

**L'ANATOMIE DE *LYROCEPHALISCUS EURI* (WIMAN),
TRÉMATOSAURE DU TRIAS INFÉRIEUR DU SPITSBERG :
ARRIÈRE-CRÂNE, SQUELETTE AXIAL ET CEINTURE SCAPULAIRE**

par

Jean-Michel MAZIN* et Philippe JANVIER*

SOMMAIRE

	page
Résumé, Abstract	14
Introduction	14
Matériel et méthode	14
Description	15
1. Mandibule	15
2. Crâne	15
3. Squelette axial	24
4. Ceinture scapulaire	27
Conclusions	29
Remerciements	30
Bibliographie	30
Légendes des planches	31

*E.R.A 963 du C.N.R.S. Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Paris VI, 4 place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05, France.

RÉSUMÉ

La préparation à l'acide formique d'un nodule provenant du Trias inférieur du Spitsberg et contenant un crâne ainsi que quelques éléments post-crâniens de *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN) permet de préciser et d'enrichir les descriptions antérieures de cette espèce. Elle a permis en outre de préciser la morphologie de la région occipitale, le trajet de la carotide interne et de ses collatérales, et d'infirmier la description d'un foramen stapédial chez les Trématosaures. La découverte de pleurocentres associés aux autres éléments vertébraux confirme la rhachitomie primitive des Trématosaures.

ABSTRACT

The formic acid preparation of a nodule collected from the Lower Triassic of Spitsbergen, and containing a skull with some associated postcranial elements of *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), precises and enriches previous descriptions of the reputedly well-known trematosaur. It permits more detailed descriptions of the occipital region, of the course of the carotid arteries and collateral vessels, and refutes the previous description of a stapedia foramen in trematosaurs. The discovery of pleurocentres associated with the other vertebral components confirms the primitive rhachitomy of trematosaurs.

INTRODUCTION

L'espèce *Lyrocephaliscus euri* fut décrite par Wiman (1914) sous le nom de *Lyrocephalus euri* [genre *Lyrocephalus* WAGLER (1830) pré-employé pour un Lacertilien, et transformé en *Lyrocephaliscus* par Kuhn (1961)] à partir d'un matériel relativement abondant du Trias inférieur du Spitsberg. Plus tard, Säve-Söderbergh (1936, 1937) compléta cette description par une étude très détaillée et basée sur un matériel très abondant récolté par Stensiö en 1915 et par Thorslund en 1929. Wiman et Säve-Söderbergh ont préparé leur matériel mécaniquement et ce dernier profita de spécimens fragmentés pour en étudier l'anatomie interne. Säve-Söderbergh (1936) signala également qu'il avait entrepris le polissage sérié d'un crâne de *L. euri*, mais il n'en figura que quelques coupes. Par ces trois descriptions, *L. euri* apparaît comme l'un des mieux connus des Trématosaures et il ne semblait guère possible d'acquérir une connaissance plus approfondie de son anatomie. Toutefois, nous avons effectué la première préparation chimique, à l'acide formique dilué, d'un Trématosaure du Trias du Spitsberg, sur un spécimen relativement bien conservé de *L. euri*, récolté en 1979 au cours de la mission Mazin. Cette préparation permet de confirmer largement la reconstitution proposée par Säve-Söderbergh (1936, 1937), mais met aussi en évidence de nombreux détails nouveaux, notamment en ce qui concerne la circulation artérielle basicrânienne, le squelette axial et la ceinture pectorale dermique.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le spécimen étudié (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, n° SVT 520) est un crâne avec mandibule associée, auquel font suite les premières vertèbres, quelques côtes, les deux clavicules et l'interclavicule, légèrement désarticulées. La gangue est un nodule légèrement carbonaté, ovoïde, et à la surface duquel apparaissait la partie

antérieure du crâne et la mandibule qui, de ce fait, étaient érodées et mal conservées. Ce spécimen a été récolté en éboulis, sur le flanc sud-ouest du Tschermackfjellet, Dickson Land, Vestspitsbergen. Il provient très probablement du «Lower Saurie Horizon», soit du Spathien (Trias inférieur).

La préparation a été faite à l'acide formique dilué à 15 % et en brossant régulièrement la surface du nodule toutes les 5 heures afin d'en retirer l'argile libérée. Du fait de leur faible teneur en carbonates, la préparation des spécimens conservés dans ces nodules du Trias du Spitsberg est extrêmement lente, mais l'os n'est ni fragilisé par l'immersion prolongée dans l'acide, ni microfracturé, et une simple consolidation au Plexigum est suffisante. La position des divers éléments squelettiques de ce spécimen a été relevée en plan au cours du dégagement. La partie postérieure d'un neurocrâne d'Actinopterygien (*act.*, fig. 1) a été trouvée au cours du dégagement, sous la clavicule gauche. Il n'est pas impossible qu'il appartienne au contenu stomacal, comme l'indique la présence, au même endroit, de concrétions phosphatées blanchâtres et de scolécodontes.

DESCRIPTION

Nous nous limiterons ici à la description des structures qui ne sont pas mentionnées ou qui ont été mal décrites par Säve-Söderbergh (1936, 1937).

1. MANDIBULE (fig. 1)

Seul un petit fragment de la branche mandibulaire droite est conservé. Il montre la partie antérieure de la fosse des adducteurs et quelques dents du coronoïde.

2. CRÂNE

1.1. Toit crânien (fig. 2)

Il a été bien décrit par Säve-Söderbergh (1937) et le spécimen décrit ici n'apporte guère de détails nouveaux car seule la partie postérieure du toit crânien y est conservée. Il permet toutefois de préciser la forme de l'échancrure otique (*ech.ot.*, fig. 2). En outre, l'inclinaison de la région occipitale est telle qu'elle apparaît en vue dorsale, en arrière du toit crânien, contrairement à ce que montre la reconstitution de Säve-Söderbergh (1937, fig. 1A ; fig. 2A). Les orbites étaient aussi légèrement plus écartées que sur les reconstitutions de Säve-Söderbergh (1936, 1937), et les sillons sensoriels particulièrement larges. L'os dermique entourant les orbites fait légèrement saillie, comme l'avait reconstitué Säve-Söderbergh (1937, fig. 2).

1.2. Palais (fig. 3 ; pl. 1:1)

Seul le corps du parasphénoïde (*ps.ph.*, fig. 3) semble moins étendu que ne l'a reconstitué Säve-Söderbergh (1936, fig. 5). La partie médiale de la face ventrale de la branche palatine des entoptérygoïdes, ainsi que la moitié antérieure du corps du para-

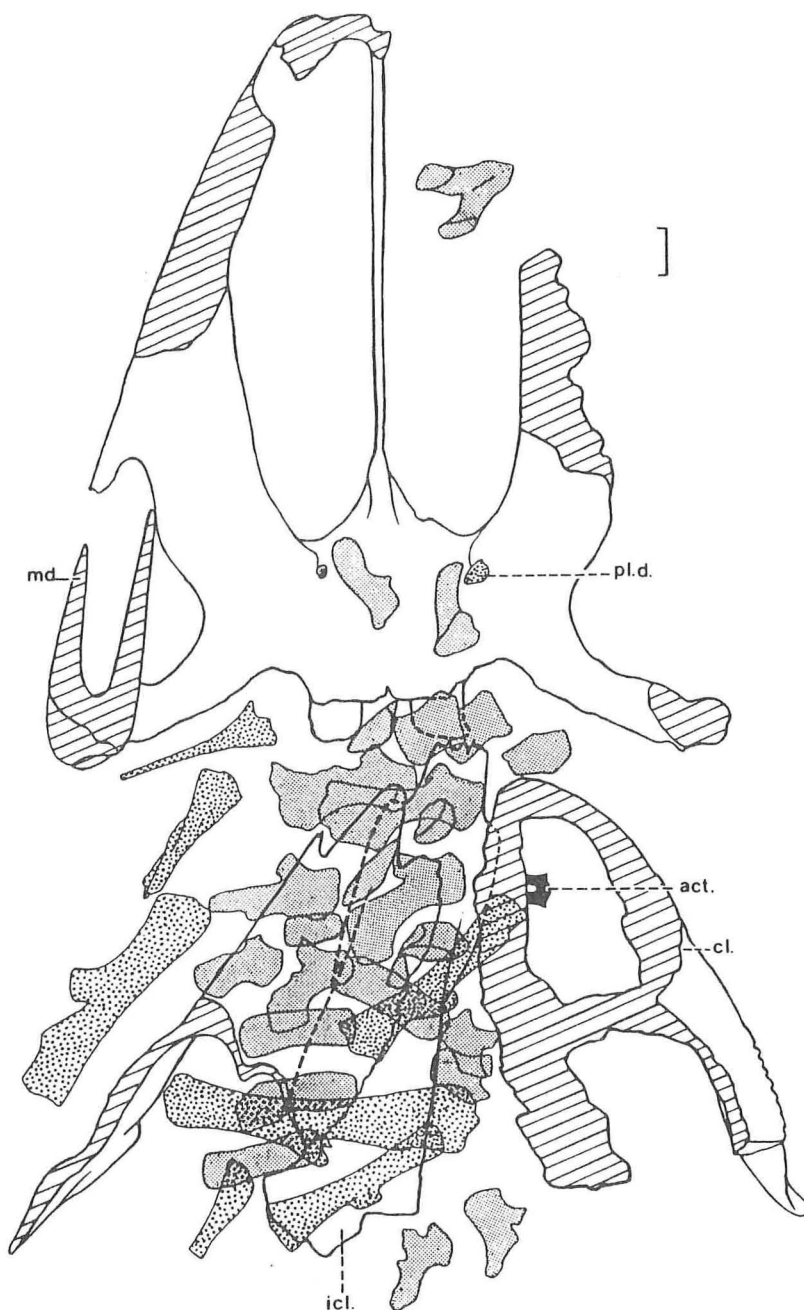


Fig. 1. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Répartition générale des éléments squelettiques du spécimen SVT 520 (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), à l'intérieur du nodule. *Hachuré* : partie apparaissant à la surface du nodule avant préparation ; *grisé fin* : éléments vertébraux ; *grisé grossier* : côtes ; *trait épais* : crâne, mandibule et ceinture scapulaire dermique. Echelle : 1 cm.
act., fragment de neurocrâne d'un Actinoptérygien indéterminé ; *cl.*, clavicule ; *icl.*, interclavicule ; *md.*, mandibule ; *pl.d.*, petite plaque dermique couverte de denticules.

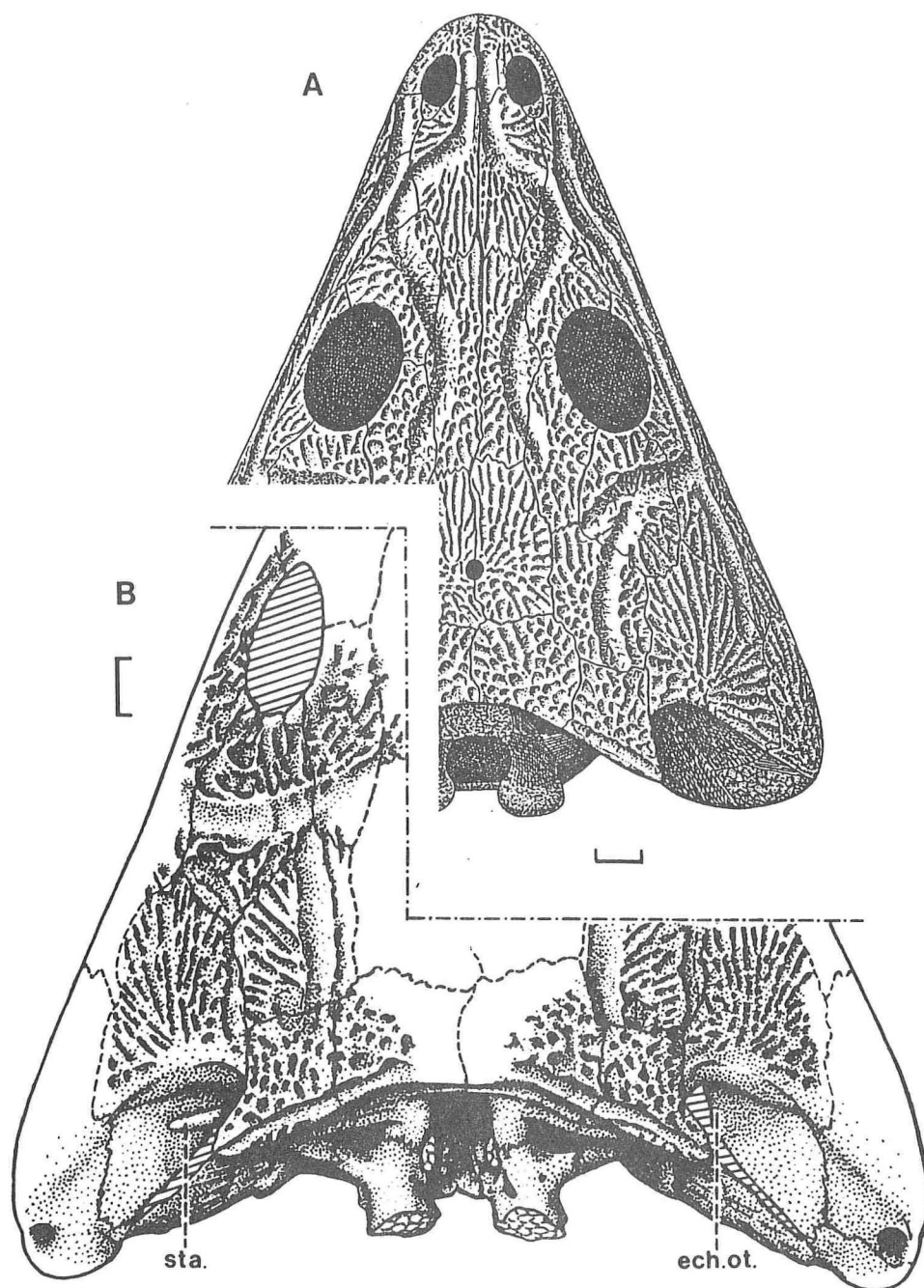


Fig. 2. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. A, toit crânien, reconstitution en vue dorsale (d'après Säve-Söderbergh, 1937) ; B, toit crânien du spécimen SVT 520, vue dorsale, parties conservées uniquement. Echelle : 1 cm.
ech.ot., échancrure otique ; *sta.*, stapes.

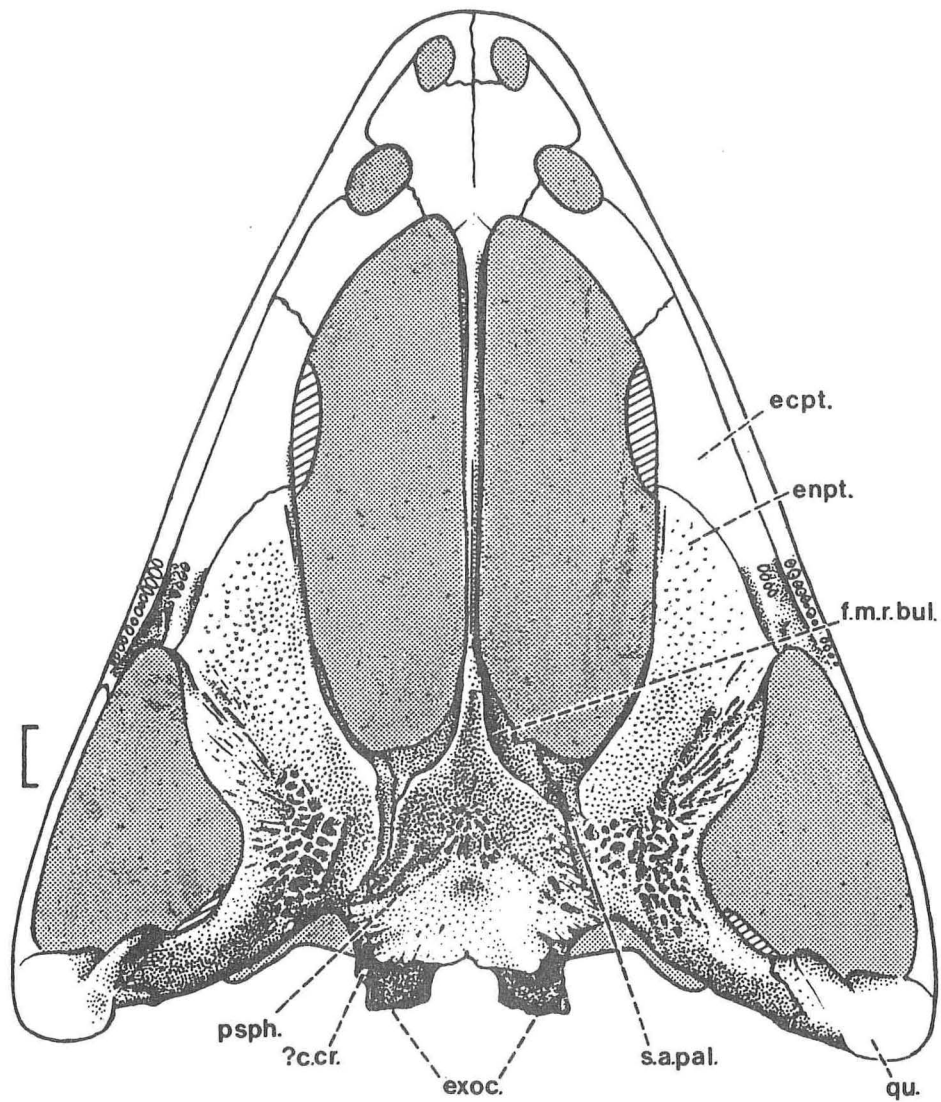


Fig. 3. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Crâne en vue ventrale. Parties non conservées sur le spécimen SVT 520 reconstituées au trait simple d'après Säve-Söderbergh (1936).
Echelle : 1 cm.

?c.cr., surface d'insertion probable pour une côte crânienne ; ecpt., ectoptérygoïde ; enpt., entoptérygoïde ; exoc., exoccipitaux ; f.m.r.bul., fosse d'insertion pour les muscles rétracteurs du bulbe oculaire ; psph., parasphénoïde ; qu., carré ; s.a.pal., sillon pour l'artère palatine.

sphénoïde, sont recouverts de denticules. Sur l'entoptérygoïde, ces denticules sont plus gros et plus clairsemés à l'approche de la suture avec l'ectoptérygoïde.

Sur la partie latérale de la face ventrale des branches quadratique et palatine de l'entoptérygoïde, ainsi que sur la partie centrale du corps du parasphénoïde se trouvent des sculptures en cupules très marquées, identiques à celles que l'on trouve au même endroit chez la plupart des Capitosauroides. Ces zones sculptées correspondent probablement aux aires d'insertion des muscles adducteurs internes de la mandibule sur l'entoptérygoïde, et à celles de la musculature axiale ventrale sur le parasphénoïde.

Les sillons pour les artères palatines (*s.a.pal.*, fig. 3) sont larges et devaient être recouverts de petites plaques portant des denticules (*pl.d.*, fig. 1), dont quelques-unes ont été retrouvées en place.

L'angle postéro-latéral du corps du parasphénoïde est légèrement surélevé à l'approche des exoccipitaux qui présentent, dans l'angle antéro-ventro-latéral des condyles, une petite surface dépourvue de lamelle périostique (?*c.cr.*, fig. 3) et qui pourrait être le point d'attache d'une côte crânienne.

Le condyle articulaire du carré est mal conservé car proche de la surface du nodule avant dégagement. Le carré présente une suture indentée avec l'entoptérygoïde (*qu.*, fig. 3) et le condyle articulaire semble avoir présenté une partie latérale plus renflée et plus volumineuse que la partie médiale.

Le bord antérieur du corps du parasphénoïde présente, de part et d'autre du processus cultriforme, de profondes dépressions interprétées par Säve-Söderbergh (1936) comme ayant logé l'extrémité proximale des muscles rétracteurs du bulbe (*f.m.r.bul.*, fig. 3).

1.3. Face occipitale (fig. 4A ; pl. 1:6, 4b)

C'est sur cette face du crâne que ce spécimen apporte le plus de données nouvelles.

La face postérieure de la branche quadratique de l'entoptérygoïde présente une zone rugueuse (*s.ab.md.*, fig. 4A), bien délimitée médialement, et dont l'angle dorsal s'étend sur la lame otique (*l.ot.*, fig. 4A). Sur cette surface devait s'insérer le muscle abducteur de la mandibule, comme chez la plupart des Tétrapodes primitifs (Nilsson, 1942, fig. 23).

La fenêtre ptérocipitale (*f.pto.*, fig. 4A) est relativement vaste. Le foramen palato-carré (*f.pq.*, fig. 4A) perce la lame postérieure du quadratojugal. La fissure séparant le squamosal de la lame ascendante de la branche quadratique de l'entoptérygoïde est étroite et devait être fermée par la partie cartilagineuse du palatocarré. La fenêtre post-temporale (*f.pt.*, fig. 4A) est grossièrement ovale, son grand axe étant incliné médio-ventralement, comme chez les autres Trématosaures (Nilsson, 1946, fig. 23D, F).

1.3.1. Exoccipital (fig. 5 ; pl. 1:4)

Il présente les quatre processus définis par Nilsson (1946, fig. 6) chez *Peltostega* : le processus parotique (*p.par.*, fig. 5A), rejoignant le tabulaire, le processus vertical (*p.vert.*, fig. 5A), rejoignant le postpariétal, le processus basal (*p.bas.*, fig. 5A), en contact avec le basioccipital et le basisphénoïde, et le processus subotique (*p.subot.*, fig. 5A), en contact avec l'opisthotique, l'entoptérygoïde et le parasphénoïde. Comme chez *Peltostega* (Nilsson, 1946, fig. 6), on distingue deux canaux principaux traversant le corps de l'exoccipital : 1/ un canal s'ouvrant derrière le processus vertical d'une

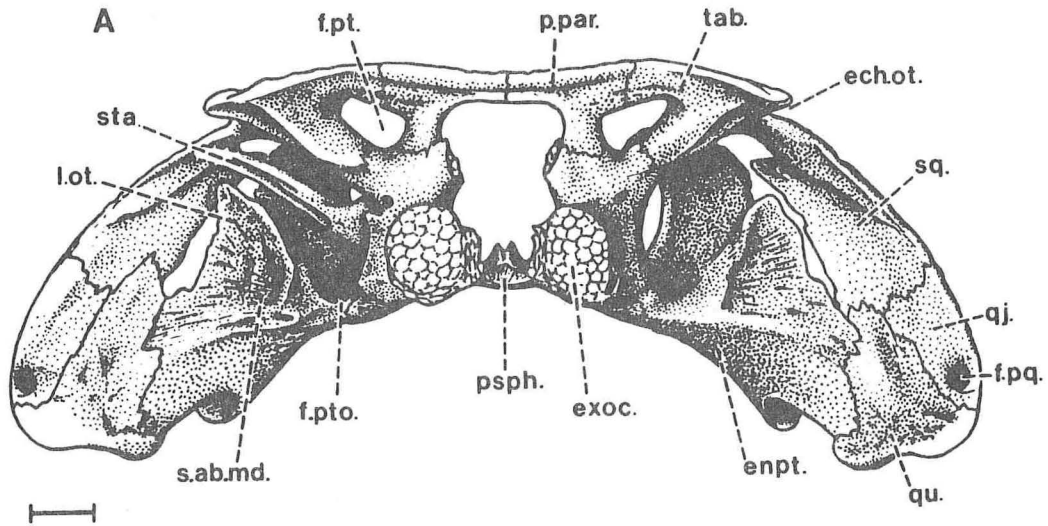
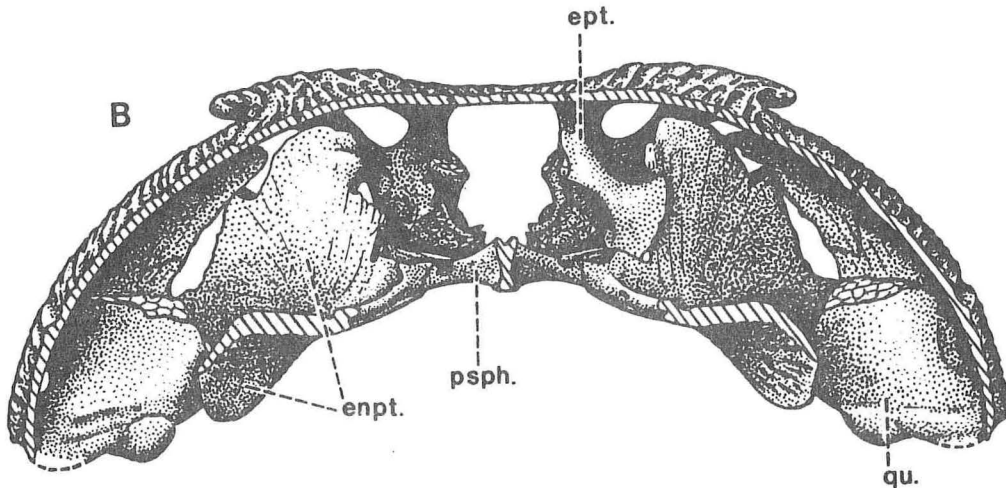


Fig. 4. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. A, crâne en vue postérieure avec stapes gauche en place. B, partie postérieure du crâne, sectionné au niveau de la partie postérieure du processus cultriforme, vue antérieure. Echelle : 1 cm.

ech.ot., échancrure otique ; *enpt.*, entoptérygoïde ; *ept.*, épiptérygoïde ; *exoc.*, exoccipital ; *f.pq.*, foramen palato-carré ; *f.pt.*, fenêtre posttemporale ; *f.pto.*, fenêtre pteroccipitale ; *l.ot.*, lame otique ; *p.par.*, postpariétal ; *psph.*, parasphénoïde ; *qj.*, quadratojugal ; *qu.*, carré ; *s.ab.md.*, surface d'insertion du muscle abducteur de la mandibule ; *sq.*, squamosal ; *sta.*, stapes ; *tab.*, tabulaire.



part, et sur la face postéro-latérale du processus parotique de l'autre (*va.*, fig. 5B, C) et 2/ un canal s'ouvrant à la base du processus vertical d'une part et sur la face ventro-latérale de l'exoccipital de l'autre (*fo.*, fig. 5C). Le premier canal livrait vraisemblablement passage au nerf vague et le second à un vaisseau sanguin.

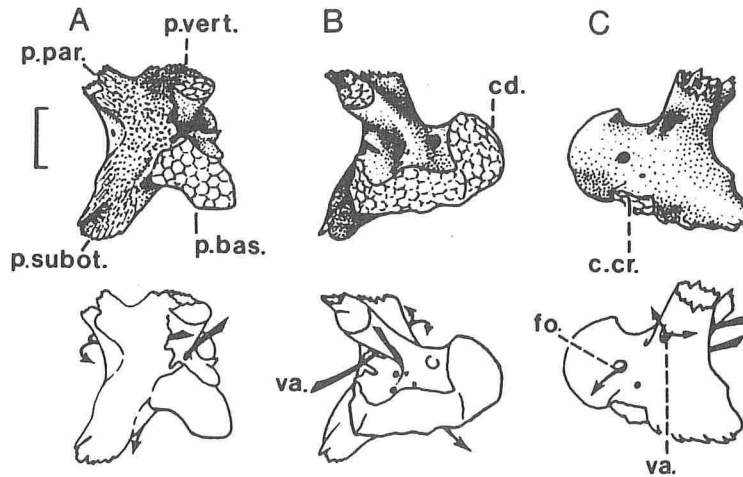


Fig. 5. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Exoccipital droit en vue antérieure (A), médiale (B) et latérale (C). Les flèches sur les schémas indiquent le trajet des deux principaux canaux traversant l'exoccipital. Echelle : 1 cm.

?*c.cr.*, surface d'insertion possible pour une côte crânienne ; *cd.*, condyle occipital ; *fo.*, foramen externe d'un canal probablement vasculaire ; *p.bas.*, processus basal ; *p.par.*, processus parotique ; *p.subot.*, processus subotique ; *p.vert.*, processus vertical ; *va.*, canal pour le nerf vague.

1.3.2. *Stapes* (fig. 6 ; pl. 2:21)

Comme l'a souligné Säve-Söderbergh (1936, p. 44, fig. 17), le stapes de *L. euri* est attaché par un petit processus triangulaire (*pr.psp.*, fig. 6) à une crête du parasphénoïde, la crête parafenestrale (*c.prf.*, fig. 8B). Il était ainsi fixé, ce qui permet de le retrouver dans sa position naturelle (fig. 5A, 7, 8B). Säve-Söderbergh (1936, p. 44) mentionne un foramen stapédial dans le stapes de *L. euri*, mais le dégagement chimique de ce spécimen montre que ce foramen n'existe pas. Il y a seulement, sur la face antérieure du stapes, un petit foramen nourricier (pl. 2:21c) dont le canal ne traverse pas l'os de part en part. Sur la face postérieure de l'os (fig. 6A, pl. 2:21b) se trouve un large sillon, le sillon rétrostapédial (*s.r.sta.*, fig. 6A), qui se termine proximale-ment par un récessus aveugle. Le rôle de ce sillon est inconnu, mais peut-être logeait-il soit un ligament, soit un axe cartilagineux extrastapédial, comme le suggère l'aspect rugueux de sa surface.

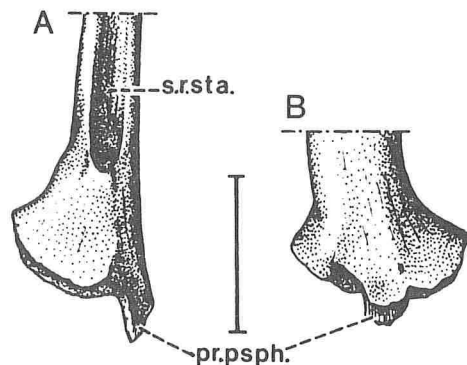


Fig. 6. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Partie proximale du stapes en vue postérieure (A) et ventrale (B). Echelle : 1 cm. *pr.psp.*, processus d'insertion du stapes sur le parasphénoïde ; *s.r.sta.*, sillon rétrostapédial.

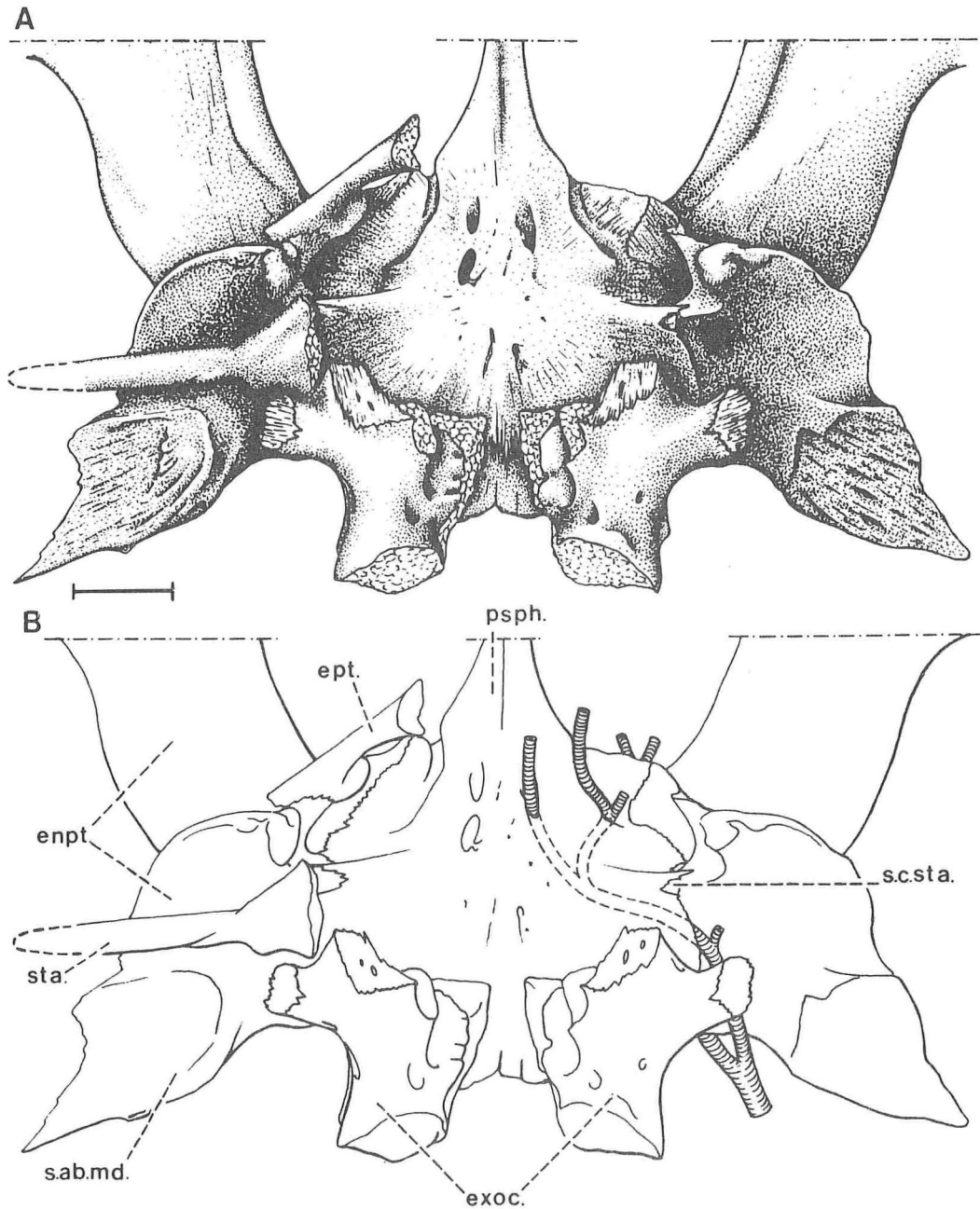


Fig. 7. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Plancher de la cavité crânienne en vue dorsale avec stapes gauche en place. B, représentation schématique des mêmes structures, avec reconstitution du trajet de la carotine interne du côté droit. Echelle : 1 cm.

enpt., entoptérygoïde, *ept.*, épiptérygoïde ; *exoc.*, exoccipitaux ; *psph.*, parasphénoïde ; *s.ab.md.*, surface d'insertion pour le muscle abducteur de la mandibule ; *s.c.sta.*, surface de contact pour le stapes ; *sta.*, stapes.

1.4. Cavité crânienne et face interne du parasphénoïde (fig. 7, 8 ; pl. 1:3, 5)

Sur notre spécimen, le neurocrâne n'est représenté que par les exoccipitaux et quelques masses d'endosquelette dans les angles postérieurs des tabulaires et des postpariétaux. Säve-Söderbergh a décrit un spécimen dont le sphénothmoïde est ossifié (Säve-Söderbergh, 1936, fig. 12A), mais c'est apparemment un cas rare chez les Trematosaures. Du palatocarré, seuls sont ossifiés le carré (*qu.*, fig. 4) et l'épiptérygoïde (*ept.*, fig. 4B, 8B) qui participe à la formation de la paroi crânienne. Le corps du parasphé-

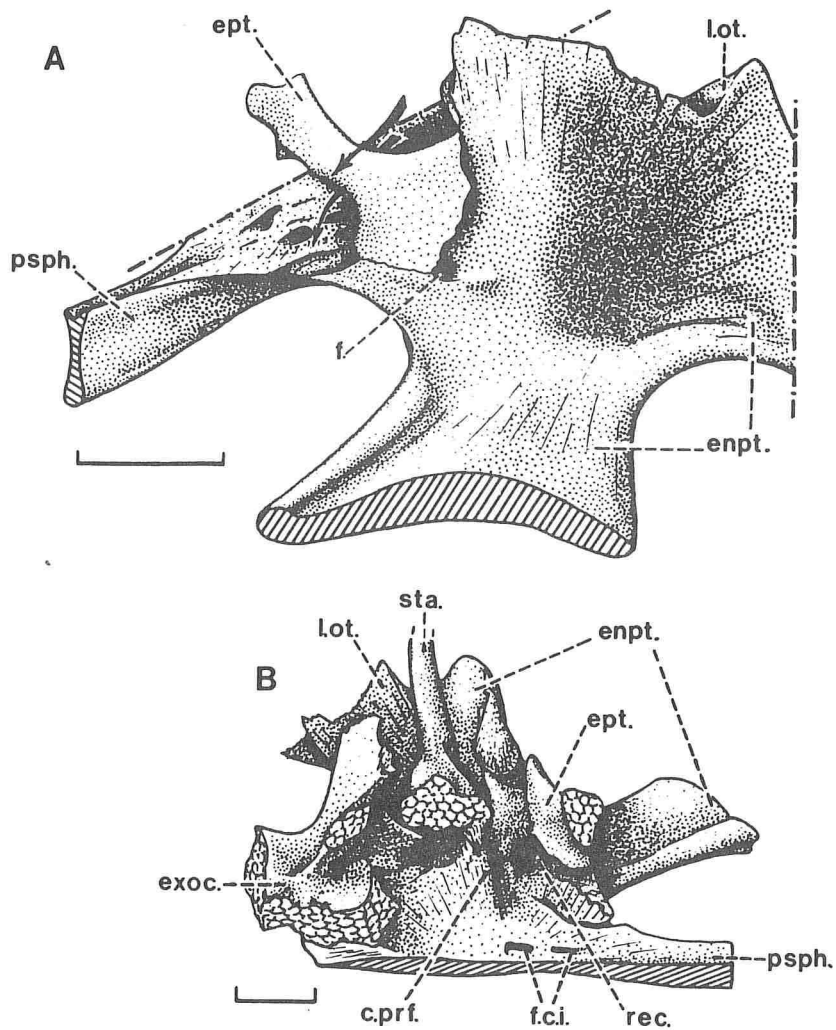


Fig. 8. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. A, épiptérygoïde et entoptérygoïde gauches, vue antéro-dorso-latérale ; B, partie gauche de la cavité crânienne et stapes gauche en place, vue dorso-médiale.

Echelle : 1 cm.

c.prf., crête parafenestrale ; *enpt.*, entopterygoïde ; *ept.*, épipterygoïde ; *exoc.*, exoccipital ; *f.*, foramen indéterminé ; *psph.*, parasphénoïde ; *rec.*, recessus conique ; *sta.*, stapes.

noïde est parcouru par des canaux formant un réseau plus complexe que ne l'avait supposé Säve-Söderbergh (1936, fig. 4). Le canal pour l'artère carotide interne commençait en arrière de la crête parafenestrale (*c.prf.*, fig. 8B), puis parcourait le parasphénoïde pour s'ouvrir sur sa face dorsale par un large foramen (fig. 7). Sur ce spécimen, le plafond du canal carotidien gauche est ouvert en arrière du foramen carotidien proprement dit. Peu avant le foramen carotidien interne, le canal carotidien émet une branche latérale qui s'ouvre près de la suture entre parasphénoïde et ptérygoïde (fig. 7). A l'ouverture de ce canal latéral fait suite un large sillon qui se termine vers l'avant par une échancrure du bord du parasphénoïde. Celle-ci correspond à l'emplacement du foramen que Säve-Söderbergh (1936, fig. 4, «*pal.1.*») interprète comme ayant livré passage au rameau palatin du nerf facial. Compte tenu de l'aspect de ce sillon (enclos dans un canal chez certains spécimens), il semble peu probable qu'il ait logé un nerf, mais plutôt une branche de la carotide interne, comme l'ont suggéré Bystrov et Efremov (1940) pour *Benthosuchus suchkini* EFREMOV, où ils ont observé exactement la même disposition que chez *L. euri*.

Le profond récessus cône (*rec.*, fig. 8B) décrit par Säve-Söderbergh (1936, fig. 4, «*r.c.*») est bien marqué et devait loger un processus de l'endocrâne.

1.5. Epiptérygoïde (fig. 4B, 7, 8 ; pl. 1:2)

Il est conforme à la description de Säve-Söderbergh (1936, fig. 15), mais la préparation chimique a permis de le séparer de l'entoptérygoïde et de montrer l'extension de sa surface de contact avec cet os (pl. 1:2). A la limite, entre l'épiptérygoïde et l'entoptérygoïde, se trouve un foramen (*f.*, fig. 8A) décrit par Ingavat & Janvier (1981, fig. 5B) chez *Cyclotosaurus*, et dont aucune interprétation n'a été donnée.

3. SQUELETTE AXIAL (fig. 1, 9, 10 ; pl. 2:1-20)

Le squelette post-crânien des Trématosaures est très mal connu et seules quelques vertèbres ont été attribuées avec doute à *L. euri* par Nilsson (1943), les seules vertèbres d'attribution sûre étant celles d'*Aphaneramma* (Nilsson, 1943). Les vertèbres associées à ce crâne de *L. euri* sont en grande partie désarticulées, seuls quelques arcs neuraux restant parfois en contact naturel (fig. 1). La plupart des pleurocentres sont dispersés et seulement quelques intercentres ont conservé une disposition sériee et sont accolés à la face interne de l'interclavicule (fig. 1).

Les arcs neuraux ont à peu près la morphologie de ceux figurés par Nilsson (1943, fig. 15B) et qui sont vraisemblablement à attribuer à *L. euri*. Toutefois, on constate que les arcualia découverts dans ce nodule ont tous des apophyses épineuses de hauteur différentes. La plupart des arcualia sont séparés et seul un arc neural isolé (fig. 9C, pl. 2:8), déplacé dans la fosse interptérygoïdienne gauche, présente des arcualia soudés qui montrent que les pré- et postzygapophyses (*pr.z.*, *pt.z.*, fig. 9c) d'un même arc étaient étroitement accolées.

Un arc neural dissocié et déplacé sur le parasphénoïde est attribué à l'atlas (fig. 9A, pl. 2:9) car il ne présente pas de prézygapophyses et a une forme différente de ceux des autres vertèbres. Ses arcualia sont fins, recourbés vers l'arrière et ne présentent pas d'apophyse épineuse. Leur face médiale montre les mêmes crêtes obliques et nombreux foramens vasculaires que les arcualia des autres vertèbres.

Un autre type d'arc neural (fig. 9D, pl. 2:1) présente une partie ventrale identique à celle des autres arcs, mais ne possède pas d'apophyse épineuse et seul un petit sillon tapissé d'os périostique sépare la prézygapophyse de la surface dorsale de l'arc.

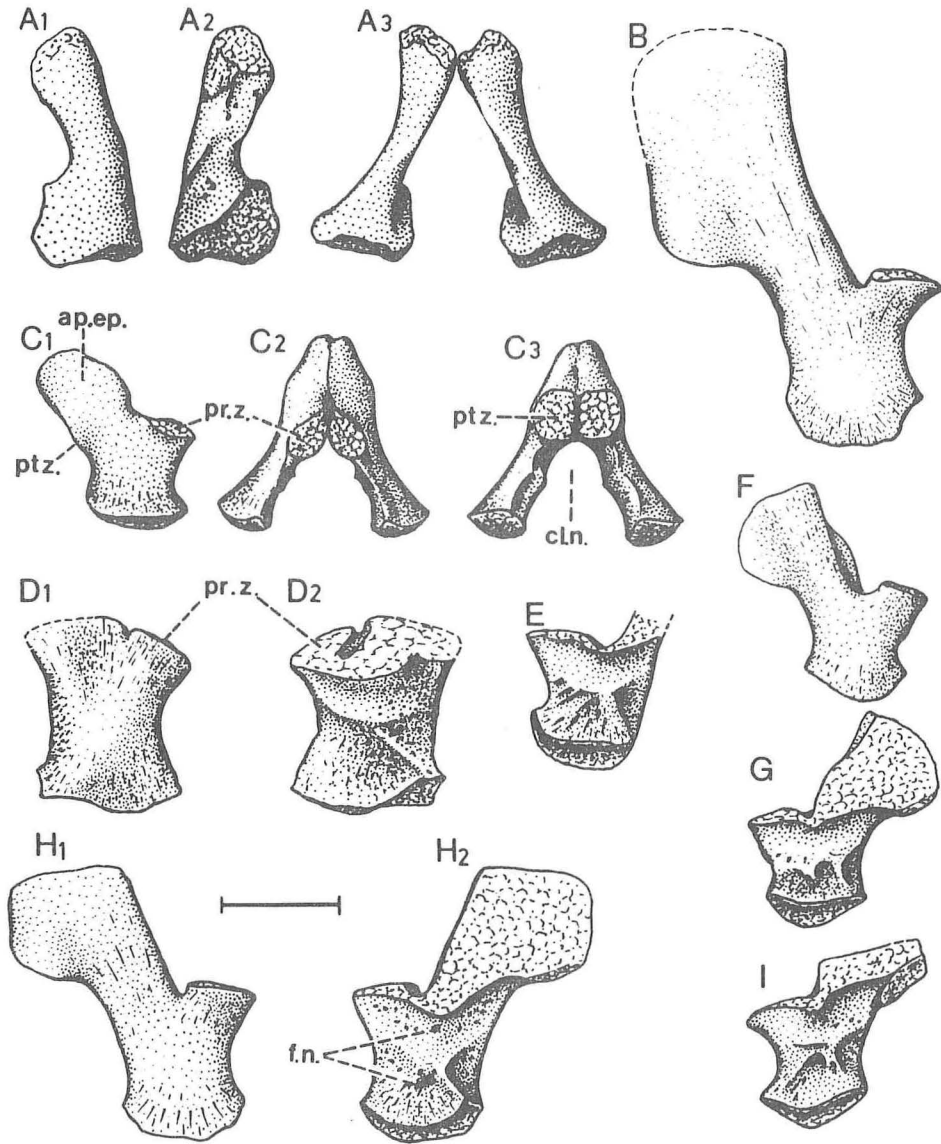


Fig. 9. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Arcs neuraux des vertèbres antérieures. A, atlas présumé, vue latérale (1), médiale (2) et antérieure (3) ; B, arc à apophyse épineuse élevée ; C, arc neural à arcualia fusionnés, vue latérale (1), antérieure (2) et postérieure (3) ; D, arcualia sans apophyse épineuse, vue latérale (1) et médiale (2) ; E-I, divers types d'arcualia en vue latérale (F, H1) et médiale (E, G, H2, I). Echelle : 1 cm.

ap.ep., apophyse épineuse ; *cl.n.*, canal neural ; *f.n.*, foramens nourriciers ; *pr.z.*, prézygapophyses ; *pt.z.*, postzygapophyse.

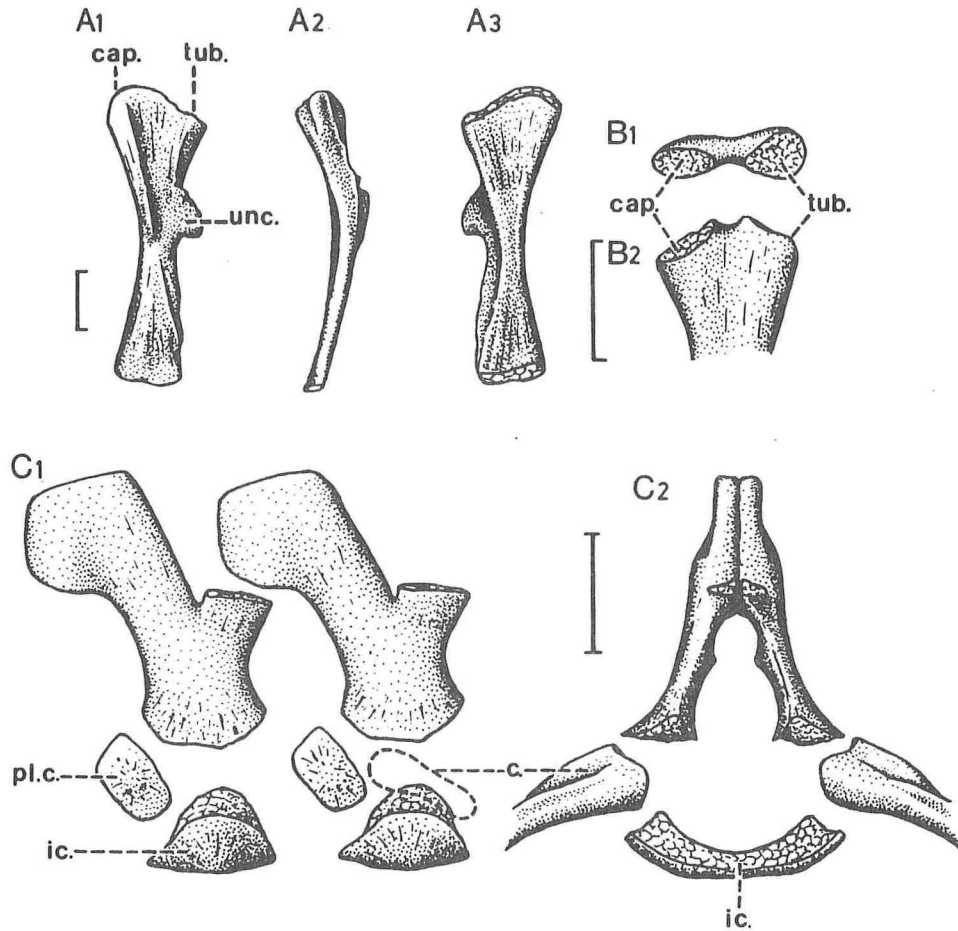


Fig. 10. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. A, côte cervicale postérieure ou dorsale antérieure gauche, vue latérale (1), antérieure (2) et médiale (3). B, côte cervicale, extrémité proximale en vue médiale (1) et externe (2). C, essai de reconstitution de deux vertèbres dorsales en vue latérale (1) et antérieure (2), montrant la position probable des côtes (en pointillé sur C1).

Echelle : 1 cm.

c., côte ; cap., capitulum ; ic., intercentre ; pl.c., pleurocentre ; tub., tuberculum ; unc., processus unciné.

Certains arcualia ont, en revanche, une apophyse épineuse très élevée qui témoigne d'une adaptation poussée à une locomotion rapide en milieu aquatique, grâce à une importante musculature longitudinale dorsale. Ce type d'arc neural rappelle fortement celui des Ichthyopterygia.

La face médiale de tous les arcualia, c'est-à-dire la paroi du canal neural, présente toujours (sauf sur l'atlas) trois zones séparées par des crêtes : une zone dorsale, lisse ; une zone postéro-ventrale, triangulaire, déprimée et perforée de nombreux foramens vasculaires, et une zone antéro-ventrale, également criblée de nombreux foramens (*f.n.*, fig. 9H).

Les intercentres sont des arcs osseux relativement fins et dont seule la face externe est couverte d'os périostique perforé de minuscules forams nourriciers (*ic.*, fig. 10, pl. 2:16). Ils sont plus épais latéralement qu'au centre et portent deux bosses ventrales au sommet desquelles se trouve un centre de radiation. Il semble que l'intercentre de certaines vertèbres soit pair, ce qui serait expliqué par la présence de deux centres de radiation sur les intercentres uniques.

Les pleurocentres ont des formes variées selon leur rang : parallélépipédiques ou en « quartier d'orange ». Leur face externe, couverte d'os périostique, a un seul centre de radiation (*pl.c.*, fig. 10C1, pl. 2:10-15). La position relative la plus probable pour les éléments vertébraux (arcualia, pleurocentres, intercentres) est reconstituée sur la figure 10C.

Les côtes dégagées du nodule ont des dimensions et des formes très variables, mais elles présentent presque toutes un processus unciné (*unc.*, fig. 10 A1 ; pl. 2:17, 18), comme l'a décrit Nilsson (1943, fig. 14). Leur extrémité proximale ne présente généralement qu'une seule surface articulaire dont la partie tuberculaire (*tub.*) est plus épaisse que la partie capitulaire (*cap.*). Toutefois, les côtes cervicales présentent encore un capitulum et un tuberculum séparés par un pont d'os périostique (fig. 10B, pl. 2:20). Cette différence dans le développement de l'extrémité proximale entre crêtes cervicales et crêtes thoraciques a déjà été observée par Dutuit (1976, p. 111-113) chez *Metoposaurus*. Enfin, une petite côte fine et rectiligne trouvée près du crâne (pl. 2:19) pourrait être soit une des premières côtes cervicales, soit une côte crânienne.

La position des côtes par rapport aux éléments vertébraux est relativement difficile à reconstituer. Toutefois, grâce à quelques spécimens décrits par Nilsson (1943, p. 3:1 ; 4:2), il est possible de suggérer une position probable de la partie proximale des côtes (*c.*, fig. 10C), le capitulum étant situé antéro-ventralement par rapport au tuberculum. Il est cependant impossible de déceler la moindre surface de contact entre les côtes et aucun des éléments vertébraux ossifiés. Il est probable que le contact côte-vertèbre se faisait au niveau du cartilage.

4. CEINTURE SCAPULAIRE (fig. 11, 12 ; pl. 1:7)

Nilsson (1943, fig. 3, 4) a décrit quelques fragments de clavicules et d'interclavicules qu'il attribue à *L. euri*. Le présent matériel permet de compléter cette description, notamment en ce qui concerne la clavicule. Celle-ci a une morphologie assez générale pour les Trematosaures (fig. 11 ; pl. 1:7). Sa lame latérale est bien développée et présente deux processus dorsaux : l'un dirigé vers l'avant et peu proéminent, et l'autre mieux marqué, postérieur (processus rétro-claviculaire) et creusé d'un sillon qui logeait le cleithrum (*s.clt.*, fig. 11C).

L'interclavicule (fig. 12) possède un très grand et large processus antérieur, recouvert par les clavicules (*s.r.cl.*), et sur lequel se trouve un sillon ventral, qui passe sur la face dorsale vers l'arrière (*s.*, fig. 12).

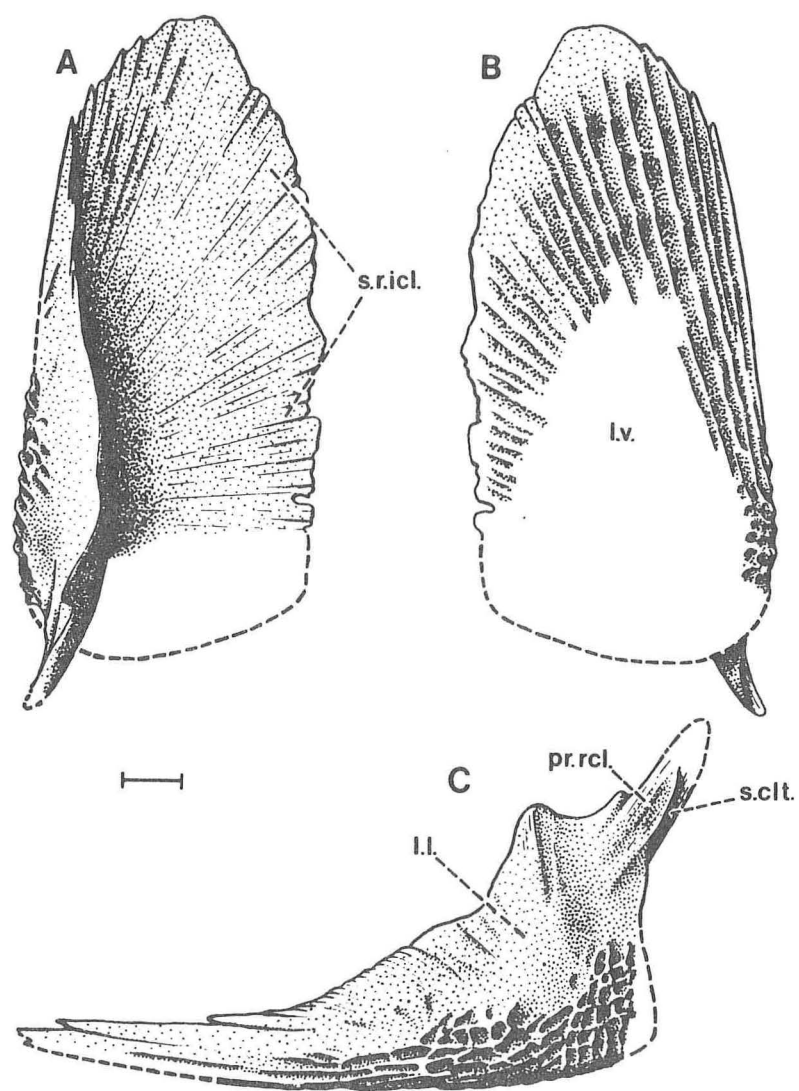


Fig. 11. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Clavicule gauche en vue dorsale (A), ventrale (B) et latérale (C). Echelle : 1 cm. *l.l.*, lame latérale ; *l.v.*, lame ventrale ; *pr.rcl.*, processus retroclaviculaire ; *s.clt.*, sillon logeant le cleithrum ; *s.r.icl.*, surface de recouvrement pour l'interclavicule.

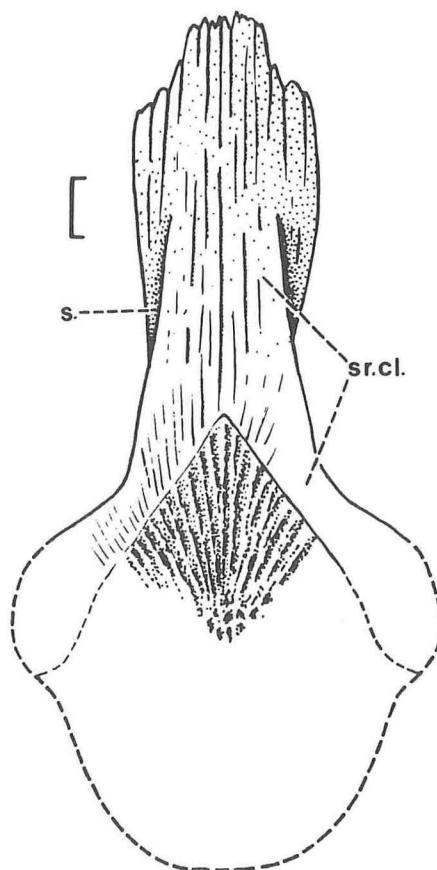


Fig. 12. — *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Interclavicule, vue ventrale. Partie postérieure reconstituée en pointillé, d'après Nilsson (1943). Echelle : 1 cm.

s., sillon ventral, passant postérieurement sur la face dorsale ; s.r.cl., surface de recouvrement pour la clavicle.

CONCLUSIONS

L'étude de ce spécimen de *Lyrocephaliscus euri* par préparation à l'acide formique permet de confirmer et de préciser les descriptions de Säve-Söderbergh (1936, 1937) et de mettre en évidence de nouvelles structures anatomiques, telles que l'aire d'insertion des muscles abducteurs de la mandibule, le sillon rétrostapédial du stapes ou le trajet des branches collatérales de la carotide interne à l'intérieur du parasphénoïde.

Cet exemple offre d'intéressantes perspectives d'avenir quant à l'étude des « Stégocéphales » du Trias inférieur du Spitsberg, matériel réputé difficile en raison de la dureté de sa gangue. En outre, la préparation chimique permet d'augmenter considérablement le nombre des caractères observables et, par conséquent, utilisables pour la construction d'une phylogénie des Trématosaures. L'extension de cette méthode aux autres Trématosaures du Trias du Spitsberg, ainsi qu'aux Rhytidostéidés (représentés par au moins deux espèces du genre *Peltostega*) permettra sans doute de proposer une hypothèse solidement étayée des relations phylogénétiques entre ces groupes. L'état actuel de la question est de savoir si les Trématosaures sont monophylétiques, ou si les

Rhytidostéidés sont plus étroitement apparentés à certains Trématosaures qu'à d'autres. Enfin, l'étude des formes les plus primitives de Trématosaures, notamment *Lyrocephalicus*, permettra peut-être de mettre en évidence des synapomorphies partagées avec certains Rhinésuchidés ou Benthosuchidés, qui représentent probablement des groupes-souche pour les Trématosaures, Capitosauroides et Brachyopoïdes.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les membres de la mission Mazin de 1979 au Spitsberg, qui ont contribué à la découverte de ce matériel.

BIBLIOGRAPHIE

- BYSTROV A.P. & EFREMOV J.A., 1940. — [*Benthosuchus sushkini*, a labyrinthodont from the Eotriassic of the Sharzhenga River]. *Trudy Akad. Nauk. U.S.S.R., Paleont. Inst.*, 10:1-152 (en russe avec résumé anglais).
- INGAVAT R. & JANVIER P., 1981. — *Cyclotosaurus* cf. *posthumus* Fraas (Capitosauridae, Stereospondyli) from the Huai Hin Lat Formation (Upper Triassic), Northeastern Thailand. *Géobios*, 14(6) : 711-725.
- KUHN O., 1961. — Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien. Meisenbach, Bamberg, 79 p.
- NILSSON T., 1943. — Über einige postkraniale Skelettreste des triassischen Stegocephalen Spitsbergens. *Bull. Geol. Inst. Upsala*, 30 : 227-272.
- NILSSON T., 1946. — On the genus *Peltostega* Wiman and the classification of the Triassic stegocephalians. *Kungl. svenska Vetenskapsakad. Handl.*, 23(3) : 3-55.
- DUTUIT J.M., 1976. — Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers Stégocéphales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). *Mem. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, sér. C, 36 : 1-258.
- SÄVE-SÖDERBERGH G., 1936. — On the morphology of the Triassic stegocephalians from Spitsbergen and the interpretation of the endocranium in the labyrinthodonts. *Kungl. svenska Vetenskapsakad. Handl.*, 16(1) : 5-181.
- SÄVE-SÖDERBERGH G., 1937. — On the dermal skull of *Lyrocephalus*, *Aphaneramma*, and *Benthosuchus*, labyrinthodonts from the Triassic of Spitsbergen and North Russia. *Bull. Geol. Inst. Upsala*, 27 : 189-208.
- WIMAN C., 1914. — Über die Stegocephalen aus der Trias Spitsbergens. *Bull. Geol. Inst. Upsala*, 13 : 2-34.

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Fig. 1-7. *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Spécimen SVT 520, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

- Fig. 1 : Partie postérieure du palais, vue ventrale. $\times 1$.
 Fig. 2 : Epipterygoïde, vue médiale (a) et latérale (b). $\times 2$.
 Fig. 3 : Cavité crânienne et stapes gauche en place, vue dorso-médiale. $\times 1$.
 Fig. 4 : Exoccipital droit, vue antérieure (a) et postérieure (b). $\times 1$.
 Fig. 5 : Entoptérygoïde, stapes et exoccipital gauches, vue dorsale. $\times 1$.
 Fig. 6 : Face occipitale du crâne, le toit crânien étant enlevé, vue postéro-latérale gauche. $\times 1$.
 Fig. 7 : Clavicule gauche, vue latérale. $\times 1$.

PLANCHE 2

Fig. 1-21. *Lyrocephaliscus euri* (WIMAN), Trias inférieur, Spitsberg. Spécimen SVT 520, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

- Fig. 1 : Moitié droite d'arc neural sans apophyse épineuse, vue médiale (a) et latérale (b). $\times 2$.
 Fig. 2 : Moitié gauche d'arc neural à très haute apophyse épineuse, vue latérale (a) et arc complet reconstitué (b), par adjonction de la moitié contralatérale. $\times 2$.
 Fig. 3 : Moitié gauche d'arc neural à apophyse épineuse moyenne, vue latérale (a) et médiale (b). $\times 2$.
 Fig. 4-7 : Divers types d'arcs neuraux, vue latérale gauche. $\times 2$.
 Fig. 8 : Arc neural complet, vue postérieure (a) et antérieure (b). $\times 2$.
 Fig. 9 : Moitié droite d'arc neural attribué à l'atlas, vue médiale (a) et postérieure (b). $\times 2, 3$.
 Fig. 10-15 : Divers types de pleurocentres (13 est peut-être une moitié d'intercentre), vue latérale. $\times 2$.
 Fig. 16 : Intercentre, vue ventrale. $\times 3/2$.
 Fig. 17 : Côte dorsale, vue latérale (a) et médiale (b). $\times 1$.
 Fig. 18 : Côte dorsale antérieure ou cervicale postérieure, vue médiale. $\times 1$.
 Fig. 19 : Côte présumée crânienne, vue latérale. $\times 1$.
 Fig. 20 : Côte cervicale antérieure, vue externe. $\times 1$.
 Fig. 21 : Stapes droit, vue médiale (a), postérieure (b) et antérieure (c). $\times 2,5$.

