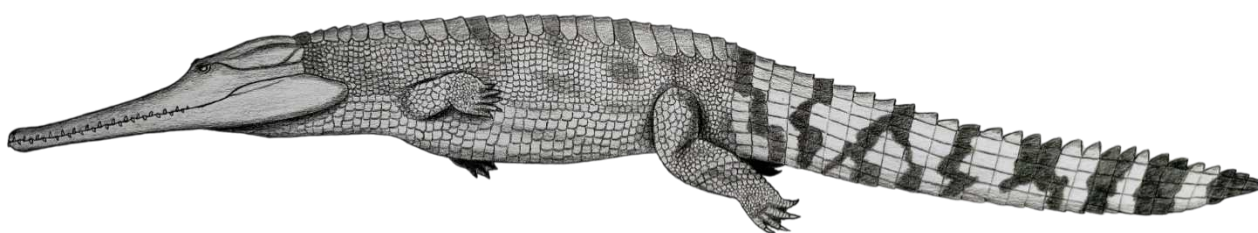


Mémoire de recherche

Étude d'un « *Steneosaurus* » du Callovien des Falaises des Vaches noires (Calvados).

Pablo Barret ^[1,2] - Master 2 Paléontologie, Paléoenvironnement & Patrimoine



« *Steneosaurus* » *edwardsi* par Lucas Gadiffet

Sous la direction de :

Stéphane Hua ^[2] - Jérémy Martin ^[3] - Jonas Le Mort ^[4] - Laurent Picot ^[2]

Année universitaire : 2025 – 2026

^[1] Université de Rennes, 11 Boulevard de la Liberté, 35000 Rennes

^[2] Paléospace, 5 avenue Jean Moulin, 14640 Villers-sur-Mer

^[3] Laboratoire de Géologie de Lyon Terre - Planètes – Environnement, UMR CNRS 5276, 2 rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne Cedex

^[4] Museum Emmanuel Liais, Rue de l'Abbaye, 50100 Cherbourg-en-Cotentin

Résumé :

Les Falaises des Vaches noires (Calvados, Normandie, France) ont livré de nombreux restes de Thalattosuchia. Parmi ces derniers, les Teleosauroides sont rares comparés aux Metriorhynchoidea, d'où le caractère exceptionnel du spécimen MPV 2021.1.6. Le genre *Steneosaurus* est aujourd'hui considéré comme un *nomen dubium* par certains chercheurs, bien que cela reste contesté. Ce spécimen relativement complet attribué à « *Steneosaurus* » *edwardsi* a été retrouvé dans les Marnes de Dives (Callovien supérieur). Les restes crâniens étant mal conservés, ce sont les caractères diagnostiques post-crâniens qui ont permis son identification. La robustesse des dents avec un apex anastomosé pourrait le rapprocher d'autres genres tels que *Lemmysuchus*. Néanmoins, ces caractères s'expliquent en partie par la taille de l'individu. En effet, il ferait partie des plus grands représentants connus de son espèce. Ces dents ont permis de supposer une alimentation de type durophage/macrophage. Le spécimen étudié semble s'être déposé sur le fond marin en entier et est resté longtemps à la surface du sédiment, notamment le crâne. La taxinomie des Thalattosuchia reste complexe et demanderait de nouveaux arbitrages afin de proposer une classification cohérente.

Mots clés : Teleosauroides, « *Steneosaurus* » *edwardsi*, *Lemmysuchus*, taxinomie, paléoécologie, taphonomie

Abstract:

The Falaises des Vaches noires (Calvados, Normandy, France) have yielded numerous remains of Thalattosuchia. Among these, Teleosauroides are rare compared to Metriorhynchoidea, which is why specimen MPV 2021.1.6 is so exceptional. The genus *Steneosaurus* is now considered a *nomen dubium* by some researchers, although this remains controversial. This relatively complete specimen attributed to “*Steneosaurus*” *edwardsi* was found in the Marnes de Dives (Upper Callovian). Since the cranial remains are poorly preserved, it was the post-cranial diagnostic characters that allowed for its identification. The robustness of the teeth, with an anastomosing apex, could link it to other genera such as *Lemmysuchus*. Nevertheless, these characteristics can be partly explained by the size of the individual. Indeed, it appears to be among the largest known representatives of its species. These teeth suggest a durophagous/macrophagous diet. The specimen studied appears to have settled on the seafloor intact and remained on the sediment surface for a long time, particularly the skull. The taxonomy of Thalattosuchia remains complex and would require further clarification to propose a coherent classification.

Key words: Teleosauroides, “*Steneosaurus*” *edwardsi*, *Lemmysuchus*, taxonomy, paleoecology, taphonomy

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier sincèrement mes encadrants, Laurent PICOT, Jonas LE MORT, Stéphane HUA et Jérémy MARTIN pour leur disponibilité, leurs corrections, leurs précieux conseils et leur aide, sans lesquels ce mémoire n'aurait probablement pas vu le jour. Merci de m'avoir donné l'envie de continuer dans ce domaine. Je tenais aussi à remercier Élisabeth et Gérard PENNETIER sans qui je n'aurais pas eu accès au matériel ni à ce sujet si intéressant. Je remercie également Karine BOUTILLIER pour m'avoir accepté en stage durant ces 6 mois au Paléospace. Je remercie les différents enseignants du Master PPP, qui m'ont beaucoup apporté lors de ce second master.

Je tiens aussi à remercier toute l'équipe médiation du musée : Alexane PINCEDE, Clément BOUZEAU, Erwan COLLAS, Jérôme COSTES, Laurent PICOT, Lucas GADIFFET, Pierre MANCEAU, Thomas MESCHINE qui m'ont chaleureusement accueilli, qui m'ont beaucoup conseillé et m'ont énormément apporté, que ce soit professionnellement et personnellement. Je remercie Aymeric MURER et Romain PELLARIN avec qui j'ai pu discuter sur les Thalattosuchia et pour l'aide qu'ils m'ont apporté. Je remercie encore toutes les personnes qui m'ont corrigé et donné des conseils sur mon mémoire (Alexane PINCEDE, Clément BOUZEAU, Erwan COLLAS, Flavien VINCENT, Jérémy MARTIN, Jérôme COSTES, Jonas LE MORT, Laurent PICOT, Lucas GADIFFET, Lucas HOLBRECHT, Pierre MANCEAU, Soané PERRIER, Stéphane HUA, Stella MATHIEU et Thomas MESCHINE). Je remercie aussi Karinne JUDAM pour m'avoir montré ses restes de crocodiles.

Enfin, je voudrais remercier les différentes personnes qui m'ont amené à ce que suis aujourd'hui. Merci à ma famille pour son soutien. Merci à la promotion 2024-2026 du Master PPP avec qui j'ai vécu beaucoup d'expériences, notamment avec Antoine, Augustin, Ayoub, Bérénice, Laura, Léo, Matthijs, Maxime³ et Pierre. Merci les Pokers : Amaëlle, Coralie, Lara, Lucas, Flavien et Soané, pour leur soutien et leur patience absolue. Je remercie bien sûr mon colocataire Pierre MANCEAU, pour son humour, sa patience, avec qui j'ai partagé plusieurs sessions de fouilles.

Table des matières

I.	Introduction.....	1
II.	Matériel et méthodes.....	2
III.	Contexte géologique.....	2
IV.	Histoire et contestation du genre « <i>Steneosaurus</i> ».....	3
V.	Descriptions.....	5
VI.	Discussion.....	18
A.	Identification.....	18
B.	Estimation de la taille.....	19
C.	Problèmes de classifications.....	19
D.	Paléoécologie.....	19
E.	Taphonomie.....	20
VII.	Conclusion.....	21
VIII.	Bibliographie.....	22
IX.	Annexes.....	24

I. Introduction

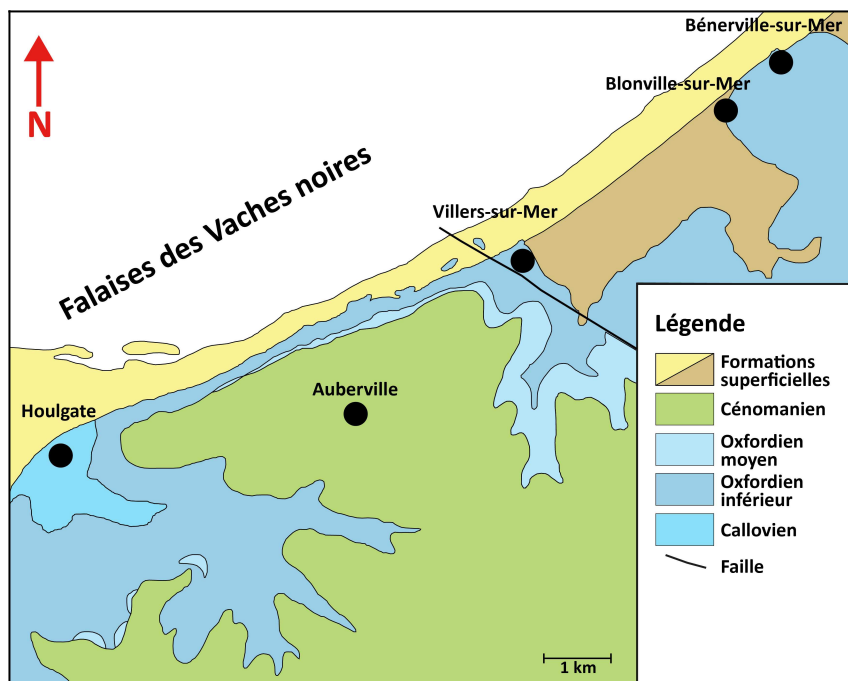
Les Falaises des Vaches noires, longues de 4,5 km, sont situées entre les villes de Houlgate et Villers-sur-Mer (Fig. 1) dans le Calvados (Lebrun & Courville, 2013). Elles sont connues pour leurs dépôts majoritairement d'âge jurassique, allant du Callovien supérieur à l'Oxfordien moyen et surmontés des dépôts d'âge cénomanien (Lebrun & Courville, 2013).

Dès le Moyen Âge, les Falaises des Vaches noires sont connues pour livrer des fossiles, notamment

des ammonites (Brignon, 2015). Les restes fossiles de reptiles, quant à eux, ont été signalés sur le site depuis la fin du XVIII^e siècle. Pedro Franco Davila indiquait la présence « d'ichtyolites » proche de Dives (Davila & Romé de l'Isle, 1767 in Brignon, 2017). L'une des premières publications scientifiques sur les restes fossiles des Falaises des Vaches noires par l'abbé Jacques-François Dicquemare (Dicquemare, 1776 in Brignon, 2017), mentionne des « osteolithes », qui plus tard ont été associées à des restes de reptiles du Jurassique. Depuis, de plus en plus de restes de Sauropsida ont été mis au jour, appartenant à différents clades, dont les Dinosauria OWEN 1842 (Monvoisin *et al.*, 2022), les Pterosauria KAUP, 1834 (Knoll & Bouveur, 2001), les Plesiosauroidea WELLES, 1943, les Pliosauroidea WELLES, 1943 et les Ichthyosauria BLAINVILLE, 1835 (Bardet, 2013). Les plus répandus sont les Crocodylomorpha HAY, 1930 et notamment les Thalattosuchia FRAAS, 1901 (Hua, 2013).

Deux super-familles de Thalattosuchia ont pu être identifiées dans le Jurassique de Normandie : les Teleosauroidae GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1831 et les Metriorhynchoidea FITZINGER, 1843 (Hua, 2008). Les premiers possèdent des adaptations moins importantes à la vie entièrement marine, avec des pattes assez développées, permettant d'aller sur terre, des ostéodermes et des yeux orientés vers le haut (Hua, 2008). Les Metriorhynchoidea quant à eux, montrent une adaptation plus poussée à la vie aquatique, avec une queue hétérocerque, l'absence d'ostéodermes, des membres antérieurs plus courts qui sont transformés en palettes natatoires, et avec la présence d'anneaux sclérotiques (Hua, 2008).

Ce travail porte sur l'étude d'un fossile assez complet de « *Steneosaurus* » *edwardsi* EUDES-DESLONGCHAMPS, 1868, présent dans les collections du Paléospace au numéro d'inventaire MPV.2021.1.6. Il s'agit de l'un des seuls Teleosauroidae aussi complet découvert aux Falaises des Vaches noires, provenant du



Callovien supérieur. Ce squelette a été pour la première fois décrit par [Hua et al. \(1994\)](#), lequel l'a associé dans un premier temps à « *Steneosaurus* » *obtusidens* (ANDREWS, 1909). Néanmoins, la redescription de l'holotype de « *S.* » *obtusidens* a amené à la création d'un nouveau genre et espèce distinct de *Steneosaurus* : *Lemmysuchus obtusidens*. Le squelette de Villers-sur-Mer a été finalement associé à « *S.* » *edwardsi* ([Johnson et al., 2017](#)). Une nouvelle description du squelette est nécessaire afin d'éclaircir la taxinomie de ce dernier et d'apporter de nouvelles connaissances sur « *S.* » *edwardsi*. Au cours de ce travail, l'étude paléoécologique permettra également de comprendre la présence de cet animal côtier sur le site. Enfin, la taphonomie du spécimen a été étudiée en raison de sa préservation particulière.

II. Matériel et méthodes

Le spécimen (MPV 2021.1.6) provient de la collection Pennetier. Il a été découvert par Élisabeth et Gérard Pennetier entre le 26 et le 27 juin 1982, dans les **Marnes de Dives**. Il provient sûrement des niveaux H2 et H3 de Hébert, ceci étant indiqué par des os retrouvés dans des nodules. Les éléments squelettiques ont quasiment tous été retrouvés au même endroit, à l'exception du fragment postérieur de la mandibule découvert plus tard par un autre fouilleur. Une partie du squelette a été dégagée à l'aide d'une DREMEL, d'outils de dentiste, de scalpels et certaines pièces ont été recollées. Le spécimen est conservé au Paléospace l'Odyssée depuis 2021. Il se compose d'un maxillaire/palatin, d'un lacrymal droit, des deux postorbitaire, d'un pariétal, d'un squamosal gauche, d'un carré gauche, d'un fragment de basioccipital, d'un articulaire droit, de 2 fragments de mandibule, de plusieurs fragments d'alvéoles dentaires, de 4 dents, d'un hypocentre d'atlas, de 2 vertèbres cervicales, d'une vertèbre dorsale, de 16 vertèbres caudales, de 4 fragments épines neurales, de 3 processus transverses, de 24 fragments de côtes dont une entière, d'un ulna gauche, des deux iliums et ischiums, d'un fragment de fémur gauche, d'un tibia droit, un métatarse, d'un calcanéum droit, de 45 ostéodermes isolés, plus d'une dizaine d'os indéterminés et de 13 nodules contenant divers restes. Les photographies du spécimen ont été réalisées grâce à un appareil Olympus Tough TG-16, en stacking. Finalement, les planches et les figures ont été réalisées avec Photoshop et Illustrator.

III. Contexte géologique

Le fossile a été mis au jour au sommet des **Marnes de Dives** (**Fig. 2**) ([Hua et al., 1994](#)). Une partie des restes, notamment les os du bassin et les vertèbres, se trouvaient, d'après É. et G. Pennetier (com. pers. 2026), dans des nodules, ce qui indique un niveau H2/H3. De plus, une ammonite de l'espèce *Hecticoceras* (*Putealicerus*) *punctatum* (STAHL, 1824) (**Ann. 1**), dont l'identification a été confirmée par Philippe Courville (com. pers. 2026), est associée au squelette et permet de confirmer la datation au **Callovien supérieur**. Cette Formation est caractérisée par une série terrigène argileuse bioclastique riche en pyrite, entrecoupée de niveaux sableux et carbonatés. Elle s'est déposée dans un milieu calme de type vasière ([Dugué, 1989](#) ; [Lebrun & Courville, 2013](#)). La majorité des restes de Thalattosuchia provient de cette Formation ([Hua, 2013](#)).

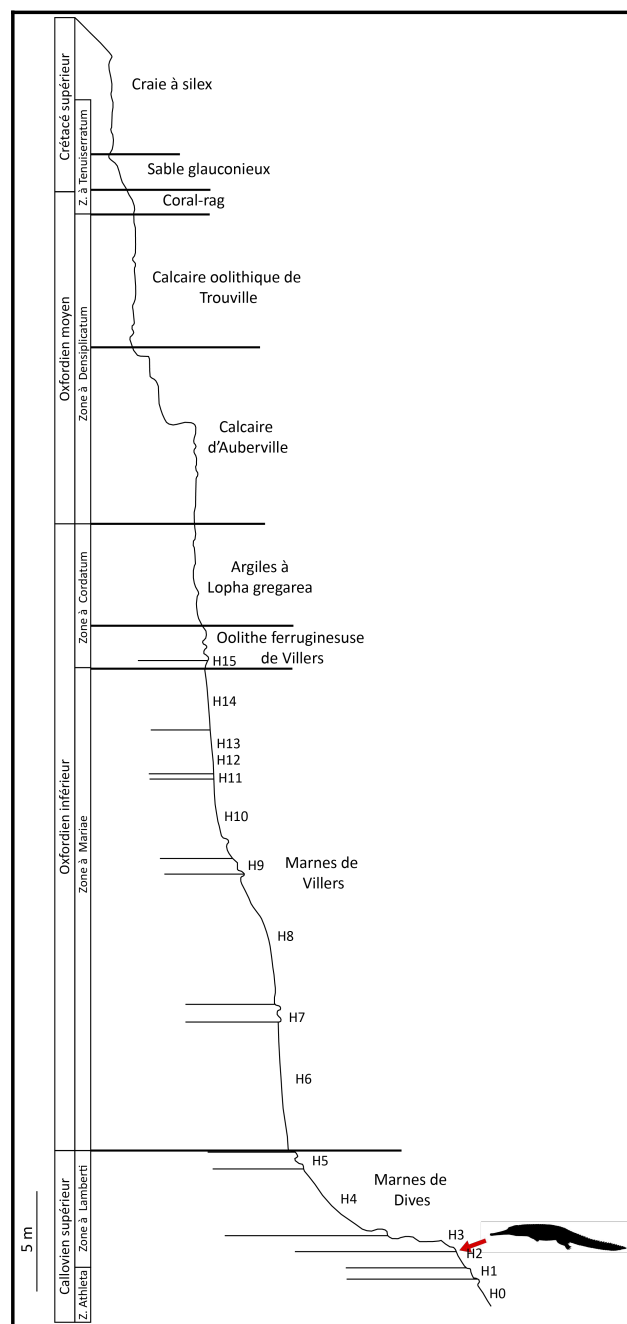


Figure 2 : Coupe stratigraphique simplifiée des falaises des Vaches noires (Modifié d'après [Godallier, 2022](#)) avec la position du spécimen MPV 2021.1.6

IV. Histoire et contestation du genre « *Steneosaurus* »

L'histoire du genre *Steneosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1825 a plus de deux siècles ([Geoffroy Saint-Hilaire, 1825](#)). Ce dernier, d'une importance historique majeure, est l'un des premiers Teleosauroides décrits. Néanmoins, ce genre a souvent été considéré comme un taxon « poubelle ». En effet, la grande majorité des Teleosauroides y a déjà été associée ([Johnson et al., 2020a, 2020b](#)), amenant à de nombreux problèmes dans la systématique. L'histoire de ce genre commence au début de la paléontologie avec le premier spécimen décrit. Celui-ci correspond au crâne référencé MNHN.RJN 134A-B-C-D et est composé de quatre fragments : A. l'occiput ; B. la région orbitaire ; C. et D. le rostre. Ce spécimen du Callovien ou de l'Oxfordien des Falaises

des Vaches noires (Brignon, 2016), a été récolté près d'Honfleur par l'abbé Bacheley, comme l'a indiqué Cuvier (1808) et provenait des collections de l'abbé (Brignon, 2016). Le fossile correspond dans un premier temps à deux fragments du même rostre provenant du cabinet de l'abbé Bacheley (Cuvier, 1808, 1812, 1824). Une troisième partie y fut associée plus tard, provenant quant à elle du cabinet de Faujas de Saint-Fond (Cuvier, 1808, 1812, 1924 ; Brignon, 2016). Enfin six autres morceaux d'un même crâne provenant des collections de l'abbé Bacheley ont été rattachés au rostre (Cuvier, 1924 ; Brignon, 2016). Cuvier assembla le tout pour former un seul crâne et en fit une comparaison avec celui d'un gavial, du fait de leurs ressemblances. Il finit par nommer le spécimen « Tête à museau plus allongé » en 1824, aussi connu sous le nom de « gavial » de Honfleur.

Plus tard, ce spécimen a été réexaminé par Geoffroy Saint-Hilaire (1825) et le genre *Steneosaurus* a été érigé, ainsi que l'espèce *S. rostro-major* (*rostromajor*). En 1831, il définit la famille des « téléosauriens », maintenant Teleosauridae en y intégrant le genre *Steneosaurus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1831). Postérieurement, ce fossile a été ré-étudié par de Blainville et les Eudes-Deslongchamps. Dès 1853, de Blainville (in Johnson *et al.*, 2020a) démontre que l'ensemble du crâne n'appartient pas à la même espèce. Les deux parties du rostre ont été rattachées à un même individu de *Steneosaurus* (le lectotype de « *S.* » *rostromajor*), tandis que la région orbitale (MNHN.RJN 134A-B) provient en réalité d'un *Metriorhynchoidea* (de Blainville, 1853 in Hua, 2013) et plus précisément d'un *Metriorhynchus superciliosus* (de Blainville, 1853 in Hua, 2013). Il qualifia ainsi le crâne décrit par Cuvier de « monstre anatomique » (E. Eudes-Deslongchamps, 1867-1869). Dans la publication des Eudes-Deslongchamps (1867-1869), E. Eudes-Deslongchamps a constaté la mauvaise préservation du rostre du spécimen type, invalidant ainsi l'espèce type *rostromajor* et proposant une nouvelle espèce type *S. megistorhynchus*. Néanmoins, dans cette même publication, un doute subsiste concernant l'attribution des restes du « gavial » de Honfleur, appartenant soit à l'espèce *S. megistorhynchus* ou *S. edwardsi*. En effet, lors de la description de *S. megistorhynchus*, auquel les restes de Cuvier sont associés, E. Eudes-Deslongchamps (1867-1869 p.220) a justifié ce choix en expliquant que « Le nom de *megistorhynchus* a sur ces divers noms l'avantage d'exprimer parfaitement le caractère de longueur démesurée du museau », faisant de *S. megistorhynchus* l'espèce type. Cependant, dans la description de *S. edwardsi* E. Eudes-Deslongchamps (1867-1869 p.242) note qu'il a découvert « une espèce qui était évidemment identique avec celle dont Cuvier avait connu le museau seulement et qu'il avait désigné sous le nom de gavial à museau allongé d'Honfleur », faisant de *S. edwardsi* un synonyme de *S. rostromajor*, qui serait lui-même un synonyme de *S. megistorhynchus* après l'invalidation de l'espèce type *S. rostromajor*.

Malgré le doute émis par les Eudes-Deslongchamps pour l'espèce type, le genre *Steneosaurus* a continué d'être utilisé au cours des siècles et ce, même si trois espèces pouvaient être considérées comme type. Vignaud (1995), considéra le rostre de Cuvier (MNHN.RJN 134C-D) comme trop gracile pour appartenir à *S. edwardsi* et désigna comme espèce type *S. megistorhynchus* et non *S. rostromajor* qui serait « synonyme ». Au fur et à mesure du temps, différentes espèces de ce genre ont fini par en être détachées, ce qui fut notamment le cas de « *Steneosaurus* » *obtusidens*, devenu *Lemmysuchus obtusidens* (Johnson *et al.*, 2017).

Le problème de la définition claire du type de *Steneosaurus* a fini par amener [Johnson et al. \(2020a\)](#) à se demander si le genre était toujours valide aujourd'hui. Tout d'abord, le genre *Steneosaurus* étant parfois considéré comme paraphylétique ou polyphylétique, il a créé de nombreux problèmes dans la classification, dus à l'absence selon eux d'un type bien défini. Le lectotype de *S. rostromajor* (MNHN.RJN 134C-D) est mal conservé et démontre très peu de caractères diagnostiques, bien que [Johnson et al. \(2020a\)](#) ont constaté des ressemblances avec *S. edwardsi*. Le rostre ne montre pas d'autapomorphies communes évidentes. En effet, pour eux, ces ressemblances seraient en partie dues à des effets de l'ontogénie, du dimorphisme sexuel ou encore de la variation intraspécifique. En conclusion de cet article, ils finissent par considérer *Steneosaurus* comme *nomen dubium* en l'absence de caractéristiques notables du lectotype. Cette même année, la révision complète des Teleosauroides a amené à la création d'une dizaine de genres différents qui étaient originellement attribués à *Steneosaurus* ([Johnson et al., 2020a, b](#)). Cependant, l'abandon du genre *Steneosaurus* a été remis en question dès l'année suivante par [Hua et al. \(2021\)](#) étant donné que *S. megistorhynchus* était déjà considéré comme le candidat idéal pour être le type.

La création de tous ces nouveaux genres et l'invalidation de *Steneosaurus*, créé il y a 200 ans, ne prennent pas en compte le principe de stabilité de la nomenclature du CINZ (Code International de Nomenclature Zoologique) ([Hua et al., 2021](#)). Ces changements majeurs nécessitent une définition claire du genre *Steneosaurus* et une commission pour les confirmer. Ces changements ayant été évités par [Vignaud \(1995\)](#) pour ne pas produire un « chaos taxinomique ». Le réexamen de différents spécimens de « *Steneosaurus* » dans le mémoire de [Murer \(2025\)](#), montrerait que *Neosteneosaurus edwardsi* serait un synonyme junior de *S. rostromajor*. En effet, les caractéristiques présentes sur le lectotype de *S. rostromajor* (MNHN.RJN 134C-D) ne sont pas contradictoires avec la diagnose de *N. edwardsi* de [Johnson et al. \(2020a\)](#). Aujourd'hui la validité du genre *Steneosaurus* reste encore débattue. À la suite de ce mémoire, il a été choisi d'utiliser le genre « *Steneosaurus* » et non les nouveaux genres créés plus tardivement. La commission de la CINZ pour redéfinir une espèce type ou trancher sur la validité du genre n'ayant pas encore eu lieu cela permettra ainsi de garder une certaine stabilité taxinomique.

V. Descriptions

Super-ordre : Crocodylomorpha HAY 1930

Sous-ordre : Thalattosuchia FRAAS 1901†

Super-famille : Teleosauroides GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1831†

Famille : Teleosauridae GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1831†

Genre : « *Steneosaurus* » GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1825†

Espèce : « *Steneosaurus* » *edwardsi* EUDES-DESLONGCHAMPS 1868†

Maxillaire et palatin

Un fragment de **maxillaire** et une partie de **palatin** (Fig. 3 et 4A-B, Ann. 2) sont préservés. Le **maxillaire** (Fig. 4A-B) est allongé antéro-postérieurement. Le fragment fait 137,5 mm de long dans l'axe médian. L'os a une épaisseur au centre du bord antérieur de 14 mm et 12 mm sur le bord postérieur (palatin). La surface ventrale est assez plate sans ornementation, avec des bords très convexes et un sillon qui sépare les deux maxillaires. De légères crêtes sont visibles de part et d'autre du sillon. À l'arrière de ce sillon, la suture avec le palatin est visible. Seule une partie du bord antérieur des alvéoles dentaires est encore conservée. Ces alvéoles sont assez larges, notamment la plus importante faisant 23 mm de diamètre, mais pourrait être d'un diamètre supérieur étant donné qu'elle n'est pas conservée dans son entièreté. La surface dorsale du maxillaire est presque entièrement érodée, l'os médullaire est visible. Néanmoins, des surfaces concaves y sont encore intactes, certaines séparées par une barre osseuse. Ces surfaces semblent correspondre à une partie des choanes. À côté des alvéoles dentaires, des trous sub-circulaires, profonds d'environ 10 mm et larges de 8 mm sont présents. Des encroûtements de bivalves sont visibles des deux côtés. Une petite partie du **palatin** (Fig. 4B) est visible, il forme une suture en forme de U avec le maxillaire, mais reste difficilement observable à cause de la marne.

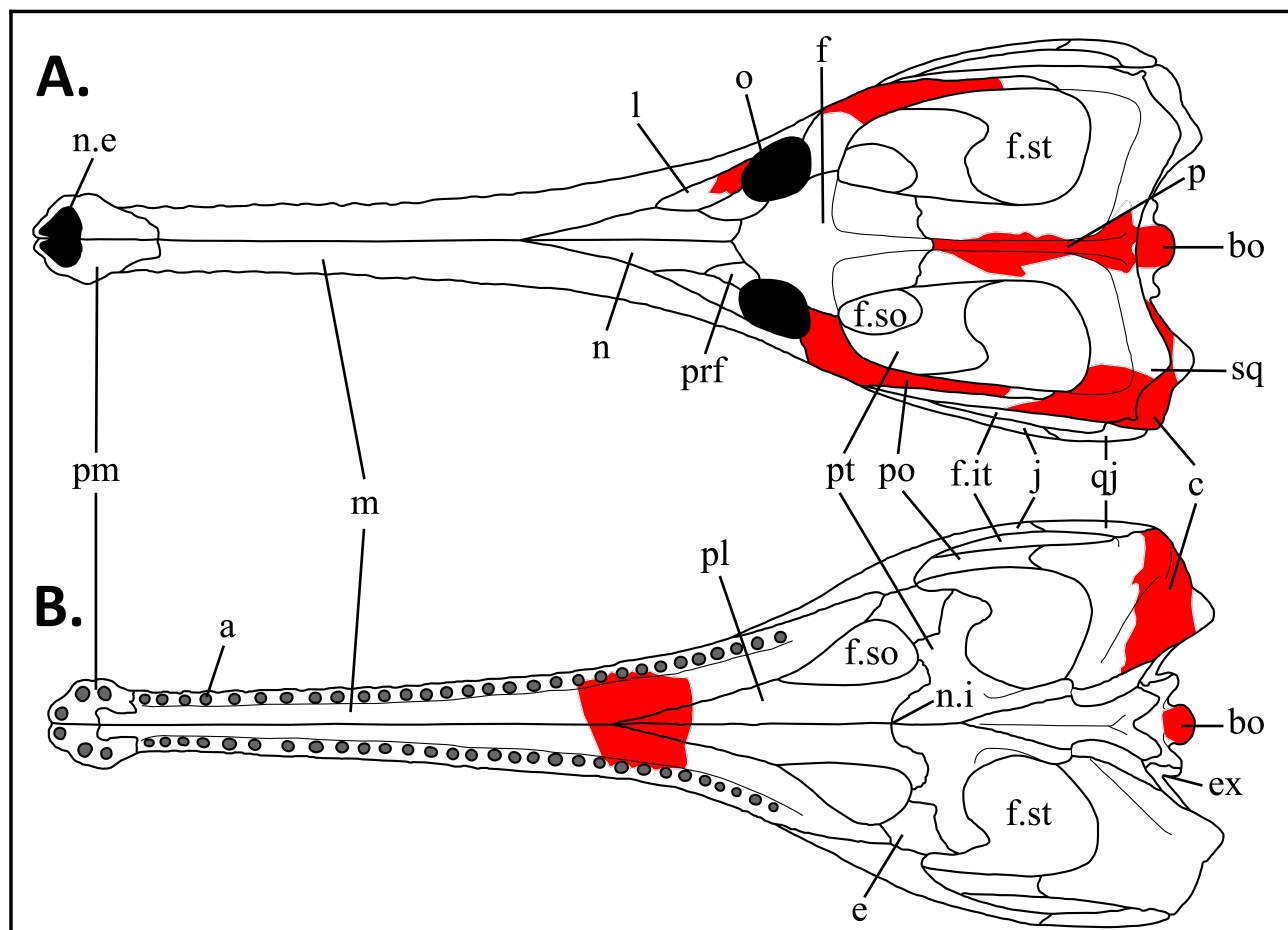


Figure 3 : Schéma d'un crâne de « *Steneosaurus* » *edwardsi*, A. vue dorsale, B. vue ventrale. Modifié d'après [Andrews \(1913\)](#). a. alvéole dentaire ; bo. basioccipital ; c. carré ; e. ectopterygoïde ; ex. exoccipital ; f. frontal ; f.it. fosse infra-temporale ; f.so. fosse supra-temporale ; j. jugal ; l. lacrymal ; m. maxillaire ; n. nasal ; n.e. narine externe ; n.i. narine interne ; o. orbite ; p. pariétal ; pl. palatin ; po. postorbitaire ; prf. préfrontal ; pt. ptérygoïde ; sq. squamosal. En rouge, les os présents sur le spécimen MPV 2021.1.6

Lacrymal

Seul le **lacrymal droit** est préservé (**Fig. 3 et 4C-D, Ann. 2**). Il est de forme trapézoïdale, dû à sa préservation incomplète (généralement de forme sub-triangulaire lorsqu'ils sont entiers). L'os constitue la majeure partie du bord antérieur de l'orbite. Il fait 157 mm de longueur maximale. La partie antérieure et la partie médiale semblent cassées et érodées et ne permettent pas de connaître la longueur maximale de l'os. La surface ventrale est très érodée. Des encroûtements de bivalves sont visibles sur les deux faces. L'état de l'os ne permet pas d'apprécier les sutures avec les autres os.

Postorbitaire

Les deux **postorbitaire** sont préservés. Le gauche (**Fig. 3 et 4E-H, Ann. 2**) est presque entièrement conservé (160 mm de longueur max.). Il est constitué de deux barres sub-perpendiculaires entre elles. La barre antérieure (80 mm de longueur médio-latérale) forme le bord postérieur de l'orbite et elle est délimitée médialement par le frontal. La suture est encore visible, elle est très peu marquée et une toute petite partie du frontal y est préservée. Elle sépare l'orbite de la fosse supra-temporale. L'autre barre est très allongée antéro-postérieurement (132,5 mm de long) avec une section elliptique et constitue la majeure partie de l'arc zygomatique. Ces deux barres forment une grande partie des bords de la fosse supra-temporale. Sur la face « ventrale » la suture avec le jugal est visible. Cette surface est érodée et présente des encroûtements de bivalves, des restes de bélemnites et de gastéropodes. Des serpules sont visibles sur le bord le plus latéral. Le postorbitaire droit est quant à lui moins bien préservé, le bord postérieur de l'orbite est manquant.

Pariétal

Le **pariétal** est en partie conservé (**Fig. 3 et 4I, Ann. 2**), mesurant 153 mm de long. Il constitue la plus grande partie de la crête sagittale et la partie médiale des fosses supra-temporales. La partie la plus antérieure est manquante et il n'y a pas la suture avec les frontaux. Les parties les plus basales sont en partie manquantes. La surface supérieure du pariétal est ornementé de cupules et s'élargit vers l'arrière jusqu'à former un triangle lui aussi ornementé de cupules. Le pariétal s'élargit de la partie dorsale à ventrale.

Squamosal

Le **squamosal gauche** est en partie conservé (**Fig. 3 et 4J-K, Ann. 2**), il mesure 158 mm de long. La partie antéro-latérale est manquante en raison de sa conservation. La barre postérieure est érodée et la partie postéro-médiale est absente. Le squamosal est en forme de « L », constitué de deux barres : une barre postérieure s'étendant vers le pariétal et une barre faisant partie de l'arc zygomatique. Le squamosal forme la partie latéro-postérieure de la fosse supra-temporale. Entre ces deux barres, une surface oblique ouverte médialement est visible, assez épaisse, concave sur la face dorsale et convexe sur la face ventrale. La partie antérieure s'unit avec le postorbitaire tandis que la partie postérieure s'unit avec l'exoccipital. La surface ventrale du squamosal est visible car le carré en est détaché. Une échancrure est présente sur la face postérieure, correspondant au conduit auditif. Des petits encroûtements de bivalves sont présents sur les deux faces ainsi que sur le bord latéral, et des petites serpules sont présentes sur la face ventrale.

Carré

Seul le **carré gauche** est conservé (**Fig. 3 et 4N-O, Ann. 2**), il constitue une lame de forme rhomboïdale fortement concave ventralement. Il s'étend vers l'arrière du crâne et se termine par la surface articulaire en contact avec la mandibule. Cette surface articulaire est constituée de deux héli-condyles, un médial (54,4 mm de large, 29 mm d'épaisseur max.) et un latéral (84,8 mm de largeur ; 29,2 mm d'épaisseur max.). Ils sont convexes et séparés par une gouttière. Une dépression sub-circulaire (diamètre : 2,5 cm x 2,2 cm) est visible sur la surface dorsale au niveau des héli-condyles. Tout le bord postérieur, dont les héli-condyles, est érodé et le bord latéral est manquant. La suture avec le squamosal sur la face dorsale est érodée. L'os constitue la partie postéro-dorsale de la marge de la fenêtre infratemporale. Des encroûtements de bivalves sont visibles sur les deux faces.

Basioccipital

Seule la partie du **condyle occipital** (**Fig. 3 et 4L-M, Ann. 2**) est préservée, de forme sub-sphérique, d'une longueur de 70 mm pour 64 mm de large et 4,9 mm d'épaisseur. La quasi-totalité de la surface n'a pas été préservée. Les caractères sont difficiles à observer à cause de la mauvaise préservation. Néanmoins, sur la face ventrale une partie de la surface de l'os est présente et montre des tubérosités parallèles entre elles.

Articulaire

Seul l'**articulaire droit** est conservé (**Fig. 4P-Q, Ann. 2**), il constitue la partie postérieure du ramis de la mandibule. L'os est de forme sub-triangulaire en vue dorsale, avec le côté le plus long mesurant 169 mm. Il forme la totalité de la surface articulaire avec le carré. Il est constitué de deux parties séparées par une barre osseuse érodée (62,5 mm de long). La partie postérieure constitue le processus rétro-articulaire avec une fosse assez étendue, dont il manque une partie postérieure, et la partie antérieure constitue la fosse glénoïdale moins large et très érodée. Le bord latéral de la fosse glénoïdale est une barre osseuse de 21,5 mm d'épaisseur maximum, correspondant à une partie du ramis. La surface ventrale n'est presque pas préservée. Des serpules et des encroûtements de bivalves sont visibles sur les faces dorsale, ventrale et latérale.

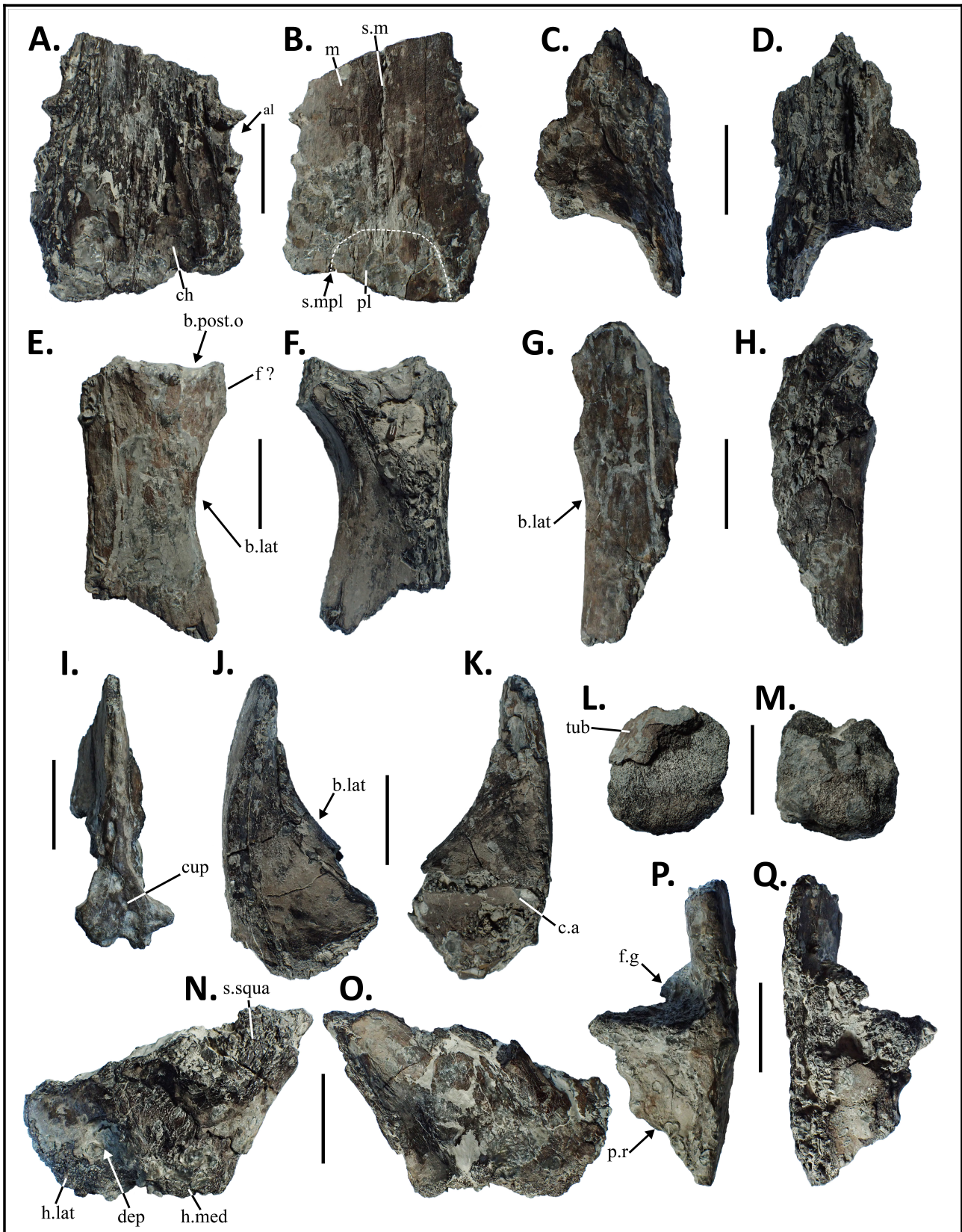


Figure 4 : Restes crâniens du spécimen MPV 2021.1.6 **A-B.** Maxillaire et palatin, **A.** vue dorsale, **B.** vue ventrale. **C-D ;** Lacrymal droit, **C.** vue dorsale, **D.** vue ventrale ; **E-F.** Postorbitaire gauche, **E.** vue dorso-latérale, **F.** vue ventro-médiale ; **G-H.** Postorbitaire droit, **G.** vue dorso-latérale, **H.** vue ventro-médiale ; **I.** Pariétal en vue dorsale ; **J-K.** Squamosal gauche, **J.** vue dorsale, **K.** vue ventrale ; **L-M.** Condyle occipital, **L.** vue dorsale, **M.** vue ventrale ; **N-O.** Carré gauche, **N.** vue dorsale, **O.** vue ventrale ; **P-Q.** Articulaires droit, **P.** vue dorsale, **Q.** vue ventrale. **al.** alvéole dentaire ; **b.ant.o.** bord antérieur orbite ; **b.lat.** bord latéral fosse supra-temporale ; **b.post.o.** bord postérieur orbite ; **c.a.** conduit auditif ; **ch.** choane ; **cup.** Cupule ; **dep.** dépression du carré ; **f ?.** frontal ? ; **f.g.** fosse glénoïdale ; **h.lat.** hémicondyle latéral ; **h.med.** hémicondyle médial ; **m.** maxillaire ; **pl.** palatin ; **p.r.** processus retro-articulaire ; **s.m.** suture maxillaire ; **s.mpl.** suture maxillaire-palatin. ; **s.squa.** suture avec le squamosal ; **tub.** tubérosité. Échelle : 50 mm.

Mandibule (Dentaire, splénial, coronoïde)

Deux fragments constituent le **dentaire** (Fig. 5, Ann. 2). Il est en forme de fourche allongée antéro-postérieurement. La partie la plus antérieure est manquante. La face dorsale est très érodée et en partie “scalpée”. Sur le fragment postérieur (Fig. 5B et D), les ramis de la mandibule sont présents, constitués des dentaires, des spléniaux et des coronoïdes. La longueur entre l'extrémité antérieure et la fosse entre les ramis est de 166 mm. Les coronoïdes et spléniaux sont visibles sur la face ventrale du fragment postérieur (Fig. 5D) et marquent la limite médio-postérieure des dentaires. Sur le fragment antérieur (Fig. 5A et C) (194,5 mm de long dans l'axe médian), un sillon est visible sur la face dorsale (Fig. 5A). Sur ce fragment, seul le bord interne/médial des alvéoles dentaires est conservé mais celles-ci sont abrasée/érodées (comme le maxillaire). Ces alvéoles sont de grandes dimensions (2,5 mm pour les plus grandes) et orientées vers l'intérieur de la mâchoire. Plusieurs apex de dents maxillaires sont implantés sur la face dorsale du dentaire sur le fragment antérieur, pouvant indiquer une pseudo-occlusion entre les deux mâchoires. Il n'y a pas d'alvéoles visibles sur le fragment postérieur. Ces fragments sont séparés par une fracture complémentaire entre eux. Sur cette fracture, une serpule est visible sur le fragment postérieur. La face ventrale du fragment postérieur est recouverte de serpules et d'encroûtements de bivalves (*Nanogyra nana* (J. SOWERBY, 1822)). Ces éléments se retrouvent sur les deux faces des fragments. Les **spléniaux** forment une pointe qui s'insère antérieurement dans le dentaire (Fig. 5D). La suture dentaire-spléniale visible sur la face ventrale est marquée et plane/lisse. Une partie des **coronoïdes** sont visibles entre les spléniaux et les dentaires. Ces derniers sont allongés antéro-postérieurement. La face dorsale est totalement érodée ne permettant pas d'apprécier tous les caractères.

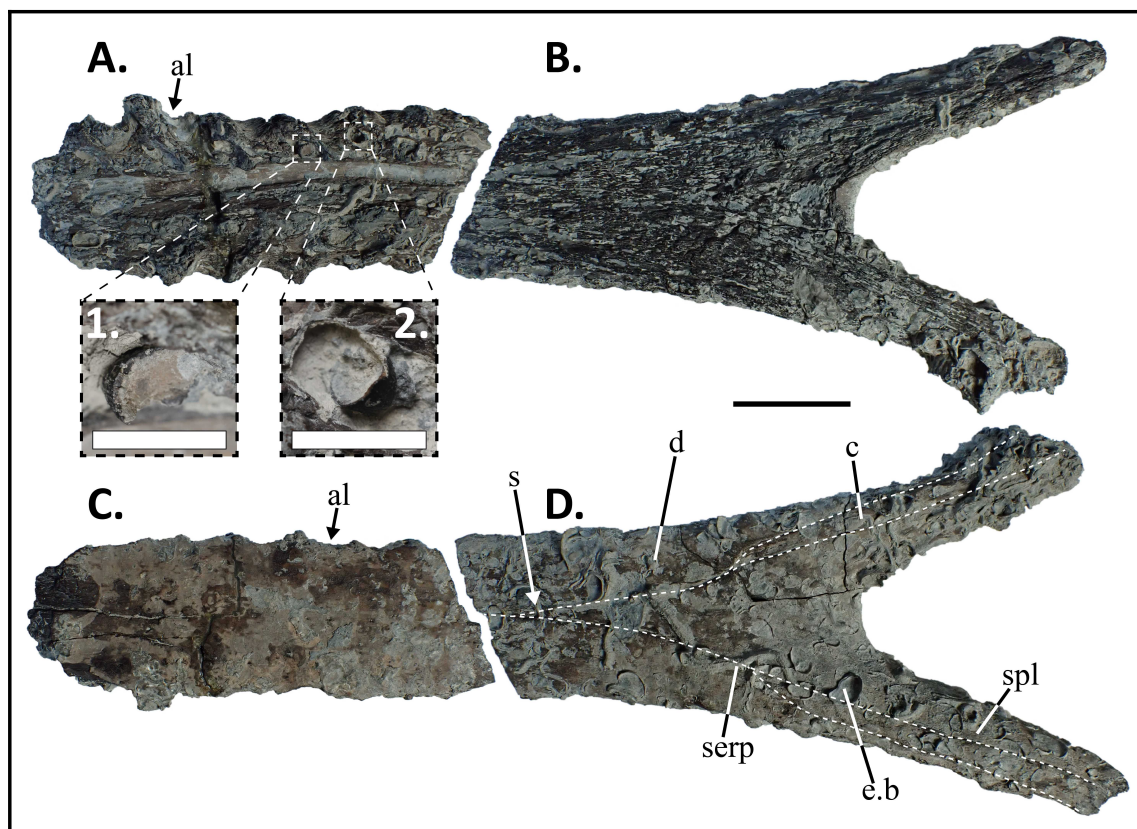


Figure 5 : Mandibule du spécimen MPV 2021.1.6. A et C. Fragment antérieur de la mandibule, A. vue dorsale, C. vue ventrale, A1 et A2 zoom sur les dents maxillaires ; B et D. Fragment postérieur de la mandibule, B. vue dorsale, D. vue ventrale. al. Alvéole dentaire ; c. coronoïde ; d. dentaire ; e.b. encroûtement de bivalve ; s. suture ; serp. serpule ; spl. Splénial. Échelle A, B, C, D : 50 mm ; A1 et A2 : 10 mm.

Dents

Plusieurs **alvéoles** sont conservées sur différents fragments mandibulaires ou maxillaires (**Fig. 4 et 5**) ou des fragments d'alvéoles dentaires isolées (**Ann. 3A-B**). L'insertion est thécodonte sur les mâchoires. Des apex de dents maxillaires sont présents sur le dentaire (**Fig. 5A**). **Trois dents isolées** (**Fig. 6**) sont conservées dans leur entièreté et une autre est très abîmée (**Ann. 4D**). Les dents sont épaisses, trapues, coniques et courbées. Il y a une hétérodontie entre ces dents. Elles possèdent une ornementation marquée avec des crêtes apico-basales parallèles entre elles sur les deux-tiers inférieurs de la couronne. Au niveau de l'apex, l'ornementation devient irrégulière, et pourrait être considérée comme anastomosée (**Fig. 6C**). L'apex n'est pas très acéré, mais reste moins mousse que celui de *Machimosaurus* VON MEYER 1837. De vraies carènes ne sont pas réellement observables sur ces dents, mais plutôt deux côtes/crêtes opposées plus prononcées que les autres.

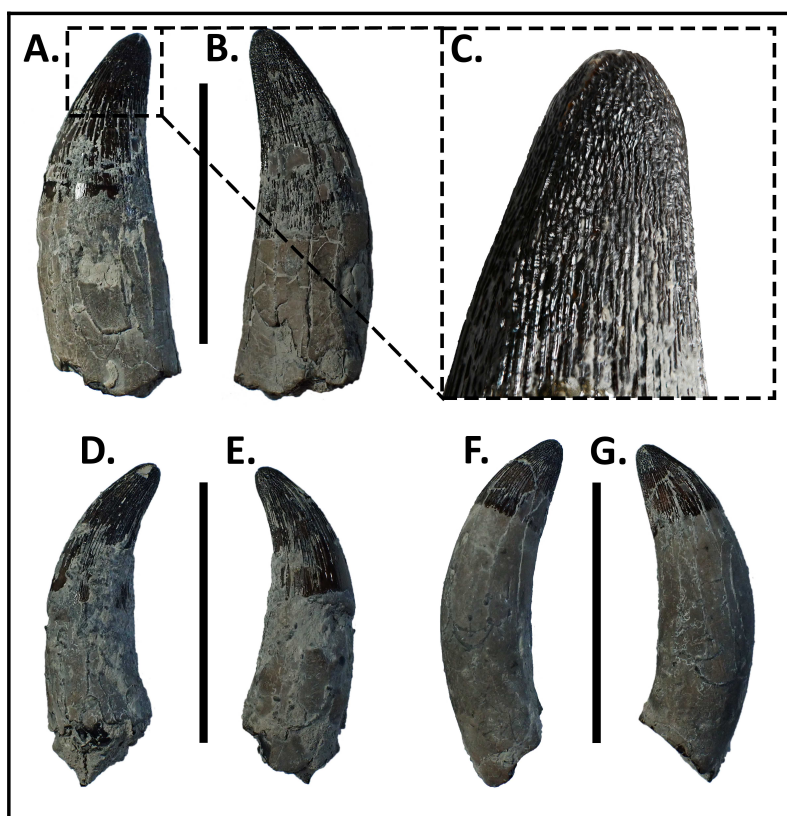


Figure 6 : Dents du spécimen MPV 2021.1.6. A-C. dent 1, A. vue latérale, B. vue mésiale, C. zoom sur l'apex anastomosé ; D-E. dent 2, D. vue latérale, E. vue mésiale ; F-G. dent 3, F. vue latérale, G. vue mésiale. Échelle : 50 mm.

Vertèbres cervicales

Deux vertèbres cervicales quasi-complètes (**Fig. 7A-C**) ont pu être identifiées. Ces deux vertèbres sont amphotères et la marge ventrale est concave. L'extrémité postérieure est plus profonde que l'antérieure. Sur la première vertèbre (**Fig. 7A-B**), les postzygapophyses sont présentes, la droite (**Fig. 7B**) est mieux conservée, l'épine neurale est quant à elle en partie préservée et soudée au centrum, mais il manque les prézygapophyses. Les postzygapophyses se projettent jusqu'au bord postérieur du centrum, avec une surface plate, légèrement concave, et forment un angle légèrement obtus entre elles ($> 90^\circ$). Les parapophyses se situent près de l'extrémité antérieure et sont placées en bas du centrum, les projetant sous le niveau de ce dernier. Elles sont comprimées dorso-ventralement et leurs surfaces articulaires sont érodées. Ces éléments indiquent une vertèbre cervicale plutôt située antérieurement. Les diapophyses sont présentes, mais cassées et érodées. Sur la

deuxième vertèbre cervicale (**Fig. 7C**), l'épine neurale est manquante, ainsi que les zygapophyses et les diapophyses. Ses parapophyses sont de formes plutôt arrondies sont situées environ à mi-hauteur du centrum et à équidistance du bord antérieur et postérieur. Cette vertèbre se situe plus à l'arrière dans la série.

Sur la première vertèbre, des encroûtements et des restes de bivalves sont visibles sur la face articulaire antérieure et la parapophyse gauche. Sur la seconde vertèbre cervicale, des encroûtements de bivalves sont présents au niveau de l'épine neurale cassée.

Vertèbres dorsales

Une **vertèbre dorsale (Fig. 7D)** est conservée, l'épine neurale est présente et soudée au centrum, mais il n'y a pas de zygapophyses, de parapophyses et de diapophyses. Elle est amphiocèle, elle fait 85 mm de longueur. La marge ventrale est concave et légèrement plate. Sur la face latérale droite, la base du processus transverse, constitué des diapophyses et parapophyses, est conservée et montre que ces deux structures sont situées au même niveau. Cet élément indique qu'il ne s'agit pas d'une des vertèbres dorsales antérieures où la parapophyse est située plus bas que la diapophyse ([Andrews, 1913](#)). La longueur antéro-postérieure totale de la base du processus transverse n'est pas connue car elle est cassée sur sa partie postérieure. L'épine neurale est conservée dans sa partie sommitale, mais les parties antérieures et postérieures sont manquantes.

Vertèbres caudales

Seize vertèbres caudales (Fig. 7E-I et Ann. 4B-L) avec un centrum sont conservées. Six vertèbres caudales montrent encore une épine neurale mais une seule est presque complète (**Fig. 7H**), des restes d'apophyses transverses et la base des prézygapophyses sont visibles sur deux des vertèbres caudales (**Fig. 7E-F**), la vertèbre 3 possède encore les postzygapophyses (**Fig. 7F**). Les vertèbres sont toutes amphiocèles. La longueur antéro-postérieure des centruns tend à diminuer vers la fin de la série (784 à 445 mm), de même pour la largeur (501 à 119 mm), ce qui donne un aspect très fin aux centruns. Les centruns des plus petites vertèbres caudales sont beaucoup plus hauts que larges (**Fig. 7I**). L'épine neurale la plus complète est plus haute que son centrum (**Fig. 7H**). Les processus transverses sont courts médio-latéralement (**Fig. 7E-F**). À partir de la vertèbre caudale 4 aucun signe de processus transverse n'est visible (**Fig. 7G**). Il n'y a pas de facettes articulaires de chevron marquées sur toutes ces vertèbres. Ces éléments indiquent que les vertèbres caudales de ce spécimen ne viennent pas de la partie proximale de la queue, mais des parties médiane et distale. Les surfaces articulaires sont érodées et ne permettent pas de voir les facettes des chevrons. La face ventrale est plate et bordée de deux crêtes.

Le nombre total de vertèbres caudales chez les « *Steneosaurus* » serait compris entre 31 et 36 d'après les restes de « *S. leedsi* ANDREWS 1909 et « *S. edwardsi* ([Andrews, 1913](#)), même s'il n'est pas exclu qu'il soit supérieur chez « *S. edwardsi*.

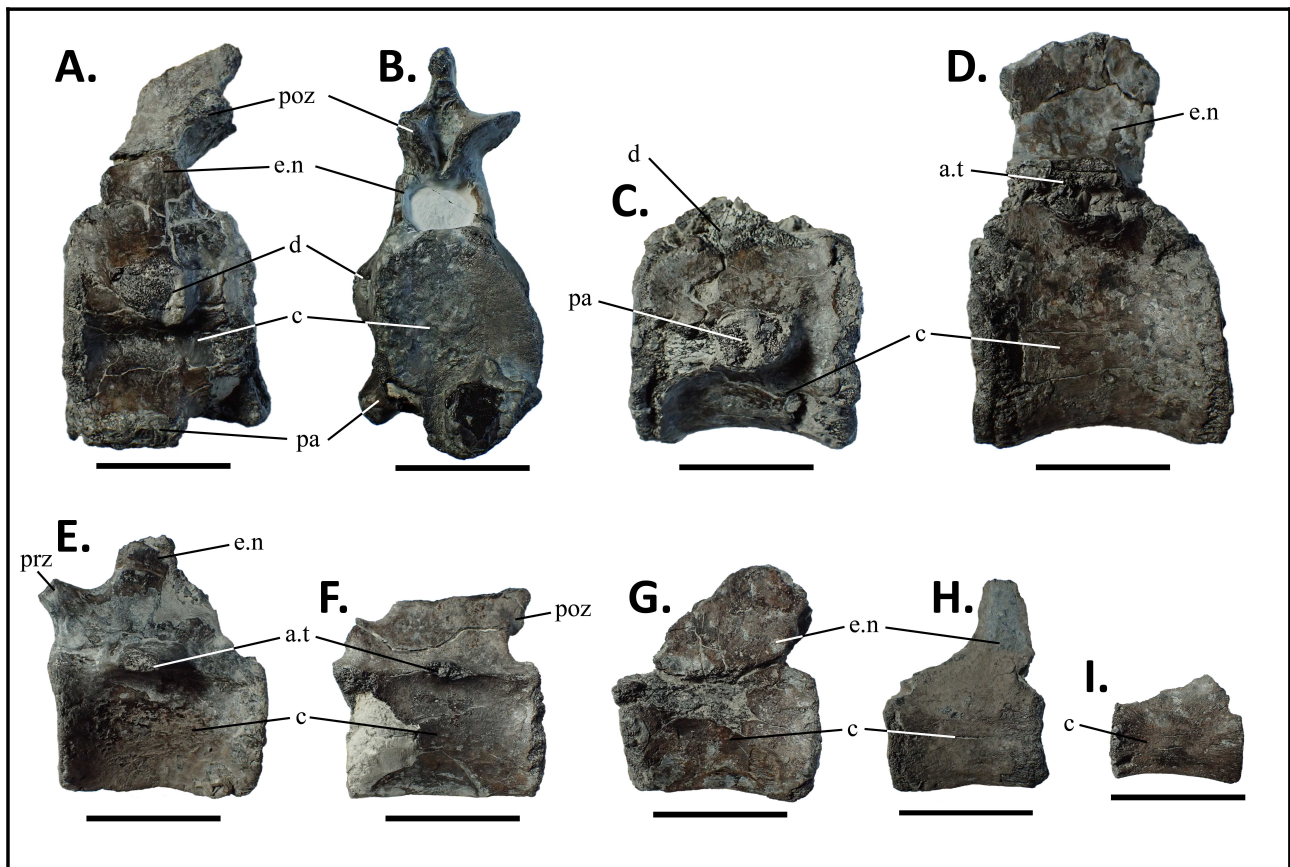


Figure 7 : Vertèbres en vue latérale gauche du spécimen MPV 2021.1.6, sauf B. **A.** Vertèbre cervicale 1 ; **B.** Vertèbre cervicale 1 vue postérieure ; **C.** vertèbre cervicale 2 ; **D.** Vertèbre dorsale ; **E.** vertèbre caudale 2 ; **F.** vertèbre caudale 3 ; **G.** vertèbre caudale 4 ; **H.** vertèbre caudale 11 ; **I.** vertèbre caudale 16. **a.t.** apophyse transverse ; **c.** centrum ; **d.** diapophyse. **e.n.** épine neurale ; **pa.** parapophyse ; **poz.** postzygapophyse ; **prz.** prézygapophyse. Échelle : 50 mm.

Côtes

Vingt-quatre fragments de côtes ont été identifiés. Ces côtes proviennent des régions cervicale et dorsale (**Fig. 8**). Une côte dorsale droite quasi complète a pu être reconstituée avec 3 fragments (**Fig. 8C**). Les côtes sont dichocéphales, le corps et la tête sont assez robustes. Les côtes cervicales postérieures et les premières côtes dorsales montrent des processus diapophysaires (tuberculum) et parapophysaires (capitulum) portés par des processus distincts et assez proches l'un de l'autre. Les tuberculum sont plus courts, robustes et portent une facette articulaire concave étendue (**Fig. 8**). Les capitulum sont plus allongés et portent une facette articulaire convexe moins étendue. Chez les côte plus postérieure, le capitulum est de plus en plus allongé et le tuberculum n'est plus très marqué (**Fig. 8C-D**). Une gouttière

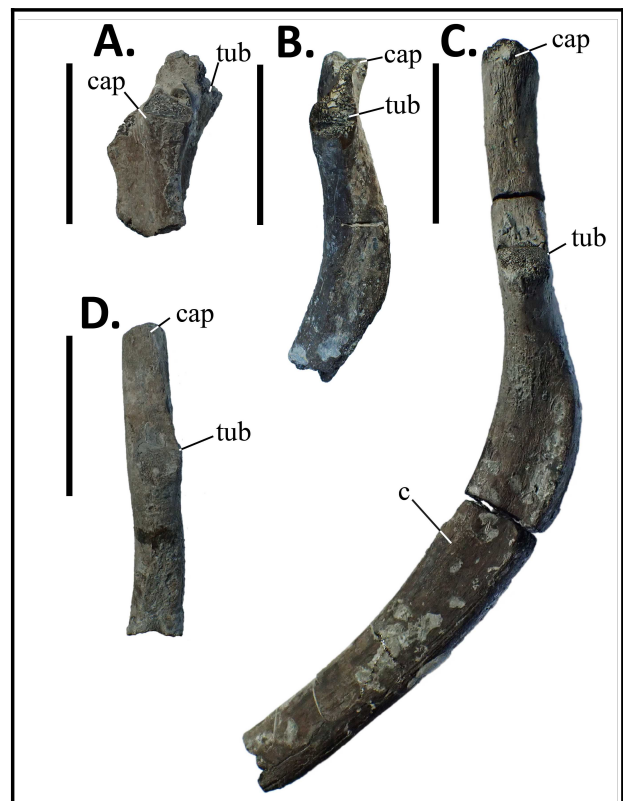


Figure 8 : **A.** côte cervicale postérieure droite vue médiale ; **B.** côte dorsale antérieure gauche vue latérale ; **C.** côte dorsale postérieure vue latérale ; **D.** côte dorsale droite postérieure. **c.** corps de la côte ; **cap.** capitulum ; **tub.** tuberculum. Échelle : 50 mm.

costale est présente sur le corps de la côte et s'étend du tuberculum jusqu'à l'extrémité du corps. Les facettes articulaires sont souvent érodées.

Ulna

Un ulna gauche (**Fig. 9A**) est conservé dans son intégralité, faisant 141 mm de longueur proximo-distale. La surface proximale est très large crânio-caudalement, avec la présence de l'olécrane. La surface articulaire proximale est très érodée. C'est également le cas de la partie distale, où il est difficile d'observer la surface articulaire (particulièrement cassée). L'olécrane est visible, mais lui aussi est érodé. La diaphyse de l'ulna est moins étendue antéro-postérieurement et droite comparée à d'autres appartenant à des Teleosauridae (voir [Andrews, 1913](#) ; [Johnson *et al.*, 2017](#) ; [Johnson *et al.*, 2020b](#)). Des encroûtements de bivalves sont visibles sur toutes les faces.

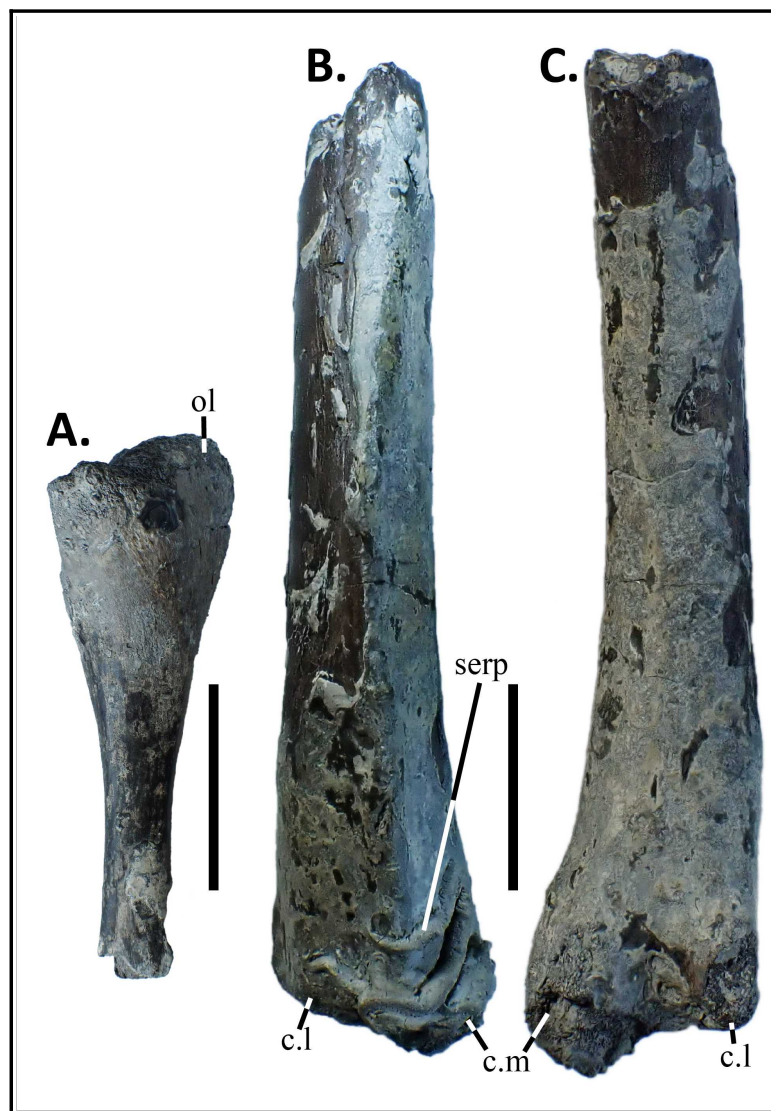


Figure 9 : Ulna gauche et extrémité distale du fémur droit du spécimen MPV 2021.1.6. **A.** Ulna gauche vue latérale. **B.** et **C.** Fémur droit, **B.** vue antérieure, **C.** vue postérieure. **c.l.** condyle latérale ; **c.m.** condyle médial ; **ol.** olécrane ; **serp.** serpule. Échelle : 50 mm.

Ilium

Les **deux iliums** sont préservés et sub-complets (**Fig. 10A-B et Ann. 3E**), ils ont la forme d'un parallélépipède. Il manque le processus préacétabulaire de l'ilium gauche (**Ann. 3E**), la marge ventrale est assez abîmée et érodée, mais mieux préservée en donnant l'impression que cet ilium est plus haut que le droit. La longueur de la face dorsale de l'ilium droit (**Fig. 10A-B**) est de 163 mm au total. Le processus préacétabulaire de l'ilium droit est assez long et fin, les dimensions de la section médiane (19,8 mm) sont inférieures à la moitié de la longueur antéro-postérieure (43 mm). La marge antérieure des iliums est plate et non arrondie. L'acétabulum est très concave. L'incision de l'acétabulum est visible sur les deux iliums entre le pédoncule de l'ischium et celui du pubis. La marge ventrale est trop abîmée pour apprécier les caractères. Sur la face médiale, deux surfaces articulaires sont visibles, occupant toute la longueur antéro-postérieure et correspondant aux attaches des deux vertèbres sacrées. Ces dernières sont peu visibles sur ce spécimen, probablement en raison de la préservation du spécimen. Des encroûtements de bivalves sont visibles sur la face latérale de l'ilium droit.

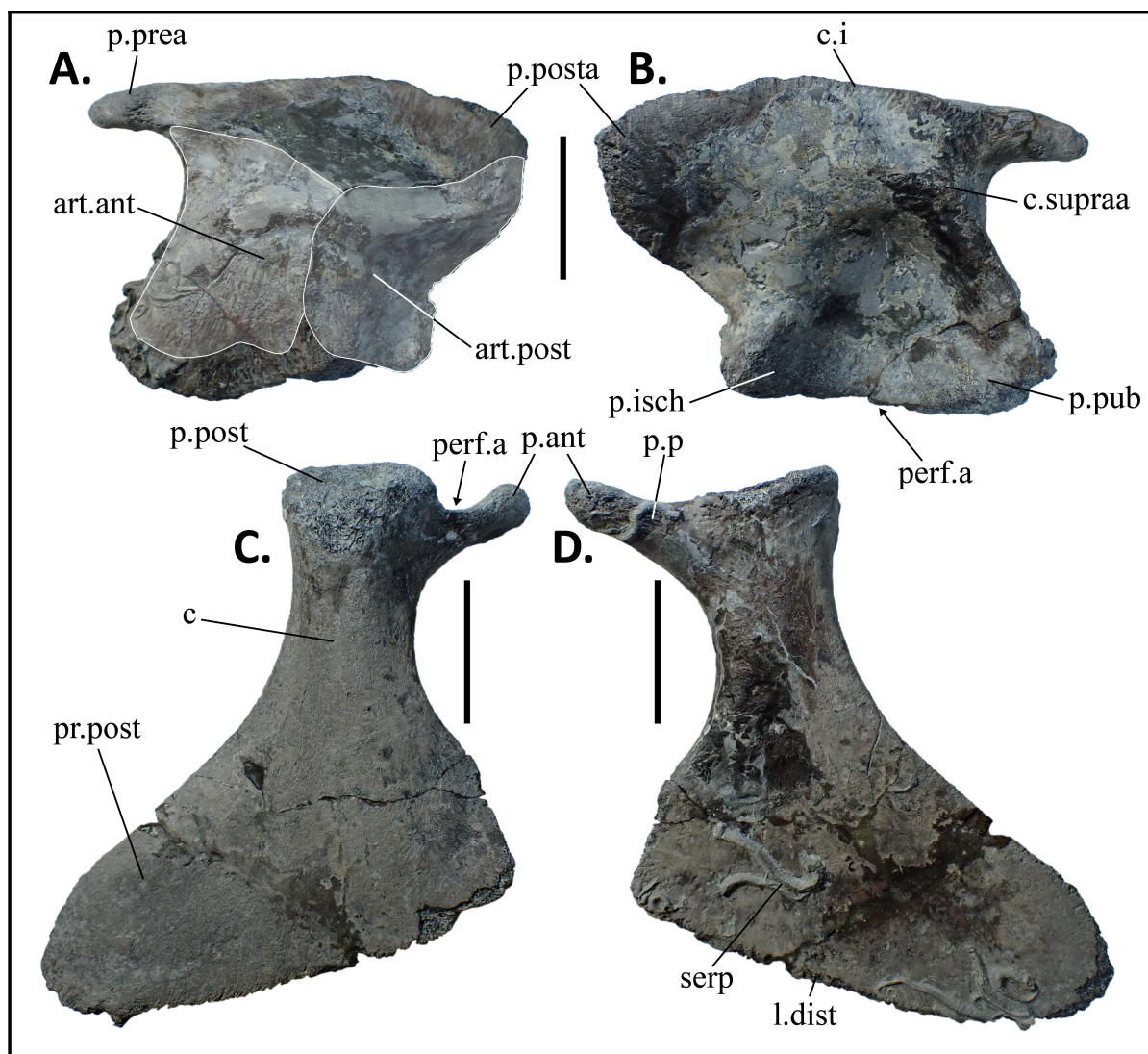


Figure 10 : Ilium droit et ischium gauche du spécimen MPV 2021.1.6. **A.** et **B.** Ilium droit, **A.** vue médiale avec les surfaces articulaires mise en évidence, **B.** vue latérale ; **C.** et **D.** Ischium gauche, **C.**vue médiale ; **D.** vue latérale. **art.ant.** articulation antérieure ; **art.post.** articulation postérieure ; **c.col** ; **c.i** crête de l'ilium ; **c.supraa**. crête supraacétabulaire ; **l.dist** lame distale ; **p.ant.** pédoncule antérieur ; **p.p** pont du pédoncule ; **p.i** pédoncule ischial ; **p.post** pédoncule postérieur ; **p.posta**. processus postacétabulaire ; **p.prea**. processus préacétabulaire ; **p.pub**. pédoncule pubien ; **perf.a**. perforation acétabulaire ; **pr.post**. processus postérieur. ; **serp**. serpule. Échelle : 50 mm.

Ischium

L'**ischium gauche** (**Fig. 10C-D**) est conservé dans sa quasi-entièreté, il manque le processus antérieur. La longueur maximale de l'ischium est de 255 mm. Le **droit** (**Ann. 3G**), quant à lui est **plus fragmentaire** et est constitué de 2 fragments. Sur le gauche (**Fig. 10C-D**), le pédoncule antérieur et le pont du pédoncule sont entiers. Le pédoncule antérieur est plus large médio-latéralement (22,8 mm) que dorso-ventralement (20,9 mm). La surface articulaire est peu visible. Le pont du pédoncule prend naissance au niveau du pédoncule postérieur de l'ischium. La perforation de l'acétabulum est très peu marquée. La surface du pédoncule postérieur est très érodée, mais reste légèrement concave. Le col/diaphyse de l'ischium se rétrécit puis s'élargit et forme la lame ischiatique. Cette lame est fine en largeur, mais étendue antéro-postérieurement, même avec l'absence du processus antérieur. La marge postérieure est quant à elle sub-triangulaire. Des striations sont visibles tout le long de la surface médiale et latérale de la lame, indiquant des zones d'insertions de muscles. Des serpules sont visibles sur la face latérale de l'ischium gauche.

Fémur

Seul le **fémur droit** est conservé (**Fig. 9B-C**), il manque la partie proximale et une partie de la diaphyse. Ce fragment fait 249,5 mm de long. La forme générale de l'os est difficile à déterminer, la partie préservée est courbée, mais cette courbure semble peu marquée. La diaphyse et la tête distale sont robustes. En vue dorsale, le condyle médial est plus grand que le condyle latéral. Ces condyles sont abîmés et semblent érodés. Des serpules sont présentes sur la face dorsale de la tête distale. Sur la face latérale une partie de la surface de l'os est manquante.

Calcanéum

Le **calcanéum droit** a été préservé (**Fig. 11**), il fait 49,4 mm de long. Il est constitué d'un col allongé, assez mince au milieu (17,7 mm largeur médio-latérale et 17,1 mm de largeur dorso-ventrale) et s'élargit au niveau de l'extrémité proximale pour former la tubérosité du calcanéum. Sur l'extrémité distale les faces articulaires avec la fibula et le cuboïde (**Fig. 11B-C**) sont présentes. Les facettes articulaires sont érodées ainsi que la tubérosité du calcanéum.

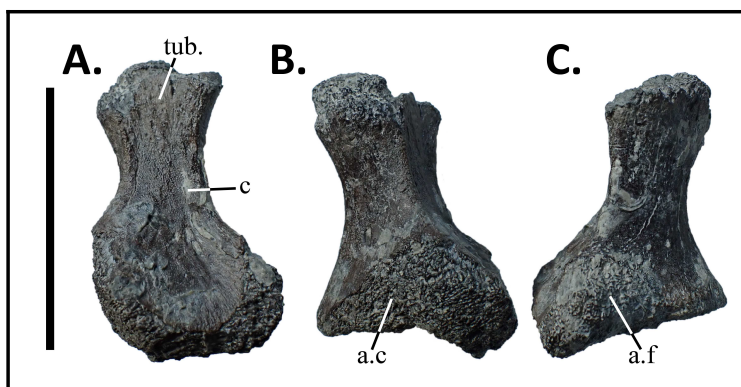


Figure 11 : Calcanéum droit du spécimen MPV 2021.1.6. **A.** vue ventrale, **B.** vue latérale, **C.** vue médiale. **a.c.** face articulaire avec le cuboïde ; **a.f.** face articulaire avec la fibula ; **c.** col ; Échelle : 50 mm.

Ostéodermes

La majorité des ostéodermes dorsaux sont fragmentaire, alors que les ostéodermes des régions du sacrum, caudale et ventrale sont plutôt complets. Plusieurs **ostéodermes dorsaux** (**Fig. 12A-B**) ont pu être identifiés. Ils sont de plutôt grande taille par rapport aux autres (jusqu'à 115 mm de largeur médio-latérale). La partie latérale n'est jamais conservée dans son entièreté, ainsi que le processus antéro-latéral. Ils ont une forme ovale à sub-rectangulaire, une légère carène est visible mais reste difficilement observable. L'ornementation est

radiale en partant de la carène. Les cupules sont de forme ovale plus ou moins allongées à circulaires, d'assez grande taille, dont certaines atteignent parfois les 5 mm de profondeur. La plupart des cupules sont bien séparées mais parfois coalescentes (**Fig. 12B**). Les plus petites cupules se retrouvent le plus souvent sur les bords extérieurs et les plus grosses vers le centre des ostéodermes ou au niveau de la facette antérieure. Les motifs de disposition des cupules sont plutôt aléatoires en général. Le seul **ostéoderme** de la région du **sacrum** (**Fig. 12C**) identifié est de forme sub-ovale/pentagonale. Il présente une carène très marquée, ainsi que le processus antéro-latéral large et plat. L'ornementation reste radiale, les cupules sont majoritairement de petites tailles, les plus grandes se retrouvent sur la partie antérieure de la facette médiale et sont alignées. Le nombre de cupules y est faible. Trois **ostéodermes caudaux** (**Fig. 12D et Ann. 3I-J**) ont été décrit. Ils sont de forme losangique, les parties latérales et médiales sont de tailles quasi-équivalentes et ils possèdent une carène très marquée. Le processus antéro-latéral est long et fin/étroit, ou plus court et confondu avec la carène pour les ostéodermes les plus postérieurs (**Ann. 3I-J**). Les 6 **ostéodermes ventraux** (**Fig. 12E**) repérés, sont quadrangulaires et très peu ornementés, et montrent des facettes articulaires sur les côtés. La carène et le processus antéro-latéral sont absents. La surface ventrale des ostéodermes est lisse, mais de nombreux restes fauniques autres ont pu être identifiés, tels que des crinoïdes, bélemnites, ammonites, des encroûtements de bivalves ou encore des serpules.

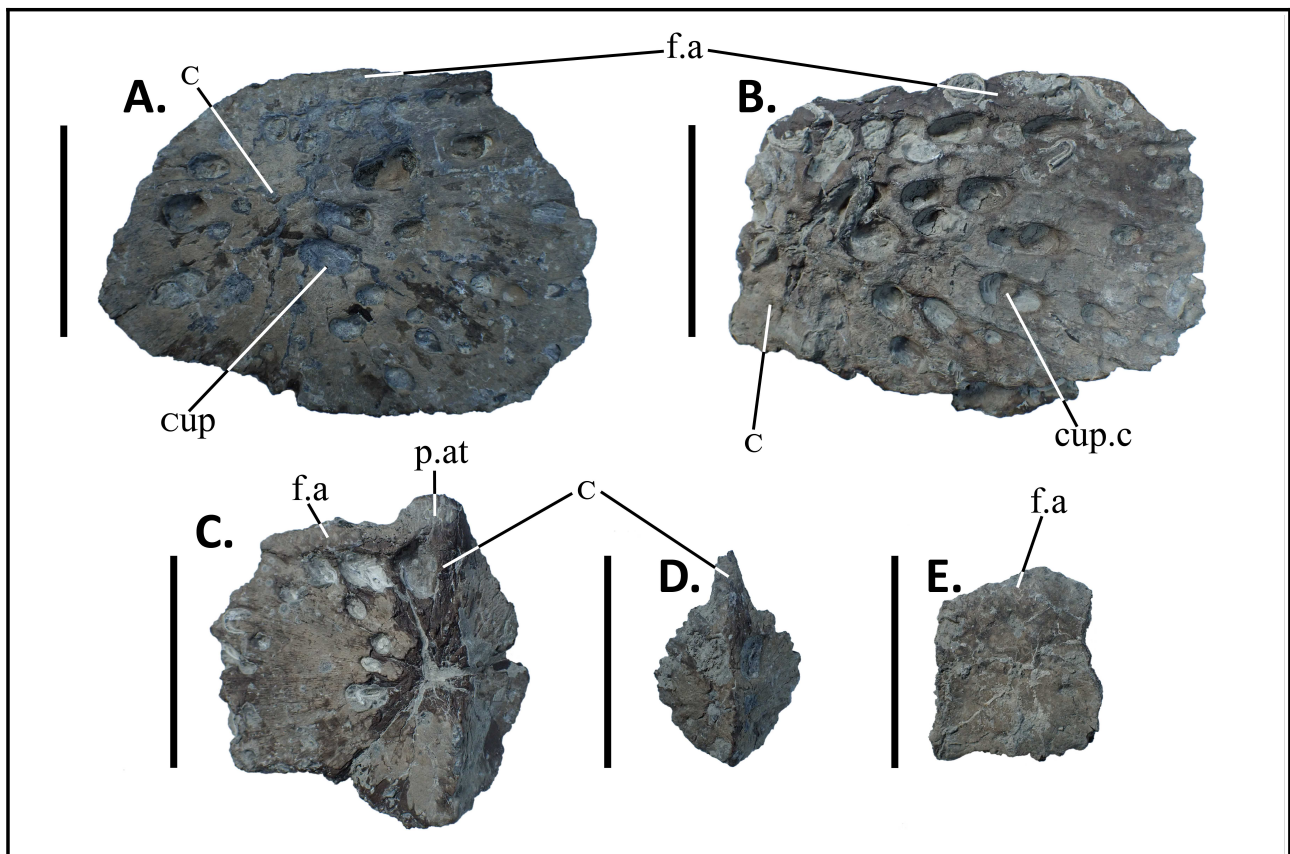


Figure 12 : Ostéodermes du spécimen MPV 2021.1.6. **A.** ostéoderme dorsal gauche. **B.** ostéoderme dorsal gauche. **C.** ostéoderme sacré droit. **D.** ostéoderme dorsal. **E.** ostéoderme ventral. **c.** carène ; **cup.** cupule ; **cup.c.** cupule coalescent ; **f.a.** facette antérieure. **p.at.** processus antéro-latéral. Échelle : 50 mm.

VI. Discussion

A. Identification

Ce spécimen, qui originellement a été attribué à « *Steneosaurus* » *obtusidens* (Hua *et al.*, 1994), mais dont l'identification a déjà été réfutée (Jonhson *et al.*, 2017), montre d'après ce travail des caractères diagnostiques appartenant à « *Steneosaurus* » *edwardsi* ou « *Steneosaurus* » *rostromajor* (d'après Murer, 2025). Tout d'abord, la présence de vertèbres amphiocèles, d'une symphyse mandibulaire longue et de membres antérieurs plutôt réduits comme le montre l'ulna assez court par rapport au fémur incomplet, indique un *Thalattosuchia* (Buffetaut, 1982). La présence d'un bouclier dermique développé ainsi que les pattes antérieures qui ne sont pas des palettes natatoires, permet de dire qu'il s'agit d'un *Teleosauroida* et non d'un *Metriorhynchoidea* (Buffetaut, 1982). Durant le Callovien, plusieurs espèces de *Teleosauroida* subsistent au même moment telles que « *S.* » *leedsi*, « *S.* » *heberti* SAUVAGE 1872, « *S.* » *edwardsi* et *Lemmingsuchus obtusidens* (Johnson *et al.*, 2020b). Les restes crâniens ont livrés peu d'éléments diagnostiques. Ce spécimen ne semble pas posséder pas de fenêtre anté-orbitaire sur le lacrymal, ce qui est un caractère présent uniquement chez « *S.* » *edwardsi*, « *S.* » *heberti*, *L. obtusidens* et *Machimosaurus* d'après Johnson *et al.* (2017). Les dents de ce spécimen sont très robustes et montrent un motif anastomosé sur l'apex, des caractères qui ne se retrouvent pas chez « *S.* » *edwardsi* d'après Johnson *et al.* (2017). Il est toutefois à noter que Vignaud (1995, 1997) mentionne que les dents de cette espèce peuvent posséder une ornementation de l'apex anastomosé, mais les dents du spécimen MPV 2021.1.6 sont tout de même très robustes pour cette espèce, avec un rapport h/L des trois dents de 1,89 ; 1,808 et 1,41 (Ann. 7). Ces valeurs rapprochent ces dents du morphotype B2 de Vignaud (1997), valeurs plutôt associées aux genres de *Teleosauroida* durophages, tels *Machimosaurus* et *Lemmingsuchus*, et non à « *S.* » *edwardsi*. Les valeurs associées à cette espèce sont plutôt entre 2,0 et 2,3 pour les spécimens étudiés par Vignaud (1995). Johnson *et al.* (2020b) signalent tout de même que les dents à l'arrière de la mâchoire de « *S.* » *edwardsi* sont « plus coniques » et donc plus robustes que les dents plus antérieures. Aujourd'hui, au sein d'une même espèce de crocodile, les individus les plus vieux, donc les plus grands, possèdent des dents généralement plus robustes (Testin & D'Amore, 2025). Le spécimen étudié est un grand individu, qui devait être vieux, ce qui pourrait expliquer la robustesse des dents.

Les restes post-crâniens quant à eux ont livré plus de caractères diagnostiques. La marge antérieure de l'ilium est plate, excluant « *S.* » *leedsi* (Scavezzoni *et al.*, 2024). Au niveau de l'ischium, le fait que la perforation acétabulaire soit peu marquée est un caractère en commun entre « *S.* » *edwardsi* et *L. obtusidens* (Scavezzoni *et al.*, 2024). Néanmoins, plusieurs caractères permettent de rapprocher le spécimen de « *S.* » *edwardsi*. Les ischiums possèdent une marge postérieure sub-triangulaire. Les iliums possèdent deux surfaces d'articulations avec les vertèbres sacrées, un processus préacétabulaire long, fin et finissant au même niveau que le pédoncule du pubis (Scavezzoni *et al.*, 2024). La forme générale du calcanéum est assez différente de *L. obtusidens* (NHMUK PV R 3168) (Jonhson *et al.*, 2017), ceux de *L. obtusidens* sont plus trapus. Enfin, les ostéodermes ressemblent à ceux du spécimen PETMG R178 attribué à « *S.* » *edwardsi*, et ne présentent pas le motif en « poussières d'étoiles » (« stardust »), diagnostique de *L. obtusidens* (Johnson *et al.*, 2017). Tous ces caractères confirment qu'il s'agit sans doute d'un « *Steneosaurus* » *edwardsi*.

B. Estimation de la taille

Le spécimen étudié est de grande taille pour un « *S. » edwardsi*. En effet, l'ilium gauche a une longueur maximale de 163 mm (122 mm sans le processus pré-acétabulaire), pour une hauteur maximale de 171 mm. Le fémur s'est préservé qu'à moins de la moitié de sa longueur totale et fait 249,5 mm. Ces dimensions sont semblables voir supérieures au plus grand spécimen de « *S. » edwardsi* (NHMUK PV R3898) étudié. Ce dernier possède un fémur entier mesurant 530 mm de long, avec un ilium de 121,5 mm de longueur maximale et 231 mm de hauteur maximale (Johnson *et al.*, 2015). La longueur totale estimée de ce spécimen est comprise entre 6,50 à 6,66 m en se basant sur la longueur du fémur et sur une régression linéaire (Young *et al.*, 2016). Il est donc possible que l'individu villersois ait une taille similaire voire supérieure. L'ilium gauche est plus long mais il est moins haut à cause de sa préservation et le reste du fémur droit est également de très grande taille.

C. Problèmes de classifications

L'étude du spécimen MPV.2021.1.6 a permis de mettre en avant certains problèmes dans l'analyse cladistique utilisé par Johnson *et al.* (2020b). Si la matrice de caractères utilisée par Johnson *et al.* (2020b) avait été appliquée dans son entièreté avec ce spécimen, ce dernier n'aurait pas pu être attribué ni à un genre ni à une espèce. En effet, les caractères des dents sont plus proches de ceux de *Lemmingsus* ou *Machimosaurus*, avec leur robustesse et leur apex anastomosé (cf. identification). Les restes post-crâniens avec notamment le bassin le rapprochent plutôt de « *S. » edwardsi* (cf. identification). Les caractères utilisés dans cette matrice de caractères ne fonctionnent donc pas avec ce spécimen, ce qui soulève la question de leur pertinence pour d'autres spécimens montrant des caractères de plusieurs genres. En outre, Hua *et al.* (2021) a aussi montré qu'avec un spécimen de « *S. » heberti* découvert aux Falaises des Vaches noires, il n'aurait pas pu être identifié comme tel et serait resté indéterminé, si l'analyse cladistique de Johnson *et al.* (2020b) avait été appliquée.

D. Paléoécologie

Les Teleosauroides possèdent des adaptations à la vie marine, mais moins spécialisées que les autres Thalattosuchia, les Metriorhynchoidea. Ils montrent des adaptations équivalentes à celles retrouvées chez les crocodiles actuels pouvant aller en mer tels que *Crocodylus porosus* SCHNEIDER 1801 (Hua, 1997). Les Teleosauridae callo-oxfordien européens montrent une réduction du bouclier dermique contrairement aux genres bathoniens, tels que *Teleosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1825 (Hua & Buffetaut, 1997). Les pattes antérieures sont réduites mais ne forment pas de palettes natatoires contrairement aux Metriorhynchoidea, démontrant une adaptation moins poussée à la vie aquatique. Leurs pattes leur permettaient d'aller sur terre afin de pondre des œufs et de se réchauffer sur les plages avec leurs processus rétro-articulaires assez long pour maintenir la mâchoire ouverte (Buffetaut, 1982 ; Hua & De Buffrenil, 1996). Ces animaux sont principalement trouvés dans des environnements côtiers (Hua, 1997). La position des orbites dirigées vers le haut, et l'angle obtus des prézygapophyses des vertèbres cervicales favorisant les mouvements latéraux laissant penser que ces animaux se mettaient au fond de l'eau en attendant leur proie et faisant un

mouvement brusque afin de les capturer, tels l'espèce actuelle *Gavialis gangeticus* (GMELIN 1789) (Hua, 1997).

Dans les collections du Paléospace, il y a environ dix squelettes de Metriorhynchoidea pour un seul squelette de Teleosauroida. Malgré le biais de prélèvement, cette proportion est sans doute due à une différence de milieu de vie. Les Teleosauroida sont côtiers et non pélagiques. De plus, durant le Callovien, le Massif armoricain était à 70 km du site (voir carte Bradshaw *et al.*, 1992), ce qui pourrait expliquer une telle disparité. Néanmoins, il n'est pas improbable que les Teleosauroida aient pu se retrouver sur ce site lors du Callovien supérieur. Ils devaient se déplacer d'îles en îles, à l'image de l'espèce actuelle *Crocodylus porosus*, qui se trouve en Asie du Sud-est, en Australie et qui peut rester plusieurs semaines en mer (Campbell *et al.*, 2010). « *S.* » *edwardsi* se retrouvent également dans l'Oxford Clay (Andrews, 1913) au niveau d'îles différentes du Massif armoricain.

Les dents plutôt robustes du spécimen MPV 2021.1.6 semblent indiquer une alimentation en partie durophage/macrophage. Chez *Machimosaurus*, ce type de dents est associé à une alimentation en partie composée de tortues, ces deux taxons ayant déjà été retrouvés ensemble (Hua & Buffetaut, 1997 ; Young *et al.*, 2014). Néanmoins, seuls deux fragments de tortues sont répertoriés aux falaises des Vaches noires (collection Paléospace). Il pourrait aussi être adapté à une consommation d'espèces de poissons à écailles ganoïdes (Buffetaut, 1982).

E. Taphonomie

Ce spécimen est assez complet surtout pour un Teleosauroida des Falaises des Vaches noires, néanmoins sa préservation n'est pas optimale. L'ensemble des pièces ont été retrouvé au même endroit et déterré sur deux marées, cela laisse supposer que tous les restes appartiennent au même individu. Les dents qui ont été retrouvées isolées proche du crâne (É. et G. Pennetier com. pers. 2026) sont de la même dimension que les alvéoles, ce qui semble indiquer qu'elles proviennent de cet individu. La présence de petits os tels que le calcanéum, indique que le crocodile s'est déposé en entier. En effet, il s'agit d'un os qui a tendance à être l'un des premiers à manquer, voir même l'un des premiers déplacés avec les courants sur le fond (Beardmore *et al.*, 2012). Les tissus mous tels que la peau ou/et les scutelles ont pu permettre le maintien des éléments squelettiques entre eux même si la carcasse a flotté (Syme & Salisbury, 2014). Le spécimen a aussi pu se déposer rapidement sur le fond et être bloqué par quelque chose tel qu'un tronc d'arbre (Syme & Salisbury, 2014). Des restes de bois ont par ailleurs été trouvés à proximité du crocodile (É. et G. Pennetier com. Pers. 2026), qui indique la possibilité que l'animal a été bloqué. La partie postérieure du corps était en partie en connexion lors de la découverte de l'animal (É. et G. Pennetier com. pers. 2026), ou tout au moins en position anatomique. Les os du bassin ont été retrouvés ensemble dans des nodules (É. et G. Pennetier com. pers. 2026). Cependant, les os du crâne n'ont pas été retrouvés en connexion anatomique. De nombreuses cassures sont présentes au niveau des côtes et de la mandibule. Ces cassures sont souvent irrégulières, érodées et parfois avec des serpules sur leurs surfaces, indiquant qu'elles se sont faites avant l'enfouissement. Des cassures nettes sont aussi visibles sur les côtes ce qui indiquerait un enfouissement plus rapide avec des cassures liées à la compaction (Martill, 1987), mais elles ont également pu avoir lieu lors de l'extraction des fossiles. Les os du

neurocrâne sont assez érodés, en particulier au niveau des sutures et l'os spongieux est parfois apparent. Les plus détériorés sont le maxillaire/palatin et la mandibule. L'os spongieux est exposé sur une grande surface. Sur la face dorsale de la mandibule plusieurs centimètres d'épaisseur manquent. Les alvéoles dentaires sont très usées, elles sont manquantes sur la partie postérieure de la mandibule et les bords latéraux sont détachés du reste. Ces éléments indiquent que ces os sont restés très longtemps sur la surface du sédiment avant la fossilisation par rapport aux autres restes qui montrent une érosion moindre. Des serpules et des encroûtements de bivalves (*Nanogyra nana*) sont présents sur une grande partie des restes sachant, que ces espèces sont épibiontes elles indiquent que le milieu était oxygéné (Martill, 1985). Une accumulation importante d'encroûtements de bivalves et de serpules est visible sur la face ventrale du fragment postérieur de la mandibule, qui est le seul os dans cet état, ce qui laisse à un temps de résidence important à la surface du sédiment. Cette différence entre les deux faces de la mandibule laisse potentiellement penser à une différence de courant ou de sédimentation. Des traces d'organismes épibiontes se retrouvent parfois sur les faces opposées d'un os, indiquant que ces derniers se sont retournés avant l'enfouissement complet (Fig. 5). Sur l'arrière de l'animal, moins de traces de ces espèces épibiontes sont à signaler, et les os sont plutôt bien préservés par rapport au crâne, indiquant un temps d'enfouissement plus rapide. Il faut aussi noter qu'aucune trace de charognage n'a été identifiée sur le spécimen, mais cela pourrait être lié à l'état de préservation général du squelette. En effet, les surfaces des os sont abîmées (notamment le crâne).

VII. Conclusion

L'identification du spécimen MPV 2021.1.6 a été possible majoritairement grâce à ses caractères post-crâniens qui ont permis de le rapprocher de l'espèce « *Steneosaurus* » *edwardsi*, attribution déjà supposée dans Johnson *et al.* (2017). Les restes crâniens, de part leur préservation, ne sont que très peu diagnostiques alors qu'ils sont principalement utilisés pour décrire les espèces de Teleosauroidea. Ce spécimen important est le squelette le plus complet de « *Steneosaurus* » retrouvé aux Falaises des Vaches noires. La présence d'un tel animal au caractère plutôt côtier à Villers-sur-Mer n'est pas commune puisque ces environnements étaient éloignés du Massif armoricain. À l'image de *Crocodylus porosus*, espèce actuelle, « *Steneosaurus* » s'aventurait probablement au large. Le spécimen fait sans doute partie des plus grands individus étudiés de son espèce, par la taille, de son fémur incomplet et de son ilium, comparables au plus gros individu connu : NHMUK PV R3898. Sa taille et ses dents robustes, indique qu'il devait être un animal durophage/macrophage.

Ce travail a permis de mettre en avant certains problèmes dans les nouvelles classifications, notamment dans les critères utilisés pour les matrices de caractères. La robustesse des dents ainsi qu'un apex anastomosé présent sur ce spécimen ne correspondent pas à « *S.* » *edwardsi* d'après l'article de Johnson *et al.* (2020b), alors que l'apex anastomosé est utilisé par Vignaud (1995, 1997) pour décrire l'espèce. La robustesse des dents est expliquée par la taille, donc par l'âge avancé de l'animal, comme observé chez les crocodiles actuels (Testin & D'Amore, 2025). À l'avenir, pour affiner les caractères d'identification, il faudrait comparer le spécimen MPV 2021.1.6 à d'autres spécimens de « *S.* » *edwardsi* ou à d'autres Teleosauroidea connus au Callovien dans des collections Européennes, tel que *Lemmingschus* qui est très proche anatomiquement.

VIII. Bibliographie

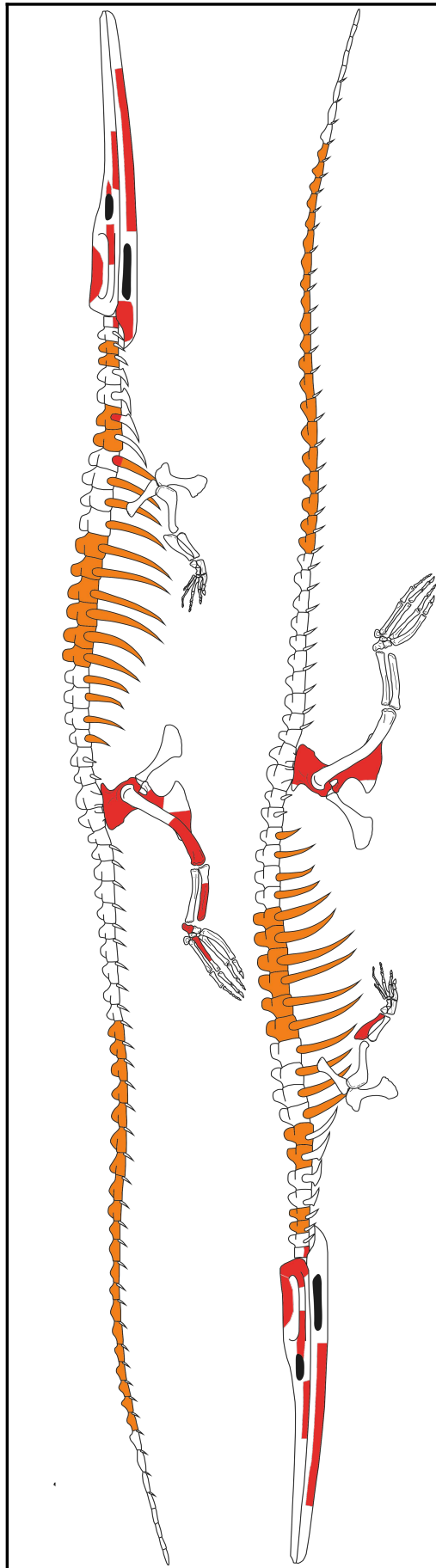
- Andrews, C. W. (1913). A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part II. *British Museum (Natural History)*, 1-206.
- Bardet, N. (2013). Les ichthyosaures et plésiosaures du Jurassique et du Crétacé des falaises des Vaches-Noires (Normandie, France). *Fossiles, HS 4*, 98-104.
- Beardmore, S. R., Orr, P. J., Manzocchi, T., & Furrer, H. (2012). Float or sink: Modelling the taphonomic pathway of marine crocodiles (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia) during the death-burial interval. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92(1), 83-98.
- Bradshaw, M. J., Cope, J. C. W., Cripps, D. W., Donovan, D. T., Howarth, M. K., Rawson, P. F., West, I. M., & Wimbledon, W. A. (1992). Jurassic. In *Atlas of Paleogeography and Lithofacies* (Geological Society, London, Memoirs, Vol. 13, pp. 107-129).
- Brignon, A. (2015). Les débuts de la paléoichthyologie en Normandie et dans le Boulonnais. *Fossiles, Revue française de Paléontologie*, 21, 43-62.
- Brignon, A. (2016). L'abbé Bacheley et la découverte des premiers dinosaures et crocodiliens marins dans le Jurassique des Vaches Noires (Callovien/Oxfordien, Normandie). *Comptes Rendus Palevol*, 15(5), 595-605.
- Brignon, A. (2017). Les « ossements pétrifiés » du Jurassique des Vaches Noires dans les cabinets d'histoire naturelle du XVIIIe et du début du XIXe siècles. *L'Echo des Falaises*, (21), 7-35.
- Buffetaut, É. (1982). Radiation évolutive, Paléoécologie et Biogéographie des crocodiliens méso-suchiens. *Mémoire de la Société géologique de France*, 142, 1-88.
- Campbell, H. A., Watts, M. E., Sullivan, S., Read, M. A., Choukroun, S., Irwin, S. R., & Franklin, C. E. (2010). Estuarine crocodiles ride surface currents to facilitate long-distance travel. *Journal of Animal Ecology*, 79(5), 955-964.
- Cuvier, G. (1808). Sur les ossements fossiles de crocodiles, et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur, avec des remarques sur les squelettes des sauriens de la Thuringe. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 12, 73-110.
- Cuvier, G. (1812). Sur les ossements fossiles de crocodiles, et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur, avec des remarques sur les squelettes des sauriens de la Thuringe. In *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paraissent avoir détruites : Tome IV* (Déterville, pp. 16-29).
- Cuvier, G. (1824). Des os deux espèces inconnues de *Gavialis*, trouvés pêle-mêle près de Honfleur et du Havre. In *Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces : Tome V, IIe partie* (Dufour et E. d'Ocagne, pp. 143-160).
- Dugué, O. (1989). *Géodynamique d'une bordure de massifs anciens : La bordure occidentale du bassin anglo-parisien au Callovo-Oxfordien : Pulsations épirogéniques et cycles eustatiques* [Thèse de doctorat]. Université de Caen, 1-593.
- Eudes-Deslongchamps, E. (1867-1869). Prodrôme des téléosauriens du Calvados. *Notes paléontologiques*, 1, 95-354.
- Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1825). Recherches sur l'organisation des Gavials, sur leurs affinités naturelles desquelles résulte la nécessité d'une autre distribution générique : *Gavialis*, *Teleosaurus*, *Steneosaurus* ; et sur cette question, si les Gavials (*Gavialis*), aujourd'hui répandus dans les parties orientales de l'Asie, descendent, par voie non interrompue de génération, de Gavials antédiluviens, soit des Gavials fossiles, dits Crocodiles de Caen (*Teleosaurus*), soit des Gavials fossiles du Havre et de Honfleur, (*Steneosaurus*). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 12, 97-155.
- Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1831). *Recherches sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile aux confins maritimes de la Basse-Normandie, attribués d'abord au crocodile, puis déterminés sous les noms de Teleosaurus et Steneosaurus*. Didot frères, 1-138.
- Godallier, C. (2022). *Réalisation d'un guide d'aide à la reconnaissance de fossiles, appuyée par la révision d'une portion callovienne des falaises des Vaches-Noires (Houlgate, Normandie)* [Mémoire de Master 2]. Université de Rennes 1, 1-30.
- Hua, S. (1997). *Adaptations des crocodiliens mesosuchiens au milieu marin* [Thèse de doctorat]. Université de Paris 6.
- Hua, S. (2008). Les crocodiles marins fossiles de Normandie. *Bulletin de la société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, 95(2), 163-178.
- Hua, S. (2013). Les crocodiles marins jurassiques des Vaches-Noires (Calvados, France) : Systématique et paléoécologie. *Fossiles, HS 4*, 90-97.
- Hua, S., & Buffetaut, É. (1997). Part V: Crocodylia. In *Ancient marine reptile* (Academic Press, p. 357-374). (Édition originale Jack M. Callaway, Elizabeth L. Nicholls).
- Hua, S., & De Buffrenil, V. (1996). Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(4), 703-717.
- Hua, S., Pennetier, É., & Pennetier, G. (2021). A juvenile *Steneosaurus* in the Callovian of Normandy (France); a genus too hastily consigned to the wastebasket? *Carnets Natures*, 8, 1-8.
- Hua, S., Vignaud, P., Pennetier, É., & Pennetier, G. (1994). Un squelette de *Steneosaurus obtusidens* Andrews 1909 dans le Callovien de Villers-sur-Mers (Calvados, France) et le problème de la définition des Teleosauridae à dents obtuses. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes*, 318, 1557-1592.
- Johnson, M. M., Young, M. T., Steel, L., & Lepage, Y. (2015). *Steneosaurus edwardsi* (Thalattosuchia: Teleosauridae), the largest known crocodylomorph of the Middle Jurassic: Largest Crocodylomorph of Mid. Jurassic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(4), 911-918.
- Johnson, M. M., Young, M., Steel, L., Foffa, D., Smith, A., Hua, S., Havlik, P., Howlett, E., & Dyke, G. (2017). Re-description of « *Steneosaurus* » *obtusidens* Andrews, 1909, an unusual macrophagous teleosaurid crocodylomorph from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182, 1-34.
- Johnson, M. M., Young, M. T., & Brusatte, S. L. (2020a). Emptying the wastebasket: A historical and taxonomic revision of the Jurassic crocodylomorph *Steneosaurus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 189(2), 428-448.
- Johnson, M. M., Young, M. T., & Brusatte, S. L. (2020b). The phylogenetics of Teleosauroida (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) and implications for their ecology and evolution. *PeerJ*, 8, e9808.
- Lebrun, P., & Courville, P. (2013). Le Jurassique des falaises des Vaches-Noires. *Fossiles, HS 4*, 16-28.
- Knoll, F., & Bouveur, A. (2001). A large Jurassic pterodactylid in northern France and a review of the

- French pterosaur record. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 172(4), 447-454.
- Martill, D. M. (1985). The preservation of marine vertebrates in the Lower Oxford Clay (Jurassic) of central England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 311(1148), 155-165.
- Martill, D. M. (1987). A taphonomic and diagenetic case study of a partially articulated ichthyosaur. *Palaeontology*, 30(3), 543-555.
- Monvoisin, É., Allain, R., Buffetaut, É., & Picot, L. (2022). New data on the theropod diversity from the Middle to Late Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France). *Geodiversitas*, 44, 385-415.
- Mueller-Töwe, I. J. (2006). *Anatomy, phylogeny, and palaeoecology of the basal thalattosuchians (Mesoeucrocodylia) from the Liassic of Central Europe* [Thèse de doctorat non publiée]. Universität Mainz.
- Murer, A. (2025). *Réévaluation du genre Steneosaurus à l'aide de nouvelles données issues de l'étude anatomique et de Scans 3D de matériel fossile historique des Vaches Noires, France* [Mémoire de Master 2]. Sorbonne Université, 1-369.
- Scavezzoni, I., Fischer, V., Johnson, M. M., & Jouve, S. (2024). Form and function of the pelvic girdle of Thalattosuchia and Dyrosauridae (Crocodyliformes). *Geodiversitas*, 46(6), 135-326.
- Syme, C. E., & Salisbury, S. W. (2014). Patterns of aquatic decay and disarticulation in juvenile Indo-Pacific crocodiles (*Crocodylus porosus*), and implications for the taphonomic interpretation of fossil crocodyliform material. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 412, 108-123.
- Testin, J. J., & D'Amore, D. C. (2025). Clustering crocodylian dental morphology: Insights into functional adaptations, diet, and ontogeny. *Journal of Anatomy*, 248(1), 1-17.
- Vignaud, P. (1995). *Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque : Systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques* [Thèse de doctorat non publiée]. Université de Poitiers, 1-271.
- Vignaud, P. (1997). La morphologie dentaire des Thalattosuchia (Crocodylia, Mesosuchia). *Paleovertebrata*, 26(1-4), 35-59.
- Young, M., Rabi, M., Bell, M., Foffa, D., Steel, L., Sachs, S., & Peyer, K. (2016). Big-headed marine crocodyliforms and why we must be cautious when using extant species as body length proxies for long-extinct relatives. *Palaeontologia Electronica*, 1-14.
- Young, M. T., Brignon, A., Sachs, S., Hornung, J. J., Foffa, D., Kitson, J. J. N., Johnson, M. M., & Steel, L. (2020). Cutting the Gordian knot: A historical and taxonomic revision of the Jurassic crocodylomorph *Metriorhynchus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192(2), 510-553.
- Young, M. T., Hua, S., Steel, L., Foffa, D., Stephen L Brusatte, Thüning, S., Mateus, O., Ruiz-Omeñaca, J. I., Havlik, P., Lepage, Y., & Andrade, M. B. D. (2014). Revision of the Late Jurassic teleosaurid genus *Machimosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia). *Royal Society Open Science*, 1(2), 140222.

IX. Annexes



Annexe 1 : *Hecticoceras (Putealicerias) punctatum* présente avec le spécimen MPV 2021.1.6. Échelle : 10 mm.



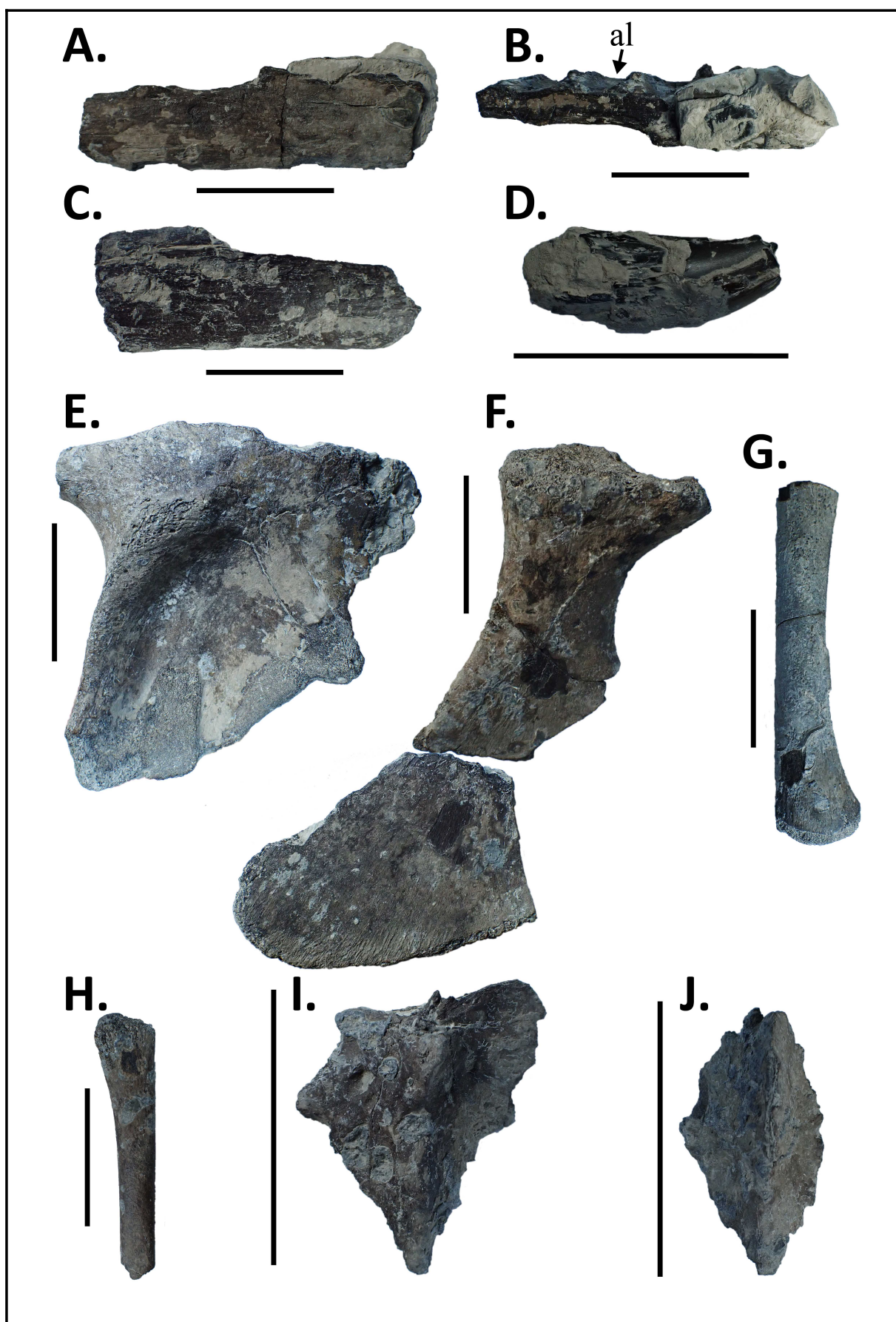
Annexe 2 : Schéma simplifié d'un « *Steneosaurus* » en vue latérale droite et gauche, modifié d'après [Andrews \(1913\)](#), [Hua & Buffetaut \(1997\)](#) et [Mueller-Töwe \(2006\)](#). En rouge l'emplacement des os attestés et en orange la position des os supposés.

Description annexe :

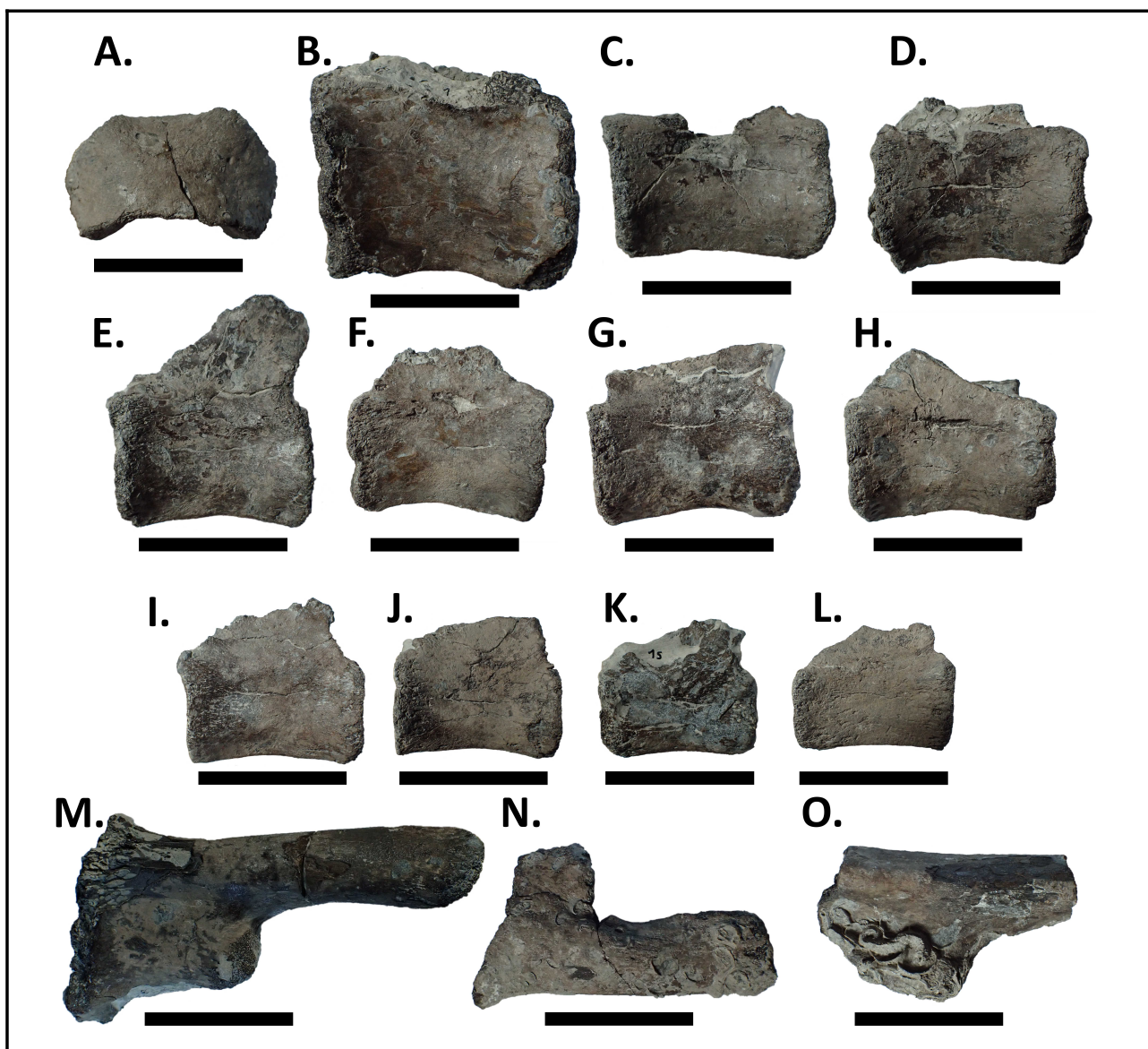
Plusieurs os du spécimen MPV 2021.1.6 sont difficilement identifiables. Plusieurs **os du neurocrâne** (**Ann. 4A**) et de la **mandibule** (**Ann. 5B**) ont été identifiés mais n'ont pas pu être attribués avec certitude. La forme assez complexe de ces os permet de les considérer comme faisant partie du crâne. Plusieurs fragments pouvant être attribués aux maxillaires ou aux dentaires montrant également des **bords latéraux d'alvéoles dentaires** ont pu être identifiés (**Ann. 5C-D**). Elles permettent de montrer une érosion et une altération importante du crâne.

Un **hypocentre d'atlas** (**Ann. 6A**) a été retrouvé, le reste de l'atlas étant manquant. Celui-ci forme la partie basale de l'atlas. La face dorsale est concave et la face ventrale est fortement convexe. **Trois processus latéraux** isolés ont pu être identifiés (**Ann. 6M-O**). Leurs diapophyses sont longues médio-latéralement par rapport aux parapophyses et les deux sont séparées par un sillon en vue dorsale.

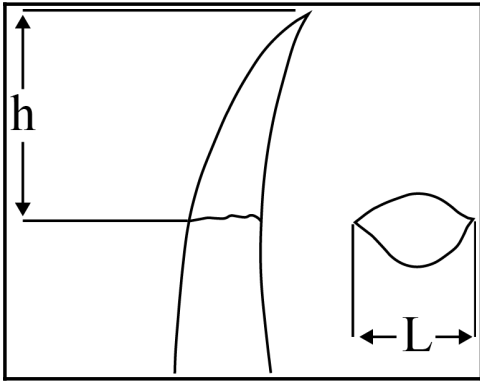
Un os qui est probablement un **tibia droit** (**Ann. 5H**) a pu être déterminé, avec possiblement la tête articulaire distale encore conservée. L'os est étiré proximo-distalement. Enfin, un métapode (**Ann. 5**) ne possédant que la tête articulaire proximale a été identifié et en se basant sur ceux représentés par [Andrews \(1913\)](#) il est probable qu'il s'agisse d'un **métatarse**.



Annexe 3 : Restes divers du spécimen MPV 2021.6.1. **A-B.** Os avec alvéoles dentaire, **A.** vue latérale, **B.** vue occlusale ; **C.** Os probable de mandibule ; **D.** Dent 4 ; **E.** Ilium gauche en vue latérale ; **F.** Ischium droit ; **G.** Probable tibia droit ; **H.** Probable métapode ; **I-J.** Ostéodermes dorsaux. **al.** alvéole. Échelle : 50 mm.



Annexe 4 : Restes de la région vertébrale du spécimen MPV 2021.1.6 **A.** Hypocentre d'atlas en vue ventrale ; **B-L.** Vertèbres caudales en vue latérale gauche ; **M-O.** Processus transverse en vue dorsale. Échelle : **50 mm**.



Annexe 5 : Schéma de localisation des mesures prises sur les dents, modifié d'après [Vignaud \(1997\)](#).

Valeurs des différentes dents :

- dent 1 : $h = 4,05 \text{ cm}$ $L = 2,24 \text{ cm} \Rightarrow$ rapport $h/L = 1,808$
- dent 2 : $h = 3,27 \text{ cm}$ $L = 1,73 \text{ cm} \Rightarrow$ rapport $h/L = 1,89$
- dent 3 : $h = 2,14 \text{ cm}$ $L = 1,51 \text{ cm} \Rightarrow$ rapport $h/L = 1,41$



Annexe 6 : Photographie du spécimen MPV 2021.1.6 reconstitué. Barre d'échelle : 80 cm

Os	Mesure	Dimension en mm
Maxillaire/palatin	Longueur antéro-postérieure le long de l'axe médian	137,5
	Epaisseur antérieur	14
	Epaisseur postérieur	12
Lacrymal	Longueur antéro-postérieure max.	157
Postorbitaire	Longueur antéro-postérieure max.	160
	Longueur médio-latérale max. de la barre antérieur	80
	Longueur max. de la barre antéro-postérieure	132,5
Pariétal	Longueur antéro-postérieure max.	153
Squamosal	Longueur antéro-postérieure max.	158
Carré	Largeur hémi-condyle médiale	54,4
	Epaisseur hémi-condyle médiale	29
	Largeur hémi-condyle latéral	84,8
	Epaisseur hémi-condyle latéral	29,2
Basioccipital	Longueur antéro-postérieure max.	70
	Loargueur max.	64
	Epaisseur max.	4,9
Articulaire	Longueur antéro-postérieure max.	169
	Longueur médio-latérale max. de la barre osseuse	62,5
	Longueur max. bord latéral de la fosse glénoïdale	21,5
Mandibule	Fragment antérieur longueur antéro-postérieur le long de l'axe médian	194,5
	fragment postérieur longueur antéro-postérieur (entre les ramis)	166
Ulna droit	Longueur proximo-distale	141
Ilium gauche	Plus grande longueur	163
	Plus grande longueur sans le processus préacétabulaire	122
	Plus grand hauteur dorso-ventrale	171
Ilium droit	Plus grand hauteur dorso-ventrale	155
Ischium droit	Hauteur max.	175
Tibia droit	Longueur proximo-distale	136,9
Métatarse	Longueur proximo-distale	101,6
Calcaneum	Longueur proximo-distale	44,4
	Largeur médio-latérale	17,7
	Largueur dorso-ventrale	17,1

Annexe 7 : Tableau de mesure de différents éléments squelettique du spécimen MPV 2021.1.6

Os	Mesure	Dimension en mm
Vertèbre cervicale 1	Longueur antéro-postérieure	661
	Largeur max.	664
Vertèbre cervicale 2	Longueur antéro-postérieure	695
	Largeur max.	706
Vertèbre dorsale	Longueur antéro-postérieure	850
	Largeur max.	721
Vertèbre caudale 1	Longueur antéro-postérieure	782
	Largeur max.	501
Vertèbre caudale 2	Longueur antéro-postérieure	714
	Largeur max.	467
Vertèbre caudale 3	Longueur antéro-postérieure	671
	Largeur max.	444 (abîmé)
Vertèbre caudale 4	Longueur antéro-postérieure	661
	Largeur max.	441
Vertèbre caudale 5	Longueur antéro-postérieure	660
	Largeur max.	420
Vertèbre caudale 6	Longueur antéro-postérieure	641
	Largeur max.	410
Vertèbre caudale 7	Longueur antéro-postérieure	621
	Largeur max.	402
Vertèbre caudale 8	Longueur antéro-postérieure	581
	Largeur max.	379
Vertèbre caudale 9	Longueur antéro-postérieure	577
	Largeur max.	360
Vertèbre caudale 10	Longueur antéro-postérieure	572
	Largeur max.	352
Vertèbre caudale 11	Longueur antéro-postérieure	543
	Largeur max.	305 (abîmé)
Vertèbre caudale 12	Longueur antéro-postérieure	531
	Largeur max.	307
Vertèbre caudale 13	Longueur antéro-postérieure	511
	Largeur max.	250 (abîmé)
Vertèbre caudale 14	Longueur antéro-postérieure	493
	Largeur max.	216
Vertèbre caudale 15	Longueur antéro-postérieure	480
	Largeur max.	218
Vertèbre caudale 16	Longueur antéro-postérieure	445
	Largeur max.	119

Annexe 8 : Tableau de mesure des vertèbres du spécimen MPV 2021.1.6