

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

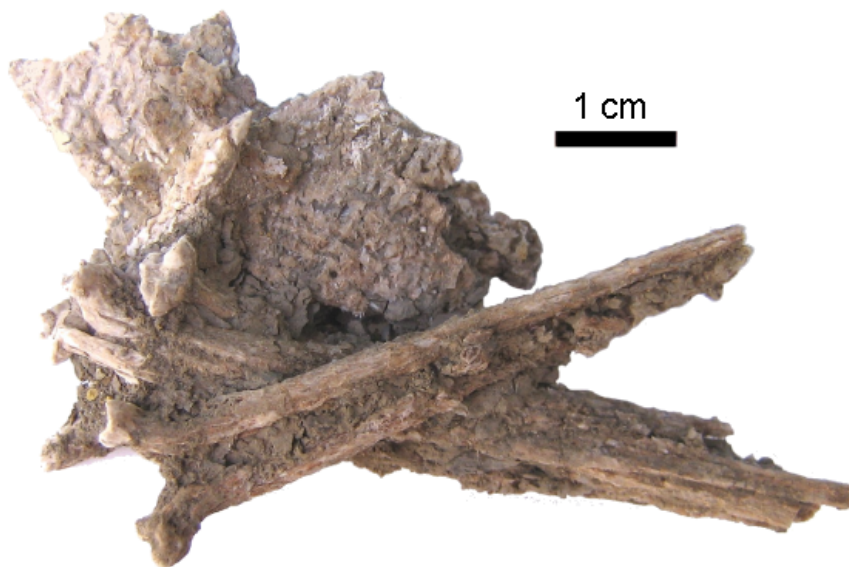
Les Stratodontidae sont connus depuis plus d'un siècle par des os épars, trouvés toujours dans des niveaux du Maastrichtien, aux Etats-Unis, au Maroc et au Congo. La récolte d'un matériel beaucoup plus abondant au Niger depuis 1998 permet de décrire précisément une espèce de grande taille, *Stratodus 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.



(a) Epines sur les scutelles de *Stratodus indamanensis*.



(b) Epines sur les scutelles de *Stratodus indamanensis*.



(c) Scutelle et lépidotriches de *Stratodus indamanensis*.

PL. 14: Scutelles et actinotriches de *Stratodus indamanensis*.

2.13 Allométries de croissance

2.13.1 Les grandeurs utilisées

Nous emploierons pour les calculs de cette section 11 longueurs, dont 8 sont directement mesurables sur les pièces fossiles de *Stratodus indamanensis*.

Grandeurs concernant une vertèbre troncale :

- a : diamètre horizontal mesuré à l'extrémité de la vertèbre ;
- a' : diamètre vertical mesuré à l'extrémité de la vertèbre ;
- b : longueur de la vertèbre.

Grandeurs concernant la première vertèbre, notée $V1$:

- a_1 : diamètre horizontal de l'apophyse crâniale ;
- a'_1 : diamètre vertical de l'apophyse crâniale ;
- b_1 : longueur de la vertèbre.

Concernant les angulaires :

- A : diamètre horizontal du demi-cône articulaire interne.

Grandeurs externes :

- L : longueur du corps ;
- l : largeur maximale du corps, nageoires exclues ;
- h : hauteur maximale du corps, nageoires exclues ;
- L_c : longueur sagittale du neurocrâne, de l'occiput à l'extrémité du prévomere.

Seules les grandeurs externes globales L , l et h ne sont pas directement mesurables. L_c n'est que très rarement mesurable ; il n'en existe que deux mesures précises, sur *STR2* et *STR24*.

Nous noterons enfin :

- M , la masse du poisson ;
- T , le temps mesuré dans une unité arbitraire.

2.13.2 Les relations d'allométrie

Il ne s'agira pas ici de déterminer des formules absolues, mais seulement des relations de proportions. L'hypothèse fondamentale est celle de l'allométrie exponentielle : deux longueurs X et Y quelconques concernant un organisme sont supposées liées, au cours de la croissance de l'organisme, par une relation du type : Y proportionnel à X^p , soit $Y = k.X^p$, que nous noterons aussi :

$$Y \propto X^p$$

Cette relation est équivalente à :

$$\log Y = p \cdot \log X + C^{te}$$

Dans la pratique des calculs, nous utiliserons exclusivement les logarithmes décimaux.

2.13.3 Relations entre les longueurs

L'observation des vertèbres, complétée par des mesures, conduit aux relations de proportionnalité simple :

$$a' \propto a \quad ; \quad a'_1 \propto a_1$$

En particulier, les extrémités des vertèbres troncales sont toujours circulaires, quelle que soit leur taille. Quant aux autres vertèbres, leurs extrémités sont quelque peu ovales, mais avec un

aplatissement indépendant de leur taille. D'autre part, rien ne prouve que la croissance externe du poisson n'est pas isométrique. Nous admettons donc aussi que :

$$L_c \propto L ; l \propto h ; l \propto L$$

Il existe encore des relations faisant intervenir des exposants dont on vérifie déjà à l'œil qu'ils sont différents de l'unité. Le condyle occipital des crânes est plus développé sur les crânes de grande taille. Les vertèbres de poissons jeunes ont une forme allongée, tandis que celles des gros poissons sont plutôt aplaties. Quant à l'angulaire, il possède un bicône de diamètre très variable par rapport à la taille de l'os lui-même. Ainsi :

$$L_c \propto a_1^{p_1} ; b \propto a^{p_2} ; b_1 \propto a_1^{p_3} ; A \propto L^{p_4}$$

Enfin, il est évident que $L - L_c$ (longueur du corps sans la tête) est proportionnelle à b ; la relation $L \propto L_c$ implique alors :

$$L \propto b$$

2.13.4 Valeurs des exposants

L'étude des neurocrânes, avec les mesures de L_c^* , longueur de la région otique, et du diamètre K du condyle occipital, conduit à la valeur $p_1 = 0.8$. Les mesures sur profils des cônes internes de 4 vertèbres étudiées en détail donnent une valeur moyenne $\langle p_2 \rangle = 0.82$, avec des extrêmes de 0.75 et 0.89. Enfin, les mesures des dimensions externes des vertèbres $V1$ conduit à $p_3 = 0.79$. Nous pouvons estimer les incertitudes sur les déterminations ci-dessus de $p_1, \langle p_2 \rangle, p_3$ à une valeur relative commune de 5%, soit 0.04 en plus ou en moins. Si les trois exposants p_1, p_2, p_3 sont égaux, cela signifie simplement que les diamètres de toutes les vertèbres du poisson restent proportionnels entre eux, tout en croissant plus vite que les longueurs des vertèbres. Cette hypothèse paraît tout à fait logique, ce qui nous amène à poser :

$$p_1 = p_2 = p_3 = 0.8 \pm 0.04$$

La dernière relation faisant intervenir un exposant différent de l'unité, celle entre A et L , est indépendante des trois premières. Seul le diamètre A , à l'exclusion de toute autre longueur fiable, peut être mesuré sur les angulaires ayant conservé leur demi-cône interne. Ainsi la détermination de l'exposant p_4 est-elle particulièrement délicate, impliquant une statistique sur le plus grand nombre possible d'échantillons et une hypothèse sur la mortalité des poissons. A partir d'un ensemble de 166 os mesurables, il nous a été possible d'estimer :

$$p_4 = 1.5 \pm 0.15$$

2.13.5 Classement des grandeurs et évolution au cours du temps

En résumé :

1. Sont proportionnelles à L , longueur du poisson, les grandeurs : L, L_c, l, h, b, b_1 .
2. Sont proportionnelles à $L^{1.25}$: a, a', a_1, a'_1 .
3. Est proportionnelle à $L^{1.5}$ la grandeur A .

La masse M de l'animal est proportionnelle au produit $L \cdot l \cdot h$, soit encore à L^3 . Nous pouvons raisonnablement estimer, pour un organisme à croissance indéfinie, que M est aussi proportionnelle à T^q , où q est l'exposant de croissance massique. Dans cette hypothèse, les grandeurs

de la rubrique 1 ci-dessus croissent comme $T^{q/3}$; celles de la rubrique 2, comme $T^{q/2.4}$; enfin, la grandeur A croît comme $T^{q/2}$. Réciproquement, le temps T est proportionnel, entre autres, à $b^{3/q}$, $a^{2.4/q}$, $A^{2/q}$. L'examen statistique d'un ensemble de 2458 vertèbres troncales permet d'affirmer, en admettant que la probabilité de mort du poisson pendant l'unité de temps ne dépend pas de sa taille, dès lors qu'il est adulte, que $q = 1$; autrement dit, la masse du poisson adulte croît linéairement avec le temps, sans être toutefois proportionnelle à son âge, la croissance de la larve et du juvénile, non représentés dans le matériel découvert, pouvant s'effectuer selon des modalités différentes. Finalement, T est proportionnel à b^3 , $a^{2.4}$, A^2 :

$$T \propto b^3 \propto a^{2.4} \propto A^2 \quad (17)$$

Ce sont les trois lois de croissance de longueurs que nous avons pu déterminer.

2.13.6 Quels étaient les âges des poissons ?

Il s'agirait de pouvoir calibrer l'axe du temps, tel qu'il apparaît en abscisses sur les graphes de répartition des cubes des longueurs des vertèbres troncales, ou sur celui des carrés des diamètres articulaires des angulaires, entre autres : voir la figure 13. Un tel calibrage n'est envisageable que si des cernes de croissance annuels apparaissent sur les os. Des cernes sont visibles sur les vertèbres, ainsi que sur les cônes articulaires des carrés. Malheureusement, leurs répartitions, très irrégulières sur un même os, et très différentes d'un os à l'autre, ne permettent aucune évaluation sérieuse. Ces structures sont probablement dues à des modifications de l'alimentation de l'animal au cours de sa vie. Rien ne permet de présumer qu'elles aient une quelconque périodicité, annuelle en particulier. Il faut remarquer que le climat équatorial en vigueur ne devait donner lieu, en milieu aquatique, qu'à de faibles variations des paramètres physiques ou écologiques : il n'est donc pas surprenant de ne pas trouver de traces périodiques annuelles. Ces traces n'existent sur aucun élément figuré des sites étudiés. Elles sont également absentes des strates géologiques. Un calibrage temporel modèle et indirect est cependant possible à partir de l'échantillon de vertèbres mesurées : voir le paragraphe 2.3. Il fournit un âge d'une quinzaine d'années pour les plus gros spécimens, de 5 m de long.

2.13.7 Que peut-on déduire des exposants allométriques ?

La grande majorité des téléostéens présentent des cônes internes vertébraux à sections rectilignes ou subrectilignes : autrement dit, l'exposant p_2 est pour eux égal à 1, ou très voisin de 1. *Stratodus indamanensis* se distingue donc par l'épaississement relatif de sa colonne vertébrale lorsqu'il grandit, ainsi que par le renforcement considérable de l'articulation mandibulaire. Il ne peut s'agir que d'adaptations à un mode de vie particulier. Par ailleurs, nous constatons la présence de fréquentes pachyostoses sur les dentospléniaux *s.n.* de l'animal. Ces structures peuvent être dûes à une infection, une parasitose, une hypercalcification autogène, ou bien être des calcs de fractures. Nous avons retenu la dernière hypothèse, étant donné que les épaississements n'apparaissent jamais sur d'autres os que les dentospléniaux *s.n.*. De plus, les fragments ressoudés ne sont pas toujours exactement dans le prolongement l'un de l'autre. Les dentospléniaux *s.n.* sont d'autre part les pièces les plus fortement armées vers l'extérieur : les bandes dentées débordent sur une large partie de la face inférieure de la mâchoire. Ce sont aussi les os les plus calcifiés, ceux dont la fréquence de préservation fossile est la plus grande. Des chocs violents sur le dentosplénial *s.n.* expliqueraient à la fois sa forte minéralisation, les traces de fractures, ainsi que la nécessité chez *Stratodus* d'une colonne vertébrale et d'une articulation mandibulaire particulièrement robustes. L'articulation, puis la colonne vertébrale,

encaissent en effet successivement l'onde de choc. Dans l'hypothèse d'un choc orthogonal à la mâchoire, la colonne vertébrale est soumise à une importante contrainte de cisaillement ; un fort diamètre est indispensable pour y résister. Observations et mesures convergent finalement vers une interprétation cohérente du comportement de chasse de *Stratodus* : s'il était capable de dépasser en vitesse sa proie ou de la surprendre de près, il la blessait en la percutant le plus violemment possible, de préférence avec sa mâchoire inférieure puissamment dentée. La dentition externe lui permettait d'effectuer cette attaque sans ouvrir la bouche, donc sans perdre de vitesse par l'accroissement de traînée qui en serait résulté. L'allongement de son corps lui permettait de réaliser d'importants mouvements latéraux de la tête. Ainsi, tous les caractères du poisson témoignent d'une belle adaptation à un comportement prédateur dont le moins qu'on puisse dire est qu'il fut couronné de succès, si l'on en juge par la répartition mondiale du genre et l'abondance de ses restes.

2.13.8 Vertèbres V1

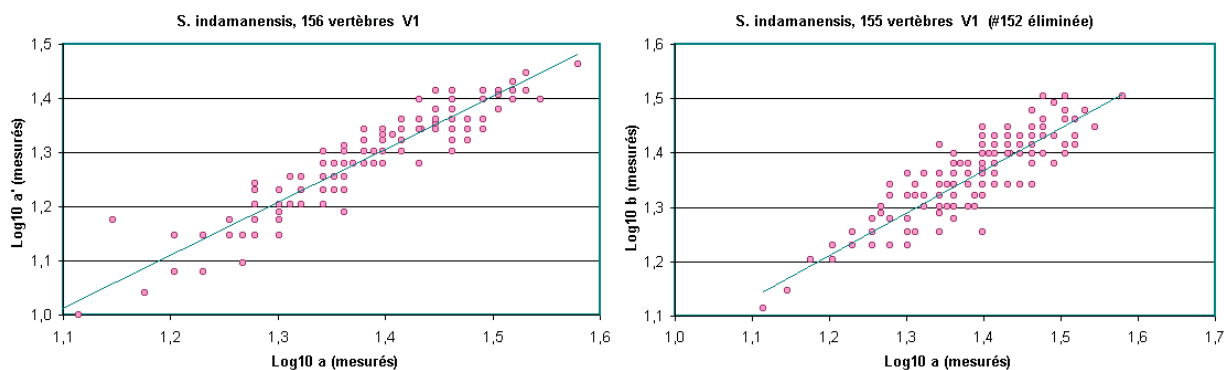


FIG. 36: Vertèbres V1 de *Stratodus indamanensis* : relations entre les 3 dimensions a , a' et b .

Ont été mesurés, sur 156 vertèbres V1, premières vertèbres, opisthocoeles, de *Stratodus indamanensis* :

- a , diamètre horizontal de l'apophyse crâniale ;
- a' , diamètre vertical de l'apophyse crâniale ;
- b , longueur de la vertèbre.

Ne figurent ici que les résultats concernant les vertèbres dont les 3 paramètres ont pu être directement mesurés. Les graphes de la figure 36 résument la situation. On étudie d'abord la corrélation entre les deux diamètres. La pente du graphe $\log a' = f(\log a)$ fournie par une droite de moindres carrés est très voisine de l'unité. Les diamètres horizontal et vertical de la vertèbre V1 restent proportionnels lors de la croissance de l'animal. Il en est de même pour les autres vertèbres. Les mesures effectuées s'exprimant souvent par un nombre entier de millimètres, certains points sont superposés sur le graphe. On regarde ensuite la relation entre a et b . La pente de $\log b = f(\log a)$ est, quant à elle, franchement différente de 1 : La pente de la droite de moindres carrés vaut 0.79. Comme précédemment, certains points sont superposés sur le diagramme. La vertèbre numérotée #152 est, relativement, beaucoup plus longue que toutes les autres ; d'autre part, elle est de très petite taille : c'est la plus petite par son diamètre. Son point représentatif ($\log a = 0.90$, $\log a' = 0.81$, $\log b = 1.15$) ne s'intègre pas du tout au graphe et tendrait à minimiser la pente moyenne. Elle n'est pas prise en considération pour la droite de moindre inertie présentée. Nous estimons qu'elle se rapporte

à une autre espèce du genre *Stratodus*, plus rare que *S. indamanensis*. Nous reviendrons plus tard sur ce point.

2.13.9 Neurocrânes

Les trois quarts de l'ensemble des neurocrânes découverts, soit 24 crânes sur un total de 32, ont pu être utilement mesurés. L_c^* est la longueur, définissable avec précision, de la portion otique du crâne. K est le diamètre horizontal du condyle occipital. Sur la figure, la vue ventrale.

Sur le graphe, la droite tracée n'est pas exactement une droite de moindres carrés; elle tient compte de la très bonne qualité des mesures effectuées sur 3 crânes désignés par les points rouges, relativement aux autres. La pente est égale à 1.25 et son inverse p_1 vaut 0.80. La droite de moindres carrés aurait une pente 1.16, elle-même déjà significativement différente de l'unité.

2.13.10 Profils de vertèbres

Les photographies représentent deux sections naturelles, selon un plan frontal, de vertèbres prétroncales. Le demi-cône crânial est en bas pour la photo de gauche, en haut pour celle de droite. Le profil de la vertèbre de droite est l'un des 4 profils retenus pour l'étude.

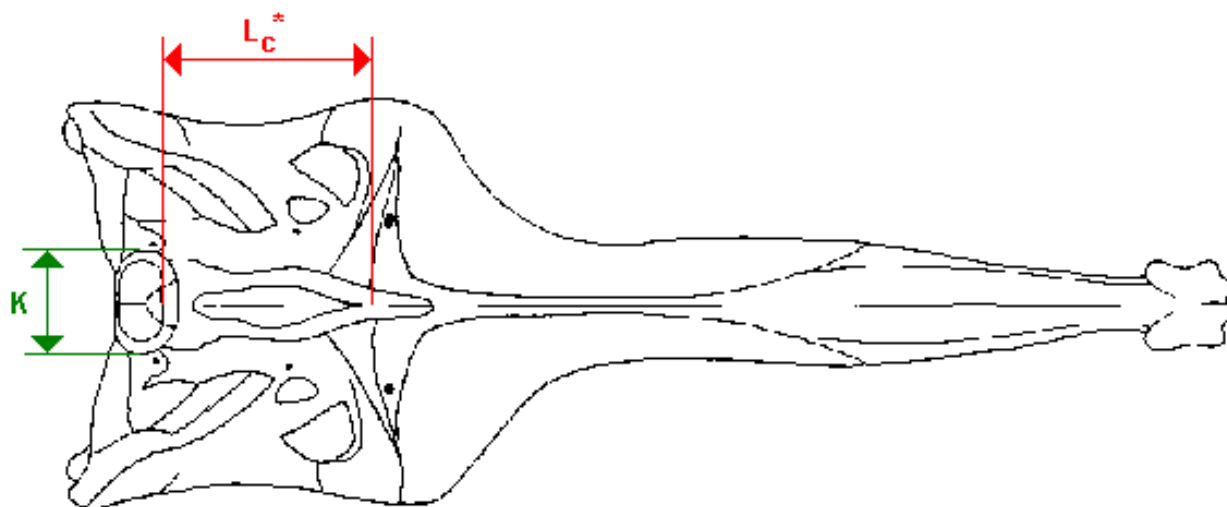
Les 9 graphes se rapportent à 4 échantillons, numérotés 2(2000); 1; 8; 20. Ont été étudiées : des sections sagittales, notées (-) du côté hémal, (+) du côté neural; des sections frontales, notées (-) du côté gauche, (+) du côté droit. Le graphe concernant la vertèbre 2(2000) est obtenu à partir de moyennes entre les côtés gauche et droit. u désigne l'abscisse, en mm mesurée à partir du centre. v est la hauteur comprise entre les deux demi-cônes à l'abscisse u . Sur les graphes et tableaux suivants, x et y sont les mesures directes effectuées sur des agrandissements 4 fois : x est égal à $4u$, y est égal à $4v$. La pente des graphes $\log y = f(\log x)$ est bien entendu la même que celle qui aurait été obtenue en portant $\log v$ en fonction de $\log u$.

La moyenne des pentes est égale à 0.82, avec un écart-type de 0.05. L'alignement des points sur les diagrammes $\log - \log$ est bon, ce qui justifie l'hypothèse d'allométrie exponentielle. Les valeurs du tableau ci-dessous pour la vertèbre 2(2000) ont été obtenues par mesures directes après agrandissement. Les autres profils ont été reconstitués à l'aide d'une jauge de profil à aiguilles et d'un pied à coulisse; la méthode permet d'éviter le découpage des vertèbres.

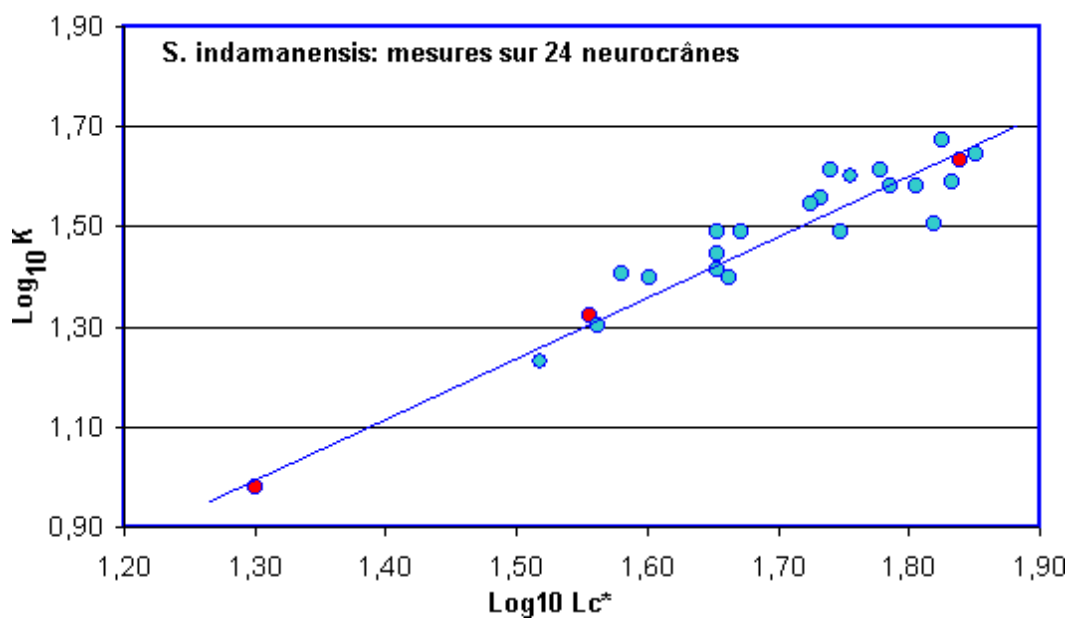
Le second tableau, intitulé *Vertèbres mesurées en 2002*, provient des profils reconstitués, indiqués sur la figure. On remarquera la différence entre le demi-cône crânial et le demi-cône caudal, spécialement sur les vertèbres prétroncales 1 et 8 : le demi-cône caudal est beaucoup plus profond. Concernant ces mêmes vertèbres prétroncales, apparaît également sur les coupes sagittales une dissymétrie entre la moitié neurale, notée (+), et la moitié hémale, notée (-). La vertèbre 20 est de type troncal et présente beaucoup plus de symétries.

2.14 Dynamique du poisson

Est-il possible, à partir des exposants déterminés à la page précédente, d'aller plus loin, c'est-à-dire de préciser quantitativement la dynamique du poisson ? Les relations dimensionnelles qui lient la taille de l'articulation mandibulaire et le diamètre vertébral à la longueur de l'animal permettent de spéculer sur les forces et les vitesses mises en jeu lors de l'attaque d'une proie et pendant la nage.

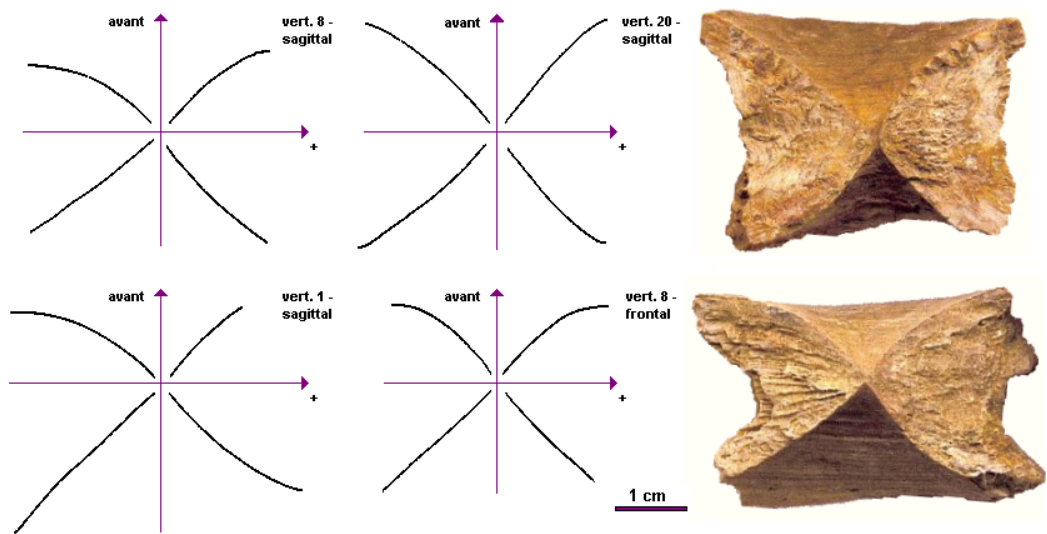


(a) Les deux mesures effectuées sur le crâne de *Stratodus indamanensis*. L'état de conservation de la plupart des crânes, trouvés toujours dans les niveaux supérieurs du site, interdit de mesurer K avec une grande précision. Seuls 3 crânes font exception.

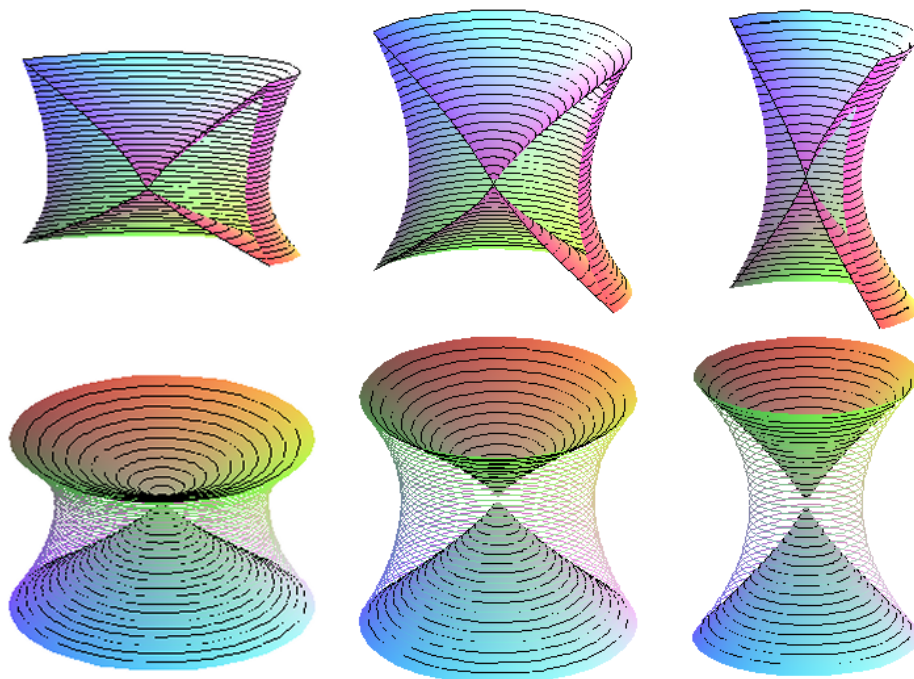


(b) Statistiques sur le crâne de *Stratodus indamanensis*.

PL. 15: Mesures sur les crânes de *Stratodus indamanensis*. Sur le graphe, les 3 mesures les plus précises sont représentées en rouge. La droite optimale, qui tient compte davantage de ces 3 points que des autres, n'est pas une simple droite de moindres carrés.



(a) Quelques profils de vertèbres de *Stratodus indamanensis*.



(b) Simulations des cavités chordales de vertèbres prétroncale, troncale et caudale de *Stratodus indamanensis*.

PL. 16: Principe des mesures sur les vertèbres de *Stratodus indamanensis*; reconstitutions numériques des 3 types de vertèbres d'après les profils mesurés et un modèle numérique à symétrie axiale.

2.14.1 Etude de forces lors de la percussion d'une proie

Stratodus utilise sa tête, dont la masse m est proportionnelle à L^3 , propulsée à une vitesse relative v , pour blesser sa proie. Son intérêt est de frapper le plus rapidement possible, pour que sa victime ne puisse s'échapper, et avec le plus de force possible, pour la blesser profondément. La vitesse v atteinte est limitée par 3 paramètres :

1. la puissance maximale que peut produire la musculature ;
2. les contraintes maximales supportables par les tissus de la mandibule qui assène le coup ;
3. l'accélération maximale supportable par ces mêmes tissus.

Il s'agit de savoir lequel est effectivement le facteur limitant. La fréquence des fractures sur les dentospléniens *s.n.* montre que ce n'était certainement pas la puissance disponible : *Stratodus* devait mesurer son attaque afin de ne pas se blesser lui-même. Si le facteur limitant est une contrainte maximale, la force exercée sur la proie est proportionnelle à l'aire de contact, elle-même proportionnelle à L^2 pour une proie suffisamment grande. On voit ainsi que la force exercée sur l'articulation mandibulaire est en L^2 , de sorte que l'aire de cette articulation doit être, elle aussi, en L^2 . Si maintenant le facteur limitant est une certaine accélération maximale γ_M , alors la force $f \propto m \cdot \gamma_M$ est proportionnelle à m , soit à L^3 . L'aire de l'articulation, qui supportera une force proportionnelle, doit être en L^3 et son diamètre, en $L^{1.5}$. On retrouve, dans la dernière hypothèse, le résultat obtenu par mesures. Le facteur de l'alinéa 3, à savoir l'accélération maximale admissible, est celui qui limite la violence des chocs.

2.14.2 Percussion d'une proie : aspect énergétique

La colonne vertébrale de *Stratodus* présente un certain nombre de caractéristiques très particulières :

- robustesse relative croissante avec la taille L de l'animal : diamètre $D \propto L^{1.5}$;
- première vertèbre opisthocoele ;
- les 5 à 6 vertèbres suivantes très asymétriques antéro-postérieurement : le demi-cône antérieur est très évasé ; le demi-cône postérieur est très profond.

Ceci laisse supposer que la colonne vertébrale, du moins à son extrémité antérieure, doit dissiper une bonne partie de l'énergie déversée sous forme d'une onde de choc lors d'une attaque réussie. Les os des vertèbres, tissus calcifiés élastiques et peu visqueux, absorbent *a priori* beaucoup moins fortement les ondes de compression ou de cisaillement que le tissu chordal ou néo-chordal, tissu mou situé entre les vertèbres. Le volume ω de tissu mou compris entre deux vertèbres de longueur $\propto L$ et de diamètre D est proportionnel à la primitive de la fonction $[D(L)]^2$ qui s'annule pour $L = 0$. Etant donné que $D \propto L^{1.25}$, on voit que ω est proportionnel à $L^{3.5}$. Si le volume ω est proportionnel à l'énergie à dissiper, soit encore à $m \cdot v^2$, il en découle que la vitesse d'attaque maximale v est en $L^{0.25}$. Elle croît donc avec la taille du poisson, mais très lentement.

2.14.3 Nage de *Stratodus*

Les vertèbres prétroncales ne sont pas les seules à présenter une allométrie de croissance. La même caractéristique, avec le même exposant, s'observe tout le long de l'axe vertébral. L'absorption des chocs de capture n'intéressant que la partie antérieure du corps, nous sommes amenés à examiner la dynamique de nage de *Stratodus* pour justifier la forme de ses vertèbres

postérieures : tronc et queue. Une force de traînée F , en régime d'écoulement turbulent, peut s'exprimer dimensionnellement sous la forme :

$$F \propto L^2 \cdot V^x \quad (18)$$

où V est la vitesse de l'eau par rapport au corps considéré, de largeur caractéristique L . L'exposant x est égal à 2 lorsque la traînée provient en majeure partie de la formation d'un large sillage turbulent, dans le cas d'un corps de forme réputée non hydrodynamique. Dans le cas contraire, le corps est dit hydrodynamique, et la traînée provient pour l'essentiel du frottement du liquide sur la surface. L'exposant x est alors, dans le meilleur des cas, égal à 1. Dans le cas général, la traînée totale peut se modéliser comme la somme de plusieurs termes comportant des puissances différentes, entières ou non entières, de V . Supposant que le cas de *Stratodus* est un cas simple, c'est-à-dire que la traînée totale s'exprime en fonction de L et V selon la relation $F \propto L^2 \cdot V^x$, le problème de sa dynamique de nage revient à déterminer la valeur de x . La puissance maximale fournie par l'effort musculaire est $P = F \cdot V$, soit $P \propto L^2 \cdot V^{x+1}$, V désignant maintenant la vitesse maximale que l'animal peut atteindre. La puissance P est d'autre part proportionnelle à la masse musculaire, soit à L^3 . Ainsi, L et V vérifient la relation :

$$L \propto V^{x+1} \quad (19)$$

La force maximum supportable par la colonne vertébrale est proportionnelle au carré du diamètre vertébral D ; cette force est aussi proportionnelle à la force de traînée, soit : $D^2 \propto L^2 \cdot V^x$. Le diamètre D est lui-même en $L^{1.25}$; il vient donc

$$L^{0.5} \propto V^x \quad (20)$$

Cette relation doit être identifiable à la précédente, d'où $x = 1$. Le poisson aurait ainsi manifesté un bon hydrodynamisme lorsqu'il nageait à vitesse maximale, et peut-être aussi aux vitesses inférieures. Examinons ce qui pouvait favoriser une telle dynamique, très avantageuse pour une nage rapide et par conséquent pour la poursuite des proies. L'allongement du corps est une condition nécessaire à la réduction du diamètre du sillage; ce n'est pas, cependant, une condition suffisante. Il faut aussi que le décollement de la couche limite se produise le plus loin possible vers l'arrière du corps. Les remarquables aspérités de surface du poisson, dont les échelles s'étagent du dixième de millimètre jusqu'au demi-centimètre, jouaient probablement un grand rôle dans le confinement de la couche limite près de la peau, en la forçant à devenir turbulente à toutes ces échelles. Il faut aussi que l'angle entre le vecteur vitesse et la colonne vertébrale reste petit en tout point de cette dernière, sans quoi le bénéfice de la forme allongée disparaîtrait : *Stratodus* devait, lors de la nage rapide, effectuer des flexions de faible amplitude par rapport à leur longueur d'onde. Il nageait donc très différemment d'une murène par exemple qui, avec la même forme générale du corps, ondule avec une forte amplitude. Les vertèbres des murènes ont par ailleurs une forme très différente de celles de *Stratodus* : beaucoup plus aplaties, avec un $b \ll a$, elles autorisent de petits rayons de courbure de la colonne vertébrale. Enfin, toujours pour conserver le bénéfice de la forme hydrodynamique du corps, les nageoires dorsale et anale devaient être rabattues à grande vitesse.

2.14.4 Discussion

L'analyse des chocs lors de la chasse et de leurs conséquences physiques est assez simple. Par contre, les spéculations qui précèdent sur l'hydrodynamique de l'animal méritent une argumentation contradictoire. La vitesse maximale que le poisson peut atteindre est proportionnelle

à $L^{0.5}$. Elle serait seulement en $L^{0.33}$ si la force de traînée croissait comme V^2 dans le cas où $x = 2$. Le calcul précédent prédirait alors un diamètre vertébral croissant encore plus rapidement avec L , en $L^{1.33}$ au lieu de $L^{1.25}$. Pourquoi, alors, les vertèbres d'ostéichthyens nageant couramment au maximum de leurs capacités, tels *Thunnus* ou *Xiphias*, pour lesquels x est, quoi qu'il en soit, compris entre 1 et 2, ont-elles des profils quasiment coniques : $D \propto L$? Il est probable que d'autres organes prennent chez eux le relais de la colonne vertébrale pour assurer la rigidité du corps. Chez *Xiphias* par exemple, les joints intervertébraux, partie fragile de la colonne, sont cerclés de solides bourrelets toriques dont le diamètre excède largement celui des vertèbres. Chez *Thunnus*, les cônes myoseptaux emboîtés, fortement inclinés et de larges surfaces supportent probablement une importante partie des contraintes exercées sur le tronc et la queue. Il est à supposer que ces structures-relais n'existaient pas chez *Stratodus*. Ceci est malheureusement à jamais invérifiable. D'autre part, la peau de *Thunnus*, ou celle de *Xiphias*, sont beaucoup moins rugueuses que celles de *Stratodus*. Ce qui signifie que, pour eux, le problème du décollement prématuré, c'est-à-dire avant le rétrécissement caudal, de la couche limite ne se pose pas. Ce sont des animaux qui effectuent des ondulations troncales de faible amplitude et se propulsent essentiellement grâce aux battements de leur queue ; les ondulations troncales de *Stratodus* devaient *a contrario* être plus larges et essentielles à son mouvement. *Stratodus* peut encore être comparé à des animaux d'aspect similaire, par exemple *Conger*, qui lui chasse à l'affût. Les vertèbres de *Conger* sont larges et minces : forme très aplatie. Les joints intervertébraux représentent une forte part de la longueur de la colonne. Son corps peut ainsi prendre des courbures importantes, utiles pour obtenir une forte accélération, départ arrêté. Ce n'était pas le cas de *Stratodus*, que nous estimons par conséquent davantage adapté à la chasse par poursuite.

3 *Ministratodus kehehensis*

3.1 Le matériel

Planche 17a et 17b : un fragment d'un dentosplénial *s.n.* gauche, 43 mm de long, choisi comme holotype. Le diamètre des alvéoles dentaires est de 0.2 à 0.3 mm. Vue orale au-dessus, vue ventrale au-dessous. Remarquer la bordure dentée, munie d'alvéoles de plus grande taille, visible sur les deux faces, et les foramens régulièrement espacés du système latéral, bien visibles à droite. Le dentosplénial *s.n.* complet devait avoisiner les 30 cm. De grandes portions parfaitement rectilignes, atteignant les 20 cm, incomplètes aux deux extrémités, ont été trouvées dans les lits osseux de base. Une portion très longue sur la figure 37. Le fragment photographié mesure 18 cm. La répartition des dents n'est pas la même que chez *Stratodus indamanensis*. Chez ce dernier, les dents externes ont tendance à être plus petites que les dents internes, en ce qui concerne les diamètres au collet. Chez *Ministratodus* au contraire, les dents externes ont des collets beaucoup plus grands et plus forts. Ce qui signifie qu'elles avaient un rôle prépondérant dans l'attaque de la proie. *Stratodus* attaquait de préférence avec les dents des tubercules terminaux de ses dentospléniaux *s.n.* et de ses maxillaires, tandis que *Ministratodus* le faisait avec le bord des dentospléniaux *s.n.*.

Ce moulage, planche 17 en 17e et 17f montre la position relative des deux dentospléniaux *s.n.*. Ce morceau de roche ferruginisée à grain fin a bien conservé les détails submillimétriques des deux os. Il permet d'évaluer largeur et longueur de la mandibule pour la reconstitution qui suivra.

Les deux types de vertèbres relevant des matricules *SV1* et *SV2*. Chaque couple d'images