

UN CRANE DE THORACOSAURINE (CROCODYLIA, CROCODYLIDAE) DANS LE MAASTRICHTIEN SUPERIEUR DU SUD DE LA FRANCE

Yves LAURENT^{1,2}, Eric BUFFETAUT³ et Jean LE LOEUFF¹

¹Musée des Dinosaures, 11260 Espéraza, France

²Laboratoire de dynamique des bassins sédimentaires,
université Paul-Sabatier, 39, allée Jules-Guesde, 31062 Toulouse cedex 4, France

³CNRS, 16 cour du Liébat, 75013 Paris, France

Résumé – Des restes de crocodile ont été récemment découverts lors de l'exploitation d'un nouveau gisement du Maastrichtien supérieur, situé sur le territoire de la commune de Marignac-Laspeyres (Haute-Garonne, France). Un crâne et quelques éléments post-crâniens sont attribués au crocodile longirostre *Thoracosaurus* Leidy, 1852, dont c'est la première mention dans le Crétacé supérieur français. Le crâne montre notamment des ouvertures antéorbitaires, déjà signalées par Leidy en 1865 sur un crâne du New-Jersey et considérées jusqu'à présent comme accidentelles. Ces ouvertures antéorbitaires sont réinterprétées et la paléobiogéographie des thoracosaurinés est abordée.

Mots-clés : Maastrichtien supérieur, France, Paléobiogéographie, *Crocodylidae*, *Thoracosaurus*.

A thoracosaurine skull (*Crocodylia*, *Crocodylidae*) in the Late Maastrichtian of Southern France.

Key-words : Late Maastrichtian, France, Paleobiogeography, *Crocodylidae*, *Thoracosaurus*.

Abstract - Important crocodylian remains have recently been discovered at a new late Maastrichtian locality near the village of Marignac-Laspeyres (Haute-Garonne, southern France). A skull and some postcranial elements have been referred to the longirostrine crocodylian *Thoracosaurus* Leidy, 1852, this being its first record from the Upper Cretaceous of France. The skull shows ante-orbital openings similar to those reported by Leidy in 1865 on a skull from New Jersey and hitherto mostly considered as accidental. These openings are reinterpreted and thoracosaurine palaeobiogeography is discussed.

Extended abstract - In 1999, excavations in late Maastrichtian deposits of the foothills of the Pyrenees near the village of Marignac-Laspeyres (Haute-Garonne) have yielded a rich faunal and floral assemblage, which is well dated on the basis of marine intercalations containing foraminifers. Two sites, known as Cassagnau 1 and Cassagnau 2, have yielded, among other vertebrates, important crocodylian remains, including a complete longirostrine skull referred to a thoracosaurine. A number of isolated elements (teeth, an articular and surangular, vertebrae, a chevron, two scapulas and a humerus) are referred to indeterminate crocodylians. The skull is referred to *Thoracosaurus* on the basis of a combination of characters extremely reminiscent of the various species of this genus described from the latest Cretaceous and basal Tertiary of North America and northern Europe. This is the first record of *Thoracosaurus* in the Cretaceous of France. A remarkable feature of this skull is the presence of a pair of preorbital openings located between the prefrontal and the lachrymal, and therefore not homologous to the normal antorbital fenestrae of archosaurs, which lie between the maxilla and lachrymal. Openings in the same position were described in 1865 by Leidy on a skull of *Thoracosaurus neocesariensis*, but have usually been considered as accidental. The occurrence of similar openings on the skull from Cassagnau leads us to suggest that they are in fact natural openings, although their exact function remains uncertain. On the basis of these openings, the French skull is referred to *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842). It is suggested that thoracosaurines lacking such openings may belong to a different

genus, for which the name *Holops* Cope, 1869 should probably be used. Other specimens from Cassagnau referred to the Thoracosaurinae include teeth, vertebrae and scutes resembling those of thoracosaurines from other North American or European localities.

The occurrence of the species *Thoracosaurus neocesariensis* in both North America and Europe in the latest Cretaceous is explainable by the relative narrowness of the North Atlantic ocean at that time and by possible transport by warm currents, which may have contributed to the dispersal of this probably littoral and estuarine form. An estuarine habitat may also explain how thoracosaurines could survive the mass extinction of the Cretaceous-Tertiary boundary, which was fatal to purely marine large predatory reptiles such as plesiosaurs and mosasaurs. Estuarine environments and food chains were apparently less severely affected than fully marine ones, and this may explain why large predators such as thoracosaurines could survive.

INTRODUCTION

Des fouilles menées en 1999 dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées ont permis la découverte d'un important assemblage faunique et floristique fini-crétacé, près du village de Marignac-Laspeyres, département de la Haute-Garonne (fig.1). Deux sites, nommés Cassagnau 1 et Cassagnau 2, ont fourni, entre autres, d'importants restes de crocodiliens, dont un crâne complet attribué à un thoracosauriné. Ces deux sites sont situés dans la Formation des Marnes d'Auzas, qui résulte d'une sédimentation en domaine paralic confiné à continental et montre quelques intercalations marines renfermant une association de foraminifères benthiques typique du Maastrichtien supérieur (*Hellenocyclina beotica*, *Laffiteina mengaudi*) s'imbriquant au sein des séries continentales (Ségura, 1979; Bilotte, 1980;

Bilotte *et al.*, 1983; Lepicard, 1985; Tambareau *et al.*, 1997; Laurent *et al.*, sous presse). De plus, la formation sous-jacente (Calcaire nankin 2 = Calcaire à *Ananchytes* des auteurs) renferme des associations de grands foraminifères benthiques classiques du Maastrichtien (*Orbitoides apiculata*, *Lepidorbitoides socialis*, *Omphalocyclus macroporus*, *Siderolites calcitrapoides*, *Siderolites denticulatus*, etc.).

Dès 1881, Leymerie signala la découverte de nombreux débris de reptiles (crocodiles et tortues), et même "d'un squelette entier", aux environs du village de Marsoulas, à une dizaine de kilomètres de Marignac-Laspeyres. Malheureusement aucune trace de ces fossiles ne subsiste aujourd'hui. Depuis, quelques restes fragmentaires rapportés à des *Crocodylia* indéterminés ont été trouvés dans la région (Lepicard, 1985; Buffetaut et Cavin, 1995; Gheerbrant *et al.*, 1997; Laurent *et al.*, 1999).

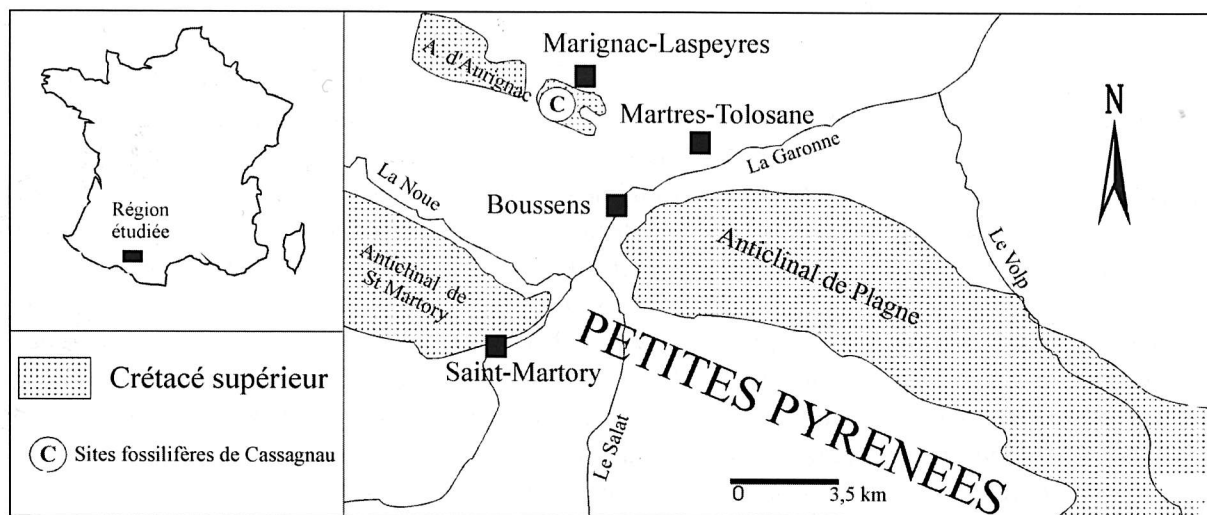


Figure 1 : Carte de localisation du gisement de Marignac-Laspeyres.

Figure 1 : Location map of the Marignac-Laspeyres locality.

SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTION

Les restes de crocodiles trouvés dans les gisements de Cassagnau sont: un crâne quasi-complet, un articulaire et un surangulaire, de nombreuses dents, des vertèbres cervicales, dorsales et caudales, un chevron, deux scapulas, un humérus et des ostéodermes. Tout ce matériel est conservé au Musée des Dinosaures d'Espéraza (MDE).

Le crâne, quelques dents, des vertèbres et des ostéodermes, dont les descriptions suivent, sont rapportés au genre *Thoracosaurus*. Le reste du matériel est attribué à des *Crocodylia* indéterminés et ne sera pas décrit ici.

Classe ARCHOSAURIA Cope, 1869

Ordre CROCODYLIA Gmelin, 1788

Sous Ordre EUSUCHIA Huxley, 1875

Famille CROCODYLIDAE Cuvier, 1807

Sous Famille THORACOSAURINAE Nopcsa, 1928

Genre *THORACOSAURUS* Leidy, 1852

Espèce *T. neocesariensis* (De Kay, 1842)

Crâne – Le crâne (MDE-Cas1-199, fig. 2) mesure 31 cm de l'extrémité du museau jusqu'au condyle occipital. Il possède une rangée dentaire droite (dont il ne reste plus que les alvéoles dentaires) plus complète que la gauche; il y a 5 alvéoles sur le prémaxillaire et 13, nettement discernable, sur le maxillaire; ces rangées dentaires étant peu visibles à certains endroits du fait de la mauvaise conservation du spécimen, il est toutefois possible d'en déduire un nombre élevé de dents, d'au moins 25 par demi-mâchoire. A part une légère variation de taille, on ne constate, dans la denture, aucune différenciation marquée, avec un diamètre moyen des alvéoles de 5mm. Ces rangées dentaires s'étendent vers l'arrière jusqu'à la moitié des fenêtres palatines. Les alvéoles (les dents) sont relativement bien séparés (espace moyen entre deux alvéoles égal à 5mm). Il y a une petite échancrure au niveau de la suture entre le prémaxillaire et le maxillaire.

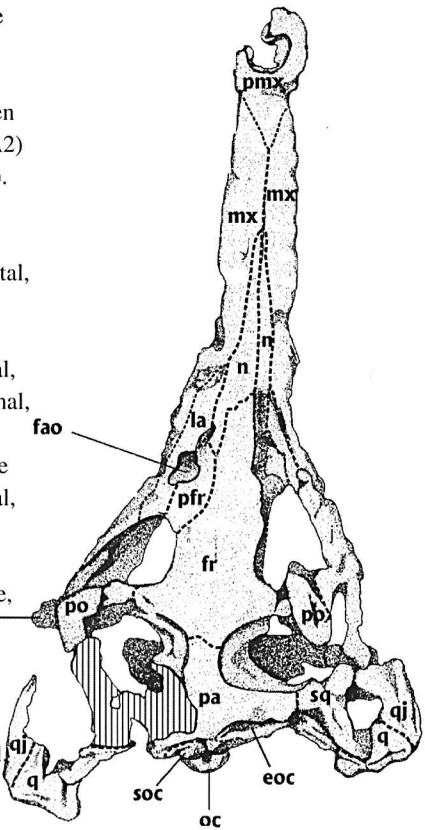
En vue ventrale (fig. 2B), les maxillaires montrent deux petites ouvertures, parfaitement symétriques, en position postérieure qui seraient peut-être à mettre en rapport avec les "ouvertures antéorbitaires" présentes à la face dorsale du crâne mais dont la fonction reste encore énigmatique.

Les fenêtres palatines se terminent en pointe dans leur partie antérieure et s'élargissent tout en s'arrondissant dans leur partie postérieure. Ces fenêtres sont bordées par les palatins, les maxillaires, les ptérygoïdes et les ectoptérygoïdes, ces derniers n'étant pas présents sur notre spécimen (zone abîmée). Les narines internes, larges, s'ouvrent totalement dans les ptérygoïdes, elles sont en position très postérieure et forment chacune un demi-cercle bien marqué. La voûte palatine secondaire est formée par les prémaxillaires, les maxillaires, les palatins et les ptérygoïdes (le vomer n'est pas visible). Le quadratojugal est massif et montre une marge externe épaissie (l'épine du quadratojugal n'est pas conservée).

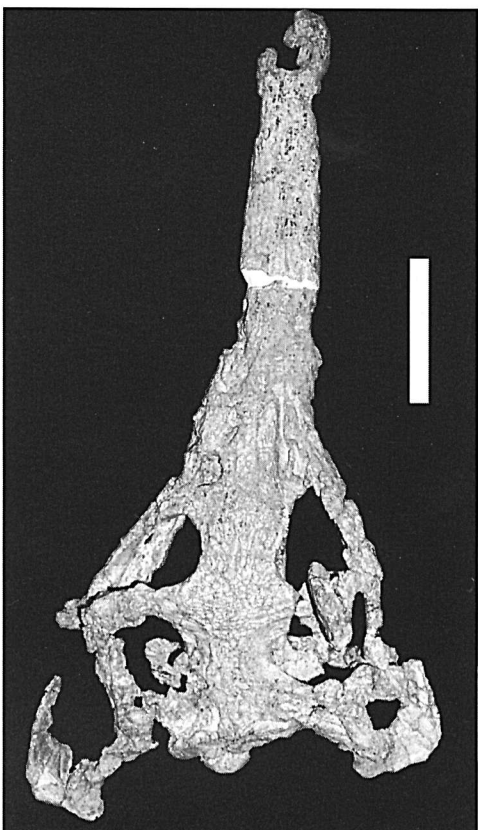
Toute la surface dorsale du crâne (fig. 2A) est recouverte de cupules, avec une plus forte impression sur sa partie postérieure. Le museau est allongé (progressivement effilé) et composé du maxillaire et du prémaxillaire, ce dernier étant légèrement élargi en forme de spatule. L'allongement du museau entraîne l'exclusion des nasaux du bord des narines et aboutit à la séparation des nasaux et des prémaxillaires; ces derniers s'étendent vers l'arrière (jusqu'au niveau des 3e et 4e dents maxillaires). L'ouverture nasale, unique, entièrement bordée par les prémaxillaires, est située près de l'extrémité du museau. Il n'y a pas de véritable fenêtre antéorbitaire (située en principe à la limite du maxillaire et du lacrymal), toutefois on note la présence d'une "ouverture antéorbitaire" (fig 2A, fao) se trouvant à la limite des lacrymaux et des préfrontaux (ouverture visible seulement du côté gauche du crâne, la partie droite étant légèrement abîmée). Cette "ouverture antéorbitaire" a également été signalée par Leidy (1865) sur un crâne découvert dans le Maastrichtien du New Jersey et attribué à *Thoracosaurus neocesariensis*. Latéralement, le frontal participe à la marge postérieure des orbites et, s'étirant loin vers l'arrière, il participe largement à la marge antérieure des fenêtres supratemporales; ces fenêtres supratemporales, larges et de forme ovale, atteignent le diamètre de l'orbite. L'espace interorbitaire, légèrement concave, est de même largeur que les orbites qui sont dirigées vers le haut et largement écartées. Le toit crânien est court et large. Du fait de cette association de caractères, ce crâne est attribué au genre *Thoracosaurus* Leidy, 1852.

Figure 2 : Crâne de *Thoracosaurus neocariensis* (MDE-Cas1-199) en vues dorsale (A1,A2) et ventrale (B1,B2). Echelle : 6 cm.

- Abréviations :
 co : condyle occipital,
 eoc : exoccipital,
 fao : fenêtre anté-orbitaire, fr : frontal,
 j : jugal, la : lacrymal,
 mx : maxillaire, ni : narine interne, pa : pariétal,
 pal : palatin, pfr : préfrontal,
 pmx : prémaxillaire, po : postorbital,
 pt : ptérygoïde, q : carré,
 qj : quadratojugal, soc : supraoccipital
 sp : squamosal.



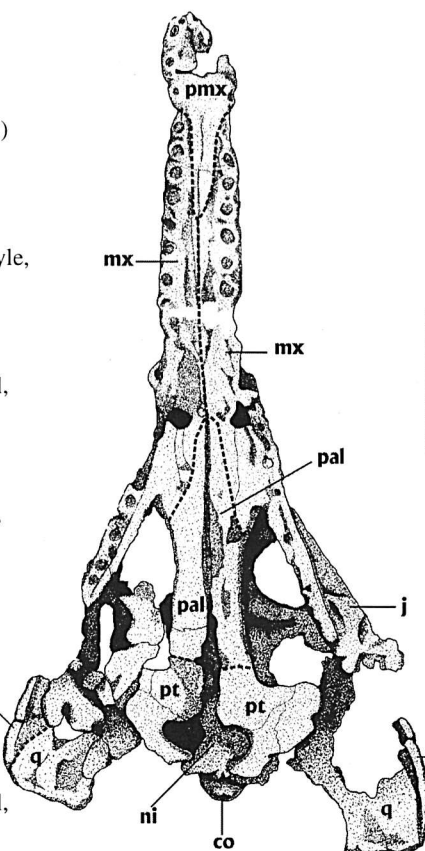
A1



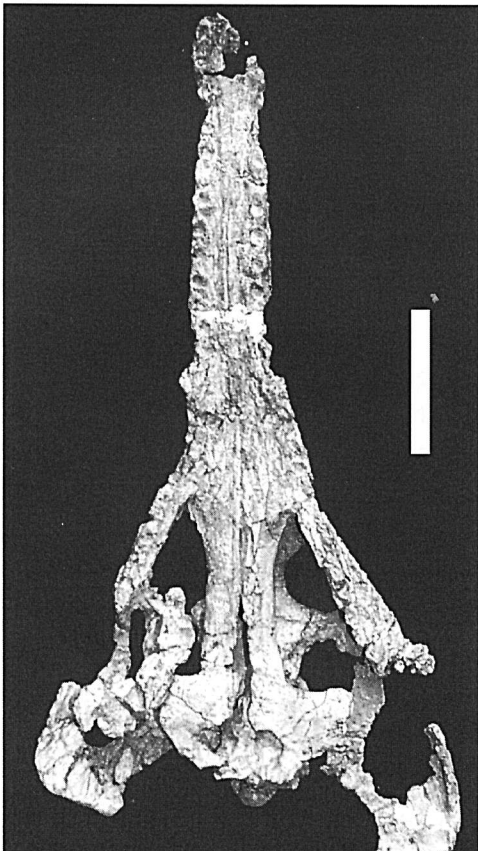
A2

Figure 2 : Skull of *Thoracosaurus neocariensis* (MDE-Cas1-199) in dorsal (A1,A2) and ventral (B1,B2) views.

- Scale bar : 6 cm.
 Abbreviations :
 co : occipital condyle,
 eoc : exoccipital,
 fao : ante-orbital fenestra,
 fr : frontal, j : jugal,
 la : lachrymal,
 mx : maxilla, n : nasal,
 ni : internal nostril,
 pa : parietal, pal : palatine,
 pfr : prefrontal, pmx : premaxilla,
 po : postorbital, pt : pterygoid,
 q : quadrate, qj : quadratojugal,
 soc : supraoccipital,
 sp : squamosal.



B1



B2

Dents – De nombreuses dents ont été trouvées isolées dans les gisements de Cassagnau. La majorité d'entre elles, coniques, plus ou moins incurvées, avec un émail possédant de fines stries longitudinales et de fines carènes latérales tranchantes peuvent être rapportées au genre *Thoracosaurus* (cf. Leidy, 1865; Troedsson, 1924).

Vertèbres – Toutes les vertèbres (11) trouvées à Marignac-Laspeyres sont procoeles, avec des centres vertébraux possédant des faces articulaires antérieures concaves et des faces articulaires postérieures fortement convexes, formant un condyle prononcé bien individualisé par rapport au reste du centrum. Ces vertèbres sont attribuées au sous-ordre des Eusuchia. Au sein de ce sous-ordre, les gisements du Crétacé supérieur d'Europe ont livré jusqu'à présent des restes attribuables aux Crocodylidae et aux Alligatoridae (Buffetaut, 1980; Buscalioni *et al.*, 1986; Astibia *et al.*, 1990; Vasse, 1993; Buscalioni *et al.*, 1999). Parmi ces nombreuses vertèbres, nous n'attribuerons, avec certitude, au genre *Thoracosaurus*, que deux vertèbres cervicales caractéristiques (MDE-Cas2-33 et MDE-Cas2-202). La première, dont il ne reste que le centrum, montre des parapophyses proéminentes et bien développées à sa face ventrale. Ces parapophyses sont soudées entre elles antérieurement, formant ventralement une large dépression. La présence d'une hémapophyse n'est pas visible (zone légèrement abîmée). La seconde vertèbre, complète, montre les mêmes caractéristiques que la précédente au niveau du centrum, avec toutefois une légère tubérosité bifide en position antéro-ventrale. Ces vertèbres cervicales ressemblent à la vertèbre cervicale (la cinquième) attribuée à *Thoracosaurus obscurus* Cope, 1870 et caractérisée notamment par une petite hémapophyse bifide, rudimentaire, à sa face antéro-ventrale (Troedsson, 1924).

Ostéodermes – Les plaques dermiques trouvées à Cassagnau, ont, pour la plupart, un contour grossièrement quadrangulaire à ovale, alors qu'une seule a une forme triangulaire. Cette différence de forme au sein des ostéodermes, est très certainement due à leur position sur le corps de l'animal. La surface externe de toutes ces plaques dermiques est sculptée de profondes fosses et dépourvue de crête longitudinale

médiane (absence de quille). Deux plaques dermiques (MDE-Cas1-167 et MDE-Cas2-126) montrent une marge biseautée lisse servant certainement de zone d'appui (recouvrement) pour la plaque précédente, comme cela a déjà été signalé pour le genre *Thoracosaurus* (Troedsson, 1924; Carpenter, 1983)

DISCUSSION

La position des choanes (très reculées et totalement situées dans les ptérygoïdes), la constitution du palais secondaire formé par les prémaxillaires, les maxillaires, les palatins et les ptérygoïdes, l'absence de véritable fenêtre antéorbitaire et les vertèbres fortement procoeles, permettent de rapporter le crâne de Cassagnau au sous-ordre des Eusuchia.

La forme effilée du museau, l'exclusion des nasaux du bord des narines externes, le diamètre des orbites (dirigées vers le haut) aussi grand que celui des fenêtres supratemporales, la participation des frontaux à la marge antérieure des fenêtres supratemporales, la grandeur de l'espace interorbitaire et le nombre élevé de dents (au moins 25), rapprochent notre spécimen de la sous-famille des Thoracosaurinae Nopcsa, 1928.

Jusqu'à présent un seul genre, *Thoracosaurus*, est reconnu et il possède une répartition géographique importante puisqu'on le retrouve en Amérique du Nord, en Suède, aux Pays-Bas et en France. Les espèces que nous considérons valides sont : *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) du Crétacé supérieur du New Jersey (USA), *Thoracosaurus macrorhynchus* (Blainville, 1855) du Paléocène de Champagne (France) et du Maastrichtien des Pays-Bas (Maastricht; Koken, 1888) et *Thoracosaurus scanicus* (Troedsson, 1924) du Danien de Suède (Malmö).

Le nom spécifique *neocesariensis* a été établi par De Kay en 1842 pour une nouvelle espèce de *Gavialis* dont quelques fragments de mâchoire inférieure avaient été trouvés dans les "Greensands" du New-Jersey, datés du Maastrichtien (Carpenter, 1983; Galagher, 1993). Le genre *Thoracosaurus* a été établi par Leidy en 1852 pour un ostéoderme provenant des mêmes niveaux et qu'il attribua à *T. grandis*. En 1865, Leidy a redécrit un crâne de la même provenance,

auparavant attribué par Morton (1844) à *Crocodylus (Gavialis) clavirostris*. La redescription du crâne par Leidy, accompagnée d'une comparaison avec le genre *Gavialis*, l'a amené à attribuer tout le matériel découvert dans les "Greensands" du New-Jersey, à *Thoracosaurus neocesariensis*. Ce crocodile longirostre est principalement caractérisé par une "ouverture antéorbitaire" entre les lacrymaux et les préfrontaux, et des ostéodermes sans quille, à fortes cupules et montrant une facette articulaire lisse en position antérieure et postérieure.

L'espèce *T. macrorhynchus* a été établi par Blainville, en 1855, pour un crâne et une mâchoire inférieure provenant du Mont-Aimé en Champagne (France); ce matériel a été rapporté à *Gavialis cf. G. macrorhynchus* par Gervais (1859), et ensuite redécrit par Piveteau en 1927 et attribué à *Tomistoma macrorhyncha*. En 1888, Koken attribua à *Thoracosaurus macrorhynchus* un crâne provenant du Maastrichtien des Pays-Bas. L'attribution générique a donc suscité quelques désaccords: il s'agit de *Tomistoma* pour Lydekker (1888), Piveteau (1927) et Carpenter (1983), principalement sur la base d'un contact entre les nasaux et les prémaxillaires. Toutefois, chez *Tomistoma*, les frontaux sont exclus du bord des fenêtres supratemporales et l'espace interorbitaire est relativement étroit, ce qui est loin d'être le cas chez *T. macrorhynchus* que nous considérons donc comme valide. Il est fréquent que du matériel crocodylien (essentiellement pour les longirostres du début du Tertiaire) soit rapporté de façon abusive à *Tomistoma* (genre représenté de nos jours par l'espèce *T. schlegeli* - le faux gavial), quand il est insuffisant pour créer un nouveau genre (Vasse, 1992, 1993).

L'espèce *T. scanicus* a été établie par Troedsson, en 1924, pour un crâne, une mâchoire, des vertèbres, des côtes, des ostéodermes, et des humérus provenant du Danien de Suède.

Signalons que *Thoracosaurus cherifiensis*, décrit par Lavocat (1955) des couches continentales cénomaniennes des Kem Kem, dans le Sud marocain, n'a fait l'objet que d'une description préliminaire, non illustrée. Le Cénomaniens continental des Kem Kem est riche en restes de crocodyliens, qui n'ont été qu'incomplètement décrits. Les restes de grands crocodyliens longirostres n'y sont pas rares, mais la plupart semblent appartenir à des mésosuchiens

(Buffetaut, 1994). Le matériel décrit par Lavocat a clairement besoin d'être revu et son attribution au genre *Thoracosaurus* paraît très incertaine. Il n'en sera donc pas tenu compte ici.

Entre les trois espèces valides, *T. neocesariensis*, *T. macrorhynchus* et *T. scanicus*, les différences sont minimales :

T. neocesariensis se distingue essentiellement des autres espèces, par des lacrymaux relativement courts (plus courts que les préfrontaux) et par la présence d'ouvertures antéorbitaires à la limite des préfrontaux et des lacrymaux. Considérée jusqu'à présent par de nombreux auteurs (Koken, 1888; Troedsson, 1924; Carpenter, 1983) comme accidentelle, la présence de ces ouvertures sur le crâne (MDE-Cas2-199) trouvé dans le gisement de Cassagnau, nous amène à réviser cette idée. En effet la découverte de ce crâne de thoracosauriné montrant des ouvertures antéorbitaires entre les préfrontaux et les lacrymaux, similaires à celles décrites par Leidy en 1865 sur le crâne attribué à *T. neocesariensis*, semble confirmer que nous avons affaire à des orifices naturels.

T. macrorhynchus se distingue des autres espèces, par des nasaux venant au contact des prémaxillaires, des dents moins nombreuses (dont 4 sur le prémaxillaire) dépourvues de fines carènes latérales tranchantes et un espace interorbitaire plus important.

T. scanicus est caractérisé par un nombre élevé de dents par demi-mâchoire (5 sur le prémaxillaire et 22 sur le maxillaire), des lacrymaux largement développés et une distance relativement importante séparant les nasaux et les prémaxillaires qui n'ont alors aucun contact entre eux.

Parmi les nombreux restes trouvés dans les gisements de Cassagnau, seuls le crâne (MDE-Cas1-199), des dents, deux vertèbres cervicales (MDE-Cas2-33 et MDE-Cas2-202) et des ostéodermes (MDE-Cas1-167 et MDE-Cas2-126), sont attribués au genre *Thoracosaurus*, et à l'espèce *T. neocesariensis* principalement sur la base des ouvertures antéorbitaires. Le reste du matériel est rapporté à des *Crocodylia* indéterminés.

CONCLUSION

La vaste répartition géographique des thoracosaurinés dans les dépôts marins-littoraux et deltaïques fini-crétacés d'Amérique du Nord et d'Europe, n'est guère étonnante compte tenu de la géographie de l'époque avec un océan Atlantique plus étroit et à température plus élevée qu'aujourd'hui. Leur dispersion a pu alors s'effectuer à l'aide de courants côtiers suffisamment chauds pour permettre à ces reptiles poïkilothermes, probablement incapables de nage soutenue sur une longue distance à contre courant, de survivre (passage septentrional possible par des mers épicontinentales entre Amérique du Nord-Groenland-Europe : cf. Camoin *et al.*, 1993).

Le problème des ouvertures antéorbitaires, avait déjà été soulevé par Leidy (1865) pour l'espèce *T. neocesariensis* caractérisée par la présence de deux foramens antéorbitaires, qui selon lui, étaient "peut-être accidentels, mais semblaient être les homologues de ceux de *Teleosaurus* et *Pelagosaurus*". Ensuite Koken (1888) a montré que ces foramens s'ouvrant chez *T. neocesariensis* à la limite du lacrymal et du préfrontal, ne pouvaient être les homologues de ceux rencontrés chez les crocodiliens méso-suchiens marins jurassiques, qui sont situés entre le lacrymal et le maxillaire. Dès 1869, Cope proposa le genre *Holops*, pour un crâne très semblable à *Thoracosaurus* mais dépourvu de ces ouvertures préorbitaires, comme c'est d'ailleurs le cas pour tous les autres spécimens qui ont été trouvés ensuite en Amérique du Nord et en Europe. Jusqu'à présent ces ouvertures préorbitaires ont donc été considérées comme accidentelles, principalement en raison de leur position inhabituelle entre le préfrontal et le lacrymal et le genre *Holops* considéré comme un synonyme de *Thoracosaurus* (cf. Carpenter, 1983). Toutefois chez certains méso-suchiens marins, les Metriorhynchidae, la forme et la position de cette fenêtre antéorbitaire peuvent être également tout à fait originales (Wenz, 1968) en raison, dans ce cas précis, de la participation du nasal et du jugal.

Outre le fait qu'il pourrait s'agir d'un conduit nerveux, cette "ouverture antéorbitaire" de configuration originale (entre le préfrontal et le lacrymal) présente sur le spécimen de Cassagnau (et également sur le crâne de *T. neocesariensis*) pourrait correspondre à

l'orifice d'une glande à sel nécessaire à l'osmorégulation de ce crocodilien marin et à plus forte raison s'il a pu étendre son aire de répartition via le milieu marin.

Il semble qu'une révision des thoracosaurinés s'impose pour différencier d'une part *T. neocesariensis* et le crâne de Cassagnau montrant une "ouverture antéorbitaire" et d'autre part tous les autres spécimens (nord américains et européens), caractérisés par l'absence de cette ouverture; ces derniers pourraient alors être rapportés au genre *Holops* Cope, 1869.

Les Thoracosaurinae sont avec leurs contemporains, les Dyrosauridae (crocodiliens méso-suchiens marins), les seuls macroprédateurs marins à survivre à la crise Crétacé-Tertiaire, peut-être du fait qu'ils étaient côtiers ou estuariens. En effet, il est possible que ces longirostres aient pu franchir la limite K/T grâce à la survie de leur principale source de nourriture, les poissons d'eau douce ou littoraux, qui franchirent plus facilement cette crise (Cavin et Martin, 1995). Outre le fait que la découverte de *Thoracosaurus* dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées permet d'élargir l'aire de répartition de ce genre, dont c'est la première mention dans le Crétacé supérieur français, l'intérêt du crâne trouvé à Marignac-Laspeyres et attribué à *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) tient à ce qu'il permet de supposer, chez cette espèce, que les ouvertures antéorbitaires considérées jusqu'à maintenant comme accidentelles, pourraient être naturelles.

REMERCIEMENTS

Nous remercions particulièrement G. Cazaulon, maire de Marignac-Laspeyres pour l'autorisation qu'il nous a donnée de fouiller sur sa commune, ainsi que les membres de l'association du Conservatoire des faïences du Comminges, notamment B. Jolibert et R. Cessin pour leur aide précieuse. Un grand merci également à M. Bilotte pour ses conseils et ses encouragements, à D. Vasse pour ses judicieuses remarques, à Messieurs E. Pierropan et R. Barbaresco qui ont réalisé l'excavation, à V. Delforno qui a préparé le matériel paléontologique, aux bénévoles qui se sont succédé sur les fouilles et à P. et R. Laurent pour l'hébergement, qu'ils leur ont procuré. Les fouilles de Marignac-Laspeyres ont été financées par

l'Association Dinosauria. Cet article est une contribution du GIS PaléoSédCo, Université Paul-Sabatier, Toulouse et Musée des Dinosaures, Espéraza.

REFERENCES

- ASTIBIA, H.; BUFFETAUT, E.; BUSCALIONI, A.D.; CAPPETTA, H.; CORRAL, C.; ESTES, R.; GARCIA-GARMILLA, F.; JAEGER, J.J.; JIMENEZ-FUENTES, E.; LE LOEUFF, J.; MAZIN, J.M.; ORUE-ETXEBARRIA, X.; PEREDA-SUBERBIOLA, J.; POWEL, J.E.; RAGE, J.C.; RODRIGUEZ-LAZARO, J.; SANZ, J.L. & TONG, H. 1990. The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*, **2** : 460-466.
- BILOTTE, M. 1980. Le gisement d'Auzas (Maastrichtien des Petites-Pyrénées). Stratigraphie-Environnements. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **116** : 57-63.
- ; TAMBAREAU, Y. & VILLATTE, J. 1983. Le Crétacé supérieur et la limite Crétacé-Tertiaire en faciès continental dans le versant nord des Pyrénées. *Géologie Méditerranéenne*, **10** : 269-276.
- BLAINVILLE, H.M.D. de 1855. *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des cinq classes d'animaux vertébrés récents et fossiles pour servir de base à la Zoologie et à la Géologie*. Paris, **8**.
- BUFFETAUT, E. 1980. Crocodylians from the continental Upper Cretaceous of Europe: new finds and interpretations. *Mesozoic Vertebrate Life*, **1** : 5-14.
- 1994. A new crocodylian from the Cretaceous of southern Morocco. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **319** : 1563-1568.
- & CAVIN, L. 1985. Nouveaux restes de vertébrés du Maastrichtien supérieur de la carrière du Jadet (Saint-Martory, Haute-Garonne, France). *Bulletin Trimestriel de la Société Géologique de Normandie et Amis du Muséum du Havre*, **82** : 31-34.
- BUSCALIONI, A.D.; SANZ, J.L.; CASANOVAS, M.L. & SANTAFÉ, J.V. 1986. An Eusuchian Crocodile from the Upper Cretaceous of Spain (Vilamitjana, Province of Lerida). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6** : 209-214.
- ; ORTEGA, F. & VASSE, D. 1999. The Upper Cretaceous crocodylian assemblage from Laño (northcentral Spain): implications in the knowledge of the finicretaceous European faunas. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14** (num.esp.1) : 213-233.
- CAMOIN, G.; BELLION, Y.; DERCOURT, J.; GUIRAUD, R.; LUCAS, J.; POISSON, A.; RICOU, L.E. & VRIELYNCK, B. 1993. Late Maastrichtian (69.5-65 Ma). In DERCOURT J., RICOU, L.E. & VRIELYNCK, E. (eds.), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. Explanatory Notes*. Gauthier-Villars, Paris : 179-196.
- CARPENTER, K. 1983. *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) (Crocodylia: Crocodylidae) from the Late Cretaceous Ripley Formation of Mississippi. *Mississippi Geology*, **4** : 1-10.
- CAVIN, L. & MARTIN, M. 1995. Les actinoptérygiens et la limite Crétacé-Tertiaire. *Geobios*, **19** : 183-188.
- COPE, E.D. 1869. Remarks on *Holops brevispinus*, *Ornithotarsus immanis*, and *Macrosaurus proriger*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **21** : 123.
- 1870. Synopsis of the Extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society*, **14** : 1-252.
- DE KAY, J.E. 1833. Observations on a fossil jaw of a species of gavial from West Jersey. *Annals of the Natural History of New York*, **3** : 156-165.
- 1842. *Zoology of New York. Reptiles and Amphibia*. Part 3 : 28.
- GALLAGHER, W.B. 1993. The Cretaceous/Tertiary Mass Extinction Event in the Northern Atlantic Coastal Plain. *The Mosasaur*, **5** : 75-154.
- GERVAIS, P. 1859. *Zoologie et Paléontologie françaises. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe*. 2^e édition, Arthus Bertrand, Paris : 1-544.
- GHEERBRANT, E.; ABRIAL, C. & CAPPETTA, H. 1997. Nouveaux sites à microvertébrés continentaux du Crétacé terminal des Petites-Pyrénées (Haute-Garonne et Ariège, France). *Geobios*, **20** : 257-269.
- KOKEN, E. 1888. *Thoracosaurus macrorhynchus* BL. aus der Tuff-Kreide von Maastricht. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, **40** : 754-773.
- LAVOCAT, R. 1955. Découverte d'un crocodylien du genre *Thoracosaurus* dans le Crétacé supérieur d'Afrique. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, **27** : 338-340.
- LAURENT, Y.; CAVIN, L. & BILOTTE, M. 1999. Découverte d'un gisement à vertébrés dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **328** : 781-787.
- ; LE LOEUFF, J.; BILOTTE, L.; BUFFETAUT, E. & ODIN, G.S. Campanian-Maastrichtian continental-marine connection in the Aquitaine-Pyrenees-Provence area (S France). In ODIN, G.S. (ed.), *The Campanian-Maastrichtian Boundary* (sous presse).
- LEIDY, J. 1852. Description of *Delphinus conradi* and *Thoracosaurus gradis*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **6** : 35.
- 1865. Cretaceous Reptiles of the United States. *Smithsonian Contributions to Knowledge*, **192** : 1-135.
- LEPICARD, B. 1985. Le Crétacé terminal et le Paléogène basal dans les Petites-Pyrénées et les Dômes annexes. Biostratigraphie-Sédimentologie. *Strata*, Toulouse, **4** : 1-276.
- LEYMERIE, A. 1881. *Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne*. Privat (ed.), Toulouse : 1-1010.
- LYDEKKER, R. 1888. *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History)*. Part I, London : 1-303.
- MORTON, S. 1844. Description of the head of a fossil crocodile from the Cretaceous strata of New Jersey. *Proceedings of the*

- Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **2** : 82-85.
- NOPCSA, F. 1928. Paleontological notes on Reptilia; 7. Classification of the Crocodilia. *Geological Hungerica (Ser. Paleont.)*, **1** : 75-84.
- PIVETEAU, J. 1927. Amphibiens et Reptiles fossiles. *Annales de Paléontologie, Paris*, **16** : 29-37.
- SÉGURA, F. 1979. *Etude géologique de la partie orientale des Petites Pyrénées. Zones sous-pyrénéennes (Ariège, Haute-Garonne)*. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse : 1-143.
- TAMBAREAU, Y.; HOTTINGER, L.; RODRIGUEZ-LAZARO, J.; VILLATTE, J.; BABINOT, J.F.; COLIN, J.P.; GARCIA-ZARRAGA, E.; ROCCHIA, R. & GUERRERO, N. 1997. Communautés fossiles benthiques aux alentours de la limite Crétacé/Tertiaire dans les Pyrénées. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **168** : 795-804.
- TROEDSSON, G. 1924. On crocodilian remains from the Danian of Sweden. *Acta Universitatis Lundensis*, **20** : 3-75.
- VASSE, D. 1992. Les crocodiles de l'Aude: aperçu du matériel connu et présentation de quelques nouvelles pièces. *Bulletin de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude*, **92** : 37-41.
- 1993. *Systématique des crocodiles du Crétacé supérieur et du Paléogène d'Europe. Aspects paléobiogéographique et paléoécologique*. Thèse de doctorat, Université Paris VI, 1-224.
- WENZ, S. 1968. Contribution à l'étude du genre *Metriorhynchus*. Crâne et moulage endocrânien de *Metriorhynchus superciliosus*. *Annales de Paléontologie (Vert.)*, **54** : 149-183.