 1904.

Il faut encore y ajouter le *Globidens fraasi* DOLLO, 1913, le *Globidens alabamaensis* GILMORE, 1912, et le *Globidens belgicus* WOODWARD, 1891.

Ces espèces se répartissent donc en cinq genres illustrés par d'excellents matériaux :

*Mosasaurus* CONYBEARE, 1822.

*Plioplatecarpus* DOLLO, 1882.

*Hainosaurus* DOLLO, 1885.

*Prognathosaurus* DOLLO, 1889.

*Globidens* GILMORE, 1912.

Pour être complet, il faut mentionner que les gîtes de Mosasauriens de Belgique se retrouvent dans le Sénonien et le Maestrichtien tandis que les deux gisements classiques sont :

1) Le Tuffeau de Maestricht, du Limbourg : Canne, Eben, Sichen, Sussen, etc.

2) La Craie phosphatée du Hainaut : Baudour, Ciply, Cuesmes, Mesvin, Saint-Symphorien, Spiennes, etc.

Parmi les genres mentionnés plus haut, *Plioplatecarpus* DOLLO, 1882, représenté à la fois dans le Sénonien supérieur et le Maestrichtien inférieur, fera l'objet de la présente étude.

La diagnose du genre peut s'énoncer de la manière suivante :

- 1) Prémassillo-nasal tronqué.
- 2) Dents faibles et recourbées, implantées dans des alvéoles peu profondes.
- 3) Anneau sclérotique.
- 4) Canal basioccipital médian.
- 5) Quadratum bulloïde.
- 6) Mandibule grêle, avec apophyse coronoïde rudimentaire, et de surface articulaire réduite.
- 7) Centres des vertèbres cervicales à contour elliptique et à grand axe horizontal : hypoapophyses libres.
- 8) Centres des vertèbres dorsales à contour elliptique, avec grand axe horizontal.
- 9) Centres des vertèbres lombaires à contour plus ou moins triangulaire.
- 10) Vertèbres caudales avec haemapophyses libres et peu volumineuses.
- 11) Omoplates énormes dans le sens antéro-postérieur.
- 12) Coracoïdes unifenestrés.
- 13) Présence d'une interclavicule.
- 14) Humérus massif.

De toutes ces propriétés, L. DOLLO (1904, p. 212) retient un certain nombre qu'il considère comme propres à un Mosasaurien plongeur :

Dentition réduite, orbites tournées vers le haut, canal basioccipital médian, thorax court, nageoire caudale peu développée, en opposition avec les fortes nageoires antérieures, et l'opercule tympanique calcifié.

*Plioplatecarpus* aurait été un animal plongeur descendant à des profondeurs considérables.

Il faut remarquer que *Plioplatecarpus* n'est pas considéré par L. DOLLO comme le seul Mosasaurien plongeur; *Globidens fraasi* DOLLO, 1913, est également compris dans cette catégorie.

Des chiffres de l'ordre de 150 brasses sont cités (L. DOLLO, 1913, p. 621).

Faute d'un matériel suffisant, dans ce dernier cas, il est plus intéressant d'examiner en détail le genre *Plioplatecarpus*.

Chacune de ces caractéristiques, considérée comme une adaptation à la plongée, mérite d'être reprise, pour être ensuite examinée à la lumière des observations modernes.

#### I. DENTITION FAIBLE ET PREMAXILLAIRE COURT DEPOURVU DE ROSTRE

Les dents, dans leur ensemble, sont grêles, recourbées et striées, avec des cloisons interalvéolaires basses, situées au fond d'une gouttière bourrée de cartilage.

La série dentaire n'atteint pas la suture dento-coronoïdienne.

Le prémaxillaire dépourvu de rostre, ainsi que l'apophyse coronoïde rudimentaire et l'articulation quadrato-mandibulaire réduite, sont également cités.

Le rapprochement avec *Mosasaurus* CONYBEARE, 1822, et avec les Delphinidae GRAY, 1821, *Orca* GRAY, 1846 et *Globicephala* LESSON, 1842, indiquent en effet des régimes alimentaires différents.

*Mosasaurus* et *Orca* sont prédateurs et sarcophages, tandis que *Globicephala*, et par analogie *Plioplatecarpus*, sont teutophages.

Les orifices des fosses nasales sont situés à la face supérieure du museau fortement raccourci.

#### II. ORBITES TOURNEES VERS LE HAUT.

*Plioplatecarpus* possédait un crâne pourvu d'un œil pinéal, et de cavités orbitaires à grand axe tourné vers le haut.

L. DOLLO (1904, p. 212) y voit un mécanisme parfait d'adaptation à la plongée profonde.

L'utilité de la glande pinéale résidait dans sa sensibilité aux rayons lumineux, car il est utile, pour un animal qui descend dans les grandes profondeurs, d'être renseigné, à la remontée, sur la lumière qui lui vient de la surface (L. DOLLO 1905, p. 130.)

### III. CANAL BASIOCCIPITAL MEDIAN ET CANAUX HYPOBASILAIRES. CIRCULATION CEPHALIQUE.

La base du crâne de *Plioplatecarpus marshi* DOLLO, 1882, est perforée d'un canal basiliaire qui la perce dorso-ventralement dans le plan médian.

Au point de vue homodynamie, ce canal correspondrait à un canal sinu-vertébral.

Physiologiquement, on se trouverait en présence d'une large communication entre le sinus occipital, collier veineux entourant la moelle, et les veines infrajugulaires.

En effet, le sang veineux des Reptiles revient du crâne par deux veines paires qui confluent pour former les veines jugulaires droite et gauche.

Ainsi, chaque jugulaire résulte de la réunion de la suprajugulaire (supérieure) et de l'infrajugulaire (inférieure). La première débouche dans le sinus occipital, tandis que la seconde, après avoir pénétré dans le crâne au niveau de la fosse pituitaire, constitue avec son opposé le sinus caveux.

Le canal basioccipital médian serait une voie de rapport entre le sinus occipital et les veines infrajugulaires.

A partir de ce canal, deux canaux accolés vont aboutir de part et d'autre de la fosse pituitaire. Ce sont les canaux hypobasiliaires qui serviraient de gaines osseuses aux veines infrajugulaires (L. DOLLO 1885, p. 320).

La conception générale de la circulation céphalique est la suivante :

Les veines infrajugulaires étant en communication aisée avec le sinus occipital, la portion de chacune de ces veines comprise entre le canal basioccipital médian, et la veine jugulaire correspondante, s'atrophie de telle sorte qu'on ne devrait normalement pas retrouver de bifurcation de la jugulaire avant l'entrée dans le crâne.

Ainsi, les veines infrajugulaires dans leur portion antérieure sont protégées, et elles disparaissent au point où cette protection cesse.

L'avantage théorique en est le suivant : les gros vaisseaux buccaux de *Plioplatecarpus* ne pouvaient être endommagés par les proies capturées et retenues par les dents ptérygoïdiennes.

IV. THORAX COURT, NAGEOIRE CAUDALE PEU DEVELOPPEE,  
FORTES NAGEOIRES ANTERIEURES.

*Plioplatecarpus houzeau* DOLLO, 1889, présente pour une taille globale d'environ cinq mètres, les proportions suivantes :

Tête : 1/10  
 Cou :  $\leq 1/10$   
 Tronc :  $\geq 3/10$   
 Queue : 5/10 L. DOLLO (1894, p. 250).

Si l'on rapproche ces données de *Mosasaurus lemonnieri* DOLLO, 1889, on obtient :

Tête : 1/11  
 Cou : 1/11  
 Tronc :  $\leq 5/11$   
 Queue :  $\leq 4/11$

Ainsi *Plioplatecarpus* possédait une queue de taille relativement grande, associée à un tronc court.

La queue, dépourvue de constriction à la base (variations de hauteur des apophyses épineuses) et pourvue de faibles neurapophyses et haemapophyses, ne semble pas constituer une puissante palette comprimée bilatéralement comme chez les Mosasauriens. Les nageoires antérieures, en rapport avec l'importance des omoplates, devaient jouer un rôle capital dans la locomotion et dans la plongée (L. DOLLO, 1904, p. 213).

Il faut toutefois mentionner que le membre antérieur est mal connu; il est représenté uniquement par un humérus relativement imposant, un cubitus, un radius, un os du carpe et quelques phalanges. Le membre postérieur était, quant à lui, fortement réduit.

De toutes façons, si l'on reprend l'ensemble des Reptiles adaptés à la vie pélagique, on fera les constatations suivantes :

Ichthyosauriens : pourvus à la fois d'hyperdactylie et d'hyperphalangie exagérée, mais démunis d'ongles.

Plésiosauriens : pas d'hyperdactylie, hyperphalangie marquée, pas d'ongles.

Mosasauriens : pas d'hyperdactylie, hyperphalangie moins nette, pas d'ongles.

Sphargidae : pas d'hyperdactylie, pas d'hyperphalangie, absence d'ongles.

Cheloniidae : pas d'hyperdactylie, pas d'hyperphalangie, présence d'un ou deux ongles.

Hydrophiidae : démunis de membres, queue pourvue d'une puissante palette caudale analogue à celle de *Mosasaurus lemonnieri*.

*Amblyrhynchus* : queue importante, membres pentadactyles.

## V. OPERCULE TYMPANIQUE CALCIFIÉE.

L'os carré de *Plioplatecarpus* est bulloïde et, de ce fait, offre un rapprochement possible avec la caisse tympanique des Cétacés.

La membrane tympanique, elle-même en opposition avec le tympan mince et transparent de *Mosasaurus*, était calcifiée, fermant l'ouverture du quadratum, mais libre sur son pourtour et incapable de vibrer (L. DOLLO, 1905, p. 129).

Il faut mentionner d'autres caractéristiques associées à cette particularité :

L'apophyse quadratique de l'extra-cumelle est ossifiée. Elle se place dans la fossette supra-stapédiale ou extracolumellaire.

De même, l'expansion tympanique de l'extracumelle est également ossifiée et soudée à la membrane tympanique calcifiée.

La destination de ces différentes particularités est la suivante :

L'opercule tympanique calcifié et les osselets de l'ouïe montrent une adaptation identique à celle des Cétacés. Ceux-ci ont perdu l'audition ordinaire pour pouvoir plonger à des profondeurs considérables.

L'intermédiaire acoustique n'est plus une membrane tympanique vibrante. Le mécanisme consiste dans les deux cas en une conduction moléculaire osseuse, grâce à une bulle osseuse compacte et une chaîne interfenestrale osseuse, également compacte.

A ces arguments principaux, visant à établir la capacité de plongée de *Plioplatecarpus*, il convient d'ajouter deux points de détail.

L. DOLLO (1913, p. 618) signalait qu'un des squelettes montrait, *in situ*, deux Belemnites coincées entre les mâchoires et les vertèbres cervicales, ce qui confirmait la teutophagie du genre.

De même, E. G. KAUFFMAN et R. V. KESLING (1960) découvraient une *Ammonite* du Crétacé supérieur, *Platenticeras* sp., cf. *P. whitfieldi* HYATT, partiellement broyée par un *Mosasaurus* appartenant plus que probablement aux Platecarpinae, se nourrissant de grands Céphalopodes.

Avant de répondre à chacun des points en particulier, il est indispensable de délimiter clairement le groupe des animaux à respiration aérienne plongeurs, et plus particulièrement plongeurs de grandes profondeurs.

Parmi les premiers on peut ranger :

a) au sein des Reptiles :

- 1) les Tortues (Sphargidae et Cheloniidae);
- 2) le Lézard marin des îles Galapagos (*Amblyrhynchus cristatus*) (BELL, 1758);
- 3) le Crocodile d'eau salée (*Crocodylus* GRONOVIVS, 1763);
- 4) les Serpents de mer (Hydrophiidae) type *Hydrophis* LATREILLE, 1802, *Laticauda* LAURENTI, 1768, etc.

b) au sein des Mammifères :

- 1) les Pinnipèdes;
- 2) les Siréniens.

Parmi les seconds : essentiellement les Cétacés,

- 1) les Cachalots (Physeteridae), types *Physeter* LINNAEUS, 1758 et *Kogia* GRAY, 1846;
- 2) des Delphinidae, type *Globicephala* LESSON, 1828.
- 3) des Delphinapteridae, type *Monodon* LINNAEUS, 1766.
- 4) des Ziphiidae, type *Hyperoodon* LACÉPÈDE, 1804.
- 5) des Balaenopteridae.

Ce groupement appelle immédiatement un certain nombre de remarques :

I. Les Oiseaux plongeurs tels par exemple : *Alca* LINNAEUS, 1758, *Uria* MOEHRING, 1758, *Pygoscelis* WAGLER, 1832, etc., ont été laissés de côté.

La durée et la profondeur de leur immersion les éliminent d'une éventuelle comparaison.

II. Les Crocodiles marins et estuariens ne peuvent pas être considérés comme des animaux plongeurs à proprement parler.

III. Les seuls éléments intéressants au sein des Reptiles sont représentés par *Amblyrhynchus*, les Sphargidae et les Cheloniidae, et enfin les serpents de mer ou Hydrophiidae, qui semblent pouvoir atteindre des profondeurs relativement importantes.

IV. Les Pinnipèdes et les Siréniens, s'ils sont plongeurs, se cantonnent à des profondeurs relativement faibles.

V. Certains Cétacés exécutent de véritables performances.

La présence de la bosse à spermaceti chez *Physeter*, *Kogia*, *Globicephala*, *Monodon* et *Hyperoodon* aurait pu être considérée comme un élément essentiel de cette aptitude à la plongée profonde; malheureusement les *Balaenopteridae*, dépourvus de cette réserve, sont également doués de cette capacité (E. J. SLIJPER, 1963, communication personnelle).

Le rôle éventuel que certains attribuent à cet organe à spermaceti est pour le moment mal élucidé.

VI. Chacune des subdivisions générales sera, dans la mesure du possible, comparée avec *Plioplatecarpus*.

Les données, négatives ou positives, seront reprises dans l'ordre où elles ont été citées pour le Mosasaurien plongeur.

### I. Dentition et rostre.

Les Hydrophiidae, dont certains sont extrêmement venimeux, possèdent les voies nasales sur la partie supérieure du museau. La bouche elle-même, est fermée par un prolongement de la plaque rostrale.

Les tortues sont dépourvues de dents, sauf *Triassochelys* + JAECKEL, 1915. Les branches des mâchoires sont recouvertes d'un étui corné, se terminant à l'avant par un bec. La narine externe est pratiquement toujours unique et terminale.

L'*Amblyrhynchus* est dépourvu de rostre. Les orifices nasaux externes sont situés à l'extrémité du museau.

Les Pinnipèdes carnassiers présentent une tendance à la réduction numérique, ainsi qu'une disposition progressive des faces triturantes des dents théoriquement masticatoires.

L'alimentation est constituée de poissons, de Céphalopodes et de Crustacés.

Le museau est court, en rapport avec la position avancée des fosses orbitaires.

Les narines en position terminale, subissent lors de la plongée, une occlusion automatique.

Les Siréniens, exclusivement herbivores ont une dentition caractérisée, entre autres, par l'existence de plaques masticatrices.

Les orifices des fosses nasales sont situés à la face dorsale de la tête. La fermeture se fait grâce à l'élasticité du plancher et des tissus voisins.

Parmi les Cétacés, *Physeter*, *Kogia*, dépourvus de dents à la mâchoire supérieure, et à la mâchoire inférieure munie de dents relativement petites, se nourrissent de Seiches et d'Encornets, parfois de grande taille.

*Globicephala*, enfin, muni de quelques petites dents à la mâchoire inférieure, a une alimentation teuthophage et ichthyophage.

Ces cinq genres appartiennent tous au sous-ordre des Odontocètes FLOWER, 1867, et, comme il l'a déjà été mentionné plus haut, constituent les plongeurs de grande profondeur par excellence.

Or, tous possèdent un rostre formé par le maxillaire, le vomer et le prémaxillaire, et de plus, sont simultanément équipés d'une bosse à spermaceti de volume considérable.

Les voies respiratoires nasales s'ouvrent à la face supérieure du crâne par un orifice unique chez les Odontocètes. Trois processus de fermeture sont utilisés lors de la plongée :

- 1) la musculature,
- 2) une saillie en bouton,
- 3) un sphincter laryngien.

Si la denture et même les mâchoires de *Plioplatecarpus*, relativement faibles, permettraient un rapprochement esquissé déjà par L. DOLLO (1913, pp. 617 et suivantes) au point de vue du mode de vie, la présence du rostre et de la bosse à spermaceti, auxquels on avait accordé un rôle dans la plongée profonde (perception de la pression d'eau, émetteur sonore, fermeture des narines lors de l'immersion, bathyscaphe éventuel de remontée) semblait exclure tout parallélisme quelconque entre le Cétacé plongeur et *Plioplatecarpus*.



Malheureusement au sein des Mysticètes, certains Balaenopteridae, à museau aplati et large, à fanons nombreux, dépourvus de dents et de bosse à spermaceti, et se nourrissant essentiellement de Crustacés, tels les Euphausiidae, peuvent être considérés également comme des plongeurs entraînés.

Au total, on constate que l'argumentation fondée sur la denture et le rostre se termine par un bilan blanc.

Tout au plus, peut-on dire que *Plioplatecarpus* n'est pas un prédateur de surface.

## II. Position des orbites.

Pour les Hydrophiidae, les Tortues et l'*Amblyrhynchus*, la position est classique pour les groupes auxquels ils appartiennent; c'est-à-dire : latérale chez les Serpents et les Tortues, aussi bien que chez l'*Amblyrhynchus*.

Il faut toutefois mentionner que chez *Varanus*, si l'orbite est latérale, elle empiète également sur la voûte crânienne.

Chez les Pinnipèdes, les orbites sont orientées vers le haut, tandis que les yeux sont latéraux chez le Sirénien.

Pour les Cétacés, aussi bien Odontocètes que Mysticètes, les orbites sont placées entièrement latéralement.

La glande pinéale ne joue naturellement aucun rôle optique.

Rien ne peut donc être conclu à partir de cet élément.

## III. Circulation céphalique.

À l'appui de sa théorie sur la signification du canal basioccipital médian et des canaux hypobasiliaires, L. DOLLO (1885, p. 325) défend l'idée de l'origine vertébrale du crâne, et cherche dans la colonne vertébrale, un conduit qui puisse être considéré comme homodyname au canal basioccipital médian.

Ch. DEVILLERS (1943, p. 13) est formellement adversaire de cette prétention, et G. VANDEBROEK (1961, pp. 233-234) formule l'objection majeure : « Les formes les plus primitives n'avaient pas de vertèbres; leur squelette céphalique était cependant extrêmement développé. »

Ch. DEVILLERS réfute avec force les schémas vasculaires de L. DOLLO.

Le canal basioccipital médian est une néoformation, sans lien quelconque avec les canaux vertébraux. Les canaux hypobasiliaires ne sont pas homologues du myodome des Téléostéens.

Le myodome, prolongeant la cavité orbitaire, renferme les muscles droits des yeux et de la jugulaire.

Les rapports des canaux hypobasiliaires avec l'orbite sont nuls chez *Plioplatecarpus*. Leur composition est également différente. Ces canaux hypobasiliaires seraient finalement homologues des canaux parabasaux, situés entre le basi et le parasphénoïde, qui sont occupés par les carotides internes.

En ce qui concerne la circulation céphalique, « les *capitis lateralis* » (infra-jugulaires) se situent latéralement à l'intérieur des ptérygoïdiens sur les faces latérales du crâne.

De plus, comme Ch. DEVILLERS le fait remarquer avec beaucoup de pertinence, les artères sont généralement disposées médialement par rapport aux veines, et parfois parcourent les canaux osseux proche de l'axe longitudinal du crâne.

Suivant l'auteur, la circulation céphalique de *Plioplatecarpus* peut se concevoir suivant le tracé suivant :

Par le foramen magnum passaient probablement les carotides internes. De là, par le canal basi-occipital médian et les canaux hypobasiliaires, elles divergeaient à partir du foramen hypobasilaire postérieur.

Dans la circulation veineuse, les « *capitis lateralis* » ne possédaient aucune protection.

En conclusion donc, la circulation céphalique était beaucoup moins bien protégée que chez les Chéloniens et les Crocodiliens.

En effet, dans ces deux groupes, les vaisseaux sont protégés presque complètement par des canaux. Les Lacertiliens ne jouissent pas de ce privilège. De plus, les veines sont dépourvues de protection osseuse, en opposition avec ce que l'on observe chez les Chéloniens (Ch. DEVILLERS, pp. 54 et suivantes).

En résumé, on ne peut strictement rien déduire à l'appui d'une adaptation éventuelle à la plongée profonde.

L'appareil circulatoire des Pinnipèdes se caractérise surtout par l'existence d'une dilatation de la veine cave postérieure au niveau du diaphragme, le sinus hépatique, ainsi que par des « *retia mirabilia* » servant de réservoirs sanguins.

Chez les Siréniens, la carotide externe donne un important plexus de la face avec des « *retia mirabilia* » multiples.

D'importants faisceaux se rencontrent également dans les régions tympanique, temporale, etc.

Toutefois, c'est chez les Cétacés que les plus belles adaptations à la plongée doivent être signalées.

Outre les « *retia mirabilia* » (réseaux capillaires intercalés sur le trajet d'artères), qu'on retrouve chez les Pinnipèdes mais aussi chez les Xénarthres et les Hyracoïdes, il faut mentionner l'existence d'une disposition tout à fait spéciale de la circulation céphalique.

G. BOENNINGHAUS (1903) signalait, après la naissance, l'oblitération de la carotide interne. De plus l'artère basiliaire s'atrophie rapidement chez l'embryon.

Par injection, on a observé un développement énorme des artères méningées spinales venant du canal vertébral, qui sont ainsi en connexion avec les « *retia mirabilia* » thoraciques.

La circulation veineuse passe également, dans sa plus grande partie, par le canal vertébral. Il est certain qu'il faut y voir une protection contre la pression extérieure.

De ces multiples données, il ressort que les Mammifères considérés comme plongeurs, sont essentiellement caractérisés par l'existence de « retia mirabilia », et par la présence, chez les Cétacés, d'une circulation céphalique d'un type particulier. Chez certains groupes de Reptiles non plongeurs, cependant, les vaisseaux céphaliques sont protégés presque complètement par des canaux osseux.

Chez *Plioplatecarpus*, on ne peut évidemment pas constater la présence ou l'absence de « retia mirabilia ». De plus, Ch. DEVILLERS a ébranlé fortement le brillant échafaudage de la circulation céphalique.

Une fois de plus, aucun argument positif ne permet de conclure à une aptitude spéciale de *Plioplatecarpus* à la plongée profonde.

#### IV. Développement du thorax, de la nageoire caudale, des membres antérieurs.

L'étude des différents segments du corps et de leurs proportions relatives et comparatives permettra d'élucider avec le maximum de vraisemblance le problème capital de la dynamique simple, et celui en particulier de la dynamique de la plongée.

Avant d'entamer la question proprement dite, il paraît indispensable de mentionner deux tableaux empruntés partiellement à L. DOLLO, et qui donnent :

- I) les rapports respectifs du corps et des membres de certains Amniotes pélagiques;
- II) les rapports du corps, de la queue et de la tête.

Les mesures ont été effectuées par différents auteurs, L. DOLLO, P. GERVAIS, G. E. QUINET, etc...

##### I) Rapports corps-membres :

<i>Mosasaurus</i> :	1/13 ( <i>Mos. lemonieri</i> )
<i>Ichthyosaurus</i> :	1/8 ( <i>I. quadriscissus</i> )
<i>Orca</i> :	1/7 ( <i>O. gladiator</i> )
<i>Plesiosaurus</i> :	1/4 ( <i>P. dolichodeirus</i> )
<i>Megaptera</i> :	4/11 ( <i>M. longimana</i> )
<i>Dermochelys</i> :	4/7 ( <i>D. coriacea</i> )
<i>Varanus</i> :	1/6 ( <i>V. salvator</i> )
<i>Tursiops</i> :	1/8 ( <i>T. truncatus</i> )
<i>Neo-balaena</i> :	1/11 ( <i>N. marginata</i> )
<i>Balaenoptera</i> :	1/9 ( <i>B. borealis</i> )
<i>Hyperoodon</i> :	1/10 ( <i>H. ampulstus</i> )

<i>Delphinus</i> :	1/7	( <i>D. delphis</i> )
<i>Globicephalus</i> :	1/5	( <i>G. ventricosus</i> )
<i>Physeter</i> :	1/10	( <i>Ph. macrocephalus</i> )
<i>Ziphius</i> :	1/9	( <i>Z. cavirostris</i> )
<i>Otaria</i> :	1/3	( <i>O. byronia</i> ) (mesure des membres antérieurs antérieurs).
<i>Odobenus</i> :	2/7	( <i>O. rosmarus</i> )
<i>Monodon</i> :	1/10	( <i>M. monoceras</i> )
<i>Hainosaurus</i> :	1/13	( <i>H. bernardi</i> )
<i>Halicorne</i> :	1/8 à 1/9	( <i>H. australe</i> ) (dugong)
<i>Manatus</i> :	1/9, 1/10	( <i>M. latirostria</i> ) (lamantin)
<i>Phoca</i> :	1/7 à 1/8	( <i>P. vitulina</i> )
<i>Amblyrhynchus</i> :	1/6	( <i>A. cristalus</i> ).

Pour *Plioplatecarpus marshi*, en admettant pour le corps une longueur de 5,50 m, la longueur humérus, cubitus et radius = 27 cm. En accordant au restant du membre une valeur de 3/5 de la longueur totale, on arrive à une approximation totale de 70 cm.

*Plioplatecarpus* : 1/8 (*P. marshi*)

## II) Rapports corps-queue-tête.

	Tête	Queue
	—	—
<i>Mosasaurus</i> ... ..	1/11	≤ 4/11
<i>Plesiosaurus</i> ... ..	1/10	3/10
<i>Dermochelys</i> ... ..	1/8	1/5
<i>Varanus</i> ... ..	1/14	5/8
<i>Plioplatecarpus</i> ... ..	1/10	5/10
<i>Amblyrhynchus</i> ... ..		± 5/8

À côté de cela, les Hydrophiidae possèdent également une tête extrêmement petite (G. A. BOULANGER, 1890, p. 402).

L'utilité de tels tableaux réside dans l'idée suivante : il est évident que le mode de locomotion, et à fortiori de plongée, est lié au développement de la ceinture scapulaire et des membres en général, à l'importance et à la puissance de la queue, à la flexibilité et au gabarit général du corps.

Les Hydrophiidae par ex. possèdent un corps aplati bilatéralement, dépourvu d'écaillés transverses sur la face inférieure.

Ils sont, de plus, pourvus d'une queue fort comprimée en palette nataire. Leur mobilité se conçoit aisément par des ondulations dans le plan horizontal, complétées par une action de la queue. Des mouvements rectilinéaires sont également possibles.

*Amblyrhynchus cristatus* des Iles Glapagos a été observé en mer. Excellent nageur, il se nourrit exclusivement d'algues. Il nage avec les membres collés au corps, et se propulse par un mouvement ondulatoire du corps et de la queue (J. R. SLEVIN, 1935, p. 17).

Le tronc chez les Chéloniens marins prend un aspect globuleux et aplati. Les palettes natatoires importantes, antérieures et postérieures, constituent par excellence les moyens de locomotion, les mouvements du genou étant d'une amplitude moins grande que ceux du coude.

Les Pinnipèdes ont un mode de propulsion aquatique différent pour les Phocidae et les Otariidae.

Tandis que les premiers, comme *Phoca* LINNÉ, 1758, nagent par des flexions du corps dans le plan horizontal et vertical, associées à l'action des nageoires postérieures dont les faces plantaires sont orientées l'une vers l'autre (mouvements latéraux analogues à la queue des poissons), les seconds, tels *Otaria* PERON, 1816, utiliseraient leurs puissants membres antérieurs comme palettes; de plus leur échine peut se courber dans le plan vertical (S. FRECHKOP, 1955, p. 300).

Les Siréniens se meuvent par flexions lentes du corps en rapport avec la courbure du tronc. Les nageoires pectorales jouent un rôle très minime (G. PETIT, 1955, p. 976). Par contre la caudale aplatie transversalement, munie ou privée d'une encoche médiane, doit certainement avoir une importance considérable.

Le *Dugong* LACÉPÈDE, 1799, présente une queue relativement proche de celle des Cétacés.

La natation et la plongée des Cétacés est un problème qui a suscité dans les temps récents de multiples recherches.

Pour D. A. PARRY (1948-1949), repris par E. J. SLIJPER (1958-1961) et par de nombreux auteurs, l'élément moteur essentiel réside dans la queue, qui, suivant E. J. SLIJPER (1958, p. 115) exécute le même mouvement que l'homme grenouille muni de ses palmes.

La queue exerce dans un plan vertical, un mouvement pendulaire autour d'un centre de rotation situé juste en arrière de la nageoire caudale.

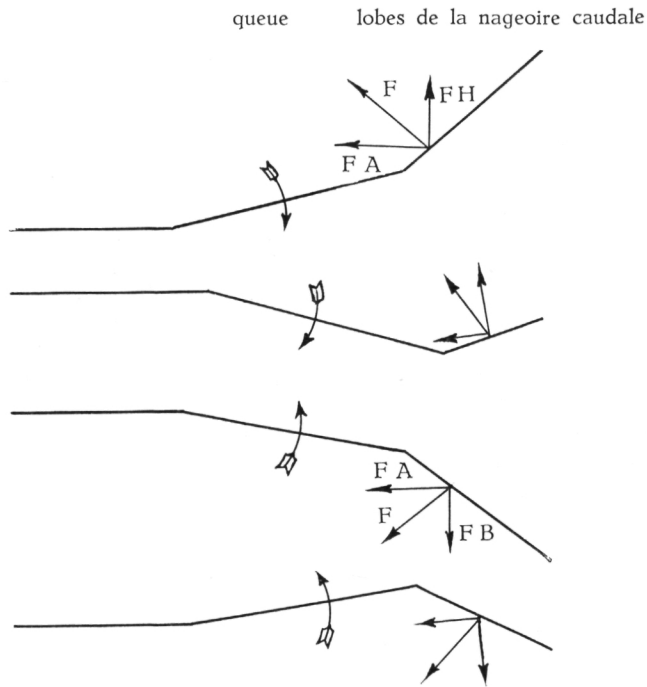
Les lobes de la nageoire caudale elle-même, exécutent des mouvements dans le plan vertical autour d'un centre correspondant à leur niveau d'insertion à la queue.

Un schéma très simple emprunté à E. J. SLIJPER (1958, p. 119) permet de comprendre l'action des différentes forces.

Chez *Globicephalus*, on pourrait peut-être y ajouter une légère influence motrice, compte tenu de la taille imposante de la palette natatoire par rapport à la taille générale du corps.

Avant d'essayer de comprendre la dynamique natatoire et la capacité de plongée du *Plioplatecarpus*, il semble nécessaire d'envisager brièvement ces deux phénomènes chez des Reptiles pélagiques à la fois pré-

## SCHEMA I.



La force  $F$ , qui provient de la résistance dans l'eau, peut être décomposée en une composante dirigée vers l'avant,  $F.A.$ , et une composante alternative dirigée vers le haut,  $F.H.$ , et vers le bas,  $F.B.$

A côté de cela, la mobilité de la queue dans le plan horizontal est également très grande.

Les nageoires pectorales joueraient, quant à elles, un rôle de stabilisateur.

décesseurs et contemporains des Mosasaures, les Plésiosaures et les Ichthyosaures.

Les premiers, adaptés parfaitement à la vie aquatique depuis le Rhétien se développent parfaitement dès le Lias inférieur.

Les adaptations successives de leur appareil locomoteur ont été parfaitement étudiées par D. M. S. WATSON (1924, 1951) et reprises par P. DE SAINT-SEINE (1955).

Le développement capital des palettes natatoires, qui atteignent chez *Plesiosaurus* le  $\frac{1}{4}$  de la taille du corps, associé à un allongement progressif et à une très grande flexibilité du cou, font des Plésiosaures des nageurs honorables, capables de marches arrières, et de fulgurants mouvements de tête.

La queue aplatie transversalement, joue un rôle de gouvernail et d'adjuvant de la motricité.

La dynamique de la locomotion chez les Ichthyosaures a été envisagée en détails par E. OEMICHEN (1938).

L'auteur attribue aux membres, et particulièrement aux membres antérieurs, un rôle de propulseur, tandis que la queue à hétérocercie inverse, et à lobe inférieur puissamment musclé oscillerait dans le plan horizontal.

En se fondant sur les données fournies à la fois par les Poissons et les Cétacés, il semblerait plus logique de concevoir la queue comme l'organe locomoteur par excellence, les membres servant de stabilisateurs et d'auxiliaires moteurs.

L'analyse du mécanisme de la plongée est pertinente. Le Cétacé, pour plonger profondément, sonde et se place verticalement la tête en bas. L'animal abaisse et élève la queue en un mouvement de battement qui soulève la région distale du corps. La force appliquée loin du centre de gravité provoque à la fois un basculement, ainsi qu'un mouvement en rapport avec le rôle propulseur de la queue.

Un schéma repris de GUNTHER (1949) explique clairement les divers mouvements de la nageoire caudale, lors de la remontée suivie d'une nouvelle plongée, de *Balaenoptera physalus* LINNAEUS, 1758.

Voir schéma emprunté à E. J. SLIJPER, 1958, p. 112.

SCHEMA II.

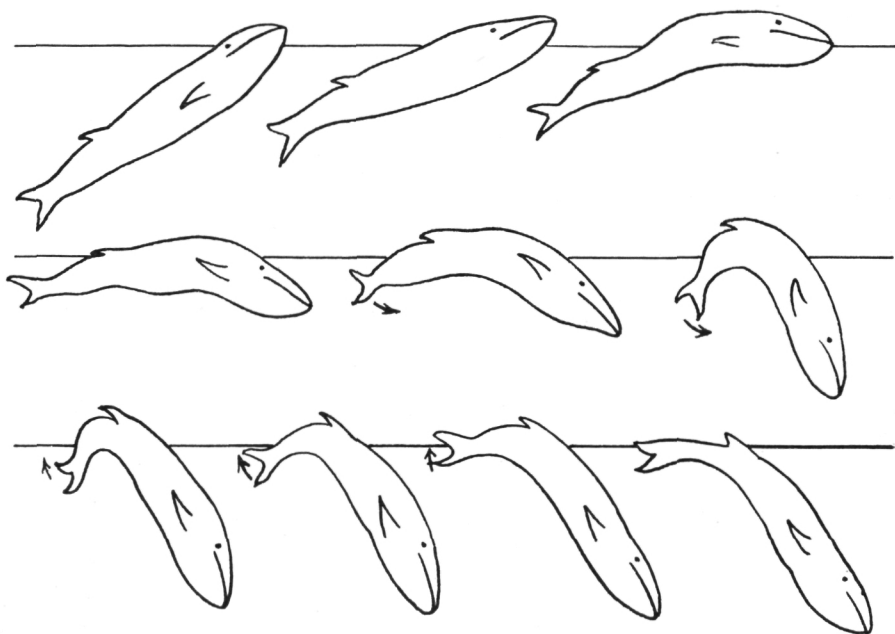
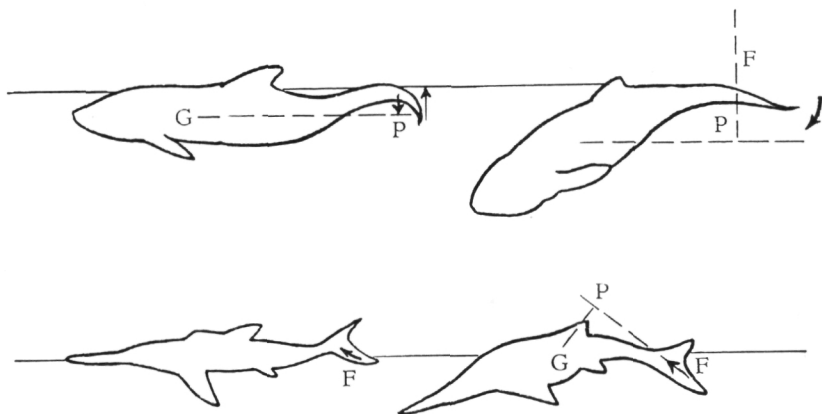


Schéma de la remontée et de la plongée suivante d'un Rorqual commun, nageant à grande vitesse.

L'évent émerge.

(D'après GUNTHER, 1949.)

SCHEMA III.



A gauche, et de haut en bas, un Cétacé et un Ichthyosaure, naviguant en surface. A droite, un Cétacé plongeant et un Ichthyosaure s'appêtant à plonger (d'après OEMICHEN, E., 1938).

G. = centre de gravité.

F. = force de propulsion.

G. P. = bras de levier de la force F., réduit chez l'Ichthyos, par suite de F. inclinée et non verticale.

Ces observations rapprochées de celles de E. OEMICHEN permettent de comprendre pourquoi la queue hétérocère de l'Ichthyosaure ne provoque qu'un couple de basculement insuffisant pour en faire un plongeur émérite.

(Voir schéma emprunté à C. DECHASEAUX, 1955, p. 400.)

En effet, le lobe inférieur de la queue doit être courbé, pour que la force propulsive passe au-dessus du centre de gravité.

L'Ichthyosaure, s'il est nageur raisonnable, en rapport avec la surface de sa queue, est de toutes façons un très médiocre plongeur.

Si l'on en revient maintenant au *Plioplatecarpus*, le problème peut se résumer brièvement en deux questions :

- I. Comment nageait-il ?
- II. Comment plongeait-il ?

L. DOLLO (1892, p. 251), se fondant sur le faible développement des neurapophyses et des haemapophyses, attribue à *Plioplatecarpus* une queue de grande taille certes, puisqu'elle correspond à la moitié de la taille globale de l'individu, mais sans rapport aucun avec la palette puissante de *Mosasaurus*.

De plus, l'importance de l'omoplate, le caractère massif de l'humérus, du cubitus et du radius indiquent le rôle capital du membre antérieur dans la locomotion et dans la plongée (L. DOLLO, 1904, p. 213).



L'étude du membre antérieur de *Plioplatecarpus marshi*, permet par analogie de lui attribuer une longueur correspondant approximativement au 1/8 de la longueur totale, alors que pour *Mosasaurus* et *Hainosaurus*, le rapport est de 1/13.

Il est évident que la locomotion des deux derniers genres est simple. Les mouvements de la queue sont associés à ceux du corps dans le plan horizontal. Les membres sont auxiliaires et stabilisateurs.

*Plioplatecarpus*, lui, doit compenser la faiblesse relative de sa queue par sa longueur, sa souplesse, et par le rôle non négligeable de ses membres antérieurs. Pour la plongée, tout ce qui a été observé à propos des Ichthyosaures s'applique avec une plus grande rigueur encore.

L'animal ne possède pas les moyens matériels d'effectuer une plongée profonde.

#### V. Opercule tympanique calcifié.

Avant d'examiner ce point, il est indispensable de revoir à très grands traits la structure et l'évolution de l'oreille moyenne chez les Reptiles.

Celle-ci est étroitement liée à l'articulation des mâchoires, qui a lieu entre le carré (partie distale du palato-carré) et l'articulaire (partie distale du cartilage de Meckel).

Chez le lézard, la membrane tympanique s'insère au bord vertical postérieur du carré, et à l'apophyse rétro-articulaire de la mandibule.

La transmission des vibrations à la fenêtre ovale se fait par la columelle ou stapes, elle-même constituée de deux parties :

- une proximale ou stapédiale en rapport avec la fenêtre ovale,
- une distale, cartilagineuse, en connexion avec la membrane tympanique constitue l'extra-columelle.

L'extracolumelle possède deux apophyses :

- une dorsale en rapport avec le processus para-occipital,
- une apophyse à direction inférieure.

La première chez l'adulte, se transforme en un ligament, sauf à sa partie supérieure, qui devient le nodule intercalaire de Versluys.

Ce schéma présente d'importantes modifications chez les Tortues et chez les Serpents.

La Tortue marine ne présente pas de tympan à la partie extérieure de la tête. D'épaisseur importante, il est séparé de la peau par un tissu conjonctif lâche.

L'extracolumelle cartilagineuse est reliée lâchement au tympan et permet des mouvements souples. La columelle elle-même, montre une grande mobilité.

La cavité osseuse tympanique est limitée en coupe par le carré. L'articulation columelle-extracolumelle se fait par synchondrose et non par amphiarthrose (H. M. DE BURLET, 1934).

L'Ophidien est dépourvu de tympan, de cavité tympanique et de trompe d'Eustache. Une longue tige columellaire avec un bourrelet cartilagineux externe joue contre le milieu du carré. La base de la columelle est en relation étroite avec un système de sinus périlymphatiques entourant l'oreille interne. En fait, il n'y a plus de traces d'oreille à proprement parler. Cependant, le serpent entend parfaitement (H. GADWOW, 1909, A. D'A. BELLAIRS et G. UNDERWOOD, 1951).

Entre le carré et la pointe de la columelle, on note la présence d'un petit nodule cartilagineux qui correspond peut-être à l'extracolumelle.

*Mosasaurus* présenterait une membrane tympanique mince proche de celle des Varanidae. Son extracolumelle (au plus partiellement ossifiée) et son quadratum lacertilien en ferait un nageur ordinaire de surface.

*Plioplatecarpus* montre les caractéristiques suivantes :

Extracolumelle à apophyse suprapédiale ou quadratique ossifiée, ainsi que l'expansion tympanique également ossifiée, soudée à la membrane tympanique calcifiée; le tout est une adaptation typique à la plongée. C'est pourquoi l'extracolumelle cartilagineuse normalement, est ici entièrement ossifiée (L. DOLLO, 1905, p. 127).

L'animal entend par conduction moléculaire osseuse, grâce à une bulle osseuse compacte et une chaîne interfenestrale osseuse, compacte également. Le mode d'audition se retrouverait chez le Cétacé (G. BOENINGHAUS, 1903, pp. 280, 282, 338, 343, 346).

*Ophthalmosaurus ienicus* SEELEY, 1874, Ichthyosaurien étudié par C. W. ANDREWS (1907, p. 202) présente une absence de membrane tympanique vibrante associée à une hypertrophie de la columelle, transmettant le son par conduction moléculaire à l'oreille interne (L. DOLLO, 1907, p. 160). L'adaptation à la plongée est évidente; l'animal, tout comme *Plioplatecarpus*, descendait à des profondeurs de 80 à 350 mètres.

La convergence avec les Cétacés est confirmée par le déplacement, dans la profondeur de la tête et du cou, des grands troncs vasculaires de la circulation cérébrale.

Sans intervenir dans cette controverse, il suffira de mentionner deux points qui méritent d'attirer l'attention :

I. L'appareil auditif mentionné rappelle dans ses grandes lignes l'Ophidien ou la Tortue.

II. *Ophthalmosaurus*, de par sa morphologie Ichthyosaurienne, est dynamiquement incapable d'une plongée profonde.

Le rappel continu de l'audition, chez les Cétacés, va nécessiter une mise au point du mécanisme de transmission des sons, aussi bien chez ceux-ci que chez les Pinnipèdes et les Siréniens.

Le Mammifère présente entre le tympan et la capsule optique, une cavité remplie d'air qui renferme les osselets de l'oreille. Cette cavité,

dans la plupart des groupes, est entourée d'os qui constituent une bulle auditive formée de façon assez variable.

L'os tympanique peut constituer la totalité de cette structure. Les osselets eux-mêmes, marteau et enclume, ont la signification suivante :

Le malleus correspond à l'articulaire, l'incus au carré des Reptiles. Le stapes, lui, en contact avec la fenêtre ovale, est l'homologue de l'hyomandibulaire.

Chez les Siréniens on observe la présence d'une membrane tympanique. Par contre, l'os tympanique ne forme pas de bulle tympanique. Le malleus, presque entièrement cartilagineux, est inclus dans la membrane du tympan. L'incus est cartilagineux, le stapes complètement ossifié. Le méat auditif externe est très petit. Cependant l'animal présente une étonnante acuité auditive. L'épaisseur des os du crâne exclut tout rôle de conduction osseuse.

Le Pinnipède possède un orifice auditif externe réduit, d'un diamètre d'environ 2 mm. Les muscles de l'oreille ont constitué un sphincter d'obturation de cette ouverture. La bulle tympanique est massive (V. B. SCHEFFER, 1958, p. 15).

Le fonctionnement de l'oreille et de l'ensemble de l'appareil auditif du Cétacé a donné lieu à de multiples hypothèses, et ce n'est que dans les temps tout-à-fait récents qu'une solution satisfaisante a été apportée à ce délicat problème.

T. BUCHANAN (1828) croyait que le son était conduit à la membrane tympanique par la trompe d'Eustache.

G. BOENNINGHAUS (1902), cité d'ailleurs par L. DOLLO, songeait à la bulle tympanique compacte comme collecteur de vibrations, qu'il nomme moléculaires, transmises par une chaîne interfenestrale osseuse et compacte, à la fenêtre ovale.

D. G. LILLIE (1910) songeait également à une conduction par l'intermédiaire de surfaces osseuses vibrant comme chez les Poissons. L'appareil auditif serait indépendant de la membrane tympanique.

M. YAMADA (1953) considère le conduit auditif externe comme vestigial : les os de l'oreille ne sont pas isolés au point de vue acoustique, et le tympano-périotique (bulle) est une unité dynamique de principe séismographique.

F. W. REYSENBACH DE HAAN (1957) envisage encore l'absence de rôle du conduit auditif externe dans la conduction des sons.

Et cependant, en dépit de toutes ces hypothèses plus ou moins fouillées, le Cétacé entend parfaitement. Alors que la limite supérieure de l'homme, est de 15 à 20.000 Herz, le dauphin de Floride réagit à des fréquences de 150.000 Herz et, de ce fait, capte très aisément les émissions d'Asdic.

Le schéma de l'audition aérienne classique des Mammifères est trop connu pour le reprendre. Toutefois la situation de l'homme dans l'eau bouleverse ce mécanisme.

Le bruit, pour être perçu, devra posséder une intensité plus puissante de 50 décibels au moins, ce qui correspond à la mise hors circuit de l'oreille externe et moyenne. L'individu est incapable de localiser la source sonore. Les trains d'ondes sont transmis par l'intermédiaire des os du crâne vibrant comme une entité unique.

Il était somme toute logique de supposer un processus analogue chez le Cétacé. Toutefois celui-ci possède une ouïe particulièrement fine, et localise parfaitement la direction sonore, aussi bien dans le milieu aquatique qu'aérien.

Les dauphins mélomanes de Pindare et les observations d'Aristote sur la chasse à l'aide de bruits plus ou moins variés, en font déjà foi.

Il revient à F. C. FRASER et à P. E. PURVES (1954, 1959, 1960) l'honneur d'avoir élucidé cette énigme.

Ils observent d'abord l'absence de pavillon auditif. De petits vestiges musculaires peuvent persister dans la paroi du conduit auditif externe. Celui-ci peut être transformé en une véritable corde dont les parois sont des conducteurs du son infiniment plus efficaces que le tissu grasseux, le périotique ou les os du crâne adjacents.

La lumière du conduit auditif, lorsqu'elle existe, est remplie d'eau de mer, de cellules desquamées, avec parfois présence d'une masse de cire conique « wax plug » coiffant une expansion de la cavité tympanique, qui jouerait un rôle dans la transmission des sons aigus.

Le tympan lui-même n'est absolument pas calcifié comme le prétendait L. DOLLO; il est constitué de deux parties :

I. Une région dépourvue de fibres et analogue à la membrane flaccide des Mammifères terrestres. Elle peut se projeter dans le conduit auditif externe.

II. Un ligament fibreux, triangulaire, aplati et rattaché à un petit tubercule du manubrium du malleus.

Ce ligament serait l'homologue de la portion fibreuse de la membrane tympanique Mammalienne.

L'oreille moyenne, avec ses trois osselets de construction grossière, transmet finalement le son par l'intermédiaire de l'étrier, à la fenêtre ovale de l'oreille interne.

Ces osselets ne sont nullement ankylosés; leurs facettes articulaires sont munies de cartilage et d'une membrane synoviale. Le stapes lui-même n'est pas fixé rigidement dans la fenêtre ovale; cette impression est uniquement due à la perfection du contact.

En conclusion, le processus auditif du Cétacé suivrait les voies suivantes :

fibres longitudinales du conduit auditif externe → ligament tympanique → osselets de l'oreille moyenne → fenêtre ovale et oreille interne, autrement dit, approximativement les voies classiques du Mammifère.

Un mot reste encore à dire de la bulle tympanique et de sa fonction. Le squelette auditif du Cétacé est essentiellement constitué de trois os : tympanique, pétreux et mastoïdien.

Chez les Mysticètes le tympanique est relié aux deux autres par deux fins pédicules, tandis que chez les Odontocètes, une seule bride sert de point d'attache. Cet os en forme de coquille entoure un évasement de la cavité tympanique et présente une cavité en communication avec celle de l'oreille moyenne, le tout étant associé avec les sinus pneumatiques creusant les os entourant le périotique; ces extensions peuvent atteindre les régions pré-orbitaires et post-orbitaires de la base du crâne.

Les interprétations du rôle de la bulle tympanique étaient manifestement erronées et F. C. FRASER et P. E. PURVES ont finalement élucidé le problème en lui conférant un rôle dans l'équilibration des pressions de part et d'autre de la membrane tympanique.

Il est évident que cette revue rapide du mécanisme auditif des Cétacés laisse de côté de nombreux points sur lesquels la lumière a été jetée par les deux auteurs précédemment cités.

Le but était essentiellement de montrer que les conceptions de l'audition des Cétacés de L. DOLLO, appuyées sur les thèses de G. BOENNINGHAUS (1903), étaient fausses.

Il n'est nullement question d'une perte de la membrane tympanique, en tant que membrane vibrante, pas plus que d'une conduction osseuse.

La bulle tympanique, enfin, ne joue pas le rôle d'un collecteur de sons. Tous les rapprochements fonctionnels esquissés entre *Plioplatecarpus* et les Cétacés se révèlent en conséquence, erronés, sauf peut-être la convergence purement morphologique portant sur le quadratum bulloïde.

Une nouvelle étude des pièces 3.100 et 3.188 de *Plioplatecarpus houzeaui* DOLLO, 1889, est en cours. En effet, d'après L. DOLLO, non seulement l'opercule tympanique était calcifié, mais également l'extracolumelle, avec d'une part l'apophyse quadratique, logée dans la fossette extracolumellaire du quadratum, et d'autre part l'expansion tympanique ossifiée, et de plus soudée à la membrane tympanique calcifiée.

Des examens radiographiques et thomo-radiographiques sont en cours actuellement; ils permettent d'espérer une explication plus rationnelle du mécanisme auditif de *Plioplatecarpus*.

## CONCLUSIONS GENERALES.

I. Aucun des arguments avancés par L. DOLLO, à savoir :

- a) dentition faible;
- b) position des orbites;
- c) canal basioccipital médian;
- d) forme du thorax et volume caudal;
- e) modification de l'appareil auditif;

ne peut être considéré comme une adaptation formelle à la plongée.

Au contraire, des doutes particulièrement sérieux peuvent être émis en ce qui concerne la circulation céphalique, la locomotion et la dynamique de la plongée.

De même, l'étude de l'appareil auditif et du mécanisme de transmission des sons ne tolère plus le rapprochement avec les Cétacés, qui avait été affirmé par L. DOLLO.

Il semble que, sans présomption exagérée, on puisse affirmer que *Plioplatecarpus* n'était pas un Mosasaurien plongeur de grandes profondeurs, quitte, à partir de ces données purement négatives, à lui attribuer un mode de vie et une alimentation malgré tout différents de ses cousins prédateurs *Mosasaurus*, *Hainosaurus* et autres.

Si *Plioplatecarpus* plongeait, il plongeait probablement mal, et son aire d'action devait se limiter au maximum, aux 20 premiers mètres à partir de la surface.

II. Un certain nombre de remarques doivent encore être formulées, qui donnent un simple aperçu des multiples problèmes physiologiques qui sont résolus par l'animal plongeur.

A) Appareil circulatoire :

On constate la présence de « retia mirabilia », ou réseaux capillaires, intercalés sur le trajet d'artères. De tels réseaux existent chez les Cétacés et les Pinnipèdes. De plus, de véritables réseaux veineux se rencontrent dans la cavité abdominale.

Il faut encore mentionner la dilatation des veines du foie et de la veine cave inférieure, et la présence des grandes veines du canal de la moelle épinière.

Ces particularités doivent vraisemblablement compenser les différences de pression, qui peuvent dans certains cas se manifester entre la cage thoracique et la cavité abdominale.

Quant à la circulation céphalique des Cétacés, elle est entièrement assurée par les artères méningées, qui proviennent elles-mêmes des artères méningées spinales, intrarachidiennes.

L. DOLLO a esquissé un rapprochement entre *Plioplatecarpus* et les Cétacés dans ce domaine. Toutefois, Ch. DEVILLERS (1943, pp. 58-59)

a démontré que cette circulation céphalique était beaucoup moins protégée que chez les Chéloniens et les Crocodiliens.

Il faut enfin rappeler que L. DOLLO, se fondant sur un supra-occipital échancré d'*Ophthalmosaurus ienicus* SEELEY, 1874, défendait l'idée que, chez les Ichthyosauriens, l'entrée des gros vaisseaux pairs destinés à assurer la circulation céphalique, se faisait par le foramen magnum.

Il y voyait une adaptation à la plongée analogue à celle des Cétacés. Depuis, il a été dynamiquement prouvé que l'Ichthyosaure était un médiocre plongeur.

B) Les adaptations respiratoires, sanguines et vasculaires :

Chez le Cétacé et le Pinnipède elles sont multiples; elles ne permettent toutefois aucun rapprochement avec *Plioplatecarpus*, et comme telles, ne seront pas envisagées.

C) Le facteur métabolique :

Le facteur métabolique autorise une comparaison non dépourvue d'intérêt avec certains Reptiles, et par extension, avec *Plioplatecarpus*.

Les Cétacés et les Pinnipèdes sont des homéothermes parfaits; de plus ils sont en général les hôtes d'eaux très froides, et de ce fait exposés à d'importantes déperditions caloriques.

Pour remédier à cet inconvénient, plusieurs moyens sont utilisés :

- 1) un panicle adipeux;
- 2) l'élévation du métabolisme;
- 3) la réduction du flux sanguin sous-épidermique.

Si l'on envisage maintenant les Reptiles poïkilothermes marins, et principalement les grosses tortues marines, l'*Amblyrhynchus* et les Hydrophiidae, on doit d'abord rappeler certaines données sur la température des océans.

Ainsi si à l'Equateur la température moyenne est de 27°, aux 30<sup>es</sup> parallèles Nord et Sur elle tombe à 20° (A. CAPART, 1960).

D'autre part, toujours dans le cas d'une température de surface de 25°, on constate à 200 mètres de profondeur, une température de 17°, et de 16,5° à 300 m.

Les tortues marines de belle taille et, à fortiori, l'*Amblyrhynchus* et les Hydrophiidae vivent dans des mers où la température est maintenue entre 20° et 25°. Les tortues ont une température toujours supérieure de 1° à celle du milieu ambiant. La carapace retarde évidemment la déperdition de chaleur (P. PORTIER, 1938).

On a pu observer au large des Açores ou des Iles du Cap Vert, des tortues endormies avec une température de 1,5° inférieure à celle de la mer.

Il faudrait donc supposer que *Plioplatecarpus*, animal plongeur de grandes profondeurs, devant affronter des différences thermiques redoutables pour son activité, devait avoir des moyens de lutte efficaces contre la déperdition calorique. Soit une carapace ou un panicule adipeux important, ce qui ne semble pas être le cas, soit une réduction du flux sanguin sous-épidermique, soit enfin une augmentation de métabolisme par unité de surface, hypothèse qui semble la plus probable, puisque des observations de cet ordre ont été faites chez les grandes tortues marines (F. BENEDICT, 1932).

Il faut d'ailleurs rappeler que l'aire de plongée de ces tortues est proche de la surface.

On est de toutes façons excessivement loin des 80 à 350 mètres que L. DOLLO attribuait à *Ophthalmosaurus* et à *Plioplatecarpus*, et des 150 brasses que le même auteur attribuait généreusement à *Globidens fraasi*.

Ces trois petites remarques semblent confirmer par une optique indirecte, l'incapacité de *Plioplatecarpus* de plonger à des profondeurs considérables.

#### RÉSUMÉ.

La thèse de L. DOLLO est fondée sur cinq arguments spécieux :

- a) dentition faible;
- b) orbites tournées vers le haut;
- c) canal basioccipital et canaux hypobasiliaires;
- d) thorax court, fortes nageoires antérieures;
- e) opercule tympanique calcifié.

Aucun de ces arguments n'est valable d'une manière absolue.



## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- ABERCROMBY, A. F.  
1922. *The senses of a snake.* (J. Bombay Nat. Hist. Soc., 28, p. 812.)
- ANGEL, F.  
1949. *Petit atlas des Amphibiens et des Reptiles.* (Fasc. I et II, Paris, N. Boubée.)  
1950. *Vie et Mœurs des Serpents.* (Payot, Paris, 316 p., 122 fig.)
- BAUR, G.  
1892. *On the morphology of the skull in the Mososauridae.* (J. Morph., 7, pp. 1-22.)
- BEAUREGARD.  
1894. *Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères.* (J. Anat., pp. 367-413, 3 pl.)
- BELLAIRS, A. d'A. and UNDERWOOD, G.  
1951. *The origin of snakes.* (Biol. Rev., vol. XXVI, n° 2, pp. 193-237.)
- BENEDICT, G. B.  
1932. *The physiology of large Reptiles, with special reference to the heat production of Snakes, Tortoises, Lizards and Alligators.* (Carn. Instit. of Wash., n° 425, 522 p., 106 fig.)
- BINET, L. et BOURLIERE, F.  
1948. *Problèmes de physiologie comparée.* (Masson, Paris, 1948, 84 p.)
- BOENNINGHAUS, G.  
1902. *Der Rachen von Phocaena communis. Eine biologische Studie.* (Zool. Jahrb., 17, pp. 1-92, 1 pl.)  
1903. *Das Ohr des Zahnwales, zugleich an Beitrag zur Theorie der Schalleitung.* (Zool. Jahrb., 19, pp. 189-360, 28 fig., 3 pls.)
- BOULANGER, G. A.  
1890. *Reptilia et Batrachia* (Londres.) (Non vu.)
- BRÜNER, H. L.  
1907. *On the cephalic veins and sinuses of Reptiles with description of a mechanism for raising venous blood pressure in the head.* (Amer. Journ. Anat., vol. 7, pp. 1-117.)
- BUCHANAN, T.  
1828. *Physiological illustrations of the organ of Hearing.* (London.) (Non vu.)
- CAMP, C. L.  
1942. *Californian Mosasaurs.* (Mem. Univ. Calif., vol. 13, n° 1, 68 p., 7 pl., 26 fig.)
- CAPART, A.  
1960. *Cours d'Océanographie.* (professé à l'Université Catholique de Louvain.)
- CASIER, E.  
1960. *Les Iguanodons de Bernissart.* (Inst. roy. Sc. nat. de Belg., 134 p., 49 fig.)
- COUTIERE, H.  
1949. *Le monde vivant.* (I, II, III, Ch. Béranger, Paris, 1008 p.)  
1955. *Le monde vivant. Histoire naturelle illustrée. Les Oiseaux — Les Reptiles — Les Batraciens — les Poissons — Les Chordés — Les Mollusques.* (Nouvelle édit. Liège, Ch. Béranger, 319 p., 18 pl.)
- DE BURLET, H. M.  
1934. *Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs.* (Handbuch d.v. Anat. Wirbeltiere, vol. 2, Part. II, pp. 1293-1432.)
- DECHASEAUX, C.  
1955. *Hearing in Ichthyosaurs.* (In *Traité de Paléontologie* de J. PIVETEAU, t. V, pp. 398-399.)
- DENTON, E. J.  
1963. *Les mécanismes de flottaison des organismes marins.* (Endeavour, Vol. XXII, n° 85, 1963, pp. 3-8, 10 fig. dans le texte.)

## DE SAINT SEINE, P.

1955. *Sauropterygia*. (In Traité de Paléontologie de J. PIVETEAU, t. V, pp. 420-458, 27 fig. dans le texte.)

## DEVILLERS, C.

1943. *Nerfs craniens et circulation céphalique de Plioplatecarpus marshi*. (Ann. Paléontol., t. XXX, pp. 47-59, 3 fig. dans le texte.)

## DOLLO, L.

1882. *Note sur l'Ostéologie des Mosasauridae*. (Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, vol. I, p. 55.)
1884. *Le Mosasaure*. (Revue des Questions scientifiques, vol. XVI, p. 648.)
1885. *Sur la présence d'un canal basioccipital médian et de deux canaux hypobasiliaires chez un genre de Mosasauriens*. (Ann. Soc. scientif. de Brux., vol. IX, p. 332.)
1888. *Sur le crâne des Mosasauriens*. (Bulletin scientifique de Giard, vol. XIX, p. 1.)
1889. *Première note sur les Mosasauriens de Mesvin*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, vol. III, p. 271.)
1890. *Sur la présence du Plioplatecarpus marshi dans les musées de Haarlem, Leyde, Londres, Paris*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, vol. IV, p. 55.)
1891. *La vie au sein des Mers*. (Paris, Librairie J.-B. Baillière et Fils, 304 p., 46 fig.)
1892. *Nouvelle note sur l'ostéologie des Mosasauriens*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, vol. VI, p. 219.)
1892. *Sur l'origine de la nageoire caudale des Ichthyosauriens*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, t. VI, 8 p.)
1893. *Les lois de l'évolution*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie, Hydrologie, vol. VII, p. 164.)
1904. *Les Mosasauriens de la Belgique*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie, Hydrologie, vol. XVIII, p. 207.)
1904. *L'origine des Mosasauriens*. (Bulletin de la Société de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, vol. XVIII, p. 217.)
1905. *Un nouvel opercule tympanique de Plioplatecarpus, Mosasaurien plongeur*. (Bulletin de la Société belge de Géologie, vol. XIX, p. 125.)
1907. *Audition chez les Ichthyosauriens*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et d'Hydrologie, tome XXI, pp. 157-163.)
1909. *La paléontologie éthologique*. (Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, 1909, vol. XXIII, p. 377.)
1913. *Globidens fraasi, Mosasaurien mylodonte nouveau du Maestrichtien du Limbourg et l'éthologie de la nutrition chez les Mosasauriens*. (Archives de Biologie, vol. XXVIII, p. 609.)
1924. *Globidens alabamaensis*. (Archives de Biologie, tome XXXIV, fascicule 1, p. 167.)

## DORST, J.

1959. *Les Iles Glapagos et leur monde étrange. 1. Les îles — Flore et faune — Les Reptiles*. (La Nature, n° 3291, pp. 289-296, 11 fig. dans le texte.)

## DOWLING, H. G.

1959. *Classification of the Serpents: A critical review*. (Copeia, n° 1, 1959, pp. 38-52, 4 fig. dans le texte.)

## FRASER, F. C. et PURVES, P. E.

1954. *Hearing in Cetaceous*. (Bull. British Museum (Nat. Hist.), 2, n° 5, pp. 103-116, 2 pl.)
1959. *L'audition chez les Cétacés*. (Endeavour, vol. XVIII, n° 70, pp. 93-98, 6 fig. dans le texte.)
1960. *Hearing in Cetaceous*. (Bull. British Museum (Nat. Hist.), vol. 7, n° 1, pp. 1-140, 53 pl.)

## FRECHKOP, S.

1944. *Essai d'interprétation biologique de la structure des Cétacés*. (Bull. Mus. Hist. nat. Belg., vol. 20, pp. 1-22.)
1955. *Pinnipedia*. (In Traité de Zoologie par P. P. GRASSE, t. XVII, pp. 292-336.)

- GADOW, H.  
1901. *Amphibia and Reptiles*. (The Cambridge Natural History, tome VIII, 668 p., 1 carte, 181 fig.)
- GAWN, R. W. N.  
1948. *Aspects of locomotion of Whales*. (Nature, vol. 161, pp. 44-46.)
- GIAJA, J.  
1956. *Sur l'étendue des variations de l'intensité du métabolisme chez l'homéotherme et le poikilotherme*. (C. R. Soc. Biol. Paris, CL, n° 5, pp. 847-848.)
- GOODRICH, E. S.  
1930. *Structure and Development of Vertebrates*. (Macmillan, London, pp. 449-478.)
- GRASSÉ, P. P.  
1954. *Traité de Zoologie*. (Masson, tome 12, Vertébrés : Généralités, Embryologie topographique. Anat. comparée, Caract. biochimique, 1145 p., 773 fig.)
- GRAY, J. et PARRY, D. A.  
1948. *Aspects of the locomotion of Whales*. (Nature, 161, p. 199.)
- GRIFFIN, D. R.  
*Listening in the dark*. (Yale University Press. N. H., Conn., 413 p.)
- GUILLERME, J. et RIVOIRE, J.  
1955. *Traité de plongée*. (Paris, Dunod, 213 p., 55 fig.)
- HOWELL, A. B.  
1930. *Aquatic Mammals. Their adaptations to the life in the water*. (Springfield edit., Baltimore, U. S. A.)
- IRVING, L., SCHOLANDER, P. F. and GRINNEL, S. W.  
1941. *The respiration of the porpoise, Tursiops truncatus*. (Journ. Cell. Comp. Physiol., 17, p. 145.)
- IRVING, L., FISHER, K. C. and GRINNEL, S. W.  
1942. *The regulation of arterial blood pressure in the Seal during diving*. (Amer. J. of Phys., vol. 135, pp. 557-566.)
- KAUFFMAN, E. G. and KESLING, R. V.  
1960. *An upper Cretaceous Ammonite bitten by a Mosasaur*. (Contributions from the Museum of Palaeontology. The University of Michigan, vol. XV, n° 9, pp. 193-248, 9 pl., 7 fig.)
- KELLOG, W. N.  
1953. *Ultrasonic hearing in the porpoise*. (J. Comp. Phys. Psych., 46, pp. 446-450.)  
1958. *Echo-ranging in the porpoise*. (Science, 128, pp. 982-988.)  
1959. *Size discrimination by reflected sound in a bottlenose porpoise*. (J. Comp. Physiol. Psychol., 52, pp. 509-514.)
- KRÜGER, W.  
1958. *Der Bewegungapparat*. (Handbuch der Zoologie, 6 (1), pp. 81-176, 110 illustr.)
- LILLIE, D. G.  
1910. *Observations on the anatomy and general biology of some members of the larger Cetacea*. (Proc. Zool. Soc., 1910, pp. 769-792, 1 pl., 10 fig.)
- NICOL, J. A. C.  
1960. *The biology of marine animals*. (Sir Is. Pitman and Sons Ltd., London, 707 p.)
- NORRIS, K. S. and PRESCOTT, H.  
1961. *Observations of Pacific cetaceans in Californian and Mexican waters*. (Univ. California, Publ. Zool.)
- NORRIS, K. S., PRESCOTT, J. H., ASA-DORIAN, P. V. and PERKINS, P.  
1961. *An experimental demonstration of echolocation behaviour in the porpoise Tursiops truncatus (Montagu)*. (Biol. Bull., 120, 2, avril 1961, pp. 163-175, 4 fig. dans le texte.)
- OEMICHEN, E.  
1938. *Essai sur la dynamique des Ichthyosauriens longipinnati et particulièrement d'Ichthyosaurus burgundiae*. (Ann. Paléont., Paris, t. XXVII.)

- OGAWA, T. and ARIFUHU, S.  
1948. *On the acoustic system in Cetecean brains.* (Sci. Reports of Whales, Res. Inst., n° 2, pp. 1-30.)
- OSBORN, H. F.  
1899. *A complete Mosasaur skeleton, osseous and cartilaginous.* (Science, N. S., vol. X, n° 260, pp. 919-925, 3 fig.)  
1906. *Adaptative modifications of the limb skeleton in aquatic Reptiles and Mammals.* (Amer. Acad. Sc. N. Y., vol. XVI, n° 9, part III, pp. 447-482.)
- PARRY, D. A.  
1949. *The swimming of Whales and a discussion of Gray's paradox.* (J. exp. Biol., vol. 26, pp. 24-342.)  
1949. *The anatomical basis of swimming in Whales.* (Proc. Zool. Soc. London, vol. 119, pp. 49-60.)
- PETIT, G.  
1955. *Sirenia.* (In *Traité de Zoologie* par P. P. GRASSÉ, t. XVII, pp. 918-1001.)
- PORTIER, P.  
1938. *Physiologie des animaux marins.* (Flammarion, Paris, 1938, 252 p.)
- REYSENBACH DE HAAN, F. W.  
1957. *Hearing in Whales.* (Acta otolaryngologica : Supplementum 134, pp. 1-114, 41 fig., Stockholm.)
- ROCHON-DUVIGNEAU, A.  
1940. *L'œil des Cétacés.* (Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, vol. 16, pp. 57-91.)
- ROMER, A. S.  
1945. *Vertebrate Palaeontology.* (University Chicago Press, 687 p.)  
1950. *The Vertebrate body.* (W.B. Saunders and Company, Philadelphie et Londres, 643 p., 363 fig.)  
1956. *Osteology of the Reptiles.* (Chicago Univ. Press, 772 p., 248 fig.)
- SCHEFFER, V. B.  
1958. *Seals, Sea-Lions and Walruses. A review of the Pinnipedia.* (London : Oxf. Univ. Press, 179 p.)
- SHEVILL, W. E. and LAWRENCE, B.  
1953. *Auditory responses of a bottlenosed porpoise, Tursiops truncatus to frequencies above 100 kc.* (J. Exp. Zool., 124, pp. 147-165.)  
1956. *Food-finding by a captive porpoise (Tursiops truncatus).* (Breviora, Mus. Comp. Zool., Harvard, 53, pp. 1-15.)
- SCHOLANDER, P. F.  
1940. *Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds.* (Hvaelaadets Skrifter, n° 22, Oslo, pp. 1-131.)
- SCHOLANDER, P. F. and IRVING, L.  
1941. *Experimental investigations on the respiration and diving of the Florida Manatee.* (J. of cell. a. comp. Physiol., vol. 17, pp. 169-191.)
- SCHOLANDER, P. F., IRVING, L. and GRINNEL, S. W.  
1942. *Aerobic and anaerobic changes in seal muscles during diving.* (J. Biol. Chem., vol. 142, p. 431.)
- SLEVIN, J. R.  
1935. *An account of the Reptiles inhabiting the Galapagos islands.* (Bull. N. Y. Zool. Soc., XXXVIII, n° 1, pp. 1-24.)
- SLIJPER, E. J.  
1958. *Walwissen.* (Drukkerij en Uitgeverij v/h. C. de Boer Jr. N. V. Amsterdam - Hilversum - Den Helder. D.B. Centen's Uitgevermaatschappij. Amsterdam, 513 p., 228 fig. dans le texte.)  
1961. *Riesen des Meeres. Eine Biologie der Wale und Delphine.* (Berlin - Göttingen - Heiderberg, Springer Verlag, 119 p., 80 illustr.)
- SMITH, M. A.  
1926. *Monograph of the Sea-Snakes. (Hydrophiidae).* (London, British Museum, 1926, 130 p., 2 pl.)

1935. *The sea snakes.* (Copenhagen, Dana Reports, n° 8, 6 p., 1 fig., 1 carte.)
1938. *Evolutionary changes in the middle ear of certain Agamid and Iguanid lizards.* (Proc. Zool. Soc. London, 108, part III, pp. 543-549.)
1943. *Serpentes.* (London, Taylor and Francis, 583 p., 1 carte, 166 fig.)
- TRESSLER, D. K. and Mac W. LEMON, J.  
1951. *Marine products of commerce.* (Rh. Publish. Corp., 782 p.)
- TUMARKIN, A.  
1955. *On the evolution of the auditory conducting apparatus; a new theory based on functional considerations.* (Evolution, vol. IX, n° 3, pp. 221-243.)
- VANDEBROEK, G.  
1961. *Eléments d'Anatomie comparée des Chordés* (professés à l'Université Catholique de Louvain, 480 p., 239 fig.)
- VIALLETON, L.  
1911. *Eléments de Morphologie des Vertébrés. Anatomie et Embryologie comparée par paléontologie et classification.* (Paris, Doin et Fils, 790 p.)
- VLADYKOW, V. D.  
1944. *Etude sur les Mammifères aquatiques, III. Chasse, biologie et valeur économique du Marsouin blanc ou Beluga Delphinapterus leucas du fleuve et du Golfe St-Laurent.* (Départ. Pêcheries Proc., Québec, 194 p.)
- VOLSØE, H.  
1956. *Sea Snakes.* (Galather Deep Sea Exp., London, pp. 87-95.)
- WATSON, D. M. S.  
1953. *Evolution of the Mammalian ear.* (Evolution, vol. VII, n° 2, pp. 159-177.)  
1953. *The evidence afforded by fossil Vertebrates on the nature of evolution.* (In Jepsen, G. L., Mayr, E. and Simpson, G. G., Genetics Paleontology and Evolution, 1949, pp. 45-63.)
- WILLISTON, S. W.  
1898. *Mosasaurus.* (Univ. Geol. Surv. Kansas, vol. 4, pp. 83-221, pl. 8-72.)  
1904. *The relationships and habits of the Mosasaurus.* (Journ. of Geol., vol. XII, n° 1, pp. 43-51.)  
1914. *Water Reptiles of the past and present.* (Chicago Univ. Press, 251 p., 131 fig.)  
1925. *The osteology of Reptiles.* (Published posthumously, arranged and edited by W. K. Gregory, Cambridge : Harvard Univ. Press, 300 p., 191 fig.)
- WISLOCKI, G. B.  
1935. *The lungs of the Manatee (Trichechus latirostris) compared with those of other aquatic Mammals.* (Biol. Bull., vol. 68, p. 385-396.)
- YAMADA, M.  
1953. *Contribution to the anatomy of the organ of hearing of Whales.* (Sci. Rep. Whales Research Inst. Japan, n° 8, pp. 1-79, 29 fig.)

