

QUELQUES PRECISIONS SUR L'ANATOMIE ET LA PLACE  
SYSTEMATIQUE TRES SPECIALE DE *COSESAURUS AVICEPS*  
(Ladinien supérieur de Montral, Catalogne)

Par P. ELLENBERGER \*

RÉSUMÉ

L'origine des Oiseaux a été placée depuis un siècle chez les Archaeornithes. Cette hypothèse apparaît entièrement remise en question avec l'apparition, dans le Trias moyen, du petit bipède *Cosesaurus aviceps*. Ses caractères ostéologiques le rapprochent des Oiseaux. Son crâne notamment, et ses ceintures, le mettent radicalement à part des Diapsides classiques (Lépidosauriens, Archosauriens), et même des Archaeornithes, demeurés très reptiliens malgré leur ptérylose.

Une nouvelle phylogénie est proposée pour l'ensemble.

ABSTRACT

The origin of Birds has long been located amongst the Archaeornithes. Such a view might have to be abandoned owing to the discovery of the small middle Triassic biped *Cosesaurus aviceps*. Its osteological features suggest a very close affinity with the Birds. Considering both skull and girdles, it looks radically apart from classical Diapsids (Lepidosauria, Archosauria), and even from Archaeornithes, which have remained reptile-like notwithstanding their feathers.

A new phylogeny is hereby proposed.

RESUMEN

Desde hace un siglo se ha colocado el origen de los pájaros en los Archaeornítidos. Sin embargo, la aparición del pequeño bípedo *Cosesaurus aviceps* pone en duda la hipótesis. Sus caracteres osteológicos le aproximan a los pájaros. Su cráneo y sus cinturas, especialmente, le apartan de los Diápsidos clásicos (Lepidosaurios, Archeosaurios) y aun de los Archaeornítidos, muy reptilianos todavía, a pesar de sus plumas.

Se propone una nueva filogcnia de conjunto.

\* Laboratoire de Paléontologie des Vartébrés, E.P.H.E., Montpellier (France).

## I. GISEMENT

Le gisement de Montral-Alcover n'a été signalé que depuis une dizaine d'années (VIA & VILLALTA, 1966). Il a fourni néanmoins d'ores et déjà une série remarquable d'empreintes corporelles d'animaux, et à un moindre degré de plantes. Les animaux appartiennent à des groupes les plus divers. On peut en juger au travers de l'exposition organisée à l'occasion du Colloque du Permo-Trias Espagnol (à Tarragone et Reus 1976), comme aussi au Musée Géologique du Séminaire de Barcelone.

Parmi les formes animales découvertes dans la lagune de Montral, quelques-unes sont d'appartenance typiquement terrestre: il en est ainsi pour *Cosesaurus*, comme aussi pour les Insectes (*Agrionidea*, etc.). D'autres formes n'ont été signalées au Permo-Trias qu'en milieu continental, dulçaquicole, et à peu près jamais en milieu marin: c'est le cas de la plupart des Poissons, à la seule exception possible des Amiiformes (LEHMAN, 1966, p. 135); il en va de même de certains des Arthropodes. D'autres animaux enfin font partie de biotopes spécifiquement marins soit nectoniques soit bentoniques: Vers, Céphalopodes, Brachiopodes, Gastropodes nains, Lamellibranches, Echinodermes, Coelentérés (Méduses).

Les quelques autres Vertébrés Supérieurs du gisement pouvaient répondre à un mode de vie de type amphibie, c'est-à-dire adapté soit à l'eau douce: *Nothosaurus sp.*, *Lariosaurus cf. balsami* (de Saint-Seine, 1955, p. 420, 422).

La présence de plantes terrestres et de plantes marines tout à la fois confirme en réalité le caractère très polyvalent de l'apport organique déposé dans la lagune de Montral.

## II. CONSERVATION DES TÉGUMENTS

Les conditions de fossilisation au sein de ce gisement sont elles-mêmes extrêmement particulières. Les parties molles sont souvent en effet mieux conservées que les parties dures: c'est le cas des Holothuries, Méduses, etc.

Les divers organismes semblent n'avoir souffert d'aucun écrasement menant à un étalement dans le plan horizontal, sous le poids de la vase. Le tassement ultérieur du sédiment très fin (granulation de 10  $\mu$  à 50  $\mu$  au maximum) leur a conservé ainsi de façon intégrale leurs profils d'origine vus d'en haut.

Chez les Reptiles, *Lariosaurus cf. balsami* révèle, en plus de tous ses os, de nombreuses traces de téguments (note personnelle en préparation). Le spécimen M 505 par exemple montre en sus des parties cartilagineuses du sternum, le profil tégumenteux du cou orné de quelques fines écailles, ainsi que de probables tendons de la queue. Le spécimen M 501 montre de multiples empreintes de téguments tout le long du cou; l'on perçoit des tendons, ainsi que le très fin revêtement écailleux qui orne de façon externe la bordure droite du cou jusqu'à l'épaule, et jusqu'au bras droit. Il en est de même du volume musculéux et de la limite cutanée bordant les flancs de la cage abdominale. L'appendice caudal du même spécimen porte une palette très élargie, et localement protégée par de minuscules écailles. Cette palette triangulaire, sans doute charnue autant que cutanée, est ainsi développée

dans un plan horizontal: elle devait représenter un adjuvant puissant à la locomotion. Le spécimen M 502 montre complémentirement l'anatomie de chacune des palettes natatoires, —enveloppant dorsalement le squelette des quatre autopodes—, chez ce petit Nothosaurien.

### III. COSESAURUS AVICEPS ET SON ANATOMIE TRÈS PARTICULIÈRE

Parmi les divers Reptiles du gisement, se trouve le petit bipède surprenant dont il été déjà question dans de courtes notes (ELLENBERGER & VILLALTA, 1974<sup>A</sup>; VILLALTA & ELLENBERGER, 1974<sup>B</sup>) (Fig. 1).

*Cosesaurus aviceps* présente non seulement des caractères aviformes, mais on peut le dire aujourd'hui, des caractères strictement aviens. A commencer par sa tête, annonciatrice à plusieurs égards de celle des Oiseaux vrais, voire des Carinates actuels (Fig. 2s, 20s). Il faut citer également la ceinture scapulaire avec son bréchet saillant (Fig. 4; comp. Fig. 5), la ceinture pelvienne ouverte à l'arrière, et qui ne montre aucune symphyse de l'aspect de celles des Reptiles classiques (Fig. 6; comp. Fig. 7).

L'holotype a bénéficié de conditions de fossilisation favorables. Au lieu de s'être posé sur sa face strictement ventrale, ou sur sa face strictement dorsale, lors de l'immersion (comme on le voit pour les divers Nothosauriens), son plan sagittal s'est immobilisé de façon oblique par rapport aux lits horizontaux de la lagune. Cela donne accès —une fois accompli le télescopage sur place du fossile— à une curieuse vue cavalière sur pratiquement toutes les pièces du squelette: l'on en distingue celles de droite par le côté ventralo-interne, et celles de gauche par le côté ventralo-externe. Le calcul des parallaxes et l'étude des couples photographiques hyper-stéréoscopiques (Fig. 16-21) permettent de re-donner à l'animal une partie notoire de son modelé primitif. La perception de quelques-uns de ses téguments, et celle de plusieurs de ses phanères périphériques, a pu être accrue grâce au concours des méthodes propres à l'Ichnologie.

Avant d'analyser brièvement quelques-unes des caractéristiques de cet animal, il faut insister ici à nouveau sur l'avantage dont nous fait bénéficier la conservation entière —la «fossilisation complète»— d'un tel être, même sous forme d'empreinte. Les os, en nous laissant leurs moulages dans les trois dimensions, nous livrent leur anatomie bien mieux qu'on ne l'obtiendrait par exemple aux rayons X, sous un faisceau vertical (Fig. 4).

La colonne vertébrale (8 cervicales, 16 dorsales, 3 sacrales, 34 caudales —sur un total primitif de 36 à 37—) est vue à partir de la ceinture scapulaire ventralement, ou plus précisément de façon ventralo-sénestre, les corps vertébraux pointant passablement vers l'observateur. Malgré le rabaissement plastique actuel sur place de la cage, on voit s'élever de part et d'autre de la colonne, à peu près dans l'orientation qui était la leur au vivant, les 14 paires de côtes. La partie distale des côtes les plus antérieures se porte résolument vers l'arrière; les côtes postérieures obliquent de moins en moins; et les toutes dernières n'obliquent plus du tout, elles demeurent dans un plan perpendiculaire à l'axe central et elles sont beaucoup plus courtes. On a chez *Aptenodytes* (Fig. 5) ou les Passériformes une disposition analogue. Les Reptiles gardent classiquement toutes leurs paires de côtes orientées dans une suite de plans parallèles les uns aux autres. Ce fait

reste typique chez les Diapsides, tant Lépidosauriens qu'Archosauriens, même chez des bipèdes aussi francs que les Coelurosauriens.

Chacune des 11 premières paires de côtes ainsi tournée vers l'arrière s'élargit distalement, puis entre en contact avec le vaste système des gastralialia que l'on voit au premier plan. Cela se fait au travers d'une sorte de zone ou plaquette cartilagineuse qui n'est pas sans évoquer, au moins par sa place, ce que sera le *processus uncinatus*. Les gastralialia sont nombreux et très fins (33 paires, soit 3 par côte de part et d'autre, —les dernières côtes raides n'ayant pas de gastralialia—). D'un peu plus bas ventralement que la zone précitée, les gastralialia repartent à peu près à angle droit pour venir se fusionner sagittalement deux à deux sur l'axe ventral de la cage thoraco-abdominale. Les paires de gastralialia les plus antérieures s'y rencontrent sous un angle aigu dont la pointe pénètre jusqu'à l'intérieur de la région sternale qu'elles renforcent. Les paires de gastralialia postérieures entrent en contact sous un angle de plus en plus obtus. Cet angle se renverse finalement légèrement dans la région abdominale, beaucoup plus souple. La première paire de gastralialia, c'est-à-dire la plus antérieure de toutes, est intégrée par sa pointe dans la plaque cartilagineuse épaisse du sternum. En fait, toutes les 9 premières paires, formant les triades rattachées aux premières côtes, paraissent avoir été elles aussi englobées, au moins par leur angle de rencontre sagittal, dans la zone sternale. Il semble qu'il y ait eu une prolongation postérieure triangulaire souple, elle aussi cartilagineuse, à cette plaque sternale (Fig. 4). Une telle structure seule paraît pouvoir expliquer le maintien en place aussi fidèle de toutes ces paires de gastralialia, de forme complexe, les unes par rapport aux autres. On a aujourd'hui une conformation assez équivalente chez *Aptenodytes* (Fig. 5). Chez une forme juvénile de ce dernier en effet, ce même prolongement cartilagineux du sternum vers l'arrière contient une série d'ébauches de fins gastralialia, complètement fusionnés sagittalement dans la masse cartilagineuse (Fig. 5).

La plaque sternale à proprement parler est plus épaisse. Elle oblitère un peu les premières vertèbres dorsales sur l'holotype. Elle s'élargit rapidement à l'avant en direction du bouclier thoracique constitué de part et d'autre par les coracoïdes étalés. Cette protection thoracique s'achève du côté externe ou parasagittal aux cavités glénoïdes de l'humérus qui paraissent orientées vers l'extérieur (Fig. 4). C'est d'une localisation antérieure aux glénoïdes, c'est-à-dire des abords même de la furcula, que semblent partir des scapulaires tout-à-fait filiformes, disposés parallèlement à la colonne à la manière des Oiseaux actuels.

La ceinture scapulaire paraît ainsi élevée pratiquement jusqu'autour du plan-même de la colonne vertébrale; et non pas rabaisée dans un plan typiquement ventral comme on le constate chez à peu près tous les Reptiles existants, à commencer par les Diapsidés (les Lépidosauriens comme les Archosauriens). On sait du reste combien le scapulaire, puissant et oblique chez pratiquement la totalité de ces Reptiles, rabaisse en conséquence la triple articulation scapula-coracoïde-humérus dans une direction ventrale, vers le sol, chez les Théropodes, et avant eux déjà chez les Pseudosuchiens bipèdes. Chez l'ensemble des Oiseaux, on a l'inverse. Les Archaeornithes, il faut le dire en passant, paraissent, à ce point-de-vue encore, proches des Archosauriens, plus que ne l'est *Cosesaurus* (FIVETEAU, 1955, p. 1015; PORTMANN, 1950, p. 81).

La furcula de *Cosesaurus* est rectiligne, au moins vue en projection sur

un plan horizontal. Elle devait être en forme de «V» peu fermé. Sur l'hotype, sa symphyse sagittale paraît avoir été cartilagineuse, comme celle de jeunes Oiseaux actuels (PORTMANN, 1950, p. 82). (Fig. 4).

La crête sternale connaît une forte extension dans le plan sagittal; elle est bordée d'un bréchet ossifié en forme d'arc de cercle (Fig. 4). Cette conformation révèle ainsi le développement considérable pris chez *Cosesaurus* par les muscles pectoraux qui servaient à mouvoir les bras (ELLENBERGER & VILLALTA 1974 A; pl. I).

Bien que relativement courts, les bras devaient avoir une mobilité exceptionnelle —ce que corrobore du reste l'orientation externe des glénoïdes.

Les mains sont de leur côté très allongées par rapport tant au stylo-pode qu'au zeugopode, avec, déjà, une certaine réduction de la formule phalangienne (de type 1-2-3-3-1 ?). Il se détache des premiers segments du bras, de petits alignements presque parallèles et pointant vers l'avant, aussi bien pour le bras droit que pour le gauche (superposé on le sait à la cage thoraco-abdominale). Ces alignements dont l'analyse est encore difficile pourraient représenter selon l'avis de DE VILLALTA (rens. oral, 1975) une sorte de phanère particulier accompagnant le bras. Un tel éventail pouvait servir d'accélérateur à la marche (Fig. 1).

Pour le train arrière, il faut remarquer le caractère original lui aussi de la ceinture pelvienne. Le pubis pointe vers l'avant avec une apophyse secondaire dirigée un peu du côté interne. Les terminaisons distales de ces apophyses demeurent en position exceptionnellement éloignées l'une de l'autre. Un tel trait peut se retrouver chez certains Reptiles (Iguanidés); mais il se retrouve curieusement aujourd'hui chez les Oiseaux, sous la forme de l'os qui chez eux double du côté interne le processus pectinéal typique de la Classe (Fig. 7). A l'arrière de ce pubis —il mérite de ce fait l'appellation de pré-pubis—, paraît un post-pubis fin et allongé. Ce post-pubis est, un peu comme le scapulaire à l'avant, grêle et orienté à peu près parallèlement à la colonne. Ce dernier trait différencie à nouveau *Cosesaurus* de la quasi-totalité des Reptiles connus de la même époque (Fig. 8, 9, 10, 11).

Les ilions se terminent à l'avant par des lobes au profil arrondi et qui s'étalent vers la surface dorsale du corps (Fig. 6). Il est difficile de trouver des parallèles à une telle disposition au sein du monde Reptilien classique (Fig. 8 ss.). Ces ilions ressemblent par leur forme à ceux de l'actuel *Gallus* (Fig. 7).

Les ischions se dressent verticalement par rapport au plan de fossilisation de l'animal. Au lieu de connaître ventralement une symphyse, ces ischions se développent dans des directions pratiquement parasagittales, pour s'y terminer, semble-t-il, par un peu de cartilage. Cette nouvelle disposition ne se retrouve également, pratiquement, chez aucun Reptile classique (figure 6). Elle évoque un peu celle du monde Avien (Fig. 7); l'on sait du reste comment chez les Oiseaux, les ischions restent longtemps distalement cartilagineux, au cours de leur ontogénèse (PORTMAN, 1950, p. 82).

Les membres postérieurs sont beaucoup plus allongés que les membres antérieurs et se terminent par un autopode ici encore à 5 doigts mais dont la formule phalangienne est de façon typique: 1-2-3-4-2 (Fig. 12). Cette disposition de l'autopode postérieur n'est pas certes sans rappeler celle de nombreux groupes du Permo-Trias. L'Oiseau Cormoran actuel en a conservé la même structure, avec la seule perte du V<sup>ème</sup> doigt; mais chez lui les doigts I-II-III-IV

sont restés dans le même ordre croissant, comme chez les Reptiles primitifs, et comme chez *Cosesaurus*.

L'on peut remarquer sur l'hotype que les cinq doigts du pied (*pes*) sont liés entre eux par une palmure; à la fossilisation elle s'est ratatinée avec une adduction de l'acropode et du métapode (Fig. 12). Au vivant cette palmure devait, en s'étalant, permettre à l'animal de courir sur une surface humide, voire même carrément mouillée, si ce n'est sur l'eau, vue sa légèreté très grande. C'est ce que peuvent faire à l'envol, ou à l'atterrissage, de nombreux palmipèdes actuels, malgré une lourdeur dépassant de loin celle de *Cosesaurus*. L'analyse indique chez *Cosesaurus* un certain degré de plantigradie; la palmure s'étendait jusqu'au métatarse un peu à la façon du pied de l'actuel *Aptenodytes* déjà cité.

L'appendice caudal de *Cosesaurus* est immensément allongé. Il comprend 34 vertèbres visibles. La forme de la queue montre qu'il fallait en compter environ 3 ou 4 de plus, en dehors des limites de la plaquette qui porte l'empreinte. Cette queue est accompagnée, de part et d'autre de l'axe vertébral, d'une série d'alignements indépendants les uns des autres. Ces traînées en divergent à 30° ou 40° vers l'arrière, de façon plus ou moins irrégulière (entrecroisements locaux). Elles se prolongent distalement de manière de plus en plus floue jusqu'à un contour faiblement marqué et faiblement lobé situé très loin de l'axe (Fig. 1, Fig. 13). L'ensemble de cette plume, observée par sa face ventrale, revêt une forme assez comparable à celle de la queue des Archacornithes pour toute sa partie distale. Mais sa portance commence chez *Cosesaurus* dès le niveau des vertèbres proximales de la queue. L'on y note une zone de portance déjà efficiente, bien que beaucoup plus étroite. La queue partiellement traînante des divers Proto-aviens repérés ichniquement dans le Trias supérieur du Stormberg (Carnaviens) pouvait offrir un aspect analogue, quoiqu'en plus pesant, peut-être à la manière des Archaeornithes.

La queue de *Cosesaurus*, beaucoup plus longue et beaucoup plus légère que celle de ces derniers, devait être munie dans son ensemble d'un rôle de portance exceptionnel. Elle devait permettre à l'animal, dans sa course accélérée sur le sol humide ou sur l'eau, de voler au dessus de cette surface sans s'y enfoncer ou s'y trouver noyé. Les puissantes attaches musculaires des 11 premières vertèbres de la queue montrent l'importance très grande des mouvements de cette queue, tant dans un plan horizontal que dans un axe vertical. Il faut noter qu'à partir de la 12<sup>ème</sup> toutes les vertèbres caudales distales de *Cosesaurus* deviennent soudées pour ne plus finalement former qu'un axe unique (Fig. 1). C'est ce que l'on voit chez des Lépidosauriens arboricoles ou chez *Iguana*; mais c'est ce que l'on voit aussi, à partir de la 7<sup>ème</sup> à 10<sup>ème</sup> ou 11<sup>ème</sup> vertèbre chez les Oiseaux, où le pygostyle rigide, raccourci, porte l'ensemble du système des rectrices gouvernant l'orientation de l'animal (Fig. 7). Chez les Archaeornithes les caudales restent libres.

Il convient encore de remarquer chez *Cosesaurus* l'absence de chevrons ossifiés. Tous les Reptiles existants possèdent en principe à la queue une série de chevrons ou arcs hémaux ossifiés qui s'y étendent du côté ventral. Il n'y a pas chez le petit bipède de Montral d'arcs hémaux, hormis en leur lieu et place de petites masses fluctuantes, oblongues, irrégulières, et sans doute cartilagineuses, et dont la vue cavalière permet l'observation (Fig. 13). Une telle absence de chevrons ossifiés est également caractéristique, on le sait, des Oiseaux actuels. Les Archaeornithes possèdent quant à eux des

chevrons Reptiliens, ossifiés, et développés en arcs de cercle étirés longitudinalement sous la queue.

En complément aux structures tertiaires et secondaires qui paraissent escorter les bras relativement courts, et en plus de cette très longue queue porteuse, il convient de mentionner chez *Cosesaurus* les phanères accompagnant la cuisse et la jambe; on les voit un peu plus distinctement du côté du genou gauche que du genou droit (Fig. 12). Ces structures ne sont pas sans rappeler des duvets. On en aperçoit d'autres, qui se terminent en forme de petits arcs de cercle, le long du flanc gauche de l'animal (Fig. 14).

Nous en venons finalement pour terminer au cou et à la tête qui méritent à eux seuls une étude.

Le cou est très souple et montre des vertèbres beaucoup plus allongées que celles du reste du corps (7 vertèbres cervicales à la suite d'un apparent atlas-axis fort télescopé dans sa longueur). De ces diverses vertèbres partent du côté ventral du cou des paires de côtes cervicales extrêmement grêles. On en constate de relativement semblables au cou de *Macrocnemus*, et surtout de *Protorosaurus*. Les crêtes neurales rappellent plus celles de ce dernier, dont on ignore malheureusement l'anatomie du crâne. On décèle des ressemblances plus lointaines avec *Prolacerta*, tant pour la forme des vertèbres que pour ces petites côtes. Chez *Cosesaurus*, elles tendent à renforcer d'une manière particulièrement efficace le cou cambré, redressé dorsalement: malgré leur grande longueur (elles équivalent chacune au triple de la longueur d'une vertèbre), elles ne se resserrent jamais contre les vertèbres. L'on aperçoit vers la base du cou quelques éléments trachéens (anneaux ?); ils sont contigus aux vertèbres, ventralement, à l'approche du sternum.

Une analyse détaillée du crâne sera donnée ailleurs. L'étude de la morphologie crânienne peut être entreprise d'une manière assez approfondie, grâce à la vue cavalière qui nous en est offerte, et du fait qu'il n'y a pas eu de déformation dans sa silhouette primitive. L'orientation du crâne dans une perspective semi-latérale donne accès à peu près à tous les plans de son architecture.

Les orbites sont véritablement immenses (Fig. 2 s., 20 s.). Au premier plan, l'orbite gauche fortement dessinée, et au deuxième plan en contrebas l'orbite droite dont la bordure interne est ornée de quelques festons. A mi-distance entre les deux orbites, une avancée sagittale en biseau paraît représenter la terminaison antérieure de la boîte cérébrale. La voûte crânienne, à l'arrière, est élevée, spacieuse et de forme sphéroïdale, à la manière des Oiseaux actuels.

Il n'y a pas de fosse supra-temporale telle que la portent la plupart des Reptiles du Trias. Cette non-ouverture de la fosse temporale, qui est remplacée par une simple zone dépressionnaire estompée, nous apparaît un caractère primitif. Cela fait remonter très probablement les origines de cet animal et de sa lignée non pas seulement au Trias, mais sans doute à certains groupes du Permien, peut-être pas très éloignés de *Araeoscelis*, de *Bolosaurus*, ou même des Captorhinomorphes. L'anatomie crânienne de *Petrolacosaurus* comme aussi d'une autre manière celle de *Mesosaurus*, tous les deux du Carbonifère ou de ses limites supérieures, se révèle un peu comparable à la sienne, pour cette absence probable de la fosse comme pour l'anatomie de la base du crâne. En fait les deux simples dépressions supra-temporales que porte *Cosesaurus* sont disposées dans des plans parasagittaux et sont séparées chez lui par toute la largeur de la voûte du crâne. C'est l'inverse

de ce que l'on constate chez à peu près tous les Reptiles classiques (Fig. 2, 3).

La fosse infra-temporale, en contrebas de l'arc squamoso-postorbitaire, est remplacée à l'avant de l'os carré par une zone vide au travers de laquelle on aperçoit l'alisphénoïde et, à l'avant, l'une des branches du jugal. Elle est bordée à l'arrière par cet os carré à la forme très spécifique en «Y», dressé verticalement, et dont la branche postérieure s'articule sur le squamosal, la branche antérieure restant libre du côté de la fosse (Figs. 2, 3, 20). Or simultanément cette fosse infra-temporale bien particulière est limitée à sa base, soit en contrebas du plan du palais, et même de celui de la dentition, par une sorte de tige un peu striée qui prolonge le jugal vers la base du carré. Un tel quadratojugal, dont l'analyse est assez difficile, apparaît d'un intérêt très grand (Figs. 2 s., 20 s.). Car il rappelle ce que l'on a chez les Oiseaux, et aucunement chez les Reptiles connus jusqu'à présent. Ce n'est que très indirectement que les Archaeornithes esquissent une telle structure (PORTMAN, 1950, p. 99).

Il est probable que l'on a affaire là à un type de kinétisme crânien tout-à-fait spécial au Trias. Le carré, dont l'articulation sur le squamosal est assez bien visible, était certainement mobile. Or la tige jugalo-quadratojugale paraît articulée de son côté à l'avant sur le maxillaire, et était certainement kinétique elle aussi (Figs. 2 s., 20 s.). Le nasal et le lacrymal sont suffisamment fins devant les orbites pour fournir ainsi au crâne non seulement un kinétisme assez classique dans le sens transversal (ptérygoïdes, comme chez les Squamates), mais aussi un kinétisme élaboré dans le sens longitudinal (avant-crâne, bec, comme chez les Oiseaux. OEHMICHEN, 1950, p. 125. PORTMANN, 1950, p. 100).

Aucune forme de kinétisme de cet ordre ne se rencontre chez les Archosauriens, y compris les Pseudosuchiens. Le kinétisme des Lépidosauriens apparaît nettement différent, avec la constante immobilité de l'avant-crâne. Cette forme complexe de kinétisme, dont bénéficie *Cosmosaurus*, ne se retrouverait finalement de fait que chez les Oiseaux vrais du Crétacé supérieur. L'avant-crâne fort allégé du type montre par ailleurs, à la racine du bec, entre l'orbite et la narine externe, une petite fosse anté-orbitaire, distincte, mais qui paraît pratiquement jumelée à la narine. Ce fait se retrouve chez nombre d'Oiseaux (Figs. 2 s., 20 s.).

La mandibule est rectiligne et filiforme. Aussi bien le maxillaire et le prémaxillaire d'une part que le dentaire de l'autre portent de toutes petites dents coniques, dressées verticalement au nombre d'environ 30, isodontes, mais dont il est difficile d'apprécier la nature de l'implantation (Figs. 20, 21).

Grâce à la perspective oblique sous laquelle l'on aperçoit le crâne, un peu par dessous, l'on discerne entre les branches de la mandibule vers l'arrière une série des os du palais.

Entre les processus rétroarticulaires paraît un basisphénoïde propre, étalé largement comme chez les Oiseaux et comme on le voit déjà chez *Petrolicosaurus* (Gow, 1975, p. 120). Du rostre du basisphénoïde (parasphénoïde), à l'avant, se détache un processus basiptérygoïde assez fin qui vient se fondre à la partie à peu près médiane du ptérygoïde droit. La constitution de ce palais n'est pas sans rappeler ainsi d'assez près celle des Odontornithes paléognathes du Crétacé supérieur (GINGERICH, avis oral, 1975; ELZANOWSKI, note en cours, 1977).

Le foramen magnum se trouve situé particulièrement bas. Il tend à regar-



der presque ventralement à l'arrière du crâne sphéroïdal, par opposition avec la plupart sinon la totalité des Reptiles décrits au Permo-Trias.

L'on aperçoit un système hyoïdien assez complexe.

La tête de *Cosesaurus* porte une crête charnue à l'avant du bec. Au-dessus du frontal et plus encore du pariétal et de l'interpariétal, un certain nombre d'alignements orientés vers l'arrière peuvent correspondre à un type de phanères semblables à ceux que l'on discerne dans d'autres parties du corps.

Les traces de téguments ne sont jamais très marquées. L'on distingue nettement cependant la bordure charnue du dos, ou plus exactement du flanc droit de  $\frac{3}{4}$  (ELLENBERGER & VILLALTA, 1974 <sup>A</sup>, pl. II), le profil tégumenteux du thorax (Fig. 1), celui de la cuisse gauche (Fig. 12). Des traces de ligament sont visibles au bras droit. L'on discerne bien les tendons du capitis major à l'arrière des processus rétroarticulaires de la mandibule, comme aussi un certain nombre de ce qui paraît être les fibres annulaires du cou (Fig. 1). On trouve un parallèle possible à cette dernière conformation dans le *constrictor colli* actuel des Oiseaux (OEHMICHEN, 1950, p. 125 s.).

## II. CLASSIFICATION

On peut se demander en définitive comment *Cosesaurus* peut être classé au sein de la Systématique. C'est là un problème difficile. Un travail en cours, beaucoup plus conséquent (bientôt sous presse) reprend en détail les divers points soulevés par la présence de cette forme dès le Trias.

Ses caractères anatomiques, tant du point de vue ostéologique que du côté biologique (nature d'ensemble, légèreté de l'équilibre, téguments, phanères) le mettent à part des groupes connus actuellement.

Sur le planche en annexe (Fig. 15), nous proposons une nouvelle phylogénie pour l'origine de ce groupe, et éventuellement pour l'ensemble des Oiseaux.

Nous laissons les Archosauriens former leur sorte de gerbe évolutive à partir du Trias moyen (les Saurischiens, Ornithischiens, Ptérosaures, etc.). L'ensemble de ce buissonnement particulier se situe quelque peu sur la droite. En leur sein le sous-groupe des Coelurosauriens tend à se rapprocher évolutivement des Oiseaux vrais, mais sans doute par simple parallélisme adaptatif; les Ornithomimidés en particulier, par exemple, chez qui la fosse supra-temporale disparaît derrière le squamosal (LAPPARENT & LAVOCAT, 1955, p. 802).

Les Archacornithes, n'ayant jamais connu à notre avis l'ouverture de la fosse supra-temporale, ne pourraient être placés au sein des Archosauriens, qui sont des Diapsidés francs. Il faut en pointillé voir une origine beaucoup plus ancienne à ce groupe, qui est du reste muni de ptérylose.

Juste à la gauche des Archacornithes sur le tableau, nous plaçons *Cosesaurus*, et peut-être avec lui les Oiseaux. Il serait séduisant de pouvoir replacer sur ce tableau les Proto-avies du Trias supérieur du Stormberg, connus ichniquement à cette heure.

Tout-à-fait sur la gauche du tableau, nous plaçons, en dehors des Tortues anapsides, les Lépidosauriens ou Diapsides incomplets: Eosuchiens, Rhynchocéphales, Squamates. *Longisquama* à notre avis devait, de par sa ceinture scapulaire, se placer de côté-là, et non pas du côté des Pseudosuchiens.

Au Permien, donc sensiblement avant l'âge de *Cosesaurus*, tout un foisonnement évolutif s'était fait jour. Nous n'en connaissons encore qu'une

faible partie par l'ostéologie. Divers types de crânes peuvent cependant évoquer dès cette heure, bien qu'indirectement, celui de *Cosesaurus*. Il faut citer *Bolosaurus*, et à un moindre degré *Araeoscelis*, comme plus tard *Plesiosaurus* (voir le tableau). Dans un tout autre domaine, il faut mentionner les Ichthyoptérygiens, qui ont proliféré dès le Trias (remarquer le crâne de *Mixosaurus* par exemple). Dès les limites Carbonifère-Permien, *Mesosaurus*, beaucoup plus ancien, montrait déjà précocement une barre jugalo-quadratojugale assez analogue à celle de *Cosesaurus*. C'était peut-être aussi le cas dès cette époque de *Petrolacosaurus*, arboricole possible, en tout cas trouvé dans une lagune entourée d'au moins 40 espèces de plantes et d'arbres du Carbonifère, et dont il serait intéressant de connaître la nature du quadratojugal (PEABODY, 1952).

A tous ces animaux, que nous situons à peu près vers le centre du diagramme évolutif, il faudrait tenter d'insérer deux formes à la place contestée, mais intéressantes pour nous. Ce sont d'abord les Macrocnémidés du Trias moyen du Tessin, dont on ne sait toujours pas aujourd'hui la nature exacte du quadratojugal. Toutefois l'ouverture béante et la situation presque contigüe des fosses supra-temporales au sommet du crâne les éloignent sensiblement de *Cosesaurus*, malgré des analogies dans le squelette. *Protosaurus* apparaît plus proche; malheureusement, on ignore encore à peu près tout de son crâne, et de ses ceintures.

C'est du sein de ces groupes, et sans doute de ces buissonnements évolutifs, encore bien mal connus, qu'a du sortir à notre avis *Cosesaurus*, et peut-être l'ensemble de la classe avienne.

Il y a plus que vraisemblablement dans la ptérylose un héritage commun transmis à la fois à ce groupe, et à celui des Archaeornithes. Cet héritage de la ptérylose, comme l'héritage des poils pour les Mammifères, et celui des systèmes écailleux diversement élaborés chez les Reptiles, a fort bien pu trouver son origine et sa raison d'être dans les périodes froides du Carbonifère.

La glaciation de Dwyka, et probablement celle qui existait au pôle opposé à celui du Gondwana (logiquement en plein océan, d'où le manque de trace laissé par elle), ont pu remplir une place prépondérante dans la naissance des trois grandes classes actuelles de Vertébrés supérieures: Mammifères, Reptiles évolués, et Oiseaux.

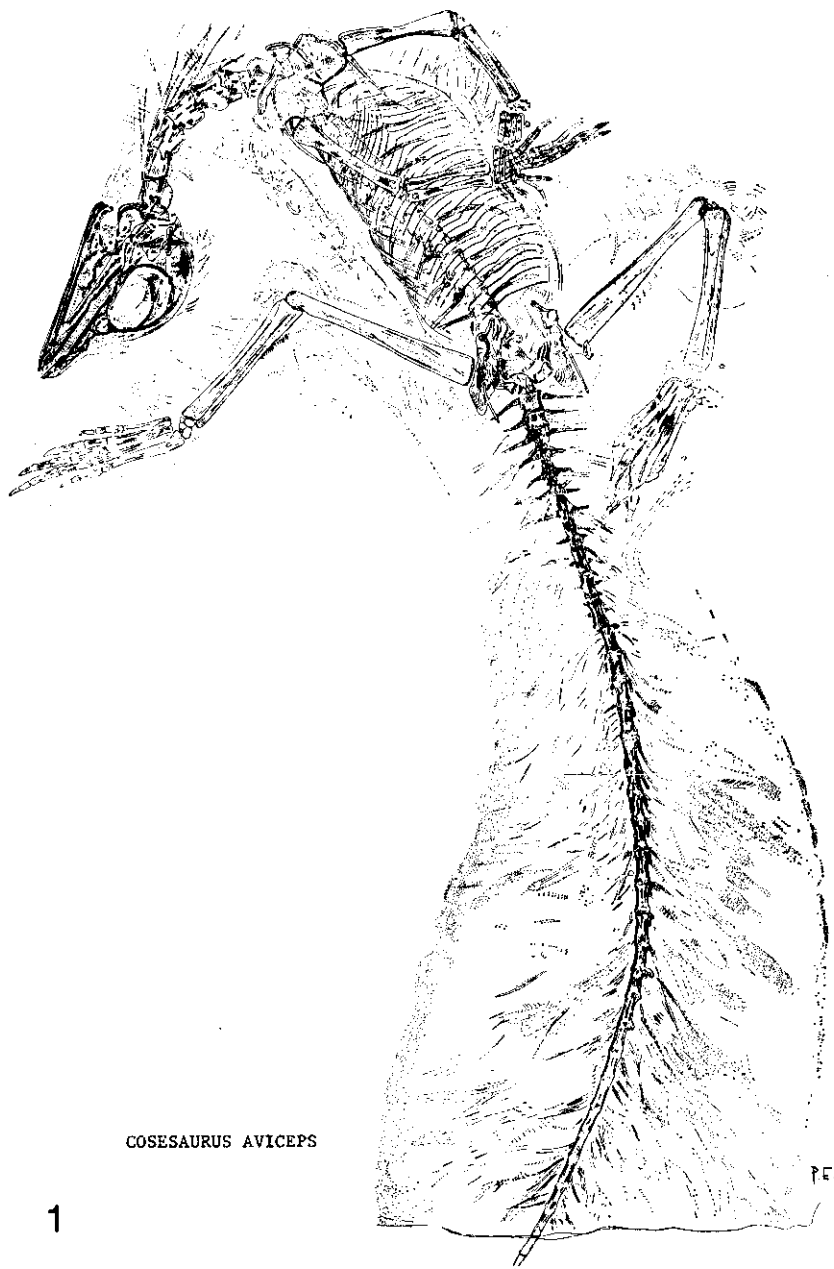
Le problème de l'origine des Oiseaux se trouve posé de façon tout-à-fait renouvelée, en tout cas, avec le fossile de Montral.

.....

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ELLENBERGER, P. & VILLALTA, J. F. DE (1974 a): Sur la présence d'un ancêtre probable des Oiseaux dans le Muschelkalk supérieur de Catalogne (Espagne). Note préliminaire. *Acta Geol. Hispánica*, Barcelona, t. IX, núm. 5, (15 nov. 1974), págs. 162-168, 2 pl.
- ELZANOWSKI, A. (sous presse, 1977): Skulls of *Gobipteryx* (Aves) from the U. Cretaceous of Mongolia. *Paleont. Polonica*, 37, part. VII.
- GALTON, P. M. (1970): Ornithischian Dinosaurs and the origin of Birds. *Evolution*, 24, págs. 448-462.

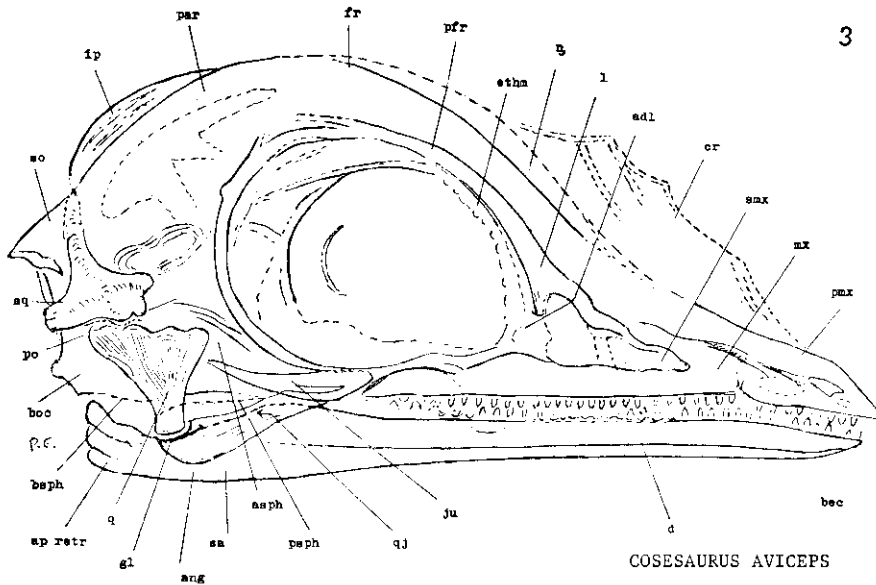
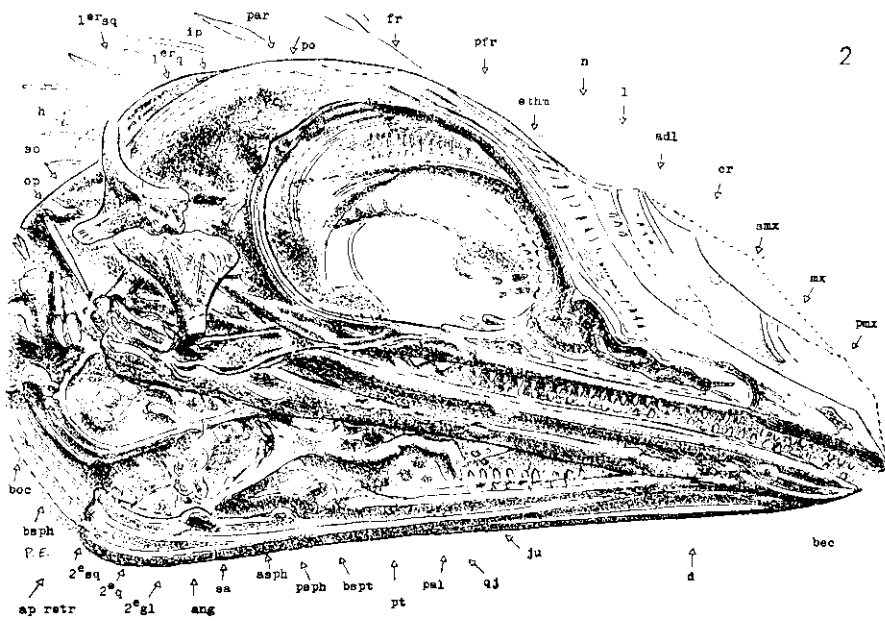
- GALTON, P. M. (1974): *Thescelosaurus neglectus* ... *Journ. of Paleont.* vol. 48, núm. 5, páginas 1048-1067.
- GOW, C. E. (1975): The Morphology & Relationships of *Youngina capensis* Br. and *Pro-lacerta broomi* Parr. *Paleont. afr.* 18, págs. 99-131.
- GREGORY, W. K. (1957): Evolution emerging. Amer. Mus. of Nat. Hist & Columbia Univ. MacMillan, New York, vol. I y II.
- I APPARENT, F. y LAVOCAT, R. (1955): Dinosauriens. In: Piveteau, 1955: *Tr. de Paléontologie*, Masson, París, t. V, págs. 785-962.
- LEHMAN, J. P. (1966): Actinopterygii. In: Piveteau, 1966: *Tr. de Paléontologie*. Masson, París, tomo IV, págs. 1-242.
- OEMICHEN, E. (1950): Musculature de l'Oiseau. In: Grassé, 1950: *Tr. de Zoologie*, Masson, París, t. XV, págs. 108-130.
- OSTROM, J. H. (1973): The Ancestry of Birds (Coelurosaurian). *Nature*, vol. 242, núm. 5.393, página 136, only.
- OSTROM, J. H. (1974): *Archaeopteryx* and the origin of Birds. *Biol. Journ. Linnean Soc.*, London, 8, páginas 91-182, 36 fig.
- PEABODY, F. E. (1952): *Petrolacosaurus kansensis* Lane, a Pennsylvanian Reptile from Kansas. *Vertebrata*, Univ. Kansas Paleont. Contr., art. 1.º, págs. 1-41, pl. 1-3, fig. 1-11.
- PEYER, B. (1937): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XII. *Macrocnemus bassanii* Nopc. *Abh. Schw. Palaeont. Gesell.*, Basel, Bd. LIX, serie Zool. núm. 54.
- PIVETEAU, J. (1955): Oiseaux. In Piveteau, 1955: *Tr. de Paléont.*, Masson, París, t. XV, páginas 994-1091.
- PORTMANN, A. (1950): Squelette (des Oiseaux). In Grassé, 1950: *Tr. de Zoologie*, Masson, París, t. XV, págs. 78-105.
- SAINT-SEINE, P. DE (1955): Saurpterygia. In Piveteau, 1955: *Tr. de Paleont.*, Masson, París, t. V, págs. 420-458.
- VIA, L. y VILLALTA, J. F. DE (1966): *Heterolimus gadeai*, nov. gen., nov. sp. représentant d'une nouvelle famille de Limulacés dans le Trias d'Espagne. *C. R. S., Soc. Géol. Fr.*, París, págs. 57-59, 1 fig.
- VILLALTA, J. F. DE y ELLENFERGER, P. (1974 b): Découverte dans le Trias moyen d'Espagne d'un Reptile présentant des caractères aviformes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CCLXXIX (16 déc. 1974), série D, págs. 1853-1854, 1 pl.



COSESARUS AVICEPS

1

Fig. 1. *Cosesaurus aviceps*. Vue d'ensemble: squelette et téguments



Le crâne:

Fig. 2 et 3. La crâne:

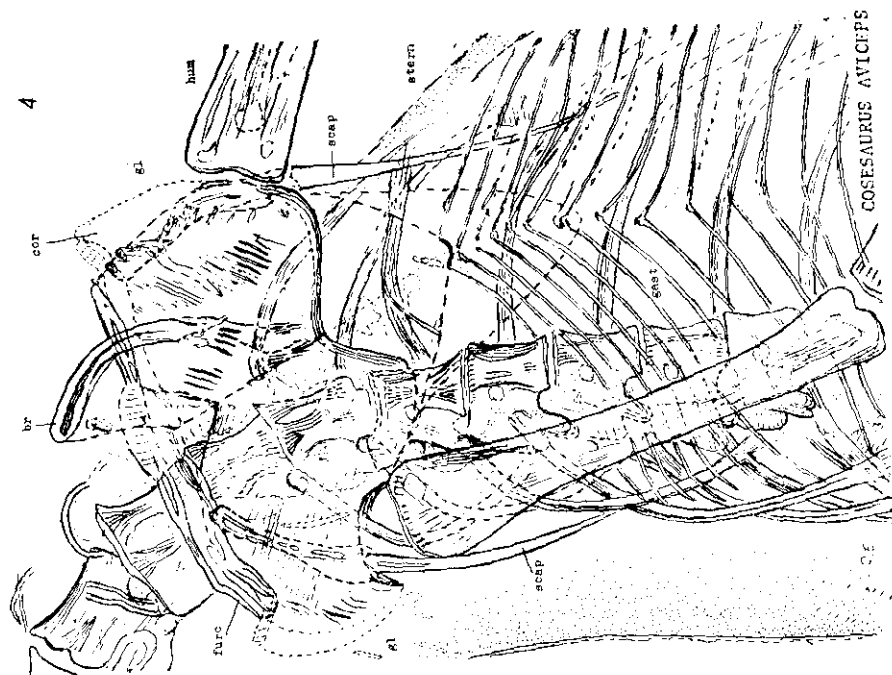
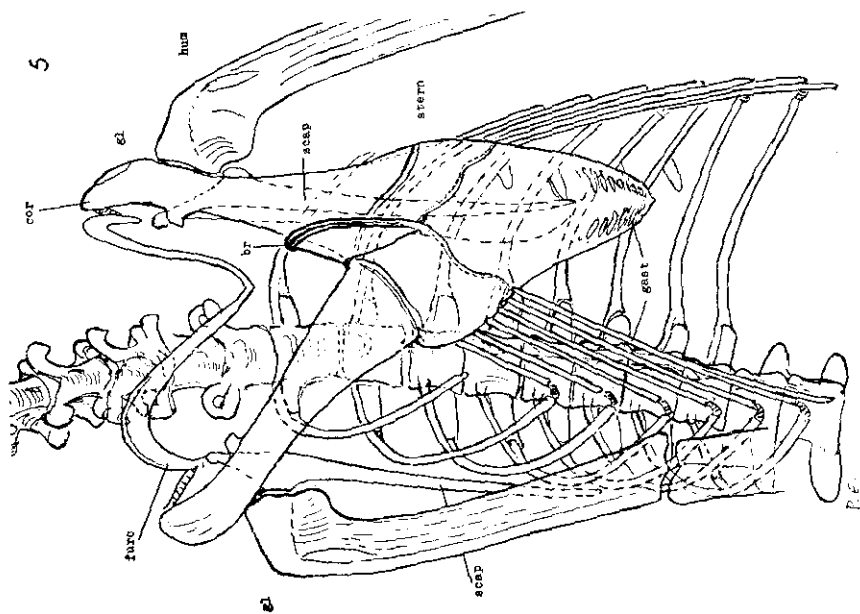
Fig. 2. Dessin en direct sur l'échantillon

Fig. 3. Le crâne redressé en profil horizontal

#### ABREVIATIONS

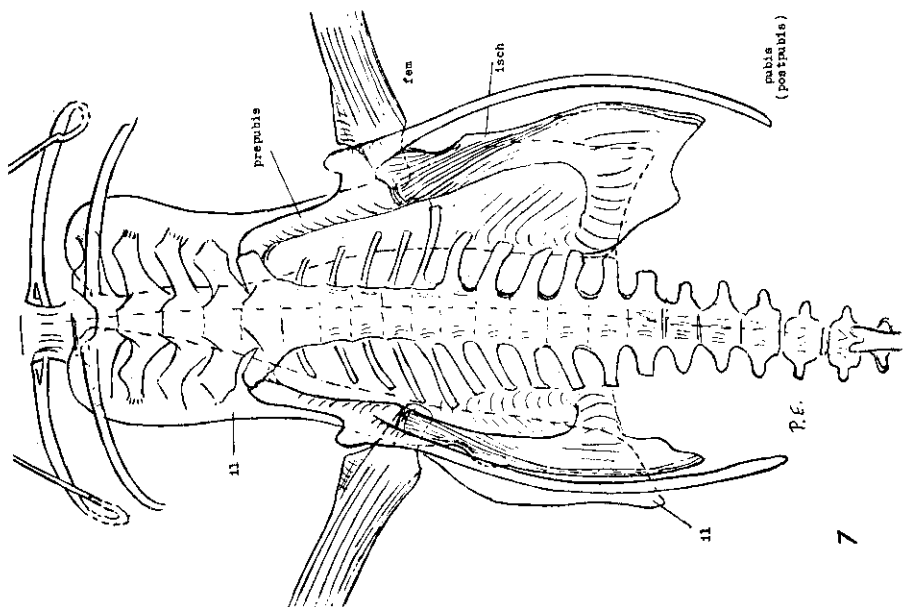
Fig. 2 y 3: *adl*, adlacrymal; *ang*, angulaire; *ap retr*, apophyse rétroarticulaire; *asph*, alisphénoïde; *boc*, basioccipital; *bsph*, basisphénoïde; *bspt*, processus basiptérygoïde; *cr*, crête; *d*, dentaire; *ethm*, ethmoïde; *fr*, frontal; *gl*, glénoïde; *h*, hyoïde; *ip*, interpariétal; *ju*, jugal; *l*, lacrymal; *mx*, maxillaire; *n*, nasal; *op*, opisthotique; *pal*, palatin; *par*, pariétal; *pfr*, préfrontal; *pmx*, prémaxillaire; *po*, postorbitaire; *psph*, parasphénoïde; *pt*, ptérygoïde; *q*, carre (1<sup>er</sup> = le plus proche; 2.<sup>e</sup> = celui de l'autre côté du crâne); *qj*, quadrotojugal; *sa*, surangulaire; *smx*, septomaxillaire; *so*, supraoccipital; *sq*, squamosal (même remarque que pour *q*).

Fig. 4 a 14: *a*, astragale; *br*, bréchet; *ca*, calcaneum; *cor*, coracoïde; *fem*, fémur; *fib*, fibula; *furc*, furcula; *gast*, gastralia; *gl*, cavité glénoïde de l'épaule; *il*, ilium; *isch*, ischium; *per*, peroné; *scap*, scapula; *ster*, sternum.

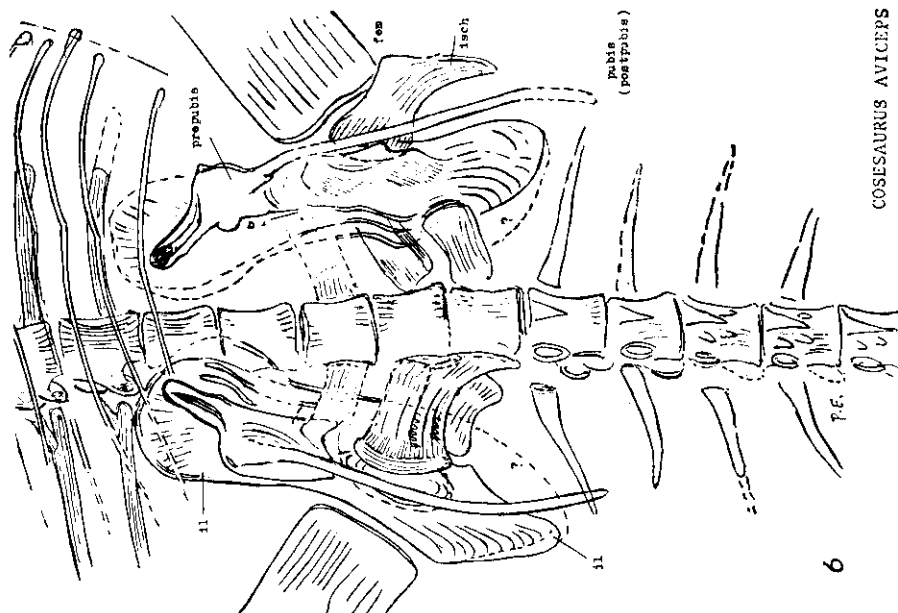


Ceintures scapulaires:

Fig. 4. *Cosesaurus aviceps*. Dessin en direct sur l'échantillon  
 Fig. 5. L'Oiseau actuel *Aptenodytes*. D'après nature, pour comparaison



7



COSESAURUS AVICEPS

6

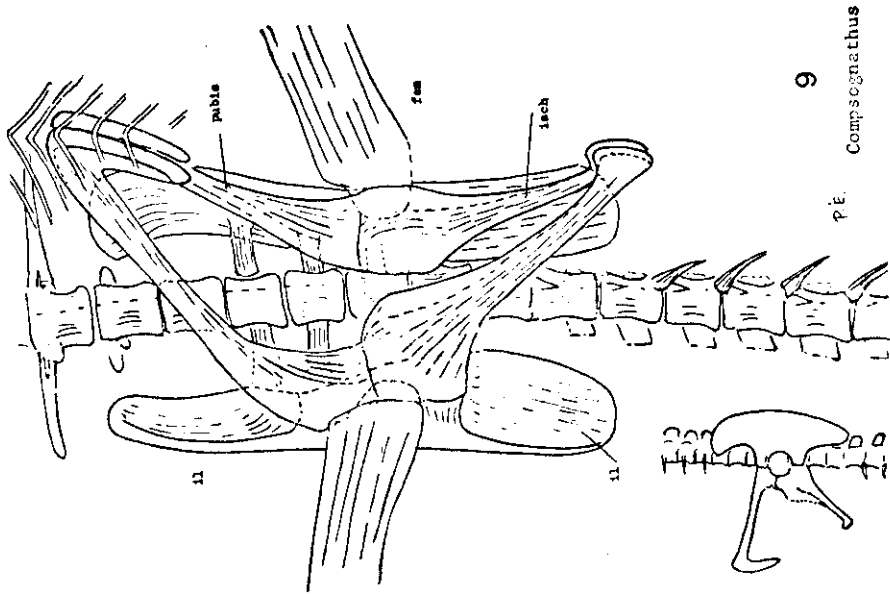
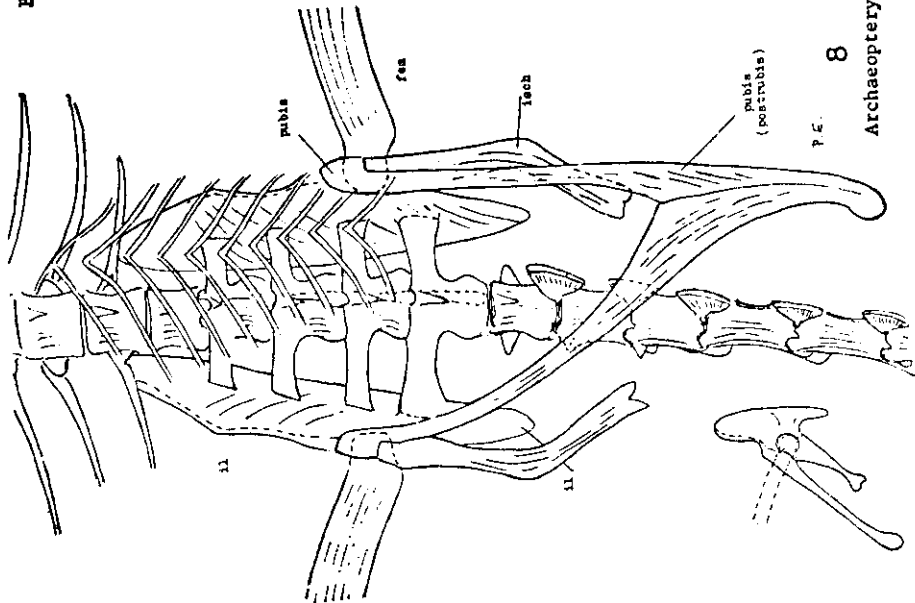
Ceintures pelviennes:

Fig. 6. *Cosesaurus aviceps*

Fig. 7. L'Oiseau actuel *Gallus*. D'après nature, pour comparaison (voir aussi Portmann, 1950, págs. 89)



BASSINS

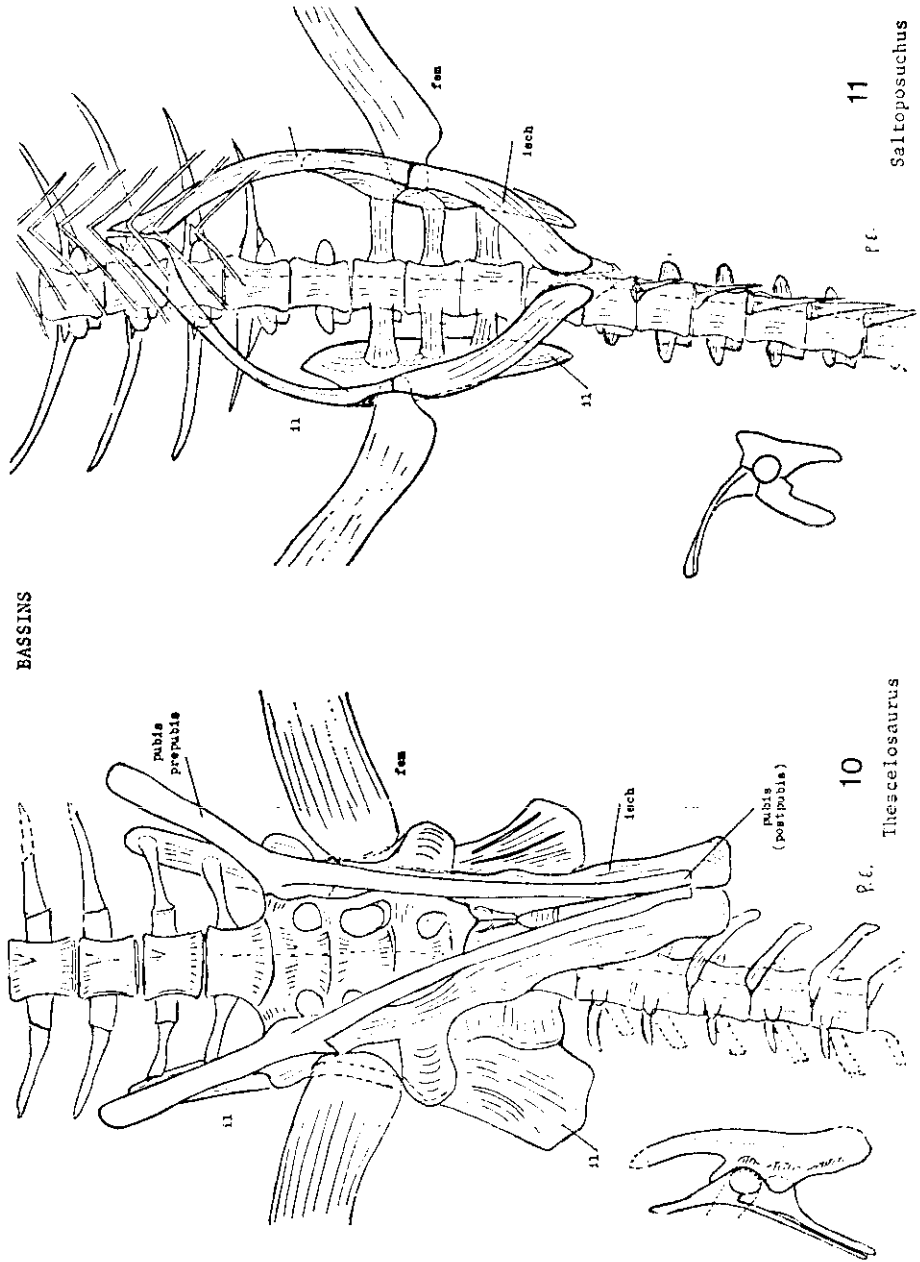


Ceintures pelviennes:

Fig. 8. Archaeornithe (d'après Portmann, 1950, pág. 81, pág. 89; et d'après le nouveau spécimen de Munich)

Fig. 9. Coelurosaurien (d'après spécimen de *Compsognathus longipes* et d'après Gregory, 1951, pág. 484 y siguientes. Voir aussi *Compsognathus corallestris* Bidar y all.)

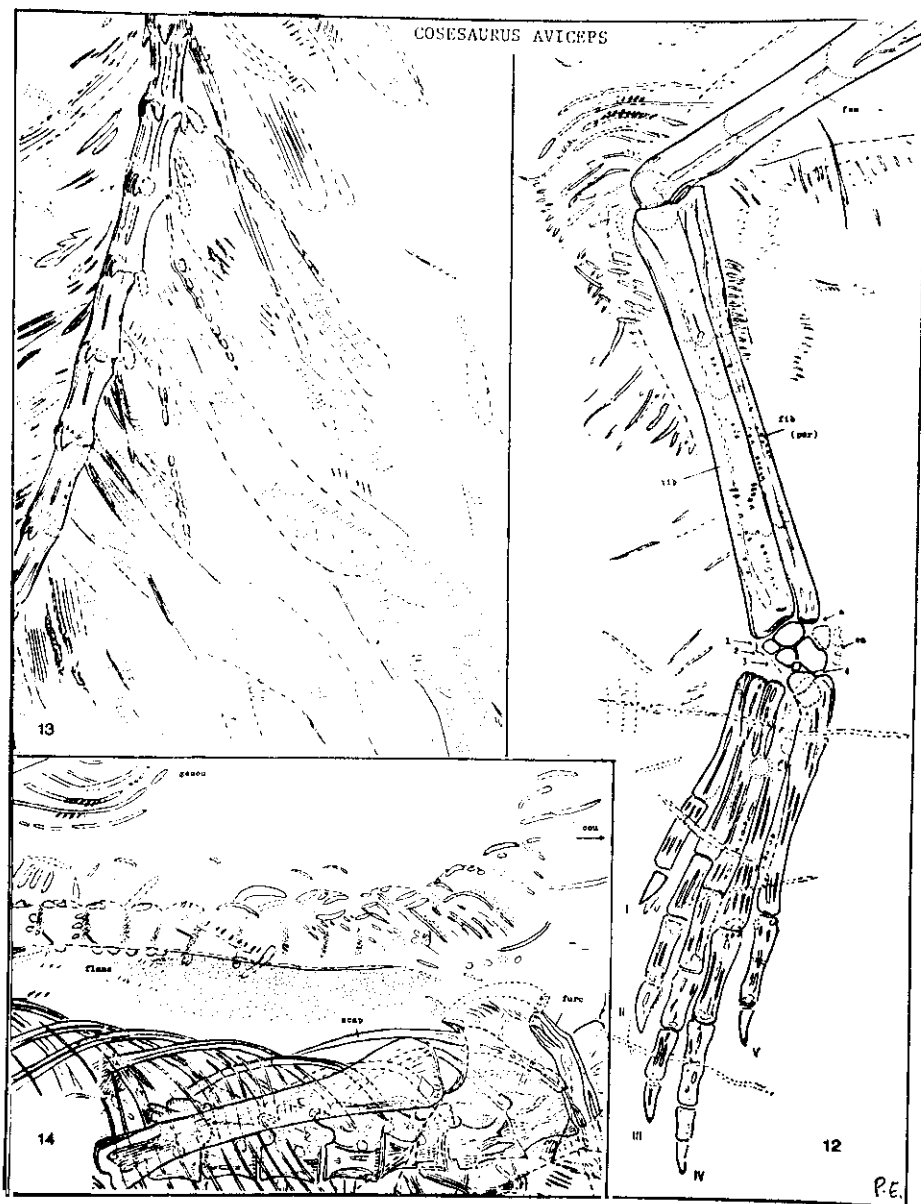
BASSINS



Ceintures pelviennes:

Fig. 10. Ornithischien (*Thescelosaurus*; d'après Galton, 1974)

Fig. 11. Pseudosuchien (*Saltoposuchus*; d'après Gregory, 1957 et divers auteurs dont Huene, Romer, Hoffstetter)



*Cosesaurus aviceps*. Téguments et phanères:

- Fig. 12. Patte arrière (pes) et genou gauches
- Fig. 13. Queue et système des phanères (22 à 29<sup>e</sup> caudales)
- Fig. 14. Phanères du flanc gauche

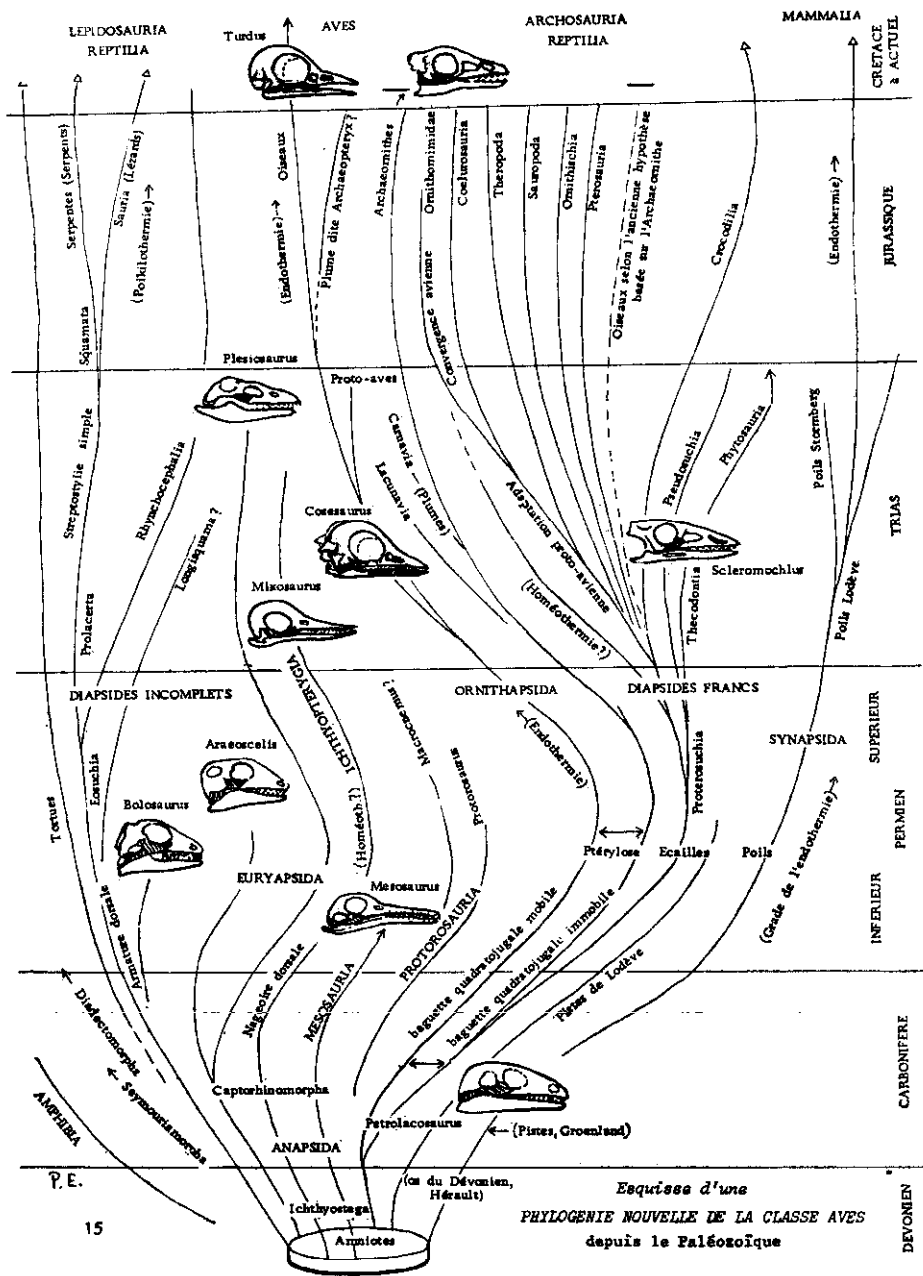
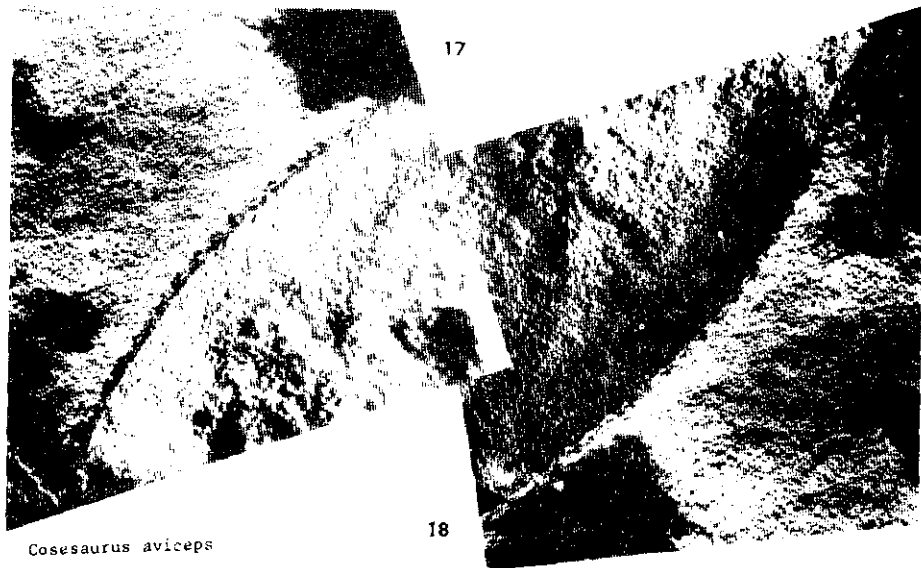
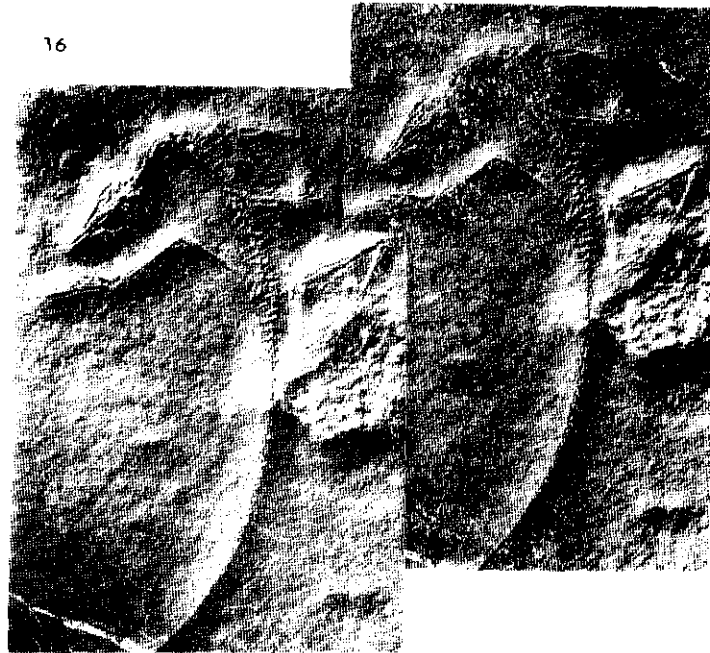


Fig. 15. Arbre phylogénique nouveau



Planches photographiques. *Cosesaurus aviceps*:

Fig. 16. Stéréoscopie de *Cosesaurus* dans son ensemble

Fig. 17. Phanères de la queue en éclairage simple

Fig. 18. Phanères de la queue en double éclairage





C. aviceps

19

20



21

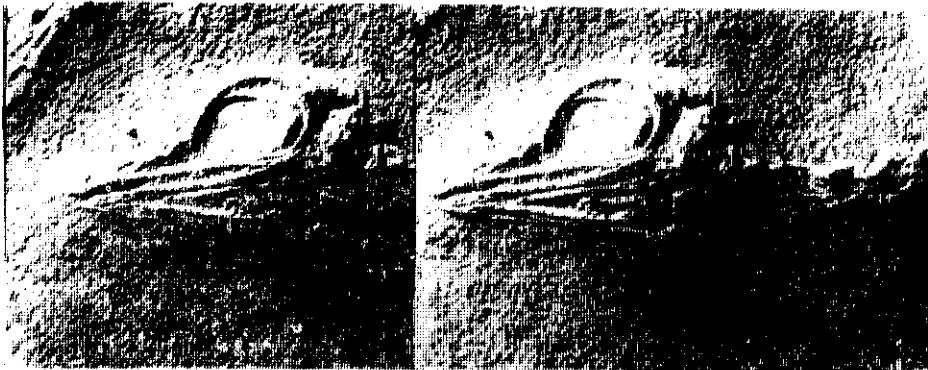


Fig. 19. Stéréoscopie du bassin

Fig. 20. Stéréoscopie de la tête dans le sens vertical (original, inversé)

Fig. 21. Stéréoscopie de la tête dans le sens horizontal (moulage)