

Les Reptiles et Synapsides fossiles de Bourgogne

Georges GAND¹, Raphaël BOURILLOT², Benjamin BRIGAUD³, Jean-Sébastien STEYER⁴ & Jean-Baptiste PEYROUSE⁵.

Résumé

L'inventaire actuel des Amniotes (Synapsida et Reptiles) fossiles à partir des collections bourguignonnes est présenté dans l'ordre stratigraphique. Il montre que les Synapsida (Reptiles Mammaliens) sont représentés au Carbonifère et au Permien inférieur par quelques squelettes. Dans le reste du Permien (moyen ou moyen à supérieur) puis au Trias, c'est la palichnofaune qui prend le relais avec quelques empreintes de pas permien attribuées à des Capthorinomorpha et avec celles beaucoup plus nombreuses du Trias laissées par une faune très variée. Celle-ci comportait le groupe souche des Crurotarsi d'où sont issus les Crocodylomorpha et les Dinosauria via les Dinosauriformes qui ont laissé des petites traces de pied tridactyles, fréquentes dans le Trias moyen. A partir du Trias supérieur (Rhétien), apparaissent des restes osseux d'Ichthyosaures et de Plésiosaures qui vont être rencontrés jusqu'à la base du Crétacé supérieur. Ces Reptiles marins carnivores ont donc évolué pendant près de 100 millions d'années dans la mer bourguignonne en compagnie de Crocodiliens dont on perd la trace à la fin du Jurassique dans notre région. La mer du Crétacé supérieur dite de la craie est riche en restes osseux de Mosasaures, grands lézards prédateurs qui semblent avoir pris le relais des Ichthyosaures et des Plésiosaures qui n'ont pas été trouvés dans le reste du Crétacé supérieur bourguignon. Quelques Dinosauriens herbivores ont été recueillis dans l'Yonne. Les données paléogéographiques de cette période suggèrent la possibilité d'en trouver d'autres dans ce département. Tous les groupes de Reptiles évoqués précédemment disparaissent au cours du Crétacé supérieur et, peut-être, de manière brutale pour les Dinosauriens à la limite du Crétacé et du Tertiaire (crise K-T). Mais les Reptiles n'ont pas tous disparu car nombreuses sont les familles de Chelonina, Crocodilia, Lacertilia, Ophidia qui vont survivre à cette crise et continuer leur évolution pendant le Tertiaire. Par suite de modifications paléogéographiques et climatiques, en France et en Bourgogne en particulier, hormis celles de Crocodilia, les autres vont devenir résiduelles. L'herpétofaune moderne est globalement mise en place, il y a une centaine de millénaires (Pleistocène). En Bourgogne, il y a actuellement 5 espèces de couleuvres, 1 de vipère (peut-être 2), 5 de lézards et 1 de tortue dont le suivi est assuré par des spécialistes. Face à certaines activités humaines destructrices, quelques unes de ces espèces sont menacées mais depuis une dizaine d'années plusieurs associations et organismes publics bourguignons, français et européens ont uni leurs efforts pour que cette herpétofaune soit protégée.

Mots-clés : Inventaire, Bourgogne, France, Synapsida, Reptiles, Carbonifère supérieur au Néolithique.

Abstract

The current inventory of fossil Amniotes (Synapsida and Reptilia) from the Burgundian collections is presented in the stratigraphic order. It shows that Synapsida (Mammalian Reptiles) are occurred in the Carboniferous and lower Permian periods by some skeletal remainders. In the Middle Permian (may be also to upper) then in Triassic, it is the palichnofauna which takes place with some Permian footprints ascribed to Capthorinomorpha and much more for the Triassic made by a varied fauna. This one consisted of the Crurotarsi stock group from where Crocodylomorpha and Dinosauria via Dinosauriformes appeared. These last were carnivorous bipedal Reptiles which made a lot of small tridactyl pes traces in a Middle Triassic sandstone Formation. From the Upper Triassic (Rhaetian), Ichthyosaurs and Plesiosaurs bone remainders are found and are met up to the base of the Upper Cretaceous. These carnivorous marine Reptiles moved during nearly 100 millions years in the Burgundian sea in company of Crocodilians of which we lose the existence in our region at the terminal Jurassic. The Upper Cretaceous sea also named the "chalk sea" is rich in Mosasaurs bone remainders. They were large predatory lizards which seem to relay Ichthyosaurs and Plesiosaurs which were not found up to the Early Upper Cretaceous in Burgundy. Some herbivorous Dinosaurs were also collected in Lower Cretaceous of Yonne department. The paleogeographic data of this period suggest the possibility of new findings of them in this region. All the groups of Reptiles evoked previously disappear during the Upper Cretaceous and, perhaps in a brutal way for Dinosaurs at the end of the Upper Cretaceous (K-T crisis = Cretaceous-Tertiary crisis). But Reptiles have not all disappeared because many families of Chelonina, Crocodilia, Lacertilia, Ophidia still lived after this crisis and continued their evolution during the Cenozoic time. Probably due to paleogeographic and climatic changes happened in France and in Burgundy, this herpetofauna decreased and became a residual group. It appeared about one hundred millenia ago (Pleistocene). In Burgundy, there are currently 5 species of snakes, 1 of viper (maybe 2), 5 lizards and 1 of tortoise whose the future is ensured by specialists. Because of certain destroying human activities, the life of some of the last species is threatened but since ten years several National and Burgundian associations and public organisations helped by European credits linked their efforts to protect this herpetofauna.

Key words : Inventory, Burgundy, France, Synapsida, Reptiles, Carboniferous to Neolithic.

¹ Université de Bourgogne, UMR CNRS 5561 Biogéosciences - 6 boulevard Gabriel - 21000 DIJON
Société d'Histoire Naturelle et des Amis du Muséum d'Autun - georgesb.gand@orange.fr

² Université de Bordeaux 3, Institut EGID - 1 allée F. Daguin - 33607 PESSAC CEDEX

³ Université de Paris Sud 11, UMR CNRS 8148 IDES - Bât. 504 - 91405 ORSAY CEDEX

⁴ Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CNRS 5143 Paléobiodiversité, Département Histoire de la Terre
Case Postale 38 - 57 rue Cuvier - 75231 PARIS CEDEX 05 - steyer@mnhn.fr

⁵ Société d'Histoire Naturelle et des Amis du Muséum d'Autun - jbpeyrouse@wanadoo.fr

Introduction

Ce travail d'inventaire sur les Reptiles et Synapsides (= Amniotes) fossiles de Bourgogne fait suite à celui qui a été réalisé par Benjamin BRIGAUD (2004) et par Raphaël BOURILLOT (2004), respectivement sur la « Faune et la Flore du Morvan, du Dévonien au Jurassique » et sur l' « Inventaire, Histoire et Evolution des Reptiles et des Amphibiens fossiles en Bourgogne ». Ces études qui se recoupent et se complètent ont été effectuées dans le cadre d'un rapport de licence à l'UFR (Unité de Formation et de Recherche) des Sciences de la Terre, de la Vie et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne.

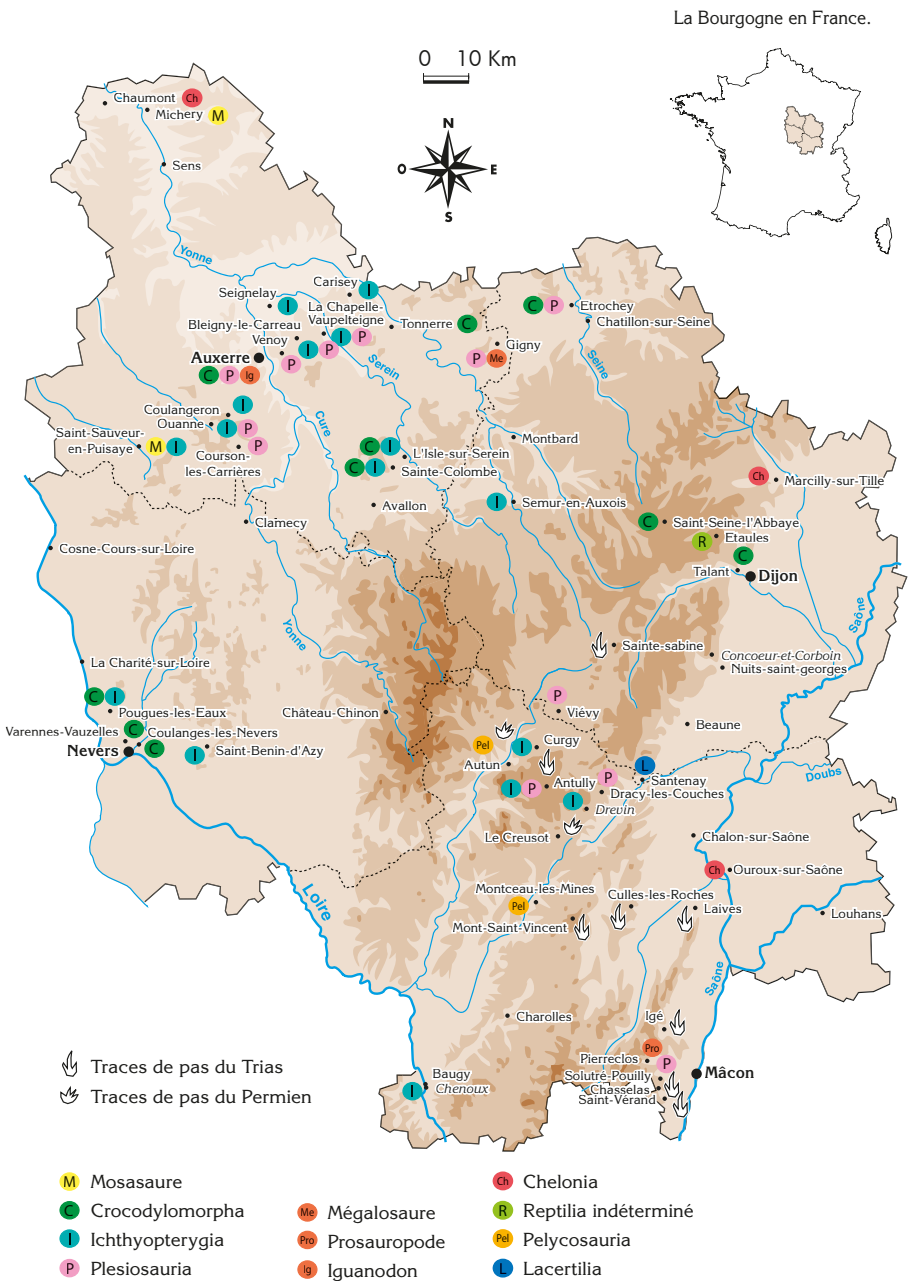


Figure 1. Localisation géographique des sites à Amniotes (Reptiles et Pelycosauria) fossiles en Bourgogne.

A la demande du Rédacteur en Chef, Daniel SIRUGUE, de la Revue Scientifique Bourgogne-Nature, qui envisageait de publier deux inventaires sur les Amphibiens et Reptiles actuels et fossiles de Bourgogne, Georges GAND compléta et adapta les données de Benjamin et Raphaël au sujet proposé, à partir de ses données personnelles, de recherches bibliographiques et de plusieurs visites au Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun et à celui d'Auxerre. Plusieurs spécialistes français ont ensuite rédigé (STEYER J.S.) ou accepté de relire la partie du manuscrit consacré à leur clade afin de l'actualiser. Mais les fossiles n'ont pas fait l'objet d'une révision nomenclaturale. Le texte correspond donc à un inventaire dans lequel les ossements sont nommés avec les premiers binômes des inventeurs ; souvent dus à SAUVAGE en l'occurrence. Mais d'après plusieurs auteurs actuels, sa nomenclature est en grande partie obsolète car elle fut seulement et souvent basée sur des parties anatomiques, comme les vertèbres, qui n'ont pas ou peu de caractères diagnostiques.

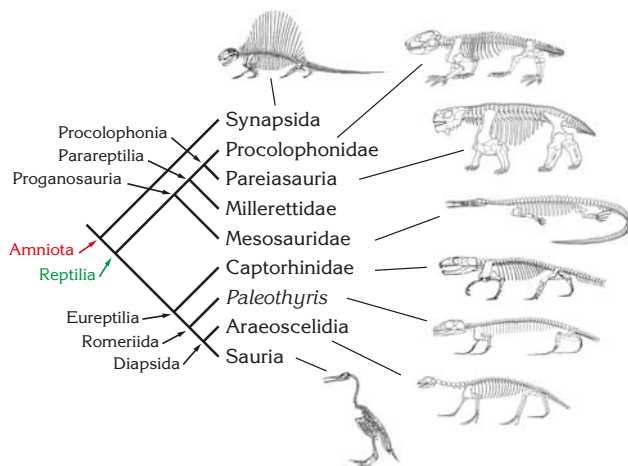


Figure 3. Cladogramme des Amniotes fossiles (Synapsida et Reptilia) (*sensu* MODESTO & ANDERSON, 2004 *in* FALCONNET, 2010). Les Sauria regroupent les Dinosaures, Oiseaux et les Tortues.

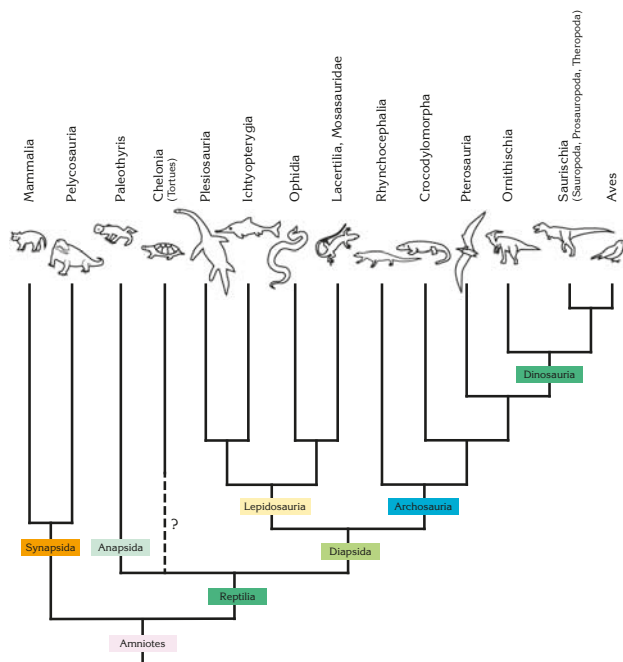
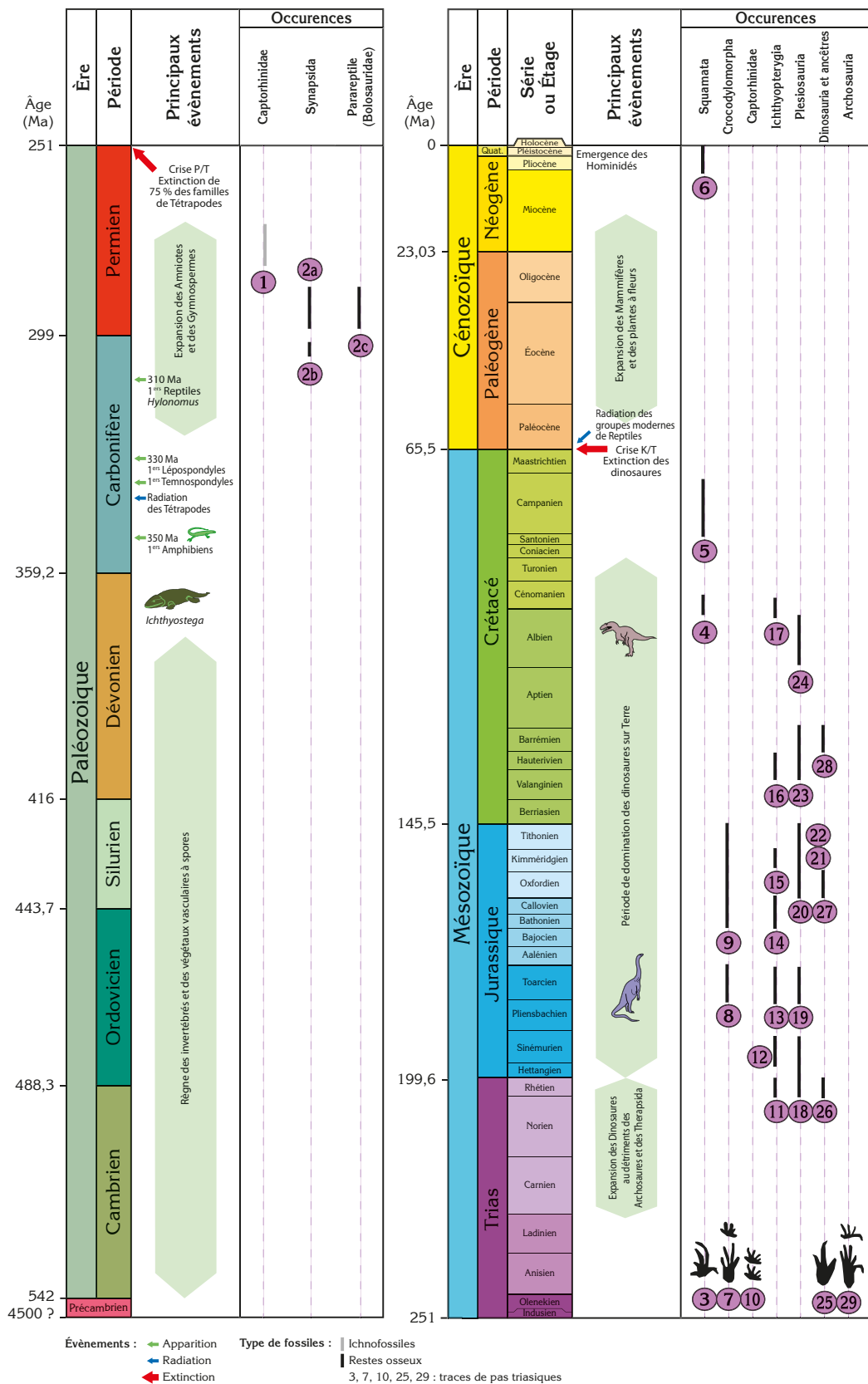


Figure 4. Cladogramme des Amniotes actuels et fossiles (Synapsida et Reptiles); d'après CAMPBELL & REECE (2004) modifié.

Les Reptiles fossiles trouvés en Bourgogne ont été localisés géographiquement sur la **figure 1** et stratigraphiquement sur la **figure 2**. Dans ce qui suit, nous utilisons le terme Reptile ou Reptilia pour regrouper tous les fossiles osseux exceptés les Pelycosauria du Carbonifère et du Permien qui font partie des Synapsida longtemps appelés « Reptiles mammaliens » (= Pelycosauria + Therapsida). En parcourant les divers cladogrammes élaborés par les paléontologistes, nous avons choisi celui de MODESTO & ANDERSON (2004) modifié par FALCONNET (2010) (**figure 3**). Les Sauria sont constitués des Dinosauria, Aves (Oiseaux) et des Chelon (Tortues); ce dernier clade étant considéré actuellement par plusieurs auteurs comme des Diapsida (discussion *in* FALCONNET, 2010). Afin de faire le lien entre les Reptiles fossiles et actuels, nous présentons aussi un cladogramme emprunté à CAMPBELL & REECE (2004) (**figure 4**) dans lequel les auteurs n'ont pas utilisé le mot « Reptile » (cas assez général des zoologistes). Nous l'avons ajouté à la légende du cladogramme qui a été aussi modifié par le remplacement des noms des clades initiaux par ceux de notre texte.

Dans l'inventaire des « Amphibiens » fossiles et actuels (Temnospondyles et Lissamphibiens) de Bourgogne, nous avons expliqué sommairement la méthodologie des études cladistiques qui se sont progressivement développées à partir des années 80 (JANVIER *et al.*, 1980). Nous reportons aussi le lecteur qui voudrait en savoir plus à un article fort didactique qui lui permettra de comprendre « la construction de phylogénies » (LECOINTRE, 1995).



1. Les Squamata

Ils comprennent actuellement plus de 6000 espèces et sont en pleine expansion depuis le Cénozoïque. On les range dans les Lepidosauria qui sont composés de deux groupes frères : les Lacertilia et les Sphenodontia.

1.1. Les Lacertilia

Ce groupe, mieux connu sous le vocable de « Lacertiliens » ou « Lézards », comporte actuellement plus de 3300 espèces.

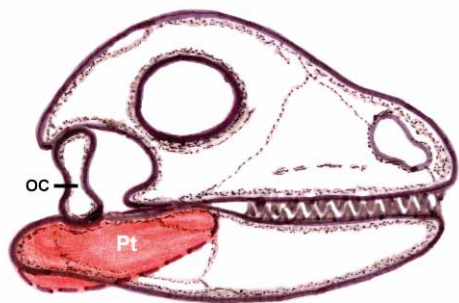


Figure 5. Crâne de Lacertilia théorique montrant l'articulation streptostylique ; OC = os carré s'articulant sur le frontal et lié au muscle Ptérygoïde (= Pt), schéma de G. GAND.

HOFFSTETTER (1955) dit de ces Lacertilia qu'ils sont « hautement spécialisés » et caractérisés par la « suspension streptostylique » de l'os carré. C'est un os crânien qui s'articule au temporal par sa partie supérieure « tandis que l'extrémité inférieure mobile conserve seulement une liaison ligamenteuse avec le ptérygoïde ». En liaison avec le développement du muscle ptérygoïde, ce système concourt à donner une grande force à la mâchoire (figure 5).

Une telle disposition, ayant été ébauchée chez les Eosuchiens du Trias, en fit longtemps les ancêtres potentiels des Lézards actuels (HOFFSTETTER, 1955). Mais la découverte, en Afrique du Sud, de fossiles permien ayant ce caractère comme *Paliguana*, a vieilli l'origine des Lacertilia et les fait émerger d'Eolacertilia (CARROLL, 1988) (figure 6). Ainsi Eosuchiens et l'ensemble Eolacertilia-Lacertilia partagent plutôt le même ancêtre.

Bien que non exclusive, les Lézards actuels et fossiles possèdent des membres et des autopodes qui ont la même organisation avec notamment des orteils de taille échelonnée du I au IV et une formule phalangienne, typiquement 2.3.4.5, du I au IV et 3 ou 4 pour le doigt V. Dans les formes permien et celles du Trias inférieur, l'astragale et le calcaneum sont séparés mais ces deux tarsiens vont fusionner au cours de l'évolution. Cette modification va induire la formation d'une articulation intratarsienne qui facilitera la locomotion.

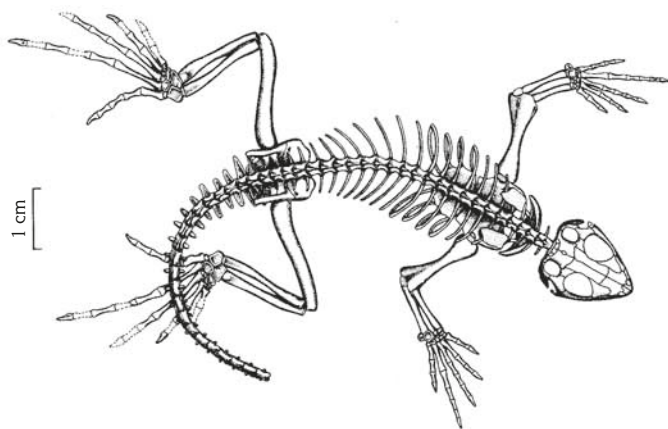


Figure 6. Reconstruction du squelette d'un Lézard primitif. (CARROLL, 1988: 229).

◀ Figure 2. Répartition stratigraphique en Bourgogne des Amniotes fossiles (ossements et ichnites) dans l'échelle géologique (les durées sont représentées à une échelle différente dans la colonne Paléozoïque et dans celle concernant le Mésozoïque et le Cénozoïque).

Paléontologie : 1 = *Varanopus*, *Hyloidichnus* (les Couchets) ; 2a = *Stereorachis*, *Callibrachion* (Millery, Autunois) ; 2b = « *Stereorachis* » *blanziacensis* ; 2c = *Belebey* sp. ; 3 = Lepidosauria (Autunois, Charollais, Châlonnais) ; 4 et 5 = Mosasauridae : *Mosasaurus*, *Liodon* (St-Sauveur, Michery) ; 6 = *Anguis fragilis* (Solutré) ; 7 = *Isochirotherium delicatum* ; 8 = *Pelagosaurus* (Ste Colombe) ; 9 = *Teleidosaurus*, *Steneosaurus*, *Metriorhynchus*, *Machimosaurus* (Ste-Seine l'Abbaye, Talant, Etrochey, Nivernais, Varennes-Vauzelles, Auxerre, Tonnerre) ; 10 = *Procolophonium*, *Circapalmichnus* (Culles-les-Roches, Châlonnais) ; 11 = *Ichthyosaurus carinatus*, *I. rheticus* ; 12 = *I. platyodon*, *I. communis*, *I. sp.* (Drevin, Cury, Semur-en-Auxois) ; 13 = *I. longirostris* (Chenoux) ; *I. burgundiae* (Isle-sur-Serein) ; 14 = *I. sp.* (Ste-Colombe, St-Bénin-d'Azy, Pougues-les-Eaux) ; 15 = *Grendilius icaunensis* (Coulangeron) ; *I. thyreospondylus* (Ouanne) ; 16 = *I. sp.* (La Chapelle et Bleigny-le-Carreau) ; 17 = *I. campylodon* (St-Sauveur-en-Puisaye), *I. sp.* ; (Seignelay) ; 18 = *Plesiosaurus costatus*, *P. bibractensis* (Rhétien, Antully) ; *Pl. sp.* (Hettangien, Dracy-les-Couches) ; *Plesiosaurus* (Viévy, Yonne) ; 19 = *Pl. indet.* (Toarcien, Solutré ; Lias de l'Yonne) ; 20 = *Tricleidus seeleyi*, *Liopleurodon ferox*, *Simolestes vorax* (Etrochey) ; *Pl. sp.* (Gigny) ; *Liopleurodon* (Tonnerre, Courson-les-Carrières) ; *Colymbosaurus dutertrei* (Courson) ; 21 = *Polyptychodon archiaci*, *Pliosaurus brachydeirus*, *Pliosaurus sp.* (Ouanne) ; 22 = *Colymbosaurus macrospondylus* (Tithonien, Auxerre) ; 23 = Plesiosaure (Hauterivien, La Chapelle et Bleigny-le-Carreau) ; *Plesiosaurus neocomiensis*, *Pl. sp.* (Barrémien de Venay) ; 24 = *Colymbosaurus macrospondylus* (Yonne) ; 25 = *Coelurosaurichnus* et *Anchisauripus* (traces de Dinosauriformes) ; *Rotodactylus* (traces de Dinosauromorpha) (Autunois, Mâconnais, Charollais, Auxois) ; 26 = Prosauropode (Pierreclos, Mâconnais) ; 27 = *Megalosaurus* (Vertus, Givry) ; 28 = Iguanodontidae (Carisey, Auxerre) ; 29 = Traces de pas d'Archosauria (Trias moyen).

Les Lacertidés

Les **Lacertidea** ou **lacertidés** sont représentés par 13 espèces en France dont 4 en Bourgogne (SIRUGUE, 1999) et sont connus en Europe depuis l'**Eocène** avec *Eolacerta* d'Allemagne et *Plesiolacerta* de France, récolté dans les Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur-Oligocène). A partir de l'Aquitaniien (Miocène inférieur), les espèces européennes sont très proches des formes actuelles.

Des écailles de « lézards » ont été mentionnées par CHALINE (1963a, b) dans les limons rouges d'une brèche osseuse observée dans une grotte du Bathonien située au nord de Santenay (Côte-d'Or). L'âge de ce site préhistorique est « vraisemblablement » **Riss-Würm** voire du **Riss** si la présence du Glouton était confirmée (CHALINE, 1963). Ces « écailles », pour s'être conservées, sont en fait très certainement des ostéodermes. De fait, elles n'appartiendraient donc pas à des Lacertidés, qui en sont dépourvus, mais plutôt à un Anguidé.

Les Anguimorphes

Les **Anguimorphes** ou **Anguimorpha**, famille des **Anguidés** sont seulement représentés en Bourgogne par l'Orvet fragile (*Anguis fragilis*). Ce « serpent de verre » est en réalité un lézard apode qui a conservé ses ceintures scapulaire et pelvienne. Il possède, comme les Serpents ou Ophidiens/ Ophidia, la caractéristique d'avoir l'extrémité de la langue fourchue et des dents qui se remplacent de manière alternative.

Des restes fossiles d'Anguidés, apodes ou non, sont connus dans le Crétacé supérieur d'Amérique du nord et de Mongolie puis ils deviennent plus fréquents dans les terrains cénozoïques dans lesquels ils apparaissent bien diversifiés. On y connaît ainsi des animaux qui pouvaient atteindre 2 mètres de longueur avec le corps cuirassé. Les orvets du genre *Anguis* ont été recueillis dans le Miocène de l'Europe septentrionale où les espèces semblent y avoir été seulement localisées.

Anguis fragilis a été trouvé aussi dans le **Magdalénien supérieur** du Crot du Charnier près de Solutré (JEANNET, 2002 in CALLOU, 2010).

Les Mosasauridés

Ce sont de grands lézards marins, prédateurs principaux (avec les requins) des écosystèmes du Crétacé supérieur (**figure 7**). Ils sont, soit inclus au sein des Varanoidea (CUVIER, 1808 ; RUSSELL, 1967 ; DEBRAGA & CARROLL, 1993) soit, regroupés avec les Ophidia dans les Pythonomorpha (COPE, 1869 ; LEE, 1997). Ils sont connus dès le début du Turonien et se diversifient de manière spectaculaire pendant le Campanien-Maastrichtien où ils sont représentés par de nombreux types écologiques de taille allant de 3 à 15 mètres, répartis de manière cosmopolite. Les premiers restes de Mosasauridés, dont le fameux « Grand Animal Fossile des Carrières de Maastricht » de CUVIER (1808), conservé actuellement au MNHN de Paris (BARDET & JAGT, 1996 pour un historique), ont été découverts dans le Maastrichtien : étage dont le nom dérive de la ville.

Des Mosasauridés ont également été trouvés dans le Crétacé supérieur de Bourgogne. Ils sont présentés de manière chronologique.

• Cénomaniien de Saint-Sauveur (Yonne)

SAUVAGE (1879: 74-75) a signalé dans cet étage la présence de deux dents attribuées à *Leiodon*, et à *Mosasaurus*. Ce matériel n'a jamais été figuré ni révisé et devrait être conservé dans les collections du Musée Histoire Naturelle d'Auxerre (MHN d'Auxerre).

• Campanien de Michery (Yonne)

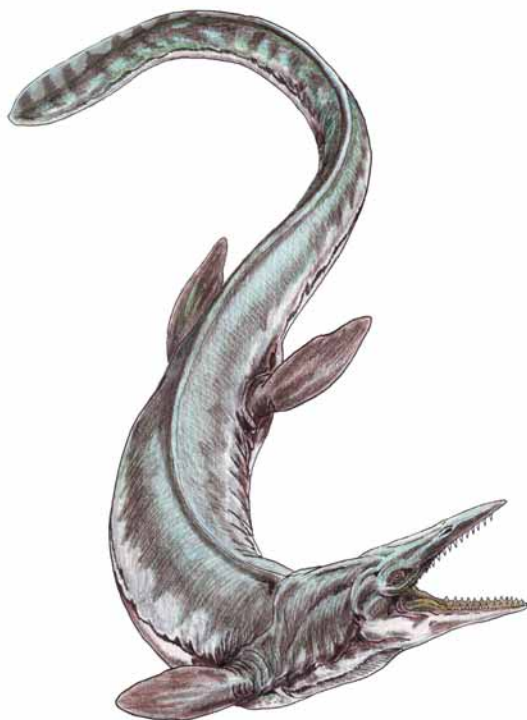


Figure 7. Reconstitution du Mosasauridé *Tylosaurus* (USA) d'après Dmitry BOGDANOV.

La craie blanche à *Belemnitella quadrata* (Campanien inférieur) des carrières de Michery, près de Pont-sur-Yonne, a livré les restes de deux taxons de Mosasauridés ; à savoir un fragment de mâchoire avec des dents, dont une isolée, six vertèbres et des côtes signalées par LAMBERT (1878, p. 56-58, pl. 1) et attribués à *Mosasaurus hoffmanni* selon GAUDRY (LAMBERT, 1878, p. 57). Ces ossements ont par la suite été réattribués par GAUDRY (1890, p. 206, fig. 301 ; 1892, p. 11) avec quelques doutes à *Mosasaurus hoffmanni* (= *M. giganteus* = *M. camperi*, LINGHAM-SOLIAR, 1995). Ce matériel n'a jamais été révisé.

La dent isolée, figurée par GAUDRY (1890, fig. 301) devrait se trouver dans les collections du MNHN mais la localisation de l'autre partie du matériel demeure inconnue. *Liodon compressidens* Gaudry, 1892 est basée sur un museau complet comprenant le prémaxillaire, les deux maxillaires et les deux dentaires ; l'ensemble de ces os conservant les dents en place (GAUDRY, 1892, p. 5-6, pl. 1 = **figure 8** de ce travail). Cette espèce, dont le type est conservé au MNHN de Paris, a été réattribuée récemment au genre *Mosasaurus* (LINGHAM-SOLIAR, 1993).

• Origine inconnue

Une vertèbre de Mosasaure est indiquée dans l'inventaire de la collection paléontologique du musée d'Avallon (renseignement d'Agnès VALLÉE).



Figure 8. Museau complet comprenant « *Liodon compressidens* » d'après la planche 1 in GAUDRY (1892) ; Collection du MNHN de Paris ; longueur = 35 cm ; scan de N. BARDET.

1.2. Les Ophidia

Les zoologistes ont inventorié plus de 2300 espèces de serpents. En Bourgogne, on rencontre 5 espèces de couleuvres et 2 de vipères (SIRUGUE, 1999). Aucun fossile n'y est connu.

Les Colubridés

Les **Colubridés** sont connus depuis l'Eocène. En France, ils sont mentionnés dans l'Oligocène du Quercy, de la Limagne et semblent être plus fréquents dans le Miocène. Les **Natricinés** dont le type est la Couleuvre à collier (*Natrix natrix*) ont été récoltés dans les Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur-Oligocène).

D'après la localisation des fossiles, il semble que l'histoire géologique des Colubridés se soit déroulée en Afrique et en Asie (HOFFSTETTER, 1955).

Les Vipéridés

Les Vipéridés pourraient avoir une origine africaine. C'est en effet, sur ce continent, qu'ils y sont actuellement les plus diversifiés. En France, des fossiles sont connus de l'Oligocène supérieur (Limagne) au Pliocène (Roussillon).

Des restes de Vipère ont été identifiés dans la faune de la grotte magdalénienne du Crest de Viry (PEYROUSE & DESBROSSE, 2009). Mais comme la stratigraphie a été perturbée par des fouisseurs, les auteurs soulignent que l'âge **Magdalénien** de ces restes n'est pas certain. Il pourrait-être plus vieux ou plus récent.

1.3. Phylogénie et systématique des Lepidosauria Squamata

La monophylie des Lepidosauria est démontrée à partir de 84 caractères dérivés, encore dits apomorphes (RAGE, 1992). On en connaît donc l'ancêtre hypothétique et tous ses descendants. Mais il est admis que les Lacertiliens, groupe frère, des Sphenodontia sont paraphylétiques ; c'est-à-dire que ce groupe comprend un ancêtre et une partie seulement de ses descendants. Parmi eux, on considère que les Anguimorphes sont monophylétiques et qu'ils forment donc un clade.

Longtemps discutée et incertaine, l'origine des Ophidiens semble actuellement plus assurée. HOFFSTETTER (1955) penchait pour une « origine reculée à partir de formes reptiliennes archaïques ». En se basant sur *Pachyrhachis*, trouvé dans le Crétacé moyen d'Israël et admis, par CARROLL (1988), comme une forme intermédiaire entre les Lacertilia Varanoida et les Ophidia, cet auteur a suggéré que les ancêtres des serpents divergèrent des lézards avant la fin du Jurassique. Mais à partir des analyses cladistiques, il apparaît que les Lacertiliens Anguimorphes en constituent le groupe souche d'où se sont différenciés les Scolécophidiens (serpents vermiformes à vie fousseuse) et les Colubroïdés (Vipéridés et Colubridés) (RAGE, 1992).

1.4. Les ichnofossiles *Rhynchosauroides*

Dans la Formation des Grès inférieurs qui débutent les terrains triasiques régionaux, mais aussi sur toute la bordure orientale du Massif Central, de Sainte-Sabine (Côte-d'Or) au Lodévois (nord de Montpellier) de nombreuses pistes à traces d'autopodes lacertoïdes ont été récoltées dans ces terrains. Les empreintes de pied et de main sont penta à tri-dactyles avec des doigts typiquement échelonnés du I au IV (figure 9). 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, notamment la valeur de l'angle du pas, en général proche de 90°, permet de dresser la silhouette de reptiles aux membres fléchis, comme les lacertiliens actuels (figures 10, 11 et 56 V). Ils étaient capables de se mouvoir très rapidement.

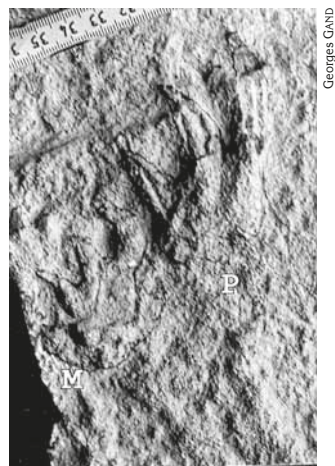


Figure 9. *Rhynchosauroides maximus* (GAND, 1974), couple pied (P) - main (M), Trias moyen de Bourgogne, Formation des Grès inférieurs ; coll. GAND, MHN d'Autun.

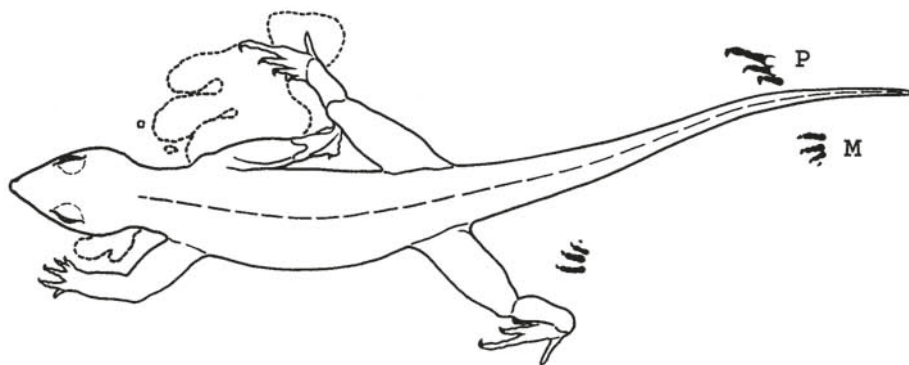


Figure 10. Piste *Rhynchosauroides* du Trias des USA laissée par un Rhynchocéphale, d'après BAIRD (1957) ; M = trace de la main ; P = celle du pied.



Figure 11. L'auteur de *Rhynchosauroides* imaginé par G. et S. GAND ; (GAND, 1975).

Plusieurs ichnoespèces rangées dans l'ichnogenre *Rhynchosauroïdes* ont été décrites par DEMATHIEU et par GAND. On retrouvera in GAND *et al.* (2007) les références bibliographiques de ces travaux. 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.

2. Les Crocodylomorpha

Les Crocodylomorphes font partie des Archosaures, groupe dont ils sont les seuls représentants actuels avec les oiseaux. Les Archosaures comprenaient, entre autres, les Dinosauriens et les Ptérosaures, ces derniers étant des reptiles volants du Mésozoïque, le premier groupe ayant disparu lors de la crise du Crétacé-Tertiaire.

2. 1. Les Eusuchia : Crocodylomorphes du Crétacé à l'Actuel

Ce groupe comprend toutes les espèces actuelles qui ont été rassemblées dans trois familles : les Gavialoidea, les Crocodyloidea et les Alligatoroidea. Le premier taxon est actuellement représenté par une seule espèce, *Gavialis gangeticus*, de l'Inde et de Birmanie, le second inclut, entre autre, le genre *Crocodylus*, et le dernier, les genres *Caiman* et *Alligator*. Si de nombreuses espèces fossiles sont connues, les Eusuchiens ne sont représentés actuellement que par 23 espèces, réparties parmi 8 genres. Sous des aspects archaïques, les Eusuchiens diffèrent beaucoup des autres reptiles actuels par une organisation plus « perfectionnée ». On y reconnaît, par exemple, un cœur à quatre cavités, comme le nôtre, l'existence d'un palais secondaire, des pieds tétradactyles I-IV mais des mains pentadactyles etc... Et, l'existence d'une articulation tarso-zeugopodiale (dite encore crocodiloïde ou crurotarsale) qui s'effectue entre l'astragale devenu solidaire du tibia et du péroné tandis que le calcanéum l'est avec le reste du tarse.

Ce sont des animaux terrestres, semi-aquatiques atteignant plus de 10 mètres de longueur pour le Gavial du Gange qui est aussi marin.

Les Eusuchiens ne sont, pour l'instant, pas connus en Bourgogne, à l'état fossile, mais leur présence est attestée en Europe dès le Crétacé inférieur, en faisant ainsi, les contemporains des derniers Dinosauriens. Durant le Cénozoïque inférieur, les Crocodiliens vont beaucoup se diversifier et connaître une large répartition mondiale qu'ils n'ont plus actuellement.

2. 2. Les Mesosuchia : Crocodylomorpha du Lias supérieur au Paléocène

Ce groupe représente la troisième radiation adaptative avec 70 genres et 16 familles. Ces Mesosuchiens diffèrent principalement des Eusuchiens par quelques caractères crâniens, notamment ceux des os du palais, et par la forme du centre vertébral qui était surtout amphicoele (biconcave) voir biplane chez les premiers (faces concaves donnant une forme de sablier) et procoeles (faces concavo-convexes) chez les seconds.

Tous les crocodiliens trouvés en Bourgogne sont des Mesosuchia, groupe paraphylétique, qui disparût au début du Cénozoïque (Paléocène) avec *Dyrosaurus*.

Les familles connues en Bourgogne font partie des Thalattosuchia, un groupe de crocodyloformes marins. Il y sont représentés par trois familles, qui sont les Teleosauridae avec *Steneosaurus larteti*, *S. heberti*, *S. cf intermedius*, *Steneosaurus sp.*, *Pelagosaurus*, les Metriorhynchidae avec *Teleidosaurus gaudryi* et *Metriorhynchus sp.*, et, peut-être, les Goniopholidae avec *Machimosaurus hugii*. Ces fossiles sont conservés dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de la Faculté des Sciences Gabriel à Dijon, dans celles des musées d'Avallon, d'Auxerre et de Nevers (cf infra).

Les Teleosauridae ont vécu entre le Jurassique inférieur et le Crétacé inférieur (figure 12). Moins spécialisés que les Metriorhynchidae, et à la différence de ces derniers, les membres de cette famille possédaient des plaques dermiques, et avaient des membres qui leur permettaient probablement un déplacement terrestre relativement aisé. On retrouve d'ailleurs aussi bien des individus de cette famille dans des sédiments épicontinentaux que marins plus profonds (BUFFETAUT & THIERRY, 1977).



Georges GAND

Figure 12. Moulage de *Mystriosaurus* du Lias supérieur du Wurtemberg (Franconie, Allemagne), MHN d'Autun ; mire = 15 cm ; longueur de l'animal = 2,5 m.



Agnès POULAIN

Figure 14. *Pegalosaurus*, Toarcien, Sainte-Colombe ; Coll. Moreau du Musée d'Avallon ; échelle = 10 cm.

Les Metriorhynchidae vécurent du Jurassique moyen au Crétacé inférieur. Ces crocodyloformes étaient beaucoup plus adaptés à la vie marine que les *Teleosauridae*, avec des membres plus ou moins transformés en palettes natatoires, un cou réduit, des plaques dermiques absentes, et une extrémité de la queue tournée vers le bas, une disposition montrant l'existence d'une nageoire caudale développée (figure 13).

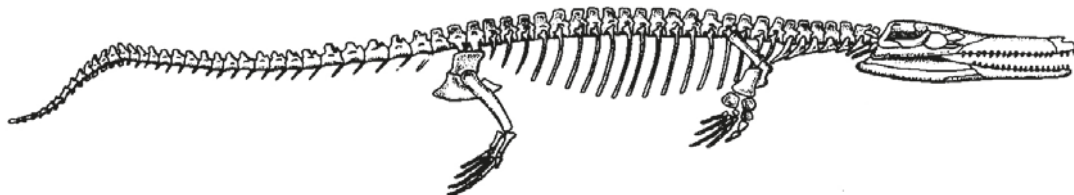


Figure 13. *Metriorhynchus*, Jurassique supérieur (France, Angleterre, Patagonie); figure d'après STEEL (1973).

Les Goniopholidea sont connus du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur. Ce sont de grands Crocodyliens atteignant 6 mètres de longueur. Le museau est assez large et le crâne présente de grandes fosses temporales dont la taille est au moins égale à celle des orbites. La mâchoire supérieure porte une échancrure pour laisser le passage à la « pseudo-canine » de la mandibule inférieure.

BUFFETAUT & THIERRY (1977) pensent que les espèces de *Teleosauridae* et de *Metriorhynchidae* étaient uniquement marines et qu'elles vivaient dans des mers épi-continentales et dans les milieux nectoniques. Elles devaient plonger et se nourrir de Céphalopodes (Ammonites, Bélemnites) et de poissons. Mais, il est vraisemblable qu'elles durent aller pondre sur les plages, comme les tortues actuelles.

Répartition verticale des espèces dans la série bourguignonne.

- **Toarcien de Sainte-Colombe (Avalonnais, Yonne).**

Un spécimen de *Pelagosaurus* (*Teleosauridae*) est représenté dans les collections du Musée de l'Avalonnais par les os de la tête, du tronc et par quelques vertèbres caudales (figure 14). Ces restes sont ceux d'un crocodile à dentition faible dont le museau est relativement plus court que celui de *Steneosaurus* et de *Teleosaurus*.

- **Bathonien inférieur de Saint-Seine-l'Abbaye (Côte-d'Or)**

Teleidosaurus gaudryi a été récolté dans une Formation de Calcaires à Bivalves, Foraminifères et Crinoïdes qui s'est déposée dans un milieu peu agité et peu profond de la zone infratidale ; Les fossiles sont un crâne très bien préservé et l'empreinte d'une mandibule. Les caractères crâniens de cette espèce sont intermédiaires entre ceux des Téléosauridés et des Métriorhynchidés.

- **Bathonien moyen du Mont-de-Cène (Santenay-le-Haut, Côte-d'Or)**

À 250 mètres, au nord de ce site panoramique, Jean LEBALLEUX (JL) a ramassé, en 2005 un fragment de rostre d'un Crocodylomorpha, au cours d'une prospection archéologique dans les labours d'un champ sis dans la Formation des marnes à *Pholadomya* riches aussi en térébratules. Ce fossile est un morceau de la partie antérieure d'un maxillaire supérieur parcouru par un sillon longitudinal discret. Il est long de 60 mm pour une largeur de 45 mm et son épaisseur atteint 24mm (figure 14 bis). Les sections transversales correspondent à deux cassures naturelles qui sont de forme elliptique. Elles permettent d'observer les canaux nasaux bordés par les racines dentaires centimétriques. La paroi osseuse du maxillaire est plus épaisse ventralement que dorsalement, 4 à 5 mm contre 2.

Les dents, enracinées obliquement, sont coniques. Elles atteignent 1 cm de diamètre et sont sectionnées au niveau de leur collet. Chaque rangée en montre 3 espacées de 28 mm. Ce qui permet d'estimer la longueur de ce crâne longirostre à environ 130 cm en se basant sur les dimensions de *Steneosaurus larteti* (KÄLIN, 1955: 729) ; espèce à laquelle nous attribuons ce fossile de Mesochuchia.

Cet échantillon a été donné par son découvreur (JL) au Muséum d'Histoire Naturelle Jacques de La Comble d'Autun (MHNA).



Figure 14bis. Portion de maxillaire supérieur longirostre attribuée à *Steneosaurus*. 1 et 2 : successivement faces dorsale et ventrale, cette dernière montrant 5 dents sectionnées d'1 cm de diamètre ; 3 et 4 : rangées dentaires gauche et droite ; 5 et 6 : sections transversales naturelles antérieure et postérieure ; D = dent ; CN = canaux nasaux ; mire = 1 cm.

• Bathonien supérieur de Talant (Côte-d'Or).

Steneosaurus larteti (figure 15) provient du Comblanchien. La Formation calcaire fossilifère s'est formée dans un milieu protégé et infratidal donc peu profond. Cette espèce est connue par le crâne presque complet, long de 71 centimètres, montrant un rostre allongé assez grêle, la mandibule, six vertèbres cervicales, une dizaine de plaques dermiques et une côte. Les facettes articulaires vertébrales sont subverticales, disposition qui ne devait



Figure 15. *Steneosaurus larteti*, Bathonien sup., Talant (21), C = crâne, MI = mâchoire inférieure ; Coll. du CSTVE, UFR des Sciences de la Terre, Univ. de Bourgogne ; échelle : 10 cm.

permettre que des mouvements ondulatoires de même direction, lors de la natation. Hormis, les plaques dermiques qui sont très dispersées, les autres parties du squelette sont restées en connexion et suggèrent que l'animal fut enfoui rapidement.

• **Callovien inférieur d'Etrochey (Côte-d'Or)**

Des fragments de *Steneosaurus* sp. ont été recueillis près de cette localité, au nord de Châtillon-sur-Seine, dans :

- la Formation des Marnes à *Digonella divionensis* de la base du Callovien, dans un faciès wackestone de milieu calme, sans trace de forts courants, correspondant à la zone infratidale de plateforme interne. Les fossiles sont des mandibules incomplètes mais la symphyse en forme de spatule permet de les attribuer aux Téléosauridés (figure 16). Les dents sont courbées et peuvent atteindre 30 mm ;
- la Formation de calcaires blancs, bioclastiques et oolithiques. Elle a livré des fragments de mâchoires dont l'un d'entre eux mesure 136 mm de longueur, deux vertèbres dorsales en connexion et deux côtes.

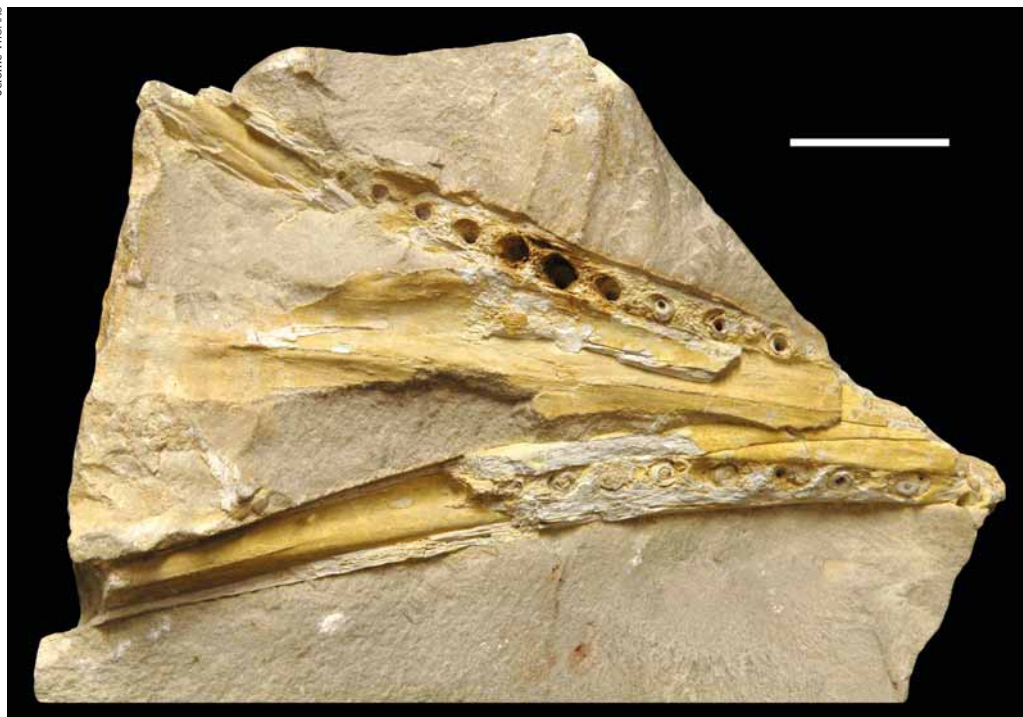


Figure 16. Partie de mâchoire inférieure (*Steneosaurus* ?), Callovien, Etrochey (21) ; Coll. du CSTVE ; échelle: 5 cm.

• **Callovien supérieur du Nivernais (Nièvre)**

Collection du Musée de Nevers. Bernadette Bringuier, conservatrice en 1989, dans cette ville, a établi un inventaire qui nous a été envoyé par Jean-François DEMAIZIÈRE (JFD) habitant Saint-Eloi.

Un crâne de *Steneosaurus* y figure, provenant, d'après JFD, d'une des carrières de calcaire qui étaient exploitées au nord de cette ville, près de Coulanges-les-Nevers ; c'est à dire dans le Callovien.

Collection DEMAIZIÈRE. Ce Naturaliste a beaucoup prospecté le Nivernais. Il a ainsi recueilli des restes de crocodilia dont deux mâchoires inférieures (figure 17). Il a aussi hérité de fragments osseux, sans doute crâniens, récoltés près de Périgny-les-Vaux (canton de Pougues-les-Eaux).

• **Oxfordien de Varennes-Vauzelles (Nièvre)**

JFD a récolté dans l'Oolithe ferrugineuse de la Plaine de « nombreux restes osseux peu déterminables ». Quelques vertèbres sont représentées sur les figures 18 et 19.

• **Oxfordien moyen d'Etrochey (Côte-d'Or).**

Plusieurs espèces ont été trouvées dans la Formation de l'Oolithe ferrugineuse qui s'est déposée dans un milieu infratidal, ouvert aux influences du large ; Les squelettes ont été bien conservés et sont restés *in situ*.

* *Steneosaurus heberti*.

On a trouvé la partie antérieure de la mâchoire supérieure en forme de bec, longue d'une quarantaine de centimètres. Cette dimension suggère que l'animal devait être de grande taille. Pour cette raison le spécimen bourguignon a été rapproché de l'espèce-type qui fut récoltée dans la falaise des « vaches noires » (Calvados) datées de l'Oxfordien inférieur. Cet holotype est conservé au MNHN.

* *Steneosaurus cf. intermedius* nomme l'extrémité antérieure d'une mandibule. La disposition des alvéoles dentaires est à l'origine de cette possible attribution spécifique.

* *Metriorhynchus sp.* Le genre est seulement connu dans les terrains du Jurassique moyen et supérieur. En Bourgogne, *Metriorhynchus sp.*, est représenté par une grande partie d'un crâne de 15,7 cm de longueur sur 14,5 cm de largeur. Le fort développement du frontal et du préfrontal justifie qu'il ait été attribué au genre *Metriorhynchus*.

• **Oxfordien supérieur de Tonnerre (Yonne)**

SAUVAGE (1879: 81) décrit une dent de *Machimosaurus interruptus* que M. COTTEAU a recueillie dans « les couches supérieures de l'étage corallien ». Elle est longue de 40 mm avec la face externe striée et lisse irrégulièrement alors que la face interne présente des stries plus fortes.



Figure 17. Mâchoires de cf. *Steneosaurus*, Callovien de Varennes-Vauzelles, la Plaine, longueur du fossile = 17 cm ; Coll. de J.F. DEMAIZIÈRE.



Figure 18. 1 : Vue ventrale d'un corps vertébral, Oxfordien, Varennes-Vauzelles, la Plaine, diamètre = 4, 5 cm ; 2 : Vue dorsale du corps vertébral, on voit le canal médullaire ; Coll. de J.F. DEMAIZIÈRE.



Figure 19. 1 : Vertèbre avec les racines apophysaires et le trou du canal rachidien conservés, même provenance que la vertèbre de la figure 18, hauteur = 7 cm ; 2 : Vertèbre vue de profil ; Coll. de J.F. DEMAIZIÈRE.

* *M. hugii* est aussi signalé par cet auteur, dans le « Corallien » de Tonnerre, sans plus de précisions.

* *Steneosaurus* sp., est représenté par deux dents striées du « Corallien supérieur, longues de 20 et 25 mm (coll. COTTEAU).

- **Kimméridgien d'Auxerre (Yonne)**

SAUVAGE (1879: 24) mentionne la présence de *Machimosaurus* sp., sans autre précision.

- **Tithonien des environs d'Auxerre et de Tonnerre (Yonne)**

Le matériel paléontologique trouvé dans cette région est conservé au MHN d'Auxerre. Nous précisons, dans ce qui va suivre les numéros d'inventaire des fossiles aimablement fournis par Gilles PAVY. Nos brèves descriptions ont été rédigées à partir de celles plus complètes de SAUVAGE (1879).

Machimosaurus est surtout représenté par un fragment de mâchoire inférieure qui a été décrit par CUVIER. Ce grand paléontologiste précise que ce fossile a été trouvé « sur la rive gauche de l'Yonne, à un petit quart de lieue au-dessus d'Auxerre, près d'un moulin dit le Bâtardeau... ». Il l'a attribué à un Crocodilien.

SAUVAGE (1879: 78) a repris et complété la description de CUVIER. Il s'agit d'un fossile, long de 20 cm qui montre 7 paires d'alvéoles dentaires au fond desquelles sont les dents de remplacement (**figure 20.1**, coll du MHN d'Auxerre n° 70.379). SAUVAGE l'a rapproché de *M. hugii* « dont des dents ont été trouvées dans la même couche », précise-t-il (**figure 20.2**, n° 77.652). Cet auteur pense que la longueur de la mandibule complète atteignait le mètre. Et en accord avec CUVIER, il estime que « l'animal entier » mesurait plus de 6 m.

Quelques dents provenant des environs de Tonnerre sont caractérisées « par de fortes stries tranchantes ». Elles ont été aussi attribuées à *M. hugii*.

* *Steneosaurus* sp. est représenté par 3 vertèbres dont 2 dorsales, une de ces dernières atteignant 60 mm de longueur ; la cervicale est longue de 55 mm (**figure 20.3**). Elles ont été récoltées près d'Auxerre dans la zone à « *Ammonites gigas* » (SAUVAGE, 1879: 76-77) et font partie de la collection FOUCART (**figure 20.4**, n° 70.450, 70.455).

* *Metriorhynchus* aff. *Hastifer* trouvé à Auxerre nomme une vertèbre dorsale de 60 mm de longueur (**figure 20.5-6** ; pl. VII. 9, SAUVAGE, 1879 ; coll. FOUCART, n° 77442).

* *Metriorhynchus* aff. *incertus* a la même origine. C'est aussi une vertèbre dorsale qui mesure 50 mm (**figure 20.7** ; coll. FOUCART, n° 77654).

2.3. Les Protosuchia : Crocodylomorphes du Trias supérieur au Lias (Jurassique inférieur)

Ce groupe constitue la deuxième radiation adaptative. Il n'est pas connu actuellement en Bourgogne mais il a eu une large distribution puisqu'on le rencontre en Amérique (*Protosuchus*, *Hemiprotosuchus*) (**figure 21**), en Afrique (*Notochampsia*) et en Chine (*Dianosuchus*). Ces animaux avaient eux aussi des membres redressés, qui en faisaient des formes terrestres.

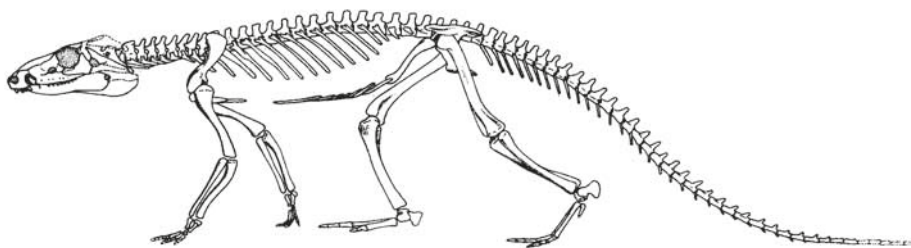


Figure 21. *Protosuchus*, Jurassique inférieur, 1 m de long, d'après COLBERT & MOOK (1951).



Figure 20. 1 : Maxillaire de *Machimosaurus cf. hugii*, vue interne, MHN d'Auxerre n° 70.379 ; 2 : dent de *Steneosaurus*, MHN d'Auxerre n° 77652 ; 3 : *Steneosaurus* sp., 3 vertèbres dorsales et cervicale, MHN d'Auxerre, coll. FOUCARD ; 4 : *Steneosaurus*, vertèbre, MHN d'Auxerre n° 70.455 ; 5-6 : *Metriorhynchus aff. hastifer*, vertèbre dorsale, coll. FOUCARD, MHN d'Auxerre n° 77442 ; 7 : *Metriorhynchus aff. incertus*, vertèbre dorsale, MHN d'Auxerre n° 77654, coll. FOUCARD ; matériel récolté dans le Tithonien des environs d'Auxerre ; mire = 5 cm pour 1 et 1 cm pour les autres figures.

2.4. Les Sphenosuchia : origine des premiers Crocodylomorphes du Trias moyen au Jurassique inférieur

Les Sphénosuchiens sont aujourd'hui considérés comme le groupe frère de tous les autres Crocodylomorphes.

Les premières espèces font leur apparition au Trias supérieur avec *Barberenasuchus* d'Amérique du Sud, ou *Terrestrisuchus*, *Saltoposuchus*, et *Terrestrisuchus* d'Europe (CLARK *et al.*, 2000) (figure 22). Ce sont de petites formes terrestres à armure dermique, d'une cinquantaine de centimètres de longueur, qui, avec leurs longs membres et leur morphologie élancée, devaient être exclusivement des prédateurs terrestres, agiles et rapides.

Comme les autres crocodyliens, elles montrent un pied pentadactyle au doigt V réduit et à articulation tarso-zeugopodienne.

Dans la Formation des Grès inférieurs du Trias moyen, de nombreuses traces de pas attribuables à ces animaux y ont été récoltées. Elles sont présentées dans le chapitre 10.

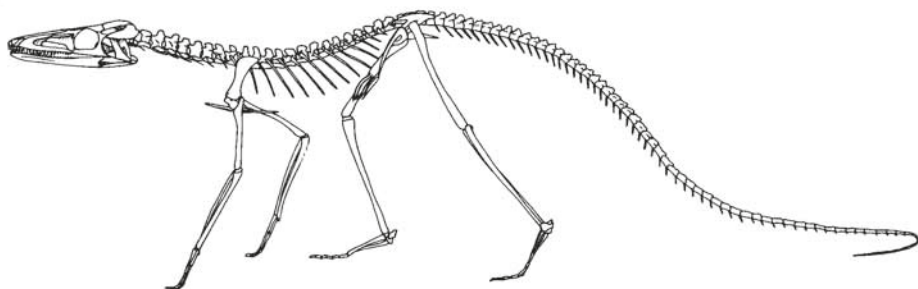


Figure 22. *Terrestrisuchus* : Sphenosuchia, 50 cm. D'après CRUSH (1984).

3. Les Chelonia

Ce groupe comprend actuellement, environ 10 familles, 48 genres et 216 espèces. Il est représenté, en Bourgogne, par une seule espèce : la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) de la famille des Emydidae. Elle est actuellement connue du « Portugal à l'Iran et à la région de la Mer d'Aral, Tunisie, Maroc, Algérie, îles méditerranéennes : Corse, Sardaigne, Sicile, Baléares (Majorque et Minorque) » (HERVET, 2000).

Les plus anciens restes de *E. orbicularis* sont mentionnés dans le **Miocène supérieur** d'Ukraine, le **Pliocène** de Pologne et de Slovaquie (HERVET, 2001). Cette auteure précise ensuite que le peuplement de la Cistude s'est effectué en Europe, d'Est en Ouest, avec une grande expansion qui débute au **Pléistocène inférieur** en Italie, se poursuit au **Pléistocène moyen** en Espagne et en France où elle a été trouvée à Montoussé (Hautes Pyrénées), Lunel-Viel (Hérault) et à Castiglione (Corse). Au **Pléistocène supérieur**, *E. orbicularis* atteint le Portugal, l'Angleterre et le Danemark. D'après ces données, cette espèce existe donc depuis près de 7 millions d'années ! Des restes de tortues, très vraisemblablement de *E. orbicularis*, ont été trouvés dans le **Chasséen** et le **Michelsberg** de Marcilly-sur-Tille (Côte-d'Or) ainsi qu'à Chaumont (Yonne) (POULAIN, 1973). *E. orbicularis* est en tous cas bien présente par une dossière presque complète et un plastron dans le site de plein-air d'Ouroux-sur-Saône daté du **Chalcolithique** (env. 2500 – 2000 BP) (POULAIN, 1973 ; CHEYLAN, 1981).

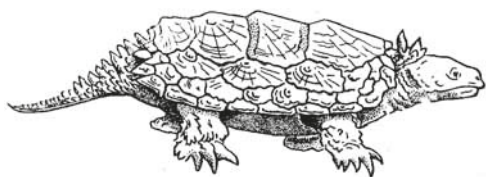


Figure 23. *Triassocheilus* (= *Proganochelys*) (JAEKEL, 1915) ; environ 90 cm de longueur.

BERGOUNIOUX (1938) fit remonter l'apparition des Chéloniens au Permien après la description de *Archaeochelis pougeti* qui s'avéra être... une carapace de fentes de dessiccation. En réalité, les fossiles clairement identifiés apparaissent dans le Trias supérieur d'Argentine et d'Allemagne (CARROLL, 1988). Dans ce dernier pays, des restes de *Proganochelys* ont été trouvés dans le Keuper de Halberstadt (figure 23) et dans celui du Wurtemberg (BERGOUNIOUX, 1955). Ces animaux ont été rassemblés dans les *Proganochelydia* à partir desquels les autres tortues semblent s'être diversifiées (CARROLL, 1988). Pour ce dernier auteur, l'origine des Chelonia

s'ancre dans les Captorhinidae du Permien. Mais d'après Sophie HERVET (communication écrite) cette question est plus complexe et toujours débattue. Si les Chelonia peuvent avoir été le groupe frère des Captorhinidés, il ne faut pas oublier aussi les Saurapterygia, les Pareiosauria et les Procolophonidés comme autres groupes-frères. « Quoiqu'il en soit les tortues feraient partie des Anapsidés et des Parareptiles avec une incertitude sur la place exacte des tortues au sein de ce clade ».

Le premier Pleurodire *Proterochersis* apparaît dans le **Trias supérieur** d'Allemagne, plus précisément dans la Formation de Stubenstein datée du Norien inférieur. C'est une tortue au cou rétractile dans un plan horizontal et dont le bassin est soudé à la carapace. Les Cryptodires dont le cou se rétracte dans un plan vertical sont plus récents puisqu'ils apparaissent dans le Jurassique inférieur des Etats-Unis avec *Kayentachelys*.

Avec des caractères modernes, d'autres Cryptodires : les Chelonoidea (tortues de mer) et les Trionychoidea sont présents dans le Jurassique supérieur (CARROLL, 1988). En France, on connaît dans le Kimméridgien supérieur de Cerin (Jura) des traces de nage de tortues. Une piste, décrite par BERNIER *et al.* (1982), atteint 1 m de largeur. D'autres, découvertes plus récentes, montrent que cette dimension peut encore être plus grande avec 1,6 m (GAILLARD *et al.*, 2003). Toutes ces ichnites attestent l'existence de Chelonia nageurs géants dont les squelettes ne sont pas encore connus.

Dans ce groupe de Cryptodires « modernes », les Testudinoidea d'eau douce et terrestres, originaires d'Asie, n'apparaissent en Europe et en Amérique qu'à la base de l'Eocène. En raison de son isolement rapide, la faune d'Europe occidentale acquièrera des caractères endémiques. Les deux familles de Pleurodires « modernes » apparaissent au Crétacé inférieur (CARROLL, 1988). Pour en savoir plus se reporter à <http://www.tolweb.org/Tesduines/14861>

4. Les Synapsida (Pelycosauria)

Les Pélycosaures appartiennent au clade des Therapsida ou « Reptiles mammaliens » au sens large qui ont donné naissance à la lignée mammalienne. Les plus représentés dans la littérature ont été *Dimetrodon* et *Edaphosaurus*. Le premier est un carnivore représentant des Sphenacodontia, le second, un herbivore, rangé dans les Edaphosauria. Tous deux ont vécu durant le Permien inférieur en Amérique du Nord et possédaient en commun une « voile dorsale » construite à partir de peau supportée par de grandes épines dorsales.

En Bourgogne, des Pélycosaures sont connus depuis le XIX^e siècle. Ils ont été trouvés dans l'Autunien d'Autun à la faveur de l'exploitation des schistes bitumineux. Trois genres ont été décrits : *Stereorachis dominans* Gaudry, 1880 (GAUDRY 1880-1883), *Haptodus baylei* Gaudry, 1886 et *Callibrachion gaudryi* Boule & Glangeaud, 1893. Tous correspondent à des animaux carnivores.

Stereorachis dominans a été découvert près du village d'Igornay, dans la Formation de schistes bitumineux dite d'Igornay qui débute la série de l'Autunien d'Autun. C'était un animal d'environ 1,50 m de longueur ayant des dents fortes et acérées (**figure 24**) dont le squelette a été revu dernièrement par FALCONNET (2007). A partir de sa fine analyse cladistique, cet auteur l'a rangé dans les Eupelycosauria Sphenacodontia Clepsydropsidae. En Bourgogne, ces Synapsida ont été précédés par des formes analogues ayant vécu à la fin du Carbonifère puisqu'on a retrouvé un des ses représentants : *Stereorachis ?blanzycensis* Langiaux *et al.*, 1974, dans le Stéphanien de Montceau-les-Mines (POPLIN & HEYLER, 1994). Mais, faute de caractères suffisamment diagnostiques, FALCONNET (2007) l'a seulement rangé dans les Eupelycosauria.

Le second taxon du bassin d'Autun, *Haptodus baylei* est représenté par un fossile unique d'une partie du squelette désarticulé (**figure 26**). Les mâchoires semblent moins puissantes que pour le genre précédent mais les dents devaient être très efficaces. Ce fossile a été rangé dans les Sphenacodontia par Jocelyn FALCONNET, tout comme *Callibrachion gaudryi* qui correspondant aussi à un squelette incomplet dont la tête montre les deux maxillaires aux dents acérées (**figure 25**). Tous deux ont été récoltés dans la partie sommitale de la Formation de Millery qui termine la série autunienne du bassin d'Autun.

Cette herpétofaune semble donc avoir été assez différenciée à la base du Permien en Bourgogne. Elle est connue aussi dans quelques autres régions françaises, notamment dans le bassin de Lodève où il a été trouvé quelques os de Sphenacodontidae indet. (FALCONNET, 2010) et un Araeoscelidia *Aphelosaurus* à allure de lézard (FALCONNET, 2007) et, dans celui de Rodez, par la découverte de Pelycosauria herbivores : les Caséidés (SIGOGNEAU-RUSSELL & RUSSELL, 1974).



Figure 24. Moulage de *Stereorachis dominans* (GAUDRY, 1880) ; Autunien d'Autun, MHNA ; mire = 5 cm.



Figure 25. *Callibrachion gaudryi* (BOULE & GLANGEAUD, 1893, pl. III) ; Autunien d'Autun ; longueur, environ 45 cm ; mire = 8 mm.

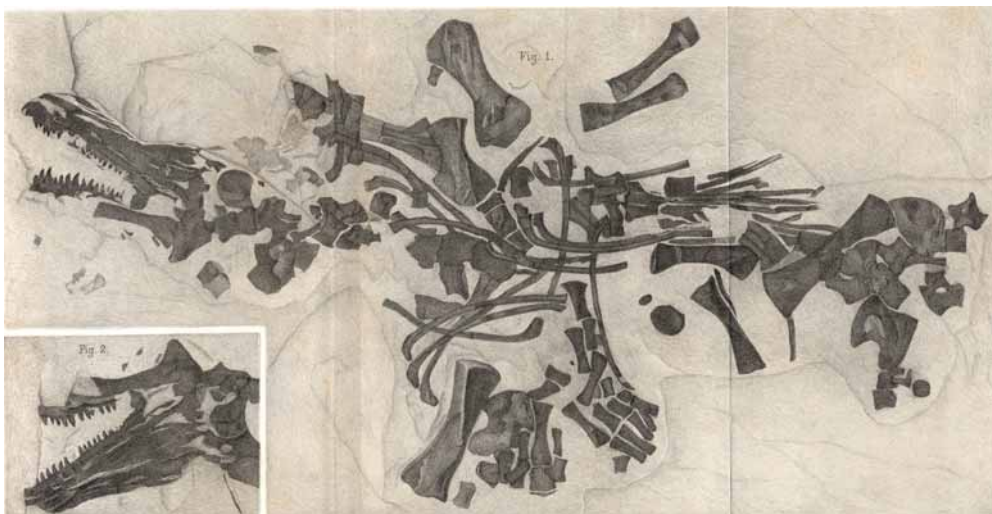


Figure 26. *Haptodus baylei* Gaudry, 1886 (GAUDRY, 1888, pl. I) ; Autunien d'Autun ; longueur du fossile = 35 cm.

5. Les Parareptilia et Eureptilia

5. 1. Permien inférieur (faciès autuniens)

Des restes crâniens d'un seul individu, dont une portion de maxillaire droit, provenant probablement de la partie supérieure de la Formation de Millery (**Autunien d'Autun**), ont été attribués à un Parareptile Bolosauridae par FALCONNET (2010: 205-234). Il s'agit d'une espèce nouvelle *Belebey* sp nov. qui est aussi la première découverte faite en France dans le Permien inférieur. Elle suggère la rapide diversification de ce groupe, survenue à la limite du Carbonifère et du Permien.

5. 2. Permien inférieur et/ou moyen (faciès saxoniens)

Dans le bassin Permien de Blanzky-Le Creusot, à l'Est de cette ville, GAND (1981) découvrit dans le Groupe des Grès Rouges (Formation de Grandmont) un niveau riche en *Varanopus* cf *curvidactylus* et *Hyloidichnus* (figures 27 et 28): deux ichnoespèces fréquentes dans la formation du Salagou du bassin permien de Lodève (GAND, 1987). L'interprétation ostéologique de ces empreintes d'autopodes suggère de rapprocher leurs auteurs de Reptiles Captorhinidae (Eureptilia) (figure 3) qui étaient communs dans les bassins continentaux de cette période.

5. 3. Trias

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 Capthorinomorpe Procolophonidae »; actuellement classé dans les Parareptilia (MODESTO & ANDERSON, 2004) (figure 3).

La même année, GAND (1977) décrivait des empreintes similaires provenant de la carrière de Cules-les-Roches (Châlonnais), de même âge, qu'il nomma *Circapalmichnus nectouxii* (figure 29). Son interprétation paléontologique le conduisit à la même attribution.

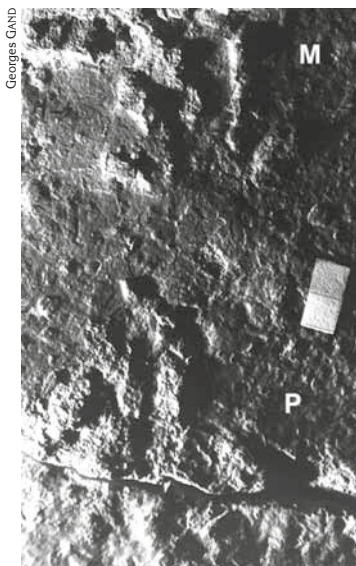


Figure 27. Traces *Varanopus* cf *curvidactylus*, couple pied-main (P, M) : ichnoespèces de la Formation de Grandmont (Groupe des Grès Rouges), bassin du Creusot ; mire = 1 cm.

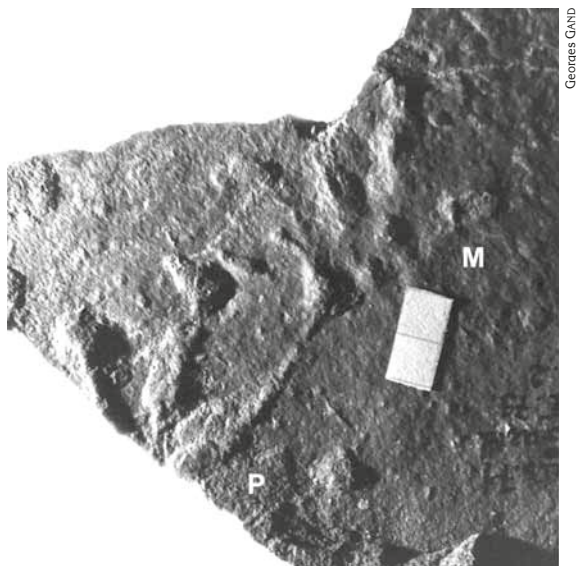


Figure 28. Traces *Hyloidichnus major* dont le pied est incomplet ; même gisement que *Varanopus* cf *curvidactylus* ; mire = 1 cm.



Figure 29. Piste *Circapalmichnus nectouxii* de petit quadrupède, Trias moyen, Culles-les-Roches.

6. Les Ichthyopterygia

Ce groupe d'animaux marins a vécu de la fin du Trias inférieur jusqu'au milieu du Crétacé (MC GOWAN & MOTANI, 2003). Il disparaît à la fin du Cénomanién, c'est à dire, environ 25 millions d'années avant l'extinction des derniers Dinosaures (BARDET, 1992). Les Ichthyosauriens sont connus par des squelettes souvent complets, très bien conservés et accompagnés par la forme corporelle et la peau écailleuse (figure 30).

Dès le Trias inférieur, ces Reptiles sont remarquablement adaptés à leur milieu grâce à une morphologie pisciforme. Ils n'ont pas de cou, possèdent un museau allongé et les membres sont transformés en palettes nata-toires par le raccourcissement de leur partie proximale et l'allongement de leur partie distale, notamment l'augmentation du nombre des doigts et des phalanges (figure 31). C'était des nageurs de surface qui se nourrissaient de Bélemnites, de poissons et probablement d'autres invertébrés (DECHASEAUX, 1955 ; CARROLL, 1988 ; BENTON, 2005).

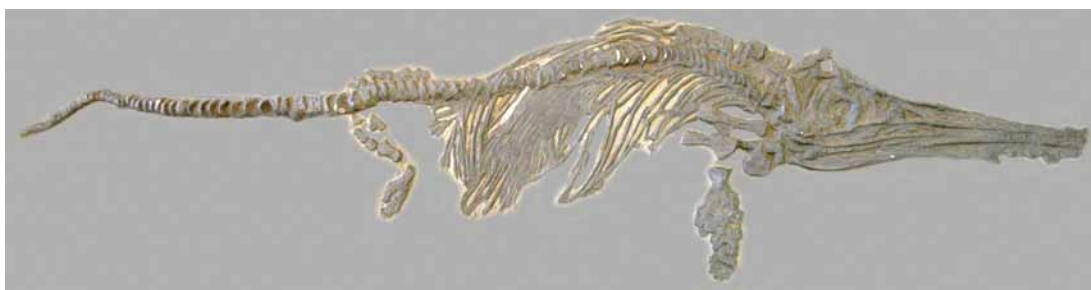


Figure 30. Moulage d'*Ichthyosaurus integer*, Lias moyen, Wurtemberg (Allemagne) ; Coll. du CSTVE, Université de Bourgogne ; environ 2,50 m.

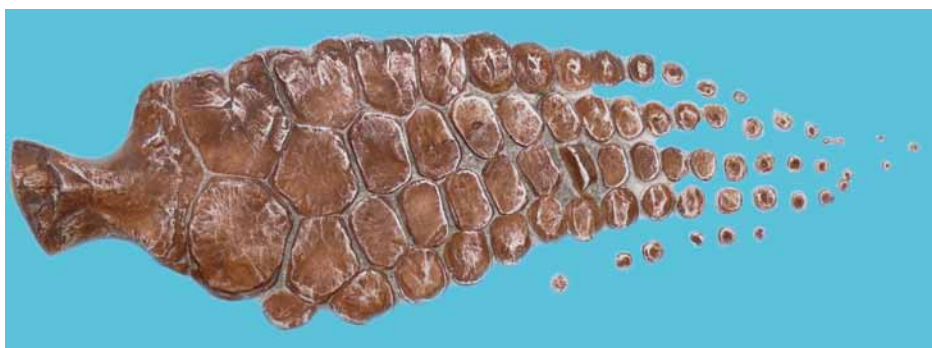


Figure 31. Membre antérieur d'*Ichthyosaurus* sp. transformé en palette natatoire, Lias moyen, Wurtemberg (Allemagne); Longueur = 40 cm.

6.1. Les Ichthyoptérygiens du Trias

Les premières espèces apparaissent dans les couches sommitales du Trias inférieur avec les genres *Utatsusaurus* (Japon), *Grippia* (Spitzberg), et *Chaohusaurus* (Chine). Ces reptiles se diversifient ensuite, deviennent plus nombreux dans le Trias moyen et supérieur et se répandent dans plusieurs contrées telles l'Amérique du Nord et le continent Euro-Asiatique. Les espèces de cette période appartiennent à une dizaine de genres. Elles sont comprises entre 1 à 8 m de longueur et sont caractérisées, entre autres, par des membres antérieurs et postérieurs subégaux et une colonne vertébrale rectiligne.

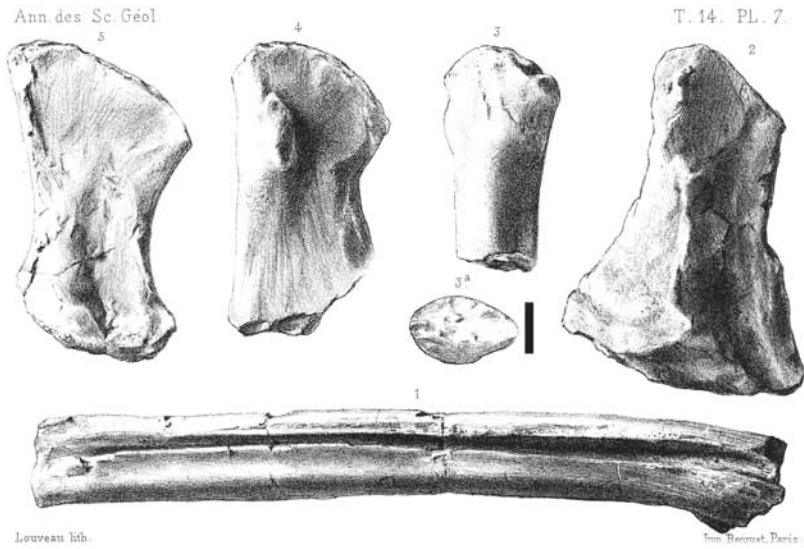


Figure 32. (SAUVAGE, 1883, pl. 7). *Ichthyosaurus carinatus* avec 1 = maxillaire inférieur (x ¼) ; *Rachitrema* avec 2 = extrémité distale de pubis, 3 = radius, 4 = partie proximale d'humérus, 5 = scapulum ; (2, 3, 4, 5 : x ½ à utiliser avec la mire verticale noire près de 3a = 1 cm).

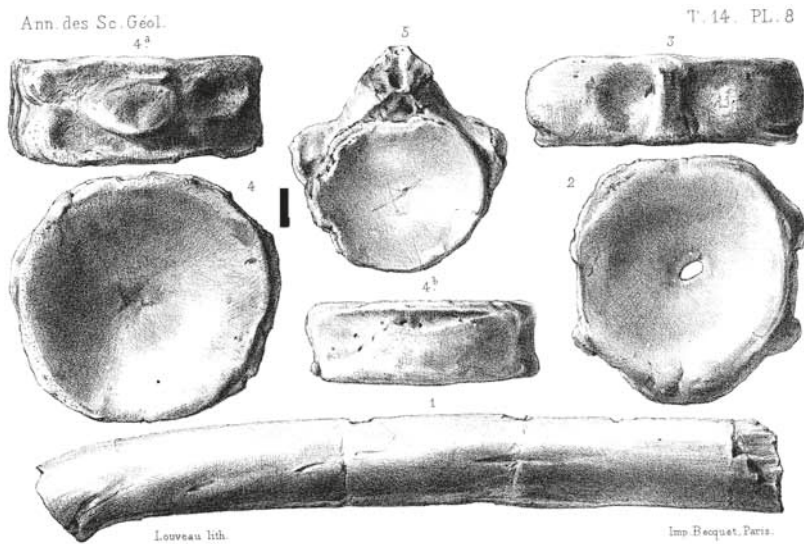


Figure 33. (SAUVAGE, 1883, pl. 8). *Ichthyosaurus carinatus* avec 1 = maxillaire inférieur, face externe (x ¼) ; 2 = vertèbre cervicale, face intérieure (MHNA) (x ½) ; 3 = vertèbre dorsale, idem ; *Ichthyosaurus rheticus* avec 4, 4a, 4b = vertèbre dorsale successivement vue par la face antérieure, latérale et inférieure ; *Plesiosaurus bibractensis*, 5 = vertèbre cervicale, face antérieure ; (3, 4, 5 : x ½ à utiliser avec la mire verticale noire près de 4 = 1 cm).

• Près d'Autun, sur le **Plateau d'Antully, à la Coudre et à Saint-Emiland**, des carrières ont découvert au XIX^e siècle des ossements de ces animaux dans de petites carrières de calcaire, ouvertes dans le sommet du Rhétien. PELLAT (1861, 1865) les a rassemblés dans une collection qui sera malheureusement dispersée après son décès. Avant cet évènement, SAUVAGE (1876, 1883) a eu l'occasion d'étudier l'ensemble du matériel. Il y distingue :

Ichthyosaurus carinatus représenté par une portion de maxillaire inférieur (SAUVAGE, 1883, pl. 7. 1 et 8.1 = **figures 32 et 33** de notre travail) et des vertèbres (SAUVAGE, 1883, pl. 8. 2-3, 9. 4 = **figures 32, 33**). Ces derniers os ont été donnés au MNH d'Autun vers les années 1960 (**figure 35**).

Ichthyosaurus rheticus décrit à partir de vertèbres illustrées in pl. 8. 4, 4a, 4b (**figure 33**) et une portion de fémur (SAUVAGE, 1883, pl. 9. 3 et 3a = **figure 34**). Ce dernier os et l'extrémité d'une scapula étant dans les collections du MHN d'Autun (**figure 35**)

Les caractères utilisés pour définir ces deux espèces sont en fait fréquemment observés sur les vertèbres antéro-caudales des Ichthyosaures et ces deux taxa doivent donc être considérées maintenant comme des *nomina dubia*. Cependant, leur morphologie générale plaide en faveur de leur appartenance à la famille des Shastasauridae (BARDET & CUNY, 1993).

Récemment, **près d'Auxy**, M. CHAUSSARD a trouvé dans sa propriété une vertèbre d'Ichthyosaure provenant du Rhétien. Il s'agit donc d'un nouveau site actuellement à l'étude.

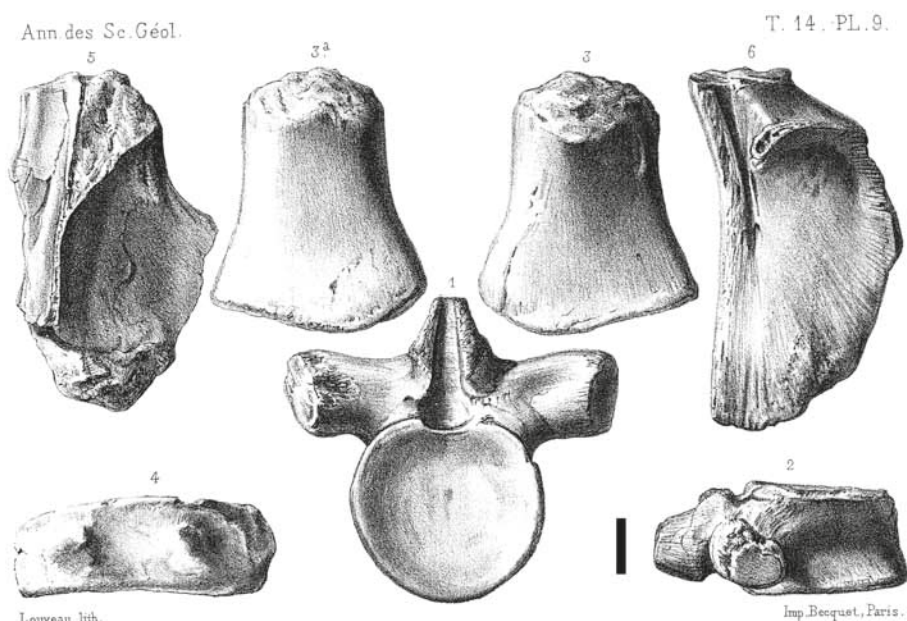


Figure 34. (SAUVAGE, 1883, pl. 9). *Plesiosaurus bibractensis*, 1 = vertèbre dorsale, face postérieure (x 1/2), 2 = vertèbre cervicale moyenne, face latérale (x 1/2); *Ichthyosaurus rheticus*, 3, 3a fémur (MHNA) (x 2/5); 4 = *I. carinatus*, face inférieure, MHNA, (x 1/3); *Rachitrema*: 5 = os mastoïdien gauche, face inférieure (x 1/2), 6 = os crânien (x 1/2); mire verticale noire sur planche originale = 1 cm.



Figure 35. *Ichthyosaurus carinatus*, Rhétien de la Coudre, collection du MHN d'Autun (don du collège St-Lazare, précisions écrites par le Conservateur J. de LA COMBLE). 1-6 : centres vertébraux dont 1-2 = vertèbre cervicale in (SAUVAGE, 1883, fig. 2, pl. 8), 1 = face intérieure, 2 = face extérieure et 5 = « vertèbre dorsale » ; 7-8 : *Plesiosaurus bibractensis*, même site, fémur, holotype, (SAUVAGE, 1883, fig. 3, pl. 8) ; diamètre de 1-6 compris entre 12-15 cm, longueur de 7-8 = 16, 5 cm.

- Dans les environs de **Drevin**, au NE du Creusot, DEMAIZIÈRE (1978) a récolté dans la Formation des Grès blonds communément riche en végétaux tels *Clathropteris* et *Taeniopteris* un fragment d'os long, peut-être attribuable à un Ichthyoptérygien (**figure 36.1**). Ces ossements sont parfois reconnus aussi dans des « bone-beds » d'âge Rhétien qui ont été rencontrés sur le Plateau d'Antully, dans le **Couchois**, région de **Nolay** (Gand inédit) mais également aussi en de nombreux autres endroits de la Saône et Loire : **Mâconnais**, environs de Pierreclos (COUREL, 1970).

- Ailleurs, près de Mâlain, en **Côte-d'Or**, COUREL (1970, 1: 83) rapporte une observation lue in COLLENOT (1879: 136) qui précise « Elle (la brèche) empâte de nombreux ossements et dents de Sauriens et de Poissons ».

6.2. Les Ichthyoptérygiens du Jurassique inférieur (Lias) et moyen (Dogger)

Les espèces du Lias sont différentes de celles du Trias par la forme de la tête qui devient plus grande par rapport au corps mais aussi plus allongée et pointue. La colonne vertébrale montre une courbure caudale accusée et les membres antérieurs sont nettement plus forts que les postérieurs. Les animaux les plus nombreux et les mieux conservés ont été observés en Europe occidentale, en France (Haute-Normandie), en Angleterre (Lyme Regis) et en Allemagne (région d'Holzmaden). Ces deux dernières contrées sont célèbres dans le monde pour le nombre et la qualité des Ichthyosaures qui y ont été récoltés. Il semble que les animaux aient été piégés et soient morts en masse dans des lagunes séparées brutalement de la mer libre (DECHASEAUX, 1955). Durant le Lias, les Ichthyosaures sont très diversifiés et représentés par de nombreuses espèces illustrant un large spectre de types écologiques. Leur taille varie de 3 à plus de 10 mètres.

En Bourgogne, il existe plusieurs gisements à Ichthyosauriens qui ont été découverts depuis le XIX^e siècle. Ils n'ont, sans doute, pas tous été répertoriés. Parmi ceux qui l'ont été, nous les citerons dans l'ordre chronologique :

• Sinémurien de Drevin (Saône-et-Loire)

DEMAIZIÈRE (1978) a récolté dans un éboulis de cet étage, près du volcan de néphélinite, deux côtes d'une trentaine de centimètres de long qu'il attribue au « genre Ichthyosaure » (**figure 36.2-3**). Ce matériel est conservé chez leur inventeur.

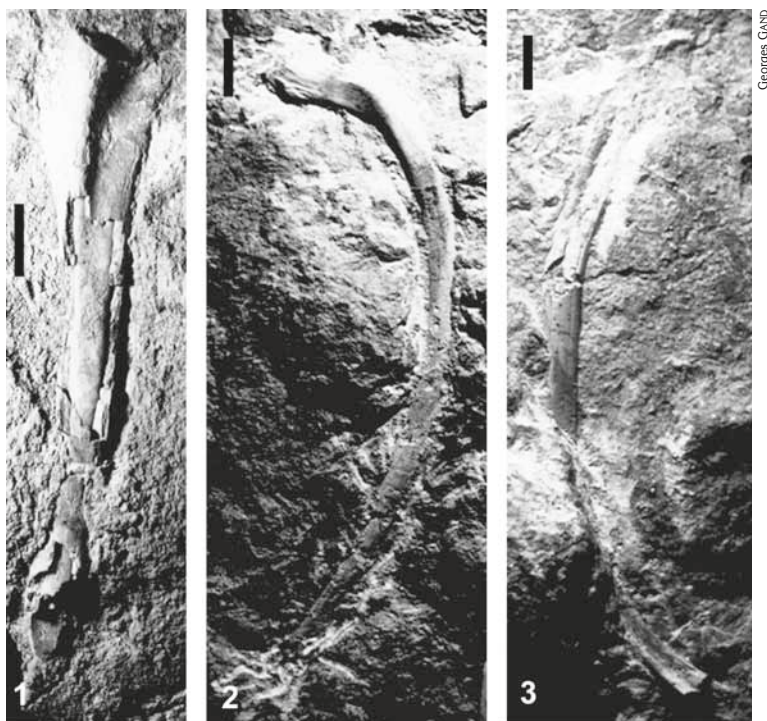


Figure 36. Ossements du secteur de Drevin. 1 : fragment d'os long, Rhétien, Formation des Grès blonds ; 2-3 : côtes observées dans le même bloc calcaire, Sinémurien ; mires = 1 cm.

• Sinémurien de Curgy (Saône-et-Loire)

Des vertèbres de « Sauriens » y ont été ramassées par L'abbé Lacotte en 1892 et données à la Société d'Histoire Naturelle d'Autun (SHNA). SAUVAGE (1903) les rapprocha de celles de *Ichthyosaurus platyodon* du Lias inférieur d'Angleterre.

Provenant du même site, un fragment de mâchoire d'*Ichthyosaurus communis* accompagnée de dents dispersées a été observé dans les collections du MHN d'Autun (figure 37).



Figure 37. *Ichthyosaurus communis*, fragment de mâchoire et dents dispersées, Sinémurien de Curgy, mire = 2 cm.

• Sinémurien du Mâconnais (Saône-et-Loire)

Sans plus de précision, sinon que la biozone est celle à *Gryphea arcuata*, ARCELIN (1881: 182) y précise *Ichthyosaurus* dans la liste des « fossiles caractéristiques ».

• Sinémurien de Semur-en-Auxois (Côte-d'Or)

Des vertèbres d'*Ichthyosaurus* sont exposées dans le musée de cette ville. Elles ont été récoltées, pour la plupart d'entre elles, au XIX^e siècle dans la zone à « *Ammonites rotiformis* » du Lias inférieur donc le Sinémurien. Ce sont des centres vertébraux et un fragment d'os long qui sont répertoriés dans les bulletins de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de Semur (Côte-d'Or) (Anonyme 1879, 1880).

Le Dr Sandrine BALAN, Maître de Conférence, Responsable du Musée municipal, nous a fait parvenir des photos numériques qui ont servi à faire la figure 38.

• Toarcien de Chenoux (Brionnais, commune de Baugy, Saône-et-Loire)

Des ossements furent ramassés « vers » 1869 par Ormezzano et Bernard dans des calcaires argileux à « *Ammonites bifrons* » qui affleuraient dans un champ. Ormezzano conserva ces fossiles chez lui puis 25 ans après, il entreprit de rechercher les autres parties de l'animal. Ce qui fut fait en 1896 avec l'aide efficace de la Compagnie des mines de charbon de Montceau. Les travaux durèrent un mois et exigèrent le creusement d'une galerie. Le reste du squelette postcrânial fut conservé à Montceau-les-Mines puis fut donné à la Société d'Histoire Naturelle d'Autun qui possédait déjà la partie recueillie en 1869 (CHAIGNON, 1906, 1907). L'ensemble est actuellement conservé au Musée d'Histoire Naturelle Jacques de La Comble d'Autun (MHNA).

La figure 39 représente des éléments du squelette qui ont été attribués à *Ichthyosaurus longirostris*. La longueur totale de l'animal fut estimée à 6 mètres.



Figure 38. Secteur de Semur-en-Auxois. *Ichthyosaurus* sp., 1-4, 6-7 = Centres vertébraux avec disque intervertébral pour 6 et 7 ; 5 = indéterminé ; « Lias inférieur, zone à *Ammonites rotiformis* » ; provenances, 1 et 3 : St-Euphrône, 2 et 7 : Semur-en-Auxois, 4 : Braux, 5 : Aisy-sous-Thil ; dimensions diamètre (d) x largeur (l) ou longueur x largeur (L x l) x épaisseur (e), en cm ; 1-4, 7 [d x l avec 1 : (6, 7 x 4, 9), 2 : (8, 6 x 3, 3), 3 : (10, 5 x 6), 4 : (5, 2 x 2, 5), 7 : (4, 9 x 3, 3)], 6 : (L x l = 3, 8 x 2, 1), 5 : (L x l = 10, 5 x 7).



Figure 39. *Ichthyosaurus longirostris*, Toarcien de Chenoux, collection du MHN d'Autun, 1-4 = vertèbres non précisées, 5 = côtes, 6 = apophyse neurale, 7-8 = os non précisés ; mires: 1 = 15 cm, 2 = 1,5 cm, 6 = 11 cm, autres spécimens = 5 cm.

• Toarcien de l'Isle-sur-Serein (Yonne)

Beaucoup de fossiles, poissons notamment, furent trouvés au XIX^e siècle dans le « calcaire hydraulique de Vassy » qui fut extrait, pour la fabrication du ciment, dans plusieurs carrières localisées près du village de « l'Isle-sur-le Serein », sis au nord d'Avallon. L'exploitant, M. Millot avec l'aide de ses ouvriers, y recueilli de « nombreuses pièces d'Ichthyosaures » dont un squelette presque entier qui figura à l'exposition universelle de 1889, à Paris (COTTEAU, 1890). Ce fossile fut donné ensuite au MNHN (où il se trouve toujours) et étudié par GAUDRY (1891, 1892).

L'animal, qui devait atteindre, 7 ou 8 mètres de longueur fut nommé *Ichthyosaurus burgundiae* mais a été rapporté, récemment, à *Temnodontosaurus trigonodon*, espèce décrite initialement dans le Toarcien d'Holzmaden en Allemagne (MC GOWAN & MOTANI, 2003). La tête mesure 1 mètre 60 (figure 40).

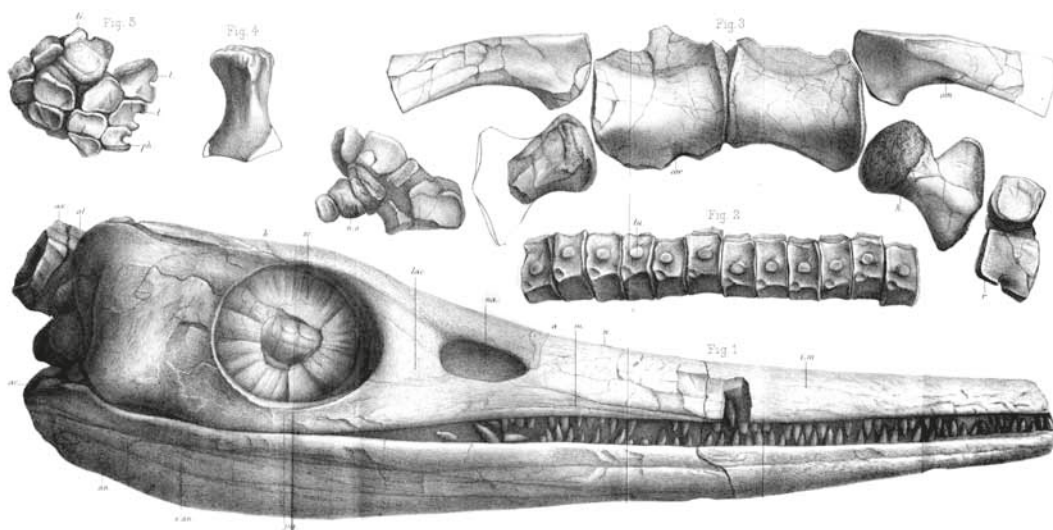


Figure 40. Le crâne et divers os de *Eurypterygius burgundiae*, Toarcien de Ste-Colombe (Yonne), (GAUDRY, 1892).

Jérôme THOMAS

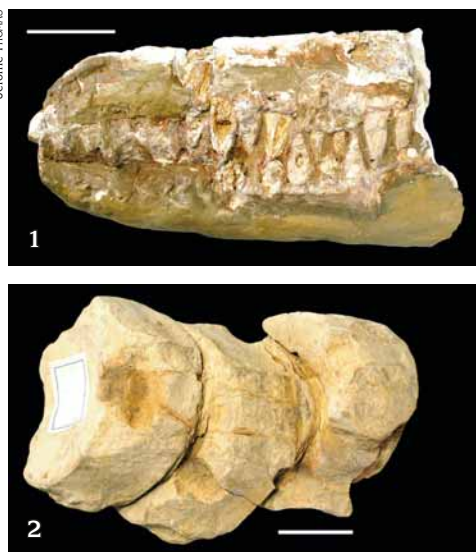


Figure 41. *Leptoterygius burgundiae*, Toarcien, l'Isle-sur-Serein (Yonne); 1 : partie distale du crâne ; 2 : vertèbres non précisées ; mires = 5 cm ; coll. du CSTVE, Univ. de Bourgogne.

Une extrémité de museau attribué à la même espèce, provenant de la même localité, est conservée dans le « Jardin Jurassique » qui abrite en partie les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne de la Faculté Gabriel (Dijon). Ce fossile montre des maxillaires à fortes dents (figure 41.1-2).

• Toarcien de Sainte-Colombe (Yonne)

Des restes d'Ichthyosaures sont exposés au musée de l'Avalonnais à Avallon. Ils font partie de la collection MOREAU qui les a collectés à la fin du XIX^e siècle. La conservatrice Agnès PAVY nous a fait parvenir des photos d'ossements qui sont reproduites dans la figure 42. Il s'agit de vertèbres et de côtes auxquelles il faut ajouter des fragments crâniens.

• Lias (Yonne)

La présence d'*Ichthyosaurus* est rapportée par SAUVAGE (1879) dans les « Marnes supérieures à bélemnites... » sans précision de lieu.

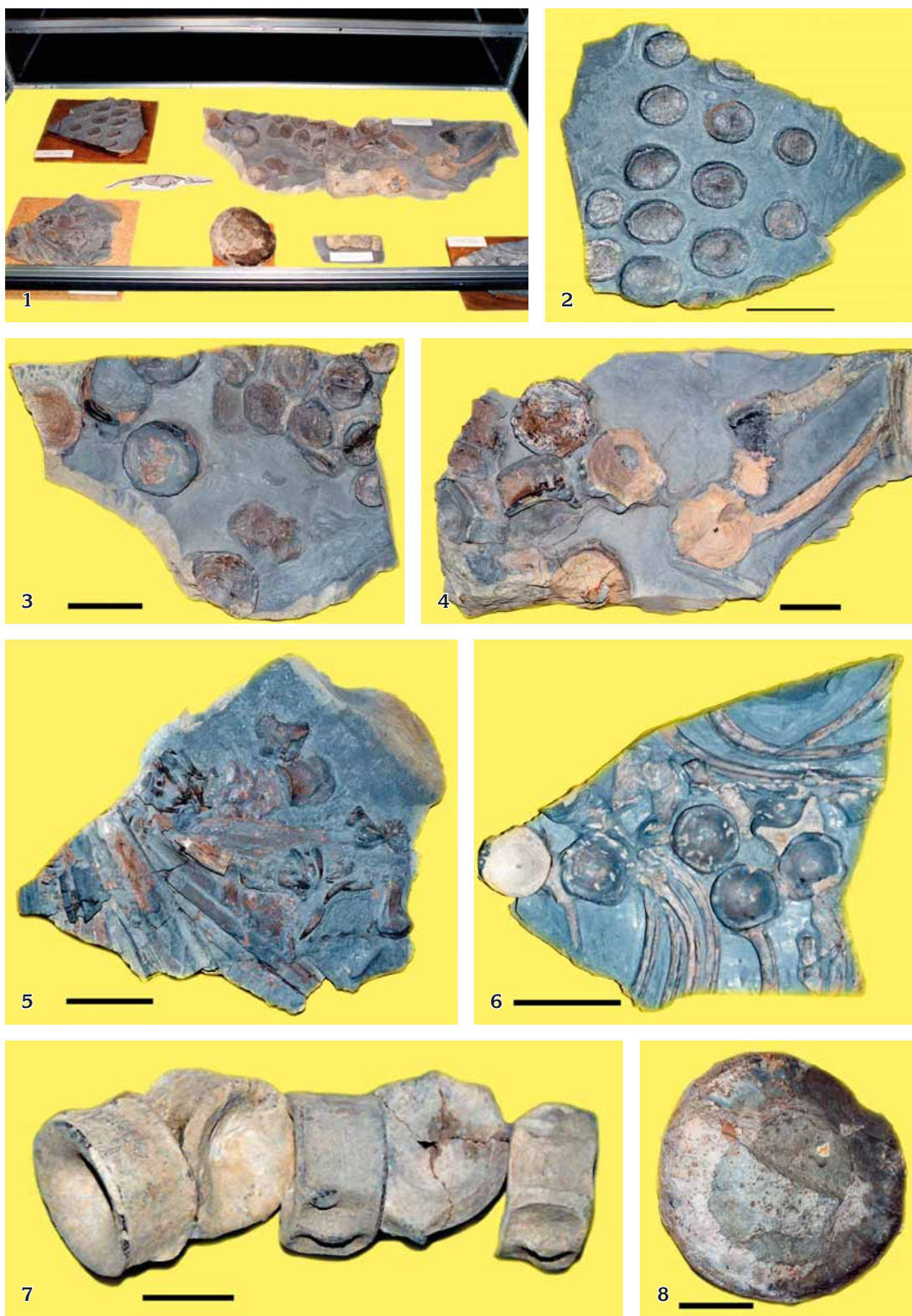


Figure 42. Restes d'Ichthyosaures, Toarcien, Sainte-Colombe (Yonne); 1 : ensemble exposé ; 2 : phalanges ; 3 : vertèbres et phalanges ; 4 et 6 : vertèbres et côtes ; 5: côtes, dents et restes crâniens d'un jeune animal ; 7 : vertèbres ; 8 : sclérotique ; mires = 5 cm pour 2-6 et 2 cm pour 7 ; 4 cm pour 8.

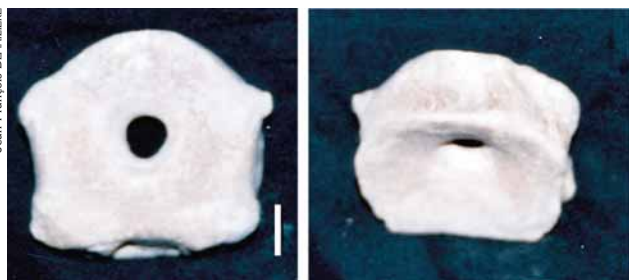


Figure 43. Ichthyosauria, vertèbre en vue dorsale et oblique (atlas ?) de l'Oolithe ferrugineuse du Bathonien inférieur de St-Bénin d'Azy (Nièvre); mire = 1 cm.

• Bathonien inférieur de Saint-Bénin-d'Azy (Nièvre)

DEMAIZIÈRE Jean-François (communication orale) a trouvé dans un labour des environs de ce village, non loin de Château-Chinon, quelques centres vertébraux biconcaves attribuables à des Ichthyosauriens (collection de l'auteur) (figure 43). Les fossiles proviennent de niveaux calcaires à oolites ferrugineuses.

• Callovien de Pougues-les-Eaux (Nièvre)

L'inventeur précédent nous a aussi précisé détenir un don constitué par un squelette presque complet, mais très fragmenté, qui pourrait-être attribuable à un Ichthyosauria. Ce fossile est conservé au domicile de DEMAIZIÈRE à Saint-Eloi.

Quelques vertèbres d'Ichthyosaures données au Musée de Nevers par Buffet en 1851 proviennent de la « pierre de Nevers » (extrait de l'inventaire établi par le musée municipal de Nevers en décembre 1989).

6.3. Les Ichthyoptérygiens du Jurassique supérieur et du Crétacé.

Durant cette période, les Ichthyosaures sont moins diversifiés que pendant le Trias moyen et surtout le Lias, leur âge d'or. Ils sont connus par des formes cosmopolites en Europe et en Amérique du Sud essentiellement. Ce déclin se poursuit durant le Crétacé où ils ne sont plus représentés que par quelques espèces appartenant toutes au genre *Platypterygius* mentionné en Europe, Amérique du Nord et du Sud et en Australie.

SAUVAGE (1879) a décrit et figuré de nombreux restes de reptiles marins provenant de divers niveaux du Jurassique supérieur (Kimméridgien, gisement de Ouanne près de Coulangeron) et du Crétacé inférieur (Cénomanien, gisement de Saint-Sauveur) de l'Yonne. Malheureusement, ces fossiles sont essentiellement constitués de vertèbres sans caractères diagnostiques au niveau spécifique. SAUVAGE précise que tout ce matériel est conservé au Musée d'Auxerre. Il n'a jamais été révisé. Gilles PAVY, conservateur du Musée d'Auxerre, nous a envoyé les informations qui permettent de dresser le bilan suivant.

• Kimméridgien de Coulangeron (Yonne)

Dans cette commune, des restes osseux furent trouvés par N. Caillard près du lieu dit « les Ardilles ». Cette découverte communiquée à R. Krapf, archéologue, puis à Ferdinand PAVY, conservateur du Musée d'Histoire Naturelle d'Auxerre (MHN d'Auxerre), permit de les attribuer à un Ichthyosaure. Au cours de 3 campagnes de fouilles, réalisées entre 1971 à 1973, sous la direction de F. PAVY, d'autres ossements du même animal furent rassemblés. Ils sont actuellement conservés au MHN d'Auxerre (figure 44.1-2). Ils proviennent de la Formation dite des « Calcaires à lumachelle de l'Yonne » de la Zone à *Mutabilis* (MAZIN & PAVY, 1995).

« Il s'agit d'un animal d'assez grande taille. L'hémimandibule gauche à laquelle il manque les régions antérieure et postérieure, mesure 125 cm, sa longueur totale pouvant être évaluée à 160 cm... on peut estimer que l'Ichthyosaure de Coulangeron atteignait entre 6,5 et 8 m de long... ». Les auteurs précédents ont discuté son identification. Il s'agirait d'une nouvelle espèce dont le genre n'est pas actuellement déterminé.

• Kimméridgien de Ouanne (Yonne)

Ichthyosaurus thyreospondylus est représenté par deux vertèbres au MHN d'Auxerre. L'une est caudale et longue de 105 mm (coll. DUCHÉ, n° 70.378 et non numéroté) (figure 44.3-4).

• Hauterivien de La Chapelle et de Bleigny-le-Carreau (Yonne)

SAUVAGE (1879) mentionne des vertèbres et des dents rapportées au genre « Ichthyosaure » dans le Néocomien (Calcaire à Spathangues) de ces communes.



Gilles Pavy

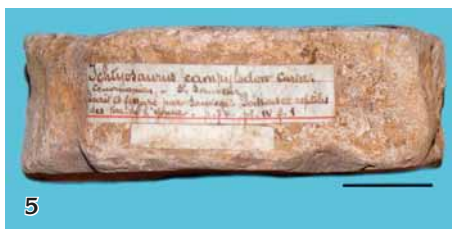


Figure 44. 1-2: Squelette de l'Ichthyosaure du Kimméridgien de Coulangeron, 1 = vue frontale avec les Mâchoires inférieure et supérieure ; 2 = vue postérieure montrant vertèbres et côtes (cf photo p. 3 in Anonyme 1995 ; 3-4 : *Ichthyosaurus campylodon*, vertèbre dorsale, successivement vue de profil et de face, Turonien de Saint-Sauveur, coll. ROBINEAU, MHN d'Auxerre n° 77. 653 ; 5-6 : *Ichthyosaurus thyreospondylus*, vertèbre caudale, successivement vue de profil et de face, Kimméridgien de Ouanne, coll. DUCHÉ, MHN d'Auxerre n° 70. 378 ; mire = 2 cm pour 3-5, mire = 3,5 cm pour 6 ; (SAUVAGE, 1879, pl. IV).

- Cénomaniens ou Turoniens de Saint-Sauveur-en-Puisaye (Yonne)

Ichthyosaurus campylodon du MHN d'Auxerre provient de « l'étage turonien de Saint-Sauveur » selon SAUVAGE (1879) (figure 44.5-6). PAVY, conservateur du MHN d'Auxerre, indique un âge cénomaniens ; (coll. n° 77.653).

- Cénomaniens de Seignelay (Yonne)

Au nord d'Auxerre, dans la « Craie inférieure à Ammonites », SAUVAGE (1879: 22) rapporte la découverte de vertèbres d'Ichthyosaures près de ce village.

6.4. Origine des Ichthyoptérygiens

A partir de l'organisation de la partie occipitale, de la structure mandibulaire, des dents, DECHASEAUX (1955) écrivait que ces animaux auraient pu être issus de la lignée des Synapsida et plus précisément des Pelycosauria. Mais en se basant sur des fossiles un peu plus jeunes que ceux pris comme référence par l'auteur précédent, CARROLL (1988) disait que leur origine n'était pas établie mais que la présence d'une fenêtre temporale supérieure orientait les recherches vers les Diapsidés (lignée d'où sont issus les Lepidosauromorpha). C'est d'ailleurs dans ce groupe que sont rangés actuellement les Ichthyoptérygiens (BENTON 2001 ; MC GOWAN & MOTANI, 2003).

7. Les Plesiosauria

Ces animaux sont probablement les plus étranges de tous les groupes de reptiles marins. Ils se caractérisent par un corps assez massif en forme de tonneau, un cou plus ou moins long selon le groupe et de grandes palettes natatoires (figures 45 et 46). Ils sont connus du Trias supérieur à la fin du Crétacé.

Georges GAND

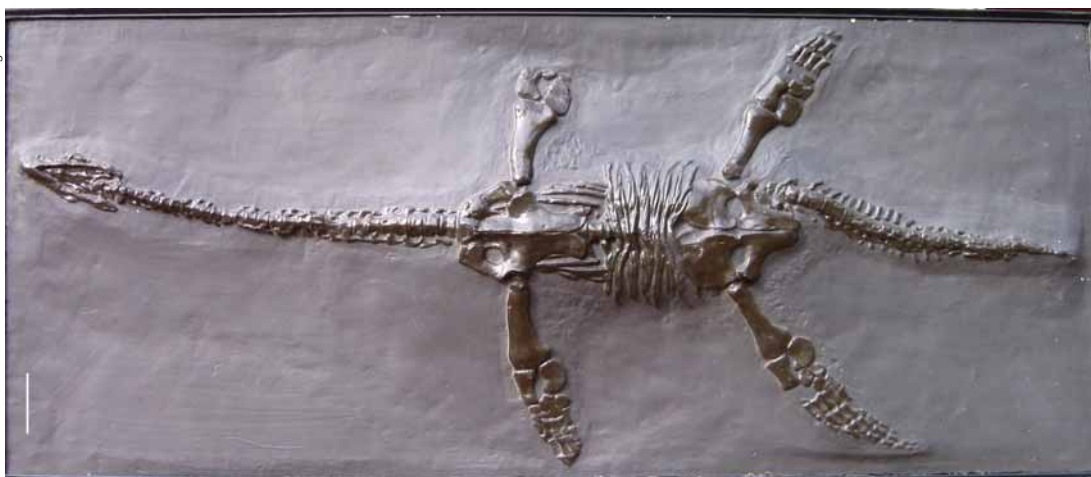


Figure 45. Moulage d'un Plésiosaure, Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun, origine inconnue ; mire = 10 cm.

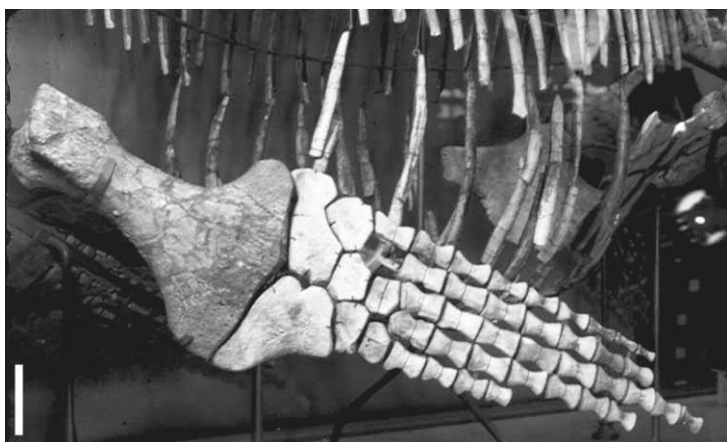


Figure 46. Palette natatoire de *Cryptocleidus oxoniensis*, Oxfordien d'Angleterre ; mire = 10 cm.

Tous les Plésiosaures étaient très bien adaptés à la vie marine. Ils évoluaient dans le milieu nectonique, s’y nourrissant essentiellement de poissons et de céphalopodes. Ils colonisèrent toutes les mers du globe. Dès le Lias inférieur, il existait déjà deux grandes lignées, les Pliosauroides à « tête longue au bout d’un cou bref » et les « Plesiosauroidea » à tête courte au bout d’un long cou » (SAINT-SEINE, 1955).

Parmi les Plesiosauroidea, les Elasmosauridae se caractérisent par un cou très allongé qui atteint des proportions gigantesques chez les espèces du Crétacé supérieur tel *Elasmosaurus*, qui compte 76 vertèbres cervicales, le record ! Ainsi la dimension du cou est trois fois celle du tronc. Les Pliosauridae, animaux atteignant de grandes tailles (autour de 10 mètres) sont au contraire pourvus d’une énorme tête représentant environ le tiers de leur longueur totale. Au Jurassique moyen et supérieur, leur âge d’or, ils sont connus par de nombreuses espèces aux formes très diverses, surtout répertoriées en Europe et en Amérique du Sud. Tandis que les Plesiosauroidea étaient probablement des prédateurs chassant à l’affût de petits animaux, les Pliosauroides devaient être de grands prédateurs chassant à la course toute sorte de proies, y compris d’autres reptiles marins.

Comme les Mosasaures, les Plésiosaures disparurent à la fin du Campanien, près de 5 Ma, avant la crise biologique de la limite Crétacé-Tertiaire.

7.1. Les Plésiosauriens du Trias

• Rhétien de l’Autunois (Saône-et-Loire)

En Bourgogne, près d’Autun, dans le gisement de la Coudre, sis sur le Plateau d’Antully, avec des restes d’Ichthyosauriens (cf. *supra*), PELLAT (1861, 1865) avait recueilli aussi plusieurs ossements de Plésiosauriens. Ils furent nommés *Plesiosaurus costatus* et *Plesiosaurus bibractensis*. Cette dernière espèce comprend trois vertèbres, illustrées in pl. 8. 5, 9. 1, 2 (SAUVAGE 1883), (figures 33, 34 et 47) et la première est réduite à une vertèbre cervicale (in pl. 6. 5, 5a du même auteur) (figure 50).

Mais en réalité, ces vertèbres ne possèdent pas les caractères diagnostiques nécessaires pour définir des espèces. Ceux qui sont observés sont, néanmoins suffisants, pour ranger leurs auteurs dans l’ordre Plesiosauria (BARDET & CUNY, 1993).

Une petite partie de ce matériel acquis par le petit séminaire d’Autun est conservée au MHNA.

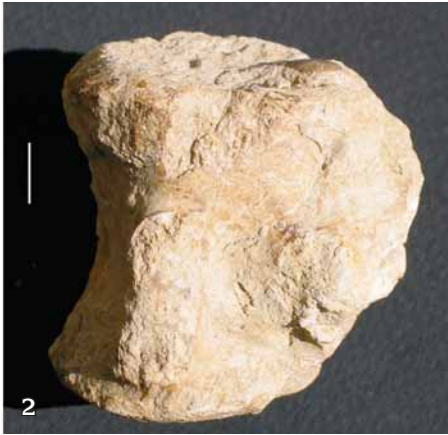


Georges GAND

Figure 47. *Plesiosaurus bibractensis*, Rhétien de la Coudre, collection du MHN d’Autun (don du collège Saint-Lazare, précisions écrites par le Conservateur J. de LA COMBLE) ; in (SAUVAGE, 1883, fig. 1, Pl. 9) ; mire = 1 cm.



D. RAO



Georges GAND

Figure 48. Vertèbres indéterminées de Plésiosaures. 1 = Rhétien-Hettangien de Dracy-les-Couches, coll. pers. GIRARD ; 2 = Toarcien de Solutré, coll. GAND, MHNA ; mire = 1 cm.

- **Rhétien-Hettangien de Dracy-les-Couches (Saône-et-Loire).**

Le Dr ROD nous a informé de l'existence d'une petite collection de 4 vertèbres récoltées, en place, par M. Charles GIRARD dans sa vigne avant les années 1930. Ce dernier les montra au Conservateur de la collection de la SHNA qui les attribua à un Plésiosaure. Il en conserva quelques unes que nous n'avons pas retrouvées dans les collections du musée actuel. Les descendants de M. GIRARD en possèdent deux autres dont une est représentée sur la **figure 48.1**.

L'endroit du gisement vu récemment sur place, près de Mont-Dracy, appartient au Rhétien-Hettangien I3-5 de la carte géologique du Creusot à 1/50.000. Il est localisé par GG dans les marnes et plaquettes calcaires affleurant au dessus de la Formation des Grès blonds du Rhétien ; donc dans le Rhétien supérieur ou l'Hettangien.

7.2. Les Plésiosauriens du Jurassique inférieur (Lias)

- **Sinémurien (Yonne)**

Dans ce département, des restes de « *Plesiosaurus* » ont été mentionnés dans le « calcaire et argile à gryphée arquée » par SAUVAGE (1879).

- **Toarcien de Solutré (Saône-et-Loire)**

G. GAND (inédit) a recueilli une petite vertèbre de 5 cm de longueur (**figure 48.2**), à proximité du musée actuel de Préhistoire, dans un niveau argileux qui contient aussi *Hildoceras bifrons*.

- **« Lias » de Viévy (Côte-d'Or)**

ROCHE (1900: 184) a présenté aux membres de la SHNA, une vertèbre dorsale, un humérus, une ulna, « de belles et grandes phalanges, des côtes, la tête et une dent... » d'un Plésiosaure qui « devait atteindre 8 à 10 mètres de longueur ». Ces « débris » furent ramassés en 1875 dans une carrière de Dracy-Chalas situé près de Viévy (commune d'Arnay-le-Duc).

- **Lias (Yonne)**

La présence de « *Plesiosaurus* » est rapportée par SAUVAGE (1879) dans les « Marnes supérieures à bélemnites... »

7.3. Les Plésiosauriens du Jurassique supérieur et du Crétacé

- **Oxfordien moyen d'Étrochey (Côte-d'Or)**

Près d'Étrochey (cf. *supra*), des restes de Plésiosauriens ont été récoltés dans la Formation de l'Oolithe ferrugineuse. Le matériel est conservé au Centre des Sciences de la Terre, de la Vie et de l'Environnement (CSTVE) de l'Université de Bourgogne. Il s'agit de vertèbres dorsales de Plesiosauroidea (peut être d'Elasmosauridae étant donné la longueur des centres vertébraux par rapport à leur largeur et hauteur), d'humérus attribuables à des Plesiosauroidea, dont un est caractéristique de l'espèce *Tricleidus seeleyi* (famille des Cryptoclididae) (**figure 49**). Il faut ajouter des dents de Pliosauridae, possiblement *Liopleurodon ferox* et *Simolestes vorax* (N. BARDET, obs. pers.). Ce matériel n'a jamais été étudié.

SAUVAGE (1879) a décrit et figuré de nombreux restes de Reptiles marins provenant de divers niveaux du Jurassique supérieur de l'Yonne : Oxfordien de Tonnerre et de Courson-les-Carières, Kimméridgien de Ouanne (cf. *infra*). Malheureusement, ces fossiles sont essentiellement constitués de vertèbres isolées sans caractères diagnostiques au niveau spécifique. SAUVAGE mentionne qu'elles sont conservées au Musée d'Auxerre. Gilles PAVY, conservateur, nous a envoyé la liste des fossiles répertoriés dans cette institution notée ci-après MHN d'Auxerre.

- **Oxfordien de Gigny (Yonne)**

Des dents et des vertèbres caudales, attribuables à *Plesiosaurus*, ont été récoltées dans les « marnes inférieures au minerai de fer » près de cette localité (SAUVAGE, 1879).

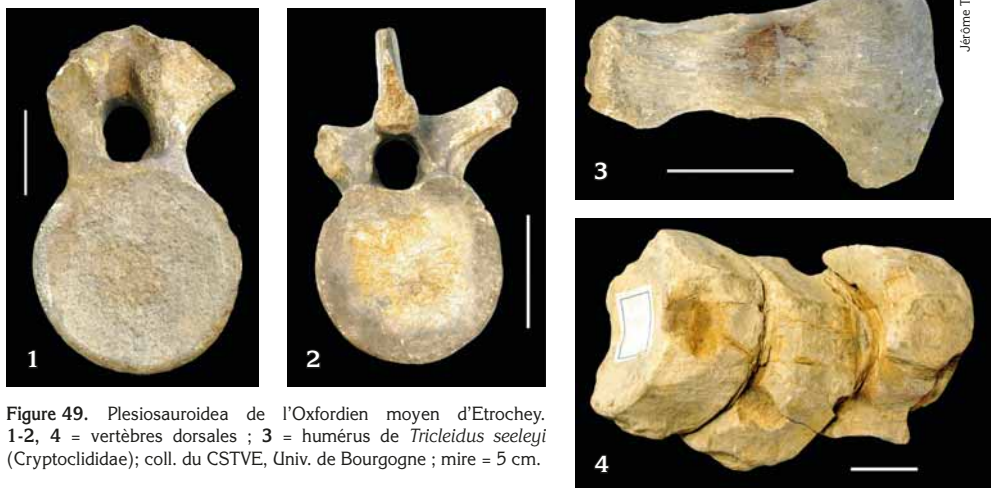


Figure 49. Plesiosauroidea de l'Oxfordien moyen d'Etrochey. 1-2, 4 = vertèbres dorsales ; 3 = humérus de *Tricleidus seeleyi* (Cryptocleididae); coll. du CSTVE, Univ. de Bourgogne ; mire = 5 cm.

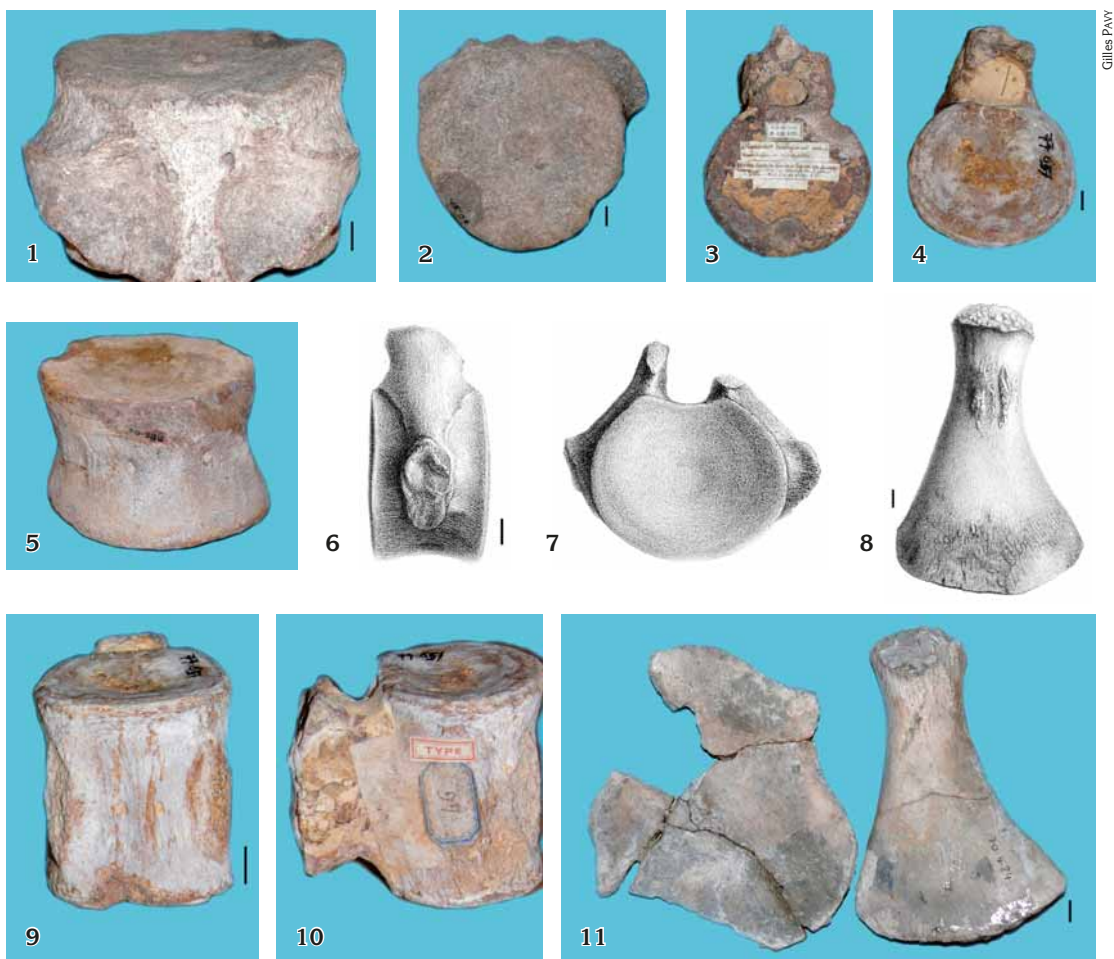


Figure 50. 1-2 : *Polystychodon archiaci*, vertèbre vue dorsalement (= 1) et de face (= 2), MHN d'Auxerre n° 70.377 ; 3-4 : *Pliosaurus brachydeirus*, vertèbre dorsale antérieure, vues antérieure et postérieure, MHN d'Auxerre n° 77.650, coll. ROBINEAU ; 5 : *Pliosaurus* sp., vertèbre, MHN d'Auxerre n° 70.380 ; 6-7 : *Pliosaurus ducheii*, vertèbre cervicale postérieure, MHN d'Auxerre, coll. DUCHÉ ; 8 : Plesiosaure, fémur, MHN d'Auxerre, figures de SAUVAGE (1879) ; 1-8 : fossiles récoltés dans le Kimméridgien de Ouanne ; 9-10 : *Colymbosaurus macrospondylus*, vertèbre cervicale antérieure, MHN d'Auxerre n° 77.651 ; 11 : *Plesiosaurus neocomiensis*, fémur et plaques ventrales, Barrémien de Venoy, MHN d'Auxerre n° 70.424 ; mire = 1 cm ; collections du Musée d'Auxerre.

- **Oxfordien de Courson-les-Carières et de Tonnerre (Yonne)**

SAUVAGE (1879) a mentionné les taxa suivants sans les représenter :

Liopleurodon aff. grossouvrei nomme une dent récoltée dans les environs de Tonnerre qui est caractérisée par une face quasi lisse alors que l'autre est fortement striée. Elle pourrait-être attribuée à un Plesiosauria. *Plesiosaurus aff. plicatus* est une vertèbre longue de 70 mm, trouvée à Courson-les-Carières (orthographié parfois par erreur Couison in SAUVAGE, 1879). Et *Colymbosaurus dutertrei*, également de Courson correspond à une vertèbre cervicale dont le centrum est long de 65 mm. Ce genre représente les derniers Plesiosauridae. L'ensemble de ce matériel a été récolté par M. COTTEAU.

- **Kimméridgien de Ouanne (Yonne)**

Le matériel conservé au musée d'Auxerre est figuré par les photos des **figures 50.1-8**. *Polyptychodon archiaci* (n° 70.377), *Pliosaurus brachydeirus* (n° 77.650, coll. ROBINEAU), *Pliosaurus* sp. (n° 70.380) et *P. duchei* (coll. DUCHÉ) sont des espèces décrites par SAUVAGE (1879). Elles sont représentées chacune par une vertèbre attribuée à des Pliosaures. L'auteur décrit aussi un fémur de Plésiosaure de 18 cm de longueur provenant du même endroit.

- **Tithonien d'Auxerre (Yonne)**

Colymbosaurus macrospondylus, espèce réduite à une vertèbre cervicale, longue de 100 mm, provient de l'Albien (SAUVAGE, 1879: 63) mais plutôt du Portlandien pour Gilles PAVY (communication écrite) (**figure 50. 9-10**). Ce genre représente les derniers Plesiosauridae.

- **Hauterivien de La Chapelle et de Bleigny-le-Carreau (Yonne)**

SAUVAGE (1879) mentionne des vertèbres et des dents rapportées au genre Plésiosaure dans le Néocomien (Calcaire à Spatangues) de ces localités.

- **Barrémien de Venoy (Yonne)**

Dans la Formation des argiles ostréennes des environs de Venoy, à Egriselles, localisé à quelques kilomètres à l'est d'Auxerre, SAUVAGE (1879) a décrit et figuré sous le nom de *Plesiosaurus neocomiensis* de nombreux ossements de Reptiles marins (vertèbres, côtes, fémur ; MHN d'Auxerre n° 70.424 ; **figures 50.11 et 51** empruntées à SAUVAGE, 1973: pl. VI). Ils sont attribués à des Plésiosaures. Malheureusement, ces restes sont essentiellement constitués de vertèbres isolées sans caractères diagnostiques spécifiques. Elles auraient pu appartenir à des Elasmosauridés selon Nathalie BARDET.

Deux autres vertèbres cervicales provenant des mêmes niveaux ont été attribuées à une autre espèce de Plésiosaure (*Plesiosaurus* sp.) par SAUVAGE (1879) car elles sont plus trapues que les précédentes (Pl. VI et VII in SAUVAGE, 1879).

- **Albien de l'Yonne**

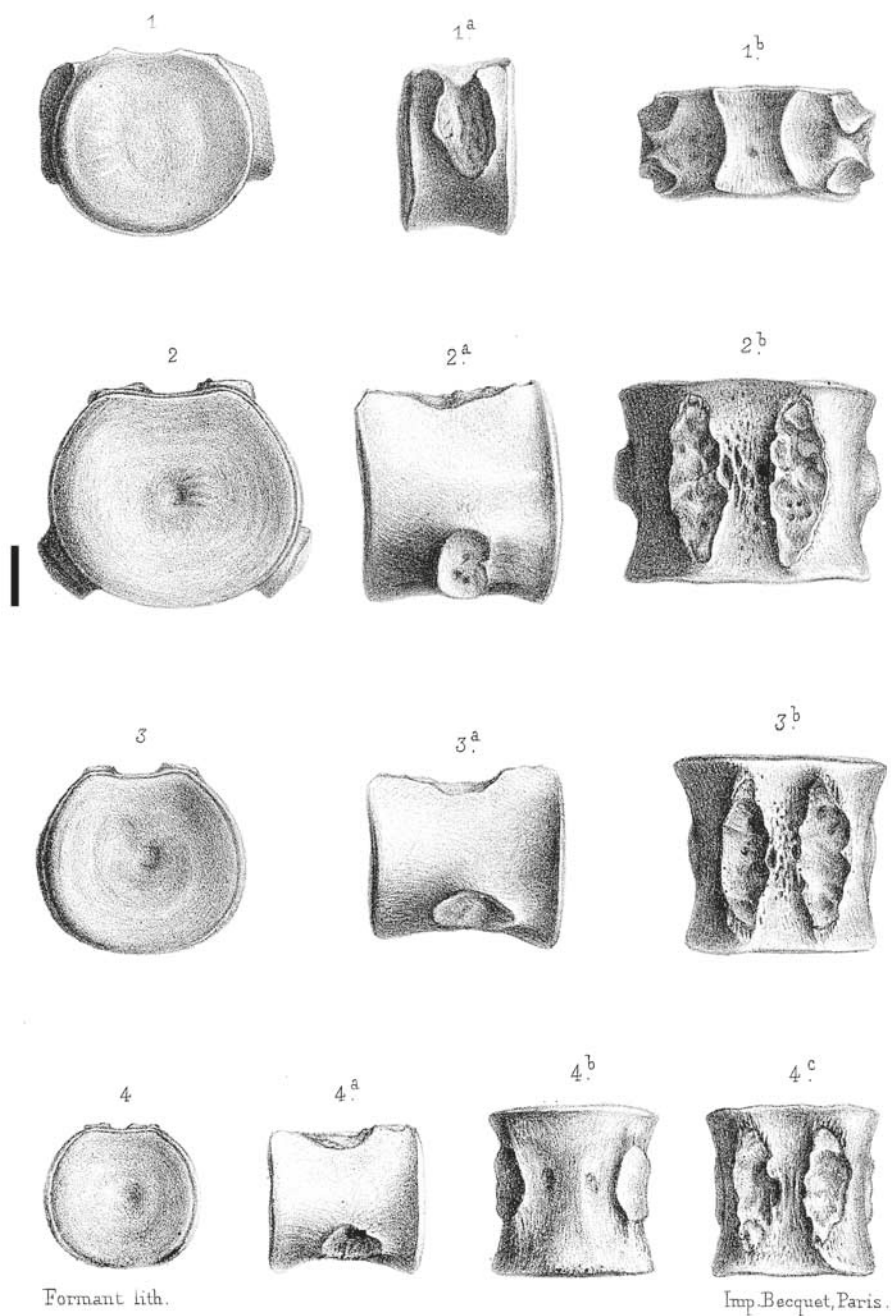
Colymbosaurus macrospondylus est représenté par une vertèbre cervicale de 6 cm de longueur (**figure 50.9-10**). Le lieu de la découverte n'est pas précisé par SAUVAGE (1879) qui l'a décrite.

- **Origine inconnue**

Une vertèbre de Plésiosaure est précisée dans l'inventaire de la collection paléontologique du musée d'Avallon (renseignement d'Agnès VALLÉE).

7.4. Origine des Plésiosauriens

En 1955, Pierre de SAINT-SEINE considérait les Nothosaures, Reptiles seulement triasiques, au long cou et amphibiens, comme les ancêtres possibles des Plésiosauriens. Actuellement, ces animaux sont inclus, avec les Nothosaures, les Pachypleurosaures (autres Reptiles triasiques ressemblant aux Nothosaures mais plus petits) et les Placodontes dans les Sauropterygia. En raison de la paire de fenêtres temporales, présentes chez les Nothosaures et les Plésiosaures, ces Reptiles ont été considérés comme des Euryapsides et leur origine est probablement à rechercher chez les Eosuchiens permien (CARROLL, 1988 ; BENTON, 2001).



Plesiosaurus neocomiensis, Camp.

Figure 51. *Plesiosaurus neocomiensis*, 1-1b : vertèbre lombaire ; 2-2b : vertèbre cervicale antérieure ; 3-3b : vertèbre cervicale antérieure ; 4-4c : vertèbre cervicale antérieure plus distales ; mire = 2 cm ; dessins de SAUVAGE (1879, pl. VI) ; Barrémien d'Egriselles, commune de Venoy, MHN d'Auxerre.

8. Les Dinosauria

• Rhétien de Mercey (Saône-et-Loire)

Près de ce hameau de la commune de Cheilly-les-Maranges, THOMASSET (1930) signale la découverte d'une brèche osseuse contenant des débris osseux de Poissons associés à des dents de *Thecodontosaurus*. Ce genre représente un Dinosaur Prosauropode quadrupède et carnivore, mesurant 2 à 3 m de longueur. C'est un animal encore primitif qui était capable d'être aussi bipède et dont la structure dentaire indique une évolution de cette famille vers un régime herbivore.

Des recherches sont actuellement menées pour savoir ce qu'est devenu ce matériel, qui, apparemment, aurait été vendu avec l'ensemble de la collection THOMASSET.

• Rhétien de Pierreclos (Saône-et-Loire)

Entre ce village et celui de Milly-Lamartine, il a été trouvé des restes de *Plateosaurus* sp., un Prosauropode, qui sont mentionnés par DE LAPPARENT in Les Dinosaur de France. L'auteur précise qu'ils sont conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (DE LAPPARENT, 1967: 11). Il ne semble pas que ces ossements aient été étudiés.

• Oxfordien de Gigny (Yonne)

Des os des membres d'un « Mégalosure » (Théropode) ont été récoltés dans les « marnes inférieures au minerai de fer » près de cette localité (SAUVAGE, 1879).

• Barrémien de Carisey (Yonne)

Un fémur droit, long de 113 cm, fut découvert en 1980 par Claude MORDANT à l'occasion du creusement d'une tranchée sur la commune de Carisey (figure 52.1). Le fossile, récolté dans des argiles, fut attribué à un *Iguanodon* qui pouvait atteindre « une bonne douzaine de mètres » et peser « ses 10 tonnes » (ZLATOFF & POPLIN, 1986). Un moulage de cet os est conservé au MHN d'Auxerre.

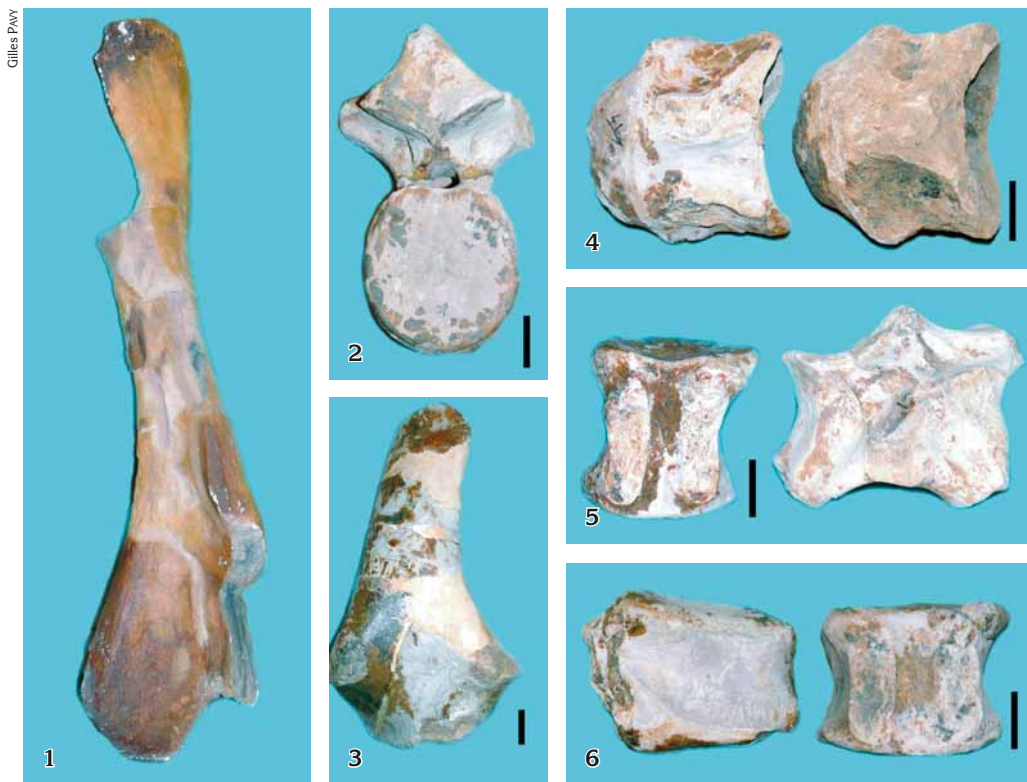


Figure 52. 1 : fémur droit, Carisey, longueur = 113 cm ; 2-6 : os d'Iguanodontidés d'Auxerre, 2 : possible vertèbre dorsale, vue caudale, 3 : scapula droite, 4 : possibles vertèbres cervicales, 5-6 : possibles vertèbres dorsales ; mire = 5 cm.

• Barrémien supérieur d'Auxerre

Au cours d'une tranchée réalisée dans la ville d'Auxerre, des ossements furent mis à jour en 1967. M. POPLIN les recueillit et les déposa au MHN d'Auxerre (POPLIN, 1968). KNOLL (2004) les a attribués à un « *Iguanodontia* ind. malgré des affinités morphologiques et dimensionnelles évidentes avec l'espèce *Iguanodon bernissartensis* ». L'animal est représenté par de « possibles » vertèbres cervicales et dorsales et un fragment de scapula gauche. Nous avons représenté une petite partie de ce matériel sur la figure 52.

9. Ossements d'attribution incertaine

• Autunien d'Autun

Un cubitus droit complet provenant de la Formation d'Ignoray, conservé au MNHN de Paris (n° d'inventaire Aut 588), représenté par THÉVENIN (1910) a été revu par FALCONNET (2010). Selon ses conclusions, l'animal a pu être un « *Cotylosauria* indéterminé ».

• Rhétien de la Coudre (Autunois)

SAUVAGE (1883, pl. 6, 7 et 9) a défini les espèces *Rachitrema pellati* à partir d'un scapulum, de parties d'humérus, radius, pubis, mastoïdien, os de la tête et d'un arc neural ; *Actiosaurus gaudryi* l'ayant été en se basant sur une portion de fémur et d'humérus (figures 32, 34, 53). Toutes deux ont été attribuées à des Dinosauria.

Mais en 1903, SAUVAGE considéra *Rachitrema* comme un ichthyosaure ; *Actiosaurus* étant d'affinités incertaines. Dans leur révision de la faune de vertébrés du Rhétien français, en se basant sur les descriptions et figures originales de SAUVAGE, BARDET & CUNY (1993) considèrent que les restes osseux de ces deux espèces devraient être des *nomina dubia*, en raison de l'insuffisance de caractères diagnostiques. *Rachitrema* semble être basé sur du matériel composite dont une partie pourrait être attribuée à un ichthyosaure indéterminé.

• Pliensbachien de Drevin (Saône-et-Loire)

DEMAIZIÈRE Jean-François (inédit) a récolté une brèche ossifère dont les fragments sont rapportés avec doute aux éléments d'une ceinture pelvienne ou scapulaire (communication écrite).

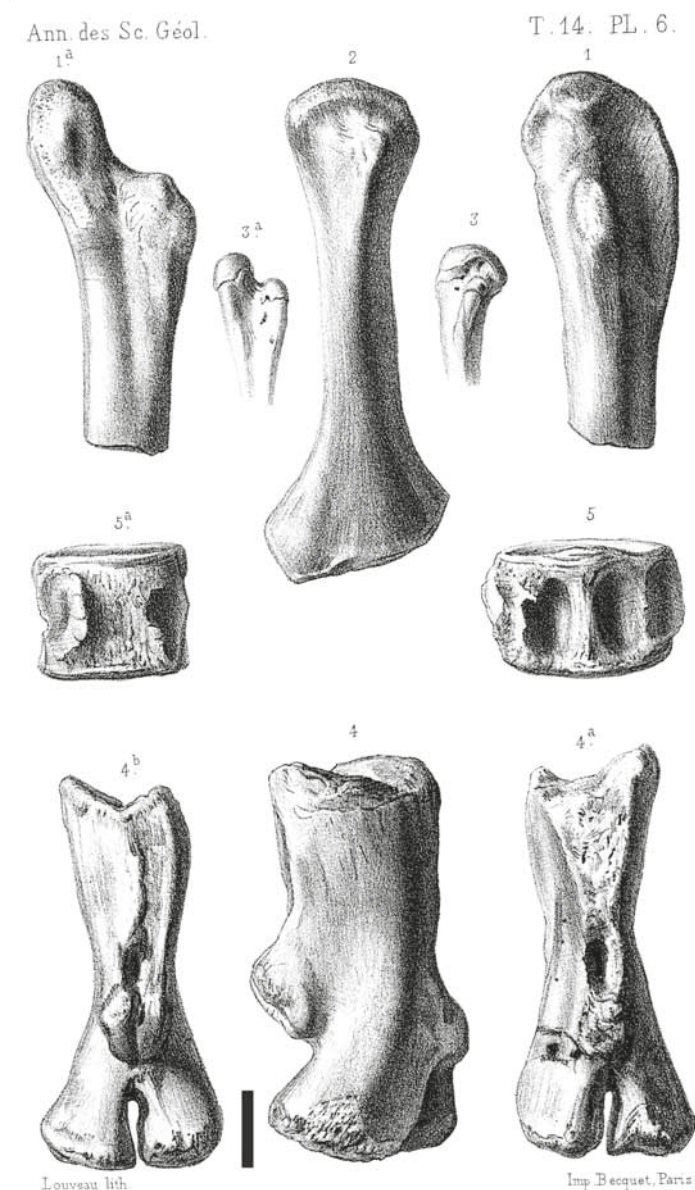


Figure. 53. *Actiosaurus*, 1, 1a : fémur, 2 : humérus ; 3, 3a : fémur d'Iguane actuel ; *Rachitrema*, 4, 4a, 4b : arc neural de vertèbre caudale vu par la face latérale, postérieure et antérieure ; *Plesiosaurus costatus*, 5, 5a : vertèbre cervicale ; 1-4b : x 1/2, 5 : x 1, à utiliser avec la mire verticale noire = 1 cm.

• Aalénien du Nivernais

DEMAIZIÈRE signale aussi :

- la découverte de côtes d'une vingtaine de cm de longueur, près de Marzy (**figure 54.1**),
- des petits os pouvant être des éléments de palettes natatoires, des côtes et des vertèbres (**figure 54.2-7**). L'ensemble a été ramassé à « la chaume des pendus » située sur la commune de Sermoise-sur-Loire, dans les déblais des travaux du contournement de Nevers.

Ces ossements appartiennent à des Ichthyosaures ou à des Plésiosaures selon JFD.



Figure 54. 1. Côtes, animal indéterminé, Aalénien de Marzy (Nivernais) ; 2-7 : Aalénien de la « Chaume des Pendus », près de Nevers ; 2 : côtes ; 3 : vertèbre ; 4-6 : éléments de palette natatoire ; 7 : non déterminé ; mires = 3 cm pour 1 et 1 cm pour 2-7.

• Bathonien inférieur de Saint-Bénin-d'Azy (Nièvre)

Comme DEMAZIÈRE Jean François (*cf. supra*), OGOYARD Maurice (communication écrite) nous précise qu'il a trouvé dans un labour des environs de ce village, un fragment de côte. Celui-ci mesure 13 cm de longueur pour 1,5 cm de diamètre. D'après cette dernière dimension, il semble que l'animal ait été relativement grand.

• Callovien-Oxfordien de Corboin et Concoeur (Côte-d'Or)

OGOYARD (communication écrite) a trouvé près de ce village, situé à l'ouest de Nuits-Saint-Georges, plusieurs petits fragments de côtes dans une formation de calcaire à oolites ferrugineuses. Le diamètre est du même ordre que pour l'os précédent de Saint-Bénin d'Azy. Quelques sections longitudinales permettent d'observer le canal médullaire excentré. Et d'après le D^r STEYER qui a examiné ces fragments osseux, il s'agit de restes ayant appartenu à un animal marin.

• Aptien de Gurgy (Yonne)

SAUVAGE (1879: 82) rapporte à des crocodiliens des petites dents « comprimées souvent striées » trouvées dans le Crétacé inférieur de l'Yonne. L'une vient de l'Aptien de Gurgy, l'autre du Néocomien de Sainte-Croix.

• Reptilia du Quaternaire

Ils ont été récoltés à Étaules et au Châtelet dans des couches de l'Age du Bronze et de l'Hallstatt ancien (POULAIN, 2003). D'autres ont été trouvés dans un petit Sanctuaire près de Menestreau datant de l'Epoque gallo-romaine (ARGANT *et al.*, 2008).

10. Groupes de reptiles suggérés par les traces de pas (= ichnites) du Trias moyen

La série triasique bourguignonne est constituée, du bas vers le haut, par la succession de 4 Formations qui ont été étudiées par COUREL (1970, 1973). Elle est entièrement visible, mais réduite en épaisseur, dans l'ancienne carrière de Saint-Vérand (Mâconnais) où elle repose en discordance sur un socle volcano-sédimentaire (DEMATHEIU & GAND, 1981) (figure 55). Hormis le Rhétien qui a fourni des ossements de Plésiosaures et d'Ichthyosaures dans l'Autunois (cf supra), les fossiles de vertébrés observés dans le reste du Trias l'ont été seulement dans la Formation des Grès inférieurs qui débute la série Mésozoïque. Ces ichnofossiles sont représentés par des empreintes de pas qui furent découvertes au XIX^e siècle dans plusieurs carrières d'arkoses exploitées alors pour la fabrication des pavés. On se reportera à la thèse de DEMATHEIU (1970) et à l'inventaire de ces différentes ichnites en France par GAND *et al.* (2007) pour connaître les nombreux articles qui leur ont été consacrés.



Georges GAND

Figure 55. La série triasique réduite dans la carrière de Saint-Vérand (Mâconnais); GI : Formation des Grès inférieurs à traces de pas, épaisseur comprise entre 3,50 et 1 m ; AMtB : Formation des Argiles du Mont Bouzu ; Rh : Grès fins du Rhétien.

10.1. Méthodes utilisées pour déduire des informations concernant les auteurs des ichnites

L'aspect général des empreintes d'autopodes (pieds et mains), selon le cas, digitigrade, semi-plantigrade ou 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 Temnospondyles ou des Lissamphibiens. 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 ; DEMATHEIU, 1970 ; DEMATHEIU & 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 (figure 56 A, D), plusieurs auteurs ont proposé des reconstitutions squelettiques autopodiales (figure 56 A-B, D-E, H-J). LULL (1904) l'a fait pour des traces *Grallator* qu'il a attribué à des Dinosaures Théropodes. Et SOERGEL (1925), a montré que la trace *Chirotherium* n'était pas due à un *Labyrinthodon* ou *Mastodonsaurus*, longtemps représenté par une « grosse grenouille » (figure 56 R), mais à un « Pseudosuchien » (actuellement Crurotarsi) dont il dessine la silhouette et établit les dimensions à partir de l'analyse des caractères de la piste (figure 56 Q). Cette démarche sera ensuite suivie et explicitée par plusieurs autres palichnologues comme PEABODY (1948), BAIRD (1957), DEMATHEIU (1970), DEMATHEIU & HAUBOLD (1974), GAND (1975) mais en considérant les coussinets articulaires.

Leurs travaux ont montré aussi qu'il était possible de déduire deux données corporelles importantes. La valeur de l'angle du pas (Ap) renseigne d'abord sur la position des membres par rapport au tronc (figure 56 K, N, Q) ; ceux-ci pouvant être transversaux (semi-rampants), horizontaux (rampants) et parasagittaux (subverticaux) comme il est illustré par les figure 56 M-O. Ensuite, la dimension du tronc ou distance gléno-acétabulaire peut être déterminée directement ou calculée à partir de celle de l'enjambée (AC) (figure 56 Q). Elle est comprise entre $\frac{3}{4}$ à $\frac{1}{2}$ de AC + CD. DEMATHEIU (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 des traces de pied et de main. Les silhouettes établies *in* GAND (1975) ont été établies à partir de ce travail. La **figure 56 U** montre l'esquisse de l'une d'entre elles, possible représentation de l'auteur de la piste *Sphingopus ferox*.

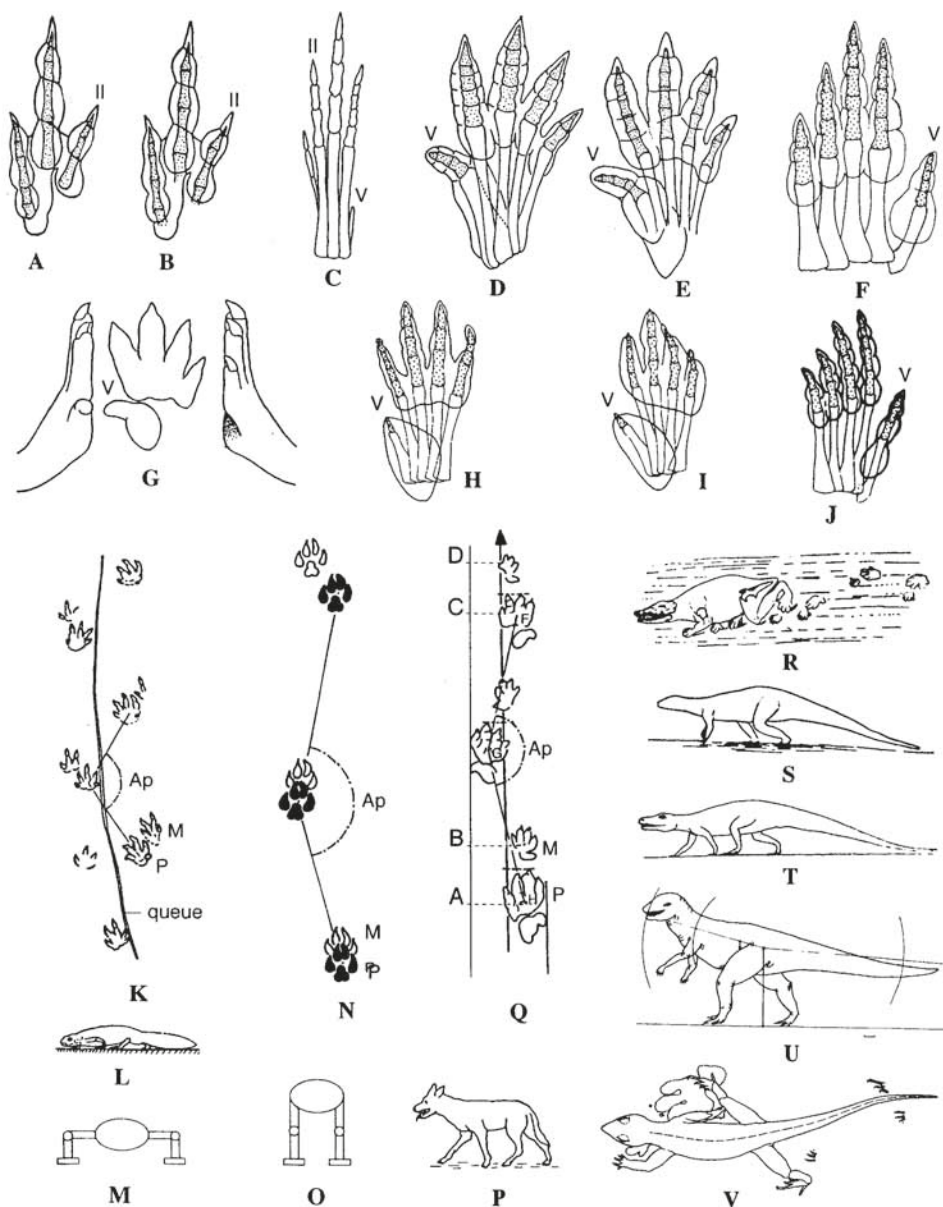
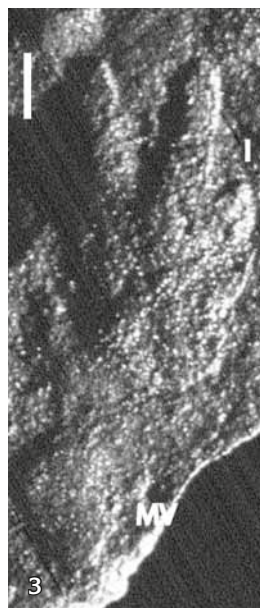


Figure 56. A-E, H-J : reconstitutions squelettiques à partir des traces ; A-B : *Grallator cursorius* in Lull (1904) (A) et PEABODY (1948) (B) ; C : comparaison avec le pied du Cératosaure *Coelophysis* ; D-E : *Chirotherium barthii* in SOERGEL (1925) (D) et PEABODY (1948) (E) ; H-J : *Isochirotherium coureli*, *Brachychirotherium circaparvum* ; F, H-J in DEMATHIEU & HAUBOLD (1974) ; J : *Synaptichnium priscum* in COUREL et al. (1982) ; F : Dédution de la trace à partir du squelette du pied de *Ticinosuchus* ; G : forme du pied d'après la trace *Chirotherium diabloense* (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) ; Figure 56 empruntée à GAND et al., (2007).



Georges GAND

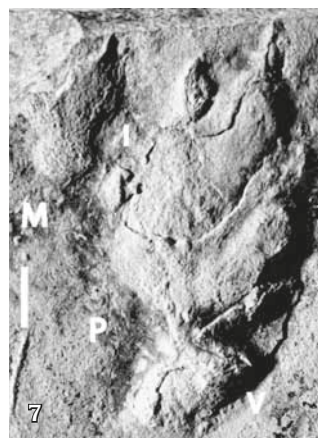
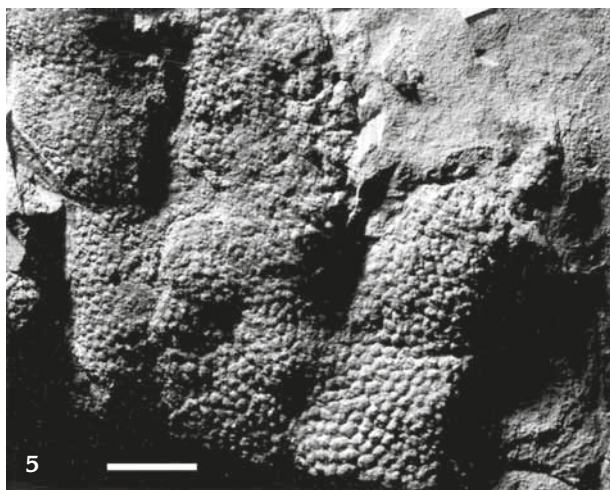


Figure 57. Traces chirothérioides. 1 : pied *Chirotherium barthii*, Culles-les-Roches, I-V = numérotation des traces digitales, M = empreinte du métatarse ; 2 : pied *Isochirotherium coureli* ; 3 : *Isochirotherium delicatum*, Autunois ; 4 : couple pied-main (P-M) *Brachychotherium pachydactylum*, Charolais ; 5 : doigts de la même ichnoespèce montrant les traces d'écailles, Culles-les-Roches ; 6 : *Synaptichnium* cf. *priscum*, Charolais ; 7 : couple P-M *Sphingopus ferox*, Autunois ; mire = 1 cm pour figure 3, 6-7 ; mire = 2 cm pour 5 ; mire = 5 cm pour 1-2, 4.

10.2. Les auteurs des traces chirothéroïdes : des Archosauria Crurotarsi

Ces ichnites correspondent aux ichnogenres *Chirotherium*, *Isochirotherium*, *Brachychirotherium*, *Synaptichnium* et *Sphingopus*. 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 verticaux et qu'ils se déplaçaient donc facilement et rapidement. Les empreintes d'autopodes montrent souvent celle du tégument écailleux (figure 57.5). La longueur de ces Archosauria déduites des pistes a pu atteindre 4 m pour les plus grands.

• *Chirotherium barthii* Kaup, 1835 : ichnites dues à de probables Rausuchia

Comme l'avait pressenti BERNHARDI (1834), 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 (figs. 56 D-E, G, Q ; 57.1). 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, parce que 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 Chirothéroïdes.

Ainsi la présence de *Chirotherium barthi* 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 (figure 56 S-T). 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 inférieur. Il s'agissait d'un Rausuchidé 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 Thyraosauridés (CARROLL, 1988).

• *Isochirotherium* Haubold, 1971 : ichnites de probables Crocodylomorpha et Rausuchia

Isochirotherium se différencie de *Chirotherium* par les traces digitales médianes II et IV, 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 centimètres, 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 (figure 57.3). 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.

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 (figure 57.2). 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 conduit 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, 1979 a été découvert dans des carrières du Châlonnais et du Nord-Est du Charolais. 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.

• ***Brachychirotherium* Beurlen, 1950 : ichnites dues à de probables Crocodylomorpha et Rauisuchia.**

Cet ichnogénre 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 dû 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. 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 crurotarsi engagé, par ses autopodes du moins, dans la voie qui mène aux Crocodiliens. Il aurait donc été un Crocodylomorpha sensu SERENO (1991).

Brachychirotherium lorteti Haubold, 1971 a été découverte dans le Mâconnais à la fin du XIX^e siècle. Elle n'est pas abondante mais a été trouvée du Mont-d'Or-Lyonnais à l'Autunois. Elle est proche de l'ichnoespèce précédente avec cette différence que les griffes pédieuses sont plus longues et fines que dans l'ichnoespèce bourguignonne. 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 Nord-Est du Charolais (figure 57.4-5). 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 crocodyloïde, 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 connu 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 5^e coussinet digito-métatarsien manque sur quelques-unes, sur d'autres le 1^{er} 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 Rauisuchia du Trias moyen d'Amérique du Sud.

• ***Sphingopus ferox* Demathieu, 1966 : 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) (figure 57.7).

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 verticaux (GAND, 1971).

• ***Synaptichnium* Nopcsa, 1923 : ichnites dues à de probables « pré-crurotarsi »**

Cet ichnogénre est connu en Bourgogne par plusieurs ichnoespèces *S. priscum*, *S. argentobrivense*, *S. diabloensis* et *S. cameronensis* mais elles n'y sont pas fréquentes. 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 (figure 57. 6).

De tous les squelettes pédieux à notre disposition, c'est avec celui d'*Euparkeria capensis* (Broom, 1913) 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.

10.3. 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 la partie tétradactyle I-IV du pied (figure 58.2). La présence d'écailles arrondies (figure 58.3), typiques de celles des Archosauria, permet de les inclure dans cet ensemble.

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 » qui contiennent 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 & GAND, 1973 ; HAUBOLD, 1984) à attribuer ces différentes ichnoespèces aux Dinosauromorpha qui devaient être peu différents de Reptiles comme *Lagerpeton chanarensis* étudié par SERENO & ARCUCCI (1993).

10.4. Les auteurs des traces dinosauroïdes *Anchisauripus bibractensis*, *Coelurosaurichnus perriauxi*, *Coelurosaurichnus sabinensis* : des Dinosauriformes Novas, 1992.

Le groupe dinosauroïde comprend ici, 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 1960, par Mme DEMATHIEU-MALLET dans une carrière de l'Autunois. Avec quelques autres, récoltées dans le Mont d'Or Lyonnais (DEMATHIEU, 1970),

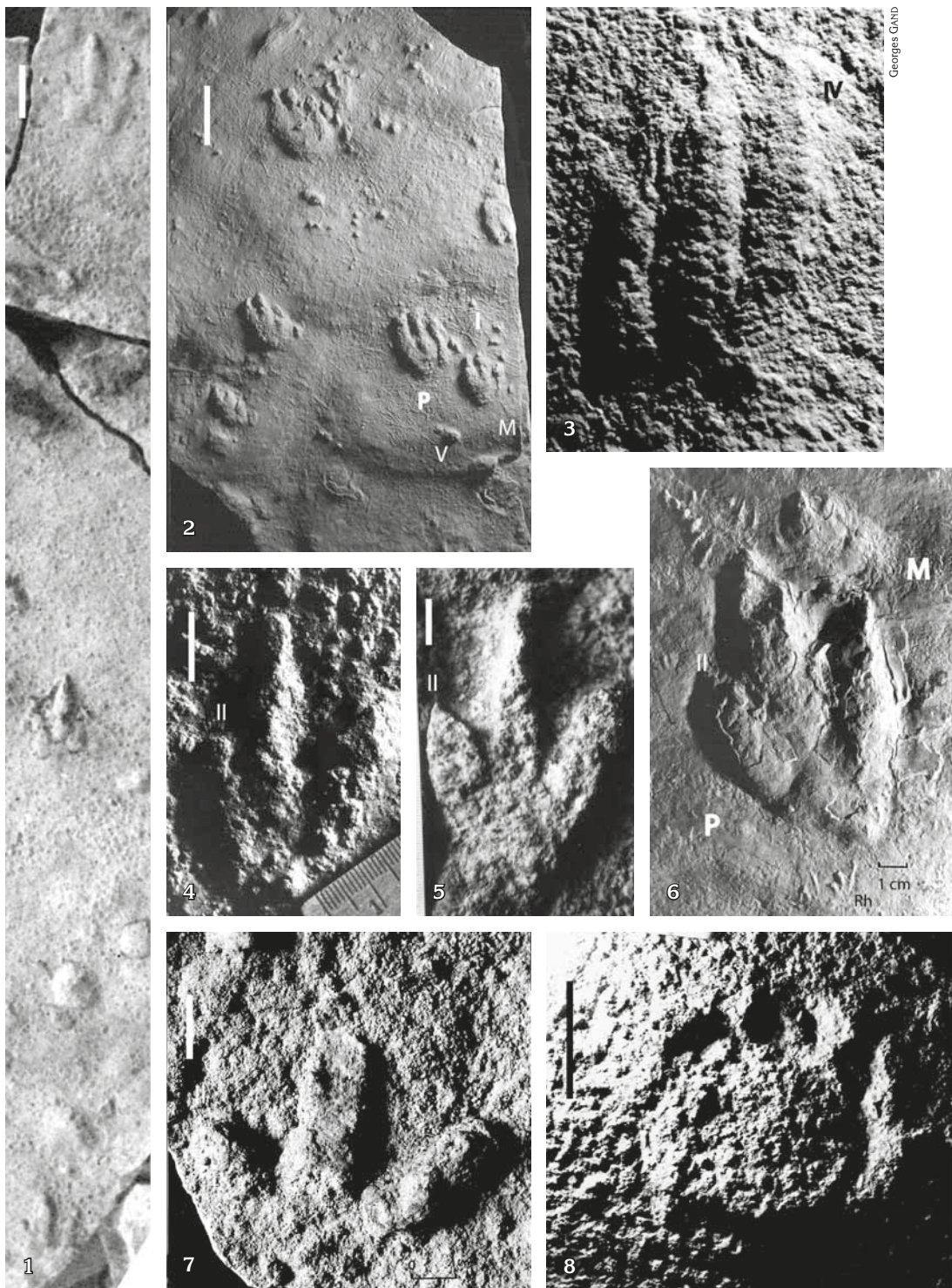


Figure 58. Traces *Rotodactylus*, dinosauroïdes et théromorfoïdes. 1 : piste *Anchisauripus bibractensis*, CF2, la Pissière, Autunois ; 2 : *Rotodactylus rati*, couple PM, I et V = traces des griffes des doigts correspondants, Pont d'Argent, Autunois ; 3 : *Rotodactylus* sp. avec traces d'écailles, Mâconnais ; 4 : *A. bibractensis*, BF2, la Pissière, Autunois ; 5 : *Coelurosaurichnus perriauxi*, holotype, AF1, la Pissière ; 6 : couple P-M *C. perriauxi* avec Rh = *Rhynchosauroïdes petri*, Pont d'Argent, Autunois ; 7 : *C. sabinensis*, holotype, St-Sabine, Auxois ; 8 : empreinte théromorfoïde, la Pissière, Autunois ; mire = 10 cm pour la fig 1 ; mire = 5 cm pour 2, 8 ; mire = 1 cm pour 4-7 ; longueur de 3 = 5 cm .

l'ensemble permet de décrire *Anchisauripus bibractensis* Demathieu, 1971. La même année de cette publication, Georges GAND découvrait les premières pistes dinosauroïdes dans la carrière autunoise de la Pissoire (GAND, 1971). Celles-ci furent ensuite beaucoup enrichies par l'extraction de plusieurs niveaux superposés dans le même gisement (GAND, 1971-1979). Non seulement, *A. bibractensis* y fut décrit mais aussi *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu & Gand 1972a, b qui montre parfois la main, tri, tétra ou pentadactyle. Par la suite, d'autres empreintes dinosauroïdes à pied de facture ornithoïde, furent trouvées dans l'Auxois et le Nord-Est du Charolais. La nouvelle ichnoespèce décrite à partir de ce matériel, *Coelurosaurichnus sabinensis* Gand et al., 1976a, b, diffère des précédentes par la forte valeur de l'angle interdigital II-IV qui dépasse 90° (figure 58.1, 4-7).

DEMATHEIU & GAND (1972a, b) attribuèrent d'abord ces ichnites à des Dinosauria mais l'étude plus complète et cladistique des squelettes découverts dans le Ladinien d'Argentine (cf supra ; SERENO & ARCUCI, 1994) et la comparaison qui a été faite avec les traces tridactyles bourguignonnes, conduisent à les attribuer à des Dinosauriformes (GAND et 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.

La trace de la main pentadactyle, de structure chirothéroïde, associée à quelques empreintes de pieds *Anchisauripus bibractensis* et *Coelurosaurichnus perriauxi* (figure 58.6) montre que leurs ichnopoïètes 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), 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 *Coelurosaurichnus perriauxi*. Leur émergence aurait pu se faire à l'Anisien inférieur voire durant l'Olenékien 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 « dinosauroïdes » (figure 59).

10.5. Traces d'attribution incertaine

• Le groupe théromorphoïde

Le groupe théromorphoïde est représenté par deux empreintes récoltées dans des déblais. La première a été trouvée à Chasselas par L. COUREL (DEMATHEIU, 1970: 188) et la seconde par G. PACAUD dans la carrière de la Pissoire (coll. PACAUD ; GAND inédit). 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 (figure 58.8).

Cette structure rappelle les ichnites *Chelichnus* Jardine, 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 qui ont été attribués à des Dinosauria Melanosauria et Saurischia. Mais le matériel est actuellement beaucoup trop fragmentaire pour définir les auteurs.

• Empreinte 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 ».

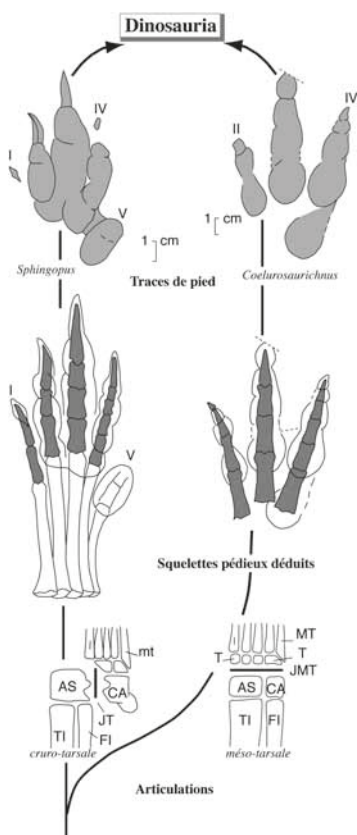


Figure 59. Schémas expliquant la probable origine crurotarsienne des Dinosauriformes connus par les ichnites *Coelurosaurichnus*. L'acquisition de l'articulation mésotarsale et la réduction des orteils I et V de ces animaux dérivent de structures crurotarsiennes qui persistent encore au Trias moyen. 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 ; (GAND et al., 2007).

11. La succession des faunes à Reptiles en Bourgogne

11.1. La faune continentale du paléozoïque supérieur

• Environnements palustres (= marécageux) et lacustres du Carbonifère et du Permien inférieur (Assélien – Sakmarien inférieur = « Autunien ») (304 Ma – 292 Ma)

Dans l'inventaire consacré aux Amphibiens fossiles de Bourgogne, nous avons déjà présenté ces environnements « à flore luxuriante de Fougères (Filicinaées), Fougères à « graines » (Pteridospermales), d'Equisétales, et de Lycopodiales (*Lepidodendron*, *Sigillaria*) dont les débris sont à l'origine du charbon. Sur les bords du marécage houiller, la forêt houillère se développe sous un climat équatorial, chaud et humide. Elle abrite un grand nombre d'organismes : Insectes, Scorpions, Araignées, Myriapodes, Mollusques... et, plusieurs espèces de vertébrés appartenant, pour la majorité d'entre elles, aux Poissons, aux Amphibiens Temnospondyles (gros Eryopoïdés d'1 à 2 m de longueur) et à quelques Reptiles ; tous animaux découverts dans divers bassins houillers et, tout particulièrement, dans celui de Montceau-les-Mines (POPLIN & HEYLER, 1994). Les Temnospondyles y sont connus, non seulement par leur squelette mais aussi par leurs traces de pas *Limnopus*. Outre ces animaux, dans cet environnement, on aurait pu rencontrer aussi quelques Pelycosauria ou Reptiles mammaliens tels les *Stereorachis* ? *blanzycensis*, redoutables prédateurs, qui sont encore minoritaires à cette époque terminale du Houiller.

Durant le Permien inférieur (Autunien), le paysage du Carbonifère supérieur a quelque peu changé à la suite de la dérive continentale du bloc franco-hispanique vers le nord. Il en est résulté, progressivement, un changement climatique qui a provoqué des modifications au niveau de la flore. Avec un cachet encore stéphanien au début du Permien, celle-ci s'est lentement enrichie en espèces de conifères qui révèlent le développement d'une aridification relative et multi-phasée.

La reconstitution de la **figure 60** illustre une partie de l'environnement lacustro-palustre (marécageux) du bassin d'Autun à l'Autunien (base du Permien inférieur), due à la palette de Jacques GARRIC. Les Equisétales adaptées aux conditions marécageuses, représentées au premier plan sont encore des essences courantes avec les Fougères arborescentes sur les bordures lacustres.

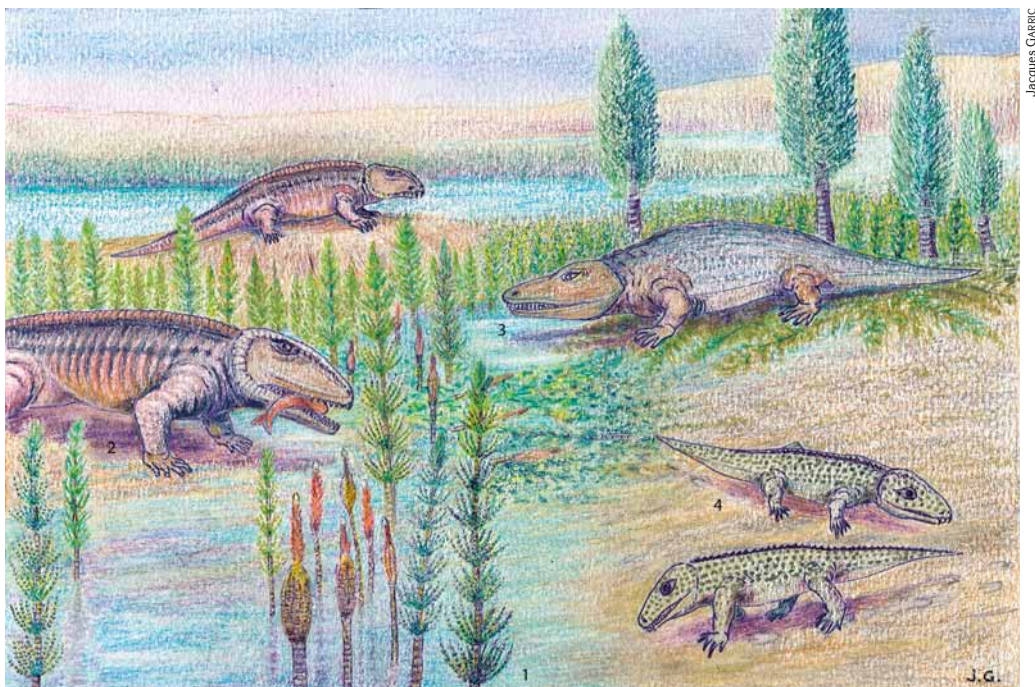


Figure 60. Paysage lacustro-palustre (marécageux) d'une partie du bassin d'Autun à l'Autunien (Permien inférieur). 1 : Equisétales ; 2 : *Stereorachis dominans* ; 3 : *Onchiodon* ; 4 : Caphthorhinidae.

Comme au Carbonifère supérieur, le milieu aquatique est peuplé par des invertébrés, des Poissons et des Amphibiens. Ces derniers sont représentés par des Temnospondyles qui sont encore les tétrapodes dominants. Mais les gros « Reptiles mammaliens » ou Synapsida sont plus fréquents sur les marges du bassin qu'à l'époque houillère précédente. Sur la **figure 60**, l'artiste en a représenté une espèce carnivore, *Stereorachis dominans* (2), de près de 2 mètres de longueur qui voisine avec un lourd Temnospondyle *Onchiodon frossardi* (3) et quelques Reptiles Capthorinidae de taille plus modeste : environ une soixantaine de centimètres (4).

• **Environnements de playa à plaine d'inondation (faciès rouge) du Permien inférieur (? Sakmarien supérieur – Koungourien) au Permien moyen et ? Permien supérieur**

Dans le bassin de Blanzey-Le Creusot, le Permien débute par des Formations grises dont la paléoflore autunienne est analogue à celle de l'Autunois. Mais alors que cet « Autunien gris » existe quasiment seul dans le bassin d'Autun, dans celui du Creusot, ce dernier est surmonté par des Formations bariolées qui deviennent assez rapidement rouges dans la partie supérieure de la série. L'ensemble des couches atteint près de 2 km d'épaisseur (GAND *et al.*, 1992a, 1994). Par manque de fossiles dateurs et de datations radio-isotopiques, il est impossible de connaître avec certitude l'âge des Formations rouges mais elles contiennent des bois silicifiés dont les genres ont été rencontrés dans le Permien inférieur (Cisuralien) (GAND *et al.*, 1992a).

Hormis quelques crânes de Discosauridés, toujours à l'étude, aucun autre reste de vertébrés n'a été découvert dans ces « Grès Rouges ». Leur rareté peut-être en relation avec le développement d'un climat tropical sec, générateur de couleur rouge et de la diminution des espaces aquatiques dans un bassin qui acquiert les caractéristiques d'une playa bordée par des marges actives où se déposent d'épais cônes alluvionnaires.

L'existence de traces de pas *Varanopus* et *Hyloidichnus* (**figures 27 et 28**) dans quelques couches de « Grès Rouges » des environs du Creusot, suggère la présence de petits Capthorhinidés, longs d'une soixantaine de centimètres, tels ceux qui sont représentés sur la **figure 60**. Ces empreintes sont associées à des rameaux de *Lebachia* qui appartiennent à des conifères adaptés à la sécheresse (GAND, 1981).

11.2. Les faune continentale et marine du Mésozoïque

• **La palichnofaune de Reptiles des plaines côtières du Trias moyen (Anisien supérieur-Ladinien inférieur)**

A la fin du Permien, datée de 252 Ma, le territoire français est émergée mais l'altération et l'érosion ont fait leur œuvre. Il ne reste plus qu'un continent arasé, réduit à une pénéplaine qui va être progressivement envahie par une mer peu profonde au Trias moyen qui débute vers 245 millions d'années. La **figure 61.1** représente la répartition des « terres et des mers », (« un aspect moyen du pays »; RAT, 1974). Durant cette longue période au cours de laquelle le socle géologique paléozoïque bourguignon est progressivement recouvert par des dépôts sableux qui sont amenés au cours d'une transgression marine qui s'effectue d'Est en Ouest sur la bordure orientale du Massif Central. Sur cette marge, le paysage est celui de vastes lagunes à évaporites (abondance du NaCl), peu profondes souvent émergées dont les sédiments ont conservé quelques traces végétales et empreintes de locomotion d'animaux dont celles d'invertébrés et de pas de vertébrés beaucoup plus abondants. Hormis ces ichnites, il n'a jamais été trouvé de restes osseux probablement parce que la sédimentation n'était pas assez importante pour ensevelir les cadavres des animaux.

Nous avons vu que l'interprétation paléontologique des pistes et des empreintes faites dans ces paléo-lagunes suggérait l'existence d'un fort contingent de grands et véloces Crurotarsi parmi lesquels des Procrocodylia et des précurseurs de Saurischiens. Des Dinosauromorphes et des Dinosauriformes bipèdes, ancêtres des Dinosauria carnivores sont leurs contemporains ; ainsi que des microvertébrés représentés par des petits Parareptiles. Des empreintes d'Equisétales, plantes de zones palustres et des *Voltzia*, conifères adaptés à la sécheresse témoignent aussi d'un climat sec à saisons alternées.

A partir de diverses reconstitutions de GAND (1975), Jacques GARRIC (GAND *et al.*, 2007) a dessiné un paysage possible de ces lagunes bourguignonnes au Trias moyen. Nous en publions la version colorée dans ce travail (**figure 62**).

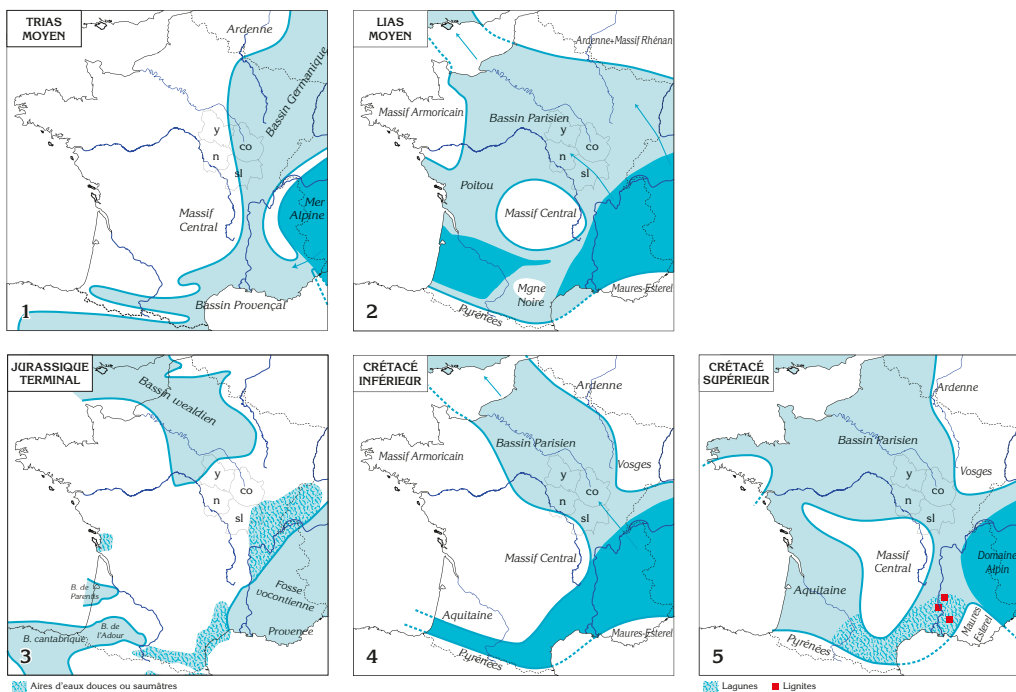


Figure 61. 1-5 : répartitions des terres et des mers au cours du Mésozoïque à différentes époques, (VINCENT, 1966) d'après BERTRAND & MORET, contrôlées à partir de RAT (1974) (DEBELMAS, 1974), modifié pour 2 (Lias moyen) ; 3 : d'après RAT (1974), modifié. Les zones émergées sont en blanc, celles en bleu foncé représentent les parties marines plutôt profondes (sillon, fosse, zone pélagique) ; en bleu clair : mers épicontinentales peu profondes à dépôts néritiques ; les limites de la Bourgogne et de ses 4 départements sont en pointillés (y = Yonne, n = Nièvre, s = Saône-et-Loire, co = Côte-d'Or).

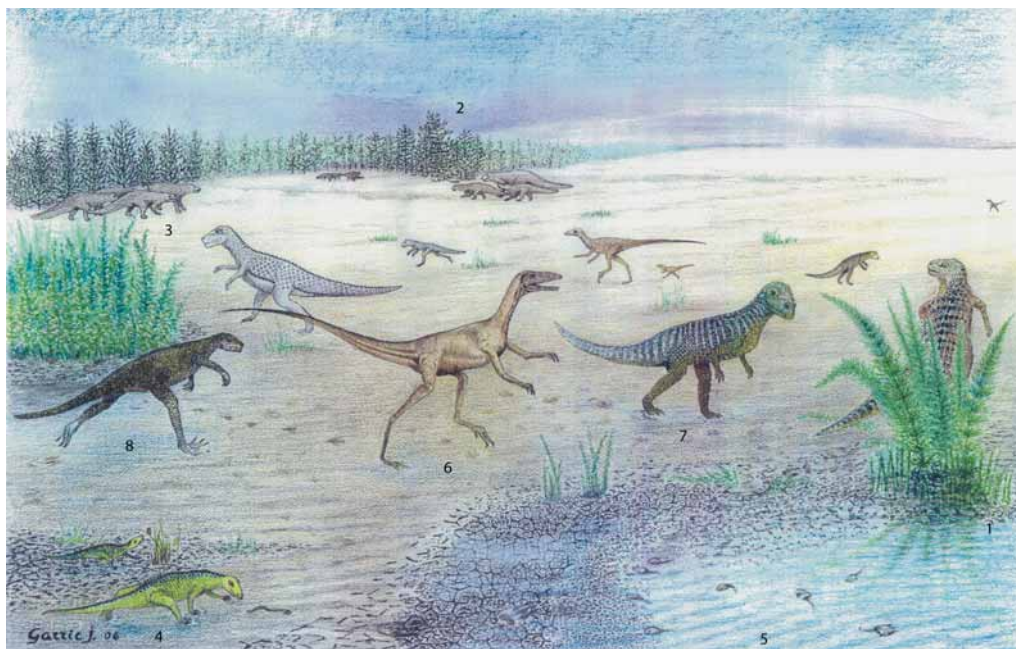


Figure 62. Une scène de la vie au Trias moyen dans une lagune du Plateau d'Autully (Autunois). Végétation à *Equisetum* (1) et à *Voltzia* (2) avec un troupeau de *Crurotarsi* quadrupèdes (3) (3m de longueur, trace *Brachychirotherium*). Au premier plan, à gauche: *Lepidosauria* (4) d'un m de long (trace *Rhynchosauroïdes*) et à droite, dans une mare, des *Triopsidés* (5). Au second plan, un svelte *Dinosauriforme* (6), (2m, trace *Coelurosaurichnus periauxi* et *Anchisauripus bibractensis*) suit des *Ornithosuchidae* carnivores (7) (1, 50m, trace *Sphingopus ferox*) ; 8 est un *Dinosauromorpha* ayant laissé les empreintes *Rotodactylus*.

- **La faune reptilienne continentale et marine du Trias supérieur (Rhétien) au Jurassique supérieur (201-145 millions d'années)**

Durant cette longue période qui s'étend sur une cinquantaine de millions d'années, la mer a continué sa transgression, d'est en ouest sur le socle hercynien. A la fin du Trias supérieur (Rhétien ; 203-199 Ma), le Morvan est encore émergé. Sur sa bordure orientale, sables et argiles se déposent. Ils contiennent des fossiles marins : moules, dents de poissons mélangés avec des débris de végétaux terrestres (Fougères) qui témoignent d'une faible profondeur du milieu de sédimentation. Dans cette zone néritique, précipitent aussi des carbonates qui s'enrichissent de débris coquilliers. C'est dans ces niveaux calcaires exploités au XIX^e siècle pour la fabrication de la chaux que seront mis à jour dans l'Autunois et la région de Couches-les-Mines, des ossements de grands Ichthyosaures, Plésiosaures et ceux d'animaux indéterminés ; fossiles qui furent récoltés par PELLAT (1861, 1865). La grande taille de ces Reptiles marins suggère qu'ils vivaient au large de ces plages rhétiennes et que leur cadavre dérivait dans la marge néritique où ils se sont fossilisés.

Mentionnons aussi l'existence de restes osseux de deux Dinosaures Prosauropodes dans le Rhétien de la vallée de la Dheune et du Mâconnais (THOMASSET, 1930 ; DE LAPPARENT, 1967). Ces découvertes induisent la présence de troupeaux vivant dans les zones marécageuses continentales bordant la mer transgressive du Rhétien.

La Bourgogne fut totalement submergée à l'Hettangien (RAT, 1974), vers 196 Ma et au Lias moyen (environ 190 Ma) (**figure 61.2**), en France, il ne restait plus que le Massif Armoricaïn, une petite partie du Massif Central actuel et de la Montagne Noire qui soient émergés mais il s'agissait alors d'aires positives aplanies. Une grande partie de la France était ainsi recouverte par des mers épicontinentales, peu profondes mais en Bourgogne et plus généralement pour le bassin Parisien, la forte épaisseur des séries du Lias (Jurassique inférieur), de 100 à 500 m en allant du Morvan au nord de l'Yonne, indique que cette zone était subsidente. Jusqu'au Jurassique supérieur (140 Ma), la paléogéographie de la France et de la Bourgogne s'est peu modifiée mais RAT (1974) note néanmoins, pour notre région, la possible existence d'une « Aire positive bourguignonne, non émergée, mais se traduisant (au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur) par des lacunes, des oolites ferrugineuses... ». Une telle hypothèse semble étayée par la découverte des Crocodylomorpha semi-terrestres *Steneosaurus* dans ces terrains de la Côte-d'Or (cf. supra). Comme les *Metriorhynchus*, beaucoup mieux adaptés que les précédents à la vie en « haute mer », tous ces crocodiles devaient pondre sur les plages. Ce qui suppose effectivement des aires positives, périodiquement émergées en Bourgogne durant au moins la période du Toarcien au Tithonien (38 Ma), pendant laquelle l'existence de ces animaux est avérée dans notre région à partir de leurs fossiles (**figure 2**). La **figure 63** illustre une plage d'une île bourguignonne avec des *Steneosaurus* au Jurassique supérieur, durant lequel évoluaient aussi les *Metriorhynchus* (**figure 64**). Grands amateurs de poissons et de céphalopodes, ces crocodylomorpha durent-être aussi à leur tour, être les proies de ces redoutables *Liopleurodon* (**figure 64**), *Pliosauroides* dont on a aussi retrouvé des restes osseux dans l'Oxfordien de l'Yonne et de la Côte-d'Or (cf. supra).

Ces derniers animaux à grande tête aux mâchoires puissamment armées cotoyaient aussi des Plésiosaures d'une autre famille plus pacifique, les *Plesiosauroidea* à courte tête, piscivores et amateurs de céphalopodes. Tous ces Plésiosaures ont été rencontrés dans plusieurs sites bourguignons où ils sont souvent associés avec les restes d'Ichthyopterygia. Ces deux groupes sont présents dans le Rhétien puis semblent disparaître au Cénomaniens (**figure 2**) ; date effective de l'extinction mondiale des Ichthyosaures mais pas pour les Plésiosaures qui s'éteindront en « même temps » que les Dinosaures. Dans la mer du Jurassique bourguignon, ces Reptiles sont dominants. Jacques GARRIC en a représenté quelques uns évoluant dans la mer du Lias supérieur des environs de l'Isle-sur-Serein (**figure 65**).

- **La faune reptilienne continentale et marine du Crétacé inférieur et supérieur (145-66 millions d'années)**

A la fin du Jurassique, la répartition des « terres et des mers » change. La mer se retire et de grands espaces émergent. La **figure 61-3** empruntée à RAT (1974) donne une image de la nouvelle paléogéographie correspondant à la limite du « Jurassique-Crétacé » (environ 145 Ma). Une grande partie de la Bourgogne est émergée sauf le nord de l'Yonne. Ce changement paléoenvironnemental, désastreux pour les espèces marines, est au contraire



Jacques GARRIC

Figure 63. Quelques *Steneosaurus* (1-3), crocodiles adaptés à la vie marine mais également terrestres, sur une plage d'une « aire positive » bourguignonne au Jurassique supérieur dans la région dijonnaise ; 4 : Dinosaur Thérope et 5 : Bénétitales (plantes à fleurs) ; dans le ciel, quelques reptiles volants.



Jacques GARRIC

Figure 64. Les crocodilia *Metriorhynchus* (1), excellents nageurs et bien adaptés à la vie en haute mer, font de temps à autre de mauvaises rencontres avec les féroces *Liopleurodon* (2), Pliosures voraces de 10 m de longueur ; scène possible à l'Oxfordien dans les environs d'Etrochey (Côte-d'Or).

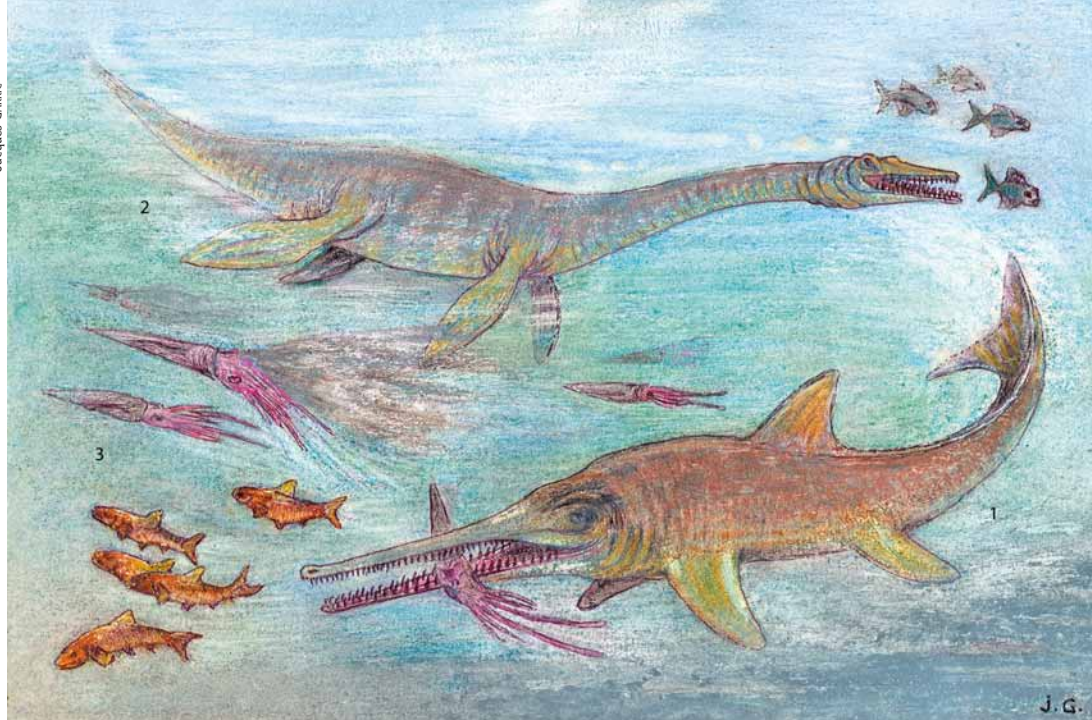


Figure 65. Ichthyosaure (*I. burgundiae*) (1) et Plésiosaure (2) chassant des poissons et des Bélemnites (3) dans la mer du Lias supérieur des environs de l'Isle-sur-Serein (Yonne).

favorable à l'expansion des Reptiles terrestres tels les Dinosauria qui vont vivre sur les bordures marécageuses de ce bassin Wealdien (**Crétacé inférieur**) qui occupe alors la « cuvette parisienne ». Des sédiments d'origine continentale vont s'y déposer permettant la fossilisation des restes de Dinosauriens. A ce propos, on se souviendra que c'est dans ces formations « wealdiennes » que furent découverts en 1822, les restes du premier Dinosaurien par Mme Mantel dans le Sussex anglais qui fut nommé *Iguanodon*, peu après ; découverte qui fut suivie par plusieurs autres dans le mêmes faciès dont celle, en 1878, des *Iguanodon* de Bernissart en Belgique (CASIER, 1978).

En Bourgogne, dans l'Yonne des restes attribuables à des Iguanodontidés ont été découverts à Carisey et à Auxerre dans des niveaux continentaux datés du Barrémien, étage constitué alternativement de sédiments marins et continentaux selon l'importance des transgressions et des régressions marines qui se succédèrent dans ce bassin au cours du Crétacé inférieur à partir de l'océan alpin (figure 61. 4). Un de ces *Iguanodon* broutant le feuillage d'un Gingko a été représenté sur la figure 66 par Jacques GARRIC.

En se basant sur les découvertes fossilifères, les Ichthyosaures et les Plésiosaures ne semblent avoir vécu en Bourgogne que de l'Hauterivien au Cénomaniens pour les premiers et à l'Albien pour les seconds (figure 2). Il faut imaginer alors que dans ce Bassin Parisien, pour ces grands Reptiles marins, les conditions de vie étaient redevenues favorables avec un espace marin plus grand et plus profond.

De fait, pendant le début du **Crétacé supérieur**, au Cénomaniens (100-93 Ma), une importante transgression réduit les espaces continentaux. Une province boréale se dessine alors sur l'emplacement du bassin parisien. Durant toute la durée de ce Crétacé, estimée à 33 millions d'années, des sédiments carbonatés blancs à nombreux lits de silex vont se déposer dans cette mer dite de la Craie. Les fossiles récoltés dans l'Yonne sont majoritairement des restes de Mosasaures (figure 8) attribués à divers genres dont *Mosasaurus*, grand prédateur « bourguignon » des environs de Michery qui a été représenté sur la figure 67 par Jacques GARRIC.

Des Ichthyosauriens sont connus dans le Cénomaniens et le Turonien de ce département mais ce groupe est proche de sa disparition qui survint à la fin du Campanien (72 Ma) dans le même temps que plusieurs autres : Plésiosaures, Mosasauridés et Ptérosaures.

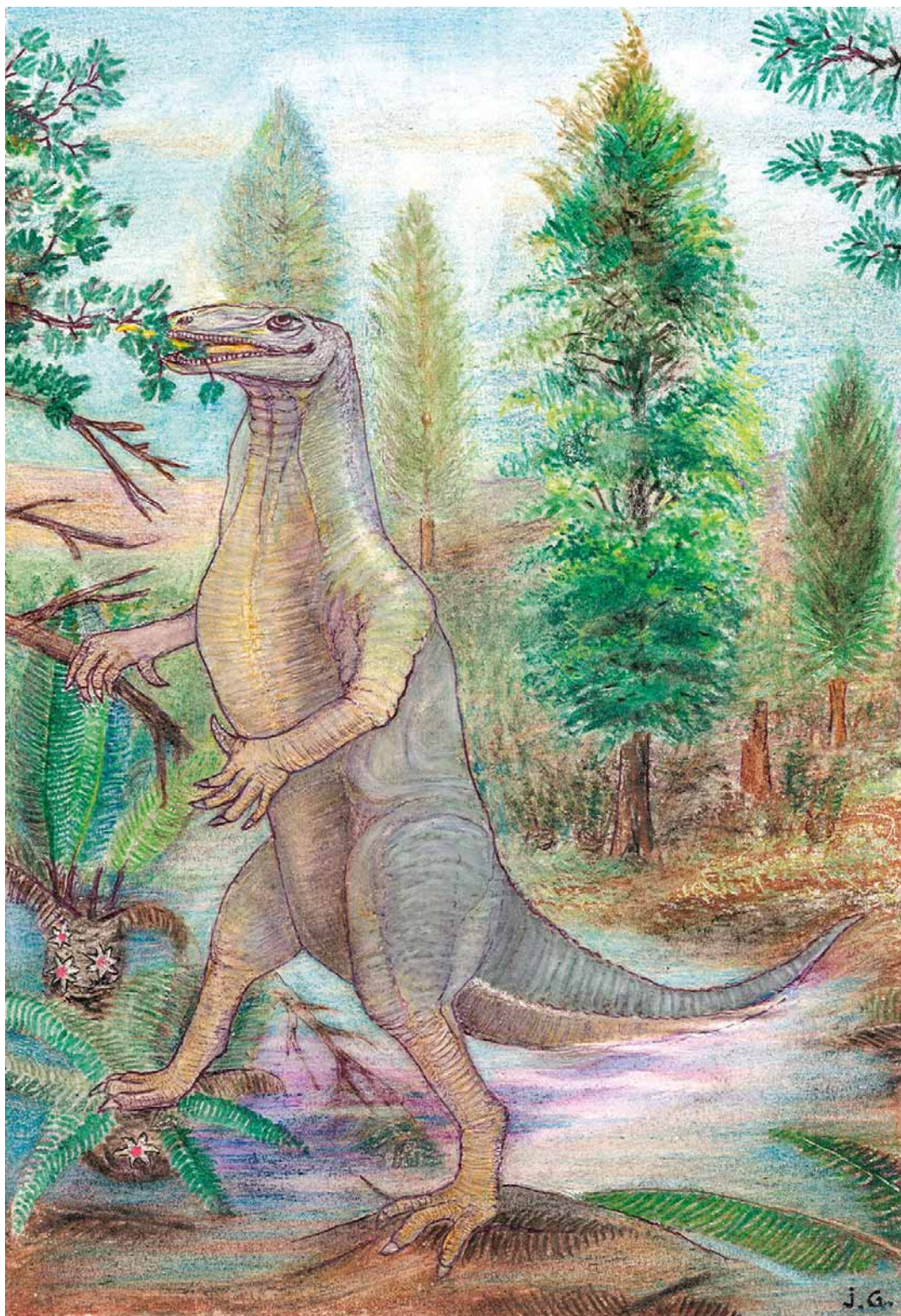


Figure 66. *Iguanodon* broutant sur la bordure sud-ouest du bassin de Paris occupée par une mer peu profonde envahie périodiquement par des dépôts continentaux au Crétacé inférieur (faciès « wealdiens »).

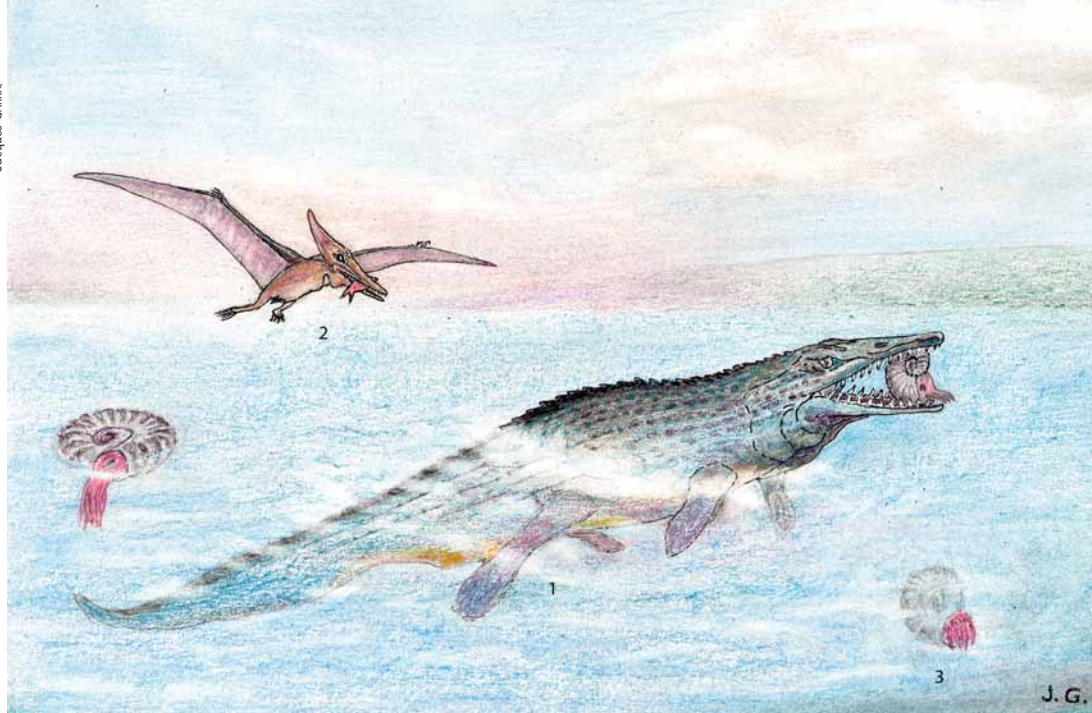


Figure 67. Un Mosasaure (1), grand « lézard » d'une dizaine de mètres de longueur évoluant dans la « mer de la craie » du Crétacé supérieur de l'Yonne ; 2 : *Pteranodon*, un Reptile volant ; 3 : Ammonite.

11.3. La faune reptilienne de l'ère Tertiaire, toujours en cours depuis près de 66 millions d'années

A la fin du Crétacé, de nouveau la mer se retire du continent français. C'est le début aussi des orogénèses alpine et pyrénéenne, du volcanisme. Dès l'Eocène (56-34 Ma), les surfaces émergées sont météorisées (altération puis érosion) et une grande partie des terrains sédimentaires antérieurs vont plus ou moins disparaître durant cette période, dont les terrains du Crétacé dans une grande partie de la Bourgogne. Parallèlement à ce phénomène, la mer revient dans le Bassin Parisien, en Bretagne et en Aquitaine y dessinant quelques golfes (figure 68.1). De manière plus globale, Europe et Asie sont séparées au début de l'Eocène par une mer épicontinentale et il existe encore des relations terrestres avec l'Amérique du Nord qui vont disparaître au cours de l'Eocène inférieur.

Au niveau de l'herpétofaune, c'est aussi l'avènement d'une crise biologique majeure avec la disparition de tous les Dinosaures à la limite Crétacé-Tertiaire, de manière progressive ou catatrophique selon les auteurs. Mais nombreuses sont les familles de Chelonia, Eosuchia, Lacertilia, Ophidia, Crocodilia du Crétacé qui vont lui survivre.

RAGE & SAINT-GIRONS (1989) ont détaillé la mise en place de l'herpétofaune qui acquiert un caractère moderne au Tertiaire avec plusieurs familles qui existent toujours actuellement. La liaison entre l'Amérique du Nord et l'Europe expliquant des familles euraméricaines communes comme les Iguanidae, Agamidae, Gekkonidae, Lacertidae, Cordylidae, Anguilla, Varanidae... (voir la liste in RAGE & SAINT-GIRONS, 1989), avec des genres comme le lézard *Uromastix* et la tortue *Trionyx*. Mais à la fin de l'Eocène (34 millions d'années), survient « la grande coupure » qui touche surtout les squamata dont les causes sont encore inconnues (effets de l'isolement paléogéographique de l'Europe de l'Asie et de l'Amérique du Nord ?). Il y a « une extinction apparemment brutale » d'une trentaine d'espèces sur quarante. Bien que les familles de l'époque précédente aient perduré, l'Oligocène (34-23 Ma) est caractérisé par une herpétofaune relativement amoindrie mais avec des genres et espèces nouveaux et l'apparition des couleuvres. Tous ces Reptiles ont du s'adapter à un climat plus froid et sec que celui de l'Eocène qui était de type tropical humide.

En France, l'orogénèse alpine est à son paroxysme et refoule la mer alpine vers l'ouest. Autre conséquence, la fracturation du socle qui aboutit à la formation de plusieurs fossés tectoniques en Alsace, dans le Massif Central (Limagnes) et la Bresse en Bourgogne,

occupés par des eaux lacustres ou saumâtres selon les époques (figure 68.2). Le volcanisme est important. Des lacertidés ont été mentionnés dans l'Eocène-Oligocène du Quercy, des colubridés dans l'Oligocène du Quercy et de la Limagne (Auvergne) ainsi aussi que des vipéridés dans cette dernière région. La Couleuvre à collier est présente à l'Oligocène dans le Quercy (cf.supra). A notre connaissance, aucun fossile de Reptile n'a été signalé en Bourgogne qui est émergée à l'Eocène, partiellement à l'Oligocène moyen avec les lacs bressans (RAT, 1974).

Au **Miocène** (23-5 Ma), les transgressions marines progressent au niveau de l'Aquitaine et de la Bretagne qui est isolée. La mer alpine s'est développée et a envahi le lac bressan. Par contre le bassin de Paris est émergé (figure 68. 3). La météorisation du socle hercynien se poursuit et l'érosion des toutes nouvelles chaînes alpines produit les molasses burdigaliennes qui s'accumulent au pied de ces reliefs, en Aquitaine et dans les Alpes. RAGE & SAINT-GIRONS (1989) précisent que cette période correspond « à la mise en place d'une faune véritablement moderne favorisée par le retour d'un climat chaud et humide ». Ils mentionnent l'apparition des vipéridés et celle de *Natrix natrix* qui ont été néanmoins trouvées en France dans l'Oligocène supérieur (cf supra, PIVETEAU, 1955).

Au **Pliocène** (5,3-2,6 Ma), l'herpétofaune correspond « approximativement » à celle du Miocène mais elle s'est « légèrement appauvrie » probablement à cause du « refroidissement qui s'annonçait » (RAGE & SAINT-GIRONS, 1989). Ainsi, les Varanidés et les Crocodiles disparurent, ces derniers durant le Pliocène inférieur. Mais ces auteurs soulignent le « cachet relativement exotique » de la faune reptilienne à la fin de cette période avec, notamment la présence des Agamidés et des Boidés. Au cours du Pliocène, chaud à son début, l'océan atlantique et la manche ont régressé, contrairement à la Méditerranée qui a envahi le Roussillon, la vallée du Rhône et la région de Nice. La Mer alpine a disparu (figure 68. 4).

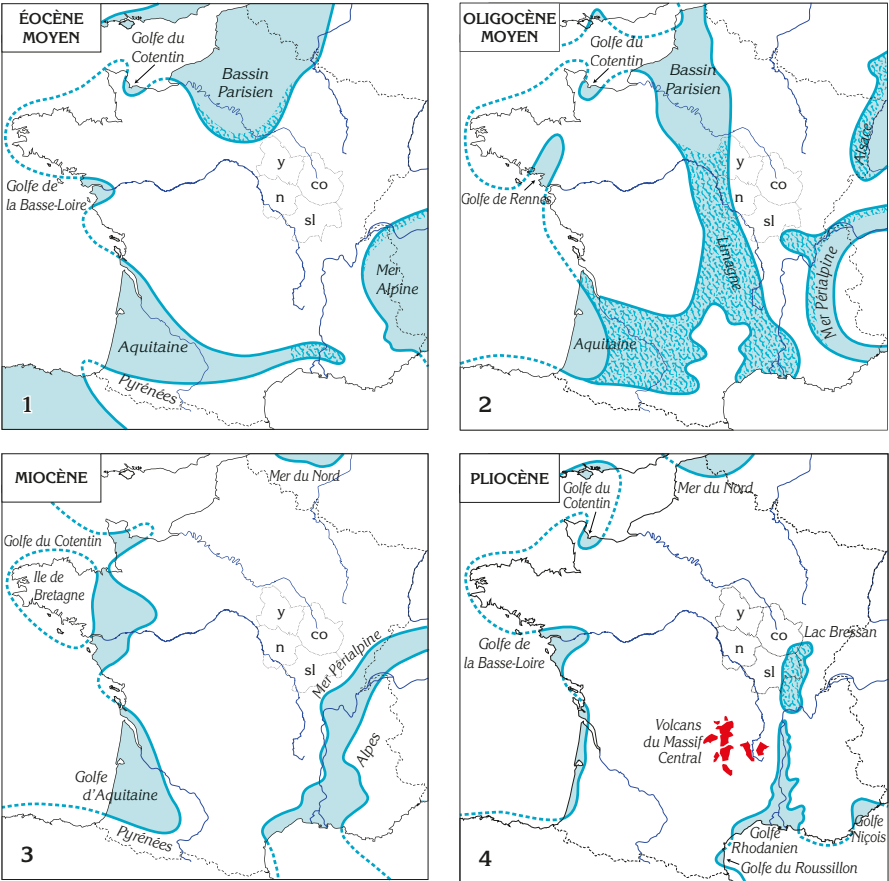


Figure 68. 1-4 : répartitions des terres et des mers au cours du Cénozoïque à différentes époques, (VINCENT, 1966), contrôlées à partir de RAT (1974) (DEBELMAS, 1974) ; explications dans le texte.

Durant le Quaternaire (époque incluse dans l'ère Cénozoïque) qui comprend le Pléistocène et l'Holocène (2,6 Ma à actuel), les diverses glaciations ont entraîné un repli de beaucoup d'espèces vers le sud. Si fait qu'au Pléistocène moyen, l'herpétofaune « moderne française » qui est donc « résiduelle » « était globalement en place » selon RAGE & SAINT-GIRONS (1989).

En Bourgogne, des restes de lacertiliens ont été observés dans le Riss-Würm ou le Riss en Côte-d'Or (Santenay). L'Orvet et un Vipéridé sont présents dans le Magdalénien de Saône-et-Loire (Solutré et Crest de Viry). La Cistude est mentionnée dans le Chalcolithique de ce même département (Ouroux-sur-Saône) ainsi que très vraisemblablement en Côte-d'Or (Marcilly-sur-Tille) et dans l'Yonne (Chaumont) (cf. supra, § Chelonia).

Actuellement, les 12 espèces bourguignonnes sont les suivantes : la Cistude d'Europe, tortue d'eau douce, les Lacertidés : Lézard des murailles, Lézard vivipare, Lézard des souches, Lézard vert ; un Anguïd : l'Orvet fragile ; les Ophidia avec la Vipère péliade, la Vipère aspic, la Coronelle lisse, la Couleuvre à collier, la Couleuvre vipérine, La Couleuvre d'Esculape et la Couleuvre verte et jaune.

Toutes ces espèces décrites dans cette revue scientifique font l'objet d'un suivi par des chargés de missions, salariés de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun dans le cadre de l'observatoire de la faune aquatique patrimoniale de Bourgogne (SIRUGUE *et al.*, 2003).

12. Bilan et perspectives

Au terme de cet inventaire (que nous espérons le plus complet possible), il apparaît que les Reptiles *sensu lato* sont assez bien représentés en Bourgogne, du Stéphanien au Crétacé supérieur, intervalle de temps de 238 millions d'années qui correspond à leur avènement au Carbonifère puis à leur diversification et expansion à partir du Trias supérieur. A partir de ce bilan, il semble qu'il existe encore un important potentiel de découvertes à faire dans les roches sédimentaires pour les Synapsida du Paléozoïque supérieur et pour les Reptiles marins du Mésozoïque. La paléogéographie de la Bourgogne au Crétacé inférieur fait penser aussi que des ossements de Dinosaures doivent être assez nombreux dans l'Yonne.

C'est surtout au XIX^e siècle que les découvertes fossilifères ont été les plus nombreuses, certes grâce aux travaux d'extraction des schistes bitumineux dans l'Autunien, à la réalisation des voies de communication (routes, chemins de fer) et à l'exploitation de très nombreuses carrières mais aussi parce que de nombreux Naturalistes de sociétés savantes suivaient la progression de ces travaux. Au XX^e siècle, pour des raisons inverses accentuées par les deux conflits mondiaux, les trouvailles furent plus rares, excepté celles qui furent effectuées dans le Trias par Georges DEMATHIEU, Louis COUREL et Georges GAND, dans l'Autunien d'Autun sous l'impulsion du Conservateur et Secrétaire général Jacques de La Comble du Muséum de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun et dans le Carbonifère de Montceau-les-Mines par des Membres de la Physiophile sous la conduite de Daniel SOTTY et de Jean LANGIAUX. Les Reptiles fossiles furent surtout étudiés par Daniel HEYLER puis réétudiés par Sébastien STEYER et FALCONNET Jocelyn. Parallèlement, les universitaires Pierre RAT, Louis COUREL, Jean DELANCE, Maurice AMYOT, Jean-Claude MENOT, Henri TINTANT, Jacques THIERRY, Jacques BONVALLOT, Jean CHALINE, Bruno DAVID, Jean-Louis DOMMERGUES, Pascal NEIGE... de l'Institut des Sciences de la Terre de Dijon apportèrent aussi une grande contribution à l'étude des terrains sédimentaires régionaux dans lesquels furent trouvés des restes de crocodiles étudiés par Jacques THIERRY et Eric BUFFETAUT. Pour la Nièvre, nous mentionnerons aussi les belles découvertes de Jean-François DEMAIZIÈRE, celles de Fernand PAVY, Claude MORDANT, François POPLIN dans l'Yonne et d'OGOYARD en Côte-d'Or.

Bien que les centres d'intérêts de la Recherche Universitaire soient devenus plus globaux souvent sous le prétexte que « tout a été trouvé en France », nous persistons à penser que de nouvelles et importantes découvertes restent à faire. Deux exemples récents viennent d'ailleurs conforter ce point de vue. Le premier concerne l'observation en 2006 d'une grande surface à traces de pas de Dinosaures à Loulle (Jura), qui attire des milliers de visiteurs européens chaque année et celui qui est relatif au gîte à ossements de Dinosaures d'Angeac en Charente mis à jour récemment. Près de 500 os exhumés en 18 jours montrent l'importance paléontologique de ce site appartenant à des terrains du Crétacé inférieur qui existent aussi dans l'Yonne. On imagine les études passionnantes qui vont suivre et qui enrichiront l'histoire géologique de notre territoire ; sans compter les retombées touristiques.

Figure 69. La recherche géologique dans la couche de schistes bitumeux de Muse, en quelques images.
Objectif : connaître la paléobiodiversité et les événements géologiques dans le Temps et dans l'Espace
(Temps : épaisseur de la couche, 2 m 50) ; Espace en 3D avec une surface de 90 m²)



La couche est connue par ses fossiles de poissons et de tétrapodes, trouvés au XIX^e siècle dans des niveaux inconnus. Peut-on en retrouver d'autres et où exactement ?



Se repérer en surface par une fouille taphonomique faite dans un carroyage. Localiser les fossiles avec les coordonnées x, y, z.



Se repérer dans le Temps par un carottage...



... et par une tranchée faite au pic et à la disceuse jusqu'à la couche à poissons, située à la base de la Couche de Muse.

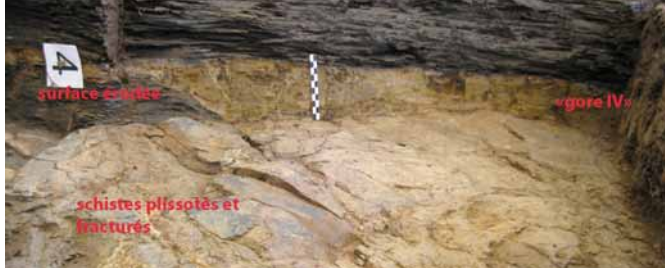
Plus modestement, de notre côté, la Société d'Histoire Naturelle d'Autun et le Muséum Jacques de La Comble de cette ville en collaboration avec le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et le Centre des Sciences de la Terre, de la la Vie et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne ont repris des fouilles dans le site autunien de Muse à la recherche de la paléofaune lacustre (Poissons, Amphibiens, Reptiles, Invertébrés...) qui vivait en ces lieux, il y a 300 millions d'années. Ce sera aussi l'occasion d'étudier géochimiquement ces schistes bitumineux (dont on a tiré une grande quantité « d'huile de schistes ») et le volcanisme associé, important à cette époque reculée (figure 69).

L'inventaire thématique que nous présentons devrait aussi faciliter le travail des spécialistes désirant réviser certains de ces fossiles, participer à la valorisation des collections et, peut-être aussi, susciter des nouvelles recherches.

Bien qu'il y ait des lacunes, la répartition verticale des Reptiles bourguignons illustre assez bien dans ses grandes lignes, l'évolution des Reptiles depuis le Carbonifère avec notamment l'apparition des Reptiles mammaliens qui vont se diversifier au cours du Permien. Ils sont bien présents dans le Carbonifère de Montceau-les-Mines et le Permien inférieur d'Autun mais n'ont pas été trouvés dans les Grès Rouges du bassin de Blanzky-Le Creusot du Permien moyen et supérieur. Nous les connaissons en abondance ailleurs, en Afrique du Sud et en Russie dans des faciès similaires. Alors pourquoi pas en Bourgogne ? Cela reste encore énigmatique mais leur absence peut-être reliée à des recherches insuffisantes



Ouverture du livre... deux pages à poissons.



Niveau volcanique dit « gore IV ».



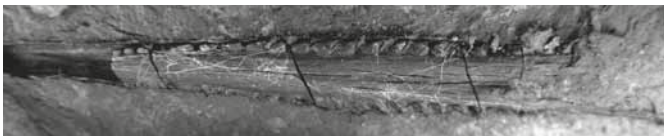
Végétaux (graine et rameau).



Peau de requin (Longueur L = 5 cm).



Aeduellia de la couche à poissons (L = 10 cm).



Aiguillon céphalique de requin (L = 7 cm).

et certainement à l'exiguïté des affleurements qui sont masqués par la végétation dans nos pays tempérés. Une telle absence ou rareté peut-être due aussi à une sédimentation qui fut trop lente pour recouvrir les cadavres.

C'est cette interprétation qui a été proposée pour expliquer l'absence de squelettes des Reptiles qui ont laissé leurs traces de pas dans le Trias gréseux qui court sur la bordure orientale du Massif Central. Nous avons vu que l'interprétation de ces pistes avait permis de révéler de grands groupes de Reptiles dont celui des Dinosauriformes : ancêtres des Dinosaures. Ceux-ci ont été trouvés parcimonieusement dans le Trias supérieur du Mâconnais puis dans le Crétacé inférieur de l'Yonne. La seule présence de ces restes osseux suggère néanmoins celle de troupeaux d'herbivores et de carnivores évoluant dans ces bordures palustres installées près de ces mers peu profondes du Rhétien ou dans les marges du Bassin de Paris au Crétacé inférieur. Dans l'avenir, il faudra donc probablement s'attendre à trouver de nouveaux restes de ces animaux en ces lieux à la faveur de divers travaux d'extraction. Démonstration a été faite assez récemment dans le Rhétien du Plateau d'Antully qui contient des niveaux calcaires riches en ossements d'Ichthyosaures et de Plésiosaures découverts au XIX^e siècle à la faveur de petites exploitations pour fabriquer de la chaux. Le creusement assez récent de rigoles sur ce Plateau a permis de recouper ces niveaux de calcaires qui ont livré une vertèbre d'Ichthyosaure analogue à celles qui furent inventoriées vers 1850 par SAUVAGE. Nous prévoyons que cette première trouvaille sera suivie par d'autres, après l'ouverture d'un futur chantier.

Dans le Jurassique et le Crétacé bourguignons des restes de Crocodiliens, d'Ichthyosaures, et de Plésiosaures ont été aussi observés. Mais avec les Dinosaures, ces Reptiles disparaîtront au cours et à la fin du Crétacé supérieur, excepté quelques familles de Crocodiliens et celles de Chéloniens, Squamates et de Lacertiliens. Durant l'ère Tertiaire la biodiversité reptilienne est donc très réduite. Ces disparitions sont principalement dues à des causes naturelles liées au fonctionnement de notre planète : dérive des continents qui engendre des transgressions-régressions et des variations climatiques ; ces dernières dues aussi au volcanisme ainsi qu'à des causes extra-terrestres avec la chute des météorites dont une ou plusieurs pourraient expliquer la disparition des Dinosaures.

Au cours du Tertiaire, ces phénomènes vont encore agir en France sur une herpétofaune amoindrie, notamment par le refroidissement glaciaire. Il en résultera des disparitions dues à des migrations vers le sud durant le Pleistocène. A l'heure actuelle, il ne reste plus en Bourgogne qu'une faune résiduelle suivie par des spécialistes qui travaillent en synergie avec les sociétés savantes et les organismes publics régionaux, nationaux et européens pour la protéger.

Remerciements

Les auteurs remercient chaleureusement :

- les spécialistes du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) qui ont relu certaines parties de notre manuscrit : D^r BARDET Nathalie (Ichthyopterygia, Mosasauridae), D^r HERVET Sophie (Chelonia), D^r JOUVE Stéphane (Crocodylomorpha) et le P^r RAGE (Squamata)
- les Conservateurs ou les Adjointes qui nous ont fourni, selon le cas, des informations sur leurs collections, nous ont permis de les examiner, d'en effectuer des photos ou nous en ont fourni et ont communiqué des informations stratigraphiques : D^r BALAN Sandrine (photos, Ichthyosaures, Musée de Semur-en-Auxois), CHABARD Dominique (Synapsida, collection, Muséum d'Histoire Naturelle Jacques de La Comble, Autun), DECARGOÏET Monique (contenu des collections, Musée de Sens), MAURIN Daniel (Musée municipal Gautron du Coudray de Marzy, photos), PAVY Gilles, Conservateur-Adjoint et PAVY Fernand, Conservateur Honoraire du Musée d'Histoire Naturelle d'Auxerre (photos, bibliographie, stratigraphie ; on se reportera aussi à CHEVRIER (2007) pour connaître les articles de géologie parus dans le bull. de la Soc. des Sc. Hist. et Nat. d'Auxerre), POULAIN Agnès Conservatrice du Musée de l'Avallonnais (Avallon, photos), l'ingénieur CNRS THOMAS Jérôme (Univ. Bourgogne, photos).
- les Enseignants-Chercheurs : D^r BARDET Nathalie (photos, MNHN), P^r COUREL Louis (bone-beds du Rhétien, bibliographie), D^r FALCONNET Jocelyn (taxonomie, Synapsida, Ichthyopterygia), D^r LORENZ Jacqueline (bibliographie, Univ. Paris VI), D^r POPLIN François (MNHN, bibliographie)
- les Naturalistes Prospecteurs/Collectionneurs : P^r DEMAIZIÈRE Jean-François (photos, stratigraphie des Reptiles du Nivernais), D^r en médecine ROD (photos des vertèbres de GIRARD Charles, vigneron à Dracy-les-Couches, Plésiosaures), Jean LEBALLEUX archéologue.
- l'Ingénieur-Géologue Jacques GARRIC, notre fidèle illustrateur à qui nous devons les paysages paléo-biologiques des figures 60, 62, 63, 64, 65, 66 et 67.

Bibliographie

- Anonyme. 1879. Catalogue de la collection géologique du musée de Semur (Côte-d'Or). *Bull. Soc. Sc. Hist. & Nat., Semur*, Imprimerie Lenoir: 134 p.
- Anonyme. 1880. Catalogue de la collection géologique du musée de Semur (Côte-d'Or). *Bull. Soc. Sc. Hist. & Nat. de Semur*: 67 et 75-76.
- Anonyme. 1995. Le Dinosaur et les Oiseaux. Catalogue de l'exposition et des objets présentés : météorites, vertébrés fossiles, Oiseaux, MNH d'Auxerre, 14 p.
- ARCELIN A. 1881. Explication de la carte géologique des deux cantons de Mâcon (Nord et Sud). *Ann. Ac. Mâcon* 2(3): 138-352.
- ARGANT A., BONNEAU M., JEANNET M., ARGANT T., WIETHOLD J., PROST M. & ARGANT J. 2008. De la diversité des contextes : les os animaux du sanctuaire de Ménétreau (Nièvre) et leur environnement. In LEPETZ S. & VAN ANDRINGA W. (dir.). *Archéologie du sacrifice animal en Gaule romaine. Rituels et pratiques alimentaires*. Éd. Monique Mergoil, Montagnac. *Arch. Plantes et Animaux*, 2: 77-87.
- BAIRD D. 1954. « *Chirotherium lulli* » : a Pseudosuchian Reptile from New-Jersey. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 111(4): 163-192.
- BAIRD D. 1957. Triassic Reptile footprint faunules from Milford, New Jersey. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 117(5): 449-550.
- BAIRD N. & CUNY G. 1993. Triassic reptile faunas from France. In : Workshop Evolution, Ecology and Biogeography of the Triassic reptiles, Milano. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat., Mus. Civ. Stor. Nat.* 2: 9-18.
- BAIRD N. & JAGT J.W.M. 1996. *Mosasaurus hoffmanni*, le « Grand Animal Fossile des Carrières de Maestricht » : deux siècles d'histoire. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, sect. C, 18(4): 586-593.

- BARDET N. 1992. Stratigraphic evidences for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova* 4: 649-656.
- BENTON M.J. 1985. Classification and Phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool. Jour. Linn. Soc.* 84: 97-164.
- BENTON M.J. 2005. *Vertebrate Palaeontology*. Third edition, Blackwell publishing, 453 p.
- BERGOUNIOUX F.M. 1938. *Archaeochelys pougeti* nov. gen., nov. sp., tortue fossile du Permien de l'Aveyron. *Bull. Soc. Géol. de France* 8^e série, 5: 67-75.
- BERGOUNIOUX F.M. 1955. Testudinata. In : PIVETEAU J. *Traité de Paléontologie : Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. Éd. Masson, Paris, V: 487-544.
- BERNHARDI R. 1834. Lettre. In : VON LEONHARD K.C. & BRONN H.G. (dir.) *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, Stuttgart: 641-642.
- BERNIER P., BARALE G., BOURSEAU J.P., BUF-FETAUT 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 (Kimmeridgien supérieur, Ain, France). *Geobios* 15(4): 447-467, 5 fig., 1 tabl., 3 pl.
- BEURLEN K. 1950. Neue Fährtenfunde aus der Fränkischen Trias. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*: 308-320.
- BOULE M. & GLANGEAUD P. 1893. Le *Callibrachion gaudryi*, nouveau Reptile fossile du Permien d'Autun. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 6: 199-215
- BOURILLOT R. 2004. Inventaire, Histoire et Evolution des Reptiles et des Amphibiens fossiles en Bourgogne. *Rapport de Stage, Univ. de Bourgogne, Sciences de la Terre*, inédit, 104 p.
- BRIGAUD B. 2004. Faune et Flore du Morvan du Dévonien au Jurassique. *Rapport de Stage, Univ. de Bourgogne, Sciences de la Terre*, inédit, 186 p.
- BUFFETAUT E. & THIERRY J. 1977. Les crocodiliens fossiles du Jurassique Moyen et Supérieur de Bourgogne. *Geobios* 10(2): 151-194.
- CALLOU C. 2010. Inventaire archéozoologique et archéobotanique de France (Inventaire national du Patrimoine naturel), *Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris.
- CAMPBELL N.A. & REECE J.B. 2004. *Biologie*, 2^e éd., De Boeck Université, Bruxelles: 1482 p.
- CARROLL R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Éd. W. H. Freeman & Company, New-York, 698 p., 1700 fig.
- CASIER E. 1978. Les Iguanodons de Bernisart. Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, 166 p.
- CHAIGNON (DE) H. 1906. Sur l'Ichtyosaure de Chenoux. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 19(2): 71-74.
- CHAIGNON (DE) H. 1907. L' Ichtyosaure de Chenoux. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 20(2): 109-111.
- CHALINE J. 1963. La brèche ossifère de Santenay. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 28: 16-19.
- CHEVRIER H. 2007. *Tableau général du bulletin (1847-2006)*, Archéologie, Histoire, Sciences de la Terre, Sciences de la Nature, Marie Noël. *Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. d'Auxerre* 138b: 339 p.
- CHEYLAN M. 1981. Biologie et écologie de la tortue d'Herman *Testudo hermanni* Gmelin, 1789. Contribution de l'espèce à la connaissance des climats quaternaires de la France. *E.P.H.E., Mém. Trav. Inst. Montpellier* 13: 1-383.
- CLARK J.M., SUES H.D. & BERMAN D.S. 2000. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper triassic of New-Mexico and the interrelationships of basal Crocodylomorph Archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(4): 683-704.
- COLBERT E.H. & MOOK C.C. 1951. The ancestral crocodilian *Protosuchus*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 97: 147-182.
- COLLENOT J.J. 1879. Description géologique de l'Auxois. Imp. Semur-en-Auxois, 660 p.
- COPE E.D. 1869. On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 12: 250-266.
- COTTEAU M.G. 1890. La géologie à l'exposition universelle et dans les congrès internationaux de 1889. *Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. de l'Yonne*: 1-25.
- 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, Université de 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 nouvelle série* 52, 118: 152 p.
- COUREL L. & DEMATHIEU G. 1976. Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les Grès triasiques de Largentière Ardèche, France. *Palaeontographica* 151: 194-216.
- 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.
- CRUSH P.J. 1984. A late Upper Triassic sphenosuchid crocodilian from Wales. *Palaeontology* 27: 131-157.
- CUVIER G. 1808. Sur le grand animal fossile des carrières de Maestricht. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle* 12: 1-145.
- DEBRAGA M. & CARROLL R.L. 1993. The Origin of Mosasaurs as a Model of Macroevolutionary Patterns and Processes. *Evolutionary Biology* 27: 245-322.
- DEBELMAS J. 1974. Géologie de la France. 1. Vieux massifs et grands bassins sédimentaires. Éd. Doin, Paris, 292 p.
- DECHASEAUX C. 1955. Urodela. In : PIVETEAU J. *Traité de Paléontologie : Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. Éd. Masson, Paris, V: 306-313.
- DEMAIZIÈRE J.F. 1978. Ossements fossiles découverts dans la région de Devrin (Saint-Pierre-de-Varennes). *Bull. Soc. Hist. Nat. du Creusot* 35(2): 45-46.
- DEMATHIEU G. 1966. *Rhynchosauroïdes petri* et *Sphingopos ierax*. 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. 1970. Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. *Cahiers de Paléontologie*, Editions du C.N.R.S., Paris, 291 p.
- 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. 1977. Des Microvertébrés dans le Trias Moyen du Lyonnais et du Maconnais révélés par leurs empreintes ; signification paléocécologique. *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. Pal.* 70: 247-273.
- DEMATHIEU G.R. & GAND G. 1972a. *Coelurosaurichnus perriauxi*, empreinte dinosauroïde nouvelle du Plateau d'Anthully. *Bull. Soc. Hist. Nat., Autun* 62: 2-18.
- DEMATHIEU G.R. & GAND G. 1972b. Les pistes dinosauroïdes du Trias moyen du Plateau d'Anthully et leur signification paléozoologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 62: 4-18.
- DEMATHIEU G. & GAND G. 1973. Deux espèces ichnologiques nouvelles des Grès à Empreintes du Trias du Plateau d'Anthully. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 67: 11-26.
- DEMATHIEU G. & GAND G. 1974. Une nouvelle espèce du genre *Rotodactylus* découverte dans les Grès du Trias moyen du Plateau d'Anthully: *Rotodactylus velox*. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 72: 9-23.
- DEMATHIEU G. & GAND G. 1981. Palichnologie : interprétation paléocécologique 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. d'Autun* 98: 3-22.
- DEMATHIEU G. & GAND G. 1986. Palichnologie : Interprétation paléocécologique de traces d'origine mécanique et biologique observées dans la carrière triasique de Saint-Vérand. (Saône-et-Loire, France). *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 119: 7-30.
- DEMATHIEU G. & HAUBOLD H. 1974. Evolution und Lebensgemeinschaft terrestrischer Tetrapoden nach ihren Fährten in der Trias. *Freiburger Forschungshefte*, C, 298: 51-71, 12 fig.
- DEMATHIEU G. & HAUBOLD H. 1978. Du problème de l'origine des Dinosaures d'après les données de l'ichnologie du Trias. *Geobios* 11(3): 409-412.
- ELLENBERGER P. 1972. Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias : les types de Stormberg d'Afrique du Sud, 2^e partie : le Stormberg supérieur - I. Le biome de la zone B/I ou niveau de Moyeni : ses biocénoses. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier, 170 p.

- FALCONNET J. 2006. Redescription d'*Aphelosaurus luteiventris* Gervais 1859 (Diapsida, Araucoscelidia) du Permien de Lodève. Implications phylogénétiques et morpho-fonctionnelles. Mémoire de Master 2, UMR 5143 CNRS, Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, inédit, 43 p.
- FALCONNET J. 2010. Diversification initiale des Amniotes : l'apport des Amniotes français. Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 340 p.
- FARLOW J.O. & LOCKLEY M.G. 1993. An osteometric approach to the identification of the markers of early Mesozoic tridactyl dinosaur footprints. In : LUCAS G. & MORALES M. (eds.) The Nonmarine Triassic. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 3: 123-131, 5 fig., 2 tabl.
- GAILLARD C., BERNIER P., BARALE G., BOURSEAU J.P., BUFFETAUT E., EZQUIERRA R., GALL C., LAPPARENT DE BROIN (DE) F., RENOUS S. & WENZ S. 2003. A giant Upper Jurassic turtle revealed by its trackways. *Lethaia* 36(4): 315-322, 7 fig.
- GAND G. 1971. Découvertes de documents ichnologiques nouveaux dans les carrières de la Pissière (Plateau d'Antully, Saône-et-Loire). *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 58: 3-14.
- GAND G. 1974. Une nouvelle espèce ichnologique des Grès à empreintes du Trias moyen : *Rhynchosauroides maximus*. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 70: 10-16.
- GAND G. 1975. Sur les traces des premiers Dinosauriens morvandiaux. *Imp. Marcellin, Autun*, 71 p., 31 fig.
- GAND G. 1977. Sur le matériel ichnologique récolté dans le Muschelkalk de Cullès-Roches (Saône-et-Loire). *Bull. Soc. Hist. Nat. le Creusot* 35(1): 9-28, 3 fig., 4 pl.
- GAND G. 1979. Description de deux nouvelles traces d'*Ischiotherium* observées dans les Grès du Trias moyen de Bourgogne. *Bull. Soc. Hist. Nat. le Creusot* 37: 13-25, 4 fig., 4 tabl.
- GAND G. 1981. Découverte de traces de Reptiles cotylosauriens dans le Permien du bassin de Blanzay - Le Creusot, Saône-et-Loire, France. Une étape dans la succession des paléofaunes de Vertébrés tétrapodes. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 292(4): 163-167.
- GAND G. 1987. Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français Paléontologie, Stratigraphie, Paléoenvironnements. Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, Université de Bourgogne. Éd. Centre des Sciences de la Terre, Dijon, 341 p., 85 fig., 105 tabl., 7 pl.
- GAND G. 1994. Les traces de vertébrés tétrapodes du Carbonifère supérieur et du Permien du bassin de Montceau-les-Mines (Massif Central-France). In : POPLIN C. & HEYLER D. Quand le Massif Central était sous l'équateur. Éd. du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Mémoire de la Section des Sciences 12, Paris: 269-281.
- GAND G., BOURILLON R., BRIGAUD B., STEYER J.S. & PEYROUSE J.B. 2012. Les Amphibiens fossiles de Bourgogne. *Rev. Sci. Bourgogne-Nature Hors-série* 11: 47-69.
- GAND G., COUREL L. & DEBRIETTE P. 1992a. Le bassin permien Blanzay-Le Creusot, Massif Central, France. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 139: 5-44, 40 fig.; Autun.
- GAND G., COUREL L. & DEBRIETTE P. 1994. La série permienne du bassin de Montceau-les-Mines. In POPLIN C. & HEYLER D. Quand le Massif Central était sous l'équateur. Éd. du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Mémoire de la Section des Sciences 12, Paris: 47-52.
- GAND G. & DEMATHIEU G. 2005. Les pistes dinosauroïdes du Trias moyen français : interprétation et réévaluation de la nomenclature. *Geobios* 38(6): 725-749.
- GAND G., DEMATHIEU G. & MONTENAT C. 2007. Les traces de pas d'Amphibiens, de Dinosauriens et autres Reptiles du Mésozoïque français : Inventaire et interprétations. *Palaeovertebrata* 35(1-4): 149 p.
- GAND G., PELLIER F. & PELLIER J.F. 1976a. *Coelurosaurichnus sabinensis*: trace triassique nouvelle de la bordure N-E du Massif-Central. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 79: 19-22.
- 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.
- GAND G., STAFF K., BROUTIN J. & DEBRIETTE P. 1992b. The importance of silicified woods, stromatolites and traces of conifers for the paleoecology and the stratigraphy in the lower Permian of the northeastern Blanzay - Le Creusot basin, Massif Central, France. *Newsl. Stratigr.* 28(1): 1-32.
- GAUDRY A. 1880. Sur un reptile très perfectionné trouvé dans le terrain permien. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sc. Paris* 91(16): 669-671.
- GAUDRY A. 1881a. Sur les plus anciens reptiles trouvés en France. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sc. Paris* 92(20): 1143-1145.
- GAUDRY A. 1881b. Note sur un reptile très perfectionné trouvé dans le terrain permien. *Bull. Soc. Géol. France* 3^e série, 9: 17-18.
- GAUDRY A. 1883. Les enchainements du monde animal dans les Temps géologiques. Fossiles primaires. Librairie F. Savy, Paris, 318 p.
- GAUDRY A. 1886. Sur un nouveau genre de reptile trouvé dans le terrain permien. *Bull. Soc. Géol. France* 3^e série, 14: 430-433.
- GAUDRY A. 1888. Les vertébrés fossiles des environs d'Autun. *Mém. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 1: 1-90.
- GAUDRY A. 1890. Les Enchainements du Monde Animal. Fossiles Secondaires. Paris, 202-210.
- GAUDRY A. 1891. L'Ichthyosaure de Sainte-Colombe. *C. R. Acad. des Sc. Paris* 113(4): 169-172.
- GAUDRY A. 1892. L'Ichthyosaure *burgundiac*. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 5: 365-372.
- GAUDRY A. 1892. Les Pythonomorphes de France. *Mémoire Soc. Géol. France* 10: 1-13, 2 pls.
- HAUBOLD H. 1971. Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. In : KÜHN O. (ed.) *Handbuch der Paläoherpetologie*, 18. Encyclopedia of Paleoherpetology, Stuttgart, 123 p.
- HAUBOLD H. 1984. Saurierfahrten. Die Neue brehm-bucherei, A. Ziemsen. Wittenberg. Lutherstadt, 230 p.
- HERVET S. 2000. Tortues du Quaternaire de France : critères de détermination, répartitions chronologique et géographique. *Mésogée, Bull. du Mus. d'Hist. Nat. de Marseille* 58: 3-47.
- HERVET S. 2001. Etude du peuplement chélonien de la Corse à partir de la répartition des tortues fossiles de la Méditerranée occidentale. *Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. de la Corse*, 696-697: 147-163.
- HEYLER D. 1969. Vertébrés de l'Autunien de France. *Cahiers de Paléontologie*, Éd. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 255 p.
- HOFFSTETTER R. 1955. Rhynchocephalia, Squamates de type moderne, Thecodontia. In : PIVETEAU J. *Traité de Paléontologie : Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. Éd. Masson, Paris, V: 556-694.
- JAELKE O. 1915. Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt, II, Tesudinata. *Pal. Zeitschrift* 2: 88-124.
- JANVIER P., TASSY P. & THOMAS H. 1980. Le cladisme. *La Recherche* 117: 1396-1406.
- JARDINE W. 1851-1853. The ichnology of Annandale or illustrations of footmarks impressed on the New Red Sandstone of Cornockle Muir. Edinburgh, 17 p.
- JEANNET M. 2002. Microfaune et environnement au Crot du Charnier à Solutré. In : COMBIER, J. & MONTET-WHITE A. (ed.) *Solutré 1968-1998. Mémoires de la Société Préhistorique Française* 30: 169-180.
- KÄLIN J. 1955. Crocodilia. In : PIVETEAU J. *Traité de Paléontologie : Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. Éd. Masson, Paris, V: 695-784.
- KAUP J.J. 1835. Thier-Fährten von Hidelburghausen : *Chirotherium* oder *Chiro-saurus*. In : VON LEONHARD K.C. & BRÖNN H.G. (dir.) *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, Stuttgart: 327-328.
- KNOLL F. 2004. Review of the tetrapod fauna of the "Lower Stormberg Group" of the main Karoo Basin (southern Africa): implication for the age of the Lower Elliot Formation. *Bull. Soc. Géol. France* 175(1): 73-83.
- LAMBERT J. 1878. Notice Stratigraphique sur l'Etage Sénonien aux environs de Sens. Auxerre, 64 p., 1 tab., 1 pl.
- LANGIAUX J., PARRIAT H. & SOTTY D. 1974. Faune fossile du bassin de Blanzay-Montceau. *La Physiophilie* 80: 56-67, 4 pl.
- LAPPARENT (DE) A. 1967. Les dinosauriens de France. *Sciences* 51: 4-19.
- LECOINTRE G. 1995. La construction de phylogénies. *Biologie-Géologie* 1: 109-136.
- LEE M.S.Y. 1997. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 352: 53-91.
- LINGHAM-SOLARI T. 1993. The mosasaur *Leiodon* bares its teeth. *Modern Geology* 18: 443-458.

- LINGHAM-SOLIAR T. 1995. Anatomy and functional morphology of the largest marine reptile known, *Mosasauros hoffmanni* (Mosasauridae, Reptilia) from the Upper Cretaceous, Upper Maastichtian of The Netherlands. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 347: 155-180.
- LULL R.S. 1904. Fossil footprints of the Jurassic of North America. *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.* 5: 461-557, 34 fig.
- LULL R.S. 1918. Fossil footprints from the Grand Canyon of the Colorado. *Amer. J. Sc.* 4, 45: 337-346.
- 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. Éd. Langlois & Leclercq, 5^e 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. Éd. John Murray, 6^e édit., London, 794 p.
- MAZIN J.M. & PAVY F. 1995. L'ichtyosaure de Coulangeron (Yonne). Une entreprise délicate. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. de l'Yonne* 127: 1-14.
- MC GOWAN C. & MOTANI R. 2003. *Ichthyopterygia*. Handbook of Paleoherpétology, Part 8. Éd. F. Pfeil, Munich, 175 p., 99 figs., 19 pls.
- MODESTO S.P. & ANDERSON J.S. 2004. The phylogenetic definition of Reptilia. *Systematic biology* 53(5): 815-821.
- NOPCSA F. 1923. Die Familien der Reptilien. *Fortsch. Geol. Paläont.* 2, 210 p.
- NOVAS F.E. 1992. Phylogenetic relationships of basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaentology* 35: 51-62.
- PEABODY F.E. 1948. Reptile and Amphibian trackways from the lower Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah. University of California Publications, Bulletin of Geological Sciences 27(8): 295-468.
- PEABODY F.E. 1959. Trackways of living and fossil salamanders. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 63: 1-72, 9 figure 12 pl.
- PELLAT E. 1861. Communication sans titre. *Bull. Soc. Géol. France* 2^e série, 18: 676-677.
- PELLAT E. 1865. La zone à *Avicula contorta* et le bone bed (étage rhaétien) au Sud-Est d'Autun dans les environs de Couches-les-Mines (Saône-et-Loire). *Bull. Soc. Géol. France* 2^e série, 22: 546-565.
- PEYROUSE J.B. & DESBROSSE R. 2009. Les nouvelles collections préhistoriques des Musées d'Autun : un aperçu de la Préhistoire dans l'ouest de la Saône-et-Loire. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 198: 37-44.
- POPLIN F. 1968. Présentation de documents paléontologiques provenant de la commune d'Auxerre. *Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. de l'Yonne* 102: 235.
- POPLIN C. & HEYLER D. 1994. Quand le Massif Central était sous l'équateur. Éd. du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Mémoire de la Section des Sciences 12, Paris. 289p.
- POULAIN T. 1973. Etude de la faune. In : THÉVENOT, J.P. (ed.) Le village préhistorique d'Ouroux-sur-Saône. Travaux du Centre de Recherche de Solutré, 1: 147-154.
- POULAIN T. 1984. La domestication des animaux en France à l'époque Néolithique. In : NOBIS G. & SCHWABEDISEN H. (ed.) Die Anfänge des Neolithikums IX vom Orient bis Nordeuropa. Der Beginn der Haustierhaltung in der "Alten Welt". Böhlau, Köln.
- POULAIN T. 2003a. Annexe : Etude de la faune de Camp de Myard. In NICOLARDOT J.P. (ed.). L'habitat fortifié pré- et protohistorique en Côte-d'Or: Les camps de Myard à Vitteaux et du Châtelet d'Etaules dans le contexte archéologique régional (du v^e millénaire au iv^e siècle avant J.-C.). *Revue archéologique de l'Est, Supplément* 19: 213-222.
- POULAIN T. 2003b. Annexe : Etude de la faune du Châtelet d'Etaules. In NICOLARDOT J.P. (ed.), L'habitat fortifié pré- et protohistorique en Côte-d'Or: Les camps de Myard à Vitteaux et du châtelet d'Etaules dans le contexte archéologique régional (du v^e millénaire au iv^e siècle avant J.-C.). *Revue archéologique de l'Est, Supplément* 19: 223-234.
- RAGE J.C. 1992. Phylogénie et Systématique des Lépidosauriens. Où en sommes nous ? *Bull. Soc. Herp. France* 62: 19-36
- RAGE J.C. & SAINT-GIRONS H. 1989. Données biogéographiques: mise en place de la faune et facteurs actuels de la répartition. In CASTANET J. & GUYÉTANT R. (coord.) Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France. Éd. Société Herpétologique de France: 29-32.
- RAT P. 1974. Visages de la France entre l'orogénèse hercynienne et l'orogénèse alpine. In : DEBELMAS, J. Géologie de la France, Éd. Doin: 15-32.
- REINECK H.E. & HOWARD D. 1978. Alligatorfährten. *Natur und Museum* 108(1): 10-15
- ROCHE M. 1900. Plésiosaures et Téléosaures. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 13: 184-187.
- ROMER A.S. 1971. The Chanars (Argentina) Triassic Reptile Fauna. *Breviora, Mus. Comp. Zool.* 379: 1-8.
- RUSSELL D.A. 1967. Systematics and morphology of American mosasaurs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 23: 1-240.
- SAINT-SEINE (DE) P. 1955. Saurpterygia. In : PIVETEAU J. Traité de Paléontologie : Amphibiens, Reptiles, Oiseaux. Éd. Masson, Paris, V: 420-458.
- SAUVAGE H.E. 1876. Note sur les débris d'Ichthyosaures des couches rhétiennes de Saône-et-Loire. *Ann. Sc. géol.* 7/6: 1.
- SAUVAGE H.E. 1879. Etude sur les poissons et les reptiles des terrains crétacés et jurassiques supérieurs de l'Yonne. *Bull. Soc. Sc. Nat. de l'Yonne* 33(2): 20-84.
- SAUVAGE H.E. 1882. Recherches sur les Reptiles trouvés dans le Gault de l'Est du bassin de Paris. *Mém. Soc. Géol. France* 3^e série, 2: 41 p.
- SAUVAGE H.E. 1883. Recherches sur les reptiles trouvés dans l'étage Rhétien des environs d'Autun. *Ann. Soc. géol. Nord* 14(9): 1-43.
- SAUVAGE H.E. 1903. Note sur les reptiles de l'étage Rhétien des environs d'Autun. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 16: 309-318.
- SAUVAGE H.E. 1903. L'ichthyosaure du Lias inférieur de Cury près Autun. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 16: 319-320.
- SERENO P.C. 1991. Basal archosaurs : Phylogenetic relationships and functional implications. *J. Vert. Paleont.* 11(4): 53 p.
- SERENO P.C. & ARCUCCI A.B. 1993. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina : *Lagerpeton chanarensis*. *J. Vert. Pal.* 13: 385-399.
- SERENO P.C. & ARCUCCI A.B. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*. *gen. nov.* *J. Vertebr. Paleont.* 14: 53-73.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. & RUSSELL D.E. 1974. Etude du premier Caséidé Reptilia, *Pelycosauria* d'Europe Occidentale. *Bull. Mus. Hist. Nat.* 3, 230: 145-211.
- SIRUGUE D. 1999. Atlas de répartition des amphibiens et reptiles en Bourgogne et en France... un premier bilan. La feuille de Néomys 3: 5-7.
- SIRUGUE D., VARANGUIN N., ROUÉ S.G., LERAT D. & PARIS, L. 2003. La feuille de Néomys 7. Éd. Parc naturel régional du Morvan, Société d'histoire naturelle d'Autun. 27 p.
- SNYDER R.C. 1952. Quadrupedal and Bipedal Locomotion of Lizards. *Copeia* 2 : 64-70
- SOERGEL W. 1925. *Die Fährten der Chirotheria*. Eine paläobiologische Studie. Éd. G. Fischer, Jena, 92 p., 62 fig.
- STEEL R. 1973. *Crocodylia*. In : UHN O. (ed.) Encyclopedia of Paleoherpétology. Éd. G. Fischer, Jena.
- STEYER J.S., ESCUILLIÉ F., POUILLOIN J., BROUQUIN P., DEBRIETTE P., FREYET P., GAND G., POPLIN C., RAGE J.C., RIVAL J., SCHNEIDER J., STAMBERG S., WERNEBURG R. & CUNY G. 2000. New data on the flora and fauna from the Lower Permian of the Bourbon-l'Archambault basin (Buxières-les-Mines, Allier, France). *Bull. Soc. Géol. France* 171(2): 239-249.
- STEYER J.S., GAND G. & POUILLOIN J.M. 1998. Les Amphibiens du Paléozoïque et du Trias de France : historique et inventaire. *Bull. Soc. Hist. Nat. et des amis du Muséum d'Autun* 162: 23-42.
- STEYER J.S., HEYLER D. & GUILLOT L. 2000. Nouvelles données sur les stégocéphales du bassin de Souvigny. (Permien inférieur de l'Allier, Massif Central). *Revue Scientifique du Bourbonnais* 98: 80-88.
- THÉVENIN A. 1910. Les plus anciens quadrupèdes de France. *Ann. Pal. Vertébres* 5: 64 p.
- THOMASSET J.J. 1930. Le bone-bed rhétien de la vallée de la Dheune. *Bull. Soc. Géol. France*, 4^e série 30(9): 1115-1120.
- VINCENT P. 1966. La France à l'ère Secondaire. In : VINCENT P. Sciences Naturelles Classe de 4e. Éd. Vuibert: 335-343.
- VINCENT P. 1966. La France aux ères Tertiaire et Quaternaire. In : VINCENT P. Sciences Naturelles Classe de 4e. Éd. Vuibert: 344-357.
- WILLRUTH K. 1917. Die Fährten von *Chirotherium*. *Zeitschrift für Naturwissenschaften* 86: 395-433.
- ZLATOFF P. & POPLIN F. 1986. Le dinosaure de Carisey. *Bull. Ann. Soc. Archéol. Hist. du Tonnerrois* 38: 6-8.