

LES TRACES DE PAS D'AMPHIBIENS, DE DINOSAURES ET AUTRES REPTILES DU MESOZOÏQUE FRANÇAIS: INVENTAIRE ET INTERPRETATIONS

par

Georges GAND*, Georges DEMATHIEU* & Christian MONTENAT**

Avec les contributions de Marc DURAND, Michel LOPEZ, Monique VIANEY-LIAUD, Jacques GARRIC, Jacques SCIAU, Marc BÉCAUD, Alain MICHELIN, Gilbert BESSONNAT, Pascal BARRIER, Pierre FREYTET, Jean-Pierre PETIT, Max GRANCIER, Colette & Jeannot PICAUD

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	3
I. Introduction	4
II. Localisation, âge et contenu des gîtes fossilifères	6
A. Gîtes du Trias	6
1. Franche-Comté, Vosges et Alsace	6
2. Bourgogne (Auxois, Autunois, Côte châlonnaise, Mâconnais, Charolais) et Mont-d'Or-Lyonnais	6
3. La bordure cévenole: Ardèche et Gard	18
4. Les Grand-Causses	26
5. Provence et Alpes méridionales	31
6. Les Pyrénées	34
B. Gîtes du Lias: le Toulonnais, les Causses, le Quercy, le Périgord Vert et le Talmondaïs	34
1. la Région de Toulon et de Sanary-sur-Mer	34
2. Le Causse du Larzac et les Grands-Causses	34
3. Le Lias inférieur du Causse de Bédarieux	38
4. Le Lias inférieur du Causse Comtal	40
5. Le Sinémurien du Quercy oriental: région de Figeac	40
6. Le Lias inférieur du Périgord Vert: la Gironnette	42

Mots-clés: Traces de pas, vertébrés, Mésozoïque, France, inventaire, paléontologie, paléoenvironnements, stratigraphie.

Key-words: footprints, Mesozoic, France, inventory, palaeontology, palaeoenvironments, stratigraphy.

* UMR 5561 du CNRS: Biogéosciences, Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France).

** IGAL, Institut Polytechnique Saint-Louis, 13 Bd de l'Hautil, 95092 Cergy-Pontoise cédex.

Palaeovertebrata, Montpellier, 2007 (1-4): 1-149, 37 fig., 9 pl.

(Publié le 15 Décembre 2007)

7. Le Lias inférieur de la Vendée: région du Veillon	44
C. Gîtes du Jurassique Moyen	47
1. Le Causse du Larzac	47
2. Le Causse du Comtal	49
D. Gîtes du Jurassique Supérieur	49
1. L'Oxfordien supérieur de Loulle, près de Champagnole, dans le Jura	49
2. Le Kimméridgien de Cerin dans le Jura méridional	50
3. Le Tithonien de Coisia dans le Haut-Jura ou Jura Central	50
4. Le Tithonien du Quercy: région de Luzech-Crayssac	52
E. Gîte du Crétacé	52
III. Interprétation paléontologique	53
A. Les méthodes utilisées	53
B. Résultats	55
1. Les auteurs des traces chirothéroïdes: des Archosauria Crurotarsi	55
2. Les auteurs des traces <i>Rotodactylus</i> : des Dinosauriomorpha BENTON, 1985	59
3. Les auteurs des traces dinosauroïdes <i>Anchisauripus bibractensis</i> , <i>Coelurosaurichnus perriauxi</i> , <i>Coelurosaurichnus sabinensis</i> : des Dinosauriformes NOVAS, 1992	60
4. Les auteurs des traces dinosauroïdes tri ou/et tétradactyles de bipèdes du Trias supérieur et du Jurassique: des Dinosauria Theropoda et Ornithopoda	60
5. Les auteurs des traces de Dinosauriens quadrupèdes	66
6. <i>Pteraichnus</i> : empreintes de Pterosauria	68
7. <i>Herpetichnus</i> , <i>Chelonichnium</i> et <i>Saltosauropus</i> : ichnites de Chelonia	68
8. <i>Rhynchosauroïdes</i> : ichnites de Lepidosauria	68
9. <i>Procolophichnium</i> et <i>Circapalmichnus</i> : ichnites de petits Cotylosauria	69
10. Les auteurs des traces stégocéphaloïdes du Trias: des amphibiens probables	69
11. Traces théromorphoïdes d'attribution incertaine	69
12. Empreintes de microvertébrés ?	69
IV. Répartition stratigraphique des traces de pas	70
A. Conséquences paléontologiques et comparaison avec les données ostéologiques	70
1. Le Trias inférieur et moyen (Olénékien-Ladinien)	70
2. Le Trias supérieur (Carnien-Rhétien)	71
3. Le Jurassique inférieur (Hettangien-Toarcien)	74
4. Le Jurassique moyen (Bajocien-Callovien)	76
5. Le Jurassique supérieur (Oxfordien-Tithonien)	76
6. Le Crétacé	76
B. Les environnements et les milieux de vie des ichnopoïètes	77
1. Les caractères physiques et biologiques des milieux fréquentés	78
2. Signification des aires à empreintes de pas	88
3. La formation des traces de pas; rôle des cyanobactéries	92
C. Les traces de pas sont-elles des marqueurs stratigraphiques ?	93
1. Définition de l'ichnoespèce	93
2. Bilan et difficultés	100
3. Application: définitions d'ichnochronozones	102
V. Conclusions	103
Remerciements	106
Quelques lieux publics de conservation de traces de pas de vertébrés	106
Bibliographie	110
Légendes des planches	131

RESUME

Depuis le milieu du 19^{ème} siècle, des milliers d'empreintes de pas ont été observées dans les séries géologiques du Mésozoïque français. Toutes sont localisées dans le Trias et le Jurassique. Après un début prometteur, seulement quelques notes seront publiées dans la première moitié du 20^{ème} siècle, à la différence des USA et des pays de l'Europe de l'Ouest. Il faudra attendre les années 1950 pour qu'un renouveau se fasse jour et, ce sont aujourd'hui, près de 200 articles qui ont été consacrés aux ichnofossiles. L'abondance de la littérature, le regain d'intérêt des naturalistes pour l'étude palichnologique nous a décidés à rédiger un travail de synthèse qui débute par un inventaire stratigraphique dans lequel la localisation, l'âge et le contenu paléontologique des 180 sites fossilifères sont précisés. Après avoir rappelé les méthodes suivies, l'interprétation paléontologique des ichnites est ensuite abordée en détail et les résultats obtenus sont replacés dans la stratigraphie pour déduire l'évolution de la faune au cours du Mésozoïque. Les données ichnologiques, plus variées et plus riches dans le Trias et le Lias que celles relatives aux ossements, très rares pour les périodes considérées, sont très informatives. La riche ichnofaune du Trias moyen (Anisien-Ladinien) révèle ainsi l'existence de Cotylosauria, Lepidosauria, Crurotarsi avec les Rauisuchia, Ornithosuchidae, Crocodylia, de Dinosauromorpha et de "Prodinosauria": les Dinosauriformes dont les squelettes ne sont connus en Argentine qu'au Ladinien. La domination assez rapide des Dinosaures au cours du Norien est aussi bien montrée. La présence exclusive de leurs traces, longues d'une cinquantaine de centimètres dès la base de l'Hettangien, indique leur suprématie dans les milieux fréquentés. Les traces de pas caractérisent des milieux peu profonds situés entre les limites inter-supratidales et périodiquement exondés. Les études sédimentologiques et paléontologiques ont montré qu'il s'agissait de grands espaces côtiers lagunaires au Trias moyen, de plaines d'inondation à sebkhas au Trias supérieur, d'un immense "marais maritime caussenard" à dépôts calcaires finement laminés, stromatolithiques ou de plages de baies en Vendée, au Lias inférieur. Ce sont aussi des environnements laguno-saumâtres à lacustres au Jurassique moyen et de type lagon au Jurassique supérieur. De nombreuses mesures azimuthales ont montré que les animaux s'y déplaçaient dans des directions bien déterminées, pendant de longues périodes. Elles semblent avoir été imposées par la topographie des zones parcourues, relativement stable. La découverte de réseaux radiculaires et de petites empreintes de pas éloignées des bordures continentales, laisse à penser que les animaux vivaient à demeure dans ces paléoenvironnements ouverts où le taux de sédimentation était faible; ceci expliquant que leurs cadavres n'aient pas pu s'y fossiliser mais seulement leur empreintes de locomotion grâce à l'action des cyanobactéries dans la plupart des cas. A partir de la répartition verticale des ichnoespèces abondantes et variées, définies dans une conception statistique, donc avec des méthodes statistiques appropriées, explicitées dans ce travail, une palichnostratigraphie a été établie pour le Trias moyen. Elle est calée aussi grâce à une échelle palynologique. Bien que les ichnites soient aussi abondantes dans l'Hettango-Sinemurien des Causses et de Vendée, il n'a pas été possible, jusqu'ici, d'établir une quelconque zonation dans cette série. Mais il est vrai que l'ichnofaune y est peu diversifiée, réduite actuellement à une majorité de traces de pied tridactyles de Théroïdes dont l'autopode postérieur a peu évolué au cours du temps.

ABSTRACT

Since the 19th century, thousands of footprints were observed in the geological series of the French Mésozoic. All are located in the Triassic and Jurassic. After a promising beginning, in France, it is only a few papers which will be published in the first half 20th century, unlike the USA and of others countries of Western Europe. One ought to wait about 1950 for a revival and now they are nearly 200 papers which were devoted to the ichnofossils. The literature abundance and the renewed interest of the naturalists for the palichnologic studies decided to us to write a synthesis work. This one begins with a stratigraphic

inventory in which, localisation, age and paleontological contents of about 180 fossiliferous sites are specified. After having pointed out the followed methods, the footprints paleontological interpretation is then approached in detail and the results obtained are replaced in stratigraphy to deduce the fauna evolution during the Mesozoic. So, it appears that Ichnologic data, more varied and rich in the Triassic and Liassic than those relating to the bones, very rare for the considered periods, are very informative. The middle Triassic (Anisian-Ladinian), thus reveals Cotylosauria, Lepidosauria, Crurotarsi with Rauisuchia, Ornithosuchidae, Crocodylia and Dinosauromorpha more than the "Prodinosauria": Dinosauriformes whose skeletons are known in Argentina but only in Ladinian. The rather fast domination of Dinosaurs during Norian is also as well shown. The almost exclusive presence of their footprints, up to fifty cm long, in the Lower Hettangian indicates their supremacy in the environments. Footprints characterise not very deep life places located between inter-supratidal limits and often out of water. Sedimentologic and Palaeontologic studies showed that they were great coastal spaces during Middle Triassic, flood-plain with sebkhas while Upper Triassic, and a large "coastal marsh" in Grands-Causse during Liassic in which, mainly, fine stromatolitic layers were deposited. During the same period, bay beaches spread in Vendée. During the Middle Jurassic, they are also brackish to lacustrine environments and reefal lagoons in the Upper Jurassic. Numerous measurements of the footprints and trackways directions showed that the animals moved there in well defined directions, for long periods. They seem due to the palaeotopography of the life environments relatively stable. Also, the discovery of vegetal radicular networks and small footprints far away from the continental borderlands has suggested that the animals continuously lived in these palaeoenvironments, belonging to large ecosystems, where the sedimentation rate was weak. This explains that the bodies could not fossilize there but only their footprints through the cyanobacterial action in main cases. From the vertical distribution of different ichnospecies, defined with adapted statistical methods, explained in this work, a palichnostratigraphy was established for the Middle Triassic. Although the footprints are also abundant in Hettang-Sinemurian of "Grands-Causse" and the Vendée, it was not possible, up to now, to establish any zonation in this series; Probably because the palichnofauna is too little diversified there, currently reduced to a majority of Theropods II-IV tridactyl traces.

I. INTRODUCTION

Les premières traces de pas de vertébrés, celles de Dinosaures bipèdes, furent découvertes à South Hadley dans le Massachusetts vers 1800 par un jeune laboureur Pliny Moody. Un pasteur, à qui elles furent montrées, y reconnut les empreintes du Corbeau que Noé envoya à la recherche de la Terre promise (Hamblin, 1976). Puis d'autres ichnites (chélichnoïdes) furent mentionnées dans les Grès Rouges permien de Corncockle-Muir dans le Dumfriesshire d'Ecosse (Duncan 1828, Grierson 1828) et ensuite en Allemagne (*Cheirotherium*, Bernhardt 1834, Sickler 1834 in Winkler 1886), aux USA (New-England, Hitchcock 1836), en Angleterre (Winkler 1886). En France, les études palichnologiques débutèrent, au milieu du 19^{ème} siècle, avec Daubrée (1857, 1858a, b) et Gervais (1857) qui observèrent des traces de pas dans le Trias des Vosges pour le premier et le Lorraine, pour le second. Mais, alors que les découvertes et les notes se multiplient dans les pays voisins, chez nous, hormis le travail de Lortet (1892) sur les Reptiles fossiles du bassin du Rhône et celui de Corroy (1928) sur le Trias vosgien, ce n'est qu'après le dernier conflit mondial que les paléontologistes français redécouvrent l'ichnologie ! Albert de Lapparent sera le premier et, à partir de 1945, ce dynamique chercheur qui publiait ses études sur les ossements de dinosaures, s'intéressa aussi aux traces de pas de ces reptiles. Pendant de nombreuses années, il sera

ensuite le chef de file de cette discipline: "science négligée mais non négligeable de la paléontologie" comme l'écrivait, si justement, Lessertisseur (1955). Les études palichnologiques de de Lapparent ont donné lieu à une vingtaine de publications, consacrées pour la plupart à des gisements étrangers (Spitzberg, Allemagne, Péninsule ibérique, Afrique du Nord et Sahara, Iran, etc.). La collaboration avec l'un de ses élèves, Christian Montenat, a surtout porté sur l'important gisement infraliasique du Veillon (1967) et sur la découverte exceptionnelle des traces provenant du Westphalien du bassin houiller du Nord-Pas-de-Calais (Dollé *et al.* 1970). En 1955, Lessertisseur soutint un diplôme d'études supérieures (DES) remarqué sur "les traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique". A partir de ce travail naîtra une collaboration fructueuse avec Daniel Heyler qui aboutira à l'étude "des pistes de Tétrapodes permien dans la région de Lodève" (Heyler & Lessertisseur 1963). Sur les bases de leurs résultats, Heyler & Montenat (1980) réalisèrent une étude consacrée aux traces permien de l'Estérel, accompagnée d'une première esquisse de zonation biostratigraphique des traces du Paléozoïque supérieur en France. L'équipe va ensuite s'agrandir et, à partir de 1960, une collaboration fructueuse va s'installer entre Louis Courel de l'université de Dijon qui réalisait une étude sédimentologique du Trias des bordures du Morvan jusqu'au Lyonnais et Georges Demathieu qui y avait récolté de nombreuses empreintes de pas. Il en résultera deux mémoires de thèses (Courel 1970, Demathieu 1970) dont le second constitue la première thèse française sur l'ichnologie des vertébrés. Demathieu (1966-2005) va ensuite, seul ou en collaboration, (Lorenz, Courel, Gand, Haubold, Sciau...) publier 106 articles concernant surtout le Trias européen dont 41 sur les gîtes français. Parallèlement, Gilbert Bessonnat découvre l'important site à traces de dinosaures de "l'Infralias" du Veillon en Vendée (Bessonnat *et al.* 1965, de Lapparent & Montenat 1967) et Ellenberger (1965), Ellenberger *et al.* (1970) s'intéressent aux sites du Midi de la France. A partir de 1970, Georges Gand va se consacrer activement à la palichnologie du Trias bourguignon (1970-2005), du Jurassique puis à celle du Carbonifère, du Permien français qui l'amène, pour ce dernier système, à soutenir une thèse d'Etat sur les traces de pas (Gand 1987). Cet auteur, seul ou en collaboration, (Demathieu, Pellier, Haubold, Vianey-Liaud, Garric, Freytet...) a ainsi rédigé près de 80 publications. En ajoutant celles de Bernier *et al.* (1982, 1984), Gaillard *et al.* (2003), Lange-Badré *et al.* (1996), Lange-Badré & Lafon (2000), Mazin *et al.* (1995, 1997), Montenat & Bessonnat (1999-2003), Sciau (1992-2006) et de Le Loeuff *et al.* (1999, 2006), c'est un peu plus de 200 articles qui auront été rédigés sur les traces de pas du Mésozoïque. Au cours du symposium de Talmont-Saint-Hilaire (Vendée), organisé en 2002 sur le thème "Les sites à traces de pas de vertébrés vers la limite Trias-Jurassique", à l'initiative de Gilbert Bessonnat (ACCENT) et de Christian Montenat (IGAL), avec l'appui de l'Association des Sédimentologistes Français (ASF) et de l'Association Paléontologique Française (APF), les diverses communications mirent bien en lumière l'abondance des données et la nécessité d'en réaliser une synthèse. C'est l'objet de ce mémoire dans lequel les auteurs dressent d'abord l'inventaire, précisent l'âge et le contenu des gisements palichnologiques dans l'ordre chronologique avant de souligner les intérêts paléontologiques, stratigraphiques et paléoenvironnementaux des pistes de vertébrés dans les séries géologiques.

II. LOCALISATION, AGE ET CONTENU DES GITES FOSSILIFERES

Les abréviations suivantes ont été utilisées dans les schémas des coupes stratigraphiques des figures 2-19. LITHO, LITHOSTRATI = Lithostratigraphie, FOR ou FORM = Formations; MEMB. = Membre; PA, PALÉON, PALÉONTO = Paléontologie, TV = traces de pas de vertébrés, INV = invertébrés, F ou M = Flore ou/et microflore. Pour les dessins d'empreintes, P = pied, M = main, I à V = numérotations des doigts, cpm = couple pied-main.

A. Gîtes du Trias.

1. Franche-Comté, Vosges et Alsace (fig. 1, 2)

Dans le nord-est de la France, les découvertes ichnologiques les plus anciennes remontent au milieu du 19^{ème} siècle avec celle d'une "patte de tortue" (Schimper 1850) et celle de "traces de pattes de quadrupèdes" dans le "Grès bigarré de Saint-Valbert", près de Luxeuil (Haute Saône) (Daubrée 1857, 1858 a, b). Au terme de plusieurs décennies d'observations, 13 gîtes seront répertoriés dans le Buntsandstein (fig. 2 A). Les plus âgés l'ont été dans les Couches Intermédiaires Supérieures surmontées par ceux des Grès à Meules et des Grès Argileux (fig. 2 B) dans lesquels les empreintes semblent les plus nombreuses. Les traces chirothéroïdes ont été ainsi rapportées à *Chirotherium* sp., *C. cf. barthii*, *Isochirotherium* sp., *I. cf. herculis*; les lacertoïdes à *Rhynchosauroïdes* et les théromorphoïdes à *Chelonichnium* et à *Herpetichnus* (Daubrée 1857, 1858a, b; Christol 1945, Grauvogel 1947, Maubeuge 1959, Buffard *et al.* 1969, Gall 1971, Maubeuge 1972, Demathieu & Durand 1975; Gand & Durand 2001). La présence d'une trace dinosauroïde: cf. *Coelurosaurichnus* a été suggérée par Gall (1971). Outre les ichnites, plutôt rares, les Membres des Grès à Meules et des Grès Argileux (= Formation des Grès à Volzia) ont fourni un grand nombre de fossiles animaux et végétaux listés in Grauvogel (1947), Perriaux (1961); Gall (1971) qui ont permis de dater ces deux formations de l'Anisien (Gall *et al.* 1977; Grauvogel-Stamm 1978 in Courel *et al.* 1984). Mais d'autres découvertes paléontologiques ont montré que les Grès à Voltzia étaient hétérochrones. Ils peuvent être ainsi rapportés à l'Anisien inférieur dans le nord des Vosges à partir de *Myophoria vulgaris* et de données palynologiques (Doubinger & Adloff 1981) mais seulement à l'Anisien moyen dans la partie SW (Durand & Jurain 1969).

2. Bourgogne (Auxois, Autunois, Côte chalonaise, Mâconnais, Charolais) et Mont-d'Or-Lyonnais (fig. 3-6; pl. 1, 2, 3A)

a. Les découvertes et le début des études scientifiques

Les ichnites de ces régions furent mentionnées, pour la première fois, sous le nom de "traces de tortue" et de "*Labyrinthodonte*" dans la littérature, par Arcelin (1881: 168) et dans les notices de certaines cartes géologiques au 1/80 000 de la fin du 19^{ème} siècle comme celle de Mâcon. Delafond & Michel-Lévy (1885) y citent les découvertes de l'abbé Ducrost. Elles furent faites dans les carrières de Chasselas (Cha) et de Laives (L). D'une manière générale, nous les avons indiquées par des sigles sur la fig. 3 A. Delafond (1889) précise ensuite, la présence de *Chirotherium* en Saône-et-Loire, sans autre précision. Mais par la biographie de Paul Cailleau, parue en 1911 dans le bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun, nous savons que ces empreintes existent, non

seulement dans le Mâconnais, mais aussi dans l'Autunois puisque cet ingénieur fit don à cette société d'une dalle fossilifère récoltée dans le Trias gréseux "d'Antully". Dans le Mont-d'Or-Lyonnais, c'est également à la fin du 19^{ème} siècle (Michel-Lévy & Delafond 1890) qu'elles sont signalées. M. Jourdan trouva dans "le chemin de St-Fortunat à Létra" (*in* Demathieu 1970) une grande dalle à *Chirotherium barthii* qui est conservée au muséum de Lyon.



Figure 1. — Répartition des gîtes à traces de pas de vertébrés du Trias et du Jurassique en France. Les étoiles précisent ceux du Trias avec 1 = Vosges, 2 = Bourgogne + Lyonnais (A = Auxois, Au = Autunois, CC = Côte Châlonnaise, M = Mâconnais, L = Lyonnais), 3 = Bordure cévenole (A = Ardèche, G = Gard), 4 = Causses (L = Lodévois, Cr = Cruéjouls), 5 = Provence (Ai = Aigrefeuille près de Toulon), 6 = Alpes (St-E = St-Etienne-de-Tinée, DB = Dôme du Barrot); Les cercles pleins noirs = gîtes de l'Hettangien avec 8 = Périgord-Vert (G = la Gironnette), 9 = Vendée (T = Talmondaïs), 5 = Provence (S = Sanary-sur-Mer), Le cercle noir dans un carré correspond aux gisements de l'Hettangien et du Sinémurien des Grand-Causses Gc, le carré indique celui du Sinémurien de Figeac (F, Quercy); l'Hexagone mentionne le Tithonien de Cerin et de Coisia, dans le Jura au nord-est de Lyon, et le Tithonien de Crayssac dans le Quercy (= 7).

Deux autres gisements, ceux de Chasselay (Ch) et de Saint-Germain (St G) furent ensuite prospectés avec succès, en 1948, par Thorat et David. Le matériel qui y fut récolté fait partie des collections du laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. A partir de 1960, Georges, Germaine et Pierre Demathieu (G. G. P) y trouvèrent aussi un abondant matériel souvent d'excellente qualité (Demathieu 1966). On doit à une heureuse rencontre le début de la première étude universitaire sur "les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure NE du Massif Central": celle de Georges Demathieu avec Louis Courel, alors Maître-Assistant à l'Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon. En 1960, dans le cadre de sa thèse de Doctorat d'Etat, ce dernier avait commencé ses recherches sur "Le Trias et le Rhétien de la bordure nord

et est du Massif Central français". Et à cet effet, il visitait les nombreuses et anciennes carrières à pavés ouvertes dans les "Grès bigarrés" dans lesquelles il découvrit plusieurs niveaux à empreintes dans les carrières de Fragnes (F), d'Igé (I) et de St-Vérand (St V), toutes du Mâconnais (fig. 3A).

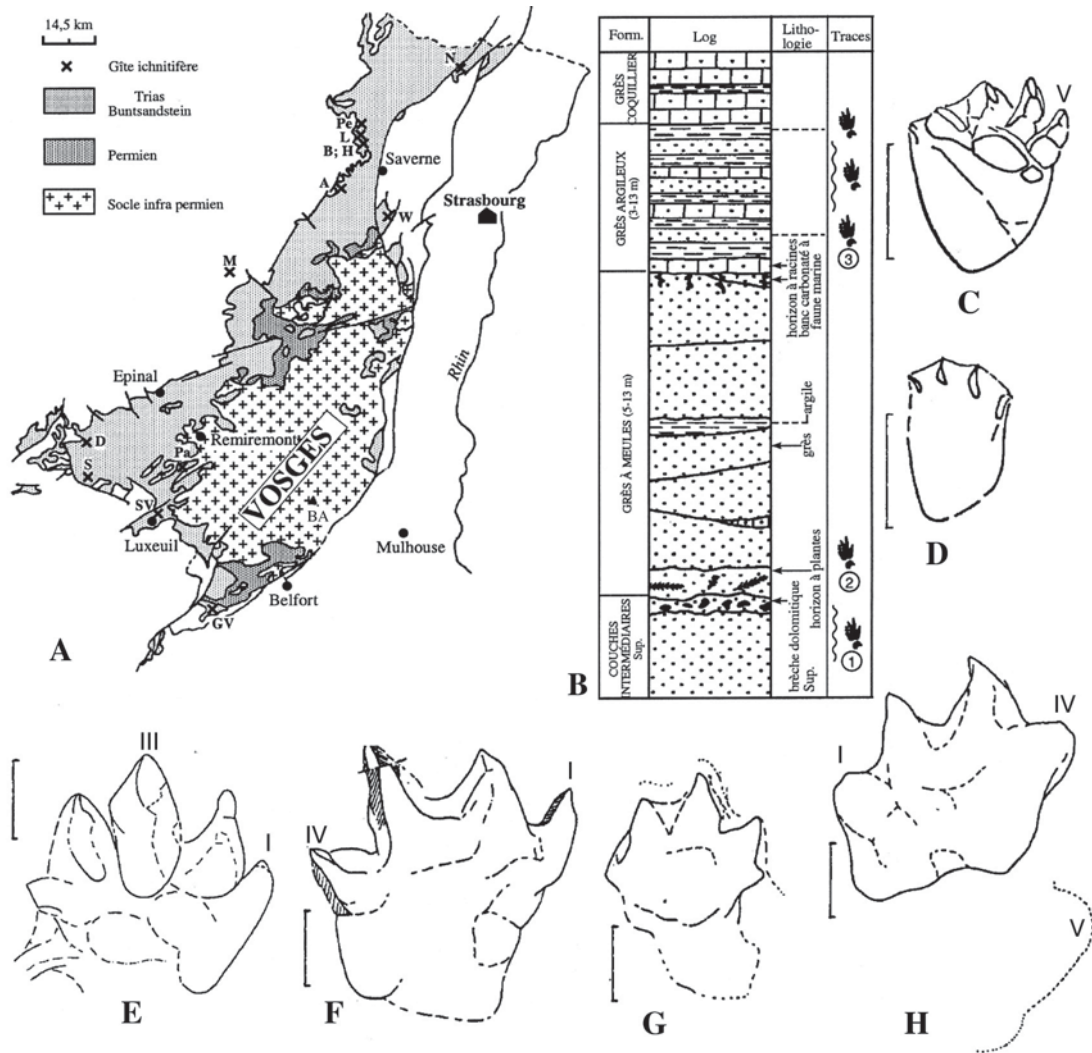


Figure 2.— **A**: répartition des gîtes décrits dans le Buntsandstein des Vosges (fond géol. carte de France à 1/1.000.000ème, 6ème édit.). Les sites à traces sont indiqués par des croix avec: A = Arzwiller, D = Darney, GV = Granges-la-Ville, H = Hangwiller, L = Lohr, M = Merviller, N = Nehwiller, Pa = les Paris, Pe = Petersbach, S = Selles, SV = St-Valbert, W = Wasselonne; BA = Ballon d'Alsace; **B**: localisation des 3 associations à traces de vertébrés dans le Buntsandstein vosgien avec 1 = association à *C. barthii*, *Chelonichnium vogesiaceum*, *Herpetichnus*; 2 = *Chirotherium* sp. et *C. cf. barthii*, cf. *Coelurosaurichnus*; 3 = *C. barthii*, *C. sp.*, *C. cf. barthii*, *Isochirotherium* cf. *herculis*, *Rhynchosauroides* sp.; **C**, **D**: *Herpetichnus*; **E**: *Chirotherium* sp. Granges-la-Ville; **F**, **G** et **H**: pieds *Isochirotherium* cf. *herculis*, Selles; mire = 5cm.

Au cours d'une prospection dans l'Autunois, il rencontra G. Demathieu et lui proposa d'étudier les traces de pas de vertébrés dans le cadre d'une thèse. Ce qui

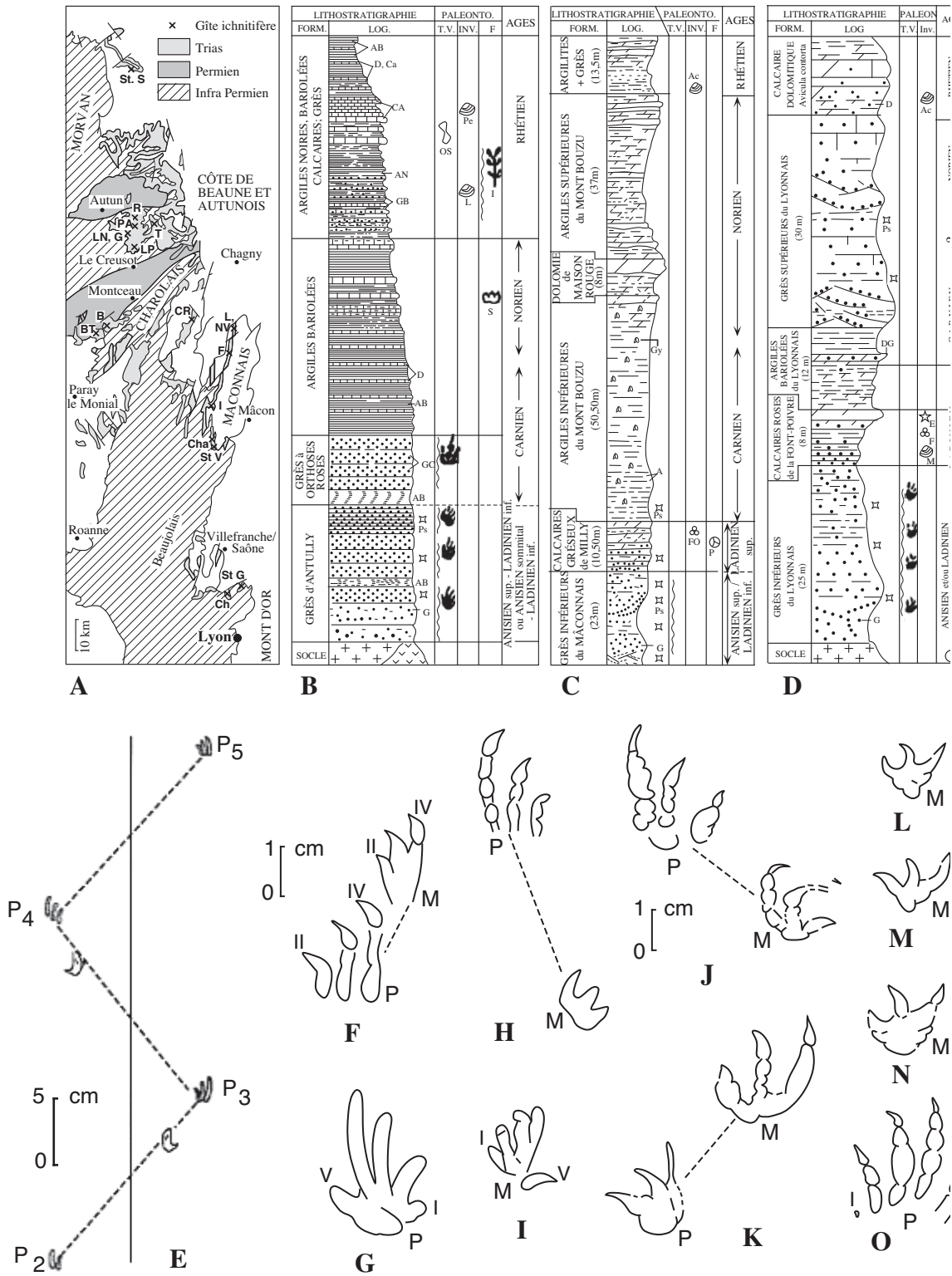
amenèrent G.G.P. à étendre leur champ de recherche du Lyonnais à la Bourgogne et à y découvrir de nouveaux sites fossilifères: carrières de la Noue (LN) et de Pont d'Argent (PA) dans l'Autunois (Demathieu 1967a), et St-Gengoux-le-National dans la Côte Châlonnaise (Demathieu, 1970). Après quelques années d'études, en 1967, Georges Demathieu soutenait sa thèse qui fut publiée dans les cahiers de Paléontologie du CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) (Demathieu 1970). Parallèlement à ces recherches en Bourgogne, dans le cadre des "Semaines d'Études et de Recherches" organisées par J. de la Comble, Conservateur du Musée d'Histoire Naturelle d'Autun, d'autres sites furent découverts: Ste-Sabine (St S, Auxois) par J et P. Lorenz, la Pissoire (LP, Plateau d'Antully) par Lorenz, Demathieu et de la Comble (Lorenz & Demathieu 1962), les Brosses-Thillots dans le Charolais (Lobreau inédit). A partir de 1969, Georges Gand prospecta plusieurs carrières bourguignonnes mais plus particulièrement celles du Plateau d'Antully (Autunois) dont l'une, Pont d'Argent, fut réexploitée pour la construction de la ligne du Train à Grande Vitesse (TGV) Paris-Lyon. Il exploita aussi, pendant près de 10 ans, une partie du front de taille de la carrière de la Pissoire (LP), près de Saint-Sernin-du-Bois. Ce qui lui permit de découvrir des ichnoespèces nouvelles (Demathieu & Gand 1972a, b, 1973, 1974) et d'obtenir, après assemblage, de grandes surfaces sur lesquelles figurent de nombreuses pistes qui étaient alors inédites (Gand 1971, 1974b, 1975a, 1976b, 1977b, 1978b). Plus récemment, l'exploitation de la carrière de Rampon, près de Verzé dans le Mâconnais permit à Vincent Reynard (2001, inédit) d'y récolter de nombreuses traces. Son père, Pierre Reynard, contribua aussi à la mise en valeur pédagogique et à la protection de ce site qui devait disparaître pour faire des gravillons sans cette intervention (Reynard, 2002).

b. Localisation, stratigraphie et âges des gisements fossilifères (fig. 3; pl. 1 A-C)

Hormis quelques traces dinosauroïdes recueillies dans la Formation des Grès supérieurs du Plateau d'Antully (Gand 1979a, c) (GC fig. 3 B, fig. 6 M, P, Q), toutes les autres, sans exception, l'ont été dans la Formation des Grès inférieurs *sensu* Courel (1970) antérieurement nommés "Grès bigarrés". Les empreintes ont été collectées ou observées dans les déblais, ou *in situ*, dans les nombreuses carrières "d'arkoses" ouvertes dans la bordure nord-orientale du Massif Central pour la fabrication des pavés, au 19ème siècle et dans la première moitié du 20ème. Ce sont des épireliefs concaves localisés dans des séquences élémentaires ou plus généralement leur moulage donc des hyporeliefs convexes. Ces ichnites sont associées, de manière variable, à celles d'invertébrés, à des pseudomorphoses de NaCl, traces de gouttes d'eau, rides et à des fentes de dessiccation.

* **Dans la Côte de Beaune, le Châlonnais et le Mâconnais** (fig. 3 C), la Formation des Grès inférieurs est sous-jacente à la Formation des Calcaires gréseux de Milly qui a été datée du Ladinien par une riche microfaune à débris de Bivalves, Gastropodes, Entroques, Bryozoaires, à dents de Poissons et à Foraminifères dont *Ophtalmidium chialingchiangense* Ho, 1959 (FO, P fig. 3 C) (Courel 1970, 1973, Courel *et al.* 1984: 78-79). Mais comme la partie sommitale de cette formation carbonatée contient aussi une association palynologique du Ladinien supérieur (Adloff & Doubinger 1979), ces Grès inférieurs sont donc antérieurs au Ladinien supérieur. "D'après les empreintes de reptiles", Courel *et al.* (1984: 79) "situent (les niveaux porteurs) dans la partie supérieure de l'Anisien ou/et à la base du Ladinien". Ils sont datés de l'Anisien supérieur au Ladinien inférieur par Demathieu *et al.* in Courel *et al.*

(1984: 64, 70).



* **Dans le Charollais et l'Autunois**, la carrière des Brosses-Thillots (Mont-St-Vincent, Nord-Charollais), celles du Plateau d'Antully, dans l'Autunois, (La Pissière, Pont d'Argent notamment; fig. 3 B) qui ont fourni le plus grand nombre de traces dinosauroïdes, sont plus difficiles à dater car microflore et microfaune n'y ont pas été trouvées. Dans ces régions, localisées à l'ouest du Mâconnais, les Formations des Grès inférieurs du Mâconnais et des Calcaires gréseux de Milly sont réduites en épaisseur et n'y sont plus clairement distinguables. Dans le secteur du Mont-St-Vincent, elles ont été regroupées sous le vocable de "Grès fin à pseudomorphoses de sel gemme et empreintes de reptiles" (Courel 1970: 32; 1973: 19) et dans l'Autunois, sous celui de "Grès d'Antully" ou "Grès fin à empreintes de Reptiles et pseudomorphoses de sel gemme" (Courel 1970: 47-51; 1973: 24). En se basant sur l'association palichnologique récoltée dans ces formations, plus riche en traces dinosauroïdes que dans les gîtes plus orientaux (Mâconnais et Châlonnais), Demathieu a daté celle de l'Autunois: les Grès d'Antully, du sommet de l'Anisien supérieur au Ladinien inférieur compris (*in* Courel *et al.* 1984: 64).

* **Dans le Mont-d'Or-Lyonnais** (fig. 3 D). Les Grès inférieurs du Lyonnais sont sous-jacents aux "Calcaires roses de la Font-Poivre" qui ont livré une faune à dents de Vertébrés, de Lamellibranches (*Myophoria*), de Gastropodes, de Brachiopodes et une microfaune du Ladinien (Courel 1970, 1973; Courel *in* Courel *et al.* 1984a: 81). En se basant sur l'association à traces de pas de vertébrés, ces Grès inférieurs ont le même âge que ceux du Mâconnais (Courel *et al.* 1984: 64 et 81).

c. Contenu palichnologique

Après près de 20 ans de prospections, des milliers d'empreintes ont été récoltées et inventoriées. La Collection G. G. P. Demathieu est conservée au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne, celle de G. Gand l'est au Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun. Dans cet ensemble, les inventeurs ont distingué plusieurs ichnoespèces dont la majorité est schématisée sur les figures 3-7. Nous les citons en suivant la classification de Nopcsa (1923). Pour connaître en détail les caractères des ichnogenres et des ichnoespèces, on se reportera aux descriptions et aux diagnostics des inventeurs.



Figure 3.— **A**: répartition des principaux gîtes décrits dans le Trias de la Bourgogne et du Mont-d'Or-Lyonnais (fond géol. carte de France à 1/1.000.000ème, 6ème édit.), sites à traces avec St-S = Sainte Sabine (Auxois), LN = la Noue, G = les Grolliers, LP = la Pissière, PA = Pont d'Argent, R = Repas, T = Tintry (Autunois, Plateau d'Antully); BT = les Brosses-Thillots, B = Bourgeuil (Nord Charollais), CR = carrières de Culles-les-Roches, la Bruyère (Côte châlonnaise), L = Laives, N = Nanton, V = Vincelles, I = Igé, Cha = Chasselas, St-V = Saint-Vérand (Mâconnais), Ch = Chasselay, St-G = Saint-Germain (Mont-d'Or-Lyonnais); **B-D**: localisation des traces de vertébrés dans la Formation des Grès Inférieurs (= GI), **C**: du Mâconnais, d'après le sondage MA10, épaisseur de la série = 130 m, des GI = 23 m; **B**: de l'Autunois, carrière de Pont-d'Argent, épaisseur de la série = 60 m, des GI = 10 m; **D**: du Mont-d'Or-Lyonnais avec pour âges, 1: d'après les traces, 2: d'après les foraminifères, épaisseur de la série 90 m, des GI = 25 m; (C et D d'après Courel 1970, Courel *et al.* (1984), B d'après Gand (1979a), modifiés; Litho: G = grès, GC = grès carbonatés, GB = grès blonds, A = argilites, AB = argilites bariolées, AN = argilites noires, CA = calcaire, D = dolomies, DG = dolomie gréseuse, Ps = pseudomorphoses de NaCl, Gy = gypse; paléontologie: T V = traces de pas et os de Reptiles marins; INV. = invertébrés avec PE = *Pellatia*, L = lamellibranches avec *Mytilus*, *Cardita*, *Avicula contorta*, *Pellatia*; AC = *Avicula contorta*, M = *Myophoria golfussi*; F: flore avec I = *Taeniopteris*, *Clathropteris*, P = microflore/pollen, S = stromatolites; **E-I**: *Rhynchosauroides petri*, Chasselay; **J-N**: *R. triangulus*, la Pissière, niveau EF2; **O**: *R. virgiliae*, Pont d'Argent; P= pied, M = main; mire = 1 cm valable pour **F-O**.

* **Le groupe stégocéphaloïde.** Demathieu (1970: 40-42) y a rangé plusieurs traces provenant des déblais de la carrière de Chasselay. Elles sont massives, pentadactyles, décimétriques, nettement plus larges que longues et présentent toutes des doigts épais sans la marque de griffe. L'angle entre les rayons I-V est proche de 180° (fig. 7 F-H). A ces ichnites, on peut en ajouter une autre, de même morphologie, récoltée dans la carrière de la Pissière en 1969 (Gand inédit).

* **Le groupe lacertoïde** (fig. 3-4) est représenté par l'ichnogenre *Rhynchosauroides* MAIDWELL, 1911. Les ichnoespèces suivantes ont été répertoriées: *Rhynchosauroides petri* DEMATHIEU, 1966; *R. triangulus* GAND, 1977a; *R. virgiliae* DEMATHIEU, RAMOS & SOPEÑA, 1978 (fig. 3 E-O); *Rhynchosauroides majus* DEMATHIEU, 1970; *Rhynchosauroides maximus* GAND, 1974c; *R. sphaerodactylus* DEMATHIEU, 1971 (fig. 4 A-B, C, M; pl. 2 D, M). En raison de l'échelonnement "lacertoïde" des orteils I-IV, on peut ajouter dans ce groupe *Rotodactylus* PEABODY, 1948. On y a identifié: *Rotodactylus rati* DEMATHIEU, 1971; *Rotodactylus lucasi* DEMATHIEU & GAND, 1973; *Rotodactylus velox* DEMATHIEU & GAND, 1974 (fig. 4 E, D, F-G; pl. 2 K, L, N).

* **Le groupe chirothérioïde** (fig. 4-5) est caractérisé par des ichnites généralement grandes de quadrupèdes hétéropodes pentadactyles dont les doigts I-IV forment une masse tétradactyle distale par rapport au doigt V prolongé par la trace du coussinet métatarsien. L'ensemble peut-être recouvert d'écailles circulaires. On y a observé: = *Synaptichnium* NOPCSA, 1923 avec *Synaptichnium priscum*, DEMATHIEU, 1970; *S. cameronensis* et *S. diabloense*, les deux de PEABODY, 1948; *S. argantobrivense* DEMATHIEU & GAND, 1981b (fig. 4 H-I, J, K et L; pl. 2 H). = *Chirotherium barthii* KAUP, 1835 est peu fréquent en Bourgogne et dans le Mont-d'Or-Lyonnais, les orteils II-IV sont les plus longs et forts avec V "tourné extérieurement et vers l'arrière" (Watson 1914). La formule suivante précise les différences de tailles digitales pour le pied: $V < I < II < IV < III$ (fig. 5 A-D; pl. 1 L,). = *Isochirotherium* a été distingué dans ce groupe par Haubold (1971) à la suite de discussions avec G. Demathieu. Il rassemble des empreintes "*Chirotherium*" paraxonniennes donc avec les orteils II et III subégaux. Les surfaces d'appui du pied et de la main sont aussi plus petites que dans l'ichnogenre précédent: 1/4,5 à 1/5,5 contre 1/2 à 1/3,6. Dans les régions concernées, les ichnoespèces suivantes ont été décrites: *I. coureli* DEMATHIEU, 1970; *I. comblei* GAND, 1979b; *I. demathieui* HAUBOLD, 1971; *I. circademathieui* GAND, 1979b; *I. delicatum* COUREL & DEMATHIEU, 1976 (fig. 5 G, P). = *Brachychirotherium* BEURLIN, 1950 regroupe des traces aux orteils I-IV, larges, souvent contigus, munis de gros coussinets arrondis et de petites griffes rectilignes sauf pour IV où elle est absente. Il a été distingué: *B. pachydactylum* DEMATHIEU & GAND, 1973; *B. circaparvum*, DEMATHIEU, 1971; *B. lorteti*, HAUBOLD, 1971; *B. tintanti* DEMATHIEU, 1971; (fig. 5 J-K, L-M, N, O; pl. 1 E, H-K). = *Sphingopus* DEMATHIEU, 1966 représente surtout des ichnites de pieds aux orteils II-IV, fortement griffus. L'ensemble forme une masse tridactyle entourée par l'empreinte de la griffe I et le coussinet digito-métatarsien V (fig. 6 C, D-G).

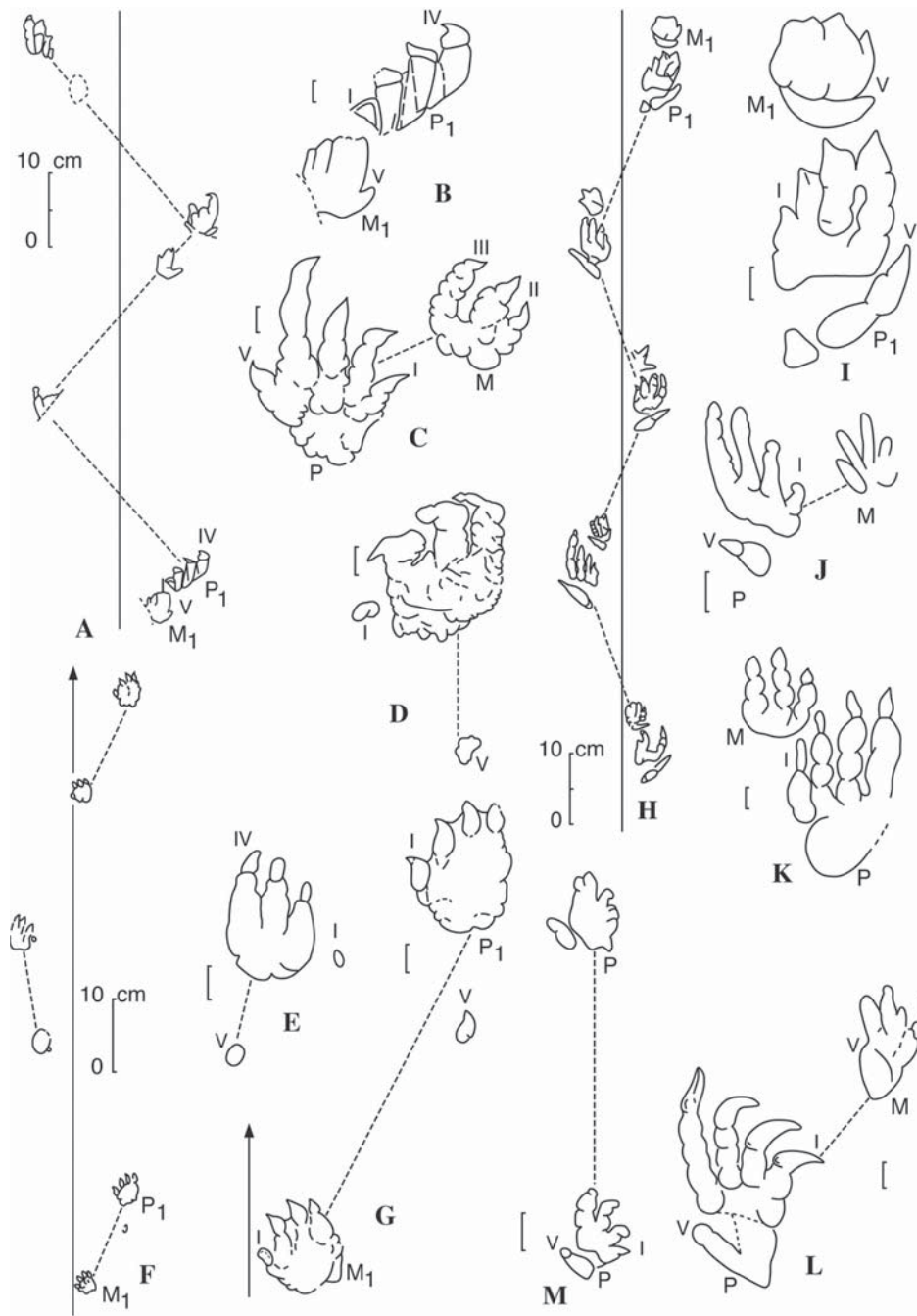


Figure 4.— Traces de pas de Bourgogne et du Lyonnais: *Rhynchosauroides*, *Rotodactylus*, *Synaptichnium*. **A et B**: piste et couple Pied-Main (P-M) *Rhynchosauroides majus*, holotype, Chasselay; **C**: *Rhynchosauroides maximus*, holotype, les Brosses-Thillots; **D**: *Rotodactylus lucasi*, pied, holotype, la Pissoire; **E**: *Rotodactylus rati*, pied, holotype, Pont d'Argent; **F-G**: piste et couple P-M *Rotodactylus velox*, holotype, la Pissoire; **H-I**: piste et couple P-M *Synaptichnium priscum*, holotype, Chasselay; **J**: *S. cameronensis*, Pont d'Argent; **K**: *S. diabloense*, St-Vérand; **L**: *S. argentobrivense*, holotype, Pont d'Argent; **M**: *Rhynchosauroides sphaerodactylus*, enjambée de 2 pieds, holotype, Chasselay; mire = 1 cm sauf pour les pistes A, F, H.

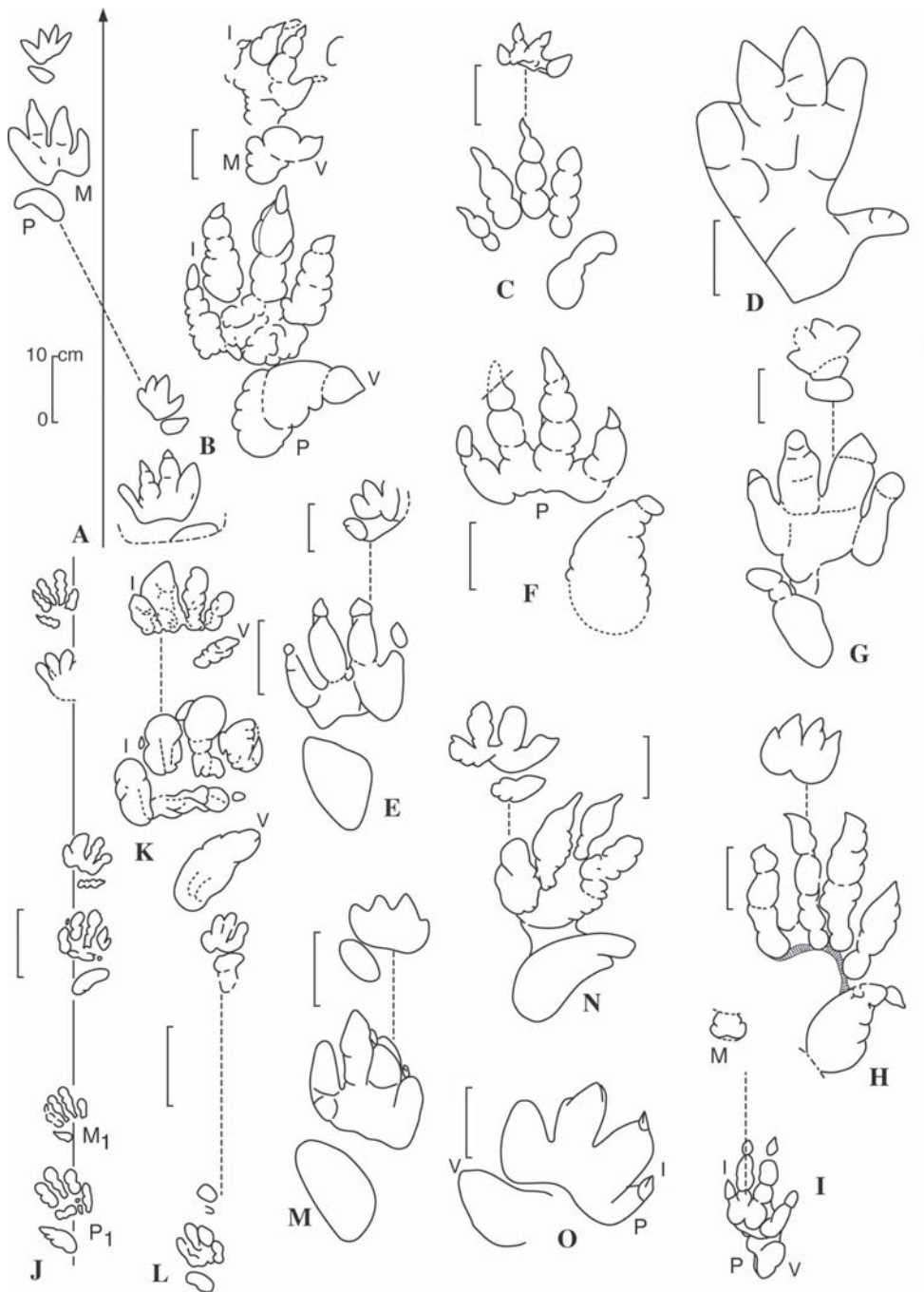


Figure 5.— Traces de Bourgogne et du Lyonnais: *Chirotherium*, *Isochirotherium* et *Brachychirotherium*. **A-D**: *Chirotherium barthii*, **A**: voie, d'après Lortet, in Demathieu 1970, **B**: couple P-M, les Brosses-Thillots, **C**: St-Vérand, **D**: Chasselay; **E-I**: *Isochirotherium* avec **E**: *I. coureli*, holotype, Chasselay; **F**: *I. comblei*, holotype, la Pissière; **G** = *I. demathieui*, holotype, Chasselay ; **H**: *I. circademathieui*, holotype, Culles-les-Roches, **I**: *I. delicatum*, Pont d'Argent; **J-O**: *Brachychirotherium* avec **J** et **K**: piste et couple P1-M1 *B. pachydactylum*, holotype, la Pissière; **L** et **M**: *B. circapavum* (L = piste, M = holotype); **N**: *B. lorteti*, les Brosses-Thillots; **O**: *B. tintanti*, 1971, holotype, Chasselay; mire = 10 cm pour A, J et L, = 5 cm pour les autres fig.; P=pied, M = main.

* **Le groupe dinosauroïde** comprend majoritairement des traces de pieds tridactyles II-IV, griffus, décimétriques, accompagnées par celles de la main dans 4% des cas. La première trace de pied fut découverte, en 1961, par Mme Demathieu-Mallet dans la carrière de Pont d'Argent (fig. 6 L). Avec quelques autres, récoltées dans le Mont-d'Or-Lyonnais (Demathieu 1970), l'ensemble permit de décrire *Anchisauripus bibractensis*, DEMATHIEU, 1971 qui désigna longtemps les plus vieilles traces dinosauroïdes triasiques connues (Anisien sup-Ladinien inf.). La même année que cette publication, Georges Gand découvrait les premières pistes dans la carrière de la Pissoire ainsi que celles d'autres ichnoespèces (Gand 1971). Celles-ci furent ensuite beaucoup enrichies par l'extraction de plusieurs niveaux superposés dans le même gisement, entre 1971 et 1979 (Gand 1971, 1974b, 1975a, 1976b, 1977b, 1978b, 1979d). Non seulement *A. bibractensis* (pl. 2 B) y fut décrit mais aussi *Coelurosaurichnus perriauxi* DEMATHIEU & GAND 1972 a, b qui montre parfois la main, tri, tétra ou pentadactyle (fig. 6 K; pl. 2 C, D). Par la suite, des empreintes dinosauroïdes furent trouvées aussi dans d'autres carrières de l'Auxois (Gand *et al.* 1976a), du Plateau d'Antully (Autunois) (Demathieu & Gand 1981a, b; Gand 1976a, 1979c), de la Côte Châlonnaise (Gand 1978a), du Nord-Charolais (Gand 1973, 1974a, 1975b, Gand *et al.* 1976b) et du Mâconnais (Demathieu & Gand 1986). Outre les ichnoespèces précitées, deux autres ont été distinguées: *Coelurosaurichnus palyssii*, GAND 1976a (fig. 6 I) et *Coelurosaurichnus sabinensis* GAND *et al.* 1976a (fig. 6 N; pl. 2 E). La première, peut-être synonymisée avec *C. perriauxi* (Gand & Demathieu 2005), la seconde est, par contre originale, avec une valeur de l'angle II-IV nettement supérieure et significativement différente d'*A. bibractensis* et de *C. perriauxi* (Gand & Demathieu 2005).

* **Le groupe théromorphoïde** est représenté par deux empreintes récoltées dans des déblais. La première a été trouvée à Chasselas par L. Courel (Demathieu 1970: 188) et la seconde par G. Pacaud dans la carrière de la Pissoire (coll. Pacaud; Gand inédit) (fig. 7 C-D; pl. 3 A). Longues d'une dizaine de cm, toutes deux sont tétradactyles et sont caractérisées par la présence d'une plante arrondie prolongée vers l'avant par des doigts indistincts, réduits à de larges griffes lancéolées et fortes. Cette structure rappelle tout à fait les ichnites *Chelichnus* JARDINE, 1851, 1853 ou *Laoporus* LULL, 1918, fréquentes dans le Permien. On peut aussi les rapprocher de *Pseudotetrasauropus* et de *Tetrasauropus*, tous deux d'ELLENBERGER, 1972, du Trias supérieur d'Afrique du Sud.

* **Groupe non caractérisé.** Nous y rapportons de petites ichnites centimétriques. Sauf *Minutipes gracilis* DEMATHIEU, 1970 et *Paraophidichnium triassicum* DEMATHIEU, 1977, ces ichnoespèces ont été schématisées sur la figure 6. Il s'agit de *Longipes planus*, *Furcapes nanus*, *Procolophonichnium* sp. (in Demathieu, 1977) et de *Circapalmichnus nectouxii* GAND, 1977a (fig. 6 R-U; pl. 2 O). Mentionnons, pour terminer *Ptenopodiscus demathieuorum* ELLENBERGER, 1983 qui nomme une piste embrouillée dans laquelle l'inventeur a cru reconnaître des traces de plumes! La dalle a été trouvée à Pont d'Argent, dans l'Autunois, par G. G. Demathieu.

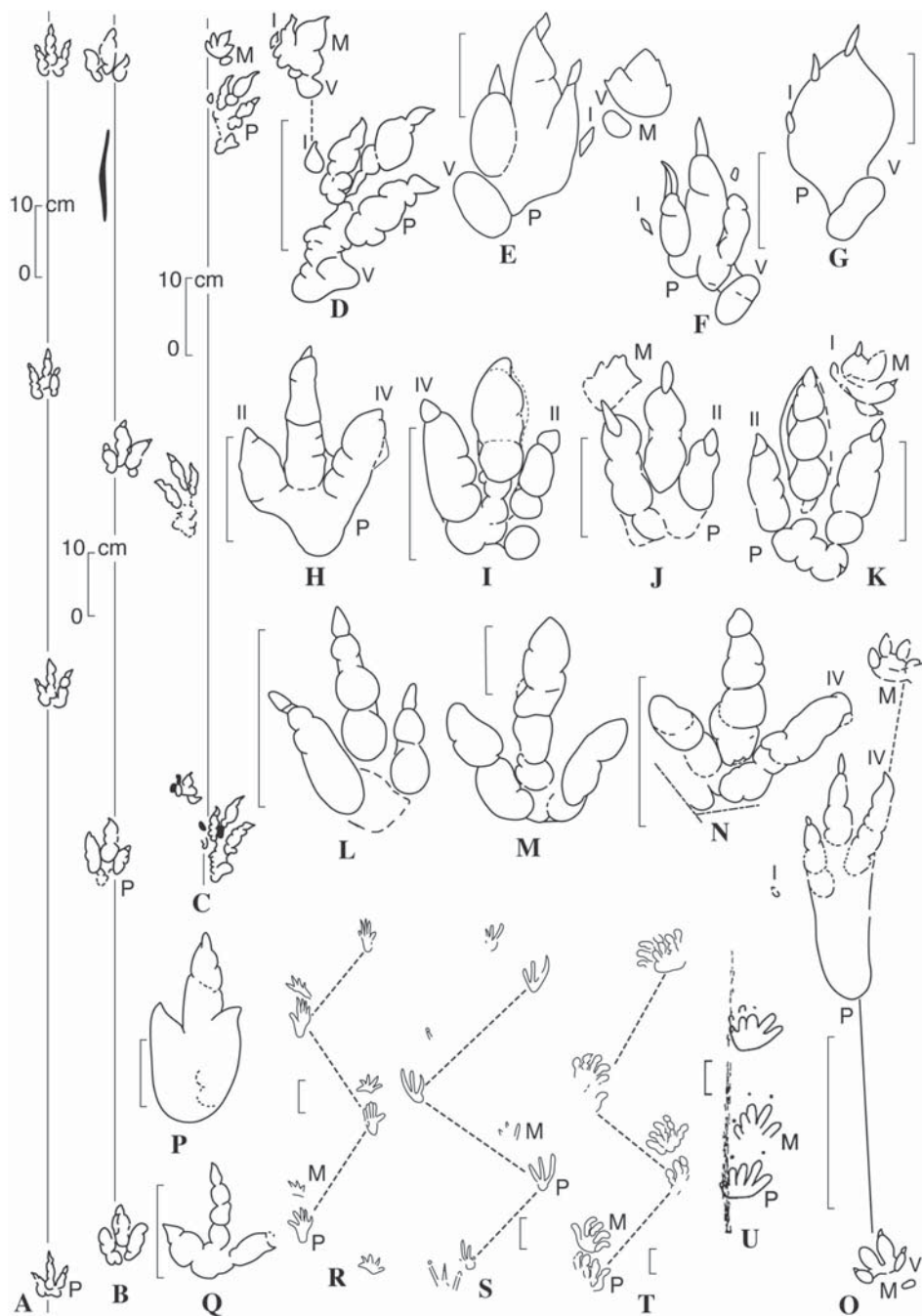


Figure 6.— Traces de Bourgogne et du Lyonnais : *Sphingopus*, *Coelurosaurchnus*, *Anchisauripus*, *Longipes*, *Furcapes*, *Circapalmichnus*, *Procolophonichnium*. **A et L**: *Anchisauripus bibractensis*; **A**: piste, la Pissoire, CF2, **L**: pied, holotype, Pont d'Argent; **B, H-K**: *Coelurosaurchnus perriauxi*; **B** = piste, la Pissoire; **H**: pied, holotype, la Pissoire, **J et K**: couples P-M, Pont d'Argent; **C-G**: *Sphingopus ferox*; **C-D**: piste et couple P-M, la Pissoire; **E**: cpm et **F**: holotype, Chasselay; **I**: *Coelurosaurchnus palissy*, Repas; **N**: *C. sabinensis*, Ste-Sabine, Auxois; **M, P, Q**: traces dinosauroïdes des Grès sup. de l'Autunois; **O**: couple pm *C. largentierensis*, Culles-les-Roches; **R**: *Longipes planus* et **S**: *Furcapes nanus*, holotypes, Mont-d'Or-Lyonnais; **T**: *Circapalmichnus nectoux*; **U**: *Procolophonichnium* sp., Chasselas; mire = 5 cm pour D-Q et 1 cm pour R-U.

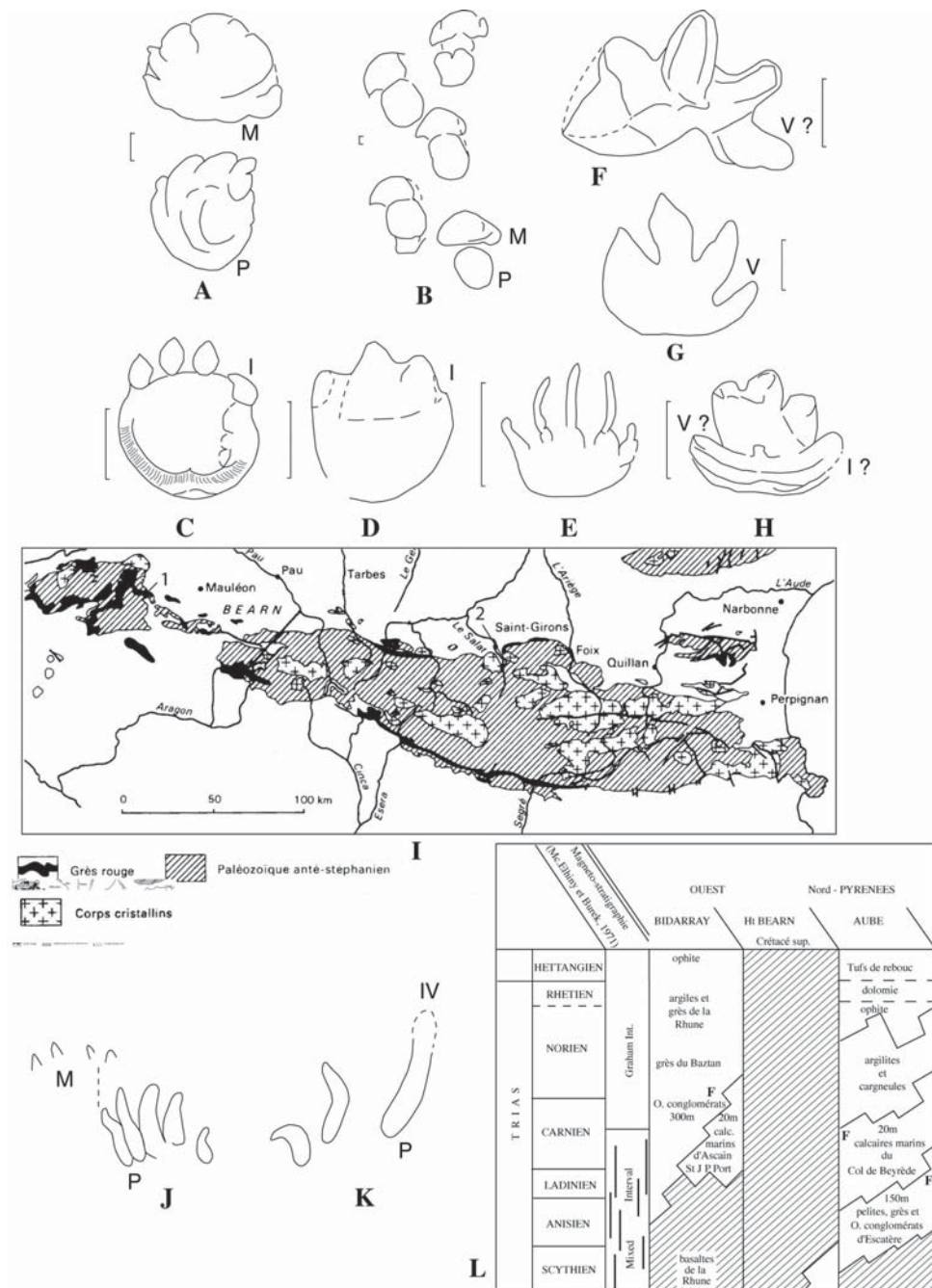


Figure 7. — Traces théromorphoïdes (A-E) et stégocéphaloïdes (F-H) du Trias moyen. A-B: type 1, toit U, A: couple P-M, B = piste, E = type 2, P ou M, toit Y' (A, B, E: mine de Largentièrre, Ardèche); C: P ou M, la Pissoire, Autunois; D: P ou M, Chasselas, Mâconnais, F-H: P ou M, Chasselay, Mt-d'Or-Lyonnais; mire = 5 cm; I-L: Trias pyrénéen (= Grès rouge), fig. d'après Lucas (1985); I: la chaîne des Pyrénées, 1= site Durand in Pays Basque (ouest du Béarn), 2 = site Lucas au SO de St-Girons; J: cf. *Phenacopus faberi*; K: *Rhynhosauroides* sp.; L: F: niveaux fossilifères, 1 = site de Bidarray, 2 = site d'Aube (Formation d'Escatère), os de *Pachypleurosaurus* (col de Beyrède); échelles des ichnites non précisées mais < 5 cm.

3. La bordure cévenole: Ardèche et Gard (fig. 8)

3. 1. En Ardèche. Dans ce département, ce sont de nombreux affleurements naturels et les travaux miniers de Largentière qui ont permis d'observer une ichnofaune abondante et variée. Grâce à une stratigraphie bien établie du Trias (Spy-Anderson 1980, Finelle 1981; Cula 1987, Poli 1998), il a été aussi possible de situer les niveaux ichnologiques dans les diverses formations qui sont bien datées. Leur nom a quelque peu changé au cours du temps. Mais à partir de Bourquin *et al.* 1995, la nomenclature s'est simplifiée et généralisée. Afin d'être le plus clair possible, nous présenterons d'abord la nomenclature des inventeurs des niveaux d'empreintes suivie de celle de la synthèse géologique du SE de la France (Courel *et al.* 1984) puis celle de Bourquin *et al.* (1995), reprise par Razin *et al.* (1996), Courel *et al.* (1998), Poli (1998).

a. Stratigraphie et âges des gisements fossilifères (fig. 8 A et B)

La Formation des Grès inférieurs du Roubreau (Finelle 1981) = Grès du Roubreau *in* Courel *et al.* (1984) et Bourquin *et al.* (1995) a livré dans les environs de Largentière, d'Aubenas (Daüs) et de Privas, plusieurs niveaux à traces de vertébrés qui sont localisés dans les parties inférieure et moyenne de cette formation (TV 1-3, fig. 8 B). A partir de données palynologiques, des niveaux précisés par des numéros dans la colonne F de la fig. 8 B, ont été datés, en 2, de l'Anisien-Ladinien (Doubinger & Adloff 1977) et, de 1 à 3, de l'Anisien au Ladinien inférieur compris (Fauconnier *et al.* 1996). Les Conodontes précisent la base du Ladinien (Hirsh cité *in* Courel *et al.* 1998). En croisant ces données, la Formation des Grès inférieurs du Roubreau s'est donc déposée durant l'Anisien et le sommet du Ladinien inférieur. Elle surmonte la Formation des Grès de base à faciès Buntsandstein qui n'a pas été datée. Ajoutons, qu'à partir de données palynologiques, certains niveaux des Formation sus-jacentes ont pu l'être. Les horizons 7, 8 et 9 sont du Carnien (Fauconnier *et al.* 1996), le n° 5, du Ladinien sup., n° 6 de la limite Ladinien-Carnien et le n° 7 a été rangé dans le Carnien inférieur par Doubinger & Adloff (1977), Adloff *et al.* (1984); 10 n'a pas été daté mais un niveau sus-jacent appartenant à la Formation d'Ucel (= Formation de la Croix Blanche) est d'âge Rhétien (Doubinger & Adloff 1977, Taugourdeau-Lantz & Lachkar 1984).

b. Localisation des gisements et contenu paléontologique (fig. 8 et 9; pl. 3 B-H)

* **Formation des Grès du Roubreau (Anisien sup.-Ladinien inférieur).** Nous les présentons par ordre chronologique en se basant sur la première découverte.

= **Secteur d'Aubenas.** Prévenu par des agriculteurs qui avaient remarqué "de curieux dessins" à la surface d'un petit plateau gréseux proche du village de Daüs, M. Saumade instituteur, en fait part à M. Bellin, préhistorien qui y observe des reliefs ayant des formes de mains humaines. Blanc (1962) identifie des "empreintes et contre-empreintes de pas de "*Cheirotherium*" accompagnées de figures de rétraction de l'argile et de très belles pseudomorphoses de sel gemme". Ces ichnites sont effectivement fréquentes sur la bordure du plateau où elles se présentent souvent, en épireliefs convexes. Cette fossilisation n'est d'ailleurs pas rare en Ardèche. Après avoir observé leur formation sur les plages actuelles du Grau-du-Roi, Demathieu a proposé une explication qui fait intervenir le vent (Courel & Demathieu 1984). Celui-ci serait responsable d'une inversion de relief par érosion différentielle, la partie piétinée concave, plus compactée, donc plus résistante à l'action éolienne, formant peu à peu un

épirelief convexe.

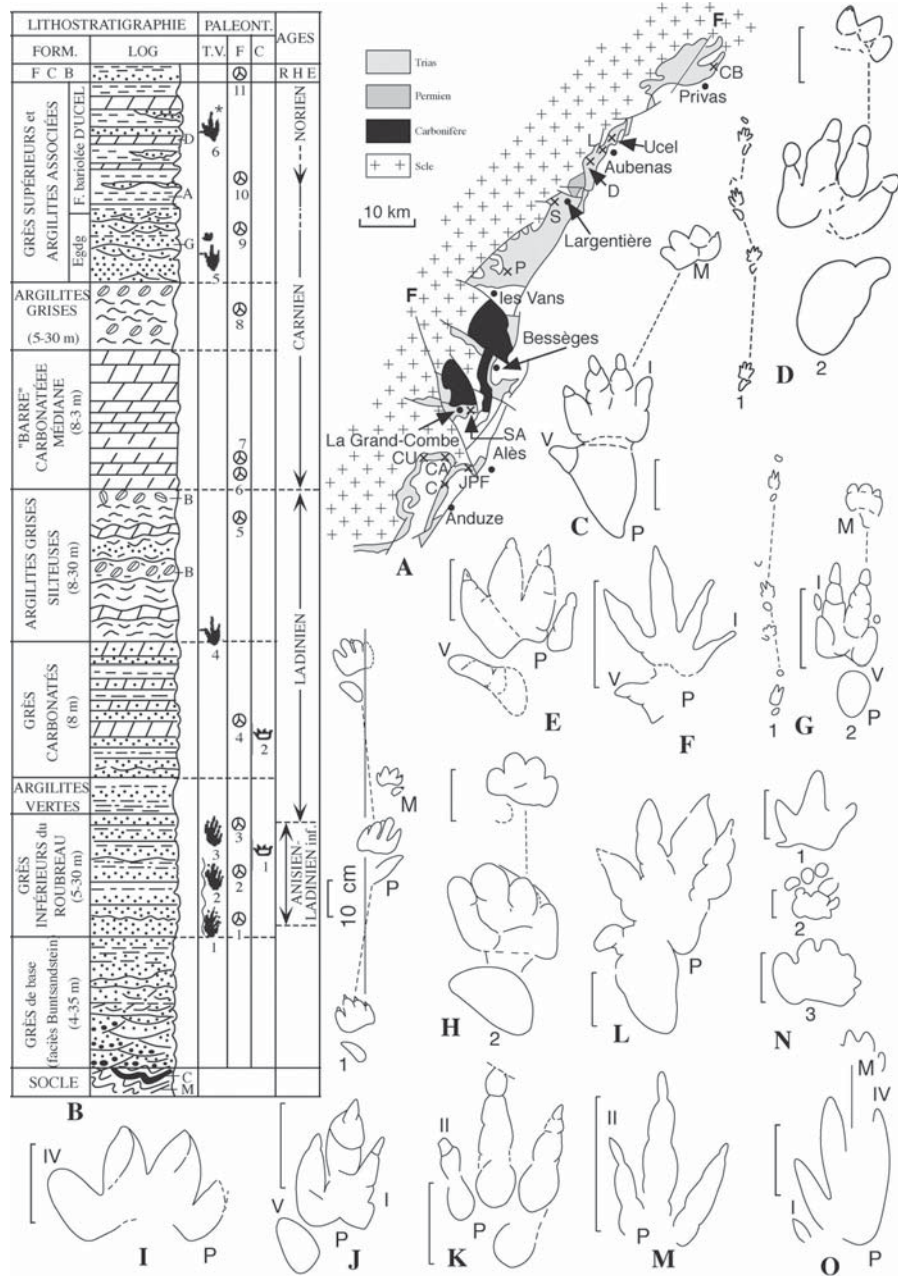


Figure 8. — Traces de la bordure orientale du Massif Central (Velay, Vivarais, Cévennes); **A**: localisation avec du nord au Sud: CB = Chambre-de-Bavas, L = Lazuel, D = Daüs, S = Sanilhac, P = Payzac, SA = St-Andéole, CU = Col d'Usclas, CA = Carnoulès, C = Corbès, JPF = St-Jean-du-Pin, la Fabrique. **B**: log de la série triasique ardéchoise, Form. = Formations, FCB = Formation de la Croix Blanche, Egdg = Ensemble grésodolomitique gris, TV = traces de pas, F = microflore, C = Conodontes, RHE = Rhétien, M = Migmatites, C = charbon, B = Brèches, G = Grès, A = argilites, D = dolomie; **C-E, G-K**: empreintes des mines de Largentière avec **C, D 1-2**: *Isochirotherium felenci*; **E**: *Chirotherium barthii*; **G**: *I. delicatum*; **H 1-2**: *Brachychirotherium circaparvum*; **I**: *B. tintanti*; **J**: *Sphingopus ferox*; **K**: *Coelurosaurichnus largentierensis*; **F**: *Chirotherium mediterraneum*, Carnoulès; **L-O**: traces du Daüs avec **L**: *I. felenci*; **M**: *Grallator* sp.; **N**: indéterminé; **O**: *Dahutherium agilis*; mire = 5 cm; P = pied, M = main.

Outre des *Chirotherium* sp., Montenat (1968) identifiera dans ce gisement une forme originale: *Dahutherium agilis* MONTENAT, 1968 qui correspond à des empreintes de quadrupèdes au pied tétradactyle et à petite main. L'auteur ajoute dans son inventaire d'autres traces de quadrupèdes: certaines de petite taille rapportées à cf. *Batrachopus*; d'autres de grande taille non nommées, assez proches de certaines empreintes de Trias supérieur d'Anduze, décrites par P. Ellenberger (1965). Il existe aussi des traces tridactyles (= dinosauroïdes) dont cf. *Grallator*, *Rhynchosauroides* cf. *petri*, celles de main non nommées (fig. 8 M-O). Gand (inédit) y a observé en 1980, *in situ*, *Isochirotherium felenci* COUREL & DEMATHIEU, 1976 (fig. 8 L) et plusieurs épireliefs convexes chirothéroïdes. Ce gîte peut-être localisé dans le sommet de la Formation des Grès du Roubreau, juste en-dessous de celle des Argiles Vertes (TV3 fig. 8 B). Ajoutons que Touchard avait observé deux *Chirotherium* au nord d'Aubenas (in Demathieu & Samama 1968) et Cula (1987): *Procolophonichnium*.

= **Dans les environs de Largentière** (pl. 3 B-E), nombreuses sont aussi les surfaces de bancs ou les blocs éboulés sur lesquels des ichnites ont été observées. En 1964, Felenc, de la Peñarroya, Société exploitant la galène argentifère de la ville, en identifie une dans le Roubreau. Mais c'est surtout son collègue, Samama, Ingénieur Géologue, qui en recherche dans les galeries de mines à partir de 1963. Il en découvrira un grand nombre qui fera l'objet d'une première étude quelques années plus tard. Demathieu & Samama (1968) décrivent alors l'ichnofaune suivante: *Rhynchosauroides petri*, *Phalangichnus* SCHMIDT, 1959, *Chirotherium barthii*, "*C. parvum*" depuis renommé *Brachychirotherium circaparvum*, *B. sp.* et *Sphingopus ferox* (fig. 8). Des creusements de galeries nouvelles permettront, également, de découvrir 75 m2 de surface fossilifère sur laquelle Courel & Demathieu (1976) ont distingué, à nouveau, *Sphingopus ferox*, *Brachychirotherium circaparvum*, les ichnoespèces originales: *Isochirotherium felenci*, *I. delicatum*, *Coelurosaurichnus largentierensis* toutes deux de COUREL & DEMATHIEU, 1976 (fig. 8 C, D1-2, G1-2, K; pl. 3, F-H), *Rhynchosauroides* sp., ainsi que des traces Théromorphoïdes non nommées (fig. 7 A-B, E) et *Procolophonichnium*. Ces observations ont été enrichies ensuite par divers géologues. Gand (avril 1981, inédit) a identifié *in situ* dans la falaise de la rive gauche du Roubreau (pl. 3 D), de part et d'autre d'une couche d'argilites bariolées, un niveau à *Anchisauripus* et celui grésodolomitique à hyporeliefs de *Brachychirotherium* et *Chirotherium barthii*. Finelle (1981) signale aussi dans cette gorge, *Brachychirotherium* cf. *gallicum* et une empreinte dinosauroïde sur un bloc éboulé. Et Cula (1987) ajoute dans le même secteur: *Isochirotherium* cf. *felenci*, *Coelurosaurichnus* cf. *largentierensis*. En 1981, Gand (inédit) note des blocs portant des *Chirotherium* entre Tauriers et le bois du Devès (pl. 3 H). Jean Marc Pouillon lui en signale aussi en 2000 dans le même secteur.

= **Dans le secteur de Privas**, vers 1980, Georges Naud, alors conservateur du Musée de la Terre Ardéchoise de cette ville, découvre dans la Formation du Roubreau une grande surface à épireliefs convexes qu'il fait mouler. A sa demande Gand l'étudie en 2000, pour l'exposition "les animaux fantastiques d'Ardèche" tenue en 2001-2002. Sur l'une des surfaces, on observe plusieurs pistes incomplètes de *Chirotherium barthii* et de possibles traces dinosauroïdes (fig. 9 A). Cula (1987) qui a réalisé l'étude stratigraphique et sédimentologique du Trias régional dresse une liste de ses découvertes: *Isochirotherium* à Chambon-de-Bavas, *Rhynchosauroides* cf. *petri* près

des Valliers et de Villeneuve,

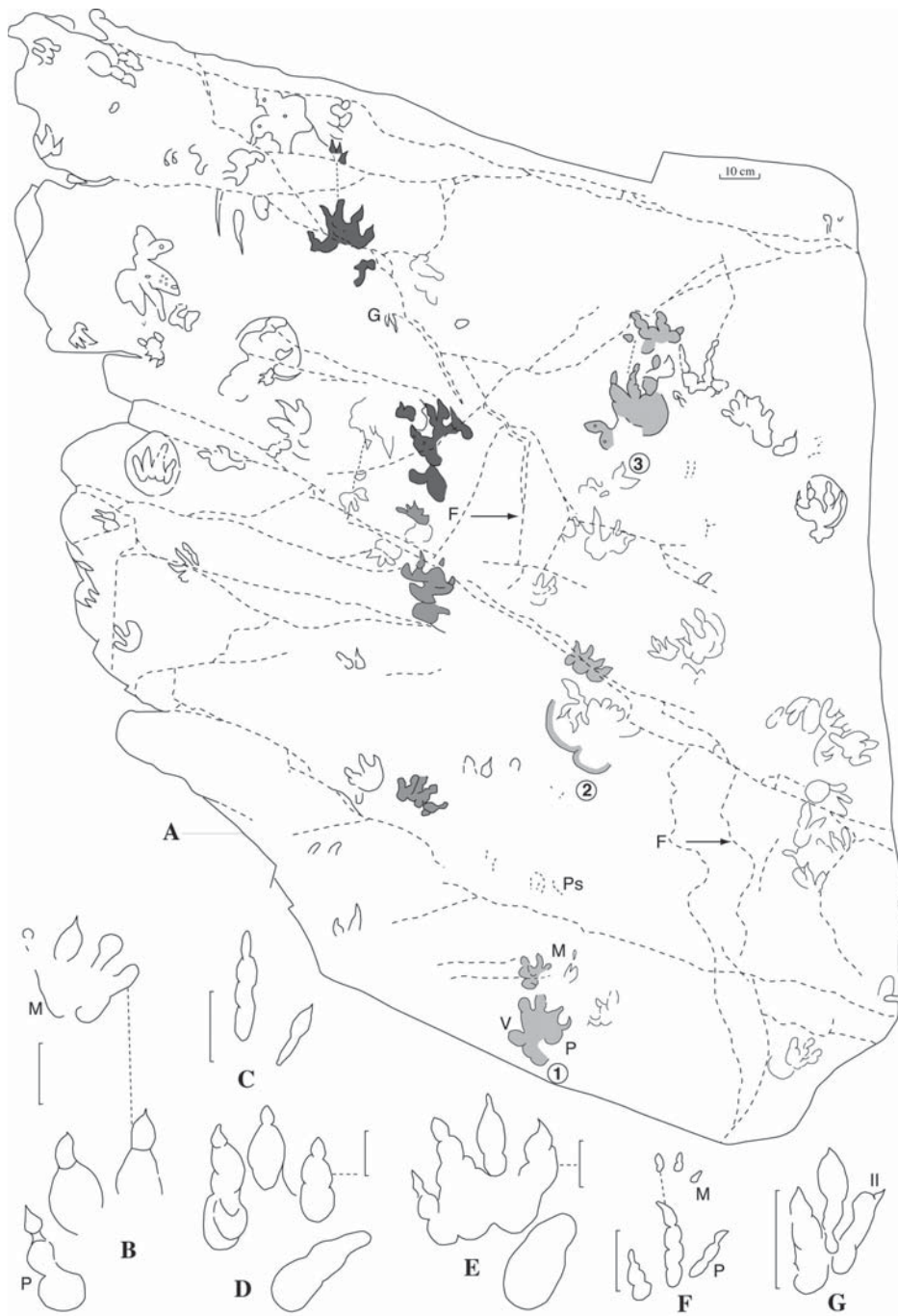


Figure 9.— **A**: moulage d'une surface à épireliefs convexes *Chirotherium barthii*, musée de Privas, 1-3 = piste *C. barthii*, **G** = *Grallator* ? , **Ps** = Pseudomorphoses de NaCl, **F** = fracturation; **B**, **D**, **E**: *C. barthii* observés *in situ* entre Tauriers et Bois du Devès (Largentière), **C**, **F**: cf. *Coelurossaurichnus grancieri*, Sanilhac; **G**: *Grallator*, Carnoulès, mire = 5 mm pour B-G.

= **Près des Vans**. Finelle (1981) trouve au Mas de Lafont, *Isochirotherium felenci*.

* **Argilites noires inférieures évaporitiques (Finelle 1981) = Argilites grises silteuses (Courel *et al.* 1984) = Grès et Argilites grises silteuses (Bourquin *et al.* 1995) (Ladinien sup.)**. Finelle (1981: 213) mentionne "une empreinte tridactyle, gen. indéterminé, située à l'extrême base..." de cette Formation.

* **Grès supérieurs et argiles associées / bariolées (Finelle 1981, Recroix 1981) = Grès, argilites bariolées dolomitiques, dolomies ocre d'Ucel (Courel *et al.* 1984a (Trias supérieur) (fig. 8 B).**

Depuis Bourquin *et al.* (1995), ce groupe comprend trois Formations: l'Ensemble grés-dolomitique gris (EGDG), immédiatement sus-jacent à la Barre Carbonatée, la Formation d'Ucel (ex Keuper) terminée par la Formation de la Croix Blanche (FCB).

Dans l'EGDG, Max Grancier a découvert et recueilli, à partir de 1993, de petites contre-empreintes dinosauroïdes dans 3 niveaux localisés le long du ruisseau le Salindre qui coule juste au nord de **Payzac**. La collecte, d'abord limitée à une trentaine de traces, s'est beaucoup enrichie depuis grâce à l'exploitation méthodique des sites qui lui a permis de recueillir plus de 200 ichnites de bonne qualité qui sont actuellement exposées chez lui, au Chazalet. Les horizons fossilifères se succèdent verticalement dans un intervalle d'un mètre. Le plus ancien, F1, a fourni une grande dalle à *Grallator*, cassée en 3 parties, Le second F2 a livré, non seulement le taxon précédent, mais aussi *Coelurosaurchnus grancieri* COUREL & DEMATHIEU, 2000, ichnoespèce qui est exclusive sur le niveau E qui affleure un peu plus au nord-est de F1 et F2 situés à la base d'une falaise. C'est à son niveau que s'effectue le passage entre l'EGDG, daté du Carnien dans le sondage de Balazuc (Fauconnier *et al.* 1996) et la Formation bariolée d'Ucel (FBU); *sensu* Cula (1987): épaisse série d'argilites bariolées dans laquelle se développent des niveaux dolomitiques et des corps gréseux conglomératiques chenalisés. Sa position stratigraphique lui assigne un âge Carnien supérieur-Norien. Mais Razin *et al.* (1996) admettent qu'elle est norienne. *Coelurosaurchnus grancieri* correspond à des traces de pied dinosauroïde, d'une dizaine de cm de longueur, montrant aussi celles de la main dans 66 à 89 % des cas. *Grallator* sp. est seulement représenté par les empreintes de l'autopode postérieur (Gand *et al.* 2005) (fig. 10 I-L; pl. 4 H-L).

= **Les Salles**. Ce gisement est localisé à quelques km au sud de Payzac et appartient à la Formation bariolée d'Ucel. Max Grancier y a découvert plusieurs traces *Grallator* sur un niveau dolomitique gréseux.

= **A la Burzède**, près de Saint-Julien-de-Serre, Michel Vérolet a découvert plusieurs pistes de *Grallator* sp. et *Otozoum grandcombensis* GAND *et al.*, 2000 à la surface d'un corps gréseux long d'une cinquantaine de mètres. Ce site est actuellement à l'étude.

* Au nord de **Sanilhac**, dans le secteur de Gratte-Loup, Gand a identifié *in situ* plusieurs pistes de *Coelurosaurchnus* cf. *grancieri* (fig. 9) sur une grande surface gréseuse. Leur localisation stratigraphique est difficile à établir pour le moment.

3. 2. Dans le Gard (région d'Alès)

a. Stratigraphie et âges des gisements fossilifères (fig. 8A et B).

Dans ce secteur des Cévennes, le Trias affleure largement recouvrant dans le bassin d'Alès, le socle cristallin et le Houiller (fig. 8 B). Recroix (1981) y a distingué plusieurs formations qu'elle a corrélées avec celles qui ont été établies par Finelle & Courel (1979) et Finelle (1981) en Ardèche. Ces résultats ont été intégrés par Courel *et al.* (1984) dans une synthèse consacrée au Sud-Est de la France qui demeure actuellement la référence. Perrissol (1990) a étudié les Formations triasiques gardoises plus proximales entre Alès et St-Jean-du-Gard, au nord, jusqu'à Sumène et Durfort, au Sud. Il en est résulté une stratigraphie dont les Formations sont aussi facilement corrélables avec celles de l'Ardèche bien datées (Perrissol 1990: 63).

b. Localisation des gisements et contenu paléontologique

*** Formation inférieure, Unité des Argilites noires inférieures (Perrissol 1990) = Argilites silteuses, Grès à moulages = Grès du Roubreau (Courel *et al.* 1984) (pl. 3 I-M).**

= Gisements situés à l'ouest d'Alès. Plusieurs niveaux à empreintes ont été observés dans le secteur de St-Sébastien d'Aigrefeuille par Demathieu (Finelle 1981, Demathieu *in* Demathieu & Durand 1991). Près de la Fabrique, à la base de l'unité des Argilites noires, cet auteur a trouvé 2 pistes "juxtaposées" de *Coelurosaurichnus* qui ont été, écrit-il "rapidement détruites par les intempéries" et 2 autres attribuables à *Isochirotherium* sp. et *Synaptichnium*. Près de St-Sébastien, il mentionne la présence d'1 piste d'amphibien et 3 de chirothérioides. Son inventaire contient aussi "un spécimen *Isochirotherium felenci*", *Rhynchosauroides* et *Chirotherium mediterraneum* DEMATHIEU & DURAND, 1991. Il faut y ajouter les observations de Perrissol (1990: 67): "une piste de Chirothéridé" trouvée près de la Bastide, une "empreinte tridactyle qui existait au bord de la D 217 (vers St-Jean-du-Pin) ainsi que "les traces de bioturbation (qui) sont très fréquentes et les empreintes de vertébrés (qui) ne sont pas rares" dans les anciens grattages miniers de Carnoulès. Ces ichnites ont été remarquées sur de grandes surfaces de siltites à pendage SSE qui recouvrent "l'unité des Conglomérats et Grès de base" qui a été activement exploitée en raison de sa teneur en sulfure de plomb argentifère et de zinc. Dans la zone précisée par les lettres J et K *in* Perrissol (1990: 102), Gand (2002-2003, inédit) y a effectivement vu quelques épireliefs concaves de mains *Brachychirotherium* et plusieurs pistes incomplètes d'épireliefs convexes disséqués et déformés par l'érosion. Ils sont attribuables à des Chirothériidés incomplets. L'un d'entre eux ressemble au paratype *C. mediterraneum* (Demathieu & Durand 1991: 120) (fig. 8 F). Au cours de ces missions, Gand a aussi noté la présence d'*Anchisauripus bibractensis* (fig. 9 G; pl. 3 M). Les niveaux fossilifères des carrières à Pb-Ag-Zn de Carnoulès sont localisés juste à la base de l'unité des Argilites noires à niveaux gréseux fins riches en traces d'invertébrés, végétales et à rides. Avec juste raison, Finelle (1981) la considère comme équivalente de la Formation du Roubreau. Comme en Ardèche, dans le Gard, elle surmonte une Unité / Formation Conglomératique azoïque dite Grès de base à faciès Buntsanstein (Courel *et al.* 1984a).

*** Formation supérieure (Perrissol 1990) = Grès supérieurs et Argilites bariolées (Recroix 1981) (Carnien et Norien) = A la base de cette Formation, donc dans celle de l'Unité des Argilites noires supérieures (Perrissol 1990) = Ensemble**

gréso-dolomitique gris (EGDG) (Bourquin *et al.* 1995), Perrissol (1990: 67) signale la présence d'empreintes tridactyles près de St-Roman-de-Codières.

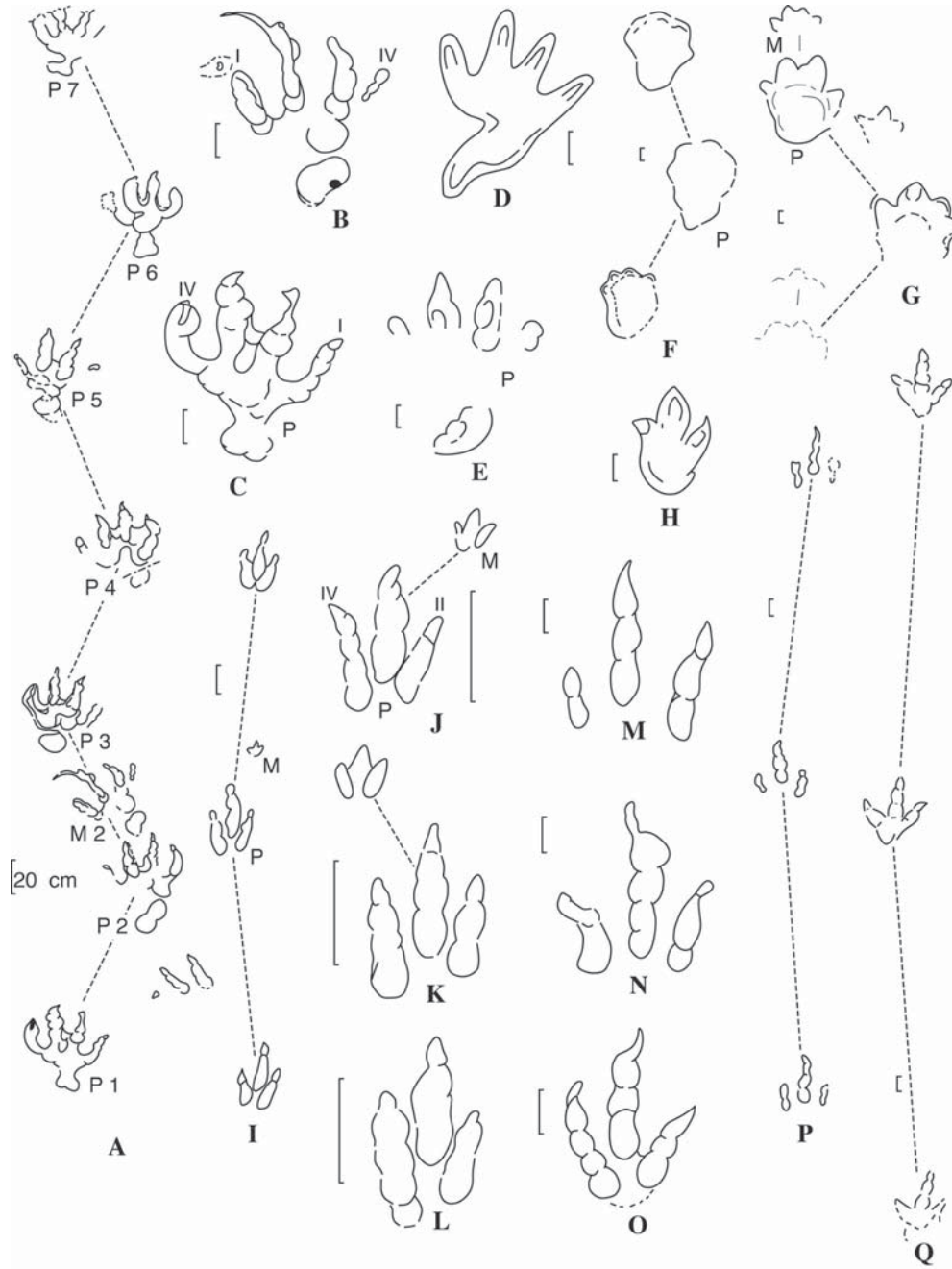


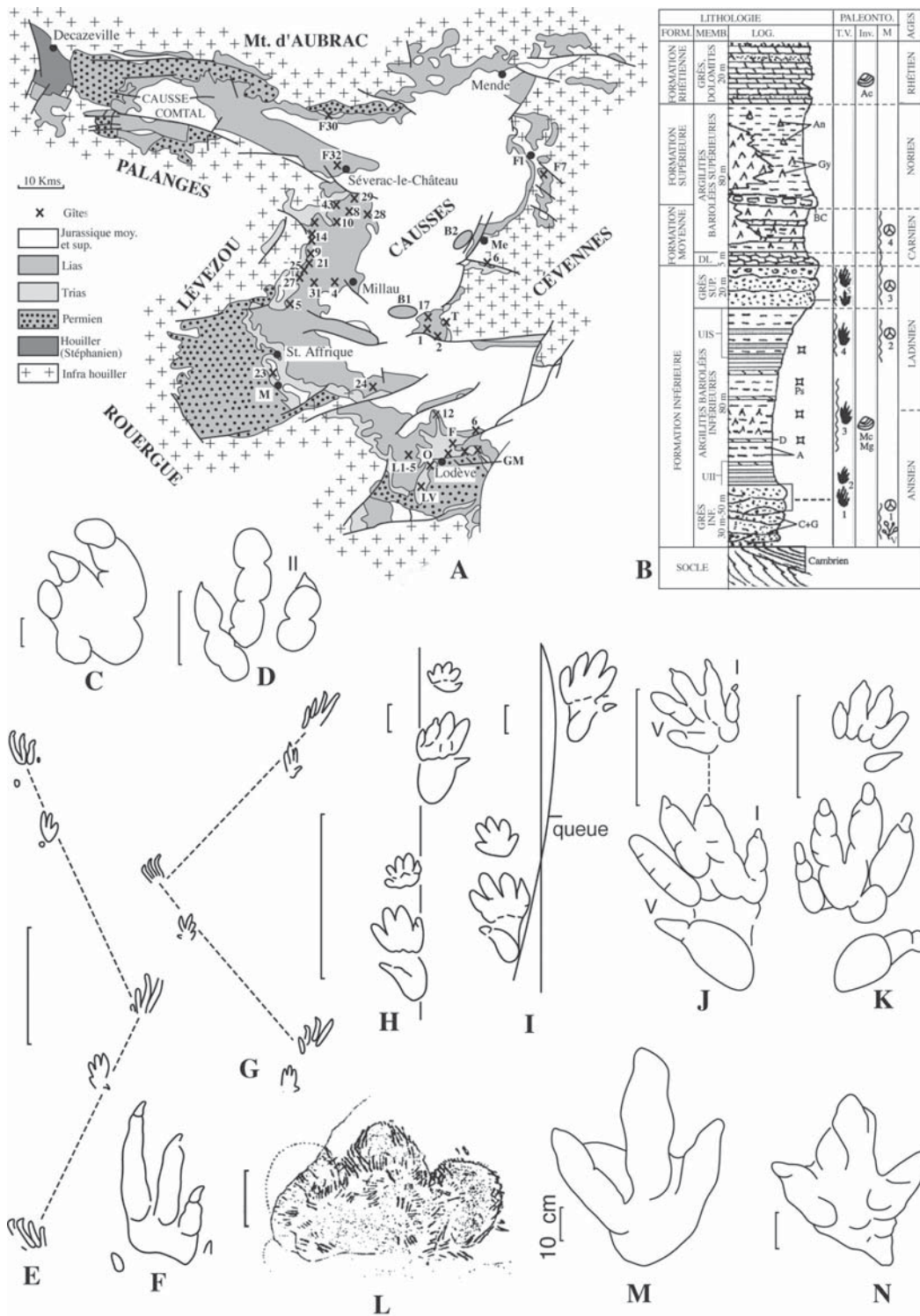
Figure 10. — **A-C:** *Otozoum grandcombensis*, **A:** piste, **B:** main M2, **C:** Pied P1, Norien, Chapelle St-Andéol; **D-H:** nommé in Ellenberger (1972) mais pas décrit, **D-E:** *Pseudotretasauropus "lehmani"* ou *P. "andusiensis"*, *Paratretasauropus* *corbensiensis*; **F:** ? *Pseudotretasauropus*, **G:** cf. *Sauropodopus* ou *Deuterosauropodopus*, **H:** non nommé; **J-L:** *Coelurosaurichnus grancieri*, Carnien, Payzac; **M-P:** *Grallator andeolensis*, Norien, Chapelle St-Andéol; **Q:** *Grallator* sp., Norien de Corbès; mire = 5 cm.

= Unité des Alternances (Perrissol 1990) = Formation bariolée d'Ucel (Bourquin *et al.* 1995).

Les gisements de Corbès et de la Baraquette (fig. 8A). Ellenberger (1965) repris dans Ellenberger *et al.* (1970) a signalé la découverte de pistes de vertébrés dans le “Keuper” “des environs d'Anduze”, en deux endroits: dans le lit du Gardon de St-Jean, près de la Baraquette, et dans celui de son affluent formant un ravin en direction de Corbès. Ellenberger (1965) précise la présence de quelques dizaines de traces parmi lesquelles il distingue “plus de cinq formes” d'empreintes tridactyles. Malgré les photos prêtées par l'inventeur du site, GG n'a pas pu retrouver, *in situ*, ces ichnites mais il est incontestable que des traces dinosauroïdes existent dans ce secteur puisque ce dernier (Gand *et al.* 2005) en a retrouvé d'autres dans le ravin précité. Cette palichnofaune a été observée dans les “intercalations de grès arkosique” des “marnes irisées” du “Keuper” de Corbès qui correspond à “l'unité des Alternances” de la “Formation Supérieure” de Perrissol (1990: 19, 63, 204), équivalente à la partie supérieure de la Formation d'Ucel (cf. supra). Dans le ravin de Corbès, Ellenberger (1965) y a découvert aussi *Euestheria minuta* et *Pseudoasmussia destombesi*: “une association connue du Keuper *s. str.*” (Ellenberger 1965). Selon Marc Durand (communication écrite), la première espèce apparaît dans la Lettenkhole moyenne (Ladinien supérieur voire terminal) et la seconde, dans les Grès à Roseaux (Carnien moyen ou supérieur selon les auteurs). Calée entre la Barre carbonatée carnienne et la Formation Rhétienne *sensu* Perrissol (1990), la Formation d'Ucel locale est donc en grande partie d'âge Norien. Les traces observées sont difficiles à classer car elles ont été, d'abord seulement dessinées par leur inventeur (Ellenberger, 1965; Ellenberger *et al.* 1970), puis ont été nommées sans être décrites ni figurées *in* Ellenberger (1972). En définitive, nous savons qu'il a été identifié de grandes empreintes dinosauroïdes *Deuterotriasauropus* “*deambulator*” et *Mafatriasauropus* “*gardonensis* (= *Grallator* pour Olsen & Galton 1984) (fig. 10 Q) et d'autres, attribuées à des Sauropodes comme *Sauropodopus* et *Deuterosauropodopus* (fig. 10 G, peut-être F) et à des Prosauropodes désignées avec les binômes ? *Otozoum*, *Pseudotretasauropus* “*lehmani*”, *P.* “*andusiensis*”, *Paratretasauropus* “*corbensiensis*” (fig. 10, D-E).

Le gisement de la Grand-Combe. A l'est de la célèbre cité minière, non loin de la Chapelle Saint-Andéol, J. Bruchet découvrit en 1996 une grande dalle dolomitique couverte de longues traces qui fut moulée, en 1998, par les soins de Monique Vianey-Liaud, Pr à l'Université de Montpellier et de Cabot, Directeur du Parc des Dinosaurés à Mèze. Ce niveau ainsi que deux autres furent ensuite étudiés en 1999 par Gand *et al.* (2000). Toutes ces ichnites ont été observées dans le Membre argilo-dolomitique (Gand *et al.* 2000) de la F. “des Grès supérieurs et Argilites bariolées” du bassin d'Alès, (Recroix 1981) = Formation d'Ucel, d'âge Norien. Les nombreuses pistes dinosauroïdes d'une vingtaine de cm de longueur ont été nommées *Grallator andeolensis* GAND *et al.* 2000. Elles sont associées à *Otozoum grandcombensis* GAND *et al.* 2000 dans le gîte F1 (fig. 10, A-C, M-P, pl. 4 M-Q) qui correspondent à des grandes traces de pied et de main, longues d'une cinquantaine de cm. Ces dernières ichnites ne sont pas sans rappeler une forme de la Baraquette (cf. supra), notamment *Pseudotretasauropus* “*lehmani*” dont l'ichnogenre ne regroupe que des traces de pieds du Molteno d'Afrique du Sud (Ellenberger 1972: 40).

4. Les Grand-Causse (fig. 11 et 12)



4. 1. Stratigraphie et âges des gisements fossilifères. Aubague *et al.* (1966) in Lopez (1992: 40) résume les caractères sédimentologiques du Trias des Causses de la manière suivante: " le golfe caussenard est fait de deux bassins séparés par le seuil au niveau de Lodève. Dans le bassin septentrional, se développent des épandages détritiques fluviaux de piémont contre les reliefs hercyniens et une sédimentation argilo-évaporitique subsidente dans la cuvette caussenarde. Tandis que dans le bassin méridional l'importance des termes carbonatés témoigne de conditions marines plus franches". Dans le premier bassin, le Trias diminue beaucoup d'épaisseur d'ouest en est (160 à 55 m) et affleure nettement plus largement sur la bordure du Rouergue que sur celle des Cévennes où il est surtout connu par des sondages (Courel *et al.* 1984: 91). La série sédimentaire y est verticalement peu différenciée, principalement constituée de grès grossiers "à niveau d'organisation très rudimentaire" avec intercalations d'argiles bariolées et de dolomies jaunâtres" déposées "sur des aires continentales plates..."; "de sondage à sondage, les corrélations sont illusoires" (Aubague *et al.* 1984: 90). Le Trias y garde ces caractères sédimentologiques monotones jusqu'à sa limite sud, qui passe par Saint-Affrique et Meyrueis, écrivent les auteurs précédents. En réalité, la limite est plus septentrionale comme on peut facilement s'en rendre compte en étudiant le Trias des environs de Saint-Affrique, celui de la vallée de la Sorgue (Vandeloves et Truanes) et des environs du château de Montégüt. De ce lieu pittoresque, on peut en effet embrasser tout le Trias dont l'organisation stratigraphique est tout à fait similaire à celle du Lodévois. Dans la partie nord du bassin, où son épaisseur est très réduite, près de Cruéjols, plusieurs niveaux riches en traces dinosauroïdes ont été observés (Gand *et al.* 2005). Les empreintes ont été faites dans la Formation des Grès d'Olemps, transgressive sur le socle, datée du Rhétien ou de l'Hettangien. Ensuite, en allant vers le SE, au-delà de la limite de ce petit bassin endoréique, "le matériel commence à se différencier en termes lithostratigraphiques annonçant ceux" du domaine méridional". C'est dans cette zone de passage que plusieurs niveaux à empreintes de vertébrés ont été observés *in situ*, les premiers près de Trêves, de Dourbias et les seconds, dans les environs du Château de Montégüt, au sud de Saint-Affrique (T et M fig. 11 A). Le Trias du domaine méridional, dans sa partie lodévoise, est célèbre dans la littérature parcequ'on y a trouvé à Fozières de nombreuses dalles à *Chirotherium* qui ont enrichi les collections de plusieurs musées régionaux ainsi que celles du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (cf. *infra*). La série a été étudiée par de nombreux auteurs cités in Lopez (1992: 40-41). Ce dernier, avec Mader, (Lopez & Mader 1985) en ont établi un découpage stratigraphique dont l'interprétation sédimentologique a fait l'objet d'une

Figure 11. — A: Gisements des Causses. Trias avec M = Château de Montégüt; croix au nord et sud-ouest de Lodève: gîtes fossilifères avec F = ceux de Fozières et GM = ceux de Massol; G0-G3, G5-G10 sont ceux de Soumont à Salces et LV = la Valette-les-Valarèdes (G11-G12), O = Olmet (G14), Vernes (Demathieu), Brandou (Ellenberger), les Plans (Lopez); T = Trêves; Trias / Hettangien: Cruéjols (F30); Hettangien-Sinemurien: L1-5, F6-F29 gîtes décrits in Demathieu *et al.* (2002); B1 et B2 = sites du Bajocien / Bathonien, Me = Meyrueis, Fl = Florac. **B:** localisation stratigraphique des niveaux fossilifères, MEMB = Membres avec UII/UIS = Unité inférieure/supérieure interstratifiée, DL = dolomies laminées, BC = Brèches dolomitiques, Gy = gypse; LOG avec TV1-TV5 = niveaux à ichnites 1 à 5; 1 = gîtes de Fozières et Massol (partim), 2 = Brandou, Dedieu, 3 = les Vernes, 4 et 5 = les Plans; Inv. = invertébrés avec Ac = *Avicula contorta*, Mc, Mg = *Myophoria costata*, *M. goldfussi*; M = 1-4: niveaux à microflore, V = végétaux; **C-D:** *Coelurosaurichnus perriauxi* et *Rotodactylus* sp. du gîte TV4, **L:** *Cynodontipus polythrix* de TV2, **E-K** du Gîte TV1 (Fozières) avec **E-F:** *Rotodactylus bessieri*, **G:** *Rhynchosauroides lutevensis*, **H-J:** *Brachychirotherium gallicum*, **K:** *Chirotherium barthii*; **M-N** du gîte de Cruéjols, **M:** *Eubrontes giganteus*, **N:** *Dilophosauripus* sp.

thèse (Lopez 1992). Les divers Membres envisagés peuvent être corrélés avec ceux du Trias du Gard et de l'Ardèche. Comme dans ces deux régions, dans le Lodévois, ils ont été datés à partir de macro et de microflore mais aussi par la présence de *Myophora costata* et *M. goldfussi* (Nickles 1894, Orszag-Sperber 1966 in Lopez 1992). Ainsi la base de la série triasique: les "Grès et Conglomérats inférieurs" furent d'abord datés de l'Anisien inférieur par une macroflore à *Voltzia heterophylla*, *Albertia elliptica*, *Equisetites mougeottii*, *Schizoneura* cf. *paradoxa*, *Endolepis vogesiaca*, *Aethophyllum* sp. et une microflore caractérisée par *Illinites kosankei*, *Chordasporites singulichorda* et *Triadispora falcata* (Doubinger & Cheylan 1964). Puis Doubinger & Adloff (1981) ont proposé plutôt un âge Anisien moyen en se basant sur une riche microflore de Valarèdes, récoltée dans les Grès inférieurs. Cette dernière datation a été confirmée par Diez (2000). D'autres Membres ont été datés par Appia-Lamache (1984). Nous avons précisé les niveaux fossilifères et les âges déduits dans la figure 11 B imitée de Lopez (1992). Dans les Causses, le Rhétien est classiquement constitué par une Formation argilo-dolomitique bariolée à noire dans laquelle se développent des corps gréseux conglomératiques d'origine fluviale et deltaïque. Celle-ci a été datée du Rhétien par "*Avicula contorta*" (= *Rhaetavicula contorta*) en de nombreux endroits (Roquefort 1934). Mais en se basant sur l'existence d'une faune à *Psiloceras planorbis*, au mur du faciès de Parlatges (Unité IB, fig. 14 A) (cf. in Lebouche Berne-Rollande 1972), Michel Lopez (1992: 273-274) a inclus dans le Rhétien, l'Unité sous-jacente IA d'Arrondeau (1982) qui n'a pas ces ammonites; Ce dernier auteur semble donc avoir daté l'Unité IA de l'Hettangien inférieur sur des considérations faciologiques.

4. 2 Localisation des gisements et contenu paléontologique.

a. Le domaine méridional: région lodévoise

* **Formation inférieure, Grès et conglomérats inférieurs (unité des Grès inférieurs = UGI) (Lopez 1992) = Conglomérats et Grès de base (Perrissol (1990) = Grès à faciès Buntsandstein (Finelle 1981, Courel *et al.* 1984) (fig. 11 B, pl. 3 N).** De Rouville (1857) signale des traces de Labyrinthodon dans le "Keupérien" de Fozières (in Lopez (1992: 40) (F, fig. 11 A). Avec celles récoltées par Melet et Hugounenq (in Winkler 1886), de Rouville semble en avoir envoyé une partie à Paul Gervais qui les étudie (Gervais 1857). Il reconnaît dans cet ensemble TV1, *Chirotherium* et des traces dinosauroïdes *Ornitichnites* HITCHCOCK, 1836. Bien des années plus tard, un Professeur de Sciences Naturelles du Lycée de Lodève: Massol (1965) va rechercher systématiquement les traces fossiles autour de cette ville. De part et d'autre du gisement historique de Fozières, 10 nouveaux sites à *Chirotherium* seront répertoriés (croix précisées GM, fig. 11, A). Cette ichnite est associée de manière variable à *Rhynchosauroïdes*, à des empreintes salamandroïdes, stégocéphaloïdes, dinosauroïdes, lacertoïdes et à *Equisetites*. Seul son échantillon de *Chirotherium* sera étudié. A partir des photos, on peut y identifier aussi: *Brachychirotherium circaparvum* ainsi que d'énormes *Isochirotherium*. Une partie de ces empreintes a été trouvée vers le sommet de cette unité des Grès inférieurs comme vraisemblablement le niveau à *Chirotherium* de Dio (Orszag-Sperber 1966: 668). Demathieu (1984) a révisé les empreintes du "seul horizon de Fozières", conservées alors au Musée Audibert de Lodève (maintenant au Musée Fleury). Il a identifié *Chirotherium barthii*, *Brachychirotherium gallicum* (WILLRUTH, 1917), *Rotodactylus bessieri* DEMATHIEU, 1984 et *Rhynchosauroïdes*

lutevensis DEMATHIEU, 1984 (fig. 11 E-K; pl. 3 P-R, 4 A, C). Il s'agit donc d'une ichnofaune peu diversifiée dont l'existence de *C. gallicum* lui suggère de la dater de l'Anisien inférieur plutôt que moyen déterminé à partir de la microflore (cf. supra).

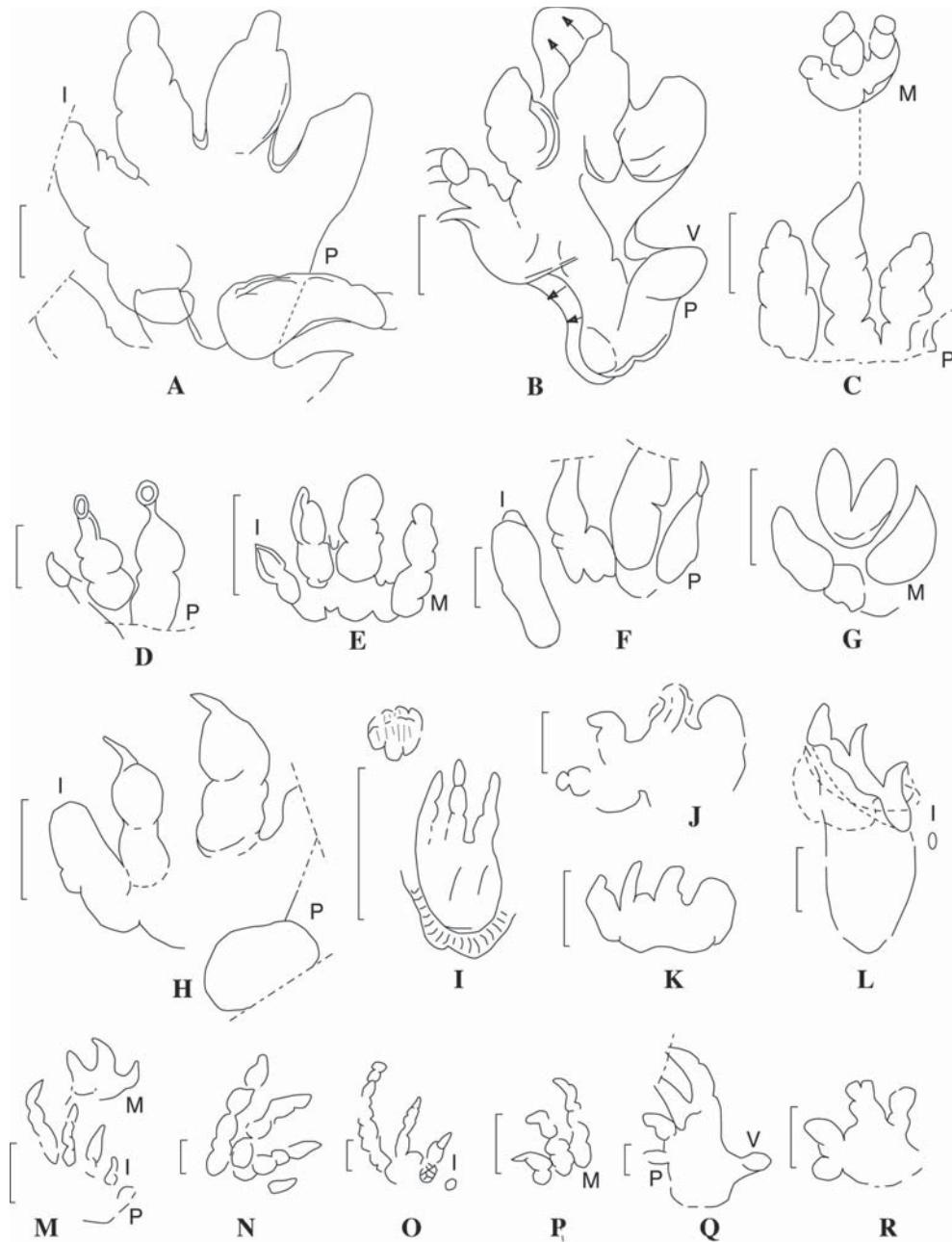


Figure 12.— Traces du Trias de Montaigüt (A-E, I), de Vandeloves (F, G) et de Dourbias (H-J, L-Q); A: *Chirotherium herculis*; B: *Brachychirotherium gallicum*, C-G: empreintes chirothérioides, D: *Isochirotherium ? coureli*, H: *Brachychirotherium* sp., I-R: différentes formes de *Rhynchosauroides* sp., L pour comparaison avec *R. petri* de Culles-les-Roches; P = pied, M = main; mire = 5 cm pour A-I et 1 cm pour J-R.

*** Formation inférieure, Argilites (bariolées) inférieures (Lopez 1992) = Argilites noires inférieures Perrissol (1990) = Grès du Roubreau (Courel *et al.* 1984)**

= Unité Inférieure Interstratifiée (UII). Dans le "site, au bas du cône du Brandou" près de Fozières (TV2), Ellenberger (1976) y a décrit une piste *Cynodontipus polythrix* ELLENBERGER, 1976. En réalité il s'agit d'une unique "vaste patte gauche" incomplète dont il manque les doigts I et V et une partie du II ! (fig. 11 L). Au-dessus du petit banc gréseux porteur, cet auteur (1976: 771) énumère la présence aussi de *Rhynchosauroides* sp., *Synaptichnium* cf. *diabloense*, *Isochirotherium* sp., *Batrachopus deweyi* et de "tridactyles". Les ichnites *Isochirotherium* de la collection Dedieu, conservée au musée Fleury, ont été recueillies près du Pouget, entre les Salzes et la Rouquette. Elles proviennent aussi de cette unité.

= Unité d'Argilites Intermédiaires. On peut, sans doute y situer un niveau TV 3 à *Brachychirotherium circaparvum* découvert par Demathieu près des Vernes. Dans son log inédit, ce chercheur précise qu'il est interstratifié dans des "marnes gréseuses grises avec niveaux de grès finsavec lits à pseudomorphoses" (pl. 4 B).

= Unité Supérieure Interstratifiée (USI). Le niveau (TV4) découvert par Demathieu (1984: 18) à *Rhynchosauroides* sp., *Rhynchosauroides peabodyi*, *Brachychirotherium circaparvum* semble faire partie de cette unité. Il est donc localisé nettement au-dessus de celui "des dalles de Fozières" et non au-dessous comme il est écrit.

*** Formation inférieure, Grès et conglomérats supérieurs (Lopez 1992) = Grès médians (Perrissol 1990) = Grès et argilites silteuses grises" (Courel *et al.* 2004, Bourquin *et al.* 1995).** Au nord de Lodève, près des Plans, cette unité datée du Ladinien supérieur a fourni à Lopez deux traces identifiées par GG (fig. 11 C, D; pl. 3 S, T). Il s'agit de *Coelurosaurichnus perriauxi* et de *Rotodactylus* sp. (Lopez *et al.* 2005).

b. Le domaine septentrional et la "zone de passage"

*** La bordure du Rouergue: région de Saint-Affrique** (M, N fig. 11 et 12; pl. 4 E-G). Au nord et à l'est du Château de Montégüt, Jacques Sciau et Marc Bécaud (inédit) ont découvert dans la Formation des Argilites bariolées inférieures plusieurs niveaux à ichnites identifiées par GG comme: chirothérioïdes incomplets, *Brachychirotherium gallicum*, *Isochirotherium* ? *coureli*, *Rhynchosauroides* sp. Peu en-dessous, de la seconde barre gréseuse, équivalente du Membre des Grès et Conglomérats supérieurs de la Formation inférieure du Lodévois, MB a récolté un pied *Isochirotherium herculis*. Au cours d'une excursion commune avec JS, GG a trouvé aussi une grande dalle à *Rhynchosauroïdes*, empreinte de peau, ainsi qu'une probable trace dinosauroïde. L'ensemble de cette ichnofaune apparaît surtout dominée, actuellement, par la présence d'*Isochirotherium*. Elle est associée à des rides, fentes de dessiccation, *Scoyenia* et à des traces végétales. Le long de la vallée de la Sorgue, près de Vandeloves et de Truanes, JS et MB ont découvert diverses autres traces chirothérioïdes et *Rhynchosauroïdes* dans des niveaux situés à la base de la Formation des Argilites bariolées inférieures (fig. 12).

* **La bordure cévenole occidentale: région de Trêves et d'Alzon** (T fig 11 A). Entre Barjac et St-Jean-du-Bruel, Rault & Dars (1970) mentionnent des traces lacertoïdes sans autre précision. *Chirotherium* est mentionné par Gèze *et al.* (1985) au nord d'Arre dans le Trias inférieur. JS (inédit) poursuivant les recherches a trouvé dans celui de Dourbias, *Brachychirotherium* sp. et divers morphotypes de *Rhynchosauroïdes* sp. (fig. 12 JQ). Durant une sortie commune GG-JS, au cours de laquelle fut étudiée avec détail la stratigraphie de ce secteur, il est apparu que les niveaux fossilifères appartenaient au TI (= Trias inférieur) de la carte au 50. 000 ème de Meyrueis (Gèze & Paloc 1986) (fig. 12). Les ichnites ont été trouvées, probablement, dans plusieurs niveaux de l'équivalent Formation inférieure du Lodévois. Près d'Alzon, Jean-Luc Lesage a récolté un couple pied-main *Isochirotherium* ou *Brachychirotherium* dont la photo nous a été communiquée récemment par le Pr. Monique Vianey-Liaud. Ces empreintes ont été observées sur des gros blocs, aujourd'hui disparus, provenant de la Formation gréseuse cartographiée "TI" sur la carte au 50. 000ème de Nant.

* **Dans la partie NE des Causses de Rodez, près de Cruéjols** (F30, fig. 11 A; pl. 7 A, B, E), un riche gisement à nombreuses contre-empreintes dinosauroïdes a été mentionné *in* Vernhet & Sciau (1990) et Sciau (1991). Il a été découvert par Fuchs en 1964 et signalé en 1976 à JS par G. Michard du BRGM. Seulement quelques exemplaires complets, conservés au Musée de Millau et dans la collection Sciau ont pu être sauvés du pillage général (fig. 11 M, N). L'un d'eux a également été prêté au Centre d'Interprétation des Paysages «Terra Memoria» de Bozouls. Mais en réalité, deux naturalistes régionaux, Alain Michelin et Bernard Miquel en ont découvert beaucoup d'autres, depuis une dizaine d'années, non seulement à Cruéjols, mais dans de nombreux autres sites localisés sur la partie nord du Causse Comtal (de St Geniez d'Olt à Marcillac Vallon), dont un récent, près de Marcillac-Vallon. Au cours d'une excursion dirigée par les inventeurs, GG a pu en observer *in situ* et observer au domicile de AM, un assemblage plurimétrique, de couches gréseuses comportant plusieurs dizaines de contre-empreintes *Grallator/Eubrontes* dont certaines atteignent 40 cm de longueur (pl. 7 E). Tout ce matériel ainsi que les sites paléontologiques sont actuellement à l'étude. Dans cette partie nord du Causse Comtal, toutes ces traces de pas ont été trouvées à la base de la série Mésozoïque, dans les "Grès d'Olemps" qui forment des lentilles d'arkoses grossières d'origine fluviatile au sein d'une série argilo-dolomitique bariolée contenant des bois carbonisés et une palynoflore à "*Classopollis* dépourvue d'espèces triasiques" (Burg *et al.* 1992; Alabouvette *et al.* 1989). Selon ces auteurs, l'âge de ces Grès d'Olemps est difficile à établir mais ils pourraient s'être mis en place à la fin du Trias (Rhétien ou au début de l'Hettangien). Cette Formation est rapidement surmontée par la série calcaro-dolomitique de l'Hettangien.

5. Provence et Alpes méridionales (fig. 13)

5. 1. Stratigraphie et âges des gisements fossilifères. Par comparaison avec les régions qui viennent d'être envisagées, celles du SE ne semblent pas receler beaucoup d'ichnofossiles de cette période. Il s'agit, sans doute, d'une apparence liée à des affleurements plus réduits et dont les conditions d'accès sont souvent difficiles pour ce qui concerne les Alpes méridionales. Au cours de leur étude, Durand *et al.* (1988) y ont néanmoins découverts *in situ*, plusieurs niveaux qu'ils ont localisés précisément

dans plusieurs Formations dont certaines ont été datées. L'Anisien inférieur a été ainsi déterminé dans les parties sommitales des Grès de Gonfaron du "Sillon Provençal" et de la Formation de Rimplas du "Domaine Briançonnais" à partir d'une association palynologique, comparable à celle rencontrée dans les Grès à Voltzia de la Lorraine septentrionale (Adloff *in* Durand *et al.* 1988: 118). Les empreintes des gîtes 1-3, 5-7 sont donc du même âge (fig. 13 C-D).

5. 2. Localisation des gisements et contenu palichnologique (fig. 13). Les précisions suivantes sont empruntées à Demathieu & Durand (1991).

a. Muschelkalk, Rhétien et Formation des Grès de Gonfaron (Scythien sup. ? - Anisien inférieur) de Provence. Ellenberger (1965) mentionne "au cap du Baou Rouge, près de Sanary-sur-Mer, dans le Werfénien "d'assez nombreuses traces..., les unes lacertoïdes et salamandriiformes, d'autres du type *Cheirotherium*". Dans le même secteur, l'auteur signale dans le Muschelkalk de l'Anse de Port-Issol quelques empreintes tétradactyles et dans le Rhétien "des empreintes isolées très belles de Dinosauriens bipèdes". Ces dernières, les seules à être figurées, sont situées sur des bancs à *Avicula contorta*. Proche d'Eubrontes, pour l'une d'entre elles, ces ichnites n'ont pas été retrouvées, ainsi que les autres, par Marc Durand qui a étudié avec minutie le Trias de la région. Demathieu *et al.* (1984) puis Demathieu & Durand (1991) signalent ensuite des traces découvertes par Ballestra dans le Vallon de Vioune et par G. G. P. Demathieu à Notre-Dame de-Valcluse, près de Grasse. Dans le premier cas, il s'agit de quelques *Chirotherium* dont *C. barthii* et pour le second, de *Rhynchosauroïdes*, d'une trace chirothérioïde. Dans la Formation des Grès de Gonfaron, plusieurs niveaux ichnologiques ont été découverts. Les deux premiers sont localisés dans sa partie sommitale (= Membre des Grès sup.), précisément datée de l'Anisien inférieur (cf. supra). L'un d'eux à *Isochirotherium* ? sp. (fig. 13 F) a été trouvé près de Solliès-Ville par Charles (1949), l'autre est de la Garonne. Demathieu & Durand (1991) y ont observé, de petites traces lacertoïdes et *Chirotherium mediterraneum* (fig. 13 E, N). Un peu plus bas dans la stratigraphie (niveau TV3), dans cette même Formation mais au Bau Rouge de Fabregas, Marc Durand a observé, probablement *Brachychirotherium* et *Capitosauroïdes* (fig. 13 C, K)

b. Formation des Roberts, Rimplas, Fromagine (Scythien sup. ? -Anisien moyen ?) du Dôme du Barrot et du Mercantour. Dans le Trias détritique du Dôme du Barrot (fig. 13 A, D), des empreintes chirothérioïdes attribuables, pour l'une à *Isochirotherium*, pour les autres à *Brachychirotherium* et *Chirotherium* ont été trouvées au Pont des Roberts (Avril 1989), à Tireboeuf (Bordet 1950) et au vallon de Pous, dans la Formation de Rimplas (fig. 13 I, J, G, H). Au Pont de Berthéou, dans la Formation des Roberts, ce sont *Rhynchosauroïdes* voire *Dicynodontipus* qui pourraient y exister. Au cours de son travail de thèse, Avril (1989) a "repéré" dans le secteur de Méléa, des empreintes qui sont indéterminables. Dans le Mercantour, près de St-Etienne-de-Tinée, M. Morin a découvert "dans le lit de l'Ardon, juste en amont du barrage Saint-Victor" *Rhynchosauroïdes lutevensis*. Ce niveau appartient à la Formation de Rimplas qui contient aussi *Capitosauroïdes* et *Synaptichnium* (fig. 13 L, M).

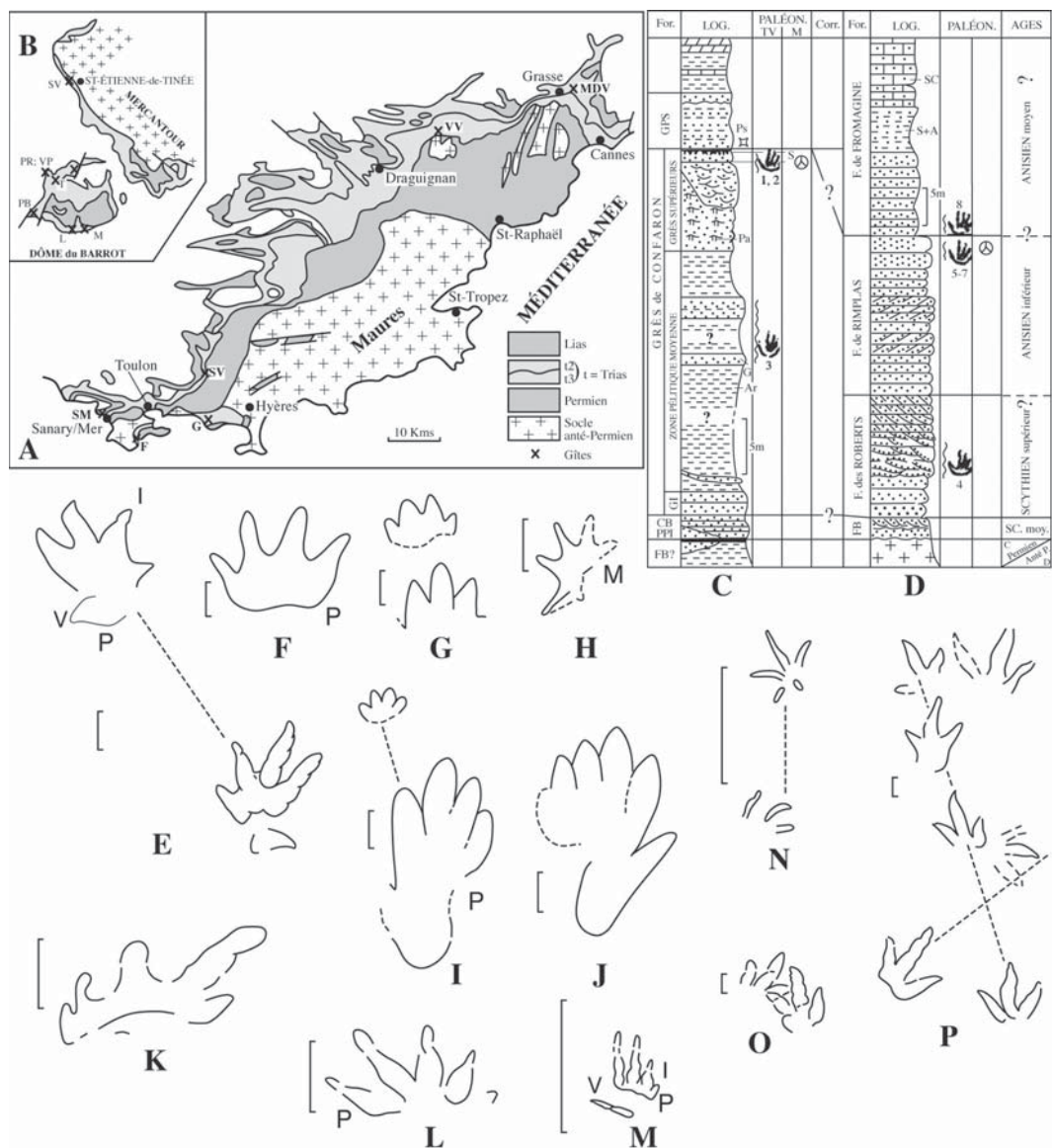


Figure 13. — **A et B**: localisation des gîtes, **A** = Provence avec G = la Garonne, F = Fabrègas, SM = Sanary-sur-Mer, SV = Solliès-Ville, VV = Vallon de Vioune, NDV = Notre-Dame-de-Valcluse; **B** = Alpes avec L = Léouvé, M = la Méléa, PB = Pont de Berthéou, PR = Pont-des-Roberts, VP = vallon du Pous, T = Tireboeuf; **C et D**: logs du Trias avec **C** = Solliès-Ville et **D** = St-Victor, d'après Durand *et al.* (1989), simplifiés; For = Formations avec FB ? = F. de Bouisse, CB = Conglomérat de base dont congl. de Port-Issol (PPI), GI = Grès Inférieurs, GPS = Grès en Plaquettes de Solliès, FB = F. de Berthéou; Logs avec Ps = Pseudomorphoses de NaCl, Pa = paléosol, G = grès, Ar = argilite, SC = siltites carbonatées; Paléontologie avec TV = traces de pas, 1 = *Chirotherium mediterraneum*, ? *Chirotherium* et traces lacertoïdes (**E**, **N**), 2 = ? *Isochirotherium* (**F**, SV, Charles 1949), 3 = *Capitosauroides* (**K**, Seyne/Mer), 4 = indéterminé (PB), 5 = *Rhynchosauroides lutevensis*, (SV, lit de l'Ardon), *Synaptichnium* sp. (**M**) et *Capitosauroides* sp. (**L**), 6 = main chirothériode (VP), 7 = ? *Brachychirotherium*, couple PM *Chirotherium* ? , *Isochirotherium* sp. (**J**, **G**, **I**, Bordet 1950, T); 8 = Traces de nage, L; C-N, d'après Durand *et al.* (1988), Demathieu & Durand (1991); traces dinosauroïdes du Rhétien et de l'Hettangien (**O**, **P**, Ellenberger *et al.* 1970, SM); M = microflore (pollens); mire = 5 cm.

6. Les Pyrénées

a. Stratigraphie et âges des gisements fossilifères. Seulement deux sites ont été découverts dans la région pyrénéenne (fig. 7 I, L). Le premier l'a été par Lucas (1985: 77, 188), à l'ouest du Massif de Castillon, "dans la forêt d'Orgibet et de la Ballongue Sud", au sud-ouest de St-Girons (Pyrénées Centrales). Le niveau fossilifère est localisé à la base du "Grès rouge" à faciès Buntsanstein qui débute la série triasique. Dans ce secteur, il est représenté par une alternance de grès grossiers et de pélites rouges et vertes "auxquels s'ajoutent des horizons de croûtes carbonatées remaniées". Trois petites traces de pas furent observées sur un bloc de "microgrès argileux à petites rides de type climbing-ripples". En se basant sur ces ichnites et sur les données palynologiques, Lucas (1985) en déduisit "la forte probabilité" pour que ce faciès ait un âge "au moins Ladinien". Le second gîte à empreintes de pas de vertébrés a été mentionné par Marc Durand (inédit), en 2003, dans le Pays Basque, à une dizaine de km au nord-ouest de St-Jean-de-Pied-de-Port. Les ichnites ont été découvertes dans une ancienne carrière de grès rouges d'où étaient extraites les "dalles de la Rhune rappelant beaucoup certains faciès du Grès à *Voltzia*" des Vosges. Non loin de ce site, "dans le même panneau tectonique" les données palynologiques ont permis de dater du Carnien ce faciès fossilifère (Lucas *et al.* 1980). Mais, nous précise Marc Durand, cet âge est "en contradiction", d'une part, avec les résultats de Calvet *et al.* (1993) et de Diez (2000) qui datent le Buntsandstein régional de l'Anisien et, d'autre part, avec celui de Fréchengues *et al.* (1993) qui attribuent un âge Ladinien au "Muschelkalk" situé à "quelques centaines de mètres" de la carrière fossilifère.

b. Contenu ichnologique. L'ichnofaune de la Forêt de Ballongue Sud a été identifiée par Georges Demathieu. Il y a reconnu *Rhynchosauroides* sp. qui a été "rapproché très prudemment" de *R. schochardti* de la Solling-Folge Formation allemande datée du Scythien (Olénékien) (Demathieu & Haubold 1972). Un couple pied-main incomplet est aussi attribué "avec réserve" à *Phenacopus faberi* (DEMATHIEU & OOSTERINK, 1983) du Trias moyen hollandais. (fig. 7 J, K). Les traces trouvées par Marc Durand ont été seulement photographiées. Les documents à notre disposition montrent des traces isolées avec "des sens de progression diamétralement opposées pour certaines". Elles sont profondes ou épaisses, suggérant que leurs auteurs ont marché sur un sédiment mou dans lequel ils ont glissé. Certaines apparaissent tridactyles ou chirothérioïdes. Il nous semble difficile, à l'heure actuelle, d'aller plus loin dans les déterminations en dehors d'une observation directe du matériel ou de son moulage.

B. Gîtes du Lias: le Toulonnais, les Causses, le Quercy, le Périgord Vert et le Talmondais

1. la Région de Toulon et de Sanary-sur-Mer. Ellenberger (1965: fig. C) a observé dans l'Hettangien de l'Anse de la Cride, 2 niveaux dolomitiques à "ripple-marks ou mud-cracks couverts de contre-empreintes." Environ 165 traces tridactyles d'une trentaine de cm de longueur y ont été vues ". D'après le schéma, il pourrait s'agir de *Grallator* ou/et d'*Eubrontes*.

2. Le Causse du Larzac et les Grands-Causses (fig. 14)

a. Stratigraphie et âges des gisements fossilifères (pl. 7 C, D). Toutes les traces

de pas ont été trouvées dans une série de dolomie dite "cubique" à calcarénites qui borde le "golfe des Causses", limité au Sud par le seuil caussenard. Parmi les auteurs qui ont étudié le Lias inférieur des Causses (Roquefort 1934, Mattéi 1961, Michard & Coumoul 1978, Rault & Dars 1970, Aubague *et al.* 1979 a et b, Arrondeau 1982, Mélas 1982, Marza 1995, Meurant 1995 et Hamon 2004), les 4 derniers auteurs sont les premiers à avoir établi un découpage lithostratigraphique précis de la série "hettango-sinémurienne" qui permet de se repérer dans la stratigraphie régionale. En raison de l'existence de nombreuses coupes au 1/200ème, exploitables sur le terrain, Demathieu *et al.* (2002) ont utilisé la lithostratigraphie d'Arrondeau (1982) pour localiser les niveaux ichnologiques (fig. 14 A). Dans les Causses, cette série repose sur le Rhétien daté par "*Avicula contorta*" (= *Rhaetavicula contorta*) en de nombreux endroits (Roquefort 1934). Dans sa partie inférieure, l'Unité I contient des niveaux de calcaire ondulé (Ensemble I B) à riche faune d'Invertébrés (faune de Parlatges, Roquefort 1934), qui sont "identiques" à ceux de la région d'Anduze et de St-Jean-du-Gard contenant *Psiloceras planorbis* (Alabouvette *et al.* 1987, 1988). Pour cette raison, il a été suggéré que toute l'Unité I datait de l'Hettangien Inférieur dans la région du seuil caussenard. Le même âge a été donné aussi à la base de la série dolomitique de la bordure Nord-Est des Causses où *Psiloceras planorbis* a été recueilli, dans la région de Florac (de Brun & Marcellin 1934) et dans celle des Petits Causses (Col de Tribes, secteur de Bergougnou; Roquefort (1934: 374). L'existence d'un fragment de cette ammonite, près de St-Jean-de-Bruel, au nord de Sauclières, a été mentionnée aussi par Dieulafait (*in* Roquefort 1934) mais cette découverte n'a pas été confirmée. A partir de la faune de Camplong, Mattéi (1958) considère hettangienne la partie inférieure de l'Unité II du seuil caussenard "dont les types sont de l'Infralias" (Mattéi 1961). Et la présence d'une microflore à *Classopollis*, "sans espèce du Rhétien", dans la série à ichnites, jusqu'au sommet de IIIA (feuille à 1/50 000 du Caylar), "s'accorde bien avec (son) attribution à l'Hettangien" pour Alabouvette *et al.* (1987). Dans la bordure orientale (feuille de Camarès), Guérangé-Lozes *et al.* (1991) parlent d'une association palynologique qui leur permet d'attribuer la partie supérieure de l'Ensemble IIIA à l'Hettangien Supérieur. Si cet âge est correct, il n'y a pas de difficulté à admettre que le Sinémurien débute avec la première barre de calcarénite ravinante de IIIB. Ce niveau contient également, dans cette même région, une flore à *Pachypteris* (*Thinnfeldia*) cf. *rhomboidalis* et à *Pachyphyllum peregrinum* (*in* Arrondeau 1982: 162), taxons qui font partie du "Niveau à Plantes" trouvé dans des "assises" surmontant l'Hettangien (Roquefort 1934 : 581) de tous les Causses. Michard & Coumoul (1978) ont ensuite choisi la première barre massive de calcarénites ravinantes, riche en débris végétaux grossiers et en chailles (IV A, fig. 14) pour la base du Lotharingien inférieur. Celle-ci a été en effet datée dans le Valdonnez par *Asteroceras* cf. *stellare* et près de Banassac par *Microceras* cf. *planicosta*. Dans la région du seuil caussenard, cet étage débiterait donc avec l'Unité IV dont le sommet IV E a fourni à Mattéi (*in* Marza 1995: 171), des ammonites du Sinémurien supérieur (zone à *obtusum*) et du Pliensbachien supérieur (zone à *Spinatum*). Celles-ci ont été récoltées dans des niveaux qui sont recouverts en discordance par les "Schistes Carton" du Toarcien basal. Dans les secteurs du Perthus et du Pas de l'Escalette, à partir d'une étude cyclothémique très fine, Marza (1995) a daté de l'Hettango-Sinémurien sa "2ème unité" qui correspond sensiblement aux Unités II et III d'Arrondeau (1982). En la calant avec l'échelle d'Odin (1994), elle aurait ainsi duré 7,7 MA, débutant avec la zone à *Alsatites liasicus* et se terminant dans la partie

supérieure de celle à *Arietites semicostatum*.

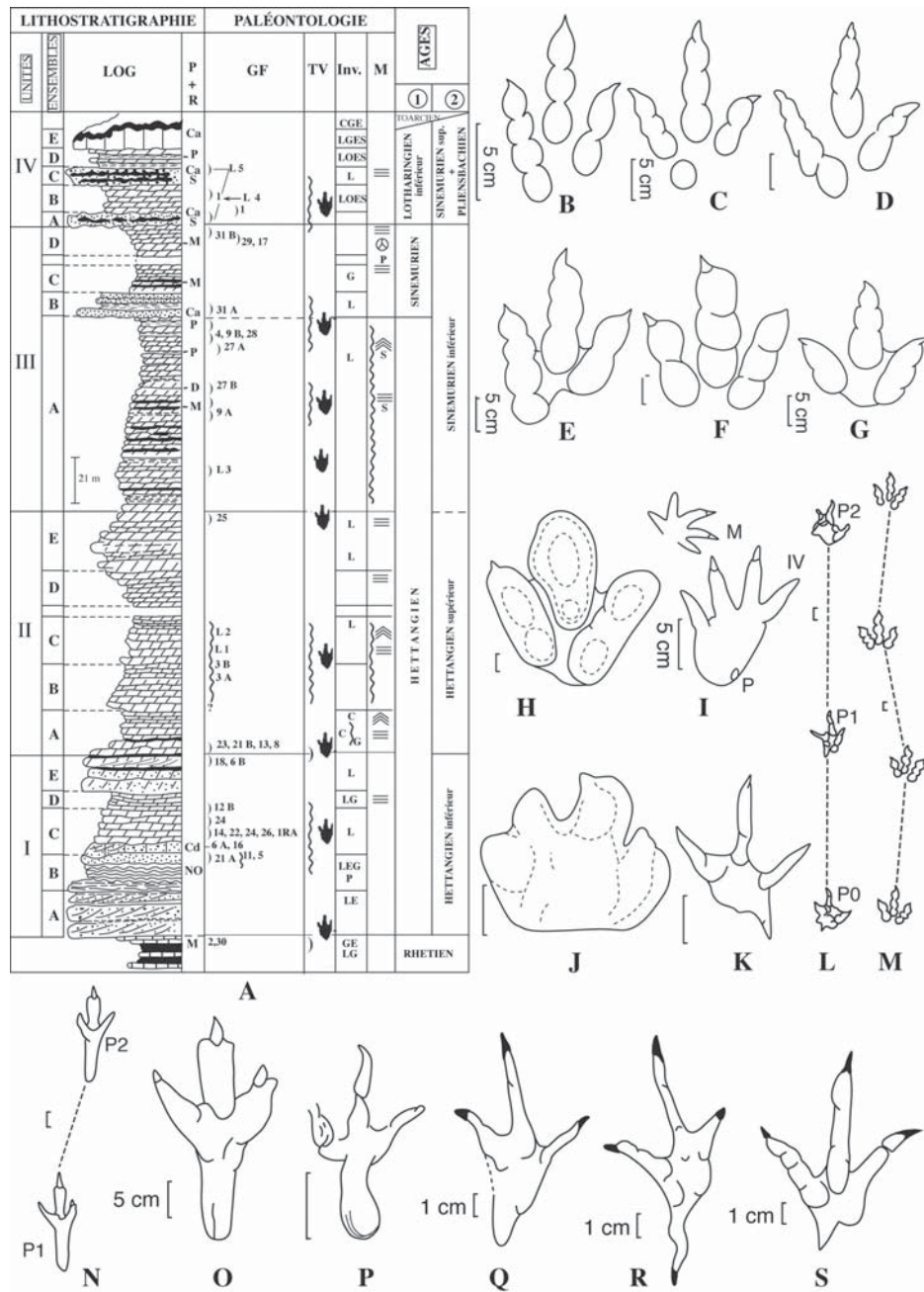


Figure 14.— A: Répartition stratigraphique des gîtes à traces de pas dans les Unités carbonatées hettango-sinemuriennes des Grand-Causse; lithostratigraphie avec P+R = pétrographie + Repères avec C = chailles, Ca = calcaire, D = dolomie, M = marnes, P = niveaux à "plaquettes à joints charbonneux", NO = niveaux de calcaire ondulé (rides d'interférences); Paléontologie: GF = gîtes à ichnites F1 à F31, L1-L6; Inv. = Invertébrés avec C = Céphalopodes, G = Gastropodes, E = Echinodermes, L = Lamellibranches, O = Ostracodes; M = flore avec S = Stomatolites, P = microflore; B: *Grallator variabilis*; C: *G. sauclerensis*; D: *G. lescurei*; E: *G. minusculus*; F, H, M: *Eubrontes giganteus*; G: *Dilophosauripus williamsi*; I: *Batrachopus deweyi*; J: *Pseudotetrasauropus, Sauropodus*; K, L, Q-S: *Ornithopus fabrei*; N-P: cf. *Moraesichnium*; échelle non précisée = 5 cm.

b. Localisation des gisements et contenu paléontologique (fig. 11 A et 14 A n° 3-31 B). Autant que l'on puisse le savoir, dans la région des Grand-Causse, il semble que les premières traces de pas de Dinosaures aient été mentionnées par Monod (1935), au sud de Florac (gîte n° 7). Ensuite vinrent celles des éboulis du Grézac (gîte 11), signalées par Bessière à Thaler (1962) puis celles de St-Léons trouvées par de Lescure (Demathieu 1990). Grâce à l'Association des Amis du Musée de Millau (ADAMM) et à son Président Jacques Sciau, des recherches systématiques furent ensuite entreprises. Elles conduiront à la découverte de nouveaux et nombreux sites fossilifères. On retrouvera in Demathieu & Sciau (1992, 1995, 1999), Sciau (1998) et surtout dans la synthèse in Demathieu *et al.* (2002) les précisions relatives aux gîtes et à leur contenu ichnologique. Récemment, JS en a trouvé un autre près de Nant (Chapelle St-Christophe) qui montre de jolis épireliefs *Grallator*, *Ornithopus fabrei* ainsi que des formes ovales à circulaires; ces dernières, en absence de piste, étant encore énigmatiques (fig. 15 A, D et E-F).

* **Les niveaux ichnologiques des Unités I-IV: Hettangien-Lotharingien inférieur (Alabouvette *et al.* 1982) ou Hettangien-Pliensbachien (Marza 1995)** (fig. 14 A). Les traces les plus anciennes sont celles de Barruques (n° 21A) et du Viala-du-Tarn (n° 5). Elles apparaissent dans la partie moyenne de l'**Unité I**, un peu au-dessus du niveau de petits bancs calcaires, d'aspect ondulé ou "gaufre", qui est un remarquable repère sédimentologique et paléontologique. Il contient dans le Lodévois, la riche faune de Parlatges (Roquefort 1934). D'autres sites, dont celui du Grézac (n° 11), de la grotte de Fondamente (n° 24), ont été ensuite localisés dans les Ensembles I C-D, formés par la succession de séquences de dolosparite/dolomicrite à litage oblique peu marqué, passant vers le haut à des lamines algaires. Avec la présence de gypse et celle des fentes de dessiccation, les marques d'émersion se généralisent. Aucune ichnite n'a été observée dans I E qui correspond à des bancs massifs à litage oblique. Dix niveaux à empreintes ont été trouvés ensuite dans l'**Unité II** dont les deux grandes surfaces de St-Léons (n° 3A, n° 3B), celles de Querbes (n° 8) et de Barruques (n° 21B). Il y a un doute pour la position du gîte du Mas de Baby (n° 23) qui a pu se détacher et glisser du plateau de Gissac. La plupart des traces, associées à des fentes de dessiccation, ont été aussi observées à la surface de dolomicrite à lamines algaires formant parfois des Stromatolithes en forme de "chou-fleur" (St-Léons, n° 3B). Ce faciès est très fréquent dans l'Unité II. Près de Clermont-l'Hérault, une faune "exceptionnelle" d'invertébrés dite de Camplong a été décrite par Mattéi (1958). Elle est située dans la partie inférieure de l'Unité II (Arrondeau 1982; Alabouvette *et al.* 1987). **La partie A de l'Unité III** est caractérisée par l'apparition de séquences métriques à "plaquettes" noires, aisément délitables, qui alternent irrégulièrement avec d'autres qui sont organisées comme celles de l'Unité II. Dans l'organisation séquentielle typique, les plaquettes surmontent un joint marneux et correspondent à des lamines microsparitiques et micritiques, millimétriques et polygonales, à surfaces charbonneuses riches en débris végétaux et en traces radiculaire. Le terme suivant est un niveau gris-clair, nettement plus cohérent, de dolomicrite à lamines remaniées. Ce dernier est relayé par une brèche pédogénétique dont la surface supérieure "suggère un modèle paléokarstique immature" (Arrondeau 1982). Dans la partie supérieure de III apparaissent, en plus des séquences de l'Unité IIIA, des barres de calcarénites ravinantes souvent riches en débris végétaux. Ce sont des niveaux repères avec les plaquettes. Onze niveaux à traces de pas ont été reconnus

dans cet ensemble III. Des ichnites ont été observées dans des plaquettes, à l'Est des Plans (L4), à Novis (n° 29) et à Juvenet (n° 31A). Les autres l'ont été sur des dolomicrites; la grande surface de Peyre, par exemple (n° 4). L' **Unité IV** est caractérisée par l'apparition et l'extension de barres épaisses et ravinantes de calcarénites à chailles, un seul, mais important gîte ichnologique a été découvert dans la carrière de Sauclières (n° 1). Il a été étudié par Demathieu et Sciau (1992, 1995).

* **Contenu palichnologique** (fig. 14, pl. 7 G-K, M-Q). Dans ces "Unités" il a été trouvé des traces crocodiloïdes *Batrachopus* et surtout quelques ichnoespèces dinosauroïdes schématisées sur la figure 14. *Batrachopus deweyi* HITCHCOCK, 1848 (= I et pl. 7 I) est localisé dans la partie supérieure de la série (IV AB); Les empreintes de pieds tridactyles *Grallator variabilis* de LAPPARENT & MONTENAT, 1967 (= B et pl. 7 K); *Grallator sauclieriensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992 (= C); *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990 (= D et pl. 7 G-H); *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858) (= E et pl. 7 O); *Eubrontes giganteus* (HITCHCOCK, 1845) (F, H, M et pl. 7, I, M, Q) et *Dilophosauripus williamsi* WELLES, 1971 (= G) sont réparties de la base au sommet de la série dolomitique (Demathieu *et al.* 2002). Les ichnites les plus longues sont des *Eubrontes* qui atteignent 51 cm, dès la base de la série hettangienne (= H). De part et d'autre de la limite des unités IIE / IIA, il a été découvert aussi quelques empreintes tridactyles II-IV à talon: cf. *Moraesichnium* LEONARDI, 1979 (fig. 14 N, P) et, à la base de IIA, des traces ornithoïdes tétra/tridactyles *Ornithopus fabrei* DEMATHIEU *et al.* 2002, *Ornithopus* sp. (K, M, Q-S et pl. 7 N). Il faut y ajouter cf. *Pseudotetrasauropus* (= J), ichnogenre connu dans la Formation Molteno d'Afrique du Sud (Ellenberger 1972). Notons pour terminer "la présence de pistes de vertébrés dans le Lotharingien marin de la région de Sévérac-le-Château" (Ellenberger & Fuchs 1965). Ces empreintes dinosauroïdes avaient été observées par les derniers auteurs dans la carrière de Merdand, à la surface d'un banc de calcarénites oolithiques associées à des rides de courant. Ces petites ichnites décimétriques n'ont pas été retrouvées dans ce site qui devait être en exploitation lors de leur découverte.

3. Le Lias inférieur du Causse de Bédarieux

a. Stratigraphie et âge du gisement fossilifère Bogdanoff *et al.* (1984), les auteurs de la carte géologique de Bédarieux mentionnent l'existence "d'une empreinte isolée de Dinosaur bipède au sud de Hérépian" dans l'Hettangien supérieur. Il faut y ajouter deux autres traces dinosauroïdes découvertes par M. Göglér dans sa propriété sise près de Villemangue sur le Causse de Nissergues (information de Monique Vianey-Liaud via D. Michel de la Société Bergasud). C'est en plantant des arbres que leur inventeur a trouvé le niveau fossilifère qui appartient à une Formation dolomitique dans laquelle sont interstratifiées des calcarénites. Ce faciès rappelle beaucoup celui que nous avons observé dans la partie supérieure de la série hettango-lotharingienne du Causse du Larzac, au Nord de Lodève (fig. 14). Pour cette raison, il est probable que le niveau de M. Göglér soit d'âge sinémurien, attribution qui est, d'ailleurs, en accord avec les données de la carte à 1/50.000 de Bédarieux.

b. Contenu palichnologique. Les empreintes de Göglér sont représentées sous la forme d'hyporeliefs convexes. Ce sont deux ichnoespèces de *Grallator* qui se chevauchent en partie. Elles peuvent être rapprochées de *G. variabilis* pour la plus petite et de *G. sauclieriensis* pour la plus grande (fig. 15 B-C).

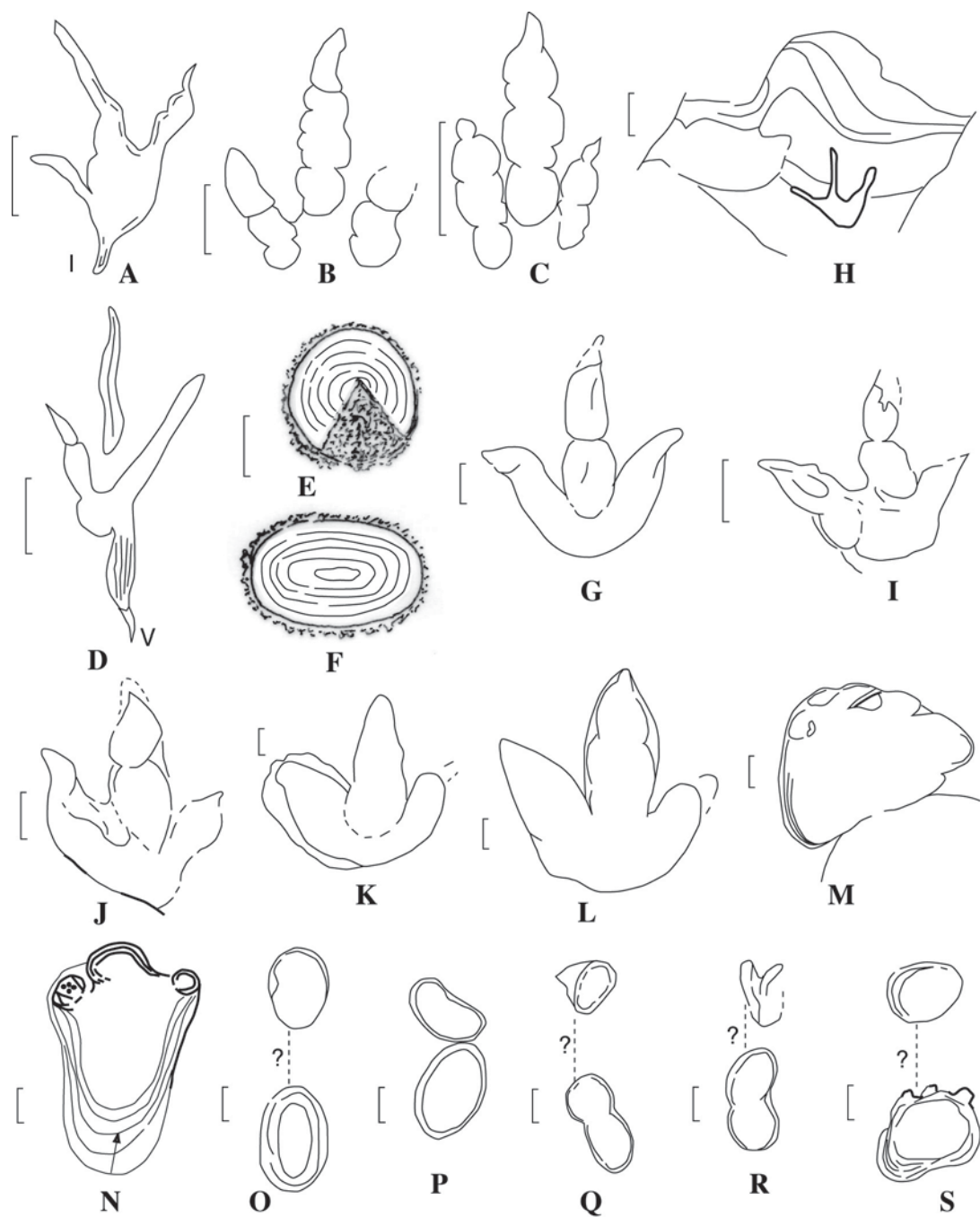


Figure 15.— Traces de l'Hettangien (A-F) et du Jurassique moyen des Grands-Causse (G-R); A, D, E, F: Nant, Chapelle St-Michel; A et D: *Ornithopus fabrei*; E, F: indéterminé; B-C: *Grallator*, Causse de Nissergue, Villemangue; G-J: *Grallator*, Bathonien de Jouque-Merle; K-L: *Eubrontes*, Bathonien de Meyrueis, Capelan; M-S: indéterminé; M, N, R: Bajocien de St-Sulpice; O: Bathonien de Meyrueis, Capelan; P-Q: Bajocien de Bombes, S: Bathonien de Jouque-Merle; mire = 5 cm.

4. Le Lias inférieur du Causse Comtal

a. Stratigraphie et âge des gisements fossilifères. Ce causse est formé par des plateaux de calcaire jurassique qui recouvrent les terrains rouges permien du bassin de Rodez, au nord des Palanges (fig. 11). De belles coupes dans le Lias, réalisées par l'agrandissement de la N 140 Rodez-Decazeville, sont actuellement visibles entre Serres et Valady. Dans ce secteur, on peut y voir la partie supérieure du Groupe du Grès rouge permien recouvert en discordance par la Formation des grès/argilites bariolées du Trias sommital ou de l'Hettangien basal (Burg *et al.* 1992) passant à la série dolomitique hettangienne. D'une manière générale, cet ourlet mésozoïque forme une falaise, plus ou moins accusée, qui est propice aux affleurements naturels et donc à la recherche des fossiles. La série jurassique se termine avec le Bathonien. Localement, quelques carrières sont exploitées. L'une d'entre-elles, située à 1 km au nord du Puech, le long de la D 651, et ouverte dans l'Hettangien ou le Sinémurien a permis d'observer plusieurs traces dinosauroïdes associées ou non à des rides (Gand inédit). M. Birebent, ingénieur-Géologue, nous a précisé aussi la découverte d'ichnites près de Nuces. Et, A. Michelin de Golinhaç (cf. supra) possède de nombreuses traces de pas qu'il a prélevées à l'affleurement sur quelques sites menacés (chantiers et talus routiers, carrières) de la Formation d'Olemps dont l'âge est encore incertain. Pour cette raison, nous en avons parlé à propos du Trias supérieur.

b. Contenu palichnologique. Les ichnites de la Formation d'Olemps sont des *Grallator* ou *Eubrontes* dont certaines atteignent 40 cm de longueur. Dans une ancienne carrière ouverte dans la Formation dolomitique sus-jacente, au sud-ouest d'Espalion, au lieu-dit les Quatre Routes, A. Michelin a prélevé une trace dinosauroïde dans l'éboulis formé par la dégradation de l'ancien front de taille, sur des calcaires en plaquettes montrant de petites fentes de dessiccation.

5. Le Sinémurien du Quercy oriental: région de Figeac

a. Stratigraphie et âge du gisement fossilifère (fig. 16 B). A la limite du Massif Central et du Quercy, un peu au nord de Figeac, Lange-Badré & Lafon (2000) ont découvert quelques pistes "de dinosaures théropodes" dans le Lias inférieur. Le site est une ancienne carrière devenue la propriété de la municipalité de Figeac. Sur la marge du Quercy, dans ce secteur, la série du Secondaire débute par les "Grès et argiles bariolées" (Lefavrais-Raymond *et al.* 1990) constitués, à la base par les Grès de Gaillot, arkosiques, grossiers à conglomératiques, d'épaisseur variable, relayés latéralement et verticalement par des dolomies plus ou moins gréseuses. Cet ensemble forme la partie inférieure de la Formation de la Madeleine, *sensu* Cubaynes *et al.* (1987, 1989). Il n'a pas livré de fossiles et, pour cette raison, il est attribué avec doute au Trias. Au-dessus, apparaît une Formation bien différente de la précédente, faite des Grès de Cazalou, grossiers et conglomératiques, fluviatiles, ni arkosiques, ni dolomitiques, qui alternent avec des couches d'argilites bariolées. Ces grès ont fourni une microflore hettangienne (Lefavrais-Raymond *et al.* 1990). Avec les niveaux d'argilites, ils forment la partie supérieure de la Formation de la Madeleine qui passe latéralement à celle de Maillet, calcaréo-dolomitique et argilitique verte. Elle contient aussi une microflore permettant de la dater de l'Hettangien inférieur.

Après la Formation de Capdenac faite de calcaires dolomitiques, plus ou moins cargneulés, à la base, mais bien lités dans sa partie supérieure, le Sinémurien débute conventionnellement avec l'apparition des premiers niveaux "de calcaires (oolithiques ou bioclastiques)" (Lefavrais-Raymond *et al.* 1990). Vers le sommet, cette Formation de Planioles contient une surface durcie et perforée, surmontée par 1 à 2 m de calcaires gréseux datés du Lotharingien inférieur par "une ammonite". C'est sur cette surface que Lange-Badré a découvert les traces de pas de Dinosaures. Mais en absence de micro et de macrofossiles associés au niveau à pistes, l'âge, sinémurien inférieur, a été déterminé indirectement sur la base des données lithologiques et stratigraphiques. Le hard ground sur lequel les empreintes sont marquées a été retrouvé dans un sondage effectué anciennement par P. Lanney, lors de l'exploitation d'une mine de zinc et de galène, située à proximité du site, et traversant en partie l'Hettangien et le Sinémurien. Au-dessus de ce niveau repère, il existe une bonne correspondance entre la partie sinémurienne du sondage et la coupe. Par ailleurs, Depêche (1967) avait signalé la présence de *Palaeodasycladus barrabei* et *P. mediterraneus* dans une coupe qu'elle avait levée dans le même secteur; la première espèce ne dépassant pas le Sinémurien anté-Lotharingien (Sokac 2001).

b. Contenu palichnologique. Lange-Badré & Lafon (2000) ont observé deux pistes dont la plus longue mesure 7 m. L'ensemble est constitué de 17 empreintes, qu'ils ont attribuées à *Eubrontes* en les rapprochant des ichnoespèces *E. veillonensis* et *E. divaricatus* (fig. 16 D-F). Ce sont des épireliefs concaves associés à des terriers d'organismes fouisseurs et à des fragments de coquilles de lamellibranches.

6. Le Lias inférieur du Périgord Vert: la Gironnette (fig. 17; pl. 8 A-F)

a. Stratigraphie et âges du gisement fossilifère. Le site de la Gironnette est situé à la limite du Limousin et du Périgord Vert, au SE de Thiviers, dans le département de la Dordogne. Il a été découvert dans la ferme de Colette et Jeannot Picaud par Jean-Pierre Petit en 1995, au cours d'une réunion familiale. A la suite de recherches systématiques, d'autres niveaux répartis verticalement, ont été repérés dans la propriété entre 1995 et 2002. Tous appartiennent à la base de la série jurassique qui débute dans ce secteur par une Formation de Grès arkosiques et conglomérats d'origine fluviatile comportant aussi des niveaux d'argilites bariolées dans lesquels une microflore de l'Hettangien inférieur a été identifiée près de Thiviers (Guillot *et al.* 1979). Au-dessus de cette Formation (11), les auteurs de la carte géologique à 1/50 000: Guillot *et al.* (1979) en distinguent deux autres: celle composée par des Formation de "Dolomies et de marnes dolomitiques" (12) localement à Ostracodes surmontée par la Formation de "Calcaires graveleux et oolithique" rapportée au Sinémurien (13-4). Mais les auteurs précisent que la "présence de cet étage n'est pas démontrée"... la limite cartographique avec la série précédente a été tracée à la base des premiers bancs de calcaires granulaires oolithiques "...". Dans sa partie supérieure apparaissent des bancs de calcaires bréchiques lumachelliques à *Avicula*, *Cardinia*, *Cypricardia* et *Gervillia*. Afin de localiser précisément, les niveaux à traces de Dinosaures dans la série locale, une tranchée recoupant les deux dernières Formations carbonatées a été réalisée au cours des années 2000-2001 dans la colline de Maconty. Elle a donné lieu à une coupe qui a été étudiée avec minutie par René Cubayne, spécialiste du Lias quercynois (Cubaynes *et al.* 1989). Nous l'avons résumée dans le log de la figure 17 B.

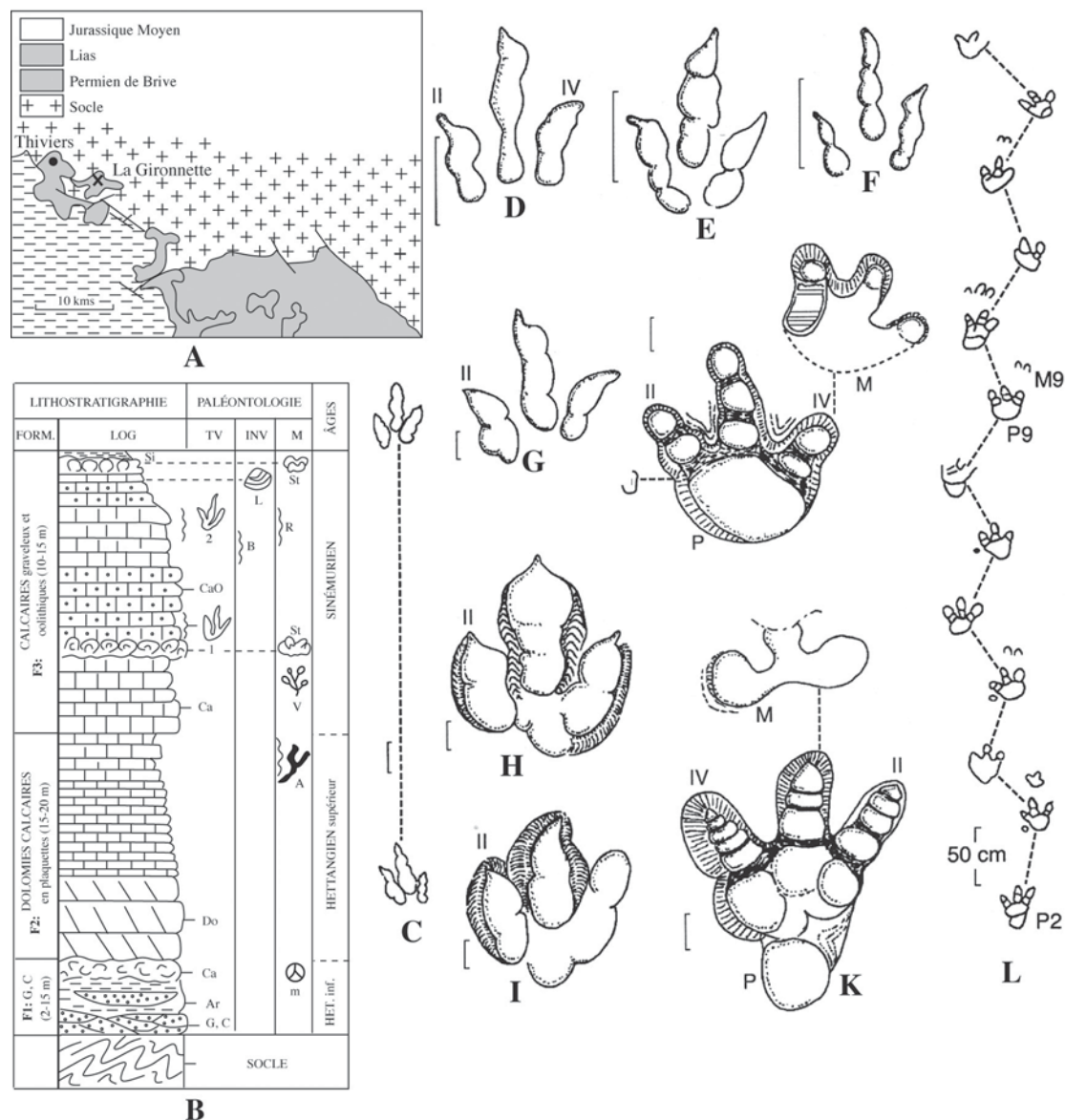


Figure 17.— **A** : situation du gîte "la ferme aux Dinosauriens" de la Gironnette (Périgord Vert); **B**: localisation des ichnites (TV) au sein du log avec G = grès, C = conglomérat, Ar = argilites, Do = dolomies, Ca = calcaire, Cao = calcaire oolithique, Si = sidérolithique; INV = invertébrés avec L = lumachelle, B = bioturbation, terriers, M = macro / microflore (m), A = algues, V = végétaux, R = réseau radiculaire, St = stromatolites; **L, J, K**: piste, CPM n° 9 et n° 2 attribués à un Thyrophore, niveau TV1; **G**: *Eubrontes* sp., 1; **D-F**: *Grallator* cf. *variabilis*; **H-I**: *Dilophosauripus* ou *Eubrontes* observés sur les niveaux TV2 de Maconty; mire non précisée = 5 cm..

Les niveaux à traces de pas sont situés dans la Formation F3. Le premier groupe dit TV1 a été observé dans la ferme de la Gironnette, le second TV2 sur la colline de Maconty, juste au-dessus de petits bancs dolomitiques bioturbés par des terriers.

b. Contenu paléontologique. La première empreinte, atteignant près de 50 cm de longueur, a été observée dans la cour de la ferme, précédée, après dégagement, par de nombreuses autres formant une longue piste de quadrupède qui n'a pas été nommée mais attribuée à un Dinosauré Thyrophore par Le Loeuff *et al.* (1999) (fig. 17 J-L, pl. 8 C-F). A la demande de Jean-Pierre Petit, l'un de nous (GG) a ensuite participé aux fouilles de Maconty et étudié l'ensemble du site (à paraître). Il y a reconnu beaucoup de traces dinosauroïdes pouvant être rapportées à *Eubrontes*, *Dilophosauripus* et à *Grallator*. Le premier ichnogène est présent sur le niveau à "Thyrophore" (fig. 17 G; pl. 8 C), les deux autres sur un des niveaux de TV2 Mac 02 (fig. 17 B; pl. 8 A, B) jouxtant quelques empreintes *Grallator* cf. *variabilis*. Ces petites traces de pied décimétriques sont plus nombreuses sur le niveau sus-jacent (Mac 03) qui a été dégagé sur une vingtaine de m² (fig. 17 D-C). La plupart d'entre elles sont associées à des fentes de dessiccation.

7. Le Lias inférieur de la Vendée: région du Veillon (fig. 18; pl. 5-6)

a. Stratigraphie et âge du gisement fossilifère. Le gîte du Veillon découvert par G. Bessonnat (Bessonnat *et al.* 1965), fouillé et étudié par de Lapparent & Montenat (1967), affleure sur l'estran, à l'ouest de l'embouchure du Payré entre l'anse de la République (port de Bourgenay) et la pointe du Veillon (fig. 18 A). La surface prospectable est d'environ un demi km² aux plus fortes marées. Les couches à ichnites sont des alternances d'argiles et de grès verdâtres à ciment calcaire, épaisses de 5 à 6 mètres. Sept niveaux principaux à traces ont été repérés (fig. 18 B); en fait un nombre indéfini de lits gréseux portent des empreintes. L'étude de 1967 a concerné environ un millier de traces. Depuis cette date, le site a subi d'innombrables fouilles sauvages si bien que les ichnites du Veillon sont présentes dans un grand nombre de collections particulières ou de musées, en France et à l'étranger (Viaud, 2003). La richesse du site est donc tout à fait exceptionnelle. En dépit des pillages, les réserves conservées *in situ* restent importantes et doivent être strictement protégées. Les holotypes et paratypes des ichnoespèces présentées ci-dessous (fig. 18 C-P) sont conservés dans les collections paléontologiques de l'IGAL, Institut Polytechnique Saint-Louis à Cergy-Pontoise. En l'absence de fossiles, les grès à empreintes du Veillon, subordonnés au calcaire "nankin" daté de l'Hettangien (*Cardinia* sp., *Arcomia* sp., *Cyprina boonei*, *Gervilleia hagenowi*, *Trapezium* sp., *Coelostyna* sp., *Laxonema* sp.; Ters, 1961), ont d'abord été rapportés au Rhétien, sans argument déterminant, sur la base d'analogies de faciès. Les grès ont alors été désignés sous le terme pratique et vague d'«Infralias». Des restes de végétaux Gymnospermes ont été récemment découverts dans la Formation détritique à empreintes (Bessonnat, 1998): *Pagiophyllum peregrinum* (55%), *P. araucarinum* (15%), *Brachyphyllum papareli* (5%), *B. bessonnattii* nov. sp. (10%; *H. airelensis* (5%) ; *Hirmeriella muensteri*, *B.* cf. *mamillare*, *B.* cf. *crucis* formant les 5% restants. Ils constituent une association assez fréquente dans le Jurassique inférieur (Hettangien terminal - Sinémurien basal), notamment dans les gisements hettangiens des Causses (Thévenard 1992, 1993; Thévenard *et al.* 2003). Ces données conduisent donc à rapporter les grès du Veillon à l'Hettangien comme l'avaient suggéré les auteurs de la carte à 1/50 000 des Sables d'Olonne-Longeville (Ters & Gabilly 1986; Goujou *et al.* 1986, 1994). Par ailleurs, à la pointe du Veillon, un niveau bioclastique gris beige du calcaire "nankin", situé immédiatement sous les couches à faune marine hettangienne, a révélé une surface couverte d'empreintes tridactyles appartenant au groupe de *Grallator*

variabilis (fig. 18 B; de Lapparent & Montenat, 1967, Pl. IX). Une contre-empreinte tridactyle (*Grallator*) a été trouvée dans les anciennes carrières du Pâtis à 2 km au SE de Talmont-Saint-Hilaire, sur une dalle de calcaire dolomitique roux, représentant, sans doute, la base du calcaire "nankin". Enfin, une empreinte tridactyle du type *Anatopus* a été mise au jour dans les grès verdâtres infra-nankin à 500 m au nord de La Guittière, lors du creusement d'un puits. Les différents niveaux à empreintes se placent donc tous dans l'Hettangien, dont la durée est d'environ 3 Ma (IUGS, 2004). Les observations dont on dispose n'ont pas permis de noter de variation significative de l'ichnofaune, d'un niveau à l'autre.

b. Contenu palichnologique. Les différents morphotypes repérés dans le site sont très inégalement représentés (Lapparent & Montenat, 1967; Montenat & Bessonnat, 2002). Ils correspondent très largement à des traces tridactyles dinosauroïdes qui représentent plus de 90 % des ichnites. Les empreintes tridactyles II-IV sont elles-mêmes très diversifiées par la taille (38 mm à 470 mm de long) et la morphologie, plutôt gracile ou trapue (fig. 18 C à F). Les traces tridactyles les plus fréquentes sont rangées dans les ichnogenres *Eubrontes* et *Grallator* (pl. 5-6). *Eubrontes veillonensis* diffère peu d'*E. giganteus* du Lias inférieur du Connecticut. Ce sont des formes massives de grande taille (longueur moyenne de l'empreinte 34 cm pour une enjambée de 120 cm (fig. 18 E, N; pl. 6 K). *Grallator variabilis* de taille moyenne (longueur moyenne 12,5 cm pour une enjambée de 57 cm) apparaît assez polymorphe (fig. 18 F; pl. 5 I, K, L; pl. 6 A-C, E-G); ses limites de variabilité ne sont pas clairement fixées, notamment avec l'ichnoespèce de grande taille *G. maximus* (fig. 18 D, O; pl. 6 J), par ailleurs largement représentée. Par contre, le minuscule *G. olonensis* apparaît bien individualisé (fig. 18 C, M; pl. 5, F-J). *Saltopoides igalensis* qui appartient aussi au groupe dinosauroïde se singularise par l'asymétrie marquée de la trace et surtout par son enjambée très longue laissant supposer un mode "de déplacement par sauts" selon les inventeurs (fig. 18 H, P; pl. 6 H). La seule autre forme relativement fréquente est une petite trace tétradactyle *Batrochopus gilberti*. Elle a un dimorphisme accentué entre la main et le pied (fig. 18 J; pl. 5 A-C). De même que *Grallator* et *Eubrontes*, l'ichnogenre *Batrachopus* a été défini à partir de traces du Lias inférieur du Connecticut (Hitchcock 1845; Lull, 1953). *B. deweyi* américain est assez proche de la forme vendéenne. Les autres ichnogenres sont représentées de manière très ponctuelle, quelques traces seulement dans chaque cas. La bonne qualité de ces dernières a néanmoins incité à les décrire, à souligner leurs spécificités et finalement à les nommer. Il reste cependant nécessaire d'enrichir et de préciser les descriptions à partir de nouvelles découvertes: - Une grande trace tétradactyle à forte dissymétrie main/pied, ressemblant à *Batrachichnus*, est rapprochée de *Dahutherium* décrit dans le Trias moyen d'Ardèche (Montenat, 1968) (fig. 18 L; pl. 5 E). - Deux sortes de traces tridactyles à tendance ornithoïde, *Talmontopus tersi* et *Anatopus palmatus* (fig. 18 G, I; pl. 6 D, L) ont en commun de montrer clairement l'impression d'une palmure tendue entre les doigts. *Anatopus* a été retrouvé, hors du gisement de l'estran, dans les mêmes grès, près de La Guittière. Il est à noter que les fouilles anciennes (1966) ayant permis le dégagement de grandes surfaces (dont une dalle de 15 x 20m) couvertes de pistes et/ou de piétinements se recoupant en tout sens, n'ont pratiquement jamais révélé la présence de trace de queue imprimée sur le sol (fig. 30 C).

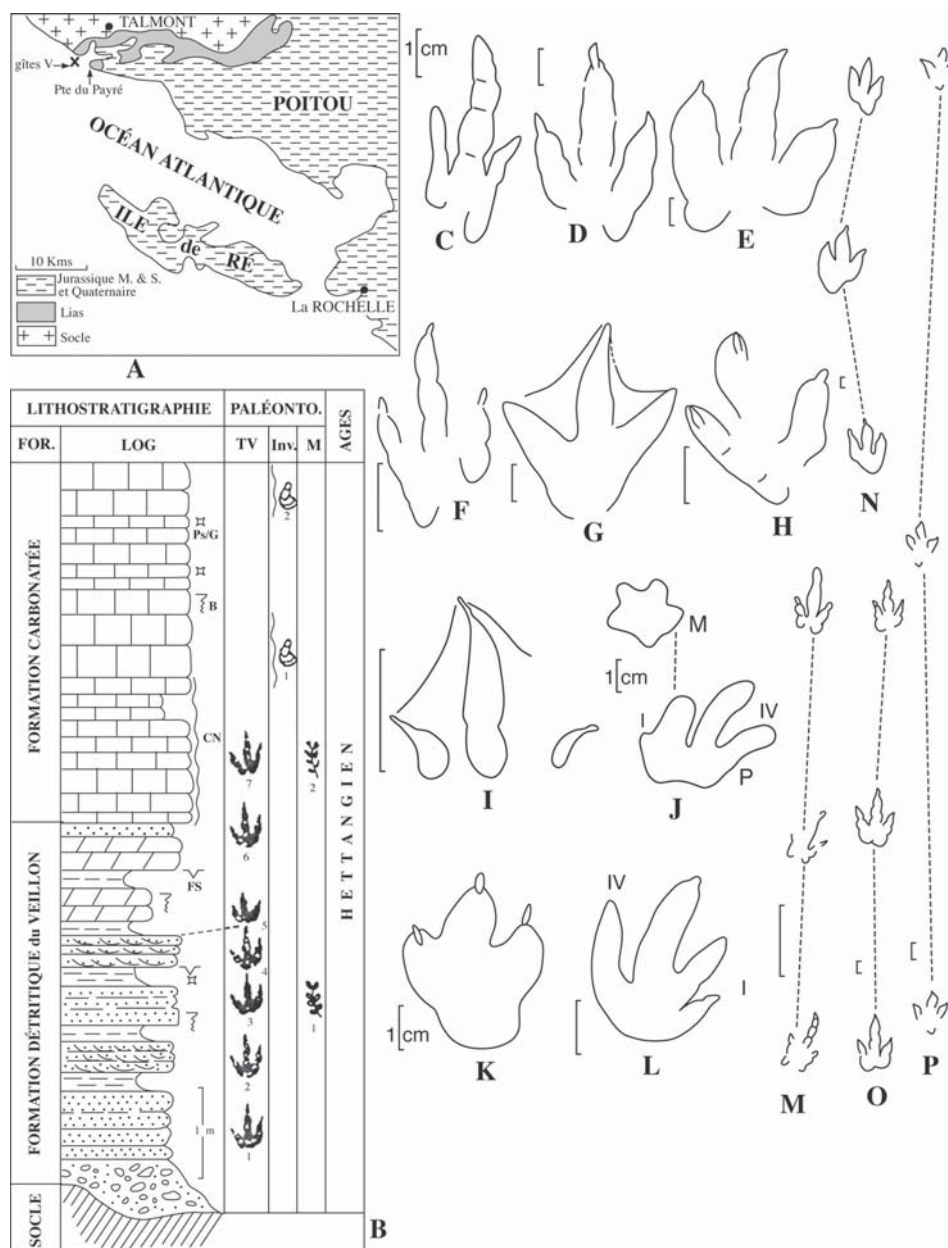


Figure 18. — **A**: localisation des traces du Veillon (V) dans l'Hettangien de la Vendée; **B**: log de l'Hettangien avec Ps/G = pseudomorphose de NaCl / Gypse, B = bioturbation, CN = calcaire nankin, FS = fentes de dessiccation; TV = traces de vertébrés 1-7 = niveaux dont n° 5 = niveau principal (in de Lapparent & Montenat 1967), Inv = invertébré avec 1 et 2 = Bivalves: *Gervillea hagenowi*, *Cyprina boonei*, *Arcomya* sp., *Trapezium* sp.; Gastropodes: *Loxonema* sp., *Coelostyna* sp.; Brachiopodes: *Terebratula* cf. *punctata*, *Rhynchonella* sp., Polypiers: Hexacoralliaires; M = macroflore avec 1 = *Pagiophyllum peregrinum*, *P. araucarium*, *Brachyphyllum papareli*, *B. mamillare*, *B. bessonnati*, *Hirmeriella airelensis*, *H. muensteri*; 2 = rameaux non identifiables; C et M: pied et piste *Grallator olonensis* holotype; D et O: pied et piste *Grallator maximus*, holotype; E et N: pied et piste *Eubrontes veillonensis*, holotype; F: *Grallator variabilis*, holotype; G: *Talmontopus tersi*, holotype; H et P: pied et piste *Saltopoides igalensis*; I: *Anatosus palmatus*, holotype; J: *Batrachopus gilberti*, holotype; K: non nommé; L: *Dahuthierium* sp; mire non précisée de C à P = 5 cm

C. Gîtes du Jurassique Moyen

1. Le Causse du Larzac

a. Stratigraphie et âges des gisements fossilifères (pl. 8 I). Les sites ont été découverts par Jacques Sciau dans le "Jurassique moyen", le long de la Dourbie, à Bombes et à Jouque-Merle situés entre Cantobre et la Roque. Ceux de St-Sulpice et de la Verrière sont au bord du Trévezet entre Cantobre et Trêves (B1 fig. 11 A). Le gîte de Meyrueis affleure le long de la Jonte (B2 fig. 11 A). C'est le premier qui a été trouvé par Solène Ferrari. Une étude détaillée des secteurs fossilifères par Sciau *et al.* (2006) montre que celui de St-Sulpice est localisé dans le Bajocien, les autres l'étant dans le "Bathonien inférieur" qui débute conventionnellement dans cette région caussenarde par un horizon bréchique discontinu et des niveaux de lignite associés à des faciès saumâtres (Gèze *et al.* 1977, 1985; Gèze & Palaoc 1986). Cette datation des cartes géologiques à 1/50 000 des Causses a été revue par Charcosset *et al.* (2000). Pour ces auteurs, la Formation des Calcaires à Stipites qui contient les traces de pas est attribuée au Bathonien Moyen et Supérieur en se basant sur des Brachiopodes et des Foraminifères.

*** la Formation des Calcaires à Stipites** (Bathonien inférieur *sensu* Brouder *et al.* 1977 = Bathonien moyen et supérieur *sensu* Charcosset *et al.* 2000). Une coupe de cette Formation a été faite sur 40 m d'épaisseur par GG à la hauteur de la ferme de Jouque-Merle, dans la gorge du Garène afin de localiser les niveaux fossilifères découverts par JS. La série du Bathonien moyen débute à la hauteur des bâtiments, juste après le passage du pont enjambant la Dourbie. Elle est constituée par l'alternance de bancs de calcaire cristallin, dur, blanc à gris brun, généralement sublithographique et de niveaux de plaquettes infra-centimétriques grises à noires, plus ou moins charbonneuses. Cette série est relayée par celle du Bathonien supérieur faite de dolomie massive, caverneuse qui forme une corniche ruiniforme bien reconnaissable dans les pentes boisées des vallées. Sur le parcours de la coupe, en partant de la Dourbie, le torrent Garène est barré par une dizaine de ressauts de bancs calcaires constituant autant de petites falaises dont les surfaces structurales sont favorables à la découverte des ichnites. Ainsi JS a pu y découvrir de nombreuses traces rondes ou ovales, généralement décimétrique mais pouvant atteindre jusqu'à 50 cm de longueur. Parmi la dizaine de niveaux recensés, le plus démonstratif est situé au sommet du banc n° 21, nombre précisé en rouge et correspondant à une numérotation ancienne dont le contexte de l'étude n'a pas été retrouvé, jusqu'ici, dans la littérature (pl. 8 S-T). Localisé un peu au-dessus du banc n° 17, il faut ajouter aussi une trace ovale, partiellement visible, entouré semble-t-il, par un bourrelet de refoulement. Elle pourrait atteindre près d'1m de longueur. Outre ces nombreuses empreintes ovoïdes, il a été aussi observé quatre niveaux à traces dinosauroïdes correspondant à des pieds tridactyles, notamment entre les bancs n° 16 et n° 17 et 2 m au-dessus de ce dernier. Une piste de 3 pas est associée à des rides d'oscillation (pl. 8 G). Ces figures sédimentaires ne sont pas rares car on en a retrouvées d'autres dans cette coupe sous la forme de rides de courant et d'interférence. Et des surfaces à fentes de dessiccation ont été aussi remarquées dans ce Bathonien inférieur. Les niveaux de plaquettes sont surtout charbonneux à la base de cette Formation. Les deux premiers sont riches en houille dite stipite, qui a d'ailleurs été exploitée de manière artisanale et intensive pendant une grande partie du Haut Moyen-

Âge; comme l'attestent les nombreuses entrées de galeries de mine et les déblais associés. Ces horizons ligniteux ont aussi fourni, à la base du Bathonien moyen, une faune de lamellibranches et de gastropodes "indiquant des faciès saumâtres à lagunolacustres" (Brouder *et al.* 1977) et, dans des plaquettes plus sommitales de la coupe du torrent Garène, localisées peu au-dessus du banc n° 23, des débris végétaux ainsi que des terriers. Ces derniers ne sont d'ailleurs pas rares puisqu'ils ont été observés aussi en abondance dans un banc calcaire sus-jacent au n° 17. Dans le lit du Trévezé, à la hauteur du hameau de la Verrière, JS a aussi trouvé de grandes traces ovales pluridécimétriques. Le niveau porteur est sous-jacent à un niveau de plaquettes charbonneuses pluridécimétriques "rouillées" d'une trentaine de cm d'épaisseur; sans doute le premier du Bathonien moyen car en-dessous de petits bancs de calcaire gris-noir, pour certains bréchiques, pétris de lamellibranches (dont des *Pholadomya*) et de gastropodes, doivent être la base de la Formation à Stipites (pl. 8 H, O). Le long de la Jonte, en aval de Meyrueis, près du Camping le Capelan, plusieurs niveaux de calcaire gris compact montrent aussi de nombreuses traces ovoïdes décimétriques et quelques autres dinosauroïdes, d'une cinquantaine de cm de longueur pour ces dernières. Selon le cas, certaines d'entre elles sont associées à des fentes de dessiccation. Le ruissellement de la rivière a clairement usé les ichnites tridactyles sur plus d'un cm d'épaisseur. De sorte que leur partie distale (griffes et premières phalanges), originellement la moins imprimée, a parfois disparu (fig. 15 K, L; pl. 8 K-N). Ces petits bancs de calcaire à traces de pas sont encadrés, vers le haut par des niveaux de plaquettes dont certains sont charbonneux et, vers le bas par un autre, riche en lamellibranches et en gastropodes. Comme cette coupe de Capelan rappelle beaucoup l'organisation de celle de la Verrière, nous pensons que les niveaux à empreintes observés dans le lit de cette rivière ont sensiblement la même localisation stratigraphique: la base du Bathonien moyen. Il en est de même pour les niveaux à figures ovoïdes vues par JS à Bombes, sur la rive gauche de la Dourbie à quelques mètres en-dessous de la "base" de la Formation à Stipites qui est repérée par quelques entrées de galeries de mines (pl. 8 J). L'âge des niveaux porteurs a été déterminé par la découverte de Rhynchonelles par Marc Bécaud, au cours d'une sortie commune JS, GG, MB. Il s'agit du Bathonien inférieur et plus précisément de la zone à zig-zag.

*** Le Bajocien supérieur ?** Sur la carte à 1/ 50 000 de Nant, cet étage est constitué de calcaires en gros bancs à chailles, "oolithiques ou à entroques" surmontés par des "dolomies cristallines" du Bajocien supérieur (Gèze *et al.* 1985). Près de **St-Sulpice**, le long du Trévezé, deux grandes surfaces à traces ovoïdes ont été découvertes par JS (pl. 8 P-R). Une coupe faite dans ce secteur par GG montre qu'elles sont localisées à 22 m en-dessous de la base de la Formation à Stipites. La carte à 1/ 50 000 de Nant indique le Bajocien supérieur. Elles sont dominées sur la rive droite par un escarpement de dolomie d'une huitaine de mètres d'épaisseur à bancs massifs, cargneulés et caverneux. Les niveaux porteurs, eux-mêmes dolomitiques, surmontent plusieurs autres bancs de calcaire/dolomie dont certains sont pétris d'huîtres, de *Nerinea* et de terriers. Ils affleurent bien sur la rive gauche de la rivière, reposant sur deux couches de dolomie cristalline à lapié sur lesquelles on remarque aussi de grandes traces ovoïdes, souvent remplies de galets. Ces niveaux à empreintes sont situés à environ 3, 30 m, en-dessous des précédents.

b. Contenu palichnologique. Bien qu'usées par l'érosion mécanique du

ruissellement, les traces dinosauroïdes du Bathonien inférieur de Jouque-Merle et de Meyrueis sont incontestablement d'origine biologique. Ce sont des *Grallator* et/ou des *Eubrontes* (fig. 15 G-L) avec pour quelques autres, un caractère ornithopodoïde, l'angle interdigital II-IV étant proche de 90°. L'insuffisance numérique du matériel ne permet guère d'aller plus loin dans la détermination. Les empreintes ovoïdes restent encore énigmatiques car aucune de ces structures n'est associée clairement à des pistes. Mais il est vrai qu'en cas de forte densité, pour certaines d'entre-elles, laissées par des Sauropodes notamment, on peut aussi souvent observer des dispositions désordonnées analogues à celles qui ont été vues dans le Bathonien et le Bajocien du Causse Larzac. A cet égard, la surface à *Brontopodus* et à *Parabrontopodus* du Tithonien de Coisia (fig 19 F) le montre assez clairement. Au crédit de l'origine biologique de ces traces ovoïdes, il faut mentionner plusieurs indices: un alignement sur deux rangées de petites empreintes décimétriques souvent jumelées à Bombes, un bourrelet de refoulement entourant une structure circulaire à Jouque-Merle, l'existence de possibles impressions digitales, courtes et arrondies, dans plusieurs autres de ce dernier endroit et de St-Sulpice (fig. 15, N, S). Mais dans la grande majorité des cas, il s'agit de formes creuses, rondes à ovales comme celles que nous vîmes sur une surface dolomitique du Permien du New-Mexico (USA), souvent confondues avec "des traces de pas de Dinosaures" comme nous le rapporta, sur place, Spencer Lucas. Néanmoins, il faut préciser la dernière observation très récente et postérieure au texte précédent, de JS et de MB, qui prouve que certaines de ces structures ovoïdes se poursuivent de part et d'autre des bords du lit du torrent de Jouque-Merle, sous les bancs calcaires. Elles ne seraient donc pas des creux de dissolution (Sciau *et al.* 2006). Michel Lopez suggère aussi que "ces traces ovoïdes pourraient-être des empreintes de tronc de palétuviers qui laissent ensuite une cavité subcirculaire remplie par un matériel plus tendre et plus facilement érodé/karstifié par la suite".

2. Le Causse du Comtal. Au-dessus du pittoresque et charmant village de Salles-la-Source, au sud-est de Marcillac-Vallon, Alain Michelin a observé une trace *Grallator* incomplète mais réelle à la base de la série bathonienne. L'organisation séquentielle est la même que celle étudiée dans le Causse du Larzac à Jouque-Merle (cf. supra), dans la base de la série à Stipites. L'empreinte fait partie d'une piste associée à des fentes de dessiccation.

D. Gîtes du Jurassique Supérieur

1. L'Oxfordien supérieur de Loulle, près de Champagnole, dans le Jura. Au cours de la table ronde du 14 octobre 2006, organisée par l'association "Espace Pierres Folles" qui était consacrée aux "Traces fossiles, Dinosaures et Compagnie", le Pr. Pierre Hantzpergue (Université Claude Bernard, Lyon 1) révéla, à l'assistance, la découverte, toute récente, d'un nouveau site dont l'étude commence seulement. Les premiers résultats ayant été relatés dans les médias, nous les ajoutons dans notre travail avec les précisions suivantes. Un habitant des environs de Champagnole a observé dans une carrière, située près de Loulle, de très grandes traces arrondies, répétées longitudinalement. Celles-ci lui rappelant les empreintes de Coisia (cf. *infra*) qu'il venait de visiter, il prévint Pierre Hantzpergue qui authentifia la découverte. D'après les premières observations, il y a environ 1500 traces de pas atteignant jusqu'à 80 cm de

diamètre. Elles auraient été laissées par un troupeau de *Diplodocus* dont certains pesaient près de 40 tonnes (source: France infos du 5 octobre 2006).

2. Le Kimméridgien de Cerin dans le Jura méridional (fig. 19)

a. Stratigraphie et âges du gisement fossilifère. Dans leur travail, Bernier *et al.* (1984) rappellent que le Kimméridgien supérieur de Cerin, dans le Jura, est célèbre par "la quantité et la qualité des fossiles (qu'il renferme)". Outre des Vertébrés, des traces de leurs pas furent trouvées dans deux Formations, l'une de calcaire lithographique et l'autre à laminites bitumineuses (fig. 19 A). Tout cet ensemble fût déposé dans un environnement d'arrière-récif.

b. contenu palichnologique (fig. 19 B, C-E). Une longue piste *Chelonichnium cerinense* BERNIER *et al.* (1982) fut d'abord observée dans la Formation des laminites puis celles de *Saltosauropus latus* BERNIER *et al.* (1984) dans plusieurs niveaux du Calcaire Lithographique. Cette dernière ichnoespèce correspond à des empreintes de pied et de main tridactyles II-IV dont le doigt III dépasse peu ses voisins. Récemment, Gaillard *et al.* (2003) ont décrit des pistes chélichnoïdes, non nommées, atteignant près de 2 m de largeur. Ce sont des traces de nage.

3. Le Tithonien de Coisia dans le Haut-Jura ou Jura Central (fig. 19, pl. 9).

a. Stratigraphie et âge du gisement fossilifère. Ce site est localisé le long de la D 60 menant à Coisia, village situé au nord-ouest d'Oyonnax (Jura). Il a été découvert par Christian Gourrat qui le montra à GG en août 2004. Ce très beau gisement venait d'être étudié par Le Lœuff *et al.* (2006). Près de 200 traces arrondies et pluridécimétriques (épi-reliefs concaves) (fig. 19 F) sont visibles sur un banc calcaire de la Formation des couches de Chaillay; celle-ci datée du sommet du Tithonien. Cette Formation s'est déposée dans un environnement marin, peu profond et exondable de type supratidal. La découverte de Christian Gourrat fut l'occasion d'examiner les travaux universitaires consacrés à la région. Ainsi les chercheurs découvrirent-ils que dans le même secteur de Coisia et dans un niveau à faciès similaire, Bernier (1984) avait mentionné dans sa thèse une surface à traces rondes qu'il pensait, avec doute, avoir été faites par des animaux. Les prospections réalisées par GG, dans le Tithonien du nord de Saint-Claude, le long de la D 437, entre la Rixous et la côte 903, lui ont permis d'en observer d'autres mais fortement météorisées. Localement, les niveaux sont riches en Gastropodes dont des *Nerinea* et en terriers noirâtres qui se détachent bien sur la pierre blanche.

b. Contenu palichnologique (pl. 9). La surface à traces de pas, que nous appellerons dorénavant, en l'honneur et à la mémoire de son inventeur: "dalle Christian GOURRAT", montre des couples de grandes empreintes de pied et de main, cette dernière, plus petite, arrondie à croissantiforme, étant placée, de manière variable, devant le pied. Le Lœuff *et al.* (2006) les ont rangées dans 8 pistes qui sont schématisées sur la fig. 19 F. Elles ont été attribuées à l'ichnogénre *Parabrontopodus* caractérisé par une voie étroite.

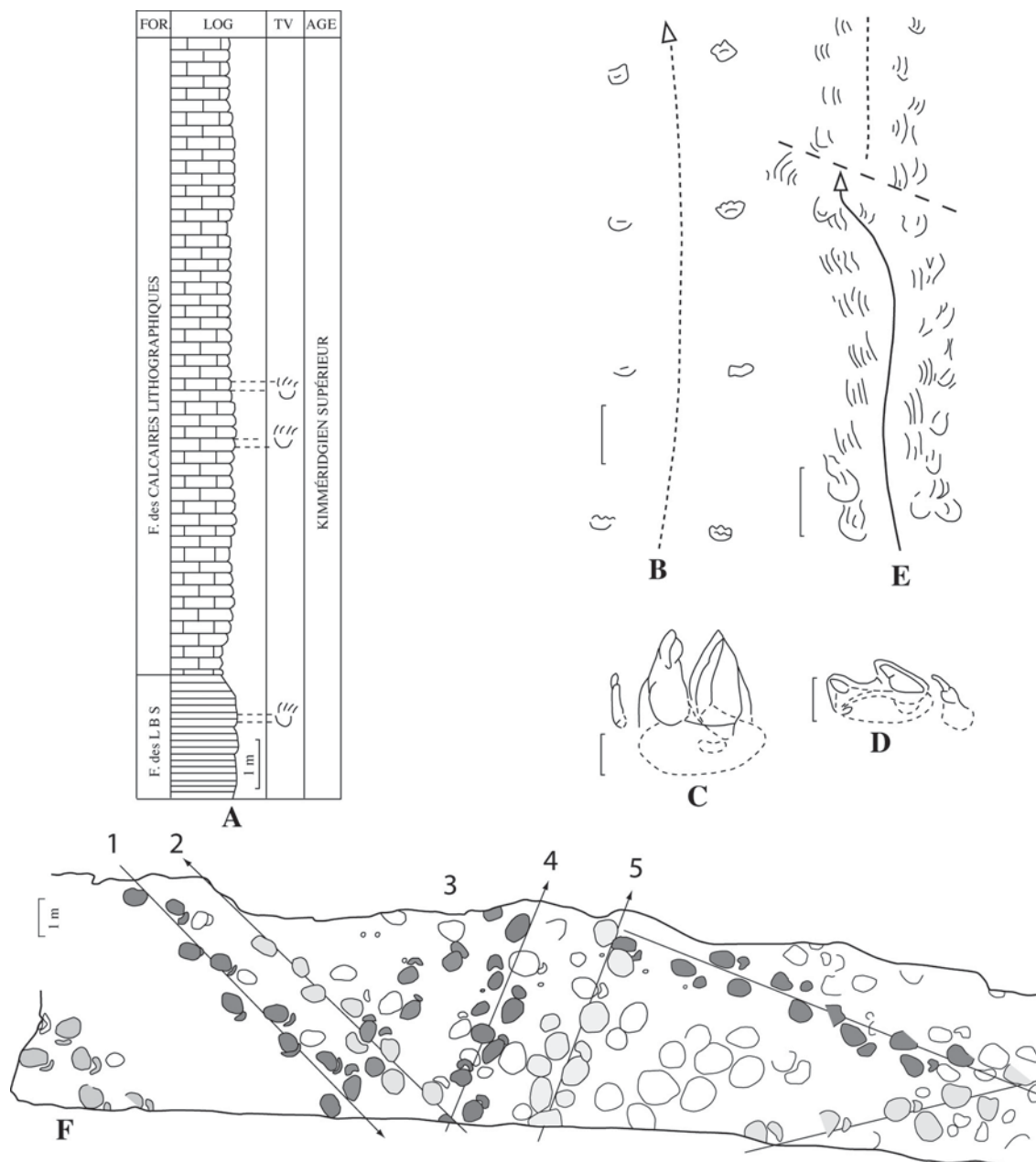


Figure 19.— Kimmeridgien de Cerin; A: localisation des ichnites (TV) au sein du log (in Bernier *et al.* 1984, simplifié) avec LBS = F. des laminites bitumineuses à silex; TV inférieurs = 4 niveaux à *Chelichnium cerinensis*; TV moyen et supérieur = niveaux à *Saltosauropus latus* in Bernier *et al.* (1982); B, C et D: piste et pieds *S. latus*; E: piste *C. cerinensis* in Bernier *et al.* (1982); F: pistes *Parabrontopodus* du Tithonien de Coisia; mire = 100 cm, 5 cm et 50 cm, successivement pour B, C; E.

4. Le Tithonien du Quercy: région de Luzech-Crayssac

a. Stratigraphie et âge des gisements fossilifères (fig. 16 C). Tous les niveaux à traces de pas de vertébrés ont été découverts à partir des années 1990, au nord de Luzech, dans les environs immédiats des villages de Crayssac, Catus et Gigouzac. Dans cette partie du Quercy, la série du Jurassique affleure largement et se termine par d'épaisses Formation de calcaires (plus de 200 m) représentant le Kimméridgien et le "Portlandien" (Astruc 1986). C'est la partie supérieure de cet étage, maintenant nommé Tithonien, qui a permis d'observer les nombreux niveaux fossilifères dans d'anciennes carrières activement exploitées pour l'extraction de la "Pierre de Cahors". Tous appartiennent à la Formation de Cazals qui est constituée par la répétition verticale de dolomicrites à laminations parallèles (dits aussi calcaires sublithographiques) alternant avec des calcaires micritiques en bancs massifs (Astruc 1986). On y observe aussi des niveaux de calcaires à ammonites ainsi que d'autres riches en huîtres, nérinées et astartes qui constituent des repères locaux permettant d'établir des corrélations d'un site à l'autre (fig. 16 C). Les niveaux à ichnites "surmontent directement le dernier repère basé sur les ammonites (Hantzpergue & Lafaurie 1994): l'Horizon à *Gravesiana* de la Zone à *Gigas* (Tithonien basal)" pour Mazin *et al.* (1995). Mais pour Lange-Badré, ils font partie de la Zone à *Gravesia gigas*, horizon à *Gravesiana*.

b. Contenu palichnologique. Les premières empreintes ont été mentionnées par Hantzpergue & Lafaurie (1994). En révélant le fort potentiel paléontologique de la Formation de Cazals, ces découvertes vont engager Lange-Badré *et al.* (1996) et Mazin *et al.* (1995, 1997) à rechercher de manière systématique les traces dans les carrières. Ces derniers exploitent ainsi plusieurs niveaux de la carrière du Mas de Pégourdy, au nord de Crayssac, sur lesquels ils observent des pistes à traces de "dinosaures tridactyles, de tortues, de reptiles encore indéterminés...". Sur plusieurs niveaux "du terme L3, ils découvrent de nombreuses traces *Pteraichnus* de ptérosaures (fig. 16, C TV5; N, P-Q) dont l'étude leur permettra de discuter de manière argumentée la posture et la locomotion terrestre de leurs auteurs, jusqu'alors controversée (Mazin *et al.* 1995). A ce premier bilan, Mazin *et al.* (1997) ajoutent la découverte de pistes de Theropoda, de Sauropoda, Ornithopoda, Crocodylomorpha, Testudines, de Lepidosauromorpha et d'autres Pterosauria: tous groupes qualifiés d'indéterminés (fig. 16 H, I, O). De son côté, Lange-Badré *et al.* (1996) étudient d'autres sites et découvrent près de Gigouzac, au nord de Crayssac, sur une grande dalle à fentes de dessiccation et à terriers, de grosses traces isolées atteignant 50 cm de longueur. Certaines s'apparentent à *Parabrontopodus* et à *Brontopodus* (Farlow *et al.* 1989; Lockley *et al.* 1994), d'autres à *Breviparodus* (Dutuit & Ouazzou, 1980) (fig. 16, C TV3; L). Au SSE de Catus, ces auteurs décrivent une trace de main et celle d'un pied gauche (fig. 16 K et J) qu'ils rapportent à *Brontopodus*. Dans leur travail de 1996, ils signalent aussi l'existence de *Grallator* ou d'*Eubrontes* près de Crayssac (fig. 16, TV4; G). Enfin, il faut ajouter à leurs découvertes, d'autres inédites des environs de la Balmelle, de Mas de Fraysse (TV1) et de Combel de Lalio (TV2) qui révèlent aussi des empreintes *Brontopodus*.

E. Gîte du Crétacé. La seule roche fossilifère de cette période qui montre une trace trifide, peut-être dinosauroïde, est un silex récolté dans la vallée de la Cisse, à quelques km à l'ouest de Blois, entre Chambon et Molineuf. Le correspondant ayant envoyé à GG la photo dit la tenir de son grand-père qui la retira de la "terre", "dans les

années 60". D'après la carte géologique, l'âge de ce bloc est Crétacé supérieur. Malgré plusieurs courriers, nous n'avons pas pu rencontrer le propriétaire ni examiner cette roche insolite. Nous présentons donc la découverte avec les réserves d'usage. Si trace de pas il y a, chacun pourra distinctement voir au milieu de ce silex, une empreinte d'une quinzaine de centimètres de longueur qui rappelle *Grallator*. Les empreintes de coussinets y sont bien marquées mais l'orteil médian est écourté d'une phalange. Pour comparaison, nous signalons les nombreux sites ichnologiques et à squelettes de Dinosaures du Crétacé supérieur de Catalogne, avec les bassins de Vallcebre (secteur de Fumanya), Tremp, Àger, Coll de Nargó (Galobart *et al.* 2005) et ceux du "Wealdien" du bassin de Cameros de la Rioja (sites de La Virgen del Campo, Valdecevilla, Peñaportillo, Valdeté, Los Cayos etc...) (Meléndez & Soria Llop 1999; Moratalla & Hernán 2005; Pérez-Lorente 2003). Compte tenu d'une paléogéographie favorable dans les régions nord et sud des Pyrénées, au Crétacé supérieur, il ne serait pas étonnant de trouver aussi en France, les traces de pas de ces animaux, notamment dans les anciens bassins de l'Aude et du Mas d'Azil; si les affleurements le permettent

III. INTERPRETATION PALEONTOLOGIQUE

A. Les méthodes utilisées (fig. 20). Très tôt, les paléontologistes se sont interrogés sur la position systématique des auteurs des traces de pas fossiles. Ainsi, à la suite de la découverte des ichnites *Chelichnus* dans le Permien du Dumfriesshire d'Ecosse, Duncan (1828) nous rapporte que M. Jameson fit marcher une tortue et un crocodile sur une croûte de pain. Il conclut alors que c'étaient "des tortues préhistoriques" qui avaient laissées ces empreintes; d'où leur nom *Chelichnus*. L'aspect général des empreintes d'autopodes, selon le cas, digitigrade, semi-plantigrade, plantigrade, le nombre de doigts ainsi que leurs dimensions relatives, l'absence de griffe, la forme des écailles, sont autant de caractères qui sont d'abord utilisés pour déterminer les groupes paléozoologiques. L'existence de la main tétradactyle, sans griffe, est un caractère suffisant, par exemple, pour suggérer des amphibiens. Mais dans la majorité des cas, une analyse plus fine des caractères des traces d'autopodes et des pistes fossiles, comparés aux actuelles et aux squelettes fossiles est nécessaire pour déterminer, avec plus ou moins de certitude et de précision, la position systématique de leurs auteurs (Peabody 1948, 1959; Baird 1957, Demathieu 1970, Demathieu & Haubold 1974, Farlow & Lockley 1993, Gand 1987, Reineck & Howard 1978, Snyder 1952). En se basant sur les ichnites les mieux conservées, montrant de manière claire, les coussinets digitaux, admis d'abord comme interarticulaires (fig. 20 A, D), plusieurs auteurs ont proposé des reconstitutions squelettiques autopodiales (fig. 20 A-B, D-E, H-J). Lull (1904) l'a fait pour des traces *Grallator* qu'il a attribuées à des Théropodes. Et Soergel (1925), a montré que *Chirotherium* n'était pas du à un *Labyrinthodon* ou *Mastodonsaurus*, longtemps représenté par une "grosse grenouille" (fig. 20 R), mais à un Pseudosuchien dont il dessine la silhouette et établit les dimensions à partir de l'analyse des caractères de la piste (fig. 20 Q). Cette démarche sera ensuite suivie et explicitée par plusieurs autres palichnologues comme Peabody (1948), Baird (1957), Demathieu (1970), Demathieu & Haubold (1974), Gand (1975c) mais en considérant les coussinets articulaires.

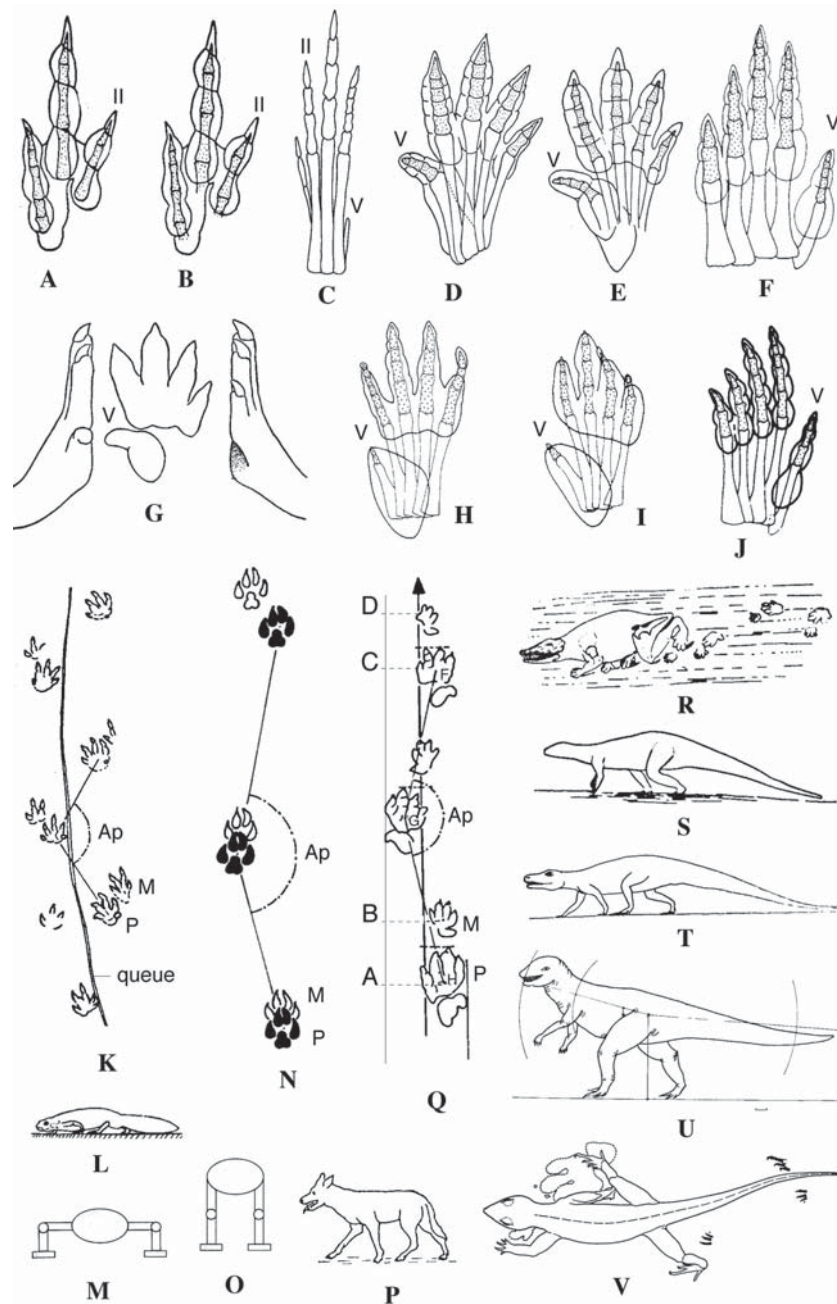


Figure 20.— **A-E, H-J**: reconstitutions squelettiques à partir des traces; **A-B**: *Grallator cursorius* in Lull (1904) (**A**) et Peabody (1948) (**B**); **C**: comparaison avec le pied du Cératosaure *Coelophysis*; **D-E**: *Chirotherium barthii* in Soergel (1925) (**D**) et Peabody (1948) (**E**); **F**: comparaison avec le pied de *Ticinosuchus*; **H-J**: *Isochirotherium coureli*, *Brachychirotherium circapavum*; **F, H-J** in Demathieu & Haubold (1974); **J**: *Synaptichnium priscum* in Courel *et al.* (1982); **G**: forme du pied d'après la trace *Chirotherium diabloense* in Peabody (1948); **K-Q**: pistes d'animaux actuels de Triton (**K, L, M**) et de chien (**N, O, P**); **M-O**: schémas montrant la position des membres transversaux (**M**) et verticaux (**O**); **Q**: piste *Chirotherium barthii*, Ap: angle du pas, AC: longueur de l'enjambée, CD: longueur du couple pied P-main M; **R, S, T**: auteurs de *C. barthii*, successivement d'après Lyell (1856, 1865,), Soergel (1925), Baird (1954); **U**: silhouette de l'auteur de *Sphingopus ferox* (Gand 1975); **V**: l'auteur de *Rhynchosauroides* in Baird (1957).

Leurs travaux ont montré qu'il est possible de déduire deux données corporelles importantes. La valeur de l'angle du pas renseigne sur la position des membres par rapport au tronc, ceux-ci pouvant-être transversaux (semi-rampants), horizontaux (rampants) et parasagittaux (subverticaux) selon Vialleton (1923) (fig. 20 K-Q). La dimension du tronc ou distance gléno-acétabulaire est ensuite déterminée directement ou calculée à partir de celle de l'enjambée AC (fig. 20 Q). Elle est comprise entre 3/4 à 1/2 de AC + CD. Demathieu (1970) a proposé aussi une méthode pour calculer la longueur des membres et pour connaître la position du centre de gravité corporel (barycentre) le long de la colonne vertébrale en se basant sur les profondeurs et les surfaces d'appui relatives des traces de pied et de main. Les silhouettes établies *in* Gand (1975c) ont été établies à partir de ce travail. La figure 20 U montre l'esquisse de l'une d'entre elles, possible représentation de l'auteur de *Sphingopus ferox*. A tous ces travaux, il faut ajouter les remarquables et informatives expérimentations réalisées avec des animaux actuels (*Alligator mississippiensis*, Varanidae) par Farlow (1989), Farlow & Pianka (2000, 2003), Farlow *et al.* (2000). Elles conduisent à établir les relations métriques existant entre différentes parties corporelles de diverses espèces et les caractères de leurs pistes; ensemble traité de manière statistique. Ces résultats, comparés avec les ichnofossiles, suggèrent de discuter les dimensions corporelles de leurs auteurs et, dans plusieurs cas, d'attribuer des différences morphométriques entre ichnoespèces à une allométrie de croissance intraspécifique. Les définitions relatives aux empreintes et aux pistes ont été explicitées *in* Casamiquela *et al.* (1987).

B. Résultats

1. Les auteurs des traces chirothéroïdes: des Archosauria Crurotarsi. Ces ichnites correspondent aux ichnogenres *Chirotherium*, *Isochirotherium*, *Brachychirotherium*, *Synaptichnium* et *Sphingopus* (fig. 4-6). Les pistes sont celles d'animaux quadrupèdes pour les quatre premiers, souvent bipèdes pour le dernier. Hormis la valeur de l'angle du pas de *Synaptichnium*, proche de 140°, celles des autres ichnogenres avoisinent 180°. Elles suggèrent que leurs auteurs avaient des membres subverticaux et qu'ils se déplaçaient donc facilement et rapidement. Les empreintes d'autopodes montrent souvent celle du tégument écailleux. La longueur de ces Archosauria déduites des pistes a pu atteindre 5 m pour les plus grands.

a. *Chirotherium barthii* KAUP, 1835: ichnites dues à de probables Rauisuchia. En 1834, Sickler faisait paraître une brochure dans laquelle il précisait qu'il avait découvert, l'année précédente, des traces de pas à la surface de dalles extraites dans la carrière de Grès bigarré (Trias) de Hessberg située non loin de Hildburghausen en Allemagne. Dans les pistes, il remarquait que toutes les empreintes de pied antérieur et de pied postérieur "montraient quatre doigts gros, pointus au bout (par un ongle ?) et un pouce émoussé, séparé parfaitement des autres doigts et dirigé vers l'intérieur, de manière à être dirigé conséquemment au pied droit vers le côté gauche et au pied gauche vers le côté droit" (Winkler 1886: 34). Et, bien qu'en 1834, Reinhard Bernhardt ait précisé dans une lettre que le pouce des grandes traces (= les pieds) qui "ressemblent à première vue à une main humaine" n'est pas l'empreinte du cinquième doigt mais celle du carpe ou du tarse, c'est l'interprétation de Sickler qui prévalut. Ce "pouce", bien écarté des autres doigts, leur parut donc opposable et sur cette affirmation on imagina l'auteur de ces pistes comme un animal qui se croisait les pattes en marchant. Il fut attribué à une grosse grenouille *Mastodonsaurus* dont on avait trouvé quelques os dans

la carrière de Hessberg puis à un "singe colossal", un ours, une sarigue, un orang-outan....bref, surtout à un mammifère. D'où les noms *Chirotherium* (= pour main de "bête sauvage") *Barthi* ou *Chirosaurus* (= pour main de saurien amphibie) qui seront donnés à ces pistes par Kaup (1835). Par la suite, c'est le premier binôme qui sera retenu. Soergel (1925), à partir d'une analyse raisonnée des différents caractères de la piste et des traces d'autopodes proposera une nouvelle silhouette de l'auteur de *Chirotherium barthi* qui sera rangé parmi les Thécodontes Pseudosuchiens. Mais à la suite d'analyses cladistiques, cette classification n'est plus usitée actuellement. Elle a été remplacée par différents clades dont les relations ont été précisées par Sereno (1991: 39). En se basant, notamment, sur l'existence d'une articulation crocodiloïde ou crurotarsale, explicitée plus haut, dans le paragraphe sur les Crocodilia, cet auteur a distingué deux groupes d'Archosauriens fossiles: celui des Crurotarsi (Sereno & Arcucci, 1990) qui la possède et les Ornithodira qui ne l'ont pas. Dans ce cladogramme où peut-on placer l'auteur de *Chirotherium barthii* ? Comme l'avait pressenti Bernhardt, la trace du "pouce" (ou bosse, écrit-il aussi) du pied de *Chirotherium* n'est pas l'orteil I mais le V car il est clairement placé vers l'extérieur de la piste. Sa position latérale postérieure s'explique aussi parce que cet ensemble correspond, non seulement à l'empreinte digitale V mais à celle du métatarsien V, auxquelles il faut ajouter, les traces plus partielles des n° IV et III. Comment expliquer alors l'absence des traces des métatarsiens internes ? Probablement, parceque plus soulevés que leurs voisins durant la pause de l'autopode, ils ne touchaient pas le sol; une telle dissymétrie étant à relier à l'existence d'une articulation cruro-tarsale qui était d'ailleurs aussi présente dans la main. Elle caractérise donc les auteurs des traces Chirothérioïdes. Ainsi la présence de *Chirotherium barthii* en Bourgogne, suggère l'existence de Crurotarsi quadrupèdes et pentadactyles évoluant dans les lagunes triasiques. C'étaient des animaux pouvant atteindre quelques mètres de longueur, ayant des membres antérieurs et postérieurs inégaux mais bien redressés. Ils étaient alertes et avaient des pieds semi-plantigrades, munis de trois doigts médians II-IV, assez forts et griffus. Le cinquième, bien écarté des autres était réduit. Tous ces caractères ont permis de les rapprocher du squelette *Ticinosuchus*, un Cruro-tarsi qui a été découvert en Suisse, à la base du Trias moyen. Il s'agissait d'un Rauisuchidé muni d'une légère armure corporelle dont les représentants ont vécu aussi pendant le Trias moyen et supérieur. Cette famille aurait pu être la souche des Dinosauriens Tyrannosauridés (in Carroll 1988). Mais pour Benton (2004), *Ticinosuchus ferox* est plutôt maintenant, un Crurotarsi, Suchia, Prestosuchidae.

b. *Isochirotherium* HAUBOLD, 1971: ichnites de probables Crocodylomorpha et Rauisuchia. *Isochirotherium* se différencie de *Chirotherium* par les traces digitales médianes II et III, de longueurs subégales et nettement plus grandes que les externes I et IV. L'empreinte du doigt V est absente ou réduite. La taille de la main est aussi beaucoup plus petite. Par contre, comme pour *Chirotherium*, la valeur de l'angle du pas atteint près de 180° et atteste l'existence de membres bien redressés. Avec une trace de pied, d'une dizaine de cm, clairement plus longue que large, la plus petite des ichnoespèces est *I. delicatum* COUREL & DEMATHIEU, 1976. Derrière la masse tétradactyle I-IV, on n'y remarque que le coussinet métatarsien ovoïde sans la trace digitale V. Selon les inventeurs, ce dernier orteil pourrait être seulement représenté par une seule phalange. Une telle réduction digitale V étant déjà notée dans les Crocodylia (Carroll 1988) ou Crocodylomorpha (Sereno 1991) du Trias moyen avec les

Sphenosuchia comme *Gracilichnus* (cf. supra), il semble justifié d'avoir attribué ces pistes *I. delicatum* à de tels animaux (Courel & Demathieu, 1976), longs de 2 à 2,50 m. Cette ichnoespèce a été trouvée aussi dans le Trias moyen italien où elle y est représentée par des formes dont la grandeur est comprise entre 27 et 90 mm (Avanzini & Lockley 2002). Atteignant jusqu'à 27 cm de longueur, *Isochirotherium coureli* DEMATHIEU, 1970, est une forme fréquente dans le Mâconnais et le Lyonnais (Demathieu 1970, Demathieu & Gand 1986). Les orteils I à IV y ont de fortes griffes, triangulaires à lancéolés, et sont aussi en forme de boule sur les contre-empreintes. L'ensemble tétradactyle I-IV est généralement bien séparé du grand coussinet digitométarsien V, ovale à triangulaire, qui n'a montré qu'une fois la courte empreinte digitale V d'un doigt qui apparaît donc avoir été réduit. Comme dans l'ichnoespèce précédente, la trace de la main est nettement plus petite que celle du pied, d'environ 6 fois. Il n'y a "apparemment" pas de griffe aux doigts IV et V. L'interprétation paléontologique de Demathieu (1970) a conduit à imaginer des auteurs quadrupèdes, pouvant atteindre 3,50 m de longueur, aux membres bien redressés et munis d'autopodes pentadactyles très hétéropodes. Les comparaisons faites par Demathieu entre *I. coureli* et divers squelettes du Trias l'ont amené à les rapprocher de Prosauropodes bien connus dans le Trias supérieur. Vraisemblablement, étaient-ils encore des Rauisuchia ayant acquis des caractères de Saurischiens. *Isochirotherium circademathieui* GAND, 1979b a été découvert dans des carrières du Châlonnais et du NE Charollais. En cette dernière place, la carrière des Brosses-Thillots, cette ichnoespèce atteint de grandes tailles qui ne sont pas très éloignées d'*Isochirotherium herculis* du Trias allemand (Haubold 1971). *I. circademathieui* se différencie essentiellement d'*I. coureli* par la présence d'une trace digitale V constante, prolongée par un coussinet digitométatarsien plus petit que dans l'espèce précédente. L'existence d'un orteil V, assez bien développé, semble éloigner les auteurs de ces empreintes des Crocodylomorpha. Les fortes griffes à tous les orteils suggèrent de les inclure parmi les Rauisuchia. Certaines formes de *I. circademathieui* ne sont pas sans rappeler *I. felenci* COUREL & DEMATHIEU, 1976, observé dans le Trias moyen de Largentière et attribué à des Rauisuchia par les auteurs. Cette dernière ichnoespèce, semi-plantigrade à plantigrade montre, en effet, la trace digitale V au pied et l'existence de petites empreintes de main, souvent seulement tétradactyles I-IV, comme chez *I. circademathieui*. Mais la comparaison statistique des dimensions des caractères de ces deux séries de traces a permis de valider l'ichnoespèce bourguignonne (Gand 1979b).

c. *Brachychirotherium* BEURLIN, 1950: ichnites dues à de probables Crocodylomorpha et Rauischia. Cet ichnogenre est caractérisé par des traces d'autopodes pentadactyles dont le pied est 2 à 3 fois plus long que la main. Les quatre doigts I-IV, aux extrémités distales arrondies, forment un ensemble plus ou moins compact du à la coalescence des coussinets. Il est prolongé à l'arrière par le coussinet digito-métatarsien avec ou sans l'empreinte digitale V. Dans la majorité des cas, les traces des griffes IV et V sont présentes. La valeur de l'angle du pas, proche de 180°, permet de déduire l'orientation verticale des membres des auteurs des différentes ichnoespèces; donc de ne pas les inclure dans les Suchia Aetosauria qui avaient une stature fléchie.

Brachychirotherium gallicum (WILLRUTH, 1917) est une ichnoespèce fréquente dans le Lodévois. Les traces d'autopodes, d'appui plantigrade, sont parfois

accompagnées par celle de la queue. Les doigts I à III sont clairement griffus, IV pas ou peu. V est clairement présent, prolongé par un coussinet digito-métatarsien bien formé. A partir de l'ordre de grandeur des orteils I<IV<II<III, Demathieu (1984) suggère que l'auteur de *B. gallicum* a pu être un Thécodonte engagé, par ces autopodes du moins, dans la voie qui mène aux Crocodiliens. Il aurait donc été un Crocodylomorpha *sensu* Sereno (1991).

Brachychirotherium lorteti (WILLRUTH, 1971) a été découverte dans le Mâconnais à la fin du 19ème siècle puis dans le Mont-d'Or-Lyonnais et l'Autunois où elle n'est pas abondante. Elle est proche de l'ichnoespèce précédente avec cette différence que les griffes pédieuses sont plus longues et fines. Demathieu & Haubold (1978) ont attribué *B. lorteti* à des "Thécodontes précurseurs de Crocodiliens".

Brachychirotherium circaparvum DEMATHIEU, 1971 est une espèce commune sur toute la bordure orientale du Massif Central de l'Ardèche à l'Autunois. Dans le pied, on distingue souvent et seulement la courte trace distale des griffes I à III plaquée sur le bord de l'orteil suivant, sauf pour III où elle est dans le prolongement. IV n'est pas griffu et V est régulièrement absent.

Ces caractères sont aussi ceux de ***Brachychirotherium pachydactylum*** DEMATHIEU & GAND, 1973, fréquente dans l'Autunois et dans le NE du Charollais. Cette dernière forme, nettement plus massive que la précédente s'en sépare aussi par l'existence d'une main significativement plus grande chez *B. circaparvum*. Comme les précédentes et pour les mêmes raisons: absence ou forte réduction de l'orteil V et de la griffe IV qui est fine et recourbée chez I-III, une articulation de type crocodiloïde, des membres bien redressés, les auteurs de ces deux ichnoespèces pourraient avoir été des Crocodylomorpha ou bien encore des précurseurs de Saurischiens.

Brachychirotherium tintanti DEMATHIEU, 1971 n'est connue que par quelques traces pentadactyles du pied, un peu plus larges que longues. "La masse des trois doigts médians, courts et épais, assez divergents est seule toujours présente; le 5ème coussinet digito-métatarsien manque sur quelques-unes, sur d'autres le 1er orteil fait défaut". "La forme et les contours de l'empreinte type s'accordent bien avec le squelette du pied de *Prestosuchus chiniquensis*..." qui est un Rauischia du Trias moyen d'Amérique du Sud.

d. *Sphingopus ferox* DEMATHIEU, 1966 (fig. 6): ichnites dues à de probables Crurotarsi Ornithosuchidae. Cette ichnoespèce fut d'abord connue par les traces d'autopodes récoltées par Demathieu dans le Trias du Mont-d'Or-Lyonnais. Puis elle fut trouvée dans toute la bordure orientale du Massif Central, de l'Ardèche à l'Autunois, dans lequel Gand (1971) observa les pistes. Pied et main ont des tailles très différentes mais une organisation similaire. L'empreinte de l'autopode postérieur atteint généralement une dizaine de cm de longueur; environ le double de celle de la main. Elle est élancée, nettement plus longue que large et montre 3 doigts médians fortement griffus; L'orteil I n'a laissé que la trace de sa griffe et "V" n'est présent que par un coussinet qui pourrait correspondre à l'empreinte d'un orteil V très court. Interprétation dite "conjecturale" par son inventeur Demathieu (1970: 167). La reconstitution du squelette pédieux de cette ichnoespèce comparée avec celles de squelettes connus a permis un rapprochement avec *Hesperosuchus gracilis* du Trias supérieur de l'Arizona (USA) (Demathieu 1970: 169). Pour ce dernier auteur, l'animal responsable de ces

ichnites "devait-être un pseudosuchien appartenant à la famille des Ornithosuchidés". L'analyse des caractères des pistes a montré que c'était surtout un bipède à démarche aisée, facilitée par des membres subverticaux (Gand 1971).

e. *Synaptichnium* NOPCSA, 1923: ichnites dues à de probables "pré-crurotarsi". Cet ichnogenre est connu en Bourgogne par plusieurs ichnoespèces *S. priscum*, *S. argentobrivense*, *S. diabloensis* et *S. cameronensis* mais elles n'y sont pas fréquentes (fig. 4 H-L). La trace du pied et de la main est lacertoïde avec des doigts dont la taille croît du I au IV, ce dernier n'étant qu'un peu plus long que le III. Les doigts sont griffus et le V est prolongé par un coussinet digito-métapodial. De tous les squelettes pédieux à notre disposition, c'est avec celui d'*Euparkeria capensis*, observé dans le sommet du Trias inférieur d'Afrique du Sud que le contour général de l'empreinte de pied s'ajuste le mieux (Demathieu 1970, Courel *et al.* 1982). Cet animal qui pouvait-être occasionnellement bipède montre un tarse dans lequel les tarsiens distaux sont réduits et l'articulation entre le calcaneum et l'astragale a pu être possible. Pour cette raison, *Euparkeria* a été considéré comme un Pseudosuchien primitif (Carroll 1988) mais aussi comme le représentant d'un groupe souche à partir duquel ont émergé les Crurotarsi (Sereno 1991). La présence de *Synaptichnium* suggère donc, qu'au Trias moyen, des descendants de ces *Euparkeria* ou Archosauriformes ont pu encore exister.

f. *Batrachopus* HITCHCOCK, 1845 et *Dahutherium* MONTENAT, 1968 (fig. 8, 18): empreintes laissées par des Crocodiliens ou Suchia. Ces deux ichnogenres sont représentés par les ichnoespèces hettango-sinémuriennes *Batrachopus gilberti* de LAPPARENT & MONTENAT, 1967 et *Dahutherium* sp. (de Lapparent & Montenat, 1967), en Vendée alors que dans les Grands-Causses, il s'agit de *Batrachopus deweyi* HITCHCOCK, 1843; *Dahutherium agilis* MONTENAT, 1968 étant seulement triasique (fig. 8 O; 14 I, 18 J, L,). Toutes ces ichnites sont caractérisées par des traces d'autopodes griffus dont les pieds sont tétradactyles I-IV et les mains pentadactyles. Ces caractères sont suffisants pour les attribuer à des Crocodilia qui sont représentés au Trias moyen par des Sphenosuchia et des Protosuchia au Trias supérieur; ces derniers étant relayés par des Mesosuchia à partir du Lias supérieur (Carroll 1988). L'âge des sites fossilifères suggère d'inclure les auteurs de ces ichnotaxa dans le premier et le second groupes.

2. Les auteurs des traces *Rotodactylus*: des Dinosauromorpha BENTON, 1985. *Rotodactylus rati* DEMATHIEU, 1971; *R. lucasi* DEMATHIEU & GAND, 1973; *R. velox* DEMATHIEU & GAND, 1974 sont des traces de quadrupèdes pentadactyles aux doigts II et IV subégaux dont I et V ne sont représentés que par leur griffe; celle du V étant placée loin derrière le pied (fig. 4). Ces empreintes hétéropodes sont digitigrades et suggèrent des autopodes ayant un métapode très allongé par rapport à l'acropode dont les doigts externes sont réduits. La main est souvent placée derrière le pied. Ce qui suppose l'existence d'animaux à très longs membres, capables de se mouvoir rapidement puisqu'ils sont aussi assez relevés (angle du pas compris entre 163° et 123°). Dans la Formation de Chañares d'Argentine, datée du Ladinien, ont été trouvés des "Thécodontes" (Bonaparte 1993) qui contient des Crurotarsi (SERENO, 1991) ainsi que des Dinosauromorpha BENTON, 1985. Ce groupe comprend *Lagerpeton* ROMER, 1971 ainsi que des Dinosauriformes NOVAS, 1992. La comparaison entre les caractères de

Rotodactylus et les squelettes argentins a conduit les auteurs (Demathieu et Gand 1973; Haubold 1984, Haubold & Klein 2000) à attribuer ces différentes ichnoespèces aux Dinosauromorpha qui devaient être peu différents de Reptiles comme *Lagerpeton chanarensis* étudié par Sereno & Arcucci (1993). Ces animaux semblent avoir été déjà présents au Trias supérieur (Haubold 1999).

3. Les auteurs des traces dinosauroïdes *Anchisauripus bibractensis*, *Coelurosaichnus perriauxi*, *Coelurosaichnus sabinensis* (fig. 6): des Dinosauriformes NOVAS, 1992. Demathieu & Gand (1972a, b) et Demathieu (1989) attribuèrent d'abord ces ichnites à des Dinosauria mais l'étude plus complète et cladistique des squelettes découverts dans le Ladinien d'Argentine (Sereno & Arcucci 1994) et la comparaison qui a été faite avec les traces tridactyles bourguignonnes, conduisent à les attribuer à des Dinosauriformes (Gand & Demathieu 2005). Les données ichnologiques révèlent ainsi que ces animaux sont apparus plus tôt, à l'Anisien et, qu'ils étaient nettement plus grands et plus diversifiés que ne le laissent penser les ossements d'Amérique du Sud. Déduction qui est validée par la découverte d'une trace dinosauroïde tridactyle dans l'Anisien italien (Avanzini 2002). La trace de la main pentadactyle, de structure chirothéroïde, associée à quelques empreintes de pieds *Anchisauripus bibractensis* et *Coelurosaichnus perriauxi* (fig. 6 K) montre que leurs ichnopoiètes ont pu avoir une origine ornithosuchienne qu'il est possible de préciser lorsqu'on les compare avec *Sphingopus ferox*. Comme nous l'avons vu (cf. supra; fig. 21), cette ichnite qui leur est contemporaine est représentée par des empreintes de pied et de main pentadactyles, aux doigts I et V réduits, suggérant l'existence d'une articulation crurotarsale. Elle a été attribuée à des Ornithosuchiens dont pourraient être issus les auteurs d'*Anchisauripus bibractensis* et de *Coelurosaichnus perriauxi*. Leur émergence aurait pu se faire à l'Anisien inférieur voire durant l'Olénékien supérieur. Elle a été caractérisée par une forte réduction des doigts latéraux et par l'acquisition d'une articulation pédieuse mésotarsale qui ont donné une grande vélocité à des Reptiles qui devaient être "dinosauriformes" (fig. 21 et 22).

4. Les auteurs des traces dinosauroïdes tri ou/et tétradactyles de bipèdes du Trias supérieur et du Jurassique: des Dinosauria Theropoda et Ornithopoda

a. Empreintes de Theropoda

* *Grallator* et *Eubrontes*: ichnites de Ceratosauria et de Carnosauria (fig. 10, 14-18). Ces deux ichnogenres regroupent plusieurs ichnoespèces de pieds tridactyles II-IV dont l'organisation osseuse déduite est celle des autopodes postérieurs de Théropodes (fig. 20 A-C) (Demathieu *et al.* 2002: 88-89). Elles apparaissent dans le Carnien avec *Grallator* sp. et *Coelurosaichnus grancieri* puis deviennent plus fréquentes et dominantes dans les terrains du Trias supérieur et du Jurassique dans lesquels on a décrit plusieurs ichnoespèces de *Grallator* et d'*Eubrontes*. La majorité de ces traces dinosauroïdes a été découverte dans l'Hettangien et le Sinémurien des Causses (Demathieu *et al.* 2002) mais d'autres viennent d'être mentionnées dans le Bathonien du Causse Larzac (Sciau *et al.* 2006). Initialement, *Grallator* et *Eubrontes* furent définies à partir de la palichnofaune du "Trias de la vallée du Connecticut", successivement par Hitchcock 1845, 1858 et par Lull 1904, 1915, 1953, ce dernier auteur ajoutant l'ichnogenre *Anchisauripus*, en 1904, pour rassembler les traces de pieds tridactyles II-IV montrant aussi l'empreinte de la griffe de I ou hallux. In Lull (1953), *Grallator*

regroupe les plus petites ichnites, *Anchisauripus*, les moyennes et *Eubrontes*, les plus grandes.

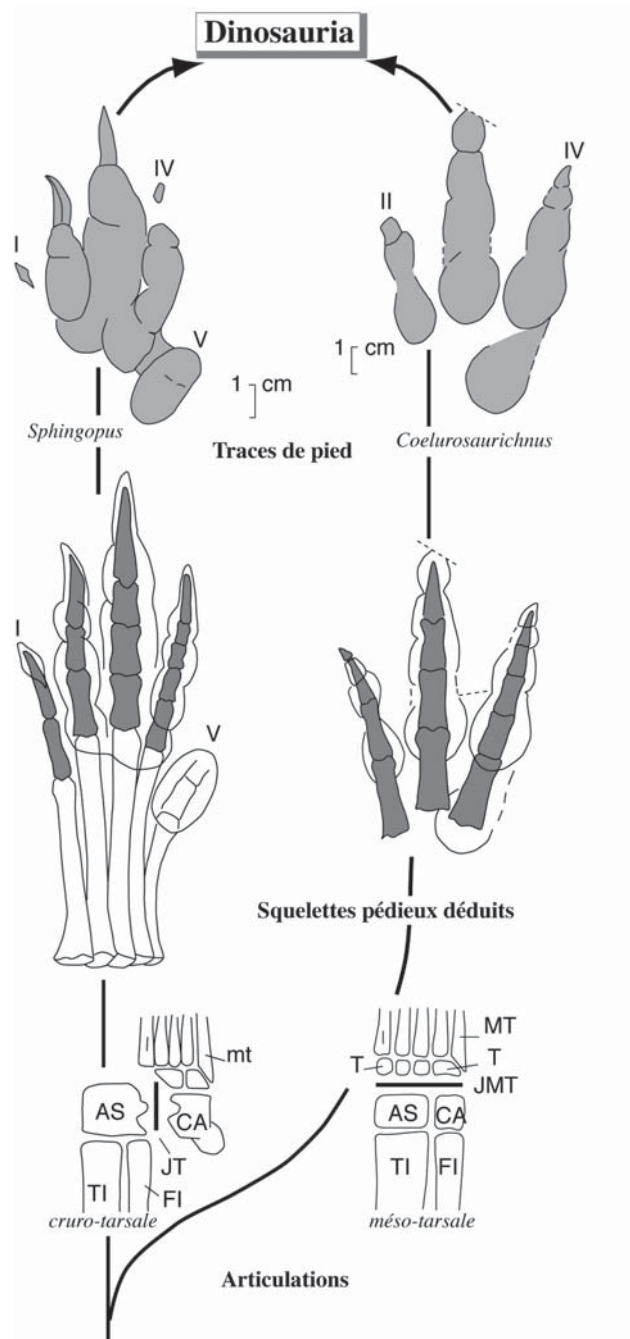
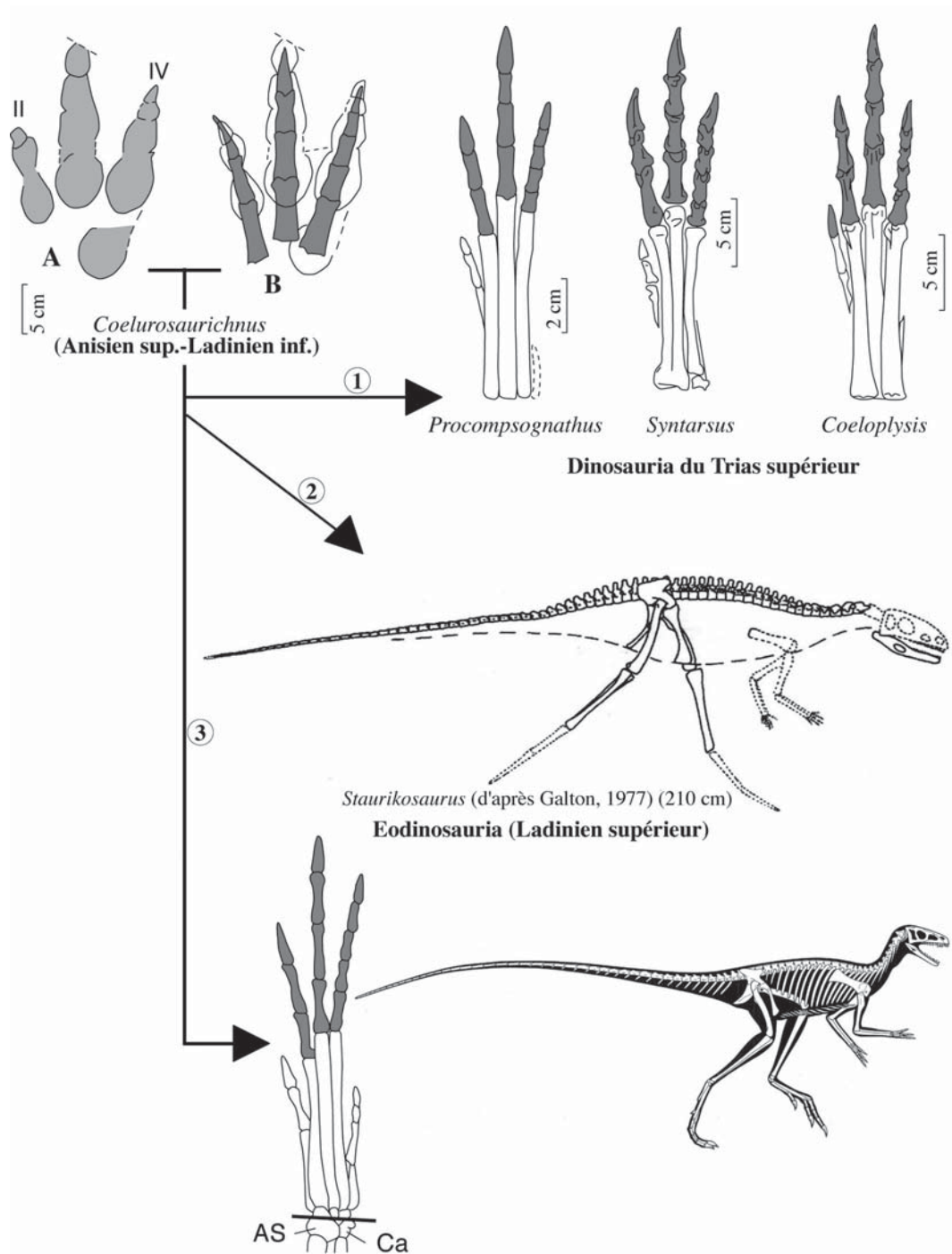


Figure 21.— Schémas expliquant la probable origine crurotarsienne des Dinosauriformes connus par les ichnites *Coelurosaurichnus*. L'acquisition de l'articulation mésotarsale et la réduction des orteils I et V de ces animaux dérivent de la structure crurotarsienne qui persiste encore au Trias moyen. Celle-ci est avérée par les empreintes de pas *Sphingopus ferox*. Leurs auteurs, des Ornithosuchiens, pourraient être à l'origine des Carnosauria; de bas en haut: articulations basipodiales avec AS = astragale, CA = calcaneum, JT, JMT = joint tarsaux, T = autres os ; MT/mt = métatarsiens, TI, FI = tibia et péroné.

En passant de *Grallator* à *Eubrontes*, on remarque aussi que l'angle interdigital II-IV grandit alors que la longueur du doigt III diminue par rapport à celle de ses voisins II-IV. Réexaminant cette palichnofaune, Olsen (1980a) établit que son âge n'était pas triasique mais hettangienne puis étudiant l'évolution du rapport D / III-D (sigles explicités in fig. 32 F), il démontra que "the shape of the pes impression changes continuously with the size" (Olsen 1980b); la courbe obtenue soulignant une allométrie de croissance que nous avons aussi obtenue à partir de l'étude des traces dinosauroïdes de l'Hettangien-Sinemurien des Causses (Demathieu *et al.* 2002). A l'issue de son travail, Olsen (1980b) écrivit "It is therefore reasonable to synonymize the junior names *Eubrontes* and *Anchisauripus* with the senior *Grallator*" mais se ravisa plus tard en les conservant tous ! (Olsen *et al.* 1998). Autre conclusion importante, cette allométrie de croissance lui suggéra d'attribuer ces 3 ichnogenres à des Dinosauria bipèdes d'âges différents "perhaps representing a single dinosaur species". Afin d'identifier plus précisément les ichnopoïètes, Schult & Farlow (1992), Farlow & Lockley (1993) ont utilisé une méthode ostéométrique qui ne concerne que certaines phalanges pédieuses "réelles" des squelettes et "virtuelles", ces dernières, déduites des empreintes aux coussinets bien dessinés. Les parties digitales mesurées sont précisées sur la figure 32 E. Appliquée aux ichnoespèces de l'Hettangien-Sinemurien des Grands-Causses, l'étude réalisée dans un graphique $y = f(x)$ où $y = III/IV$ et $x = III/II$, a montré que leurs auteurs étaient bien des Théropodes. Et en se basant sur l'âge géologique, les ichnopoïètes furent, vraisemblablement, des Cératosauriens pour les formes du Trias supérieur- Lias inférieur et, sans doute, des Carnosauriens pour celles du Jurassique moyen et supérieur. A la suite de de Lapparent & Montenat (1967), nous avons seulement utilisé les ichnogenres *Grallator* et *Eubrontes* en les redéfinissant quelque peu (Demathieu *et al.* 2002). En France, l'ichnoespèce la plus petite est *G. olonensis* de l'Hettangien du Veillon (fig. 18 M) et la plus grande, *Eubrontes giganteus* de celui des Causses (fig. 14 H) (Demathieu *et al.* 2002). Ces deux ichnoespèces représentent donc, pour la première, des traces de pas de Théropodes les plus jeunes et pour la seconde, les plus âgés. Mais est-ce à dire pour autant que ces animaux appartenaient à la même espèce ? C'est théoriquement possible dans le cas où ces ichnites auraient été faites dans le même milieu et en même temps. Mais dans la mesure où il n'y a pas de correspondance zoologique entre ichnoespèce et espèce, il est impossible de le démontrer. De toute manière, la large répartition verticale (hettango-sinemurienne) de plusieurs d'entre elles dans les Grands-Causses, comme *E. giganteus*, *G. minusculus* et *G. variabilis*, suggère bien leur attribution plurispécifique, compte tenu de la durée de ces deux étages qui atteint une dizaine de millions d'années. Pour l'échantillon des Grands-Causses (Demathieu *et al.* 2002), les divers caractères de leurs pistes, notamment l'angle du pas, souvent proche de 180°, montrent des animaux à membres postérieurs subverticaux et plus ou moins élancés. Ces Reptiles étaient donc véloces, capables de marcher et de courir comme l'indiquent les valeurs des rapports de la longueur du pied sur celle de l'enjambée (= E/P) qui sont comprises entre 6 et 18, 5 avec une moyenne de 8, 8 et une variabilité autour de la moyenne de 31%; l'effectif étant égal à 43.



Marasuchus Serano & Arcucci, 1994 (= *Lagosuchus*, Romer 1971)
Dinosauriforma (F. de la Rioja, Argentine, Ladinien)

Figure 22.— Phylogénèse possible des auteurs de *Coelurosaurichnus* du Trias moyen (Anisien-Ladinien) français. Les squelettes déduits de ces ichnites sont similaires aux ossements des Dinosauriformes du Ladinien d'Argentine à qui ils sont attribués. Ces derniers animaux sont considérés comme les ancêtres des Eodinosauria qui apparaissent au Ladinien sup. - Carnien pour devenir dominants au Trias sup. (Norien) avec les Cératosauria.

* *Saltpoides igalensis* représente une piste de cinq enjambées (fig. 18 P); le rapport E/P étant égal à 22, donc un peu plus élevé que celui bornant l'intervalle supérieur précédent. Les inventeurs, de Lapparent & Montenat (1967), ont écrit concernant l'ichnopoïète: "on doit imaginer un animal aux membres élancés et très probablement sauteur". Dans ce dernier cas, il se serait déplacé comme un kangourou et les traces de pied auraient été disposées sur deux lignes parallèles. Ce qui n'est point. A partir d'un angle du pas de 180°, il paraît plus adapté d'entrevoir un animal au bassin étroit et aux longs membres postérieurs se déplaçant à la course.

* *Coelurosaurichnus grancieri* (fig. 10 J-K). Avec la présence de la trace de la main dans 66% des cas, des angles du pas voisins de 170°, des rapports longueur de l'enjambée E / longueur du pied P, voisins de 10, les auteurs de cette ichnospèce semblent avoir été des animaux à longs membres postérieurs et antérieurs, à démarche souvent quadrupède. Ils ont été d'abord attribués à des Théropodes Coelurosauriens par leurs inventeurs (Courel & Demathieu 2000). Mais en se basant sur les découvertes ostéologiques survenues dans le Carnien moyen de la Formation d'Ischigualasto (Argentine), Haubold (1989), Bonaparte (1993), Cuny (1993, 2000), Sereno (1993), Gand *et al.* (2005) les ont rapprochés des Herrerasauridae et de Reptiles comme *Eoraptor*, ensemble rangé dans les Dinosauria encore peu spécialisés mais ayant déjà des caractères de Théropodes (Novas 1992, 1996).

b. Empreintes d'Ornithopoda. A la suite de plusieurs auteurs dont Gauthier (1986) et Thulborn (1990), Demathieu *et al.* (2002: 88-89) ont souligné les difficultés qu'il y avait à distinguer les traces de pas de Théropodes et d'Ornithopodes. On peut recourir à la forme des griffes qui est souvent émoussée chez les herbivores mais acérée chez les carnivores. Vérifiée chez la majorité des Théropodes et plusieurs Ornithischiens du Crétacé (Iguanodon et Hadrosaur), elle ne semble pas, néanmoins, exclusive chez ces derniers animaux car plusieurs squelettes de Fabrosauridés montrent des pieds fortement armés contre les prédateurs. Cet argument n'est donc pas décisif. La valeur de l'angulation des orteils II-IV est aussi souvent utilisée pour discriminer les deux groupes de Dinosaures tridactyles. Si on se réfère aux pistes et aux squelettes des Ornithopodes du Crétacé (Dollo 1883; Lockley *et al.* 1983, Lockley & Matsukawa 1998; Sarjeant *et al.* 1998) et à la valeur du rapport L/W de l'empreinte de pied peut différer de 1 chez ces derniers animaux, selon Lockley (*in* Demathieu *et al.* 2002: 90), il est quasi-assuré que les ichnopoïètes de *Grallator* et d'*Eubrontes* ne faisaient pas partie de ce groupe. Autre manière d'approche: la méthode ostéométrique qui a été explicitée plus haut. Son application dans un graphique $(III/IV) = f(III/II)$ montre clairement que les squelettes pédieux d'Ornithopodes sont bien séparés des Théropodes et des Prosauropodes mais pour ce qui nous concerne nous n'avons pas eu l'occasion de tester les empreintes posant problème, en raison de leurs coussinets indistincts. C'est donc, avec souvent quelque doute, que nous rapportons certaines d'entre-elles aux Ornithischiens et dans le cas positif, seulement en raison de la valeur angulaire II-IV relativement élevé.

* *Dilophosauripus* (fig. 11 N et 14 G) nomme des traces plus larges que longues du Rhétien et de l'Hettangien dont l'angle II-IV est souvent assez ouvert, compris entre 53° et 72°. Avec $0,92 < L/l < 1,02$, les conditions d'attribution sont proches pour que les auteurs aient pu être des Ornithopodes. Il en est de même pour ceux qui ont laissé les

empreintes représentées sur les figures 15 H et I qui ont été observées dans le Bathonien du Causse-Larzac (site de Jouques-Merle).

* *Talmontopus tersi* (fig. 18 G) de l'Hettangien du Veillon pourrait être rangé dans le groupe *Grallator* si il n'y avait la grande valeur de l'angle II-IV, la présence d'un talon et, à un moindre degré, celle de la trace d'une nette palmure. Cette empreinte a été attribuée à un Ornithopode par leurs inventeurs de Lapparent & Montenat (1967).

* **cf. *Moraesichnium*** (fig. 14 N, O, P) Le talon de cette trace est celle du métatarsien d'un reptile qui était donc, apparemment, plantigrade. Elle rappelle toutes celles qui ont été décrites par Kuban (1989) dans la Formation Glen Rose du Crétacé inférieur des USA et par Pérez-Lorente (1993) dans le Crétacé de la Rioja (Espagne). A leur sujet, Kuban a suggéré qu'elles auraient pu être faites par des Dinosaures digitigrades mais aussi par des animaux "adapted to plantigrady". Quoiqu'il en soit, des Théropodes en sont les ichnopoïètes à Glen Rose. Mais ailleurs, comme au Brésil (Leonardi 1979) et dans le Sinémurien marocain (Monbaron *et al.* 1985) *Moraesichnium* a été attribué à des Ornithopodes, probablement en raison de grande valeur de l'angle II-IV. Nous suivrons, au moins provisoirement, cette interprétation pour les traces caussenardes.

c. Traces de Théropodes aviformes ?

* *Ornithopus fabrei* DEMATHIEU *et al.*, 2002 (fig. 14 K-L, Q-S; 15 A, D). A partir de l'espèce-type *gallinaceus*, *Ornithopus* HITCHCOCK, 1848 a été défini ainsi par Lull (1953); "Small, bipedal, tetradactyl, digitigrade to semi-plantigrade. Hallux rotated to the rear so as to be in line with the fourth digit. Digits slender without phalangeal pads distinct claws". L'espèce française *O. fabrei* rassemble des empreintes d'une dizaine de cm de longueur, généralement tridactyles II-IV, plus ou moins prolongées à l'arrière par un talon en forme de V ou de U. Elles sont quelques fois tétradactyles I-IV ou II-V. Les orteils raides à flexueux, plutôt minces présentent parfois des coussinets sous articulaires, terminés par des griffes fines et longues; le I est retourné vers l'arrière, généralement dans le prolongement du IV; l'orteil V l'étant vis-à-vis du III; L'angle II - IV vaut 70° en moyenne et celui du pas est compris entre 150° et 180°. In Demathieu *et al.* (2002), "nous avons déjà souligné la remarquable ressemblance de ces traces avec celles de certains oiseaux actuels (passereaux, corneille...) qui suggère une forme avienne pour leurs auteurs. Nous pouvons aussi les comparer au squelette pédieux d'*Archaeopteryx* dont le hallux long et rétroversé en fait un Théropode adapté à la vie arboricole (Lambert & Ostrom, 1993). Mais *Archaeopteryx* date du Jurassique supérieur et on peut se demander si de tels animaux existaient à l'Hettangien. Bien qu'aucun de leurs squelettes n'ait été trouvé dans ces terrains, les données palichnologiques semblent conforter l'hypothèse de leur présence si on se réfère aux traces de pas ornithoïdes qui ont été observées dans la Nouvelle Angleterre (Lull 1904-1953), en France (ce travail) et en Afrique du Sud (Ellenberger 1972, 1974). Dans cette dernière région, P. Ellenberger y a décrit de nombreuses ichnoespèces "aviennes" dont plusieurs d'entre elles appartiennent à *Masitisauropus* qu'il attribue à des "Coelurosauria Carnaviens". Les données palichnologiques semblent donc nous orienter, de plus en plus, vers l'existence de Reptiles aviformes, déjà variés à l'Hettangien. Ils paraissent d'ailleurs avoir été déjà présents dans cet étage avec *Anatopus palmatus* de LAPPARENT & MONTENAT, 1967 et au Norien si on en juge par

les nombreuses ichnoespèces de *Trisauropodichnus* (Ellenberger 1972). Sans doute, pouvons nous aussi leur attribuer *Ornithopus* sp. et beaucoup de traces cf. *Trisauropodichnus* à grand angle II-IV; l'empreinte tridactyle à talon *Anomoepus* étant plutôt celle d'un Ornithopode encore que Gierlinski (1996) attribue maintenant *A. major* à un Théropode après la découverte de traces de plumes près de cette ichnite de repos. Toutefois, en se basant sur les observations de Gatesy *et al.* (1999), Lockley (communication écrite pour Demathieu *et al.* 2002) considère que toutes les traces leptodactyles ornithoïdes américaines, dont *Ornithopus*, sont des formes extramorphologiques de *Grallator* (cf. supra). A l'Hettangien, la présence de Proto-Aviens *sensu* Ellenberger (1972, 1974) ne seraient donc pas démontrée par les données palichnologiques. C'est, naturellement, possible mais nous considérons le débat toujours "ouvert".

d. Empreintes de Prosauropoda *Otozoum grandcombensis* GAND *et al.*, 2000 (fig. 10 A-C). Cet ichnotaxon est représenté par une piste longue d'une huitaine de mètres. Les deux plastotypes sont conservés, pour l'un au laboratoire de Paléontologie de l'Université de Montpellier II et l'autre est exposé dans le parc des Dinosaures de Mèze. On y remarque une succession de 5 traces de pieds, aussi longues que larges d'une cinquantaine de cm, tétradactyles I-IV, digitigrades à semi-plantigrades et légèrement griffues. La main de la taille du pied n'a marqué que deux fois. L'animal est donc principalement bipède. Sa taille a été estimée à une dizaine de mètres. L'angle du pas de 135° indique un Reptile aux membres assez peu redressés, à démarche assez lourde. Nous l'avons rapporté à un Prosauropode (Gand *et al.* 2000), groupe qui est peu représenté en France où il est seulement connu dans le Keuper (Norien) par quelques restes squelettiques de *Plateosaurus* récoltés dans la Haute-Marne (Violo) et le Jura (Poligny, Lons-le-Saunier, Boisset) (Buffetaut 1995). Ailleurs, de grands Reptiles aux pieds fonctionnellement tétradactyles, quadrupèdes et bipèdes ou les deux à la fois, sont assez abondants à la même période. Tous sont des Prosauropodes qui ont eu une répartition mondiale (Steel 1970, Haubold 1989). Les plus complets et les mieux connus sont des Anchisauridae avec, par exemple, *Thecodontosaurus*, des Plateosauridae avec *Plateosaurus*, ce dernier trouvé en relative abondance dans le Keuper et le Rhétien d'Europe (Allemagne notamment). Il faut y ajouter les grands Melanorosauridae avec *Melanorosaurus* d'Afrique du Sud et *Riojasaurus* d'Argentine. En France les ichnoespèces *Pseudotretasauropus* "*lehmani*", *P.* "*andusiensis*" (fig. 10 D-E), *Paratretasauropus* "*corbensiensis*" (fig. 10 F-G), découvertes près de Corbès par Ellenberger (1972) mais jamais décrites ni retrouvées sur place, peuvent être attribuées à des Prosauropoda. C'est aussi l'avis de Lockley & Meyer (2000).

5. Les auteurs des traces de Dinosauriens quadrupèdes

a. Piste de Thyréophore (fig. 17 J-L). Cette longue piste de près de 13 mètres a été bien décrite mais non nommée par Le Loeuff *et al.* (1999). Elle est constituée de 13 traces de pied tétradactyle aux forts orteils II-IV, pas ou peu griffus, prolongés à l'arrière par un talon arrondi ou triangulaire. L'orteil I n'a marqué le sol que par son extrémité. La main est généralement présente, en avant de l'autopode postérieur, par les extrémités distales arrondies de ses 2 ou 3 doigts II-III ou III-IV. L'angle du pas, de l'ordre de 120°, suggère un quadrupède aux membres peu relevés. Il s'agit vraisemblablement d'un Ornithischia Thyreophora et plus précisément d'un "proto-stégosaurien" en se basant sur

la réduction phalangienne. On signalera aussi ici, une trace isolée qui pourrait avoir été faite par un Thyréophore (fig. 15 N). Celle-ci, observée dans le Bajocien moyen du Causse du Larzac, près de Saint-Sulpice, a tout à fait la morphologie de celles du Jurassique supérieur des Asturies qui sont présentées in García-Ramos *et al.* (2002: 120)

b. Empreintes de Sauropoda. Ce sont des ichnites de pied et de main éléphantoides donc de forme ovoïde. La révision de Lockley *et al.* (1994) a permis de simplifier la nomenclature et de les ranger dans deux ichnogenres *Parabrontopodus* et *Brontopodus* (voir liste synonymique dans cette référence). Le premier est attribué à des Sauropodes primitifs ou à des diplodocoïdes (Le Loeuff *et al.* 2006) et le second à des Brachiosauridés (Farlow 1992) ou à des Titanosauridés (Wilson & Carano 1999). La partie antérieure des empreintes de pieds montre parfois celles des orteils qui sont distalement arrondies ou pointues. Le nombre de ces traces digitales ainsi que leur morphologie sont dus à des différences spécifiques et génériques des ichnopoïètes.

* *Parabrontopodus* du Tithonien de Coisia (fig. 19 F) comprend des pistes à "voie étroite" donc à angle du pas ouvert tendant vers 180°. Les mains, nettement plus petites que les pieds, empiétées ou non, ont la forme d'un ovale ou celle d'un croissant. En se basant sur les proportions de *Diplodocus*, Le Loeuff *et al.* (2006) ont estimé la longueur des ichnopoïètes comprise entre 27 et 32 mètres "pour une hauteur au bassin variant de 338 à 408 centimètres".

* "*Breviparodus*", *Parabrontopodus* ou/et *Brontopodus* du Tithonien du Quercy (fig. 16 J-L). D'après Lockley *et al.* (1994), le premier ichnogenre est un *nomina dubia*. Dans la région de Crayssac, en absence de piste, les deux autres ne sont pas clairement définissables. Néanmoins, le fait important est que ces énormes traces prouvent l'existence de grands Sauropodes dans le Quercy de l'époque, dont les tailles devaient avoisiner celles des Reptiles de Coisia; ceci puisque les empreintes de pas sont sensiblement de mêmes dimensions. L'une des empreintes (fig. 16 J) étudiée par Lange-Badré *et al.* (1996) pourrait-être celle d'un Brontosauire La présence d'ichnites de Sauropodes dans le Jurassique supérieur est connue ailleurs, en Europe. Elles y ont été, en effet, signalées en Espagne (García-Ramos & Valenzuela 1979, García-Ramos *et al.* 2002), en Allemagne (Kaeffer & de Lapparent 1974), en Suisse (Meyer 1993; Meyer & Thuring 2003), en Pologne (Gierlinski & Niedzwiedzki 2002), en Croatie (Mezga *et al.* 2003), sans oublier le Portugal qui contient 16 mégasites sur 46 répertoriés dans le monde entier. On trouvera in Lockley & Meyer (2000) la présentation et le contenu paléontologique de ces différents sites. Avec ceux, notamment, des USA dont le "Purgatoire Valley dinosaur tracksite" du Colorado (Lockley *et al.* 1986; Lockley & Hunt 1995), long de 350 mètres, on voit que les traces de pas des Sauropoda sont particulièrement bien documentées.

* **Traces sauropodoïdes du Jurassique moyen du Causse du Larzac** (fig. 15 N, O-S). Sciau *et al.* (2006) ont présenté le matériel observé sur les bords des rivières qui semble être attribuable à des Sauropodes; le doute étant dû actuellement à l'absence de piste clairement identifiable et donc indiscutable. A la manière de *Brontopodus* et de *Parabrontopodus*, le bord antérieur de ces structures est festonné et pourrait donc être les marques digitales. Des traces de pas de Sauropodes, bien caractérisées, sont connues dans plusieurs niveaux de l'Aalénien-Bathonien du Yorkshire anglais où elles sont

associées à des empreintes tridactyles (Romano *et al.* 1999, Romano & Whyte 2003). D'autres le sont aussi au Portugal où elles forment le mégatracksite de Fatima, "the largest Middle Jurassic site presently known and now a national monument" dicit Lockley & Meyer (2000)

* **Bien que le Lias français** ait été et soit toujours beaucoup prospecté, aucune piste de Sauropode n'a été observée alors que celles des Théropodes sont légions. Deux empreintes provenant de l'Hettangien des Grands-Causses (Demathieu *et al.* 2002: 33) (fig. 14 J) y font penser mais elles ne diffèrent pas assez des ichnites de Prosauropoda pour qu'on en soit certain. Hors de notre territoire, en Europe, des empreintes de Sauropoda ont été décrites en Italie (Leonardi & Lanziger 1992, Avanzini 1995, Leonardi 1996) et en Pologne (Gierlinski 1997, Gierlinski & Savicki 1998). Elles sont aussi connues en grande quantité au Maroc (Ishigaki 1985).

6. *Pteraichnus* (fig. 16 N-Q): **empreintes de Pterosauria**. La carrière de Crayssac est surtout célèbre par la découverte de ces petites traces de quadrupèdes attribuées à des Reptiles volants du Jurassique supérieur: les Ptérosauriens. Mazin *et al.* (1995, 1997) y ont observé des pistes constituées par de belles empreintes de pieds plantigrades tétradactyles finement griffus ainsi que celles des mains; leurs ichnopoïètes étant donc des quadrupèdes à terre, animés d' "un mouvement de piétinement de l'animal , plutôt qu'une progression linéaire et régulière" (Mazin *et al.* 1995). La découverte des *Pteraichnus* français, comparés avec ceux du Jurassique américain (Arizona, USA) trouvées par Stokes (1957), a permis de clore un long débat entre les partisans de l'origine ptérosaurienne ou crocodilienne, explicitée in Mazin *et al.* (1995: 421-423) et Lockley & Hunt (1995: 159-163); la première interprétation faisant maintenant l'unanimité.

7. *Herpetichnus*, *Chelonichnium* et *Saltosauropus* (fig. 2 et 19): **ichnites de Chelonia**. Ces trois ichnogenres nomment des pistes larges aux traces hétéromorphes de pied et de main subplantigrades souvent indistinctes l'une de l'autre. Les doigts sont effilés fréquemment prolongés par des éraflures plus ou moins longues. Ces ichnites ont été rencontrées dans le Trias des Vosges et dans le Jurassique supérieur de Crayssac et de Cerin (cf. supra). En ce dernier endroit, *Chelonichnium* a été attribué à des tortues atteignant près d'1 m de longueur (Bernier *et al.* 1982) et *Saltosauropus* à des Dinosaures bipèdes sauteurs (Bernier *et al.* 1984). Mais cette interprétation n'a pas été acceptée par la communauté scientifique en raison des caractères chélichnoïdes des ichnites (Lockley & Meyer 2000). De grandes traces de nage formant des pistes larges de près de 2 m ont été aussi trouvées dans le Kimmérigien de Cerin. Gaillard *et al.* (2003) les ont attribuées à des tortues géantes et marines qui n'étaient référencées que dans le Crétacé avant cette découverte.

8. *Rhynchosauroides* (fig. 3-4): **ichnites de Lepidosauria**. Cet ichnogenre a été observé dans la Formation des Grès inférieurs triasiques de toute la bordure orientale et méridionale du Massif Central, de Sainte-Sabine au Lodévois (nord de Montpellier). Il y est représenté par des pistes à traces d'autopodes lacertoïdes. Les empreintes de pied et de main sont penta à tridactyles avec des doigts typiquement échelonnés du I au IV. La position de la main vis-à-vis du pied est variable et dépend de l'allure de l'animal. Les caractères de la piste et notamment la valeur de l'angle du pas, en général proche de 90°, permettent de dresser la silhouette de reptiles aux membres fléchis, comme les

lacertiliens actuels, capables de se mouvoir très rapidement. Dans l'ensemble, ces ichnites, suggèrent que la faune comprenait plusieurs espèces de taille variée pouvant dépasser le mètre. La reconstitution ostéologique des autopodes à partir de leurs empreintes ne permet pas de les attribuer à un groupe précis. En se référant à la documentation ostéologique triasique, ils ont pu être des Eosuchia, Rhynchocephalia ou bien encore des Squamata lacertilia.

9. *Procolophichnium* et *Circapalmichnus* (fig. 6): ichnites de petits Cotylosauria. Dans la carrière de Grès du Trias moyen de Chasselas, en Mâconnais, Demathieu (1977) a récolté *Procolophichnium* sp. qui représente une piste incomplète d'un petit quadrupède homopode à autopodes pentadactyles et griffus. S'y ajoute aussi la trace de la queue. L'auteur de ces ichnites centimétriques qui devait atteindre la taille d'une salamandre terrestre a été attribué "très vraisemblablement à un petit Capthorinomorphe Procolophonidae". La même année, Gand (1977a) décrivait des empreintes similaires provenant de la carrière de Culles-les-Roches (Châlonnais), de même âge, qu'il nomma *Circapalmichnus nectouxii*. Son interprétation paléontologique le conduisit à la même attribution.

10. Les auteurs des traces stégocéphaloïdes du Trias: des amphibiens probables. Les empreintes rangées dans cet ichnogroupe correspondent à des pieds pentadactyles et à des mains tétradactyles, les deux ayant des doigts sans griffes, larges et bien écartés. Celles du Trias moyen proviennent du Mont-d'Or-Lyonnais (fig. 7 F-H). Après avoir discuté plusieurs attributions paléozoologiques, Demathieu (1970) a suggéré que celle relative aux "Amphibiens avaient la probabilité la plus grande". *Capitosauroides* sp. nomme d'autres traces qui ont été trouvées dans l'Anisien du Var (Demathieu & Durand 1991) (fig. 13 K, L). Elles pourraient avoir été faites par des amphibiens Stéréospondyles communs à cette époque.

11. Traces théromorphoïdes d'attribution incertaine. Ces ichnites d'autopodes arrondies et massives sont prolongées par des doigts subparallèles, griffus et plus ou moins courts. Deux d'entre elles, longues d'une dizaine de cm, sont bourguignonnes (fig. 7 C, D). Celle trouvée à Chasselas, dans le Mâconnais, pourrait-être due à des Thérapsidés (Demathieu 1970), voire à des Prosauropoda ou à des Saurischia pour les deux. Mais le matériel est trop fragmentaire pour conclure. Les autres morphotypes ont été observés dans une galerie de mine de Largentière. Le "type 1" correspond à une piste de quadrupède dont les traces d'autopodes sont isométriques pour les mains et plus larges que longs pour les pieds (fig. 7 A, B). La faible valeur de l'angle du pas, voisin de 90°, infère que les membres de leur auteur étaient de type transversal. L'animal devait donc être massif, lourd et se mouvoir avec difficulté. L'attribution de ces ichnites à des "Dicynodontes de la famille des Kannemeyeriidés" a paru "raisonnable" aux inventeurs Courel & Demathieu (1976). "Le type 2" est réduit à une petite trace d'une huitaine de cm, aux longs doigts fins et parallèles (fig. 7 E). Pour les mêmes auteurs, elle pourrait avoir été faite par un Cotylosaurien voire un Thérapsidé.

12. Empreintes de microvertébrés ? *Paraophidichnium triassicum* DEMATHIEU, 1977 nomme une "trace serpentiforme à section transversale rectangulaire horizontale, avec ou sans cannelures longitudinales" provenant de Chasselas. Son inventeur pense qu'elle fut "laissée par un vertébré fonctionnellement apode". D'autres empreintes centimétriques *Minutipes gracilis*, *Longipes planus*, *Furcapes nanus*

(Demathieu 1970, 1971) ont été rapprochées de petits Suchia pour la première ichnoespèce, de Crurotarsi ou d'Archosauria pour la seconde et de Lepidosauria / Archosauria pour la troisième. Ces divers Reptiles ne devaient guère dépasser la vingtaine de cm de longueur.

IV. REPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES TRACES DE PAS

(fig. 23-24)

A. Conséquences paléontologiques et comparaison avec les données ostéologiques

1. Le Trias inférieur et moyen (Olénékien-Ladinien)

a. Dans le nord-est de la France, les plus vieilles traces triasiques ont été trouvées dans des Formations datées **de l'Olénékien supérieur à l'Anisien** (cf. supra). L'association *C. barthii*, *Chelonichnium vogesiacum* et *Herpetichnus* des Couches Intermédiaires suggèrent, successivement, la présence de Crurotarsi carnivores (Rauisuchidés), de Chéloniens et de possibles Thérapsidés évoluant dans un paysage lacustre exondable à "végétation palustre d'Equisétales" (Perriaux 1961). Ensuite, pendant le dépôt des Grès à Voltzia (Grès à Meules + Grès Argileux; fig. 2) datés de l'Anisien, des Lépidosauriens sont attestés par *Rhynchosauroides* sp. ainsi que des Rauisuchidés par *C. barthii* et *Isochirotherium* cf. *herculis*; reptiles vivant dans un environnement continental soumis aux incursions marines (Perriaux 1961). Celui-ci, de nature deltaïque, est parcouru par des chenaux divagant dans une "plaine d'épandage" "parsemée d'une multitude de bras morts, d'étangs et de lagunes" colonisés par des Equisétales, Fougères, Gymnospermes (*Voltzia*), de nombreux Invertébrés, des Amphibiens et des Reptiles. Tous ces milieux des Grès à Meules sont ensuite progressivement recouverts par les "plages marines de la mer du Muschelkalk" à faune marine diversifiée formant les Grès Argileux (Gall 1971). Les Amphibiens trouvés dans les Grès à Meules sont des crânes de grands Capitosauridae du genre *Stenotosaurus* (Heyler 1969a, b, 1976; Steyer *et al.* 1997) et *Odontosaurus voltzii* (Gall 1971). Contrairement aux Reptiles, leurs traces n'ont pas été trouvées, mais les restes squelettiques de ces derniers sont très rares puisque seulement représentés par "une cinquantaine de vertèbres...Une vingtaine de côtes ..." provenant de la collection Grauvogel (Gall 1971). Il faut ajouter aussi des Plagiosauridae trouvés dans le Trias supérieur de la région de Lunéville (Steyer *et al.* 1997). Plus précisément, ils proviennent des Groupes du Muschelkalk supérieur et de la Lettenkhole, datés du Ladinien supérieur (Courel *et al.* 1984a, Marc Durand, communication orale).

b. Sur la bordure orientale du Massif Central. Dans la Formation des Grès inférieurs de la Bourgogne, du Mont-d'Or-Lyonnais et de l'Ardèche, datés Anisien supérieur (ou Anisien) - Ladinien inférieur, l'ichnofaune est fournie et très variée. Elle suggère la persistance d'Archosauriformes avec l'ichnite *Synaptichnium*, la présence de différents taxa de Crurotarsi tels les Rauisuchidés ayant laissé les traces de pas *Chirotherium barthii*, *Isochirotherium circademathieui*, *I. felenci*, *B. tintanti* auxquelles on peut ajouter des Suchia responsables de *Dahuterium agilis*, *Isochirotherium delicatum*, *Brachychirotherium gallicum*, *B. lorteti*, des Suchia ou "précurseurs" de Saurischiens avec *B. circapavum* et *B. pachydactylum*, des

Rauisuchidés ou des Prosauropodes avec *I. coureli*. Des Crurotarsi Ornithosuchidae sont possibles aussi avec l'ichnogenre *Sphingopus ferox*, des Dinosauriformes avec *Coelurosaurichnus perriauxi* et des Dinosauromorpha avec *Rotodactylus rati*, *R. lucasi*, *R. velox*; sans oublier, les Lepidosauria avec *Rhynchosauroides petri*, *R. triangulus*, *R. sphaerodactylus*, *R. majus*, *R. maximus*, les Microvertébrés avec des Cotylosauria (*Procolophonichnium*, *Circapalmichnus*) et des taxons indéterminés avec les ichnites *Paraophidichnium*, *Minutipes*, *Longipes* et *Furcapes*. Il y a dans ces milieux de vie, interprétés comme des grandes plages cotières, à caractère lagunaire (Courel 1970), une faune fort diversifiée dans laquelle se cotoient des clades en voie d'extinction comme les Therapsida, les Amphibia, les Rauisuchia et d'autres, en pleine expansion tels les Dinosauriformes bipèdes et des Suchia quadrupèdes. Hormis la mention du moulage gréseux d'un os récolté dans le Mont-d'Or-Lyonnais (Demathieu 1974), aucun autre reste squelettique de cette période n'a été signalé jusqu'ici en France. C'est dire la grande importance paléontologique de cette palichnofaune. Ailleurs, c'est dans la Formation de los Chañares d'Argentine, datée du Ladinien, qu'ont été trouvés des "Thécodontes" (Bonaparte 1993), groupe artificiel pour Sereno (1991) qui contient actuellement les Crurotarsi SERENO & ARCUCCI, 1990 ainsi que les Dinosauromorpha BENTON, 1985. Ce dernier phylum comprend *Lagerpeton* ROMER, 1971 ainsi que des Dinosauriformes NOVAS, 1992 (Novas 1996) dans lesquels, ce dernier auteur, distingue *Marasuchus*, Sereno & Arcucci, 1994 (= *Lagosuchus talempayensis*), *Pseudolagosuchus* et les Dinosauria. Les Dinosaures primitifs sont représentés par *Staurikosaurus* COLBERT, 1970 de la Formation de Santa-Maria du Brésil datée du Carnien basal ou du Ladinien supérieur-Carnien inférieur.

c. Sur les bordures méridionale et septentrionale du Massif Central, en Provence et dans les Alpes méridionales. Dans les régions de Lodève et de Saint-Affrique, en raison de recherches moins actives que dans le Mont-d'Or-Lyonnais et en Bourgogne, l'ichnofaune est moins variée actuellement. Néanmoins, pour le Lodévois, on notera la fréquence de Crurotarsi, Dinosauromorpha, Lepidosauria et la présence possible de Cynodontes dans l'Anisien; ces derniers étant révélés par une empreinte de pied incomplète, "poilue" selon Ellenberger (1976). Avec *Coelurosaurichnus perriauxi*, trouvé dans le Ladinien supérieur par Lopez Michel, les Dinosauriformes sont aussi attestés. Exceptés les Dinosauromorpha et Dinosauriformes, les autres groupes précités ont été représentés pendant l'Anisien, en Provence et dans les Alpes, avec en plus, dans cette dernière région, des empreintes *Capitosauroides* attribuées à des Amphibiens. Comme dans les régions précédentes, aucun reste de squelette n'a été mentionné.

2. Le Trias supérieur (Carnien-Rhétien). Il est surtout riche en empreintes de pieds tridactyles II-IV. Ce sont les *Grallator* du Norien du Gard et les *Grallator/Eubrontes* de la Formation des Grès d'Olemps si on retient son âge triasique terminal. Toutes ont été laissées par des Dinosaures carnivores, des Cératosauriens, connus aussi par des restes osseux fragmentaires (une dent, plusieurs dizaines de vertèbres, une partie du bassin) de *Halticosaurus liliensternus* (= *Liliensternus airelensis*) provenant du Rhétien ou de l'Hettangien basal d'Airel en Normandie. Ailleurs, en Allemagne, dans le Keuper moyen d'âge norien, des Théropodes plus anciens sont aussi identifiés par des squelettes presque complets de *Procompsognathus triassicus* et d'*Halticosaurus liliensterni* (= *Liliensternus liliensterni*) atteignant entre 4 à 6 m de longueur (Piveteau 1955, Steel 1970). L'existence de *Grallator* sp. dans le

Carnien d'Ardèche suggère la présence de dinosauria bipèdes et *Coelurosaurichnus grancieri*, celle vraisemblable de petits Cératosauriens à démarche souvent quadrupède, vivant ensemble. Ces attributions sont consolidées par les squelettes de Dinosauria *Herrerasaurus* et *Eoraptor* de la Formation d'Ischigualasto d'Argentine d'âge carnien moyen (Reig 1963, Carroll 1988, Sereno *et al.* 1993, Bonaparte 1993, Cuny 1993). Toutes les traces dinosauroïdes du Norien français sont associées dans l'Ardèche et le Gard à celles de grands Prosauropodes nommées *Pseudotretasauropus "lehmani"*, *P. "andusiensis"*, *Paratretasauropus "corbensiensis"* à Corbès (Ellenberger 1972) et *Otozoum grandcombensis* à la Grand-Combe (Gand *et al.* 2000). Des restes squelettiques de ces grands herbivores sont représentés par quelques dents de *Thecodontosaurus* et autres ossements de *Plateosaurus*; ce dernier genre étant connu dans le Keuper (Norien) de diverses contrées: Jura (Boisset, Poligny, Lons-le-Saunier), le Gard, la Haute-Marne et, dans le Rhétien de ce département à Provençères, dans celui de Meurthe-et-Moselle où, près de Nancy, des restes de Prosauropodes ont été trouvés avec des dents de Mammifères et quelques os de Théropodes (de Lapparent 1967, Buffetaut 1995).

En résumé, en France, à l'échelle du Trias, l'interprétation des données paléontologiques suggère l'existence de Chéloniens, de Lépidosauriens et de Crurotarsi dès l'Olénékien. Ces derniers vont beaucoup se diversifier au Trias moyen, cotoyant Dinosauromorpha, Dinosauriformes ainsi que des microvertébrés (Cotylosauria = Parareptiles) et de rares Amphibia. Hormis quelques squelettes de ces derniers (Plagiosauridae et Capitosauridae), les autres taxa ne sont connus que par leur traces de pas. Une coupure paléontologique semble exister à la fin du Ladinien puisque ces groupes disparaissent ichnologiquement. Ils sont relayés par l'arrivée de petits Dinosauria bipèdes dans le Carnien dont la taille va croître rapidement au cours du Norien, laissant à la fin du Trias supérieur ou dans l'Hettangien basal des traces de pied longues d'une cinquantaine de cm. Dans le Trias supérieur ces Théropodes voisinent de grands Prosauropodes d'une dizaine de mètres. Ce tableau n'est pas contredit mais nuancé et précisé par les données ostéologiques mondiales. Selon Cuny (1993, 2000), Heckert & Lucas (2002), elles permettent de faire remonter au Carnien moyen les grandes lignées de Dinosaures: "Théropodes (Carnivores) avec *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* au Brésil et *Walkeria* en Inde, les Prosauropodes (Sauropodomorphes, végétariens) avec *Azhdosaurus* au Maroc, et les Ornithischiens... avec *Pinasaurus* en Amérique du Sud et *Technosaurus* en Amérique du Nord". Mais ces Reptiles ne constituaient que "1 à 6%" de la faune. Au Carnien, les Mammifères apparaissent et les Thérapsidés sont encore représentés par de petits Cynodontes insectivores, des Dicynodontes et des Traversodontes herbivores. Les Rhynchosaures, Trilophosaures et les Crurotarsi Aetosauria et Raurischia font encore partie du paysage, ces derniers carnivores dominants des écosystèmes dans lesquels évoluent aussi des Sphénodontes, Procolophonidés, Phytosaures et Amphibia (Métaposauridés). A la fin du Norien, beaucoup de ces groupes auront disparu, laissant leur niche écologique libre aux Dinosauria qui constituent 25 à 60% des animaux. Parallèlement à ce groupe, Mammifères, Pterosauria et Crocodylotarsi se diversifient. Les Suchia terrestres s'adaptent progressivement au milieu aquatique et formeront la lignée des Crocodiliens. Par contre les Parasuchia (Phytosauria) et les grands Amphibiens ne survivront pas au Norien, pour les premiers, et au Rhétien pour les seconds.

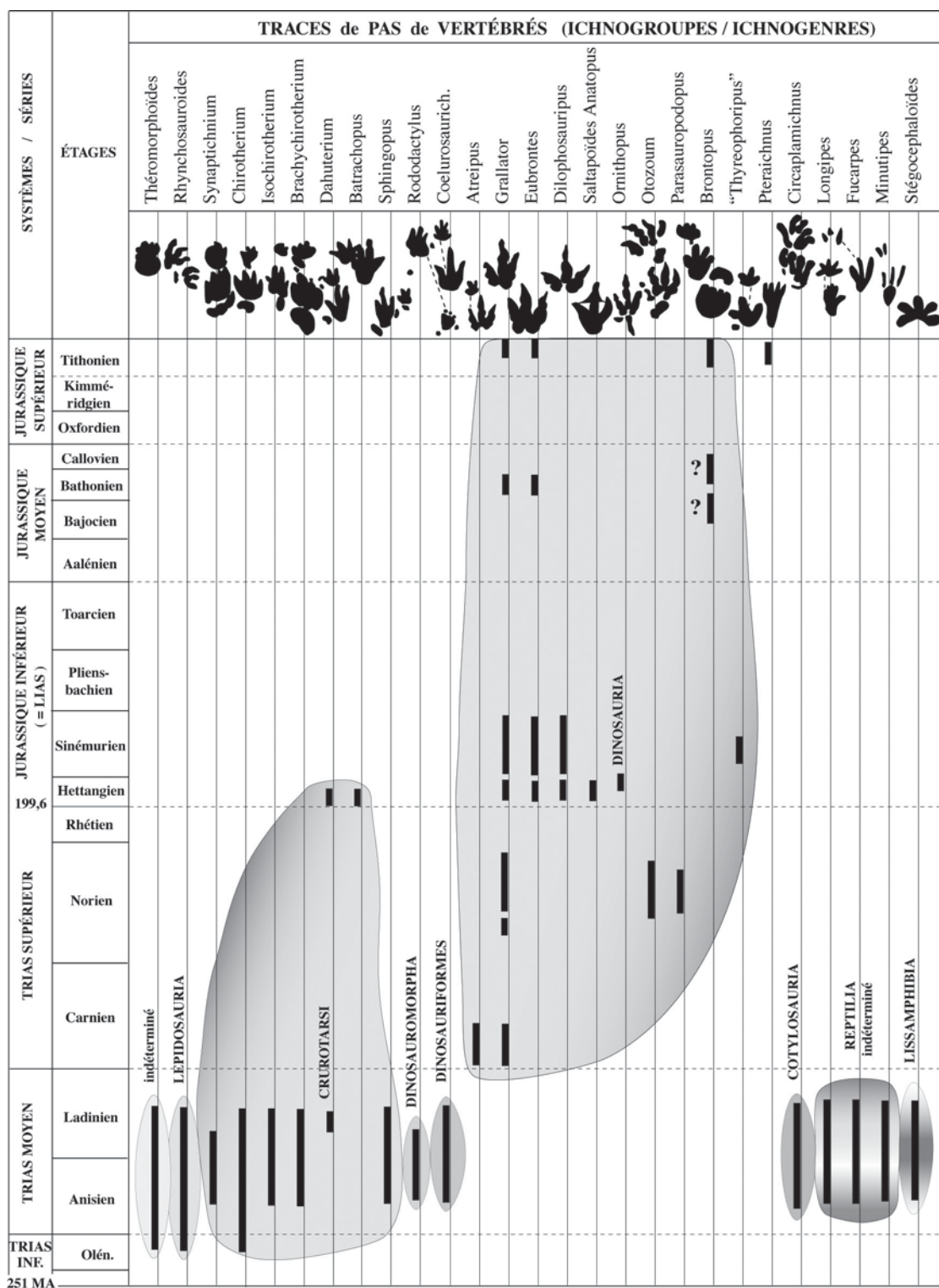
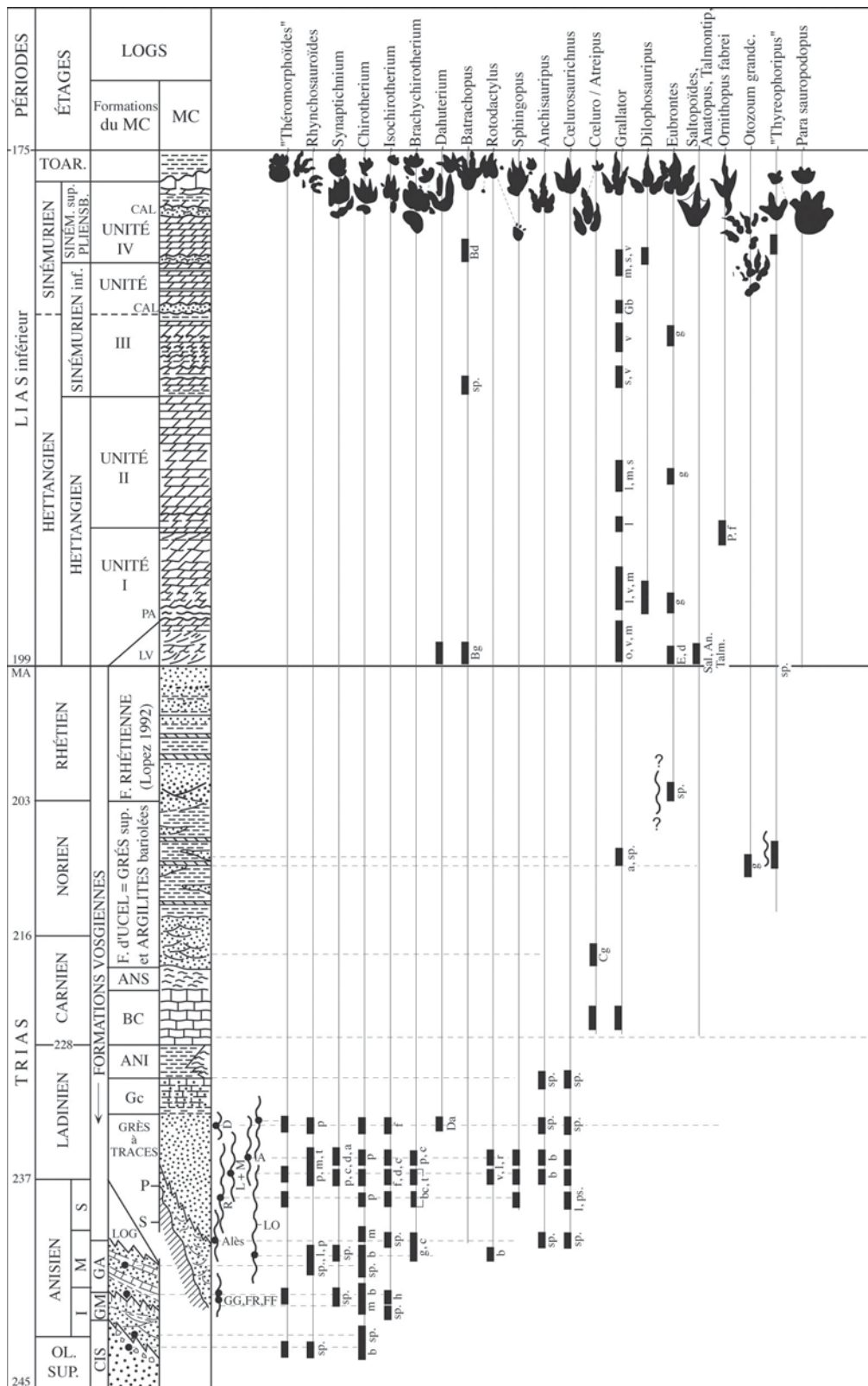


Figure 23. — Répartition stratigraphique des traces de pas de vertébrés au sein du Mésozoïque français. Une seule trace *Grallator* pourrait avoir été observée dans le Crétacé supérieur.

3. Le Jurassique inférieur (Hettangien-Toarcien). Comme nous l'avons vu, les ichnites *Grallator* et *Eubrontes* abondent en France, notamment en Vendée, dans le golfe des Causses où, dès la base de l'Hettangien, des traces de pied *E. giganteus* peuvent atteindre 50 cm de longueur ! (Demathieu *et al.* 2002). Jusqu'à maintenant, de l'Hettangien au Lotharingien, nous n'avons surtout observé que des empreintes de bipèdes attribuables à des Théropodes Cératosauriens; quelques unes d'entre elles (*Dilophosauropus*) pouvant être dues aussi à des Ornithopodes et *Ornithopus fabrei* à des Théropodes aviformes. Quelques pistes *Batrachopus* révèlent des Suchia et, heureuse exception, une longue piste de Thyréophore est connue à la ferme de la Gironnette, dans le Périgord Vert. Du côté des ossements, en France, il y a eu peu de découvertes: une dent de *Megalosaurus* dans l'Hettangien du Cotentin (Buffetaut 1995) et quelques restes de *Gressylosaurus terquemi* dans celui d'Hettange (de Lapparent 1967); ensemble attribuable à des Dinosauria Théropodes. C'est évidemment peu, mais dans l'ensemble, les restes d'animaux terrestres du Jurassique inférieur sont assez rares (Carroll 1988, Czerkas & Czerkas 1990 p. 73, de Lapparent 1967, Haubold 1989, Huene 1926, 1932, Lambert & Ostrom 1993, Lucas 1993, Olsen & Galton 1984, Piveteau 1955, Romer 1976). Ce sont des Théropodes représentés par des Ceratosauria: agiles Coelophysidae aux os creux mais aussi Ceratosauridae, lourds et puissants. Cet ensemble comprend *Segisaurus* d'Arizona, *Syntarsus*, *Dilophosaurus* et *Coelophysis logicollis*, tous les trois d'Arizona et d'Afrique du Sud; *Sarcosaurus* étant du Leicestershire (Angleterre). Il y a aussi d'agiles et petits Ornithischiens représentés par des Fabrosauridés avec *Fabrosaurus australis*, *Lesothosaurus diagnosticus* d'Afrique du Sud, *Tawasaurus* de Chine et des Hétérodontosauridés : *Heterodontosaurus tucki*; *Geranosaurus atavus*, *Lycorhinus angustidens*, *Abrictosaurus consors* et *Lanasaurus scalpridens* également d'Afrique du Sud. Il y a aussi des Stegosauria, Prosauropodes (*Massospondylus*), Sauropoda. On peut s'étonner de la quasi lacune d'ossements de Dinosauria dans le Lias français alors que leurs traces de pas sont si fréquentes, du moins jusqu'au Lotharingien. Mais la raison de leur rareté est liée aux caractères des milieux de vie de ces animaux: plages, lagunes peu profondes, régulièrement exondées dans lesquelles le taux de sédimentation n'était pas suffisant pour enfouir rapidement les cadavres. Dans la zone des Grands-Causses, la subsidence s'accélère à partir du Pliensbachien.



Figure 24. — Répartition stratigraphique des traces de pas de vertébrés au sein du Trias et du Lias inférieur; Étages: TOARC. = Toarcien, OL. Sup. = Olénékien supérieur; SINÉM. = SINÉMURIEN; Formations vosgiennes: CIS = Couches intermédiaires supérieures, GM = Grès à meules, GA = Grès argileux; Formations du MC = Massif Central, CAL = calcarénites, ANS = argilites noires supérieures, BC = Barre carbonatée, ANI = argilites noires inférieures, Gc = Grès carbonatés, P = poudingue, S = socle; Répartition des traces: D = Daüs, L = Lyonnais, M = Mâconnais, A = Autunois., R = le Roubreau, LO = Lodévois, GG = Grès de Gonfaron, FR = Formation de Rimplas, FF = Formation de Fromagines; *Rhynchosauroides* avec p = *petri*, m = *majus*, t = *triangulus*, l = *lutevensis*; *Synaptichnium* avec p = *priscum*, c = *cameronensis*, d = *diabloense*, a = *argantobrivense*, *Chirotherium* avec b = *barthii*, m = *mediterraneum*; *Isochirotherium* avec h = *herculis*, d = *delicatum*, c = *courel*, *comblei*, *circadematheui*, f = *felenci*; *Brachychirotherium* avec g = *gallicum*, c = *circaparvum*, t = *tintanti*, p = *pachydactylum*; *Dahutherium*; *Batrachopus* avec d = *deweyi* et g = *gilberti*; *Rotodactylus* avec b = *bessieri*, v = *velox*, l = *lucasi*, r = *rati*; *Sphingopus ferox*; *Anchisauripus* avec b = *bibractensis*, *Coelurosaurichnus* avec p = *perriauxi*, l = *largentierensis*; *Coelurosaurichnus* / *Atreipus* avec g = *grancieri*, *Grallator* avec a = *andeolensis*, m = *maximus*, o = *olonensis*, v = *variabilis*, l = *lescurei*; *Dilophosauripus williamsi*, *Eubrontes* avec d = *veillonensis*, g = *giganteus*; *Otozoum grandcombensis*; *Batrachopus* avec g = *gilberti*, d = *deweyi*; Sal. = *Saltapoides*, An. = *Anatopus*, Talm. = *Talmontipus*.



Comme les Reptiles vivaient toujours dans cette région, on peut donc s'attendre à trouver, un jour ou l'autre, leurs restes dans le Lias supérieur. Mais pour le moment, de manière générale, ce sont surtout des Suchia, Plésiosaures et Ichthyosaures qui y ont été récoltés en France.

4. Le Jurassique moyen (Bajocien-Callovien). Nous avons vu que des Dinosaures Théropodes et peut-être aussi des Ornithopodes avaient laissé leurs traces dans les Causses durant le Bathonien. Celles de Sauropodes restent encore problématiques en raison de l'absence de pistes bien caractérisées (Sciau *et al.* 2006). Contrairement au Lias, la documentation osseuse du Jurassique moyen est assez fournie et variée (Buffetaut 1995). Ainsi la Formation à Grande Oolithe du Bathonien de Caen a fourni des Crocodiles mais aussi une dent de *Megalosaurus* et une grande partie d'un squelette de "*Poekilopleuron*", grand carnivore bipède, long de 9 m, sans doute proche de *Megalosaurus*. Ce dernier genre a été aussi mentionné dans l'Indre ainsi qu'une dent de Sauropode "*Pelosaurus*". Le Callovien est plus riche avec, dans le Calvados, la présence du Stégosaure *Lexovisaurus* et celle du Théropode *Piveteausaurus* (*Megalosaurus*); ce dernier genre étant identifié également en Franche-Comté.

5. Le Jurassique supérieur (Oxfordien-Tithonien). De grands Chéloniens ont laissé leurs traces de pas et de nage dans un lagon du Kimméridgien de Cerin. Il en est de même dans le Tithonien du Quercy près de Crayssac qui contient aussi les empreintes de Théropodes, de Sauropodes et de Pterosauria. A Coisia, dans le Jura, de nombreuses pistes de Sauropodes primitifs forment un bel ensemble qui doit être mis en valeur et protégé. En plus des ichnites des environs de Crayssac, Mazin *et al.* (1997) signalent des restes de Crocodiliens et des dents de Pterodactyloidea. Ailleurs, en France, plusieurs ossements de Dinosauria ont été découverts. Buffetaut (1995) en a dressé l'inventaire précis. En simplifiant, disons que dans le Jurassique supérieur (Oxfordien-Tithonien), dans une dizaine de sites ont été découverts, généralement de manière fragmentaire, des Théropoda (*Megalosaurus* et *Compsognathus*), des Sauropoda (Brachiosauridea; *Brachiosaurus*; *Neosodon* ou *Camarasaurus*), des Ornithischia: Stegosauria (*Dacentrurus*), Ankylosauria, Ornithopoda (Iguanodontidae); auxquels s'ajoutent des Chéloniens et des Crocodiliens. La majorité des groupes de Dinosauria mondiaux est présente en France. Buffetaut (1995) explique la localisation de ces squelettes, dans les couches marines, par la dérive de leurs cadavres.

6. Le Crétacé. Pas de traces de pas clairement caractérisés, donc indiscutables, pour l'instant !! Et pourtant, les restes squelettiques sont fournis, du Valanginien au Maastrichtien. De la même manière que précédemment, on se reportera à de Lapparent (1947), Paris & Taquet (1973), Broin *et al.* (1980), Villate *et al.* 1986, Le Loeuff (1991-2001), Accarie *et al.* (1995), Buffetaut (1995), Le Loeuff & Buffetaut (1995, 1998), Le Loeuff *et al.* (1996), Allain & Taquet (2000), Bousquet & Vianey-Liaud (2001) pour lire toutes les informations utiles. Il a été ainsi reconnu durant cette période: des Theropoda: Abelisauridae *Tarascosaurus*, Dromaeosauridae avec la griffe II en forme de faucille, Sauropoda (Titanosauridae avec *Hypselosaurus*, *Ampelosaurus*), des Ornithischia: Stegosauria (*Stegosaurus*), Ankylosauria Nodosauridae (*Struthiosaurus*), Ornithopoda (*Rhabdodon*, Hadrosaures), Pterosauria, Crocodilia, Chelonia. Parmi ces nombreux sites, mentionnons plus particulièrement la remarquable faune dinosaurienne du Maastrichtien des environs d'Ezpérasa (Aude) à grands Sauropodes Titanosauridae,

Ornithischia, Theropoda qui s'enrichit progressivement au cours des chantiers de fouilles annuels.

B. Les environnements et les milieux de vie des ichnopoïètes (fig. 25-31)



Figure 25.— Assemblage AF1 à traces de pas, Trias moyen, carrière de la Pissière, Autunois (Gand 1978b); L = longueur, l = largeur, e = épaisseur; tous les assemblages AF1 à EF3 représentent les moulages gréseux des ichnites (épireliefs concaves) qui ont été laissées sur des argilites/siltites qui ont été souvent dégradées par l'érosion; hachures = lacunes; le cercle entourant certaines traces indique le bourrelet de refoulement.

1. Les caractères physiques et biologiques des milieux fréquentés. Les squelettes sont évidemment indispensables pour déterminer les vertébrés fossiles mais ils donnent peu d'informations sur leurs milieux de vie surtout lorsque leur cadavre s'est fossilisé après un plus ou moins long transport. A contrario, leurs traces de pas faites *in situ* sont de bons indicateurs paléoenvironnementaux lorsqu'elles sont analysées avec d'autres figures, d'origine biologique, mécanique ou physico-chimique. Dans beaucoup de cas, ces empreintes ont été observées sur de grandes surfaces, allant jusqu'à plusieurs hectares pour des gisements importants comme ceux du Maroc (Ishigaki 1988), d'Afrique du Sud (Ellenberger 1972, 1974), d'Espagne (Pérez-Lorente 2003 et Mélendez & Soria-Llop 1999), de Pologne (Gierlinski 1999), d'Istrie (Dalla Vecchia *et al.* 2001), de Suisse (Meyer 1993), des USA (Lockley & Hunt 1995); liste non exhaustive qui montre que les aires à empreintes ne sont pas trop rares. En France, elles sont plus modestes en raison des conditions d'affleurement liées au développement plus ou moins important du couvert végétal. Les premières ont été observées dans la Formation des Grès inférieurs du Trias moyen en exploitant certains niveaux fossilifères (Demathieu 1970, Gand 1971-1979) ou en suivant des travaux d'extraction moderne (Autunois, Mâconnais). Il en est résulté aussi la constitution d'assemblages qui représentent les moulages naturels (hyporeliefs convexes = contre-empreintes) qui sont schématisés sur les figures 25-29 pour l'Autunois et l'observation de grandes surfaces mis à jour au toit de galeries de la mine de Largentière en Ardèche (fig. 30 A). Pour la série Hettango-Sinémurienne des Grands-Causses et de Vendée, les aires à épireliefs concaves (empreintes) ont été généralement beaucoup mieux conservées et sont visibles dans quelques carrières mais le plus souvent, à la faveur d'affleurements naturels, sur les plateaux, bords de rivière, plages etc... D'une manière générale, les traces de pas sont localisées au sommet de séquences mineures, presque toujours associées à des fentes de dessiccation. Les milieux parcourus étaient donc peu profonds et souvent émergés.

a. Les grandes étendues lagunaires du Trias moyen (fig. 37 A). Dans les niveaux fossilifères du Trias moyen, rencontrés sur la bordure orientale du Massif Central du nord de la Bourgogne jusqu'en Ardèche, sur près de 300 km de longueur, les chercheurs (cf. *supra*) ont aussi observé dans ces aires à empreintes, en épirelief ou/et en hyporeliefs, diverses figures sédimentaires (Courel *et al.* 1979, Demathieu & Gand 1981b) qui confirment la faible profondeur du milieu. Les pseudomorphoses de halite attestent de son caractère lagunaire périodique. Au terme d'une longue et minutieuse étude sédimentologique, Courel (1970) l'a d'abord imaginé comme "de grandes plages marines ou submarines" puis Courel, Durand & Lienhardt (1984) l'ont qualifié "de grandes étendues plates parsemées de grandes flaques lagunaires". C'est un milieu de transition entre les domaines continental et marin qui était colonisé par des Reptiles dont on a vu, précédemment, la grande variété faite de divers taxons de Crurotarsi cotoyant Dinosauromorpha et Dinosauriformes, sans oublier les microvertébrés qui y vivaient de manière permanente.



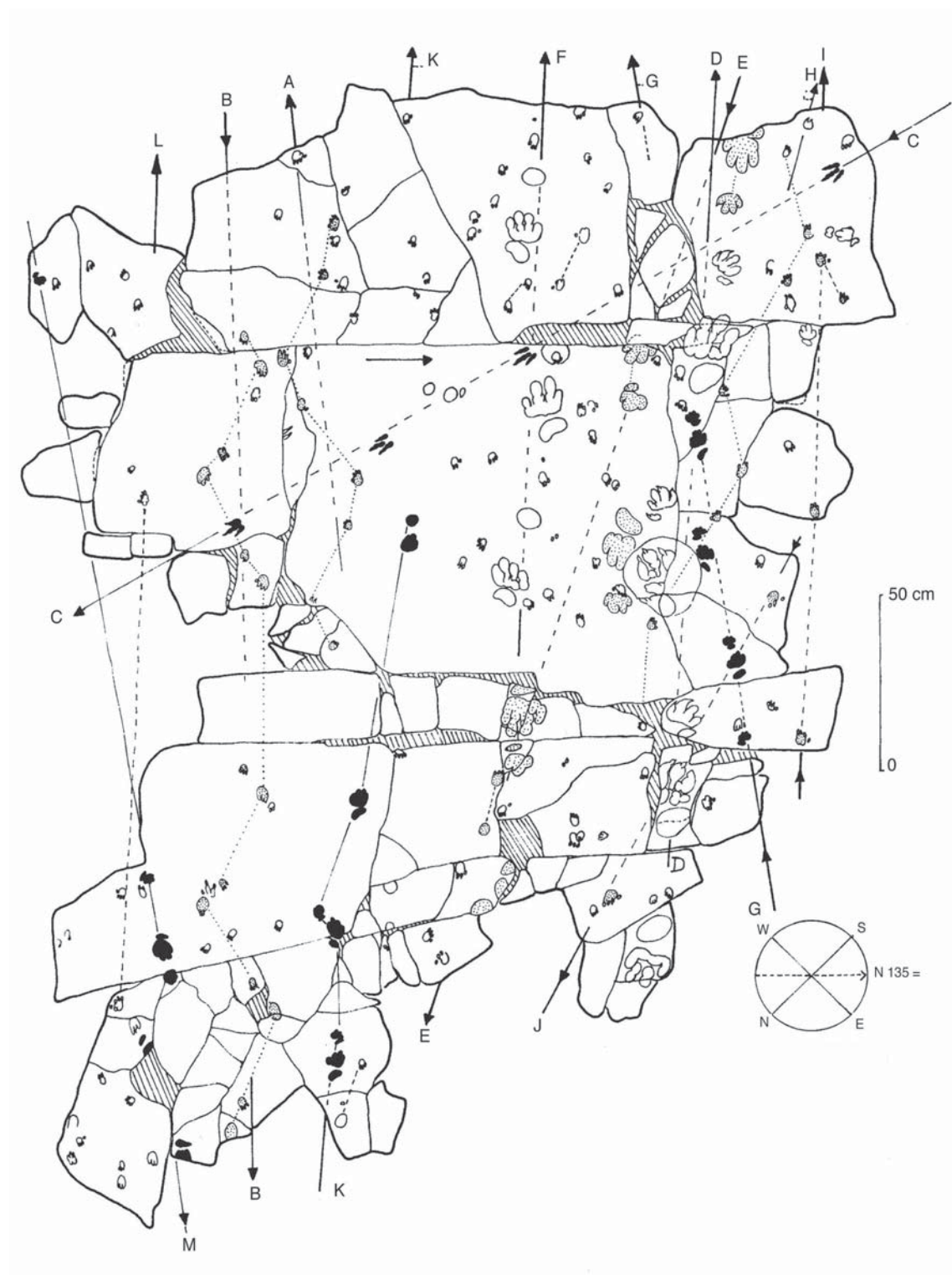
Figure 26. — Assemblage BF2, Trias moyen, carrière de la Pissière, Autunois; H, G, Z = pistes *Sphingopus ferox*, A, B, M: pistes *Anchisauripus bibractensis*; D, E, O, X, Y1, Y2, Y3 = pistes *Coelurosaurichnus perriauxi*; F, P, Q, R, S, T, U, W = pistes *Brachychirotherium pachydactylum* (Gand 1971, 1979d).

Celui-ci apparaît monotone et minéral mais les traces de racines trouvées *in situ* dans diverses carrières, celles de moulages de débris végétaux, localement nombreux, tels les *Voltzia* du Mâconnais, du Châlonnais et de l'Autunois (Grauvogel-Stamm 1977, Demathieu & Gand 1986) et les *Equisetum* (Gand 1989) du Plateau d'Antully, prouvent que des Coniférales et des d'Equisétinées y étaient installés. L'ensemble appartenait à un paléoenvironnement sous influence marine, parsemé de zones de végétation à Conifères sur les zones surélevées et à Equisétinées dans certaines de ses parties les plus basses; toutes, lieux possibles de ponte et de refuge des microvertébrés comme les Lépidosauriens, Procolophonoïdés, petits Crurotarsi dont on retrouve les traces de pas centimétriques à plusieurs kilomètres de la limite probable du rivage de la "mer du Muschelkalk". Les ichnofaciès à terriers *Planolites*, *Skolitos* et à traces de fouissage et de repos *Isopodichnus* (Demathieu 1985, Demathieu & Gand 1981a, b, Gand 1977a), observés aussi dans ces aires à empreintes de pas, permettent de compléter ce paysage avec des étendues d'eau temporaires habitées par des Triopsidés qui ont laissé *Isopodichnus*.

b. les plaines d'inondation avec sebkhas du Trias supérieur. De riches niveaux à *Grallator* sp. et à *Coelurosaurichnus grancieri* ont été trouvés en Ardèche, dans l'Ensemble gréso-dolomitique gris (EGDG) daté du Carnien (Courel & Demathieu 2000, Gand & Demathieu 2005). Les ichnopoiètes, de petits Dinosauria Théropodes, ont évolué dans un environnement peu profond, souvent émergé, dans lequel s'effectuaient des épandages sableux. Poli (1998) le localise à la bordure d'un bassin salifère. Cet ensemble est surmonté, en Ardèche par la Formation d'Ucel (Courel *et al.* 1984), connue aussi plus au sud, dans le Gard et le Lodévois, sous le nom de Formation supérieure (Perrissol 1990, Lopez 1992). Dans cette unité, principalement constituée par la succession de bancs dolomitiques et d'argilites bariolées, localement riches en niveaux évaporitiques et corps gréseux conglomératiques à litage oblique, plusieurs niveaux à traces de Théropodes (*Grallator*) et de Prosauropodes (*Otozoom grandcombensis*) ont été observées *in situ* dans le Gard (Ellenberger *et al.* 1970, Gand *et al.* 2000). Elles témoignent d'un environnement subaérien et exondable dans lequel vivaient des Carnivores Ceratosauria et de grands Prosauropodes pouvant atteindre la dizaine de mètres de longueur. Les études sédimentologiques de ces Formations conduisent à imaginer un environnement assez monotone de plaine alluviale (Recroix 1981), de pédiplaine ou de plaine d'inondation avec sebkha dans lequel précipitent des carbonates (Finelle 1981, Perrissol 1990, Lopez 1992). Dans les zones amont, la pédogénèse s'y développe durant les périodes de sécheresse (Spy-Anderson 1980). Ces milieux sont parcourus, de temps à autre, par des chenaux fluviaux transportant des sables conglomératiques d'origine locale. L'apparition de ces détritiques dans un bassin de décantation est le résultat d'une reprise d'érosion de la bordure continentale, probablement liée à des mouvements tectoniques. Il en résulte une subsidence et des enfouissements qui ont pu être favorables à la fossilisation des squelettes. On rappellera que c'est dans ce type de Formation et de même âge (Norien) qu'ont été effectivement trouvés les restes osseux de plusieurs Prosauropodes, dans le Jura notamment (cf. supra).

Figure 27.— Assemblage CF2 à traces de pas, Trias moyen, carrière de la Pissière, Autunois; C = piste *Anchisauripus bibractensis*; A, B, H, I, J, L = pistes *Rotodactylus velox*; D, E, F, G, K, M = pistes *Brachychirotherium pachydactylum* (Gand 1975a).

On signalera aussi ici, la découverte inédite de Michel Lopez d'un Placodonte ou d'une Tortue dans le Rhétien du Lodévois.



c. Les grands espaces du "marais maritime" (ou vasière littorale) de l'Hettangien-Sinémurien des Grands-Causses. Des traces *Grallator* et *Eubrontes* de Théroïdes bipèdes, voire pour certains d'entre eux, "aviformes" avec *Ornithopus*, celles de Crocodiles (*Batrachopus*) sont fréquentes dans la série hettango-sinémurienne des Grands-Causses (Demathieu *et al.* 2002). Elles y sont, presque toujours, associées avec des fentes de dessiccation et ont été généralement faites à la surface de dolomicrite à lamines algaires formant parfois des stromatolites en forme de choux-fleur. Dans la partie supérieure de cette série, des plaquettes charbonneuses à débris végétaux et à traces radiculaires montrent bien que des zones végétales étaient installées au sein d'un vaste environnement, faiblement subsident, peu profond (inter à supratidal) à dépôts carbonatés contenant une flore à *Pachypteris* et à *Pachyphyllum* au Sinémurien. Arrondeau (1982) l'a imaginé comme un "marais maritime" qui a été alimenté sur ces bordures ouest, nord et est, par des apports terrigènes; celles nord orientale et du sud, au niveau du seuil de Lodève, étant davantage sous influence marine durant l'Hettangien inférieur avec *Psiloceras planorbis* et diverses espèces de Lamellibranches, d'Echinodermes à la fin du Sinémurien. Au Lotharingien, il y a une subsidence plus accentuée du "marais" et apparition d'un contexte transgressif qui va réduire les espaces biologiques pour les animaux terrestres. La coexistence de traces de pied tridactyles, centimétriques à pluridécimétriques, notée dans plusieurs niveaux de l'Hettangien supérieur et du Sinémurien inférieur du golfe caussenard, suggère que ce marais maritime dit aussi vasière littorale (*in* Mouterde 1984) a pu être habité de manière permanente par leurs auteurs, ici des Théroïdes.

d. De la plaine alluviale aux plages de baie de l'Hettangien de Vendée (fig. 37 B)

* **Répartition séquentielle et modes de dépôt.** La succession hettangienne du Veillon (estran et falaise côtière; <10 m d'épaisseur) montre trois groupes de faciès superposés (Barrier & Montenat, 2002). Le premier et le second font partie de **la Formation détritique du Veillon** (fig. 18 B).

A la base, le premier groupe de faciès se développe sur au moins 2 m. Il s'agit d'une brèche cimentée à galets de quartz et plaquettes de micaschiste, de grès arkosiques à matrice argileuse, d'argile verte et d'une alternance de grès et d'argiles vertes. En lame mince les grès montrent des indices de sols de plaine alluviale tropicale (quartz corrodé ou partiellement recouvert de petits cristaux automorphes). Les argiles, caractérisant des sols de «playa» montrent une intense illuviation dans les grès sous-jacents. Le dernier banc de grès, chenalisé, résulte d'apports fluviaux. Ces faciès correspondent à un environnement de plaine alluviale de haut estuaire où alternent des sols et des apports épisodiques de crue du fleuve.

Le second groupe de faciès représente une alternance grés-argileuse de 2 à 3 m d'épaisseur. Les grès, grossiers ou fins, contiennent encore à la base des traces d'illuviation argileuse. Ils sont ensuite clairement cimentés par de la dolosparite. Cette dernière montre des plages à extinction syntaxique dont l'origine pourrait être un ciment gypseux précoce, ultérieurement remplacé par du carbonate. La présence d'évaporite est par ailleurs attestée dans les argiles ou à la surface des grès par des moulages de trémies de sel et de rosettes de gypse. Les bancs de grès montrent de nombreuses figures sédimentaires et portent les traces de pas de reptiles (voir plus loin). Les derniers bancs

sont de plus en plus carbonatés et contiennent les premiers débris de coquilles fossiles. Vers le sommet de cet ensemble, un niveau de calcaire micritique blanc porte encore quelques empreintes tridactyles. Ce banc est affecté de manière spectaculaire par un réseau de fentes de dessiccation et traversé par de grosses traces de racines en « boyaux ». Ces dernières comme les mud-cracks sont remplies par les argiles vertes sus-jacentes. Il s'agit vraisemblablement d'un dépôt d'environnement palustre à végétation amphibie. Ces faciès évoquent un environnement de lagune côtière de bord d'estuaire où l'influence du fleuve est toujours plus marquée que celle de la mer. Les grès se présentent en couches minces, d'épaisseur centimétrique à décimétrique, rarement davantage, alternant avec des lits d'argile verdâtre. Le matériel sableux, constitué de quartz et d'une proportion notable de feldspaths (<10%) est extrêmement hétérométrique (de la taille des silts à celle des graviers centimétriques). Le classement des grains est généralement médiocre, voire absent, et ces derniers sont très anguleux quelle que soit leur taille. Les figures sédimentaires présentes au sommet des épandages détritiques témoignent d'une tranche d'eau pelliculaire et éphémère, laissant place à des périodes d'émersion plus ou moins prolongées: rides d'oscillation, réseaux polygonaux de fentes de dessiccation, traces de gouttes de pluie. Les innombrables empreintes de pas de reptiles ont été imprimées sur des matériaux de consistance variée: sables peu humides et compacts ou, au contraire, gorgés d'eau, argiles fluantes, etc. La présence d'eaux salées est attestée par la fréquence des cristaux et trémies de sel gemme et des cristallisations de gypse, conservés sous forme de moulages en grès ou de pseudomorphoses en calcite. Les argiles analysées en diffractométrie RX révèlent un assemblage minéralogique homogène et peu diversifié: illite largement dominante et un peu d'interstratifiés illite-smectite ; l'absence de la kaolinite est à souligner. Ces données suggèrent trois remarques concernant les conditions de dépôts : - Le matériel déritique est extrêmement immature; il est originaire de secteurs proches (socle cristallophyllien voisin et granite d'Avrillé). Les grains n'ont pas été émoussés lors du transport qui a dû s'opérer par l'intermédiaire de courants denses (écoulements boueux), à la faveur des crues épisodiques telles qu'il s'en produit en climat relativement aride. L'absence de produits grossiers (galets) laisse deviner un arrière-pays aplani et déblayé d'accumulations de matériel clastique ; les apports sableux ont été redistribués en épandages minces, peu ou pas chenalisés, (quelques chenaux, peu épais à fond plat) et à rares rides obliques progradantes, en même temps que s'opérait le vannage de la matrice argileuse déposée dans des aires abritées. Les deux types de dépôts coexistent dans l'espace et peuvent se succéder verticalement; - Le milieu était de faible énergie. Il n'a pas engendré d'usure des grains et a peu produit de strates obliques; les grano-classements sont rares. Les graviers anguleux ont été abandonnés sur place lors de la remobilisation de la fraction fine (argile/sable) et restent dispersés dans les grès. Il s'agit vraisemblablement d'un milieu d'estuaire ou de fond de baie abritée, au débouché d'un «oued» à faible capacité de transport ; les cristallisations de sels signalent l'ingression périodique d'eau salée. L'exondation du milieu a pu être suffisamment prolongée pour entraîner la formation de craquelures de dessiccation, mais elle n'a engendré ni épisode d'érosion notable, ni constitution de paléosols différenciés.

Le dernier groupe ne montre que des faciès carbonatés connus sous le nom de "nankin" (Formation carbonatée, fig. 18 B). Il s'agit de calcaires sableux plus ou moins coquilliers, de texture wackestone-packstone à grainstone. Ils présentent des structures

tidales remarquables (herring-bone, flasers structures) et portent les dernières traces de pas. Les bioclastes deviennent rapidement diversifiés, avec mollusques et rares brachiopodes. Au sommet, des rides à ooïdes et des accumulations de bioclastes rappellent les accumulations de cordons de tempête. Ces faciès traduisent une nette influence tidale en milieu de plage, dans un environnement de fond de baie largement ouverte. Quelques traces de type *Grallator* et *Anatopus*, sont imprimées dans les premiers dépôts marins carbonatés hettangiens: à la pointe du Veillon (de Lapparent & Montenat, 1967) et dans la carrière du Pâtis, au sud-est de Talmont-Saint-Hilaire. Lors de l'ingression de la mer hettangienne des dinosauriens fréquentaient encore les étendues littorales dont les sédiments, contenant des organismes marins, se sont déposés sous une tranche d'eau pelliculaire (domaine intertidal). Les données dont on dispose montrent néanmoins une ichnofaune beaucoup moins abondante et variée que dans les niveaux alluviaux sous-jacents. La série hettangienne s'inscrit dans une séquence dissymétrique à long cortège transgressif et cortège régressif court. Le premier cortège s'exprime en contexte d'estuaire dominé par les dépôts du fleuve, puis de lagune côtière toujours influencée par le fleuve avant d'atteindre son maximum d'inondation en milieu de plage de fond de baie. Le cortège régressif voit un retour rapide de dépôts supralittoraux conduisant à une émergence durable attestée, dans la région, par une lacune fréquente du Sinémurien (Barrier & Montenat, 2002).

* **Paléogéographie et biogéographie.** Les données sédimentologiques (sédiments détritiques, minéralogie des argiles) conduisent à reconnaître des conditions climatiques de type tropical à saisons contrastées, avec phases arides marquées. L'association végétale à conifères montre clairement une adaptation à un climat chaud à périodes sèches prolongées (Thévenard *et al.*, 2003). Les reconstitutions palinspastiques laissent supposer que la région considérée se trouvait alors entre 25 et 30° de latitude nord, à une latitude sans doute un peu plus haute que les sites à empreintes de même âge du Connecticut (Dercourt *et al.*, 1993; Montenat & Bessonnat, 2002). La sédimentation hettangienne s'est opérée en régime distensif sur la marge nord celtaquitaine du rift de Biscaye qui connaît alors les prémices de son ouverture (Montenat *et al.*, 2003, 2005). Le site du Veillon, placé en position très externe sur la bordure du rift recevait des épandages détritiques, en quantité relativement faible et peu matures, canalisés par le cadre tectonique en blocs faillés (Montenat *et al.*, *ibid*). Au contraire, vers l'intérieur du rift se développait une sédimentation marine de milieu confiné, à dépôts carbonatés et évaporitiques. Entre les terres émergées et le bassin confiné du rift, l'aire d'épandage des grès du Veillon faisait partie d'une grande plaine alluviale sub-désertique (rareté des indices de paléosols à traces de racines et des passées ligniteuses). La végétation très clairsemée devait être réduite à des bouquets de conifères adaptés à un environnement aride (voir ci-dessus, fig. 37 B). De fait, la présence des dinosauriens herbivores y a été très discrète, probablement deux formes d'Ornithopodes, seulement représentées par quelques traces isolées. L'ichnofaune du Veillon révèle la dominance quasi-absolue des carnivores: dinosauriens Théropodes, Cératosaures (voir plus haut) et Crocodiliens. Les traces de pas observées sur les grandes surfaces qui ont été dégagées (dont une de 300 m²; de Lapparent & Montenat, 1967) s'organisent de deux façons (fig. 30 C): - de longues pistes rectilignes, assez souvent parallèles entre elles, à enjambées régulières, témoins de phases de déplacements des animaux, peut-être en groupes; - des surfaces de piétinement intense sur lesquelles les traces, de tailles diverses, se superposent et se

recourent de manière quasi-inextricable; ce peut-être, entre autre, l'image de scènes d'affrontements et de prédatons inter-spécifiques. Les rivages du bassin laguno-marin constituaient sans doute la source primordiale de nourriture (invertébrés divers, poissons) pour les reptiles de taille petite ou moyenne. Le gisement rhétien d'Airel (Manche) a livré des ossements d'un grand Thérópode (*Halticosaurus*; Lapparent & Larssonneur, 1966) dont l'anatomie du pied peut correspondre aux traces du *Grallator maximus* du Veillon. Des coprolithes associés aux ossements, et qui pourraient appartenir au même dinosaure, se sont révélés pétris de débris de poissons, indiquant ainsi clairement un régime piscivore. De même, on peut supposer que les agiles Cératosaures du Veillon se nourrissaient aussi de poissons et d'autres proies aquatiques rencontrées sur les rivages. Des découvertes récentes viennent corroborer cette hypothèse. Les petites écailles losangiques, découvertes dans les grès du Veillon (Bessonnat 1998) appartiennent à des poissons (probablement Holostéens) qui ne vivaient certainement pas dans le milieu subaérien de la plaine alluviale, mais bien plutôt dans le bassin laguno-marin. Ces restes ont donc été apportés dans leur milieu de fossilisation. Il s'agit, le plus souvent, d'écailles non pas isolées mais en connexion. Ce sont de petits fragments de poissons qui pourraient correspondre à de minuscules lambeaux de proies disséminés par les reptiles lors de leurs déplacements: déjections et/ou petits débris de poissons restés collés au corps des prédateurs. La densité exceptionnellement forte des traces de pas de reptiles relevées sur les grès de la plaine alluviale ne signifie probablement pas que la majorité de ces animaux trouvaient là leur provende. On vient de voir que ce sont plus vraisemblablement les eaux des lagunes et leurs rivages situées en aval (aujourd'hui plus au sud et au large) qui fournissaient une nourriture abondante et diversifiée pour beaucoup d'espèces. La plaine alluviale a dû être, surtout, un lieu de passage entre ces aires d'alimentation et un arrière pays offrant les refuges d'un milieu plus abrité et peut être plus favorable aux espèces végétariennes (fig. 37 B). Par ses caractères sédimentologiques, cette basse plaine a été aussi le lieu privilégié (alternance de phases d'humectation et d'assèchement sur un sol alluvial à couvert végétal réduit ou nul) pour l'enregistrement des traces marquant les allées et venues d'une faune reptilienne abondante et variée.

e. L'environnement laguno-saumâtre à lacustre du Bathonien caussenard. *Eubrontes* et *Grallator*, les empreintes sauropodoïdes observées dans plusieurs niveaux du Bathonien inférieur du Causse du Larzac témoignent encore de milieux sédimentaires peu profonds durant cette période dans la partie orientale du golfe caussenard (Sciau *et al.* 2006). Les rides d'oscillation, les fentes de dessiccation associées en sont aussi la preuve; ensemble qui illustre bien la séquence régressive de l'Aalénien-Bathonien inférieur du "Haut Fond Occitan". Les Thérópodes voire de très grands Sauropodes ont parcouru un milieu saumâtre à lacustre dans lequel on rencontre aussi une faune à *Paludina*, *Corbula*, *Cyrena*, détaillée in Brouder *et al.* (1977), un amphibien Anoure (Rouire & Rousset 1973), quelques sols de végétation et des couches de charbon (Stipites) (Elmi 1984). Les terres émergées sont alors proches, localisées à l'est où elles sont représentées par le Massif Cévenol actuel qui était la partie méridionale de la Terre armorico-centrale de l'époque (Dercourt *et al.* 1993).



Figure 28.— Assemblage EF2 à traces de pas, Trias moyen, carrière de la Pissière, Autunois; les traces *Rhynchosauroides* sont majoritaires (Gand 1977b).

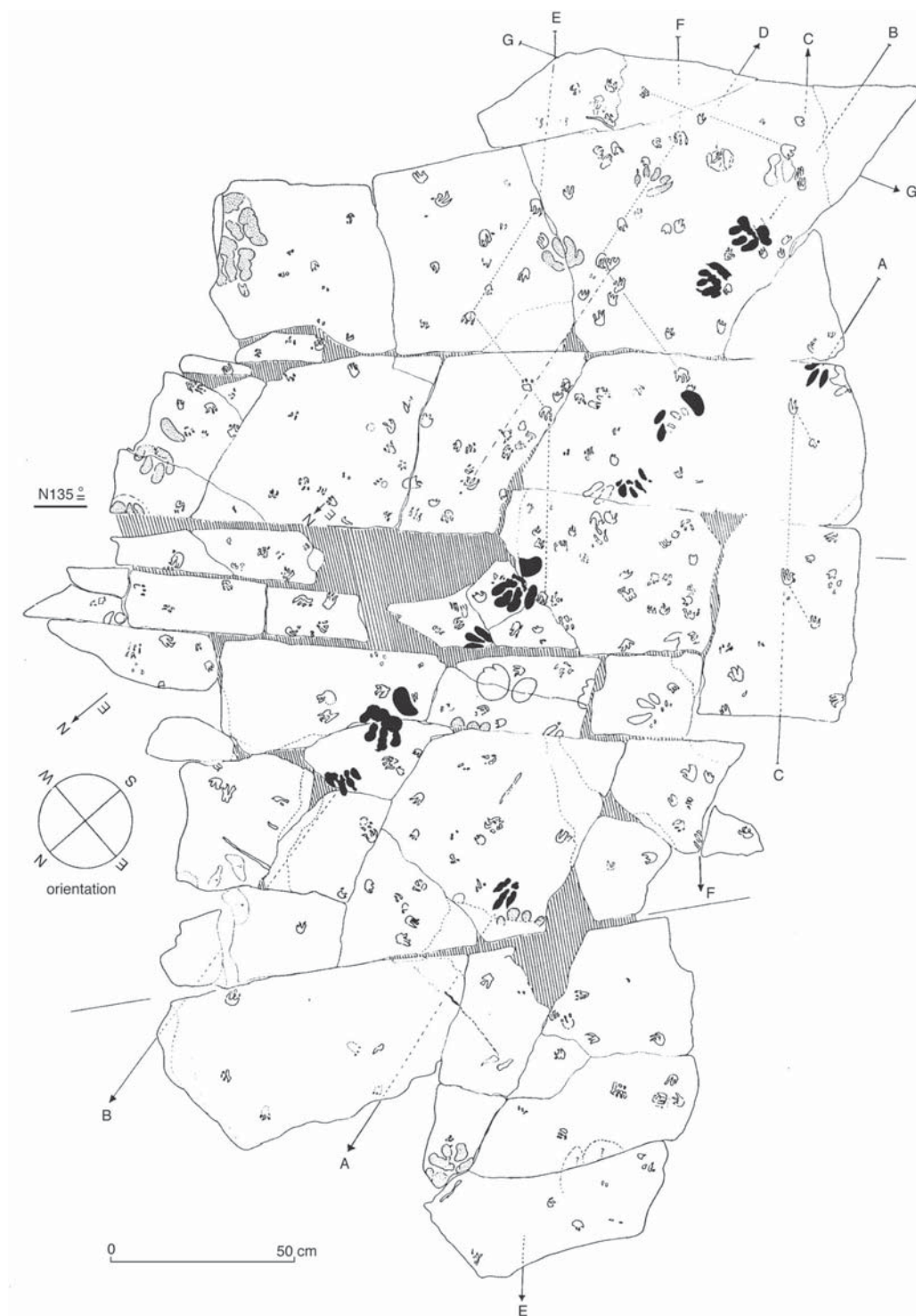


Figure 29.— Assemblage EF3 à traces de pas, Trias moyen, carrière de la Pissière, Autunois; A = piste *Coelurosaurichnus palissyi*; B = piste *Brachychirotherium pachydactylum*; C-F = pistes *Rotodactylus lucasi* (Gand 1976b).

f. Les lagons de récifs émergés du Kimméridgien de Cerin. *Chelonichnium cerinense* est une piste de tortue terrestre qui a été faite sur un sol émergé (Bernier *et al.* 1982) d'une plate-forme localisée à l'arrière d'un "ruban" insulaire. Selon Gaillard *et al.* (2003), de larges pistes métriques sont des traces de tortues géantes laissées dans un lagon tropical peu profond environné de terres qui ont pu être des lieux de ponte. Les squelettes de ces animaux étant inconnus, actuellement, cette découverte "yields an interesting case in which ichnology is more informative than skeletal remains". Ces dernières ichnites ne sont pas sans rappeler *Saltosauropus latus* toujours interprétées par GD comme celles d'un Dinosaur sauteur". Ezquerro (2001, 2002) a montré "l'habilité natatoire des grands Chéloniens de la région de Cerin ainsi que leur rôle dans l'écosystème littoral.

g. La vasière littorale ou plate-forme interne des lagons du Tithonien de Crayssac (Quercy) et de Coisia (Jura). Dans le secteur de Crayssac (Quercy), des empreintes de pas de tortues ont été observées, comme à Cerin. Il y a aussi celles de Crocodiliens, Lépidosauriens, Théropodes et de Sauropodes. Dans les environs de Coisia (Jura), ce sont de nombreuses pistes de Sauropodes primitifs se déplaçant en troupes qui ont été trouvées. Tous ces milieux sédimentaires carbonatés du Jurassique supérieur semblent donc avoir été des lieux de vie permanents pour des Crocodiliens et des Chéloniens mais leur caractère peu profond est attesté par les traces de pas de grands Dinosauria parmi lesquels on a reconnu des Théropodes et des Sauropodes. Les études sédimentologiques de ces sites montrent qu'ils sont constitués par des laminites de calcaire sublithographique (Crayssac) avec des dolomies laminées (Coisia). On y rencontre de nombreuses figures sédimentaires attestant des émergences. L'ensemble est caractéristique de "milieux inter à supratidaux (qui se sont) développés dans une vaste lagune ou vasière carbonatée où se mêlent alternativement les influences marines et continentales" (Mazin *et al.* 1995, 1997). Pour le secteur de Coisia, Le Loeuff *et al.* (2006) parlent d'un environnement subtidal, très peu profond et protégé, appartenant aux vasières ou à la plate-forme interne qui était séparée de la mer ouverte par une zone haute, sans doute une barrière récifale. Dans le détail, bien que la paléogéographie du Jurassique supérieur soit complexe (Enay 1984), disons que toutes ces plates-formes littorales bordent au sud-ouest et à l'est, la vaste "Terre armorico-centrale".

2. Signification des aires à empreintes de pas. Cette question a déjà été discutée au fur et à mesure des études des ichnites du Trias moyen et de l'Hettango-Sinémurien par Demathieu (1970, 1985), Demathieu & Gand (2003b), Demathieu *et al.* (2002), Gand (1971, 1974b, 1975a, 1976b, 1977b, 1978a).

a. la contemporanéité des ichnopoïètes et leur évolution spatiale et temporelle. Les premières informations fournies par l'examen de ces surfaces de piétinement, pour un endroit et un temps donnés, concernent la nature zoologique des ichnopoïètes ainsi que leur contemporanéité. La multiplicité de ces fenêtres d'observations palichnologiques, plus ou moins grandes, replacées, dans l'espace et dans le temps, permet ensuite, en terme de possibilité, pour chaque période, de déterminer les associations animales et leur évolution spatiale et temporelle. Ainsi pour le Trias moyen de la bordure orientale du Massif Central, les aires à empreintes observées, généralement en hyporeliefs, ont permis de démontrer les formations contemporaines de diverses ichnoespèces.

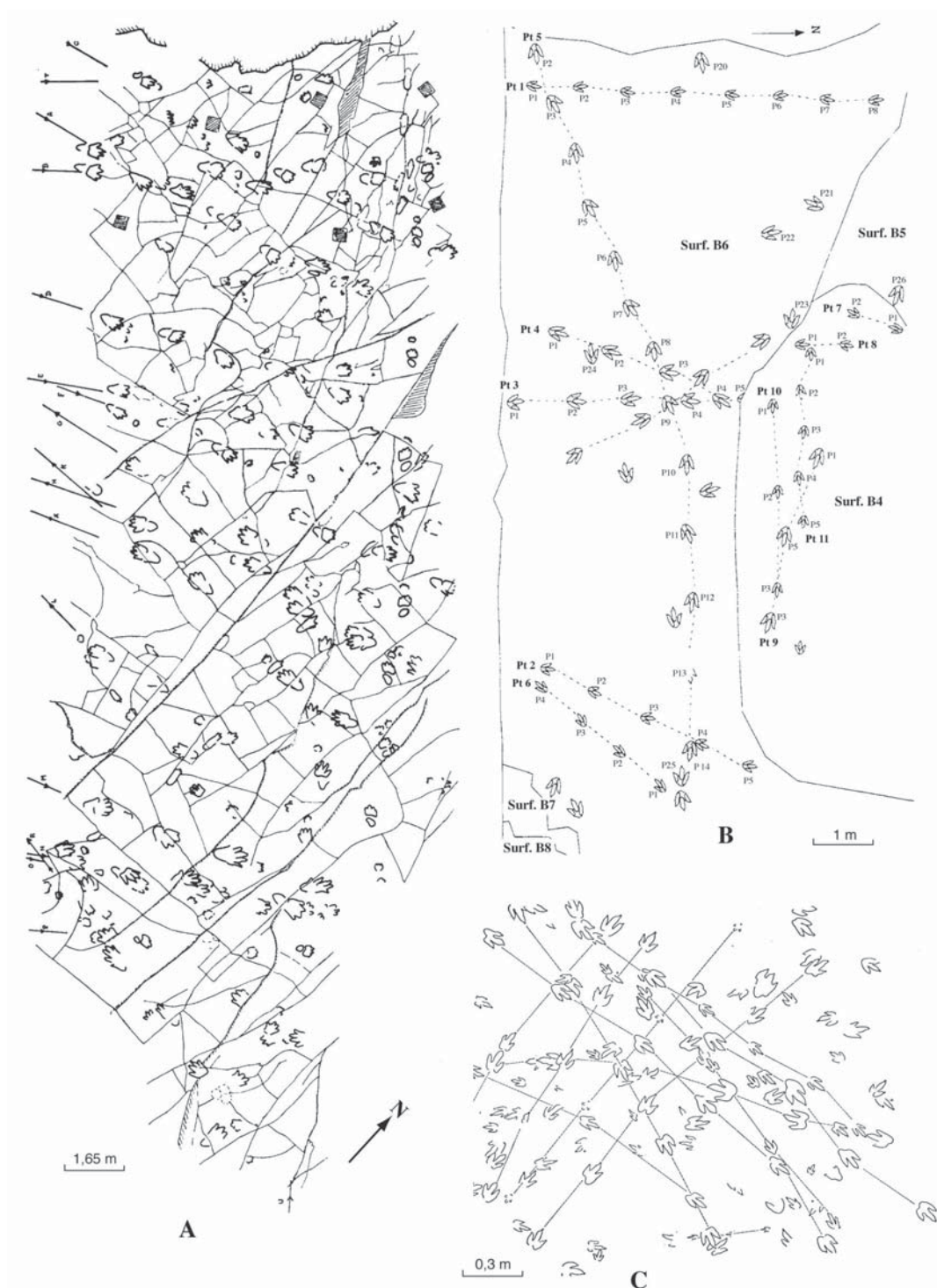


Figure 30.— **A** : Surface à traces de pas, vue au toit de la galerie X', Trias moyen de Largentière; A, B, I, M, N = pistes *Isochirotherium felenci*; S = piste *Brachychirotherium circaparvum* (Courel & Demathieu 1976); **B**: surfaces à traces *Grallator* observées dans la carrière de Salsac, Hettangien des Grands-Causses (Demathieu *et al.* 2002); **C**: "dalle principale" de l'Hettangien du Veillon à *Grallator maximus*, *G. variabilis*, *Eubrontes veillonensis* et *Saltopoides igalensis* in de Lapparent & Monténat (1967); Surf. = surface avec Pt = n° de la piste.

Dans l'Autunois, à partir de la carrière de la Pissière, plusieurs assemblages schématisés sur les figures 25-29 montrent la coexistence de *Brachychirotherium pachydactylum*, *Sphingopus ferox*, *Rotodactylus*, *Coelurosaurichnus perriauxi*, *Anchisauripus bibractensis*, et donc de leurs ichnopoïètes qui ne semblent pas avoir changé localement dans l'intervalle de temps pendant lequel se sont déposés les niveaux porteurs AF1-EF3 (fig. 31); intervalle qu'il est impossible de chiffrer. En cet endroit de la carrière, ponctuellement et verticalement, *Rotodactylus lucasi*, *R. velox* et *Rhynchosauroides triangulus* (= *R. petri*) apparaissent séparément mais, comme on les rencontre aussi isolément ou associés aux autres ichnites, dans les déblais de niveaux sous et sus-jacents aux précédents, à l'échelle de la carrière, on peut conclure par enchaînement à la contemporanéité de leurs auteurs pendant la période qui correspond à la sédimentation de la Formation des Grès inférieurs. A partir de l'interprétation zoologique de leurs pistes (cf. supra), nous savons que les ichnopoïètes furent possiblement, diverses espèces et genres de Lepidosauria, Crurotarsi, Dinosauromorpha et Dinosauriformes. Toujours dans l'Autunois, à l'échelle du Plateau d'Antully qui s'inscrit, approximativement, dans un rectangle, dont la longueur nord-sud et la largeur ouest-est, sont respectivement de 15 et 13 km, cette contemporanéité des ichnoespèces précédentes n'a pas été contredite mais d'autres ont été trouvées en plus, comme *Chirotherium barthii*, *B. circaparvum*, *I. delicatum*, *Synaptichnium cameronensis*, *S. argantobrivense*, *Rotodactylus rati*, *Rhynchosauroides virgiliae*. Elles attestent d'une faune de vertébrés très variée qui évoluait dans ce grand espace côtier. En Bourgogne, en se déplaçant de l'Autunois vers le Sud: Côte Châlonnaise (CR), Mâconnais, Mont-d'Or-Lyonnais (fig. 3), dans la même Formation des Grès inférieurs, la composition de l'association des ichnites semble changer quelque peu avec moins de *Coelurosaurichnus* / *Anchisauripus* et, par contre, la présence d'*Isochirotherium coureli*, la fréquence de *C. barthii*. En somme en allant, d'Est en Ouest, dans le sens de la transgression de la "mer du Muschelkalk, il semble que les traces dinosauroïdes, donc de Dinosauriformes soient plus fréquentes que celles des Crurotarsi. Ce qui suggère que la faune de vertébrés s'est modifiée au cours du temps, sans que les milieux de vie aient changé fondamentalement puisque l'organisation de la Formation des Grès inférieurs est restée globalement la même. Dans la Formation des Grès du Roubreau ardéchoise, on retrouve associée à des ichnites présentes en Bourgogne comme *B. circaparvum*, *B. tintanti*, *I. delicatum*, *Sphingopus ferox*, *Coelurosaurichnus largentierensis* (= *C. perriauxi*), une autre ichnoespèce d'*Isochirotherium* (= *I. felenci*) (fig. 8). Elle semble y remplacer *I. coureli* et témoigner de la présence d'espèces de Crurotarsi différents en Ardèche durant le Trias moyen.

b. L'orientation des pistes. Demathieu (1970) est le premier à avoir étudié la distribution de l'orientation des empreintes de pas à partir d'un assemblage à *Rhynchosauroides petri* récolté dans une carrière du Mt-d'Or-Lyonnais. La figure 31 C montre le résultat et souligne que la première impression de patageage, qu'on ne manque pas d'avoir à la vue des surfaces de piétinement est vite remplacée par celle d'une zone de passage suivie par la majorité des animaux. Ultérieurement, Gand (1971-1979), produisit les histogrammes reproduits sur la figure 31 B, obtenus à partir des surfaces à traces de pas observées ponctuellement et verticalement dans une partie d'une carrière de l'Autunois (cf. supra).

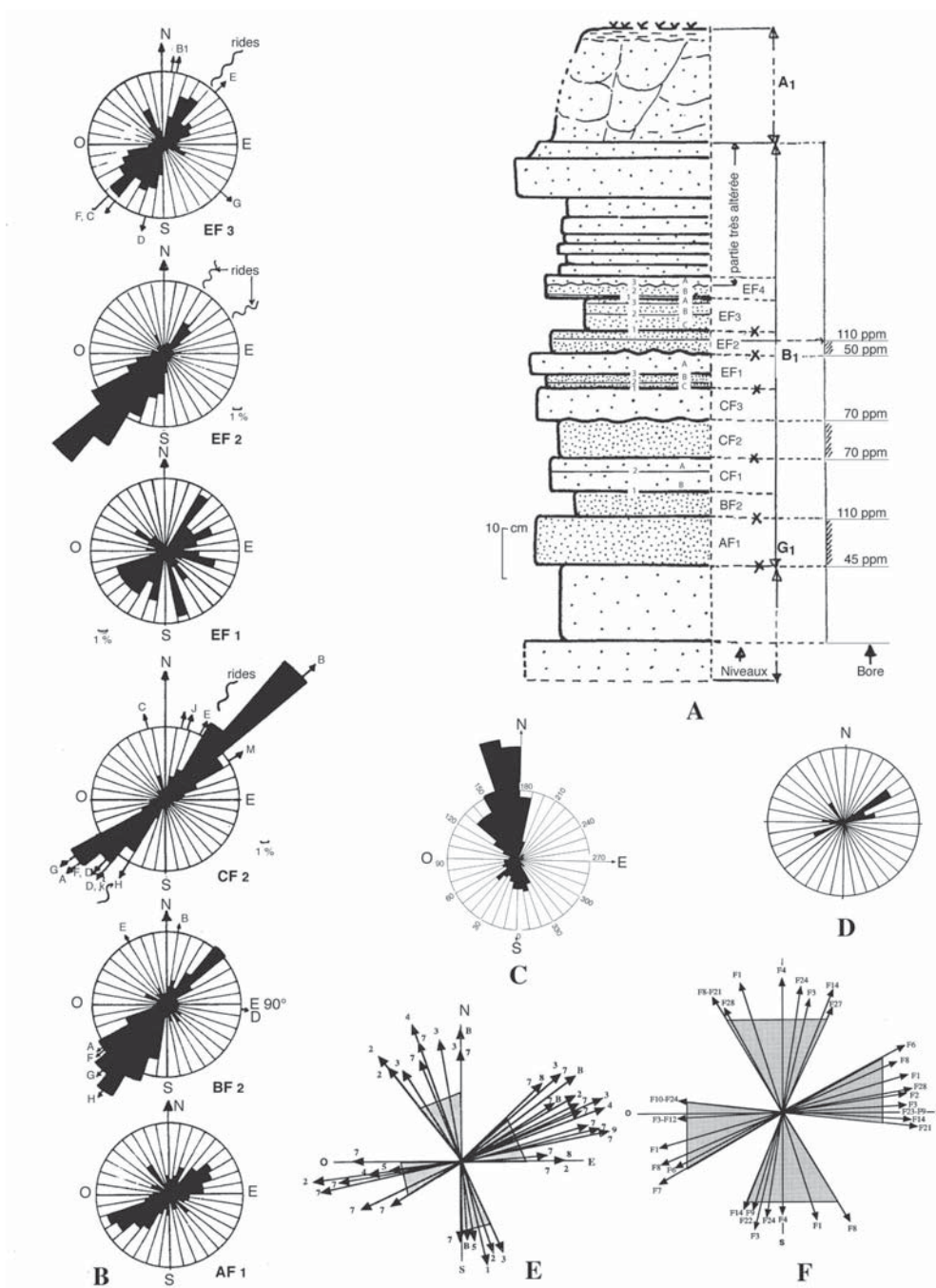


Figure 31.— Distribution des orientations des traces de pas au sein de quelques surfaces. **B-D**: Histogrammes polaires; **A**: niveaux triasiques de la Pissière, Autunois ayant fourni les surfaces / assemblages à contre-empreintes AF1-EF4 précisés par une croix, les chiffres indiquent les quantités de Bore; **B**: orientation des ichnites sur les niveaux AF1 à EF3, les pistes sont indiquées par des lettres précisées in fig. 25-29 (Gand 1978b); **C**: orientation de *Rhynchosauroïdes petri*, Trias moyen, Mt d'Or Lyonnais, Demathieu (1970); **D**: Orientation des pistes au toit de la galerie X' (Courel & Demathieu 1976); **E**: orientation des pistes dinosauroïdes et de *Batrachopus* de la carrière de Sauclières (Grands-Causses), chiffres = n° des pistes; **F**: orientation de toutes les pistes observées dans la totalité de la série hettango-sinémurienne des Grands-Causses; F indique le n° du gîte (Demathieu *et al.* 2002).

Hormis le résultat EF1, du à un effectif trop petit, les autres indiquent clairement que les animaux ont suivi la même direction générale qui est celle aussi des rides d'oscillation. En considérant l'attribution paléozoologique des pistes dans ces histogrammes, il est apparu aussi que c'étaient plutôt les herbivores qui suivaient la direction NE-SW, recoupée par les Carnivores ayant laissé *Sphingopus ferox* et *Coeurosaurichnus* / *Anchisauripus*. D'où une interprétation locale de Crurotarsi (ex Pseudosuchien) suivant un bord de lagune à la recherche de végétation; Reptiles pouvant être poursuivis par des Ornithosuchidae et des Dinosauriformes. D'une manière plus générale, à partir des données paléozoologiques de la Formation des Grès inférieurs de la bordure orientale du Massif Central, Demathieu (1985: 63) a proposé des relations trophiques entre les divers ichnopoïètes des traces de pas envisagées précédemment. Elles suggèrent que ces larges espaces lagunaires constituaient un écosystème complexe que nous ne pouvons appréhender que partiellement à partir de nos fenêtres d'observations souvent réduites à des lucarnes ! Un autre écosystème complexe fut, sans doute, aussi celui du golfe caussenard durant l'ère Mésozoïque. Plus spécialement, pendant la période de l'Hettangien-Sinemurien, nous voyons le biotope parcouru par des Dinosaures bipèdes. Non, en tous sens (fig. 30 C) mais dans deux directions orthogonales (fig. 31 E). Ce dernier résultat a été obtenu après la mesure par J. Sciau, des orientations des pistes dinosauroïdes *Grallator*, *Eubrontes*, *Dilophosauripus* et *Batrachopus*, présentes sur plusieurs niveaux de la carrière de Sinémurien de Sauclières, sur le Causse du Larzac (Demathieu *et al.* 2002). La figure 31 F qui prend en compte la totalité des pistes observées verticalement au sein de la série du Lias inférieur pour le secteur des Grands-Causses, indique que ces deux directions sont les mêmes. La direction NE-SW est parallèle aux bordures nord-sud, socle-marais maritime de l'époque et, celle qui lui est perpendiculaire donc OSO-ENE, recoupe le milieu de sédimentation dont on sait qu'il a dû être habité par ces Reptiles (cf. supra). La direction et les sens de ces déplacements peuvent-être reliés à la paléogéographie du marais maritime dont la fracturation a pu délimiter une succession de petits horts et grabens allongés sensiblement N-S. D'où, dans cet environnement peu profond, des zones relativement hautes, propices à l'installation de végétaux, d'aires de ponte et au refuge des herbivores; ensemble jouxtant des lagunes. Mais les traces de ces herbivores sont actuellement inconnues ou non identifiables. Alors de quoi pouvaient vivre les Reptiles bipèdes dont la majorité sont des carnivores ? Peut-être de poissons mais faute de squelette, leur existence n'est pas prouvée actuellement. En réalité, ces interprétations bien incertaines souffrent de lacunes d'observations dues à la couverture du Jurassique moyen et supérieur qui masque une grande partie du marais maritime hettango-sinemurien. Au terme de cette analyse, il apparaît que ces grands espaces côtiers, lagunaires, peu profonds à traces de pas de vertébrés (= megatracksites des auteurs anglo-saxons) ont constitué, à plusieurs périodes, de grandes biocénoses complexes. Compte tenu de la richesse et de la variété des chaînes alimentaires, de la concurrence, ces biotopes ont pu être des "laboratoires d'évolution". Et dans ce contexte, être, par exemple, les lieux d'apparition des Dinosauriformes et de plusieurs autres taxa comme les Suchia à partir de Crurotarsi durant le Trias moyen.

3. La formation des traces de pas; rôle des cyanobactéries. Classiquement, il est admis que les traces ou empreintes, encore appelées épireliefs concaves, ont été faites sur un sédiment émergé et suffisamment humide pour que la face inférieure de

l'autopode ait été copiée plus ou moins fidèlement. Courel (1970), à propos des ichnites du Trias moyen parle de traces qui peuvent avoir été faites aussi sur un substrat immergé. Freytet *in* Demathieu *et al.* 2002, Freytet (2003) Freytet *et al.* (2003) en a donné l'explication en soulignant le rôle du voile algaire et de la diagénèse précoce. Ce voile peut se développer à la surface des sédiments de zones à faible tranche d'eau ou épisodiquement exondées pourvu que l'énergie du milieu soit suffisamment faible. Il présente une "certaine résistance mécanique" qui lui permet de conserver ses déformations superficielles d'origine biologique dues notamment aux pistes d'invertébrés et de vertébrés. Un tel film cyanobactérien fossile a été, par exemple, bien observé par Demathieu & Durand (1975), entourant des traces *Isochirotherium* dans le Buntsandstein supérieur des Vosges et sur plusieurs dalles à *Acripes* du Permien du bassin de Lodève (Gand *et al.* 2008); ce dernier taxon ayant été laissé par des Triopsidés. "Si les eaux associées aux sédiments sont riches en carbonates, une induration plus ou moins intense peut apparaître (diagénèse précoce). En milieu infratidal, le ciment le plus habituel est formé d'aiguilles d'aragonite rayonnant autour des grains (quartz, oolithes, bioclastes, etc.)" nous disent Freytet *et al.* (2003). Ce mécanisme peut conduire à des surfaces durcies de type hard-ground ou "en domaine boueux" à des "sédiments algolaminés qui sont la forme plane peu onduleuse [...] des stromatolites. Ils sont largement répandus en milieu péritidal. On les rencontre dans les marais salants naturels et artificiels, le schorre et la slikke sous les climats froids et tempérés [...] méditerranéens et tropicaux, dans les sebkhas et playas, associées aux mangroves et marais salants". Ce voile bactérien-algaire peut aussi se développer sur des sables éoliens, fossilisant finement des traces de pas de Renard des sables, au Sahara, comme on put le voir sur des photos prises par Pierre Freytet.

Outre ces épireliefs concaves remarqués habituellement à la surface des sédiments, dans quelques régions, en Ardèche notamment, il arrive que l'on remarque, à leur place, des épireliefs convexes. Les traces, originellement faites en creux, se présentent donc en relief. La transformation des épireliefs concaves en convexes se réalisent toujours actuellement et GD a pu en comprendre le mécanisme en observant le phénomène sur les grandes plages du Languedoc. Courel & Demathieu (1984) l'ont expliqué par le jeu de la compaction différentielle du sédiment par l'autopode suivie par l'érosion éolienne qui a modifié l'empreinte, de manière plus ou moins grande (cf. supra). Dans le Gard, près de Carnoulès, on peut voir les deux types d'épireliefs à la surface d'une même couche et, en Ardèche, ce type d'ichnite n'est pas rare (cf. figure 9A).

C. Les traces de pas sont-elles des marqueurs stratigraphiques ? (fig. 32-36).

1. Définition de l'ichnoespèce

La valeur stratigraphique des ichnoespèces dépend beaucoup de leur répartition verticale mais présuppose qu'elles aient été définies de manière correcte. Deux démarches sont actuellement suivies.

a. La démarche typologiste. Successivement, les différentes versions du code international de nomenclature zoologique (CIZN) ont préconisé le choix d'un type (= holotype) dans toute définition d'une nouvelle espèce; les autres échantillons formant le paratype. Mais, nombreux sont les exemples en Paléontologie des organismes où l'espèce fut réduite à un seul échantillon, de surcroît, souvent incomplet. Les traces

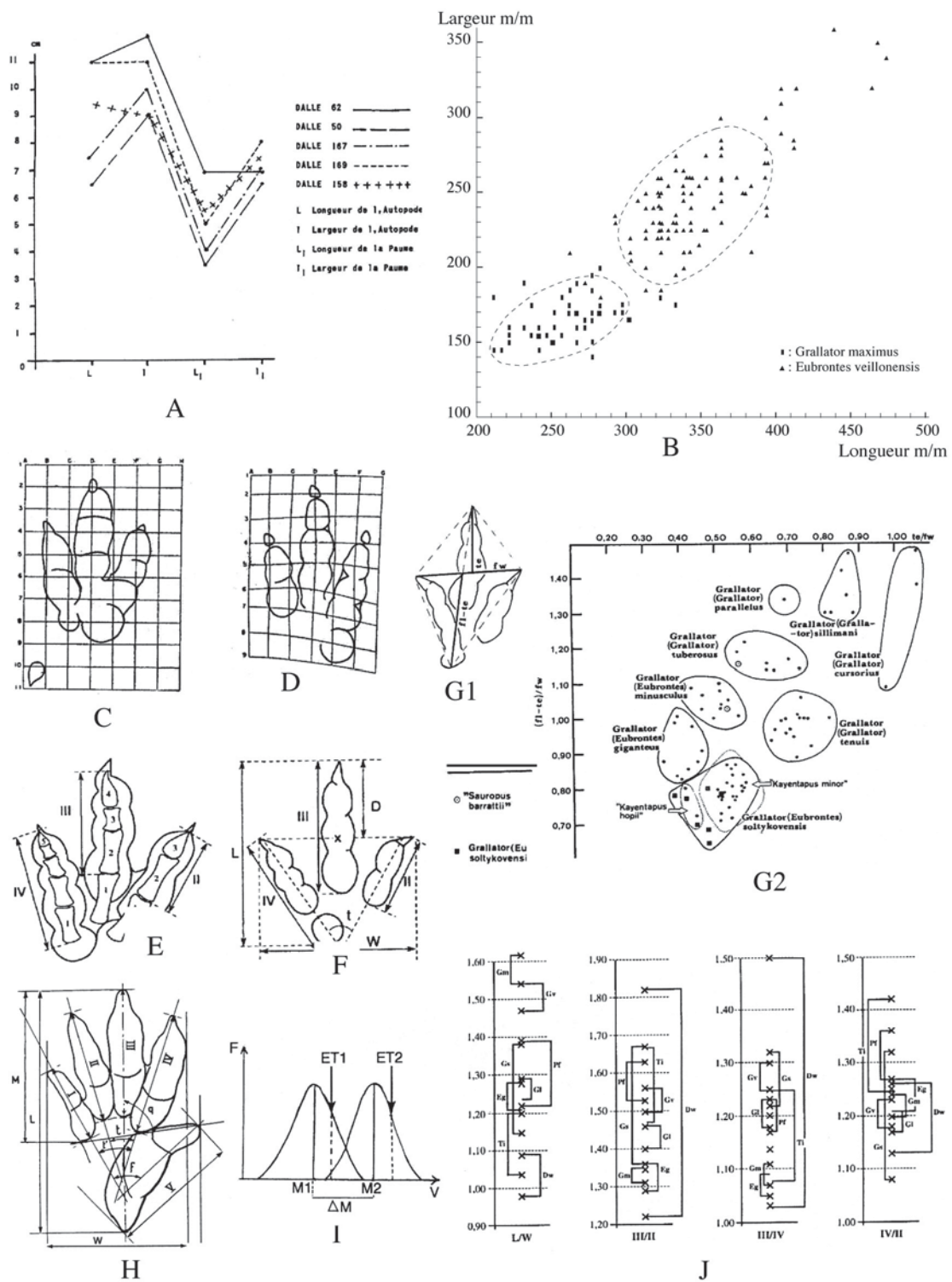
d'activité ou "travail fossilisé d'organismes", pour reprendre l'expression du CINZ (Ride *et al.* 1999), ne firent pas exception mais avec cette particularité, qu'en ichnologie, le choix d'un type n'était pas obligatoire. Bien que les paléontologistes en aient désigné un, dès le 19ème siècle, en même temps qu'ils utilisaient la nomenclature binominale. On s'en doute, une telle démarche conduisit à la pulvérisation des binômes avec l'inconvénient d'ichnogenres monotypiques. Pour éviter cet écueil, il apparut nécessaire de baser la définition des ichnoespèces à partir d'un échantillon, dit encore population, constitué d'un nombre d'exemplaires suffisamment grand, chacun d'entre eux étant complet, pas ou peu déformé et l'holotype étant le spécimen le plus caractéristique de cet ensemble.

b. La démarche statistique. Comme dans la conception précédente, l'ichnoespèce est fondamentalement définie à partir des caractères morphologiques. Mais leurs dimensions sont ajoutées sous la forme de valeurs brutes ou de rapports qui ont été utilisés de manière variable par les auteurs.

* **Utilisation de diagrammes.** Ces données ont été souvent employées pour construire des graphes de type $y = f(x)$ qui illustrent des différences de longueur digitale et de longueur et largeur de l'empreinte de pas. C'est ce qu'ont fait, par exemple, en France, Massol (1965), de Lapparent & Montenat (1967) (fig. 32 A, B) pour, successivement, les ichnites du Trias du Lodévois et de l'Infralias du Veillon (Vendée); le premier auteur exploitant ses résultats pour regrouper dans la même ichnoespèce des *Chirotherium*. En dehors de la France, on citera aussi Lull (1953) qui élaborait des "Cartesian diagrams", sortes de grilles de déformation, pour souligner les différences ichnosécifiques existant au sein d'un même ichnogenre (fig. 32 C, D). Cette pratique n'est d'ailleurs pas sans rappeler les méthodes actuelles des points homologues (Procrustes et TPS). Weems (1992) proposa un diagramme qui a été repris par Gierlinski (1994, 1996), Gierlinski *et al.* (2004), Piubelli *et al.* (2005) pour discriminer diverses ichnoespèces de traces dinosauroïdes (fig. 32 G). Mais l'inconvénient de ces démarches est qu'elles ne permettent pas de définir l'ichnoespèce-population dans une conception statistique. Il n'est donc pas possible d'avoir recours aux tests appropriés qui aboutissent à discuter la validité des ichnoespèces en terme de probabilité. Au sein de l'équipe dijonnaise, c'est Georges Demathieu (1970) qui a développé cet aspect biométrique en étudiant les empreintes de pas du Trias moyen de la bordure orientale du Massif Central.

* **Utilisation des statistiques élémentaires ou descriptives.** Elle a été explicitée in Demathieu (1970, 1998), Demathieu in Casamiquela *et al.* (1987), Gand (1987). En plus des caractères morphologiques, l'ichnopopulation est décrite avec les dimensions de divers caractères qui sont précisées sur les fig. 32 F et H.

Figure 32.— Méthodes morphométriques utilisées par divers auteurs pour discriminer les ichnoespèces. **A:** comparaisons de 4 caractères de 5 échantillons (Massol 1965); **B:** comparaison de rapport Longueur / largeur entre 2 ichnoespèces (de Lapparent & Montenat 1967); **C-D:** méthode du diagramme cartésien, **C:** *Eubrontes giganteus*, **D:** *E. approximatus* (Lull 1953); **E, F, G1, H:** méthodes de mesurage avec I- V dimension des doigts; t, t' q: celle des angles; **E:** d'après Olsen *et al.* (1998); **F-H:** méthode la plus utilisée; **G1:** d'après Weems (1992); **G2:** discrimination d'ichnoespèces de *Grallator* (Gierlinski 1994). **I:** le test de Student $t = \text{différence des moyennes M1-M2} / \text{erreur type de la différence}$ et le test de Snédecor = rapport des variances $ET1^2/ET2^2$ sont calculés pour savoir si 2 échantillons à distribution gaussienne diffèrent significativement; **J:** comparaison graphique des intervalles de confiances (Bornes) au seuil de 5% (cf. fig. 33 pour la légende).



Pour minimiser l'effet de l'allométrie de taille, les comparaisons entre échantillons, seront généralement faites à partir des rapports des dimensions des caractères pris 2 à 2. L'ensemble des données est ensuite consigné dans un tableau comme celui de la figure 33 A.

<i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT 1967 (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	98	58	7,241	13	56	59	-0,072	0,295	77
III	98	88	10,209	12	86	90	-0,017	0,069	46
IV	98	70	9,041	13	68	71	0,855	3,507	0
D	98	48	7,282	15	47	50	0,537	2,205	3
L	98	112	14,669	13	109	115	1,263	5,180	0
W	98	75	10,018	13	73	77	0,270	1,107	27
T	98	40	6,972	17	39	42	0,688	2,822	1
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	98	1,50	0,176	12	1,47	1,54	0,604	0,20	
III/II	98	1,53	0,142	9	1,50	1,56	0,727	"	
III/IV	98	1,27	0,112	9	1,25	1,30	0,730	"	
IV/II	98	1,20	0,126	10	1,18	1,23	0,695	"	
III/D	98	1,83	0,178	10	1,80	1,87	0,766	"	
L/III	98	1,28	0,087	7	1,26	1,29	0,839	"	
L/D	98	2,34	0,232	10	2,29	2,38	0,737	"	

Effectifs/gîtes: Sauclières = 26; Montgisty = 2; Trébans = 2; Novis = 53; Jouvenet-Sud = 15.

A

Eléments stat. Caractères	Noms	n	moyenne	Ecart - type T	t calculé	t lu (5 %) et (1 %)	F calculé	f lu (5 %) et (1 %)
L/W	S	39	1,61	0,127	4,84	1,96 (2,58)	1,55	1,68 (2,18)
	N	52	1,46	0,158				
III/II	S	39	1,56	0,148	1,49	1,96	1,90	1,64 (2,10)
	N	52	1,52	0,107				
III/IV	S	39	1,30	0,152	0,42	1,96	4,88	1,64 (2,10)
	N	52	1,29	0,069				
III/D	S	37	1,80	0,202	1,85	1,96	1,75	1,65 (2,10)
	N	52	1,87	0,153				
L/III	S	39	1,30	0,088	3,20	1,96 (2,58)	2,09	1,64 (2,10)
	N	52	1,25	0,061				
L/D	S	37	2,35	0,236	0,63	1,96	1,32	1,65
	N	52	2,32	0,206				
T	S	39	37	6,011	2,41	1,96 (2,58)	1,10	1,75
	N	52	40	5,743				

Figure 33.— A. Tableau relatif à l'étude morphométrique d'une ichnoespèce. Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Grallator variabilis*. Caractères: L = longueur de l'empreinte et W = largeur; II, III, IV = longueurs des doigts; D = dimension libre de l'orteil III dépassant la ligne des griffes II-IV, T = angle entre les doigts II et IV; Paramètres statistiques : Moyenne, Ecart-type, Coeff. = coefficient, Borne 1 et Borne 2 = intervalle de confiance sur la moyenne au seuil 5%, test de Cramer avec Asymétrie, Var. réduite = variable réduite et Probabilité de dépasser VR en %; B. Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédecor) de plusieurs rapports de longueurs concernant l'échantillon *G. variabilis* de Sauclières = S (référence) et celui de Novis = N.

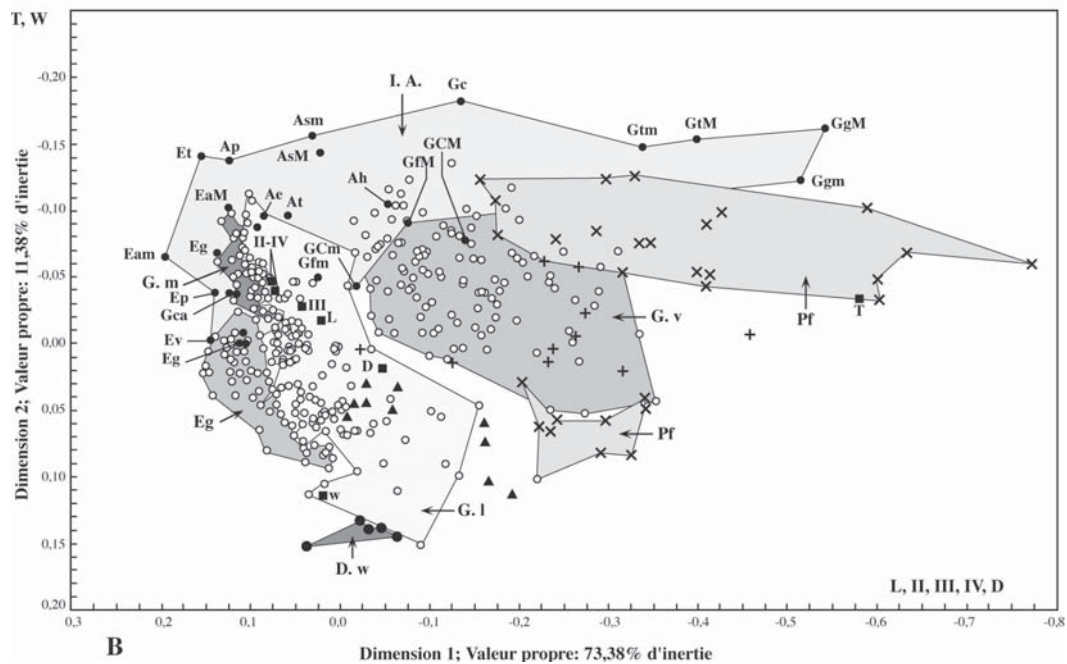
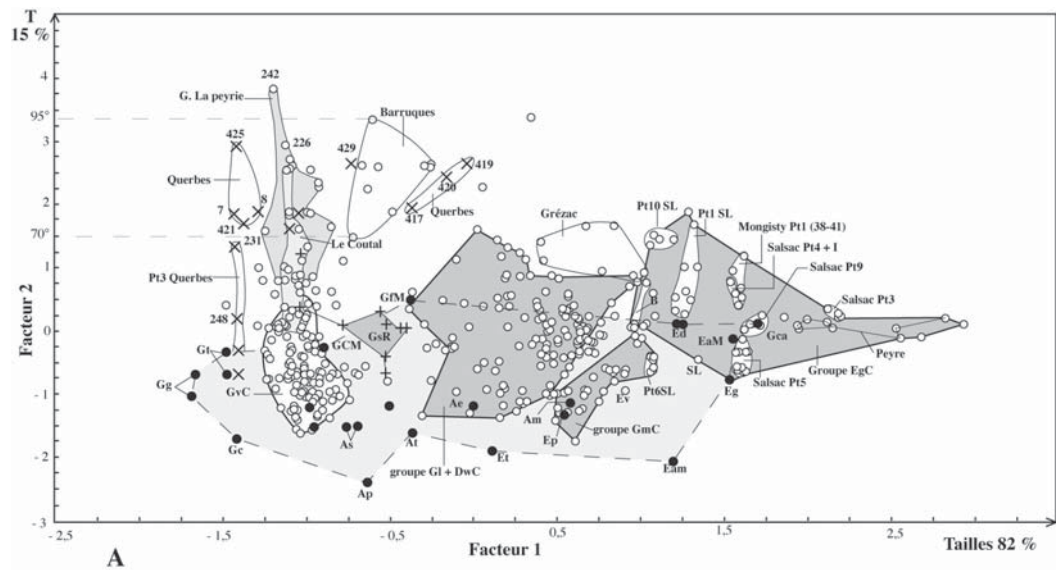


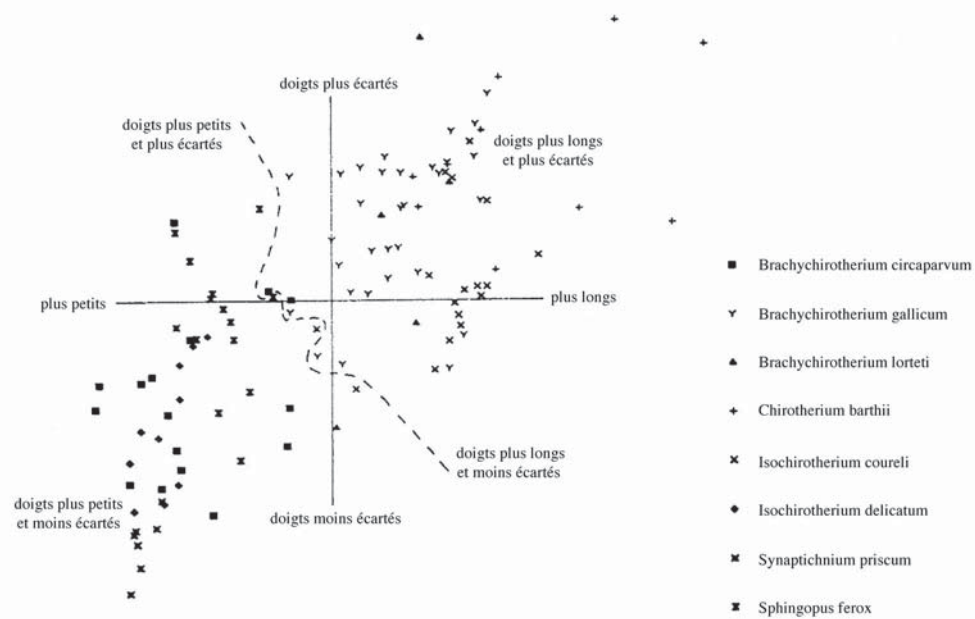
Figure 34.— **A:** ACP: Nuage de points de la totalité de l'effectif des traces dinosauroïdes du Lias inférieur des Causses (France) et des bassins hettangiens de Deerfield et de Hartford (USA) avec Gc = *Grallator cursorius* suivi de m, pour l'échantillon le plus petit et M, pour le plus grand. Gt = *G. tenuis*, GC = *G. cuneatus*, Gg = *G. gracilis*, Gf = *G. formosus*, As = *Anchisauripus sillimani*, Ah = *A. hitchcocki*, At = *A. tuberosus*, Ae = *A. exsertus*, Am = *A. minusculus*, Ap = *A. parallelus*, Eg = *E. giganteus*, Ea = *E. approximatus*, Ep = *E. platypus*, Ed = *E. divaricatus*, Et = *E. tuberosus*, Gca = *Gigandipus caudatus* (*sensu* Lull 1953); I = traces isolées, B = Bramabiau, x = *Ornithopus fabrei*, + = *G. saucierensis* de référence; Gm = *Grallator minusculus*, Gv = *G. variabilis*, Gs = *G. saucierensis*, Gl = *G. lescurei*, Pf = *Ornithopus fabrei*, Ti = *O. sp.*; Eg = *E. giganteus*, Dw = *Dilophosauropus williamsi*; **B:** AFC de la totalité de l'effectif des traces dinosauroïdes du Lias inférieur des Causses (France) et des bassins hettangiens de Deerfield et de Hartford (USA); croix + = *G. saucierensis*; croix x = Pf = *Ornithopus fabrei*; triangles noirs = *Ornithopus sp.*; ronds noirs délimitant le nuage I. A = ichnites américaines *sensu* Lull (1953); gros ronds noirs = *D. williamsi*; carrés noirs = coordonnées colonnes (Demathieu *et al.* 2002).

Le calcul des paramètres statistiques: la moyenne, l'écart-type, le coefficient de variation, les bornes de l'intervalle de confiance autour de la moyenne, n'a de sens que si la distribution des valeurs de chaque caractère suit ou se rapproche de loi normale Gauss-Laplace (fig. 32 I). Pour le savoir, le test de Cramer est utilisé en calculant la "variable-réduite" qui est comparée, généralement, avec le seuil de probabilité P de 5%. Plus elle le dépasse, mieux le caractère est distribué normalement. L'homogénéité de l'échantillon est donc de plus en plus bonne (fig. 33 A) pour le caractère considéré. La comparaison des ichnopathologies est ensuite faite, 2 par 2, en calculant les différences entre les moyennes M 1 et M2 et en réalisant celle des variances ET1 et ET2 pour chaque caractère choisi (fig. 32 I, 33 B). Pour cela, Demathieu (1970) et Gand (1987) ont eu recours à des tests de statistiques; ceux de Student (t = différences entre les moyennes) et de Snédecor (F = rapport des variances), en discutant leur résultat par rapport à des seuils de probabilité, généralement de 5% ou de 1%. Plus les valeurs calculées sont inférieures à celles du seuil, moins les différences sont significatives entre les échantillons. De cette manière, il est possible de les séparer ou de les réunir dans une ichnopathologie-population donnée. Le tableau B de la fig. 33 B en montre un exemple concernant deux échantillons de *Grallator variabilis*, provenant de deux localités des Grands-Causses (S = Sauclières, N = Novis), rapportés à cette ichnopathologie à partir des seuls critères morphologiques. On voit que les différences significatives de non appartenance à cet ichnotaxon sont peu nombreuses: 3 contre 14. On peut alors admettre que ces deux échantillons font partie de la même ichnopathologie-population. La comparaison des intervalles de confiance sur la moyenne (Borne 1-Borne 2) est aussi souvent utilisée. La fig. 32 J in Demathieu *et al.* (2002) en représente un exemple concernant divers taxa d'empreintes dinosauroïdes de l'Hettangien des Grands-Causses.

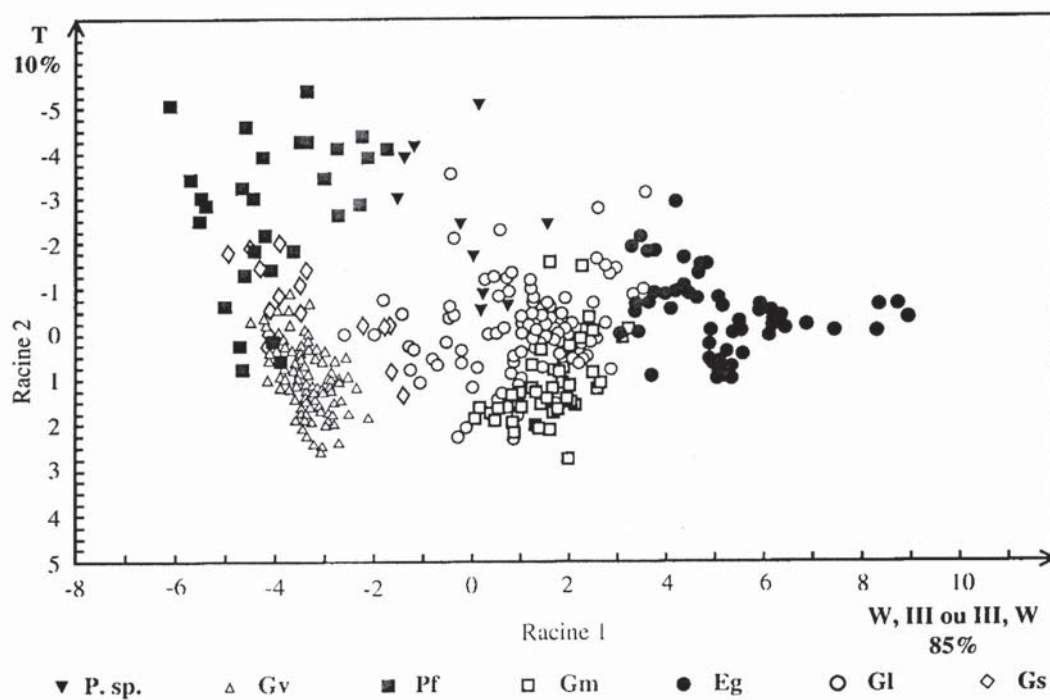
* **Utilisation des méthodes d'analyses multivariées (ACP, AFC, AD).** Avec les statistiques élémentaires, on ne peut comparer, au mieux, que les populations et les caractères pris 2 à 2. Ce qui n'est pas le cas en utilisant les méthodes d'Analyse de Données puisqu'on peut raisonner avec des caractères plus nombreux et les traiter tous à la fois. Les calculs qui auraient demandé des semaines, avant l'avènement des ordinateurs, sont obtenus en quelques secondes. Nous donnons quatre exemples de résultats. L'un concerne les traces du Trias moyen de la bordure orientale du Massif Central (Demathieu & Wright 1988) étudiée avec l'ACP, les trois autres intéressent un échantillon de 429 traces dinosauroïdes de l'Hettango-Sinemurien des Grands-Causses qui a été traité avec les 3 méthodes (Gand in Demathieu *et al.* 2002).

L'Analyse en Composantes Principales ou ACP. Avec cette démarche, les diverses ichnites sont plutôt bien discriminées par leurs tailles et les valeurs angulaires (fig. 34 A et 35 A). Pour les Causses, l'**Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)** conduit à des résultats similaires puisque l'axe "Dimension 2" correspond à des caractères de largeur avec T = valeur angulaire interdigitale II-IV, fortement corrélée avec W qui est la largeur de l'empreinte (fig. 32 F et fig. 34 B). L'**Analyse Discriminante (AD)** nous a semblé d'utilisation plus rapide (fig. 35 B) avec des fonctions discriminatrices qui restent fondamentalement les mêmes.

Figure 35.— **A.** ACP des ichnopathologies du Trias moyen de la bordure orientale du Massif Central (Demathieu & Wright 1988); **B:** Analyse discriminante de la totalité de l'effectif des traces dinosauroïdes du Lias inférieur des Causses; P. sp. = *Ornithopus* sp., Pf = *O. fabrei*, Gv = *Grallator variabilis*, Gm = *G. minusculus*, Gl = *G. lescuriei*, Gs = *G. sauclerensis*, Eg = *Eubrontes giganteus*, in Demathieu *et al.* (2002).



A



B

*** Utilisation des méthodes TPS (Thin Plate Splines), Procrustes à partir des points homologues; analyses de Fourier pour le contour (DFT = Discret Fourier Transform).**

Elles sont actuellement utilisées par GG et ses étudiants pour les traces chirothéroïdes et dinosauroïdes. La méthode TPS a été appliquée à deux échantillons de pied *Brachychirotherium circaparvum* et *B. pachydactylum* du Trias Moyen de Bourgogne (Brenier & Gand à paraître). Elle nécessite des schémas à partir desquels on situe des points-repères ou "landmarks" (fig. 36 A). Afin de comparer ultérieurement les empreintes de pas allemandes et françaises, nous avons utilisé les repères choisis par Klein & Haubold (2004). L'analyse réalisée par Laure Brenier a validé les deux ichnoespèces qui sont discriminées par la largeur de la masse réalisée par les orteils I-IV. Ce résultat est conforme à l'AD qui semble plus précise puisque les fonctions discriminatrices calculées à partir de cette méthode sont, non seulement la largeur de l'ichnite mais aussi la largeur et la longueur de la partie digitale I-IV; le rapport de ces deux dimensions ainsi que I/IV sont également significativement différents entre ces deux ichnoespèces. En conséquence, il ne sert à rien de mesurer ou d'intégrer la trace digito-métatarsienne pédieuse V dans ces diverses études, parce que le coefficient de variation est beaucoup trop grand. Dans leur travail, Karl & Haubold (1998), Klein & Haubold (2003) ont donc eu raison de ne pas retenir la marque du "doigt V", contrairement à Klein & Haubold (2004). Mais quels que soient la localisation et le nombre des points-repères choisis, la comparaison des ichnoespèces-types par la superposition de polygones ne constitue pas une étude statistique (fig. 36 B). La méthode employée est clairement typologiste et elle ne permet pas de prouver leur validation. Avanzini & Leonardi (2002) ont repris la même démarche pour justifier leur "nouvelle" ichnoespèce *Isochirotherium inferni* dont le polygone est comparé à ceux d'autres ichno-holotypes. Il y a naturellement des différences mais sont-elles pour autant significatives ?

2. Bilan et difficultés. Plusieurs facteurs peuvent influencer la morphologie d'une trace de pas (vitesse de locomotion, nature du substrat). Ces déformations sont faciles à observer dans l'Actuel. Elles ont été reproduites et bien documentées ces dernières années par des auteurs comme Gatesy *et al.* (1999), Manning (2004). Il en ressort que les études ichnologiques ne devraient concerner que des populations d'époreliques ou d'hyporeliques d'ordre 1 qui ne sont pas ou peu déformés; l'idéal étant de les choisir dans la même piste. La nécessité de définir l'ichnoespèce à partir d'un échantillonnage suffisant et de traiter statistiquement les données semble ensuite évidente. Mais on est encore loin de cette démarche qui, lorsqu'elle existe, est embrouillée par les méthodes de mesurage qui diffèrent d'un auteur à l'autre (Weems 1992, Olsen *et al.* 1998, Demathieu *et al.* 2002). Les courbes d'allométrie de croissance montrent aussi que des ichnoformes de juvéniles et d'adultes sont différentes entre elles, telles celles concernant diverses ichnoespèces de *Grallator* et d'*Eubrontes* in Olsen (1980: 370), Demathieu *et al.* (2002) (fig. 36 C) et *Isochirotherium delicatum* in Avanzini & Lockley (2002) (fig. 36 D). Il en résulte que la définition des ichnoespèces doit être abordée avec une conception statistique.

3. Application: définitions d'ichnochronozones (fig. 23 et 24)

a. Dans le Trias moyen de la bordure orientale et méridionale du Massif Central (fig. 24). En se basant sur des ichnoespèces bien définies et sur leur interprétation paléontologique, Courel *et al.* (1968) ont montré qu'il existait dans les Grès inférieurs du Trias moyen des "niveaux à empreintes (qui) forment un autre niveau repère qui peut être suivi sur 300 km, de Dijon à Valence..." Cet ensemble ichnologique décrit précédemment (cf. supra), dans lequel prédominent les groupes crocodiloïde et lacertoïde et apparaissent les traces dinosauroïdes est nettement différent de celui du Buntsandstein. Il caractérise donc le Trias moyen. Plus tard et progressivement, en fonction des découvertes ou des révisions d'empreintes réalisées dans la Formation des Grès inférieurs qui débute la série triasique, du Lodévois à l'Autunois, Demathieu *et al.* (1984) ont proposé la palichnostratigraphie qui est illustrée sur la figure 36 E. Il en ressort que cette Formation à traces de pas est d'autant plus jeune qu'on se dirige vers le nord. Un tel résultat est basé, en grande partie, sur la répartition verticale de *Chirotherium barthii* et de *Brachychirotherium gallicum*, plus abondants à la base de la série du Trias moyen (Anisien). Ces traces sont progressivement relayées, vers le haut, dans l'Anisien-Ladinien, par diverses ichnoespèces d'*Isochirotherium* (*I. felenci*, *I. coureli*, *I. circademathieui*, *I. delicatum*) et de *Brachychiroytherium* (*B. pachydactylum*, *B. circaparvum*). A ce dernier ensemble, s'ajoutent les empreintes dinosauroïdes *Coelurosaurichnus perriauxi* qu'on peut nommer *Grallator perriauxi* (Gand & Demathieu 2005). Cette modification du contenu palichnologique est la conséquence d'un renouvellement vertical des faunes de vertébrés. Cette palichnostratigraphie du Trias moyen français semble confirmée régionalement par les recherches en cours, dans les séries triasiques anisiennes à rhétiennes du Lodévois et de Saint-Affrique.

b. dans le Trias supérieur (Carnien-Rhétien) (fig. 24). Quelques sites du Carnien-Norien ont été découverts surtout en Ardèche et dans le Gard (Gand *et al.* 2005). La majorité des ichnoespèces, attribuées à des Crurotarsi du Trias moyen, n'y sont pas retrouvées. Il y a donc une coupure verticale importante entre les ichnofaunes du Trias moyen et celles du Trias supérieur, avec la montée en puissance des empreintes de pas tridactyles *Grallator* qui sont rencontrées avec celles de Prosauropodes dans le Norien. Nous avons nommées ces dernières *Otozoum grandcombensis*. Avec *G. andeolensis*, elles forment une association qui est comprise dans la palichnozone "*Brachychirotherium*-*Anchisauripus*" *milfordensis*" *sensu* Haubold (1984).

c. Dans le Jurassique inférieur (Hettangien-Lotharingien) (fig. 23-24). Nous l'avons vu, les traces abondent dans l'Hettango-Sinémurien français mais en se basant sur les deux grands sites du Veillon (Vendée) et des Grands-Causses, étudiés avec minutie par de Lapparent & Montenat 1967, Montenat & Bessonnat 1999-2003 et Demathieu *et al.* 2002, il n'a pas été possible d'établir une palichnostratigraphie à partir des ichnoespèces observées appartenant surtout aux ichnogenres *Grallator* et *Eubrontes*. Toutes sont associées à l'ichnite crocodiloïde *Batrachopus deweyi*, à répartition large, mais seulement présente dans le Lias, comme aux USA.

d. Dans le Jurassique moyen et supérieur. Les traces répertoriées n'y sont pas assez nombreuses ni assez diversifiées, actuellement, pour établir une quelconque palichnozone.

V. CONCLUSIONS

Les sites à traces de pas sont réparties du Trias inférieur (Olénékien) au Jurassique supérieur (Tithonien). Alors qu'ils sont nombreux dans le Crétacé espagnol, ils n'ont pas été encore signalés en France, hormis un lieu à "*Grallator*" du Crétacé supérieur. Mais le fossile, visible sur un bloc de silex est de nature douteuse. Il n'a pu être observé par les auteurs que sur une photo. Les gîtes, très nombreux, au moins 180, et d'importance variable, allant d'un niveau vu sur le bord d'une route à des surfaces de plusieurs hectares comme sur les plages du Veillon (Vendée), ont été surtout découverts dans le Trias moyen (Vosges, bordure orientale et méridionale du Massif Central) et dans l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causés et de Vendée. Ils représentent actuellement près de 80 % de l'ensemble; la majorité d'entre eux appartenant au Trias avec 50% de l'effectif total. L'étude sédimentologique de ces niveaux à traces de pas a montré qu'elles avaient été faites dans de vastes milieux régionaux, peu profonds et souvent émergés. Ce furent des espaces côtiers de type lagunaire pour ceux du Trias moyen ou des plaines d'inondation avec sebkhas, parcourues par un réseau méandrique, au Trias supérieur. Dans les deux cas, une végétation y était installée. Durant l'Hettango-Sinémurien, dans un contexte carbonaté pour les Grands-Causés et principalement détritique pour la Vendée, les milieux furent intertidaux à supratidaux, quelquefois infratidaux. Ce seront des environnements laguno-saumâtres à lacustres au Bathonien et de lagons (vasières littorales ou plates-formes internes) au Jurassique supérieur. Dans ces paléomilieux, la densité des traces de pas est grande et les directions suivies sont toujours orientées. Ils furent donc parcourus dans des directions et des sens qui semblent avoir été imposés par la topographie et les besoins physiologiques des animaux. La coexistence d'empreintes d'autopodes centimétriques à pluridécimétriques pour une même ichnoespèce, de pistes de petits Reptiles et celles de végétaux dans le même endroit et sur la même surface, suggère que les animaux vivaient de manière permanente dans ces paléoenvironnements. C'est, au moins le cas, pour les auteurs des ichnites du Trias moyen de la bordure orientale et méridionale du Massif-Central. Et, probablement aussi, pour ceux des Grands-Causés, du Périgord et de Vendée, représentés essentiellement par des traces dinosauroïdes. Dans le premier cas, une chaîne alimentaire classique à vertébrés herbivores et carnivores a été suggérée. Dans le second, la quasi absence d'empreintes de pas d'herbivores pose un problème. On peut imaginer que parmi les Dinosaures bipèdes tridactyles, beaucoup d'entre eux étaient piscivores et invertébrophages. Ceci aussi, au cours des périodes géologiques suivantes mais au Jurassique moyen et supérieur, carnivores bipèdes et grands herbivores (Sauropodes) sont avérées par leurs traces et les squelettes. L'étude paléontologique des pistes et des empreintes d'autopodes a permis d'identifier leurs auteurs qui ne sont pas ou très faiblement connus par les données ostéologiques dans le Trias et le Lias français. En France, le Trias moyen est surtout caractérisé par l'existence de petits Parareptiles, Lépidosauria, cotoyant de grands et variés Crurotarsi parmi lesquels des Suchia, encore adaptés à la vie terrestre; les carnivores dominants étant les Rauisuchia. L'émergence des Dinosauria bipèdes durant l'Anisien-Ladinien est prouvée par les pistes dinosauroïdes à empreintes de pied tridactyles attribuées à des Dinosauriformes dont on connaît quelques squelettes dans le Ladinien d'Argentine. L'ichnofaune rencontrée dans le Trias supérieur (Carnien-Rhétien), confirme la disparition assez rapide de la majorité des Crurotarsi au profit des

Dinosauria, en pleine expansion. Les données ostéologiques recueillies, ailleurs dans le monde, montrent que les grandes lignées de ce groupe apparaissent au Carnien et qu'elles vont dominer la faune du Norien. De fait, dans cet étage, on ne rencontre plus que des traces de Dinosaures bipèdes carnivores et de grands herbivores attribuées à de grands Prosauropodes. L'ichnofaune du Rhétien est mal connue. Par contre, celle du Lias, jusqu'au Lotharingien est bien documentée. Les traces de pas ont été faites par des Carnivores Ceratosauria; d'autres, en bien moindre quantité, pouvant avoir été laissées par des Ornithopodes et des Théropodes aviformes. Celles de Crocodilia ne sont pas rares. La découverte d'une piste de Thyréophore associée à celles de Théropodes, dans le Sinémurien du Périgord, indique la coexistence d'Herbivores et de Carnivores dans cette région. Ce qui ne semble pas avoir été le cas dans les Grands-Causse, à moins que cette absence ne soit due qu'à des lacunes d'observation puisque des ossements d'assez grands Sauropodes sont connus dès le Lias moyen au Maroc et en Afrique australe. Comme pour le Trias, en France, les données ichnologiques du Lias inférieur sont beaucoup plus fournies que les squelettes. Pour des raisons paléogéographiques (milieux profonds), le Lias supérieur n'est pas favorable à la découverte de traces de pas mais à celle de Reptiles marins. C'est dans le Jurassique moyen qu'on peut les retrouver. Celles de Théropodes voire de Sauropodes l'ont été récemment dans les Grands-Causse. Les ossements de ces Dinosaures ont été signalés dans les étages correspondants depuis le 19ème siècle, en Normandie et en Franche-Comté. Dans le Jurassique supérieur, ces animaux ont aussi laissé leurs traces. On y observe des empreintes de Tortues, celles de Crocodilia et de Reptiles volants: les Pterodactyloidea. Les données ostéologiques y sont plutôt bien documentées. Elles le sont beaucoup plus dans le Crétacé où, malheureusement, les traces de locomotion restent à découvrir. Au terme de cette synthèse, on voit donc que les données palichnologiques et ostéologiques se complètent pour élaborer nos connaissances des faunes disparues. Les premières qui sont les traces de vie ajoutent encore des informations dans les domaines biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Pour ces raisons, leur étude est indispensable, au progrès de nos connaissances. C'est bien ce qui a été compris partout dans le Monde. Jacques Lessertisseur avait donc raison d'écrire que la palichnologie est bien une Science "un peu négligée mais non négligeable de la Paléontologie".



Figure 37.— **A:** Une scène de la vie au Trias moyen dans une lagune du Plateau d'Antully (Autunois). Végétation à *Equisetum* et à *Voltzia* avec un troupeau de Crurotarsi quadrupèdes (3m de longueur, trace *Brachychirotherium*). Au premier plan, à gauche: Lepidosauria d'un m de long (trace *Rhynchosauroides*) et à droite, dans une mare, des Triopsidés. Au second plan, un svelte Dinosauriforme (2m, trace *Coelurosaurichnus perriauxi* et *Anchisauripus bibractensis*) suit des Ornithosuchidae carnivores (1, 50m, trace *Sphingopus ferox*); **B:** Evocation de l'environnement de basse plaine alluviale du Veillon, dans lequel évoluait la faune reptilienne à l'Hettangien (dessin G. Coppier). La faune est majoritairement constituée de Ceratosauria dont les plus agiles ont laissé *Grallator* et les plus grands et plus lourds *Eubrontes*; possible présence de Prosauropode représenté à droite.



REMERCIEMENTS

Ce long mémoire a été rédigé par les auteurs à partir de leurs nombreuses recherches qui les ont amenées à prospecter et à étudier beaucoup de régions françaises pendant quelques décennies. A cette occasion, ils ont tissé des liens, plus ou moins anciens, avec des collègues universitaires et naturalistes régionaux qui ont eu l'amabilité de les tenir au courant de leurs recherches et/ou de leurs découvertes; plusieurs d'entre-eux, spécialistes des périodes géologiques, nous ayant aussi communiqué des renseignements stratigraphiques. A tous ces collaborateurs: Marc Durand (Univ. de Nancy), Louis Courel (Univ. de Bourgogne), Monique Vianey-Liaud (Univ. de Montpellier II), Jean Lapeyrie (Lodève), Gilbert Bessonnat (Centre d'études naturalistes du Talmondaïs), Pierre Freytet (Univ. d'Orsay), Brigitte Lange-Badré (Univ. de Paris VI), Jean-Pierre Petit (Univ. de Montpellier II), Jeannot et Colette Picaud (la Gironnette; Périgord), Max Grancier (Payzac, Ardèche), Jacques Sciau, Marc Bécaud (Association des Amis du Musée de Millau), Michel Lopez (Univ. de Montpellier II), Christian Gourrat (Oyonnax, Jura), Alain Michelin (Golinhaç, Aveyron), Bernard Miquel (Laissac, Aveyron), Jean-Marc Pouillon, Ernst Gögler (Bédarieux), Pierre et Vincent Reynard (Igé, Saône-et-Loire), Jean-Luc Lesage, Frédéric Veançon, A. Reboul, nous exprimons notre gratitude. Comme d'habitude, la finition des planches de figures numériques au trait a été assurée par Annie Bussière de l'UMR-CNRS Biogéosciences de l'Université de Bourgogne. Nous la remercions très chaleureusement de son travail qui a été compliqué par des changements de logiciel de dessin. La conception des figures au trait a été réalisée par GG. Les planches photographiques 1-4, 7-9 ont été faites par cet auteur à partir de ses documents, de ceux de Georges Demathieu pour le Trias, de Jacques Sciau pour le Bathonien et de Christian Gourrat pour le Tithonien de Coisia. Christian Montenat a produit les planches 5 et 6 sur l'Hettangien du Veillon. Ont plus spécialement contribué, par leurs informations, à la rédaction de certaines parties de ce travail: Marc Durand pour le Trias vosgien et celui des Pyrénées, Monique Vianey-Liaud pour le Trias du Gard et le suivi des découvertes languedociennes, Michel Lopez pour le Trias du Lodévois, Gilbert Bessonnat, Pascal Barrier pour l'Hettango-Sinémurien de Vendée, Jacques Sciau et Marc Bécaud pour le Trias de St-Affrique et le Jurassique moyen du Causse du Larzac, Alain Michelin pour l'Hettangien du Causse Comtal et Pierre Freytet pour la formation des traces. Jacques Garric a accepté de reprendre ses pinceaux pour représenter, avec le grand talent qu'on lui connaît, une partie des plages du Trias moyen bourguignon (fig. 37 A), à partir de la représentation de Sylvie Gand parue *in* Gand (1979d) et *in* Pomerol *et al.* (1980: 193). Nous les remercions toutes et tous aussi très chaleureusement. Il nous est agréable aussi de remercier très chaleureusement les deux critiques: le Pr. Félix Perez-Lorente et Anonyme qui ont relu avec beaucoup d'attention notre long manuscrit. Enfin nous aurons une pensée très émue pour Christian Gourrat trop tôt disparu. Il avait découvert, en 2004, le très beau site à pistes de Sauropodes de Coisia, dans le Jura (pl. 9).

Les auteurs remercient aussi très chaleureusement le Dr. Henri Cappetta, Rédacteur de *Palaeovertebrata*, qui a assuré avec minutie et efficacité l'édition de notre travail.

Quelques lieux de conservation des traces de pas de vertébrés, Musées et Universités.

Une enquête a été réalisée auprès des Universités (Univ.) et des Musées (MHN) pour recenser les traces de pas. Nous remercions vivement les Conservateurs ou les Chargés des collections suivants pour leur aimable réponse: Balme Christine (Parc du

Luberon), Berthet Didier (Lyon), Chabard Dominique (Autun), Cregut Evelyne (Avignon), Durand Claudie (Grenoble), Filipi Rosemarie (Bourges), Fouchet Stéphane (Lodève), Heil Jean-François (La Rochelle), Kling Roselyne (Strasbourg), Lange-Badré Brigitte (Luzech), Lastu Didier (Tours), Pénicaud Pierre (Clermont-Ferrand), Prieur Abel (Lyon), Rulleau Louis (St-Jean-des-Vignes), Taquet Philippe (Paris), Vimpère Jean (La Chaize-le-Vicomte). MHN = Musée d'Histoire naturelle.

Autun (71400), MHN, Bourgogne, Trias moyen, Coll. Gand, *Chirotherium barthii*, *Isochirotherium coureli*, *I. circademathieui*, *I. comblei*, *I. delicatum*, *Brachychirotherium circaparvum*, *B. pachydactylum* dont l'holotype, *B. tintanti*, *Synaptichnium priscum*, *S. argantobrivense* (holotype), *S. cameronensis*, *Sphingopus ferox*, *Rotodactylus velox* dont holotype, *R. lucasi* dont l'holotype, *R. rati*, *Rhynchosauroides petri*, *R. triangulus* dont l'holotype, *R. maximus* dont l'holotype, *Coelurosaurichnus perriauxi*, *C. sabinensis*, *C. palissy*, *Anchisauripus bibractensis*, *Circapalmichnus nectoux* dont l'holotype, près de 2000 spécimens répartis sur des dalles dont 5 surfaces à hyporeliefs provenant de la carrière de la Pissière (Autunois): AF1 = 16 m² laissé *in situ*, BF2 = 17, 24 m², CF2 = 6, 72 m², EF2 = 5, 12 m², EF3 = 6, 16 m². Soit 35 m² conservés au MHN; Autunois, Coll. MHN, *Sphingopus ferox*, 2 plaques, traces chirothéroïdes; Autunois, coll. Pacaud, *R. rati*.

Bourges (18000), MHN, Vendée, Talmont-Saint-Hilaire, Hettangien, *Grallator* sp., 2 spécimens

Cergy-Pontoise (95092), Centre Polytechnique St-Louis, Institut Géologique Albert de Lapparent (IGAL), Hettangien du Veillon (Vendée), coll. IGAL, *Batrachopus gilberti*, *Dahutherium* sp., *Grallator. olonensis*, *G. variabilis*, *G. maximus*, *Eubrontes veillonensis*, *Saltopoides igalensis*, *Talmontopus tersi*, *Anatopus palmatus*, holotypes et nombreux paratypes; Trias moyen du plateau du Daüs (Ardèche), coll. IGAL, *Chirotherium*, *Rhynchosauroides*, *Grallator* sp., *Dahutherium agilis*.

Clermont-Ferrand (63000), MHN Henri-Lecoq), Vendée, Veillon, Hettangien, coll. Rougeaud, *Grallator* sp. (1 sp.).

Dijon (21000), Bourgogne et Mont-d'Or-Lyonnais, Trias moyen, Centre des Sciences de la Terre, Coll. Georges, Germaine et Pierre Demathieu, *Chirotherium barthii*, *Isochirotherium coureli* dont l'holotype, *Brachychirotherium circaparvum* dont l'holotype, *B. lorteti*, *B. tintanti* dont l'holotype, *Synaptichnium priscum* dont l'holotype, *Sphingopus ferox* dont l'holotype, *R. rati* dont l'holotype, *Rhynchosauroides petri* dont l'holotype, *Furcapes nanus*, *Longipes planus*, *Paraophidichnium triassicus* (= 3 holotypes); Ardèche, Payzac, Trias supérieur (Carnien), *Coelurosaurichnus grancieri* dont l'holotype; Ardèche, Largentière, Trias moyen, galeries de mines, moulage, *I. felenci* (holotype), Provence, la Garonne près de Toulon (Var), *Chirotherium mediterraneum* (laissé sur place).

Figeac (46100), Quercy, Sinémurien, site protégé de 100 m², coll. Lange-Badré, *Eubrontes*, 50 spécimens formant 5 pistes.

Grammont-Soumont (34700), Prieuré S-Michel de Grammont, près de Lodève, Trias moyen (Anisien), Fozières, coll. particulière, plusieurs dalles à nombreux *Chirotherium barthii*, montrant les traces d'écailles

Grenoble (38816), Musée, le Veillon, Vendée, 2 *Grallator*

La Chaize-le-Vicomte (85310), Musée ornithologique, le Veillon, Hettangien, coll. Payraudeau, *Eubrontes veillonensis* (1 spécimen), *Grallator variabilis* (3 sp.), *Grallator maximus* (2 sp.) *Anomoepus* sp. (1 sp.);

Lodève (34700), MHN (Musée Fleury), Lodévois, Fozières, Trias moyen (Anisien), coll. MHN, *Chirotherium barthii*, *Brachychirotherium gallicum*, *Rotodactylus bessieri* dont l'holotype, *Rhynchosauroides lutevensis* dont l'holotype, nombreuses dalles totalisant des dizaines d'empreintes; d'autres dalles sont conservées dans les musée de Pézenas, à l'Univ. Claude Bernard de Lyon et à l'Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris; coll. Ellenberger, *Cynodontypus polytrix* (holotype); coll. MHN, Hettangien du Grézac, moulages d'*Eubrontes*; coll. Lapeyrie, *Grallator* sp.

Luzech (46140), Musée Ichnospace, Quercy, Tithonien de Crayssac, coll. Lange-Badré, *Brontopodus* sp., moulage de 80 m2; coll. Dutrieux, *Pteraichnus*; Gigouzac (46150 Catus), Tithonien, coll. Mangieu, *Brontopodus* sp., 5 spécimens sur un bloc

Lyon (69000). MHN, Trias moyen, Lyonnais, Mont-d'Or (Rhône) avec 1 *Chirotherium*, 1 *C. barthii* figuré in Demathieu (1974), coll. MHN; 1 *Chirotherium*em, coll. Fac Catholique de Lyon, 1 *Chirotherium* aff. *barthii*, coll. Demathieu; Trias moyen de Bourgogne, Vincelles (Saône-et-Loire), coll. MHN, 1 *Brachychirotherium lorteti* in Demathieu (1974), coll. MHN; Trias moyen de Fozières, Lodévois, *Chirotherium gallicum* et *Rhynchosaurides* sp., 1 dalle figurée in Demathieu (1974), coll. MHN; Trias, Lozanne, Rhône, 3 indéterminés, coll. Philippe Monier; étage et lieu indéterminés, 1 empreinte de pas de dinosaure Théropode. Centre Commun des Collections de Géologie de l'Université C. Bernard - Lyon1 (CGUCB-L1), Trias moyen, Lyonnais, Mont-d'Or (Rhône) avec *Cheirotherium* sp., coll. CGUCB-L1; 1 empreinte FSL 530184, 1 *Brachychirotherium* sp., 1 *Sphingopus ferox*, coll. Demathieu; 1 contre-empreinte FSL 530190, coll. Bourseau; Trias moyen, Chasselas, 2 traces FSL 530178, 2 traces FSL 530181, "Rynchosauridé": trace FSL 530185, Empreintes bifides FSL 530188; *Brachychirotherium*sp., *B. circaparvumtum*, *Rotodactylus rati*, *Isochirotherium* sp., coll. Demathieu; Trias moyen, Plateau d'Antully, Saône-et-Loire, 4 *Rotodactylus rati*, coll. Demathieu; Trias, France, 1 contre-empreinte de "Dinosaurien" FSL 530180 et de "Reptile" FSL 530179; Lias, Mont d'Or, Rhône, 2 contre-empreintes de "Dinosaure" sans n d'inventaire; Grands-Causses, Hettango-Sinémurien, 1 *Eubrontes* sp., 2 *Grallator sauclerensis*, 2 *Grallator minusculus*, coll. Sciau; Vendée, le Veillon, Hettangien, 3 *Grallator variabilis*, 3 *Eubrontes veillonensis*, 1 *Anomoepus* sp., coll. CGUCB-L1; Crayssac, Quercy, Tithonien, 1 trace de pas *Pteraichnus* + 1 piste, coll. CGUCB-L1; France, Jurassique, trace de Dinosaure FSL 530366.

Millau (12100), Musée, les Grands-Causses, Hettango-Sinémurien, coll. Sciau (cf. Demathieu *et al.* 2002 pour connaître les sites), *Batrachopus deweyi*, *Grallator variabilis*, *G. sauclerensis* dont l'holotype, *G. lescurei*, *G. minusculus*, *Dilophosauripus williamsi*, *Eubrontes giganteus*, cf. *Moraesichnium*, *Ornithopus fabrei* dont l'holotype, plusieurs dizaines d'exemplaires en plus.

Paris (75000), Muséum national d'H N, Lodévois, Fozières, nombreuses dalles à

Chirotherium barthii.

Privas (07000), Musée de l'Ardèche méridionale, Trias moyen, Aubenas, Lazuel, coll. MAM, 2 grands moulages d'une surface à *Chirotherium barthii*, totalisant environ 10 m².

La Rochelle (17000), Muséum d' H N de La Rochelle, Hettangien, *Grallator variabilis*, 2 spécimens; *Eubrontes veillonensis*, 1 spécimen.

Tours (37000), MHNT, région "Centre", Trias, coll. Tellier-Shouver, *Anchisauripus*, 2 spécimens

Toulouse (31000), MHN: Trias, Saint-Privat (34700), Coll. Reboul, *Brachychirotherium*, *Chirotherium barthii*, 3 spécimens; Autunois, Coll. Reboul, *Brachychirotherium*, 1 spécimen, Lodève (34700), Coll. Université Paul-Sabatier (UPS), *Brachychirotherium* sp et *B. gallicum*; Lodévois, Coll. MHNT, *Chirotherium*, *Rotodactylus*, 2 spécimens; *C. barthii*; origine non précisée, Coll. MHNT, trace théromorphoïdes, 1 spécimen; Lias: Sauclières (12230), Coll. MHNT, *Grallator* sp. 1 spécimen, *G. sauclierensis*. L'inventaire des différentes collections contenant des empreintes de pas récoltées dans l'Hettangien du Veillon a paru in J. M. Viaud, 2003, Le Naturaliste Vendéen, 3 : 101-103.

Collections particulières.

Brenier Laure (Chaumont, 52000), Trias moyen, Autunois, *B. pachydactylum*, *R. rati* sur dalle d'un m²,

Grancier Max (Payzac, 07230), Trias supérieur (Carnien), *Coelurosaurichnus grancieri*, 200 dalles totalisant quelques pistes et des dizaines de traces, *Grallator* sp. sur 3 blocs, ensemble de quelques m²; Norien local, *Grallator* sp.

Reynard Pierre (Verzé, 71960), Bourgogne, Mâconnais, Trias moyen, site de Rampon, coll. Reynard, *Chirotherium* sp. *C. barthii*, *Isochirotherium coureli*, *Brachychirotherium* cf. *circaparvum*, *Synaptichnium* sp., *Sphingopus*, *Rhynchosauroides*, *Coelurosaurichnus*, *Rotodactylus*, traces dinosauroïdes et théromorphoïdes, 57 spécimens

Picaud Jeannot et Colette (La Gironnette, Corgnac/isle 24800), Périgord Vert, Hettango-Sinémurien, 1 longue piste de Thyréophore, *Grallator variabilis*, *Grallator maximus*, *Eubrontes* sp.; plus d'une centaine d'ichnites.

Sciau Jacques, (Millau, 12100), les Grands-Causses, Hettango-Sinémurien, coll. Sciau (cf. Demathieu et al. 2002 pour connaître les sites), *Batrachopus deweyi*, *Grallator variabilis*, *G. sauclierensis* dont l'holotype, *G. lescurei*, *G. minusculus*, *Dilophosauripus williamsi*, *Eubrontes giganteus*, cf. *Moraesichnium*, *Ornithopus fabrei* dont l'holotype, plusieurs dizaines d'exemplaires en plus; dépôt de spécimens au musée de Millau (cf. supra).

Vérolet Michel (Saint-Julien-de-Serre, près d'Aubenas), une grande surface à *Grallator* et *Otozoum* à l'étude.

BIBLIOGRAPHIE

- ACCARIE, H., BEAUDOIN, B., DEJAX, J., FRIES, G., MICHARD, J. G. & TAQUET, P. 1995. — Découverte d'un Dinosauré Théropode nouveau (*Genusaurus sisteronis* n. g., n. sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaurienne. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 320, Iia: 327-334.
- ADLOFF, M. C. & DOUBINGER, J. 1979. — Etude palynologique dans le Mésozoïque de base de la bordure NE du Massif Central français. 7ème réunion annuelle des Sciences de la terre, Lyon 1979, *Soc. géol. Fr.*: 1 p.
- ADLOFF, M. C., DOUBINGER, J. & TAUGOURDEAU, J. 1984. — Trias, Palynologie. In DEBRAND-PASSARD, S., COURBOULEIX, S. & LIENHARDT, M.-J., Synthèse Géologique du Sud-Est de la France : Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 126: 1: 68, 400 fig.
- ALABOUVETTE, B., ARRONDEAU, J. P., AUBAGUE, M., BODEUR, Y., DUBOIS, P., MATTEI, J., PALOC, H. & RANÇON, J. Ph. 1988. — Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 du Caylar, *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*: 63 p.
- ALABOUVETTE, B., AUBAGUE, M., BAMBIER, A., FEIST, R. & PALOC, H. 1982. — Notice explicative de la feuille de Lodève à 1/50 000. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 26, 43: 52 p.
- ALABOUVETTE, B., BODEUR, Y., MATTEI, J., LOPEZ, M., RANÇON, J. P. & PALOC, H. 1987. — Carte géologique de la France à 1/50000, feuille du Caylar. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- ALABOUVETTE, B., BURG, J.-P., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., LEYRELOUP, A.-F. & DELOR, C.-P. 1989. — Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de Rodez. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 47 p.
- ALLAIN, R. & TAQUET, P. 2000. — A new genus of Dromaeosauridae (Dinosauria, Theropoda) from the upper Cretaceous of France. *J. Vert. Pal.*, 20, 2: 404-407.
- APPIA-LAMACHE, 1984. — Le Trias évaporitique du Sud-Est de la France, du bassin profond salifère à la bordure cévenole détritique et sulfatée (Largentière, Lodévois). *Thèse de 3ème cycle, Univ. Paris-Sud Orsay*: 193 p., 52 fig.
- ARCELIN, A. 1881. — Explication de la carte géologique des deux cantons de Mâcon (Nord et Sud). *Ann. Acad. de Mâcon*, 2, 3: 138-352, 2 tabl
- ARRONDEAU, J.-P. 1982. — Etude sédimentologique du Lias inférieur carbonaté du seuil caussenard et de ses abords (Languedoc). *Thèse 3ème cycle, Inst. Sc. Nat. Univ. Nantes*: 230 p., 128 fig., 11 pl.
- ASTRUC, J.-G. 1986. Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de Puy-L'Évêque. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*: 38 p.
- AUBAGUE, G. M., COUREL, L., FINELLE, J.-C., MACQUAR, J.-C. & RECROIX, F. 1984. Causses. In DEBRAND-PASSARD, S., COURBOULEIX, S. & LIENHARDT, M. J. 1984. — Synthèse Géologique du Sud-Est de la France: Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 126: 1: 91-92.
- AUBAGUE, M., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., L'HOMER, A. & MICHARD, A.-G. 1979a. — La sédimentation liasique carbonatée du bassin caussenard. In la sédimentation du Jurassique W-Européen, *Publ. Spéc., I, Ass. Séd. Fr.*, 1: 227-234, 2 fig.
- AUBAGUE, M., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., L'HOMER, A. et MICHARD, A.-G. 1979b. — Analyse de la la sédimentation liasique carbonatée du bassin caussenard. In la sédimentation du Jurassique W-Européen, *Publ. spéciale n° 1, Ass. Séd. Fr.*, 1: 235-245, 7 fig.

- AUBAGUE, M., PROUHET, J. P., & SLANSKY, M. 1966. — Caractérisation des milieux de sédimentation et recherches de nouveaux sites Pb-Zn dans la zone caussenarde. *Bull. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 1: 87-112, 11 pl.
- AVANZINI, M. 1995. — Impronte di sauropodi nel Giurassico inferiore del Becco di Filadonna (Piattaforma di Trento- Italia settentrionale). *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Geologica*, 72: 117-122, 8 fig.
- AVANZINI, M. 2002. — Dinosauriomorph tracks from the Middle Triassic (Anisian) of the Southern Alps (Valle di Non-Italy). *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, 41, 1: 37-40, 2 fig.
- AVANZINI, M. & LEONARDI, G. 2002. — *Isochirotherium inferni* ichnosp.n. in the Illyrian (Late Anisian, Middle Triassic) of Adige Valley (Bolzano-Italy). *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, 41, 1: 41-50, 8 fig. 1 tabl.
- AVANZINI, M. & LOCKLEY, M. 2002. — Middle Triassic archosaur population structure: interpretation based on *Isochirotherium delicatum* fossil footprints (Southern Alps, Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 185: 391-402, 6 fig.
- AVRIL, G. 1989. — Paléogéographie et paléoenvironnements de dépôt du Trias détritique du Sud des Alpes françaises. Partie orientale du "bassin" du Sud-Est. *Thèse Univ. Nancy I*: 225 p. 81 fig., 5 pl.
- BAIRD, D. 1954. — "*Chirotherium lulli*": a Pseudosuchian Reptile from New-Jersey. *In Mus. Comp. Zool. Bull.*, 5, 2, 4: 164-192, 2 pl.
- BAIRD, D. 1957. — Triassic Reptile footprint faunules from Milford, New Jersey. *Bull. Mus. Comparative Zoology*, 117, 5: 449-550, 9 fig., 2 pl. 3 tabl.
- BARRIER, P. & MONTENAT, C. 2002. — Le paléoeustuaire infraliasique du Veillon (Vendée). *In Les sites à traces de pas de Vertébrés vers la limite Trias-Jurassique. Journées d'étude, 28-29 mars 2002, Talmont-Saint-Hilaire, résumés (inédit): p. 8.*
- BENTON, M. J. 1985. — Classification and Phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool. J. Linn. Soc.* 84: 97-164.
- BENTON, M. J. 2004. — Origin and relationships of Dinosauria. *In D. B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmólska (eds), The Dinosauria*, 2nd edition, University of California Press, Berkeley: 7-24.
- BERNIER, P. 1984. — Les formations carbonatées du Kimméridgien et du Portlandien dans le Jura Méridional. Stratigraphie, Micropaléontologie, Sédimentologie. *Documents Univ. Lyon*, 92: 1-103
- BERNIER, P., BARALE, G., BOURSEAU, J-P., BUFFETAUT, E., DEMATHIEU, G., GAILLARD, C., GALL, J-C & WENZ, S. 1982. — Trace nouvelle de locomotion de Chélonien et figures d'émersion associées dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France). *Geobios*, 15, 4: 447-467, 5 fig., 1 tabl., 3 pl.
- BERNIER, P., BARALE, G., BOURSEAU, J-P., BUFFETAUT, E., DEMATHIEU, G., GAILLARD, C., GALL, J-C & WENZ, S. 1984. — Découverte de pistes de Dinosaures sauteurs dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France). Implications paléocéologiques. *Geobios*, Mém. spécial, 8 : 177-185, 4 fig., 4 tabl. 1 pl.
- BESSONNAT, G. 1998. — La Vendée littorale méridionale. Géologie, flore, faune. Centre d'Etude Naturaliste du Talmondaïs, *CENT édit.*, 1-120.
- BESSONNAT, G., LAPPARENT, A.-F. (de), MONTENAT, C., & TERS, M. 1965. — Découverte de nombreuses empreintes de pas de reptiles dans le Lias inférieur de la côte de Vendée. *C. R. Acad. Sc. Paris.*, 260, p. 5324-5326.
- BEURLIN, K. 1950. — Neue Fährtenfunde aus der Fränkischen Trias. *Neues Jahrbuch Monatshefte* : 308-320.
- BLANC, A. 1962. — Empreintes de pas sur le grès d'Ailhon (Ardèche). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 10: 316-317, 1 fig..

- BODEUR, Y., ALABOUVETTE, B., MATTEI, J., LOPEZ, M., RANÇON, J-Ph. & PALOC, H. 1977. — Carte géologique de la France à 1/ 50 000 Le Caylar n° 962. *Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- BOGDANOFF, S., DONNOT, M. & ELLENBERGER, F. 1984. — Notice explicative à de la feuille à 1/80 000 de Bédarieux. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*: 105 p., 17 fig. 4 pl.
- BONAPARTE, J. 1993. — Les Dinosauriens d'Amérique du Sud. *In* Les Dinosauriens, BUFFETAUT, E. éd., *Dossiers pour la Science*, Paris : 37-43, 10 fig.
- BORDET, P. 1950. — Le Dôme permien de Barrot (Alpes maritimes) et son auréole de terrains secondaires. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.* 48, 228: 51-89.
- BOURQUIN, S., POLI, E., DURAND, M. & COUREL, L. 1995. — Stratigraphie des évaporites du Trias français. Exemple de séquences de dépôt de séries carniennes et leur cadre morpho-structural. *Bull. Soc. géol. France*, 166, 5 : 493-505, 5 fig.
- BOUSQUET, J-C. & VIANEY-LIAUD, M. 2001. — *Dinosauriens et autres reptiles du Languedoc*. Les Presses du Languedoc : 119 p, 85 fig. 170 photos.
- BROIN, F. (de), BUFFETAUT, E., CAPPETTA, H., KEROURIO, P., KOENIGUER, J. C., RUSSELL, D., SECRETAN, S., SIGOGNEAU-RUSSELL, D., TAQUET, P. & WENZ, S. 1980. — Nouvelles découvertes de Vertébrés Maastrichtiens dans le gisement de Fox-Amphoux (Var). *8ème réunion annuelle Sc. Terre. Marseille*. 21-23 février 1980. 68.
- BROUDER, P., GÈZE, B., MACQUAR, J. C., & PALOC. 1977. — Notice explicative de la carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Meyrueis. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*: 29 p.
- BRUN, P. (de) & MARCELLIN, P. 1934. — Etude stratigraphique des Petits Causses des environs de Florac (Lozère). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 76: 377-489.
- BUFFARD, R., DEMATHIEU, G & DEMATHIEU, P. 1969. — Mise en évidence de deux niveaux bien individualisés à empreintes théromorphoïes, lacertoïdes et crocodiloïdes dans le Grès Bigarré de Haute-Saône. *Ann. Sci. Univ. Besançon*: 13-19, 5 fig., 1 pl.
- BUFFETAUT, E. 1995. — *Dinosauriens de France*. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la Source*: 144 p., 129 fig.
- BURG, J-P., ALABOUVETTE, B., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., LEYRELOUP, A. F., MENESSIER, G., ROMNEY, BOURGES, F., SIMON-COINÇON, R. & RODRIGUEZ, S. 1992. — Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Rieupeyroux. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la Source*.
- BURG, J-P., ALABOUVETTE, B., ASTRUC, J. G., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., LEYRELOUP, A. F. & VAUTRELLE, C. 1992. — Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Rieupeyroux. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la Source*: 69 p.
- CALVET, F., SOLÉ de PORTA, N & SALVANY, J. M. 1993. — Cronoestratigrafia (Palinologia) del Triasico Sudpirenaico y del Pirineo Vasco-Cantabrico. *Acta Geol. Hisp.*, 28: 33-48
- CARROL, R. L. 1988. — *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Company edit., New-York: 698 p, 700 fig.
- CASAMIQUELA, R. M., DEMATHIEU, G. R., HAUBOLD, H., LEONARDI, G. & SARJEANT, W. A. S. 1987. — *Glossary and Manual of tetrapod footprint Palaeoichnology*, Ministério das minas e energia, Léonardi Edit., 75 p., 19 pl.; Brasilia.
- CHARCOSSET, P., COMBES, P-J., PEYBERNÈS, B. CISZAK, R. & LOPEZ, M. 2000. — Pedogenetic and karstic features at the boundaries of Bathonian depositional sequences in the Grands Causses area (Southern France): stratigraphic implications. *Jour. Sed. Research*, 70, 1: 255-264, 12 fig.
- CHARLES, R. P. 1949. — Note sur la présence de *Chirotherium* près de Solliès-Ville (Var). *C. R. Soc. Etud. Paléontol. Paléoéthnol. Provence, Marseille*: 10-12

- CHRISTOL, L. 1945. — Un *Cheirotherium* dans les Grés bigarrés de Moselle. *Bull. Soc. géol. Fr.*: 197-198, 1 fig.
- COLBERT, E. H. 1970. — A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *Am. Mus. Novitates*, 2405: 39 p.
- CORROY, G. 1928. — Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias lorrain. *Ann. Paléont.*, 17: 58 p, 15 pl.
- COUREL, L. 1970. — Trias et Rhétien de la bordure nord et est du Massif Central français. Modalités de la transgression mésozoïque. *Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Dijon*, 3 tomes: 666 p.
- COUREL, L. 1973. — Modalités de la transgression mésozoïque : Trias et Rhétien de la bordure nord et est du Massif Central français. *Mém. Soc. Géol. France*, 52, 6-15, 118: 152 p., 30 fig., 8 pl.
- COUREL, L., ADLOFF, J., APPIA, C., AUBAGUE, M., BARFETY, J. C., BAUD, A., BOUQUET, G., BUSSON, G., CONTINI, D., DEMATHIEU, G., DOUBINGER, J., DUBOIS, P., DURAND, M., ELMI, S., FINELLE, J.C., GLINTZBOECKEL, C., GOGUEL, J., GRAUVOGEL-STAMM, L., LEMOINE, M., LIENHARDT, M. J., MEGARD-GALLI, J., MACQUAR, J. C., RECROIX, F., REES, G. K., RICOUR, J., TAUGOURDEAU, J., THIBIEROZ, J. & ZANINETTI, L. 1984a. — Trias, Description régionales. In DEBRAND-PASSARD, S., COURBOULEIX, S. & LIENHARDT, M. J. *In Synthèse Géologique du Sud-Est de la France : Stratigraphie et Paléogéographie. Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 125, 1: 69-118.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G. 1976. — Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les Grès triasiques de Largentière Ardèche, France. *Palaeontographica*, 151: 194-216, 8 fig. 4 pl. 6 tabl.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G. 1984. — Les inversions de relief dans les traces fossiles; leur signification. *109ème Cong. Natl. Soc. savantes, Dijon*: 373-383, 2 fig., 6 pl.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G. 2000. — Une nouvelle ichnoespèce *Coelurosaurichnus grancieri* du Trias supérieur de l'Ardèche; France. *Geodiversitas*, 22, 1 : 35-45, 5 fig. 1 tabl.
- COUREL, L., DEMATHIEU, G & BUFFARD, R. 1968. — Empreintes de pas de vertébrés et stratigraphie du Trias. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, 10: 275-281, 2 tabl., 1 pl.
- COUREL, L., DEMATHIEU, G & GALL, J-C. 1979. — Figures sédimentaires et traces d'origine biologique du Trias moyen de la bordure orientale du Massif Central. Significations sédimentologique et paléoécologique. *Geobios*, 12, 3: 379-397, 2 fig., 5 pl.
- COUREL, L., DEMATHIEU, G & GAND, G. 1982. — Contribution apportée par l'ichnologie à quelques disciplines de la Géologie. *Mém. Inst. Sc. Terre, Univ. Dijon.*, 7, 313-326, 7 fig.
- COUREL, L., DURAND, M. & LIENHARDT, M-J. 1984. — Paléogéographie. In Synthèse Géologique du Sud-Est de la France : Stratigraphie et Paléogéographie. *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 125: 101-104.
- COUREL, L., POLI, E., VANNIER, F., LE STRAT, P., BAUD, A. & JACQUIN, T. 1998. — Sequence stratigraphy along a triassic transect on the Western peritethyan margin in Ardèche (SE France basin): correlations with subalpine and germanic realms. In Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of Europeans Basins. *SEPM, Soc. Sed. Geol. Spec. Public.*, 60: 691-700, 5 fig.
- CUBAYNES, R., FAURE, P. H., HANTZPERGUE, P., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., PELISSIE, T., & REY, J. 1987. — Le jurassique du Quercy. *Strata*, 2, 7: 1-159.
- CUBAYNES, R., FAURE, P., HANTZPERGUE, P., PÉLISSIE, T & REY, J. 1989. — Le Jurassique du Quercy: unités lithostratigraphiques, stratigraphie et organisation séquentielle, évolution sédimentaire. *Géologie de la France*, 3: 33-62.
- CULA, P. 1987. — Les Grés de la série inférieure du Trias ardéchois. Essai de dynamique sédimentaire, environnements fluviaux à sursalés. *Thèse de 3ème cycle, Univ. Bourgogne, CST, (Dijon inédit)*: 246 p.

- CUNY, G. 1993. — Les premiers Dinosaures. In les Dinosaures, BUFFETAUT, E. édit, *Dossiers pour la Science*, Paris: 42-43.
- CUNY, G. 2000. — La transition Trias-Jurassique. In la valse des espèces, *Dossier pour la Science*, Paris : 60-65.
- CZERKAS, S.-J. & CZERKAS, S. A. 1990. — *Les Dinosaures*. Ed. Atlas Paris: 247 p., 180 fig.
- DALLA VECCHIA, F. H., TUNIS, G., VENTURINI, S & TARLAO, A. 2001. — Dinosaur track sites in the upper Cenomanian (Late Cretaceous) of Istrian (Croatian). *Boll. Soc. Pal. Italiana*, 40 (1) 25-53, 1 pl., 21 fig.
- DAUBRÉE, E. 1857. — Découverte de traces de pattes de quadrupèdes dans le grès Bigarré de Saint-Valbert près de Luxeuil (Haute Saône). *C. R. Acad. Sc.* 45, 17: 646-648.
- DAUBRÉE, E. 1858a. — Découverte de traces de pattes de quadrupèdes dans le grès Bigarré de Saint-Valbert près de Luxeuil (Haute Saône). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 2, 15 : 218-221
- DAUBRÉE, E. 1858b. — Découverte de traces de pattes de quadrupèdes dans le grès Bigarré de Saint-Valbert près de Luxeuil (Haute Saône). *Mém. Soc. Sc. Nat. Strasbourg*, 5, 1: 3p.
- DEBRAND-PASSARD, S. & COURBOULEIX, S. 1984. — *Synthèse Géologique du Sud-Est de la France: Atlas*. Mém. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la Source, 126, 2, 65 fig.
- DELAFOND, M. 1889. — Le bassin houiller permien d'Autun et d'Epinac: Stratigraphie. *Etudes des gîtes minéraux de la France*, Paris, 1: 125 p. 29 fig.
- DELAFOND, M. & MICHEL-LÉVY, A. 1885. — Carte géologique détaillée à 1/80.000, feuille de Mâcon. *Minist. Industrie, Serv. carte géol.*, Paris.
- DEMATHIEU, G. 1966. — *Rhynchosauroides petri* et *Sphingopus ferox*. Nouvelles empreintes de Reptiles des grès triasiques de la bordure Nord-Est du Massif Central. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 263: 483-486,
- DEMATHIEU, G. 1967a. — Nouvelles empreintes de vertébrés triasiques dans l'Autunois. *Bull. Soc. His. nat. Autun*, 44, 11-15, 3 fig.
- DEMATHIEU, G. 1967b. — Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. Essai de Paléontologie descriptive et quantitative. *Thèse Univ. Dijon* (inédit): 336 p., 76 fig., 14 pl.
- DEMATHIEU, G. 1970. — Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. *Cahiers Paléont., C. N. R. S., Paris*: 291 p., 76 fig., 3 tabl., 8 pl.
- DEMATHIEU, G. 1971. — Cinq nouvelles espèces d'empreintes de Reptiles du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 272 : 812-814.
- DEMATHIEU, G. 1974. — Les dalles à empreintes de pas de Reptiles du muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. *Nouv. Arch. Mus. Nat. Lyon*, 12: 5-12, 2 fig., 1 pl.
- DEMATHIEU, G. 1977. — Des Microvertébrés dans le Trias Moyen du Lyonnais et du Mâconnais révélés par leurs empreintes; signification paléoécologique. *Geobios*, 10: 351-367, 4 fig., 7 tabl. 2 pl.
- DEMATHIEU, G. 1984. — Une ichnofaune du Trias moyen du bassin de Lodève (Hérault, France). *Ann. Paléont.*, 70: 247-273, 2 fig., 6 tabl., 3 pl.
- DEMATHIEU, G. 1985. — Trace fossil assemblages in Middle Triassic marginal marine deposits. Eastern border of the Massif Central, France. In Curran H. A. (ed.), *Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments*, *Soc. of Economic. Paleont., Miner., spec. publ., Tulsa*, 35: 53-65, 5 fig., 6 tabl. 2 pl.
- DEMATHIEU, G. R. 1989. — Appearance of the first Dinosaur Tracks in the French Middle Triassic and their probable significance. In *Dinosaur Tracks and Traces*, ed. Gillette & Lockley, *Cambridge Univ. Press* : 201-207, 9 fig.
- DEMATHIEU, G. 1990. — Problems in discrimination of tridactyl dinosaur footprints, exemplified by

- the Hettangian trackways, The Causses, France. *Ichnos*, 1, pp. 97-110, 9 fig., 2 tabl.
- DEMATHIEU, G. 1998. — La pertinence des statistiques dans l'ichnotaxonomie des vertébrés. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 160: 13-26, 5 fig.
- DEMATHIEU, G., COUREL, L. & DURAND, M. 1984. — Paléoichnologie des vertébrés. In DEBRAND-PASSARD, S., COURBOULEIX, S. & LIENHARDT, M. J. Synthèse Géologique du Sud-Est de la France : Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 126, 1: 63-64.
- DEMATHIEU, G. & DURAND, M. 1975. — A propos de quelques traces de pas et figures sédimentaires dans le Buntsandstein Supérieur du Sud-Ouest des Vosges. *Bull. Acad. Soc. Lorraines des Sciences*, 14, 1 : 23-36, 3 fig., 1 pl.
- DEMATHIEU, G. & DURAND, M. 1991. — Les traces de pas de Tétrapodes dans le Trias détritique du Var et des Alpes-Maritimes (France). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 4, 13, 1-2 : 115-133, 4 fig., 2 tabl., 2 pl.
- DEMATHIEU, G. R. & GAND, G. 1972a. — *Coelurosaurichnus perriauxi*, empreinte dinosauroïde nouvelle du Plateau d'Anthully. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 62: 2-3, 2 fig..
- DEMATHIEU, G. R. & GAND, G. 1972b. — Les pistes dinosauroïdes du Trias moyen du Plateau d'Antully et leur signification paléozoologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 62: 4-18, 3 fig., 2 tabl.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. 1973. — Deux espèces ichnologiques nouvelles des Grès à Empreintes du Trias du Plateau d'Antully. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 67: 11-26, 6 tabl., 4 pl.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. 1974. — Une nouvelle espèce du genre *Rotodactylus* découverte dans les Grès du Trias moyen du Plateau d'Antully: *Rotodactylus velox*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 72: 9-23, 9 fig., 3 tabl., 1 ph.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. 1981a. — Palichnologie : interprétation paléoécologique de traces d'origine biologique et mécanique observées dans la carrière triasique de Pont d'Argent, (Saône-et-Loire, France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 98: 3-22, 23 fig., 10 tabl.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. 1981b. — Palichnologie : interprétation paléoécologique de traces d'origine biologique et mécanique observées dans la carrière triasique de Pont d'Argent, (Saône-et-Loire, France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 99: 19-34, 10 pl.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. 1986. — Palichnologie : Interprétation paléoécologique de traces d'origine mécanique et biologique observées dans la carrière triasique de Saint-Vérand. (Saône-et-Loire, France). *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 119: 7-30, 5 fig., 3 pl.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. 2003b. — Signification des aires à empreintes de pas de vertébrés des Grands-Causses (Biologie et Physiologie). *Le Naturaliste Vendéen*, 3: 55-58, 2 fig..
- DEMATHIEU, G., GAND, G., SCIAU, J. & FREYTET, P. 2002. — Les traces de Dinosaures et autres Archosaures du Lias inférieur des Grands Causses, Sud de la France. *Palaeovertebrata*, 31, 1-4, 143 p., 69 fig., 30 tabl., 20 pl.
- DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. 1972. — Stratigraphische Aussagen der Tetrapodenfährten aus der terrestrischen Trias Europas. In *Sonderdruck aus Geologie, Berlin*, 7: 802-836, 8 fig.
- DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. 1974. — Evolution und Lebensgemeinschaft terrestrischer Tetrapodenden nach ihren Fährten in der Trias.). *Freib. Forsch.*, C, 298 : 51-71, 12 fig.
- DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. 1978. — Du problème de l'origine des Dinosauriens d'après les données de l'ichnologie du Trias. *Geobios*, 11, 3: 409-412.
- DEMATHIEU, G., RAMOS, A. & SOPEÑA, A. 1978. — La Fauna Icnologica del Triasico del extremo noroccidental de la Cordillera Iberica (Prov. de Guadalajara). *Estudios geol.*, 34: 175-186, 9 fig..

- DEMATHIEU, G. & SAMAMA J. C. 1968. — Les empreintes de pas fossiles des grés triasiques de la mine de Largentière. *Bull. Sc. Bourgogne*, 348-367, 10 fig., 3 pl. 1 tabl.
- DEMATHIEU, G. & OOSTERINK, H. W. 1983. — Die Reptilienfährten aus der Mitteltrias der Niederlande. *Ned. Geol. Vereniging, Staringia*, 7: 52 p., 56 fig.
- DEMATHIEU, G. R. & SCIAU, J. 1992. — Des pistes de dinosaures et de crocodiliens dans les dolomies de l'Hettangien du Causse du Larzac. *C. R. Acad. Sci., Paris* : 315, II: 1561-1566, 3 fig.
- DEMATHIEU, G. R. & SCIAU, J. 1995. — L'ichnofaune hettangienne d'Archosauriens de Sauclières, Aveyron, France. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 151: 5-46, 18 fig., 3 tabl., 9 pl.
- DEMATHIEU, G. R. & SCIAU J., 1999. — De grandes empreintes de pas de Dinosaures dans l'Hettangien de Peyre (Aveyron, France). *Geobios*, 32, 4: 609-616, 3 fig., 2 tabl.
- DEMATHIEU, G. R. & WRIGHT, R. V. S. 1988. — A new approach to the discrimination of chirotherioid ichnospecies by means of multivariate statistics. Triassic eastern border of the French Massif Central. *Geobios*, 21, 6: 729-739, 5 fig., 3 tabl.
- DEPECHE, F. 1967. — Etude stratigraphique et micropaléontologique du Jurassique inférieur et moyen des Causses du Quercy, région de Cajarc (Lot). *Thèse 3e cycle, Univ. Paris*, 147 p..
- DERCOURT, J., RICOU, L. E. & VRIELYNCK, B. Eds. 1993. — *Tethys Palaeoenvironment Maps*. Gauthier-Villars, Paris : 307 p
- DIEZ, J. B. 2000. — Geologia y paleobotanica de la Facies Buntsandstein en la Rama Aragonesa de la Cordillera Iberica. Implicaciones bioestratigraficas en el Peritethys Occidental. PhD thesis, *Univ. Zaragoza/ Univ. P et M Curie, Paris VI*, 6: 424 p.
- DOLLÉ, P., LAPPARENT, A.F (de), & MONTENAT, C. 1970. — Sur une dalle à empreintes de pas lacertoïdes du houiller du bassin du Nord-Pas-de-Calais. *Ann. Soc. Géol. Nord*, 40, 2, 63-68, 2 fig.
- DOLLO, L. 1883. — Les allures des Iguanodons d'après les empreintes des pieds et de la queue. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, II: 14 p., 12 fig., 1 pl.
- DOUBINGER, J. & ADLOFF, M. C. 1977. — Etudes palynologiques dans la bordure du Sud-Est du Massif Central français (bassin de Largentière, Ardèche). *Sc. Géol. Bull.* 30, 1: 59-74, 2 fig., 2 tabl., 3 pl.
- DOUBINGER, J. & ADLOFF, M. C. 1981. — Précisions palynologiques sur l'âge Anisien moyen du gisement à plantes du Trias des Lavarèdes (SE de Lodève, Sud de la France). *Sci. Géol. Bull.*, 34, 4: 239-242, 1 tabl.
- DOUBINGER, J. & CHEYLAN, G. 1964. — Sur un gisement à plantes du Trias de Lodève. *C. R. sommaire Soc. géol. Fr.*: 399-401, 1 fig.
- DUNCAN, H. 1828. — An Account of the Tracks and Footmarks of Animals found impressed on Sandstone in the quarry of Corncockle Muir in Dumfriesshire. *Trans. Royal. Soc. Edinburgh*, 11, 1: 194-209
- DURAND, M. & JURAIN, G. 1969. — Eléments paléontologiques nouveaux du Trias des Vosges méridionales. *C. R. Acad. Sci.*, 269 D: 1047-1049.
- DURAND, M., MEYER R. & AVRIL G. 1988. — Le Trias détritique de Provence du dôme de Barrot et du Mercantour. *Ass. Séd. Fr.*, 8: 135 p., 78 fig.
- DUTUIT, J-M. & OUAZZOU, A. 1980. — Découverte d'une piste de Dinosaur Sauropode sur le site d'empreintes de Demnat (Haut-Atlas marocain). *Mém. Soc. géol. Fr.*, 139: 95-102, 3 fig., 2 pl.
- ELLENBERGER, P. 1965. — Découverte de pistes de vertébrés dans le Permien, le Trias et le Lias inférieur, aux abords de Toulon (Var) et d'Anduze (Gard). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 260, 9: 5856-5860, 1 fig.
- ELLENBERGER, P. 1972. — Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias : les types de Stormberg d'Afrique du Sud, 2ème partie : le Stormbeg supérieur-I. Le biome de la zone B/1 ou

- niveau de Moyeni : ses biocénoses. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier : 170 p, 143 fig., 28 pl.
- ELLENBERGER, P. 1974. — Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias: les types de Stormberg d'Afrique du Sud (II ème partie : le Stormberg supérieur). *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier: 142 p., 49 pl.
- ELLENBERGER, P. 1976. — Une piste avec traces de soies épaisses dans le Trias inférieur à moyen de Lodève (Hérault, France): *Cynodontipus polythrix* nov. gen., nov. sp.; Les Cynodontes en France. *Geobios*, 9, 6: 769-787, 5 pl.
- ELLENBERGER, P. 1983. — *Ptenopodicnus demathieuorum* nov. gen., nov. sp. :piste d'un ancêtre probable des oiseaux dans le Trias moyen basal de Pont d'Argent (Saône-et-Loire, France). C. R. 108ème Cong. Natl. Soc. Savantes, Grenoble, *C.T.H.S, Sc. Terre*, 2, 1: 7-18, 3 fig.
- ELLENBERGER, F., ELLENBERGER, P. & GINSBURG, L. 1970. — Les Dinosaures du Trias et du Lias en France et en Afrique du Sud d'après les pistes qu'ils ont laissées. *Bul. Soc. géol. Fr.*, 7, 22: 151-159, 3 fig.
- ELLENBERGER, F & FUCHS, Y. 1965. — Sur la présence de pistes de vertébrés dans le Lotharingien de la région de Séverac-le-Château (Aveyron). *C. R. sommaire S. G. F*, 39-40, 1 fig.
- ELMI, S. 1984. — Jurassique moyen: Dogger. In DEBRAND-PASSARD, S., COURBOULEIX, S. & LIENHARDT, M. J. Synthèse Géologique du Sud-Est de la France: Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 126, 1: 177-221, 32 fig.
- ENAY, R. (coordonnateur) 1984. — Jurassique supérieur: Malm. In DEBRAND-PASSARD, S., COURBOULEIX, S. & LIENHARDT, M. J. Synthèse Géologique du Sud-Est de la France: Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 126, 1, 223-286, 48 fig.
- EZQUERRA, R. 2000. — Sur l'habilité natatoire des grands chéloniens du Kimméridgien de Cerin (Ain, France). Mémoire de maîtrise (inédit), UMR Paléoenvironnements et Paléobiosphère du CNRS. *Univ. Claude Bernard Lyon I*: 1-25.
- EZQUERRA, R. 2001. — Rôle des Reptiles dans l'écosystème littoral de Cerin (Kimméridgien): approche paléoichnologique. Mémoire de DEA (inédit): UMR Paléoenvironnements et Paléobiosphère du CNRS. *Univ. Claude Bernard Lyon I*: 1-50.
- FARLOW, J. O. 1989. — Ostrich Footprints and trackways: Implications for Dinosaur Ichnology. In *Dinosaurs tracks and traces*, Gillette and Lockley eds, *Cambridge University*: 243-248, 4 fig.
- FARLOW, J. O. 1992. — Sauropod track and trackmakers: integrating the ichnological and skeleton records. *Zubía*, Logroño, 10: 89-138, 22 fig., 1 tabl.
- FARLOW, J. O., GATESY, S. M., HOLTZ, T. R., HUTCHINSON, J. R. & ROBINSON, J. M. 2000. — Theropod Locomotion. *American Zoology*, 40: 640-663.
- FARLOW, J. O., JEFFREY, G. P & HAWTHORNE, J. M. 1989. — *Brontopodus birdi* lower Cretaceous footprints from the U. S. Gulf Coastal Plain. In *Dinosaur Tracks and traces*, *Cambridge University Press*, Gillette, D. D. & Lockley, M. G., eds: 371-394, 10 fig., 3 tabl.
- FARLOW, J. O. & LOCKLEY, M. G. 1993. — An osteometric approach to the identification of the markers of early Mesozoic tridactyl dinosaur footprints. In G. LUCAS & M. MORALES, eds. : *The Nonmarine Triassic, New Mexico Mus. Nat. Hist. Sc. Bull.*, 3: 123-131, 5 fig., 2 tabl.
- FARLOW, J. O. & PIANKA, E. C. 2000. — Body Form and Trackway Pattern in Australian Desert Monitors (Squamata: Varanidae): Comparating Zoological and Ichnological Diversity. *Palaaios*, 15: 235-247, 9 fig., 6 tabl.
- FARLOW, J. O. & PIANKA, E. C. 2003. — Body Size Overlap, Habitat Partitioning and Living Space Requirements of Terrestrial Vertebrate Predators: Implications for the Paleocology of Large

- Theropod Dinosaurs. *Historical Biology*, 16: 21-40, 8 fig., 5 tabl.
- FAUCONNIER, D., COURTINAT, B., GARDIN, S., LACHKAR, G. & RAUSCHER, R. 1996. — Biostratigraphy of Jurassic and Triassic successions in the Balazuc-1 borehole (GPF programme). Stratigraphy setting inferred from dinoflagellate cysts, pollen, spores and calcareous nannofossils. *Marine and petroleum Geology*, 13, 6: 707-724, 13 fig.
- FINELLE, J. C. 1981. — Contribution à l'étude du Trias de la bordure cévenole. Stratigraphie, Sédimentologie. *Thèse de 3ème cycle, Univ. Bourgogne, CST, Dijon* (inédit), 240 p.
- FINELLE, J. C. & COUREL, L. 1979. — Cadre stratigraphique de la série triasique cévenole. In livret guide : *le Trias cévenol; excursion du Groupe Français du Trias*, Univ. Bourgogne, C ST, Dijon (inédit): 27-37, 6 fig.
- FRÉCHENGUES, M., PEYBERNÈS, B. FOURNIER-VINAS. & LUCAS, C. 1993. — Palynologic assemblages within the depositional sequences from the Middle to Late Triassic series of the Spanish and French Pyrenees. *Revista Esp. Micropal.*, 25, 3, 91-105.
- FREYTET, P. 2003. — Analyse d'un exemple de fossilisation d'une trace de pas de Dinosaur (Lias inférieur des Causses). *Le Naturaliste Vendéen*, 3: 63-67, 2 fig.
- FREYTET, P., LANGE-BADRÉ, B., BARRIER, P., GAND, G. & MONTENAT, C. 2003. — La fossilisation des empreintes de pattes et autres traces biologiques. *Le Naturaliste Vendéen*, 3: 61-62, 1 fig.
- FUCHS, Y. 1964. — Contribution à l'étude géologique et métallogénique de la couverture sédimentaire du dôme de Vimenet (Aveyron). *Thèse de 3ème cycle, Univ. Nancy, Sc.de la Terre*, 9, 3, 235-291.
- GAILLARD, C.; BERNIER, P., BARALE, G., BOURSEAU, J-P., BUFFETAUT, E., EZQUERRA, R., GALL, J-C., DE LAPPARENT DE BROIN, F., RENOUS, S. & WENZ, S. 2003. — A giant Upper Jurassic turtle revealed by its trackways. *Lethaia*, 36, 4: 315-322, 7 fig.
- GALL, J-C. 1971. — Faunes et paysages du Grès à *Voltzia* du nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mém. Serv. Carte géol. Als. Lorr.*, 34, 318 p., 39 fig., 20 tabl., 36 pl.
- GALL, J-C., DURAND, M. & MÜLLER, E. 1977. — Le Trias de part et d'autre du Rhin. Corrélations entre les marges et le centre du bassin germanique. In: le Trias français, état actuel des corrélations entre les différentes régions et avec les pays limitrophes. Colloque d'Orléans. *Bull. Bur. Rech. Géol. Min.*, 4, 3: 193-204.
- GALOBART, À, OMS, O & VILA, B. 2005. — *Field trip guide, Fumanya (Fígols-Vallcebre), South-eastern Pyrenees, Catalonia*. International symposium on Dinosaurs and other vertebrates Palaeoichnology (inédit): 25 p., 15 fig.
- GAND, G. 1971. — Découvertes de documents ichnologiques nouveaux dans les carrières de la Pissoire (Plateau d'Antully, Saône-et-Loire). *Bull. Soc. His. nat. Autun*, 58: 3-14, 7 fig., 2 pl.
- GAND, G. 1973. — Les empreintes dinosauroïdes des Grès triasiques de la carrière des Brosses-Thillot, (Mont-Saint-Vincent, Saône-et-Loire). *Bull. Soc. His. nat. Autun*: 65, 8 p, 7 fig., 1 tabl.
- GAND, G. 1974a. — Les traces de vertébrés triasiques de l'Autunois et du Nord Charollais. *Bull. Soc. His. nat. Autun*: 69: 7-24, 13 pl.
- GAND, G. 1974b. — Sur les niveaux à empreintes de vertébrés triasiques des carrières de St-Sernin-du-Bois. *Bull. Soc. His. Nat. le Creusot*, 32, 1: 12-22, 3 fig. 2 ph.
- GAND, G. 1974c. — Une nouvelle espèce ichnologique des Grès à empreintes du Trias moyen : *Rhynchosauroides maximus*. *Bull. Soc. His. Nat. Autun*: 70: 10-16, 2 fig., 1 ph.
- GAND, G. 1975a. — Sur l'interprétation paléozoologique d'un nouvel assemblage ichnologique des carrières de St-Sernin-du-Bois (Saône-et-Loire). *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 73: 6-23, 4 fig., 7 tabl., 1 ph.
- GAND, G. 1975b. — Note sur les traces de Vertébrés récoltées dans quelques gisements triasiques du

- Charollais. *Bull. Soc. His. Nat. le Creusot*, 33, 2: 34-43, 5 fig., 1 tabl., 3 ph.
- GAND, 1975c. — Sur les traces des premiers Dinosaures morvandiaux. Imp. Marcellin, Autun: 71 p., 31 fig.
- GAND, G. 1976a. — *Coelurosaurichnus palissyi* : une nouvelle trace dinosauroïde des Grès à Empreintes du Plateau d'Antully (Saône-et-Loire, France). *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 79: 11-14, 2 fig., 1 ph.
- GAND, G. 1976b. — Présentation de deux nouveaux assemblages à traces de Reptiles des Grès triasiques du Plateau d'Antully, (Autunois, France). *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 79: 15-18, 5 fig.
- GAND, G. 1977a. — Sur le matériel ichnologique récolté dans le Muschelkalk de Culles-les-Roches (Saône-et-Loire). *Bull. Soc. His. Nat. le Creusot*, 35, 1: 9-28, 3 fig., 4 pl.
- GAND, G. 1977b. — Note sur un nouvel assemblage à traces de vertébrés de l'Autunois. Son interprétation géologique. *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 82: 9-16, 4 fig.
- GAND, G. 1978a. — Sur le matériel ichnologique récolté dans le Muschelkalk de Culles-les-Roches (Saône-et-Loire). *Bull. Soc. His. Nat. le Creusot*, 35, 2: 21-44, 12 fig., 1 ph.
- GAND, G. 1978b. — Interprétations paléontologique et paléoécologique d'un sixième assemblage à traces de Reptiles des carrières triasiques de St-Sernin-du-Bois, (Autunois France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 87: 9-29, 7 fig., 3 ph.
- GAND, G. 1979a. — Le Trias du Plateau d'Antully (Autunois, France). Excursion géologique du 4 juin 1978. *Bull. Soc. His. Nat. le Creusot*, 36: 17-26, 6 fig/pl..
- GAND, G. 1979b. — Description de deux nouvelles traces d'*Isochirotherium* observées dans les Grès du Trias moyen de Bourgogne. *Bull. Soc. His. Nat. le Creusot*, 37: 13-25, 4 fig., 4 tabl.
- GAND, G. 1979c. — Première découverte de traces de Reptiles dans les Grès à orthoses roses sus-jacents aux Grès à pavés du Plateau d'Antully, Saône-et-Loire, France. *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 89: 17 -25, 3 fig., 1 tabl., 1 ph.
- GAND, G. 1979d. — Note sur quelques nouvelles pistes de Reptiles observées dans le Trias moyen du Plateau d'Antully, (Saône-et-Loire, France). *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 92: 7-20, 4 fig., 2 tabl., 4 pl.
- GAND, G. 1987. — Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français Paléontologie, Stratigraphie, Paléoenvironnements. *Thèse de Doctorat d'Etat ès Sc. nat., Univ. Bourgogne. Edit. C S T, Dijon*, 341 p., 85 fig., 105 tabl., 7 pl.
- GAND, G. 1989. — *Equisetites* sp. un nouveau fossile des Grès triasiques à empreintes de l'Autunois (France). Conséquences paléoenvironnementales. *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 128: 43-52, 3 fig., 3 pl.
- GAND, G. & DEMATHIEU, G. 2005. — Les pistes dinosauroïdes du Trias moyen français: interprétation et réévaluation de la nomenclature. *Geobios*, 38: 725-749, 14 fig., 4 tabl..
- GAND, G., M., DEMATHIEU, G., GRANCIER, M. & SCIAU, J. 2005. — Les traces dinosauroïdes du Trias supérieur français : discrimination, interprétation et comparaison. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 176, 1: 69-79, 4 fig., 2 tabl.
- GAND, G. & DURAND, M. 2001. — Du côté des ichnofossiles : traces de pas de vertébrés et empreintes d'invertébrés. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 178 : 33-37, 2 fig.
- GAND, G., PELLIER, F. & PELLIER, J-F. 1976a. — *Coelurosaurichnus sabinensis*: trace triasique nouvelle de la bordure N-E du Massif-Central. *Bull. Soc. His. Nat. Autun*, 79: 19- 22, 3 fig, 1 ph.
- GAND G., PELLIER F. & PELLIER J. F. 1976b. — Sur quelques traces ornithoïdes récoltées dans le Trias moyen de Bourgogne. *Bull. Soc. Hist. Nat. le Creusot*, 34, .1: 24-33, 3 fig., 2 tabl.
- GAND, G., VIANEY-LIAUD, M., DEMATHIEU, G. & GARRIC, J. (2000). — Deux nouvelles traces de pas de Dinosaures du Trias supérieur de la bordure cévenole (La Grand-Combe, Gard, France). *Geobios*, 33, 5: 599-624, 12 fig., 8 tabl.
- GAND, G., GARRIC, J., SCHNEIDER, J., WALTER, H., LAPEYRIE, J., MARTIN, J. & THIERY, A.

2008. — Notostraca trackways in Permian playa environments of the Lodève basin (France). *Journal of Iberian Geology*, 34, 1: 73-108, 22 pl-fig.
- GARCÍA-RAMOS, J. C., LIRES, J. & PIÑUELA, L. 2002. — *Dinosaurios, Rutas por el Jurásico de Asturias*. La Voz de Asturias, Lugones, edit.: 204 p., nombreuses fig.
- GARCÍA-RAMOS, J. C. & VALENZUELA, M. 1979. — Estudio e interpretación de la icnofauna (Vertebrados e invertebrados) en el Jurásico de la Costa Asturiana. *Cuadernos de Geología*, 10: 13-22
- GATESY, S. M., MIDDLETON, K. M., JENKINS JR, F. A. & SHUBIN, N. H. 1999. — Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*, 399: 141-144, 2 fig..
- GAUTHIER, J., A. 1986. — Saurischian monophyly and the origin of birds. In K. Padian ed. The origin of birds and the evolution of flight. *Mem. Calif. Acad. Sciences*: 1-55.
- GERVAIS, P. 1857. — Sur des empreintes de pas laissées par plusieurs espèces d'animaux dans le terrain triasique des environs de Lodève. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 45, 2: 763
- GÈZE, B., MACQUAR, J. C., MICHAUD, J. G., REY, M. & BROUDER, P. 1977. — Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Meyrueis, n° 910. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- GÈZE, B. & PALOC, H. 1986. — Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Nant. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- GÈZE, B., PALOC, H. et BAMBIER, A. 1985. — Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de Nant. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*: 51 p.
- GIERLINSKI, G., 1994. — Early jurassic theropod tracks with the metatarsal impression. *Przegląd Geologiczny*, 42, 4: 280-284, 4 fig.
- GIERLINSKI, G., 1996. — Dinosaur ichnotaxa from the Lower Jurassic of Hungary. *Geol. Quarterly*, 40, 1: 119-128, 6 fig.
- GIERLINSKI, G., 1997. — Sauropod tracks in the Early Jurassic of Poland. *Acta Pal. Polonica*, 42, 4: 533-538, 2 fig. G
- GIERLINSKI, G. 1999. — Tracks of a large thyreophoran dinosaur from the East Jurassic of Poland. *Acta Pal. Polonica*, 44, 2 : 231-234, 1 fig.
- GIERLINSKI G., & NIEDZWIEDZKI, G. 2002. — Dinosaur footprints from the Upper Jurassic of Blaziny, Poland. *Geol. Quarterly*, 46, 4: 463-475, 3 fig.
- GIERLINSKI, G., PIENKOWSKI, G. & NIEDZWIEDZKI, G. 2004. — Tetrapod Track Assemblage in the Hettangian of Softyków, Poland, and its Paleoenvironmental Background. *Ichnos*, 11: 195-213, 12 fig.
- GIERLINSKI, G. & SAVICKI, G. 1998. — New Sauropod tracks from the lower jurassic of Poland. *Geol. Quarterly*, 42, 4: 477-480, 2 pl.
- GOUJOU, J-C., DEBRAND-PASSARD, S., HANTZPERGUE, P., LEBRET, P., BLOUIN, P., CALLIER, L., CHANTRAINE, J., COLLET, T & ROY, C. 1994. — Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 des Sables d'Olonnes-Longeville. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*: 95 p.
- GOUJOU, J-C., DEBRAND-PASSARD, S., HANTZPERGUE, P. & LEBRET, P. 1986. — Carte géologique de la France à 1/50. 000e. Feuille n° 584 (1ère édit.). Les Sables-d'Olonne-Longeville, *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- GRAUVOGEL, L. 1947. — Note préliminaire sur la faune des Grès à Voltzia. *C. R. Somm. Soc. géol. Fr.*: 90-92
- GRAUVOGEL-STAMM, L. 1977. — Découverte d'empreintes de Conifères dans le Trias de la bordure nord-est du Massif Central Français. *Sc. Géol. Bull.*, 30, 1: 75-78, 1 pl.

- GRIERSON, M. 1828. — On Footsteps before the Flood, in a Specimen of Red Sandstone. *The Edinburgh Jour. Sc.*, 8: 130-134
- GUÉRANGÉ-LOZES, J. GUÉRANGÉ, B., GREBER, C., LEFAVRAIS, A., RANÇON, J. P., ASTRUC, J. G., MICHAUD, A & SERVELLE, C. 1991. — Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de Camarès. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source* : 84 p.
- GUILLOT, P-L., FLOCH, J-P., ROGER, PH., SELLIER, E., PLATEL, J-P., TEXIER, J-P., RAYNAL, J-P., POUCHAN, P. & RECOING, M. 1979. — Notice explicative de la carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Thiviers. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- HAMBLIN, D. J. 1976. — Les grands échecs de la Nature. In *Les débuts de la vie. Time Life International*, Nederland: 63-97.
- HAMON, Y. 2004. — Morphologie, évolution latérale et signification géodynamique des discontinuités sédimentaires. Exemple de la marge ouest du Bassin du Sud-Est (France). *Thèse de Doctorat, Université de Montpellier*: 293 p.
- HANTZPERGUE, P. & LAFAURIE, G. 1994. — Les calcaires lithographiques du Tithonien quercynois: stratigraphie, paléogéographie, et contexte biosédimentaire. *Geobios*, 16: 237-243.
- HAUBOLD, H., 1971. — *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*. In *handbuch der Paläoherpetologie*, Kuhn édit., Stuttgart, 18: 123 p., 65 fig., 7 tabl.
- HAUBOLD, H. 1984. — *Die Fossilen Saurierfahrten*. Wittenberg Lutherstadt, Neue Brehm Bücherei, 230 p., 135 fig., 19 tabl.
- HAUBOLD, H. 1989. — *Die Dinosaurier*. A. Ziemsen Verlag, Leipzig: 247 p., 118 fig., 11 fig.
- HAUBOLD, H. 1999. — Tracks of the Dinosauromorpha from the Lower Triassic. *Zentralblatt Geol., Paläont.*, 1, 7-8: 783-795.
- HAUBOLD, H & KLEIN, H. 2000. — Die dinosauroïden Fährten *Parachirotherium*, *Atreipus*, *Grallator* aus dem unteren Mittelkeuper (Obere Trias : Ladin, Karn, ? Nor) in Franken. *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, B22 : 59-85, 16 fig., 1 tabl.
- HECKERT, A. B. & LUCAS, S. P. 2002. — *Upper Triassic Stratigraphy and Paleontology*. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sc., 21: 301 p.
- HEYLER, D. 1969a. — Vertébrés de l'Autunien de France. *Cahiers de Paléontologie, CNRS, édit., Paris*: 255 p., 166 fig., 51 pl. 2 tabl.
- HEYLER, D. 1969b. — Un nouveau Stégocéphale du Trias inférieur des Vosges: *Stenotosaurus lehmani*. *Ann. Paléont.*, 55: 73-85
- HEYLER, D. 1976. — Sur *Stenotosaurus lehmani*, Stégocéphale des Vosges d'après un crâne de la collection Grauvogel-Gall. In HEYLER, D. 1976, Faune du Buntsandstein. *Ann. Paléont.*, 62, 2: 127-158.
- HEYLER, D. & LESSERTISSEUR, J. 1963. — Piste de tétrapodes permien dans la région de Lodève Hérault. *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, C, 11, 2: 100 p., 48 fig., 12 pl.
- HEYLER, D. & MONTENAT, C. 1980. — Traces de pas de vertébrés du Permien du Var. Intérêt biostratigraphique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, 4, 2: 407-451, 17 fig., 5 pl.
- HITCHCOCK, E. 1836. — Ornithoichnology. Description of the footmarks of birds (Ornithichnites) on New Red Sandstones in Massachusetts. *Amer. Jour. Sci.*, 29: 307-340, 22 fig., 3 pl.
- HITCHCOCK, E. 1843. — Description of two five new species of fossil footmarks from Red Sandstones of the Yammeey of Connecticut river. Repts, 1st, 2d and 3d Meetings, *Assoc. Amer. Geologists and Naturalists*: 254 - 264, 1 pl.
- HITCHCOCK, E. 1845. — An attempt to name, classify, and describe, the animals that made the fossil footmarks of New England. *Proc. 6th Ann. Meeting, Assoc. Amer. Geologists and Naturalists*, New-Haven, Connecticut: 23-25.

- HITCHCOCK, E. 1848. — An attempt to discriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and especially of New England. *Mem. Am. Acad. of Arts and Sciences*, 2, 3: 129-256, 24 pl.
- HITCHCOCK, E. 1858. — *Ichnology of New-England*. A report on the sand-stone of the Connecticut Valley, especially its fossil footmarks, W. White, Boston: 232 p.
- HO, Y. 1959. — Triassic Foraminifera from the Chialingkiang limestone of south Szechuan. *Acta Pal. Sinica*, 7, 5: 387-418.
- HUENE, F., (von) 1926. — The carnivorous Saurischia in the Jura and Cretaceous formation, principally in Europe. *Revista Mus. de la Plata*, 29 : 35-167.
- HUENE, F. (von) 1932. — Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monog. Geolog., Palaeont.*, 4: 1-361.
- ISHIGAKI, S. 1985. — Les empreintes de Dinosaures du Jurassique inférieur du Haut Atlas Central. *Serv. Carte géol., Ministère de l'Energie et des Mines, Maroc*, Rapport inédit: 6 p, 27 fig.
- ISHIGAKI, S. 1988. — Les empreintes de dinosaures du Jurassique inférieur du Haut-Atlas central marocain. *Notes Serv. Géol., Maroc*, 44: 79-86.
- JARDINE, W. 1851-1853. — *The ichnology of Annandale or illustrations of footmarks impressed on the New Red Sandstone of Corncokle Muir*. Edinburgh, 17 p., 13 pl.
- KAEVER, M. & LAPPARENT (de), A. F. 1974. — Les traces de pas de Dinosaures du Jurassique de Barhausen (Basse Saxe, Allemagne). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7, 16: 516-525, 7 fig.
- KARL, C. & HAUBOLD, H. 1998. — Reptilienfährten-Funde aus dem Ansbacher Sandstein des Mittleren Keupers von Franken. *Geol. Bl. NO-Bayern*, 2: 129-141,
- KAUP, J. J. 1835. — Thier-Fährten von Hidelburghausen : *Chirotherium* oder *Chirosaurus*. *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.*: 327-328.
- KLEIN, H. & HAUBOLD, H. 2003. — Differenzierung von ausgewählten Chirotherien der Trias mittels Landmarkanalyse. *Hallesches Jahrb. Geowiss*, B25, 21-36, 5 fig.
- KLEIN, H. & HAUBOLD, H. 2004. — Überlieferungsbedingte Variation bei Chirotherien und Hinweise zur Ichnotaxonomie nach Beispielen aus der Little-bis Ober-Trias (Anisium-Karnium) von Nordbayern. *Hallesches Jahrb. Geowiss*, B26: 1-15,
- KUBAN, G., 1989. — Elongate Dinosaur tracks. In *Dinosaurs tracks and traces*. GILLETTE and LOCKLEY eds., *Cambridge University Press*: 57-72, 31 fig..
- LAMBERT, D. & OSTROM, J. H. 1993. — *The ultimate Dinosaure book*. Dorling Kindersley Publishing; Inc. 95 Madison Avenue, New-York, NY 10016: 192 p., 500 fig.
- LANGE-BADRÉ, B., DUTRIEUX, M, FEYT, J. & MAURY, G. 1996. — Découverte d'empreintes de pas de Dinosaures dans le Jurassique supérieur des Causses du Quercy (Lot, France). *C. R. Acad. Sc. Paris, Sc. Terre et Planètes*, II, 323, 1, a: 89-96, 5 fig., 2 tabl.
- LANGE-BADRÉ, B. & LAFON, J-P. 2000. — Découverte de pistes de dinosaures théropodes dans le Lias inférieur des environs de Figeac (Lot). *C. R. Acad. Sc. Paris, Sc. Terre et Planètes*, 330: 379-384, 4 fig.
- LAPPARENT, A. (de). 1947. — Les dinosauriens du Crétacé supérieur du Midi de la France. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 56: 51 p., 21 fig. 6 pl.
- LAPPARENT, A. (de) 1967. — Les dinosaures de France. *Sciences*, 51 : 4-19, 10 fig., 5 tabl..
- LAPPARENT, A. (de) & LARSONNEUR, C. 1966. — Un Dinosaurien carnivore, *Halticosaurus*, dans le Trias supérieur d'Airel (Manche). *Bull. Soc. linn. Normandie*, 10, 7: 108-117.
- LAPPARENT, A (de) & MONTENAT, C. 1967. — Les empreintes de pas de reptiles de l'Infralias du Veillon (Vendée). *Mém. Soc. géol. Fr.*, 46, 2: 43 p., 18 fig., 12 pl.

- LEBOUCHE BERNET-ROLLANDE, M-C. 1972. — Etude stratigraphique du Rhétien du Sud-Est de la France (bordure du Massif Central et Dauphiné) *Thèse Etat Sc. Nat., Paris-Sud (Orsay)*: 282 p., 10 pl.
- LEFAVRAY-RAYMOND, A., ASTRUC, J. G., & GUILLOT, P. L. 1990. — Notice de la carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Figeac. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- LE LÆUFF, J. 1991. — Les vertébrés maastrichtiens du Mas d'Azil (Ariège, France): Etude préliminaire de la collection Pouech. *Rev. Paléob.*, 10, 1: 61-67, 2 pl.
- LE LÆUFF, J. 1995. — *Ampelosaurus atacis* (nov. gen., nov.sp.), un nouveau Titanosauridae (Dinosauria, Sauropoda) du Crétacé supérieur de la Haute Vallée de l'Aude (France). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 321: 693-699, 4 fig.
- LE LÆUFF, J. 2001. — Les Dinosaures du Crétacé supérieur (Campanien-Maastrichtien) d'Europe: une histoire des découvertes. *Jordanos de Paleontologia de Dinosaurios y su Entorno. Actas de las II jordanas internacionales sobre paleontología de Dinosaurios y su entorino. Salas de los Infantes (Burgos, España)*, 47-70.
- LE LÆUFF, J. & BUFFETAUT, E. 1995. — The evolution of late Cretaceous non-marine vertebrate fauna in Europe. Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers. Ailing Sun & Yuanqing Wang editors, *China Ocean Press, Beijing*: 181-184, 1 fig.
- LE LÆUFF, J. & BUFFETAUT, E. 1998. — A new Dromaeosaurid Theropod from the Upper Cretaceous of southern France. *Oryctos*, 1: 105-112, 6 fig.
- LE LÆUFF, J., BUFFETAUT, E. & MERSER, C. 1996. — Découverte d'un dinosaure sauropode tithonien dans la région de Cognac (Charente). *Géologie de la France*, 2: 79-81, 1 pl.
- LE LÆUFF, J., LOCKLEY, M., MEYER, C. & PETIT, J-P. 1999. — Discovery of a thyreophoran trackway in the Hettangien of Central France. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sc. Terre et Planètes*, 328 : 215-219, 1 fig.
- LE LÆUFF, J., GOURRAT, C., LANDRY, P., HAUTIER, L., LIARD, R., SOUILLAT, S., BUFFETAUT, E. & ENAY, R. 2006. — A late Jurassic sauropod tracksite from southern Jura (France). *C. R. Paleovol*, Paris: 5 p., 3 fig.:
- LEONARDI, G. 1979. — Nota preliminar sobre seis pistas de Dinossauros Ornithischia da bacia do Rio do Peixe Cretaceo inferior, Em Sousa, Paraiba, Brasil. *Dept Geol., Univ. Federal do Parana, Curitiba, Parana, Brasil* : 23 p., 18 fig.
- LEONARDI, G. 1996. — Le piste di dinosauri dei Lavini Di Marco (Rovereto, TN, Italia). E alcune questioni generali sull'icnologia dei tetrapodi. *Estratto Atti. Acc. Agiati*, 7, 6, B : 65-104, 23 fig.
- LEONARDI, G. & LANZIGER, M. 1992. — Dinosauri nel Trentino : Venticinque piste Fossili nel Liassico di Rovereto (Trento, Italia). *Paleocronache*: 13-24, 5 fig.
- LESSERTISSEUR, J. 1955. — Traces d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 74: 150 p., 68 fig., 14 pl.
- LOCKLEY, M. G., FARLOW, J. O & MEYER, C. A. 1994. — *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significant of wide and narrow-gauge sauropod trackways. In *Aspects of Theropod Paleobiology*, eds M. G. Lockley, V. F. dos Santos, C. A. Meyer and A. P. Hunt. *Gaia*, 10: 135-145, 6 fig. LOCKLEY, M. G., HOUCK, K. J. & PRINCE, N. K. 1986. — North America's largest dinosaur trackway site: Implications for Morrison paleoecology. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 97: 1163-1176, 10 fig., 3 tabl.
- LOCKLEY, M. G. & HUNT, A. P. 1995. — *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States. Columbia University Press* : 338 p.
- LOCKLEY, M. & MATSUKAWA, M. 1998. — Lower cretaceous vertebrates tracksites of east Asia. In LUCAS, KIRKLAND, and ESTEP (eds): *Lower and Middle Cretaceous Ecosystems. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sc.*: 14, 135-142, 8 fig.

- LOCKLEY, M. G. & MEYER, C. 2000. — *Dinosaur tracks and others fossils footprints of Europe*. Columbia University edi., New-York: 323 p.
- LOCKLEY, M., YOUNG, B. H. & CARPENTER, K. 1983. — Hadrosaur locomotion and herding behavior : evidence from footprints in the Mesaverde Formation, Grand Mesa Coal Field, Colorado. *The Mountain Geologist*, 20: 5-14, 5 fig.
- LOPEZ, M. 1992. — Dynamique du passage d'un appareil terrigène à une plate-forme carbonatée en domaine semi-aride : le Trias de Lodève, Sud de la France. *Thèse Sciences, Univ. Montpellier II*, partie I-III: 403 p., 101 fig., 35 tabl., 53 pl.
- LOPEZ, M., GAND, G., GARRIC, J. & GALTIER, J. 2005. — Playa environments in the Lodève Permian Basin and the Triassic cover (Languedoc-France). Excursion, 10-12 may 2005. *Ass. Séd. Fr.*: 54 p., 46 fig.
- LOPEZ, M. & MADER, D. 1985. — Gravelly and sandy braidplain evolving into flood-plain and playa lake deposition and vice-versa in the Buntsandstein-facies sediments and marine incursions in Triassic of the Lodève region (Southern France). In "Aspect of fluvial sedimentation in the Lower Triassic Buntsandstein of Europe", D. MADER ed., *Lecture in Earth Science, Springer Verlag, Berlin*, 4: 509-518, 5 fig.
- LORENZ, J. & DEMATHIEU, G. G. P. 1962. — Découverte d'empreintes de pas de reptiles dans le Trias du Plateau d'Antully (Autun, Saône-et-Loire). *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 22, 9-14, 2 pl.
- LORTET, L. 1892. — Les Reptiles fossiles du bassin du Rhône. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 5: 139 p., 10 fig., 12 pl.
- LUCAS, C., DOUBINGER, J. & BROUTIN, J. 1980. — Premières datations palynologiques dans les Grès triasiques des Pyrénées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 291, D : 517-520.
- LUCAS, C. 1985. — Le Grès Rouge du versant nord des Pyrénées. Essai sur la Géodynamique de dépôts continentaux du Permien et du Trias. *Thèse d'Etat ès-Sciences, Univ. Toulouse*, 267 p., 106 fig., 4 tabl.
- LUCAS, S. 1993. — Dinosaurs of New-Mexico. *New-Mexico J. Sc.*, 32 : 130 p, 68 fig.
- LULL, R. S. 1904. — Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5: 461-557, 34 fig.,
- LULL, R. S. 1915. — *Triassic life of the Connecticut Valley*. State geological and Natural History Survey, Hartford, 24: 285 p., 126 fig.
- LULL, R. S. 1918. — Fossil footprints from the Grand Canyon of the Colorado. *Amer. J. Sc.*, 4, 45, 337-346, 4 fig., 3 pl..
- LULL, R-S. 1953. — *Triassic life of the Connecticut Valley*. State geological and Natural History Survey, Hartford, 24: 331 p, 168 fig., 12 pl.
- LYELL, C. 1856. — *Manuel de Géologie élémentaire ou changements anciens de la Terre et de ses habitants tels qu'ils sont représentés par les monuments géologiques*. Tome II traduit de l'anglais par M. Hugard, Langlois & Leclercq, édit., 5^{ème} édit., Paris: 492 p.
- LYELL, C. 1865. — *Elements of Geology or the ancient changes of the earth and its inhabitants as illustrated by geological monuments*. John Murray, 6^{ème} édit., London: 794 p., 770 fig.
- MAIDWELL, F. T. 1911. — Note on footprints from the Keuper of Runcorn Hill. *Liverpool Geol. Soc. Proc.*, 11: 140-152.
- MANNING, P. L. 2004. — A new approach to the analysis and interpretation of tracks: example from the Dinosauria. In The application of Ichnology to Palaeoenvironment and Stratigraphic Analysis, McIlroy, D., ed., *Geol. Soc., London, Sp. Publ.*, 28, 93-123, 22 fig.
- MARZA, P. 1995. — Caractérisation du signal eustatique haute fréquence sur une plate-forme carbonatée péritidale. Exemple du Lias des Causses, Sud-Est de la France. *Thèse, Univ. Montpellier II*: 212 p., 79

- fig., 14 tabl., 4 pl.
- MASSOL, E. 1965. — Recherche sur le Trias inférieur et moyen dans la région de Lodève. *CRDP, Montpellier*: 103 p., 29 fig.
- MATTEI, J. 1958. — Sur la découverte d'une faune exceptionnelle dans l'Hettangien de Clermont-l'Hérault (Languedoc). *C. R. sommaire Soc. géol. Fr.*, 11: 231-232.
- MATTEI, J. 1961. — Observations préliminaires à une étude du Lias des Causses. In Colloque sur le Lias français, *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, 4: 743-756, 809-818, 1 tabl.
- MAUBEUGE, P. L. 1959. — Contribution à la paléogéographie des Grès à Voltzia dans l'Est du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Sc. Nancy*, 122 p., 3 fig.
- MAUBEUGE, P. L. 1972. — Nouvelle découverte d'empreintes de Reptiles dans les Grès du Trias inférieur de l'est de la France (avec quelques remarques sur l'âge des grès terminaux). *Bull. Acad. & Soc. Lorraine des Sciences*, 11, 4: 8 p., 1 fig.
- MAZIN, J. M., HANTZPERGUE, J-P., LAFAURIE, G. & VIGNAUD, P. 1995. — Des pistes de Ptérosaures dans le Tithonien de Crayssac (Quercy, France). *C. R. Acad. Sc., Paris, Sc Terre & Planètes*, II, 321, 5, 417-424, 4 fig.
- MAZIN, J. M., HANTZPERGUE, P., BASSOLLET, J-P., LAFAURIE, G. & VIGNAUD, P. 1997. — The Crayssac site (Lower Tithonian, Quercy, Lot, France): discovery of Dinosaur trackways *in situ* and first ichnological results. *C. R. Acad. Sc., Paris*, II, 325, 9, 733-739, 4 fig., 1 tabl.
- MÉLAS, P. 1982. — Etude sédimentologique, paléogéographique et géochimique du Lias carbonaté du Nord-Lodévois. Application à la reconnaissance et à l'interprétation d'amas métallifères. *Thèse de 3ème cycle, Univ. Montpellier II*: 419 p., 132 fig.
- MÉLENDEZ, G. & SORIA-LLOP, C. 1999. — The geological and paleontological heritage of central and eastern Iberia (Iberian Range, Spain). Field guide, Fundación conjunto paleontológico de Teruel, Instituto de estudios riojanos, Instituto des estudios turolense, *Univ. Zaragoza, Inst. estudios sorianos, Madrid*, 4: 180 p.
- MEURANT, P. 1995. — Faciès et organisation séquentielle des dépôts Sinémurien de la bordure sud du Larzac. *Mém. D. E. A., Univ. Montpellier II*: 37 p. 5 fig. 11 pl.
- MEYER, C. A. 1993. — A sauropod dinosaur megatracksite from the Late Jurassic of northern Switzerland. *Ichnos*, 3: 29-38
- MEYER, C. A. & THÜRING, B. 2003. — Dinosaurs of Switzerland. *C. R. Palev*, 2: 103-117.
- MEZGA, R. F. K., BAJRAKTAREVIC, B. C., TETOVIC, I. & GUSIC, I. 2003. — First record on the Dinosaurs in the late Jurassic sediments of Istria, Croatia (preliminary report), *First Meeting Europ. Ass. Vert. Pal.*, Basel, abstract volume: 30
- MICHEL-LÉVY, A., & DELAFOND, M. 1890. — Carte géologique détaillée à 1/80.000, feuille de Lyon. *Ministère de l'Industrie, Serv. carte géol., Paris*
- MICHARD, A.-G. & COUMOUL, A. 1978. — La sédimentation liasique dans les Causses. *Bull. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 2, 2: 57-120, 32 fig.
- MONBARON, M., DEJAX, J. & DEMATHIEU, G. 1985. — Longues pistes de Dinosaures bipèdes à Adrar-n-Ouglagal (Maroc) et répartition des faunes de grands reptiles dans le domaine atlasique au cours du Mésozoïque. *Bull. Mus. Natl. Hist. nat., Paris*, 4, 7, 3 : 229-242, 6 fig., 1 tabl.
- MONOD, C. 1935. — Du musée du Désert au Mont Aigoual. Causses et Cévennes. *Rev. Club cévenol*: 6, 1 : 273-280.
- MONTENAT, C. 1968. — Empreintes de pas de reptiles dans le Trias moyen du plateau du Daüs près d'Aubenas (Ardèche). *Bull. Sc. Bourgogne*, 25: 369-389, 4 pl..
- MONTENAT, C., & BESSONNAT, G. 1999. — Le gisement d'empreintes de pas de reptiles du Veillon (Vendée): paléobiologie d'un estuaire infraliasique. *Cong. Natl. Soc. Hist. et Sc., Nantes*: 337-351.

- MONTENAT, C. & BESSONNAT, G. 2002. — Le gisement d'empreintes de pas de reptiles du Veillon (Vendée): paléobiologie d'un estuaire infraliasique. *In* Côtes et estuaires-milieu naturel (J. L. d'Hondt & J. Lorenz édits), *Actes 124^e Cong. natl. Soc. Hist. Sc.*, Nantes, 1999: 339-354, 4 fig.
- MONTENAT, C. & BESSONNAT, G. 2003. — L'ichnofaune reptilienne hettangienne du Veillon (Vendée, France). *Le Naturaliste Vendéen*, 3: 41-46, 1 fig. 3 pl.
- MONTENAT, C., BESSONNAT, G. & ROY, C. 2003. — Structuration cassante de la marge vendéenne au Lias inférieur; exemple de l'estuaire du Payré au sud de Talmont-Saint-Hilaire. *Le Naturaliste vendéen*, 3, 29-37, 6 fig. 1 pl.
- MONTENAT, C., BESSONNAT, & ROY, C., 2005. — Manifestations précoces du rift de Biscaye au Lias inférieur sur la marge sud-armoricaine (Talmont-Saint-Hilaire, Vendée, ouest France). *C. R. Géosciences, Acad. Sc.* (sous-presse)
- MORATALLA, J. & HERNÁN, J. 2005. — *Field trip guide to the La Rioja fossil tracksites*. International symposium on Dinosaurs and other vertebrates Palaeoichnology (inédit): 31 p., 34 fig.
- MOUTERDE, R. (coordonnateur). 1984. — Jurassique inférieur: Lias. *In* DEBRAND-PASSARD, S., COURBOULEIX, S. & LIENHARDT, M. J. Synthèse Géologique du Sud-Est de la France: Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, 126, 1, 119-176, 45 fig.
- NOPCSA, F. 1923. — Die Familien der Reptilien. *Fortschr. Geol. Paläont.*, Berlin, 2: 210 p., 6 fig.
- NOVAS, F. E. 1992. — Phylogenetic relationships of basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology*, 35: 51-62
- NOVAS, F. E. 1996. — Dinosaur Monophyly. *J. Vert. Pal.*, 16, 4, 723 - 741.
- ODIN, G. S. 1994. — Geological time scale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 318: 59-71.
- OLSEN, P., E. 1980a. — Triassic and Jurassic Formations of the Newark basin. *In* Field Studies of New Jersey Geology and Guide to Field Trips, *Manspeizer Warren, edit., Yale Univ., New Haven, Connecticut*: 1-39, 14 fig., 1 tabl.
- OLSEN, P., E. 1980b. — Fossil great lakes of the Newark Supergroup in New Jersey *In* Field Studies of New Jersey Geology and Guide to Field Trips, *Manspeizer Warren, edit., Yale Univ., New Haven, Connecticut*: 352-398, 51 fig.
- OLSEN, P. & GALTON, P., E. 1984. — A review of the Reptile and Amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. *Palaeont. afr.*, 25 : 87-110, 7 fig., 1 tabl.
- OLSEN, P. E., SMITH, J. H., Mc DONALD, N. G. 1998. — Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus* and *Grallator* early jurassic, Hartford and Deerfield basins, Connecticut and Massachusetts, U.S.A. *Journ. Vert. Pal.*, 18, 3: 586-601, 16 figures, 3 tabl.
- ORSZAC-SPERBER, F. 1966. — Stratigraphie et paléontologie du Trias de Lodève (Hérault). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7, 8: 667-671, 1 fig.
- PARIS, J. P. & TAQUET, P. 1973. — Découverte d'un fragment de dentaire d'Hadrosaurien (Reptile Dinosaurien) dans le Crétacé supérieur des Petites Pyrénées (Haute-Garonne). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3, 130: 17-27.
- POMEROL, C., BABIN, C., LANCELOT, Y., LE PICHON, X. & RAT, P. 1980. — Stratigraphie et paléogéographie. Principes et Méthodes. *Doin édit.*: 209 p., 157 fig.
- PEABODY, F. E. 1948. — Reptile and Amphibian trackways from the lower Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah. *Univ. California Press, Berkeley*, 420 p., 40 fig., 45 pl
- PEABODY, F. E. 1959. — Trackways of living and fossil salamanders. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 63: 1-72, 9 fig. 12 pl.
- PÉREZ-LORENTE, F. 1993. — Dinosaurios plantígrados en la Rioja. *Zubia, Inst. Estudios Riojanos*, 5:

189-228, 8 fig., 17 tabl.

- PÉREZ-LORENTE, F. (coordinateur) 2003. — Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos en España. *Ciencias de la Terra, Ed. Inst. Estudios Riojanos, Logroño*: 443 p., nombreuses fig.
- PERRIAUX, J. 1961. — Contribution à la Géologie des Vosges Gréseuses. *Mém. Serv. Carte Géol. Alsace & Lorraine, Strasbourg*, 18: 236 p., 27 fig., 46 tabl.
- PERRISSOL, M. 1990. — Sédimentologie et métallogénie du Trias et du Lias carbonaté de la bordure cévenole. *Thèse doctorat d'Etat es sciences, Univ. Montpellier II*, 530 p., 155 fig., 19 tabl.
- PIUBELLI, D., AVANZINI, M. & MIETTO, P. 2005. — The Early Jurassic ichnogenus *Kayentapus* at Lavini di Marco ichnosite (NE Italy). Global distribution and palaeogeographic implications. *Boll. Soc. Geol. It.*, 124: 259-267, 7 fig.
- PIVETEAU, J. 1955. — *Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. Traité de Paléontologie, Masson. Edit., Paris, V: 1113 p.
- POLI, E. 1998. — Stratigraphie séquentielle haute-résolution, modèles de dépôt et géométrie 2D-3D des séquences triasiques de la marge théthysienne ardéchoise. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la Source*, 277: 165 p.
- RAULT, M. D. & DARS, R. 1970. — Etude stratigraphique et micropaléontologique du Trias et du Jurassique de la région de Trèves (Gard). *Bull. Féd. Soc. Hist. Nat., Franche-Comté*, 72, 1, 22 p., 15 fig., 9 tabl.
- RAZIN, P., BONIJOLY, D., LE STRAT, P., COUREL, L., POLI, E., DROMART, G. & ELMIS, S. 1996. — Stratigraphic record of the structural evolution of the western extensional margin of the Subalpine Basin during the Triassic and Jurassic, Ardèche, France. *Marine and Petroleum Geology* 13, 6: 625-652, 14 fig.
- RECROIX, F. 1981. — Etude géologique et métallogénique du bassin triasique d'Alès; sédimentologie, paléogéographie, relations des minéralisations avec les ombilics de subsidence à évaporites et les structures positives à séries réduites. *Thèse de 3^{ème} cycle, Univ. P et M Curie, Mém. Sc de la Terre*, 18-19, 241 p., 66 fig.
- REINECK, H. E. & HOWARD, D. 1978. — Alligatorfährten. *Natur und Museum*, 108, 1: 10-15
- REIG, O. A. 1963. La presencia de dinosaurios sauriscios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana*, 3: 3-20
- REYNARD, P. 2002. — Aux racines profondes du terroir Mâconnais. *Revue 71, Images de Saône-et-Loire, Groupe 71*: 3 p.
- REYNARD, V. 2001. — Carrière Rampon de Verzé (Saône-et-Loire). Les empreintes de pas de reptiles. Premier inventaire (inédit). 8 p
- RIDE, W. D. L., COGGER, H. G., DUPUIS, C., KRAUS, O., MINELLI, A., THOMPSON, F. C. & TUBBS, P. K. 1999. — Code international de Nomenclature zoologique (versions anglaise et française). The International Trust for Zoological Nomenclature, The natural History Museum, Cromwell Road, London: 306 p.
- ROMANO, M. & WHYTE, M. 2003. — Jurassic dinosaur tracks and trackways of the Cleveland Basin, Yorkshire: preservation, diversity and distribution. *Proc. Yorkshire Geol. Soc.*, 54, 3: 185-215, 26 fig.
- ROMANO, M., WHYTE, M. A. & MANNING, P. L. 1999. — New sauropod dinosaur prints from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of the Cleveland Basin, Yorkshire. *Proc. Yorkshire Geol. Soc.*, 52, 4: 361-369, 6 fig.
- ROMER, A. S. 1971. — The Chanares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. *Breviora*, 378: 1-10
- ROMER, A. S. 1976. — *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago press: 772 p., 248 fig.

- ROQUEFORT, C. 1934-1935. — Contribution à l'étude de l'infra-Lias inférieur des Causses cévenoles. *Bull. Soc. géol. Fr.* 5, 4, 6-7 : 573-594, 1 fig.
- ROUIRE, J. & ROUSSET, C. 1973. — Causses, Cévennes, Aubrac. Guides géologiques régionaux. *Masson et Cie, édit.* 183 p.
- ROUVILLE, (de) P. G. 1857. — L'Hérault Géologique, Montpellier, Ricard édit: 148 p.
- SARJEANT, W. A. S., DELAIR, J. B. & LOCKLEY, M. 1998. — The footprints of *Iguanodon*: a History and Taxonomic Study. *Ichnos*, 6, 3: 183-202, 17 fig., 2 tabl., 5 pl.
- SCHIMPER, W. P. 1850. — Palaeontologia Alsatica. *Mém. Soc. Hist. nat. Strasbourg*, 4, 1: 10
- SCHMIDT, H. 1959. — Die Corberger fährten in Rahmen der Vierfussier Entwicklung. *Abh. Hess. L. Amb. Bodenforsh.*, 28: 137 p., 57 fig., 10 pl.
- SCHULT, M. F. & FARLOW, J. O. 1992. — Vertebrates Trace Fossils. *In Trace Fossils, The Paleont. Soc.*, 5: 34- 3, 7 fig., 4 tabl.
- SCIAU, J. 1991. — Coup d'œil sur les fossiles des Causses. I. du Primaire au Lias. *Ass. Amis Mus. Millau*, 78 p., 52 pl.
- SCIAU, J. 1992. — Sur la piste des Dinosaures des Causses. *Ass. Amis Mus. Millau*, 31 p., 24 fig.
- SCIAU, J. 1998. — Dinosaures et Reptiles marins des Causses. *Ass. Amis Mus. Millau*: 51 p., 79 fig.
- SCIAU, J., BÉCAUD, M & GAND, G. 2006. — Présence de Dinosaures Théropodes et probablement d'Ornithopodes et de Sauropodes dans le marais maritime Bajocien-Bathonien des Causses. *Ass. Amis Mus. Millau*: 32 p., 83 fig.
- SERENO, P. C. 1990. — "Thecodonts", "ornithosuchians" and ankles "types": a review of the evidence and alternative archosaure phylogeny. *J. Vert. Pal.*, 10, 41 A - 42A.
- SERENO, P. C. 1991. — Basal archosaurs: Phylogenetic relationships and fonctionnal implications. *J. Vert. Pal.*, 11, 4: 53 p, 28 fig.
- SERENO, P. C. 1993. — The pectoral girdle and forelimb of the basal Theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J. Vert. Pal.*, 13, 4: 425-450, 17 fig.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. 1990. — The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird ans crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung*, 180: 21-52.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. 1993. — Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *J. Vert. Pal.*, 13: 385-399, 6 fig.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. 1994. — Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. *J. Vert. Pal.*, 14: 53-73, 13 fig.
- SERENO, P. C., FORSTER, C. A., ROGERS, R. R. & MONETTA, A. M. 1993. — Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature*, 361: 64-66.
- SICKLER, F. K. 1834. — Sendschreiben an Dr. Blumenbach etc. in Göttingen, über die höchst merkwürdigen, vor einigen Monaten erst entdeckten Reliefs der Fährten urweltlicher, grosser unbekannter Thiere in den Hessberger Steinbrüchen, bei der Stadt Hildburghausen etc. mit einer lithographirten Tafel. Hildburghausen 1834 *in* Winkler 1886.
- SNYDER, R. C. 1952. — Quadrupedal and Bipedal Locomotion of Lizards. *Copeia*, 2 : 64-70
- SOERGEL, W. 1925. — *Die Fährten der Chirotheria*. Eine paläobiologische Studie. G. Fischer edit., Jena: 92 p., 62 fig.
- SOKAC, B. 2001. — Lower and middle Liassic calcareous algae (Dasycladales) from Mt Velebit (Croatia) and Mt Trnovski Gozd (Slovenia) with particular reference to the genus *Palaeodasysycladus* (Pia 1920) 1927 and its species. *Geologia Croatica Zagreb*, 5, 2: 133-257.
- SPY-ANDERSON, F.-L. 1980. — La bordure Vivaro-cévenole au Trias dans la région des Vans

- (Ardèche): histoire tectono-sédimentaire, évolution diagénétique d'encroulements dolomitiques de piémont et de plaine alluviale. *Thèse de 3ème cycle, Univ. Claude Bernard, Lyon I, Inédit*: 158 p, 50 fig.
- STEEL, R. 1970. — *Saurischia*. In *Encyclopedia of Paleoherpétology*. Ed. O. KUHN, G. Fischer Verlag, Iéna, 14 : 87 p.
- STEYER, J. S., GAND, G. & POUILLON, J. M. 1997. — Les Amphibiens du Paléozoïque et du Trias français: historique et inventaire. *Bul. Soc. Hist. Nat., Autun*, 162: 23-40, 4 fig. (publié en juin 1998).
- STOKES, W. L. 1957. — Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *J. Pal.*, 31: 952-954
- TAUGOURDEAU-LANTZ, J. & LACHKAR, G. 1984. — Stratigraphie par les marqueurs palynologiques sur la bordure ardéchoise du bassin du Sud-Est. Géologie profonde de la France, 1ère phase d'investigation 1, thème 11: "subsidence et diagénèse (Ardèche)". *Doc. Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*, 81-11: 59-71.
- TERS, M. 1961. — La Vendée littorale. Etude géomorphologique. Thèse Fac Lettres, Paris, CNRS: 578 p.
- TERS, M. & GABILLY, J. 1986. — Carte géologique de la France à 1/50 000 les Sables d'Olonne-Longeville. *Bur. Rech. géol. Min., Orléans-la-Source*.
- THALER, L. 1962. — Empreintes de pas de Dinosaures dans la dolomie du Lias inférieur des Causses. *C. R. Som. Soc. Géol. France*, Paris : 190-192.
- THEVENARD, F. 1992. — La paléoflore du Jurassique Inférieur (Lias) du bassin des Causses (France). Etude systématique, stratigraphique et paléoécologique. *Thèse Université Lyon I*: 198 p.
- THEVENARD, F. 1993. — Les coniférales du Jurassique Inférieur du gisement de Chaldecoste, bassin des Causses (Lozère, France). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 78: 145-166.
- THEVENARD, F., DESCHAMPS, S., GUIGNARD, G. & GOMEZ, B., 2003. — Les plantes fossiles du gisement hettangien de Talmont-Saint-Hilaire (Vendée, France) Intérêts systématique et paléoécologique. *Naturaliste Vendéen*, 3, 69-81.
- THULBORN, T., 1990. — *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall: 410 p, 19 fig.
- VERNHET, A. & SCIAU, J. 1990. — Guide du Musée de Millau et des Causses. Paléontologie, Préhistoire et Archéologie, Minéralogie. *Ass. Amis Mus. Millau et des Causses*: 38 p.
- VIALLETON, L. 1923. — *Membres et ceintures des vertébrés tétrapodes*. Doin, Paris: 535 p.
- VIAUD, J.-M. 2003. — Un site géologique remarquable à protéger et à valoriser: le Veillon à Talmont-Saint-Hilaire (Vendée). In *Les sites à traces de pas de Vertébrés vers la limite Trias-Jurassique. Journées d'étude, 28-29 mars 2002, Talmont-Saint-Hilaire (Vendée)*. *Le Naturaliste Vendéen*, 3, 101-103.
- VILLATTE, J., TAQUET, P. & BILOTTE, M. 1986. — Nouveaux restes de Dinosauriens dans le Crétacé terminal de l'anticlinal de Dreuilhe; état des connaissances dans le domaine sous-pyrénéen. In: *les Dinosaures de la Chine à la France. Colloque int. Pal., Toulouse*, 2-6 sept. 1985: 89-95.
- WATSON, D. M. S. 1914. — The *Cheirotherium*. *Geol. Mag., London*, 6, 1, 9: 396-398, 2 fig.
- WEEMS, R. E. 1992. — A re-evaluation of the taxonomy of Newark Supergroup saurischian dinosaur tracks, using extensive statistical data from a recently exposed tracksite near Culpeper, Virginia. In *Proc. 26th Forum Geol. Indust., Minerals*, Sweet ed., 119: 113 - 127.
- WELLES, S. P. 1971. — Dinosaur footprints from the Kayenta formation of Northern Arizona. *Plateau*, 44: 27-38, 4 fig., 1 tabl.
- WILLRUTH, K. 1917. — Die Fährten von *Chirotherium* (Inaugural Dissertation Univ. Halle, 1917), *Hohmann ed.*: 50 p., 4 pl.
- WILSON, J. & CARRANO, T. 1999. — Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways: a

biomechanical and systematic perspectives of sauropode locomotion. *Palaeobiology*, 25, 2: 252-267.

WINKLER, T. C. 1886. — *Histoire de l'ichnologie. Etude ichnologique sur les empreintes de pas d'animaux fossiles*. Les héritiers Loosjes, eds, Haarlem: 241-440, 12 pl.