

DIVERSITÉ DES CROCODILIENS DU CRÉTACÉ SUPÉRIEUR ET DU PALÉOÈNE. INFLUENCES ET LIMITES DE LA CRISE MAASTRICHTIEN-PALÉOCÈNE ET DES "TERMINAL EOCENE EVENTS".

Denis VASSE¹ et Stéphane HUA²

1 : Musée des Dinosaures, 11260 Espéraza, France.

2 : Laboratoire de paléontologie du Museum national d'Histoire naturelle,
U.R.A. 12, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Résumé : L'étude de la diversité des crocodiliens au cours du Crétacé supérieur et du Paléogène permet de suivre la manière dont ce groupe a réagi à la crise K/T et aux "Terminal Eocene Events". Il est nécessaire de ne pas traiter les crocodiliens comme une entité homogène d'un point de vue taxinomique et écologique : la distinction de quatre modes de vie met en évidence l'importance du remplacement des anciennes lignées crocodiliennes (mésosuchiens) par les modernes (eusuchiens) et relativise l'influence de la crise Crétacé-Paléocène. L'étude de diversité générale, par types écologiques, ainsi que les taux d'extinctions et d'apparitions montrent que les changements survenant parmi les crocodiliens sont progressifs et non nécessairement synchrones avec les crises. Les variations assimilables à la limite K/T peuvent être en partie expliquées indépendamment de cette crise. Les limites climatiques indiquées par les crocodiliens correspondent bien aux changements de l'Eocène supérieur et définissent un cadre pour la crise K/T. Cela rappelle que l'étude des groupes ayant bien franchi une crise peut apporter des éléments pour mieux la définir, préambule nécessaire à son explication.

Mots Clés : Crocodylia, Diversité, Crises, Crétacé, Paléogène

Crocodylians Diversity during the Upper Cretaceous and Paleogene. Influences and limits of the Maastrichtian-Paleocene crisis and "Terminal Eocene Events".

Abstract : The study of the diversity of crocodilians during the Upper Cretaceous and Paleogene allows to observe how crocodilians have behave in the K/T crisis and Terminal Eocene Events. It is necessary to treat the crocodilians as a heterogenous group from the point of view of taxonomy and ecology, the distinction of four categories differentiating the way of life showing the importance of the replacement of the ancient crocodilian lineages (mesosuchians) by modern ones (eusuchians) and reducing the influence of the K/T events. The study of the general diversity, by ecological categories and the extinction and apparition rates show that there is a gradual replacement that is not synchronic with the crises. The events connectable with the indicated K/T boundary can be explained independently of this crisis. The climatic restrictions indicated by crocodilians are in agreement with the climatic alteration of the late Eocene and give a framework for the K/T crisis. This stresses the fact that the study of the survivors of a crisis can provide informations to define it better.

Key words : Crocodylia, Diversity, Crisis, Cretaceous, Paleogene

INTRODUCTION

Parmi tous les groupes qui furent confrontés aux événements marquant la fin du Crétacé, les Crocodylia constituent un des grands groupes de reptiles qui survécurent, le seul parmi les Archosauria. Non seulement ils survécurent, mais ils connurent encore quelques dizaines de millions d'années de succès évolutif.

Sur la base d'un bilan mondial de leur diversité, la démarche est ici d'examiner comment les différents Crocodylia se sont comportés sur une période de temps englobant la limite K/T et les "Terminal Eocene Events", afin de disposer d'un élément de comparaison.

Les différents types adaptatifs des crocodiliens sont rarement pris en compte : or on peut présumer que ces différences ont été importantes pour les modalités de survie, voire décisives. Quatre catégories écologiques ont donc été utilisées.

L'objectif n'est pas de proposer une hypothèse de plus pour expliquer la crise K/T, mais d'apporter un éclairage légèrement différent par l'étude d'un groupe survivant.

Les données utilisées pour l'établissement des courbes présentées sont disponibles auprès des auteurs.

NATURE DES DONNÉES

La réalisation d'un bilan sur les crocodiliens d'Europe du Crétacé supérieur et du Paléogène apporte une partie des données (Vasse, 1993a). Par ailleurs quelques références synthétiques permirent d'aborder ou de compléter ce travail : Kuhn, 1936 ; Langston, 1965 ; Berg, 1966 ; Steel, 1973, 1989 ; Buffetaut, 1978a, 1982a, 1987a, 1989 ; Carrol, 1988 ; Norell & Storrs, 1989 ; Gasparini, 1972, 1980, 1981, 1991, 1996 ; Rauhe & Rossmann, 1995 ; Wu *et al.*, 1996. La consultation de publications d'origine, des communications personnelles (Buffetaut, Storrs, Buscalioni), ainsi que la consultation de publications récentes ont apporté des précisions.

Plusieurs difficultés existent dans une telle démarche : il serait du reste illusoire de penser être exhaustif. Le but n'est pas de faire une révision de tous les taxons, ce qui serait hors de propos ici, mais

d'avoir une idée correcte de la diversité en fonction du temps afin de savoir quel genre d'informations on peut attendre de ce type d'analyse sur les crocodiliens. Les données nécessaires peuvent être rangées en trois grandes catégories : classification, datation et évaluation du mode de vie.

Classification :

Toute classification choisie est discutable. Les taxons fondés sur du matériel visiblement insuffisant (dents isolées non caractéristiques, vertèbres isolées, etc...) ont été écartés. Les lacunes ont été corrigées lorsqu'il était évident qu'un taxon devait être présent en un temps donné sans qu'on en ait trouvé de restes (cas des taxons "lazare"). Par défaut, il a été comptabilisé un genre dans le cas d'une famille "lazare". Quand cela a pu être fait, des taxons non encore décrits mais dont l'existence est connue ont été comptabilisés.

Le genre est l'unité de référence de cette étude. Le même travail réalisé pour les espèces ne donne pas de résultats fondamentalement différents, mais les espèces sont souvent plus discutables.

Pour les genres valides, l'attribution familiale peut dépendre des auteurs et les choix ne seront pas discutés ici : ces divergences ne changent pas la diversité générique.

Les travaux basés sur une démarche cladistique posent un autre problème : la notion de rang taxonomique n'y étant plus de règle, l'analyse de diversité devient malaisée. Les genres restent plus stables de ce point de vue et plus facilement transposables d'une classification à l'autre, tout en donnant une bonne précision. Néanmoins, une comptabilisation par famille a été testée.

Datation :

Un autre problème est celui de l'âge des gisements qui n'est pas toujours précisé par les auteurs ni toujours connu avec précision, l'indication d'une "formation" ne facilitant rien. Outre la recherche des indications stratigraphiques dans les publications d'origine quand elles n'étaient pas clairement rappelées dans les synthèses, la consultation de plusieurs publications a été nécessaire : Popenoe *et al.*, 1896 ; Petters, 1976 ; Brouwers & Hazel, 1978 ; Stucky, 1984 ; Gallagher *et al.*, 1986 ; Gasparini & Goñi, 1986 ; Frazier & Schwimmer, 1987 ; Suteethorn *et*

al., 1988 ; Van Valen, 1988 ; Pascual & Jaureguizar, 1990 ; Leduc 1996.

Il reste cependant de nombreuses imprécisions se traduisant par une marge d'erreur sur le nombre de taxons à un âge donné. Il est alors fait une moyenne des dénombrements "optimistes" et "pessimistes", arrondie à la valeur inférieure. Cette approximation est critiquable, néanmoins il n'est pas raisonnable de s'en tenir à une valeur maximale, et ne compter un taxon dans aucun étage parce que le fossile est mal daté introduirait en soi une erreur. Des vérifications ont été faites en travaillant par Epoques-Séries, afin de gommer cette approximation, et on ne constate pas de différence importantes dans l'allure générale des courbes. On ne peut exclure la possibilité que les approximations jouent toutes dans le même sens, bien sûr, mais cette hypothèse paraît peu probable.

Mode de vie :

Les crocodiliens ont connu, au cours de l'évolution, une plus grande diversité écologique que ce qu'on observe aujourd'hui. Les crocodiliens ont généralement été considérés jusqu'ici comme un groupe homogène, mis à part la distinction mésosuchiens-eusuchiens. Or les crocodiliens n'ont pas tous les mêmes adaptations, plus encore dans le passé qu'à présent : évaluer l'impact écologique de crises nécessite de tenir compte de l'écologie des organismes considérés.

Il est proposé d'étudier la diversité selon quatre groupes correspondant à quatre types adaptatifs :

- les crocodiles aquatiques francs, longirostres et piscivores tels que l'actuel gavial.

- les prédateurs terrestres à dents ziphodontes et membres allongés, sans strict équivalent actuel (les varans de Komodo peuvent en donner une idée, sans oublier que les crocodiles actuels, pourtant amphibiens, peuvent adopter le galop...).

- les broyeur sans équivalent actuel non plus au sens strict (si on restreint ce groupe aux crocodiles dotés de dents nettement différenciées et supposés être durophages).

- et enfin les généralistes, c'est à dire le modèle de la plupart des crocodiles actuels, capables de manger de tout et amphibiens.

Il y a bien sûr des cas pour lesquels il est difficile de "décider" s'il s'agit de tel ou tel type adaptatif. Il n'est pas certain que la distinction des broyeurs et des

généralistes soit très significative. De même la distinction entre généralistes et ziphodontes primitifs est par définition difficile. *A fortiori* ces adaptations sont toujours malaisées à préciser pour la physiologie. Les incertitudes conduisent à grossir les effectifs des "généralistes", type pris par défaut.

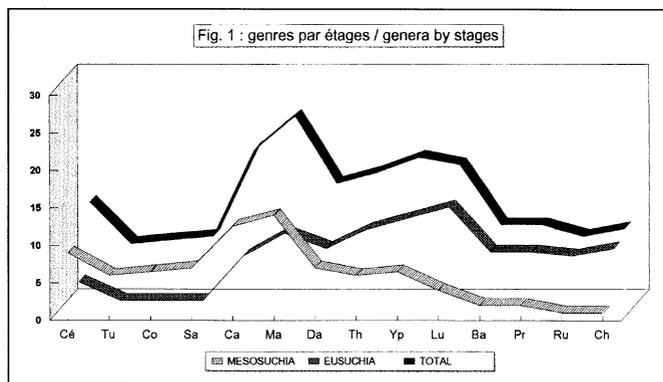
ANALYSES

Méthode :

Plusieurs analyses sont envisagées : d'une part l'analyse de diversité générale, visant à suivre le nombre de taxons (espèces, genres, familles) par unité géologique correspondant au temps (étages pour les espèces et genres, séries pour les familles). Comme il a été dit, la diversité générique est établie aussi par séries en guise de contrôle. Dans tous les cas la distinction est faite entre mésosuchiens et eusuchiens (crocodiles primitifs et modernes, pour simplifier). D'autre part, sur les données de diversité sont calculés les taux d'apparitions et de disparitions par étage. Ces taux sont ensuite calculés pour des étages amenés à un million d'années afin de corriger le biais des différences de durée. Enfin, l'analyse par type adaptatif : sur le même principe que l'analyse globale il s'agit là de suivre séparément quatre modes de vie (à savoir les généralistes, les longirostres piscivores, les broyeurs et les prédateurs terrestres). La distinction des types adaptatifs pour les taux d'apparitions et de disparitions aboutirait ici à des effectifs trop faibles pour que ces taux soient significatifs.

Analyse de diversité générale :

- *Genres par Etages* (Fig. 1) : pour les mésosuchiens et les eusuchiens il y a peu de taxons au début du Crétacé supérieur, surtout aux Turonien, Coniacien et Santonien. Ce n'est pas propre aux crocodiles, les restes de tétrapodes continentaux étant peu abondants (Buffetaut *et al.* 1981). Cette pauvreté des fossiles connus ne doit pas être interprétée comme une pauvreté de la faune crocodylienne mais plutôt comme un biais taphonomique. Par la suite, compte tenu de cette pauvreté d'information, l'étude commencera au Campanien.



La diversité totale chute à la limite K/T, pour augmenter un peu ensuite. Il est tentant de voir là les effets de la crise Crétacé-Paléocène, mais il y a plusieurs remarques à faire : d'une part les gisements paléocènes ne sont pas très abondants, notamment en Europe, et il y a donc un biais taphonomique. Ensuite la baisse de diversité est marquée pour l'ensemble des crocodyliens mais est plus nuancée quand on distingue mésosuchiens et eusuchiens : il y a en fait une courbe descendante depuis le Maastrichtien (celle des mésosuchiens) qui croise une courbe ascendante (celle des eusuchiens), chaque courbe n'étant marquée après le Maastrichtien que d'une dépression réduite ne donnant pas l'impression d'une crise importante. Pour les eusuchiens, il y a une interruption au Danien de la diversification plutôt qu'une crise.

Cela peut être dû en partie à une insuffisance de données au Paléocène. En outre la baisse de diversité générale peut s'expliquer par un retard (réel ou apparent) dans le remplacement des mésosuchiens par les eusuchiens se traduisant par un décalage des courbes.

Il faut ajouter que plusieurs gisements sont datés du Maastrichtien inférieur, et qu'en conséquence les disparitions fini-crétacées sont en partie antérieures à la limite K/T. Il est vrai qu'une occurrence fossile ne doit pas être assimilée à la réalité biologique : le dernier fossile connu a fort peu de chance de correspondre au dernier représentant d'un taxon. Mais ce qui est vrai pour les fossiles du début du Maastrichtien l'est pour ceux du Maastrichtien terminal.

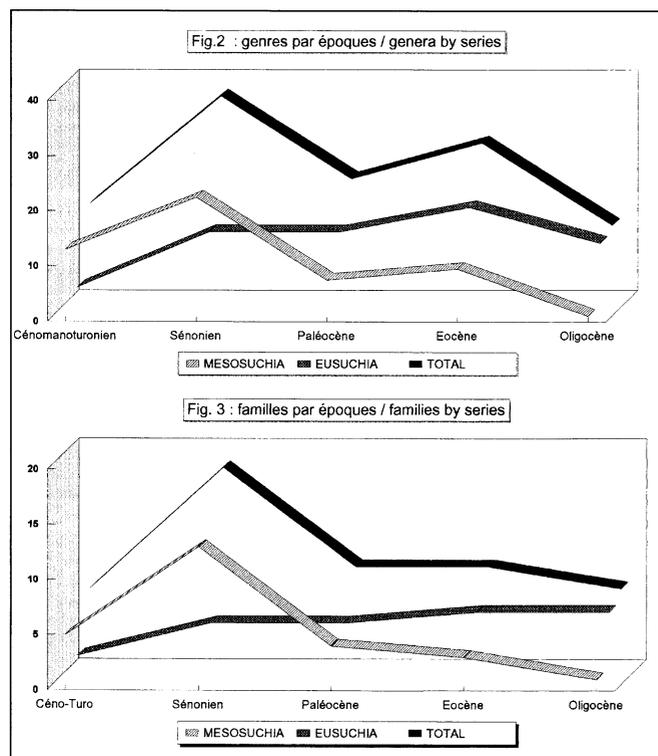
Si, à la fin du Secondaire, la diversité est due pour une bonne part aux mésosuchiens, c'est l'inverse à l'Eocène. Les mésosuchiens connaissent alors un lent déclin jusqu'à l'Oligocène (mais ils ne s'éteignent totalement que bien plus tard en Amérique du

Sud). Les eusuchiens connaissent eux une période prospère au début de l'Eocène avant d'accuser une chute de diversité au Bartonien, cette diversité restant relativement faible à l'Oligocène.

Là encore il est tentant de chercher un rapprochement avec les événements de la limite Eocène-Oligocène, mais cette fois les crocodiles sont en avance sur les "Terminal Eocene Events".

Travailler par Séries plutôt que par Etages simplifie bien sûr les courbes (Fig. 2). Cela permet de s'assurer que les estimations nécessaires pour les étages n'introduisent pas de biais important. Or les courbes de Genres par Séries présentent bien une allure comparable à celle des Genres par Etages.

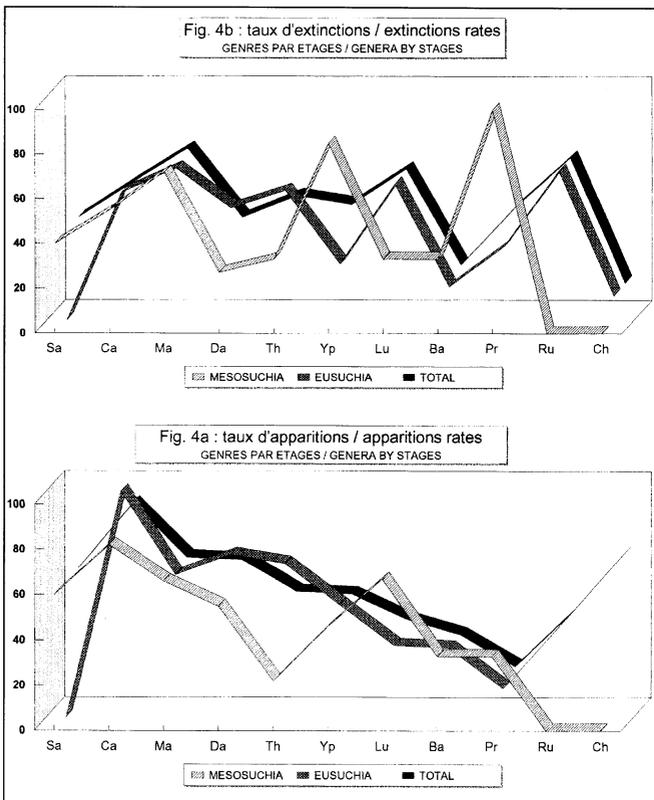
Familles par Séries (Fig. 3) : ces courbes montrent une diversité nettement plus importante au Crétacé supérieur qu'au Paléogène, et ceci est le reflet de la diversité des mésosuchiens. Le nombre de familles d'eusuchiens n'augmente que lentement et peu. Comparé à ce qu'on observe pour les genres et les espèces, ceci donne l'image de mésosuchiens diversifiés au niveau familial et d'eusuchiens diversifiés au niveau générique et spécifique. Du reste, il apparaît qu'à quelques exceptions près les grandes lignes évolutives des eusuchiens étaient en place avant le Tertiaire et que les crocodiles actuels en sont l'héritage.



Il est difficile de dire si cette différence de richesse en nombre de familles n'est pas un artefact de classification : les méso-suchiens ne sont du reste pas considérés comme un groupe monophylétique (Benton & Clark, 1988). Compte tenu de cette incertitude, ces courbes ne sont présentées qu'à titre de comparaison et reposent sur des données encore très discutées.

Taux d'apparitions et de disparitions :

Ces taux ont été calculés pour les genres par étages (Fig. 4). Les taux d'apparitions (Fig. 4a) sont les pourcentages de taxons présents dans un laps de temps et absents avant par rapport à tous les taxons de ce laps de temps, les taux d'extinctions (Fig. 4b) sont les pourcentages de taxons présents dans un laps de temps et absents du suivant par rapport à l'ensemble des taxons de ce laps de temps.

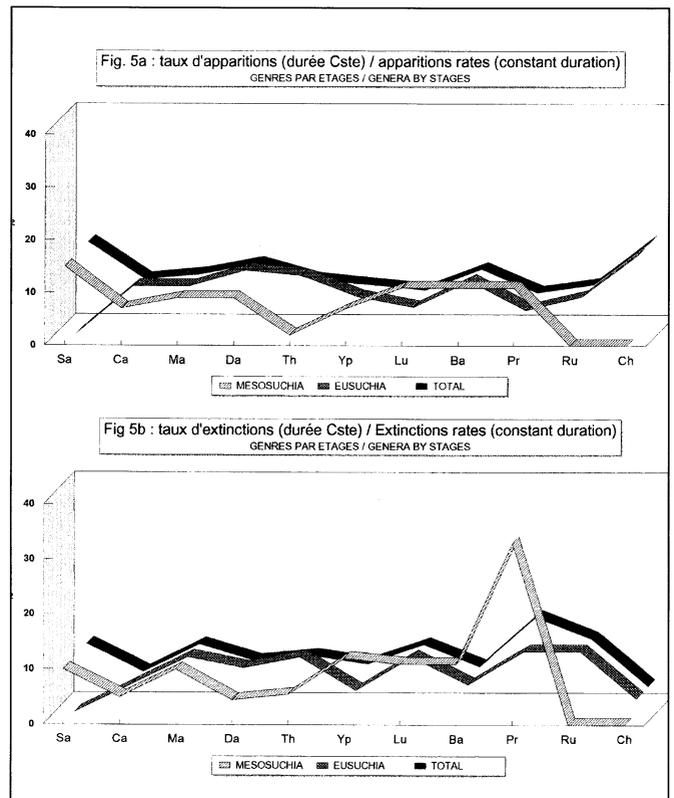


Les résultats pour le début du Crétacé supérieur ne sont guère interprétables pour les raisons déjà expliquées. Les taxons étant rares, un seul changement donne un pic important qui ne signifie rien. Les courbes ne sont donc données qu'à partir du Campanien.

Le fort taux d'apparitions à la fin du Crétacé correspond à la mise en place d'une faune crocodylienne nouvelle ou au début des enregistrements fossiles convenables. Le taux d'apparitions diminue ensuite. Les méso-suchiens sont affectés par un net déclin et connaissent au Tertiaire des sursauts dûs aux formes ziphodontes (prédateurs terrestres). Les eusuchiens présentent une plus grande régularité dans la diminution de leur taux d'apparitions, ce renouvellement devenant faible dans la seconde moitié de l'Eocène.

Les extinctions sont assez abondantes et s'il y a un pic correspondant à la limite K/T, il n'est pas unique, ces courbes ayant une allure en dents de scie.

Afin de corriger les effets de l'irrégularité de la durée des étages, ces taux ont aussi été établis pour des étages réduits à un million d'années. Cette correction ainsi apportée (Fig. 5), on se rend compte que l'aspect erratique des courbes d'extinctions est lissé : il n'y a guère de crise apparente, le pic du Priabonien pour les méso-suchiens étant dû à la très faible diversité : une seule disparition prend alors une grande importance relative. Les crocodiles n'offrent pas l'image d'un groupe affecté par une crise importante et brutale.



Analyse par types adaptatifs :

On observe que les généralistes sont toujours représentés (Fig. 6), mais il y a une importante diminution du nombre de genres au Danien. Le type broyeur, représenté depuis le Campanien, l'est ensuite toujours avec une légèrement plus grande abondance lors la première moitié de l'Eocène.

Les longirostres passent bien la limite Crétacé-Tertiaire, et c'est au Thanétien qu'on enregistre une baisse de diversité, pas très importante. Ils sont peu abondants au début du Crétacé supérieur et régressent beaucoup à la fin de l'Eocène. Il y a une interruption dans la représentation des crocodiles dans le milieu marin au cours du Crétacé supérieur, et ils ne retrouveront du reste pas totalement cette place puisque les crocodiles longirostres de la fin du Crétacé et du Tertiaire sont plutôt estuariens ou côtiers.

Il y a un accident chez les crocodiles terrestres à la crise K/T. On peut imaginer qu'ils ont été victimes des mêmes maux qui ont eu raison des dinosaures (sans qu'il faille voir là une identité écologique avec les théropodes). Néanmoins la disparition n'est pas totale au Paléocène et la diversité reprend à l'Eocène.

Une fois encore il est utile de distinguer ce qui se passe pour les mésosuchiens et pour les eusuchiens. Ceci permet de voir que les mésosuchiens (les Dyrosauridae) tiennent une part importante parmi les longirostres mais ils disparaissent au cours de l'Eocène.

Pour les prédateurs terrestres les mésosuchiens représentent aussi la plus grande part, seuls représentants de cette adaptation au Crétacé, bien que, peut-être, les Pristichampsinae seraient présents avant la limite K/T (Steel 1989), ce qui semble difficile à prouver sur des dents isolées. Ces mésosuchiens ziphodontes accusent une chute de diversité au Paléocène avant de redevenir abondants.

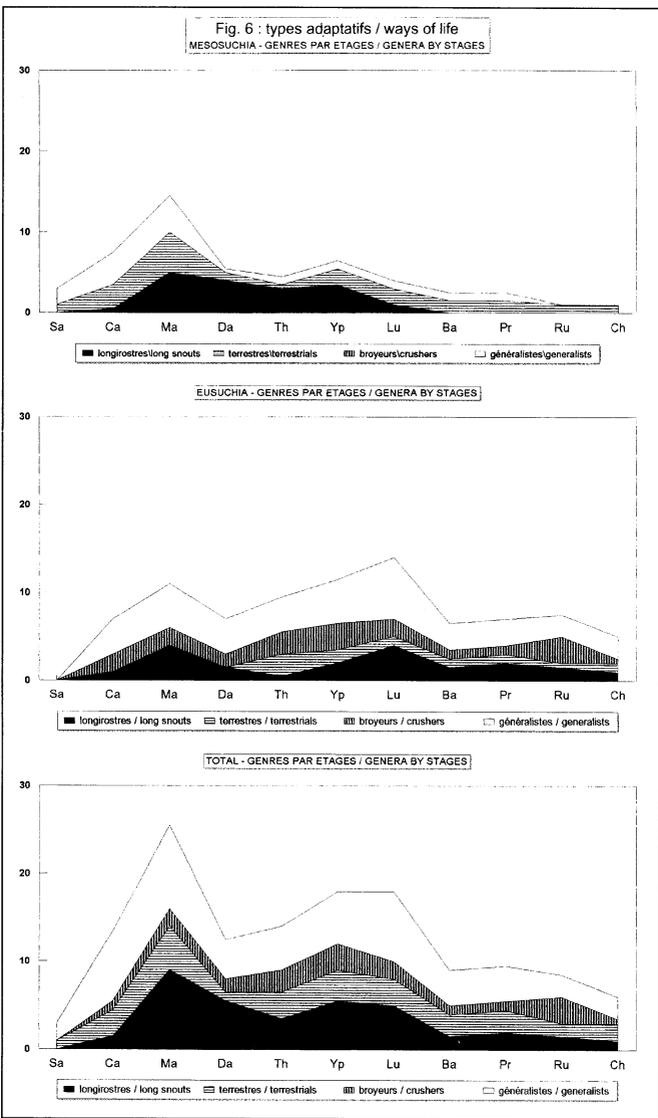
Le type broyeur n'est représenté que par les eusuchiens.

Enfin on observe que les généralistes mésosuchiens tiennent encore une place importante au Crétacé, mais qu'ils disparaissent lors de la limite K/T.

Dans l'ensemble, il n'y a pas d'évidence d'une relation franche et totale entre la crise K-T et les variations de diversité des crocodiles. Les généralistes et les terrestres sont affectés et cette baisse est subie principalement par les mésosuchiens. La fin du Crétacé et le Paléocène correspondent à des renouvellements.

Si les Dyrosauridae occupent bien cette période de temps, chez les eusuchiens il y a remplacement des thoracosaures par des Gavialidae primitifs ou apparentés.

De même il y a un renouvellement parmi les prédateurs terrestres : la plupart des mésosuchiens ziphodontes du Crétacé supérieur disparaissent, remplacés par de nouveaux représentants, mésosuchiens (sébécosuchiens notamment) et eusuchiens (pristichampsinés), qui vont connaître un succès certain au Tertiaire. Néanmoins le renouvellement est amorcé avant la limite K/T par les sébécosuchiens. Il faut remarquer qu'à part ces derniers, au Crétacé ce sont généralement des ziphodontes primitifs et que leur mode de vie n'était peut-être pas aussi nettement terrestre que pour leurs successeurs.



Au cours de la seconde moitié de l'Eocène la raréfaction des genres est imputable aussi bien aux eusuchiens qu'aux mésosuchiens et précède la limite Eocène-Oligocène. Quant au début de l'Oligocène, on y observe surtout de nouvelles espèces, plus que de nouveaux genres et les niches écologiques perdues ne sont pas reprises.

Ces changements nécessitent quelques explications. On peut se demander s'il y a un rapport entre le devenir des crocodiles et les changements de climats, et quelle est l'incidence des crises, directement ou indirectement par leurs effets sur les proies potentielles, de la pression d'autres animaux ou de la concurrence entre crocodiles.

INTERPRETATIONS :

Données générales sur les deux crises majeures de l'intervalle de temps considéré :

- Plusieurs explications ont été proposées pour la crise survenue à la fin du Maastrichtien.

Certains ont expliqué ces événements par la régression du Maastrichtien (Newell, 1962; Ginsburg, 1963, Archibald & Clemens, 1982), allant de pair avec des extinctions graduelles plutôt que brutales (Ginsburg, 1984 ; Sullivan, 1987), ce qui est contesté en ce qui concerne les dinosaures (Colbert, 1965 ; Buffetaut, 1987b), et de façon générale par D. A. Russel (1977). Cette régression aurait réduit l'habitat des organismes épicontinentaux et donné un climat de type continental, c'est-à-dire à saisons plus marquées, modifiant en tous cas les biotopes infralittoraux. Or comme le fait remarquer Buffetaut (1987b) il y a eu de nombreuses régressions (Haq *et al.*, 1987) non liées à une crise (Stanley, 1984). On peut constater que les crocodiles marins, qui ont franchi la crise, étaient côtiers.

La nature des changements climatiques est difficile à préciser. Si certains ont apporté des arguments en faveur d'un refroidissement (Krassilov, 1978; Archibald & Clemens, 1982), ce n'est pas la seule fois qu'un tel changement a eu lieu, ce qui n'a pas provoqué la disparition des dinosaures (Parrish *et al.*, 1982 ; Savin, 1977).

D'autres modèles ont été proposés, tels que cycle d'extinctions (Sepkosky, 1990), ou rayonnement cosmique (Schindewolf, 1962), et surtout une alternative

"catastrophiste" : chute d'une météorite (Alvarez, 1983), ce qui aurait provoqué un bouleversement brutal de toute la biosphère, d'abord par l'impact lui-même, et ensuite par l'obscurcissement dû à la poussière provoquant un refroidissement du climat et une rupture des chaînes trophiques ; ou activité volcanique attestée par les Trapps du Deccan (Courtilot & Cisowsky, 1987 ; Courtilot, 1988) et aux conséquences comparables.

- "Terminal Eocene Events"

C'est Stehlin (1909) qui, le premier, mit en évidence les grandes transformations de la faune mammalienne d'Europe occidentale correspondant à la limite Eocène-Oligocène, et la "Grande Coupure" désigne l'ensemble des renouvellements fauniques - disparitions et apparitions. En fait, après la grande diversité de l'Eocène moyen, il y a des disparitions dès l'Eocène supérieur avec des changements dans la faune à la fin du Bartonien (Legendre *et al.*, 1991).

Ces changements correspondent à une détérioration climatique, ce qui est attesté par la faune et la flore mais aussi par les données géochimiques (Chateaufort, 1980 ; Cavelier *et al.*, 1981 ; Miller & Fairbanks, 1985 ; Legendre, 1986, 1987a,b ; Schuler, 1988). On passe d'un climat chaud et humide depuis le Paléocène, correspondant à des forêts équatoriales, à un climat plus sec, avec un paysage plus ouvert, qui va devenir aussi plus frais avec des saisons tranchées, à partir de la fin de l'Eocène. Au début de l'Oligocène une vague de nouvelles familles venant d'Asie remplace une faune déjà appauvrie (Hartenberger, 1971 ; Sudre, 1978 ; Brunet, 1979).

Les reptiles et les amphibiens ne se comportent pas tout à fait de la même manière que les mammifères puisque, s'il y a des disparitions au cours de l'Eocène supérieur, il y a aussi des apparitions (Rage, 1984 ; Augé, 1993). Par contre la limite Eocène-Oligocène correspond à la disparition de la plupart des taxons (Rage, 1974, 1984), exception faite des tortues qui ne sont guère contrariées (Broin, 1977).

Le climat variera au cours de l'Oligocène, ce que montrent aussi bien les mammifères que d'autres groupes (Thaler, 1966 ; Gaudant, 1978 ; Rage, 1979).

La notion de Grande Coupure propre à l'Europe occidentale a été généralisée sous le terme "Terminal Eocene Events" (Pomerol & Premoli-Silva, 1986), correspondant à des événements équivalents mais non identiques se déroulant dans le monde, pas toujours

de manière exactement synchrone (Russel & Tobien, 1986).

Climat :

Les crocodiles ont la réputation d'avoir peu de tolérance climatique, ce qui en fait de bons indicateurs. Des écarts de températures ont des conséquences importantes sur la descendance, puisque le déterminisme sexuel est thermique, la température intervenant aussi sur la vitesse de développement de l'embryon, ainsi que l'humidité (Webb & Smith 1984). Une baisse de température de 5°C réduit d'un facteur 2 la vitesse de développement chez *Crocodylus johnstoni*. Les alligators supportent mieux les écarts thermiques que les autres crocodiles en général. Le fait que le développement embryonnaire d'*Alligator mississippiensis* soit nettement plus rapide que chez d'autres crocodiliens permet sans doute de compenser les climats moins chauds auxquels ils sont exposés.

Il faut nuancer cette sensibilité aux changements de température et d'humidité : les crocodiles estivent pour passer la saison sèche, en se réfugiant dans des tanières prévues à cet effet, et les alligators hibernent de la même façon ou tout simplement en ne laissant dépasser que les narines de la glace recouvrant leur pièce d'eau. De plus, on a constaté que les crocodiles du Nil sont capables d'hiverner comme les alligators, bien qu'ils ne soient *a priori* pas préparés à affronter une telle situation (Guggisberg, 1972).

Des expériences ont été menées sur des alligators, prouvant leur grande résistance (Colbert *et al.*, 1946) aux variations de température (de 12°C à 39°C).

On voit qu'il faut tenir compte des capacités des crocodiles - au sens large - à supporter de mauvaises conditions climatiques. Néanmoins cette résistance est surtout individuelle, c'est-à-dire qu'ils peuvent survivre à une saison défavorable, voire même à une période exceptionnellement mauvaise, mais ceci met en péril leur croissance et surtout leur reproduction si ces conditions sont trop fréquentes et trop prononcées.

Ceci semble exclure toute possibilité de dégradation majeure du climat. La relativement bonne survie des crocodiles à travers la crise Crétacé-Paléocène et leur persistance dans toutes les régions du monde précédemment occupées n'est pas compatible avec

une détérioration à la fois importante et durable du climat. La physiologie des crocodiles permet donc de se faire une idée des limites d'un changement climatique.

Quant aux "Terminal Eocene Events", on peut en suivre les signes annonciateurs. Le cas de l'Europe est représentatif, tous les crocodiliens ne disparaissant pas en même temps (Buffetaut, 1982c ; Vasse, 1993a). Les longirostres y disparaissent assez vite. *Asiatosuchus*, comparable aux grands crocodiles actuels, disparaît dès la fin de l'Eocène moyen, ce qui est en accord avec un début d'altération du climat puisque les grands crocodiles actuels se trouvent dans les régions les plus chaudes. *Allognathosuchus* n'est plus représenté après le Bartonien qu'à Memerlein (Lot, France). D'après Buffetaut (1978b), sa disparition correspond aussi à une dégradation du climat. Or il s'était aventuré à des latitudes assez élevées, à Ellesmere (West *et al.*, 1977), et en tant qu>Alligatoridae il devait être assez résistant. Buffetaut (1978b) a relevé des caractères juvéniles sur le spécimen de Memerlein. Il suppose que des caractères de pédomorphose ont joué un rôle dans l'évolution de ce genre. Remarquons que les "crocodiles pygmées" de l'Aswa, une rivière intermittente de l'Ouganda, ont un corps anormalement petit par rapport au crâne, ce qui est interprété comme un retard de développement provoqué par les périodes prolongées d'estivations (donc de saison défavorable) que le régime de la rivière entraîne (Guggisberg, 1972). Tout ceci indique que le climat s'est nettement modifié au cours du Bartonien. *Diplocynodon* se singularise dans ce contexte par sa remarquable pérennité puisqu'on le trouvera jusqu'après l'Oligocène. Si *Diplocynodon* a eu un mode de vie comparable à *Alligator mississippiensis*, ce qui est une hypothèse raisonnable eu égard à sa survie à l'Oligocène et à sa présence à la fois dans des milieux dulçaquicoles et saumâtres, le problème du refroidissement ne se pose pas trop. On peut tout de même s'étonner qu'il ait réussi à supporter à la fois un refroidissement et une aridification du climat.

Nourriture :

Les longirostres pour la période de temps considérée vivaient sur les côtes ou dans les rivières, or les poissons d'eau douce ou littoraux survivent le mieux

à la crise Crétacé-Tertiaire (Cavin & Martin, 1995).

Les broyeur, durophages, ont toujours été assez petits. S'ils se nourrissaient, comme on le suppose, de tortues (Abel, 1928), de coquillages ou de crustacés (Case, 1925), ils n'ont sans doute pas manqué de nourriture.

Les prédateurs terrestres constituent un type adaptatif qui n'est plus représenté, il est donc difficile d'imaginer quel était vraiment leur mode de vie. Ce sont des animaux à dents similaires à celles des théropodes, au museau élevé et étroit, aux membres grêles et allongés, et couverts d'une armure dermique importante pour des prédateurs terrestres. Après la limite Crétacé-Paléocène ils sont momentanément moins nombreux. Une hypothèse serait qu'ils ont peut-être connu des difficultés à trouver des proies de bonne taille au début du Paléocène, encore que ces prédateurs n'étaient pas alors très grands et qu'il y ait eu assez tôt, du moins en certains endroits, des mammifères de quelques kilogrammes (Romer, 1966 ; Carroll, 1987). Il n'est pas certain qu'ils aient été des chasseurs actifs, peut-être ont-ils été des charognards. Quelles qu'aient été les difficultés rencontrées, cela n'a pas été suffisamment important pour provoquer leur disparition.

Les généralistes peuvent se contenter de poissons (les plus jeunes ou les moins grandes espèces peuvent aussi s'alimenter avec des serpents, des lézards, des oiseaux...) et n'auraient pas dû être affectés. Cependant si l'essentiel de l'alimentation des grands crocodiles fut temporairement constitué de poissons, la concurrence des crocodiles longirostres plus spécialisés a pu localement se faire sentir. En fait, les eusuchiens généralistes font preuve d'une bonne capacité d'adaptation et leur survie n'est pas choquante. C'est plutôt le fait que les mésosuchiens généralistes soient affectés qui est surprenant.

Concurrence externe :

Les longirostres ont pu subir l'influence des premiers mammifères marins, ce qui expliquerait en partie le déclin de certaines lignées (Thévenin, 1911 ; Buffetaut, 1982a).

Les broyeur (exclusivement eusuchiens à ces niveaux) ne sont pas affectés et ne devaient guère connaître de concurrents.

Les prédateurs terrestres ont eu à souffrir tout

d'abord de la concurrence des dinosaures carnivores, néanmoins ils apparaissent et se diversifient au cours du Crétacé supérieur, surtout en Amérique du Sud, région qui n'était pas dépourvue de dinosaures carnivores (Bonaparte, 1978 ; Buffetaut, com. pers.). Leur apogée, mésosuchiens et eusuchiens confondus, a lieu finalement entre la disparition des théropodes et l'apparition des Carnivora, la concurrence des créodontes n'ayant pas grand effet. Ces crocodiles ont connu un succès durable là où l'isolement géographique leur a épargné la confrontation avec les Carnivora. Les sébécosuchiens ont ainsi perduré jusqu'au Miocène en Amérique du Sud (Langston, 1965). Les eusuchiens ziphodontes ont survécu jusqu'au Pléistocène en Australie (Molnar, 1981).

Les généralistes constituent un type adaptatif sans équivalent. Leur efficacité dans cette niche écologique n'a pas été prise en défaut jusqu'à nos jours.

Concurrence interne :

Les eusuchiens ont quelques perfectionnements : les vertèbres procoèles qui permettent une articulation plus efficace, et le développement du palais secondaire. Il faut distinguer développement du palais secondaire et recul des narines : le recul des narines assure la séparation des cavités buccales et nasales, ce qui est un avantage pour des animaux aquatiques à respiration aérienne, pouvant être obtenu par la prolongation du palais secondaire ou par un voile palatin. Le développement du palais secondaire, en soit, confère une plus grande résistance aux contraintes subies par un museau souvent allongé (Langston, 1973).

On peut constater que les eusuchiens se sont implantés d'abord dans les continents laurasiatiques, les mésosuchiens ayant été dès lors plutôt gondwaniens. Si les ziphodontes ont apparemment fait "bon ménage" (serait-ce l'indice de modes de vie légèrement différents, les uns ayant été plutôt prédateurs, les autres plutôt charognards ? En outre les aires d'exclusion semblent exister à petite échelle), les longirostres se sont généralement exclus : Dyrosauridae et Thoracosauridae, qui ont joué un rôle équivalent et qui ont franchi avec le même succès la crise Crétacé-Paléocène, n'ont pas une aire de répartition chevauchante importante (on les rencontre ensemble en Amérique du Nord à la fin du Crétacé d'après

Buffetaut, 1982a). Les Thoracosauridae représentent ce type adaptatif en Europe et en Amérique du Nord, les Dyrosauridae en Amérique centrale, en Afrique et en Asie du Sud-Est. Plus tard de nouveaux eusuchiens longirostres, les premiers représentants de la lignée des gavials, vont s'emparer de cette niche écologique à travers le monde.

Si une crise majeure a été la cause directe du déclin des mésosuchiens, on peut s'attendre à ce que ce soient les généralistes qui aient le mieux survécu et non les spécialistes, moins aptes à s'adapter à des conditions nouvelles. Or ce n'est pas le cas, ce qui peut s'expliquer par un remplacement par des lignées nouvelles. Les eusuchiens les moins différenciés, généralistes, les premiers apparus, ont aussi été les premiers à entrer en concurrence avec leurs homologues "archaïques", et c'est seulement ensuite que les lignées modernes de spécialistes sont entrées en lice.

Il est cependant difficile de dire dans quelle mesure le déclin des mésosuchiens est dû à la pression des eusuchiens, et dans quelle mesure ces derniers en ont bénéficié en prenant des places vacantes : le léger retard de l'augmentation de diversité des eusuchiens par rapport à la baisse de diversité des mésosuchiens semblerait indiquer que les eusuchiens ont été aussi opportunistes que conquérants.

BILAN

Cette étude ne donne pas l'image de crises brutales. Les mésosuchiens généralistes s'éteignent à la fin du Crétacé mais cela est déjà amorcé depuis longtemps. C'est seulement au cours du Paléocène et de l'Eocène que les survivants - des spécialistes - sont remplacés par des eusuchiens. Ces derniers ne sont pas très affectés par les crises et c'est au cours de l'Eocène qu'ont lieu de nombreux changements, avant les "Terminal Eocene Events", et on ne voit pas de disparition sélective comme pour les mésosuchiens. Les crocodiles soulignent par contre la dégradation climatique de l'Eocène qui conduira plus tard aux "Terminal Eocene Events", mais sans que cela se traduise, comme chez d'autres groupes, par une recombinaison massive de la faune.

Lors de la crise Crétacé-Paléocène la détérioration climatique est envisagée comme effet secondaire

de l'impact météoritique ou de l'activité volcanique, brève peut-être, mais suffisante pour anéantir de grands groupes. Les crocodiles ne seraient pas restés insensibles à une telle catastrophe, et ils montrent que non seulement la zone tropicale a largement perduré mais encore que le climat ne s'est pas suffisamment dégradé pour les chasser des latitudes plus élevées. Les crocodiles sont intéressants puisqu'ils subissent un déclin assez bien corrélé à la dégradation climatique de la fin de l'Eocène, ce qui doit être gardé à l'esprit quand on imagine le climat de la fin du Crétacé, période qui les affecte moins. Si cette altération climatique a eu lieu, elle fut assez brève pour ne pas mettre en péril la reproduction des crocodiles, lesquels permettent de définir un cadre pour les hypothèses.

Il n'est pas indispensable de faire appel à une crise pour expliquer l'évolution des faunes crocodyliennes de la fin du Crétacé et du début du Paléogène. Les modalités des renouvellements constatés indiquent plutôt des phénomènes évolutifs à long terme. Comme le fait remarquer Archibald (1996), les causes de la crise K/T proposées ne suffisent pas, séparément, à expliquer les aspects biologiques de la crise dans toute leur complexité.

Pour expliquer une crise on ne peut s'intéresser aux disparitions sans prendre en compte ceux qui survivent et qui délimitent le cadre des événements possibles.

REFERENCES :

- ABEL, O. 1928. *Allognathosuchus*, ein an die cheloniphage Nahrungsweise angepaßter Krokodiltypus des nordamerikanischen Eozäns. *Paläontologische Zeitschrift*, **9** (4) : 367-374.
- ALVAREZ, L. W. 1983. Experimental evidence that an asteroid impact led to the extinction of many species 65 million years ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **80** : 1095-1108.
- ARCHIBALD, J. D. 1996. Dinosaur Extinction and the end of an Era : what the Fossils say. Columbia University Press, New-York : 1-237.
- & CLEMENS, W.A. 1982. Late Cretaceous extinctions. *American Scientist*, **70** (4) : 377-385.
- AUGE, M. 1993. Répartition et dynamisme des faunes de Lacertilia et d'Amphisbaena dans l'Eocène européen. *Palaeovertebrata*, **22** (2-3) : 51-71.
- BENTON, M. J. & CLARK, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia; pp. 295-338. In BENTON, M. J. (ed.) The Phylogeny and Classification of the tetrapods, Volume 1 : Amphibians, reptiles, Birds. *Systematic Association Special Volume*, **35A**, Oxford.
- BERG, D.E. 1966. Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus* ?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **52** : 1-105.
- BONAPARTE, J.F. 1978. El Mesozoico de America del Sur y sus Tetrapodos. *Opera Lilloana*, **26**, 596 p.
- BROIN, F. de 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoire du Muséum national d'Histoire naturelle, Nouvelle série*, **C, 38** : 1-366.
- BROUWERS, E. M. & HAZEL, J.E. 1978. Ostracoda and correlation of the Severn Formation (Navarroan ; Maestrichtian) of Maryland. *Society Eco. Pal. Miner., Paleontological Monography*, **1** : 1-525.
- BRUNET, M. 1979. Les grands Mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Eocène-Oligocène en Europe. Ed. de la Fond. Singer-Polignac, Paris.
- BUFFETAUT, E. 1978a. Sur l'histoire phylogénétique et biogéographique des Gavialidae (Crocodylia, Eusuchia). *Comptes-Rendus de l'Académie des sciences de Paris*, **287**, D, 10 : 911-914.
- 1978b. La poche à phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de Vertébrés du Ludien supérieur. 4, Crocodiliens. *Paleovertebrata*, **8** (2-4) : 191-199.
- 1980. Détermination de la nature des événements de la transition Crétacé-Tertiaire : la contribution de l'étude des Crocodiliens. *Mémoire de la Société géologique de France*, N. S., **139** : 47-52.
- 1982a. Radiation évolutive, Paléoécologie et Biogéographie des Crocodiliens méso-suchiens. *Mémoire de la Société géologique de France*, N. S., **142** : 1-88.
- 1982b. Systématique, origine et évolution des Gavialidae sud-américains. *Géobios, mém. sp.* **6** : 127-140.
- 1982c. Les crocodiliens européens et la coupure Eocène-Oligocène. 9ème réunion annuelle des sciences de la Terre société géologique de France, p.101.
- 1987a. Occurrence of the crocodilian *Dolichochoampsia minima* (Eusuchia, Dolichochoampsidae) in the El Molino Formation of Bolivia. *Bulletin de la société géologique de France*, **96** (2) : 195-199.
- 1987b. Why the Maastrichtian regression did not cause terminal Cretaceous mass extinctions. *Mémoire de la Société géologique de France*, N. S., **150** : 75-80.
- 1989. A new ziphodont mesosuchian crocodile from the Eocene of Algeria. *Palaeontographica*, **208** : 1-10.
- CAPPETTA, H. ; GAYET, M. ; MARTIN, M. ; MOODY, R. T. J. ; RAGE, J.C. ; TAQUET P. & WELLNHOFER, P. 1981. Les vertébrés de la partie moyenne du Crétacé en Europe. *Cretaceous Research*, **2** : 275-281.
- CARROLL, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman W. H. & Company (Edt) : 1-698.
- CASE, E. C. 1925. Notes on a new species of the Eocene Crocodilian *Allognathosuchus*, *A. wartheni*. *Contributions from the Museum of geology, University of Michigan*, **2** (5) : 93-97.
- CAVELIER, C. ; CHÂTEAUNEUF, J.J. ; POMEROL, C. ; RABUSSIER, D. ; RENARD, M. & VERGNAUD-GRAZZINI, C. 1981. The geological events at the Eocene-Oligocene boundary. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, **36** : 223-248.
- CAVIN, L. & MARTIN, M. 1995. Les Actinoptérygiens et la limite Crétacé-Tertiaire. *Géobios*, **19** : 183-188.
- CHATEAUNEUF, J. J. 1980. Palynostratigraphie et Paléoclimatologie de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène du bassin de Paris (France). *Mémoires du BRGM*, **116** : 360 p.
- COLBERT, E. H. 1965. The age of reptiles. Weidenfield & Nicolson (Eds), London : 1-228.
- COWLES, R. B. & OGERT, C. M. 1946. Temperature tolerance in the American Alligator and their bearing on the habits, evolution, and extinction of the dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural history, New York*, **86** (7) : 331-376.
- COURTILLOT, V. 1988. An internal cause for the Cretaceous-Tertiary boundary events. *E.O.S.*, **69** : p. 301.
- & CISOWSKI S. 1987. The Cretaceous-Tertiary boundary events : external or internal causes ? *E.O.S.*, **68** : 193-200.
- FRAZIER, W. J. & SCHWIMMER D.R. 1987. *Regional Stratigraphy of North America*. Plenum Press, New York : 1-719
- GALLAGHER, W. B ; PARRIS, D.C. & SPAMER, E.E. 1986. Paleontology, biostratigraphy, and depositional environments of the Cretaceous-Tertiary transition on the New Jersey coastal plain. *The Mosasaur*, **3** : 1-35.
- GASPARINI, Z. B. de 1972 : Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su "status" taxonómico. *Ameghiniana*, **9** (1) : 23-34.
- 1980. South American Mesozoic crocodiles. *Mesozoic Vertebrate Life*, **1** : 66-72.
- 1981. Los Crocodylia fosiles de la Argentina. *Revista de la Asociación paleontologica argentina*, **18** (3-4) : 177-205.
- 1991. A new Senonian peirosaurid (croco-

- lomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate paleontology*, **11** (3) : 316-333.
- 1996. Biogeographic evolution of South American Crocodylians. In : Contributions of southern South America to vertebrates, *Munchener Geowissenschaftliche abhandlungen Reihe A, Geologie und Palaeontologie*, **30**.
- & GOÑI, R. 1986. Los ictiosaurios jurásico-cretácicos de la Argentina. In : VOLKHEIMAR, W. (ed.) *Biostratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, Mendoza, **2** : 299-312.
- GAUDANT, J. 1978. Sur les conditions de gisement de l'ichtyofaune oligocène d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône) : essai de définition d'un modèle paléocécologique et paléogécographique. *Géobios*, **11** (3) : 393-397.
- GINSBURG, L. 1963. Les régressions marines et le problème du renouvellement des faunes au cours des temps géologiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, **7** (6) : 13-22.
- 1984. Théories scientifiques et extinction des dinosaures. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **298** (11) : 317-320.
- GUGGISBERG, C. A. W. 1972. *Crocodyles. Their natural history, folklore and conservation*. Newton Abbot : 1-204.
- HAQ, B. U., ; HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. 1987. Chronology of Fluctuating Sea level since the Triassic. *Science*, **235** : 1156-1167.
- HARTENBERGER, J.-L. 1971. Les rongeurs de l'Eocène d'Europe: leur évolution dans leur cadre biogécographique. Thèse, N° enr. C.N.R.S. A.O. 5721.
- KRASSILOV, V. A. 1978. Late Cretaceous gymnosperms from Sakhalin and the terminal Cretaceous event. *Palaeontology*, **21** (4) : 893-905.
- KRAUSE, D.W. 1984. Mammalian Evolution in the Paleocene : Beginning of an Era. In : GINGERICH, P.D. & BADGLEY, C.E. (eds), *Mammals, Notes for a short course*, University of Tennessee, Department of Geological sciences, Studies in Geology, **8**.
- KUHN, O. 1936. Fossilium Catalogus, 1 : Animalia, 75, Crocodylia : 1-144
- LANGSTON, W. 1965. Fossil Crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California, Bulletin of the Department of geological Sciences*, **52** : 1-157.
- 1973. The crocodylian skull in historical perspective. In : GANS, C. ; BELLAIRS, A. & PARSONS, T.S. (eds), *Biology of the Reptilia*, Academic Press, London and New-York, **4**, 263-284.
- LEDUC, P. 1996. Caractéristiques évolutives des faunes de mammifères d'Europe occidentale et d'Amérique du Nord au Paléogène. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, **96-6**, 453 p.(Inédite).
- LEGENDRE, S. 1986. Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, **16** : 191-212.
- 1987a. Concordance entre paléontologie continentale et les événements paléocécographiques : exemples des faunes de mammifères du Paléogène du Quercy. *Comptes-Rendus de l'Académie des sciences de Paris*, **304** : 45-50.
- 1987b. Mammalian faunas as paleotemperature indicators : concordance between oceanic and paleontological evidence. *Evolutionary Theory*, **8** (2) : 77-86.
- CROCHET, J.Y. ; GODINOT, M. ; HARTENBERGER, J.L. ; MARANDAT, B. ; REMY, A. ; SIGE, B. ; SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M. 1991. Evolution de la diversité de mammifères d'Europe occidentale au Paléogène (MP 11 à MP 30). *Bulletin de la Société géologique de France*, **162** (5) : 867-874.
- MILLER, K. G. & R. G. FAIRBANKS 1985. Cainozoic O¹⁸ record of climate and sea level. *South African Journal of Science*, **81** : 248-249.
- MOLNAR, R. E. 1981. Pleistocene ziphodont crocodylians of Queensland. *Records of the Australian Museum*, **33** (19) : 803-834.
- NORELL, A. M. & STORRS, G.W. 1989. Catalogue and Review of the Type Fossil Crocodylians in the Yale Peabody Museum. *Postilla*, **203** : 1-28.
- PARRISH, J. T. ; ZIEGLER, A. M. & SCOTESE, C. R. 1982. Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **40** : 67-101.
- PASCUAL, R. & JAUREGUIZAR, E.O. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, **19** : 23-60.
- PETTERS, S. W. 1976. Upper Cretaceous Subsurface Stratigraphy of Atlantic Coastal Plain of New Jersey. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **60** (1) : 87-107.
- POMEROL, C. & PREMOLI-SILVA, I. 1986. Terminal Eocene events. *Developments in palaeontology and Stratigraphy*, **9**.
- POPENOE, P. ; IMLAY, W. & MURPHY, M.A. 1986. Correlation of the Cretaceous formations of the Pacific Coast (United States and northwestern Mexico). *Bulletin of the Geological Society of America*, **71** : 1491-1540.
- RAGE, J.-C. 1974. Les serpents des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, **6** (3-4) : 274-303.
- 1979. L'évolution des squamates (reptiles) et le paléoenvironnement continental à l'Oligocène supérieur en France. *7ème réunion annuelle des Sciences de la Terre, Lyon* : 23-25.
- 1984. La "Grande Coupure" Eocène/Oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles) : problèmes du synchronisme des événements paléobiogécographiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, **7**, **26** : 1251-1257.
- ROMER, A.S. 1966. *Vertebrate paleontology*, Third edition. The University of Chicago Press, Chicago & London : 1-468.
- RAUHE, M & ROSSMANN, T. 1995. News about fossil crocodylians from the Middle Eocene of Messel and Geiseltal, Germany. *Hallesches Jahrbuch Geowissenschaft, B*, **17** : 81-92.
- RUSSELL, D. A. 1977. The biotic crisis at the end of the Cretaceous period. In : Cretaceous-Tertiary extinctions and possible terrestrial and extraterrestrial causes. *Syllogeus*, **12** : 11-23.
- RUSSELL, D. E. & TOBIEN, H. 1986. Mammalian evidence concerning the Eocene-Oligocene transition in Europe, North America and Asia. In : POMEROL C. & PREMOLI-SILVA I.

- (eds) Terminal Eocene events, *Developments in palaeontology and Stratigraphy*, **9** : 299-307.
- SAVIN, S. M. 1977. The history of the Earth's surface temperature during the past 100 million years. *Annual Review of Earth and Planetary sciences*, **5** : 319-355.
- SCHINDEWOLF, O. H. 1962. Neokatastrophismus ? *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **114** (2) : 430-445.
- SCHULER, M. 1988. Environnements et paléoclimats paléogènes. Palynologie et biostratigraphie de l'Eocène et de l'Oligocène inférieur dans les fossés rhénan, rhodanien et de Hesse. Thèse.
- SEPKOSKI, J. J. Jr. 1990. The taxonomic structure of periodic extinction. In SHARPTON, V. L. & WARD, P. D. (Eds) Global catastrophes in Earth history ; an interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality. *Geological Society of America Special Papers* : 33-44.
- STANLEY, S. M. 1984. Temperature and biotic crises in the marine realm. *Geology*, **12** : 103-208.
- STEEL, R. 1973. Part 16, Crocodylia, In KUHN, O. (ed), *Encyclopedia of Paleoherpetology*, **16**, Stuttgart & Portland, U.S.A., Fischer Verlag : 1-116.
- 1989. *Crocodyles*. C. Helm , Kent : 1-198.
- STEHLIN, H. G. 1909. Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et Oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, **4**, **9** : 488-520.
- STUCKY, R. K. 1984. The Wasatchian-Bridgerian land Mammals age boundary (Early to Middle Eocene) in western North America. *Annals of the Carnegie Museum*, **53** (12) : 347-382.
- SUDRE, J. 1978. Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale ; systématique et évolution. *Mémoires et travaux de l'E.P.H.E., Institut de Montpellier*, **7** : 1-229.
- SULLIVAN, R. M. 1987. A reassessment of reptilian diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Contributions of Natural History and Sciences Museum*, **391** : 1-26.
- SUTEETHORN, V. ; BUFFETAUT, E. ; HELMCKE-INGAVAT, R. ; JAEGER, J.J. & JONGKANJANASOONTORN, Y. 1988. Oldest known tertiary mammals from South East Asia : Middle Eocene primate and antracotheres from Thailand. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* : 563-570.
- THALER, L. 1966. Les rongeurs fossiles du Bas-languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la qtratigraphie du tertiaire d'Europe. *Mémoire du Muséum national d'Histoire naturelle, série C*, **17** : 1-295.
- THEVENIN, A. 1911. Le *Dyrosaurus* des phosphates de Tunisie. *Annales de Paléontologie*, **6** : 95-108.
- VAN VALEN, L. M. 1988. Paleocene Dinosaurs or Cretaceous Ungulate in South America ? *Evolutionary Monographs*, **10** : 1-79.
- VASSE, D. 1993 a. Diversité des crocodiles au Crétacé supérieur et au Paléogène, effets de la limite Crétacé-Tertiaire et de la "Grande Coupure" selon le mode de vie. In GAYET, M. & COURTINAT, B. (eds) *Résumés des communications présentées lors du premier congrès européen de paléontologie* : 131.
- 1993b. *Systématique des crocodiliens du Crétacé et du Paléogène d'Europe. Aspects paléobiogéographique et paléobiologique*. Thèse, Université Pierre & Marie Curie Paris VI, (inédate).
- WEBB, G. J. W. & SMITH A. M. A. 1984. Sex ratio and survivorship in *C. Johnsoni*. In MARK & FERGUSON (eds.), *The structure, development and evolution of reptiles, Zoological Society of London Symposia*, **52** : 346-355.
- WEST, R. ; DAWSON M. R. & HUTCHISON J. 1977. Fossils from the Paleogene Eureka Sound Formation, N. W. T., Canada: occurrence, climatic and paleogeographic implicationc. *Milwaukee Public Museum occasional papers, Natural History*, **2** : 77-93.
- WU, X.-C. ; BRINKMAN, D.B. ; RUSSELL, A.D. 1996. A new alligator from the Upper Cretaceous of Canada and the relationships of early Eusuchians. *Paleontology*, **39** (2) : 351-375.

Note reçue le 04-12-1997

acceptée après révision le 15-03-1998