



HAL
open science

Etude de *Kaosaurus spiniferus*, un Sauropsida du Maastrichtien d'Afrique de l'ouest, découvert dans le bassin des Iullemeden, Niger

Marc Michaut

► **To cite this version:**

Marc Michaut. Etude de *Kaosaurus spiniferus*, un Sauropsida du Maastrichtien d'Afrique de l'ouest, découvert dans le bassin des Iullemeden, Niger. 2007. hal-00177285

HAL Id: hal-00177285

<https://hal.science/hal-00177285>

Preprint submitted on 7 Oct 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Etude de *Kaosaurus spiniferus*, un Sauropsida du Maastrichtien d'Afrique de l'ouest, découvert dans le bassin des lullemeden, Niger

Marc Michaut ¹

¹ Institut préparatoire aux études scientifiques et techniques, Université de Tunis, La Marsa, Tunisie

Résumé

Cet article reprend le précédent et le complète par de nouvelles photographies. *Kaosaurus spiniferus* Michaut 2002 a été initialement découvert dans le site d'In Daman, appartenant au Maastrichtien du Niger. Cette espèce présente, comme les Testudines et de manière encore plus accentuée, une involution de la colonne vertébrale, dont le rôle de soutien est amoindri au profit d'une carapace dorsale rigide. De nouvelles missions réalisées en 2005, 2006 et 2007, à In Daman et à Mentess, nous ont permis de préciser la reconstruction, l'écologie et l'extension géographique de cette espèce. Nous sommes désormais à même de proposer une classification vraisemblable de *Kaosaurus*, en tant que groupe-frère des Testudines. Cette thèse phylétique devra cependant être affinée, et confirmée par la découverte de matériel plus complet.

Mots-clés: Niger, lullemeden, Crétacé, Maastrichtien, paléontologie des Vertébrés, Sauropsida, Diapsida, Testudines, *Kaosaurus*, carapace

Abstract

This article resumes the precedent one, with colour and a more complete set of photographs. *Kaosaurus spiniferus* Michaut, 2002 was initially discovered in the Maastrichtian levels of In Daman (Niger). That species shows, like Testudines, but in a very more accentuated manner, a vertebral column involution. Vertebrae are virtually absent and, like Testudines one's, its ribs are connected together by lamellar frontal osseous expansions. New investigations, in 2005, 2006 and 2007 (In Daman, Mentess) allowed us to clarify reconstruction, ecology and palaeogeographical extension of the species. Now we are able to propose a plausible phyletic position for *Kaosaurus*, as the sister-group of Testudines. Nevertheless this hypothesis must to be refined and definitely proved by means of more entire fossils discoveries.

Keywords: Niger, lullemeden, Cretaceous, Maastrichtian, Vertebrate palaeontology, Sauropsida, Diapsida, Testudines, *Kaosaurus*, carapace

Introduction

Le site d'In Daman, connu depuis le début du 20^{ème} siècle, exploré par de Lapparent dans les années 1950, a livré de nombreux Vertébrés. Cappetta étudia en 1977 divers Chondrichthyens et Ostéichthyens du site, décrivant une nouvelle espèce: *Igdabatis sigmodon* (Myliobatidae). Le matériel macroscopique recueilli par des coopérants français à partir de 1997 a montré, outre la présence d'éléments nouveaux concernant des taxons déjà étudiés (Stratodontidae entre autres), l'existence de plusieurs autres espèces non encore décrites. Nous avons également recueilli par tamisage en 2002 et 2006, des éléments mésoscopiques variés, à type de dents et ossicules de Chondrichthyens et d'Ostéichthyens, qui sont actuellement en cours d'étude.

Les restes de *Kaosaurus spiniferus* sont très abondants dans tous les niveaux fossilifères du site, depuis les lits osseux (*bone-beds*) de la base de la formation du Farin-Doutchi jusqu'aux marnes des niveaux supérieurs de cette même formation. La plupart sont des portions de plaques carapaciales dorsales; les os crâniens et les grilles costales sont moins représentés, quoique encore fréquents. Les os sont isolés et ressemblent alors souvent à des restes de Tortues, ou se présentent en paquets généralement assez informes. On ne trouve par contre que rarement des ensembles clairement en connexion. Tout ceci explique l'identification tardive de l'espèce, que nous n'avons nous-mêmes distinguée que trois ans après le début de nos investigations. Sa reconstruction s'est avérée passablement difficile et laborieuse, essentiellement par manque de comparaison possible avec une espèce ressemblante. La reconstitution de *Kaosaurus* reste encore partielle et imprécise, seule l'allure de la tête étant à peu près bien connue.

Cadre géographique et géologique

Quatre sites marins du Maastrichtien sont mentionnés dans cette publication: In Daman (site principal), Kéhéhé, Ilatane et Mentès. *Kaosaurus* a été identifié à In Daman, d'où vient l'essentiel du matériel; il a été retrouvé à Mentès (une seule occurrence, de piètre aspect), mais ni à Kéhéhé, ni à Ilatane. Les sites d'In Daman et Kéhéhé sont situés au centre du bassin des lullemeden (ou Aulimadan, nom d'un peuple appartenant au groupe dit Touareg). La région correspond à l'extrême limite nord de l'agriculture sous pluie. Sur la carte ci-dessous, adaptée de l'Atlas de l'Afrique, éditions MDI 1977, les terrains archéens et protérozoïques en orange; les zones paléozoïques en gris; le mésozoïque en vert; cénozoïque et quaternaire en jaune. Le bassin des lullemeden occupe essentiellement la partie sud-ouest du territoire du Niger, il est bordé au nord par l'Adrar des Iforas, le Hoggar et le massif de l'Aïr, à l'ouest par le plateau du Liptako, au sud par le plateau Bauchi et communique vers l'est avec le bassin du Ténére et du Tchad. Sont indiqués les sites maastrichtiens d'In Daman et Kéhéhé (confondus dans le point bleu), de Mentès et Ilatane (point violet) et, pour mémoire ici, de Cabinda (point noir). L'extension de l'espèce *Kaosaurus spiniferus* se limite, pour ce que l'on en sait actuellement, aux repères bleu et violet de cette carte.

- In Daman, village à 7 km à l'est de la ville de Kao, département de Tahoua. Ses coordonnées sont 15° 24.9' Nord, 5° 47.4' Est (point central du site). In Daman fut étudié antérieurement par A. F. de Lapparent, M. S. Dikouma, H. Cappetta.
- Kéhéhé, village près de la route Tahoua - Agadès, à 50 km au sud de Kao. Les coordonnées centrales de ce deuxième site sont 15° 02.0' Nord, 5° 38.1' Est.
- Ilatane, lieu-dit situé au sud-est de Mentès, 16° 29' Nord, 4° 37' Est, étudié par Alzouma.
- Mentès, lieu-dit mal localisable, 5 km à l'est de la frontière avec le Mali, à la même latitude qu'Agadès, précédemment étudié par C. Arambourg, L. Joleaud, H. Cappetta. Coordonnées approximatives 16° 59' Nord, 4° 17' Est.

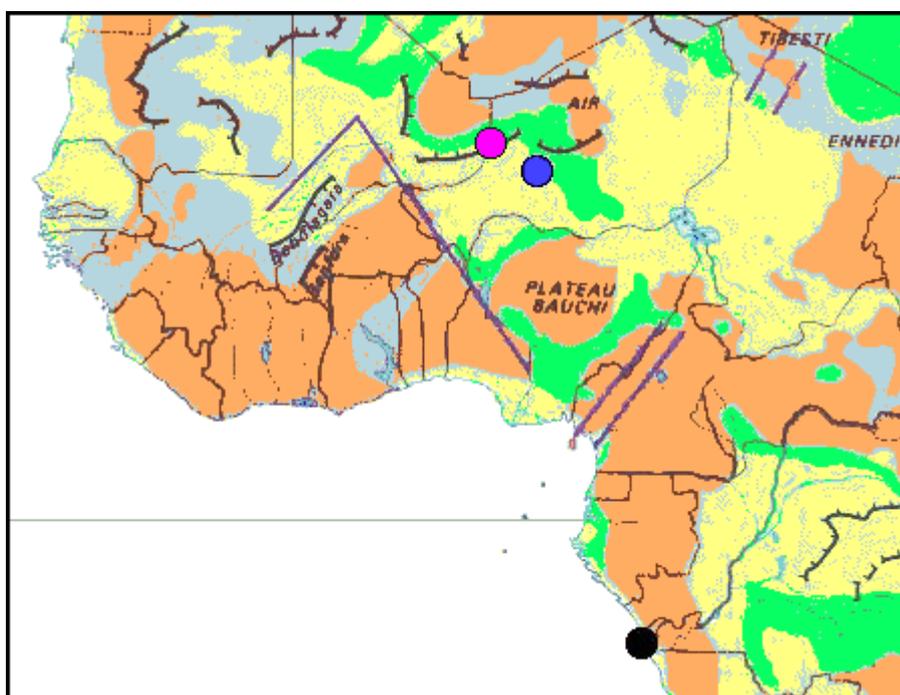


Fig. 1 Carte géologique de l'Afrique occidentale.

Sur la carte de la Fig. 2 sont représentées deux formations attribuables au Maastrichtien: celle du Farin Doutchi et celle d'In Wagar. Les formations de Garadoua et de l'Ader Doutchi relèvent du Cénozoïque. Le matériel étudié dans cet article provient exclusivement de la formation du Farin Doutchi.

Figure 3: paléogéographie africaine, redessinée d'après Kogbe (1977) et Petters (1978) in Dikouma (1994). Un désaccord concerne la présence (Kogbe) ou l'absence (Petters) d'une

liaison marine transafricaine entre la mer épicontinentale nord-africaine et le golfe de Guinée. La formation du Farin-Doutchi comprend des niveaux très ressemblants aux *Mosasaurus shales* décrits au Nigeria, et identifiés à ces derniers par de nombreux auteurs: Cappetta, Alzouma, Dikouma entre autres. Ainsi, la reconstitution qui convient à l'époque des niveaux à *Kaosaurus* est-elle celle de Kogbe, avec connexion entre les deux bassins maritimes.

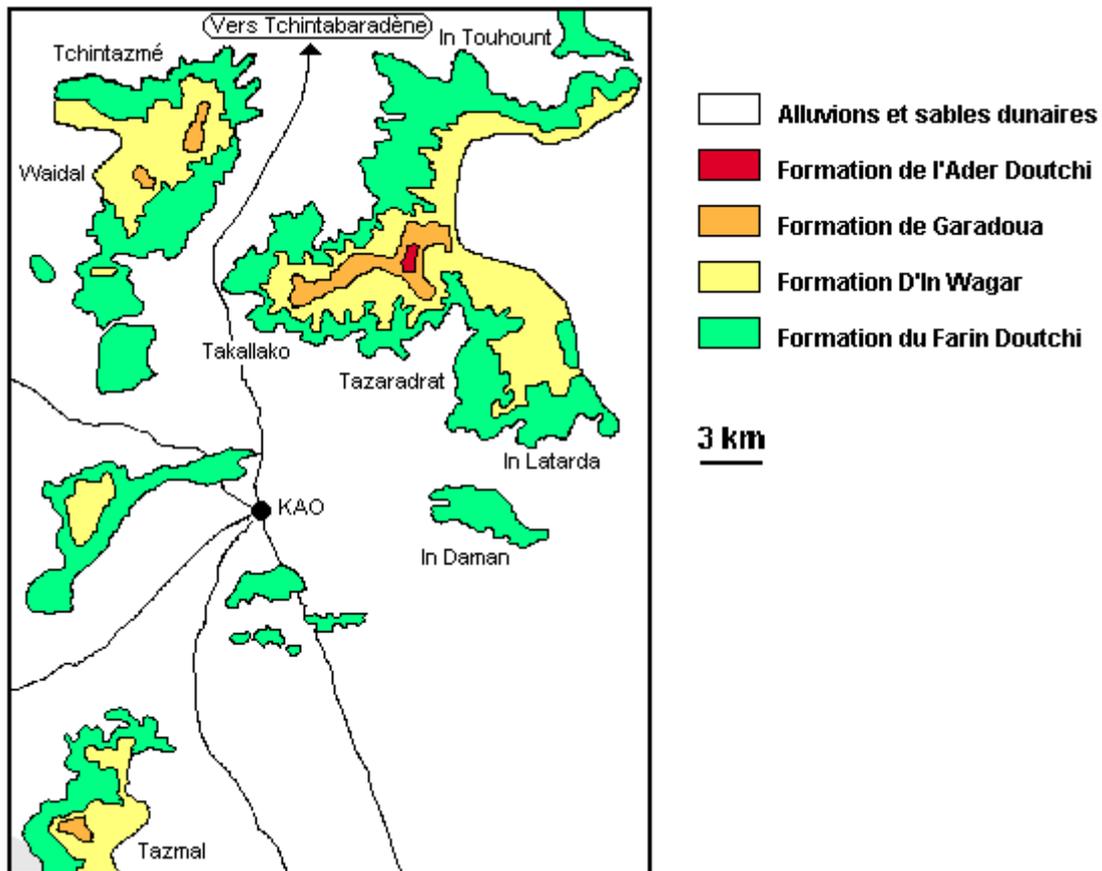
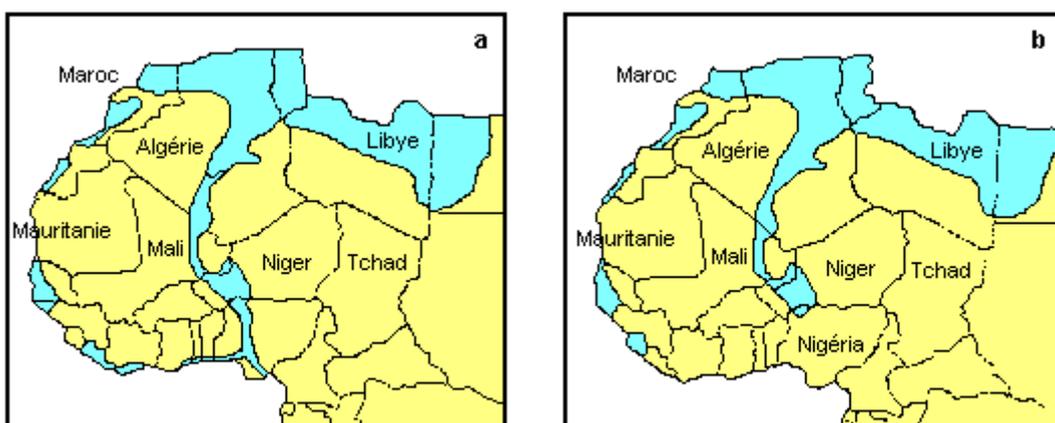


Fig. 2 (ci-dessus) Carte géologique simplifiée des environs de Kao.

Fig. 3 (ci-dessous) Schémas paléogéographiques de l'Afrique occidentale.



a. Extension des transgressions maastrichtienne et paléocène d'après Kogbe.

b. Extension de la transgression maastrichtienne d'après Petters.

Figure 4: Carte paléogéographique de la région de Kao au Maastrichtien supérieur, modifié d'après Greigert et d'après Dikouma. La mer en bleu clair; lagunes et marécages en gris. Les carrés orangés représentent des dépôts de gypse. Ce schéma correspond à la reconstitution b des cartes au-dessus; il devait en réalité exister un bras de mer au sud de Kao, à travers le Nigeria. Tous les sites mentionnés dans cet article appartiennent à la zone bordière, fluctuant

entre marécage, lagune et mer peu profonde selon le niveau marin global et l'ampleur des dépôts sédimentaires.

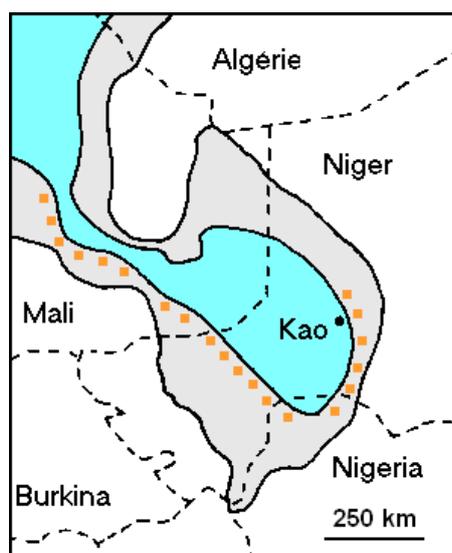


Fig. 4 Reconstitution paléogéographique régionale

La nomenclature des niveaux, de A1 à A16, est celle de Dikouma. La coupe, très idéalisée, concerne une épaisseur de sédiments de l'ordre de 25 m. Des sables argileux clairs relevant du haut de la formation d'Alanbanya, ou du bas de la formation du Farin-Doutchi, constituent le niveau A1. Les strates remarquables de la formation du Farin-Doutchi, divisée en 3 membres F1, F2, F3 (nomenclature de Hanon, 1984), sont les lits osseux lenticulaires et discontinus, notés BBB pour *Basal bone beds*, contenant de petits éléments d'os et des dents dont les détails fins sont bien préservés; un niveau-repère A4, décimétrique, charbonneux et très noir; les niveaux d'épaisseurs métriques A5, qui contiennent des amas osseux disséminés fortement pseudomorphosés en gypse, et A6, comprenant l'essentiel des squelettes de gros poissons (*Stratodus*). La lumachelle, dite de Kao, A10, est un niveau décimétrique presque continu consistant en coquilles d'huîtres très fines, relativement résistant à l'érosion. Des grès ferrugineux bruns, non représentés sur la figure, attribués à la formation d'In Wagar, forment les sommets des monticules les plus élevés. Les 3 formations, Alanbanya, Farin Douthi et In Wagar appartiennent au Maastrichtien.

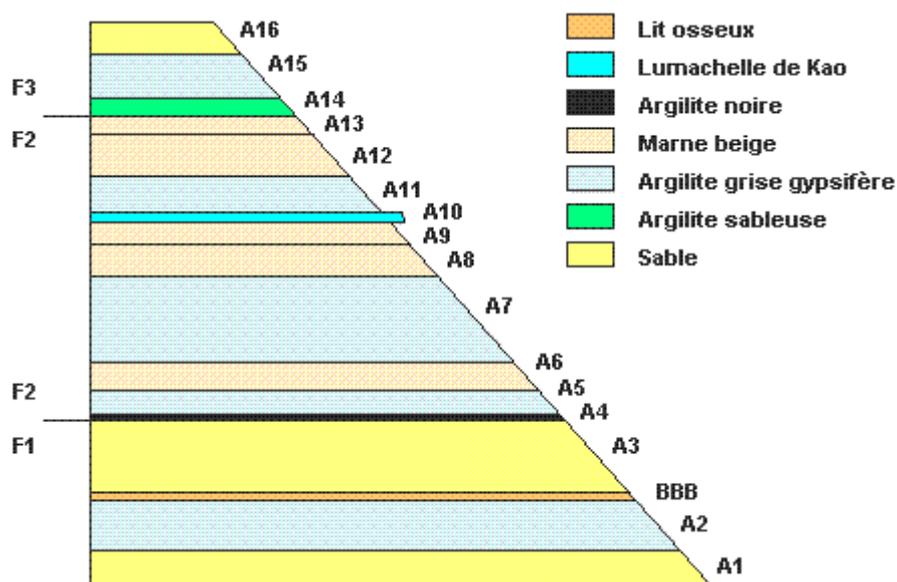


Fig. 5 Coupe à In Daman, d'après M. S. Dikouma

Les restes de *Kaosaurus* sont présents sur presque toute la hauteur de l’affleurement, depuis le niveau A2 jusqu’au niveau A15. Les sables signifient une bordure de mer, tandis que les marnes beiges représentent un milieu marin relativement profond. Les argilites grises riches en gypse, très réduites, à soufre et hydrocarbures, seraient des fonds de lagunes saumâtres soumises à évaporation. La présence du niveau BBB sur une transition entre argilite et sable semble indiquer, pour les ossements qu’il contient, une origine due à la séparation d’un bras de mer par un cordon émergé (accumulation de sédiments et / ou baisse du niveau marin); les animaux seraient morts brutalement des suites d’un assèchement rapide ou de modifications importantes de la température et de la salinité.

Modes d’affleurement et méthodes de travail sur le terrain; consolidation du matériel

Les fossiles sont dégagés par une érosion rapide, que nous avons évaluée à plusieurs centimètres par an, et disparaissent après quelques mois en l’absence de récolte. Le travail sur les BBB consiste en un simple ramassage. Les niveaux fossilifères supérieurs présentent quant à eux une superficie de plusieurs centaines d’hectares, où les éléments figurés, sporadiques, sont disposés de manière aléatoire. La meilleure utilisation du temps de recherche consiste à effectuer une alternance de marches rapides et de recherches locales plus minutieuses en différents endroits choisis au hasard. La quantité récoltée pendant une durée donnée est ainsi optimisée. Les grosses pièces sont souvent fracturées ou fissurées et nécessitent une consolidation avant tout déplacement. Le plâtre est inutilisable car il serait plus tenace et plus dur que certaines pièces elles-mêmes; nous avons choisi une méthode d’enduction par une solution aqueuse de gomme arabique aseptisée, qui sèche en quelques heures et a toujours donné pleine satisfaction. Le matériel est réenduit de gomme laque, au laboratoire.

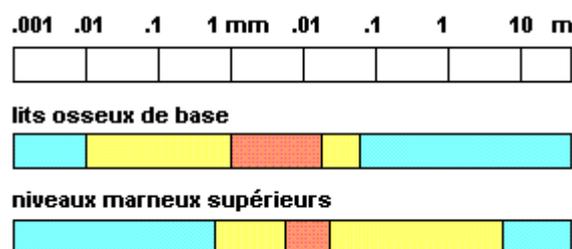


Fig. 6 Fossilisation différentielle à In Daman.

Ci-dessus, les échelles représentées dans le matériel provenant des BBB (dents, os isolés ou fragments d’os) et des niveaux supérieurs (os, ensembles en connexion, squelettes partiels). En rouge: bonne préservation; en jaune: préservation possible; en bleu: jamais représenté. Les BBB et les niveaux supérieurs contiennent les mêmes espèces et leurs fossiles sont complémentaires pour des reconstructions sur 6 ordres de grandeur, depuis quelques micromètres jusqu’à quelques mètres.

Kaosaurus: étude des éléments du tronc; carapace

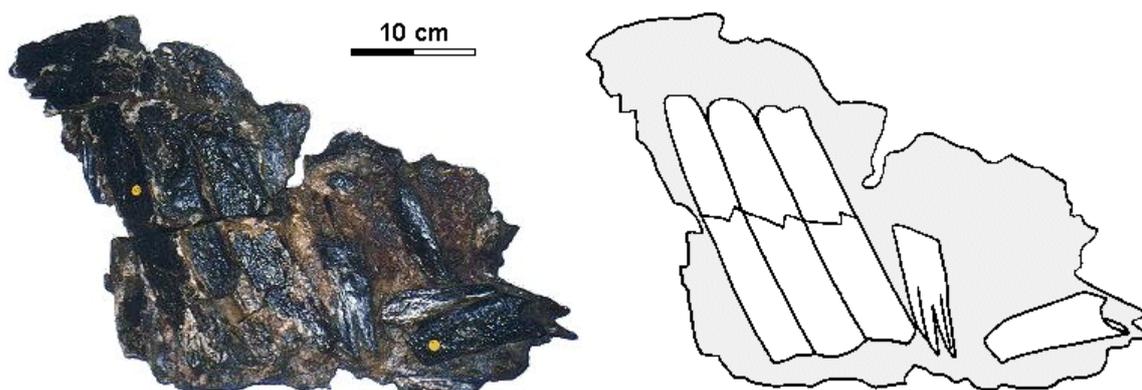


Fig. 7

Figure 7: un élément du squelette 2002-S, sur la partie gauche du bloc un morceau de carapace en connexion. On peut distinguer 3 paires consécutives de plaques. En haut: plaques proximolatrales, entières; en bas: portions supérieures des plaques médiolatrales (elles sont cassées, les portions inférieures sont manquantes). Les joints en chevrons entre les deux séries de plaques, proximale et médiale, sont discernables. Cette pièce est la seule connue qui montre bien les deux séries en connexion. Le morceau de plaque médiale ou distale en bas au centre du bloc est vu par sa face interne, contrairement aux autres plaques de cet ensemble.

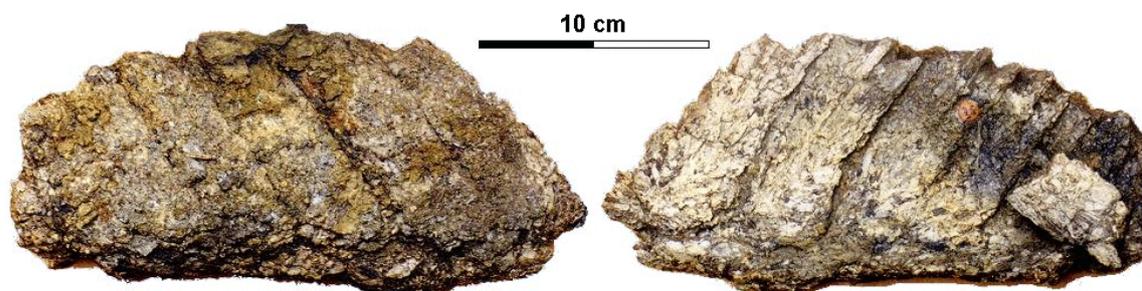


Fig. 8 : Partie de l'individu 1999-R4. Série de 5 plaques proximolatrales consécutives en connexion. Il s'agit d'une partie droite, probablement antérieure, de carapace. A gauche, vue dorsale. A droite, vue ventrale du même objet. Les nervures qui parcourent les plaques n'ont rien à voir avec les côtes de l'animal, qui sont quant à elles totalement dissociées de la carapace.



Fig. 9 : Partie principale du squelette, entièrement dissocié, répertorié 2002(1). 8 plaques proximolatrales (4 gauches et 4 droites) ont été replacées en position anatomique, ainsi que deux fragments de plaques médiolatrales gauches. Vue dorsale. Les deux plans gauche et droit ne sont pas, cependant, dans le prolongement l'un de l'autre comme le voudrait cette disposition à plat, mais forment en réalité un angle voisin de 90° au niveau sagittal. L'os en haut de l'image est un fragment postérieur du pariétal droit. Les osselets sagittaux de ce squelette, tout comme ceux du squelette 2002-S, ont disparu.

Figure 10. Une plaque proximolatrale droite en vues externe et interne, la tête de l'animal vers la droite pour la vue externe. L'os provenant des BBB est entier et parfaitement conservé. Pseudomorphose noire, riche en oxydes de manganèse. On remarquera la limite inférieure en chevron qui faisait synarthrose avec la plaque médiolatrale correspondante. La limite supérieure, irrégulièrement découpée, se raccordait à deux osselets sagittaux successifs.

Figure 11: plaque médiolatérale gauche entière, provenant d'un niveau d'argilite, en vue interne (photographie et dessin). Deux surfaces de synarthroses sont discernables, assez bien conservée pour le côté proximal (à droite sur la figure), moins distincte pour le côté distal (à gauche sur la figure).



Fig. 10

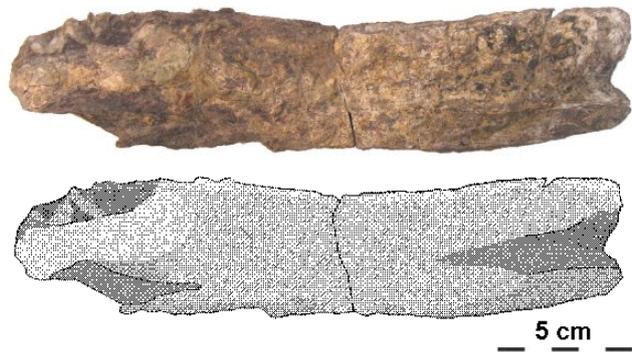


Fig. 11

Figure 12: extrémités distales des plaques distolatérales. Chacune de ces plaques se termine par une épine, celle du haut de la photographie est la seule qui ait été retrouvée intacte et complète. La base de l'épine est courbée, avec une concavité dirigée vers l'avant. Ainsi, la direction de l'épine est-elle approximativement parasagittale. D'autres épines, non représentées ici, semblent raccourcies, ont un aspect déformé, plus ou moins aplati, avec une gouttière longitudinale, évoquant fortement une cicatrisation après une fracture esquilleuse. Il semble donc que les épines bordières de la carapace fussent effectivement utilisées par *Kaosaurus* comme arme de défense, ceci en concordance avec leur orientation vers l'avant.



Fig. 12



Fig. 13

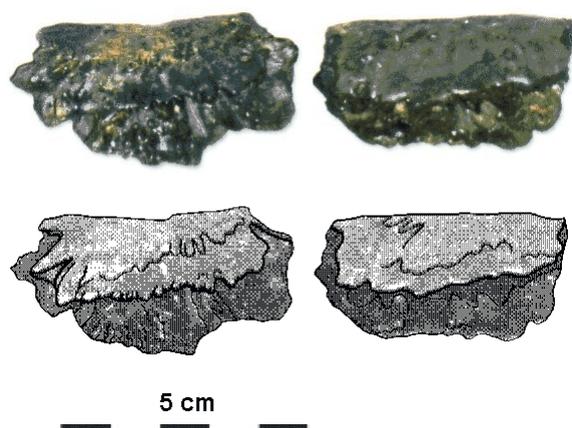


Fig. 14

Figures 13 et 14: osselets sagittaux de la carapace. Figure 13, trois vues d'un osselet de la partie postérieure de la carapace; vue dorsale, l'avant vers la droite, vue latérale, vue crâniale. Figure 14, vues latérales de deux osselets de la partie antérieure, photographies en haut et dessins en bas. Les plaques proximolatérales venaient s'intercaler entre deux osselets sagittaux consécutifs. L'angle sommital de la carapace est de l'ordre de 90° dans la partie antérieure, et encore plus aigu dans la partie postérieure.

Kaosaurus: étude des éléments du tronc; grille costale

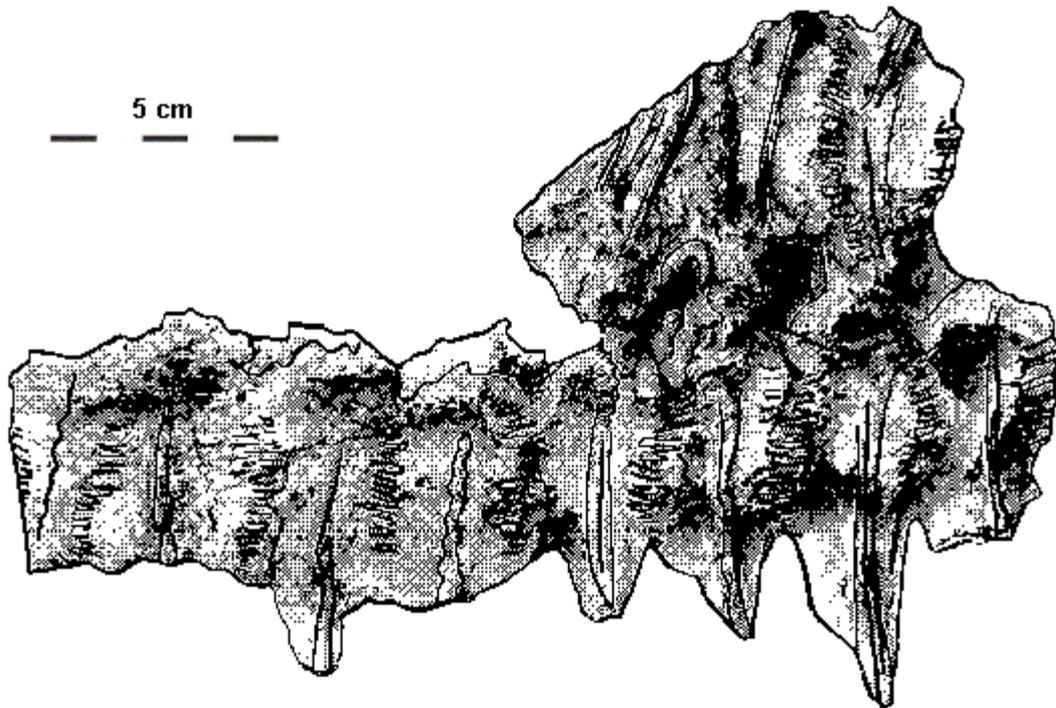


Fig. 15 :

Dessin d'un élément de l'holotype (squelette 1999-R2). Fragment de la grille costale. Sont visibles en connexion les portions proximales des côtes. A gauche, un seul côté. A droite, les deux côtés gauche et droit encore assemblés. Des prolongements verticaux des côtes sont visibles sous forme de lames ossifiées en saillie. Les mêmes sont observables sur l'autre face. Les prolongements lamellaires horizontaux, au-delà de la zone proximale épaissie, sont également bien discernables. L'arrière de l'animal vers la droite probablement. L'orientation dorso-ventrale est impossible sur cet échantillon. Il est important de remarquer que le cœur de chaque côte, apparent sous forme d'une nervure médiane, se prolonge jusqu'à la synarthrose (synostose?) sagittale. Ainsi, ce sont les côtes elles-mêmes qui enserrant le canal médullaire. Aucune trace de vertèbre n'a jamais été observée chez *Kaosaurus*. Il semble exister, entre les paires de côtes qui se rejoignent sur le plan sagittal, des espaces losangiques; ceux-ci auraient pu être occupés par des reliquats vertébraux.

Figure 16: fragments proximaux de deux côtes consécutives, le plan sagittal à gauche; orientations dorso-ventrale et antéro-postérieure impossibles. Les couches osseuses les plus externes ont disparu. La synarthrose très découpée, entre deux prolongements lamellaires des périostes des deux côtes, est parfaitement rigide. Il semble que la jonction lamellaire se fût étendue sur la majeure partie de la longueur des côtes; la grille costale formait donc vraisemblablement une plaque continue et rigide, véritable carapace interne participant, comme la carapace externe, à la tenue mécanique du tronc.



Fig. 16

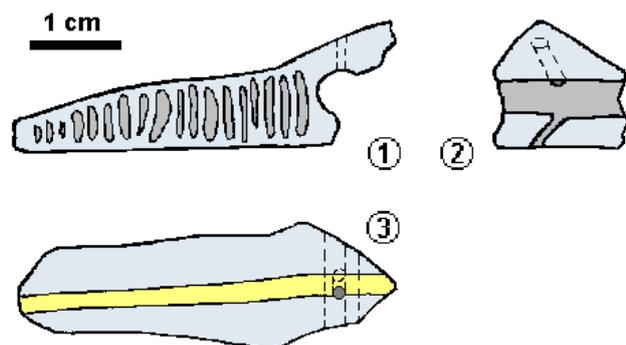


Fig. 17

Figure 17: trois vues schématisées d'une extrémité proximale de côte aux pourtours érodés, telle qu'on en trouve dans les BBB. Nervure centrale (c'est-à-dire le cœur de la côte) en jaune. Un épaissement progressif du périoste trabéculaire aboutit à la zone sagittale, avec un canal médullaire aplati dorso-ventralement. Les canalicules ventral et dorsal représentent probablement des foramens nerveux, ce qui permet de proposer une orientation antéro-postérieure : tête de l'animal du côté droit pour la figure 17-2. Il est impossible d'observer ces canalicules en-dehors de côtes isolées des BBB.

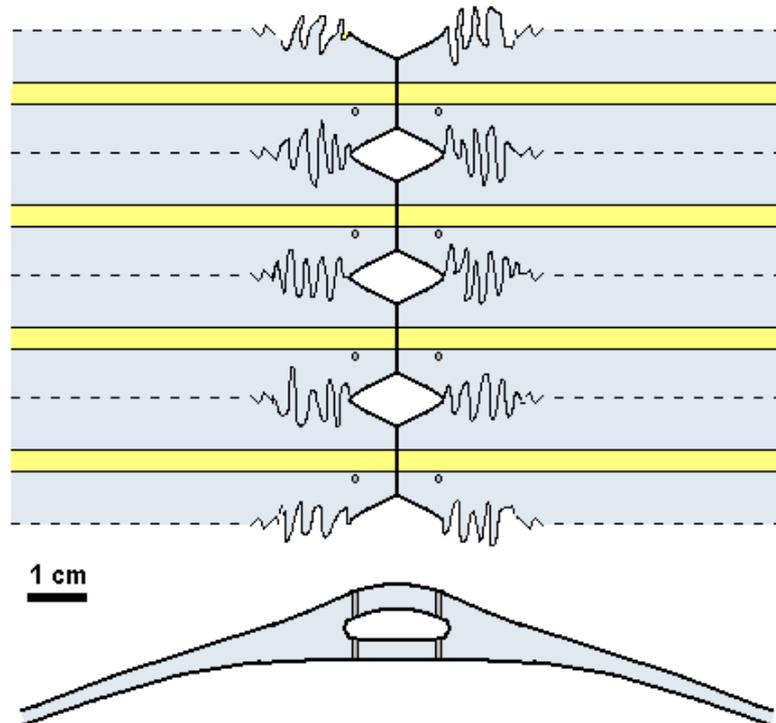


Fig. 18 :

Reconstitution en vues dorsale et crâniale d'une portion centrale de la plaque costale.

Le plus long fragment découvert de côtes en connexion (2006-K3) atteint une vingtaine de métamères; d'autre part, le squelette fragmenté 2002-S a montré sous forme de moulages environ 25 métamères (voir Fig. 30). Le nombre total de côtes de *Kaosaurus* était probablement assez supérieur à cette dernière valeur.

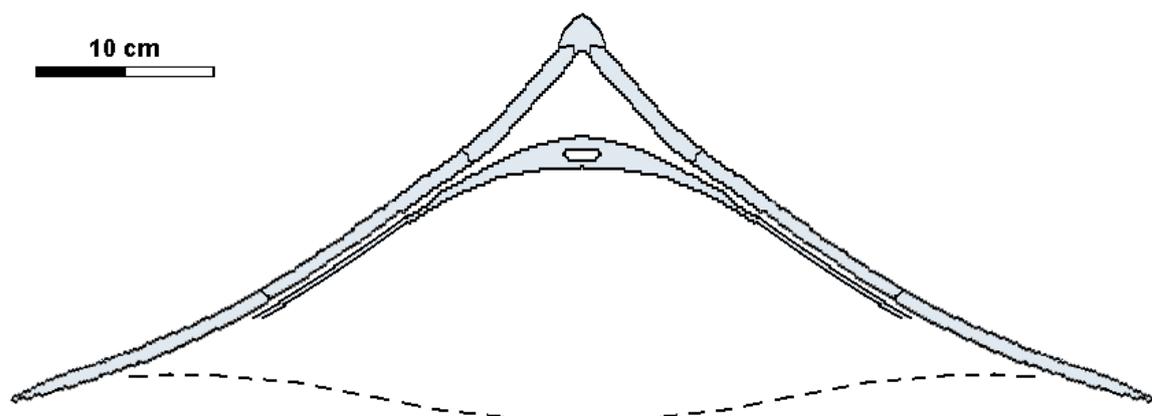


Fig. 19 :

Essai de reconstruction, en coupe transversale, du tronc de *Kaosaurus*. Aucun plastron n'ayant été découvert qui puisse être attribué à l'espèce, la forme du ventre est tout à fait hypothétique.

Etude des éléments céphaliques



Fig. 20 :

Distance d'observation conseillée: 2 fois la largeur totale de l'image. Crâne 2006-K7 provenant des niveaux supérieurs du site d'In Daman, en vues latérale droite, dorsale et palatale. La longueur est de 30 cm. On y voit les pariétaux (portions antérieures seulement), les frontaux, les nasaux, les postorbitaux, les jugaux. L'arc ouvert en bas à gauche de la vue latérale était occupé par un large quadratojugal. Les maxillaires, les quadratojugaux et la partie supraoccipitale sont manquants. Cette pièce, contrairement à d'autres, n'a pas été écrasée et a finalement permis une reconstitution précise de la tête de l'animal.



Fig. 21 :

Mandibule droite, appartenant au squelette 2005-K1, en vues interne et externe. Le dentaire et la portion supérieure du processus ascendant sont manquants. La taille de ce processus, ses larges surfaces d'attaches musculaires correspondant au volume important de l'arrière-crâne, témoignent d'une importante puissance de préhension et de découpe.



Fig. 22 :

Ensemble de deux dentaires, photographie en vue latérale gauche. La synarthrose postérieure en chevrons, particulièrement robuste, est remarquable. Comme toutes les surfaces osseuses d'origine dermique de *Kaosaurus*, l'extérieur du dentaire porte des sculptures à type de tubercules formant des alignements subparallèles. Aucune dent n'est présente et aucune cavité dentaire non plus; il en est de même pour la portion de mandibule de la fig. 21. Ainsi *Kaosaurus* ne possédait-il pas de dentition mandibulaire, ni maxillaire vraisemblablement. La forme de ces dentaires, en bec relevé vers l'avant, laisse supposer des lèvres cornées et coupantes comme chez les Testudines. D'autre part, cette extrémité mandibulaire est plus étroite que l'ensemble formé, à la mâchoire supérieure, par les nasaux et les prémaxillaires: la mandibule s'emboîtait à l'intérieur des maxillaires. Ceci autorisait un auto-affûtage du bec; d'autre part cette configuration, ajoutée à la force musculaire déjà mentionnée, permettait à l'animal de retenir et de tuer par striction pratiquement n'importe quelle proie, et en particulier les animaux au corps glissant.

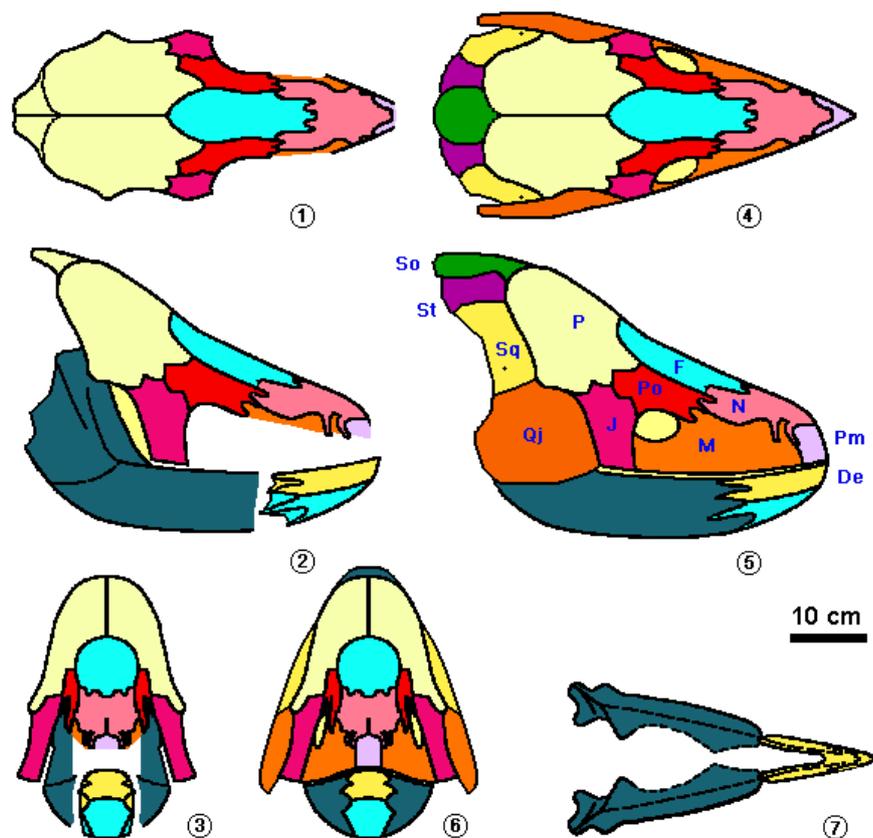


Fig. 23 :

Assemblage des os de la tête. De: dentaire; F: frontal; J: jugal; M: maxillaire; N: nasal; P: pariétal; Pm: prémaxillaire; Po: postorbital, qui est peut-être une synostose postfrontal - postorbital, incluant même éventuellement un préfrontal; Qj: quadratojugal; So: supraoccipital; Sq: squamosal; St: supratemporal. Les figures 23-1, 23-2 et 23-3, respectivement en vues dorsale (plus précisément en vue orthogonale au frontal), latérale, crâniale, représentent la partie

certaine de la reconstruction. Les figures 23-4, 23-5, 23-6 et 23-7 sont leurs analogues, extrapolés en fonction des os retrouvés hors connexion. L'existence d'un supratemporal n'est pas prouvée; il a cependant été représenté. La trace très discrète d'un supraoccipital a été observée sur le crâne du squelette 2005-K2. Il n'existe pas de préfrontal, ni de postfrontal. Il est possible qu'un lacrymal ait été présent. L'absence de foramen pinéal est prouvée par plusieurs exemples.

Une première reconstitution de *Kaosaurus*

La largeur de la carapace relativement à la tête est fournie assez convenablement par mesures directes et estimations sur les plaques dorsales les plus longues. La longueur de la carapace est déterminée par l'obligation qu'avait *Kaosaurus* de nager, ne serait-ce que de temps en temps: un tronc à la fois rigide et fortement allongé est impossible. La rigidité du tronc est attestée, non par les synarthroses assez lisses entre les plaques de l'armure, qui pourraient laisser supposer un certain jeu, mais par celles de la grille costale. Ces dernières sont fortement indentées, imposant une parfaite solidarité entre les côtes. Aucun plastron, ni même aucun fragment de plastron, ne peut être attribué à *Kaosaurus*. L'examen de multiples plaques candidates a révélé, dans tous les cas où une conclusion était possible, l'appartenance à un Testudines. Cette absence de matériel, associée à la très grande fréquence des restes de la carapace dorsale, indique que le plastron, s'il a existé, était beaucoup moins ossifié (plus mince, ou moins dense) que les plaques dorsales, voire simplement corné. Par ailleurs, aucune structure ou trace n'existe sur les bords des plaques dorsales latérales, qui pourrait laisser supposer un contact avec un ou plusieurs os périphériques ou ventraux.

La hauteur du tronc est obtenue d'après l'angle que forment entre elles les plaques intermédiaires gauches et droites; cet angle, de l'ordre de 90 à 100 degrés vers le milieu du tronc, est déterminé par examen des surfaces des synarthroses entre plaques proximales et ossicules sagittaux. Il est également préservé sur un fragment de carapace en connexion, apparemment peu déformé, du squelette 2005-K2 (fig. 33). Les formes, orientations et dimensions des pattes ne sont indiquées par aucun témoignage: leur dessin est donc arbitraire, supposant une convergence raisonnable avec les Testudines pratiquant le vol subaquatique. L'hypothèse de pattes marcheuses, non transformées en palettes natatoires ne tient pas: les épines périphériques de défense n'auraient servi à rien si l'animal n'avait pu acquérir de la vitesse.

Contrôle à l'aide d'une maquette. Dans le cas d'une fossilisation aussi partielle et déconnectée que celle de *Kaosaurus*, il est nécessaire de valider le remontage en 3 dimensions des os retrouvés épars, à l'aide d'une maquette. Ci-dessous, réalisée à l'échelle 1/3. La jauge indiquée correspond à l'animal réel, dont la longueur totale (tête et tronc) était de l'ordre de 1.50 m, avec plus de 2 m pour les plus grands individus. Masses estimées: 200 à 700 kg.

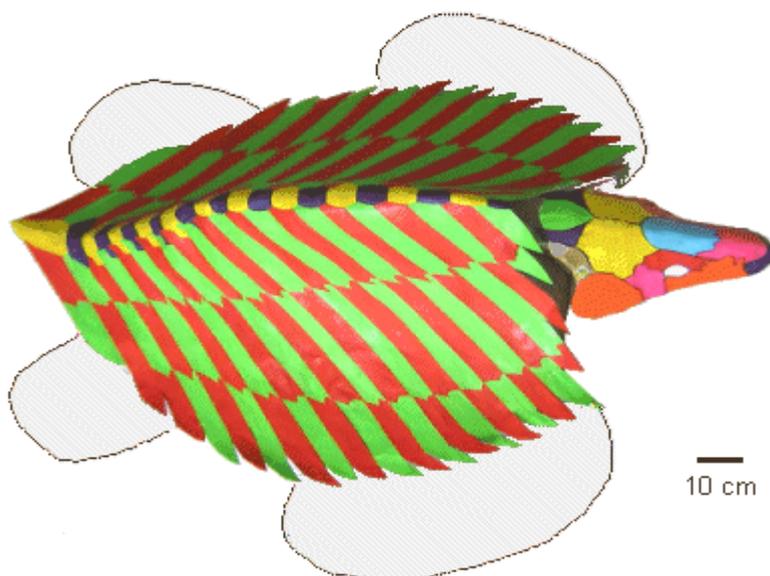


Fig. 24

Ecologie

Comme dans le cas des Mosasaures, on constate une distribution assez homogène des tailles des *Kaosaurus spiniferus*. Le nombre d'échantillons observés est suffisant pour affirmer qu'il n'existait pas de juvéniles dans la mer épicontinentale. D'autre part, la distribution des tailles des adultes permet d'affirmer que, tout comme les Testudines actuels, il s'agissait d'animaux à croissance indéfinie. Le lieu de vie des jeunes pouvait être, soit un fleuve ou une rivière, soit l'océan, soit d'autres régions de la mer épicontinentale, d'écosystème différent. Aucun élément ne permet de trancher pour le moment en faveur de l'une des ces trois hypothèses.

Kaosaurus est très probablement un prédateur. Son bec aigu et la grande taille relative de sa tête font fortement penser à un chasseur de poissons et / ou de Céphalopodes. La grosseur de la tête permet l'ingestion sans mastication de morceaux volumineux, après découpage éventuel par le bec. L'étroitesse de la mandibule, qui venait s'insérer entre les maxillaires, permettait un blocage des proies très performant; un serrage entre des mâchoires de largeurs identiques aurait en effet nécessité un effort musculaire beaucoup plus important pour la même efficacité.

Systématique de *Kaosaurus*: étude de caractères

Relation côtes - carapace chez les Testudines

Figure 25. Face interne de la carapace d'un *Testudo cf. mauritanica* (actuel de Côte d'Ivoire), côtes 4, 5 et 6 de gauche à droite; largeur de l'image 3 cm. On peut d'abord remarquer la relativité de l'assertion courante selon laquelle les côtes sont insérées entre les corps vertébraux; ceci n'est vrai chez l'espèce montrée ici que pour les côtes 2 et 3, les côtes suivantes retrouvant progressivement une insertion médio-vertébrale. La forme aplatie des portions costales détachées des plaques dermiques montre la réalité de l'existence de prolongements de leurs périostes. On remarque l'élargissement de ces prolongements, avec un léger rebroussement produisant un aspect cordiforme, jusqu'aux sutures entre les plaques costales de la carapace, lorsqu'ils se soudent aux plaques costales. Les plaques carapaciales sont donc bien constituées de deux couches synostosées: couche externe purement dermique, épaisse; couche interne d'origine périostique costale, plus mince. La synostose a lieu (Fig. 26) dès le développement embryonnaire.



Fig. 25

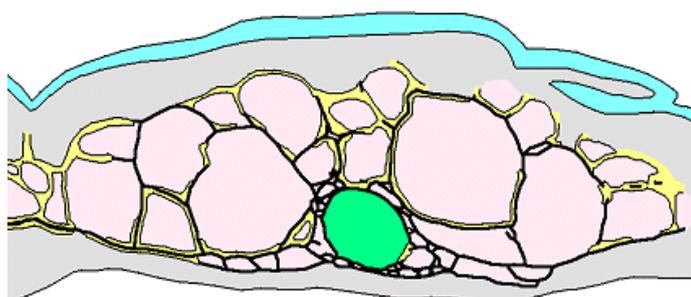


Fig. 26

Figure 26 (redessinée d'après Kaelin, 1945 in Rieppel & Reisz, 1999). Coupe de la plaque carapaciale, au niveau de la sixième côte d'un embryon de *Podocnemis unifilis*. En gris: le derme, à l'intérieur duquel a migré l'ébauche costale. En vert: le cartilage costal, non ossifié. En traits noirs épais: l'ossification trabéculaire périostique; ossification dense autour du cartilage et le long d'une plaque mince qui s'étale horizontalement à la base de l'ensemble ossifié, cette ossification dense étant assimilable au périoste *stricto sensu*; l'ossification plus lâche dans le reste de la future plaque carapaciale, est quant à elle assimilable à une ossification dermique. La synostose est complète entre périoste et plaque dermique dès le début de la minéralisation.

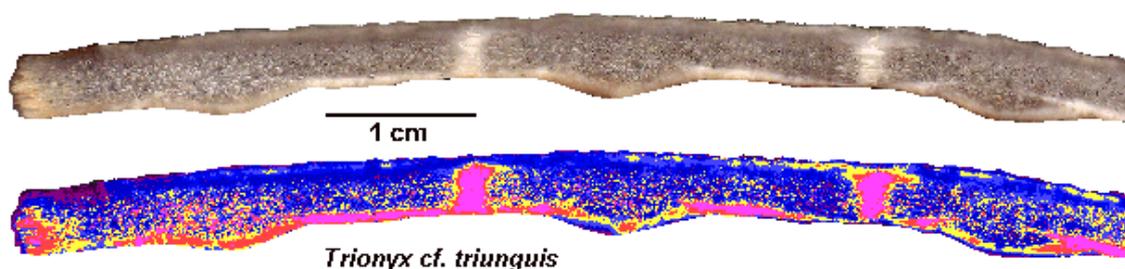


Fig. 27 :

Coupe parasagittale d'une carapace d'un Trionychide actuel adulte. Trois plaques successives (celle de droite incomplète). On remarque deux aspects différents pour l'os: premier aspect translucide (beige foncé sur l'image en vraies couleurs, bleu sur l'image en séparation de tons), loin des sutures; second aspect opaque (blanc sur l'image en vraies couleurs, mauve et jaune sur l'image en fausses couleurs) au voisinage des synarthroses et des synostoses. L'ossification enchondrale des coeurs des côtes, aplatis, de largeurs voisines de 1 cm, apparaît en bleu, de même que la masse osseuse des plaques dermiques (on remarque une couche superficielle très fortement minéralisée). En mauve / jaune se dessinent les sutures interplaques, ainsi que les périostes, qui s'étendent sur toute la surface interne de la carapace. Les pellicules dermiques interne et externe, amincies par la dessiccation, n'apparaissent pas à l'échelle de la figure.

Côtes de *Kaosaurus*

Outre les portions proximales déjà présentées, dont les prolongements lamellaires sont bien préservés, on découvre parfois des fragments de portions médiales ou distales des côtes. Malgré leur mauvaise conservation due à leur fragilité, on distingue nettement sur certains les prolongements lamellaires des périostes. Ces prolongements existent donc sur la plus grande longueur des côtes et pas seulement à proximité du plan sagittal. L'ossification du périoste est compacte, à structure de lamelles, ou bien lamellaire et trabéculaire tandis que l'os enchondral du coeur des côtes est plus lacunaire; les côtes fossilisées sont souvent creuses. Le coeur des côtes est toujours parfaitement cylindrique, sans aucune notion d'aplatissement, exactement comme dans le cas de la coupe embryonnaire de Tortue reproduite ci-dessus; en admettant le principe de la récapitulation ontogénétique, ceci joue en faveur de l'homologie entre les systèmes costaux de *Kaosaurus* et de Testudines.

Tableau de caractères (ci-dessous)

Les caractères sont classés en 3 catégories dans l'hypothèse d'un groupe monophylétique (*Kaosaurus*, Testudines). Principalement trois synapomorphies (n°1 à n°3), très particulières, militent en faveur d'un tel taxon. Les synapomorphies n°4 et n°5 sont d'importance secondaire, de même que les simplésiomorphies n°6 et n°7. Quant aux autapomorphies, elles ne sont d'aucune utilité directe pour le classement de *Kaosaurus*; leur nombre et leur originalité sont en faveur d'une séparation ancienne entre *Kaosaurus* et Testudines, ce qui est tout à fait logique: cet évènement ne peut avoir eu lieu qu'au début du Trias, vers 230 à 240 Ma.

1 à 5: synapomorphies de *Kaosaurus* et de Testudines; 6 et 7: simplésiomorphies de *Kaosaurus* et de Testudines; 8 à 17: autapomorphies de *Kaosaurus*. Les * marquent les caractères non encore définitivement établis.

numéro	énoncé
1	carapace rigide immobilisant le tronc
2	côtes à coeur primitivement cylindrique, reliées entre elles par synarthroses, par des prolongements lamellaires issus de leurs périostes
3	absence de dents sur le prémaxillaire et sur le dentaire
4	absence de fenestration temporale
5	absence de postfrontal
6	absence de foramen pinéal
7	os carapaciaux en forme de lame
8 *	absence d'apophyses neurales sur la colonne vertébrale troncale
9 *	absence de corps vertébraux sur la colonne vertébrale troncale
10	mandibule arquée, avec articulation placée très haut, au niveau du condyle occipital
11 *	quadratojugal étendu vers le bas et vers l'arrière
12	tronc et carapace différemment segmentés (la métamérie troncale ne s'étend pas à la carapace)
13	os dermiques présentant des synarthroses en chevrons
14	synostose sagittale des frontaux
15	synostose sagittale des nasaux
16	points de jonctions quadruples entre les lames carapaciales
17	épines sur le pourtour de la carapace

Systématique de *Kaosaurus*: propositions phylogénétiques

La classification de *Kaosaurus* est dépendante de celle de Testudines. Cette dernière a récemment été clarifiée à la faveur d'avancées en phylogénie moléculaire (Meyer, Zardoya, 2001, 2003). Testudines, Crurotarsi et Ornithodira forment désormais avec certitude un groupe monophylétique. Ensuite, les Testudines semblent plus proches des Suchia que des Dinosauria. Ce deuxième résultat est à confirmer car il reste statistiquement encore assez peu soutenu.

L'arbre des Sauropsida qui suit est entièrement résolu (sauf Lepidosauromorpha). *Kaosaurus* y est d'autre part placé comme groupe-frère de Testudines. L'arbre est assez largement développé de manière à faire apparaître les différents taxons (soulignés) avec lesquels Testudines fut, historiquement, mis en relation. Ces hypothèses anciennes (Testudines proche des Pareiasauridae, ou des Placodontia, etc.) ne sont plus soutenables actuellement. Il est intéressant de remarquer qu'en l'absence de données moléculaires, c'est l'existence de la carapace qui avait essentiellement guidé ces choix: on trouve effectivement des carapaces, plus ou moins complètes et plus ou moins rigides, chez les Paréiasaures et chez les Placodontes. La phylogénie moléculaire étant pour l'instant inapplicable à *Kaosaurus*, nous nous sommes basés sur le principe de parcimonie pour le classer. Les caractères n°1 à n°3 du tableau précédent sont chacun d'apparition rare chez les Amniotes; d'autre part, le caractère n°2 n'était présent, avant la découverte de *Kaosaurus*, que chez Testudines. Ainsi tout classement de *Kaosaurus* autrement que comme groupe-frère de Testudines ou groupe inclus dans Testudines est-il très coûteux en termes de parcimonie de convergence. Une autre manière de dire les choses est de constater qu'il est extrêmement improbable que la conjonction de trois caractères apparaissant aussi peu souvent que les n°1 à 3 ait pu avoir lieu deux fois par convergence. Détaillons cet argument de l'improbabilité. Le caractère n°2 ne peut se manifester que lorsque le n°1 est apparu, sinon il serait vraisemblablement létal; il provient du relâchement des contraintes génétiques fortes qui déterminent la colonne vertébrale, par suite du report sur la carapace d'une partie du rôle de soutien, et de la disparition de la nécessité de mobilité des vertèbres et des côtes les unes par rapport aux autres. Le n°2 résulte d'une dérive génétique aléatoire, aucune force ne contraignant *a priori* les côtes à s'étaler dans un plan frontal ni à se souder par l'intermédiaire de leurs périostes. Ce caractère n°2 n'est d'ailleurs jamais observé, chez les Amniotes à carapaces, en-dehors de *Kaosaurus* et de Testudines. Ensuite, le caractère n°3 est indépendant des n°1 et n°2. On connaît des espèces à carapaces et munies d'une dentition fonctionnellement importante (Placodonte *Henodus*), de même que des espèces sans carapace

```

o SAUROPSIDA
|-- † Mesosauridae
`-o Eureptilia
  |-- † PARAREPTILIA
  |-- † Millerettidae
  |-- † TNN1
  |-- † Procolophonidae
  |-- † Pareiasauridae
  -o TNN2
  |-- † Captorhinidae
  -o TNN3
  |-- † Paleothyris
  -o DIAPSIDA
  |-- † Araeoscelidia
  -o TNN4
  |-- † Weigeltisauridae
  -o Neodiapsida
  |-- † Younginiformes
  -o TNN5
  |-- † Lepidosauromorpha (noeud non résolu)
  |-- † Lepidosauriformes
  |-- † Ichthyosauria
  |-- † Euryapsida
  |-- † Pachypleurosauria
  |-- † Sauropterygia
  |-- † Placodontia
  |-- † TNN6
  |-- † Nothosauria
  |-- † Plesiosauria
  -o Archosauromorpha
  |-- † Trilophosauridae
  -o TNN7
  |-- † Rhynchosauria
  -o TNN8
  |-- † Prolacertiformes
  -o ARCHOSAURIA
  |-- † Proterosuchidae
  -o TNN9
  |-- † Erythrosuchidae
  -o Osteodermosauria
  |-- † Euparkeria
  -o TNN10
  |-- † Ornithodira
  |-- † Pterosauria
  |-- † Dinosauromorpha
  |-- † Marasuchus
  |-- † Dinosauria
  -o TNN11
  |-- † Crurotarsi
  |-- † Ornithosuchidae
  |-- † Crocodylotarsi
  |-- † Phytosauridae
  |-- † Suchia
  -o Thecanodontia
  |-- † Kaosaurus
  -o Testudines
  |-- † Proganochelydia
  |-- † Rhaptochelydia
  |-- † Australochelyidae
  -o TNN12
  |-- † Proterochersis
  |-- † Casichelydia
  |-- † Cryptodira
  |-- † Pleurodira

```

et édentées (les Oiseaux modernes par exemple). Aucune relation de cause à effet, ni dans un sens, ni dans l'autre, ni même aucune pression favorable, ne peut être invoquée pour relier l'absence de dents et la présence d'une carapace. On ne sait d'ailleurs pas laquelle de ces caractéristiques est apparue la première sur la branche qui mène à Testudines. Ecartons encore l'hypothèse de *Kaosaurus* appartenant au taxon Testudines. La parcimonie serait cette fois mise à mal par de nombreuses et improbables réversions: séparation entre la carapace et la colonne vertébrale, multiplication du nombre de métamères troncaux, disparition de l'induction métamérique sur la portion centrale de la carapace, entre autres.

Nouveaux noms proposés dans l'arbre précédent:

- Thecanodontia pour un nouveau taxon, défini comme l'ancêtre commun le plus tardif de *Kaosaurus spiniferus* et Testudines. Quelques synapomorphies: tronc protégé dorsalement par une carapace rigide formée d'os dermiques, côtes reliées entre elles par des prolongements lamellaires issus de leurs périostes, absence de dents sur le dentaire et le prémaxillaire.
- Osteodermosauria pour le taxon déjà défini mais jusqu'à présent non nommé, constitué d'*Euparkeria*, Crurotarsi, Ornithodira et Thecanodontia. Quelques synapomorphies: foramen pinéal absent, fémur de forme sigmoïde, os dermiques en forme de lames à deux bords parallèles sur le tronc.

Autre taxon important, non nommé :

- TNN10 = (Crurotarsi, Ornithodira, Thecanodontia): l'absence de dents palatines, ptérygoïdiennes et vomériennes, donnée comme synapomorphie par Benton (1990) lorsque ce groupe ne contient pas Testudines, n'est plus vraie puisque *Proganochelys* possède de telles dents. La perte des dents palatines doit ici intervenir 3 fois de manière indépendante: à l'intérieur du taxon Testudines, sur Crurotarsi et sur Ornithodira, et probablement une quatrième fois sur Kaosauridae.

Quelques taxons-repères classiques sont écrits en majuscules; les taxons soulignés sont ceux avec lesquels Testudines a été mis successivement en relation par différents auteurs. TNN... signifie un taxon non nommé.

Consensus: l'arbre prudent ci-dessous laisse irrésolu le nœud (Crurotarsi, Ornithodira, Thecanodontia).

```

  `---o Osteodermosauria
      |---- † Euparkeria
      `---o noeud non résolu (TNN10)
            |--*- Ornithodira
            |--*- Crurotarsi
            `---o Thecanodontia
                  |--*- † Kaosaurus
                  `---- Testudines *

```

Les astérisques représentent les disparitions, survenues indépendamment, des dents palatines (à confirmer chez *Kaosaurus*). Nous n'avons pas retenu, ce qui donnerait lieu à un consensus plus large, la possibilité pour Thecanodontia d'être exclu du groupe contenant *Euparkeria*, Crurotarsi et Ornithodira car elle serait très coûteuse en convergences peu probables (voir les synapomorphies d'Osteodermosauria). D'autres possibilités: enracinement de Thecanodontia dans Crurotarsi ou dans Ornithodira impliquent, elles aussi, trop de convergences et / ou réversions très peu probables dans leur ensemble.

Le chronocladogramme ci-dessous ne concerne que les Archosauria *stricto sensu*. Le taxon est très riche puisque comportant les Pterosauria, les Dinosauria, les Testudines, les Crocodylomorpha. On remarque la rapide diversification des Archosauria au début du Trias, probablement à la faveur de la vacance de niches écologiques provoquée par la grande extinction de la limite PT. La radiation basale du groupe est pratiquement achevée au milieu chronologique du Trias, vers 230 Ma; vingt millions d'années seulement auront été nécessaires à l'apparition des précurseurs des grands groupes cités. Sur ce graphe sont indiquées par des

barres épaisses les ramifications effectivement représentées par du matériel fossile; par des traits plus minces les branches supposées et non observées. Les durées d'existence des petits taxons éteints avant le Jurassique n'ont pas forcément été exactement représentées. Entouré de rouge: le taxon-frère des Erythrosuchidae, nommé ici Osteodermosauria, pour lequel les ostéoscutes en forme de lame (deux bords parallèles) constituent une synapomorphie. En jaune, les sous-taxons d'où ces ostéoscutes sont secondairement absents: en orangé, les sous-taxons où ils apparaissent au moins sporadiquement; en rouge, les sous-taxons où ils forment une carapace rigide. On remarquera la longue lignée fantôme qui mène à *Kaosaurus*. Ce cladogramme est l'arbre le plus probable compte tenu des récentes avancées en phylogénie moléculaire; il n'est cependant pas le seul possible (voir le consensus au-dessus).

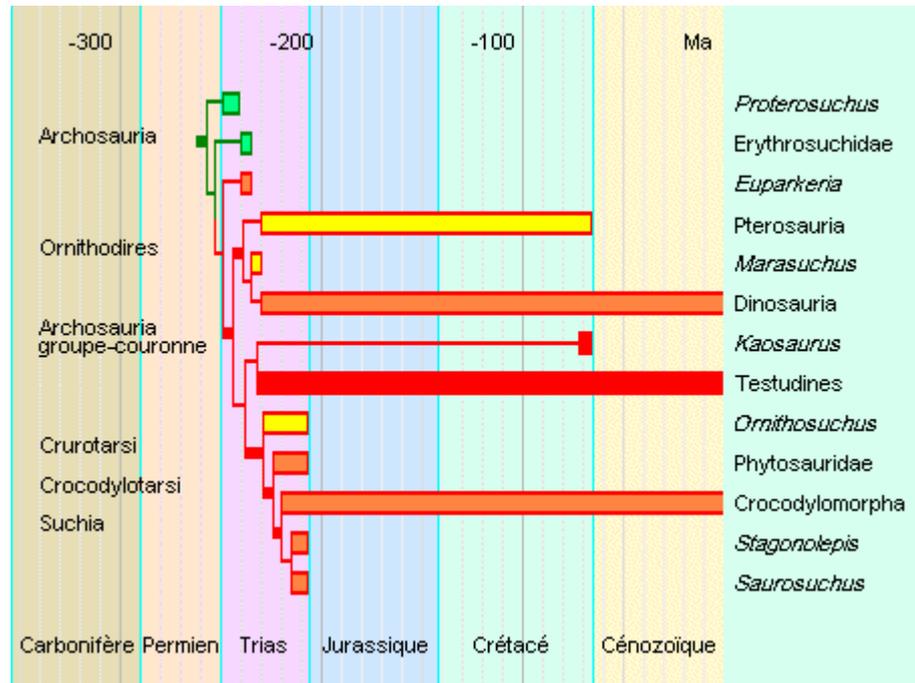


Fig. 28

Historique de Thecanodontia

Peut-on assigner un ordre chronologique à l'apparition des caractères du tableau de la p.14? Notons $A < B$ si le caractère A apparaît avant le caractère B, et $A \equiv B$ s'ils apparaissent simultanément. On a un premier classement:

$$6 < 7 < (1 \text{ à } 5) < (8 \text{ à } 17)$$

Est-il possible maintenant d'inférer un classement à l'intérieur du groupe 1 - 5, ainsi qu'à l'intérieur du groupe 8 - 17? Pour le premier cas, la seule relation d'ordre est:

$$1 < 2$$

ainsi que, probablement:

$$1 \equiv 4$$

La disparition des dents et l'apparition de la carapace (1 et 3) ne peuvent être corrélées. Concernant le groupe 8 - 17, il est clair que la plupart des caractères, dont l'apparition a pu s'étager sur des dizaines de millions d'années, concourent à une spécialisation dans une niche écologique de prédateur de premier ou second rang, efficacement protégé. Cependant aucun ordre chronologique ne peut être *a priori* supposé entre une paire quelconque d'entre eux. Que peut-on dire des ancêtres de Thecanodontia? Indépendamment des autres caractères tels que la disparition des dents, on peut dresser la liste-robot d'évènements ci-dessous.

1. (Osteodermosauria; ~ 250 Ma) Apparition d'ostéoscutes en forme de lame.
2. (Thecanodontia; ~ 240 Ma) Les ostéoscutes se soudent pour former une carapace rigide.
3. (Thecanodontia; ~ 240 Ma) Une carapace interne apparaît par jonction des côtes au moyen de prolongements lamellaires des périostes.
4. (Testudines; ~ 235 Ma) Migration de la carapace interne pour remplacer la partie centrale de la carapace externe dorsale; réduction du nombre de vertèbres troncales.
5. (Kaosauridae; date inconnue) Disparition ou forte réduction des apophyses neurales et des centrums vertébraux.

A partir de l'évènement n°2, les animaux présentent, extérieurement, l'aspect global d'une tortue. Chacun des deux groupes Testudines et Kaosauridae connaîtra un succès très différent; les Tortues présentent une radiation très rapide dès leur apparition, tandis que les Kaosauridae se montrent on ne peut plus discrets. La différence provient peut-être, des structures carapaciales différentes: à masse égale, la carapace de type Tortue est beaucoup plus résistante mécaniquement que la double carapace (interne + externe) de type *Kaosaurus*. On peut aussi invoquer le hasard, tant au niveau du succès écologique que de la fossilisation.

Derivatio nominorum

Osteodermosauria pour un taxon de Sauropsidés dont les représentants possèdent comme synapomorphie une ossification dermique.

Thecanodontia rappelle les apomorphies principales partagées par les Testudines et par *Kaosaurus*: la carapace (thèque) et l'absence de dents sur les maxillaires et les dentaires.

Kaosauridae (Michaut, 2002) pour un taxon contenant jusqu'à présent l'unique genre *Kaosaurus*.

Kaosaurus (Michaut, 2002) rappelle la ville de Kao, voisine du site d'In Daman; suffixe -saurus indiquant un Sauropsidé.

Kaosaurus spiniferus (Michaut, 2002) "porte-épines": l'animal est muni, sur les bords de la carapace, de séries de pointes osseuses aiguës, à fonction défensive.

Planches complémentaires

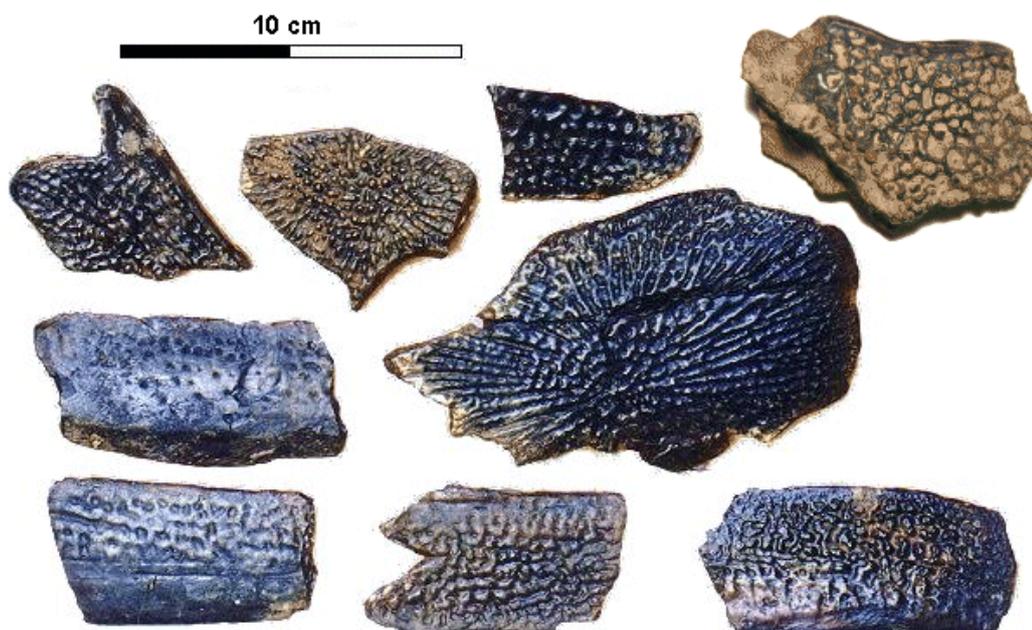


Fig. 29

Figure 29 : Cette image montre la variété d'aspects des sculptures de plaques dermiques, provenant toutes des BBB d'In Daman. Ces structures peuvent consister en simples alvéoles séparés, de densité plus ou moins grande. Lorsqu'ils confluent, apparaissent des vallées linéaires, plus ou moins sinueuses, puis une inversion du relief: tubercules contigus ou isolés.

Plusieurs aspects sont souvent présents sur une même plaque et les plaques homologues de différents individus peuvent être différentes par leurs sculptures. Grande plaque au centre droit: fragment de pariétal; en haut à droite: squamosal présumé; second os sous la jauge: non identifié; les autres sont des fragments de plaques médio- et distolatérales de la carapace.



Fig. 30 :

Largeur de l'image 15 cm environ. Vue de 5 côtes consécutives de 2002-S, photographiées *in situ*. Extrémités proximales en bas de l'image. Les côtes et les plaques intercostales ont pour l'essentiel disparu mais le moulage de ces dernières apparaît entre les côtes: zones planes, au milieu desquelles se distingue la synarthrose entre deux plaques successives, sous forme d'un relief linéaire.

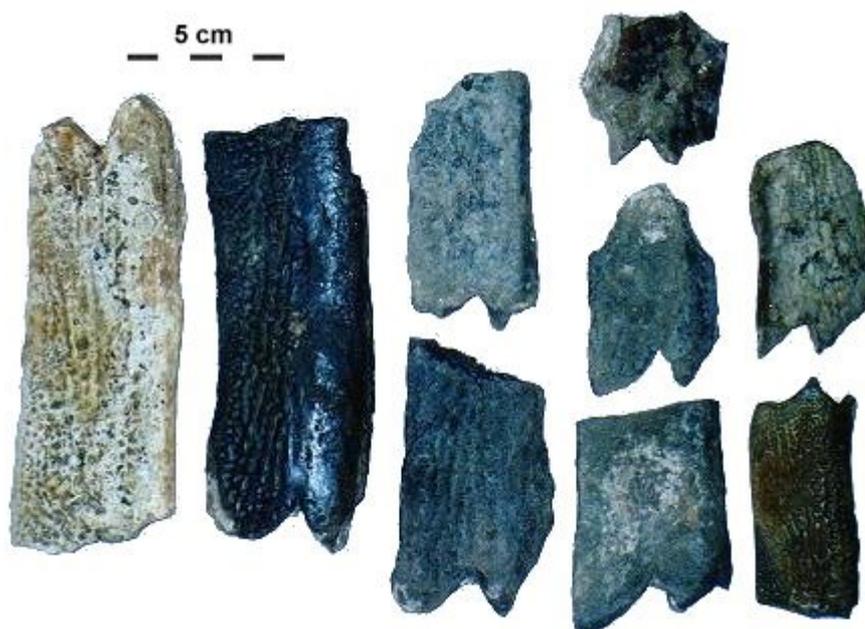


Fig. 31 :

Un ensemble de fragments de plaques dorsales latérales, provenant des BBB du site d'In Daman, tous en vues externes. Les plus grands mesurent 5 cm de large. De tels fragments sont les restes les plus courants de *Kaosaurus*; de nombreuses plaques proximolaterales entières ont été retrouvées, une seule plaque médiolaterale complète (fig. 11) est connue; par contre, aucune plaque distolatérale entière n'a encore été découverte.



Fig. 32 :

Vues internes des mêmes pièces que sur la figure 31. Les nervures internes, davantage marquées au voisinage des synarthroses, ainsi que la forme en chevron de ces dernières, sont tout à fait caractéristiques des plaques carapaciales de *Kaosaurus*.

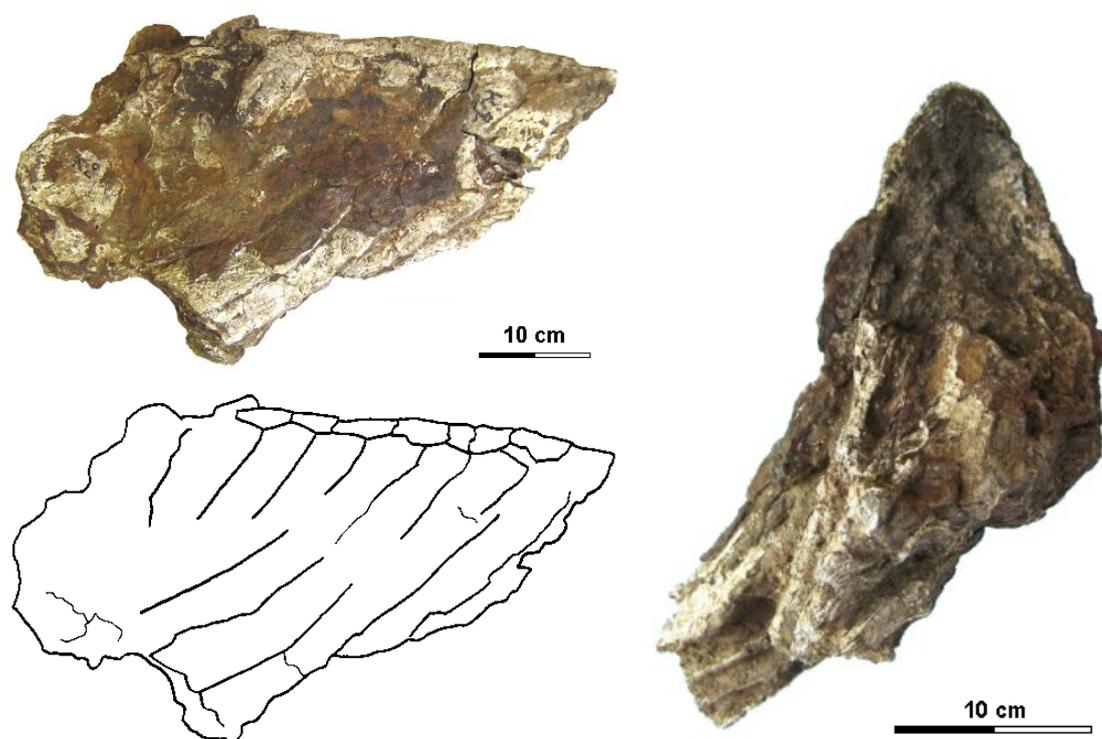


Fig. 33 :

Animal 2005-K2 (niveau A5, A6 ou A7), fragment de carapace en connexion. A gauche, vue orthogonale à la partie gauche. Les relations entre les osselets sagittaux et les lames latérales sont très nettes. Par contre, les sutures entre les différents éléments proximaux et médiaux de ces dernières n'apparaissent pas sur cette pièce. A droite, vue caudale montrant le profil du sommet d'une coupe transversale du tronc. La pièce est écrasée latéralement; ainsi ce profil était-il en réalité moins aigu que ce que la photographie pourrait laisser supposer.



Fig. 34 :
Deux lames distolatérales de la carapace, en vues externes, incomplètes du côté proximal (à gauche sur la figure), presque complètes du côté distal; seules sont manquantes de ce côté les épines extrémales, dont les longueurs peuvent être estimées à une dizaine de centimètres. La plaque représentée en haut est une plaque droite, l'avant de l'animal vers le haut de la figure. La plaque du bas est une plaque gauche, l'avant de l'animal vers le bas de la figure.



Fig. 35 :
Un pariétal gauche, provenant du niveau A6, à peu près entier, en vue dorsale. L'occiput est vers la droite de la figure, en haut à gauche de l'image on distingue l'échancrure où venait se loger le frontal. La partie rectiligne qui lui succède sur le bord supérieur est la synarthrose sagittale. Le bord à gauche comprend deux échancrures, celle du dessus fait liaison avec le présumé postorbital, celle du dessous avec le jugal. Comme sur la plupart des os retrouvés dans les niveaux supérieurs, les détails fins et en particulier les vermiculations externes, ont disparu. Cet os est assez fortement imprégné de natrojarosite, un hydroxosulfate de sodium et fer III caractéristique des marnes beiges oxydées.



Fig. 36

Figure 36: ensemble nasal complet du squelette 1999-R1, en vue dorsale. La synostose est totale entre les deux os gauche et droit. La suture en chevrons avec les frontaux (absents ici) apparaît très bien à gauche. Les deux échancrures de part et d'autre, du côté droit de la photographie, indiquent peut-être les narines, ce point restant largement à confirmer.

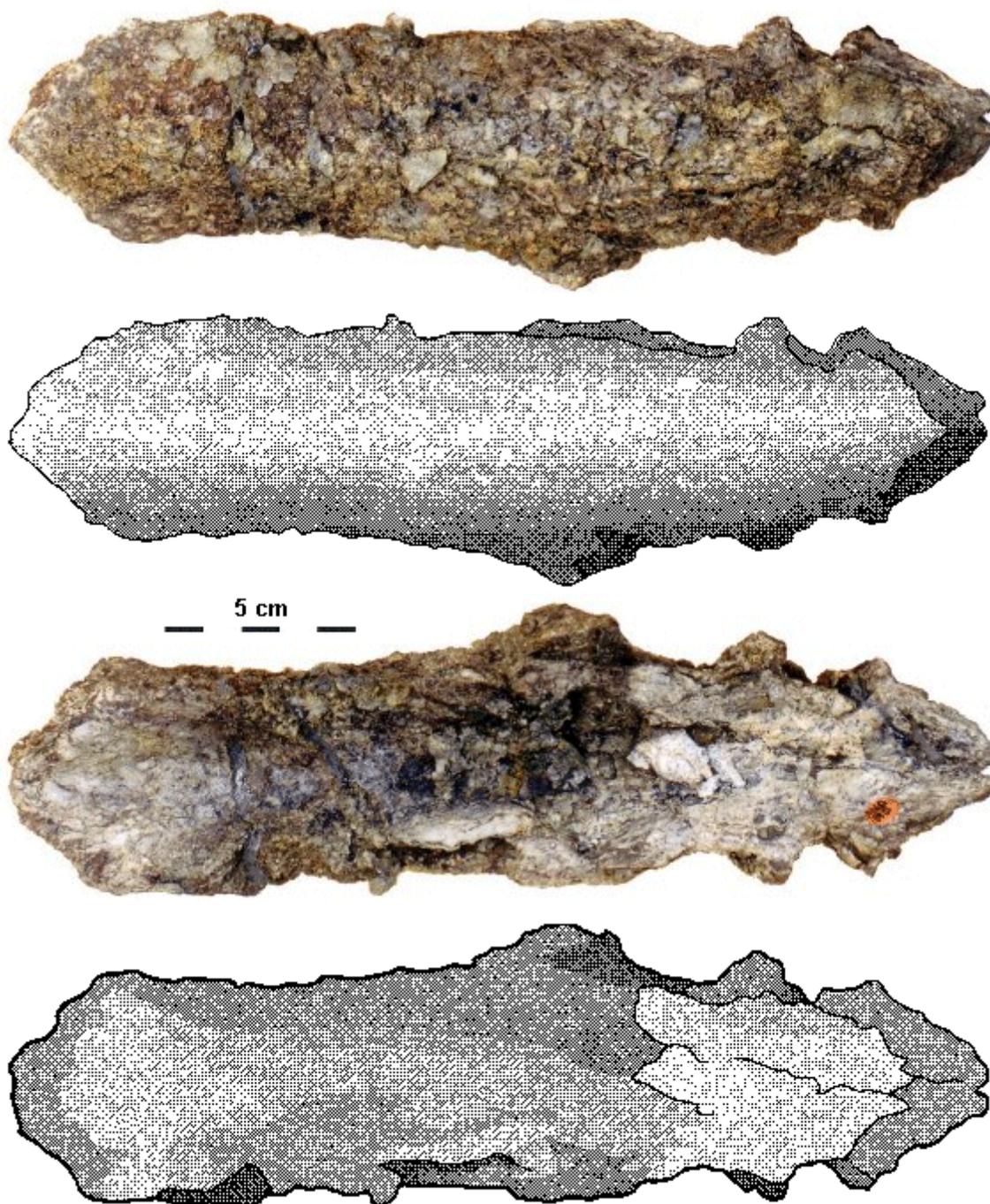


Fig. 37 :

Extrait du squelette 1999-R5. Il s'agit d'un ensemble frontaux-nasaux provenant du niveau A7 vraisemblablement, très imprégné de gypse, dont les cristaux, enracinés dans la pièce, ne peuvent être retirés. Tous les détails de surface infracentimétriques sont perdus. Vue dorsale (photographie et dessin idéalisé) puis vue interne. L'ensemble est entier; la suture entre frontaux et nasaux est ici inapparente. Les bords de la pièce font synarthrose successivement avec les pariétaux le long de la terminaison ogivale à gauche, puis avec les postorbitaux et enfin avec les maxillaires et prémaxillaires. Ces deux derniers os n'ont jamais été retrouvés autrement que sous forme de fragments adhérant à des frontaux ou à des nasaux.

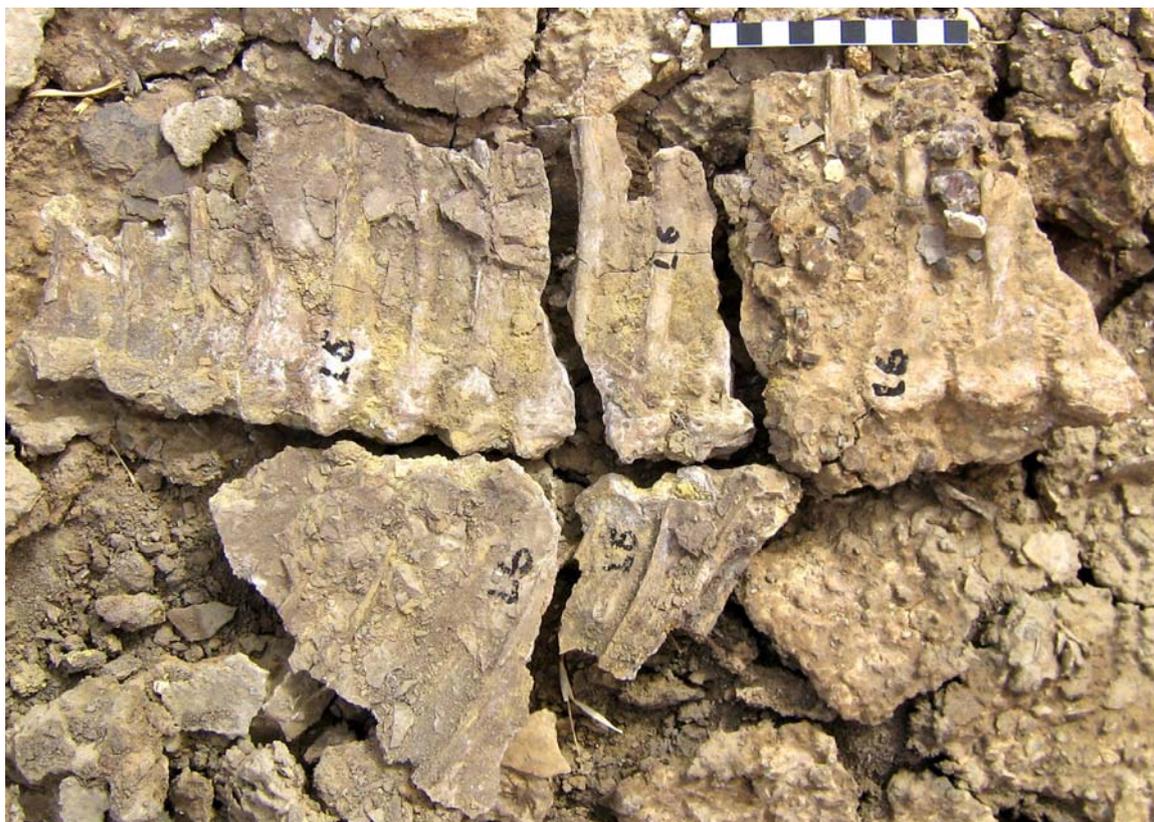


Fig. 38 :

Côtes du squelette 2007-L6, photographiées *in situ* après dégagement et remise en connexion. Les deux parties gauche et droite de la grille costale (14 métamères) sont présentes. Les lamelles osseuses qui relient les côtes ont été préservées sous forme de pseudomorphoses en gypse. Tout l'ensemble est d'ailleurs fortement imprégné de gypse et de natrojarosite. Malheureusement, ce squelette a probablement été détruit par l'administration nigérienne.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements aux habitants d'In Daman, pour leur accueil, leur hospitalité et les efforts qu'ils ont toujours prodigué pour nous porter assistance au cours de nos missions successives; à MM. les Directeurs du lycée Aggabba de Tahoua, à M. le Maire de Tillia, pour leur aide et les diverses facilités qu'ils nous ont accordées.

Bibliographie

- Alzouma K., 1994. Fluctuations du niveau marin au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque dans le bassin intracratonique des Iullemedden (Niger, Afrique occidentale). *Africa Geosciences Review*, 1, 2, 131-281.
- Arambourg C., 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc - Algérie - Tunisie). Protectorat de la Rép. française au Maroc, Service géologique, Notes & mémoires, 92.
- Arambourg C., 1954 Rabat. Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). Ed. du Service géologique du Maroc, Notes & mémoires, 118.
- Arambourg C., Joleaud L., 1943 Dakar. Vertébrés fossiles du bassin du Niger. *Bull. Dir. Mines AOF*, 7, 31-84.
- Arambourg C., Signeux J., 1952. Vertébrés fossiles du Maroc. Service des Mines et de la carte géologique du Maroc, Notes & mémoires, 92.
- Bardet N., Pereda Suberbiola X., 2002 Paris. Marine reptiles from the late Cretaceous phosphates of Jordan: palaeobiogeographical implications. *Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle*, 24 (4).
- Benton M. J., 1993. *The fossil record*. Chapman & Hall.
- Benton M. J., 1990 London. *Vertebrate paleontology*. Unwin Hyman.

- Bichindaritz I., Potter S., Sigwalt B., 1994. Biosystema 12 PhylSyst: logiciel de reconstruction phylogénétique, Société Française de Systématique.
- Biron S., 1987. Carte géologique de l'Ader Doutchi nord, feuille Tchintabaraden, Ministère des Mines et de l'Energie, Niamey.
- Boudouresque L., 1980. Contribution de la paléopalynologie à la reconstitution floristique, stratigraphique et paléogéographique de la bordure occidentale du bassin des lullemeden au Crétacé supérieur et au Paléogène (Niger et Mali, Afrique de l'Ouest). Thèse spécialité, Univ. Orléans et Niamey, 28 p.
- Briggs & Crowther, 1990. Palaeobiology: a synthesis. Blackwell sc. publications.
- Cappetta H., 1972. Poissons du Niger. *Palaeovertebrata*, 5: 182-243.
- Carroll R. L., 1988 New York. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman & C°.
- Chaline J., 1987. Paléontologie des Vertébrés. Coll. Géosciences, Ed. Dunod.
- Cope E. D., 1872. On the families of fishes of the Cretaceous formation of Kansas. *Proc. Amer. Philos. Soc.*
- Cope E. D., 1877. On some new or little known Reptiles and Fishes of the Cretaceous n°3 of Kansas. *Paleontological Bulletin*, n°26.
- Darteville E., Casier E., 1943-1959. Poissons fossiles du bas-Congo. *Annales du Musée du Congo belge*, A, III, 2: 1-568.
- Dikouma M. S., 1994. Fluctuations du niveau marin au Maastrichtien et au Paléocène dans le bassin intracratonique des lullemeden (Niger occidental). *Biochronologie et dynamique des corps sédimentaires. Africa Geosciences Review*, 1, 3, 283-417.
- Estes R., 1964. Fossil vertebrates from the Lance formation. University of California publications, *Geol. sciences*, 49: 1-180.
- Greigert J., 1966. Description des formations crétacées et tertiaires du bassin des lullemeden. Direction des Mines et de la Géologie de la République du Niger, n°2.
- Greigert J., Pougnet R., 1967. Carte géologique de la République du Niger. Ministère des T. P., des Transports, des Mines et de l'Urbanisme, Niamey. Editions du B.R.G.M., Paris.
- Handbook of paleoichthyology. 1987, Stuttgart, New York. Gustav Fischer Verlag.
- Hanon M., 1984. Cartes géologiques au 1/100000 ème de l'Ader Doutchi. BRGM Niger - AGCD Belgique, 16 feuilles.
- Jones B., 1948. The sedimentary rocks of Sokoto province. *Geological survey of Nigeria*, bull. 18.
- Joo' J. Franconi A., 1983. Plan minéral de la République du Niger, 2ème partie: état actuel des connaissances sur la géologie du Niger. Ministère des Mines et Industries, Niamey.
- Karl H.-V., Tichy G., 2000. *Murrhardtia staeschei* n. gen. n. sp. - ein neue schildkröte aus der oberen Trias von Süddeutschland. *Joannea Geol. Paläont.* 2: 57-72
- Kirkland J. I., Aguillon-Martinez M. C., 2002. Schizorhiza: a unique sawfish paradigm from the Difunta group, Coahuila, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 19, num. 1: 16-24.
- Kogbe C.A., 1975. Petrographic study of maastrichtian and post-paleocene formation of North-western Nigeria (lullemeden basin). *Sonderdruck Geol. Rundschau*, Band 64, 216-229.
- Lang J. Kogbe C. A., 1994. Upper Cretaceous and Paleogene marine fluctuations in the sub-Saharan intracratonic lullemeden basin. *Africa Geosciences Review*, 1, 2/3, iii - vi.
- Lapparent A. F. de, 1953. Les Dinosauriens du "continental intercalaire" du Sahara central. *Mém. Soc. géol. fr.*, 88A.
- Landau L., Mécanique des fluides. Editions Mir, Moscou
- Lauder G., Liem K., 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150, 3: 95-197.
- Laurin M., Reisz R. R., A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113: 165-223.

- Lebbe J., coord., 1996. Biosystema 14 Informatique et systématique, Société Française de Systématique.
- Lecointre G., Le Guyader H., 2001. Classification phylogénétique du vivant, Editions Belin, Paris.
- Meyer A., Zardoya R., 2003. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 311-338
- Michaut M., 2002. Faune et écosystème marin épicontinental, Crétacé terminal du bassin des lullemeden, Niger. Publication CD (norme ICZN 2000).
- Owen E., Smith A. B., 1987. Kreide fossilien. Goldschneck-Verlag Korb.
- Petters S.W., 1977. Ancient seaway across the Sahara. *Nigerian Field*, 42, 22-30.
- Piveteau J., 1952 Paris. *Traité de paléontologie*. Ed. Masson.
- Raab M., 1963. Fossil fishes and reptiles from late Campanian phosphatic deposits of the Negev region of Israel. *Israel Journal of earth sciences*, 12, 1: 26-40.
- Reyment R. A., Dingle R.V., 1987. Paleogeography of Africa during the Cretaceous period. *Pal. Pal. Pal.*, 59, 2-2, 93-116.
- Rieppel O., Reisz R. R., 1999. The origin and early evolution of turtles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 1-22.
- Rougier G., de la Fuente M., Arcucci A., juillet 1998. L'évolution des Tortues. *Pour la Science*, 249, 42-49.
- Sabelli B., 1982 London. *Encyclopedia of shells*. Macdonald Ed.
- Schultze H.-P., 1966 Stuttgart. *Morphologische und histologische untersuchungen an schuppen mesosoisches actinopterygier*. *Neues Jahrbuch Geol, Paläontologie, Abhandlungen*, 126, 3: 232-314.
- Tabaste N., 1963 Dakar. *Etude de restes de poissons du Crétacé saharien*. *Mém. IFAN, Mélanges ichthyologiques*, 68: 436-499.
- Taverne L., 1970. Les poissons fossiles et quelques dents de reptiles récoltés par C. R. Hoffmann dans le Crétacé supérieur de Vonso (bas-Congo). *Musée royal de l'Afrique centrale, Annales série in-8°, Sciences géologiques*, 70.
- Taverne L., 1987. *Dercetidae du Cénomanién du Zaïre*. *Musée royal d'Afrique centrale, Tervuren (Belgique), Département de géologie et minéralogie, Rapport annuel*: 93-112.
- Tibbo, Day, Doucet, 1961 Ottawa. *The swordfish (*Xiphias gladius* Linné): its life-history and economic importance in the northwest atlantic*. *Bull. Fisheries Research Board of Canada*, 130.
- Verniory R. 1970 Genève. *Atlas de paléontologie des invertébrés*. Ed. Georg.
- White E. I., 1934 Lagos. *Fossil fishes of Sokoto province*. *Bull. Geol. Surv. Nigeria*, 14: 1-78.
- Wright C. W., Calloman J. H., Howart M. K., 1996. *Treatise on invertebrate paleontology*. Geological Society of America & Univ. of Kansas.
- Zardoya R., Meyer A., 2001 Berlin / Heidelberg. *The evolutionary position of turtles revised*. Springer-Verlag.