

LES CROCODILIENS DU SPARNACIEN (EOCENE INFÉRIEUR) DU QUESNOY (OISE, FRANCE)

Stéphane HUA

Musée des Dinosaures, 11260 Espéraza.

Résumé : Il est fait ici une description complète de la faune crocodylienne du Quesnoy datée du Sparnacien (Eocène inférieur, MP7). Il est aussi fait le point sur la controverse concernant le contenu et les affinités du genre *Diplocynodon*, trouvé dans le gisement et de son inclusion dans la famille des Diplocynodontidae. Deux autres crocodyliens sont présents l'alligatoridé "*Allognathosuchus*" et le crocodylidé *Asiatosuchus*.

Mots clés : *Asiatosuchus*, *Allognathosuchus*, *Diplocynodon*, Oise, Eocène inférieur.

CROCODYLIANS FROM THE SPARNACIAN (LOWER EOCENE) OF LE QUESNOY (OISE, FRANCE)

Abstract : A complete description of the crocodylian fauna from the Sparnacian (Early Eocene, MP7) of "le Quesnoy" (Oise, northern France) is provided. The much debated systematic position and affinities of the genus *Diplocynodon*, which is found at Le Quesnoy, are discussed, and the genus is placed in the family Diplocynodontidae. There are two additional genera at this locality : the alligatorid *Allognathosuchus* and the crocodylid *Asiatosuchus*.

Key words : *Asiatosuchus*, *Allognathosuchus*, *Diplocynodon*, Oise, Lower Eocene.

INTRODUCTION

Dans la note préliminaire de Nel *et al.* (1999), il est fait mention parmi d'autres taxons de la présence de crocodyliens dans le gisement à ambre du Quesnoy. Ce gisement, dont la faune crocodylienne n'est pas sans rappeler celle de Dormaal (Belgique), est attribué sur la base de l'association mammalienne au niveau MP7, correspondant au Sparnacien, à la base de l'Eocène.

La faible diversité spécifique montrée par les crocodyliens par rapport aux mammifères masque le fait qu'ils apparaissent comme l'un des composants majeurs de la biomasse des vertébrés vu l'abondance des restes retrouvés.

Les restes de crocodyliens, déposés sous la référence QNY dans les collections du Muséum National d'histoire naturelle à Paris, consistent en de nombreuses dents isolées, divers débris crâniens, quelques mandibules, des vertèbres procoeles ainsi que des ostéodermes.

DESCRIPTION SYSTÉMATIQUE

Crocodylia GMELIN, 1788

Alligatoridae KÄLIN, 1940

Allognathosuchus sp. MOOK, 1921

La présence de ce petit alligatoridé est prouvée par de nombreuses dents (pl 1.1,2), tribodontes, en "boutons de bottine". Ces dents postérieures dénuées de carènes sont caractéristiques du genre (Mook, 1921). L'absence de fragment osseux associé à ces dents (excepté un petit fragment de mandibule -QNY 1C6, pl 1.3) rend toute détermination plus précise impossible.

Crocodylidae CUVIER, 1807

Asiatosuchus sp. MOOK, 1940

Diverses dents antérieures et postérieures plus arrondies (pl 1.4), deux demi-mâchoires droites fragmentaires (QNY 1C5 & QNY 2C4, pl 1.5,6) avec une seule caniniforme, la quatrième, confirment la présence de ce genre dans le gisement (Mook, 1940).

Ces mandibules montrent que la symphyse est plus large sur les formes sparnaciennes du Quesnoy que sur celles thanétiennes de Cernay (région de Reims, obs. pers.). Ici, la symphyse s'arrête au niveau de la caniniforme alors que sur les formes thanétiennes la symphyse atteint le sixième alvéole.

Diplocynodontidae (BROCHU, 1999)

Derivatio nominis : Le terme de Diplocynodontidae est préféré en référence au genre *Diplocynodon* inclus dans cette nouvelle famille.

Diagnose : cf. paragraphe suivant) : 3^{ème} et 4^{ème} dents du dentaire caniniformes et de taille égale, 4^{ème} et 5^{ème} dent maxillaires caniniformes, spléniaux exclus de la symphyse, ostéodermes ventraux dédoublés, entre 15 et 18 dents maxillaires, migration linguale de la rangée dentaire à partir du 9^{ème} alvéole dentaire.

Genre type : *Diplocynodon* POMEL, 1847.

Genre : *Diplocynodon* POMEL, 1847

Espèce : *Diplocynodon* sp.

La présence de *Diplocynodon* sp. est attestée par la présence de dents de *Diplocynodon* "classiques" : cannelées ou lancéolées avec une carène antéropostérieure lisse (pl 1.10). Quelques ostéodermes ventraux dédoublés isolés ont été retrouvés mais il est impossible de dire à quelle espèce de Diplocynodontidae ils appartenait. Des ostéodermes dorsaux à très fortes carènes sont à rapprocher de *Diplocynodon*. Dans les restes rattachables à ce genre, on remarquera une hémi-mandibule gauche (QNY 1C4, pl 1.7) sans élévation brutale de la rangée dentaire possédant une symphyse plus courte (s'arrêtant à la première caniniforme chez cette forme) que chez les formes de *Diplocynodon* du Mont de Berru (Marne, Paléocène, pl 1.8,9) où la symphyse s'arrête au niveau de l'espace interalvéolaire 4-5 (obs. pers.).

Genre: *aff. Diplocynodon* POMEL, 1847

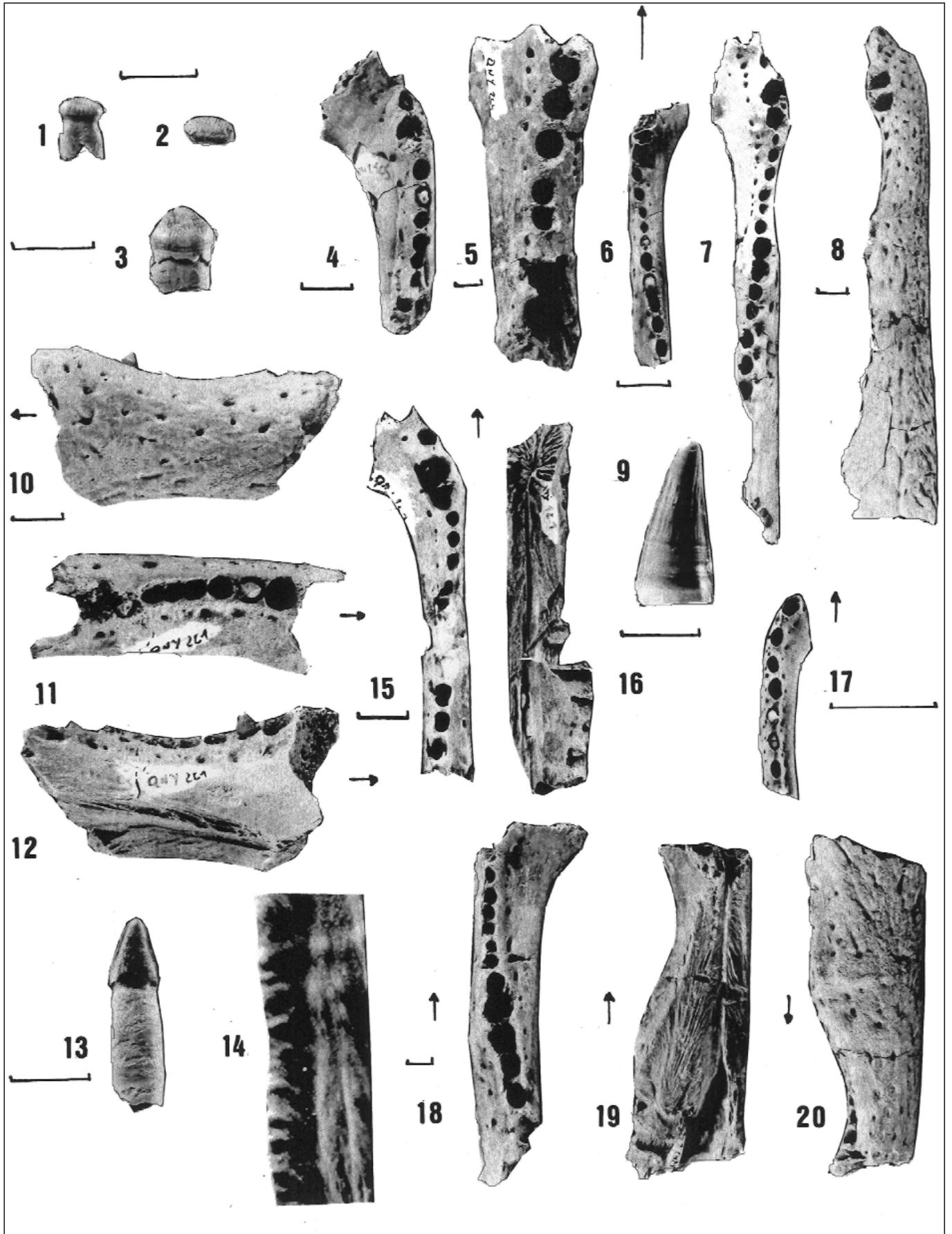
Espèce : *aff. Diplocynodon* sp.

Déjà évoqué dans la note de Nel *et al.* (1999), il est fait ici la description de nouveaux restes. QNY 2C1 est un fragment de dentaire, long de 10,1 cm, portant une dent pointue, cannelée, légèrement incurvée vers la face linguale mais en lieu et place de la carène lisse des dents de *Diplocynodon* on remarque une crénelure (pl 1.11,12,13). En regardant de plus près, on s'aperçoit que cette ziphodontie ne correspond

pas à un repli de la carène comme chez les ziphodontes *sensu stricto* comme *Pristichampsus* mais plus à des replis de l'émail. Cette pseudo-ziphodontie diffère aussi de ce que l'on retrouve sur les dents d'*Asiatosuchus* à savoir un changement d'orientation des rides dentaires qui s'horizontalisent sur la carène. On retrouve ce caractère pseudo-ziphodonte sur toute une série dentaire d'aspect cannelé (QNY 2 C3), et même sur des dents d'aspect lancéolé, forme dentaire classique chez *Diplocynodon* (pl 1.14,15). QNY 2C1 est cassé au niveau d'une caniniforme (la cinquième dent) et porte la trace de 10 alvéoles. Sur la face linguale, la symphyse s'arrête à ce niveau devant donner à la mandibule de cet animal une forme de U, différente de celle en V des Crocodylidae. La trace de la suture des spléniaux s'arrête postérieurement à la symphyse, cas de figure classique aussi chez *Diplocynodon*. Les alvéoles dentaires ne sont pas soulignés par des bourrelets osseux mais sont "noyés" dans l'os.

PLANCHE 1 - Echelle horizontale = 1 cm. *Allognatosuchus* sp. : **1.** dent en vue linguale (x 1, 5 - collection MNHN QNY 1C7), **2.** la même en vue apicale, **3.** dentaire droit (x 3 - QNY 1C6) ; *Asiatosuchus* sp. : **4.** dent postérieure (x 1,5), **5.** dentaire droit (x 1 - QNY 1C5), **6.** dentaire droit (x 2/3 - QNY 2C4) ; *Diplocynodon* sp. : **7.** dentaire gauche (x 1 - QNY 1C4), **8.** dentaire droit (x 0,5, Eocène de Berru, collection MNHN BR 13216), **9.** le même en vue vestibulaire, **10.** dent antérieure (x 1,5) ; *aff. Diplocynodon* sp. : **11.** dentaire gauche en vue vestibulaire (x 1 - QNY 2C1), **12.** vue apicale, **13.** vue linguale, **14.** dent antérieure (x 1,5 - QNY 2C3), **15.** dent antérieure (x 2 - QNY 2C3), **16.** dentaire droit (x 1 - QNY 1C1), **17.** le même en vue linguale, **18.** dentaire gauche (x 2 - QNY 1C2), **19.** dentaire gauche (x 0,5 - QNY 2C2), **20.** le même en vue linguale et **21.** le même en vue vestibulaire. (Photographies D. SERRETTE). Les flèches indiquent l'avant de la machoire.

PLATE 1 - Horizontal scale = 1 cm. *Allognatosuchus* sp. : **1.** teeth in lingual view (x 1, 5 - MNHN collection QNY 1C7), **2.** the same in apical view, **3.** right dentary (x 3 - QNY 1C6) ; *Asiatosuchus* sp. : **4.** posterior teeth (x 1,5), **5.** right dentary (x 1 - QNY 1C5), **6.** right dentary (x 2/3 - QNY 2C4) ; *Diplocynodon* sp. : **7.** left dentary (x 1 - QNY 1C4), **8.** right dentary (x 0,5, Eocene of Berru, MNHN BR 13216), **9.** lateral view, **10.** anterior teeth (x 1,5) ; *aff. Diplocynodon* sp. : **11.** left dentary in lateral view (x 1 - QNY 2C1), **12.** apical view, **13.** lingual view, **14.** anterior teeth (x 1,5 - QNY 2C3), **15.** anterior teeth (x 2 - QNY 2C3), **16.** right dentary (x 1 - QNY 1C1), **17.** the same in lingual view, **18.** left dentary (x 2 - QNY 1C2), **19.** left dentary (x 0,5 - QNY 2C2), **20.** the same in lingual view and **21.** the same in lateral view. (photographs by D. SERRETTE). Arrows indicate the front of the mandible.



L'espace interalvéolaire est quasi inexistant à partir du neuvième alvéole, le plus bas sur la mandibule (1,9 cm de hauteur contre 3,1cm pour le plus haut, le quatorzième alvéole). Une rangée dentaire serrée combinée à une dentition pseudo ziphodonte devait permettre une morsure tranchante. A partir du 9^{ème} alvéole et jusqu'au 14^{ème}, la rangée dentaire s'élève rapidement. Cette mandibule se singularise des autres Diplocynodontidae par son extrême robustesse.

QNY 1C1 est une demi-mandibule droite (pl 1.16,17) plus complète présentant les mêmes caractéristiques que le fragment précédent (robustesse, espaces interalvéolaires réduits et une rapide élévation de la rangée dentaire). Elle comprend la symphyse complète et 16 alvéoles. La double caniniforme est présente ce qui a permis de rapprocher cette espèce des Diplocynodontidae. La symphyse s'arrête au niveau de l'espace interalvéolaire des caniniformes.

Une symphyse d'un très jeune individu (pl 1.18 - QNY 1C2) portant une dent pseudo-ziphodonte (la 5^{ème}) montre que la deuxième caniniforme n'est pas encore aussi développée que la première. Ceci tend à prouver la validité du caractère "double caniniforme" en tant que caractère évolué pour les Diplocynodontidae.

Le dernier fragment mandibulaire long de 13,8 cm attribuable cette espèce (QNY 2C2) est une demi-mâchoire gauche d'un individu adulte de grande taille (pl 1.19,20,21). Cassée en arrière de la dernière caniniforme, elle porte quinze alvéoles. A partir du quatorzième alvéole, le plus haut (4,4 cm contre 2,7 pour le 9^{ème} alvéole), la rangée dentaire migre lingualemment comme chez le *Diplocynodon* du Mont de Berru, Thanétien (pl 1. 8,9) où la migration débute plus tôt, au niveau du neuvième. Cette mandibule est elle aussi d'aspect robuste (2,5 cm au 9^{ème} alvéole et 2,7 cm au 14^{ème}). Sur la face linguale, la suture avec le splénial apparaît étroite et débute immédiatement et ventralement après la symphyse (1,9 cm) pour s'agrandir et atteindre 4,2 cm de hauteur au 16^{ème} alvéole, soit 7,5 cm après.

Les mâchoires ainsi définies bien que fragmentaires présentent l'intérêt de nous montrer tous les stades de croissance de cette espèce.

DISCUSSION : LE GENRE *DIPLOCYNODON* ET LES *DIPLOCYNODONTIDAE*

Le genre *Diplocynodon* a été jusqu'à une date récente inclus parmi les Alligatoridae (Berg, 1966) à cause essentiellement de l'absence de l'échancrure prémaxillaire-maxillaire sur les formes les plus anciennes. De récentes révisions (Buscalioni *et al.* 1992 ; Vasse 1993 ; Rauhe & Rossmann 1995 ; Brochu, 1999) ont permis d'y voir un peu plus clair au sein de ce genre. Au vu de ces différents travaux et considérant que ces personnes ont eu accès au matériel type, un certain nombre d'espèces peuvent être retenues :

Diplocynodon buetikonensis MEYER, 1854

Diplocynodon gervaisi GERVAIS, 1859

Diplocynodon styriacus HOFFMANN, 1885

Diplocynodon rateli (POMEL, 1846)

Diplocynodon tormis BUSCALIONI *et al.*, 1992

Diplocynodon darwini (LUDWIG, 1877)

Diplocynodon hantoniensis (WOOD, 1844)

Les espèces *D. hantoniensis* et *D. darwini* constitueraient d'après Buscalioni *et al.* (1992) un groupe frère de *Diplocynodon sensu stricto*. Ces espèces appartiendraient à un genre que ces auteurs n'ont pas nommé et qui resterait à définir. Ils reconnaissent dans cette étude néanmoins que le genre *Diplocynodon sensu lato* serait monophylétique tout comme le clade *Diplocynodon* + *Leidyosuchus*. Rauhe et Rossmann (1995) regroupent toutes les espèces de *Diplocynodon* et *Leidyosuchus* en une seule famille, les Leidyosuchidae (NOPCSA 1928). Ils reconnaissent par là même implicitement la monophylie de l'ensemble *Leidyosuchus* + *Diplocynodon*, rejoignant ainsi les résultats de Buscalioni *et al.* (1992). Brochu (1997) fait éclater le genre *Leidyosuchus* en deux genres *Leidyosuchus sensu stricto* et *Borealosuchus*, les deux étant relativement éloignés de *Diplocynodon* d'après cet auteur. Il semble donc pour le moment difficile d'affilier *Leidyosuchus* à *Diplocynodon*. Quoiqu'il en soit, la phylogénie des eusuchiens est loin d'être clarifiée (Benton & Clark 1988 ; Tarsitano *et al.* 1989 ; Clark 1994) ne serait-ce que pour l'actuel et ceci est dû entre autres choses à une méconnaissance des premiers eusuchiens.

Afin d'assurer une relative stabilité de la classification et d'exprimer la forte variabilité au sein des diplocynodons, la création des Diplocynodontidae est donc proposée. Cette famille regroupe les espèces valides suivantes *Diplocynodon rateli*, *Diplocynodon tormis*, *Diplocynodon hantoniensis*, *Diplocynodon darwini*. La création d'une telle famille n'est pas une idée nouvelle puisqu'on la retrouve sous-jacente chez Buscalioni *et al.*, 1982 ("Diplocynodontid", p.2) et exprimée plus clairement chez Lapparent de Broin *et al.*, (1993, p.10 "groupe des Diplocynodon qui semble constituer une famille distincte des Crocodylidae"). Brochu (1999), sortant du cadre linnéen, regroupe toutes ces espèces dans le clade des Diplocynodontinae, utilisant un suffixe en "-inae" généralement utilisé dans la classification linnéenne en tant que sous famille. Ce clade ayant au vu de l'auteur lui-même la valeur de famille et voulant garder une classification homogène, sans unité taxinomique inutile, ce taxon est élevé au rang de famille en utilisant le terme de Diplocynodontidae.

En attendant la révision du genre *Diplocynodon sensu stricto* promise par Rauhe (*Int al.* Rauhe & Rossmann 1995), les caractères synapomorphiques fournis par Buscalioni *et al.*, 1992 au sein de *Diplocynodon sensu largo* pourraient être retenus :

1. Bords latéraux des prémaxillaires verticaux
2. Faible largeur de la table crânienne
3. Bord dorsal du Jugal droit
4. Section du pilier postorbitaire triangulaire avec une crête antéro-latérale
5. Faible largeur du pilier postorbitaire
6. Ectoptérygoïde entrant latéralement en contact avec les ailes du ptérygoïde
7. Splénial exclu de la symphyse.
8. Ostéoderms ventraux dédoublés

Mais, après examen sur les crocodiliens actuels, il apparaît que la plupart d'entre eux se retrouvent sur les crocodiliens vivants et ne peuvent donc être retenus, à l'exception de deux : le splénial exclu de la symphyse et les ostéoderms ventraux dédoublés. Buscalioni *et al.* (1992) rejettent comme caractère la présence d'une double caniniforme mandibulaire (3^{ème} et 4^{ème}). Ce caractère étant absent chez tous les crocodiliens eusuchiens cénozoïques, *Asiatosuchus* y compris (obs. pers., *a contrario* de Buscalioni *et al.*, 1992) à l'exception de *Borealosuchus* et *Leidyosuchus*, deux genres dont les affinités avec *Diplocynodon*

sensu lato restent malgré tout sujet à discussion, on peut donc considérer son absence comme l'état plésiomorphe et sa présence comme apomorphe. Il apparaît ainsi plus parcimonieux de considérer comme état évolué la réapparition de ce caractère par trois fois (chez *Borealosuchus*, *Leidyosuchus* et *Diplocynodon*) plutôt que comme état évolué sa disparition de multiples fois parmi tous les autres genres. L'absence de la double caniniforme sur QNY 1C2 montre que ce caractère n'apparaît que chez les adultes, montrant ainsi la polarité de cette apomorphie.

Comme le soulignent Rauhe et Rosmann (1995), pour venir compléter l'effet de cisaille des dents mandibulaires, on retrouve chez les Diplocynodontidae la 4^{ème} et la 5^{ème} dent maxillaire de même taille et caniniformes aussi. L'évolution au sein des eusuchiens (Kälin, 1955 ; Steel, 1973) va vers une réduction croissante du nombre de dents à l'exception des lignées longirostres. Les Diplocynodontidae semblent correspondre à des animaux ayant entre 15 et 18 dents maxillaires (Ginsburg & Bulot, 1997, De Broin, comm. pers.).

Brochu (1999) définit les Diplocynodontinae (alias Diplocynodontidae) de la façon suivante : hypapophyse axiale antérieure, crête iliaque profonde et arrondie, ostéoderms ventraux "dédoublés", suture frontopariétale linéaire. Cet auteur donne aussi pour ce taxon un certain nombre de caractères qualifiés d'"ambigus" et, parmi eux, les nasaux exclus des narines externes, caractère rencontré maintes fois au sein des crocodiliens. Il semble difficile de vérifier si les caractères liés à l'atlas et l'ilion sont autapomorphiques pour cette famille : ces pièces sont assez rarement trouvées en connexion avec le crâne et donc rarement décrits, aussi il n'est pas dit que l'on ne retrouve pas ces caractères chez d'autres taxons crocodiliens.

En résumé, la diagnose des Diplocynodontidae est la suivante : 4^{ème} et 5^{ème} dents maxillaires caniniformes, double caniniforme mandibulaire (3^{ème} et 4^{ème}), environ entre 15 et 18 dents maxillaires, suture frontopariétale linéaire, spléniaux exclus de la symphyse, ostéoderms ventraux dédoublés.

Cette famille comprend pour le moment uniquement le genre *Diplocynodon*.

Rauhe et Rossmann (1995) et Brochu (1999) rapprochent *Baryphracta deponiae* FREY, LAEMMERT & RIESS, 1987 de l'ensemble défini par les Diplocynodontidae. Néanmoins, la description d'une nouvelle espèce d'*Allognathosuchus* à partir du paratype de *B. deponiae* laisse présager une certaine affinité du genre *Baryphracta* avec *Allognathosuchus* ne serait-ce qu'à partir des dents postérieures tribodontes identiques.

CONCLUSION

La faune crocodylienne du Quesnoy montre une diversité relativement importante. Cette liste faunique correspond à celle de l'Eocène basal européen de Dormaal (Belgique) décrite par Buffetaut (1985) ou celles des autres faunes éocènes (Messel, Halle en Allemagne ; Bassin du Duero en Espagne; *int. al.* Buscalioni, 1992). Ces assemblages consistent en une association *Asiatosuchus* - *Diplocynodon*, des crocodyliens amphibies de taille moyenne à grande, *Allognathosuchus*, un petit crocodylien aux dents postérieures aplaties et enfin *aff. Diplocynodon* un crocodylien à denture pseudo-ziphodonte, caractère généralement associé à des prédateurs terrestres.

La présence de ce crocodylien pseudo-ziphodonte montre que le rôle des crocodyliens terrestres a été tenu par des animaux forts différents à l'Eocène, comme *Pristichampsus* à Messel ou *Iberosuchus* dans le bassin du Duero.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier M. C. Brochu et E. Buffetaut et Mme F. Lapparent de Broin pour leurs conseils ainsi qu' A. Buscalioni et T. Rossmann pour leurs commentaires. Concernant la collecte de matériel, mes remerciements vont à G. et J.C. de Plöeg.

BIBLIOGRAPHIE

- BENTON, M.J. & CLARK, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In BENTON, M.J. (ed.) *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Systematics Association Special vol. n°35A. - Clarendon Press, Oxford.
- BERG, D.E. 1966. Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und *aff. Sebecus* ?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **52** : 1-105.
- BRINKMANN, W. & RAUHE, M. 1998. *Diplocynodon ratelii* POMEL, 1847 (Crocodylia, Leidyosuchidae) aus dem Unteroligozän von Céreste (Südfrankreich). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **209** (3) : 295-321.
- BROCHU, C. 1997. A review of „*Leidyosuchus*“ (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. *Journal of Vertebrate paleontology*, **17** (4): 679-694.
- 1999. Phylogenetics, taxonomy and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate paleontology*, **19**(2): 9-100.
- BUFFETAUT, E. 1985. Les crocodyliens de l'éocène inférieur de Dormaal (Brabant, Belgique). *Bulletin de l'Institut Royal des sciences de Belgique*, **94** (1): 51-59.
- BUSCALIONI, A.; SANZ, J.L. & CASANOVAS, M.L. 1992. A new species of the eusuchian crocodile *Diplocynodon* from the Eocene of Spain. *N. Jb. Geol. Pal. Abh.*, **187** (1) : 1-29.
- CLARK, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic crocodyli forms. In FRASER, N. & SUES, H.D. (ed.) *The shadow of the dinosaurs : Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press.
- GINSBURG, L. & BULOT, C. 1997. Les *Diplocynodon* (Reptilia, Crocodylia) de l'Orléanien (Miocène inférieur à moyen) de France. *Geodiversitas*, **19** (1) : 127-128.
- KÄLIN, J.A. 1955. Crocodylia In PIVETEAU J. (ed.), *Traité de paléontologie* 5, Masson, Paris.
- LAPPARENT De BROIN, F.; MERLE, D.; FONTANA, M.; GINSBURG, L.; HERVAT, P.; Le CALVEZ, Y. & RIVELINE, J. 1993. Une faune continentale à vertébrés dans le Lutétien de Guitrancourt (Yvelines) et son environnement. *Bulletin d'Informations Géologiques du Bassin Parisien*, **30** (4) : 3-16.
- NEL, A.; DE PLÖEG, G.; DEJAX, J.; DUTHEIL, D.; FRANCHESCHI, D.; GHEERBRANT, E.; GODINOT, M.; HERVET, S.; MENIER, J.; AUGÉ, M.; BIGNOT, G.; CAVAGNETTO, C.; DUFFAUD, S.; GAUDANT, J.; HUA, S.; JOSSANG, A.; LAPPARENT DE BROIN, F.; POZZI, J.P.; PAICHELER, J.C.; BEUCHET, F. & RAGE, J.C. 1999. Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Eocène basal, MP7) : Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **329** : 65-72.
- RAUHE, M. 1995. Die lebensweise und Ökologie der Geiseltal-Krokodilier Abscheid von traditionellen Lehrmeinungen. *Hall. Jb. Geowiss.*, B, **17**: 65-80.
- & ROSSMANN, T. 1995. News about fossil crocodiles from the Middle Eocene of Messel and Geiseltal, Germany. *Hall. Jb. Geowiss.*, B, **17**: 81-92.
- STEEL, R. 1973. Crocodylia. In KUHN, O. (ed.) *Handbuch der Paläoherpetologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, **16**.
- TARSITANO, S.F.; FREY, E. & RIESS, J. 1989. The evolution of the Crocodylia : a conflict between morphological and biochemical data. *American Zoologist*, **29**: 843-856.
- VASSE, D. 1992. Un crâne d'*Asiatosuchus germanicus* du Lutétien d'Issel (Aude). Bilan sur le genre *Asiatosuchus* en Europe. *Géobios*, **25** : 293-304.
- 1993. Les crocodyliens du Crétacé supérieur et du Paléogène d'Europe. Aspects paléobiogéographique et paléoécologique. *Mémoire des Sciences de la Terre de l'Université Pierre et Marie Curie*, **93-22**, 173p.