

LA POCHÉ A PHOSPHATE DE Ste-NEBOULE (LOT)  
ET SA FAUNE DE VERTEBRES DU LUDIEN SUPERIEUR

4. CROCODILIENS

par

ERIC BUFFETAUT\*

SOMMAIRE

	page
Résumé . . . . .	191
Introduction . . . . .	192
Systématique . . . . .	192
- <i>Diplocynodon</i> sp. . . . .	192
Remarques sur la taxonomie et la distribution stratigraphique des Crocodiliens des phosphorites du Quercy . . . . .	195
Remarques taphonomiques . . . . .	196
Conclusions . . . . .	198
Bibliographie . . . . .	198

RESUME

Les Crocodiliens sont représentés dans l'Eocène supérieur de Sainte-Néboule (Lot) par un pariétal isolé et une plaque dorsale, provenant tous deux de jeunes individus. Ils sont rapportés à *Diplocynodon* sp. La présence de restes de petits Crocodiliens (appartenant aux genres *Diplocynodon* et *Allognathosuchus*) dans les phosphorites du Quercy est probablement due à l'action de prédateurs (Mammifères et Oiseaux).

\*Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université Paris VI, 4 place Jussieu,  
75230 PARIS CEDEX 05

## ABSTRACT

Crocodylians are represented in the Upper Eocene of Sainte-Néboüle (Lot) by an isolated parietal and a dorsal scute, both from young individuals. They are referred to *Diplocynodon* sp. Predators (mammals and birds) are probably responsible for the occurrence of remains of small crocodylians (belonging to the genera *Allognathosuchus* and *Diplocynodon*) in the phosphorites of Quercy.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Krokodilier sind im Obereozän von Sainte-Néboüle (Lot) durch ein isoliertes Parietale und eine dorsale Platte, beiden aus jungen Individuen, vertreten. Sie sind *Diplocynodon* sp. zugerechnet. Für das Vorkommen von Resten kleiner Krokodilier (den Gattungen *Diplocynodon* und *Allognathosuchus* angehörend) in den Phosphoriten des Quercy sind wahrscheinlich Raubtieren und -Vögel verantwortlich.

## INTRODUCTION

Le gisement Eocène supérieur de Sainte-Néboüle, comme les autres poches à phosphorite du Quercy, est pauvre en restes de Crocodyliens ; les fouilles récentes n'ont mis à jour qu'un pariétal isolé et une plaque dermique dorsale. De telles pièces ne permettent pas une identification très précise, mais elles donnent quelques informations dignes d'intérêt sur la question générale de la présence de Crocodyliens dans les phosphorites du Quercy.

## SYSTEMATIQUE

ORDRE CROCODYLIA Gmelin, 1788  
 SOUS-ORDRE EUSUCHIA Huxley, 1875  
 FAMILLE ALLIGATORIDAE Gray, 1844  
 GENRE *DIPLOCYNODON* Pomel, 1847  
*DIPLOCYNODON* sp.

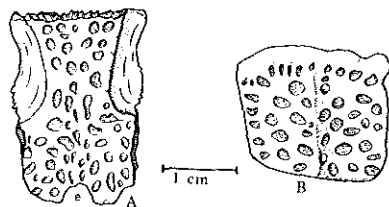


Fig. I : *Diplocynodon* sp., de l'Eocène supérieur de Sainte-Néboüle (Lot). A : pariétal, en vue dorsale ; e : échancrure pour la spina supraoccipitalis. B : plaque dermique dorsale, vue dorsale.

## DESCRIPTIONS ET COMPARAISONS

*LE PARIÉTAL* (fig. IA)

Cet os de petite taille (longueur : 24 mm, largeur maximale : 19 mm) est de forme grossièrement trapézoïdale, la zone de suture avec le frontal, à l'avant, étant plus longue (19 mm) que le bord postérieur de l'os (15 mm). Il semble bien, à en juger par le tracé des sutures, que les angles antérolatéraux n'aient pas rejoint les postorbitaires, de sorte que le frontal participait quelque peu à la bordure des fosses temporales supérieures. Les limites médiales de ces dernières indiquent qu'elles étaient de taille modérée et de forme sans doute ovale. Entre elles, la table crânienne est relativement large (9 mm au point le plus étroit) et plane, sans indication de bourrelets latéraux. La plaque postérieure de ce pariétal, en arrière des fosses, est proportionnellement étroite, et se rétrécit un peu vers l'arrière. Le bord postérieur de l'os montre en son milieu une nette indentation, large de 4 mm et profonde de 2, où venait se loger la spina supraoccipitalis du supraoccipital. De part et d'autre de cette échancrure, le bord de l'os est convexe vers l'arrière ; comme, en outre, les zones de suture avec les squamosaux s'arrêtent un peu en avant des points les plus postérieurs du pariétal, le bord caudal de celui-ci devait faire saillie vers l'arrière. La surface dorsale de la table crânienne est ornée de nombreuses petites cupules irrégulièrement dispersées.

La face ventrale de l'os, du type habituel chez les Eusuchiens, ne mérite pas une description particulière.

## Age et taille de l'individu

Ce pariétal a certainement appartenu à un jeune individu. Outre sa petite taille, l'étrécissement relative de sa partie postérieure est significative à cet égard. Chez les jeunes Crocodiliens, en effet, ainsi que l'a remarqué Mook (1921), la partie postérieure de la table crânienne est plus étroite que les parties centrale et antérieure. Le pariétal a alors les proportions que l'on observe ici (cf. Kälin, 1933, fig 13 à 19). Avec l'âge, la région postérieure de la table crânienne s'élargit, et la largeur de la plaque postérieure du pariétal, notamment, s'accroît considérablement. La région située entre les fosses temporales supérieures s'élargit nettement moins vite, d'où le fait qu'elle est proportionnellement plus large chez les jeunes. L'ornementation assez peu accusée du spécimen de Sainte-Néboûle est aussi un caractère juvénile (cf. Mook, 1921, et Kälin, 1933).

La longueur du crâne peut être estimée, par comparaison avec de jeunes Crocodiliens actuels, à environ une douzaine de centimètres. Cette estimation permet d'évaluer la longueur totale de l'animal, grâce aux abaques fournies par Wermuth (1964). Si on utilise les droites correspondant aux alligators et aux crocodiles à museau court

actuels, dont on peut penser que *Diplocynodon* se rapprochait par les proportions, on obtient une longueur totale légèrement inférieure à un mètre. Chez un *Alligator mississippiensis* actuel, cette longueur indiquerait, d'après les données de Neill (1971), un jeune animal d'environ deux ans. Le poids d'un tel Crocodilien, par comparaison avec les chiffres donnés par Colbert, Cowles et Bogert (1946) pour *Alligator mississippiensis*, devait être d'environ un à deux kilogrammes.

### Comparaisons

Le pariétal trouvé à Sainte-Néboule sera comparé ici à ceux des trois principaux genres de Crocodiliens connus en Europe à l'Eocène supérieur : *Allognathosuchus* (représenté dans le Quercy par *A. gaudryi*, voir plus bas), *Pristichampsus* (qui, à ma connaissance, n'est représenté dans le Quercy que par une dent signalée par Berg, 1966, p. 75), et *Diplocynodon* (représenté dans le Quercy, voir plus bas).

Le pariétal d'*Allognathosuchus gaudryi* se distingue de celui découvert à Sainte-Néboule par plusieurs points importants :

- ses angles antérolatéraux rejoignent les postorbitaires, ce qui exclut le frontal de la bordure des fosses temporales supérieures.
- les bords médiaux des fosses temporales supérieures sont relevés en bourrelets.
- il ne montre pas d'échancrure étroite et profonde pour le supraoccipital. Celui-ci participe à la table crânienne sous la forme d'une mince bande s'étendant transversalement.

- son bord postérieur ne fait pas saillie vers l'arrière par rapport aux squamosaux.
- son ornementation est différente, avec la présence d'une crête longitudinale.

La comparaison avec le Crocodilidé ziphodonte *Pristichampsus* est plus difficile, car l'anatomie crânienne des espèces européennes de ce genre n'est pas encore connue en détail. On peut dire cependant que le pariétal de *Pristichampsus vorax* (Troxell), espèce de l'Eocène moyen d'Amérique du Nord récemment décrite par Langston (1975) et apparemment proche des formes européennes, diffère de celui de Sainte-Néboule par les traits suivants :

- présence de contacts avec les postorbitaires.
- tracé différent de la suture avec le frontal.
- Grande étroitesse de la région située entre les fosses temporales supérieures.

Si par contre on compare le pariétal de *Diplocynodon* (par exemple *D. rateli*, de l'Aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy, connu par de nombreux exemplaires bien conservés) à l'os trouvé à Sainte-Néboule, on constate les ressemblances suivantes :

- absence de contact avec les postorbitaires.
- présence d'une échancrure de forme similaire pour la spina supraoccipitalis.
- absence de bourrelets à la limite des fosses temporales supérieures.

Les différences de proportions et d'ornementation observables sont dues au jeune âge

du Crocodilien de Sainte-Néboule (voir plus haut).

Il paraît donc légitime d'attribuer le pariétal de Crocodilien trouvé à Sainte-Néboule au genre *Diplocynodon*. Compte tenu de la nature du matériel, une détermination spécifique n'est pas possible.

#### PLAQUE DERMIQUE DORSALE (fig. IB)

Cet ostéoderme, en forme de parallélogramme, montre, à sa face dorsale, une bande antérieure lisse séparée de la partie postérieure ornée par une rangée de cupules. Sur cette bande venait chevaucher le bord postérieur de la plaque précédente. Une carène médiane moyennement accusée, commençant un peu en arrière de la rangée de cupules mentionnée plus haut, sépare en deux la partie postérieure de la plaque, qui est couverte de petites cupules à disposition irrégulière. Les bords latéraux, apparemment un peu usés, montrent de faibles indications de sutures avec les plaques situées de part et d'autre.

La face ventrale lisse présente une faible concavité dont le parcours correspond à peu près à celui de la carène dorsale.

Les dimensions réduites (20 mm sur 17) et l'ornementation peu développée indiquent un jeune animal.

Ce type d'ostéoderme dorsal est courant chez les Eusuchiens actuels et fossiles. La plaque de Sainte-Néboule rappelle notamment les ostéodermes de *Diplocynodon* de l'Aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy (Vaillant, 1872) et du Stampien de La Milloque (Jéhenne, 1970). Elle ressemble aussi beaucoup à une plaque du Quercy figurée par De Stefano (1905, pl. III, fig. 4) et attribuée par lui, sans justification, à « *Alligator* » *gaudryi* (c'est-à-dire à *Allognathosuchus*). L'identification de l'ostéoderme de Sainte-Néboule ne peut que rester très incertaine ; on peut l'attribuer avec réserves à *Diplocynodon* sp.

#### REMARQUES SUR LA TAXONOMIE ET LA DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE DES CROCODILIENS DES PHOSPHORITES DU QUERCY

Le premier auteur à signaler des restes de Crocodiliens dans les phosphorites du Quercy fut Gervais (1876), qui ne put identifier plus précisément les fossiles dont il disposait. Depuis, deux genres de Crocodiliens, appartenant tous deux à la famille des Alligatoridae, ont pu être mis en évidence dans ces dépôts :

- *Diplocynodon* Pomel, 1847. Filhol (1877) a rapporté à *Diplocynodon gracile* (sic) une portion antérieure de mandibule des phosphorites montrant les troisième et

quatrième dents très développées caractéristiques du genre. Depuis, l'espèce *Diplocynodon gracilis* Vaillant, 1872 a été signalée dans le Quercy par Lydekker (1888) et De Stefano (1905), sans indications précises de gisements. Les fouilles récentes ont révélé l'existence d'un *Diplocynodon* d'espèce indéterminée dans l'Oligocène supérieur du Pech-du-Fraysse (Crochet, 1971). L'attribution spécifique à *Diplocynodon gracilis*, admise par les anciens auteurs, est d'autant plus sujette à caution que la validité de cette espèce (fondée sur du matériel de Saint-Gérand) est mise en doute par Berg (1966), qui y voit un probable synonyme de *D. rateli* Pomel, 1847. Il semble que le plus que l'on puisse dire à l'heure actuelle est que le genre *Diplocynodon* est présent dans les phosphorites du Quercy de l'Eocène supérieur (Sainte-Néboule) à l'Oligocène supérieur (Puech-du-Fraysse), ce qui n'est guère surprenant puisque cet Alligatoridé est connu en Europe du Paléocène au Néogène (le plus récent provenant d'un gisement de Bulgarie considéré en 1963 comme Pliocène par von Huene et Nikoloff).

- *Allognathosuchus* Mook, 1921. Cet Alligatoridé au museau très court et aux dents postérieures arrondies est connu dans le Quercy par un crâne complet, d'âge probablement éocène supérieur, provenant (selon Kälin, 1939) du gisement aujourd'hui épuisé de Memerlein (Lot). Ce fossile a été décrit pour la première fois par De Stefano en 1905, sous le nom d'*Alligator gaudryi*. Kälin, en 1939, a cru nécessaire de fonder pour ce spécimen le genre *Arambourgia*. Cependant, comme l'a fait remarquer Berg en 1966, le crâne trouvé à Memerlein ressemble remarquablement à celui d'*Allognathosuchus haupti* (Weitzel, 1935) du Lutétien de Messel. L'examen des dents visibles sur le spécimen du Quercy révèle qu'elles deviennent arrondies à la partie postérieure des mâchoires. Il me paraît donc tout à fait justifié de rapporter cette forme à *Allognathosuchus*. Le nom spécifique « *gaudryi* » doit, lui, être conservé, suivant la règle de priorité, même si l'identité avec la forme de Messel se vérifie. *Allognathosuchus gaudryi*, s'il est bien de l'Eocène supérieur, ce qui est probable, est un des représentants les plus tardifs du genre en Europe, où, selon Berg (1969), il ne dépasse guère la limite Eocène-Oligocène.

#### REMARQUES TAPHONOMIQUES

Les restes de Crocodiliens, on l'a vu, sont peu abondants dans les phosphorites du Quercy, et le plus souvent très fragmentaires (le crâne d'*Allognathosuchus gaudryi* fait exception), ce qui n'est guère étonnant compte tenu du mode de formation de ces dépôts, les plateaux karstiques ne constituant évidemment pas l'habitat normal de ces animaux semi-aquatiques. Il est vraisemblable que les biotopes convenant aux Crocodiliens se trouvaient surtout dans les régions basses et humides situées plus au Sud-Ouest (cf. Cavaillé, 1974).

Bien que Gervais (1876) ait signalé des restes de grands individus, on constate en outre que les ossements de Crocodiliens récoltés proviennent très souvent d'animaux de petite taille. C'est le cas à Sainte-Néboule, ainsi qu'à Escamps C, poche sans doute un peu plus récente que Sainte-Néboule, qui a livré un très petit ostéoderme. Le rameau mandibulaire droit de *Diplocynodon* des « phosphorites de Caylux » conservé au British Museum provient, selon Lydekker (1888), d'un très petit individu. Le crâne - type d'*Allognathosuchus gaudryi* ne mesure que 87 mm de longueur.

La faible taille de ces individus s'explique de façon différente suivant le genre considéré. *Allognathosuchus gaudryi*, tout comme *A. haupti* (cf. Berg, 1966), n'atteignait sans doute jamais une grande taille, ne dépassant peut-être pas un mètre de longueur à l'état adulte. Le crâne de Memerlein est considéré par De Stefano (1905) et Kálin (1939) comme ayant appartenu à un adulte, bien qu'on y observe des caractères juvéniles dans la morphologie et les proportions (peut-être des phénomènes de pédomorphose ont-ils joué un rôle important dans l'évolution du genre *Allognathosuchus*). En ce qui concerne *Diplocynodon*, par contre, la petite taille des individus est certainement due à leur jeune âge, car dès l'Eocène les représentants adultes de ce genre pouvaient atteindre et dépasser 1,50 m de longueur.

La rareté des débris de *Diplocynodon* dans les poches à phosphorite et le fait que beaucoup de ceux qu'on y rencontre proviennent d'animaux de petite taille suggèrent que ces restes ont été pour une grande part apportés dans les réseaux karstiques paléogènes par des prédateurs. Cela expliquerait notamment la sélection d'âge ; des études récentes sur le crocodile du Nil (Pooley et Gans, 1976) ont montré en effet que les jeunes étaient beaucoup plus souvent victimes d'autres animaux que les adultes, qui sont évidemment plus capables de se défendre et moins vulnérables de par leur taille. Depuis que, à la suite de Boule (1899), la thèse de la formation des phosphorites du Quercy dans les grottes et gouffres a été admise, divers auteurs (Thevenin, 1903 ; Gèze, 1938) ont évoqué le rôle des prédateurs pour expliquer l'introduction de certains animaux dans ces dépôts. Il semble bien que cette interprétation soit la plus adéquate en ce qui concerne les Crocodiliens.

Le rôle de Mammifères carnassiers doit bien être pris en considération, mais on peut aussi considérer certains oiseaux comme de possibles prédateurs. Les recherches de Cott (1961) sur *Crocodylus niloticus* ont montré en effet que les jeunes crocodiles sont souvent victimes d'oiseaux, notamment de rapaces, comme l'aigle pêcheur, et de marabouts. Le gisement de Sainte-Néboule n'a fourni jusqu'ici que des oiseaux de petite taille, martinets et galliformes, qui ne peuvent évidemment pas avoir eu des Crocodiliens pour victimes (C. Mourer-Chauviré, communication personnelle). Cependant, toujours suivant les indications aimablement fournies par C. Mourer-Chauviré, il existe dans les anciens matériaux des phosphorites (sans indication de gisement) un certain nombre d'oiseaux de grande taille, rapaces et échassiers. Parmi les possibles prédateurs de jeunes Crocodiliens, on peut citer, je pense, *Bubo incertus* (grand-duc dont l'humé-

rus rappelle la chouette-pêcheuse *Ketupa javanensis*), *Strigogyps dubius* (de la taille d'un gypaète), *Amphiserpentarius schlosseri* (un très grand Cathartidé), ainsi que divers échassiers de grande taille (cf. Gaillard, 1908).

## CONCLUSIONS

A Sainte-Néboule comme dans les autres gisements des phosphorites du Quercy, les Crocodiliens ne représentent qu'une portion peu importante de la faune. Qu'il s'agisse de *Diplocynodon* ou d'*Allognathosuchus*, ces animaux habitaient certainement les parties basses de la région, rivières, lacs ou marais, et leurs restes n'ont été que rarement entraînés dans les réseaux karstiques des plateaux, par l'action sans doute de prédateurs.

## BIBLIOGRAPHIE

- BERG (D.E), 1966. — Die Krododile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus* ? aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh.Hess.Lanees.Bodenforsch.*, Wiesbaden, Heft 52, 105 p., II fig., 6 pl.
- BERG (D.E), 1969. — Characteristic crocodiles of the Paleogene in Europe *Mém. B.R.G.M.*, Paris, No 69, vol. 3, p. 73-75, I fig.
- BOULE (M.), 1899. — Observations à propos de la note de M. Thevenin sur le bassin tertiaire d'Asprières. *Bull. Soc.Géol.France*, Paris, vol. 17, 3ème série, p. 359-360.
- CAVILLE (A.), 1974. — La région des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, vol. 6, fasc. I-II, p. 5-19, 5 fig.
- COLBERT (E.H.), COWLES (R.B.), BOGERT (C.M.), 1946. — Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits, evolution, and extinction of the dinosaurs. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, vol. 86, art. 7, p. 331-376, 14 fig., 6 pl.
- COTT (H.B.), 1961. — Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *Trans.Zool.Soc.London*, vol. 29, part 4, p. 211-356, 45 fig., 9 pl.
- CROCHET (J.Y.), 1971. — Les Vertébrés de l'Oligocène supérieur du Pech du Fraysse, poche à phosphate du Quercy (commune de Saint-Projet, Tarn-et-Garonne). *C.R.Soc.Géol.France*, Paris, fasc. 9, p. 316-317, I fig.
- DE STEFANO (G.), 1905. — Appunti sui Batraci e sui Rettili del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. Parte terza : Coccodrilli-Serpenti-Tartarughe. *Boll.Soc.Géol.Ital.*, Roma, vol.24, fasc. I, p. 17-63, 3 pl.
- FILHOL (H.), 1877. — Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des Mammifères. Masson, Paris, 561 p., 445 fig.
- GAILLARD (C.), 1908. — Les oiseaux des phosphorites du Quercy. *Ann.Univ.Lyon.*, N.S., I, Sciences, fasc. 23, 178 p. 37 fig., 8 pl.
- GERVAIS (P.), 1876. — Zoologie et Paléontologie générales, 2ème série. Arthus Bertrand, Paris, 72 p., 25 pl.
- GEZE (B.), 1938. — Contribution à la connaissance des phosphorites du Quercy. *Bull.Soc.Géol.France*, Paris, 5ème série, t.8, fasc. I-2, p.123-146, 4 fig.
- HUENE (F. von), & NIKOLOFF (I.), 1963. — Ein pliozänes Krokodil in Bulgarien. *N.Jhb.Geol.Pal., Abh.*, Stuttgart, Bd. 118, 3, p. 266-271, 2 fig., 1 pl.
- JEHENNE (Y.), 1970. — Etude de restes de Crocodiliens stampiens du bassin d'Aquitaine. *Bull.Sci.Terre Univ. Poitiers*, t.XI, 11 p., 4 fig. 4 pl.
- KALIN (J.), 1933. — Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodili-denschädels. *Zool.Jhb., Abt.Anat.Ont. Tier.*, Iena, Bd. 57, Heft 4, p. 535-714, 29 fig., 6 pl.
- KALIN (J.), 1939. — Ein extrem kurzschnauziger Crocodilide aus den Phosphoriten des Quercy : *Arambourgia* (nov.gen.) *gaudryi* De Stefano. *Abh.Schweiz.Palaeont.Gesell.*, Basel, Bd. 62, p. I-18, 2 fig. 3 pl.
- LANGSTON (W.), 1975. — Ziphodont crocodiles : *Pristichampsus vorax* (Troxell), new combination, from the Eocene of North America. *Fieldiana (Geol.)*, Chicago, vol. 33, No 16, p. 291-314, 6 fig.



- LYDEKKER (R.), 1888. — Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat.Hist.), vol. I, British Museum, London, XXVIII 309 p., 69 fig.
- MOOK (C.C.), 1921. — Individual and age variations in the skull of recent Crocodylia. *Bull.Am.Mus.Nat.Hist.*, New York, vol. 44, art. 7, p. 51-66, 4 fig., 3 pl.
- NEILL (W.T.), 1971. — The last of the ruling reptiles. Alligators, crocodiles, and their kin. Columbia University Press, New York & London, 486 p., 162 fig.
- POOLEY (A.C.) & GANS (C.), 1976. — The Nile crocodile. *Scient.Am.*, New York, vol. 234, No 4, p. 114-124, 7 fig.
- THEVENIN (A.), 1903. — Etude géologique de la bordure Sud-Ouest du Massif Central. *Bull.Serv.Carte Géol France*, Paris, No 95, t.14, p.353-555, 51 fig., 6 pl.
- VAILLANT (L.), 1872. — Etude zoologique sur les Crocodyliens fossiles tertiaires de Saint-Gérard-le-Puy. *Ann.Sci. Géol.*, Paris, III, I, 58 p., 5 pl.
- WERMUTH (H.), 1964. — Das Verhältnis zwischen Kopf-, Rumpf-, und Schwanzlänge bei den rezenten Krokodilen. *Senckenberg.Biol.*, Frankfurt am Main, Bd. 45, No 3/5, p. 369-385, 5 fig.