NOUVELLE NOTE

SUR LE

CHAMPSOSAURE

Rhynchocéphalien adapté à la vie fluviatile

PAR

Louis Dollo,

Conservateur au Musée royal d'Histoire Naturelle de Belgique, à Bruxelles.

PLANCHES VI, VII, VIII.

I. INTRODUCTION. — 1. Je me propose, dans la présente note, de faire connaître le crâne du Champsosaure, d'après les matériaux conservés au Musée de Bruxelles. On sait (1) que cet établissement possède un squelette presque complet du remarquable Reptile découvert par M. Cope, et que ce squelette provient du Landénien inférieur (Eocène inférieur, pars) d'Erquelinnes, village du Hainaut, situé à la frontière française, dans la direction de Maubeuge.

2. Afin d'éviter d'inutiles répétitions, je déclare ici, une fois pour toutes, que je considère comme acquise l'égalité : Champsosaurus, E. D. Cope, 1876 = Simædosaurus, P. Gervais, 1877, — que j'ai établie ailleurs (2).

II. HISTORIQUE. — 1. M. V. Lemoine étant le seul auteur qui ait publié une description originale du crâne du Champsosaure, je n'aurai à m'occuper que de ses travaux (3) dans cette partie historique.

(1) L. Dollo. Première note sur le Simædosaurien d'Erquelinnes. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1884. Vol. III, p. 152.

(2) Pour la bibliographie relative à cette question, voir : L. Dollo. Sur le Lepidosteus Suessoniensis. Bull. scient. Giard. 1892. Vol. XXIV.

(3) V. Lemoine. Étude sur les caractères génériques du Simædosaure, reptile nouveau de la faune cernaysienne des environs de Reims. Reims. 1884.

— V. Lemoine. Sur la présence du Simædosaure dans les couches éocènes inférieures de Sézanne. Bull. Soc. géol. France. 1885-86. Vol. XIV, p. 21.

Les mémoires dont il s'agit renferment de nombreuses erreurs : les unes, relatives à la morphologie générale des Vertébrés, ou à des types bien connus; les autres, spéciales au Champsosaure. Pour ne point reprendre une polémique dont la Science ne saurait tirer aucun profit, je m'abstiendrai de les relever ici : elles ressortiront, d'ailleurs, assez clairement de la comparaison de nos résultats. Je ne soumettrais donc les publications de M. Lemoine à une critique détaillée que si les circonstances m'y forçaient.

2. Cependant, avant d'aller plus loin, je dois à la vérité de rappeler que j'ai, le premier, fourni des données certaines sur le crâne du Champsosaure (1).

En effet, Paul Gervais (2) et M. E. D. Cope (3), professeur à l'Université de Pensylvanie, à Philadelphie, n'en ont observé que des débris si peu caractéristiques qu'ils ne les ont pas même figurés, et qu'ils n'en parlent que dubitativement.

Quant à M. Lemoine, il regarda les importantes pièces craniennes du Champsosaure qui sont dans sa collection comme des fragments de la tête osseuse d'un *Lepidosteus*, jusqu'au jour où je lui démontrai que ces pièces provenaient, en réalité, du Reptile qui fait l'objet de cette note.

- 3. Ma conviction, que le crâne que je rapportais au Champsosaure appartenait bien à cet animal, était non seulement basée sur l'association (dans le gisement) de cette pièce, à l'exclusion de tous autres ossements, avec un squelette de Champsosaure dépourvu de crâne, mais aussi sur ce que les dimensions et la structure dudit crâne répondaient parfaitement à ce que le reste de la charpente osseuse permettait d'en attendre; pendant que, d'un autre côté, il y avait concordance complète, pour les parties du squelette déjà connues, avec les descriptions de Gervais et de M. Cope.
- III. DESCRIPTION. 1. Forme générale. 1. Le crâne du Champsosaure est longirostre, c'est-à-dire aux mâchoires allongées, sensible-

⁽¹⁾ L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 152.

⁽²⁾ P. Gervais. Enumération de quelques ossements d'Animaux vertébrés recueillis aux environs de Reims par M. Lemoine. Journal de Zoologie (P. Gervais). 1877. Vol. VI, p. 76.

⁽³⁾ E. D. Cope. On some Extinct Reptiles and Batrachia from the Judith River and Fox Hills Beds of Montana. Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia. 1876, pp. 349 et 350.

⁻ E. D. Cope. The Vertebrata of the Tertiary Formations of the West. Rep. U. S. Geol. Surv. Territ. Washington. 1884, p. 105.

ment égales et plus ou moins épanouies à leur extrémité libre, la mandibule ayant une symphyse très étendue.

2. On sait que ce type de crâne est particulièrement caractéristique de la vie fluviatile et qu'on le rencontre, notamment, pour ne citer que des Vertébrés actuels: chez Lepidosteus, parmi les Poissons; chez Gavialis, parmi les Reptiles; chez Platanista, parmi les Mammifères.

3. Mais tous les crânes longirostres ne sont pas équivalents, ni quant à la forme, ni quant à la nature de leur museau (région préorbitaire). Il importe donc de distinguer des catégories et de déterminer dans laquelle viendra se ranger le crâne du Champsosaure.

4. En ce qui concerne la forme du museau, prenons, comme termes de comparaison, deux crânes longirostres de Crocodiliens, celui de Gavialis et celui de Tomistoma.

Chez Gavialis, les bords alvéolaires sont franchement parallèles sur la presque totalité de leur trajet; les dents prémaxillaires sont distribuées sur le pourtour d'un épanouissement très marqué de l'os qui les porte; le crâne s'élargit brusquement juste au devant des orbites. C'est le crâne longirostre à museau rétréci.

Chez Tomistoma, les bords alvéolaires sont plutôt convergents en avant; il n'y a pas d'épanouissement si accentué à l'extrémité libre du museau; le crâne ne s'élargit pas brusquement au niveau des orbites, mais passe, au contraire, graduellement à sa région post-orbitaire. C'est le crâne longirostre à museau triangulaire.

Comme forme générale, c'est à Tomistoma, et non à Gavialis, que se rattache le crâne du Champsosaure; il appartient donc aux crânes longirostres à museau triangulaire.

5. En ce qui concerne la nature du museau, nous devons faire observer que, au moins pour les Amniotes, la vie fluviatile, chez ceux qui y sont adaptés, a certainement été précédée par une existence exclusivement terrestre. Le crâne longirostre n'est, dès lors, pas primordial, mais dérive, sans aucun doute possible, de l'allongement réel d'un crâne brévirostre.

Or, cet allongement a pu ne pas se produire, dans tous les cas, au moyen des mêmes éléments. C'est ce qu'il convient d'examiner.

Reprenons, toujours, comme termes de comparaison, nos Crocodiliens longirostres, Gavialis et Tomistoma.

Chez Tomistoma, c'est un allongement général qui donne naissance au crâne longirostre: prémaxillaires, susmaxillaires et nasaux concourent également à la formation du museau.

Chez Gavialis, les susmaxillaires s'intercalent entre les prémaxillaires et les nasaux, puis, s'allongeant seuls, refoulent les premiers à l'extrémité libre du museau et les seconds vers les orbites. Par conséquent, nous n'avons plus affaire, ici, à un allongement général, mais à un allongement local, ou, plus précisément, à un allongement susmaxillaire.

L'allongement du crâne du Champsosaure est-il dû à un allongement général de la région préorbitaire, ou à un allongement local?

Il est dû à un allongement local. Mais, cette fois, nous avons un allongement susmaxillo-nasal. Les susmaxillaires, après avoir pincé fortement les nasaux, de façon à les réduire à une languette, se sont étirés suivant l'axe longitudinal et ont entraîné les nasaux avec eux.

Voilà donc trois types différents d'allongement pour les crânes longirostres. Si nous nous souvenons de Belodon (1), nous en aurons un quatrième, et nous pourrons les grouper, tous, dans le petit tableau suivant :

Quand on décrit un crâne longirostre, il importe, dès lors, qu'il s'agisse d'un Poisson, d'un Batracien, d'un Reptile, ou d'un Mammifère, de bien spécifier la nature de son allongement. On sera amené, ainsi, à faire la part des affinités réelles et de l'adaptation, et à établir, sur des bases sûres, la phylogénie des êtres considérés.

Il y aurait encore plusieurs réflexions à signaler dans cette direction, mais, afin de ne point m'écarter trop du but principal de ce travail, je les réserverai pour une autre occasion.

2. Ornementation. 1. Au point de vue de l'ornementation des os du crâne, on peut diviser les Vertébrés en deux catégories :

Ceux chez lesquels la surface de ces os est lisse, légèrement rugueuse, plus ou moins striée; exemple : Sphenodon.

Ceux chez lesquels la surface de ces os est grêlée, vermiculée; exemple: Crocodiliens.

- 2. La première catégorie semble correspondre au cas où les tégu-
- (1) H. v. Meyer. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. Palaeontographica. 1861. Vol. VII.
- H. v. Meyer. Der Schädel des Belodon aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. Palaeontographica. 1863. Vol. X.
- H. v. Meyer. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers (Dritte Folge). Palaeontographica. 1865. Vol. XIV.

ments sont épais, rigides, ou séparés des os, soit par une couche assez forte de tissu connectif sous-cutané, soit par de la musculature.

La seconde, au cas où les téguments sont minces, souples, s'appliquant directement et intimement sur les os sous-jacents.

3. Et, en effet, chez les Chéloniens thécophores, là où il y a des plaques cornées, la surface de la carapace est lisse, ou peu s'en faut. Tandis que, chez les *Trionychoidea*, où la peau est flexible et moule exactement la surface de la carapace, celle-ci est grêlée.

D'autre part, chez les Crocodiliens mésosuchiens (1), l'arcade postorbitaire étant, par suite de l'absence d'une oreille externe, placée immédiatement sous la peau, — cette arcade est grêlée.

Chez les Crocodiliens eusuchiens, au contraire, où, justement à cause de l'oreille externe, l'arcade post-orbitaire est enfoncée dans la profondeur et largement séparée de la peau, — ladite arcade est parfaitement lisse

- 4. Le sujet que nous examinons amène aussi à se demander pourquoi les plaques de certaines armures osseuses sont du type lisse (Dinosauriens), alors que d'autres sont du type grêlé (Crocodiliens). Question à résoudre par les histologistes.
- 5. Quoi qu'il en soit, au point de vue de l'ornementation, le crâne du Champsosaure appartient à la catégorie des crânes lisses, légèrement rugueux, plus ou moins striés.
- 3. Dentition. 1. Le Champsosaure possède des dents dans les mâchoires et sur le palais.
- 2. Les dents des mâchoires sont supportées par les prémaxillaires, les susmaxillaires et l'élément dentaire de la mandibule.

Elles sont, d'une manière générale, beaucoup plus fortes que les dents du palais et sont implantées sur une seule rangée. Leur forme est conique, et elles sont très aiguës. Il y a environ 60 dents dans chaque demi-mâchoire; à la mandibule, on compte 20 dents de chaque côté de la symphyse.

Les dents de remplacement se montrent à la base et en dedans des dents en usage.

- (1) T. H. Huxley. On Stagonolepis. Robertsonii, and on the Evolution of the Crocodilia. Quart. Journ. Geol. Soc. London. 1875.
- E. E. Deslongchamps. Mémoires sur les Téléosauriens de l'époque jurassique du Département du Calvados. Ме́м. Soc. LINN. Normand. 1860-61.
- E. E. Deslongchamps. Prodrome des Téléosauriens du Calvados. Notes paléontologiques. Paris et Caen. 1863-69.
- L. Dollo. Première note sur les Crocodiliens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883. Vol. II, p. 317.

Pour bien juger de l'allure générale des dents des mâchoires, retournons, comme termes de comparaison, toujours, à nos Crocodiliens longirostres, Gavialis et Tomistoma.

Chez Gavialis, l'allure des dents est régulière. Après quelques crocs, placés à l'extrémité libre du museau, les dents conservent, pour longtemps, sensiblement le même volume, et ce n'est qu'à la fin de la série qu'elles diminuent de taille.

Chez Tomistoma, au contraire, l'allure des dents est irrégulière. Car, après les crocs terminaux, il y a une sérieuse diminution du volume des dents, puis récurrence de crocs, puis, de nouveau, réduction de volume.

Chez Champsosaurus, nous avons encore une autre allure. Les dents les plus fortes sont bien à l'extrémité libre du museau, y formant aussi des sortes de crocs. Mais, alors, jusqu'aux $\frac{5}{8}$ de la longueur de la série dentaire, c'est-à-dire jusqu'à la 20e dent (en comptant d'avant en arrière), les dents décroissent régulièrement de taille quoique très peu. A partir de la 21e dent, la décroissance va plus vite, et les dernières dents des mâchoires dépassent à peine, en volume, les dents du palais.

Durant la vie, la rangée de dents de la mâchoire supérieure du Champsosaure était placée en face de la rangée de dents de la mâchoire inférieure, et les dents supérieures et inférieures alternaient, deux dents supérieures comprenant toujours entre elles une fossette destinée à recevoir la pointe de la dent inférieure correspondante. Nous avons la preuve de cette disposition dans ce fait que, parfois, la pointe de la dent inférieure s'est brisée et est restée dans la fossette supérieure qui la logeait.

3. Les dents du palais sont supportées par les vomers, les palatins et les ptérygoïdiens.

Elles sont minuscules et, généralement, réparties sur plusieurs rangées. Leur forme est conique, mais elles sont moins aiguës que celles des mâchoires. Elles sont extrêmement nombreuses.

Le mode de remplacement est le même que pour les dents des mâchoires.

4. Une question importante dans l'étude de la dentition du Champ-sosaure, c'est l'examen du mode d'implantation.

Les dents sont implantées dans des alvéoles, mais soudées, par leur racine, aux parois de la cavité qui les contient. C'est donc un mode d'implantation intermédiaire entre l'implantation thécodonte (où les dents restent toujours libres) et l'implantation acrodonte (où les dents se confondent tellement bien avec les mâchoires qu'on dirait de simples apophyses du bord alvéolaire de ces mâchoires).

Quelle est la signification de ce monde d'implantation? Pour la comprendre, retraçons l'évolution des dents chez les Amniotes, au point de vue de l'implantation.

Chez un ancêtre, plus ou moins éloigné, de ces animaux, les dents étaient simplement implantées dans les parties molles qui revêtent la cavité buccale, étant ainsi complètement indépendantes des pièces squelettiques sous-jacentes (1). J'appelle ce mode d'implantation : athécodonte.

Puis, par un processus qui n'a pas dû être sans analogie avec ce qui se produit quand les dents traversent de part en part l'os qui les porte (cas qui n'est pas très rare, chez l'homme, par exemple), les dents à implantation athécodonte, déjà disposées en rangées régulières, se sont creusé, chacune séparément, une alvéole dans l'os sous-jacent. L'implantation thécodonte était créée. Les Crocodiliens nous l'ont conservée dans toute sa pureté. — Il résulte de ce qui précède que, contrairement à une opinion fort répandue, l'implantation thécodonte n'est pas un type supérieur (lisez : spécialisé) d'implantation, mais le type le plus primitif d'insertion des dents chez les Amniotes, celui dont sont dérivés tous les autres.

La dentition thécodonte a évolué dans trois directions différentes, là où elle s'est modifiée (car elle est loin d'avoir disparu, puisque tous les Mammifères dentés l'ont gardée).

En premier lieu, les dents ont pu devenir, simultanément ou isolément, rudimentaires, sans changer leur mode d'implantation [sauf à passer, parfois, de l'état polyradiculé à l'état monoradiculé, — Proteles (2), Desmodus (3)]. Après quoi, elles disparurent, donnant ainsi naissance à des formes anodontes (Manis, Myrmecophaga).

En second lieu, les dents ont pu se souder avec les parois des alvéoles qui les contenaient, mais en restant toujours bien distinctes des os sous-jacents, de façon qu'on reconnaît encore aisément, là où finissent les dents, et là où commencent les mâchoires. Exemple :

⁽¹⁾ Cela est bien évident, puisque les dents ne sont que des écailles placoïdes transformées, qui se sont spécialisées lors de l'invagination de la peau (déjà armée desdites écailles, — celles-ci sont donc plus anciennes que la formation de la bouche définitive des Vertébrés!) qui a donné naissance à la cavité buccale (C. Gegenbaur. Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2^{te} Auflage. Leipzig. 1878, p. 574).

⁽²⁾ P. Gervais. Histoire naturelle des Mammifères. Paris, 1855. Vol. II, p. 98.

[—] W. H. FLOWER. On the Anatomy of the Proteles, Proteles cristatus (Sparrman). Proc. Zool. Soc. London. 1869, p. 482.

⁽³⁾ P. Gervais. Mammifères, etc. Vol. I, p. 199.

[—] G. E. Dobson. Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum. Londres, 1878, p. 545.

Champsosaurus. J'appelle ce mode d'implantation, qui ouvre la série acrodonte: protoacrodonte.

Puis, la soudure devenant plus intime, les dents font complètement corps avec les mâchoires, de manière qu'il est impossible, maintenant, de déterminer leur extension propre; seulement elles apparaissent encore comme saillies isolées le long du bord alvéolaire. Exemple: Sphenodon (1). C'est la dentition acrodonte classique. Je propose de la nommer euacrodonte.

Puis, les saillies isolées disparaissent. Les dents forment, à présent, un bord tranchant continu, de sorte que l'animal semble posséder un bec, quoiqu'il ait encore toutes ses dents. Exemple: Rhynchosaurus (2). Je propose d'appeler ce stade : pseudanodonte.

En troisième lieu, les dents ont pu croître en volume de telle façon que les cloisons interalvéolaires ont fini par disparaître. C'est l'implantation en gouttière : je la nomme glyphodonte. Exemples : Ichthyosaurus (3), Hesperornis (4).

Et, ici, se présente encore une bifurcation.

Ou les dents deviennent rudimentaires (Ophthalmosaurus) (5), puis disparaissent (Baptanodon) (6), — et nous retombons, par une autre voie, sur les formes anodontes.

Ou la paroi interne des mâchoires s'en va, et nous avons, ainsi, la dentition pleurodonte (Iguana).

Si, à ce moment, les dents de remplacement sont soumises à une croissance prématurée, nous obtenons plusieurs rangées transversales de dents simultanément en usage (Hadrosaurus) (7). Je propose d'appeler ce type de dentition : polyodonte.

De tout ce qui précède, il résulte, notamment, qu'il y a de vrais

- (1) A. Günther. Contribution to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus, Owen). Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1867, p. 601.
- (2) T. H. Huxley. Further Observations upon Hyperodapedon Gordoni. Quart. Journ. Geol. Soc. London, 1887, p. 690.

Rhynchosaurus, appartenant à la série acrodonte, il est bien évident que ce Reptile ne peut avoir perdu ses dents qu'en apparence. C'est ce qu'il serait, d'ailleurs, facile de vérifier microscopiquement, comme le suggère M. T. H. Huxley.

- (3) R. Lydekker. Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Part. II. Londres, 1889, p. 3.
- (4) O. C. Marsh. Odontornithes: A Monograph on the Extinct Toothed Birds of North America. New-Haven, 1880.
 - (5) R. Lydekker. Catalogue, etc. Part. II, p. 8.
 - (6) R. Lydekker. Catalogue, etc. Part. II, p. 6.
- (7) O. C. Marsh. Additional Characters of the Ceratopsidæ, with notice of New Cretaceous Dinosaurs. Amer. Journ. Sc. (Silliman). 1890. Vol. XXXIX, p. 423.

becs (formes anodontes) et de faux becs (formes pseudanodontes). Il importe donc de déterminer, dans chaque cas, la véritable nature des mâchoires des Vertébrés édentés.

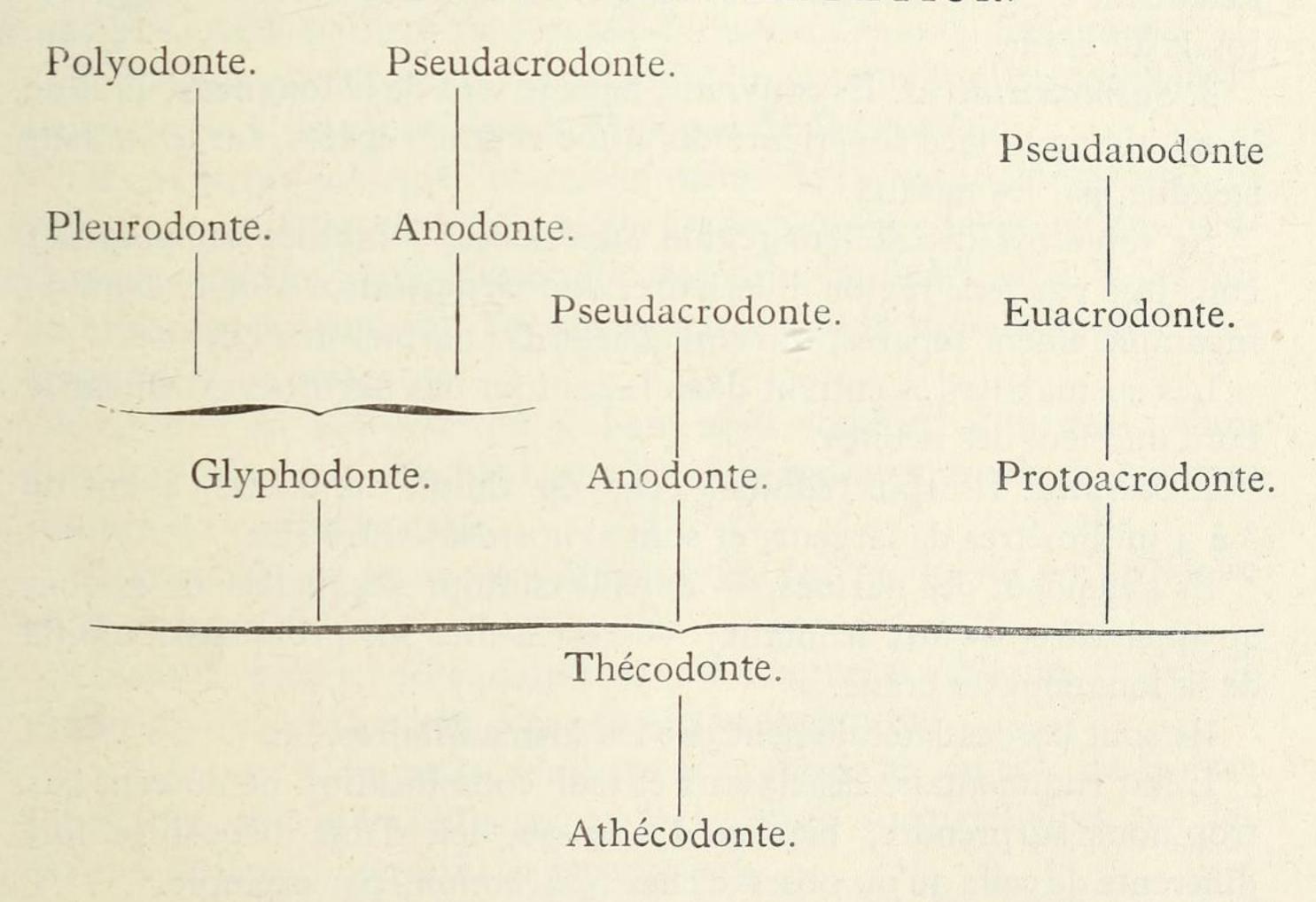
Enfin, le bord alvéolaire des mâchoires des formes anodontes peut se garnir d'apophyses simulant des dents (odontoïdes). On a, alors, l'apparence d'une dentition euacrodonte. Je nomme ce stade pseudacrodonte. Exemple : Odontopteryx (1).

Les observations ci-dessus peuvent être résumées dans le tableau ci-contre (2).

ÉVOLUTION DE LA DENTITION DES AMNIOTES

EN CE QUI CONCERNE

LE MODE D'IMPLANTATION.



Pour en revenir au Champsosaure, le mode d'implantation de ses dents nous montre donc comment la dentition thécodonte s'est transformée en dentition acrodonte.

⁽¹⁾ R. Owen. Description of the Skull of a Dentigerons Bird (Odontopteryx toliapicus, Ow.) from the London Clay of Sheppey. Quart. Journ. Geol. Soc. London. 1873, p. 511.

⁽²⁾ Pour un autre mode d'évolution de la dentition, voir : O. Hertwig. Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Archiv f. mikrosk. Anat. 1874, vol. XI. Suppl.

4. Face supérieure du crâne. 1. Dans le squelette du Musée de Bruxelles, nous possédons peu d'éléments pour l'étude de la face supérieure du crâne. C'est la raison pour laquelle je n'ai pas fait représenter cette face sur les planches qui accompagnent ce mémoire, préférant attendre d'avoir des matériaux plus complets avant de donner une vue de dessus de la tête osseuse.

Cependant, en utilisant convenablement les parties préservées, il est possible d'en tirer certaines conclusions.

2. Prémaxillaires. Ce qui nous reste de leur face supérieure montre qu'ils étaient pairs et dépourvus d'apophyse montante ou nasale.

Ils formaient, vers le haut, une sorte de cuvette et bordaient les narines (1) sur presque tout leur pourtour.

Au surplus, les prémaxillaires étaient des os peu volumineux, s'étendant à peine, suivant l'axe longitudinal, sur $\frac{1}{14}$ de la longueur totale du crâne.

3. Susmaxillaires. Ils couvrent, dans le sens de la longueur, plus de la moitié de la face supérieure du crâne et sont séparés, sur toute leur étendue, par les nasaux.

La voûte osseuse de leur région supérieure, combinée au plancher constitué par leur région inférieure, donne naissance à deux canaux, incomplètement séparés, qui conduisent des narines aux choanes.

Les susmaxillaires entrent dans le contour des narines et forment le bord inférieur des orbites.

4. Nasaux. Ils sont réduits à l'état de simple languette, ayant de 3 à 4 millimètres de largeur, et sont synostosés entre eux.

Ils s'étendent des narines, — dans le contour desquelles ils ne font qu'apparaître, — aux frontaux, — c'est-à-dire sur presque la moitié de la longueur du crâne.

Ils sont bordés latéralement par les susmaxillaires.

L'état rudimentaire des nasaux et leur coossification ne doivent pas trop nous surprendre, bien qu'il s'agisse, ici, d'une disposition fort différente de celle qu'on observe chez *Sphenodon*, par exemple.

En effet, chez les Mosasauriens (2), où les nasaux sont aussi en régression, non seulement ils sont synostosés entre eux, mais ils le sont aussi avec les prémaxillaires, déjà réunis ensemble.

Et, chez la plupart des Primates, - chez l'Orang-Outang (Simia

⁽¹⁾ Je réserve le terme narines pour les narines externes; celui de choanes, pour les narines internes. Un seul mot pour une seule chose.

⁽²⁾ A. Goldfuss, Der Schädelbau des Mosasaurus, durch Beschreibung einer neuen Art dieser Gattung erläutert Nov. Act. Acad. Сжв. Leop.-Carol. Nat. Cur. Breslau et Bonn. 1845, pl VI, N.

satyrus), par exemple, — les nasaux sont également synostosés entre eux et métamorphosés en une mince lamelle pincée entre les susmaxillaires.

5. Frontaux. Ils sont pairs et forment un complexe triangulaire. Ils commencent vers le milieu du crâne et se poursuivent sur ½ de sa longueur.

Les frontaux étaient bordés latéralement, comme le prouvent les traces de suture, par les préfrontaux et les postfrontaux : ils ne prenaient donc pas part au contour des orbites. Ils ne contribuaient pas non plus à délimiter le trou pinéal.

6. Arcade supratemporale. Elle est plutôt courte, très grêle et légèrement recourbée, indiquant, par là, de faibles muscles temporaux.

Sa hauteur, comparée à la longueur du crâne, est plus de cinq fois moindre que la hauteur de l'arcade correspondante de Sphenodon.

Sa longueur, estimée de la même façon, est environ la moitié de la longueur de la barre osseuse homologue de Sphenodon.

Or, remarquons que, en raison même de la nature longirostre du crâne, les muscles temporaux du Champsosaure devraient être proportionnellement plus développés que ceux de *Sphenodon*, — ce qui entraînerait, notamment, l'existence d'une arcade supratemporale plus longue et plus puissante.

Comme c'est l'inverse qui a lieu, nous sommes autorisés à dire, ainsi que je l'ai fait plus haut, que l'arcade supratemporale du Champsosaure est courte et grêle.

Cette arcade est composée, à peu près, par moitié du postorbitaire et du squamosal.

La suture postorbito-squamosale est longue et oblique, et c'est le postorbitaire qui chevauche par dessus le squamosal.

7. Narines. Comme le démontrent la forme en cuvette de la face supérieure des prémaxillaires et les canaux susmaxillaires, — les narines étaient subterminales et indivises.

Elles rentraient donc dans le type de celles des Crocodiliens mésosuchiens et eusuchiens.

A leur contour prenaient part les prémaxillaires, les susmaxillaires et les nasaux.

Un mot, à propos de la situation subterminale des narines du Champsosaure.

Il ne saurait y avoir de doute que les Amniotes les plus primitifs furent brévirostres, et qu'ils eurent leurs narines paires et plus ou moins latérales.

Sous l'influence de la vie aquatique, ces narines subirent deux sortes de migrations.

Dans le premier cas, elles s'éloignèrent vers les orbites (1), à la suite d'un énorme développement des prémaxillaires. Exemples : Crocodiliens parasuchiens (2), Plésiosauriens (3), Ichthyosauriens (4), Cétacés.

Dans le second cas, elles se rapprochèrent de l'extrémité libre du museau et devinrent subterminales, puis confluentes. Exemples : Crocodiliens mésosuchiens (5) et eusuchiens (6), Champsosaure.

Il semble que la première disposition soit plus favorable aux types pinnipèdes, car, depuis le début de la période jurassique, on ne la rencontre plus que chez eux.

Inversement, la seconde disposition paraît mieux appropriée aux types fissipèdes, car elle leur est exclusivement réservée.

La première disposition est celle qui permet le mieux à un type pisciforme de venir respirer à la surface, avec une émergence minimum; la seconde réalise le même avantage pour un type aquatique quadrupède.

8. Orbites. Comme dans Lepidosteus, Gavialis et Platanista, les orbites du Champsosaure, d'après les éléments que nous avons pour en juger, devaient être plutôt latérales et petites, — beaucoup plus petites que celles de Sphenodon, par exemple.

Elles étaient limitées, notamment, par les préfrontaux et les postfrontaux, vers le haut; leur bord inférieur était constitué par les susmaxillaires, comme chez Sphenodon.

- (1) Il ne faut, évidemment, pas confondre ce recul avec celui provoqué par l'apparition d'une trompe chez les types terrestres : Elephas, Tapirus, Saïga, Machrauchenia (E. D. Cope. The Litopterna. American Naturalist. 1891, p. 691).
 - (2) K. A. ZITTEL. Handbuch der Palæontologie. Palæozoologie. Vol. III, p. 639.
- (3) T. H. Huxley. A Manual of the Anatomy of Vertebrated Animals. Londres, 1871, p. 210.
 - (4) T. H. Huxley. A Manual, etc., p. 244.
 - (5) E. E. Deslongchamps. Prodrome, etc. (v. supra).
- (6) La division des narines par les nasaux dans les genres Osteolæmus et Alligator (G.-A. Boulenger. Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians, and Crocodiles in the British Museum. Londres, 1889, p. 274) est, selon moi, secondaire. En d'autres termes, les Crocodiliens primitifs eurent les narines séparées par l'apophyse montante des prémaxillaires et les nasaux; puis, les Crocodiliens qui en descendirent eurent les narines indivises, par suite de la disparition de l'apophyse nasale des prémaxillaires; enfin, les formes ultra-brévirostres ont vu, dans le raccourcissement du museau, les nasaux s'avancer au travers des narines confluentes et reconstituer, mais autrement (encore une preuve que l'évolution n'est pas réversible!) la cloison ancestrale.

Elles étaient aussi situées plus en arrière que celles de Sphenodon, car, au lieu que le point milieu de leur bord inférieur soit placé dans la moitié antérieure du crâne, ce point milieu coïncide avec la séparation du tiers postérieur.

- 9. Trou pinéal. Nous n'avons guère de données à son égard. Tout ce que nous pouvons dire, c'est que, si le Champsosaure l'a conservé, il n'est situé, ni dans les frontaux (Iguana), ni à la limite des frontaux et des pariétaux (Uromastix), mais entièrement dans ces derniers (Sphenodon).
- 10. Fosses supratemporales. Les fosses supratemporales devaient être peu spacieuses, en tous cas, beaucoup moins développées que chez Sphenodon.

Car, d'après les matériaux que nous possédons, elles avaient des dimensions très sensiblement plus faibles, toutes proportions gardées, dans le sens longitudinal et dans le sens transversal.

Si on ajoute à cela que, ainsi que nous le démontrerons à propos de la mandibule, les muscles temporaux étaient en régression chez le Champsosaure, — ce qui rend assez vraisemblable que les pariétaux formaient table au sommet du crâne comme dans les Crocodiliens eusuchiens, au lieu de constituer une crête sagittale comme dans Sphenodon, — il y a, là, une nouvelle raison de penser que les fosses supratemporales étaient notamment très étroites.

5. Face inférieure du crâne. 1. Prémaxillaires. Ces os forment l'épanouissement terminal de l'extrémité libre du museau, mais, encore une fois, cet épanouissement est beaucoup moins marqué que chez le Gavial.

Sur la face inférieure, comme sur la face supérieure, du crâne, on peut constater que les prémaxillaires étaient pairs. La suture interprémaxillaire occupe, sur la face palatine, environ \(\frac{1}{14}\) de la longueur totale du crâne.

Les prémaxillaires portent une seule rangée de dents en usage. Ces dents, au nombre de 3 pour chacun d'eux, au lieu d'être soudées entre elles, sur toute leur étendue,—comme c'est le cas chez Sphenodon (1),—sont complètement indépendantes. Ce sont les plus grandes dents de la mâchoire supérieure : elles constituent des sortes de crocs.

Les prémaxillaires sont en relation entre eux avec les susmaxillaires. De même que sur la face supérieure du crâne, nous les avons trouvés tout à fait séparés des nasaux, nous les voyons, sur la face inférieure, parfaitement isolés des vomers, — différence avec Sphenodon, mais

⁽¹⁾ A. Günther. Hatteria, etc., p. 601.

différence uniquement due à la nature longirostre du crâne de Champ-sosaurus.

Les prémaxillaires ne contribuent en aucune façon à délimiter les choanes.

2. Susmaxillaires. Sur la face inférieure du crâne, les susmaxillaires se sont glissés entre les prémaxillaires et les vomers, et il y a, maintenant, une longue suture intersusmaxillaire, qui mesure un peu plus du tiers de la longueur totale de la tête.

Les susmaxillaires portent une seule rangée de dents en usage. Ces dents sont au nombre d'environ 57 pour chaque susmaxillaire. En avant, elles sont très fortes, mais, à partir des choanes, elles décroissent rapidement en volume, pour devenir minuscules.

Par suite, — du rejet (relatif) en arrière des palatins, — de l'écartement des séries dentaires susmaxillaire et palatine, qui sont séparées par plus qu'une simple fente, — de la réduction relative de la série palatine, tant en ce qui concerne le volume des dents isolées que la longueur de la série elle-même (celle-ci ne forme, chez le Champsosaure, que $\frac{1}{5}$ de la longueur de la série susmaxillaire, alors que, chez Sphenodon, elle égale $\frac{1}{2}$ de la longueur de ladite série), — les dents mandibulaires ne mordaient point entre les séries susmaxillaire et palatine, mais vis-à-vis de la série susmaxillaire, avec les dents de laquelle elles alternaient.

Les susmaxillaires sont en relation entre eux, et avec les prémaxillaires, les vomers, les palatins et les ectoptérygoïdiens.

Les susmaxillaires ne contribuent en aucune façon à délimiter les choanes.

3. Vomers. Les vomers sont grêles et commencent un peu au delà de la séparation du tiers antérieur du crâne. Ils s'étendent sur \(\frac{1}{4}\) environ de la longueur de celui-ci.

Réunis le long de la suture intervomérienne, les vomers forment, en avant, une pointe enfoncée entre les susmaxillaires et les palatins. Sur leur moitié postérieure, ils sont évidés le long des choanes, à l'égard desquelles ils jouent le rôle de cloison. En arrière, ils sont rejoints par les ptérygoïdiens.

Les vomers sont couverts, sauf à la pointe antérieure, d'une multitude de petites dents, qui sont particulièrement abondantes dans la région interchoanienne. Ces dents sont distribuées irrégulièrement : parfois, elles forment de multiples rangées avec 3 dents de front; parfois, il n'y a que 2 dents transversalement; parfois, une seule.

Les vomers sont en relation avec les susmaxillaires, les palatins et les ptérygoïdiens.

Ils bordent les choanes sur la moitié environ de leur contour.

Les vomers du Champsosaure diffèrent donc de ceux de Sphenodon en ce qu'ils sont en contact avec les palatins en avant des choanes, et en ce que leur évidement correspond à ces ouvertures respiratoires et non à la suture voméro-palatine. Divergences qui ne dépendent que de l'adaptation du Champsosaure à la vie aquatique, comme nous le verrons plus loin.

Les vomers du Champsosaure diffèrent encore de ceux de Sphenodon, en ce que, chez ce dernier, il n'y a qu'une seule dent sur chaque vomer (1), qui est en contact avec le prémaxillaire correspondant.

A propos des vomers, nous devons faire remarquer que le seul Reptile actuel qui ait une dentition aussi complète que *Champsosaurus*, — au point de vue de la variété des os qui portent les dents, — est *Ophisaurus*. Mais celui-ci est moins formidablement armé que *Champsosaurus*, et sa cloison vomérienne interchoanienne n'est dentifère que dans sa moitié postérieure, au lieu de l'être sur toute son étendue (2).

4. Palatins. Les palatins du Champsosaure sont rejetés latéralement comme ceux de Sphenodon.

Par leur bord interne, ils longent les vomers, les choanes et les ptérygoïdiens; par leur bord externe, les susmaxillaires.

Ils commencent un peu en deçà du milieu du crâne, à compter du museau, et s'étendent sur, environ, - de sa longueur.

Au lieu d'être en contact avec les susmaxillaires par leur extrémité antérieure seulement, comme chez *Sphenodon*, les palatins du Champsosaure sont accolés à ces os tout le long de leur bord externe.

Comme chez Sphenodon, et contrairement à ce qu'on voit chez les Lépidosauriens [= Squamata (3)], et chez les Crocodiliens mésosuchiens et eusuchiens, il n'y a pas de suture interpalatine.

Sauf à la pointe antérieure et à la pointe postérieure, les palatins sont armés de petites dents, qui s'étendent, notamment, le long des choanes.

La série dentaire, d'abord simple, — en avant, — se dédouble au milieu de sa longueur.

- (1) G. Baur. Osteologische Notizen über Reptilien. Zoologischer Anzeiger, 1886, p. 685.
 - G. B. Howes. On Hatteria. Proc. Zool. Soc. London, 1890, p. 358.
- (2) G. A. Boulenger. On the Presence of Pterygoid Teeth in a Tailless Batrachian (Pelobates cultripes), with Remarks on the Localisation of Teeth on the Palate in Batrachians and Reptiles. Proc. Zool. Soc. London. 1890, p. 665
 - (3) E. D COPE. The Origin of the Fittest. Londres, 1887, p. 308.

Les dents palatines, qu'elles forment une ou plusieurs rangées, sont placées sensiblement dans l'axe de l'os qui les porte et sur une sorte de crête que cet os montre en cette région. Elles ne sont donc pas refoulées sur le bord externe, comme chez Sphenodon.

Cela tient, sans doute, à ce que les palatins du Champsosaure, au lieu d'être larges et plats comme ceux de Sphenodon, sont des os étroits.

Les palatins sont en contact avec les susmaxillaires, les vomers et les ptérygoïdiens.

Ils forment la moitié (bords externe et postérieur) du contour des choanes, au lieu de se borner à fermer celles-ci postérieurement, comme chez *Sphenodon*. Encore un simple effet de l'adaptation du Champsosaure à la vie aquatique.

Les palatins sont échancrés postérieurement, pour constituer le bord antérieur de la fontanelle palatine (1).

5. Ptérygoïdiens. Les ptérygoïdiens du Champsosaure sont des os larges et plats, qui se glissent entre les palatins pour aller rejoindre les vomers.

Ils commencent, à peu près, aux 3 de la longueur du crâne, à partir du museau, et s'étendent, environ, sur 1 de longueur de la tête.

Les ptérygoïdiens sont réunis, sur la ligne médiane, dans toute leur étendue, sauf le long de leurs apophyses quadratiques : il n'y a donc pas d'échancrure interptérygoïdienne, mais une longue suture interptérygoïdienne.

Les ptérygoïdiens portent deux groupes de dents minuscules, de la même nature que celles qui couvrent les vomers et les palatins.

Les séries dentaires occupent, ensemble, environ la moitié de la longueur de l'os et commencent immédiatement à son bord antérieur.

Le premier groupe de dents, placé dans le prolongement des dents vomériennes, est plus rapproché de la ligne médiane. Il occupe à peu près le milieu de la largeur du ptérygoïdien. Ses dents sont très irrégulièrement distribuées et peuvent, en certains points, former une triple rangée.

Le second groupe est situé plus en dehors ; il longe le bord externe de chaque os. Il commence, là où le premier groupe finit et s'étend jusqu'aux apophyses ectoptérygoïdiennes. Ses dents sont un peu plus régulièrement distribuées et peuvent, parfois, former une quadruple rangée.

Les ptérygoïdiens présentent, chacun, trois apophyses : ectoptéry-

⁽¹⁾ J'appelle ainsi cette ouverture du palais osseux généralement comprise entre le susmaxillaire, le palatin, le ptérygoïdien et l'ectoptérygoïdien.

goïdienne (au milieu de leur longueur), basisphénoïdale et quadratique (à leur bord postérieur).

Ils sont en contact avec les vomers, les palatins, les ectoptérygoïdiens, le basisphénoïde et les quadratums.

D'après l'état de nos matériaux, il nous est impossible de décider si les ptérygoïdiens étaient surmontés d'épiptérygoïdiens (columelle du crâne), mais cela est très probable.

Je ne puis dire, non plus, si le prétympan [membrane prétympanique (1)] était ossifié, comme chez *Sphenodon* (2), ou non, mais j'incline plutôt pour cette dernière alternative.

Les ptérygoïdiens ne prennent aucune part au contour des choanes, mais ils contribuent à délimiter les fontanelles palatines (du bord desquelles ils sont exclus chez *Sphenodon*) et les fosses infratemporales.

Pourquoi les ptérygoïdiens sont-ils larges, plats et réunis, sur la ligne médiane, dans toute leur étendue, sauf le long de leurs apophyses quadratiques?

Chez les Reptiles, les ptérygoïdiens peuvent être grêles et séparés sur toute leur longueur (Ex. Varanus); ils peuvent être réunis, en avant, suivant une assez courte suture interptérygoïdienne (Ex. Sphenodon); ils peuvent être larges, plats et accolés jusqu'au basisphénoïde (Ex. Crocodiliens eusuchiens, Champsosaure).

Mais l'origine de cette dernière disposition est double : ou elle est provoquée par le recul des choanes; ou elle provient d'un grand développement des muscles ptérygoïdiens.

Le premier cas est celui des Crocodiliens eusuchiens (3); le second, celui du Champsosaure.

En effet, on ne saurait admettre que les choanes aient joué un rôle dans la transformation des ptérygoïdiens de ce dernier animal, puisqu'elles sont situées entièrement en avant d'eux et qu'ils ne prennent pas même part à la délimitation de leur contour.

D'autre part, chez les Reptiles, les éleveurs de la mandibule sont les muscles temporaux et les muscles ptérygoïdiens (internes + externes).

Or, comme nous le verrons plus loin, — par d'autres considérations, — chez le Champsosaure, les premiers sont en régression et les seconds ont, au contraire, subi un accroissement complémentaire.

⁽¹⁾ Je désigne, sous ce nom, « the strong membrane, which, in Lizards in general, extends between the quadrate, the pterygoid, and the skull, and bounds the front walls of the tympanum. » T.-H. Huxley. A Manual, etc., p. 225.

⁽²⁾ T. H. HUXLEY. A Manual, etc., p. 225.

⁽³⁾ L. Dollo. Cinquième Note sur les Dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1884. Vol III, p. 142.

C'est donc bien au grand développement des muscles ptérygoïdiens internes et externes que sont dus les os ptérygoïdiens larges, plats et unis par une longue suture interptérygoïdienne du Champsosaure.

6. Choanes. Elles commencent environ au milieu de la longueur du crâne et mesurent à peu près $\frac{1}{8}$ de cette longueur.

Elles sont longues et étroites, mais moins longues et beaucoup plus étroites que celles de *Sphenodon*, toutes proportions gardées : ce qui devait permettre une occlusion facile.

Les choanes sont limitées par les vomers (en dedans) et les palatins (en dehors).

Elles sont paires, — et non indivises comme chez les Crocodiliens eusuchiens, — et séparées l'une de l'autre par la cloison vomérienne.

Enfin, elles ont une bordure de dents, en dehors comme en dedans.

Si nous les comparons à celles de Sphenodon. par exemple, — qui sont situées tout contre les prémaxillaires, à l'extrémité libre du museau, — nous devons admettre que, chez Champsosaurus, elles ont subi un recul considérable.

Quelle est la signification de ce recul? Quelles sont les causes susceptibles de provoquer un refoulement des choanes en arrière?

Ces causes sont multiples. En voici trois:

- Transformation de la surface du palais en un appareil de mastication. Ex. Lytoloma (1).
- Soustraction des choanes à l'intrusion de certains aliments : proie minuscule encore vivante [Myrmecophaga (2)]; lait [tous les Mammifères (3)].
- (1) L. Dollo. Première Note sur les Chéloniens landéniens (Éocène inférieur) de la Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1886. Vol IV, p. 129.
- R. Lydekker. On a Skull of the Chelonian Genus Lytoloma. Proc. Zool. Soc. London. 1889, p. 60.
- (2) W. H. Flower. An Introduction to the Osteology of the Mammalia. 3d edition (H. Gadow). Londres, 1885, p. 23o.
- (3) Il est clair que les Mammifères, avec leurs prémaxillaires, susmaxillaires et palatins réunis sur la ligne médiane par des lames se détachant du bord alvéolaire pour les premiers, descendent d'ancêtres qui avaient le palais ouvert comme la plupart des Reptiles, c'est-à-dire avec vomers complètement apparents et formant la cloison visible des choanes sur toute leur étendue.

Sous l'influence de quelle cause cette structure a-t-elle été remplacée par celle que nous constatons aujourd'hui?

Ce ne saurait être le mode de vie, puisque tous les Mammifères, quel que soit leur genre d'existence, la possèdent indistinctement.

Je suis porté à croire que la cause que nous recherchons est l'allaitement.

Car, par le recul des choanes, celles-ci se sont trouvées protégées contre l'intrusion du lait.

- Adaptation à la vie aquatique. Ex. Crocodiliens.

Or, il ne saurait être question de la première cause pour le Champsosaure, puisque la surface de mastication est, chez lui, nettement limitée aux mâchoires.

Il ne saurait, davantage, être question de la deuxième cause. En effet, les dents du palais, n'ayant point de vis-à-vis, n'ont, évidemment, pas pour but la division des aliments. Ce sont donc des sortes de crochets destinés à retenir les minuscules proies vivantes qui chercheraient encore à s'échapper après leur introduction dans la bouche. Mais, tout est disposé, chez le Champsosaure, pour que ces proies soient plus particulièrement retenues au niveau des choanes. Le recul de celles-ci n'était, dès lors, pas destiné à les soustraire au contact des aliments. Elles étaient, sans doute, protégées contre ce contact par un appareil valvulaire spécial.

Il ne reste plus, ainsi, que la troisième cause, — la vie aquatique, — et, justement, cette interprétation trouve sa confirmation dans la nature longirostre du crâne.

C'est donc la vie aquatique qui a provoqué le recul des choanes du Champsosaure.

Mais, dans l'adaptation à la vie aquatique, le recul des choanes peut se faire par deux moyens différents :

— Soit par l'allongement des os placés en avant d'elles, ou l'intercalation d'os situés d'abord latéralement. Ex. Belodon (1) (allongement des prémaxillaires).

— Soit en les laissant où elles sont et en créant de nouvelles choanes placées plus en arrière, par la réunion, sur la ligne médiane, de lames secondaires prémaxillaires, susmaxillaires, palatines et ptérygoïdiennes, qui recouvrent les choanes primitives. Ex. Crocodiliens eusuchiens.

A quel type les choanes du Champsosaure appartiennent-elles?

Au premier type. Chez le Champsosaure, les susmaxillaires se sont glissés entre les prémaxillaires et les vomers, puis, s'allongeant démesurément, ont refoulé les choanes en arrière. Dans ce mouvement en avant, les susmaxillaires ont entraîné les palatins, qui sont venus border les choanes extérieurement.

D'autre part, l'état ancestral est, plus ou moins, reproduit dans la malformation connue sous le nom de fissure palatine double. Or, on sait que, chez les enfants atteints de cette malformation, l'allaitement est, pour ainsi dire, impossible avant l'opération (P. Albrecht. Sur les 4 os intermaxillaires, le bec-de-lièvre et la valeur morphologique des dents incisives supérieures de l'homme. Bull. Soc. Anthrop. Brux. 1883, p. 73).

(1) H. v. MEYER. Belodon, etc. Pl. XXXIX.

7. Trous ptérygo-palatins. Il existe, dans le palais de Sphenodon, entre le ptérygoïde et le palatin, un trou, qui, je le suppose, correspond au trou palatin postérieur des Mammifères (1) et sert, comme lui, au passage de rameaux du trijumeau et de vaisseaux sanguins.

Autant que j'en puis juger par le squelette du Musée de Bruxelles, le palais du Champsosaure était dépourvu de ces trous ptérygopalatins.

8. Fontanelles palatines. Elles commencent environ à la séparation du tiers postérieur du crâne et s'étendent sur un peu plus de de sa longueur.

Leur largeur maximum est, approximativement, $\frac{1}{3}$ de leur longueur.

Elles sont situées à une distance de l'axe longitudinal du crâne égale à leur largeur maximum.

Leur forme devait être ovale, plus ou moins comme dans l'Iguane. Elles sont limitées par les palatins, les ptérygoïdiens, les ectoptéry-goïdiens et les susmaxillaires.

Elles diffèrent donc des fontanelles palatines de Sphenodon en ce que :

Celles-ci, sous l'influence du grand développement des muscles temporaux, qui ont refoulé l'arcade ptérygo-ectoptérygo dienne en avant, pour augmenter les fosses infratemporales, — celles-ci sont devenues fissiformes;

Les ptérygoïdiens ne prennent pas part au contour des fontanelles palatines du Reptile néo-zélandais.

9. Fosses infratemporales. Elles commencent un peu au delà du dernier $\frac{1}{4}$ du crâne, un peu en deça du dernier $\frac{1}{5}$.

Elles s'étendent sur environ $\frac{1}{6}$ de la longueur de la tête osseuse. Leur largeur maximum est, à peu près, $\frac{1}{10}$ de cette longueur.

Leur forme est ovoïde, avec le gros bout tourné en avant. Si nous les comparons à celles de *Sphenodon*, nous voyons qu'elles sont beaucoup moins spacieuses, car, chez celui-ci, outre qu'elles commencent un peu au delà de la moitié du crâne, elles mesurent \(\frac{1}{3} \) de sa longueur, comme extension maximum dans les deux sens, longitudinal et transversal. En outre, chez le Reptile néo-zélandais, à raison même de leurs dimensions, les fosses infratemporales ont un aspect triangulaire à angles arrondis.

Les fosses infratemporales du Champsosaure étaient limitées par le jugal, le quadrato-jugal, le quadratum, le ptérygoïdien et l'ectoptéry-

⁽¹⁾ W. H. FLOWER. An Introduction, etc., p. 139.

goïdien. Ce dernier devait être recourbé à angle droit (coudé), pour aller rejoindre le susmaxillaire, qui s'étendait peu au delà du milieu de la fontanelle palatine.

De plus:

Chez Sphenodon, le ptérygoïdien et l'ectoptérygoïdien forment, au niveau de leur suture, une puissante apophyse, qui fait une forte saillie sur le palais osseux. Cette apophyse est constituée de telle façon que le ptérygoïdien en constitue le point culminant et que l'ectoptérygoïdien soit placé en avant de la suture.

Chez Champsosaurus, au contraire, — comme chez Varanus et chez les Mosasauriens (1), d'ailleurs, — il n'y a point d'apophyse faisant une forte saillie sur le palais osseux, à la hauteur de la suture ptérygo-ectoptérygoïdienne.

En outre, à l'inverse de ce que j'ai observé chez les autres Reptiles que j'ai examinés, c'est le ptérygoïdien qui est en avant de la suture ptérygo-ectoptérygoïdienne.

Quelle est la signification physiologique de l'apophyse ptérygoectoptérygoïdienne?

Chez Iguana, où elle est énormément développée, elle sert à l'origine du muscle ptérygoïdien interne. Elle a pris naissance, comme toutes les apophyses musculaires, par suite du mode d'attache très localisé de ce muscle, quand il a atteint un volume suffisant.

Chez Champsosaurus, ou le muscle ptérygoïdien interne devait être, pourtant, extrêmement grand, il n'y a pas d'apophyse ptérygoectoptérygoïdienne. Pourquoi? Parce que, comme chez les Crocodiliens eusuchiens (2), les muscles ptérygoïdiens internes avaient leur origine sur la face dorsale des os ptérygoïdiens étalés en lames et réunis sur la ligne médiane: ils ne pouvaient donc développer aucune apophyse sur la face orale du palais osseux.

En était-il de même chez *Varanus* et chez les Mosasauriens? Je ne le crois pas. Car, là, les os ptérygoïdiens sont proportionnellement grêles et ne sont guère en état d'offrir une surface convenable pour l'attache de muscles ptérygoïdiens puissants. Comme, d'autre part, l'apophyse coronoïde de la mandibule est bien développée, indiquant des muscles temporaux sérieux, il est probable que ceux-ci constituaient les véritables éleveurs de la mandibule, et que les muscles ptérygoïdiens interne et externe étaient en régression : d'où la disparition de l'apophyse ptérygo-ectoptérygoïdienne.

⁽¹⁾ L. Dollo. Note sur l'ostéologie des Mosasauridæ. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1882. Vol. I. Pl. V. fig. 2. b.

⁽²⁾ L. Dollo. Cinquième note, etc. Pl. VI. fig. 5 et 10, k.

D'autre part, on sait que, chez Sphenodon, le susmaxillaire arrive encore, quoique par une simple pointe, à faire partie du contour de la fosse infratemporale.

Enfin, chez le Reptile néo-zélandais, les fosses infratemporales s'étendent, en avant, au delà de l'apophyse ptérygo-ectoptérygoi-dienne tandis que chez Champsosaurus, cela p'avait pas lieu

dienne, tandis que, chez Champsosaurus, cela n'avait pas lieu.

10. Échancrure interptéry goïdienne. Chez Sphenodon, il y a, entre les os ptérygoïdiens, une échancrure, qui, partant de la suture interptérygoïdienne, située en avant, s'étend sur les 3 de la longueur de ces os, abstraction faite de leurs apophyses quadratiques

Par suite de la présence de la longue suture interptérygoïdienne, qui, chez le Champsosaure, réunit les ptérygoïdiens sur toute leur étendue, à l'exception toujours des apophyses quadratiques,— il n'y a point, chez lui, d'échancrure interptérygoïdienne.

6. Crâne proprement dit. 1. Je désigne, sous ce nom, l'occipital, le sphénoïde, l'opisthotique et le prootique.

2. Chez les Crocodiliens eusuchiens, l'apophyse quadratique des ptérygoïdiens et l'apophyse ptérygoïdienne des quadratums (1) s'appliquent intimement sur le crâne proprement dit, qu'elles embrassent.

Chez Sphenodon, le crâne proprement dit est entièrement libre, — tout au plus le prétympan ossifié s'étend-il le long du prootique.

Chez Champsosaurus, le crâne proprement dit est aussi entièrement libre, — d'autant plus que, chez lui, comme nous l'avons signalé ci-dessus, le prétympan n'était vraisemblablement pas ossifié.

3. Chez les Crocodiliens eusuchiens, le rostre sphénoïdal a la forme d'une lame dont l'angle antéro-supérieur est en contact avec les épiptérygoïdiens [= columelles craniennes = alisphénoïdes (2)].

Chez Sphenodon, le rostre sphénoïdal forme une pointe arrondie, complètement indépendante des épiptérygoïdiens.

Il en est de même chez Champsosaurus.

- 4. Chez Sphenodon, le condy le occipital est formé, à la fois, par le basioccipital et les exoccipitaux (3).
- (1) Je propose d'introduire, définitivement, le terme quadratum, au lieu du terme os carré, dans la nomenclature française, et, cela, pour deux raisons : en premier lieu, un seul mot pour une seule chose ; en second lieu, on est, constamment, obligé de retourner à la forme quadratum dans les mots composés (Ex. : art, quadratomandibulaire, ap. quadratique, etc.).
- (2) P. Albrecht .Sur les spondy locentres épipituitaires du crâne, Bruxelles, 1884, р. 20.
- Р. Albrecht. Sur la valeur morphologique de la trompe d'Eustache. Bruxelles, 1884. р. 4.
 - (3) A. Günther. Hatteria, etc., p. 596.

Chez Champsosaurus, il est formé par le basioccipital seul, qui s'étale même latéralement de chaque côté du condyle, les exoccipitaux étant refoulés en avant.

5. Le condyle occipital, au lieu d'être réniforme, comme dans Sphenodon, est sensiblement hémisphérique chez Champsosaurus. — Ce qui indique une plus grande mobilité de la tête.

6. La face supérieure du condyle occipital de Champsosaurus porte une fossette, première indication d'un canal basioccipital médian (1).

7. La face supérieure du basioccipital forme environ la moitié de la longueur de la face supérieure de la base du crâne proprement dit.

Elle peut être divisée en trois régions, qui sont, en allant, d'arrière en avant : la région condylienne, la région exoccipitale et la région basiotique (2).

Chacune de ces régions occupe environ $\frac{1}{3}$ de la longueur de la face supérieure du basioccipital.

La région exoccipitale est très resserrée entre les exoccipitaux.

La région basiotique est plus large et presque entièrement occupée latéralement par les opisthotiques.

8. La face inférieure du basioccipital est très large, puisque sa largeur est triple de sa longueur, et double de la longueur de la face supérieure.

Cette face inférieure se prolonge, latéralement et horizontalement, sous forme de deux cornes, qui s'étendent en arrière aussi loin que le point le plus extrême de la surface articulaire du condyle occipital.

Ces cornes, qui, chez le Champsosaure, sont plus développées que chez aucun autre Reptile, — à ma connaissance du moins, — et que je propose d'appeler apophy ses basilaires du basioccipital, — servent à l'insertion des muscles grands droits antérieurs de la tête (3).

On sait que ces muscles ont leur origine sur les crêtes hypapophysiennes des vertèbres cervicales (4) et produisent la flexion de la tête en avant.

- (I) L. Dollo. Notes d'ostéologie erpétologique. Ann. Soc. scient. Brux., 1885, p. 319.
 - (2) P. Albrecht. Mémoire sur le basiotique. Bruxelles, 1883.
 - (3) A. Günther. Hatteria, etc., p. 596.
 - (4) L. H. Bojanus. Anatome testudinis europaeae. Vilna, 1819-1821, p. 71.
- St George Mivart. Notes on the Myology of Iguana tuberculata. Proc. Zool. Soc. London, 1867, p. 770.
- St George Mivart. On the Myology of Chamæleon parsonii. Proc. Zool. Soc. London, 1870, p. 861.
 - L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 166.

L'origine de l'exagération des apophyses basilaires est probablement la suivante.

Quand le crâne brévirostre des ancêtres du Champsosaure se transforma en crâne longirostre, le ligament de la nuque, — sous l'influence de l'augmentation du poids de la tête, — due, non seulement à un volume plus considérable, mais à l'accroissement de la longueur, — le ligament de la nuque prit un développement énorme, pour soutenir la lourde tête.

Et les muscles grands droits antérieurs, antagonistes de ce ligament, subirent un accroissement correspondant.

D'où les puissantes apophyses basilaires du basioccipital.

9. Le basisphénoïde, vu par sa face inférieure, est en relation avec le basioccipital : d'abord, dans le tiers médian de sa largeur, par la synchondrose basioccipito-basisphénoïdale; puis, latéralement, par deux sortes d'ailes, qui s'appliquent intimement, au moyen d'une suture squameuse, sur les $\frac{2}{5}$ environ de la longueur des apophyses basilaires du basioccipital, dans leur région basilaire, dont elles suivent le contour, — dépassant, d'autre part, la synchrondrose basioccipito-basisphénoïdale d'un tiers de sa largeur.

10. Le basisphénoïde, qui se termine, en avant, par un rostre sphénoïdal dont nous avons défini le type ci-dessus, est lisse et légèrement concave sur sa face inférieure. Quant à ses bords latéraux, ils contribuent à constituer, avec les apophyses basilaires du basioccipital, un contour cordiforme, sans découpures, ni saillies sur les côtés : il en résulte que le basisphénoïde du Champsosaure manque d'apophyses basiptérygoïdes.

Ainsi, tandis que, chez le Champsosaure, les apophyses basilaires du basioccipital sont infiniment plus développées que celles de *Sphenodon*, — chez ce même Champsosaure, les apophyses basiptérygoïdes du basisphénoïde, si bien marquées dans *Sphenodon* et si énormément épanouies chez *Uromastix* qu'elles en sont pédonculées, — ces apophyses basiptérygoïdes du basisphénoïde sont complètement absentes.

Comment donc, alors, les os ptérygoïdiens étaient-ils reliés à la base du crâne? Probablement, au moyen de ligaments.

Et, justement, à la face inférieure du basioccipital, entre le bord postérieur des apophyses basilaires et la suture squameuse basioccipito-basisphénoïdale, — il y a, de chaque côté du plan médian, une fossette, qui paraît bien appropriée pour être considérée comme ayant contenu les masses ligamenteuses qui reliaient les os ptérygoïdiens à la base du crâne.

11. Le tubercule pharyngien, qui se trouve à la base du crâne de Sphenodon, manque à Champsosaurus.

12. Les exoccipitaux sont petits, très rejetés en avant et fort inclinés,

indiquant, par là, un occiput remarquablement oblique.

Comme chez Sphenodon, et contrairement à ce qu'on voit chez Iguana et Uromastix, ils ne prennent aucune part à la formation des apophyses basilaires du basioccipital.

L'exoccipital est percé d'un trou pour la sortie du nerf grand hypo-

glosse.

Les exoccipitaux sont très rapprochés l'un de l'autre sur la face supérieure du basioccipital

rieure du basioccipital.

13. L'obliquité de l'occiput a pour première conséquence l'obliquité du grand trou occipital, qui était limité par le basioccipital, les exoccipitaux et le susoccipital, comme chez Sphenodon, — et non par le basioccipital et les exoccipitaux seulement, comme chez les Crocodiliens eusuchiens, par exemple.

L'obliquité de l'occiput a encore pour conséquence d'augmenter la surface du susoccipital, sans accroître la hauteur de la tête, et d'offrir, au ligament de la nuque et aux muscles releveurs du crâne, une plus large surface d'insertion, — disposition éminemment favorable chez un animal longirostre.

14. Les opisthotiques sont libres, comme chez Sphenodon, c'est-à-

dire non soudés aux exoccipitaux.

Par contre, à l'inverse de ce qu'on voit chez Sphenodon, les opisthotiques ne viennent pas, chez Champsosaurus, buter contre les apophyses basilaires du basioccipital.

Entre l'opisthotique et l'exoccipital, on rencontre un trou (déchiré postérieur), double du trou condylien antérieur, — pour la sortie du

glosso-pharyngien et du pneumogastrique.

Sur la face externe de l'opisthotique s'étalait, sous forme de lame, le prootique, qui n'est représenté, dans le squelette du Musée de Bruxelles, que par un fragment insignifiant.

15. L'apophyse parotique (1), — au lieu d'être dirigée horizontalement, en arrière et en dehors, comme chez Sphenodon, — est dirigée vers le bas, en arrière et en dehors chez Champsosaurus.

7. Quadratum. 1. Le quadratum était-il fixé au crâne chez Champ-sosaurus? Question fondamentale à résoudre.

Et d'abord, les pièces, que je détermine comme quadratums, sontelles bien des quadratums?

⁽¹⁾ T. H. Huxley. A Manual, etc., p. 220. 1891. Mém.

Assurément. Car, quoiqu'elles soient isolées et incomplètes, elles possèdent, toutes deux, leur surface articulaire, — et cette surface articulaire s'adapte parfaitement sur la surface articulaire quadratomandibulaire de la mandibule, — pièce que nous possédons tout entière.

Puisque nous sommes certains d'être en présence du quadratum, comment reconnaître, maintenant, quand cet os est isolé et incomplet, s'il était mobile ou fixé au crâne?

— Quand le quadratum est mobile, il ne se prolonge, dans aucune direction, en une apophyse aliforme.

Quand le quadratum est fixé, il se prolonge, vers le palais osseux, en une apophyse aliforme plus ou moins développée, — apophyse ptérygoïdienne du quadratum.

— Quand le quadratum est mobile, il est relié aux os ptérygoïdiens par une masse ligamenteuse.

Quand le quadratum est fixé, il est relié aux os ptérygoïdiens par une suture, le plus souvent très étendue et squameuse.

- Or, les quadratums du Champsosaure ont :

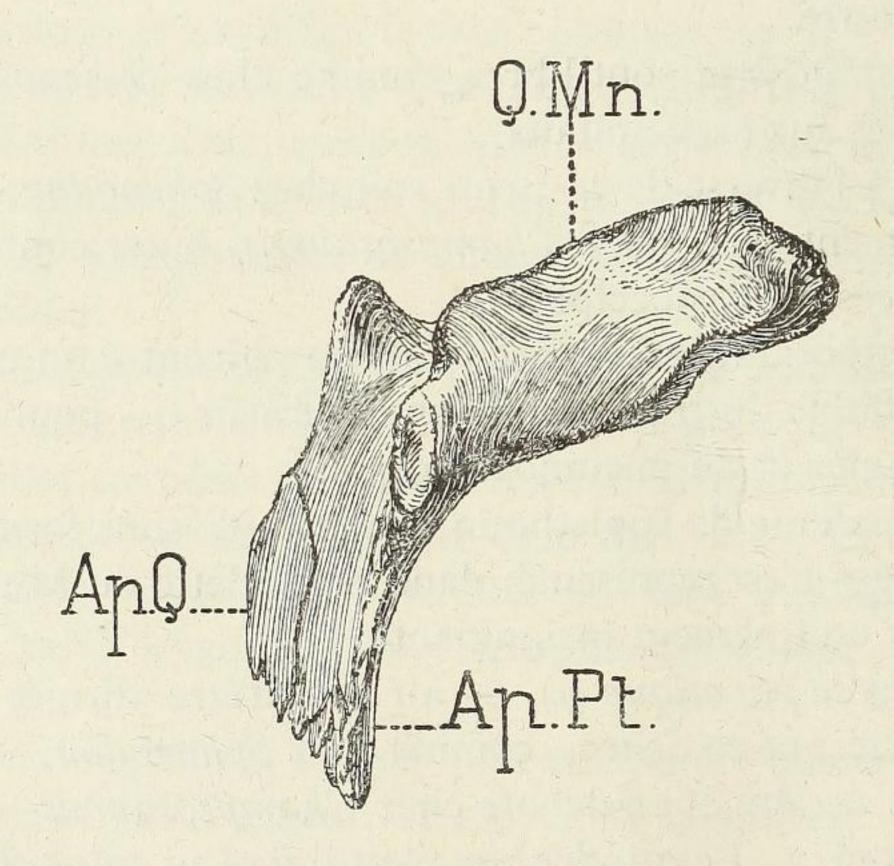


Fig. 1. — Quadratum droit du Champsosaure, vu par l'articulation quadratomandibulaire. Echelle: $\frac{1}{2}$.

Q, Mn. — Surface articulaire quadrato-mandibulaire.

Ap. Q. — Apophyse quadratique du ptérygoïdien.

Ap. Pt. — Apophyse ptérygoïdienne du quadratum.

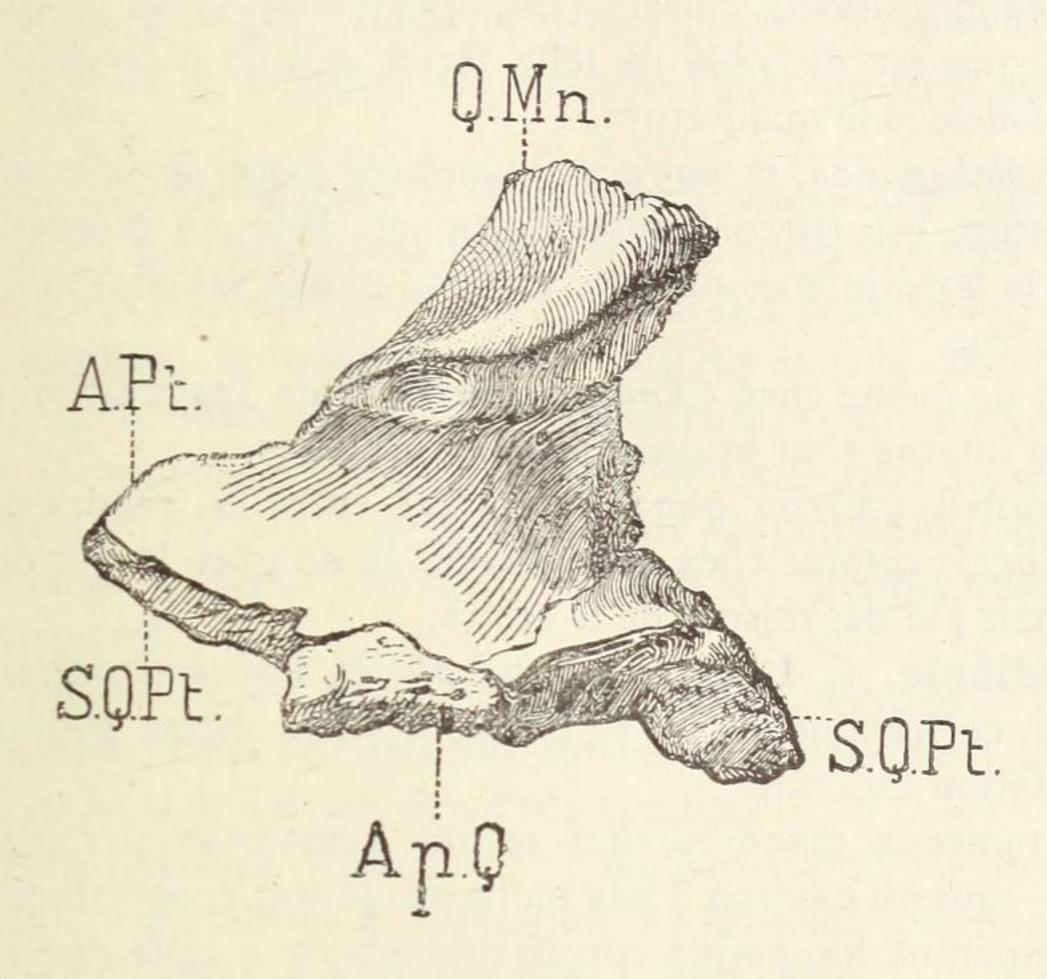


Fig. 2. — Quadratum gauche du Champsosaure, vu par l'apophyse ptérygoïdienne. Echelle: - .

Q. Mn. - Surface articulaire quadrato-mandibulaire.

Ap. Q. - Apophyse quadratique du ptérygoïdien.

A. Pt. — Apophyse ptérygoïdienne du quadratum.

S. Q. Pt. - Suture ptérygo-quadratique.

Une apophyse aliforme, — apophyse ptérygoïdienne du quadratum;

Une suture squameuse, - suture quadrato-ptérygoïdienne;

Et, sur cette suture, pour chacun d'eux, il y a encore un fragment d'os ptérygoïdien, — apophyse quadratique du ptérygoïdien, — qui est resté appliqué.

Il n'y a donc pas le moindre doute : le quadratum de Champsosaurus, comme celui de Sphenodon, était fixé au crâne.

2. Chez Sphenodon, l'apophyse ptérygoïdienne du quadratum et l'apophyse quadratique du ptérygoïdien sont, toutes deux, longues et sensiblement égales. La dernière est loin d'atteindre la surface articulaire quadrato-mandibulaire.

Chez Champsosaurus, l'apophyse ptérygoïdienne du quadratum est assez courte. Par contre, l'apophyse quadratique du ptérygoïdien est très longue et s'étend, en arrière, au delà de la surface articulaire quadrato-mandibulaire.

Chez Champsosaurus, comme chez Sphenodon, la suture quadratoptérygoïdienne est disposée de telle façon que le ptérygoïdien chevauche par-dessus le quadratum.

3. Chez Sphenodon, la surface articulaire quadrato-mandibulaire du quadratum est étirée transversalement. Elle est excavée en son milieu, et le bord interne de cette sorte de poulie est plus saillant que le bord externe.

Il en est de même chez *Champsosaurus*, mais l'excavation centrale et la saillie interne sont beaucoup moins accusées.

- 4. Y avait-il un trou quadratique (1) entre le quadratum et le quadrato-jugal, comme chez Sphenodon? Je ne puis le décider absolument, mais j'ai des raisons de le croire.
- 8. Mandibule. 1. La forme générale et l'ornementation de la mandibule correspondent, naturellement, à la forme générale et à l'ornementation du crâne.
- 2. Les rameaux mandibulaires se font remarquer par leur faible hauteur, qui est environ 3 fois moindre, toutes proportions gardées et en comparant les points correspondants, que celle des rameaux mandibulaires de Sphenodon.
- 3. Cette hauteur varie peu, chez *Champsosaurus*, de la symphyse à l'articulation quadrato-mandibulaire. Chez *Sphenodon*, au contraire, les variations de hauteur des rameaux de la mandibule sont considérables.
- 4. Les rameaux mandibulaires du Champsosaure appellent encore l'attention par leur direction sensiblement rectiligne, dans une vue de profil, et l'absence de tout relèvement en arrière, relèvement qui est si accusé chez les Crocodiliens eusuchiens, par exemple.
- 5. Chez Sphenodon, les rameaux mandibulaires sont unis, par une masse ligamenteuse, sur moins de $\frac{1}{10}$ de leur longueur, et forment ensemble un contour parabolique, dans une vue de dessus ou de dessous, tel que l'écartement maximum des rameaux égale un peu plus des $\frac{3}{4}$ de la longueur de chacun d'eux, projetée sur le plan médian.

Chez Champsosaurus, les rameaux mandibulaires sont unis par une longue suture, qui s'étend sur un peu moins de la moitié de leur longueur, — suture le long de laquelle ils conservent un trajet rectiligne, après quoi ils prennent une allure cordiforme, dans une vue de dessus

⁽¹⁾ L. Dollo. Quatrième note sur les Dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883. Vol. II, p. 238.

⁻ G. Baur, Notizen, etc., Zoologischer Anzeiger, 1886, p. 685.

ou de dessous, telle que l'écartement maximum des rameaux égale un peu plus de $\frac{1}{4}$ de la longueur de chacun d'eux, projetée sur le plan médian.

6. A l'extrémité antérieure de la symphyse mandibulaire du Champsosaure, il y a un épanouissement terminal horizontal des rameaux, qui correspond à l'épanouissement terminal des prémaxillaires.

7. Les éléments dentaire et splénial entrent dans la composition de la symphyse mandibulaire du Champsosaure, — qui se comporte, à cet égard, comme tous les Reptiles longirostres, — tandis que l'élément dentaire seul prend part à la formation de la symphyse mandibulaire de Sphenodon, — qui se comporte, à cet égard, comme tous les Reptiles brévirostres.

8. La mandibule de Sphenodon possède une apophyse coronoïde très développée; celle de Champsosaurus en est totalement dépourvue.

Quelle est la signification de cette structure?

En d'autres termes, l'absence d'apophyse coronoïde est-elle, toujours, un signe certain de la régression des muscles temporaux?

Évidemment, non. Car, chez les Téléosauriens (1), qui ont une mandibule sans apophyse coronoïde, mais chez lesquels il y a d'énormes fosses supratemporales, une crête sagittale et des os ptérygoïdiens fort étroits (indiquant de faibles muscles ptérygoïdiens internes et externes),—les muscles temporaux étaient certainement très développés.

Par contre, chez les Crocodiliens eusuchiens, qui ont aussi une mandibule sans apophyse coronoïde, mais chez lesquels les fosses supratemporales sont minuscules, les pariétaux étalés en table au sommet du crâne et les os ptérygoïdiens fort larges (indiquant d'énormes muscles ptérygoïdiens internes et externes, —ce que confirme l'observation directe), — les muscles temporaux sont en régression (ce que la dissection vérifie également).

En conséquence, quand l'absence d'apophyse coronoïde à la mandibule coïncide avec un développement spécial des muscles ptérygoïdiens internes et externes, il y a lieu de penser que, dans le système des éleveurs de la mâchoire inférieure, ceux-ci agissent comme compensateurs des muscles temporaux,— et que ces derniers sont en régression.

Or, chez le Champsosaure, comme nous le verrons dans un instant, les muscles ptérygoïdiens internes et externes étaient assurément très volumineux. Il est donc extrêmement vraisemblable que, chez ce Reptile, les muscles temporaux étaient en régression.

⁽¹⁾ L. Dollo. Cinquième note, etc., p. 142.

D'ailleurs, je l'ai démontré depuis longtemps (1), le Reptile actuel le plus voisin de *Champsosaurus* est *Sphenodon*. Mais, chez ce dernier, où les muscles temporaux sont fort développés, ils sont d'un type qui donne naissance à une apophyse coronoïde. Il est donc infiniment probable que, si les muscles temporaux de *Champsosaurus* avaient été volumineux, ils auraient été du même type, — et non de celui des Téléosauriens, — et auraient également donné naissance à une apophyse coronoïde. Puisqu'il n'en est rien, j'en conclus, une fois de plus, que : l'absence d'apophyse coronoïde à la mandibule du Champsosaure indique une régression des muscles temporaux.

9. Quand on examine de profil la mandibule du Champsosaure, on observe, sur la face externe, à mi-hauteur du rameau, commençant immédiatement contre la surface articulaire quadrato-mandibulaire et s'étendant sur ½ de la longueur de la mâchoire inférieure, une très forte crête, — évidemment destinée à l'insertion des muscles ptérygoïdiens internes, — et indiquant, par son développement, que ces muscles étaient très volumineux, — ce que confirme l'état des os ptérygoïdiens, étalés en lames et réunis, sur la ligne médiane, dans toute leur longueur, sauf le long de leurs apophyses quadratiques, comme ceux des Crocodiliens eusuchiens, qui, comme on le sait, servent, notamment, à l'origine d'énormes muscles ptérygoïdiens internes.

Ainsi se trouve justifiée l'assertion, émise plus haut, que, dans le système des éleveurs de la mandibule du Champsosaure, les muscles ptérygoïdiens internes et externes jouaient un grand rôle et agissaient comme compensateurs des muscles temporaux en régression.

10. Les 6 éléments ordinaires de la mandibule des Reptiles sont présents et distincts chez le Champsosaure : dentaire, coronoïde, angulaire, surangulaire, articulaire et splénial.

11. Pour la compréhension de ce qui va suivre, je déclare que, selon moi, chez *Sphenodon*, l'angulaire de M. Baur (2) est le splénial, et réciproquement.

Je base mon interprétation sur la comparaison de Sphenodon et de Champsosaurus: chez les Reptiles longirostres, c'est toujours l'élément splénial qui entre dans la symphyse mandibulaire; or, le seul élément de la mandibule de Sphenodon qui puisse être comparé au splénial de Champsosaurus est celui que M. Baur appelle angulaire.

⁽¹⁾ L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 160.

⁽²⁾ G. BAUR. The Lower Jaw of Sphenodon. AMERICAN NATURALIST. 1891, p 489.

12. Le trou surangulo-dentaire de la mandibule de Sphenodon (1) manque complètement à Champsosaurus.

13. Chez Sphenodon, la gouttière meckelienne n'est recouverte que sur une petite portion de son parcours, par l'élément coronoïde.

Chez Champsosaurus, au contraire, elle est complètement fermée par les éléments splénial et coronoïde, sauf en arrière, où elle reste ouverte sur $\frac{1}{5}$ de la longueur de la mandibule. Et il n'y a point d'ouverture angulo-spléniale, sur la face interne du rameau mandibulaire, comme chez les Crocodiliens eusuchiens, par exemple.

14. Il semblerait résulter de la description de M. Baur que la surface articulaire quadrato-mandibulaire de la mandibule de Sphenodon serait uniquement constituée par l'élément articulaire. Je ne puis vérifier le fait sur la mandibule de Sphenodon que j'ai devant moi, les éléments angulaire, surangulaire et articulaire y étant indistincts.

Quoi qu'il en soit, la surface articulaire quadrato-mandibulaire de la mandibule de *Champsosaurus* est nettement composée des éléments articulaire et surangulaire.

15. Un grand nombre de Lacertiliens (Iguana, Chlamydosaurus) possèdent, à la mandibule, en arrière de l'articulation quadrato-mandibulaire, une forte apophyse : l'apophyse post-articulaire; d'autres en sont dépourvus (Amphisbænidæ) (2).

Tous les Crocodiliens (Parasuchiens + Pseudosuchiens (3) + Mésosuchiens + Eusuchiens) ont une apophyse post-articulaire plus ou moins développée.

Dans les Rhynchocéphaliens, il y a des types avec apophyse postarticulaire bien développée (Hyperodapedon) (4) et d'autres qui eu sont privés (Sphenodon) (5).

(1) A. GÜNTHER. Hatteria, etc., p. 606.

(2) P Gervais. Recherches sur l'ostéologie de plusieurs espèces d'Amphisbènes. Ann. Sc. Nat. Zoologie. 1853 Vol. XX, p 293.

— W. Peters. Ueber eine neue Art und Gattung der Amphisbaenoiden, Agamodon anguliceps, mit eingewachsenen Zähnen, aus Barava (Ostafrica) und über die zu den Trogonophides gehörigen Gattungen. Sitzgsb. Akad. Wiss. Berlin. 1882, p. 321.

— W. Peters. Reise nach Mossambique. Zoologie. III. Amphibien. Berlin. 1882. p. 85.

— C. Smalian. Beiträge zur Anatomie der Amphisbæniden. Zeits. f. wiss. Zoologie. 1884. Vol. XLIII, p. 126.

(3) K. A. ZITTEL. Handbuch, etc. Palæozoologie. Vol. III, p. 644.

(4) T. H. Huxley Hyperodapedon, etc., p 684.

(5) A. GÜNTHER. Hatteria, etc., p. 600.

Il en est de même dans les Labyrinthodontes (1) (Trematosaurus et Loxomma).

Il en est encore de même dans les Téléostéens (2) (Pachyrhizodus et Empo).

Champsosaurus se comporte, à cet égard, comme Sphenodon : il manque complètement d'apophyse post-articulaire.

Quelle est la signification de cette apophyse?

Elle sert à l'insertion des muscles abaisseurs de la mandibule : le digastrique et le ptérygoïdien postérieur (ce dernier non décrit antérieurement).

Comme c'est le ptérygoïdien postérieur qui donne naissance à l'apophyse post-articulaire, c'est donc par suite de la régression de ce muscle que l'apophyse a disparu chez Sphenodon et chez Champsosaurus.

Et, en effet, par la dissection, on constate que, chez le premier, le ptérygoïdien postérieur est très réduit et soudé au ptérygoïdien interne.

L'étude de l'évolution de l'apophyse post-articulaire de la mandibule est très importante.

Car elle permet, non seulement de démontrer que le tympanique est le quadratum des Mammifères, mais encore d'expliquer, — chose qui a étonné tout le monde jusqu'à présent, sans qu'on ait même pu essayer d'en trouver la cause, — comment et pourquoi le quadratum, d'abord mandibulifère et tympanifère, est devenu uniquement tympanifère.

C'est ce que j'exposerai en détail dans mon prochain mémoire : Le Quadratum des Mammifères.

16. Chez Champsosaurus, l'élément dentaire, considéré dans son extension maximum, forme plus des $\frac{3}{4}$ et moins des $\frac{4}{5}$ de la longueur totale de la mandibule; chez Sphenodon, il en constitue les $\frac{11}{12}$, s'étendant, ainsi, beaucoup plus loin en arrière.

Chez Champsosaurus, l'extension maximum a lieu le long du bord alvéolaire, et l'élément dentaire se continue peu au delà des dents; chez Sphenodon, l'extension maximum a lieu en arrière du trou surangulo-dentaire, et l'élément dentaire se continue, au delà des dents, sur plus du $\frac{1}{3}$ de sa longueur dans le prolongement du bord alvéolaire et sur une longueur égale en arrière du trou surangulo-dentaire, — soit, en tout, plus du $\frac{1}{3}$ de sa longueur.

⁽¹⁾ L. C. Miail. Report on the Labyrinthodonts of the Coal-measures. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1873. Bradford, p. 236

⁽²⁾ E. D. Cope. The Vertebrata of the Cretaceous of the West. Rep. U. S. Geol. Surw. Territ. Vol. II, 1875, p. 228.

Chez Champsosaurus, l'élément dentaire se prolonge le long de l'élément coronoïde, mais il n'atteint pas la moitié de la longueur de celui-ci; chez Sphenodon, l'élément dentaire longe aussi l'élément coronoïde, mais il le dépasse, en arrière, d'une quantité égale à sa longueur.

Chez Champsosaurus, l'élément dentaire n'occupe toute la hauteur de la face externe de la mandibule que sur un peu plus de $\frac{1}{3}$ de la longueur de celle-ci, puis il est longé inférieurement par l'élément splénial sur un peu plus de $\frac{1}{5}$, par l'élément angulaire sur un peu plus de $\frac{1}{10}$ aussi ; chez Sphenodon, l'élément dentaire occupe toute la hauteur de la face externe de la mandibule sur un peu plus de $\frac{1}{2}$ de la longueur de celle-ci, puis il est longé supérieurement par l'élément coronoïde sur environ $\frac{1}{8}$, puis il occupe de nouveau toute la hauteur sur environ $\frac{1}{8}$ aussi, puis il est longé supérieurement par l'élément surangulaire sur à peu près $\frac{1}{5}$.

Chez Champsosaurus, l'élément dentaire n'apparaît point du tout sur la face interne de la mandibule : il y est recouvert par les éléments splénial et coronoïde; chez Sphenodon, l'élément dentaire est visible sur la face interne de la mandibule : d'abord, au-dessus de la gouttière meckelienne qu'il longe supérieurement jusqu'à l'élément coronoïde, puis au-dessous de ladite gouttière qu'il longe inférieurement, mais seulement sur la moitié de sa longueur, après quoi il est bordé supérieurement par l'élément splénial et disparaît sous celui-ci juste à l'androit où l'élément coronoïde vient le rejoindre.

l'endroit où l'élément coronoide vient le rejoindre.

Chez Champsosaurus, l'élément dentaire forme les 4 de la longueur de la symphyse; chez Sphenodon, il en forme la totalité.

Chez Champsosaurus, l'élément dentaire porte environ 60 dents; chez Sphenodon, il en contient tout au plus 20.

Sur la dentition, voir plus haut.

Remarquons seulement que : chez *Champsosaurus*, les dents les plus fortes sont à l'extrémité libre de la mandibule et qu'il y a une décroissance continue d'avant en arrière ; tandis que, chez *Sphenodon*, à l'exception des dents symphysiennes, les dents les plus fortes sont en arrière et la décroissance a lieu d'arrière en avant.

Notons encore que, chez *Champsosaurus*, l'élément dentaire n'a pas d'échancrure surangulo-dentaire, puisque le trou surangulo-dentaire de *Sphenodon* y est absent.

Enfin, constatons que, chez Champsosaurus, l'élément dentaire est en contact avec les éléments coronoïde, splénial, angulaire et surangulaire, — tandis que, chez Sphenodon (1), il n'est en contact qu'avec les éléments coronoïde, splénial (angulaire, Baur) et surangulaire.

17. Chez Champsosaurus, l'élément coronoïde est une languette osseuse, qui commence un peu au delà des $\frac{2}{3}$ de la mandibule (comptés à partir du museau) et qui se prolonge sur environ $\frac{1}{7}$ de sa longueur; chez Sphenodon, l'élément coronoïde est une lame triangulaire, qui commence un peu au delà de la moitié de la mandibule et qui se prolonge aussi sur environ $\frac{1}{7}$ de sa longueur.

Chez Champsosaurus, l'élément coronoïde est invisible sur la face externe de la mandibule; chez Sphenodon, l'élément coronoïde est visible sur la face externe de la mandibule, où il forme le bord antéro-supé-

rieur de l'apophyse coronoïde.

Chez Champsosaurus, comme chez Sphenodon, l'élément coronoïde contribue à fermer la gouttière meckelienne. Mais, tandis que, chez Champsosaurus, il est recouvert par l'élément splénial sur son bord inférieur, chez Sphenodon, au contraire, ce même bord inférieur s'étale sur les éléments splénial et angulaire.

Chez Champsosaurus, l'élément coronoïde longe les éléments dentaire et surangulaire dans le prolongement du bord alvéolaire; chez Sphenodon, il ne longe que l'élément dentaire dans ce prolongement.

Chez Champsosaurus, l'élément coronoïde est en contact avec les éléments dentaire, surangulaire et splénial; chez Sphenodon, il est en contact avec les éléments dentaire, surangulaire, angulaire et splénial.

18. Chez Champsosaurus, l'élément splénial entre dans la symphyse mandibulaire sur $\frac{1}{5}$ de la longueur de cette symphyse; chez Sphenodon, il n'entre point du tout dans la symphyse mandibulaire et son extrémité antérieure en est éloignée d'une longueur égale à $\frac{1}{4}$ de la longueur de la mandibule.

Chez Champsosaurus, l'élément splénial ferme la gouttière meckelienne jusqu'à l'élément coronoïde; chez Sphenodon, il la laisse ouverte et forme la moitié de son bord inférieur.

Chez Champsosaurus, l'élément splénial est visible sur la face externe de la mandibule, dont il forme le bord inférieur sur presque la moitié de la longueur de ladite mandibule; chez Sphenodon, il est presque invisible sur la face externe.

Chez Champsosaurus, l'élément splénial occupe toute la hauteur de la mandibule sur la face interne, en avant de l'élément coronoïde; chez Sphenodon, l'élément splénial n'occupe toute la hauteur en aucun point de la face interne de la mandibule.

⁽¹⁾ G. Baur. Lower Jaw of Sphenodon, etc., p. 490.

Chez Champsosaurus, l'élément splénial s'arrête à la séparation du dernier $\frac{1}{5}$ de la mandibule; chez Sphenodon, il en atteint presque l'extrémité postérieure.

Chez Champsosaurus l'élément splénial est en contact avec les éléments dentaire, coronoïde et angulaire; chez Sphenodon, il est en contact avec les éléments dentaire, coronoïde, angulaire et surangulaire.

19. Chez Champsosaurus, l'élément surangulaire commence à peu près au dernier tiers de la mandibule et s'étend jusqu'à son extrémité postérieure; chez Sphenodon, il commence un peu au delà du dernier tiers et s'étend aussi jusqu'à l'extrémité postérieure de la mandibule.

Chez Champsosaurus, l'élément surangulaire n'est point échancré antérieurement, puisque le trou surangulo-dentaire de Sphenodon n'existe pas chez ce Reptile.

Chez Champsosaurus, l'élément surangulaire porte, sur la face externe, une forte crête longitudinale, pour l'insertion du muscle ptérygoïdien interne: cette crête manque à l'élément surangulaire de Sphenodon.

Chez Champsosaurus, l'élément surangulaire ne s'unit pas, en arrière de l'élément articulaire, avec l'élément angulaire; cette union a lieu chez Sphenodon.

Chez Champsosaurus, l'élément surangulaire n'est pas en relation avec l'élément splénial; chez Sphenodon, il y est.

Chez Champsosaurus, l'élément surangulaire fait partie de l'articulation quadrato-mandibulaire; il n'en serait pas ainsi chez Sphenodon.

Chez Champsosaurus, l'élément surangulaire est en relation avec les éléments dentaire, coronoïde, angulaire et articulaire; chez Sphenodon, avec les éléments dentaire, coronoïde, angulaire, articulaire et splénial.

20. Chez Champsosaurus, l'angulaire est visible sur les \(\frac{3}{8}\) environ de la longueur de la face externe de la mandibule, où il commence à peu près aux \(\frac{2}{5}\), à compter du museau, et s'étend jusqu'à l'élément articulaire, formant le bord inférieur de la mandibule sur \(\frac{1}{7}\) de sa longueur; chez Sphenodon, l'angulaire est invisible sur la face externe de la mandibule.

Chez Champsosaurus, l'angulaire devient visible, sur la face interne, en arrière des éléments coronoïde et splénial, et il va buter, postérieurement, contre l'élément articulaire, ce qui l'empêche de rejoindre l'élément surangulaire derrière l'articulation quadrato-mandibulaire; chez Sphenodon, l'élément angulaire commence au coronoïde et

s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de la mandibule, où il atteint l'élément surangulaire.

Chez Champsosaurus, l'élément angulaire est en relation avec les éléments dentaire, splénial, surangulaire et articulaire; chez Sphenodon, avec les éléments splénial, surangulaire, articulaire et coronoïde.

21. Chez Champsosaurus, l'élément articulaire est très petit, puisqu'il ne s'étend pas sur 1/25 de la longueur de la mandibule; chez Sphenodon, il mesure entre - et - de cette longueur.

Chez Champsosaurus, l'élément articulaire atteint, sur le bord interne, l'extrémité postérieure de la mandibule; chez Sphenodon, il est complètement embrassé, en arrière, par les éléments angulaire et surangulaire.

Chez Champsosaurus, l'élément articulaire ne forme qu'une partie de l'articulation quadrato-mandibulaire; chez Sphenodon, il en constituerait la totalité.

Chez Champsosaurus, comme chez Sphenodon, l'élément articulaire est en relation avec les éléments angulaire et surangulaire.

Chez Champsosaurus, comme chez Sphenodon, - et contrairement à ce qu'on voit chez Uromastix, Varanus, Iguana, — l'élément articulaire ne se prolonge plus en avant pour aller rejoindre l'élément splénial.

22. Existe-t-il, chez Champsosaurus, un groupe d'éléments cantonné dans une région déterminée de la mandibule?

Avant de répondre à cette question, et pour en comprendre l'intérêt, remarquons ce qui suit.

Chez Iguana et chez Varanus (1), la moitié antérieure de la mandibule est formée par les éléments dentaire et splénial, et le premier de ces éléments ne s'étend guère au delà de la série dentaire. Nous avons, évidemment, affaire, ici, à un état primitif, dont sont dérivés les autres.

Chez Agamodon (2), par suite du grand développement de l'élément dentaire, les autres éléments [coronoïde + surangulo-articulaire (articulaire, Peters) + angulo-splénial] sont refoulés à l'extrémité postérieure de la mandibule, où ils ne forment plus qu'une simple frange, sur la face externe.

⁽¹⁾ G. CUVIER. Recherches sur les ossemens fossiles. Paris, 4º éd, 1836. Vol. X, p. 43.

⁻ R. OWEN. On the Rank and Affinities in the Reptilian Class of the Mosasauridæ. Quart. Journ. Geol. Soc. London. 1877, p. 700.

⁽²⁾ W. Peters. Agamodon, etc., p. 325.

Chez Trimeresurus (1), au contraire, par suite du grand développement du complexe angulo-surangulo-articulaire (articulaire, Boulenger), l'élément dentaire est refoulé à l'extrémité antérieure de la mandibule, dont il ne forme même plus le tiers de la longueur.

Chez Sphenodon, il y a un développement exagéré de l'élément dentaire, d'avant en arrière. Cet élément s'étend considérablement au delà de la série dentaire, presque jusqu'à l'extrémité postérieure de la mandibule. Combiné au splénial, qui a subi un développement analogue, le dentaire refoule l'angulaire et le surangulaire à l'extrémité postérieure de la mandibule et les disjoint sur presque toute leur longueur. Sous cette poussée, l'angulaire et le surangulaire se réunissent en arrière de l'articulaire.

Chez Champsosaurus, il ya aussi un développement exagéré des éléments dentaire (il s'étend sur plus des 3 de la mandibule) et splénial, mais ce développement a eu lieu d'arrière en avant, dans la transformation du crâne brévirostre en crâne longirostre. Il résulte de là que, bien que les éléments dentaire et splénial s'étendent loin au delà de la moitié antérieure de la mandibule, ils n'ont pas refoulé les éléments angulaire et surangulaire en arrière à un pareil degré que chez Sphenodon, et surtout ils ne les ont pas disjoints, ni amenés à se réunir en arrière de l'élément articulaire.

Chez Champsosaurus, donc, à l'exception du dentaire et du splénial, tous les éléments sont cantonnés au delà des $\frac{2}{5}$ postérieurs de la mandibule.

23. Nous avons dit, plus haut, que la mandibule du Champsosaure renfermait les 6 éléments usuels, et qu'ils étaient distincts : la chose est importante à constater, car il n'en est pas toujours ainsi.

Chez Sphenodon, par exemple, les éléments angulaire, surangulaire et articulaire sont synostosés entre eux, à partir d'un certain âge (spécimens de MM. Günther et Brühl, et celui que j'ai devant les yeux).

24. A ce propos, remarquons que la mandibule des Amniotes tend, dans son évolution, à devenir d'une seule pièce. Mais cette limite peut être atteinte par des voies différentes.

En effet:

Ou les 6 éléments persistent et se soudent entre eux, directement ou après avoir formé des complexes isolés :

⁽¹⁾ W. T. Blanford. The Fauna of British India: G.-A. Boulenger. Reptilia and Batrachia. Londres, 1890, p. 417.

Exemple: mandibule des Oiseaux(1), qui, ontogénétiquement, passe par les phases suivantes:

- 1. 6 éléments isolés dans chaque moitié de la mandibule;
- complexe bidentaire + 2 complexes angulo-surangulo-coronoïdeo-splénio-articulaires;
- 3. mandibule d'une seule pièce.

Ou 5 des 6 éléments deviennent rudimentaires et disparaissent (Agamodon nous montre comment), et toute la mandibule est ossifiée par le dentaire, en deux moitiés (droite et gauche), dont l'ossification s'est étendue partout, avant que les points osseux correspondant aux autres éléments aient apparu (2). Puis, les deux moitiés se soudent. Exemple: Mammifères.

Ainsi, chez les Oiseaux, la soudure des deux moitiés de la mandibule est antérieure à la réunion des divers éléments; chez les Mammifères, au contraire, il n'y a plus qu'un seul élément dans chaque rameau quand les deux moitiés de la mandibule se réunissent.

La mandibule des Oiseaux est un complexe dento-angulo-surangulocoronoïdeo-splénio-articulaire; la mandibule des Mammifères est un vaste dentaire ayant ossifié, par usurpation (3), les régions de la mandibule primitivement occupées par les autres éléments.

25. D'autre part, il y a trois types de mandibules de Reptiles:

Celles qui renferment les 6 éléments normaux (Iguana, par exemple); Celles qui renferment plus de 6 éléments [Iguanodon (4), par exemple, — avec son os présymphisien];

Celles qui renferment moins de 6 éléments.

Parmi ces dernières, il y a encore lieu de distinguer :

Celles où les éléments manquants sont devenus rudimentaires et ont réellement disparu;

Celles où les éléments manquants n'ont disparu qu'en apparence et se sont soudés à d'autres.

Ces deux catégories peuvent, d'ailleurs, se combiner. Ainsi, dans la

(1) T. H. Huxley. A Manual, etc., p. 288.

(2) Car la croissance d'un organe n'est limitée que par la résistance qu'oppose la croissance des organes adjacents

C'est ce qu'on voit très bien, en tératologie, où la micrognathie supérieure entraîne la campylognathie inférieure (P. Albrecht. Basiotique, etc., p. 11, et P. Albrecht. Bec-de-lièvre, etc., p. 88).

(3) P. Albrecht. Note sur un sixième costoïde cervical chez un jeune Hippopotamus amphibius. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1882. Vol. I, p. 199.

Parfois, chaque rameau de la mandibule des Mammifères peut se composer de plusieurs pièces (P. Albrecht. Ueber die cetoide Natur der Promammalia. Anatomischer Anzeiger. 1886, p. 343).

(4) L. Dollo. Quatrième note, etc., p. 226.

mandibule de beaucoup d'Ophidiens, le coronoïde et le splénial sont devenus rudimentaires et ont réellement disparu, tandis que l'angulaire, le surangulaire et l'articulaire se sont soudés pour former un complexe angulo-surangulo-articulaire.

Mais je reviendrai sur ce sujet à une autre occasion.

26. L'allongement considérable de l'élément dentaire du Champsosaure se comprend aisément : il a pris naissance dans la transformation du crâne brévirostre en crâne longirostre.

L'allongement de l'élément dentaire de Sphenodon est d'une autre nature : c'est un envahissement qui tend à substituer le dentaire aux autres éléments et à produire une mandibule d'une seule pièce.

L'allongement de l'élément dentaire de l'Iguanodon est encore différent : il a pour but de prolonger la série dentaire, et, comme conséquence, le rejet de l'apophyse coronoïde en dehors du bord alvéolaire (1).

IV. PHYLOGÉNIE. — 1. Le Champsosaure est, à première vue, tellement gavialoïde, qu'il importe d'établir, avant tout, que ce Reptile n'est pas un Crocodilien longirostre, même parasuchien.

Je ferai voir, ensuite, que c'est simplement un Rhynchocéphalien adapté à la vie fluviatile.

Après quoi, je rechercherai ses relations phylogénétiques avec les autres Rhynchocéphaliens.

- 2. Mais Champsosaurus se distingue immédiatement des Crocodiliens, même parasuchiens, en ce que:
- 1. Ses dents appartiennent, par leur mode d'implantation, à la série acrodonte, et non à la série thécodonte;
- 2. Il a des dents sur le palais, caractère inconnu à tous les Crocodiliens;
 - 3. Ses côtes dorsales sont du type erpétospondylique (2), —

(1) L. Dollo. Quatrième note, etc., p. 226.

(2) Qu'on admette que l'extrémité proximale de ces côtes soit un capitulo-tuberculum, ou simplement un tuberculum, — cela ne change rien à la distance qui sépare, au point de vue des articulations costo-vertébrales, le Champsosaure des Crocodiliens.

- T. H. Huxley. A. Manual, etc., p. 196.

— Р. Albrecht. Note sur la présence d'un rudiment de proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883. Vol. II, p. 190.

- L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 168.

- G Baur. The Ribs of Sphenodon. American Naturalist. 1886, p. 981.

et non des types ornithospondylique (1) ou suchospondylique (2);

4. Il est complètement dépourvu d'armure dermique (3).

Sans compter qu'il est, en outre, très aisé de montrer que le Champsosaure est un tout autre Reptile que tel ou tel Crocodilien déterminé: Belodon ou les Metriorhynchidæ, par exemple.

- 3. Champsosaurus est un Rhynchocéphalien (4), car:
- (1) L. Dollo. Quatrième note, etc., p. 245.
- (2) T. H. HUXLEY. A Manual, etc., p. 196.
- L. Dollo. Quatrième note, etc., p. 245.
- (3) Il est très important de distinguer, en Morphologie, non en Taxonomie, quand un caractère est absent, s'il n'a jamais existé, ou s'il a disparu.

Ainsi, Champsosaurus, qui n'a aucun caractère des Crocodiliens, et qui manque d'armure dermique, n'a vraisemblablement jamais eu cette armure; — en tous cas, on ne saurait le considérer comme un Crocodilien qui l'a perdue.

Les Metriorhynchidæ, au contraire, qui ont tous les caractères des Crocodiliens, à l'exception de l'armure dermique (K.-A. ZITTEL. Handbuch, etc. Palæozoologie. Vol. III, p. 067), doivent simplement être regardés comme des Crocodiliens ayant perdu cette armure.

Champsosaurus manque donc d'armure dermique, parce qu'il n'en a jamais possédé, — et les Metriorhynchidæ, parce qu'ils n'en ont plus. L'absence n'est pas équivalente dans les deux cas et distingue le Champsosaure aussi bien des Metriorhynchidæ que des autres Crocodiliens.

Appliquant cette manière de voir dans une autre direction, il est possible de dire que la chlorophylle est un des caractères des Végétaux, — bien qu'il y ait des animaux en possédant et des plantes qui en sont privées. Car les Animaux qui en portent ne la possèdent pas en propre, mais par symbiose, — et les Végétaux qui en manquent l'ont simplement perdue.

(4). M. E.-D. Cope, qui découvrit le Champsosaure, fut le premier à reconnaître ses affinités avec les Rhynchocéphaliens: il proposa même de le placer dans un sous-ordre spécial de ce groupe, les Choristodera (E.-D. Cope. Extinct Reptiles, etc., p. 348). Malheureusement, plus tard, trompé par les descriptions erronées de M. V. Lemoine, il rapprocha, bien à tort, comme je l'ai démontré (E.-D. Cope. The Choristodera. American Naturalist, 1884, p. 815; L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 157), le Champsosaure des Mosasauriens.

En 1884 (L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 160), j'ai prouvé que « les Rhynchocéphaliens sont les Sauropsides qui approchent le plus du Champsosaurus. » Mais, surestimant la valeur des divergences qui séparent le Champsosaure de Sphenodon, je proposai de placer le premier de ces Reptiles dans un ordre particulier, les Simædosauriens. Une étude plus approfondie m'a convaincu que le Champsosaure doit rentrer dans les Rhynchocéphaliens.

D'autre part, MM. G. A. Boulenger (Zoological Record. Londres, 1884. Vol. XXI, p. 8 Rept.) et G. Baur avaient reconnu la nature rhynchocéphalienne du Champsosaure, et le second, surtout, avait excellemment dit : « Champsosaurus ist nichts Anderes wie ein an das Wasserleben angepasster Rhynchocephale. » (G. Baur. Notizen, etc. Zoologischer Anzeiger. 1886, p. 735; G. Baur. On the phylogenetic Arrangement of the Sauropsida. Journal of Morphology. 1887. Vol. 1, p. 100).

- 1. Il a un quadratum fixé au crâne;
- 2. Il a des côtes dorso-lombaires erpétospondyliques articulant avec les neurapophyses et le centre de chaque vertèbre;
 - 3. Il a une dentition de la série acrodonte;
 - 4. Il a un plastron (sternum abdominal);
 - 5. Il manque d'armure dermique;
 - 6. Il a un corps lacertiforme et des membres fissipèdes;
 - 7. Il a des vertèbres amphicœles;
- 8. Il a des vomers rejoignant les ptérygoïdiens, tandis que les palatins sont refoulés latéralement;
 - 9. Il a des dents sur le palais;
- 10. Il a une ceinture scapulaire composée de : 2 omoplates + 2 coracoides (non fenestrés) (1) + 2 clavicules + 1 interclavicule (en T);
- 11. Il n'a pas de vertèbres lombaires, et son sacrum est formé de deux vertèbres;
 - 12. Ses prémaxillaires, droit et gauche, restent séparés.

Les divergences qui séparent Champsosaurus de Sphenodon, — que j'ai pris constamment comme terme de comparaison au cours de ma description, — on voit, maintenant, pourquoi, — sont d'ordre secondaire : elles s'expliquent par l'adaptation du Champsosaure à la vie fluviatile, adaptation que démontre, notamment, la nature longirostre de son crâne.

4. Puisque le Champsosaure n'est qu'un Rhynchocéphalien, comparons-le, maintenant, aux autres Rhynchocéphaliens, et, pour que cette comparaison soit fructueuse, bornons-nous à considérer les Rhynchocéphaliens bien définis, c'est-à-dire ceux les mieux préservés et les mieux étudiés.

Ce sont:

- 1. Sphenodon, Gray (1831).
- 2. Proterosaurus, v. Meyer (1832) (2).
- 3. Rhynchosaurus, Owen (1842) (3).
- (1) L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 172.
- (2) H. v. Meyer. Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechstein-Formation. Frankfurt a/M. 1856.
- H. G. Seeley. Researches on the Structure, Organization, and Classification of the Fossil Reptilia. I. On Protorosaurus Speneri. Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1887. Vol. 178 (B), p. 187.

Je crois qu'il n'y a plus guère de doute, aujourd'hui, que le Proterosaurus est bien un Rhynchocéphalien (G. A. Boulenger. On British Remains of Homæosaurus, with Remarks on the Classification of the Rhynchocephalia. Proc. Zool. Soc. London. 1891, p. 167).

(3) T. H. Huxley. Hyperodapedon, etc., p. 689

- 4. Homæosaurus, v. Meyer (1847) (1).
- 5. Hyperodapedon, Huxley (1859) (2).
- 6. Palæohatteria, Credner (1888) (3).

et:

- 7. Champsosaurus, Cope (1876).
- 5 De quelle nature sera notre comparaison? S'il s'agissait de déterminer des homologies, la correspondance des os du crâne de Champsosaurus et de ceux des autres Rhynchocéphaliens, par exemple, elle serait d'ordre purement morphologique. Mais, puisque ce travail est déjà fait, notre comparaison sera d'ordre phylogénétique, c'est-à-dire aura pour but d'établir les liens généalogiques qui rattachent le Champsosaure aux autres Rhynchocéphaliens.
- 6. Et d'abord, remarquons que, toute question de temps mise à part, Champsosaurus ne saurait être l'ancêtre d'aucun des Rhynchocéphaliens énumérés ci-dessus. En effet, ce Reptile, ayant un crâne longirostre, ne peut avoir donné naissance à des formes dont le crâne est brévirostre, puisque le crâne longirostre dérive du crâne brévirostre, et que l'évolution n'est pas réversible (4).
- 7. Remarquons, ensuite, qu'aucun des Rhynchocéphaliens ci-après désignés ne saurait, d'autre part, être l'ancêtre de Champsosaurus, ni même être considéré comme très voisin de cet ancêtre : Sphenodon, Rhynchosaurus, Homæosaurus, Hyperodapedon, Palæohatteria.

C'est ce que démontre, sans aller plus loin, l'examen de la dentition.

Car:

En ce qui concerne le mode d'implantation, Champsosaurus en est encore au stade protoacrodonte, tandis que Sphenodon, Rhynchosaurus, Homwosaurus, Hyperodapedon, Palæohatteria en sont déjà au stade euacrodonte, ou même partiellement au stade pseudanodonte, — et l'évolution n'est pas réversible;

En ce qui concerne le mode de localisation, Champsosaurus a

(1) L. v. Ammon. Ueber Homæosaurus Maximiliani. Abhand. math. phys. Cl. k. bayer. Ak. d. Wiss. 1885. Vol. XV, 2, p. 497.

(2) T. H. Huxley. Hyperodapedon, etc., p. 675.

- (3) H. Credner. Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. VII. Palæohatteria longicaudata. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. 1888, p, 490.
- G. Baur. Palæohatteria, and the Proganosauria. Amer. Journ. Sc. (Silliman). 1889. Vol XXXVII, p. 310.
- G. A. Boulenger. A New Permian Rhynchocephalian Reptile. Nature. 1889. Vol. XXXIX, p. 562.
- (4) L. Dollo. Sur la Morphologie des côtes. Bull. Scient. Giard. 1892. Vol. XXIV, p. 9.

encore des dents sur le prémaxillaire, le susmaxillaire, l'élément dentaire de la mandibule, le vomer, le palatin et le ptérygoïdien, — tandis que Sphenodon, Rhynchosaurus, Homæosaurus, Hyperodapedon, Palæohatteria n'ont plus une dentition aussi complète, — et l'évolution n'est pas réversible;

En ce qui concerne le mode de spécialisation de certaines dents, Champsosaurus a encore ses dents prémaxillaires distinctes de l'os sous-jacent et isolées les unes des autres, — tandis qu'il n'en est plus ainsi chez Sphenodon, Rhynchosaurus, Homæosaurus, Hyperodapedon, — et l'évolution n'est pas réversible.

- 8. Puisque *Proterosaurus*, en ce qui concerne l'implantation, la localisation et la spécialisation des dents, est aussi primitif que *Champsosaurus*, étudions s'il n'y aurait pas d'autres concordances dans l'ostéologie de ces Rhynchocéphaliens. Je vais énumérer toutes celles que j'ai rencontrées, bien que je n'ignore pas que tous les caractères examinés n'ont pas une égale importance, et que nous avons encore beaucoup à apprendre sur le Reptile permien, comme sur son congénère crétacé et éocène.
- 1. Dentition. En ce qui concerne le mode d'implantation, Proterosaurus (1) et Champsosaurus en sont, tous deux, au stade protoacrodonte.

Pour ce qui est de la localisation, *Proterosaurus* (2) et *Champso-saurus* ont encore, tous deux, des dents sur le prémaxillaire, le susmaxillaire, l'élément dentaire de la mandibule, le vomer, le palatin et le ptérygoïdien.

En ce qui regarde la spécialisation, Proterosaurus et Champso-

(1) « Zwischenkiefer, Oberkiefer und Unterkiefer mit spitzen, conischen Zähnen versehen, welche zwar aufgewachsen sind, jedoch durch eine Umwallung der Knochenbasis, wie die Zähne der Stegocephalen in seichte Alveolen gelangen. » K. A. Zittel. Handbuch, etc. Palæozoologie. Vol. III, p. 593.

C'est exactement ce qu'on voit chez le Champsosaure.

(2) H. G. SEELEY. Protorosaurus, etc., p. 195.

Je sais bien que MM. H. Credner (Palæohatteria, etc., p. 554) et G. A. Boulenger (A New Permian, etc., p. 564) font des réserves quant aux observations de M. H. G. Seeley. Cependant, il y a une concordance générale telle, entre la restauration du palais de Proterosaurus par le professeur de King's College (H. G. Seeley, Proterosaurus, etc., p. 205) et ce qu'on voit chez Champsosaurus, — par lequel M. Seeley n'a pu être impressionné, puisqu'il n'a jamais eu le squelette du Musée de Bruxelles sous les yeux et que la reconstitution de M. V. Lemoine est absolument trop fautive pour avoir pu lui servir, eût-il voulu l'utiliser, — que je ne puis, — jusqu'à preuve indiscutable du contraire, — admettre qu'il s'agisse, là, d'un simple effet du hasard.

saurus ont, aussi, tous deux, les dents prémaxillaires distinctes de l'os sous-jacent et isolées les unes des autres.

Chez Proterosaurus, comme chez Champsosaurus, les dents vomériennes forment de multiples rangées tout le long de la cloison interchoanienne, et au delà, — et les dents palatines forment une rangée unique le long de la moitié antérieure du bord externe des choanes.

2. Forme générale du crâne. Proterosaurus n'est pas un Rhynchocéphalien longirostre (l'élément splénial, notamment, n'entre point, chez lui, dans la symphyse mandibulaire) et, pourtant, comparé aux autres Rhynchocéphaliens, — Champsosaurus excepté, — il a un museau relativement allongé.

Il me semble occuper, par rapport à Sphenodon, Rhynchosaurus, Homæosaurus, Hyperodapedon, Palæohatteria, la même situation, — en ce qui concerne la forme générale du crâne, — que : Iguana à l'égard d'Amblyrhynchus (1), ou Crocodilus à l'égard d'Alligator.

Champsosaurus serait donc la forme longirostre des Rhynchocéphaliens; Proterosaurus, la forme brévirostre; et les autres, les formes ultra-brévirostres.

D'autre part, les formes longirostres dérivent des formes brévirostres par allongement du museau; et les formes ultra-brévirostres dérivent des formes brévirostres par raccourcissement du museau.

S'il en est réellement ainsi, *Proterosaurus*, — en ce qui concerne la forme générale du crâne, — est infiniment mieux placé qu'aucun autre Rhynchocéphalien pour être considéré comme l'ancêtre de *Champso-saurus*, — puisque l'évolution n'est pas réversible.

- 3. Palais osseux. Chez Proterosaurus, comme chez Champsosaurus, les palatins sont refoulés latéralement, et les vomers rejoignent les ptérygoïdiens (2).
- 4. Choanes. Chez Proterosaurus, comme chez Champsosaurus, les choanes sont placés vers le milieu de la face inférieure du crâne; elles sont étroites et allongées; leur longueur égale environ $\frac{1}{8}$ de la longueur du crâne; elles sont limitées, extérieurement, par les palatins, et, intérieurement, par les vomers; elles portent une bordure de dents en dehors comme en dedans (3).
- 5. Mandibule. Chez Proterosaurus, comme chez Champsosaurus, la mandibule est dépourvue d'apophyse coronoïde; l'élément splénial est très volumineux et s'étend fort loin en avant; l'élément angulaire

⁽¹⁾ R. Owen. Mosasauridæ, etc., p. 702.

⁽²⁾ H. G. Seeley. Protorosaurus, etc., p. 195.

⁽³⁾ H. G. SEELEY. Protorosaurus, etc., p. 195.

est visible sur la face externe de la mandibule, où il est surmonté, sur une étendue assez considérable, par l'élément surangulaire; l'élément articulaire est petit (1).

6. Vertèbres. Chez Proterosaurus, comme chez Champsosaurus, toutes les vertèbres post-cervicales sont amphicœles, et il n'y a pas de vertèbres lombaires (2).

Selon M. Huxley (3), le cou de *Proterosaurus* pourrait avoir contenu 9 vertèbres, comme celui du Champsosaure. D'après H. v. Meyer (4), 16 pourrait être le nombre des vertèbres dorso-lombaires de *Proterosaurus*: comme chez le Champsosaure. De part et d'autre, il y a 2 vertèbres sacrées (5).

- 7. Côtes. Chez Proterosaurus, comme chez Champsosaurus, les côtes cervicales (6) sont bicipitales; et les côtes dorso-lombaires (7), unicipitales
- 8. Hypapophyses. Chez Proterosaurus (8), comme chez Champ-sosaurus, il n'y a d'hypapophyses qu'entre les plus antérieures des vertèbres cervicales.
- 9. Hæmapophyses (9). Chez Proterosaurus (10), comme chez Champsosaurus, les hæmapophyses sont post-centrales (intervertébrales).
- 10. Plastron. Je ne vois pas de différence essentielle entre le plastron de Proterosaurus et celui de Champsosaurus: au contraire, tous deux manquent de la pièce médiane anguleuse de Sphenodon (11), et les éléments y sont disposés par paires.
- 11. Ceinture scapulaire. Non seulement la ceinture scapulaire de Proterosaurus, comme celle de Champsosaurus, se compose de: 2 omoplates + 2 coracoïdes + 2 clavicules + 1 interclavicule, mais
 - (1) H. G. Seeley. Protorosaurus, etc., p. 196 et Pl. XV.
 - (2) H. v. Meyer. Saurier, etc., pp. 26 et 28.
 - (3) T. H. Huxley. A Manual, etc., p. 227.
 - (4) H. v. Meyer. Saurier, etc., p. 28.
 - (5) H. G. Seeley. Protorosaurus, etc., p. 198.
 - (6) G. A. Boulenger. Homæosaurus, etc., p. 172.
 - (7) H. v. MEYER. Saurier, etc., p. 28.
 - (8) G. A. Boulenger. Homæosaurus, etc., p. 172.
 - (9) L. Dollo. Côtes, etc., p. 5.
 - (10) H. v. Meyer. Saurier, etc., p. 28.

(11) « Die zahlreichen Bauchrippen.... besassen keine deutliche winkelförmige Biegung. » H. v. Meyer. Saurier, etc., p. 26.

D'autre part, bien que le Musée de Bruxelles possède plus de 40 éléments, dont un certain nombre absolument complets, du plastron du Champsosaure, — aucun ne présente l'inflexion de la pièce médiane impaire de Sphenodon.

le coracoïde de *Proterosaurus*, est du même type spécial que le coracoïde de *Champsosaurus* (1).

On se rappelle que j'ai distingué (2) trois catégories de coracoïdes chez les Reptiles:

- Forme allongée, rappelant une hache: Crocodiliens mésosuchiens et eusuchiens, Chéloniens, Champsosaurus.
- Forme arrondie, circulaire ou demi-circulaire : Sphenodon, Mosasauriens, Dinosauriens, etc.
- Forme fenestrée, découpée par de profondes échancrures : Lacertiliens en général.

Proterosaurus, comme Champsosaurus, a un coracoïde appartenant à la forme allongée.

- 12. Humérus. Chez Proterosaurus (3), comme chez Champsosaurus, l'humérus s'élargit très fort aux deux extrémités, particulièrement à l'extrémité inférieure. De part et d'autre, il porte une gouttière ectépicondylienne.
- 13. Bassin. Chez Proterosaurus (4) et chez Champsosaurus, les os du bassin sont larges et plats, et non allongés, comme chez Sphenodon, l'ischium et le pubis, notamment.
- 14. Armure dermique. Malgré l'opinion contraire de M. H. G. Seeley (5), je persiste à croire, avec H. v. Meyer (6), que, comme Champsosaurus, Proterosaurus était privé d'armure dermique.
- 15. Taille. Il n'y a pas jusqu'à la taille qui rapproche Proterosaurus et Champsosaurus. Le premier, selon H. v. Meyer (7), pouvait atteindre 2^m50 de long: c'est à peu près la taille du second.
 - (I) H. v. MEYER. Saurier, etc. Pl. I, fig. 1.
 - (2) L. Dollo. Simcedosaurien, etc., p. 172.
- (3) H. v Meyer. Saurier, etc., p. 27. « Der Oberarm breitet sich gegen die beiden Enden, zumal gegen den Vorderarm hin, stark aus. »
- H. v. MEYER n'a pas vu la gouttière ectépicondylienne de *Proterosaurus*, mais elle est très bien représentée sur ses planches : Pl. I, fig. 1 et Pl. IX.
 - L. Dollo. Simædosaurien, etc., p. 174.
 - (4) H. v. Meyer. Saurier, etc., p. 27.
- « ...das Becken.... grosse platte Knochen enthielt Schambein und Sitzbein scheinen Knochen gewesen zu seyn, die an einem Ende fächerförmig, an dem anderen, das zur Bildung der Beckenpfanne bestimmt war, mehr stielförmig gebildet sich darstellten ».

C'est exactement comme chez le Champsosaure, dont je figurerai le bassin sous peu.

- G. A. Boulenger. Homæosaurus, etc., p. 171.
- (5) H. G. Seeley. Proterosaurus, etc., p. 200.
- (6) H. v. MEYER. Saurier, etc., p. 28.
- (7) H. v. MEYER. Saurier, etc., p. 28.

- 9. Je crois donc que, comme je l'avais fait pressentir il y a huit ans (1), Champsosaurus présente d'étroites affinités avec Proterosaurus. Est-ce à dire que celui-ci soit l'ancêtre immédiat de celui-là? Évidemment, non : ses vertèbres cervicales opisthocœles (2) et ses côtes cervicales filiformes (3) suffiraient à l'en empêcher. Mais, d'après moi, Proterosaurus est extrêmement voisin de la souche qui a donné naissance au Champsosaure.
- 10. Il résulte de ce qui précède que je ne saurais admettre la classification des Rhynchocéphaliens de M. G. A. Boulenger (4). En effet, Champsosaurus y est complètement éloigné de Proterosaurus. Pour moi, les Rhynchocéphaliens forment 4 groupes :

I. Proterosauridæ.
2. Champsosauridæ.

II. 3. Palæohatteriidæ.

III. 4. Hatteriidæ.
5. Homæosauridæ.

IV. \ 6. Rhynchosauridæ.

Je m'abstiens de les nommer, pour éviter de créer des noms nouveaux dans une classification qu'un avenir prochain perfectionnera, sans doute, encore.

11. Il me reste, maintenant, à donner une diagnose de Champsosaurus, complétant et rectifiant celle que j'ai publiée en 1884 (5).

CHAMPSOSAURUS, E. D. Cope.

- 1. Crâne et mandibule. Longirostres. Quadratum fixé. Dentition protoacrodonte. Dents sur le prémaxillaire, le susmaxillaire, l'élément dentaire de la mandibule, le vomer, le palatin, le ptérygoïdien. Narines subterminales et indivises. Choanes situées au milieu de la face inférieure du crâne et séparées par une mince cloison dentifère (vomers). Prémaxillaires pairs. Vomers rejoignant les ptérygoïdiens, et palatins refoulés latéralement.
 - (1) L Dollo. Simædosaurien, etc., p. 160
 - (2) H. G. Skeley. Protorosaurus, etc., p. 197.
 - G. A. Boulenger. Homæosaurus, etc., p. 172.
 - (3) H v. MEYER. Saurier, etc., p. 26.
 - (4) G. A. Boulenger. Homæosaurus, etc., p. 171.
 - (5) L. Dollo Simædosaurien, etc., p. 154.

Élément splénial de la mandibule entrant dans la symphyse. Pas d'apophyse coronoïde. Pas d'apophyse post-articulaire.

- 2. Colonne vertébrale. Vertèbres légèrement amphicœles ou biplanes. Pas de vertèbres lombaires. Sacrum de deux vertèbres. Côtes cervicales bicipitales. Côtes dorso-lombaires unicipitales. Seulement deux hypapophyses: proatlanto-atlantique et atlanto-axoïdienne. Hæmapophyses post-centrales (intervertébrales).
- 3. Ceintures. Ceinture scapulaire constituée par deux omoplates, deux coracoïdes (allongés), deux clavicules et une interclavicule (en T).

Ceinture pelvienne composée de deux iliums, deux ischiums, deux pubis; chacun de ces os étant larges et plats et prenant part à la formation de l'acetabulum.

- 4. Sternum. Cartilagineux, non conservé.
- 5. Corps. Lacertiforme.
- 6. Membres. Fissipèdes. Membres antérieurs massifs, mais plus courts que les postérieurs. Phalanges unguéales rappelant celles des Crocodiliens.
- 7. Plastron. Manque de l'élément anguleux impair de Sphenodon. Est donc composé de pièces disposées par paires.
 - 8. Armure dermique. Nulle.
- 9. Distribution stratigraphique. Crétacé supérieur et Éocène inférieur.
 - 10. Distribution géographique. États-Unis, France, Belgique.
- V. ETHOLOGIE. 1. Comme son crâne longirostre, ainsi que la nature de ses narines et de ses choanes, puis ses membres fissipèdes, en témoignent, le Champsosaure était un Reptile fluviatile : c'était donc un Rhynchocéphalien adapté à la vie fluviatile, comme l'annonce le titre de ce travail.
- 2. Et, en effet, d'autre part, quoique ses restes se rencontrent, en Belgique, dans des dépôts marins littoraux (Landénien inférieur) (1), ils y sont associés avec des débris d'êtres franchement fluviatiles (Trionyx).
- 3. La nature de la dentition du Champsosaure montre que cet animal devait être ichthyophage.
 - 4. Bien que les ossements du Champsosaure aient été recueillis, -
- (1) A. Rutot. Sur la position stratigraphique des restes de Mammifères terrestres recueillis dans les couches de l'Éocène de Belgique. Bull. Acad. Roy. Belg. 1881. Vol. I, p. 24.

aux États-Unis (1), en France (2), en Belgique (3), — dans des couches tertiaires contenant des ossements de Crocodiliens, — ceux-ci appartenaient toujours à des types brévirostres.

Il ne semble donc pas que notre Rhynchocéphalien longirostre ait jamais été en concurrence avec les Crocodiliens longirostres. Par conséquent, ce ne serait pas l'avantage que ceux-ci auraient pu avoir sur lui, dans la lutte pour l'existence, qui aurait provoqué son extinction.

(1) E. D. COPE Tertiary Vertebrata, etc., p. 151.

(2) V. Lemoine. Recherches sur les Oiseaux fossiles des terrains tertiaires inférieurs des environs de Reims. Reims, 1881, p. 77.

(3) A. Rutot. Sur la position, etc., p. 32.



PLANCHE VI.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI.

Fig. 1. — Crâne du Champsosaure, vue palatine. Echelle: - 1.

D. - Dent de la mâchoire supérieure.

d. — Pointe d'une dent brisée de la mandibule, pour montrer que les dents de la mâchoire inférieure mordaient entre les dents de la mâchoire supérieure.

Pmx. - Prémaxillaire.

Na. - Nasaux.

Vo. - Vomer.

Pl. - Palatin.

Pt. - Ptérygoïdien.

Ap. Ept. - Apophyse ectoptérygoïdienne du ptérygoïdien.

Ap. Sph. - Apophyse basisphénoïdale du ptérygoïdien.

Ap. Q. - Apophyse quadratique du ptérygoïdien.

Bsph. - Basisphénoïde.

Bo. — Basioccipital.

Co. — Condyle occipital.

Ch. - Choanes.

F. p. - Fontanelle palatine.

F. it. — Fosse infratemporale.

R. — Rostre sphénoïdal.

S. Bsph. Bo. - Synchondrose basioccipito-basisphénoïdale.

Ap. b. - Apophyse basilaire du basioccipital.

F. Bpt. - Fossette basiptérygoïdienne.

Fig. 2. — Mandibule du Champsosaure, vue de profil. Echelle: 1.

c. — Croc mandibulaire.

d. - Dent mandibulaire.

S. — Symphyse mandibulaire.

Cr. — Crête ptérygoïdienne (pour l'insertion du muscle ptérygoïdien interne).

Q. Mn. - Surface articulaire quadrato-mandibulaire.

D. — Dentaire.

Sp. - Splénial.

Ang. - Angulaire.

Sur. — Surangulaire.

Ar. - Articulaire.

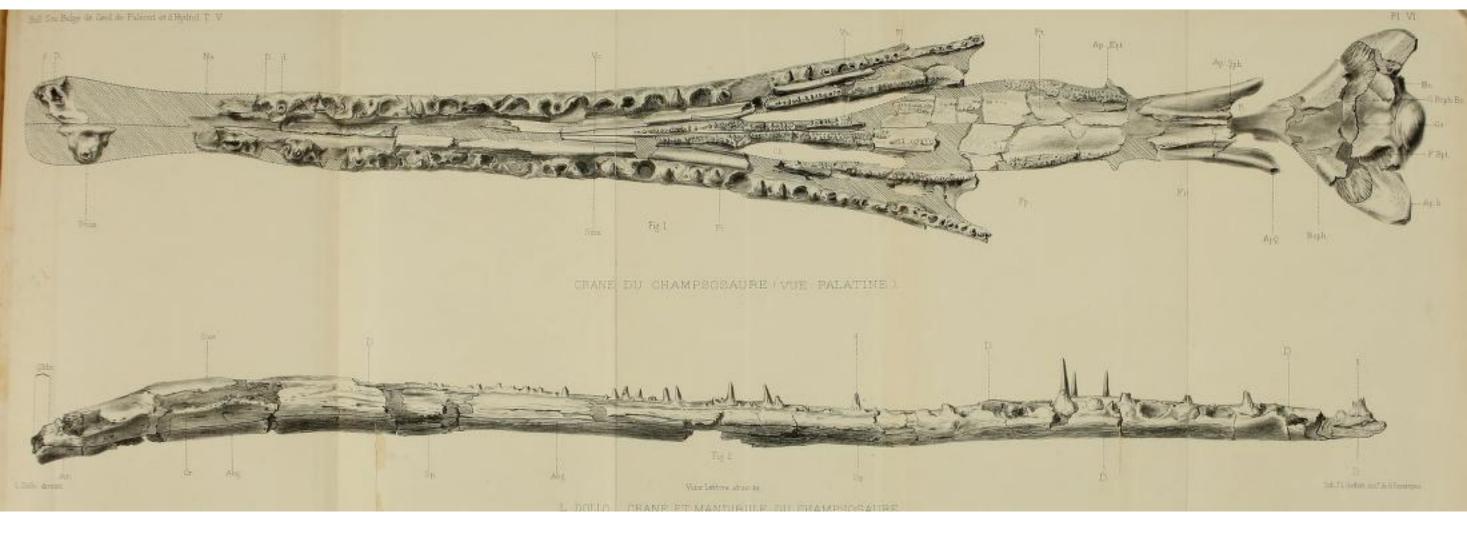


PLANCHE VII.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII.

Mandibule du Champsosaure, vue de dessus. Echelle: 1/1.

c. — Croc mandibulaire.

d. — Dent mandibulaire.

S. — Symphyse mandibulaire.

Cr. — Crête ptérygoïdienne (pour l'insertion du muscle ptérygoïdien interne).

Q. Mn. - Surface articulaire quadrato-mandibulaire.

D. — Dentaire.

Sp. — Splénial.

Ang. - Angulaire.

Sur. — Surangulaire.

Ar. - Articulaire.

C. — Coronoïde.

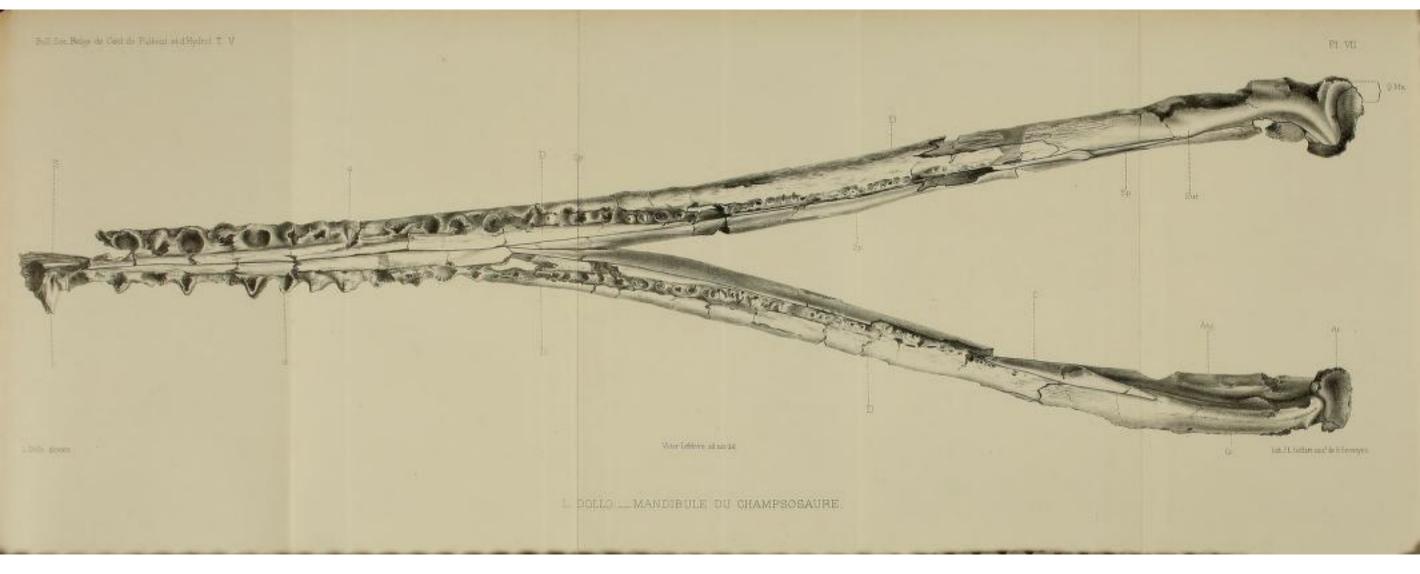


PLANCHE VIII.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII.

Mandibule du Champsosaure, vue de dessous. Echelle: 1/1.

- c. Croc mandibulaire.
- d. Dent mandibulaire.
- S Symphyse mandibulaire.
- Cr. Crête ptérygoïdienne (pour l'insertion du muscle ptérygoïdien interne).
- D. Dentaire.
- Sp. Splénial.
- Ang. Angulaire.
- Sur. Surangulaire.
- Ar. Articulaire.
- C. Coronoïde.

