

Description ostéologique de l'arrière-crâne de *Rhabdodon* (Dinosauria, Euornithopoda) et implications phylogénétiques

MARIE PINCEMAILLE-QUILLEVERE¹, ERIC BUFFETAUT² et FRÉDÉRIC QUILLEVERE³

Mots clés. – Dinosaures, Euornithopoda, *Rhabdodon*, Arrière crâne, Ostéologie, Maastrichtien, France.

Résumé. – Deux gisements situés sur la commune de Cruzy (Hérault, France), dont les associations fauniques indiquent un âge campanien supérieur – maastrichtien inférieur, ont chacun livré un arrière-crâne que nous attribuons au genre *Rhabdodon*. L'occiput provenant du gisement de Masecaps (M4) est partiel mais exceptionnellement bien conservé. Cet occiput appartenait à un individu juvénile, comme l'indique la présence de lignes de sutures clairement visibles entre les différentes pièces osseuses. L'occiput du gisement de Montplô Nord (MN25) est partiel, largement déformé et appartenait à un individu adulte. Jusqu'à maintenant, les restes d'ornithopodes du Crétacé supérieur du Sud de la France ont été attribués soit aux Hadrosauridae, soit à *Rhabdodon*. Les ornithopodes évolués (Hadrosauridae) possèdent, d'une part, une faible crête nuchale, et d'autre part, des exoccipitaux qui se rejoignent pour former une barre plus ou moins épaisse dorso-ventralement sur le bord dorsal du foramen magnum, excluant ainsi le supraoccipital de ce bord. L'absence de crête nuchale sur le supraoccipital et la participation de ce dernier au bord dorsal du foramen magnum sur les spécimens M4 et MN25, impliquent une attribution au genre *Rhabdodon*.

Les arrière-crânes M4 et MN25 ont été comparés à un occiput juvénile de *Tenontosaurus tilletti*, un Iguanodontia basal du Crétacé inférieur nord-américain, considéré comme groupe frère de *Rhabdodon*. Malgré de nombreux caractères partagés, notre étude révèle que l'arrière-crâne de *Rhabdodon* présente des caractères plus primitifs que ceux de *Tenontosaurus*. Les exoccipitaux de *Tenontosaurus* se rejoignent au niveau de la surface dorsale du foramen magnum pour former une barre sur le bord dorsal du foramen magnum. D'après Norman [1984], ce renforcement accompagné d'autres adaptations sur le crâne, permettrait de réduire le stress occasionné par une mastication plus élaborée. *Rhabdodon* apparaît donc comme membre du clade à mastication plus primitive des « hypsilophodontoïdes », chez qui les exoccipitaux sont exclus de la marge dorsale du foramen magnum. Chez *Tenontosaurus tilletti*, la bande formée par la réunion des exoccipitaux est beaucoup moins étendue dorso-ventralement que chez les « iguanodontoïdes » ou les « hadrosauroïdes ». *Tenontosaurus* semble donc former un groupe intermédiaire entre le clade des « hypsilophodontoïdes » et celui des « iguanodontoïdes ».

Osteological description of the braincase of *Rhabdodon* (Dinosauria, Euornithopoda) and phylogenetic implications

Keywords. – Dinosaurs, Euornithopoda, *Rhabdodon*, Braincase, Osteology, Maastrichtian, France.

Abstract. – Since the 19th century, the Campanian and Maastrichtian continental deposits of southern France have yielded numerous dinosaur remains [Le Loeuff, 1991; 1998; Buffetaut *et al.*, 1997; Laurent *et al.*, 1991; Allain and Suberbiola, 2003]. The ornithopod remains that have not been referred to the hadrosaurids have been systematically attributed to *Rhabdodon* [Buffetaut and Le Loeuff, 1991; Buffetaut *et al.*, 1996; Garcia *et al.*, 1999; Pincemaille-Quilléveré, 2002]. This genus, initially named by Matheron [1869] after its discovery in the lower Maastrichtian of La Nerthe (Bouches-du-Rhône), belongs to the Euornithopoda [sensu Sereno, 1999]. *Rhabdodon* represents the most common element of the dinosaur assemblages from the late Cretaceous of southern France [e.g. Allain and Suberbiola, 2003]. Nevertheless, since the localities have only provided some fragmentary material [Pincemaille-Quilléveré, 2002], the global morphology of this dinosaur and its phylogenetic placement within the euornithopods are still debated. The cranial morphology of *Rhabdodon* is particularly poorly understood due to the rarity of cranial remains preserved in the localities of southern France [Matheron, 1869; Garcia *et al.*, 1999; Buffetaut *et al.*, 1999; Pincemaille-Quilléveré, 2002]. Buffetaut *et al.* [1999] first mentioned the discovery of a braincase (M4) referred to *Rhabdodon*, at Masecaps, a locality close to the village of Cruzy (Hérault, France). More recently, a new braincase (MN25) has been discovered at Montplô Nord, another locality close to Cruzy (specimens M4 and MN25 are conserved in the Museum of Cruzy). Both these localities have revealed a diverse and abundant vertebrate fauna suggesting a late Campanian to early Maastrichtian age [Buffetaut *et al.*, 1999].

These braincases are described here in an attempt to detect potential autapomorphic characters in *Rhabdodon*, and compared to a more complete braincase of *Tenontosaurus*, an euornithopod from the Lower Cretaceous of North America, considered as the sister group of *Rhabdodon* [Weishampel *et al.*, 1998; 2003; Garcia *et al.*, 1999; Pincemaille-Quilléveré, 2002], in order to determine the potential differences and synapomorphies between the occiputs of the two genera. Fi-

1. 8, Impasse Grange Peyraud, 01360 Loyettes, France. pincemi@wanadoo.fr

2. UMR CNRS 5125, 16 Cours Liégeois, 75013 Paris, France. eric.buffetaut@wanadoo.fr

3. UMR CNRS 5125, Université Claude Bernard Lyon1, 27-43 Boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France. frederic.quillevere@univ-lyon1.fr

Manuscrit déposé le 2 janvier 2002 ; resoumis le 21 septembre 2005 ; accepté après révision le 19 octobre 2005.

nally, the braincases from Cruzy are compared to those of the other euornithopods described in the literature.

Specimen M4 (figs. 1-4) is incomplete but exceptionally well preserved. This braincase belongs to a juvenile individual, as shown by the numerous visible suture lines between the different cranial elements. Specimen MN25 (fig. 5) is badly deformed and attributable to an adult individual. Until now, all the ornithopods from the Upper Cretaceous of southern France have been referred either to hadrosaurs or to *Rhabdodon*. The Hadrosauridae show a low nuchal crest and their exoccipitals meet and form a bar on the dorsal border of the foramen magnum, excluding the supraoccipital from this border. Specimens M4 and MN25 do not present any nuchal crest and the supraoccipital participates in the dorsal border of the foramen magnum. Both braincases M4 and MN25 are therefore attributable to *Rhabdodon*.

Specimens M4 and MN25 have been compared to the occiput of a juvenile *Tenontosaurus tilletti* (fig. 6 : MCZ 4205, conserved in the Museum of Comparative Zoology, Harvard University). This reveals that *Tenontosaurus* and *Rhabdodon* share numerous characters : (1) the exoccipitals form the lateral borders of the foramen magnum, its ventral border being occupied by the basioccipital; (2) the occipital condyle is partly constituted by the exoccipitals, and in the same proportions; (3) the supraoccipital is rostrally oriented; (4) the suture line located between the prootic and the laterosphenoid shows the same outline; (5) the cresta prootica starts within the paroccipital process and extends onto the opisthotic; (6) the cresta prootica is transversal and non-horizontal; (7) the distribution of the cranial nerves is homologous along the lateral surface of the braincase. Nevertheless, the braincase of *Tenontosaurus* differs from that of *Rhabdodon* in several significant respects : (1) the exoccipitals are dorsally connected, excluding the supraoccipital from the dorsal border of the foramen magnum; (2) two small dorsal humps are present at the level of the suture of the exoccipitals; (3) the supraoccipital is excluded from the dorsal border of the foramen magnum, which gives it a triangular shape; (4) the paroccipital processes are short, laterally flattened, and wing-shaped, and are more medio-dorsally oriented than in *Rhabdodon*; (5) the cresta prootica follows a concave line and ends up on the prootic, at the level of the opening of the trigeminal nerve; (6) the external curve of the laterosphenoids is stronger; (7) the suture between the basioccipital and the opisthotic is very clear. The first of these unshared characters suggests that *Rhabdodon* belongs to Norman's [1984] 'hypsilophodontoid' clade and *Tenontosaurus* to the more evolved 'iguanodontoid' clade. The fusion of the exoccipitals on the dorsal border of the foramen magnum, together with other cranial adaptations, may have reduced the stress caused by a more elaborate mastication. *Rhabdodon* appears to have had a more primitive type of mastication. The strip formed by the reunion of the exoccipitals is less expanded dorso-ventrally in *Tenontosaurus tilletti* than in the 'iguanodontoid' and 'hadrosauroid' clades. *Tenontosaurus* may therefore represent an intermediate group between the 'hypsilophodontoid' and 'iguanodontoid' clades.

INTRODUCTION

Depuis le 19^{ème} siècle, les sédiments continentaux campaniens et maastrichtiens d'Europe occidentale ont révélé de nombreux gisements comportant des restes fossiles de vertébrés incluant différents taxons de dinosaures [Le Loeuff, 1991 ; 1998 ; Buffetaut *et al.*, 1997 ; Laurent *et al.*, 1991 ; Allain et Suberbiola, 2003]. Les restes d'ornithopodes, non-attribuables à des hadrosaures et provenant de ces différents gisements, ont été généralement rapportés au genre *Rhabdodon* [Brinkmann, 1988 ; Buffetaut et Le Loeuff, 1991 ; Buffetaut *et al.*, 1996 ; Suberbiola et Sanz, 1999 ; Garcia *et al.*, 1999 ; Pincemaille-Quillévéré, 2002 ; Allain et Suberbiola, 2003]. Ce genre, nommé par Matheron [1869] à partir de matériel trouvé dans le Maastrichtien inférieur de La Nerthe (Bouches-du-Rhône, France), appartient au groupe des euornithopodes [*sensu* Sereno, 1999]. La répartition temporelle du genre *Rhabdodon* s'étend du Campanien inférieur au Maastrichtien supérieur [Le Loeuff, 1998]. Les restes crâniens autres que dentaires, attribués à *Rhabdodon* dans des gisements campano-maastrichtiens du Sud de la France, restent néanmoins extrêmement rares [Matheron, 1869 ; Garcia *et al.*, 1999 ; Buffetaut *et al.*, 1999 ; Pincemaille-Quillévéré, 2002].

Un arrière-crâne, attribué au genre *Rhabdodon*, a été signalé par Buffetaut *et al.* [1999]. Ce spécimen (M4) provient du site de Massecaps (Commune de Cruzy, Hérault) qui a livré un riche assemblage de vertébrés, comprenant des poissons lépisostéidés, des amphibiens albanerpetontidés et anoues, des tortues pleurodires et cryptodires, des squamates, des crocodyliens méso-suchiens et eusuchiens, des dinosaures (Abelisauridae, Dromaeosauridae, Titanosauridae et d'autres restes de *Rhabdodon*) et des oiseaux

(Enantiornithes). D'après cette association faunique, l'âge du gisement de Massecaps a été estimé à l'intervalle Campanien supérieur – Maastrichtien inférieur [Buffetaut *et al.*, 1999].

Plus récemment, un nouvel arrière-crâne inédit (MN25) a été découvert dans un autre gisement de la commune de Cruzy (site de Montplô Nord). Il s'agit d'un occiput associé à divers restes postcrâniens attribués au genre *Rhabdodon* (une scapula, un fémur, deux vertèbres dorsales et deux vertèbres caudales). Ce gisement a révélé un assemblage faunique comparable à celui du site de Massecaps et est donc également attribuable à l'intervalle Campanien supérieur – Maastrichtien inférieur. Ces deux pièces crâniennes (M4 et MN25) sont conservées au Musée de Cruzy (Hérault).

Dans ce travail, ces deux arrière-crânes sont décrits afin de déterminer la présence d'éventuels caractères autapomorphiques chez *Rhabdodon*. Ces pièces sont également comparées à un arrière-crâne plus complet de *Tenontosaurus tilletti* (MCZ 4205, Museum of Comparative Zoology, Harvard University), un euornithopode américain du Crétacé inférieur considéré comme groupe frère de *Rhabdodon* [Weishampel *et al.*, 1998 ; 2003 ; Garcia *et al.*, 1999 ; Pincemaille-Quillévéré, 2002], afin de préciser les différences et les synapomorphies éventuelles entre les arrière-crânes de ces deux genres. Enfin, les pièces de Cruzy sont comparées avec les occiputs des autres Euornithopodes décrits dans la littérature (incluant en particulier *Zalmoxes* [Weishampel *et al.*, 2003], un taxon du Maastrichtien supérieur de Roumanie également reconnu comme proche parent de *Rhabdodon*), pour évaluer le degré d'évolution relatif des arrière-crânes de *Rhabdodon*.

DESCRIPTION

Arrière-crâne M4 (figs. 1-4) : site de Massecaps

Tableau de mesures (en mm)

- Longueur (de l'extrémité caudale des processus paroccipitaux à l'extrémité crâniale du latérosphénoïde) : 70
- Hauteur (en vue latérale) : 62
- Largeur (en vue dorsale, entre les deux processus paroccipitaux) : 52
- Largeur (en vue dorsale, entre les deux prootiques) : 28

Cet arrière-crâne est incomplet. Sont conservés : le supraoccipital, les exoccipitaux, la base des processus paroccipitaux, les opisthotiques, les prootiques et le latérosphénoïde gauche (fig. 1). Le basioccipital, ainsi que le basisphénoïde, sont manquants. De nombreux auteurs rapportent que les sutures entre les os de l'occiput sont partiellement ou totalement oblitérées chez les individus adultes de différents groupes de dinosaures, alors que ces sutures sont souvent clairement visibles chez les individus juvéniles [Lambe, 1920 ; Gilmore, 1933 ; Lull et Wright, 1942 ; Langston, 1960 ; Ostrom, 1961 chez les Hadrosauridae ; Colbert et Russel, 1969 chez les Dromaeosauridae]. La présence de telles lignes de suture entre la majorité des os de l'occiput du spécimen M4 indique que cette pièce appartenait à un individu juvénile.

Supraoccipital

Le supraoccipital est situé entre les pariétaux antéro-latéralement, les prootiques ventralement et les exoccipitaux postéro-latéralement. Bien que les pariétaux soient manquants sur l'occiput M4, la ligne de suture entre ces os et les marges latérales et antérieure du supraoccipital est parfaitement conservée (fig. 2). La marge dorsale du supraoccipital est légèrement inclinée rostralement et ne présente pas de crête nuchale, contrairement aux Hadrosauridae et à *Zalmoxes*, chez qui la présence d'une crête nuchale médiane a été observée [voir respectivement Lull et Wright, 1942 et Weishampel *et al.*, 2003]. Les marges postéro-latérales du supraoccipital sont en contact avec les exoccipitaux. Les lignes de suture entre ces os sont bien visibles (fig. 2). Le bord ventral du supraoccipital forme la marge dorsale du foramen magnum ce qui confère au supraoccipital une forme losangique comme chez *Zalmoxes* [Weishampel *et al.*, 2003]. En vue dorsale, la limite entre le supraoccipital et l'exoccipital droit révèle une encoche qui pourrait correspondre à la trace d'insertion du squamosal droit (fig. 3).

Exoccipitaux

Les exoccipitaux sont relativement réduits et forment la partie la plus postérieure de la boîte crânienne. Ils sont en contact dorso-médialement avec le supraoccipital, médialement avec le foramen magnum, postéro-latéralement avec les processus paroccipitaux, antéro-latéralement avec les opisthotiques et ventralement avec le basioccipital. Les exoccipitaux sont exclus du bord dorsal du foramen magnum, mais constituent ses parois latérales comme chez *Zalmoxes* [Weishampel *et al.*, 2003]. Ils participent à la formation du condyle occipital et forment ses bords dorso-latéraux comme chez la plupart des dinosaures [Gilmore, 1933]. La

ligne de suture entre les bords ventro-latéraux des exoccipitaux et les bords dorso-latéraux du basioccipital est fortement marquée (fig. 2). La limite entre les opisthotiques et les exoccipitaux est indiscernable comme chez la plupart des dinosaures. En effet, de nombreux auteurs ont constaté que la région exoccipitale-opisthotique des dinosaures était fusionnée et qu'il était particulièrement difficile d'en donner les limites (voir par exemple Ostrom [1961] chez les Hadrosauridae ; Norman [1986] chez *Iguanodon* ; Sereno [1991] chez *Lesothosaurus* ; Molnar [1996] chez *Muttaborrasaurus* ; Galton [1997] chez *Thescelosaurus* ; Weishampel *et al.* [2003] chez *Zalmoxes* ; Knoll *et al.* [1999] chez les Théropodes). Par ailleurs, Ostrom [1961] a précisé que les lignes de sutures des exoccipitaux avec les autres os de la partie occipitale du crâne étaient souvent oblitérées chez les individus adultes.

Condyle occipital

Les exoccipitaux et les opisthotiques participent dorso-latéralement au condyle occipital. La partie ventrale correspondant au basioccipital est ici manquante (figs. 1 et 2). Ce type de participation est commune à de nombreux ornithopodes comme les Hadrosauridae, *Zephyrosaurus*, *Muttaborrasaurus* et *Tenontosaurus* [respectivement, Ostrom, 1961 ; Sues, 1980 ; Molnar, 1996 ; Winkler *et al.*, 1997].

Opisthotiques

Les opisthotiques forment la partie postérieure des parois ventro-latérales de la boîte crânienne. Comme pour les exoccipitaux, les limites entre les opisthotiques et les os adjacents sont très peu marquées (fig. 1). Chacun des deux opisthotiques est bordé postérieurement par un exoccipital sans que les lignes de suture ne soient visibles. L'interprétation de la position de cette limite est controversée. Norman [1980] a situé cette limite à partir de la position de l'orifice du nerf vague X alors que Gilmore [1933] a placé les orifices des nerfs hypoglossal XII et pneumogastrique sur la surface latérale ventrale des exoccipitaux. Ostrom [1961] a indiqué que la limite postérieure de l'opisthotique était marquée par l'orifice du nerf XII situé plus postérieurement par rapport à celui du nerf X. Au regard de l'oblitération précoce des sutures entre ces deux os, il semble difficile de définir la position exacte de la limite postérieure de l'opisthotique. Ventralement, l'opisthotique est bordé principalement par le basioccipital et l'extrémité dorso-postérieure du basisphénoïde. Le basioccipital est manquant, mais une ligne de cassure observée sur le spécimen M4 pourrait correspondre à sa ligne de suture avec l'opisthotique (fig. 1). En effet, l'arrière-crâne juvénile de *Tenontosaurus tilletti* MCZ 4205, plus complet, présente très clairement une ligne de suture entre ces deux os qui correspond à celle de la pièce M4. Enfin, dorso-antérieurement, l'opisthotique est en contact avec le prootique qui le surplombe. La surface latérale de l'opisthotique porte une crête proéminente transversale (fig. 1). Cette crête dite « crista prootica » constitue l'extension antérieure de la crête présente sur les processus paroccipitaux [Ostrom, 1961].

La marge latérale de la région exoccipito-opisthotique porte nettement les orifices de 3 foramens (fig. 1). Le premier orifice et le plus postérieur correspond au foramen du nerf hypoglossal, dit nerf XII. Le second orifice est légè-

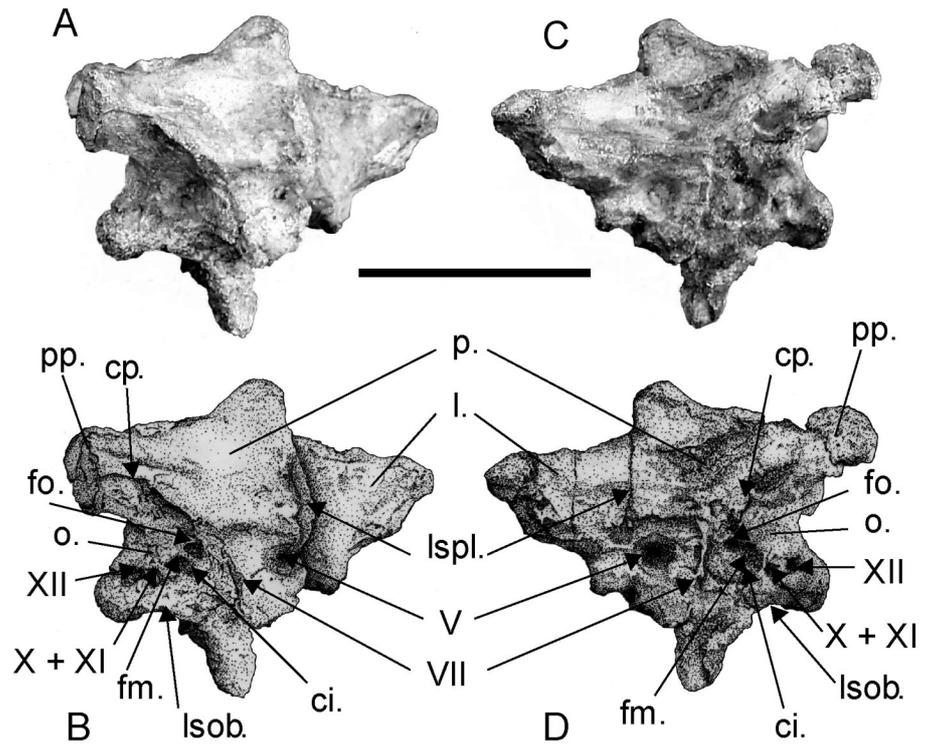


FIG. 1. – *Rhabdodon*. Arrière-crâne juvénile M4 en vue latérale gauche (A et B) et en vue latérale droite (C et D). Abréviations : ci. crista interfenestralis ; cp. crista prootica ; fm. fenestra métotique ; fo. fenestra ovale ; l. latérosphénoïde ; Isob. ligne de suture entre l'opisthotique et le basioccipital ; Ispl. ligne de suture entre le prootique et le latérosphénoïde ; o. opisthotique ; p. prootique ; pp. processus paroccipital. Les chiffres romains indiquent les orifices des nerfs crâniens. Échelle : 5 cm.

FIG. 1. – *Rhabdodon*. Juvenile braincase M4 in left lateral (A and B) and right lateral (C and D) views. Abbreviations : ci. crista interfenestralis ; cp. crista prootica ; fm. fenestra mitotica ; fo. fenestra ovalis ; l. laterosphenoid ; Isob. suture between the opisthotic and the basioccipital ; Ispl. suture between the prootic and the laterosphenoid ; o. opisthotic ; p. prootic ; pp. paroccipital processes. Roman numerals indicate cranial nerves. Scale bar : 5cm.

ment décalé antéro-ventralement et correspond au foramen commun des nerfs vague X et accessoire XI. Le dernier orifice, correspondant au foramen auditif, occupe une position antéro-dorsale. Ce foramen auditif se décompose en deux orifices distincts. D'une part, l'orifice incluant la crista interfenestralis et la fenestra métotique, situé en position plus ventrale et marquant le foramen du nerf glossopharyngien dit nerf IX. D'autre part, la fenestra ovale, en position plus dorsale, marque la limite antérieure de l'opisthotique [Ostrom, 1961], délimitant ainsi le prootique [Lambe, 1920]. La fenestra ovale de l'arrière crâne de *Rhabdodon* fait donc partie intégrante du prootique.

Processus paroccipitaux

L'évaluation de la participation respective des exoccipitaux et des opisthotiques à la formation des processus paroccipitaux est difficile. Il existe une grande variation d'interprétations chez les auteurs qui décrivent les relations entre ces os [Norman, 1984]. Le spécimen étudié présente des processus paroccipitaux tronqués sans qu'il soit possible d'attribuer ces cassures à de réelles lignes de suture (figs. 1, 2 et 3). Étant donné le degré de fusion entre les exoccipitaux et les opisthotiques, il est probable que ces deux os participent à la formation des processus paroccipitaux sans qu'il soit possible de déterminer le pourcentage de leur participation respective.

Prootiques

Les prootiques forment les parois postéro-latérales de la boîte crânienne (figs. 1 et 3). Ils sont bordés postérieurement par les opisthotiques, dorsalement par les pariétaux, ventralement par le basisphénoïde et antérieurement par les latérosphénoïdes. La limite entre le prootique et l'opisthotique est marquée par la fenestra ovale [Lambe, 1920 ; Gilmore, 1933], les lignes de sutures entre ces deux os étant oblitérées. Par

contre, la ligne de suture avec le latérosphénoïde est nettement visible (fig. 1), en raison du caractère juvénile du spécimen. Chez les individus adultes, cette suture n'est plus visible et Lambe [1920] a placé la limite antérieure du prootique à partir de la position de l'orifice correspondant au nerf trijumeau, dit nerf V (position reptilienne typique). La limite ventrale avec le basisphénoïde est impossible à localiser en raison d'une forte coalescence entre les deux os. Les coossifications, précédemment décrites entre certains os de l'arrière-crâne juvénile M4, suggèrent la précocité de ce processus dans le développement ontogénique.

La crista prootica se prolonge sur la surface latérale du prootique et se termine au niveau de l'orifice du nerf facial VII. Cette crête prootique suit une ligne transversale relativement droite. La surface latérale du prootique porte 3 orifices (fig. 1). Le premier orifice est le plus postérieur et correspond à la fenestra ovale. Le troisième orifice est le plus antérieur et correspond au nerf trijumeau qui est le plus développé des orifices crâniens. À égales distances de ces deux ouvertures s'ouvre le second orifice correspondant au foramen du nerf facial, en position plus ventrale.

Latérosphénoïde

Seul le latérosphénoïde gauche est conservé (figs. 1, 3 et 4). Il occupe une position reptilienne typique en formant une partie de la paroi latérale de la boîte crânienne et en marquant la limite antérieure du prootique à partir de la position du nerf V [Lambe, 1920]. Le latérosphénoïde est bordé postérieurement par le prootique. Chez les Hadrosauridae, Ostrom [1961] a observé une coalescence quasi-complète du latérosphénoïde avec les os adjacents. Chez le spécimen M4, la ligne de suture entre le latérosphénoïde et le prootique est très clairement marquée ; la ligne de cassure du latérosphénoïde droite se situe donc exactement au niveau de cette suture (fig. 1).

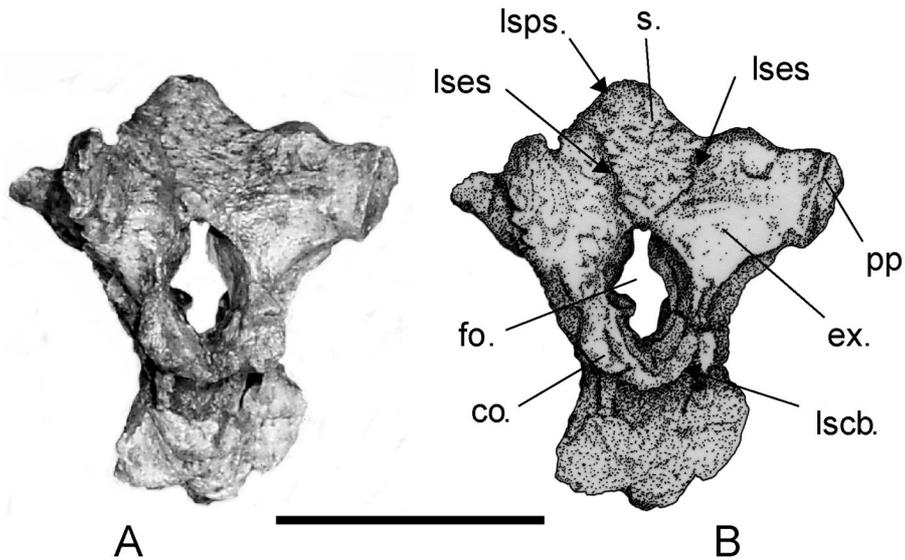


FIG. 2. – *Rhabdodon*. Arrière-crâne juvénile M4 en vue postérieure (A et B). Abréviations : co. condyle occipital ; ex. exoccipitaux ; fm. foramen magnum ; lscb. Ligne de suture entre le condyle occipital et le basioccipital ; lsps. ligne de suture entre les exoccipitaux et le supraoccipital ; lsps. ligne de suture entre le pariétal et le supraoccipital ; pp. processus paroccipital ; s. supraoccipital ; Échelle : 5 cm.

FIG. 2. – *Rhabdodon*. Juvenile braincase M4 in posterior view (A and B). Abbreviations : co. occipital condyle ; ex. exoccipital ; fm. foramen magnum ; lscb. suture between the occipital condyle and the basioccipital ; lsps. suture between the exoccipital and the supraoccipital ; lsps. suture between the parietal and the supraoccipital ; pp. paroccipital processes ; s. supraoccipital ; Scale bar : 5 cm.

Arrière-crâne adulte MN 25 (fig. 5) : site de Montplô Nord

Tableau de mesures (en mm)

- Longueur (de l'extrémité distale du condyle occipital à l'extrémité proximale de la pièce) : 110
- Hauteur (en vue latérale) : 92
- Largeur (en vue dorsale, entre les deux processus paroccipitaux) : 115

Cette pièce (fig. 5) est de plus grande taille que l'occiput M4 et suggère une attribution à un individu adulte. Peu de caractères sont accessibles étant donné l'état de déformation de ce spécimen. Le supraoccipital, les latérosphénoïdes, le basioccipital et le basisphénoïde n'ont pas été conservés. Toutefois, quelques caractères semblent similaires à ceux du spécimen M4 et permettent de l'attribuer au même taxon. Les orifices correspondant aux nerfs crâniens du spécimen MN 25 présentent la même distribution que chez le spécimen M4. De plus, la morphologie générale des processus paroccipitaux est semblable pour les deux arrière-crânes étudiés.

ATTRIBUTION AU GENRE RHABDODON

La discussion sur l'attribution taxonomique des arrière-crânes MN25 et M4 n'est réalisée qu'au niveau générique. L'arrière-crâne des ornithischiens est une partie relativement stable du squelette et sujet à de nombreuses homoplasies [P. Sereno, com. pers.]. De plus, le nombre limité et la qualité de préservation du matériel n'ont, à ce jour, pas permis d'isoler d'autapomorphies susceptibles d'être utilisées dans les reconstructions phylogéniques des ornithischiens. Enfin, au sein des ornithopodes, la variabilité morphologique intragénérique de l'occiput est très faible, comme le démontrent les études réalisées sur les deux espèces de *Tenontosaurus* [Ostrom, 1970 ; Winkler *et al.*, 1997] et celles d'*Iguanodon* [Norman, 1980 ; 1986].

Quand bien même, l'attribution de ces ossements au genre *Rhabdodon* est délicate. Il n'existe aucune autapomorphie isolant les ornithopodes et a fortiori *Rhabdodon*,

au niveau de l'arrière-crâne [Benton, 1990 ; Sereno, 1999]. Dans ce contexte, pour attribuer les arrière-crânes MN 25 et M4, la méthode la plus appropriée consiste à procéder par élimination des autres taxons qui ont été retrouvés dans les gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale. Jusqu'à maintenant, les seuls restes d'ornithopodes signalés dans les gisements du Crétacé supérieur du Sud de la France, appartiennent soit à des hadrosaures, soit à *Rhabdodon*. Les ornithopodes évolués (Hadrosauridae) possèdent, d'une part, une faible crête nuchale, et d'autre part, des exoccipitaux qui se rejoignent pour former une barre plus ou moins épaisse dorso-ventralement sur le bord dorsal du foramen magnum, excluant ainsi le supraoccipital de ce bord. L'attribution des arrière-crânes de Cruzy au groupe des Hadrosauridae est donc récusée par l'absence de ces deux caractères. Dans ce contexte, et compte tenu de l'absence de réels caractères diagnostiques sur les arrière-crânes MN25 et M4, il apparaît le plus parcimonieux de les attribuer au genre *Rhabdodon*, d'autant plus que ce genre est représenté dans les gisements de Cruzy par de nombreux autres restes (dents, mâchoires, éléments post-crâniens).

DISCUSSION

A partir d'une analyse cladistique, Garcia *et al.* [1999] ont montré que *Tenontosaurus*, un taxon nord-américain du Crétacé inférieur, était groupe frère de *Rhabdodon* [voir aussi Pincemaille-Quillévéry, 2002 ; Weishampel *et al.*, 2003]. Jusqu'à maintenant, cependant, aucune comparaison des pièces crâniennes des deux genres n'avait été réalisée. Notre étude ostéologique de *Tenontosaurus* s'est portée sur un occiput particulièrement bien conservé de *Tenontosaurus tilletti* (MCZ 4205 ; fig. 6), partiellement décrit et figuré par Galton [1989]. Cette pièce présente l'avantage, d'une part, d'être subcomplète (au contraire de *Zalmoxes* [Weishampel *et al.*, 2003], dont la morphologie crânienne a été interprétée à partir de l'analyse de pièces osseuses issues de différents individus), et d'autre part, d'appartenir à un individu juvénile (comme l'occiput M4) puisqu'elle présente de nombreuses lignes de suture entre les différents os. L'arrière-crâne MCZ 4205 est légèrement plus grand et plus

FIG. 3. – *Rhabdodon*. Arrière-crâne juvénile M4 en vue dorsale. co. condyle occipital ; l. latérosphénoïde ; lsps. ligne de suture entre le pariétal et le supraoccipital ; pp. processus paroccipital ; p. prootique ; s. supraoccipital ; Échelle : 5 cm.
 FIG. 3. – *Rhabdodon*. Juvenile braincase M4 in dorsal view. co. occipital condyle ; l. laterosphenoid ; lsps. suture between the parietal and the supraoccipital ; pp. paroccipital processes ; p. prootic ; s. supraoccipital ; Scale bar : 5 cm.

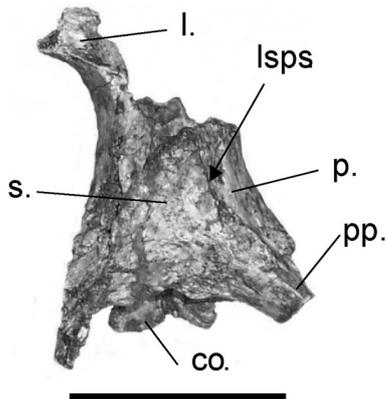


FIG. 4. – *Rhabdodon*. Arrière-crâne juvénile M4 en vue antérieure. fo. foramen magnum ; l. latérosphénoïde ; pp. processus paroccipital ; s. supraoccipital ; Échelle : 5 cm.

FIG. 4. – *Rhabdodon*. Juvenile braincase M4 in anterior view. fo. foramen magnum ; l. laterosphenoid ; pp. paroccipital processes ; s. supraoccipital ; Scale bar : 5 cm.

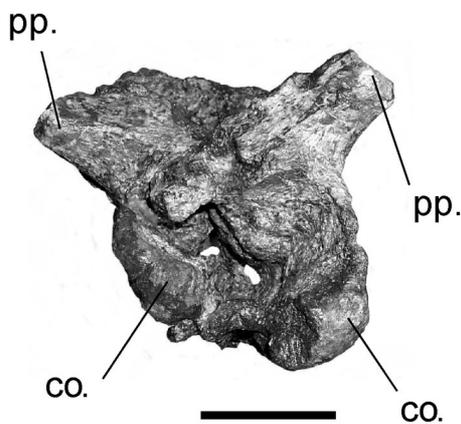
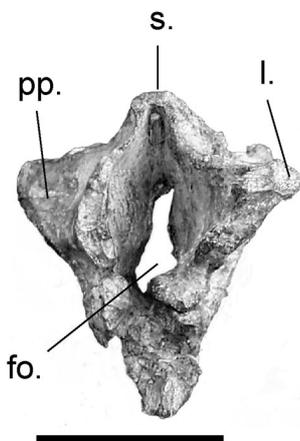


FIG. 5. – *Rhabdodon*. Arrière-crâne adulte MN25 en vue postérieure. co. condyle occipital ; pp. processus paroccipital ; Échelle : 5 cm.
 FIG. 5. – *Rhabdodon*. Adult braincase MN25 in posterior view. co. occipital condyle ; pp. paroccipital processes ; Scale bar : 5 cm.

complet que l'arrière-crâne M4 étant donné que le basioccipital et le basisphénoïde sont conservés, et que les processus paroccipitaux sont complets.

L'étude comparée des arrière-crânes M4 et MCZ 4205 a permis d'isoler plusieurs caractères communs aux genres *Tenontosaurus* et *Rhabdodon*. (1) Les exoccipitaux forment les bordures latérales du foramen magnum, le bord ventral étant occupé par le basioccipital. (2) Le condyle occipital

est formé en partie, et dans les mêmes proportions, par les exoccipitaux. (3) Le supraoccipital est orienté rostralement. (4) La ligne de suture entre le prootique et le latérosphénoïde est dessinée de la même façon. (5) La crête prootique prend naissance au niveau des processus paroccipitaux et se prolonge sur l'opisthotique. (6) La crête prootique est transversale et non horizontale comme chez *Ouranosaurus* et les Hadrosauridae. (7) La distribution des nerfs crâniens est homologue le long de la surface latérale de l'occiput. Néanmoins, plusieurs points différencient le spécimen MCZ

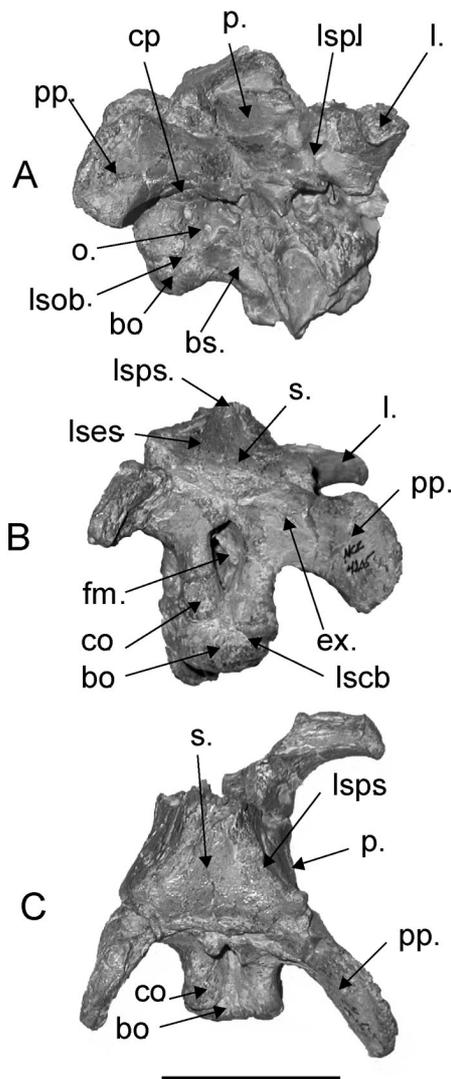


FIG. 6. – *Tenontosaurus tilletti*. Arrière-crâne juvénile MCZ 4205 en vue latérale gauche (A), en vue antérieure (B) et en vue dorsale (C). Abréviations : bo. basioccipital ; bs. basisphénoïde ; co. condyle occipital ; cp. crista prootica ; ex. exoccipital ; fm. foramen magnum ; l. latérosphénoïde ; lses. ligne de suture entre les exoccipitaux et le supraoccipital ; lsob. ligne de suture entre l'opisthotique et le basioccipital ; lspl. ligne de suture entre le prootique et le latérosphénoïde ; lsps. ligne de suture entre le pariétal et le supraoccipital ; o. opisthotique ; p. prootique ; pp. processus paroccipital ; s. supraoccipital ; Échelle : 5 cm.
 FIG. 6. – *Tenontosaurus tilletti*. Juvenile braincase MCZ 4205 in left lateral (A), anterior (B) and dorsal (C) views. Abbreviations : bo. basioccipital ; bs. basisphenoid ; co. occipital condyle ; cp. crista prootica ; ex. exoccipital ; fm. foramen magnum ; l. laterosphenoid ; lses. suture between the exoccipital and the supraoccipital ; lsob. suture between the opisthotic and the basioccipital ; lspl. suture between the prootic and the laterosphenoid ; lsps. suture between the parietal and the supraoccipital ; o. opisthotic ; p. prootic ; pp. paroccipital processes ; s. supraoccipital ; Scale bar : 5 cm.

4205 (*Tenontosaurus*) du spécimen M4 (*Rhabdodon*). (1) Les exoccipitaux se réunissent dorsalement, excluant le supraoccipital de la marge dorsale du foramen magnum. (2) Deux petits bourrelets dorsaux sont présents au niveau de la suture des exoccipitaux. (3) L'exclusion du supraoccipital de la marge dorsale du foramen magnum confère à cet os une forme triangulaire. (4) Les processus paroccipitaux, qui semblent complets, sont courts, aplatis latéralement, donnant une morphologie en forme d'aile, et orientés plus médio-dorsalement que chez *Rhabdodon*. (5) La crête prootique suit une ligne concave et se termine sur le prootique au niveau de l'orifice du nerf trijumeau [Weishampel et Bjork, 1989]. (6) La courbure vers l'extérieur des latérosphénoïdes est plus prononcée. (7) La ligne de suture entre le basioccipital et l'opisthotique est très nette.

Norman [1984] a établi une classification morpho-fonctionnelle au sein des ornithopodes d'après la morphologie de l'occiput. Le clade des « fabrosauroïdes » et celui des « hypsilophontoïdes », possèdent un supraoccipital relativement développé dont le bord ventral participe à la marge dorsale du foramen magnum. Par contre, les clades des « iguanodontoïdes » et des « hadrosauroïdes » possèdent un supraoccipital réduit qui porte une crête nuchale peu développée. Ce sont les exoccipitaux qui se rencontrent au ni-

veau du foramen magnum, qui excluent le supraoccipital de la marge dorsale du foramen magnum et forment ainsi une barre renforçant cette région du crâne. D'après Norman [1984], ce renforcement accompagné d'autres adaptations sur le crâne, permettrait de réduire le stress occasionné par une mastication plus élaborée. *Rhabdodon* apparaîtrait donc comme appartenant au clade à mastication plus primitive des « hypsilophontoïdes ».

On peut préciser que chez *Tenontosaurus tilletti* [ce travail] ainsi que chez *Tenontosaurus dossi* [voir Winkler *et al.*, 1997], la bande formée par la réunion des exoccipitaux est beaucoup moins étendue dorso-ventralement que chez les « iguanodontoïdes » ou les « hadrosauroïdes ». *Tenontosaurus* semble donc former un groupe intermédiaire entre le clade des « hypsilophontoïdes » et celui des « iguanodontoïdes ».

Remerciements. – Le premier auteur remercie J. Claude, P. Sereno et D. B. Weishampel pour leur contribution à la compréhension de l'anatomie crânienne des reptiles, et R. D. Norris et C. de Vargas pour leur contribution à ses recherches bibliographiques. Nous remercions également tous les membres de l'ACAP de Cruzy pour la découverte de ce matériel inédit, et V. del Forno pour les moulages des arrières-crânes. Cet article est une contribution du GIS « Paléontologie et Sédimentologie continentales » (Université Paul Sabatier, Toulouse et Musée des Dinosaures, Espéraza).

Références

- ALLAIN R. & SUBERBIOLA X.P. (2003). – Dinosaurs of France. – *Palevol*, **2**, 27-44.
- BENTON M.J. (1990). – Origin and interrelationships of Dinosaurs. In : WEISHAMPEL D.B., DODSON P. & OSMOLSKA H., Eds., *The Dinosauria*. – University of California Press, Berkeley, 11-30.
- BRINKMANN W. (1988). – Zur fundgeschichte und systematik der Ornithopoden (Ornithischia, Reptilia) aus der ober-kriede von Europa. – *Doc. Nat.*, **45**, 1-157.
- BUFFETAUT E. & LE LOEUFF J. (1991). – Une nouvelle espèce de *Rhabdodon* (Dinosauria, Ornithischia) du Crétacé supérieur de l'Hérault (Sud de France). – *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **312**, 2, 934-948.
- BUFFETAUT E., COSTA G., LE LOEUFF J., MARTIN M., RAGE J.-C., VALENTIN X. & TONG H. (1996). – An early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, southern France). – *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Mon.*, **1996**, 1-16.
- BUFFETAUT E., LE LOEUFF J., CAVIN L., DUFFAUD S., GHEERBRANT E., LAURENT Y., MARTIN M., RAGE J.-C., TONG H. & VASSE D. (1997). – Late Cretaceous non-marine vertebrates from southern France : a review of recent finds. – *Geobios Mém. Spéc.*, **20**, 95-102.
- BUFFETAUT E., LE LOEUFF J., TONG H., DUFFAUD S., CAVIN L., GARCIA G., WARD D. & ACAP (1999). – Un nouveau gisement de vertébrés du Crétacé supérieur à Cruzy (Hérault, Sud de la France). – *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **328**, 203-208.
- COLBERT E.H. & RUSSELL D.A. (1969). – The small Cretaceous dinosaur *Dromaesaurus*. – *Am. Mus. Novit.*, **2380**, 1-49.
- GALTON P.M. (1989). – Cranial and endocranial casts from ornithopod dinosaurs of the families Dryosauridae and Hypsilophodontidae (Reptilia : Ornithischia). – *Geol. Palaeontol.*, **23**, 217-239.
- GALTON P.M. (1997). – Cranial anatomy of the basal hypsilophodontid dinosaur *Thescelosaurus neglectus* GILMORE (Ornithischia : Ornithopoda) from the Upper Cretaceous of North America. – *Revue Paléobiol.*, **16**, 1, 231-258.
- GARCIA G., PINCEMAILLE M., VIANEY-LIAUD M., MARANDAT B., LORENZ E., CHEYLAN G., CAPPETTA H., MICHAUX J. & SUDRE J. (1999). – Découverte du premier squelette presque complet de *Rhabdodon priscus* (Dinosauria, Ornithopoda) du Maastrichtien inférieur de Provence. – *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **328**, 415-421.
- GILMORE C.W. (1933). – On the dinosaurian fauna of the Iren Dabasu Formation. – *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **67**, 2, 23-78.
- KNOLL F., BUFFETAUT E. & BÜLOW M. (1999). – A theropod braincase from the Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France) : osteology and palaeoneurology. – *Bull. Soc. géol. Fr.*, **170**, 1, 103-109.
- LAMBE L.M. (1920). – The Hadrosaur *Edmontosaurus* from the Upper Cretaceous of Alberta. – *Mem. Geol. Surv. Canada*, **120**, Geol. Ser. n°102, 1-79.
- LANGSTON W.J. (1960). – The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. – *Fieldiana : Geology Memoirs*, **3**, 6, 311-361.
- LAURENT Y., LE LOEUFF J., BILOTTE M., BUFFETAUT E. & ODIN G.S. (1999). – Campanian-Maastrichtian continental-marine connection at the Aquitaine-Pyrenees-Provence area (S. France). In : ODIN G.S., Ed., *The Campanian-Maastrichtian Boundary*. – Elsevier, Amsterdam, 657-674.
- LE LOEUFF J. (1991). – The Campanian-Maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world : palaeobiogeographical implications. – *Cret. Res.*, **12**, 93-114.
- LE LOEUFF J. (1998). – Les dinosaures du Crétacé supérieur de l'île ibéro-armoricaine. In : First international meeting on dinosaur paleobiology. – Museology Program for the Portuguese Dinosaur Tracksites, Lisbon, 49-64.
- LULL R.S. & WRIGHT N.E. (1942). – Hadrosaurian dinosaurs of North America. – *Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.* **40**, 242 p.
- MOLNAR R.E. (1996). – Observations on the Australian ornithopod dinosaur, *Muttaborrasaurus*. – *Mem. Queensland Mus.*, **39**, 639-652.
- MATHERON P. (1869). – Notice sur les reptiles fossiles des dépôts fluvio-lacustres crétacés du bassin à lignite de Fuveau. – *Mém. Acad. Sci. Lett. Arts. Marseille*, 345-379.
- NORMAN D.B. (1980). – On the Ornithischian dinosaur *Iguanodon bernisartensis* from the Lower Cretaceous of Bernisart (Belgium). – *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **178**, 1-104.
- NORMAN D.B. (1984). – On the cranial morphology and evolution of Ornithopod dinosaurs. – *Symp. Zool. Soc. London*, **52**, 521-547.

- NORMAN D.B. (1986). – On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia : Ornithopoda). – *Bull. Inst. R. sci. nat. Belg. : Sciences de la Terre*, **56**, 281-372.
- OSTROM J.H. (1961). – Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. – *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **122**, 33-186.
- OSTROM J.H. (1970). – Stratigraphy and paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin area, Wyoming and Montana. – *Bull. Mus. Nat. Hist. Peabody*, **35**, 1-234.
- PINCEMAILLE-QUILLEVERE M. (2002). – Description d'un squelette partiel de *Rhabdodon priscus* (Euornithopoda) du Crétacé supérieur de Vitrolles (Bouches du Rhône, France). – *Oryctos*, **4**, 39-70.
- SERENO P.C. (1991). – *Lesothosaurus*, "Fabrosaurids", and the early evolution of Ornithischia. – *J. Vert. Paleontol.*, **11**, 2, 168-197.
- SERENO P.C. (1999). – The evolution of Dinosaurs. – *Science*, **284**, 2137-2147.
- SUBERBIOLA X.P. & SANZ J.L. (1999). – The ornithopod dinosaur *Rhabdodon* from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). – *Estud. Mus. Cienc. Nat. de Alava, Numero Especial 1*, **14**, 257-272.
- SUES H.-D. (1980). – Anatomy and relationships of the new Hypsilophodontid dinosaur from the lower Cretaceous of North America. – *Palaeontographica Abt. A.*, **169**, 51-72.
- WEISHAMPEL D.B. & BJORK P.R. (1989). – The first indisputable remains of *Iguanodon* (Ornithischia : Ornithopoda) from North America : *Iguanodon lakotaensis*, sp. nov. – *J. Vert. Paleontol.*, **9**, 1, 56-66.
- WEISHAMPEL D.B., JIANU C.-M., CSIKI Z. & NORMAN D.B. (1998). – *Rhabdodon*, an unusual Euornithopod dinosaur from the late Cretaceous of western Romania. – *J. Vert. Paleontol.*, **18**, 3, Abstracts.
- WEISHAMPEL D.B., JIANU C.-M., CSIKI Z. & NORMAN D.B. (2003). – Osteology and phylogeny of *Zalmoxes* (n. g.), an unusual Euornithopod dinosaur from the latest Cretaceous of Romania. – *J. Syst. Paleontol.*, **1**, 65-123.
- WINKLER D.A., MURRY P.A. & JACOBS L.L. (1997). – A new species of *Tenontosaurus* (Dinosauria : Ornithopoda) from the early Cretaceous of Texas. – *J. Vert. Paleontol.*, **17**, 2, 330-348.