

## Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique

MARIE-CÉLINE BUCHY<sup>1</sup>, WOLFGANG STINNESBECK<sup>2</sup>, EBERHARD FREY<sup>3</sup>  
and ARTURO H. GONZALEZ GONZALEZ<sup>4</sup>

*Mots-clés.* – Thalattosuchia, *Dakosaurus* sp., Jurassique supérieur, Mexique, Glandes à sel, Paléobiogéographie

*Résumé.* – Nous décrivons ici le rostre fragmentaire d'un thalattosuchien provenant des environs du village de San Juan de los Dolores, près de Los Lirios, État de Coahuila, au nord-est du Mexique. Les ammonites associées au spécimen permettent de l'assigner à la section kimmeridgienne (Jurassique supérieur) de la formation La Casita. En raison de son aspect massif, de son architecture crânienne et de la morphologie de ses dents, le spécimen est rapporté au genre *Dakosaurus*; il est cependant trop fragmentaire pour une détermination plus précise. Ce genre est représenté par quelques spécimens dans le Jurassique supérieur d'Europe et d'Argentine et était jusqu'ici inconnu en Amérique Centrale et du Nord. C'est un élément nouveau, mais attendu, de l'assemblage de reptiles marins peuplant le golfe du Mexique au Jurassique supérieur. Le spécimen décrit est l'un des rares membres du groupe préservant en 3-dimensions et observable, la partie pré-orbitaire du rostre et en particulier du canal nasopharyngien; il confirme la présence d'un large espace susceptible d'abriter des glandes à sel en avant des orbites.

### First occurrence of the genus *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) in the Late Jurassic of Mexico

*Key words.* – Thalattosuchia, *Dakosaurus* sp., Late Jurassic, Mexico, Salt glands, Palaeobiogeography

*Abstract.* – The fragmentary rostrum of a thalattosuchian is described. The specimen comes from the vicinity of the village of San Juan de los Dolores, next to Los Lirios, Coahuila, northeastern Mexico. Associated ammonites allow to assign the specimen to the Kimmeridgian section (Upper Jurassic) of the La Casita Formation. Because of its massiveness, its cranial architecture and the morphology of its teeth, the specimen is referred to the genus *Dakosaurus*, but is too incomplete for further determination. The genus is known by few specimens from the Late Jurassic of Europe and Argentina, and was until now unknown from North and Central America. It represents a new but expected element of the assemblage of marine reptiles populating the Mexican Gulf during the Late Jurassic. The specimen is one of the few members of the group preserving in 3 dimensions and visible, the preorbital portion of the rostrum, and especially of the nasopharyngeal canal; it confirms the existence of a large space possibly housing salt glands rostral to the orbits.

## INTRODUCTION

L'étude des restes de reptiles marins des formations kimmeridgiennes et tithoniennes (Jurassique supérieur) La Casita et La Caja du nord-est du Mexique a mis en évidence un riche assemblage comprenant pliosaures, plésiosaures, ichthyosaures et thalattosuchiens [Michalzik, 1988; Schumann, 1988; Aranda-Manteca et Stinnesbeck, 1993; Frey *et al.*, 2002; Buchy *et al.*, 2003, 2006a-c].

Les reconstitutions paléobiogéographiques présentent le golfe du Mexique ouvert vers l'est durant le Jurassique supérieur [Smith *et al.*, 1994]. À cette époque se sont déposés les sédiments deltaïques, prodeltaïques et de

plate-forme externe de la formation contemporaine La Caja [Adatte *et al.*, 1994, 1996; Goldhammer, 1999]. Selon cette hypothèse, le domaine marin était continu de l'Europe aux marges pacifiques des Amériques, golfe du Mexique inclus. Cependant, les reptiles marins des formations La Casita et La Caja ne présentent pas d'affinités claires, au moins au niveau spécifique, avec ceux d'Europe et d'Amérique du Sud [Frey *et al.*, 2002; Buchy *et al.*, 2003, 2006a-c]. Cette observation est en accord avec l'étude des assemblages de microfossiles et d'invertébrés [Adatte *et al.*, 1994, 1996]. Selon ces auteurs, le golfe du Mexique était au moins partiellement isolé, à la fois de l'archipel européen et du Pacifique, peut-être à cause du soulèvement de la Floride. Le golfe du Mexique de l'époque était de plus probablement

1. Universität Karlsruhe, Geologisches Institut, Postfach 6980, D-76128 Karlsruhe, Allemagne. Adresse actuelle : Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, Mexique. mcbuchy@myway.com.

2. Universität Karlsruhe, Geologisches Institut, Postfach 6980, D-76128 Karlsruhe, Allemagne.

3. Geowissenschaftliche Abteilung, Staatliches Museum für Naturkunde, Erbprinzenstrasse 13, D-76133 Karlsruhe, Allemagne.

4. Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, Mexique.

*Abréviations institutionnelles* : MUDE : Museo del Desierto, Saltillo, Mexique ; SMNK : Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Allemagne ; SMNS : Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Allemagne ; UANL-FCT : Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, Linares, Mexique.

Manuscrit déposé le 21 novembre 2006 ; accepté après révision le 31 janvier 2007.

divisé en bassins en raison de l'activité tectonique régionale [Goldhammer et Johnson, 2001]. Ce contexte paléobiogéographique pourrait expliquer un certain endémisme des reptiles marins ; cependant l'absence apparente de certains groupes, en particulier des tortues marines connues dès le Kimméridgien en Europe et à partir du Tithonien en Amérique du Sud [Bardet, 1995 ; Broin, 1994 ; Gasparini et Fernández, 1997 ; Buchy *et al.*, 2006a], semble plus énigmatique. De même, parmi les thalattosuchiens métriorhynchides, seul le genre *Geosaurus* avait jusqu'ici été identifié dans le Jurassique supérieur du golfe du Mexique [Frey *et al.*, 2002 ; Buchy *et al.*, 2006a, b]. Le spécimen que nous décrivons ici, CPC 201, provient d'une concrétion calcarénitique de la formation la Casita de San Juan de los Dolores, près de Los Lirios, Coahuila (fig. 1) ; les ammonites associées appartenant au genre *Idoceras* permettent de lui assigner un âge Kimméridgien moyen [voir Buchy *et al.*, 2003, 2006a, b et références incluses]. Il ajoute à l'assemblage un membre du genre *Dakosaurus*, connu à la fois en Europe et en Argentine [Vignaud, 1995 ; Vignaud et Gasparini, 1996 ; Frey *et al.*, 2002 ; Gasparini *et al.*, 2006].

## PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Thalattosuchia FRAAS, 1901  
 Metriorhynchidae FITZINGER, 1843  
*Dakosaurus* QUENSTEDT, 1856  
*Dakosaurus* sp.  
 CPC 201 (MUDE)

**Matériel.** – Section de rostre maxillaire avec dents : l'extrémité rostrale du spécimen est située environ 40 mm rostralement au bord caudal de la fenêtre anté-orbitaire ; caudalement, le spécimen s'étend jusqu'à la marge rostrale de l'orbite à gauche et jusqu'à la partie rostrale du pilier préfrontal à droite (fig. 2).

**Origine.** – Section kimméridgienne moyenne de la formation La Casita du village de San Juan de los Dolores, près de Los Lirios, Coahuila, Mexique (fig. 1). Le spécimen a été découvert par Daniel Chio Gomez (Los Lirios) au printemps 2004 et donné par lui au MUDE.



Fig. 1. – Carte du Mexique (insert) et détail du sud-est du Coahuila et du sud du Nuevo León ; l'étoile marque la zone de la découverte.  
 Fig. 1. – Map of Mexico (insert) and detail of south-east Coahuila and south Nuevo León ; the discovery area is shown by a star.

**Préservation.** – CPC 201 est conservé en 3-dimensions (fig. 2). Il apparaît non déformé, comme en témoignent la symétrie bilatérale conservée et l'état des couronnes dentaires, qui ne sont pas cassées. Il inclut une portion de rostre, limitée par deux cassures sub-parallèles, obliques en vue latérale. La section caudale du spécimen est oblique en vue dorsale, passant au niveau de la marge rostrale de l'orbite à gauche, et coupant la partie rostrale du pilier préfrontal à droite. La section rostrale du spécimen est sub-perpendiculaire à l'axe longitudinal du rostre. Le long de la ligne médiane, le spécimen est long d'environ 120 mm.

Avant préparation le spécimen comprenait trois fragments, maintenant remontés à l'aide de résine. L'un correspondait à la portion droite de la partie de rostre conservée ; le second, à la majeure partie dorsale du rostre : entre ces deux fragments un morceau manque. Le troisième fragment comprenait l'aire palatine. Les sutures entre les os maxillaires et palatins étaient alors clairement visibles en section sagittale ; la surface ventrale de la face palatine après préparation mécanique s'est révélée très mal conservée et les sutures y sont peu visibles. Ainsi, l'interprétation de cette face est aussi basée sur les photos prises avant préparation. La face dorsale du rostre a été fortement érodée, les trabécules osseuses sont dissoutes dans les portions caudale et gauche, laissant le remplissage des espaces intertrabéculaires en relief ; là, les sutures apparaissent sous forme de rides surélevées, marquant une orientation différente des trabécules osseuses. La portion rostrale de la face dorsale a été cassée récemment. Seule la face latérale gauche a été dégagée complètement (voir le paragraphe suivant). L'os n'y a pas subi d'érosion récente, mais présente un aspect "feuilleté" qui ne permet pas de distinguer clairement les sutures. Il est à noter que les sutures identifiées ici sont celles visibles dans des zones érodées ou mal conservées, et dont le tracé n'est pas nécessairement celui des sutures à l'origine en surface de l'os (un problème discuté par exemple à propos des ichthyosaures par McGowan et Motani [2003]).

Si elles sont relativement riches en restes osseux, les formations La Casita et La Caja ont livré très peu de dents isolées, tandis que les dents éventuellement associées aux spécimens plus complets connus sont mal conservées [Frey *et al.*, 2002 ; Buchy *et al.*, 2003, 2006a-c]. Cette particularité taphonomique des formations La Casita et La Caja doit encore être expliquée. Les deux rangées dentaires maxillaires de CPC201 sont partiellement conservées, mais la préparation mécanique n'a pas permis d'exposer l'émail de façon satisfaisante du côté gauche. Il a donc été décidé de ne pas dégager les dents de la rangée maxillaire droite (ni la majeure partie de la face latérale droite), dans l'attente d'études sédimentologique et/ou taphonomique suggérant une méthode de dégagement de l'émail, s'il est effectivement conservé. Plusieurs spécimens provenant de la formation la Caja de la localité proche Gomez Farías (par exemple les vertèbres isolées de plésiosaures CPC 202 et CPC 203 ; Buchy *et al.* [2006b]) montrent par endroits une dissolution de la compacta qui semble indiquer un milieu acide – ce qui n'explique pas pourquoi les dents sont moins bien conservées que l'os. Dans l'état actuel de CPC 201, cinq dents partielles et un alvéole vide sont conservés du côté gauche ; cinq dents ou alvéoles étaient visibles en section sagittale du côté droit, avant remontage.

### Description

**Cavité rostrale et canal nasopharyngien** – Au niveau de l'extrémité rostrale du spécimen (fig. 2d), la cavité rostrale présente une section sub-quadrangulaire aux angles arrondis. La cassure oblique de la partie rostrale de la face dorsale du spécimen rend difficile l'identification des unités osseuses la constituant. Le nasal constitue probablement la marge dorsale [Fraas, 1902 ; Buffetaut, 1982 ; Vignaud, 1995] et sûrement la marge dorsolatérale. La marge latérale apparaît formée en majorité par le maxillaire ; la suture nasomaxillaire n'est cependant identifiable en section que dans sa partie latérale. Le maxillaire participe à la portion latérale de la marge ventrale. Le centre de la marge ventrale du rostre est formé ventralement par les palatins et dorsalement par le vomer, impair, dont la section forme un U. Celui-ci constitue les marges ventrale et latérale du canal nasopharyngien qui, incomplètement cloisonné, est ouvert dorsalement sur la cavité rostrale. La marge latérale du canal nasopharyngien est de plus bordée latéralement par une extension dorsale du palatin. Au niveau de la section caudale du spécimen (fig. 2e), le canal nasopharyngien est pair et complètement cloisonné. Il occupe le centre de la marge ventrale du rostre. La cloison médiane est formée par le vomer. Les marges dorsale, latérale et ventrale du canal pair sont formées par le palatin. Rostralement au pilier préfrontal (fig. 2e), la cavité rostrale forme un large espace ovale, qui occupe tout le volume du rostre moins l'épaisseur des os la bordant : frontal, nasal, préfrontal, qui atteint environ 20 mm. La cavité rostrale s'ouvre ostéologiquement dans sa portion ventrolatérale sur la fenêtre palatine, rostrolatéralement au pilier préfrontal ; l'extension rostrale de cette connexion ne peut être déterminée, étant visible uniquement en section. Caudalement au pilier préfrontal, dans l'aire interorbitaire (fig. 2e), alors que la marge rostrale de l'orbite s'incurve dorsalement, la cavité rostrale se rétrécit. L'extension ventrale de la cavité rostrale dans la portion médiane de l'aire interorbitaire, dorsalement au canal nasopharyngien, ne peut être déterminée car occultée par le sédiment.

**Frontal** – Le processus rostral du frontal est exposé partiellement en vue dorsale (fig. 2a). Il apparaît triangulaire, pointant rostralement, mais l'extrémité rostrale manque. La suture frontonasale, telle qu'elle est conservée, est droite, dirigée rostromédialement. En section, les sutures frontopréfrontale et frontonasale sont sub-verticales (fig. 2e). Sur cette même section apparaît la suture interfrontale, elle aussi sub-verticale, qui n'atteint pas la surface dorsale de l'os et n'est pas visible en vue dorsale (fig. 2a).

**Nasal** – Le processus caudal du nasal borde latéralement le processus rostral du frontal (fig. 2a). La pointe caudale du nasal gauche, aiguë, est conservée complètement, et coïncide avec l'extrémité caudale du spécimen (fig. 2a, e). Le processus caudal du nasal est bordé latéralement par le préfrontal ; en vue dorsale, la suture nasopréfrontale est droite, dirigée rostrolatéralement (fig. 2a). La portion rostrale de la suture nasopréfrontale est mal visible en vue dorsale ; elle semble s'infléchir régulièrement en direction latérale puis caudolatérale rostralement au processus susorbitaire du préfrontal (fig. 2a). En vue latérale gauche (fig. 2c), la suture nasopréfrontale court caudalement, légèrement ventralement et avec un tracé irrégulier (peut-être à cause de la mauvaise préservation de la surface de l'os) jusqu'à un point situé environ 10 mm caudalement et 10 mm dorsalement au bord caudal

de la fenêtre anté-orbitaire ; à partir de ce point, la marge caudale du nasal s'infléchit ventralement et le nasal contacte alors le lacrymal. Celui-ci forme la marge caudale de la fenêtre anté-orbitaire, alors que le nasal la borde dorsalement ; le sédiment comblant la fenêtre ne permet pas de préciser le tracé de la suture nasolacrymale. La fenêtre anté-orbitaire est sub-circulaire, avec un diamètre d'environ 12 mm. Entre le bord ventral de la fenêtre anté-orbitaire et la marge ventrale du maxillaire la distance est équivalente à environ deux diamètres de la fenêtre ; entre le bord caudal de la fenêtre et le point où s'infléchit médialement le lacrymal pour participer à la marge rostrale de l'orbite, la distance est d'environ trois diamètres. La suture nasomaxillaire émerge de la marge rostrale de la fenêtre anté-orbitaire à environ mi-hauteur ; elle court rostralement, s'infléchissant au niveau de la ride bordant dorsalement cette fenêtre. La suture est ensuite horizontale jusqu'à l'extrémité rostrale du spécimen. En section (fig. 2d), la partie latérale de la suture nasomaxillaire est visible sur environ 15 mm. Elle est oblique, dirigée dorsomédialement : à ce niveau, le nasal recouvre le maxillaire dorsolatéralement.

**Préfrontal** – Le processus rostral du préfrontal est marqué par une dépression triangulaire, surplombée d'une ride marquée dirigée dorsocaudalement, dont l'extrémité rostrale est située environ 20 mm dorsalement au bord caudal de la fenêtre anté-orbitaire (fig. 2c). La suture préfrontolacrymale prolonge la suture nasopréfrontale caudalement et présente elle aussi un tracé irrégulier, mais une orientation générale parallèle à la marge ventrale du maxillaire (fig. 2c). Elle s'infléchit médialement et légèrement ventralement au niveau de la marge rostrale de l'orbite, dont le préfrontal ne forme que la partie dorsale (fig. 2c, e). Ainsi qu'il apparaît au niveau de la section caudale du spécimen à gauche (fig. 2e), le préfrontal forme le plafond de la fenêtre palatine. Médialement, il forme un processus descendant qui contacte un processus ascendant du palatin ; le tout forme le pilier préfrontal. Celui-ci est percé d'un foramen médian au niveau de la suture préfrontopalatine. L'état de préservation du spécimen ne permet pas de préciser l'extension du préfrontal dans la région médiane. La partie droite de la section caudale (fig. 2e) passe rostralement au pilier préfrontal. Cette section montre que la portion du préfrontal formant la partie dorsale de la marge rostrale de l'orbite se prolonge rostralement en une lame osseuse épaisse de 15 à 20 mm, qui borde ventralement la cavité rostrale. En section, la suture avec le lacrymal apparaît horizontale. Dans les zones où le préfrontal n'est pas érodé (la portion latérale du préfrontal droit, la portion rostrale et susorbitaire du préfrontal gauche, fig. 2a, c), sa surface est lisse, dépourvue d'ornementation.

**Lacrymal et jugal** – En vue latérale gauche (fig. 2c), lacrymal et jugal forment ensemble une aire sub-triangulaire ventralement au préfrontal, caudalement à la fenêtre anté-orbitaire et dorsalement au maxillaire. La suture lacrymojugale émerge de la portion ventrale de la marge caudale de la fenêtre anté-orbitaire et forme une ride dirigée caudalement ; elle se perd ensuite dans la surface latérale mal conservée. Dans la partie gauche de la section caudale, il est visible que le jugal ne participe pas à la marge rostrale de l'orbite ; tandis qu'à droite, rostralement au pilier préfrontal, le lacrymal semble former seul la marge latérale du rostre, le jugal n'étant pas visible (fig. 2e).

**Maxillaire** – Le maxillaire forme la partie latérale de la face ventrale du rostre (fig. 2b). Il borde latéralement la fenêtre palatine ; la suture maxillopalatine émerge de la pointe rostrale de cette fenêtre et court parallèlement à la marge latérale du rostre sur 45 mm. Elle s'infléchit ensuite médialement, et au niveau de la section rostrale du spécimen, en vue ventrale, la largeur des palatins encadrés par les maxillaires n'excède pas 30 mm. En section (fig. 2d), la suture maxillopalatine court sub-verticale depuis l'angle ventrolatéral de la cavité rostrale. La rangée dentaire est logée dans un sillon. En raison de la fragilité de l'os dans cette zone, la base des couronnes dentaires n'a pas été exposée et la profondeur du sillon est inconnue ; il est profond d'au moins 5 mm au niveau de la dernière dent préservée, alors que ses marges ne sont pas intactes. La section rostrale du spécimen témoigne que l'implantation dentaire est thécodonte (fig. 2b, d).

**Palatin** – La suture interpalatine qui était visible en section sagittale avant préparation ne l'est pas sur la face ventrale du spécimen (fig. 2b), et n'est pas identifiable sur les sections rostrale et caudale (fig. 2d, e). Les palatins forment le centre de la face ventrale du rostre. Leur surface ventrale est située au niveau de la surface du maxillaire rostralement (fig. 2d) ; elle s'abaisse régulièrement caudalement, ainsi que médialement depuis la suture avec le maxillaire et la fenêtre palatine. La surface palatine atteint ainsi, à partir d'environ la moitié du spécimen conservé, presque le niveau de l'apex des dents (fig. 2c-e). Cet abaissement de la face ventrale du rostre semble correspondre au cloisonnement du canal nasopharyngien caudalement.

**Vomer** – Les vomers apparaissent soudés. Ils forment le plancher du canal nasopharyngien rostralement, encastrés au sein des palatins (fig. 2d) ; caudalement, ils forment la cloison médiane des canaux devenus pairs (fig. 2e). La suture voméropalatine dorsale forme un V inversé ; la suture voméropalatine ventrale, un V (fig. 2e).

**Dentition** – L'apex de toutes les couronnes dentaires manque. Le diamètre basal de la couronne la plus grande, la plus rostrale de la rangée conservée, est de 13 mm et sa hauteur est de 23 mm. Les couronnes sont courbes caudalement ; elles apparaissent sub-circulaires en section, et probablement bicarénées. Les rares portions d'émail conservées sont lisses.

## DISCUSSION

### Paléontologie comparative

En raison de la présence d'un canal nasopharyngien le spécimen est attribué à un crocodyloforme. Les relations des différentes unités osseuses entre elles, l'architecture de la portion de rostre conservée et l'extension latérale du préfrontal désignent un thalattosuchien métriorhynchide [Buffetaut, 1982 ; Vignaud, 1995]. CPC 201 représente une forme très massive, tant par l'épaisseur des os visibles en section que par l'architecture du rostre. Parmi les Métriorhynchidae, les deux genres *Metrriorhynchus* et *Dakosaurus* comprennent des formes brévirostres et massives [Buffetaut, 1982 ; Vignaud, 1995 ; Vignaud et Gasparini, 1996 ; Gasparini *et al.*, 2006]. La hauteur du rostre, l'épaisseur des os en section, les couronnes dentaires comprimées et apparemment lisses, le préfrontal courbe rostralement et la

fenêtre anté-orbitaire bien exprimée rapprochent CPC 201 du genre *Dakosaurus* [Vignaud, 1995 ; Vignaud et Gasparini, 1996 ; Gasparini *et al.*, 2006]. De plus, la position haute de la fenêtre anté-orbitaire par rapport à la marge ventrale du maxillaire est partagée par les spécimens rapportés à *Dakosaurus andiniensis* décrits par Gasparini *et al.* [2006] ; chez les spécimens des genres *Metrriorhynchus* et *Geosaurus* décrits conservant cette zone, le bord ventral de la fenêtre anté-orbitaire est séparé de la marge ventrale du maxillaire par environ l'équivalent d'un diamètre de la fenêtre [par exemple Broili, 1932, Fig. 2, 7, 8 ; Wenz, 1968, Pl. III, Fig. E ; Gasparini et Dellapé, 1976, Pl. I, Fig. B ; Gasparini et Chong Diaz, 1977, Fig. 3B ; Buffetaut, 1982, Fig. 2B ; Gasparini *et al.*, 2005, Fig. 3.2]. La morphologie particulière de la portion dentigère du maxillaire de CPC 201, formant un sillon abritant la base des couronnes dentaires, n'a été décrite parmi les métriorhynchides que dans le genre *Dakosaurus* ["Die Bezeichnung d. h. der zahntragende Theil des Maxillare hebt sich scharf von der Gaumenplatte ab und ist gegenüber dieser stark vertieft, so dass er ein Eindruck einer Zahnrinne, etwa wie bei *Ichthyosaurus* erweckt", Fraas, 1902 : 12]. L'examen des figures publiées [par exemple Wenz, 1968, Pl. IA] indique que nombre de métriorhynchides partagent ce caractère, si dans la plupart des cas le sillon n'est pas marqué au point d'appeler une comparaison avec l'implantation aulacodonte des ichthyosaures [Mazin, 1983]. Le réexamen du matériel original de Fraas [1902] est nécessaire pour juger de l'importance de ce trait.

Le genre *Dakosaurus* comprend l'espèce-type du genre, *D. maximus* (PLIENINGER, 1846), connue dans le Jurassique supérieur européen et décrite en détail par Fraas [1902]. L'espèce *D. lissocephalus* SEELEY, 1869 est représentée par des fragments de crâne ; *D. lapparenti* DEBELMAS & STRANNOLOUBSKY, 1957, par un squelette fragmentaire. Toutes deux sont considérées de validité incertaine par Vignaud [1995], peut-être correspondant à des formes juvéniles de *D. maximus* mais trop mal connues pour conclure. Enfin, *D. andiniensis* VIGNAUD & GASPARINI, 1996 a été définie sur un fragment de rostre provenant du Tithonien d'Argentine. Gasparini *et al.* [2006] ont récemment rapporté à cette espèce deux autres spécimens, dont un crâne sub-complet.

Le type de préservation des spécimens référés à *D. maximus* rend difficile la comparaison avec CPC 201 [Fraas, 1902 ; Vignaud, 1995]. Les couronnes dentaires de CPC 201 sont plus petites absolument et relativement que celles des spécimens attribués au genre *Dakosaurus* provenant du Jurassique supérieur allemand [Fraas, 1902 ; spécimens du SMNS, MCB obs. pers.] ; leur section est plus symétrique et elles sont moins massives. Leur petite taille pourrait s'expliquer par leur position caudale au sein de la rangée dentaire, mais l'holotype de *D. andiniensis* possède lui aussi des dents plus petites que les spécimens européens, et de section presque symétrique [Vignaud, 1995 ; Vignaud et Gasparini, 1996]. Les dents des spécimens rapportés à l'espèce par Gasparini *et al.* [2006] sont plus grandes, du moins rostralement, et possèdent des carènes crénelées, ce qui semble faire de *D. andiniensis* un cas unique parmi les thalattosuchiens. Il est impossible de déterminer à présent si CPC 201 possède lui aussi des dents aux carènes crénelées. Entre l'aplomb de la marge rostrale de l'orbite et celui de la fenêtre anté-orbitaire, CPC 201 conserve 5 dents, contre 3

seulement sur le crâne décrit par Gasparini *et al.* [2006]. Ce dernier étant conservé avec la mandibule en occlusion, il est possible que des alvéoles supplémentaires soient invisibles. CPC 201 semble aussi différer des spécimens décrits par Gasparini *et al.* [2006] dans le tracé des sutures des os de la série dorsale ; cependant, la surface originale du rostre de CPC 201 n'est pas conservée. De plus, la portion conservée sur CPC 201 représente une aire dont il a été prouvé qu'elle est sujette à d'importantes variations ontogéniques et/ou individuelles [Adams-Tresman, 1987 ; Vignaud, 1995]. Le crâne décrit par Gasparini *et al.* [2006] est exceptionnellement haut rostralement aux orbites pour un thalattosuchien, mais invisible en section : il est impossible de définir si cette hauteur résulte d'une élévation du volume de la cavité rostrale ou d'un épaissement des os la bordant dorsalement. CPC 201 ne pourrait représenter le même taxon que dans le second cas. La rangée de forams ornant le bord caudal du maxillaire de *D. andiniensis* [Gasparini *et al.*, 2006, Fig. 1] semble absente chez CPC 201. Enfin, la marge ventrale du maxillaire chez *D. andiniensis* s'infléchit ventralement vers le niveau de la fenêtre anté-orbitaire [Gasparini *et al.*, 2006, Fig. 1], ce qui ne semble pas être le cas de CPC 201 (fig. 2c).

Sur la base du matériel connu, il ne nous apparaît donc pas pertinent d'attribuer CPC 201 à l'une des espèces décrites du genre.

L'ornementation semble absente des parties intactes du préfrontal et du nasal de CPC 201, comme elle l'est des os crâniens de tous les métriorhynchides connus de la marge est du Pacifique sauf un [Gasparini *et al.*, 2005, 2006]. Des autres métriorhynchides mexicains connus à ce jour, seuls les deux membres du genre *Geosaurus*, les holotypes de *G. vignaudi* et de *G. saltillense*, conservent un matériel crânien adéquat [Frey *et al.*, 2002; Buchy *et al.*, 2006a, b], qui n'est pas ornementé en accord avec la diagnose générique proposée par Vignaud [1995]. CPC 201, lui aussi dépourvu d'ornementation, dans un genre dont les représentants européens sont légèrement ornementés, pourrait donc se rapprocher des formes pacifiques. La signification de ce caractère reste pourtant obscure. En admettant que l'ornementation se développe et se renforce durant l'ontogenèse [Vignaud, 1995], il indiquerait une tendance à la pedomorphose chez les formes américaines dans l'hypothèse d'une origine européenne pour le groupe ; ou, au contraire, dans le cas d'une

origine Pacifique, la péramorphose des formes européennes [Vignaud, 1995 ; Gasparini *et al.*, 2000, 2005].

**Thalattosuchiens du Jurassique supérieur du golfe du Mexique**

Des cinq genres de thalattosuchiens connus dans le Jurassique supérieur, l'aire de répartition du téléosauride *Stenosaururus* GEOFFROY SAINT HILAIRE, 1825 se limite à l'Europe

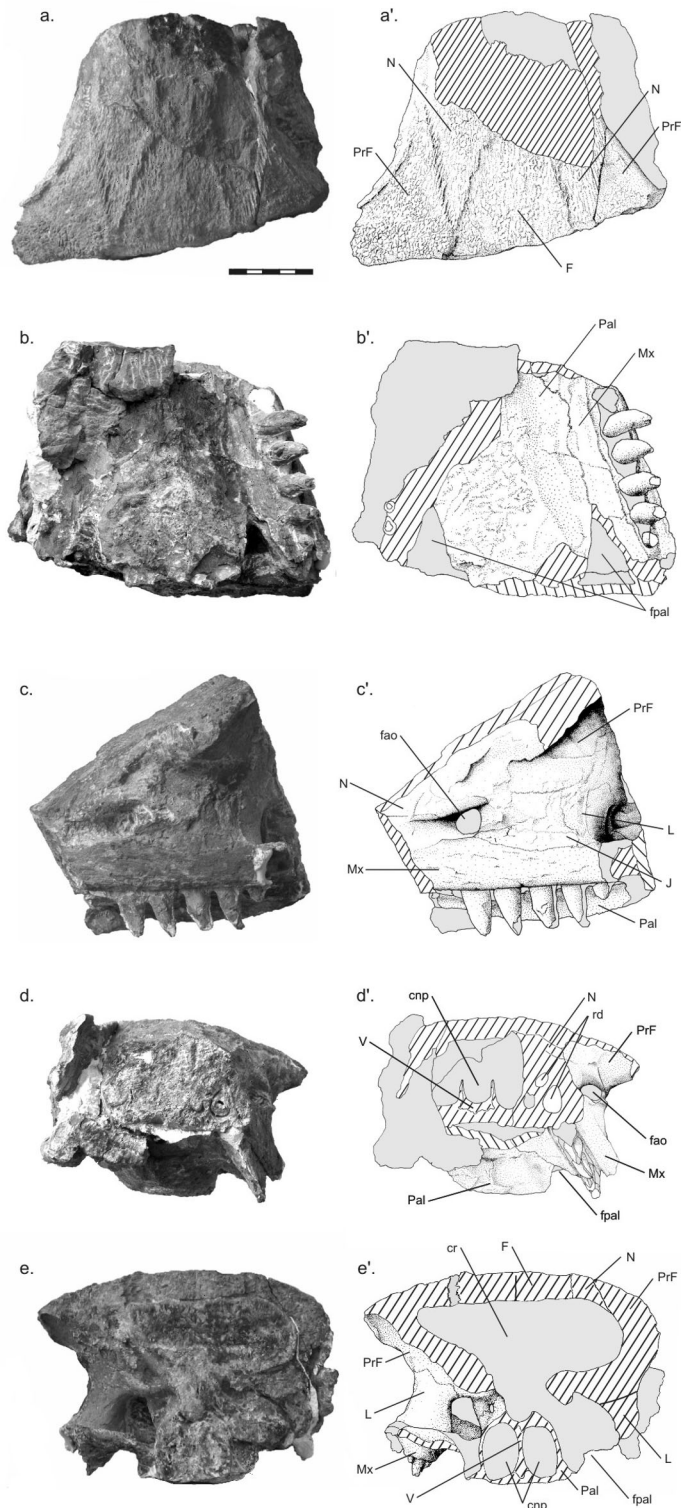


Fig. 2. – CPC 201, a/ spécimen en vue dorsale, a'/ dessin interprétatif ; b/ spécimen en vue ventrale, b'/ dessin interprétatif ; c/ spécimen en vue latérale gauche, c'/ dessin interprétatif ; d/ spécimen en vue rostrale, d'/ dessin interprétatif ; e/ spécimen en vue caudale, e'/ dessin interprétatif. Échelle 50 mm. Les zones emplies de sédiment ou de résine sont grisées ; l'os cassé ou visible en section est hachuré.

Fig. 2. – CPC 201, a/ specimen in dorsal view, a'/ interpretative drawing; b/ specimen in ventral view, b'/ interpretative drawing; c/ specimen in left lateral view, c'/ interpretative drawing; d/ specimen in rostral view, d'/ interpretative drawing; e/ specimen in caudal view, e'/ interpretative drawing. Scale 50 mm. Areas filled with matrix or resin are shaded grey; bone broken or visible in section is hatched.

Abréviations : cnp : canal nasopharyngien (nasopharyngeal canal) ; cr : cavité rostrale (rostral cavity) ; F : frontal (frontal) ; fao : fenêtre anté-orbitaire (anteorbital fenestra) ; fpal : fenêtre palatine (palatine fenestra) ; J : jugal (jugal) ; L : lacrymal (lacrymal) ; Mx : maxillaire (maxillary) ; N : nasal (nasal) ; Pal : palatin (palatine) ; PrF : préfrontal (prefrontal) ; rd : racine dentaire (tooth root) ; V : vomers (vomers).

et à Madagascar [Buffetaut *et al.*, 1981]. Celle de *Machimosaurus* v. MEYER, 1837, à l'archipel européen, mais il a aussi été signalé en Ethiopie [v. Huene, 1938 ; Bardet et Hua, 1996]. Les métriorhynchides *Metriorhynchus* v. MEYER, 1830, *Geosaurus* CUVIER, 1824 et *Dakosaurus* QUENSTEDT, 1856 sont présents à la fois dans l'archipel européen et en Amérique du Sud [Vignaud, 1995 et références incluses ; Vignaud et Gasparini, 1996 ; Gasparini *et al.*, 2005 et références incluses, 2006]. Le caractère fragmentaire de nombreux restes de vertébrés des formations La Casita et La Caja rend difficiles les comparaisons paléobiogéographiques [Buchy *et al.*, 2006a]. Ainsi, les collections de l'UANL-FCT et du MUDE comprennent les restes d'un téléosauride et plusieurs spécimens attribuables à des métriorhynchides, tous indéterminés, tandis que seul le genre *Geosaurus* est à ce jour représenté par du matériel diagnostique [Frey *et al.*, 2002 ; Buchy *et al.*, 2006a, b]. CPC 201 ajoute à l'assemblage de reptiles marins du golfe du Mexique le genre *Dakosaurus*, qui est rare en Europe et en Amérique du Sud, alors que le genre *Metriorhynchus*, relativement abondant en Europe et en Amérique du Sud [Bardet, 1995 ; Vignaud, 1995], est toujours absent. L'assemblage de reptiles marins et en particulier de thalattosuchiens du Jurassique supérieur du golfe du Mexique paraît différer de ceux connus à la même époque en Europe et en Amérique du Sud ; même si les reptiles marins du nord-est mexicain font l'objet d'études systématiques depuis peu seulement, les nouveaux spécimens découverts semblent renforcer ce biais plutôt que le corriger [Frey *et al.*, 2002 ; Buchy *et al.*, 2003, 2006a-c].

### Glandes à sel

Les thalattosuchiens apparaissant exclusivement marins [Fraas, 1901, 1902 ; Buffetaut, 1982 ; Bardet, 1995 ; Vignaud, 1995 ; Fernández et Gasparini, 2000], ils devaient posséder un mécanisme physiologique d'excrétion du chlorure de sodium [Hua et Buffetaut, 1997]. Fernández et Gasparini [2000] décrivent sur deux spécimens partiels du Tithonien d'Argentine attribués à *Geosaurus araucanensis* des structures triangulaires lobulées, paires, situées rostralement aux orbites dans la cavité rostrale ; elles sont interprétées comme le moulage interne de glandes à sel, analogues des glandes nasales d'autres archosaures [Witmer, 1997]. CPC 201 conserve la même région que les spécimens argentins, en trois dimensions et partiellement visible grâce à la cassure caudale (fig. 2e). La large cavité rostrale, apparemment non cloisonnée, conserve un espace dans lequel de telles glandes pourraient avoir été logées, comme en discutent Fernández and Gasparini [2000] et

Gandola *et al.* [2006]. Les marges internes de la cavité rostrale de CPC 201 sont lisses en section, ne présentant pas l'empreinte des lobules décrits par Fernández et Gasparini [2000] ; ce qui est en accord avec l'un des spécimens argentins, conservant en partie les os du rostre, dont les marges internes en section semblent lisses [Fernández et Gasparini 2000, Fig. 2]. Si la structure lobulée représente effectivement l'empreinte d'une glande à sel, celle-ci devait être entourée d'une membrane conjonctive.

En l'absence de préservation du canal excréteur des glandes à sel décrites, Fernández et Gasparini [2000] suggèrent l'élimination du chlorure de sodium soit par les narines externes, soit par la fenêtre anté-orbitaire. Cette dernière hypothèse est séduisante, en regard de la morphologie particulière de la fenêtre anté-orbitaire des thalattosuchiens, rostr dorsalement prolongée par un sillon [Wenz, 1968 ; Buffetaut, 1982 ; Vignaud, 1995 ; Witmer, 1997 ; Fernández et Gasparini, 2000 ; Gandola *et al.*, 2006 ; fig. 2c]. Elle est aussi problématique, puisque cette même fenêtre est réputée occultée chez des formes apparemment tout aussi marines que les autres [Fraas, 1902 ; Vignaud, 1995], tandis que Witmer [1997] exclut toute relation entre les glandes nasales des archosaures et la fenêtre anté-orbitaire. Gandola *et al.* [2006] rapportent pourtant la présence d'un canal reliant l'empreinte de glandes à sel sur la face ventrale du préfrontal à la fenêtre anté-orbitaire chez *Metriorhynchus superciliosus*. Si leurs conclusions se confirmaient, celles de Witmer [1997] devraient être reprises, et soit l'anatomie, soit la paléoécologie des taxons réputés privés de fenêtre anté-orbitaire réévaluées. Ostéologiquement, CPC 201 montre que la cavité rostrale communique aussi avec l'orbite, par le foramen du pilier préfrontal, et par la fenêtre ménagée entre lacrymal et préfrontal dans la marge rostrale de l'orbite (la fenêtre post-nasale de Witmer [1997]). La cavité rostrale de CPC 201 est aussi ouverte sur la fenêtre palatine, laissant probablement passage à une division dorsale du *M. pterygoideus* [Witmer, 1997] et donc exclue des candidats au passage d'un canal excréteur du sel.

*Remerciements.* – Nous souhaitons remercier chaleureusement Daniel Chio Gomez, qui a découvert le spécimen et l'a mis à notre disposition pour étude. Ce qui ne fut possible que grâce au travail constant envers le public et à l'ouverture d'esprit de l'équipe du MUDE, en particulier Martha Carolina Aguillón, José Lopez Espinoza et Rosario Gómez. Merci à José G. López Oliva (UANL-FCT) pour l'accès aux collections dont il a la charge ; à Franck Wittler (Université de Karlsruhe) qui a préparé le spécimen ; à José Garcia Quintero "niñero" pour la logistique. Ce travail a bénéficié des commentaires éclairés de Patrick Vignaud (Poitiers) et d'Eric Buffetaut (Paris) et du soutien financier de la Deutsche Forschungsgemeinschaft (bourses FR1314/9-1 et 9-2). Merci aux rapporteurs Eric Buffetaut et Stéphane Jouve (Paris).

### References

- ADAMS-TRESMAN S. (1987). – The Callovian marine crocodile *Metriorhynchus* from Central England. – *Palaeontology*, **30**, 179-194.
- ADATTE T., STINNESBECK W. & REMANE J. (1994). – The Jurassic-Cretaceous boundary in northeastern Mexico. Confrontation and correlations by microfacies, clay mineral mineralogy, calpionellids and ammonites. – *Geobios*, **17**, 37-56.
- ADATTE T., STINNESBECK W., REMANE J. & HUBBERTEN H. (1996). – Paleogeographic change at the Jurassic-Cretaceous boundary in the western Tethys, northeastern Mexico. – *Cret. Res.*, **17**, 671-689.
- ARANDA-MANTECA F. & STINNESBECK W. (1993). – Reptiles marinos del Jurásico Superior (Kimmeridgiano) del Noreste de Mexico. – *Sociedad Mexicana de Paleontología. IV Congreso Nacional*, 15-16.

- BARDET N. (1995). – Évolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. – *Paleovertebrata*, **24**, 177-283.
- BARDET N. & HUA S. (1996). – *Simolestes novackianus* HUENE, 1938 from the Upper Jurassic of Ethiopia is a teleosaurid crocodile, not a pliosaur. – *N. Jb. Geol. Pal., Mh.*, **2**, 65-71.
- BROILI F. (1932). – Weitere Beobachtungen an *Geosaurus*. – *N. Jb. Min. Geol. Paläont.*, **68B**, 127-148.
- BROIN F. de (1994). – Données préliminaires sur les chéloniens du Tithonien inférieur des calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France). – *Geobios*, **16**, 167-175.
- BUCHY M.-C., FREY E., STINNESBECK W. & LÓPEZ OLIVA J.G. (2003). – First occurrence of a gigantic pliosaurid plesiosaur in the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Mexico. – *Bull. Soc. géol. Fr.*, **174**, 271-278.
- BUCHY M.-C., FREY E., STINNESBECK W. & LÓPEZ OLIVA J.G. (2006a). – An annotated catalogue of the Upper Jurassic (Kimmeridgian and Tithonian) marine reptiles in the collections of the Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, Linares, Mexico. – *Oryctos*, **6**, 1-18.
- BUCHY M.-C., VIGNAUD P., FREY E., STINNESBECK W. & GONZÁLEZ GONZÁLEZ A.H. (2006b). – A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico. – *C. R. Palevol*, **5**, 785-794.
- BUCHY M.-C., FREY E., SALISBURY S.W., STINNESBECK W., LÓPEZ OLIVA J.G. & GÖTTE M. (2006c). – An unusual pliosaur (Reptilia, Sauropterygia) from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico. – *N. Jb. Geol. Pal.*, **240**, 241-270.
- BUFFETAUT E. (1982). – Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodyliens méso-suchiens. – *Mém. Soc. géol. Fr.*, **60**, 435-447.
- BUFFETAUT E., TERMIER G. & TERMIER H. (1981). – A teleosaurid (Crocodylia, Mesosuchia) from the Toarcian of Madagascar and its palaeobiogeological significance. – *Paläont. Z.*, **55**(3/4) : 313-319.
- CUVIER G. (1824). – Sur les ossements fossiles de crocodiles. In : Recherche sur les ossements fossiles, 2e édition, **5** (2). – Dufour & d'Occagne, Paris, 143-160.
- DEBELMAS J. & STRANNOLOUBSKY A. (1957). – Découverte d'un Crocodylien dans le Néocomien des environs de La Marte (Var) *Dacosaurus lapparenti* nov. sp. – *Trav. Lab. géol. Fac. sci. Univ. Grenoble*, **23**, 89-99.
- FERNÁNDEZ M. & GASPARINI Z. (2000). – Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. – *Lethaia*, **33**, 269-276.
- FITZINGER L. (1843). – *Systema Reptilium*. – Braumüller & Seidel, Wien, 106 p.
- FRAAS E. (1901). – Die Meerkrokodile (Thalattosuchia n.g.) eine Sauriergruppe der Juraformation. – *Jahr. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*, **57**, 409-418.
- FRAAS E. (1902). – Die Meer-Crocodylien (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. – *Palaeontographica*, **49**, 1-79.
- FREY E., BUCHY M.-C., STINNESBECK W. & LÓPEZ OLIVA J.G. (2002). – *Geosaurus vignaudi* n.sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (State of Puebla). – *Can. J. Earth Sci.*, **39**, 1467-1483.
- GANDOLA R., BUFFETAUT E., MONAGHAN N. & DYKE G. (2006). – Salt glands in the fossil crocodile *Metriorhynchus*. – *J. Vert. Pal.*, **26**, 1009-1010.
- GASPARINI Z. & CHONG DÍAZ G. (1977). – *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **153**, 341-360.
- GASPARINI Z. & FERNÁNDEZ M.S. (1997). – Tithonian marine reptiles of the Eastern Pacific. In : CALLAWAY J.M. & NICHOLLS E.L., Eds., Ancient marine reptiles. – Academic Press, San Diego, 435-450.
- GASPARINI Z. & DELAPPÉ D. (1976). – Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia de Neuquén (Republica Argentina). – *Primer Congreso Geológico Chileno*, 2-7 agosto 1976, Santiago, Chile, 1-22.
- GASPARINI Z., VIGNAUD P. & CHONG G. (2000). – The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile : a paleobiogeographic approach. – *Bull. Soc. géol. Fr.*, **171**, 657-664.
- GASPARINI Z., CICHOWOLSKI M. & LAZO D.G. (2005). – First record of *Metriorhynchus* (Reptilia : Crocodyliformes) in the Bathonian (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. – *J. Paleont.*, **79**, 801-805.
- GASPARINI Z., POL D. & SPALLETTI L.A. (2006). – An unusual marine crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. – *Science*, **311**, 70-73.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E. (1825). – Recherche sur l'organisation des gavials, sur leurs affinités naturelles desquelles résulte la nécessité d'une autre distribution générique : *Gavialis*, *Teleosaurus*, *Steneosaurus*. – *Mém. Mus. natl. Hist. Nat., Paris*, **12**, 97-155.
- GOLDHAMMER R.K. (1999). – Mesozoic sequence stratigraphy and paleogeographic evolution of north east Mexico. In : BARTOLINI C., WISLON J.L. & LAWTON T.F., Eds., Sedimentary and tectonic history of north central Mexico. – *Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.*, **340**, 1-31.
- GOLDHAMMER R.K. & JOHNSON C.A. (2001). – Middle Jurassic – Upper Cretaceous paleogeographic evolution and sequence-stratigraphic framework of the Northwest Gulf of Mexico rim. In : BARTOLINI C., BUFFLER R.T. & CANTÚ-CHAPA A., Eds., The western Gulf of Mexico basin – tectonics, sedimentary basins, and petroleum systems. – *AAPG Mem.*, **75**, 45-82.
- HUA S. & BUFFETAUT E. (1997). – Crocodylia. Introduction. In : CALLAWAY J.M. & NICHOLLS E.L., Eds., Ancient marine reptiles. – Academic Press, San Diego, 703-717.
- HUENE F. v. (1938). – Ein Pliosauride aus Abessinien. – *Zentralbl. Miner., Geol., Pal.*, **B 10**, 370-376.
- MAZIN J.-M. (1983). – L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia (Reptilia). – *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, **7**, 406-418.
- MICHALZIK D. (1988). – Trias bis tiefste Unter-Kreide der nordöstlichen Sierra Madre Oriental, Mexiko. – Inaugural-Dissertation TH-Darmstadt (inédate; consultable à l'Universitäts- und Landesbibliothek Darmstadt).
- MCGOWAN C.M. & MOTANI R. (2003). – Ichthyopterygia : Handbook of Paleoherpology, part 8. – Pfeil Verlag, München, VIII + 175 p.
- MEYER H. v. (1830). – Saurier. – Isis v. Oken, Leipzig, 5/6/7, 517-519.
- MEYER H. v. (1837). – Mittheilungen, an Professor Bronn gerichtet. – *N. Jb. Geogn., Geol. Petrefakt.*, **4**, 413-418.
- PLIENINGER T. (1846). – Über ein neues Sauriergenus. – *Würt. naturwiss. Jahrb.*, **11**, 150.
- QUENSTEDT F.A. (1856). – Sonst und Jetzt. Populäre Vorträge über Geologie. – Laupp, Tübingen.
- SCHUMANN D. (1988). – Observaciones paleoecológicas en secuencias del Kimmeridgiano/Tithoniano (Formación La Casita) de Nuevo León, Noreste de México. – *Act. Fac. Cien. Tierra, U.A.N.L.*, **3**, 43-59.
- SEELEY H.G. (1869). – Index to the fossil remains of aves, Ornithosauria, and Reptilia, from the secondary system of strata arranged in the Woodwardian museum of the University of Cambridge. – Cambridge, 143 p.
- SMITH A.G., SMITH D.G. & FUNNEL B.M. (1994). – Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. – Cambridge University Press, Cambridge, X + 99 p.
- TAPLIN L.E. & GRIGG G.C. (1981). – Salt glands in the tongue of the estuarine crocodile *Crocodylus porosus*. – *Science*, **212**, 1045-1047.
- VIGNAUD P. (1995). – Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque : systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques. – Thèse de l'Université de Poitiers (inédate ; consultable à la bibliothèque de l'Université de Poitiers).
- VIGNAUD P. & GASPARINI Z. (1996). – *Dakosaurus andiniensis* n.sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), first record of *Dakosaurus* in the Upper Jurassic of Argentina. – *C. R. Acad. Sci., Paris*, **322**, sér. IIA, 245-250.
- WENZ S. (1968). – Contribution à l'étude du genre *Metriorhynchus*. Crâne et moulage endocrânien de *Metriorhynchus superciliosus*. – *Ann. Paléont. Vert.*, **54**, 149-183.
- WITMER L.M. (1997). – The evolution of the antorbital cavity of archosaurs : a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. – *Soc. Vert. Paleont. Mem.*, **3**, 1-73.