

Stratodontidae, Maastrichtien du Niger

Marc MICHAUT

12 février 2012

Abstract

Stratodontidae are known for more than a century as sporadic bones, always found in maastrichtian levels, in United States, in Morocco and in Congo. Since 1998, we got a very important set of material, essentially from the site of In Daman, in Iullemeden (Aulimadan) basin. This allowed us to describe with a pretty precision *Stratodus indamanensis*, a big species of the family. We found also *Ministratodus kehehensis*, a smaller species. Two species, *Stratodus apicalis* and *Stratodus oxypogon*, were formerly defined by COPE. So we could draw the first cladogram for Stratodontidae. This family had been defined by COPE but was later abandoned because of lack of new discoveries. We restore Stratodontidae family and separate it from Dercetidae to which the two ancient *Stratodus* had been reported by some authors. The very abundant material from nigerian site of In Daman allowed us to conduct meticulous statistic studies. Such a work is absolutely necessary in order to reconstruct *Stratodus indamanensis* of which not any entire skeleton is known ; furthermore, statistics allowed us to reconstruct a snapshot of the animal's demography, at the precise instant of a bone bed deposit. So we got an interesting sight of the ecology of *Stratodus indamanensis* during an interval of some years.

Résumé

Les Stratodontidae sont connus depuis plus d'un siècle par des os épars, trouvés toujours dans des niveaux du Maastrichtien, aux Etats-Unis, au Maroc et au Congo. La récolte d'un matériel beaucoup plus abondant au Niger depuis 1998 permet de décrire précisément une espèce de grande taille, *Stratodus indamanensis* ainsi qu'une plus petite espèce, *Ministratodus kehehensis*. Avec les deux espèces déjà définies *Stratodus apicalis* et *Stratodus oxypogon*, se dessine un cladogramme des Stratodontidae, famille introduite par COPE mais qui était tombée en désuétude faute de découvertes conséquentes. Nous avons réhabilité cette famille pour la séparer des Dercetidae auxquels les *Stratodus* avaient été rattachés par quelques auteurs. L'abondance du matériel sur le site nigérien d'In Daman permet d'effectuer des études statistiques fines. De telles études sont nécessaires pour reconstituer *Stratodus indamanensis* dont aucun squelette complet n'est connu ; elles permettent en outre de reconstituer un instantané de la population de l'animal, au moment de la formation d'un *bone bed*. Il en résulte un intéressant aperçu de l'écologie du poisson sur un intervalle de quelques années.

Sommaire

1	Géologie, paléogéographie	3
2	<i>Stratodus indamanensis</i>	7
2.1	Historique du genre <i>Stratodus</i>	7
2.2	Etude d'un ensemble de vertèbres	10
2.3	Chronoécologie de <i>Stratodus indamanensis</i>	17
2.4	Colonnes vertébrales	31
2.5	Reconstitution de la tête	33
2.6	Bilan des éléments retrouvés	46
2.7	Reconstruction de l'animal	46
2.8	Sexualité	47
2.9	Fiche d'identité de l'animal	47
2.10	Illustration : spécimen <i>STR12, in situ, 1999</i>	49
2.11	Système de scutelles	49
2.12	Autres détails de l'animal	54
2.13	Allométries de croissance	58
2.14	Dynamique du poisson	62
3	<i>Ministratodus kehehensis</i>	67
3.1	Le matériel	67
3.2	Reconstitution hypothétique	70
3.3	Ecologie	71
4	Autres <i>Stratodontidae</i>	75
4.1	Neurocrâne et vertèbre particuliers	75
4.2	Analyse concernant 7 poissons	77
4.3	Récapitulation des Dercetidae / <i>Stratodontidae</i> publiés	79
4.4	Localisations	80
4.5	Systématique	81

Nomenclature : os des actinoptérygiens

Les noms des os des actinoptérygiens sont déduits de ceux des sarcoptérygiens. On s'occupa d'abord dans l'histoire nomenclaturale, des os des tétrapodes ; ceux des actinoptérygiens furent ensuite dénommés en suivant le principe d'homologie, qui en l'occurrence se révèle d'une application extrêmement délicate. Une révision récente : SCHULTZE [2005], modifie les noms des os du toit crânien et de la mandibule des actinoptérygiens. Ainsi, le frontal devient-il le pariétal ; le pariétal, le postpariétal ; le dentaire doit dorénavant se nommer dentosplénial. Les os dermiques recouvrant la partie postérieure de la région ethmoïdienne, présumés préfrontaux ou nasaux, deviennent les frontaux. Ce type de révision avait déjà été proposé il y a plusieurs décennies, par WESTOLL et ROMER par exemple. Il s'agit de faire un choix entre l'ancienne nomenclature, bien connue mais homologiquement erronée, et la nouvelle, plus correcte mais peut-être déroutante pour le lecteur. Dans un souci d'exactitude, nous avons choisi d'utiliser exclusivement la nouvelle. Toutefois, nous signalerons les noms nouveaux de façon systématique, chaque fois qu'ils apparaîtront. Ainsi, le pariétal, ancien frontal, sera-t-il cité sous la forme *pariétal* sensu novo, ou *pariétal* s.n. ; de même, nous écrirons *postpariétal* s.n., *frontal* s.n. et *dentosplénial* s.n. Une seule exception : dans la traduction des textes historiques de COPE concernant les Stratodontidae, nous conservons les noms originaux employés par l'auteur.

1 Géologie, paléogéographie

Le bassin sédimentaire des lullammeden est délimité, au nord par les massifs composites de l'Adrar des Iforas, du Hoggar et de l'Aïr, surélevés par l'activité passée d'un point chaud, à l'est par le bassin tchadien, au sud par un bouclier archéo-protérozoïque du Nigeria, le plateau Bauchi, enfin à l'ouest par le plateau du Liptako-Gourma, formation appartenant au grand craton ouest-africain : voir la figure 1. La photographie satellite 2a, en fausses couleurs, retravaillée d'après *Google Earth*, et la carte 2b d'après HANON [1984] et BIRON [1987] représentent la même région, avec la ville de Kao à gauche et, sur la même horizontale, 7 km à l'est, le site d'In Daman. La carte géologique est ici à une échelle un peu réduite par rapport à la photographie. Formation de l'Alanbanya hachurée en verts, du Farin Doutchi en vert foncé, d'In Wagar en vert clair. Toutes les trois appartiennent au Maastrichtien supérieur. Paléocène en rouge, pour la formation de Garadoua,

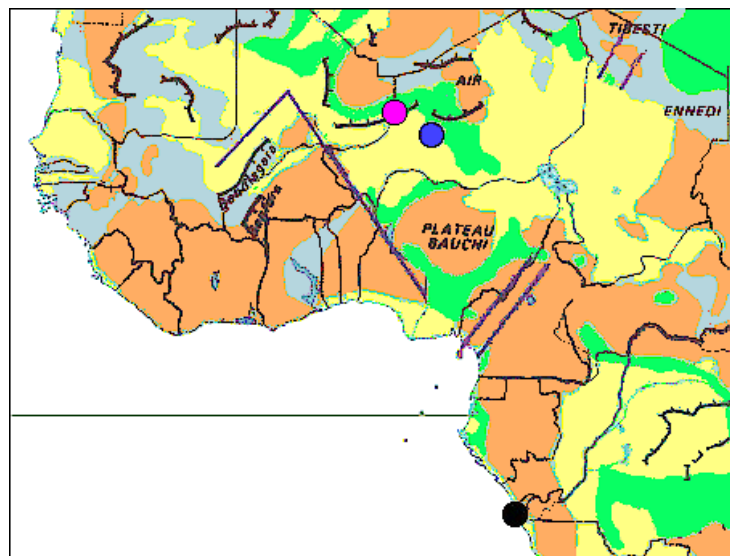


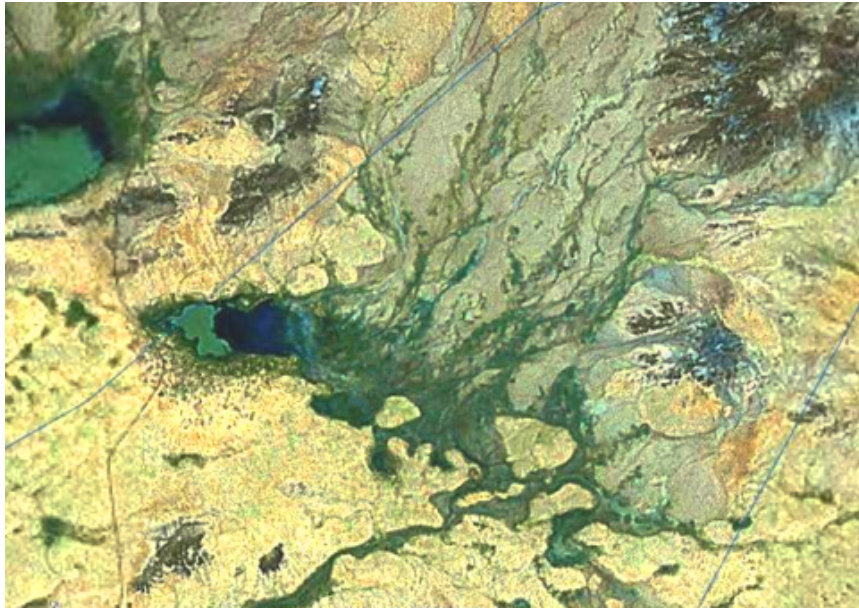
FIG. 1: Sur cette carte, adaptée de l'Atlas de l'Afrique, MDI [1977], les terrains archéens, protérozoïques ou ignés plus récents en brun ; les zones sédimentaires paléozoïques en bleu ; mésozoïques en vert ; cénozoïques et quaternaires en jaune indifférencié. Sont indiqués les sites maastrichtiens d'In Daman et Kéhéhé, confondus dans le point bleu, de Mentess et Ilatane, point mauve, de Cabinda, point noir.

et en rose ; formations plus récentes en orangé et tons de jaune. A In Daman, la formation du Farin Doutchi, en vert foncé, émerge de dépôts sableux très récents sur une aire de quelques dizaines d'hectares. La carte 4b reprend en la simplifiant la géologie des environs de Kao. Cette carte, adaptée de DIKOUMA, reprend les noms originaux des localités utilisés par ce dernier pour ses études.

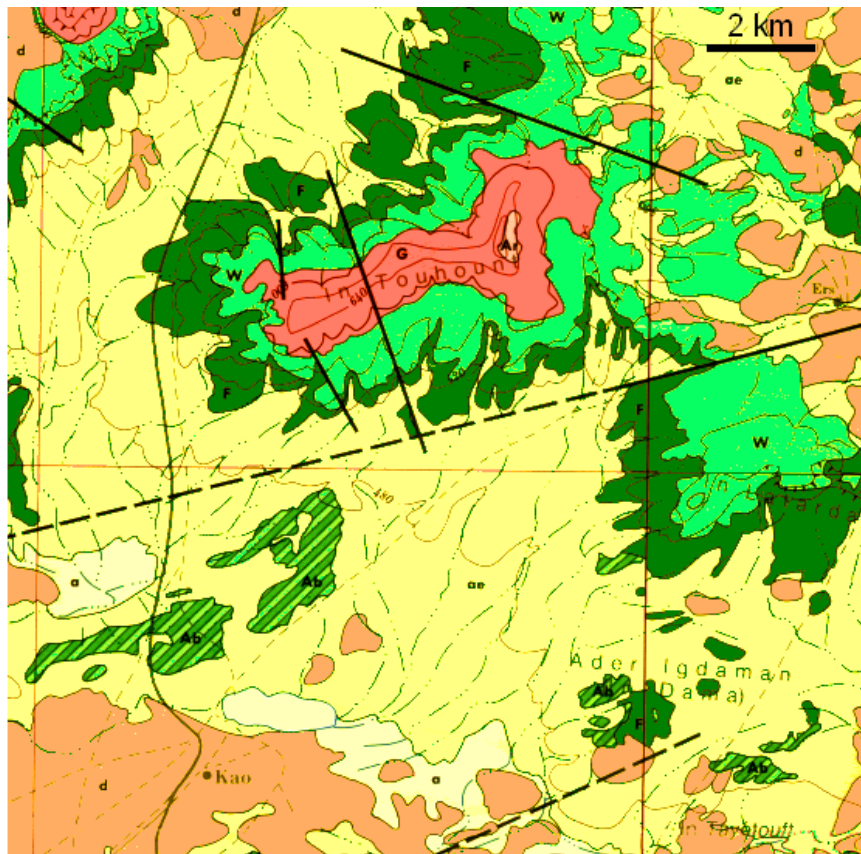
Le Crétacé terminal de la région de Kao se caractérise, comme dans tout l'Ouest africain, par une succession de transgressions marines. Les mers épicontinentales se déploient sur de vastes zones pénéplanées, à la faveur d'une subsidence relative du continent et surtout d'un climat planétaire très chaud. Les calottes polaires sont quasiment inexistantes et le niveau des océans par conséquent est très élevé. On peut imaginer dans la région de Kao un paysage ressemblant aux bordures de mers tropicales actuelles, avec mer, lagunes, fleuves et mangroves où sont réalisés des biotopes variés et, entre autres, divers degrés de salinité. La mise en évidence de pollen d'aspect très frais : DIKOUMA [1994], dans la plupart des strates d'In Daman montre la proximité de la terre ferme, ou du moins de terrains marécageux. La présence de restes de grands dinosaures terrestres comme un cf. *Titanosaurus* permet d'aboutir à la même conclusion. La région de Kao est profondément intriquée à l'intérieur du continent. Une communication marine certaine existe du côté nord avec la Téthys ; une seconde, plus hypothétique, du côté sud, avec l'océan Atlantique. La profondeur du bras de mer transcontinental peut être estimée à quelques dizaines de mètres, comme par exemple la Manche actuelle. Il en résulte une pénétration très lente des ondes de marées et donc une atténuation considérable de ces ondes lors de leur arrivée sur le site. Ainsi l'amplitude des marées devait-elle être très faible, de quelques centimètres à un ou deux décimètres tout au plus. Il en résulte en terrain très peu incliné, une zone intertidale vaste, calme et probablement marécageuse, avec végétation.

La reconstitution de PETERS montrée sur la figure 3 ne rend pas compte de la totalité des dépôts du Nigéria. Nous lui préférons celle de KOGBE, même figure. La communication sud avec l'atlantique a certainement existé, mais peut-être pas en permanence.

La figure 4a reprend un détail de la carte 3, version KOGBE. Les sites d'In Daman et de Kéhéhé apparaissent en bordure de la mer, dans une zone qui a laissé d'abondants dépôts de gypse, d'ailleurs exploités actuellement de manière artisanale pour alimenter une cimenterie. Le gypse apparaît comme évaporitique, bien que sa matière provienne, comme l'a montré DIKOUMA, d'apports continentaux et non de l'océan. DIKOUMA interprète toute la région bordière figurée sur cette carte comme une zone à lagunes et marécages séparés de la mer par des cordons littoraux. Nous préférons y voir une situation purement marine, qui ne se différencie de la pleine mer que par une profondeur moindre : quelques mètres au lieu de quelques dizaines de mètres. Ceci en accord avec le contenu fossile de la majorité des formations lithiques qui en proviennent : faune typiquement marine ; animaux de grandes tailles tels que les *Stratodus*, les mosasaures, un plésiosaure, etc., certains mesurant jusqu'à 10 m ou davantage.



(a) Vue satellite de la région de Kao. Les couleurs sont réalistes, sauf les portions très ferruginisées qui sont représentées en tons de bleu. Le lac temporaire de Kao, à gauche, en bleu lui aussi. La forme du site d'In Daman se reconnaît facilement sur la carte 2b également.



(b) Carte géologique des environs de Kao. Voir la figure 4b pour une version simplifiée.

FIG. 2: Terrains et géologie de la région de Kao. Les deux cartes sont approximativement à la même échelle. Largeur de la vue en haut : 12.5 km ; largeur de la carte, en bas : 15.5 km.

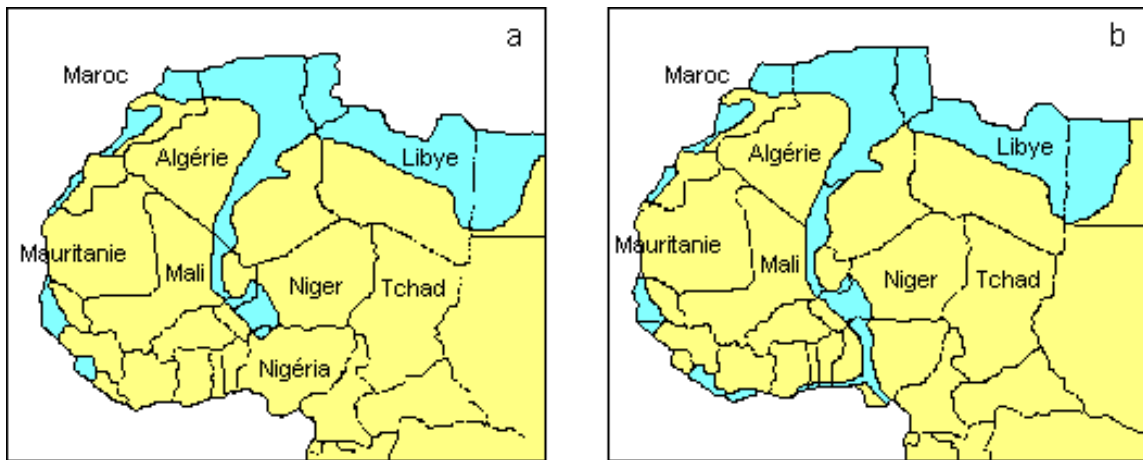
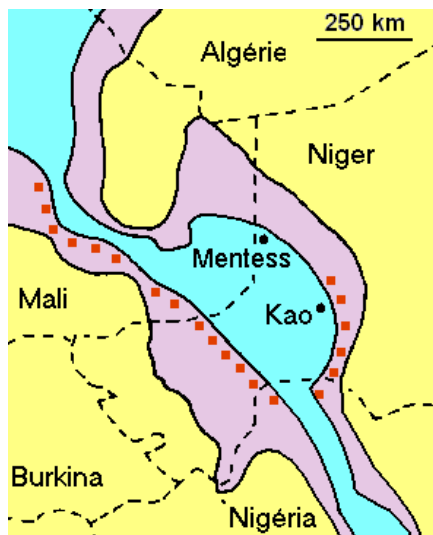
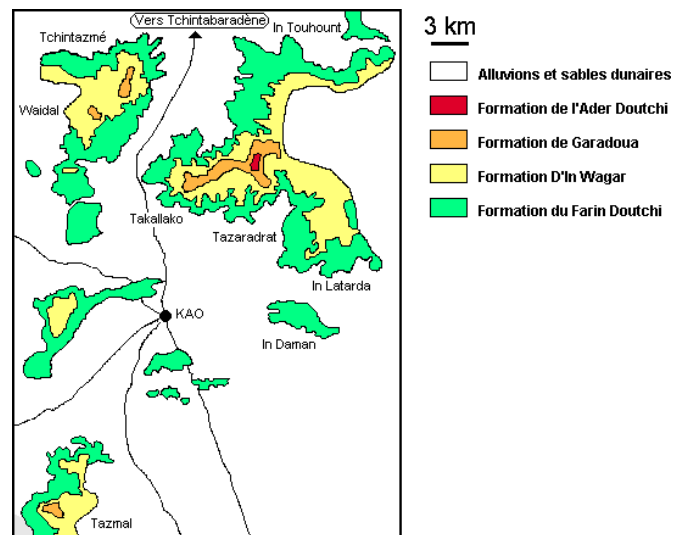


FIG. 3: Transgression maastrichtienne. (a) d'après PETTERS et (b) d'après KOGBE. Les reconstructions des deux auteurs sont essentiellement les mêmes; toutefois une différence, très importante pour notre étude, apparaît : le bras de mer épicontinental est borgne pour PETTERS, alors qu'il s'ouvre sur le golfe de Guinée d'après KOGBE. Selon l'une ou l'autre de ces reconstitutions, le biotope au milieu du bras de mer est *a priori* très différent, en ce qui concerne par exemple la salinité. Les investigations récentes soutiennent, avec l'identification de sédiments marins maastrichtiens à l'intérieur des terres du golfe, la thèse de KOGBE.



(a) Carte paléogéographique de la région de Kao au Maastrichtien supérieur, modifié d'après GREIGERT et d'après DIKOUMA. La mer profonde en bleu clair; platiers et lagunes en bleu violacé. Les carrés orangés représentent des dépôts de gypse.



(b) Géologie très simplifiée de la région étudiée par DIKOUMA. Seules les formations maastrichtiennes et paléocènes ont été mises en évidence. Voir la figure 2b pour une version complète.

FIG. 4: Carte paléogéographique de la région de Kao, à gauche et géologie simplifiée au voisinage de la ville, à droite.

2 *Stratodus indamanensis*

2.1 Historique du genre *Stratodus* et de la famille Stratodontidae

Les encadrés suivants contiennent les traductions, avec des mesures converties en unités internationales, de 2 articles originaux : COPE [1872]; COPE [1877]. Nous nous sommes fixés comme règle de les choisir comme références, pour assurer au mieux la continuité et la stabilité de la nomenclature.



FIG. 5: Squelette en cours de dégagement du *Stratodus 1999-STR12*, découvert et récolté en 1999. En avant-plan à gauche, le crâne; derrière, la colonne vertébrale, dont seul le tiers antérieur a été préservé.



FIG. 6: Squelette *1999-STR12* après préparation. La longueur totale de la colonne vertébrale était le triple de ce qui est visible ici.

Stratodontidae Cope 1872

Famille regroupant plusieurs genres ressemblant à *Enchodus*. Poissons physostomes (cf. os de la mâchoire supérieure); absence d'actinotriches dorsaux; écailles cycloïdes. Ressemblance générale avec *Esox*, dents ressemblant à celles des Sphyrænidae et Trichiuridae. Petit prémaxillaire avec une seule grande dent chez *Enchodus* : petit prémaxillaire avec nombreuses dents chez *Stratodus*. Maxillaire portant relativement peu de dents chez *Stratodus*, plus grand nombre de dents sur le maxillaire de *Cimolichthys*. Ressemblances de *Stratodus* avec *Esox* : os palatins plats et larges, soudés, portant des dents formant une brosse; dents maxillaires réduites en taille et en nombre. Chez *Stratodus* les dents sont fixées par ankylose sur une base alvéolaire : cette fixation ressemble à celle des poissons actuels et diffère de celles des Pachyrhizodontidae et des Saurodontidae. Clé des genres :

- Le genre *Stratodus* est caractérisé par de nombreuses petites dents, et un maxillaire en comportant moins que les autres os dentés. Les palatins présentent des brosses de petites dents avec cavités pulpaire.
- Le genre *Cimolichthys* possède des mandibules avec une série de grandes dents à un seul bord coupant à la base et deux bords coupants à l'apex. Le dentaire porte une série interne de grandes dents qui ne s'élargissent pas distalement, ainsi que quelques séries externes de petites dents.
- Le genre *Enchodus* présente un prémaxillaire avec une seule grande dent; le dentaire a un rang externe de petites dents et un rang interne de grandes dents, plus larges à l'extrémité distale.

Stratodus Cope 1872

Ce genre est caractérisé par sa dentition : les dents sont nombreuses et petites, et de forme particulière. J'en possède un prémaxillaire, un grand morceau d'un maxillaire, et un ensemble presque complet de deux palatins soudés, ainsi que d'autres os. Les restes de *Stratodus* ont été découverts avec ceux de *Cimolichthys*; cependant aucune confusion entre les deux genres n'est possible. Je ne possède aucun dentaire de *Stratodus* [en 1872]. Les dents du prémaxillaire sont disposées en deux séries. Elles sont épaisses à la base, de section ovale, et se contractent et s'aplatissent rapidement vers le haut. Sur cet ensemble basal, on trouve une couronne de section ovale ou en forme de pelle, dont le plus grand axe de compression est orthogonal à l'axe de compression de la partie distale de la base. L'ensemble présente une allure barbelée. Les dents du maxillaire sont similaires dans leur forme. Les dents des palatins ont même structure mais sont plus longues, leurs bases étant subcylindriques et légèrement incurvées. Toutes les dents présentent une large cavité pulpaire. Description du prémaxillaire : sa surface antéro-supérieure rencontre la surface antéro-inférieure à angle aigu. Sa forme générale est celle d'un large ovale, légèrement concave. Sa face interne se termine par une arête verticale d'os dense. La face externe est orthogonale à cette dernière et s'étend obliquement vers le haut et vers l'arrière. Un angle intérieur aigu du maxillaire le suit par-dessous, jusqu'à exclure toutes les dents du prémaxillaire, sauf une ou deux, de la rangée externe. La lame externe du prémaxillaire forme une suture squamosale extensive avec cette partie du maxillaire en la recouvrant à partir du dessus. Cet arrangement ressemble à celui d'*Esox*, spécialement en ce qui concerne le grand nombre de dents palatines et le petit nombre de dents maxillaires. Mais, contrairement à *Esox*, il n'existe pas de surfaces articulaires entre les maxillaires, les palatins, etc. D'autres différences avec *Esox* sont le prolongement vers le haut du prémaxillaire, et la forme particulière des dents.

Stratodus apicalis Cope 1872

Les dents du maxillaire sont beaucoup plus petites que celles du prémaxillaire, et diminuent en taille postérieurement. Il en existe, sur le maxillaire, 4 ou 5 séries antérieurement; sur les os palatins, 7 à 9 rangs. Les dents sont minces et courbées vers le bas depuis des bases obliques, cylindriques en section; elles se contractent en un col puis s'élargissent en une lame ovale et coupante formant l'apex. Les plus grandes dents mesurent 1.25 cm de long. Celles des marges inférieures et extérieures sont plus minces, celles de l'intérieur, plus trapues et plus coniques. Les palatins sont aplatis dans un plan, et contractés aux deux extrémités. L'extrémité antérieure possède une concavité externe destinée à recevoir peut-être maxillaire ou prémaxillaire. Une rainure divise la surface supérieure sur toute sa longueur. Le bord externe est plus fin postérieurement et il existe deux longs sillons qui s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure, indiquant probablement une synostose avec le ptérygoïde.

ARTICLES DE COPE (suite)

Longueur du fragment de palatin	12.8 cm
Longueur du palatin supposé entier	14.8 cm
Largeur maximale du palatin	2.0 cm
Plus grande épaisseur marginale du palatin	0.3 cm
Longueur du fragment de prémaxillaire	4.3 cm
Longueur du prémaxillaire, côté interne	2.5 cm
Longueur du prémaxillaire, maxillaire exclu	1.2 cm
Largeur du prémaxillaire, partie antéro-supérieure	1.0 cm
Longueur d'une dent du prémaxillaire	0.5 cm

Stratodus apicalis a été trouvé par moi-même dans les schistes bleus calcaireux de Butte Creek, au sud de Fort Wallace, Kansas.

Stratodus oxypogon Cope 1877

Appartient à la collection de M. STERNBERG : un dentaire, un supposé maxillaire, une portion de palatin, ces deux derniers sans leurs extrémités. Plusieurs vertèbres, appartenant probablement au même individu, accompagnent ces trois os. Le dentaire est étroit et cunéiforme, robuste de par son épaisseur. La bande dentaire est large, couvrant plus de la moitié du diamètre vertical de l'os : elle est limitée par-dessous par un sillon. La face externe est convexe ; un sillon délicat s'étend juste en-dessous, le long de la marge supérieure. Un large sillon commence dans la moitié postérieure, il est situé dans la moitié supérieure, largement ouvert du côté postérieur. Le bord inférieur est comprimé et plat, la transition entre ce bord et la partie convexe est brusque. La surface symphysale est courte, le bord inféro-antérieur formant un angle aigu. Il existe 6 rangées de dents sur la partie la plus large de la bande dentaire. Une de ces rangées contient des dents plus larges que les autres ; en un certain point, il s'agit de la seconde rangée depuis le bord externe, mais sa position devient plus intérieure vers la partie antérieure de la bande dentaire. Les dents sont incurvées, de section circulaire, avec apex simple et très aigu. Elles sont transparentes, vitreuses. Les fosses alvéolaires des dents des 3 séries intérieures du dentaire ont un caractère particulier : la moitié intérieure du bord possède des lignes radiales courtes rejoignant sa circonférence, mais les moitiés externes portent 3 lobes convexes de tissu dense. Le lobe latéral est divergent et dorsal ; le lobe médian est plus étroit, et radial par rapport à la circonférence. Cette structure n'apparaît pas dans les fosses alvéolaires des 3 rangées externes. C'est probablement une fixation fonctionnant comme une charnière, permettant aux dents des rangées internes de se dresser ou de se rabattre. Le supposé maxillaire présente un large sillon ouvert sur les deux côtés. Le bord supérieur est de section convexe et moins large que la surface dentée, qui est légèrement oblique. En raison de cette obliquité, la section serait celle d'une poutre en T. Le sillon de la face interne se poursuit beaucoup plus loin que celui de la face externe. Il existe 6 rangées de dents disposées comme sur le dentaire, mais dans l'ordre inverse. Le fragment de palatin est densément couvert de dents, plus longues que celles des mâchoires. Leurs apex sont simples comme pour les dents de ces dernières. Celles de l'un des bords sont plus longues que celles de l'autre bord, et les fosses alvéolaires de ces dents portent les 3 tubercules adjacents décrits ci-dessus. Les vertèbres ressemblent à celles de *Empo* (Pachyrhizodontidae). Les centres, à la fois dans la région abdominale et dans la région caudale, sont allongés et contractés au milieu de la vertèbre. Des sillons longitudinaux peu profonds existent à la base des arcs neuraux et hémaux, divisés verticalement par des nervures médianes. La portion médiane latérale est lisse, ou presque telle.

Longueur de la portion de dentaire	5.5 cm
Profondeur du dentaire en son milieu	0.8 cm
Profondeur de sa bande dentée, au milieu	0.5 cm
Profondeur de sa bande dentée, à la symphyse	0.45 cm
Longueur de la portion de maxillaire	5.3 cm
Longueur d'une dent du maxillaire	0.45 cm
Profondeur du maxillaire en son milieu	0.60 cm
Largeur du maxillaire en son milieu	0.50 cm
Largeur du palatin	1.0 cm

ARTICLES DE COPE (suite)	
Diamètres d'une vertèbre abdominale :	
longitudinal	1.6 cm
transverse	1.15 cm
vertical	1.25 cm
Différences avec <i>Stratodus apicalis</i> : formes des apex dentaires ; le spécimen-type est beaucoup plus petit que celui de <i>Stratodus apicalis</i> .	

Il sera cependant nécessaire d'interpréter ces quatre textes : COPE en effet ne disposait que de très peu de matériel, en assez mauvais état. Ces articles fondateurs décrivent deux espèces : *Stratodus apicalis* et *Stratodus oxypogon* avec, semble-t-il, suffisamment de détails pour bien les distinguer. COPE a décrit les deux espèces avec le maximum de précisions que lui permettaient ses échantillons. On regrettera seulement certaines ambiguïtés, ainsi que l'absence de photographie et de figure. COPE introduit aussi une famille, les Stratodontidae. Plus tard, les *Stratodus* seront toujours rapportés, par les auteurs, à *Stratodus apicalis*, l'autre espèce *Stratodus oxypogon* étant implicitement considérée comme invalide faute de type déposé et de nouvelle découverte. La famille Stratodontidae sera aussi abandonnée, l'unique espèce *Stratodus apicalis* employée étant rattachée aux Dercetidae. Nous aurons l'occasion de réviser, à la fois les espèces et le classement. Toutefois nous ne tiendrons pas compte du rattachement, par tel ou tel auteur, de ses découvertes à *Stratodus apicalis* et aux Dercetidae. Nous reviendrons toujours sur le matériel lui-même. Ainsi nous sera-t-il possible de le rattacher à *Stratodus apicalis*, à *Stratodus oxypogon* ou à une autre espèce, compte tenu des textes encadrés qui précèdent. Ceux-ci doivent demeurer notre seul guide et serviront de remplaçants aux types, physiquement absents, des 2 espèces de base. Il est à remarquer que des auteurs tels qu'ARAMBOURG, DARTEVELLE et CASIER ou encore CAPPETTA, n'ont eu à leur disposition qu'un matériel très fragmentaire ; l'attribution arbitraire de ces restes à *Stratodus apicalis* ne constituait pas de leur part une négligence, mais une conclusion plutôt logique et prudente. Ces matériels étaient si succincts que souvent ils se sont trouvés gênés pour affirmer la nature de tel ou tel os denté. COPE lui-même, s'il a correctement identifié les os de *Stratodus apicalis*, s'est probablement trompé en ce qui concerne *Stratodus oxypogon* : le présumé dentaire serait en fait un palatin, tandis que l'os identifié comme maxillaire ressemble, par sa description, à un pharyngien de *Stratodus indamanensis*. Un os identifié avec doute comme prémaxillaire par CAPPETTA est en réalité un dentosplénial *sensu novo*.

2.2 Etude d'un ensemble de vertèbres

2.2.1 Le matériel

La figure 5 montre le squelette *STR12* sur le terrain, complètement dégagé. Ce squelette est le plus complet ; il ne comprend cependant que 35 vertèbres, soit environ le tiers de la colonne. C'est notoirement insuffisant pour une reconstitution fiable de l'animal. Une étude statistique de vertèbres isolées est nécessaire en complément. Remarquer sur l'image que les suspensoriums et les demi-mandibules sont rabattus sur le plan horizontal, ce qui fait apparaître la tête trois fois plus large qu'elle n'est en réalité. Longueur totale environ 240 cm.

Figure 7 : coupes sagittales schématisées de 5 vertèbres : caudale ; précaudale ; troncale ; prétroncale ; première vertèbre *V1*. En orangé les surfaces de coupe ; en beige les surfaces naturelles.

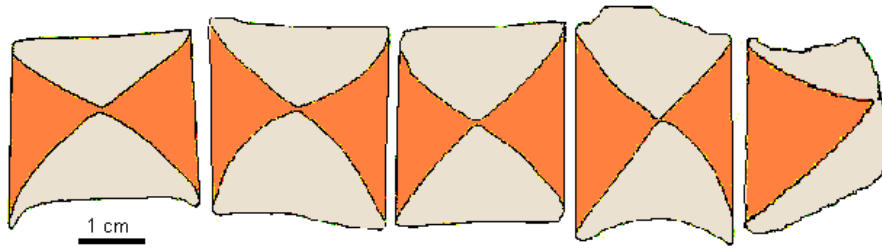


FIG. 7: Coupes sagittales de vertèbres de *Stratodus*.

2.2.2 Le problème posé par l'état du matériel fossile

Aucun squelette entier de *Stratodus* n'a été retrouvé à In Daman. Les squelettes partiels montrent que le corps du poisson était allongé, mais ne permettent pas de déterminer sa longueur ou, autrement dit, son nombre de vertèbres, avec précision. Il existe par contre, dans les lits osseux de base, de remarquables amoncellements de ses vertèbres. Une étude statistique est possible grâce à la distinction de 5 types : première vertèbre, que nous avons appelée V1 ; vertèbres prétroncales, au nombre de 5 ou 6 ; vertèbres troncales ; précaudales ; caudales. Les effectifs des trois derniers types ne sont pas connus directement ; un seul squelette (immatriculé *STR12*) permet d'affirmer directement que le nombre de vertèbres troncales est supérieur à 30. Le tableau ci-dessous concerne un échantillon statistiquement représentatif, immatriculé *groupe 3*, comportant au total 6590 vertèbres entières ou fragmentaires.

type	V1	prétroncales	troncales	précaudales	caudales	total
vertèbres typées	152	819	3175	779	255	5182
vertèbres mesurées	147	696	2458	560	226	4087
pourcentage mesurable	96.71	84.98	77.42	71.89	88.63	78.87

Les longueurs b des vertèbres, chez un individu, sont toutes égales. Il n'en est pas de même pour leurs hauteurs, ni pour leurs largeurs. Seule la longueur b a été mesurée sur les 4087 pièces mesurables. Les vertèbres ont été classées, pour chaque type, en classes d'effectifs correspondant à des intervalles de 1 mm. Par exemple, intervalle entre $b = 25$ mm et $b = 26$ mm : longueur moyenne 25.5 mm. Nous notons $\varepsilon(b)$ l'effectif d'une classe. Par exemple, $\varepsilon(25.5)$ est le nombre de vertèbres du type considéré, de longueurs comprises entre 25 et 26 mm.

2.2.3 Exploitation des mesures

Les histogrammes montrant les effectifs en fonction des intervalles de valeurs de b ne présentent aucun intérêt direct. Nous aurons d'ailleurs l'occasion de les présenter plus tard (voir la figure 12). Par contre, la masse d'un poisson, proportionnelle à b^3 , croît linéairement avec le temps. Il est donc intéressant de calculer les effectifs $\varepsilon_3^*(b^3)$ correspondant à des intervalles égaux de la quantité b^3 . Plus généralement, si $f(b)$ est une fonction de b , les effectifs $\varepsilon_{\{f\}}^*[f(b)]$ se calculent en fonction des effectifs ε selon :

$$\log \varepsilon_{\{f\}}^* = \log \varepsilon - \log \frac{df}{db} \quad (1)$$

En particulier, si nous notons $\varepsilon_3^*(b^3)$ l'effectif correspondant à $f(b) = b^3$:

$$\log \varepsilon_3^* = \log \varepsilon - 2 \log b \quad (2)$$

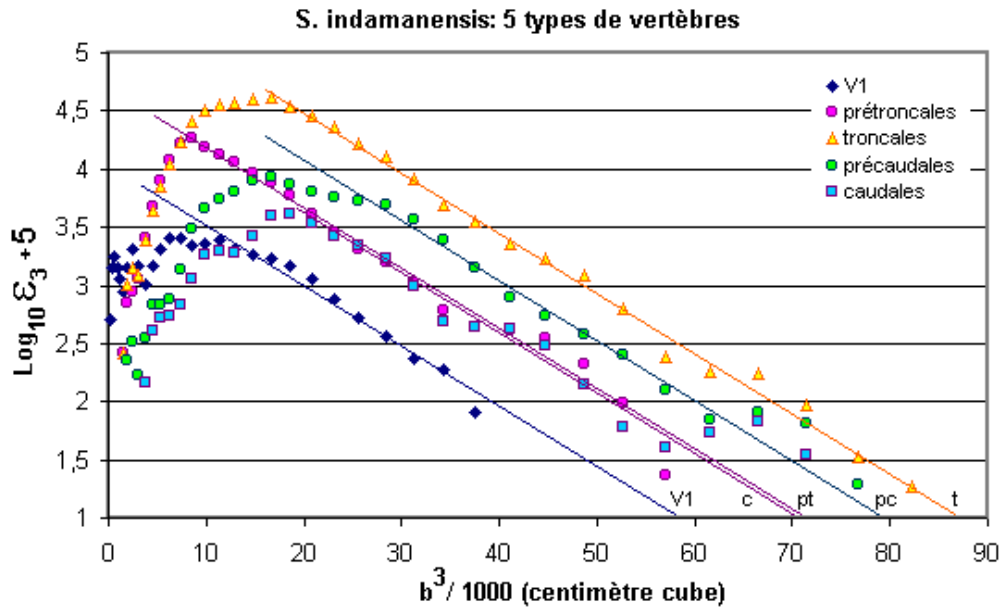


FIG. 8: Statistique des vertèbres de *Stratodus*.

Nous avons volontairement omis dans cette relation, utilisée pour les graphes de la figure 8, la constante additive $-\log 3$, sans aucun intérêt. Les graphes 8 montrent les $\log \varepsilon_3^*$ (logarithmes décimaux), pour les vertèbres des 5 types, extraites du groupe 3. L'alignement des points correspondant aux grosses vertèbres confirme l'hypothèse de croissance de *Stratodus* : la masse du poisson était linéairement croissante avec le temps ; d'autre part, la probabilité de disparition d'un poisson, par prédation essentiellement, ou bien infection, parasitose, était indépendante de sa taille. Concernant les petites vertèbres, il est loisible de constater qu'à l'instar des autres petits éléments figurés, elles ont été peu préservées par les processus de fossilisation. Les petits poissons sont ainsi sous-représentés, en-dessous d'une taille critique qui dépend du type de vertèbre étudiée. Les graphes des vertèbres V1 et prétroncales, relativement plus robustes, sont linéaires à partir de $b^3/1000 = 8 \text{ cm}^3$, alors que pour les vertèbres caudales, beaucoup plus fines en épaisseur d'os, la préservation ne devient proportionnelle à l'effectif réel qu'au-dessus de $b^3/1000 = 18 \text{ cm}^3$.

On précise la manière d'aboutir aux conclusions qui précèdent. La figure 9 montre, sur la ligne du haut, les graphes des ε_p^* correspondant aux effectifs des vertèbres troncales en fonction des classes des variables b^p . Comme expliqué précédemment, ce n'est pas b lui-même qui est porté en abscisses, mais b^p . Nous présentons comme exemples les graphes obtenus pour $p = 2$, $p = 3$, $p = 4.5$. Sur cette première série de diagrammes sont placées des droites de moindres carrés \mathcal{D}_p . On peut alors calculer les écarts entre l'ordonnée de chaque point et la droite des moindres carrés. Ces écarts sont présentés sur les graphes de la deuxième ligne de la figure 9. Ils sont cette fois fittés par un arc de parabole \mathcal{P}_p . Les deux derniers graphes, sur la ligne inférieure, permettent de déterminer la meilleure valeur expérimentale de l'exposant p . A gauche, le coefficient du terme quadratique de l'équation de la parabole \mathcal{P}_p , en fonction de p ; à droite, le carré du coefficient d'anticorrélation R_p des droites \mathcal{D}_p , toujours en fonction de p . Les deux approches s'accordent sur une valeur idéale $p_{\text{idéal}} = 3.25$. Cette valeur est proche de l'entier 3. Comme d'autre part, b^3 est proportionnel à la masse M de l'animal, comme nous le verrons à l'occasion de l'étude détaillée des allométries de croissance, nous choisirons la

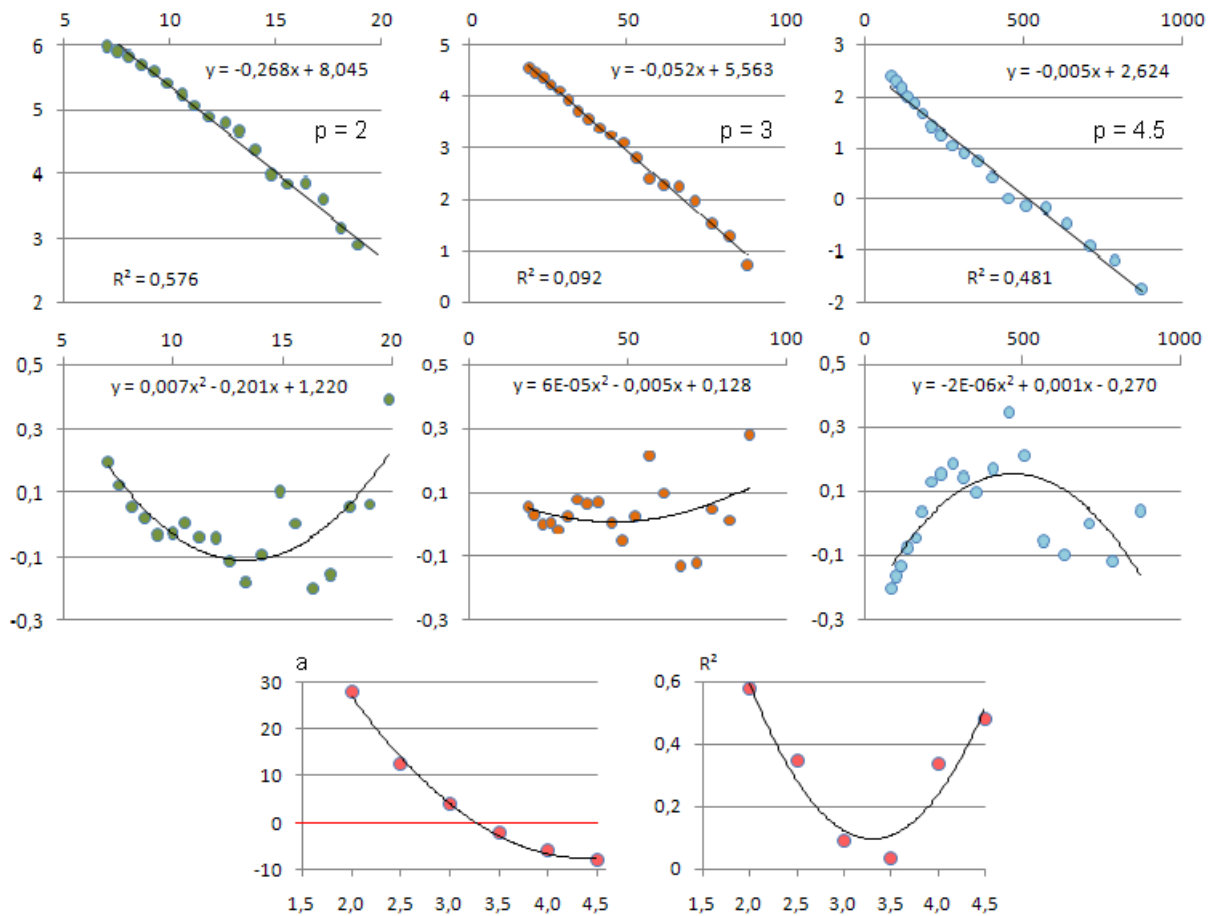


FIG. 9: Statistique des vertèbres de *Stratodus*.

valeur $p = 3$ pour énoncer une loi très simple : le logarithme de l'effectif décroît linéairement en fonction de la masse.

La loi précédente permet d'affirmer que, si la prédation des individus *Stratodus indamansensis* par des prédateurs de premier rang, des mosasaures entre autres, s'effectue toujours au même taux, et si ce taux est indépendant de la taille de *Stratodus*, alors la masse de l'animal croît linéairement en fonction du temps. Ces deux règles : prédation uniforme, c'est-à-dire indépendante du temps et de la masse M de *Stratodus*; variation linéaire de M avec le temps, sont les plus simples possibles parmi toutes celles qui peuvent rendre compte des résultats apparaissant sur les graphes 8 pour ce qui est de leurs parties décroissantes. Nous les admettrons comme légitimes en invoquant le précepte du rasoir d'OCCAM.

L'axe horizontal du graphique $\varepsilon_3^* = f(b^3)$ est, en fait, un axe des temps. L'origine $b^3 = 0$ ne correspond pas forcément à la naissance du poisson, la loi de croissance du juvénile étant *a priori* différente de celle de l'adulte. D'autre part, aucun indice tel que des cernes annuels de croissance ne permet de calibrer cet axe des temps.

2.2.4 Nombres de vertèbres des 5 types

Les écarts entre les droites du graphe 8 permettent un calcul des nombres de vertèbres de chacun des 5 types chez un individu. Le nombre de V_1 , soit N_{V_1} , est bien sûr égal à 1. Les

mesures sur le diagramme donnent :

$$\log N_{pt} - \log N_{V1} = \log N_{pt} = 0.639;$$

$$\log N_t = 1.493; \quad \log N_{pc} = 1.015; \quad \log N_c = 0.627;$$

où N_{pt} , N_t , N_{pc} , N_c sont respectivement les nombres de prétroncales, troncales, précaudales et caudales. Les nombres bruts de vertèbres sont ainsi :

V1	prétroncales	troncales	précaudales	caudales	total
1	4.35	31.08	10.35	4.24	51.02

soit, au total, 51.02 vertèbres pour le poisson. La méthode de raboutage des différentes portions de colonnes vertébrales trouvées en connexion conduit à un total, très supérieur, certainement compris entre 90 et 110 vertèbres. Un biais majeur du décompte précédent est lié à la structure et à la conservation des vertèbres $V1$. Celles-ci comportent une apophyse crâniale très épaisse et densément ossifiée, présentant une résistance exceptionnelle par rapport au reste de la vertèbre et par rapport à toutes les autres vertèbres. De nombreuses $V1$ sont, en fait, réduites à cette apophyse. Nous avons appelé *survivantes* de telles vertèbres-reliques. Les autres, sont, à l'instar des vertèbres d'autres types, soit entières, soit partiellement conservées mais avec davantage de tissu que la seule apophyse crâniale. La discussion (voir paragraphes suivants) conduit à identifier 50 survivantes sur 152 vertèbres $V1$ et par conséquent à diviser par $152/102 = 1.490$ le nombre de $V1$ directement décompté, ce qui revient, pour un individu, à multiplier par le même nombre les effectifs des autres types. Le tableau corrigé se présente alors sous la forme :

V1	prétroncales	troncales	précaudales	caudales	total
1	6.48	46.31	15.42	6.32	75.53

et le poisson comporte 75.53 vertèbres, ce qui est plus satisfaisant, mais pas encore suffisant. Les principaux biais restants sont au nombre de deux, déductibles des données observationnelles.

- Second biais : les pourcentages de vertèbres mesurables parmi les vertèbres typées, dépendent du type.
- Troisième biais : les vertèbres non typables (1408 non typables, sur un total de 6590 vertèbres) sont surtout de types précaudale ou caudale ; ces deux types, aux bords fragiles, sont en effet plus souvent réduits à leur centre que les autres.

La correction brute du second biais conduit au tableau suivant :

V1	prétroncales	troncales	précaudales	caudales	total
1	7.37	57.85	20.74	6.90	93.86

et à un total de 93.86 vertèbres. La correction du troisième biais est impossible si l'on veut continuer à distinguer les 5 types de vertèbres : les précaudales et caudales seront regroupées en un seul ensemble. Sur les 6590 vertèbres du groupe 3, les 152 vertèbres $V1$ sont tout d'abord éliminées. les 6438 restantes se décomposent en :

- 1408 vertèbres non typables mais non $V1$, supposées précaudales ou caudales ;
- 5030 vertèbres typées non $V1$.

Le tableau de correction suivant ne concerne plus que les vertèbres non $V1$; en particulier les pourcentages sont calculés hormis les $V1$.

	prétronc.	troncales	préc. et caud.	total
rappel nombres précédents	7.37	57.85	27.64	92.86
pourcentages	7.94	62.30	29.77	100.01
effectifs correspondants	399.2	3133.6	1497.2	5030
correction du troisième biais	0	0	+1408	1408
effectifs corrigés	399.2	3133.6	2905.2	6438
nouveaux pourcentages	6.20	48.67	45.13	100.00
vertèbres en se calant sur $N_{pt} = 7.37$	7.37	57.85	53.63	118.85
vertèbres en se calant sur $N_{pt} = 6$	6.00	47.10	43.66	96.76

L'avant-dernière ligne est obtenue en conservant le nombre de prétroncales, soit 7.37, obtenu à l'issue de la correction du second biais. L'observation des deux squelettes ayant conservé la partie antérieure de la colonne vertébrale : *STR8* et *STR12* permettent d'affirmer que N_{pt} est égal, soit à 5, soit à 6. L'écart entre les deux valeurs 6 et 7.37 peut être imputé à trois sources, classées ci-dessous par ordre d'importance croissante.

- Erreur aléatoire. Le nombre total de prétroncales reconnues est en effet assez petit : 819 vertèbres ; l'erreur relative est de l'ordre de 5%.
- Difficulté du typage : il existe une transition progressive entre le type prétroncal et le type troncal, qui rend le choix parfois hasardeux.
- Lors de la correction brute du second biais, nous n'avons pas tenu compte du fait qu'une plus forte proportion de prétroncales appartiennent à de petits individus, en comparaison des autres types : voir les graphes du paragraphe précédent.

Le calage sur $N_{pt} = 7.37$ conduit à un nombre total de vertèbres trop élevé. Celui sur $N_{pt} = 6$ donne, par contre, un total satisfaisant de 97.76 (avec la vertèbre *V1*), compris entre les deux bornes 90 et 110 prévues par la méthode de raboutage. Le choix de $N_{pt} = 5$ fournirait un nombre trop petit.

Nous proposons finalement, réalisant une synthèse des nombres de vertèbres obtenus à l'issue de la correction du second biais, puis après correction du troisième biais, et en supposant que la plupart des vertèbres non typables sont de type caudal, le schéma suivant de répartition des vertèbres de *Stratodus indamanensis*, cette fois en nombres entiers.

V1	prétroncales	troncales	précaudales	caudales	total
1	6	47	22	22	98

Les nombres de prétroncales et troncales pourraient être aussi bien 5 et 48 respectivement, étant donné les observations et la transition progressive d'un type à l'autre. Les vertèbres non typées seraient, finalement, essentiellement des caudales, ce qui semble raisonnable. L'anus du poisson peut être localisé entre la dernière vertèbre étiquetée *troncale* et la dernière étiquetée *précaudale*, soit entre les numéros de vertèbres 54 et 76, ou encore 65 en moyenne.

2.2.5 Etude d'un ensemble de vertèbres : détails, annexe 1

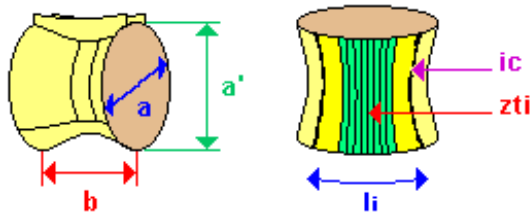


FIG. 10: Mesures sur une vertèbre de *Stratodus indamanensis*. A gauche, vue latérale d'un centre vertébral, avec indications de la longueur b , des diamètres a et a' ; à droite, vue ventrale, avec ic : trace de l'insertion costale, zti : zone trabéculaire inférieure. li est la largeur curviligne de la zone inférieure.

Nous décrivons ici l'obtention de l'échantillon et typage des éléments. La récolte d'un échantillon représentatif est relativement délicat. Il convient de n'effectuer aucun choix : ramasser les vertèbres abîmées, même réduites à leur centre, aussi bien que les "belles" pièces. A été choisi un terrain en pente douce, en contrebas d'un lit osseux érodé, sur lequel un ramassage total a été effectué. Nous avons ainsi constitué un groupe exempt de biais subjectif, immatriculé *groupe 3*, de 6590 vertèbres.

Certaines étaient en suffisamment bon état pour pouvoir être typées. Parmi les vertèbres typables, certaines étaient mesurables. Nous n'avons mesuré que les longueurs b , qui s'avèrent identiques pour toutes les vertèbres d'un même animal. Remarquons que n'est pas le cas, par contre, de leurs diamètres, horizontaux ou verticaux. Le typage des vertèbres doit être le plus discriminant possible. Les transitions entre les différents types étant progressives, depuis les prétroncales jusqu'aux caudales, nous avons choisi des critères stricts. Ci-dessous, la liste des définitions des types de vertèbres.

1. Prétroncales : doivent présenter l'ensemble des caractères suivants. Asymétrie antéro-postérieure : le demi-cône antérieur est beaucoup plus évasé ; la zone trabéculaire inférieure (ZTI) présente une largeur faible par rapport à celle des vertèbres troncales ; li est comprise entre $1/4$ et $1/3$ de la circonférence.
2. Troncales : très peu d'asymétrie antéro-postérieure concernant les demi-cônes ; la ZTI est large et li est comprise entre $1/6$ et $1/3$ de la circonférence.
3. Précaudales : vertèbres allongées, b/a est supérieur ou égal à 1 ; très peu d'asymétrie antéro-postérieure ; li est inférieure à $1/6$ de la circonférence mais supérieure à la largeur de la trace de l'arc neural.
4. Caudales : la ZTI est inexistante ; la largeur de la trace de l'arc hémal est égale à celle de l'arc neural.

Mesures. Une proportion appréciable de vertèbres étaient fracturées selon un plan transversal, de sorte que c'est une moitié de leur longueur qui a été mesurée, sous forme d'un nombre entier de millimètres dans la plupart des cas. Les valeurs brutes de b comprenaient ainsi un excès de valeurs entières paires, rendant le lissage indispensable. La fonction de lissage

$$\{f(-1) = 0.25; f(0) = 0.5; f(+1) = 0.25\} \quad (3)$$

a été utilisée. L'effectif des vertèbres $V1$ est très limité ; comme d'autre part, le ramassage de ce type $V1$, en d'autres circonstances, a toujours été exhaustif, il était possible d'obtenir une suite d'effectifs entachée de moins d'erreur aléatoire en tenant compte de toutes les vertèbres mesurables. Ont été ainsi obtenues les valeurs intitulées *groupe 3 corrigé*. Le nombre total de $V1$ dont la longueur b a pu, soit être mesurée directement, soit être recalculée à partir de l'un de ses diamètres, ou de ses deux diamètres, est de 313, contre 147 seulement pour le groupe 3. Les incertitudes relatives d'origine stochastique sont ainsi réduites d'un facteur voisin de 1.5.

Les effectifs bruts des $V1$ du groupe 3 et de l'ensemble de 313 vertèbres sont indiqués à fin de comparaison. Le groupe 3 est quelque peu dépourvu en petites vertèbres $V1$; il est possible qu'il en soit de même pour les 4 autres types de vertèbres. En effet, tous les lits osseux n'ont pas préservé de la même manière les petits éléments.

2.2.6 Etude d'un ensemble de vertèbres : détails, annexe 2

Figure 11 : quatre degrés d'altération des vertèbres. En haut, une première vertèbre $V1$; en bas, une vertèbre ordinaire $V0$; . Vues latérales.

1. Vertèbres entières.
2. Vertèbres non entières, mais dont toutes les dimensions restent directement mesurables.
3. Vertèbres *demi-entières*. La demi-longueur $b/2$ d'une vertèbre $V0$ reste mesurable directement, sa longueur b est calculable. La longueur de $V1$ est calculable à partir de la mesure de l'un des diamètres de l'apophyse.
4. Vertèbres réduites, soit au centre dans le cas de $V0$, soit à l'apophyse pour le cas de $V1$.

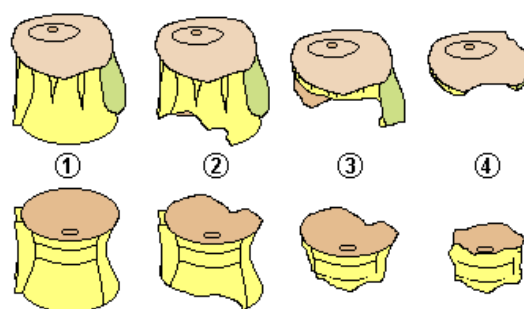


FIG. 11: Différents degrés d'altérations des vertèbres de *Stratodus indamanensis*.

La vertèbre $V0$ n'est plus mesurable et peut ne plus être typable. $V1$ est une *survivante* , dont la longueur reste calculable à partir d'un diamètre dans la plupart des cas.

En fait, aucune des vertèbres représentées ci-dessus n'est vraiment entière. Les arcs neuraux ne sont présents que très exceptionnellement, et les insertions costales sont, sur la plupart des spécimens, fortement rognées. Ces structures n'apparaissent que sous forme de traces sur le matériel trouvé dans les lits osseux de base. La vertèbre $V1$ possède une apophyse crâniale très dense, seule présente chez les survivantes. Lorsqu'elles sont un peu moins altérées, elles conservent, outre l'apophyse, la *bavette* ventrale, en vert sur la figure, qui est une surface d'insertion musculaire, vraisemblablement pour le *retractor arcuum branchialium* (RAB). Les vertèbres $V1$ survivantes ont été retirées du décompte lors des corrections des deux premiers biais. Par contre, pour la correction du troisième biais, interviennent des vertèbres, supposées précaudales ou caudales, non typables précisément et souvent réduites à leur centre, correspondant au cas n°4 de la figure ci-dessus. De telles vertèbres sont comparables aux $V1$ survivantes : en effet, les centres vertébraux constituent un noyau dense, résistant, quoique dans une moindre mesure que les apophyses des $V1$. Il n'est donc plus possible, lors de la troisième correction, de se caler sur les $V1$ non survivantes, pas plus que sur la totalité des $V1$. C'est, logiquement, aux prétroncales que revient le rôle du calibrage, d'autant que leur nombre, 5 ou 6, chez l'animal est connu par observation directe.

2.3 Etude de vertèbres, suite : chronoécologie de *Stratodus indamanensis*

2.3.1 Retour sur les données de mesures

Sur la figure 12, les graphes des effectifs par classes de longueurs équiréparties, pour les angulaires et pour les 5 types de vertèbres de *Stratodus*. Sur les graphes légèrement lissés des vertèbres, des corrélations supérieures à tout aléa statistique apparaissent, sous forme de points anguleux ou d'épaulements, séparés par des portions très régulières. Les graphes concernant

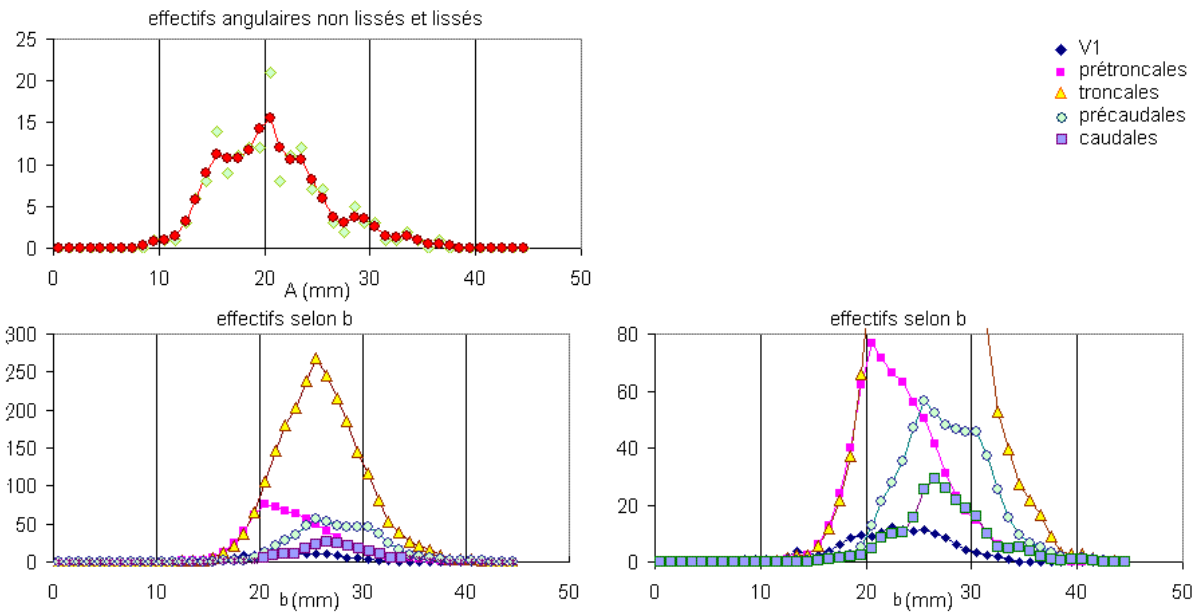


FIG. 12: Distributions d'angulaires et vertèbres de *Stratodus indamanensis*.

les vertèbres sont présentés à deux échelles différentes en ordonnées, de façon à bien faire ressortir ces caractéristiques. En revanche, rien ne permet de distinguer les pics du graphe des angulaires d'irrégularités stochastiques, l'effectif de ces derniers étant bien plus faible. Avant de poursuivre l'analyse, il convient de s'assurer que les corrélations ne proviennent pas d'un biais lié au processus de mesure. Le seul artefact envisageable serait une attraction, d'origine subjective et inconsciente, par les longueurs égales à un multiple de 10 mm, ou à un multiple de 5 mm. L'hypothèse d'un tel artefact ne résiste pas à un examen attentif des mesures ; Il devient donc nécessaire d'envisager une explication intrinsèque.

2.3.2 Diagrammes de Bode

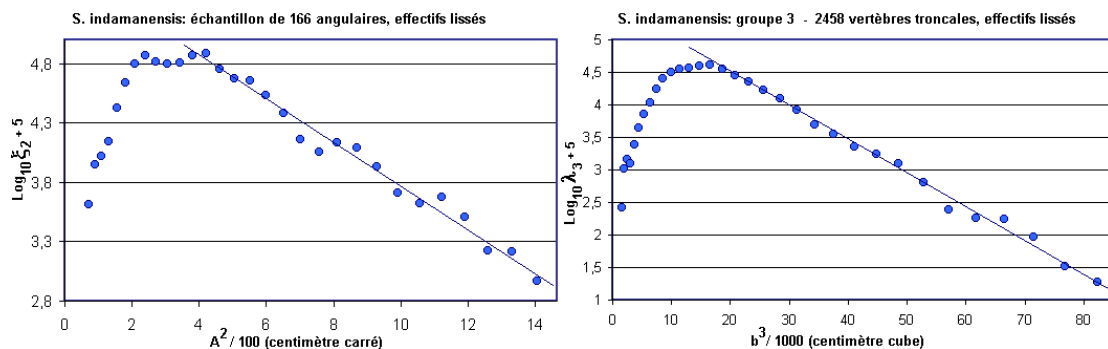


FIG. 13: Distributions chez *Stratodus* : angulaires et vertèbres troncales.

La figure 13 montre le graphe pour les angulaires, ainsi qu'un rappel du graphe analogue concernant les vertèbres troncales. On voit la décroissance exponentielle des logarithmes des effectifs adaptés (équation 1, page 11) en fonction, respectivement, de A^2 où A est le diamètre articulaire d'un angulaire, et de b^3 où b est la longueur d'une vertèbre. Les opposés des pentes

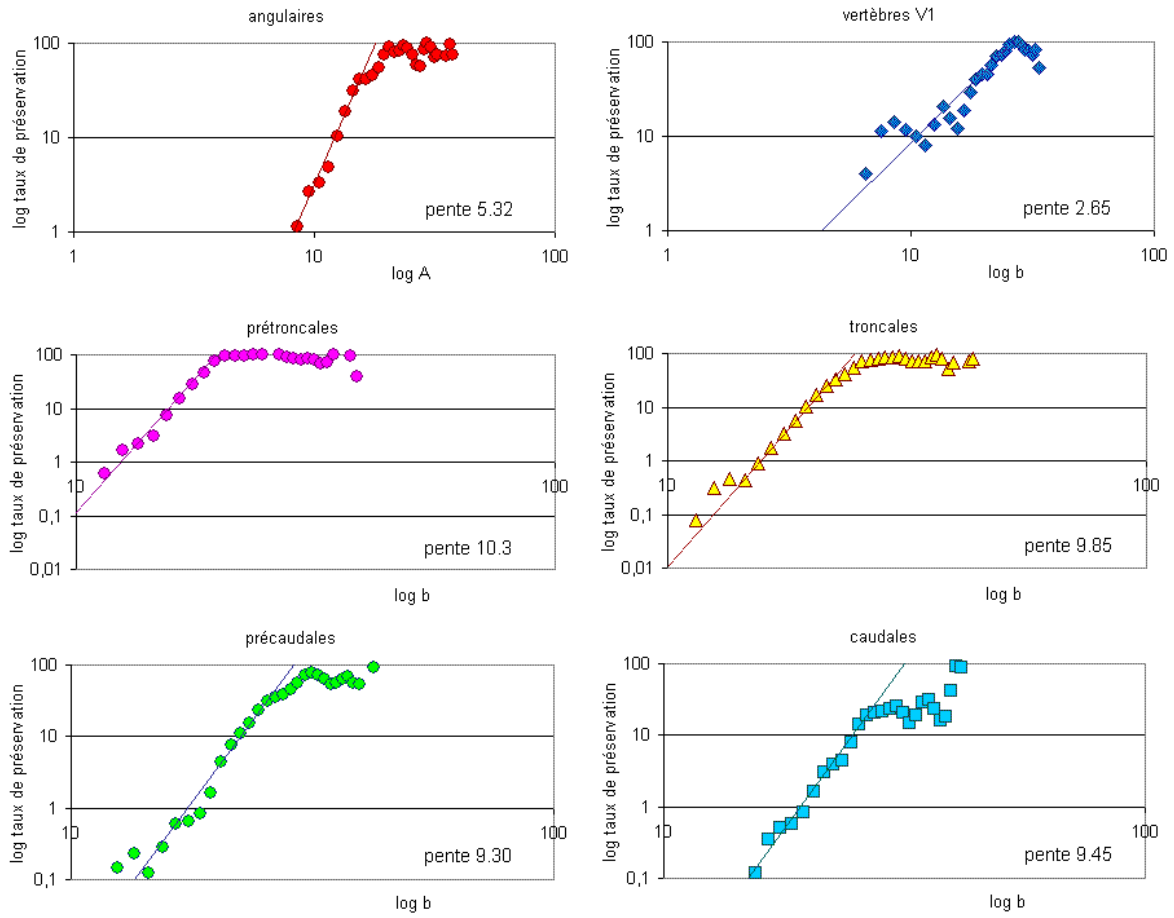


FIG. 14: Distributions chez *Stratodus* : diagrammes de BODE.

respectives des asymptotes sont $p = 0.185 \text{ cm}^{-2}$ pour les angulaires et $q = 0.0516 \text{ cm}^{-3}$ pour les vertèbres. Pour simplifier l'écriture, nous noterons :

$$\log \xi_2 = \log \xi(A) - \log A \quad (4)$$

$$\log \lambda_3 = \log \lambda(b) - 2 \log b \quad (5)$$

où $\xi(A)$ et $\lambda(b)$ désignent les densités de présence en A et b respectivement, des angulaires et des vertèbres. Les logarithmes sont exclusivement décimaux, et les constantes additives inutiles seront systématiquement omises dans les calculs qui suivent. Afin d'exploiter la totalité des mesures, et pas seulement celles concernant les valeurs élevées de A ou de b comme il a été fait précédemment, il est nécessaire tout d'abord de corriger la décroissance due à la prédation. Les équivalents non prédatés ξ_2^* et λ_3^* de ξ_2 et λ_3 sont définis par :

$$\log \xi_2^* = \log \xi_2 + p.A^2 = \log \xi - \log A + p.A^2 \quad (6)$$

$$\log \lambda_3^* = \log \lambda_3 + q.b^3 = \log \lambda - 2 \log b + q.b^3 \quad (7)$$

et leurs graphes présenteraient une asymptote horizontale pour les grandes valeurs de A ou de b . Définissons maintenant $\xi^*(A)$ et $\lambda^*(b)$, qui seraient les distributions observées si *Stratodus* n'était pas soumis à prédation. Les relations entre ξ_2^* et ξ^* d'une part ; λ_3^* et λ^* d'autre part,

sont les mêmes qu'entre ξ_2 et ξ ; entre λ_3 et λ :

$$\log \xi_2^* = \log \xi^*(A) - \log A \quad (8)$$

$$\log \lambda_3^* = \log \lambda^*(b) - 2 \log b \quad (9)$$

On en tire par remplacement :

$$\log \xi^* = \log \xi + p.A^2 \quad (10)$$

$$\log \lambda^* = \log \lambda + q.b^3 \quad (11)$$

Dans les graphes 14, les coordonnées sont toutes logarithmiques. ξ_2^* et λ_3^* sont les taux de préservation résultant globalement du charognage, puis des processus géologiques et géochimiques. Ils sont portés en ordonnées, tandis qu'en abscisses figurent $\log A$ et $\log b$ respectivement. Les valeurs pratiquement constantes de ξ_2^* et de λ_3^* pour les A ou b élevés ont été fixées arbitrairement au voisinage de 100% sur ces graphes, sans que ce chiffre ait d'ailleurs la moindre importance pratique. Dans ces systèmes de coordonnées, il est remarquable de constater que $\log \xi_2^*$ et $\log \lambda_3^*$ sont proportionnels à $\log A$ et $\log b$ pour les petites valeurs de A ou de b . Les diagrammes sont ainsi identiques à des diagrammes de BODE caractéristiques de filtres passe-haut d'ordres élevés : voir les pentes, allant de 2.65 à 10.3, notées sur les graphiques. La résistance d'un élément osseux aux différents processus de dégradation peut être considérée comme d'autant plus grande que la pente du diagramme de BODE est petite : dans l'ordre : les vertèbres ordinaires ; les angulaires ; les vertèbres V1, sont ainsi de plus en plus résistants.

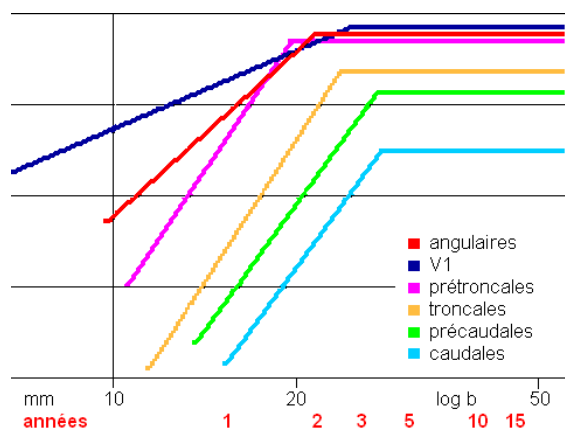


FIG. 15: Diagrammes de BODE compilés.

Pour terminer l'interprétation des diagrammes de BODE, examinons le graphe de la figure 15 où sont regroupés tous les diagrammes précédents. Les abscisses en $\log b$ sont communes à tous ces diagrammes, sauf pour les angulaires dont le graphe a été calé approximativement selon l'axe horizontal. Cet axe des abscisses est gradué en années ; il ne s'agit pas exactement de l'âge de l'animal, mais plutôt du temps écoulé depuis la fin du stade larvaire. La façon d'établir ce calibrage temporel sera exposée plus tard. En ordonnées, pas d'unité mais seulement un placement qualitatif des divers graphes selon un axe qui représenterait la minéralisation des différents os. Les vertèbres V1, les angulaires et les vertèbres

prétroncales sont les premiers os à se calcifier, ce qui signifie qu'ils sont déjà fortement sollicités par l'activité du juvénile. Entre les âges-modèles de 2 et 3 ans intervient la minéralisation définitive des vertèbres, les plus caudales étant les dernières à se consolider. Pendant toute la vie de l'animal, les vertèbres troncales restent moins calcifiées que les vertèbres post-crâniennes, et les caudales, moins que les troncales. Comme nous aurons l'occasion de le redécouvrir lors de l'analyse des allométries de croissance, ceci indique que s'exercent de fortes contraintes sur la partie antérieure du corps, lorsque *Stratodus* capture ses proies. Les portions critiques du squelette, celles qui doivent avant tout résister à des efforts violents, sont les parties antérieures des dentospléniaux *s.n.*, les portions postérieures des angulaires, les carrés, les occipitaux, l'apophyse crâniale de la première vertèbre et, dans une moindre mesure, les

vertèbres prétroncales. Les os cités sont retrouvés en abondance sur le terrain des lits osseux de base, en plus grande proportion et en bien meilleur état de conservation que tous les autres.

2.3.3 Mise en évidence de la fonction résiduelle

Les fluctuations du graphe des angulaires ne pouvant être distinguées d'aléas statistiques pour cause d'échantillon de petite taille, il ne sera plus question dorénavant que des vertèbres. La dépendance de type BODE permet d'effectuer une seconde correction, qui fournira en définitive une distribution λ^{**} corrigée et de la prédation, et de la dégradation *post-mortem*. Cette correction n'affectera que les valeurs d'abscisses plus petites que les coudes, soit b_c , des diagrammes de BODE. Ainsi, en notant s les pentes de ces diagrammes pour les vertèbres, on trouve successivement :

$$\log \lambda^{**} = \log \lambda^* - s \cdot \log b = \log \lambda + q \cdot b^3 - s \cdot \log b \quad \text{pour } b < b_c \quad (12)$$

$$\log \lambda^{**} = \log \lambda^* = \log \lambda + q \cdot b^3 \quad \text{pour } b > b_c \quad (13)$$

En l'absence d'autres effets que la prédation et la dégradation *post-mortem*, les fonctions λ^{**}/b^2 devraient être des constantes, bruitées seulement par des fluctuations statistiquement aléatoires. Les aspérités signalées sur les graphes bruts au début de cette page font que ce n'est pas tout à fait le cas en réalité : il subsiste un signal résiduel, des irrégularités d'ailleurs visibles sous forme d'ondulations sur les graphes en A^2 et en b^3 , et aussi sur les graphes de BODE. Attachons-nous maintenant à les interpréter. Les os retrouvés sur le site proviennent de poissons adultes, ayant tous dépassé une certaine taille critique, en-deça de laquelle aucun os de leur squelette n'a aucune chance d'être préservé. A cette taille critique correspond un âge critique. Notons avec un indice k ces grandeurs critiques; il est facile d'évaluer $b_k = 5$ mm; la longueur de l'animal $L_k = 57$ cm; et aussi l'âge de l'animal $t_k = 0.02$ année d'après le modèle qui sera développé plus loin. Notons que cet âge-modèle correspondant à la loi de croissance de l'adulte n'est pas valable pour le juvénile; sa valeur, manifestement aberrante, n'est donnée ici qu'à titre informatif et aussi pour montrer les limites du modèle de croissance de la longueur en t^{-3} . Le devenir des poissons de taille supérieure à L_k étant supposé convenablement représenté par les modèles de prédation et de charognage / altération précédents, la variation résiduelle des λ^{**}/b^2 semblerait provenir de faits ayant eu lieu au cours des phases larvaire et juvénile de *Stratodus*. Il faudra cependant rester prudent par rapport à ce type d'interprétation, comme nous aurons l'occasion de la discuter. Nous appellerons, assez abusivement et pour garder un langage simple, *natalité* la distribution au cours du temps des effectifs de poissons atteignant la taille critique; cette natalité dépend de grandeurs telles que la fécondité; le taux de la prédation subie par les larves, puis par les juvéniles; le taux d'infections létales; la disponibilité des proies nécessaires à la croissance des juvéniles. Et aussi éventuellement de faits post-juvéniles. Il est intéressant de représenter la natalité directement en fonction du temps, qui est lui-même proportionnel à b^3 dans le modèle de croissance de l'adulte. Introduisons à cet effet les fonctions λ_3^{**} telles que

$$\log \lambda_3^{**} = \log \lambda^{**} - 2 \log b \quad (14)$$

Les fonctions $\lambda_3^{**}(b^3)$ sont, à des facteurs de proportionnalité près en abscisses et en ordonnées, identifiables aux natalités exprimées en fonction de t . Elles sont identiques à $\lambda_3^*(b^3)$ pour la partie passante des diagrammes de BODE; pour la partie coupante, elles sont définies par :

$$\log \lambda_3^{**} = \log \lambda - (s + 2) \cdot \log b + q \cdot b^3 \quad (15)$$

Sur la figure 16, les points expérimentaux représentatifs de ces fonctions, l'axe des abscisses étant inversé de façon que le temps s'écoule vers la droite.

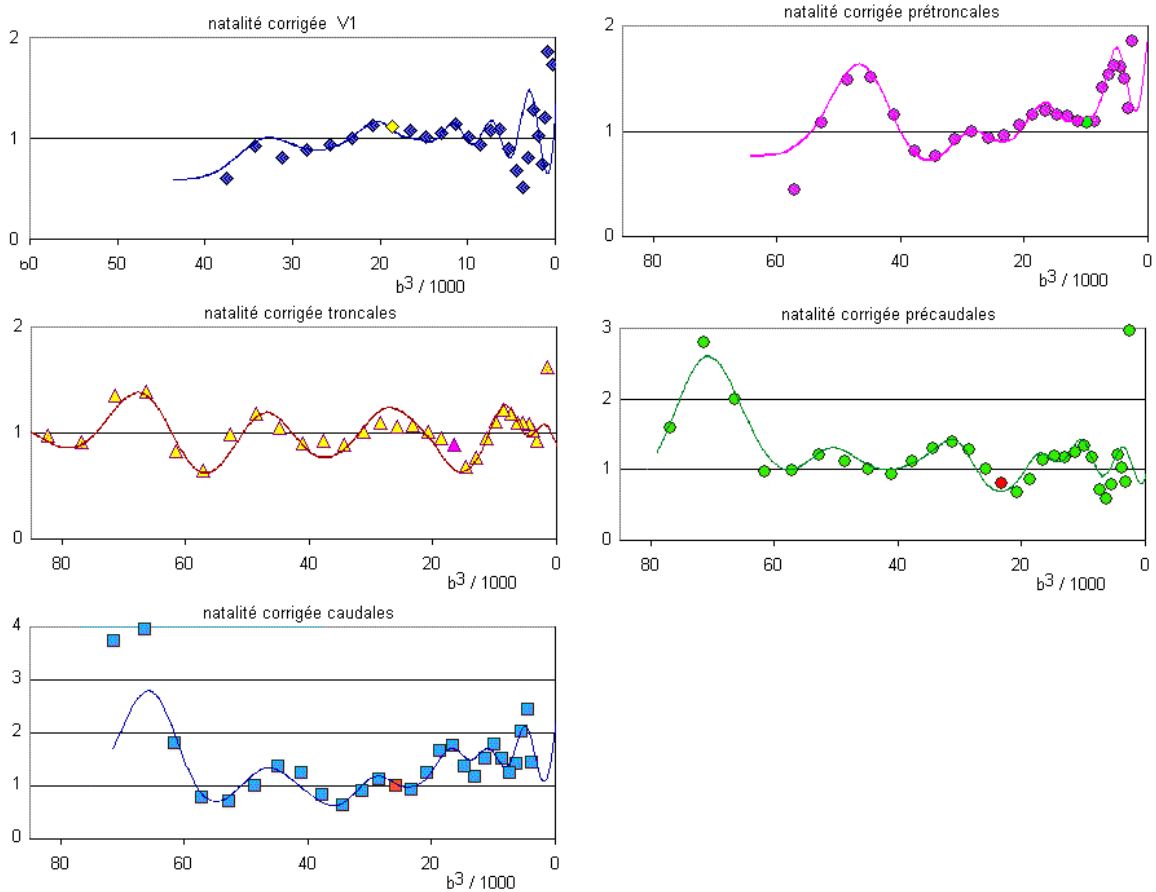


FIG. 16: Fonctions de distributions résiduelles chez *Stratodus*.

2.3.4 Graphe chronoécologique de la natalité

Les fluctuations à petite échelle de temps sont, pour la natalité, mieux définies pour les petites valeurs de b étant donné que l'intervalle $\Delta(b^3)$ est plus petit. On remarque, vers $b = 0$, des pseudo-oscillations de courte période sur presque tous les graphes; il est dès lors tentant d'assimiler ce plus court intervalle de temps à une année, et d'attribuer les oscillations à l'arrivée à l'âge adulte, de façon rythmique, des cohortes successives de poissons, chaque année à la même date. C'est l'hypothèse faite par la suite; il ne faut pas perdre de vue qu'elle n'est pas vraiment démontrée et reste donc fragile. On peut dire aussi que cette hypothèse fonde un modèle qui représente une fiction, éventuellement proche de la réalité. Les graphes de la figure 16 sont temporellement imprécis; les pics sont moins pointus qu'ils ne devraient l'être, et les fluctuations de courtes durées disparaissent. Ceci pour plusieurs raisons: les intervalles de temps entre deux points successifs sont finis; il existe un bruit aléatoire important sur les mesures; le lissage a modifié quelque peu les données; les poissons d'une même cohorte ont pu connaître des évolutions différentes de leurs tailles. Seule la première de ces causes étant quantifiable, c'est elle qui sera considérée, à l'exclusion des autres, pour la déconvolution.

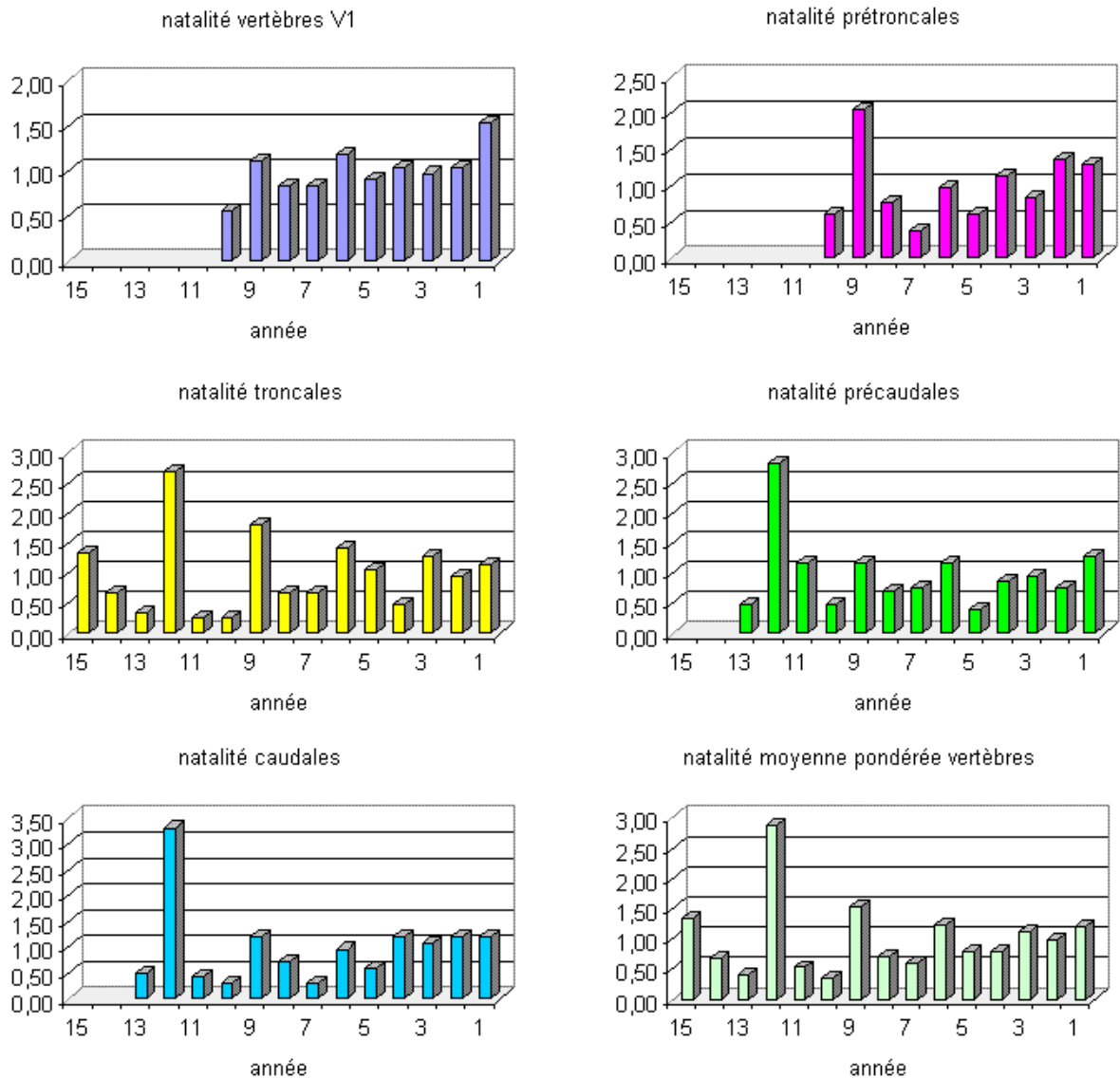


FIG. 17: Natalité modèle de *Stratodus*.

L'accession à l'âge adulte, c'est-à-dire à l'âge fossilisable, sous forme de cohortes peut être modélisée par une natalité égale à une somme de diracs se produisant à intervalles d'une année. Rappelons qu'un dirac est une distribution non nulle pour une seule valeur de la variable, et dont l'intégrale est finie. De façon imagée, c'est un pic de largeur nulle et de hauteur infinie. La distribution déconvoluée sera alors définie simplement par les intégrales de ces différents diracs. La fonction de convolution dépend du temps; nous l'avons modélisée par une gaussienne d'aire unité, de largeur proportionnelle à l'écart entre deux points successifs, c'est-à-dire proportionnelle à $t^{2/3}$ pour les vertèbres. La déconvolution a été effectuée semi-manuellement, avec un logiciel d'aide au calcul : les coefficients successifs sont ajustés l'un après l'autre, avec retours en arrière, jusqu'à obtention d'une fonction convoluée s'ajustant le mieux possible aux points des graphes ci-dessus. Le coefficient de proportionnalité entre la largeur d'une gaussienne et $t^{2/3}$ est également ajustable. Les courbes obtenues par ce procédé sont indiquées sur les graphes de la figure 16, les points de couleurs différentes indiquent la

jonction entre les deux portions du diagramme de BODE : passante à gauche, coupante à droite. Les fonctions déconvoluées sont représentées sur la figure 17. Ces dernières fonctions ont été normalisées, avec une moyenne égale à l'unité.

On trouve des fonctions assez ressemblantes pour les 6 graphes, ce qui justifie *a posteriori* le bien-fondé de la démarche et de l'interprétation des particularités signalées au début de cette page. Sur la figure 17, en bas à droite, une répartition globale, obtenue en moyennant les 5 graphes de vertèbres, pondérés par les nombres respectifs de vertèbres : 1 ; 6 ; 47 ; 22 ; 22 présentes chez *Stratodus*.

2.3.5 Interprétation et biais de sélection

Une pseudo-périodicité de période 3 ans apparaît nettement sur la plupart des graphes individuels, ainsi que sur le graphe global : pics peu marqués aux années 3, 6 et 15 ; plus importants aux années 9 et 12. La natalité apparaît constante lorsqu'elle est moyennée sur un intervalle glissant quelconque de 3 ans. Cette régularité explique que les lois de décroissance dues à la prédation et à la dégradation *post-mortem* aient pu être mises en évidence ; sans elle, par exemple si des fluctuations de la natalité de pseudo-périodes beaucoup plus grandes, et de grandes amplitudes avaient existé, aucun alignement de points ne serait apparu sur les graphes du début de l'étude.

Discussion de l'échelle des temps. Il apparaît que *Stratodus* atteignait une taille de 2 m, un an seulement après son accession au stade de juvénile fossilisable si l'on en croit le modèle de croissance de l'adulte ; ce modèle étant faux pour les petites tailles, la durée en question est supérieure, voire très supérieure à une année ; ainsi le zéro vrai des axes des abscisses des graphes ci-dessus, correspondant à l'instant de la catastrophe qui a donné lieu à l'hécatombe enregistrée dans les lits osseux de base n'est-il pas déterminable ; il est, en tout état de cause, situé plusieurs années après l'extrémité droite des graphes. D'autre part, la croissance du *Stratodus* adulte, de 2 m à 5 m se serait effectuée en 14 ans, ce qui constitue une valeur plausible. Avant de poursuivre, il est nécessaire d'examiner et de réfuter un biais possible : si l'ensemble de vertèbres étudié provient d'un petit nombre d'individus, un nombre important de vertèbres du lot pouvant être issues d'un même poisson, la fonction de natalité n'est plus qu'un artefact de sélection et devient caduque. Le lit osseux d'où provient l'échantillon s'étend sur une aire de l'ordre de l'hectare et contient dans l'hypothèse la plus basse un million de vertèbres, c'est-à-dire les restes de 10000 *Stratodus*. Ce nombre étant supérieur au nombre d'os échantillonnés, il n'existe pas de biais, sous réserve que les vertèbres aient été parfaitement mélangées, c'est-à-dire qu'il n'y ait pas eu d'accumulation locale d'os provenant d'un même individu. Il semble bien que le mélange soit satisfaisant car les poissons n'ont pas pu tous mourir à l'emplacement où leurs os résident actuellement ; leurs fragments se sont trouvés les uns après les autres à découvert sur le bord de la mer, puis les vertèbres ont été transportées, au total sur des centaines de mètres vraisemblablement, par le ressac, par différents charognards, par les eaux de ruissellement.

2.3.6 Peut-on améliorer le modèle ?

Figure 18 : loi de croissance modèle de *Stratodus*, comparée à la croissance d'un thon rouge actuel. La loi pour *Stratodus* n'est pas valide pour le juvénile, ce qui explique que la courbe, ici en $(t - t_0)^{1/3}$ ne démarre pas à l'origine des coordonnées. Le thon atteint la taille de 2 m au bout de 10 ans de croissance post-larvaire tandis qu'avec 5 m et une forme plus effilée, *Stratodus* devait atteindre la même masse, après une quinzaine d'années.

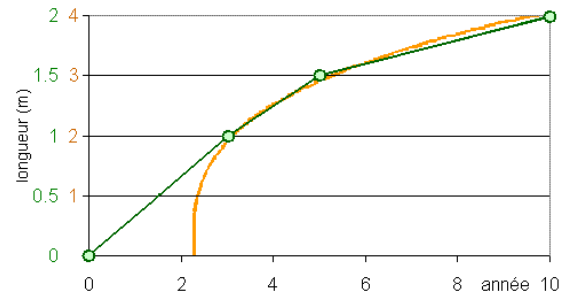


FIG. 18: Courbes de croissance modèle de *Stratodus*, et du thon *Thunnus thynnus* d'après GRASSÉ [1976].

Le premier graphe de la figure 19 montre le résultat primaire : natalité moyenne pondérée, avec ses incertitudes statistiques à 1 et 2 écarts-type, en rouge et en orangé. Les probabilités d'échec pour un point donné sont de 0.32 et, 0.045, ou encore 32% et 4.5% respectivement. La fenêtre utile s'étend entre les années 1 et 13. L'année de formation du lit osseux ne peut être calée précisément par rapport à cette fenêtre. L'écart-type est pris égal à la valeur de la natalité, divisée par la racine carrée du nombre de points ayant contribué à sa détermination, chaque point étant décompté une seule fois, pour une valeur choisie de la natalité, à l'exclusion des autres ; ceci suppose de remplacer la distribution de probabilité binomiale par une distribution normale approchée, ce qui est ici tout à fait justifié étant donné l'assez médiocre précision de l'évaluation globale de l'erreur.

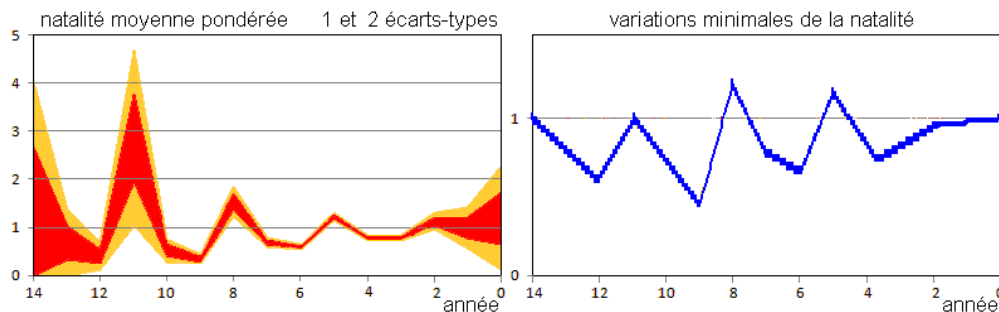


FIG. 19: Natalité de *Stratodus*. Domaines d'erreurs à 1 et 2 écarts-types ; variation minimale dans le couloir à 2 écarts-types.

Le premier graphe permet d'apprécier la part du hasard par rapport au signal utile dans les données sur les vertèbres ; ce dernier ressort nettement, tout en étant fortement bruité. Il est d'autant plus difficile à discerner *a priori* qu'il ne présente pas de régularité particulière, à part sa pseudo-période. Le second graphe montre les variations *a minima* de la natalité, dans le couloir à 2 écarts-types. Ici, pas de possibilité de tracer une droite horizontale. Bien qu'elle soit fortement bruitée et par conséquent mal quantifiée, la variation au cours du temps de la natalité est un fait, ainsi que sa pseudo-périodicité évaluée à 3 ans. Le graphe équivalent concernant les angulaires, figure 20, admet une droite horizontale à l'intérieur de sa zone de viabilité car les écarts-types sont beaucoup plus larges.

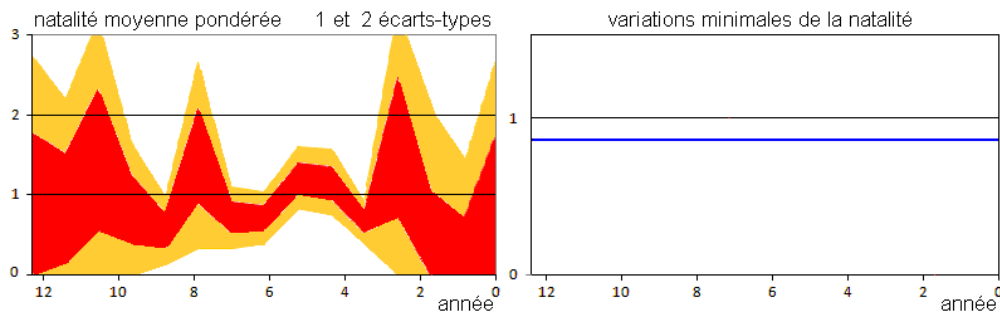


FIG. 20: Natalité de *Stratodus* telle qu'elle serait déduite de l'étude des angulaires. Domaines d'erreurs à 1 et 2 écarts-types; variation minimale dans le couloir à 2 écarts-types : aucun effet n'est statistiquement viable, l'affectif étant insuffisant.

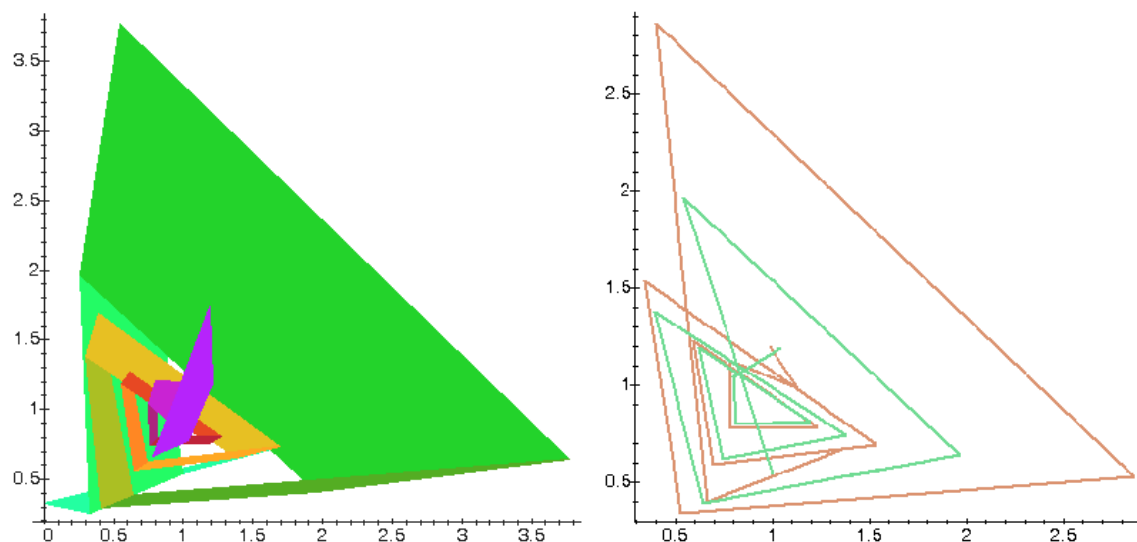
2.3.7 Démographie

Les graphiques 23 n'apportent pas d'information supplémentaire ; ils constituent des présentations alternatives des résultats. En regroupant la loi de prédation et le graphe de la natalité, on obtient l'évolution de la population de *Stratodus* au cours de quelques années. En figure 22, les rappels des deux lois qui vont être utilisées, toutes deux déduites de l'étude statistique des vertèbres. Les graphes 23 montrent les densités de répartition des nombres d'individus, c'est-à-dire des effectifs, et les biomasses, en fonction de l'âge des poissons pour la colonne de gauche et de leur longueur pour la colonne de droite, pour les années de 14, la plus ancienne des années accessibles, jusqu'à -6, la plus récente. Les couleurs indiquent des valeurs croissantes depuis le violet jusqu'au rouge. Les parties laissées en blanc sont inconnues. L'espacement plus petit entre les raies claires correspondant aux deux premières cohortes signifie certainement un écart de la loi réelle de croissance du poisson par rapport au modèle en $t^{1/3}$: la croissance initiale est moins rapide que ne le prévoit ce modèle applicable uniquement à l'adulte.

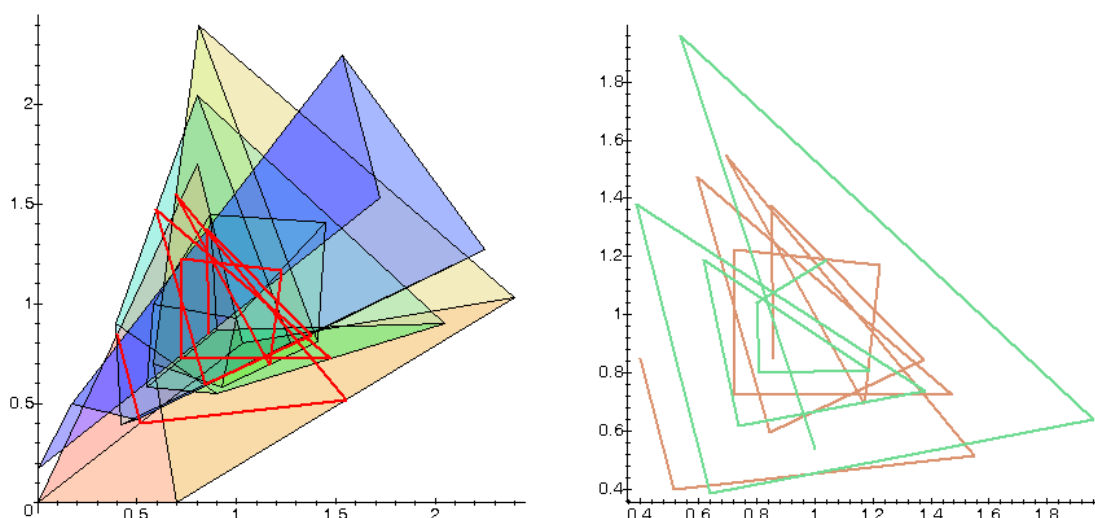
La figure 24 présente les évolutions du nombre d'individus et de la biomasse au cours du temps, pour trois fenêtres d'intégration de 2 ans en rouge, 3 ans en vert, 5 ans en jaune respectivement. La plus large fenêtre, en jaune, est aussi la plus précise, mais ne donne des résultats que pour un intervalle de temps plus étroit. L'effectif aussi bien que la biomasse ne varient que dans un intervalle assez étroit : de 80% à 120% de leurs valeurs moyennes si l'on excepte le pic, à gauche sur les 2 graphes, qui est probablement dû à une interférence aléatoire. On conclut que la population des *Stratodus*, sur l'intervalle de temps étudié, était essentiellement stable.

2.3.8 Causes de la périodicité détectée

Des fluctuations pseudo-périodiques sont banales dans nombre d'écosystèmes, surtout pour des espèces à faible rapport nombre d'adultes / nombre d'œufs, ce qui était probablement le cas pour *Stratodus*. Une cause possible peut être recherchée dans une fluctuation de la ressource alimentaire de la larve ou du jeune adulte, ou bien dans une modification de la prédation que les juvéniles avaient à subir. Une autre interprétation peut être déduite des diagrammes démographiques, et en particulier de celui qui donne la biomasse de *Stratodus* en fonction des âges et du temps. La pseudo-période de trois ans pourrait alors représenter une fluctuation auto-reproduite des effectifs. Ce type de fluctuation, pour persister sur le



(a) Attracteur de la natalité de *Stratodus* déduit de l'étude des vertèbres. Sont portées en abscisses et en ordonnées les valeurs de la natalité pour deux années consécutives. La pseudo-périodicité de 3 ans est bien discernable sur cet attracteur étrange. A gauche : bandes d'erreurs à 1 écart-type; à droite : valeurs moyennes en rose, et variation minimale à un écart-type en vert.



(b) Attracteur de la natalité de *Stratodus* déduit des angulaires. La pseudo-périodicité de 3 ans est encore appréciable, bien que statistiquement non soutenue. La bande à gauche, plus large que celle de la figure 21a, est représentée par transparence. A droite : valeurs moyennes en rose, et variation minimale à un écart-type en vert.

FIG. 21: Attracteurs étranges pour la natalité déduits d'un ensemble de vertèbres et d'un ensemble d'angulaires de *Stratodus indamanensis*. Ces portraits de phase sont qualifiés d'*étranges* parce qu'ils correspondent au fonctionnement d'un système chaotique. Il n'y a pas de véritable périodicité, et de plus le comportement du système à long terme n'est pas prévisible. L'attracteur 21a reste lisible malgré le bruitage stochastique; ce n'est plus le cas pour 21b, où les variations aléatoires deviennent prépondérantes par rapport au signal utile.

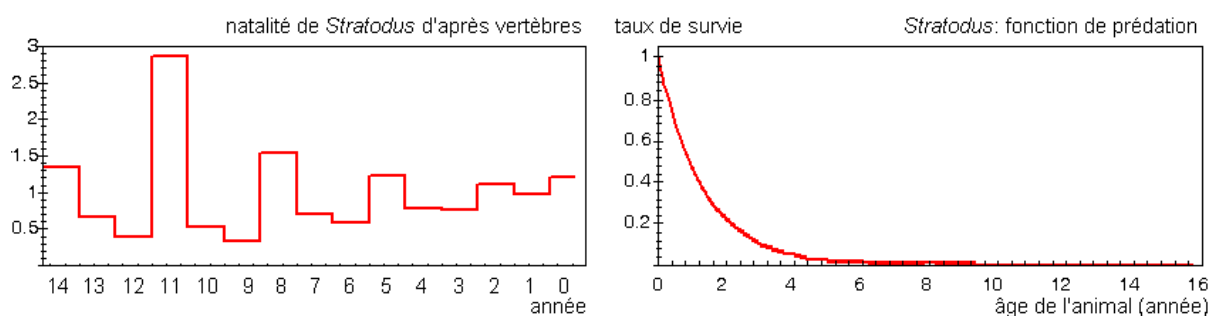


FIG. 22: Natalité et taux de survie de *Stratodus*.

long terme sans atténuation, doit tout de même être entretenue par un ou plusieurs processus rétroactifs annexes. Il serait cependant naïf de supposer que les effectifs des différentes cohortes parvenant à l'âge adulte aient été nécessairement modulés avec une période de 3 ans dès leur origine. C'est possible bien sûr, mais il peut aussi intervenir un différentiel important des vitesses de croissance des différents individus, selon les ressources de leurs territoires de chasse respectifs, leur histoire sexuelle et reproductive, etc. Ainsi les cohortes à forts effectifs peuvent-elles apparaître progressivement et se renforcer avec l'âge des poissons. C'est d'ailleurs ce que suggèrent nos statistiques. la cause de ce renforcement serait le regroupement en un même lieu, sous forme de banc peut-être, des individus de même taille, mais d'âges différents, comme cela s'observe souvent pour les espèces grégaires actuelles. Si l'on examine l'autre hypothèse, à savoir une origine précoce de la périodicité, on doit invoquer des causes soit extraspécifiques, ce qui demanderait une compréhension de la dynamique du système {proies; prédateurs}, soit intraspécifiques. Dans ce dernier cas, serait à envisager par exemple une inhibition des juvéniles de petite taille par ceux de plus grande taille, voire un cannibalisme larvaire; la durée de 3 ans serait alors celle qui sépare l'éclosion de l'accession à l'âge adulte, ce qui est tout à fait plausible. Une autre hypothèse serait une protandrie du poisson, avec un accès tardif à la maturité sexuelle femelle. Les femelles ne constitueraient que la cohorte la plus âgée, ce qui provoquerait éventuellement l'accrochage d'oscillations des effectifs larvaires par un effet analogue à l'effet LARSEN connu en électro-acoustique. La durée de 3 ans serait alors, en ordre de grandeur, la durée de vie maximale du poisson sous sa forme femelle. La protandrie avec changement de sexe tardif n'est pas nécessairement défavorable; en effet, si dans ce cas l'effectif des femelles est faible, leur biomasse est importante, ainsi que leur puissance de chasse. Leur flux métabolique est très élevé tant en masse qu'en énergie, et leur production d'ovules est élevée également.

2.3.9 Bilan d'information

Les résultats obtenus par analyse de simples ensembles de mesures de longueurs d'un échantillon d'os peuvent sembler surprenants; la quantité d'information extraite ne serait-elle pas supérieure à celle que contiennent les mesures, auquel cas la méthode serait biaisée d'une façon ou d'une autre? Il est intéressant de vérifier qu'il n'en est rien. On conforte ainsi la robustesse des résultats précédents. Soit par exemple une distribution binomiale $x(i)$, fonction entière d'une variable entière, approximée par une gaussienne de valeur maximale x_m , d'écart-type σ . Il est facile d'évaluer l'information néperienne I^* pour un intervalle de confiance d'un écart-type. Il s'agit de l'information égale au nombre total de chiffres significatifs, les données

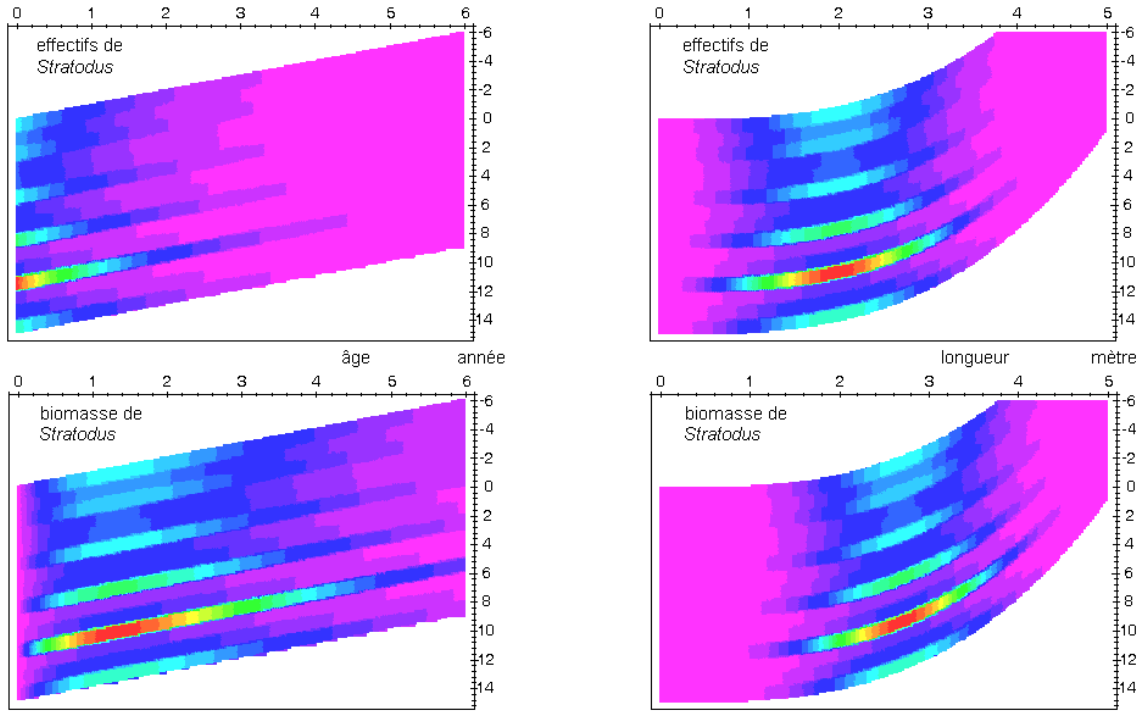


FIG. 23: Démographie de *Stratodus*.

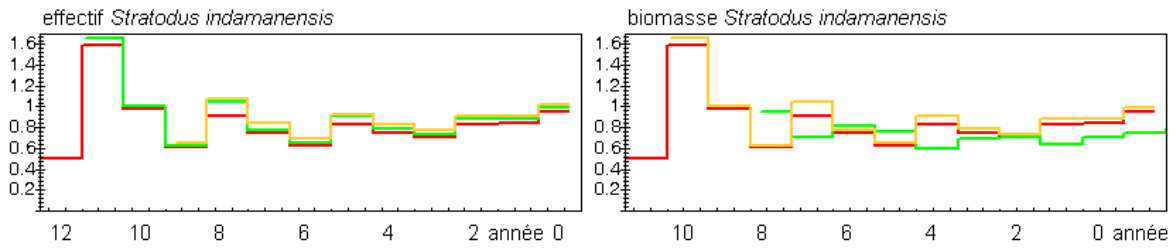


FIG. 24: Effectif et biomasse de *Stratodus*.

$x(i)$ étant écrites en base e .

$$I^* = \frac{2^{3/2}}{3} \cdot \sigma \cdot (\ln x_m)^{2/3} \quad (16)$$

L'information binaire que nous noterons simplement I est, quant à elle, égale à $I^*/\ln 2 \approx 1.443 I^*$. Nous utiliserons dorénavant uniquement cette information binaire. Cette information correspond au nombre de chiffres des données écrites en base 2, l'information I^* faisant référence à une base e . La formule 16 permet de calculer l'information contenue dans le tableau de mesures des angulaires; on trouve une valeur $I_{ang} = 36.5$ bit. Faisant de même avec les 5 tableaux de mesures des 5 types de vertèbres, la somme des 5 informations binaires est $I_{vert} = 330$ bit. Il faut bien remarquer que ces valeurs concernent l'information régulière, seule intéressante pour déduire des lois empiriques; l'information aléatoire, totalement inutile, a été automatiquement éliminée par la considération de l'intervalle de confiance. Il s'agit maintenant d'évaluer l'information contenue dans les résultats. Ceux-ci consistent en formules mathématiques, qui contiennent une information algorithmique, et en valeurs numériques,

contenant une information numérique. Pour avoir des nombres à comparer utilement avec les informations précédemment calculées, il convient de travailler avec le même intervalle de confiance, c'est-à-dire un écart-type, pour déterminer les nombres de chiffres significatifs. On trouve ainsi, pour l'information numérique des angulaires : 4 bit pour l'exposant de prédation ; 5 bit pour le coude du diagramme de BODE ; 10 bit pour les pentes caractéristiques des lois de prédation et de dégradation ; pour l'information numérique des vertèbres : 4 bit pour l'exposant de prédation ; 5 bit pour la pente de prédation ; 25 bit pour les 5 coudes des 5 diagrammes de BODE ; 25 bit pour les 5 pentes de dégradation ; 18 bit pour les répartitions des vertèbres chez le poisson ; 32 bit pour les natalités à un écart-type ; Au total pour les angulaires : 19 bit numériques ; au total pour les vertèbres : 109 bit. Concernant l'information algorithmique, transcrivons sous formes muettes les formules déduites de l'étude des vertèbres :

$$y = k \cdot \exp(-\alpha x) \text{ pour la prédation ;}$$

$$y = k' \cdot x^q \text{ pour la dégradation ;}$$

$$y = k'' \cdot x^p \text{ pour la loi de croissance.}$$

Les symboles vraiment utiles dans ces formules sont, successivement : \exp ; $()$; \times ; puis : \times ; $*$; puis : \times ; $*$ de nouveau. Le signe \times désigne la multiplication, le signe $*$ l'exponentiation. Au total 7 symboles à choisir parmi un alphabet mathématique de base de $16 = 2^4$ caractères par exemple. Total : $7 \times 4 = 28$ bit. Pour les angulaires, on a au total : $7 \times 4 = 28$ bit également. Pour les angulaires, $19 + 28 = 47$ bit extraits pour 36.5 bit disponibles. Taux de restitution $\rho_{ang} = 47/36.5 = 1.29 = 129\%$. Les résultats sont à la limite de la fiabilité et les mesures ont été totalement exploitées ; il est inutile d'y rechercher davantage. Pour les vertèbres : $109 + 28 = 137$ bit extraits sur 330 bit disponibles. Le taux de restitution est $\rho_{vert} = 137/330 = 0.42 = 42\%$. Les résultats peuvent donc être considérés comme fiables sous réserve de la justesse de l'exploitation effectuée. Comme il ne semble pas possible d'extraire davantage d'information pertinente que celle qui a été obtenue, il convient de se demander en quoi consiste l'information-poubelle de $330 - 137 = 193$ bit non exploitée. La confrontation de la loi de natalité, peu informative puisque consistant seulement en coefficients successifs d'une petite série de diracs, avec les points représentatifs des fonctions résiduelles des 5 types de vertèbres, pourrait donner lieu à l'écriture précise des fonctions de convolution reliant l'une aux autres ; c'est dans ces fonctions que réside l'information perdue. Dans l'étude, elles ont été seulement modélisées de façon sommaire mais suffisante pour obtenir une fonction de natalité assez fiable. Est-il nécessaire de les évaluer plus finement ? La réponse est non pour deux raisons : premièrement, elles ne serviraient à rien : il serait impossible de démêler les phénomènes qui en sont les causes ; deuxièmement, il existe trop de degrés de liberté, de sorte qu'elles ne seraient pas définies de manière univoque. Entre autres complications, remarquons qu'il ne s'agit pas d'une convolution simple ; dans le modèle, la largeur de la gaussienne $g(\theta)$ dépend également de la variable t , de sorte que la fonction convoluante est en réalité une fonction $g(\theta, t)$; le produit de convolution est l'intégrale d'un produit $f(t - \theta) \cdot g(\theta, t)$ et non $f(t - \theta) \cdot g(\theta)$ comme pour une convolution ordinaire.

Les informations évoquées ici semblent ridiculement faibles en comparaison de celles contenues dans les restes de phénotypes que constituent les fossiles. Il faut cependant se rappeler que l'information phénotypique I_p au sens de KOLMOGOROV est en fait l'information contenue dans la partie codante du génome, si on veut bien la considérer comme le plus petit programme capable d'engendrer le phénotype. I_p est ainsi, en ordre de grandeur, de quelques centaines de mégabits. Mais les fossiles ne permettent pas en général d'y avoir accès directement, faute de

conservation des acides nucléiques. Une autre façon de dire les choses est que l'on ne sait pas, à partir du résultat d'un programme, retrouver le programme lui-même. Pour accéder à une partie de I_p on peut cependant, à partir des caractères préservés par la fossilisation et des liens connus entre génomes et phénotypes chez le vivant actuel, à partir aussi des reconstructions phylogénétiques, reconstituer des fragments de génomes anciens. C'est effectivement possible et couramment réalisé.

2.4 Colonne vertébrales

2.4.1 Le matériel

Dans les lits osseux de base, les vertèbres de *Stratodus* sont toujours isolées. Les vertèbres en connexion n'existent que dans les niveaux supérieurs, A5 à A7, du site. Six squelettes seulement sur 33 squelettes répertoriés ont fourni des portions de colonnes vertébrales. Sur le tableau suivant sont indiqués les numéros de vertèbres des extrémités des fragments connus. Successivement : *repère* est le n° de répertoire ; *d1* est le début du 1^{er} fragment ; *f1* sa fin ; puis *d2* et *f2* ; *d3* et *f3* pour le second et troisième fragments éventuels, respectivement.

repère	d1	f1	d2	f2	d3	f3	total
STR12	1	35					35
STR8	1	19	≈ 69	≈ 81			32
SCV	≈ 41	≈ 50					10
SCV2	≈ 44	≈ 53					10
STR24	≈ 75	≈ 78.5	≈ 81	≈ 82	≈ 85	≈ 90	≥ 11.5
STR27	≈ 21	≈ 38	≈ 42	≈ 46	≈ 55	≈ 61	29

Certains de ces numéros de vertèbres n'ont bien sûr pu être obtenus qu'après mesures et étude chiffrée. Seuls les fragments commençant par la vertèbre V1, facilement reconnaissable, sont vraiment certains quant à leur numérotation.

2.4.2 Les mesures

Le maximum d'information a été recueilli sur chaque fragment : mesures des longueurs b , du diamètre horizontal a , du diamètre vertical a' , pour toutes les vertèbres mesurables. Il s'avère que la hauteur a' des corps vertébraux varie assez fortement et régulièrement avec le numéro vertébral v . Nous avons choisi cette dernière grandeur a' pour déterminer l'emplacement de chacun des fragments sur la colonne vertébrale. L'étude nous fournit simultanément :

- la courbe de variation de a' en fonction de v ;
- une estimation du nombre total de vertèbres, indépendante du résultat statistique fondé sur les vertèbres isolées des lits osseux ;
- une estimation de la position de l'anus du poisson.

Les six squelettes étudiés appartiennent à des poissons de tailles différentes. Le raboutage des portions de colonnes vertébrales nécessite une normalisation. Ceci peut être obtenu grâce aux longueurs b des vertèbres, qui sont presque totalement indépendantes de v . Le squelette STR8 a été choisi comme standard.

2.4.3 Résultat : courbe $a' = f(v)$

L'allure du graphe ressemble à celle obtenue pour de nombreux ostéichthyens vivants. Un maximum vers $v = 17$, puis la hauteur a' décroît lentement avec v . La droite grise a une pente

de $-0.285 \text{ mm} \cdot \text{vert\`ebre}^{-1}$, en accord avec les valeurs des pentes partielles. En particulier, *STR27* donne une pente de -0.280 . C'est la valeur de la pente moyenne qui permet de placer les fragments qui ne commencent pas par la première vertèbre, c'est-à-dire : la queue de *STR8*; *SCV*; *SCV2*; *STR24*; *STR27*. Ainsi sont déduites les valeurs approchées du tableau du premier paragraphe. L'allure du graphe, ainsi que l'aspect des fragments les plus caudaux, la queue de *STR8* et *STR24*, permettent d'affirmer que le nombre de vertèbres est compris entre 90 et 110, et très probablement entre 95 et 105. Enfin, l'observation directe montre que les vertèbres de *SCV* et *SCV2* sont de type troncal ; celles de *STR24* sont de type caudal, ainsi que pour la queue de *STR8* fort heureusement ; les 7 dernières vertèbres de *STR27* semblent être précaudales ou caudales. Ainsi, l'anus du poisson est-il compris entre $v = 54$ et $v = 68$, moyenne $v = 61$. Cet intervalle est un peu plus restreint que celui (54, 76) fourni par l'analyse de vertèbres isolées.

2.4.4 Colonnes vertébrales : détails, annexe 1

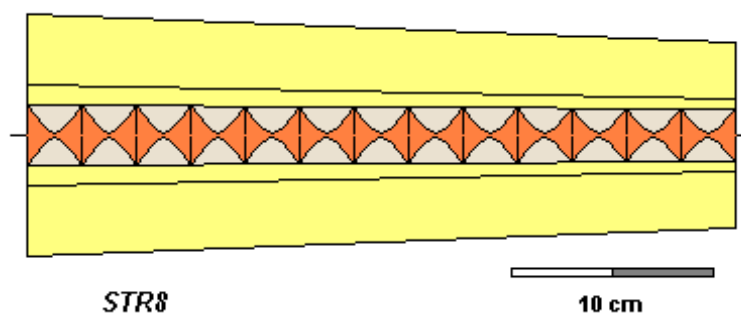


FIG. 25: Queue du *Stratodus STR8*.

En figure 25 : portion de la queue de *STR8*, schématisée. Vertèbres $v \approx 69$ à $v \approx 81$. La figure montre les centres vertébraux, ainsi que les limites entre les trois rangées de scutelles.

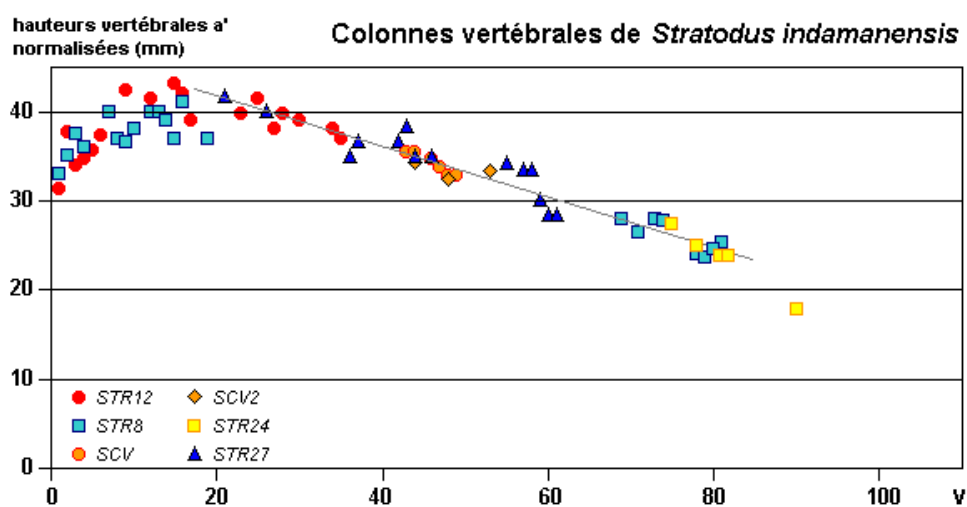


FIG. 26: Hauteurs des vertèbres de *Stratodus*.

Graphes de la figure 26 : pentes partielles. Chaque morceau de colonne vertébrale, pour

des numéros vertébraux $v > 19$, fournit une pente négative $p = da'/dv$ (en $\text{mm} \cdot \text{vertèbre}^{-1}$). Sur le tableau figurent les valeurs moyennes $\langle b \rangle$ des longueurs vertébrales, le rapport $\langle b_0 \rangle / \langle b \rangle$ où $\langle b_0 \rangle$ est la longueur vertébrale moyenne de l'échantillon *STR8* pris comme standard, puis le facteur correctif tenant compte de l'allométrie de croissance :

$$f = \left(\frac{\langle b_0 \rangle}{\langle b \rangle} \right)^{1.25}$$

Les valeurs de a' portées en ordonnées sont les valeurs normalisées : $a'_{\text{normalisé}} = f \cdot a'$. Une pente moyenne p_m peut être calculée en vue de rabouter les différents segments de colonnes maintenant ramenés au standard *STR8*. Nous avons choisi, pour le calcul de p_m , de pondérer les pentes partielles par les carrés des longueurs vertébrales impliquées ; d'autre part, nous avons éliminé les pentes partielles provenant des échantillons *SCV2* et *STR24*, dont le mauvais état rend les mesures moins fiables :

$$p_m = -(169 \times 0.257 + 169 \times 0.336 + 81 \times 0.476 + 1681 \times 0.280) / 2100 = -0.290$$

Cette pente moyenne est comparable à la plus fiable des pentes partielles, celle de *STR27*, égale à -0.280 .

repère	longueur	$\langle b \rangle$	$\frac{\langle b_0 \rangle}{\langle b \rangle}$	f	$p_{\text{moindres carrés}}$
<i>STR12</i>	13	37.52	0.875	0.847	-0.257
<i>STR8</i>	13	32.84	1	1	-0.336
<i>SCV</i>	9	20.75	1.583	1.775	-0.476
<i>SCV2</i>	10	34.15	0.962	0.952	-0.094
<i>STR24</i>	16?	28.56	1.15	1.191	-0.636
<i>STR27</i>	41	21.75	1.51	1.674	-0.280

2.4.5 Colonnes vertébrales : détails, annexe 2

Les mesures effectuées sur les colonnes vertébrales *STR12* et *STR8*, qui commencent à la première vertèbre, permettent de comparer les évolutions des deux diamètres : a , en largeur et a' , en hauteur, en fonction du numéro de vertèbre v . Le rapport a'/a est régulièrement décroissant avec v . Pour *STR12*, qui est le plus gros, l'égalité $a' = a$ est atteinte vers $v = 36$, alors qu'avec une décroissance plus rapide, elle l'est dès $v = 9$ pour *STR8*. Il serait toutefois prématuré de conclure, à partir de ces deux seuls échantillons, différemment fossilisés, que la hauteur vertébrale augmente plus vite que la largeur lorsque le poisson croît ; ceci n'est d'ailleurs pas confirmé par les mesures faites sur vertèbres isolées.

2.5 Reconstitution de la tête

Successivement sur la figure 27, vue latérale et vue dorsale. En noir : neurocrâne et enveloppe de la colonne vertébrale ; en rouge : suspensorium ; en jaune : préoperculaire ; en vert : mandibules, cleithrum (presque identique à celui de *Salmo salar*) ; en bleu : plaques dentées infrabranchiales ; scapula ; en rose : coracoïde ; en violet : limite postérieure de l'opercularium ; nageoire pectorale. Les tracés en pointillés sont incertains. Pour la clarté du dessin, quelques dents seulement ont été représentées, en brun. Ce dessin peut être considéré *a priori* comme une bonne reconstitution de l'aspect extérieur de la tête. Les détails des scutelles et des sculptures externes des os dermiques ne sont pas représentés. Vues ventrale et dorsale de la tête. Les rayons branchiostèges n'ont pas été dessinés, leur forme exacte restant inconnue. Remarquer

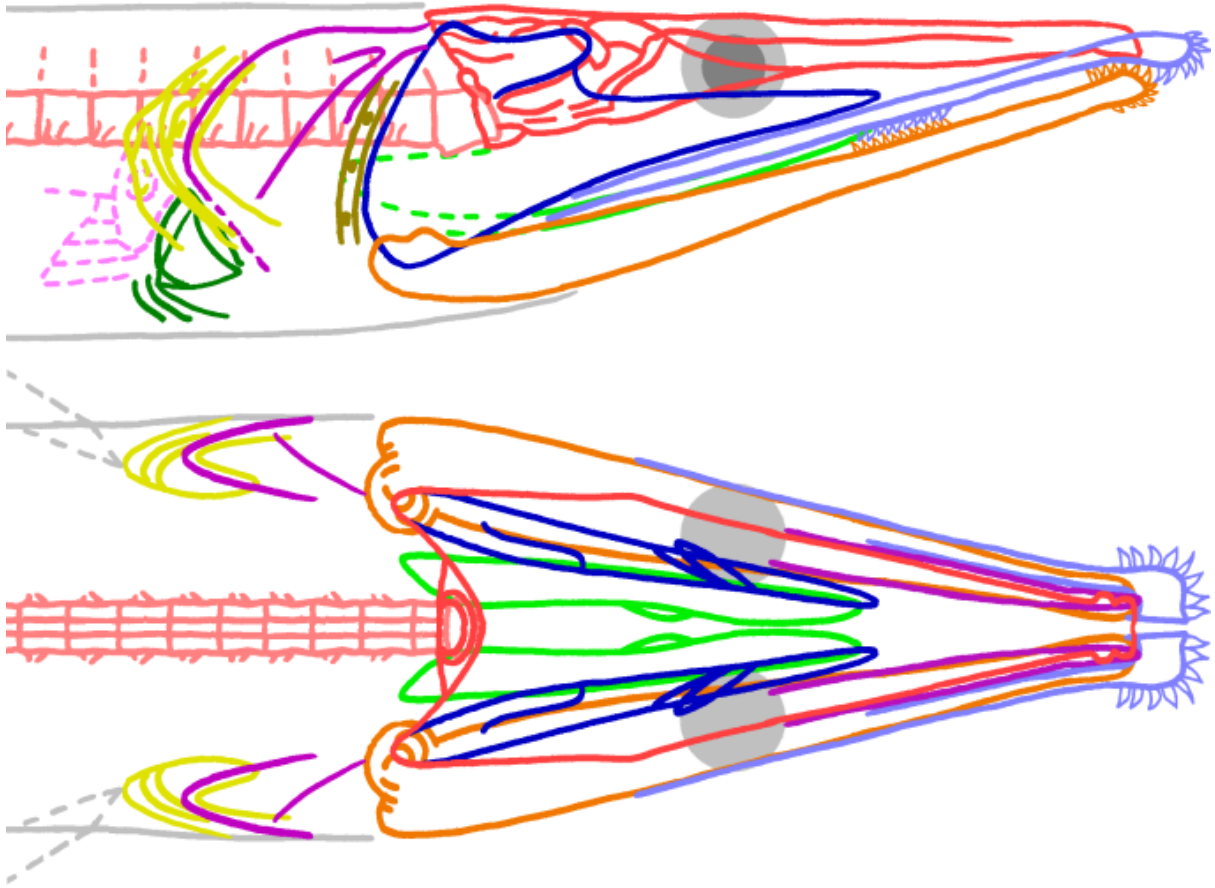
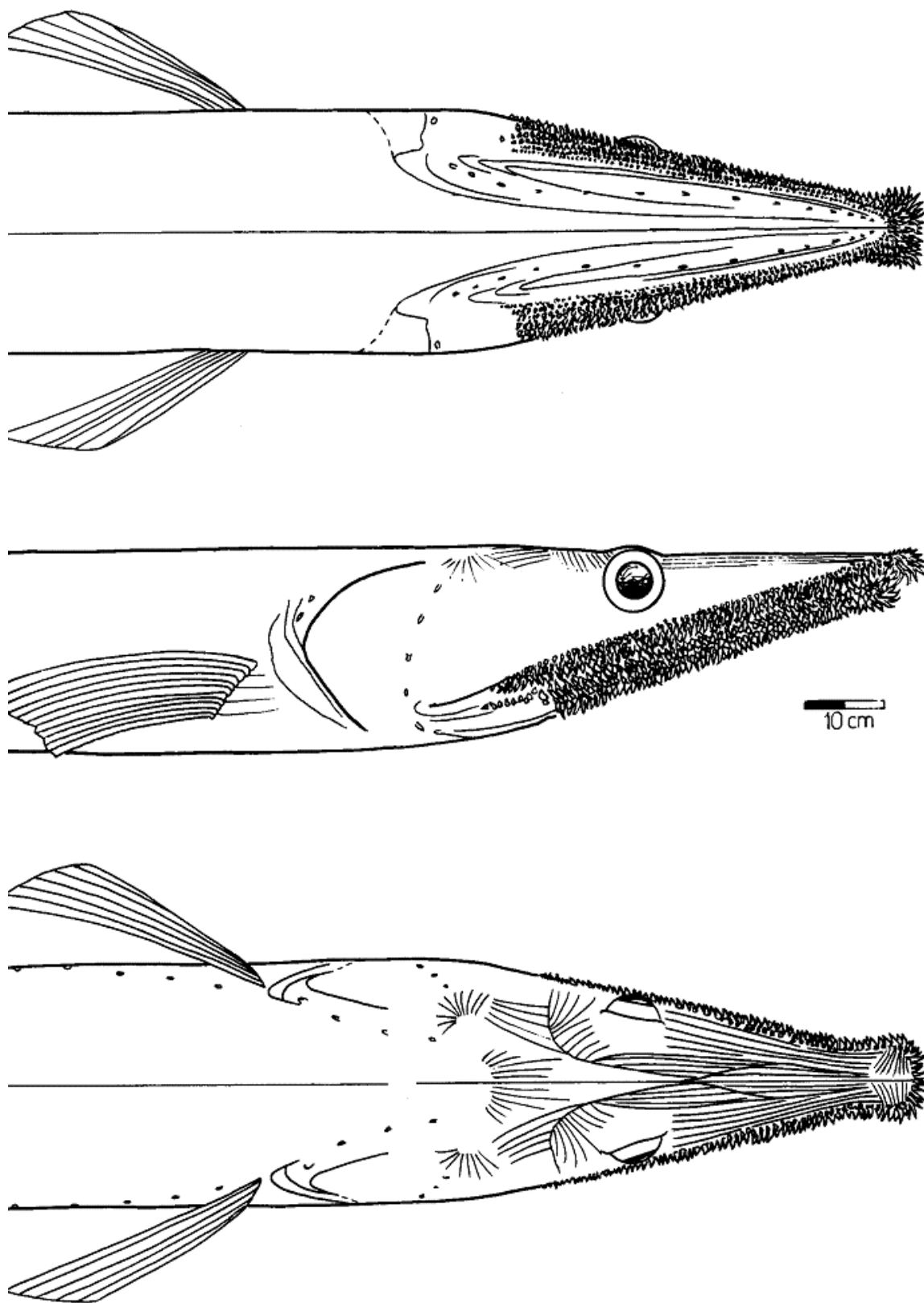


FIG. 27: Reconstruction de la tête de *Stratodus indamanensis* : placement des os.

l'extension des dents offensives externes autour du museau, et l'aspect en masse d'armes de ce dernier.

2.5.1 Planches photographiques

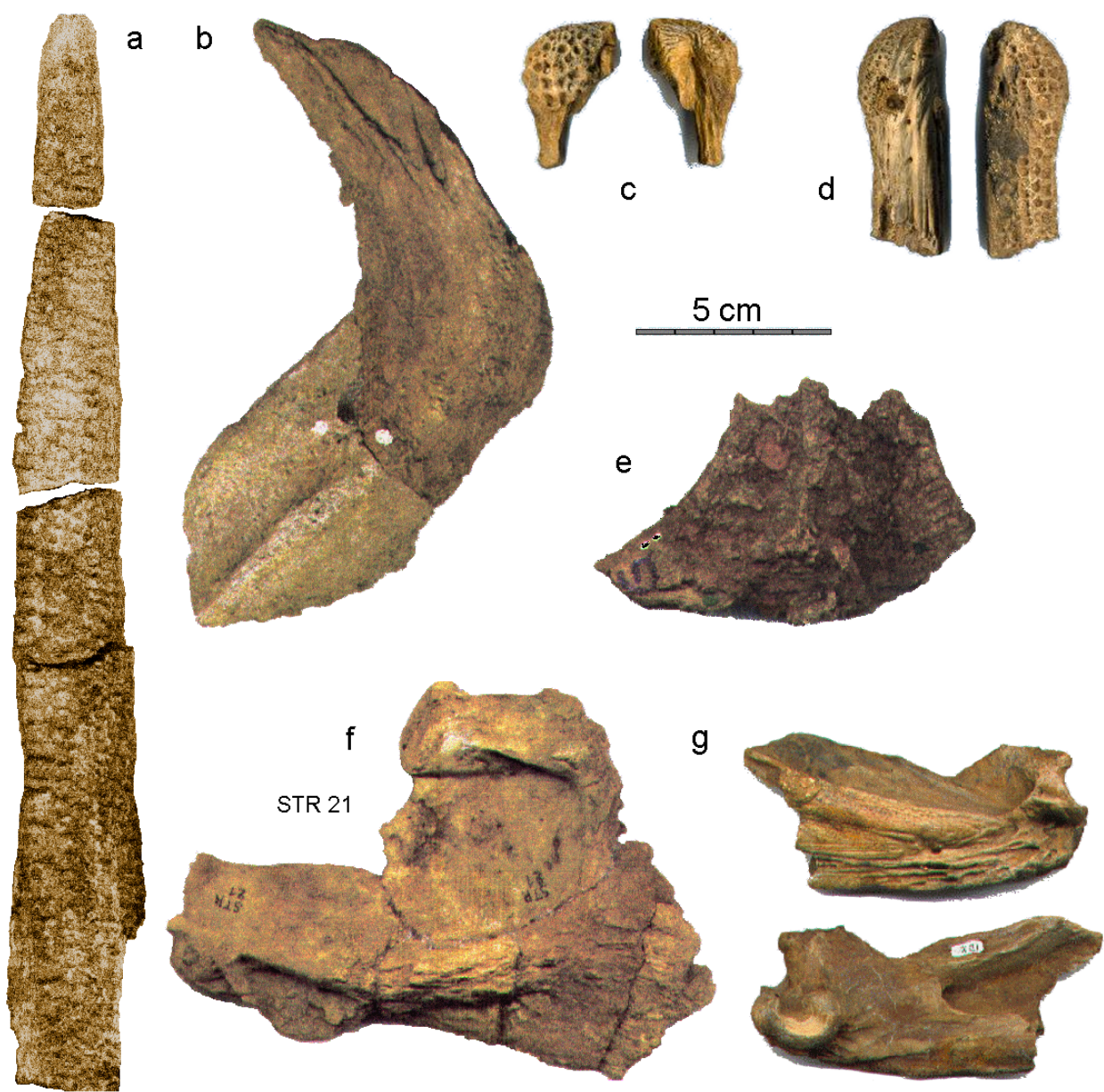
Planche 2 : assortiment d'os dentés de *Stratodus indamanensis*. *a* : 3 fragments de plaques dentées pharyngiennes inférieures, avec une répartition irrégulière, très typique, des alvéoles, vues orales; 5 fragments de maxillaires, vues orales; *b* : extrémités symphysaires de pré-maxillaires, vues orales; *c* : extrémités symphysaires de dentospléniaux *s.n.*, vues orales. Cet échantillonnage permet de constater une assez grande variabilité intraspécifique, concernant le nombre et la répartition des dents.



PL. 1: Reconstruction de la tête de *Stratodus indamanensis* : aspect externe.



PL. 2: Os dentés du museau de *Stratodus*. Echantillons provenant des lits osseux de base d'In Daman.



PL. 3: Os du crâne de *Stratodus*