Les Choristodères

L'ordre des choristodères (choristodera) est un ordre de reptiles diapsides. Il ont vécut à partir du milieu du jurassique (de - 175 Ma) jusqu'au miocène (à - 20 Ma) mais certains pourraient datés de la fin du trias (- 210 Ma). Les fossiles ont été découverts en Amérique du nord, en Europe et en Asie, et peut-être en Afrique du nord et au Timor orientale. Le groupe a atteint son apogée entre le Crétacé (- 145 à – 66 Ma) et le Paléocène (- 66 à - 56 Ma). La famille des champsosauridae caractérise le groupe.
Les orbites se trouvent bien en avant sur le crâne, et l'arrière du crâne est en bulbe, très étendu et se compose d'arcs osseux complexes entourant un espace vide. Ces espaces contenaient probablement des muscles massifs de la mâchoire. D'autres hypothèses proposent que ces espaces logeaient un organe sensoriel de l'audition. Cependant, cette supposition est peu soutenue. Les narines externes se trouvent entre la pointe et le milieu du museau. Le crâne des Choristodères est en réalité très similaire au crâne des lézards, bien que fortement modifié. Cela a conduit certains chercheurs à considérer les choristodères comme des lépidosauromorphes. Cependant, ils ne possèdent pas le quadrat complexe des lépidosauriens. Les niches écologiques et la morphologie des choristodères sont similaires à celles des crocodyliens. Avec des caractéristiques des deux groupes de diapsides (lépidosauriformes et crocodiliens), la position phylogénétique de Choristodera est très confuse. Parmi les autres caractéristiques des choristodères, on peut citer les gastralia (gustaires) fortement ossifiées.

La plus part ont les côtes courtes et massives, comme chez les autres reptiles aquatiques, ainsi qu'un thorax aplati dorso-ventralement et une queue comprimée latéralement pour faciliter la nage. Le fait est que la plus part des choristodères étaient semi-aquatiques ou aquatiques en eau douce. Dans l'ensemble, les choristodères étaient exceptionnellement bien adaptés à la vie dans l'eau. Dans des formes telles que le *Champsosaurus*, seules les femelles adultes pouvaient ramper à terre pour pondre des œufs sur la terre, les mâles et les juvéniles en étant incapables, tandis que *Hyphalosaurus* et *Monjurosuchus* étaient incapables de le faire.

La plupart des choristodères ont des dents plutôt simples, mais les neochoristodères ont des dents complètement enveloppées dans de l'émail strié avec un repli émaillé à la base, comprimé et accroché, à l'exception d' *Ikechosaurus* qui a encore des dents simples. Il existe une différenciation des dents, les dents antérieures étant plus grandes que les dents postérieures. Les choristodères ont conservé les dents palatines (sur le palais), indiquant une manipulation de la nourriture dans la bouche. Les choristodères avancés sembles êtres vivipares ou ovivipares selon l'analyse d'Hyphalosaurus, un membre de la famille des hypahalosauridés, même si certaines exceptions subsistes (ex : champsosaurus ovipare) plaidant pour une apparition parallèle de ce caractère chez les hyphalosauridés et chez les simoedosuridés. Les empreintes cutanées trouvées avec des fossiles de champsosaurus montrent des écailles non chevauchantes de très petite taille et la peau ne contenant pas de scutelles comme celles des crocodiliens.

Voici un résumé de l'évolution des choristodères (*genres*, familles, **sous-ordre**) :

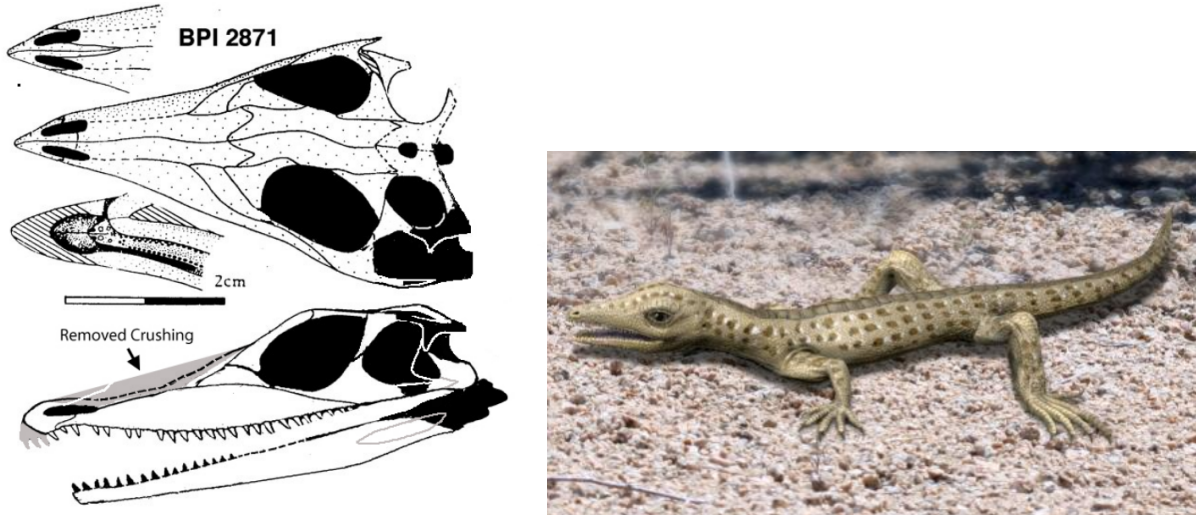
Ancêtres terrestres ressemblant à des lézards

➔ Premiers choristodères vivant près des lacs et rivières (dont *Actiosaurus* ?)

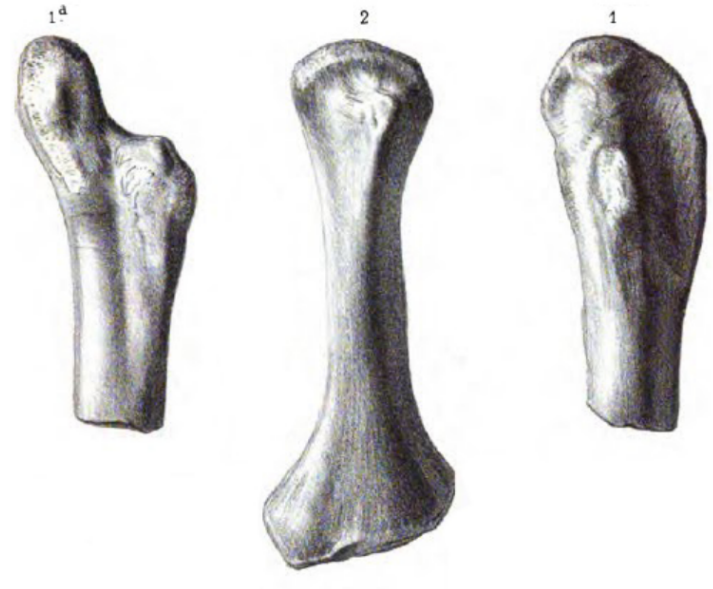
- ➔ *Ctenostergus* et *Lazarasuchus* ? (Terrestre et arboricole, basaux)
- ➔ *Irenosaurus* ? et *Kurhendukosaurus* (semi-aquatiques, primitifs)
- ➔ Choristodères semi-aquatiques (dont *pachystropheus* ?)
  - ➔ Moniosuchidés (semi-aquatiques ou aquatiques, primitifs)
  - ➔ Hyphalosauridés (aquatiques, fenêtres temporales fermées)
  - ➔ **Néochoristodères** (aquatiques, long rostre)

Petits (+/- 30 cm), morphologie de lézards pour une vie essensiellement terrestre et amphibie (longue ou courte queue, membres et cou courts, tête peu alongée) ; taille moyenne (+/- 1 m), morphologie un peu adapté à une vie aquatique (queue large, pattes palmées, tête un peu allongée) ; tailles diverses, adaptation à une vie aquatique piscivore (queue large, long cou, pattes palmées, petite tête) ; grands (2 à 5 m), adaptation à une vie aquatique carnivore (morphologie de crocodilien avec long rostre, pattes palmées et queue large).

L'origine des choristodères reste en partie mystérieuse. On ne sait pas s'ils sont plus proches des archosauromorphes ou des lépidosauromorphes mais la fiche d'identité de l'hypothétique ancêtre commun à tous les choristodères a été montée. Il s'agit d'un petit reptile diapside pourvu de gastralia (ou gastralies : os abdominaux utiles pour la respiration présents chez la plus part des reptiles) avec les fenêtres temporales basses bien ouvertes, 9 vertèbres cervicales plus petites vers la tête et avec une morphologie de lézard comprenant des membres court, des yeux placés latéralement et espacés ainsi que de petites dents fines et pointues (caractéristiques d'un régime alimentaire insectivore) et une locomotion « ventre à terre » avec les pattes disposées latéralement par rapport au corps. Un probable ancêtre semble se dégager et répondre à ces critères. Il s'agit de *Youngina*, un genre de petit diapside (longueur de crâne : 7 cm) basal terrestre et probablement insectivore à la morphologie de lézard. Ce genre du Permien (- 250 Ma) est lié aux origines des archosauromorphes et des lépidosauromorphes. Le spécimen de *Youngina* BPI 2871 est lié à un genre de choristodère en particulier : *Cteniogenys*, l'un des plus basaux des choristodères. Les premiers membres de l'ordre des choristodera possédaient des fenêtres temporales basses fermées, caractère perdu chez les néochoristodères (choristodères les plus dérivés).

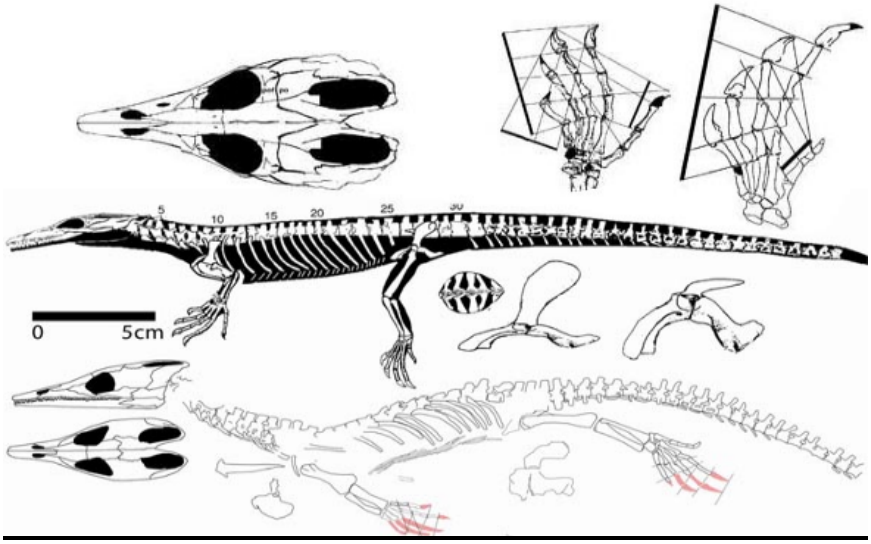


^ A gauche : crâne du spécimen de *Youngina* BPI 2871. A droite : reconstitution de *Youngina*.



Actiosaurus (« lézard des côtes ») de la fin du Trias (- 210 à - 200 Ma) et découvert en France serait le plus ancien choristodère connu mais pas le plus basal. Ses restes fragmentaires (principalement deux humérus) n'ont que permis de le rattaché au groupe (parenté toujours sujette à débats) sans pourvoir apporté de précision quant à sa place dans celui-ci. Il nous informe que l'ordre des choristodères à pour origine la France dès le Trias supérieur comme le confirme, pour la localisation, les fossiles d'autres membres basaux du groupe. La seule espèce du genre est *A. gaudryi* nommée par Henri Sauvage en 1883.

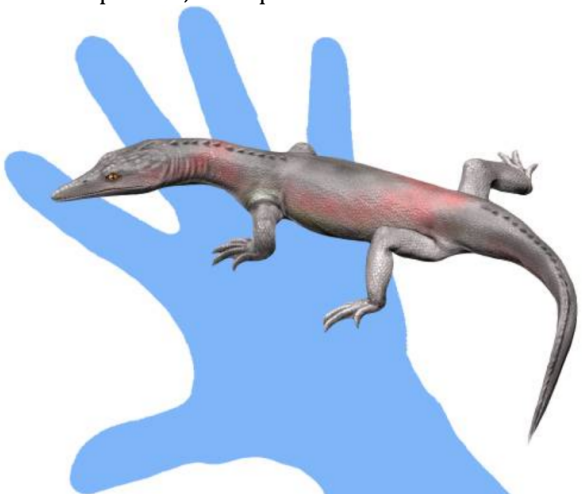
< Humérus d'*Actiosaurus gaudryi* découverts en France datant de la fin du Trias (Sauvage, 1883).



< Dessins des fossiles de *Lazarussuchus* découverts en France : *L. inexpectatus* (en haut) et d'un spécimen probable de *L. dvoraki* (en bas).

Lazarussuchus (« crocodile de Lazarus ») est peut-être le genre de choristodère le plus basal. Il s'agit aussi ironiquement du dernier genre de choristodère ayant existé jusqu'au Miocène inférieur, aucun autre membre de l'ordre ayant survécut après la transition Eocène/Oligocène (- 34 Ma) accompagnée par un maximum thermique détruisant leurs habitats. Il semblerait que ce genre y ait survécu grâce à une petite taille et une morphologie peu spécialisée et se soit implanté dans les habitats laissés vacants par les autres choristodères une fois la crise passée. *Lazarussuchus* compte deux espèces : *L. inexpectatus* (l'espèce type) datant de l'Oligocène tardif (- 28 à - 23,5 Ma) nommé en 1992 par Hecht et découvert en France et en Allemagne ; et *L. dvoraki* datant du Miocène inférieur (- 23,5 à – 16 Ma) nommé par Evans et Klembara en 2005 et découverte en République Tchèque. Un spécimen complet de *Lazarussuchus* découvert en France datant du Paléocène supérieur (- 59 à - 53 Ma) à été découvert avec des tissus mou en 2013 et possède quelques caractéristiques le différenciant le l'espèce type du genre (crâne un peu plus grand, membres et bassin plus robustes, cou presque deux fois plus long). Le fossile n'a pas été attribué à une espèce. Le genre a donc vécu durant presque 43 Ma.

Lazarussuchus était un petit reptile (crâne de *L. inexpectatus* faisait 4,53 cm de long) amphibie à la morphologie de lézard. Certaines adaptations notamment des griffes de grande tailles laissent penser que le genre pouvait être en partie arboricole occupant ainsi 3 niches écologiques (lacs et rivières, sol, arbres) différentes prouvant leurs facultés d'adaptation élevées ayant pu les sauver lors de la crise Eocène/Oligocène, d'autant plus qu'il était probablement omnivore ou du moins insectivore avec ses petites dents coniques. *Lazarussuchus* étant le plus basal des choristodères, le genre est issue d'une lignée fantôme (sans fossiles) ayant divergé avant les autres membres du groupe il a environ 200 Ma. Des choristodères semblables à des lézards ont cependant été trouvés dans des dépôts nord-américains du Crétacé supérieur, bien que leurs restes soient très fragmentaires et pour l'instant non attribués.

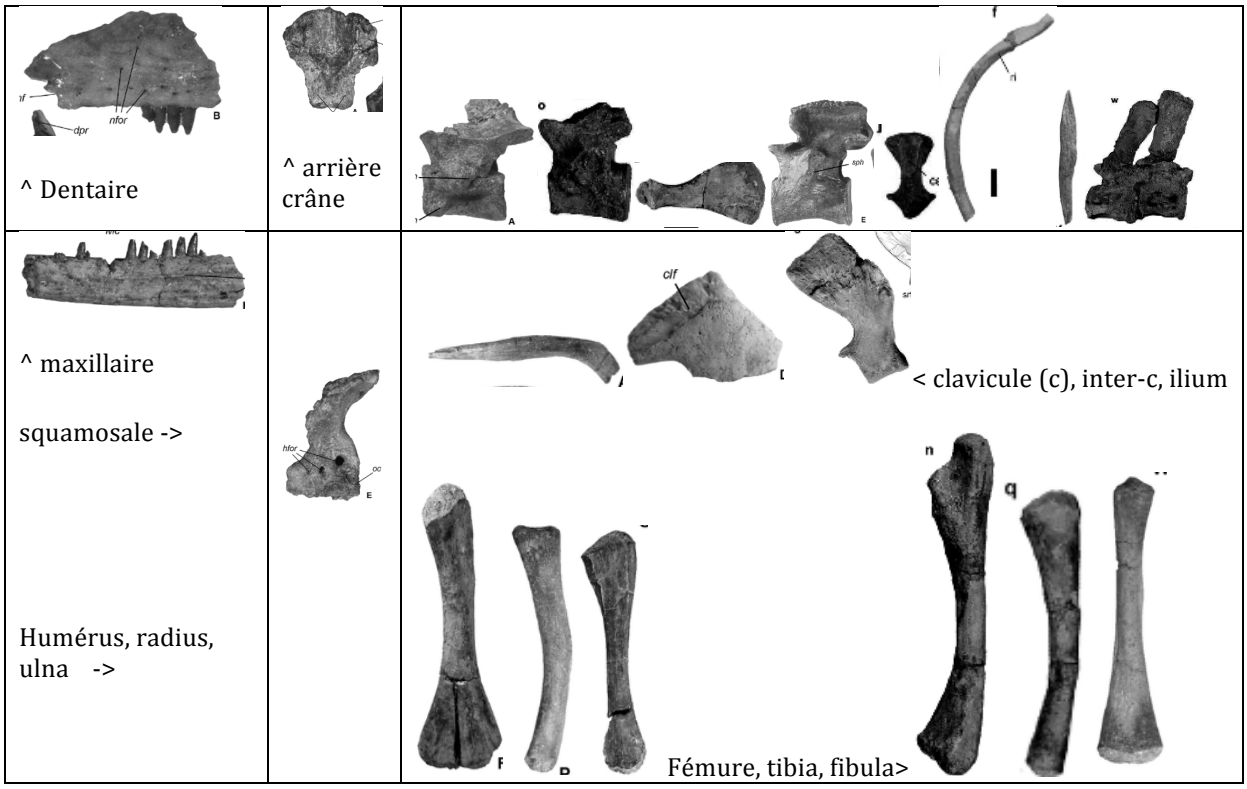


^ Représentation de *Lazarussuchus* comparé à la main d'un homme adulte.

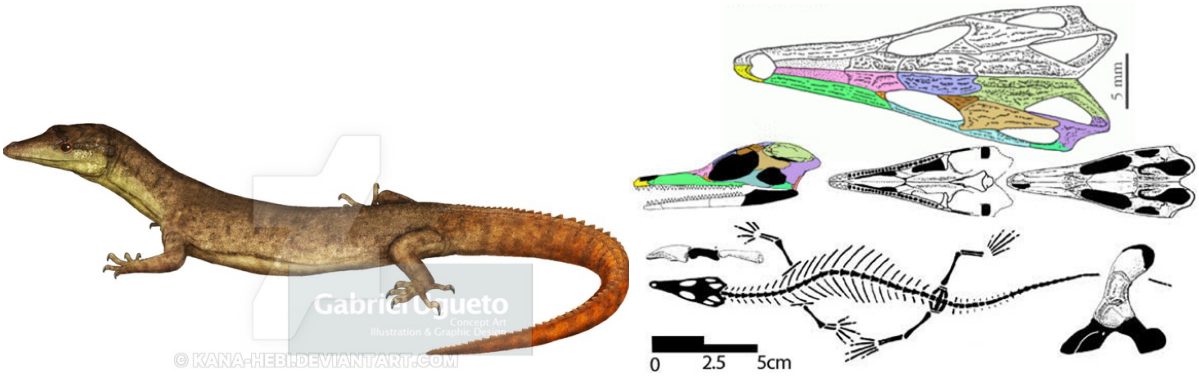
Le genre *Khurendukhosaurus* est un autre choristodère peut-être basal. Datant du Crétacé inférieur (- 96 à - 66 Ma) et découvert en Russie et en Mongolie, ce genre compte une espèce type, *K. orlovi* nommée par Russell et Efimov en 1984 ; et une espèce incertaine, *K. bajkalensis* nommée par Efimov en 1986. Le genre fait peut-être partie de la famille primitive des Hyphalosauridés ou est encore plus basale. Il est actuellement classé or de cette famille. Les principales caractéristiques du genre sont une queue aux épines neurales hypertrophiées et de petites cavités dans les mâchoires. *Khurendukhosaurus* était un reptile amphibie d'1 m de long utilisant probablement sa large queue pour nager et ses cavités maxillaires pour détecté des proies comme des poissons ou des petits reptiles qu'il capturait avec ses dents pointues. Il n'est pas exclu qu'il était occasionnellement insectivore. Le genre *Irénosaurus* qui ne contient qu'une seule espèce, *I. elogni* nommée par Efimov en 1988, est proche de *Khurendukhosaurus*. Découvert en Russie et daté de la même époque que ce dernier, *Irénosaurus* est connu per des restes fragmentaires post crâniens. Il ressemblait peut-être à son genre frère. *Irénosaurus* mesurait entre 1 et 1,5 m et était sans doute lui aussi amphibie, ses restes étant trouvés dans les dépôts fossiles d'un ancien lac.

Restes de *khurendukosaurus* : v = vertèbre, c = clavicule, côˆ = côte, e = épine neurale.

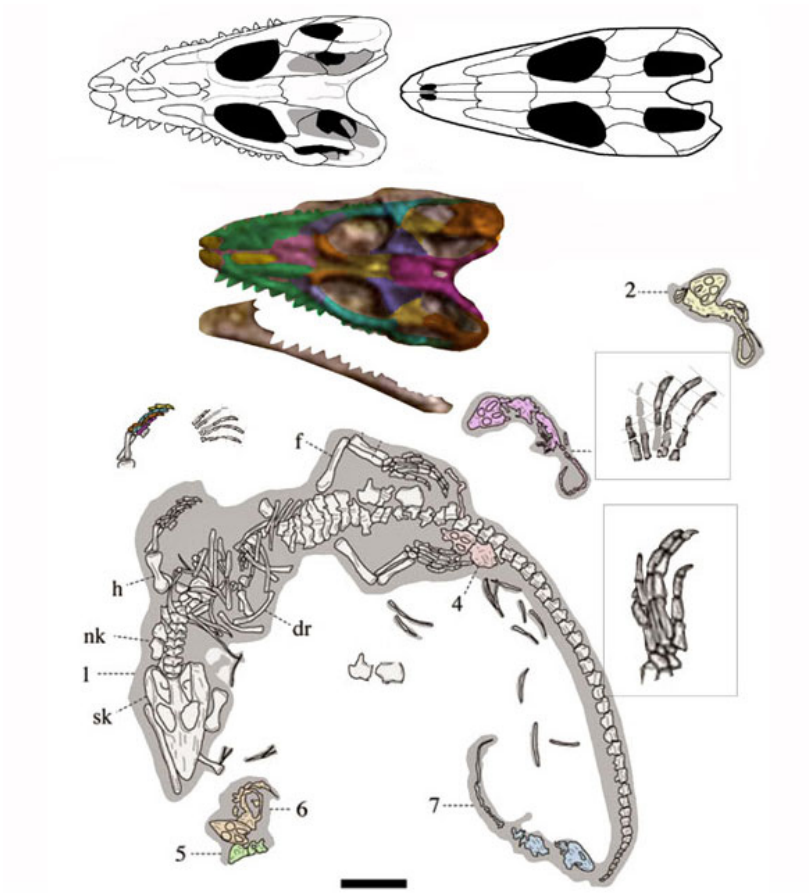
Case en haut à droite : v cervicale ; v puis côˆ sarcales ; côˆ puis v puis e dorsales ; gastrula et v + e caudales.



Cteniogenys est un genre basal de choristodère à la phylogénie encore mal comprise découvert dans l'Europe occidentale du jurassique moyen et supérieur (- 180 à - 135 Ma), dans les USA (Morisson formation) du Jurassique supérieur (- 154 à - 135 Ma) et dans le Canada (Alberta) du Crétacé inférieur (- 135 à - 96 Ma). La seule espèce, *C. antiquus*, a été nommée par Gilmore en 1928. Mais, vu la plage temporelle des spécimens, il est très probable qu'il existe d'autres espèces, voire que certaines décrivent d'autres genres. Malheureusement, les restes de *Cteniogenys* sont souvent très fragmentaires, trop pour nommer de nouvelles divisions. Il s'agit d'un petit reptile (50 cm pour moins de 500 g) amphibie à la morphologie de lézard. Les mâchoires sont longues et garnies de petites dents coniques. *Cteniogenys* était insectivore et piscivore selon l'abondance et l'accessibilité de chacune des ces ressources. Le genre *Pachystropheus* serait apparenté à *Cteniogenys*. L'espèce *P. rhaeticus*, seule membre du genre, a été découverte en Angleterre dans des roches datées du Jurassique tardif (- 210 à - 200 Ma) et a été nommée par von Huene en 1935. Il s'agit d'un petit animal amphibie avec peu d'adaptations ayant probablement conservé son apparence de lézard. Ces restes fragmentaires sont sujets à débats mais si il s'agit bien d'un choristodère, sa place pourrait être celle d'un « chaînon manquant ». En effet, *Pachystropheus* est étroitement lié avec des choristodères plus dérivés à la morphologie plus adaptée à une vie aquatique. Il s'agit des Monjurosuchidés, des Hyphalosauridés et des néochoristodères. Ce genre serait une transition entre les choristodères basaux et ces membres plus évolués.



^Représentation et ossements de *cteniogenys antiquus*.



^ Spécimen fossile de *philydrosaurus proseilus* avec des petits autour de lui sans restes de coquille confirmant peut-être la viviparité des choristodères ou traduisant une sorte d'instinct maternel chez ces animaux (ou bien il s'agit de pur hasard).

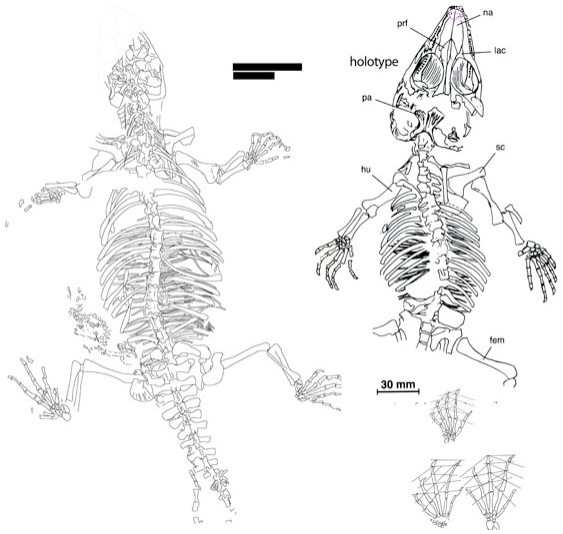
Dans la famille des Monjurosuchidés composé de deux genres, le genre le plus basale est *philydrosaurus*. Ce dernier semble lié à *cteniogenys* et *Lazarussuchus* mais l'ampleur de ces liens est encore sujette à débats. *Philydrosaurus proseilus*, seule espèce du genre, à été découvert en Chine dans des roches datant du Crétacé inférieur (- 135 à - 96 Ma) et a été nommé par Gao et Fox en 2005. Des arrêtes distinctes recouvrent les os pré frontale et post frontale le distinguant des autres choristodères tendis que les fenêtres temporales basses sont fermées. Les orbites sont grandes et espacées comme chez *Lazarussuchus* et *Munjurosuchus*. Ce pendant, celles ci sont plus espacées et font faces latéralement que sur le dos chez *Munjurosuchus* et les néochoristodères prouvant a place basale au sein du groupe les yeux placés latéralement étant un caractère primitif chez les choristodères.

Philydrosaurus se caractérise aussi par des vertèbres cervicales qui ne diminuent pas vers la tête lui conférant un cou robuste, type de cou (mais pas de vertèbre) qui se retrouve chez *Munjurosuchus*. Enfin, les dents sont triangulaires peut-être coniques dotant probablement se petit reptile amphibie (moins d'un mètre dont 10 cm de crâne) d'un régime essentiellement insectivore.

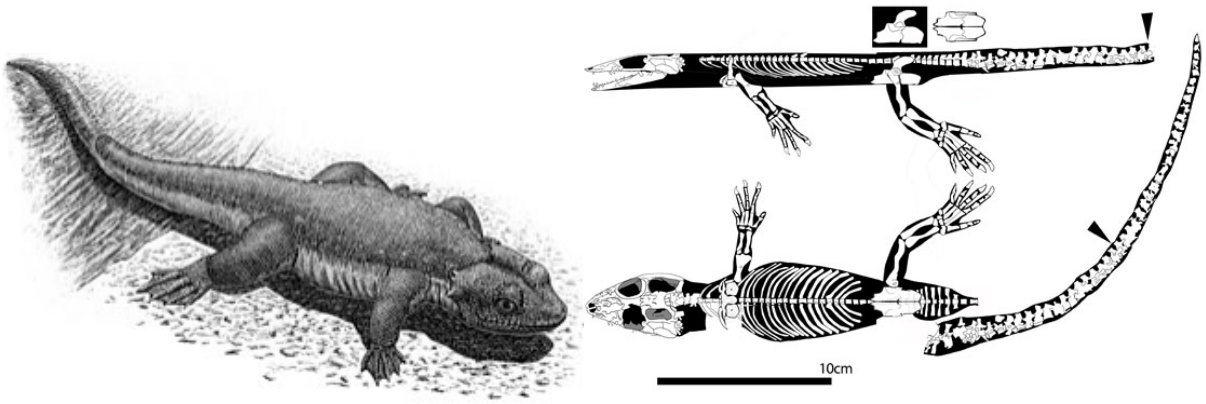
Le second genre de la famille, *Munjurosuchus*, est aussi du Crétacé inférieur mais légèrement plus jeune et plus dérivé que *philydrosaurus*. La seule espèce du genre, *M. splendens*, a été découvert en Chine et au Japon et nommée par Endo en 1940. Néanmoins les restes Japonais constituent une nouvelle espèce pas encore décrite.

Munjurosuchus était un petit reptile aquatique de 40 à 50 cm de long (dont 5 à 6 cm de crâne) pourvut d'un crâne arrondi aux zones temporales proéminentes s'étendant depuis l'arrière de celui ci avec des orbites grandes disposées dorsalement. L'absence de fenêtres temporales basses ainsi que la présence d'un os squamosale aux bords constellés de petites pointes à l'arrière du crâne caractérise l'espèce. Le cou est court avec 8 vertèbres contre 9 chez les autres choristodères. Les membres sont courts et robustes et les pieds sont entièrement palmés sauf les griffes terminales courtes et les anches sont larges. Des spécimens chinois ont conservés des tissus mous qui nous permettent d'étudier les écailles de *Munjurosuchus*. Celles ci sont petites (à part deux rangées dorsales) sur le corps, encore plus fines sur le ventre. Ainsi, sa peau était douce, caractère propice à un mode de vie aquatique que l'on retrouve chez l'actuel lézard chinois. Les mâchoires sont garnies de petites dents acérées et le palais est recouvert de piles dentaires rapprochées. Des restes de cuticules retrouvées dans l'estomac laisse pensé un régime alimentaire surtout composé d'invertébrés dont des insectes. Les gastralia beaucoup plus minces que les côtes et présentent ventralement pourrait facilité la locomotion. La queue longue et fine ne présente pas d'adaptation au milieu de vie aquatique. *Munjurosuchus* était donc l'un des choristodères à morphologie proche des lézards les plus spécialisés dans le mode de vie aquatique.



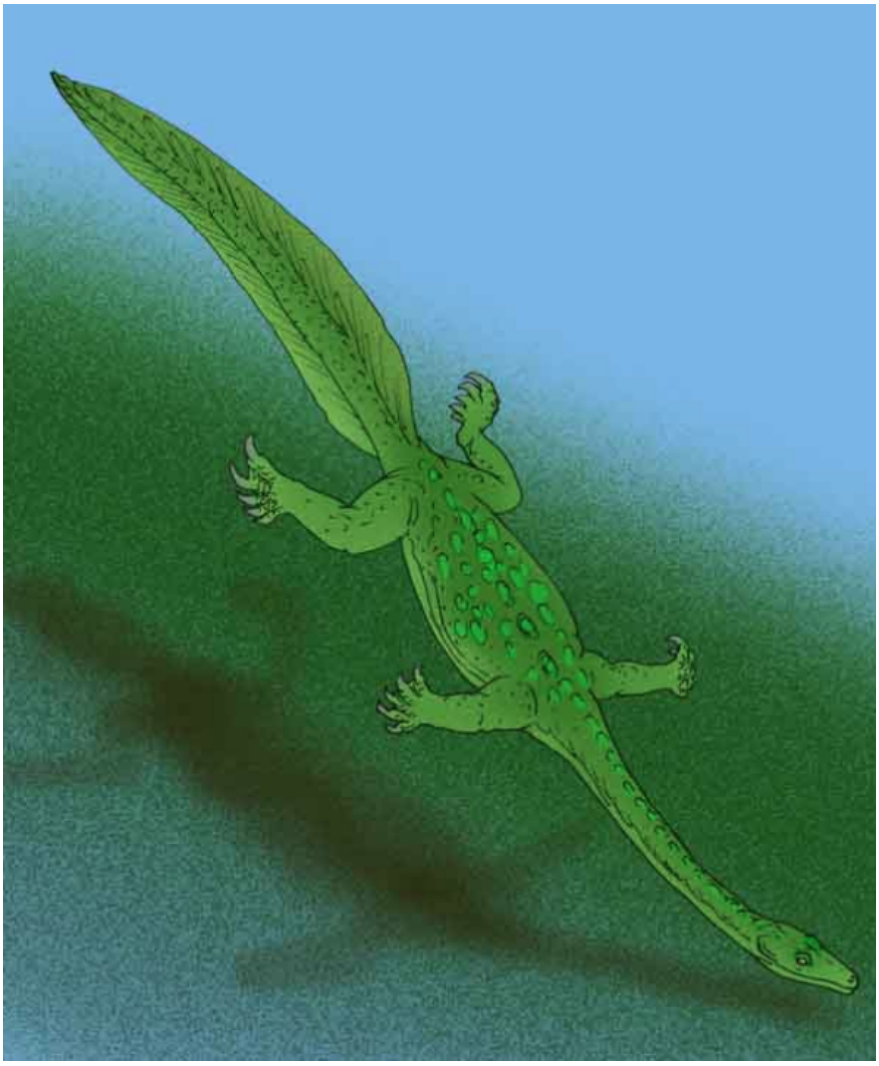


^Différents fossiles de *Munjurosuchus*.



^ Représentation d'un *Munjurosuchus* (à gauche) et dessin du squelette de *Munjurosuchus*.

Les Hyphalosauridés étaient quant à eux les plus spécialisés dans ce domaine durant le Crétacé inférieure en Asie. Les deux genres qui composent la famille sont pourvus d'un long cou mince terminé par une petite tête et d'une longue queue large prolongée en haut et en bas par une crête en peau formant une nageoire utile pour la locomotion aquatique. Comme *Munjurosuchus*, ils possédaient des gastralia ventrales mais celles-ci horizontales et longues formaient un ventre plat et une coupe du corps en demi-cercle. La direction évolutive prise par cette famille la distingue nettement des néochoristodères surtout au niveau de la morphologie du cou et de la tête.



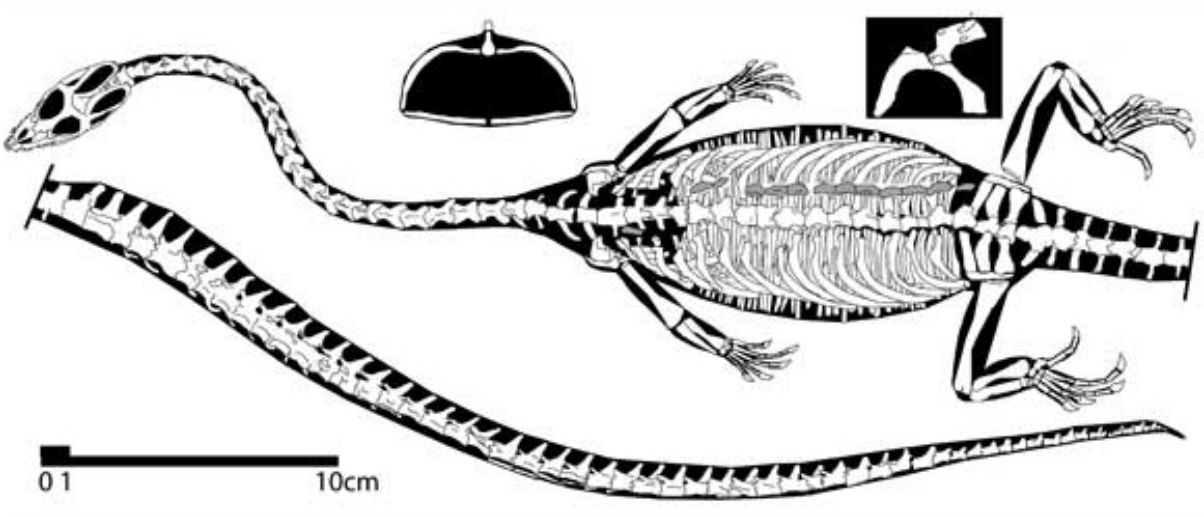
^Représentation de *Shokawa* avec des scutelles dorsales et une nageoire faite d'une crête de peau.

Shokawa ikoi, seule espèce de son genre, est le membre le moins bien connu de la famille. Découvert au Japon et nommé par Evans et Manabe en 1998, il faisait entre 60 cm et 1 m 80 de long, était pourvu de longues dents fines et datait du Crétacé inférieur (- 130 à - 96 Ma). Sa morphologie était très proche de celle du genre le plus connu de la famille : *hyphalosaurus* daté du Crétacé supérieur plus précisément entre - 123 et - 122 Ma. Ce dernier était plus petit (80 cm de long) et sa queue était plus longue (55 vertèbres). *Hyphalosaurus* présente de nombreuses adaptations au mode de vie aquatique en plus de celles citées plus haut. Ses pattes courtes et sa tête plate en sont les conséquences, ainsi que ses pieds (et sûrement ses mains) palmées (terminés par des griffes pointues) et son torse rigide laissant pensé une nage basée sur la propulsion caudale tendis que sa poitrine en forme tonneaux constituée d'épaisses côtes lourdes aurait pu lui permettre de rester immergé (tous ses étaient caractères sans doute partagées avec *Shokawa*).

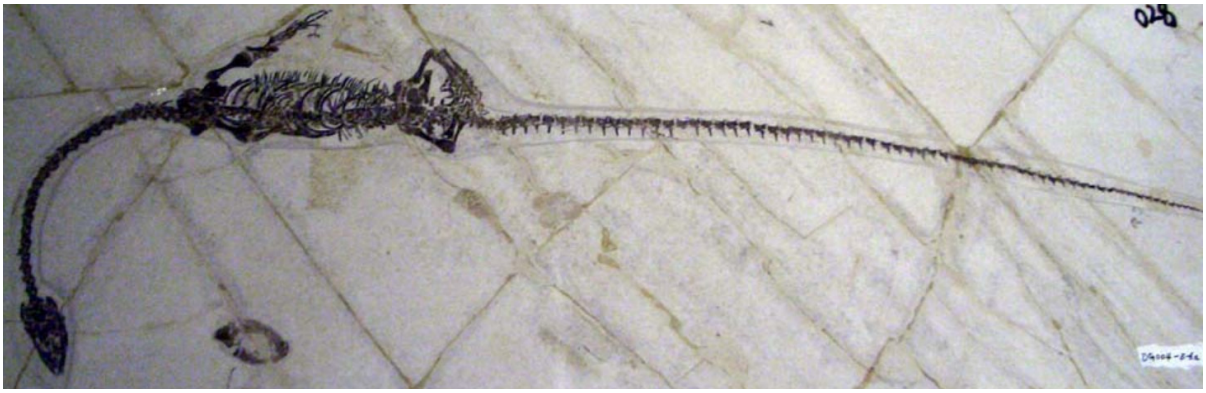


^Comparaison de taille entre un homme et un *hyphalosaurus* (à gauche) et représentation de *Hyphalosaurus. lingyuanensis*.

Deux espèces d'*Hyphalosaurus* toutes trouvées en Chine ont été nommées : *H. lingyuanensis* nommé par Gao et son équipe en 1999 comportant 19 vertèbres cervicales, et *H. baitaigouensis* nommé par Ji et son équipe en 2004 avec un cou plus long (25 vertèbres). L'*hyphalosaurus* était couvert principalement par de petites écailles polygonales irrégulières, bien que celles-ci variaient à travers le corps. Les écailles des pattes arrière étaient plus petites, plus fines et plus irrégulières que celles du torse, tandis que les écailles de la queue étaient presque carrées et disposées en rangées plus régulières. En plus des petites écailles, deux rangées de grandes écailles rondes avec des carènes peu profondes longeaient les côtés des animaux. Une rangée courait directement le long du flanc, l'autre légèrement plus haut ou plus bas et composée de scutelles seulement 1/4 de la taille de celles des flancs. La rangée des plus grandes scutelles des flancs se prolongeait jusqu'à la base de la queue et restait de taille uniforme sur toute la rangée.



^ Schémas de l'ossature d'*Hyphalosaurus lingyuanensis*.



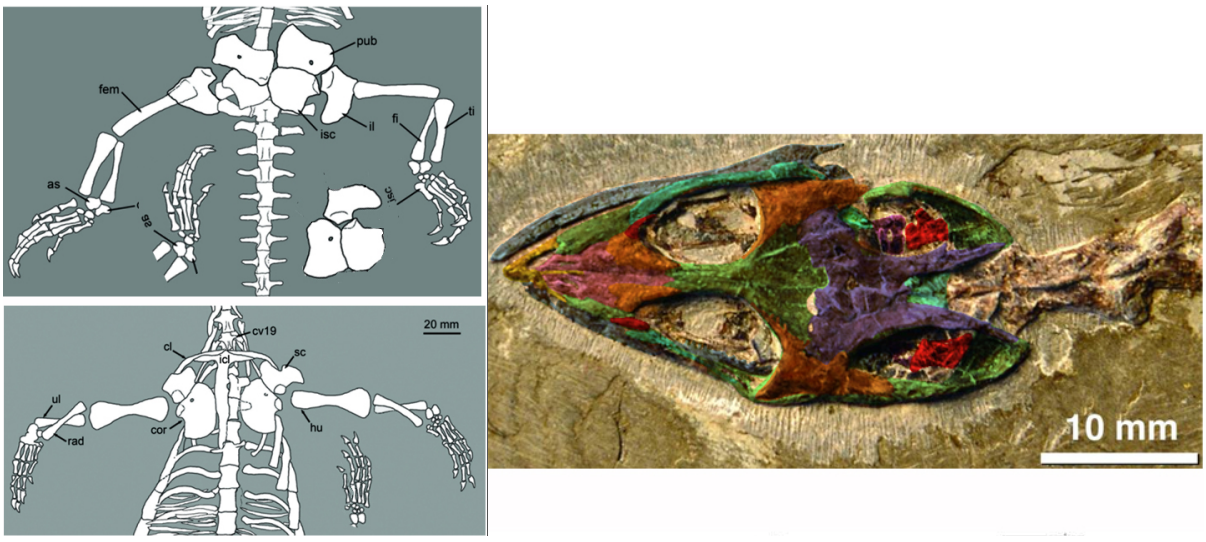
^ Fossile de *H. baitaigouensis*

La découverte de nombreux fossiles plaident pour un mode de reproduction ovivipare, les œufs à coquille semi molle (comme ceux des lézards mais avec une fine couche minéralisée plus dure) retrouvés ors du corps d'un spécimen serait imputable à des causes post mortelles. Le fossile exceptionnel d'un spécimen avec des petits développés dans le corps à été découvert ; l'un d'eux dans une position tête première a sans doute crée des complications sûrement responsable de la mort de la mère. D'autres fossiles de mères avec des œufs dans le corps ont été retrouvés. Un cas de petit à deux têtes a été recensé.



^Fossiles d'œufs et d'embryons d'*hyphalosaurus* (à gauche), spécimen unique d'embryon à deux têtes.

Hyphalosaurus était très aquatique est, selon les données fossiles, vivait dans des lacs profonds où il chassait dans la pénombre, grâce à ses grands yeux rapprochés et leur disposition dorso-latérale, des invertébrés et des poissons en les attrapant en frappe latérale à l'aide de son long cou flexible, de sa tête plate et de ses longues dents filiformes. Cette chasse active le différencie des autres choristodères moins dérivés qui eux pratiquaient sans doute une chasse à l'embuscade. Les Hyphalosauridés étaient frères des Munjurosuchidés comme en témoigne leurs fenêtres temporales basses fermées. D'autres faits troublant pourraient chamboulé la classification des choristodères basaux. En effet, il se pourrait que *khurendukosaurus* (et par extension *Irénosaurus*) fassent partie des hyphalosauridés et les mains et pieds d'*hyphalosaurus* ressemble à ceux de *Lazarussuchus*.

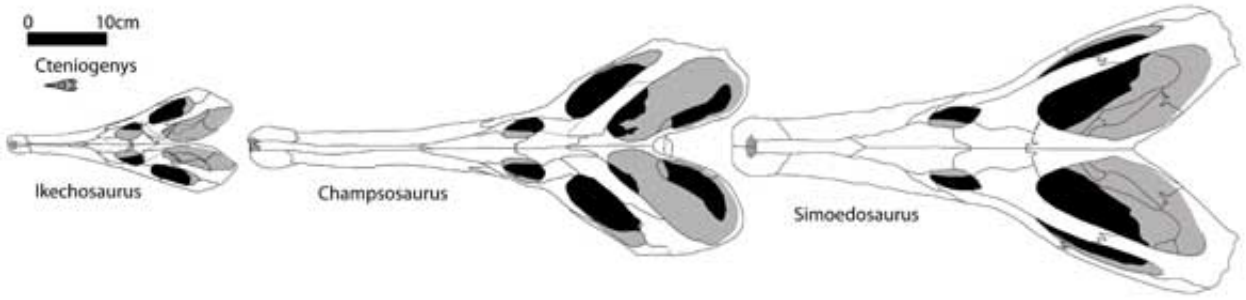


^Membres (à gauche) et crâne (coloré artificiellement) d'Hyphalosaurus lingyuanensis^

Les néochoristodères sont un sous-ordre de choristodères aquatiques caractérisés principalement par un long museau appelé rostre. Ils étaient présent dans tout l'hémisphère nord (et peut-être en Australie) du Crétacé inférieur à l'éocène (- 130 à - 40 Ma) en zones lacustres, fluviales et côtières. On pense qu'ils étaient semi-aquatiques comme les crocodiles modernes. Ils possédaient une queue musclée et des membres aplatis latéralement semblables à des pagaies ; leur torse est aplati avec des côtes courtes mais massives et leurs gastralia sont fortement ossifiées, facilitant la sortie de l'eau. Alors qu'ils ont les narines à la fin du museau comme chez les crocodiles, celles-ci sont orientées vers la pointe plutôt que sur le dessus ; leurs orbites sont orientées vers l'avant de la même manière, ce qui implique que ces animaux pouvaient rester immergé longtemps utilisant probablement leur museau à la manière d'un tuba en levant la tête pour respirer.

Comme chez la plupart des choristodères, la peau ne possède pas de scutelles, mais de petites écailles qui ne se chevauchent pas. Comme on pense que la plupart des choristodères ont été ovovivipares ou vivipares, il est probable qu'au moins certains neochoristodères l'étaient aussi. La plupart des neochoristodères ont des fenêtres temporales exceptionnellement grandes, suggérant de puissantes forces de morsure. Malgré une morsure moins puissante que l'actuel gavial, on pense que la plupart d'entre eux ont eu un régime similaire à celui de ce crocodile moderne aux mâchoires longues et élancées principalement piscivore, bien que *simoedosaurus* ait un museau plus robuste et plus court et aurait pu se nourrir de proies plus grandes. Par rapport aux autres choristodères qui ont des dents assez simples, les néochoristodères ont des dents complètement enveloppées d'émail strié avec un repli émaillé à la base, comprimé et accroché, à l'exception d'*Ikechosaurus* qui a encore des dents simples. Il existe une différenciation des dents, les dents antérieures étant plus grandes que les dents postérieures. Comme avec la plupart des choristodères, les néochoristodères ont des dents palatines, indiquant une manipulation de la nourriture dans la bouche.

Outre les fossiles possibles du Timor, la quasi-totalité des restes de néochoristodères se trouvent à de hautes latitudes, ce qui suggère une préférence pour les climats plus froids. Les neochoristodères apparaissent d'abord dans le Crétacé inférieur en Asie, où ils coexistaient avec d'autres groupes de choristodères tels que les monjurosuchidés et les hyphalosauridés. Ici, une absence régionale de crocodiliens aquatiques, probablement due à des températures plus froides, semble avoir ouvert la niche écologique pour que ces choristodères qui occupent une niche écologique similaire. Outre un spécimen possible de la formation Cedar Mountain, il existe un grand écart entre ces faunes du Crétacé inférieur et celles du Crétacé supérieur. Il n'y a pas de fossiles de néochoristodères dans le Crétacé supérieur d'Asie, mais la distribution subséquente de *Simoedosaurus* au Paléocène et à l'éocène implique qu'il y avait des taxons asiatiques à cette époque, les Simoedosauridae étant principalement asiatiques et les *Simoedosaurus* largement propagés après l'extinction de la limite K/Pg (fin du crétacé, - 66 Ma). Les choristodères réapparaissent dans les archives fossiles du campanien en Amérique du Nord et en Europe (et peut-être au Timor) sous le genre *Champsosaurus*. Ce genre survit à l'événement K/Pg indemne et se diversifie au lendemain, étant rejoint peu après par *Simoedosaurus*. Les deux taxons restent à de hautes latitudes en Amérique du Nord et en Europe jusqu'à l'Éocène, où ils disparaissent probablement à cause de changement climatique notamment le maximum thermique éocène – miocène (hausse des températures à la fin de l'éocène). La concurrence des crocodiliens ne semble pas être impliquée dans l'extinction des néochoristodères. Il semble y avoir une différence de tolérance des conditions de vies séparant les néochoristodères et les crocodiliens à long museau tels que les gavials, qui sont absents des sites d'eau douce de Laurasia bien après la disparition des néochoristodères. La concurrence entre les deux groupes est par conséquent inexistante. En fin de compte, le *champsosaurus* et le *simoedosaurus* principalement piscivores ont coexisté avec une variété d'espèces à large museau telles que les alligatoridés et les borealosuchus, espèces donc adaptées à une alimentation différente vue la morphologie large de leur museau.

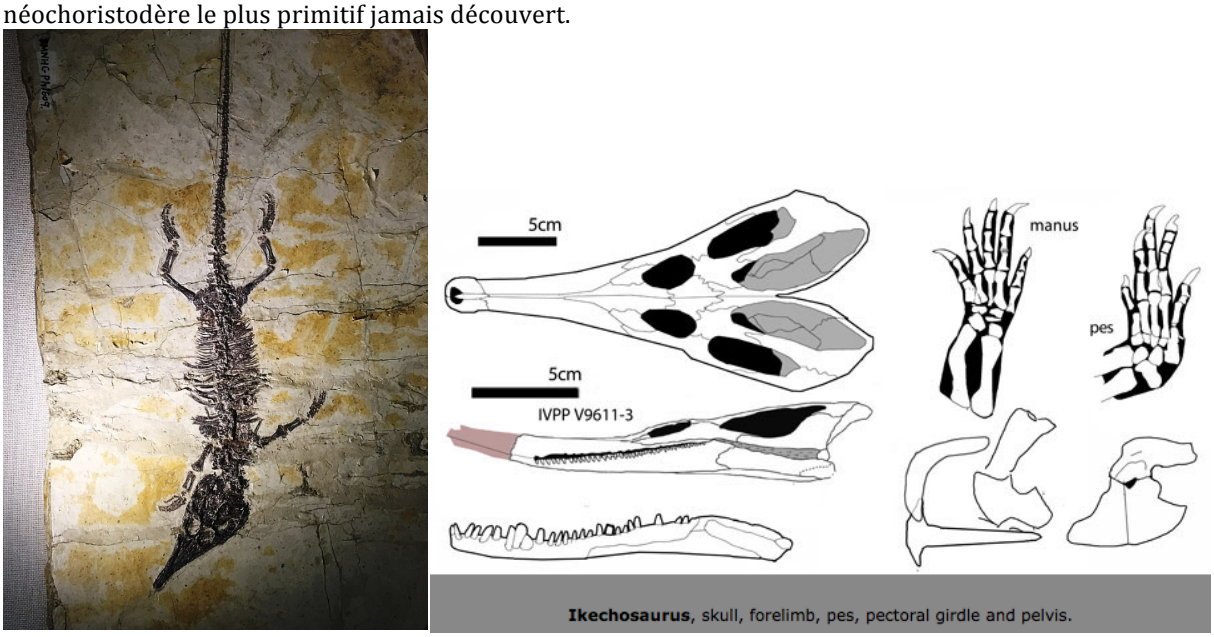


^ Crânes de trois néochoristodères et d'un choristodère primitif à l'échelle (noms indiqués).

Liaoxisaurus est un genre de la famille des simoedosauridés et ressemblait à un crocodile. Il est connu à partir d'un spécimen partiel trouvé dans les roches du crétacé inférieur, plus précisément de l'aptien (- 125 à - 113 Ma), en Chine. *Liaoxisaurus* a été nommé en 2005 par Gao Chunling et ses collègues. La seule

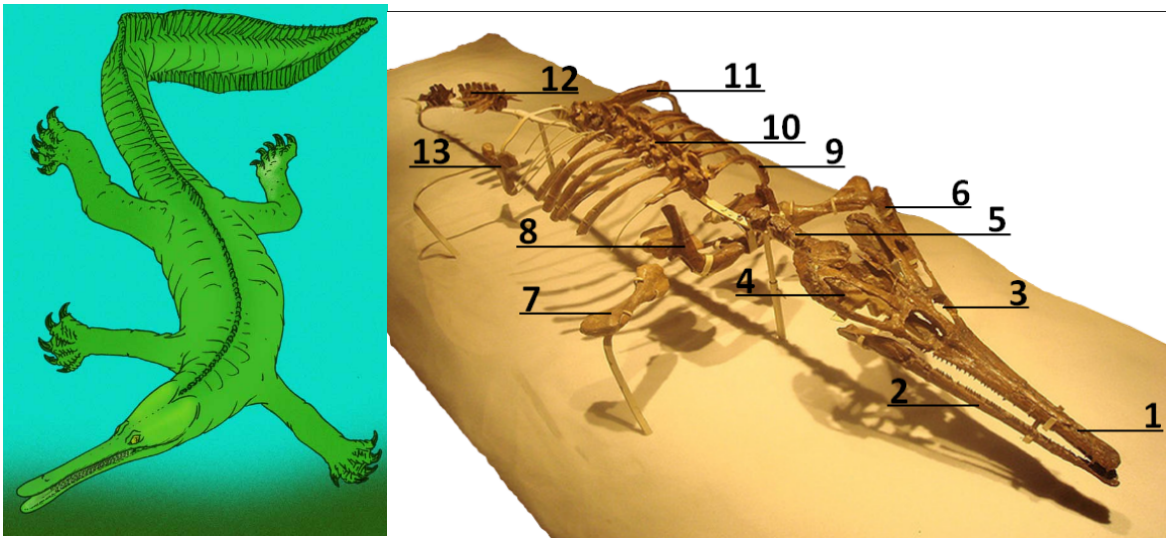
espèce du genre est *L. chaoyangensis*. Sa classification est encore mal connue du fait de la mauvaise qualité de conservation du fossile.

Comme citer plus haut, une des particularités d'*Ikechosaurus* sont ses dents. En effet, celles-ci sont d'une structure simple et sont non différenciées. De plus, les dents palatines d'I*kechosaurus* sont présentent sur l'os para sphénoïde, os renforçant l'arrière du crâne, caractère unique chez les choristodères. Les deux seules espèces du genre, *I. sunailinae* nommée par Denise Sigogneau-Russell en 1981 et *I. gaoi* (?), ont été découvertes en Chine et en Mongolie et dates du Crétacé (sans précision sur la datation). *Ikechosaurus* possède un rostre plus court que la plus part des néochoristodères. Proche de simoedosaurus au sein de la famille des simoedosauridés, ce petit reptile aquatique (75 cm de long dont 15 cm de crâne) menait une vie proche de celle de nos crocodiliens actuels et se nourrissait de poissons. Ce pourrait bien être le néochoristodère le plus primitif jamais découvert.

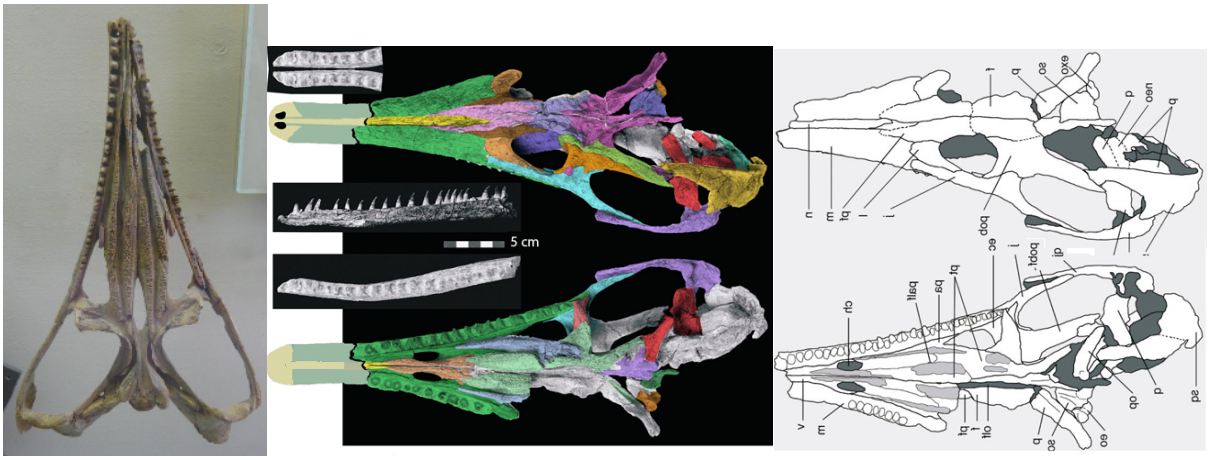


^Fossile et schémas des membres et du crâne d'Ikechosaurus^

Tchoiria est un autre genre de la famille des simoedosauridés. Lui aussi était aquatique et ressemblait à un crocodile. Des fossiles de ce genre ont été trouvés dans les roches du crétacé inférieur en Mongolie. L'espèce type est *T. namsari* a été décrite à partir d'un crâne et d'un squelette partiels découverts dans la formation de Hühteeg de l'aptien à Hüren Dukh, en Mongolie centrale. La seconde espèce, *T. klauseni*, a été nommée à partir d'un crâne et d'un squelette partiels trouvés dans des roches à peu près du même âge, plus à l'ouest en Mongolie. Mesurant autour d'1 m de long, se prédateur chassait des poissons à la manière des gavials actuels.

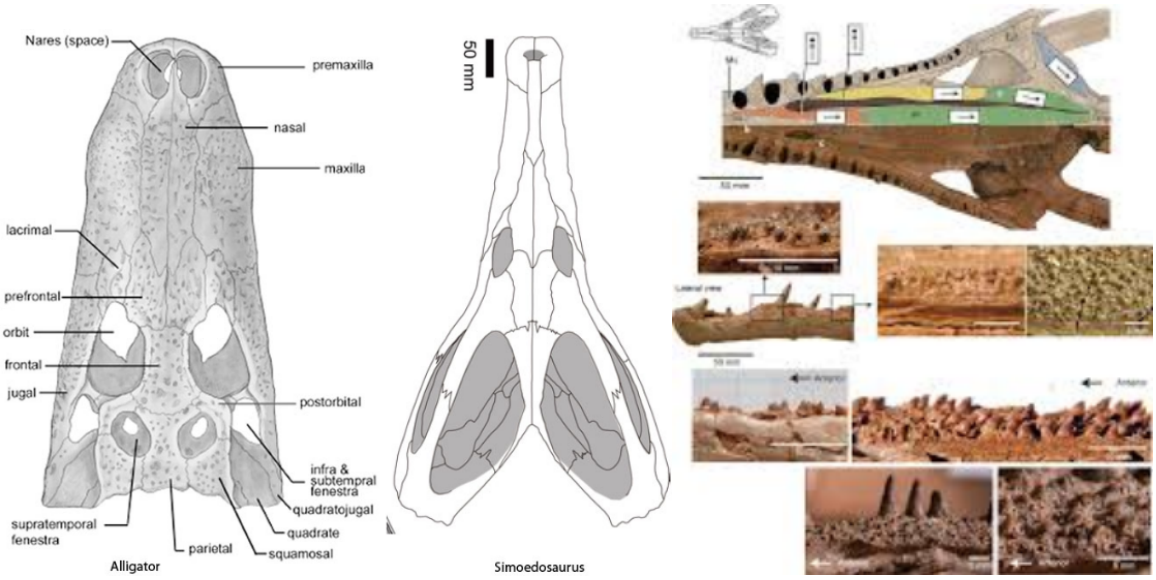


^Représentation et fossile de *Tchoiria namsari*.



^détailles du crâne de *tchoiria*.

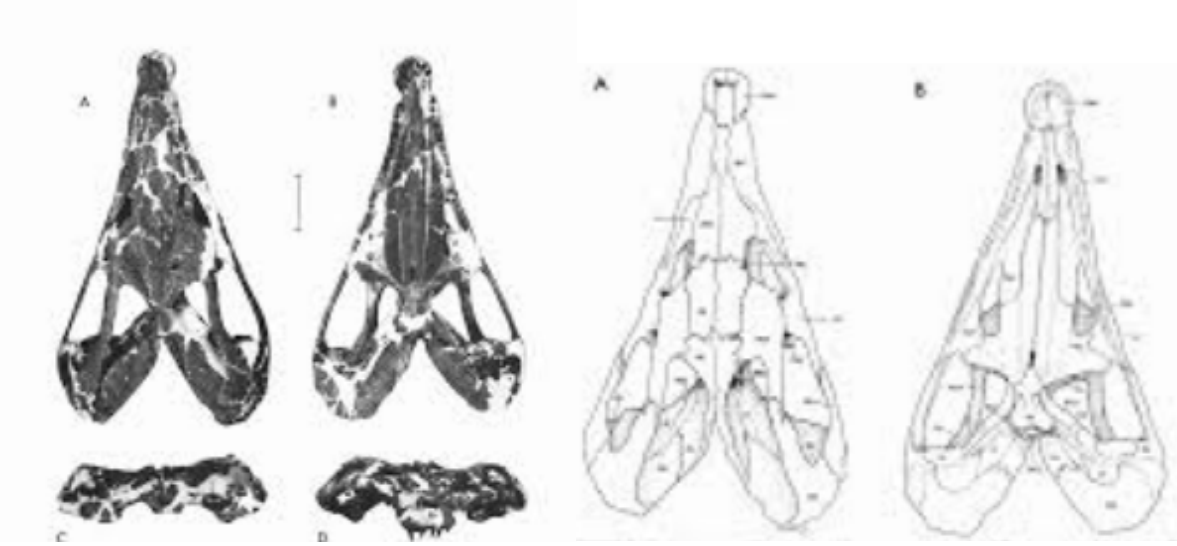
Le genre type de la famille des simoedosauridés est *simoedoseurus*. Découvert dans le Canada du début du paléocène, dans l'Amérique du nord et l'Europe du paléocène supérieur, et dans le Kazakhstan de l'éocène. Il peut donc représenter une espèce qui a immigré en Amérique du Nord à partir d'Asie à la suite de l'extinction massive du Crétacé-Tertiaire, bien que l'absence de choristoderes dans le Crétacé supérieur d'Asie en fasse simplement une spéculation paléogéographique.



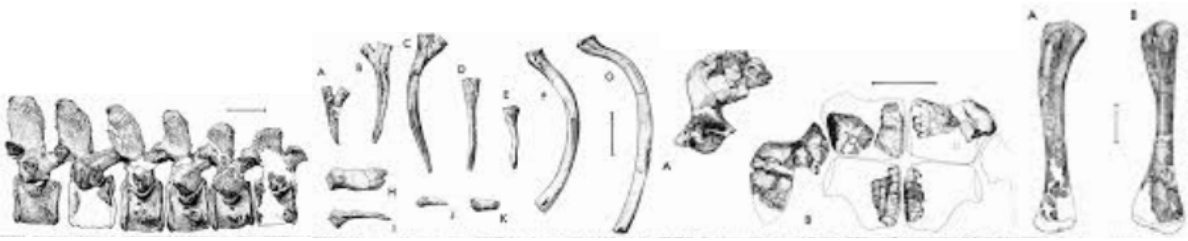
^Comparaison du crâne d'un alligator et de *simoedosaurus* ; dents palatales de celui ci.

Simoedosaurus possédait des mâchoires bien plus larges et robustes que les autres néochoristodères, y compris les genres étroitement liés à celui-ci. Les mâchoires ainsi plus puissantes de *simoedosaurus* lui permettait de s'attaquer à des proies plus grandes que ses cousins. Sa morphologie proche de celle des actuels gavials indique une vie aquatique à la manière de ces crocodiliens. L'espèce type est S. lemoinei et a été décrite par Gervais en 1877. La seconde espèce du genre, *S. dazotensis*, nommée par Erichson en 1987 était pourvu de mâchoires plus robustes que l'espèce type. Par conséquent, le premier se nourrissait sûrement de proies plus tendres (poissons, petits reptiles) que le second (mammifères de plusieurs mètres, grands oiseaux). *Simoedosaurus* mesurait entre 2 et 5 m de long pour un crâne d'une longueur allant jusqu'à 70 cm pour *S. lemoinei*.

D'après les données fossiles et systématiques, *simoedosaurus* était ovivipare, donnant naissance à des petits directement en milieu aquatique sans avoir besoins de sortir de l'eau où des prédateurs potentiels pourraient s'attaquer aux nouveaux nés. Même si *simeodosaurus* côtoyait des crocodiliformes tel *borealosauchus* ou des alligatoridés, la concurrence entre ces différentes espèces ne semble pas indiqué un facteur de déclin expliquant la disparition de *simoedosaurus*, le maximum thermique éocène/miocène semblant en être le facteur principale.

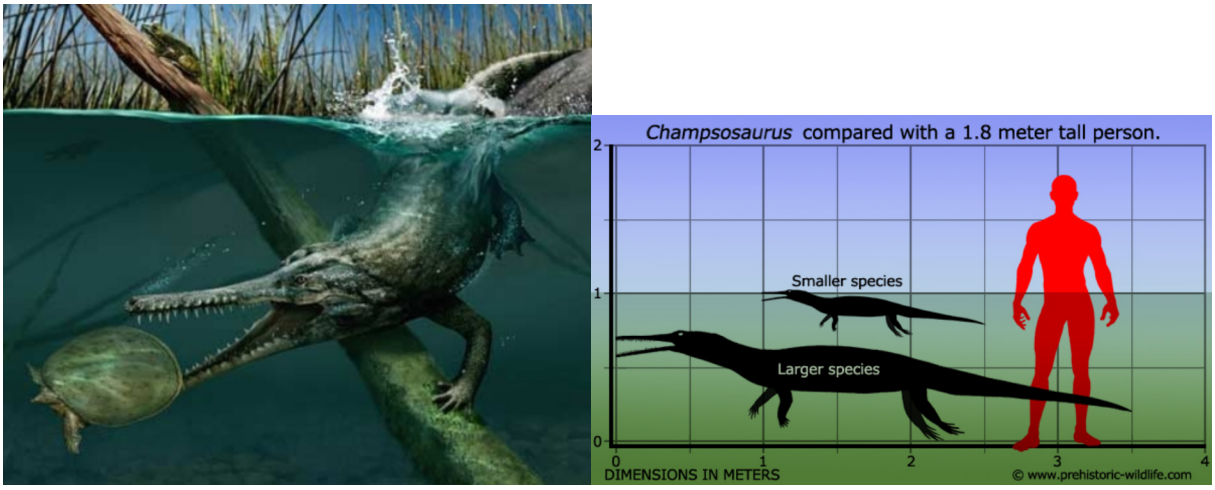


^Fossiles du crâne de *simoedosaurus*.



^Vertèbres, côtes, bassin et humérus fossiles de *simoedosaurus.*

La famille des champsosauridés comprend deux genres dont un très douteux. Il s'agit d'*éotomistoma*, un genre fragmentaire (le fossile comprenant principalement un morceaux de museau) qui pourrait être un crocodilien indéterminé. Là encore, la convergence évolutive rend l'attribution des fossile complexe. Le genre type de la famille est *champsosaurus* (« lézard/reptile crocodile »). Ce genre contient de nombreuses espèces (de 7 à 12 espèces selon les auteurs) qui étaient répandues en Amérique du nord, en Europe (France et Belgique) et peut-être au Timor (découverte de quelques dents) du crétacé supérieur à l'éocène moyen (de - 96 à - 37 Ma).

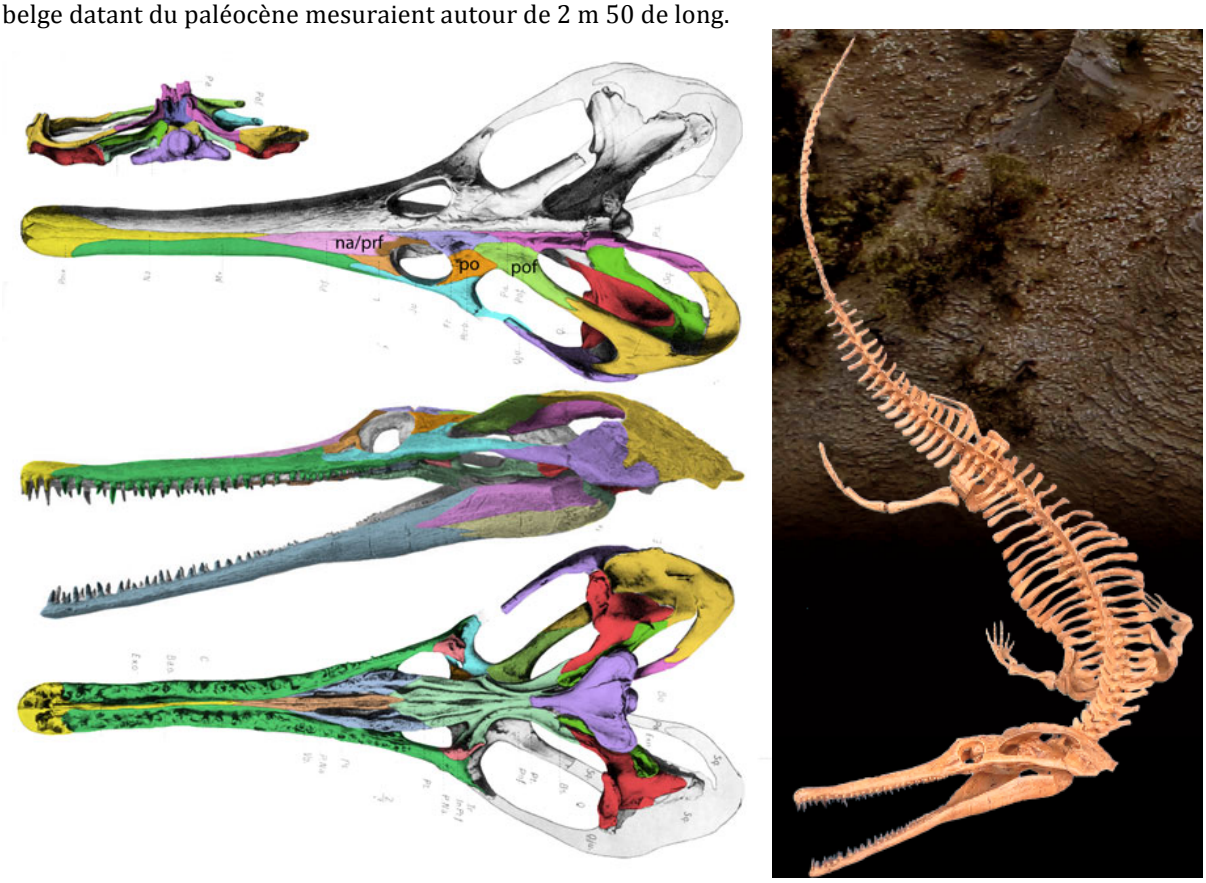


^Champsosaurus attaquant une tortue au crétacé (à gauche) ; comparaison de taille avec l'homme de l'espèce la plus grande (larger) et la plus petite (smaller).

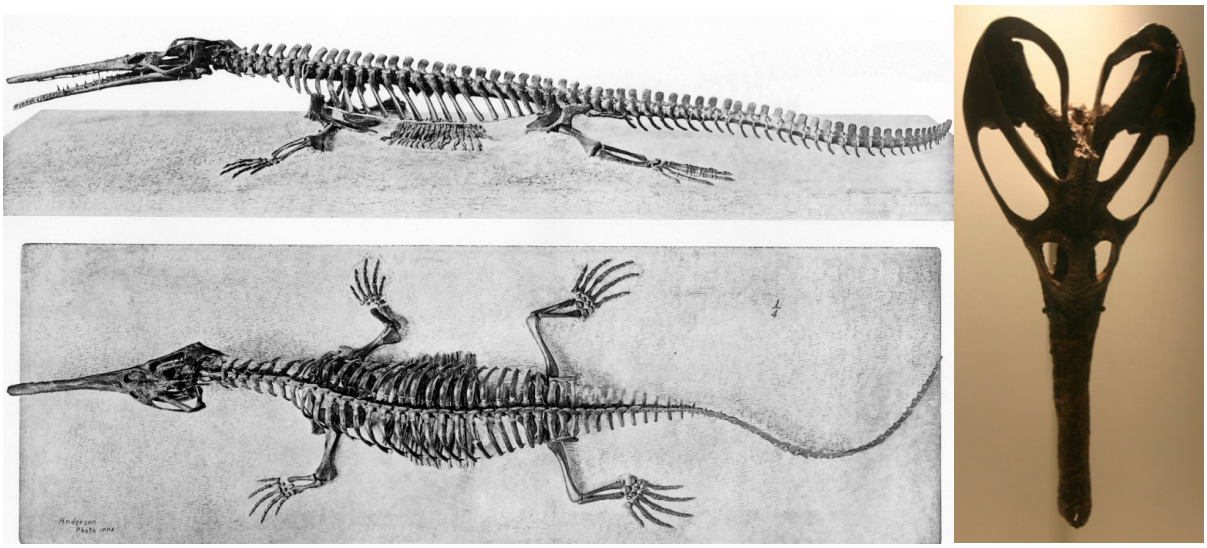
Champsosaurus était un grand reptile aquatique à la morphologie crocodilienne notamment proche de la morphologie des actuels gavials. Son crâne présente un rostre long et fin, et possède de gigantesques fenêtres temporales pouvant abrité des muscles hypertrophiés lui procurant une morsure d'une puissance évaluée à 1 194-1 910 N contre seulement 310-497 N chez le gavial moderne, force très faible par rapport

à l'actuel crocodile marin (22 000 N). La morphologie et l'ordre de grandeur de la force de *champsosaurus* prouvent le régime alimentaire piscivore proche de celui du gavial moderne, capturant des poissons à l'aide de son long museau et de ses petites dents pointues. Néanmoins, il n'est pas exclu qu'il puisse chasser de petits reptiles aquatiques comme des tortues et d'autres choristodères plus petits vu la puissance accrues de ses mâchoires. La nage du *champsosaurus* devait être semblable à celles des actuels crocodiles et iguanes marins : la queue élargie et le corps ondules et les membres courts sont plaqués contre ce dernier.

Le crâne aplati dorso-ventralement (adaptation à une vie aquatique) de *champsosaurus* présentait outre un long rostre, une zone élargie à sa base afin de loger les muscles masticateurs, rendant l'arrière du crâne en forme de cœur vu de dessus. Ses dents palatales lui permettaient une manipulation de la nourriture comme chez la majorité des choristodères. *Champsosaurus* mesurait à partir d'1 m 50 bien que la plus grande espèce, C. gigas, a pu atteindre les 3 m 50 de long. Les espèces européennes tel le douteux *C. dalloi* belge datant du paléocène mesuraient autour de 2 m 50 de long.



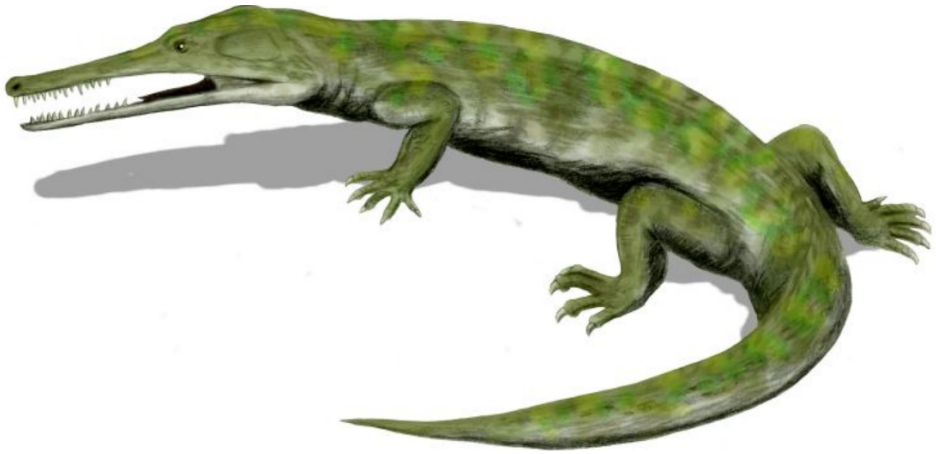
^Crâne de C. laramiensis vu en 3D et spécimen de C. laramiensis en position de nage.

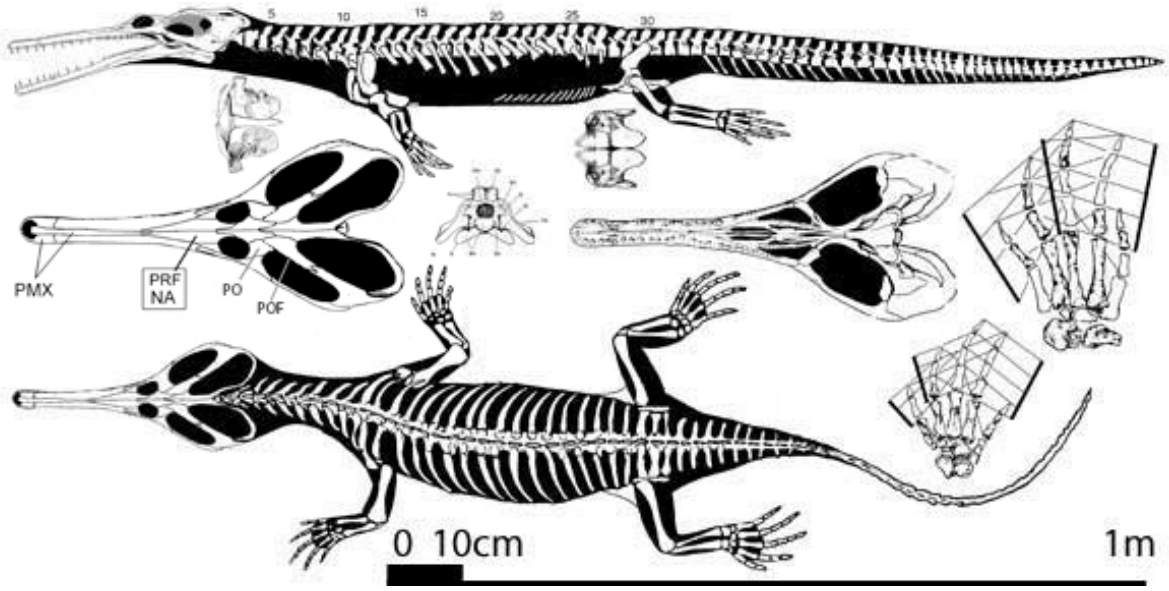


^Squelette (à gauche) et crâne de *C. laramiensis*, un *champsosaurus* d'1 m 50 des Etats-Unis.

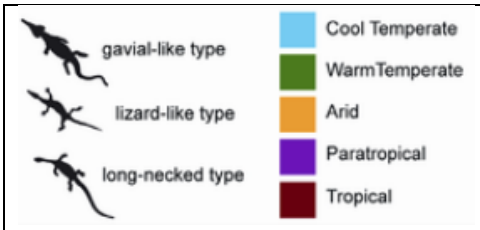
La cage thoracique relativement rigide et les gastralia qui permettent de réguler le volume des poumons et ainsi contrôler sa flottabilité, capacité peut-être partagée avec les autres néochoristodères. Les dents sont complexes avec la couronne faite d'émaille striée. Les dents postérieures sont plus fines et plus courtes que les antérieures. Les femelles adultes ont des membres et des bassins particulièrement ossifiés, ce qui implique qu'elles pourraient ramper sur la terre pour pondre, alors que les mâles adultes et les juvéniles ne le pouvaient pas. Dans leur habitat qu'était les rivières et estuaires d'Amérique et d'Europe, les chompsosaurus côtoyaient des poissons, des amphibiens (notamment des grenouilles), des oiseaux, des mammifères et des reptiles dont d'autres choristodères (ex : Lazarussuchus), des tortues d'eau douce et des crocodiliens. Comme pout la plus mart des néochoristodères, la concurrence engendrée par les crocodiliens ne semble pas les avoir spécialement affecté. La cause de l'extinction de la majorité des chorisrodères de l'éocène est un brusque changement climatiques (maximum thermique éocène-miocène) engendrant la destruction des habitats de ces animaux généralement présents en milieu « frais » comme semble l'indiquer les fossiles.

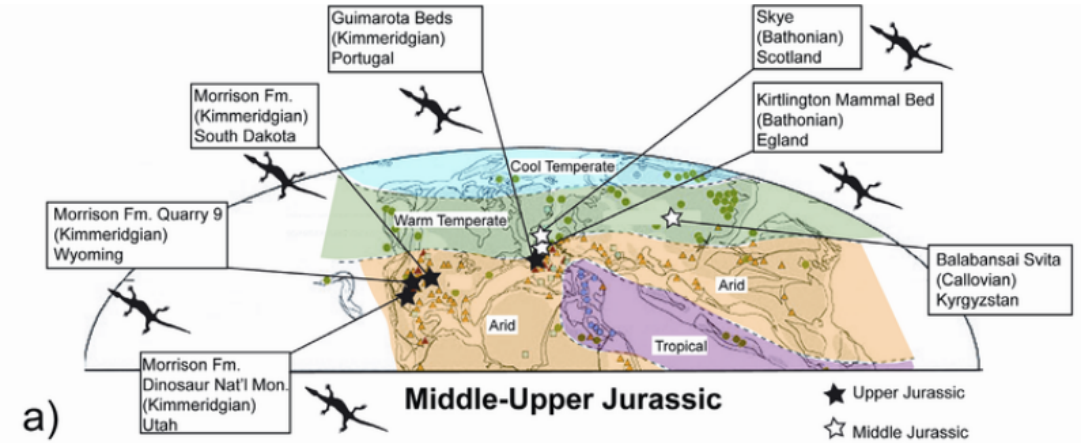
< Représentation d'un *C. natator*.



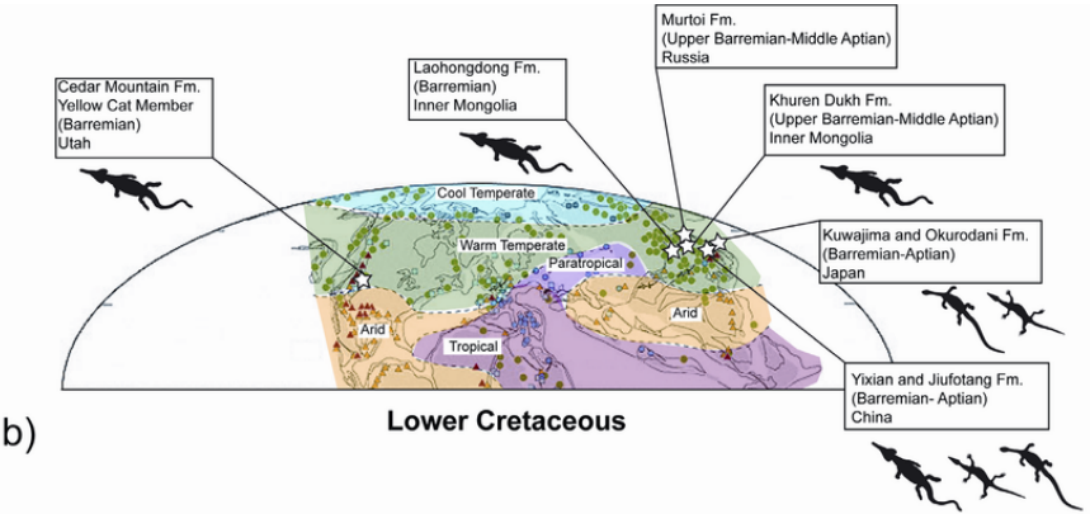


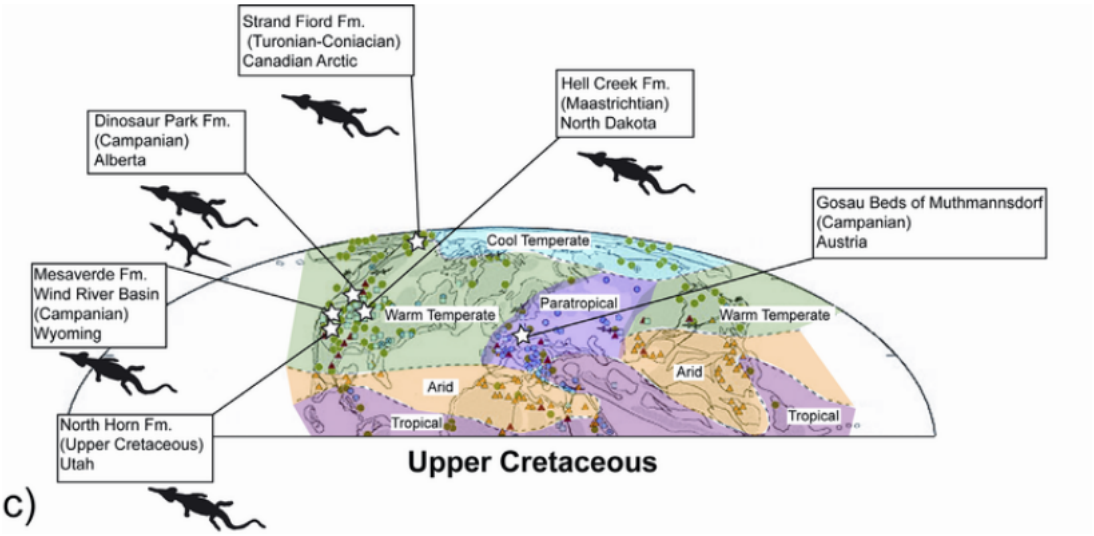
^ Représentation d'un squelette de *champsosaurus*.

	< Légende des cartes a, b et c de répartition des choristodères en fonction de l'époque. Elle présente les différents climats (de haut en bas : froid, tempéré, aride, paratropicale et tropicale) et le type de morphologie des choristodères présents (de haut en bas : morphologie de crocodile, de lézard ou à long cou). La localisation des sites de découverte des fossiles est notée sur les cartes.

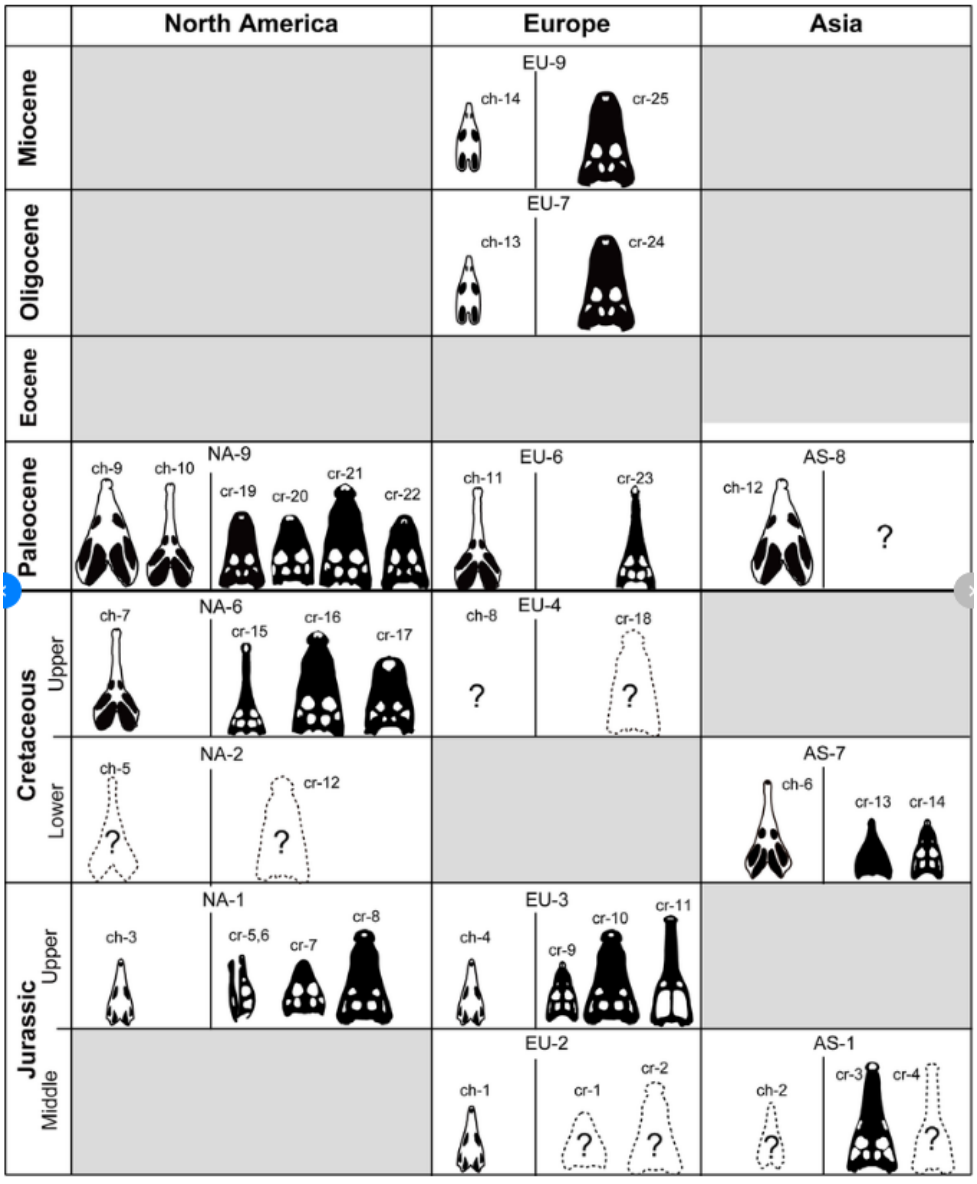


^ Carte de répartition mondiale des choristodères du jurassique moyen (ou milieu du jurassique: middle jurassic) et de la fin du jurassique (ou jurassique supérieure : upper jurassic). En dessous : carte de la première (lower) puis de la seconde (upper) moitié du crétacé.

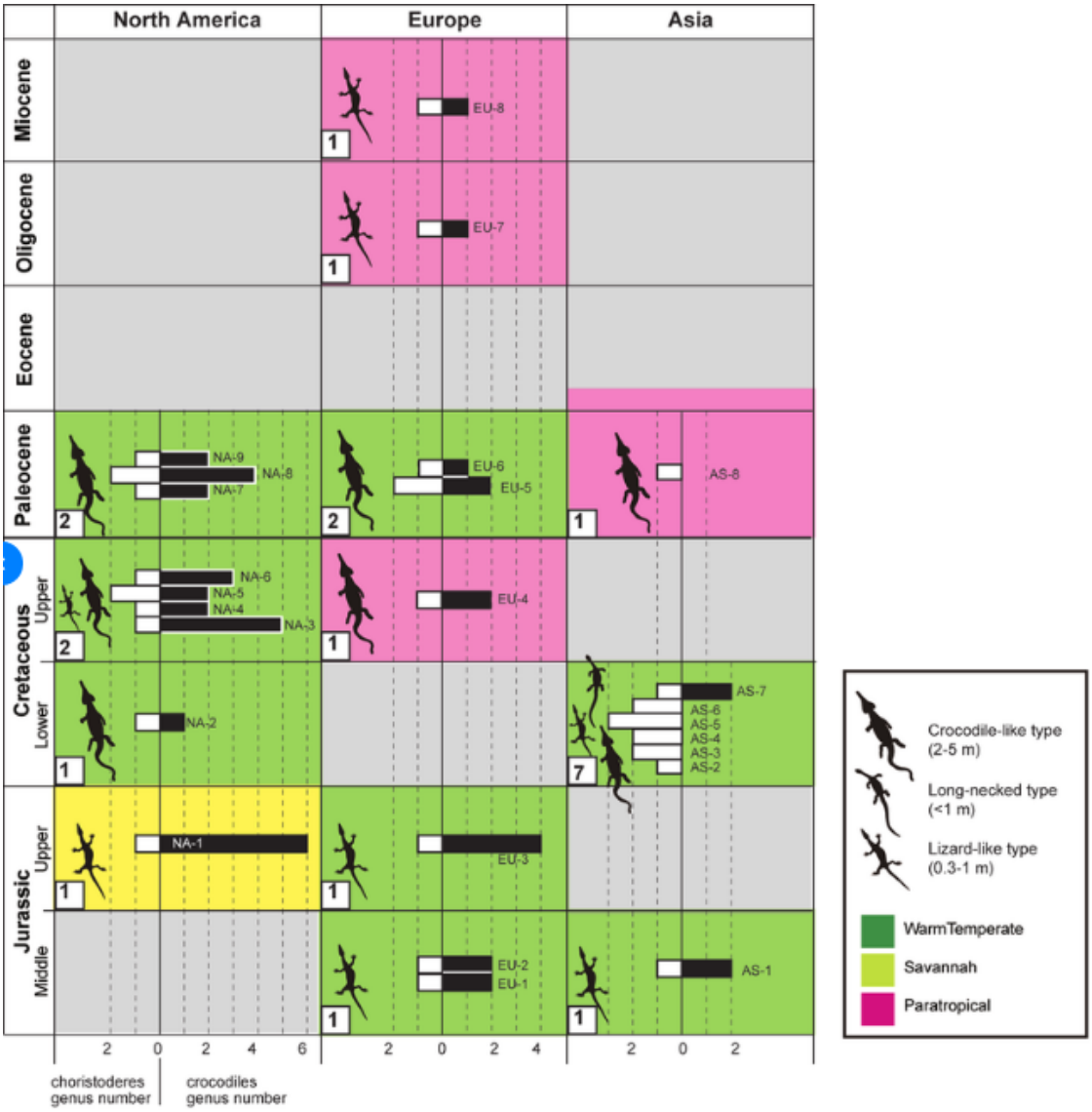




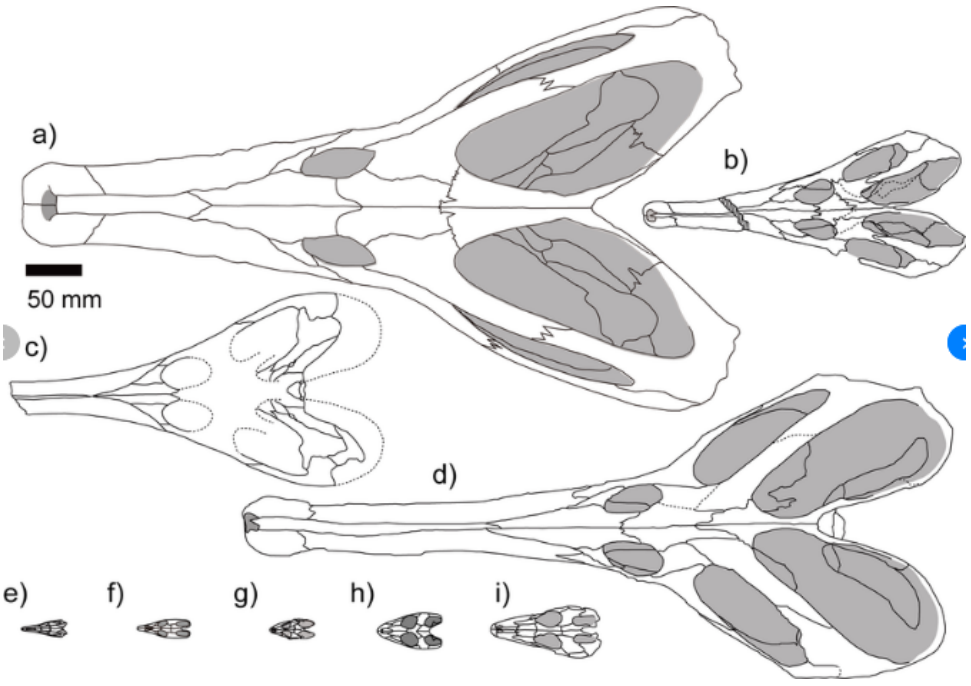
CONCLUSION : Le groupe des choristodères, ordre de reptiles diapsides parmi les plus basaux, est apparu dans le nord de la Pangée durant le Trias (*actiosaurus*) et vat un peu se diversifié durant le Jurassique (*cteniogenys*). Ces choristodères primitifs possèdent une morphologie de lézard et fréquentent probablement occasionnellement des milieux aquatiques. C'est durant le crétacé inférieur que le groupe vat entamer une grande diversification dans tout l'hémisphère nord donnant naissance à des formes toujours plus spécialisées en milieu aquatique en Asie (munjurosuchidés, hyphalosauridés). Avec le crétacé supérieur, le sous-ordre des néochoristodères à forme crocodilienne se diversifie et remplace les familles du crétacé inférieur. Ces reptiles gagnent en tailles et deviennent des super prédateur après la limite K/Pg à laquelle ils ont survécus (- 66 Ma). Les choristodères à forme crocodilienne prospèrent durant le paléogène jusqu'à une brusque extinction à la fin de l'éocène sûrement du aux changements climatiques (maximum thermique éocène-miocène). Cependant, des formes primitives à morphologie de lézard tapies dans l'ombre depuis le crétacé survivent mais finissent elles aussi par disparaître à la fin du miocène (*Lazarussuchus*).



^ Forme de crâne des choristodères (à gauche dans les cases : ch-x) et des espèces de crocodiliens (à droite dans les cases : cr-x) qu'ils côtoyaient en fonction du lieu (de gauche à droite ; Amérique du nord, Europe, Asie) et de l'époque (de bas en haut : jurassique moyen puis terminale, crétacé supérieur puis inférieur, paléocène, éocène, oligocène, miocène). Les crânes en pointillés traduisent des restes fragmentaires et les « ? » traduisent une affiliation incertaine des fossiles.

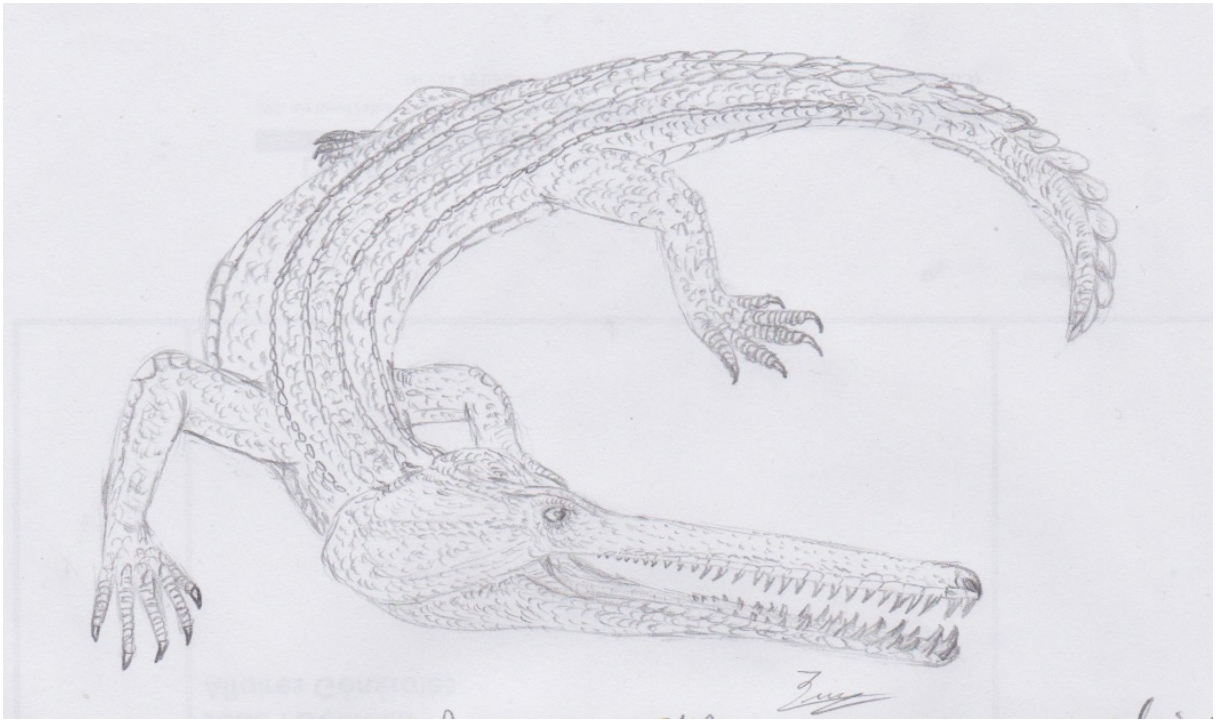


^ Proportion de genres de choristodères (à gauche dans les cases) et de genres de crocodiliens (à droite dans les cases) en fonction du lieu et de l'époque (voir carte page précédente). Le nombre total de genres de choristodères est indiqué dans le coin en bas à gauche des cases.



< Crânes des genres de choristodères les mieux connu à l'échelle.

a : *simoedosaurus*
b: *Ikechosaurus* ;
c : *Tchoiria*
d:*champsosaurus*
e : *cteniogenys*
f : *Lazarussuchus*
g : *hyphalosaurus*
h : *Munjurosuchus*
i : *philydrosaurus.*



^ Dessin de champsosaurus (par PETEX Jérémy).

Document commencé en juin 2018 et terminé en Février 2019 par PETEX Jérémy.

Sources :

- wikipédia
- reptileévolution.com
- researchGate
- fossilework
- prehistorique-wildlife.com
- devient art
- trieboldpleontology.com
- articles scientifiques diverses