Les faunes de vertébrés continentaux du Maastrichtien supérieur d'Europe : systématique et biodiversité

Yves LAURENT

Laboratoire de Dynamique des Bassins Sédimentaires
39 allés Jules Guesde
Université Paul-Sabatier – Toulouse III

Thèse de Doctorat
De l'Université Paul-Sabatier – Toulouse III
Soutenue le 28 septembre 2002

STRATA, Série 2, vol. 41 p. 1-81, 14 fig., 56 pl. **2003**

Ce mémoire a fait l'objet d'une thèse soutenue le 28 septembre 2002 devant la commission d'examen :

Michel BILOTTE	Directeur
Eric BUFFETAUT	Invité
José Ignacio CANUDO	Rapporteur
Jean LE LOEUFF	Co-directeur
Jean-Michel MAZIN	Rapporteur
Jacques REY	Président

pour obtenir le grade de Docteur de l'université de Toulouse III
Discipline : Paléontologie

Résumé

Cette étude des vertébrés du Maastrichtien supérieur d'Europe est plus particulièrement consacrée aux sites inédits des Petites-Pyrénées dont les fouilles ont livré plusieurs taxons inconnus jusqu'alors dans le Maastrichtien supérieur français voire européen et qui font l'objet d'une description détaillée. Il s'agit en particulier, d'un palais de poisson Phyllodontiné (connus jusqu'alors exclusivement dans le Paléogène), de la carapace d'une nouvelle espèce de tortue Bothremididée du genre *Elochelys*, de la vertèbre d'un lézard varanoïde géant, du crâne longirostre d'un crocodile Thoracosauriné rapporté à *Thoracosaurus neocesariensis*, de dents attribuées à des dinosaures Titanosauridés, d'ostéodermes de dinosaures Nodosauridés, d'une vertèbre cervicale d'Azhdarchidé prouvant la présence de ptérosaures géants dans le Maastrichtien terminal d'Europe et enfin de l'extrémité proximale d'une scapula d'oiseau attribuée au groupe des Enantiornithes.

L'étude géologique, biochronologique et palégéographique permet de proposer une corrélation de ces différents sites, situés à la transition des domaines marins et continentaux. Les attributions au Maastrichtien supérieur des formations lithologiques renfermant ces restes de vertébrés reposent sur un faisceau de données micropaléontologiques (faunes et flores de référence) obtenu dans les formations mêmes et/ou dans les unités lithologiques qui les encadrent. Toutes ces données biostratigraphiques en accord avec le cadre chronostratigraphique du Mésozoïque téthysien confirment l'âge Maastrichtien supérieur de ces différents gisements qui constituent ainsi des assemblages de référence pour le Maastrichtien supérieur continental européen.

Deux grands assemblages se différencient : le premier constitue l'écosystème d'Europe orientale représenté par la faune de Roumanie ; le second assemblage, celui de l'Europe occidentale représenté par la faune de l'île Ibéro-armoricaine. Les écosystèmes d'Europe occidentale montrent des influences gondwaniennes plus marquées ; ils possèdent une composition relativement homogène (principalement au niveau générique) et l'essentiel de la faune dinosaurienne y est composée par les Hadrosauridés.

Les vertébrés fini-crétacés d'Europe ne paraissent pas moins nombreux que leurs prédécesseurs et les gisements des Petites-Pyrénées nous révèlent la riche biodiversité des écosystèmes avant la limite K/T. En effet, presque toutes les grandes familles connues au Campano-Maastrichtien inférieur sont encore représentées dans les gisements du Maastrichtien supérieur et l'apparente diminution de la biodiversité que certains auteurs ont voulu voir n'était que le reflet d'un biais taphonomique dû à la pauvreté du registre fossile dressé jusqu'à ces dernières années. L'exploitation de ces sites permet donc d'accroître considérablement la liste faunique, notamment en portant à 5 le nombre de familles de dinosaures encore présentes juste avant la limite Crétacé-Tertiaire. Cette biodiversité apparente ne représente qu'une part de la diversité globale mais à la lueur des résultats obtenus dans cette étude, rien ne suggère, en Europe, une extinction graduelle des vertébrés à la fin du Crétacé.

Abstract

This study of European Late Maastrichtian vertebrates is based upon the findings at several newly discovered sites in the Petites-Pyrénées. The excavations of these sites have yielded numerous different taxa previously unknown in the French or even in the Europe Late Maastrichtian and which are described in detail.

Among the new taxa are a phyllodontine fish (previously known exclusively in the Paleogen), a new species of *Elochelys* (Bothremydidae turtle), a giant varanoid lizard, a longirostrine crocodile form referred to *Thoracosaurus neocesariensis*, a titanosaurid and a nodosaurid dinosaurs, a giant pterosaur of the family Azhdarchidae and an enantiornithine bird.

By studying the geology, biochronology and paleogeography, correlations between the sites located at the transition of marine and continental domains, has been made possible. The well-established Late Maastrichtian age of these sites is based on micropaleontological evidences (typical faunas and floras) found in the formation itself or from its underlying units. All these biostratigraphical data supported by the biochronological evidence of the Tethysian Mesozoic confirm the Late Maastrichtian age of these localities ; therefore the assemblages from these localities can be considered as reference assemblages for the European continental Late Maastrichtian.

Two large assemblages became apparent. The first corresponds to the Oriental European ecosystem represented by the Romanian fauna. The second corresponds to the Occidental European ecosystem represented by the fauna of the Ibero-armorican island. The Occidental European ecosystem shows many Gondwanian influences and seems to bear a homogenous fauna (common genus) of which the essential dinosaur fauna is composed by the Hadrosauridae.

The amount of Late Maastrichtian European vertebrates is constant when compared with the previous epochs and these excavations of the Petites-Pyrénées have demonstrated the continuing biodiversity of the ecosystem just prior to the K/T boundary. Almost all the large families known in the Campano-Early Maastrichtian are still represented in the Late Maastrichtian sites and the apparent decrease of the biodiversity noted by some authors was just a taphonomic bias because of the poverty of the fossil record established until now. The exploitation of these localities allows to increase considerably the faunal list, with notably the discovery of five dinosaurs families still present just before the K/T boundary. This apparent biodiversity is just a part of the actual biodiversity but in the light of present results nothing supports, in Europe, a gradual vertebrate extinction at the end of the Cretaceous.

Sommaire

Remerciements p.6
Introduction p.7
I – Généralités p.8
1 – Historique des découvertes p.8
1a – Les premières découvertes p.8
1b – Les gisements Maastrichtiens de Roumanie : une référence p.8
1c – Les années 90 en Europe occidentale p.8
2 – Inventaire des gisements du Maastrichtien supérieur p.9
2a – Les sites d'Europe orientale p.9
2b – Les sites d'Europe occidentale p.11
2c – Les sites d'âge incertain mais attribués au Maastrichtien supérieur. p.23
3 – Définition et zonation du Maastrichtien p.25
3a – Le Maastrichtien stratotypique p.25
➢ Lithostratigraphie p.25
➢ Biostratighraphie p.27
3b – Biochronostratigraphies et zonations recommandées p.27
3c – Biozonation en milieu continental : les charophytes p.28
4 – Les sites à vertébrés des Petites-Pyrénées p.29
4a – Contexte géologique et milieux de dépôts p.30
4b – Cadre biochronologique p.31
4c – Essai de corrélation lithostratigraphiques des sites p.32
4d – Positionnement dans le contexte paléogéographique régional p.33
II – Etude systématique et description des faunes des gisements du Sud de la France p.34
Liste faunique synthétique des gisements du Sud de la France p.34
1 – Chondrichthyes p.35
2 – Osteichthyes p.35
3 – Amphibia p.37
4 – Reptilia p.38
4a – Testudines p.38
4b – Squamata p.41
4c – Crocodylia p.41
4d – Dinosauria p.46
➢ Theropoda p.46
➢ Titanosauridae p.47
➢ Hadrosauridae p.47
➢ Nodosauridae p.61
4e – Pterosauria p.61
5 – Aves p.61
6 – Mammalia p.61
III – Paléobiogéographie et caractérisation des assemblages p.63
1 – Paléobiogéographie p.63
1a – A l'échelle globale p.63
1b – A l'échelle régionale p.64
2 – Caractérisation des assemblages p.66
IV – Conclusions p.70
Bibliographie p.72
Planches p.81

Remerciements

Mes remerciements vont tout particulièrement à Michel Bilotte et Jean Le Loeuff qui m'ont proposé ce travail. Pour m'avoir guidé, soutenu et avoir participé activement à ce mémoire par leurs remarques et commentaires enrichissants, et pour toutes ces heures passées ensemble sur le terrain.

Je remercie tout particulièrement Eric Buffetaut, pour son aide précieuse et sa grande disponibilité.

José Ignacio Canudo et Jean-Michel Mazin ont bien voulu juger ce travail ; je leur en suis particulièrement reconnaissant.

Merci également à Jacques Rey d'avoir accepté de présider le jury de thèse.

Merci à Valérie Martin-Rolland, Lionel Cavin, Haiyan Tong, Marie Pincemaille-Quillévéré, Isabelle Rouget, Frédéric Quillévéré, Sylvain Duffaud, Denis Vasse, Jean-Pierre Crumière, Fernand Ségura, Bernard Andreu, Monique Feist pour leurs conseils et collaborations diverses.

Depuis mon arrivée dans le monde de la paléontologie, Valérie Delfomo (La Doudou) a toujours été d'une aide précieuse dans le travail de dégagement et de préparation des ossements et un soutien permanent durant toutes ces années. Je tiens à lui faire part de ma reconnaissance amicale.

Je suis particulièrement redevable à Valérie Martin-Rolland pour toute sa contribution, sur le plan scientifique comme humain, pour sa collaboration fructueuse et son investissement à ce mémoire, son encouragement et son soutien.

Merci à Michel Bilotte pour son aide permanente, son soutien et son investissement tout au long de la réalisation de ce mémoire.

Merci à Jean Le Loeuff pour les corrections qu'il a apportées à ce mémoire et pour toutes les discussions stimulantes.

Merci aussi à toute l'équipe (ancienne/nouvelle et salariés/bénévoles) du Musée des Dinosaures d'Espéraza où j'ai réalisé ce travail : Guitou, Doudou, Marie, Séverine, Claudius, Christiane, Cazou, Sandra, Jill, Corinne, Jean, Christel, Lionel, Sylvain, Gégé, Bernard, Popo, Alayn, Andrée, Joël, Régine, Alain.

Je tiens à exprimer ma gratitude à Lionel Cavin, Sylvain Duffaud et Valérie Martin-Rolland pour leur aide en informatique.

Le principal matériel paléontologique qui m'a permis de présenter cette thèse est le fruit de plusieurs années de fouilles systématiques dans les Petites-Pyrénées. Je remercie tout particulièrement Valérie Martin-Rolland et Yves Rolland (Le Coucou), Nicolas et Kristel Sudres, Antoine et Léa (pour les crêpes) Cayuela, Patrick et Christine (pour les lasagnes) Girardini, Daniel Corbalan, Dominique Téodori, Ina Groebke, Bertrand Mourlevat et Nicole Nolli (pour les boissons), Monsieur et Madame Robert Chance, Guy Leroux, Anne-Marie Combes, Jean-Pierre Crumière, Patrick Bonzon, Michel Prost, Remmert Shouten, Sandrine Barbey, Ginette Rouch, Alexandre Bournery, Frédéric Germano, Thomas Pascal, Rosaline Pégart, Marie Moncoulon, Nathalie Halluin, Agnès Drouet et enfin Dany, Pierre et leurs enfants.

Je remercie également Bernard et Paulette Pauc, Béatrice et Jean-Pierre Dandieu, Françoise Viguier, Maxime Carsel, Isabelle Rouget et Vivi, Marie et Frédéric Quillévéré et enfin l'Association Paléontologique du Plantaurel (Gilles, Laurent et Jean) pour leur soutien amical et les bons moments passés ensemble.

Je tiens également à remercier l'Association du Conservatoire des faïences, notamment Bernard Jolibert et Raymond Cessin pour leur assistance. Emile Piéropan pour son aide précieuse lors du décapage des couches azoïques, ainsi que Monsieur Barbaresco.

Un grand merci à Gérard Cazaulon pour l'autorisation de fouilles à Cassagnau et André Soum pour l'autorisation à Ausseing. Sans oublier la Société Lafarge Ciments (Messieurs Emile Rigo, Bernard Pescheux et Eric de La Grand'Rive) pour les autorisations à Lestaillats, ainsi que Jean Sauné et Christophe Landais pour leur aide et leur investissement.

Je tiens à remercier l'Association Dinosauria pour sa contribution matérielle et financière.

Merci enfin à ma sœur et mes parents, pour tout.

Introduction

Cette étude est consacrée aux faunes de vertébrés du Maastrichtien supérieur d'Europe et plus particulièrement à celles du Sud de la France. Bien que signalées depuis le dix-neuvième siècle, les faunes de vertébrés du Crétacé supérieur européen ont longtemps été négligées. A la suite de travaux récents, il est apparu que la faune dinosaurienne du Crétacé supérieur (Campanien-Maastrichtien) du Sud de la France n'était pas l'ensemble homogène que certains avaient voulu y voir (Lapparent, 1947), mais se composait en fait d'une succession d'assemblages se remplaçant dans le temps, du Campanien à la fin du Maastrichtien (Le Loeuff *et al.*, 1994c ; Buffetaut et Le Loeuff, 1997b).

Cette succession est révélée par l'étude de divers gisements s'étendant de la Provence, à l'est, à la vallée de la Garonne, à l'ouest et s'échelonnant dans le temps du Campanien inférieur au Maastrichtien supérieur, avec toutefois peu de données, jusqu'à cette étude, pour les gisements du Maastrichtien supérieur. Un des faits, les plus remarquables signalé est le remplacement au cours du Maastrichtien de l'association Titanosauridae/*Rhabdodon* par les ornithopodes Hadrosauridae, en tant qu'herbivores dominants, dans les assemblages.

Les modalités et les causes possibles de ces remplacements parmi les dinosaures du Crétacé supérieur du Sud de la France (et probablement aussi d'Espagne) restent incomplètement comprises. Des changements de l'environnement au cours du Maastrichtien paraissent indiqués par les données sédimentologiques (Freytet, 1970 ; Cojan, 1989) et palynologiques (Ashraf et Erben, 1986), et il est tentant d'y voir une cause possible des modifications de composition de la faune, mais cette hypothèse reste à démontrer.

Le but de cette étude était d'étudier plus en détail ces remplacements fauniques afin d'essayer de tenter de préciser leur éventuelle concordance chronologique avec les changements de l'environnement. Cela impliquait notamment une étude approfondie de la faune du Maastrichtien supérieur français et sa comparaison avec la faune européenne de Roumanie, des Pays-Bas et d'Espagne afin de tenter d'en préciser les affinités et d'en apprécier la diversité, avec pour corollaire de cerner la possible origine géographique des hadrosauridés. Cette étude devrait permettre de mieux appréhender la diversité des écosystèmes du Maastrichtien supérieur afin de tester l'hypothèse d'une extinction graduelle des dinosaures dans les derniers millions d'années du Crétacé, réévoquée par Colombo (1996) et Galbrun (1997) ou, au contraire, l'hypothèse d'une extinction plus soudaine des dinosaures à la limite K/T notamment pronée par Sheehan *et al.* (2000) et Lopez-Martinez *et al.* (2001) à partir de données, respectivement, nord-américaines et espagnoles. En parallèle à ces études essentiellement paléontologiques, il a été nécessaire de préciser autant que faire se peut la chronologie des changements fauniques par une analyse biostratigraphique précise des gisements les plus importants, particulièrement ceux des Petites-Pyrénées.

C'est notamment la découverte et l'exploitation de nombreux gisements dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées qui a rendu possible ce travail. En effet, jusqu'en 1993, les restes de vertébrés et plus spécialement de dinosaures dans le Maastrichtien supérieur français étaient très fragmentaires et seuls les sites du Jadet (Haute-Garonne) et du Bexen (Aude) en avaient fournis. Le site du Jadet avait livré, en 1971, un fragment de dentaire gauche (Paris et Taquet, 1973) et le site du Bexen n'avait livré que quelques centra de petites vertèbres et des fragments de dentaires (Le Loeuff, 1991a ; Le Loeuff *et al.*, 1993).

Depuis 1993, date de la découverte du site de Lestaillats et ensuite 1997, date des fouilles systématiques de plusieurs gisements des Petites-Pyrénées, par les équipes du Musée des Dinosaures d'Espéraza, la récolte d'un nombre considérable de restes de vertébrés a permis d'affiner nos connaissances, pourtant encore très parcellaires, sur les écosystèmes fini-crétacés français.

Cette étude, après un historique des découvertes, se poursuivra tout d'abord par un inventaire des gisements d'Europe attribués au Maastrichtien supérieur. La définition du Maastrichtien stratotypique est à son tour abordée ainsi que les zonations de l'étage reposant sur des marqueurs non marins de référence (Charophytes). Enfin, les riches sites des Petites-Pyrénées sont replacés dans leurs cadres géologique, biochronologique et paléogéographique, tels qu'on les perçoit actuellement.

L'étude systématique et la description détaillée du matériel paléontologique récolté dans les sites maastrichtiens supérieur du Sud de la France constitue le corps de l'ouvrage (les coquilles d'œufs trouvées sont exclues de cette étude). Enfin, à la lueur de l'ensemble des données accumulées, une synthèse tentera de proposer une ou plusieurs explications à ces changements fauniques ainsi qu'une appréciation de l'état de la diversité globale des écosystèmes fini-crétacés de l'ouest européen.

I Généralités

1 – Historique des découvertes

1a – Les premières découvertes

La découverte de fossiles de vertébrés dans le Crétacé supérieur du Sud de la France remonte au début du dix-neuvième siècle. C'est à Cuvier (1825) que l'on doit la première description d'un reste de vertébré (un fémur de crocodile) provenant du Crétacé supérieur de Provence (Bouches-du-Rhône), et il sera suivi quarante-quatre ans plus tard par Matheron (1869) à qui l'on doit la première véritable description de restes de dinosaures (*Rhabdodon priscus*) de cette époque dans le Sud de la France ainsi que l'établissement définitif de l'âge crétacé des dépôts continentaux du bassin d'Aix en Provence attribués pendant longtemps à l'ère Tertiaire. Dans les Pyrénées (Plantaurel, Ariège) c'est l'Abbé Pouech qui, en 1859, mentionne des restes d'ossements et des fragments de coquilles dans les environs du Mas d'Azil. La plupart de ces découvertes proviennent dans un premier temps d'exploitations minières (lignites, grès) ainsi que de travaux d'aménagements routiers et ferroviaires.

Pendant près d'un siècle les découvertes vont se succéder en Provence (A.F. de Lapparent, 1947), dans le Languedoc (Depéret, 1900 ; Miquel, 1895 ; Bresson, 1901 ; Fages, 1928) et les Petites-Pyrénées (Leymerie, 1881 ; Pouech, 1881). A partir de 1960, les découvertes d'œufs identifiés comme appartenant à des dinosaures vont se succéder, dans le Languedoc (Mattauer et Thaler, 1961) et les Corbières (Plaziat, 1961 ; Freytet, 1965 ; Caillaud, 1968 ; Bilotte, 1970, 1978 ; Bessière *et al.*, 1980 ; Cousin *et al.*, 1989). Il est cependant important de signaler que la toute première découverte, en France, de coquilles d'œufs de dinosaures a été faite par Pouech (1859) mais sans qu'il sache, toutefois, les identifier.

A l'exception des fouilles menées par Lapparent à Fox-Amphoux durant l'été 1939 (Lapparent, 1947), la plupart de ces découvertes furent sporadiques et fortuites, effectuées par des géologues, amateurs ou professionnels se contentant de récoltes de surface ; il faudra attendre les années 80 pour que des fouilles systématiques soient entreprises.

1b – Les gisements maastrichtiens de Roumanie : une référence

La faune de vertébrés de Roumanie a été étudiée par Nopcsa dès la fin du 19^{e} siècle (Nopcsa, 1899). Des restes provenant de deux localités connues à ce moment-là (Sinpetru et Valiora) ont été récoltés par Nopcsa lui-même et par Kadic, un géologue travaillant pour le « Hungarian Royal Geological Survey ». Ces recherches ont permis de mettre au jour un assemblage de vertébrés du Maastrichtien supérieur de Transylvanie comprenant la tortue *Kallokibotium bajazidi*, le crocodile *Allodaposuchus precedens*, l'hadrosaure *Telmatosaurus transsylvanicus*, le titanosaure *Magyarosaurus dacus* et le théropode *Megalosaurus hungaricus*.

Après la mort de Nopcsa en 1933, les études sur la faune du Bassin de Hateg vont considérablement décliner. Il faudra attendre les années 80 pour que des fouilles systématiques soient entreprises par la faculté de géologie et géophysique de Bucarest et par le « Muzeul Civilizatiei Dacice si Romane » de Deva (Grigorescu, 1983, 1984 ; Grigorescu *et al.*, 1985, 1990 ; Grigorescu et Hahn, 1987 ; Radulescu et Samson, 1986 ; Grigorescu et Kessler, 1980 ; Weishampel *et al.*, 1991). Les riches gisements de la Vallée du Sibisel vont alors fournir les premiers restes de microvertébrés, notamment une dent de mammifère multituberculé (*Paracimexomys dacicus*) ainsi que de nombreux autres restes de macrovertébrés, notamment de ptérosaure (*Ornithocheirus in* Jianu *et al.*, 1997) et d'un petit dinosaure théropode (*Elopteryx nopcsai* Andrew, 1913). Jusqu'à cette étude, la faune de Roumanie constituait la principale référence sur les vertébrés du Crétacé supérieur d'Europe.

1c – Les années 90 en Europe occidentale

Jusqu'au début des années 90 la faune du Maastrichtien supérieur était surtout connue en Europe orientale (Roumanie). Les gisements d'Europe occidentale, situés pour la plupart dans des niveaux marins n'avaient fourni que des restes fragmentaires : Le Jadet (Haute-Garonne, France) et la région de Maastricht (Belgique et Pays-Bas).

En France, les toutes premières fouilles systématiques dans le Maastrichtien supérieur ont été entreprises à partir de 1992 par le Musée des Dinosaures d'Espéraza (MDE) au gisement du Bexen (Aude, France) permettant la découverte d'une quantité considérable d'ossements de dinosaures hadrosauridés (la plupart juvéniles) et d'autres reptiles (Le Loeuff, 1992, 1991a, 1991b ; Le Loeuff *et al.*, 1993, 1994a ; Laurent *et al.*, 1997 ; Buffetaut *et al.*, 1997c).

Dès 1992 des prospections systématiques dans le Maastrichtien supérieur de la vallée de la Garonne (Petites-Pyrénées) ont permis la découverte de nombreux sites fossilifères :

- Plusieurs prospections en vue de la recherche de microvertébrés continentaux ont été menées par Gheerbrant et Abrial de 1992 à 1994. Des dents de mammifères ont notamment été mises au jour dans le site de Peyrecave et de nombreux restes osseux et dentaires, provenant des sites de Tricouté ont été découverts (Gheerbrant *et al.*, 1997).
- Le site de Lestaillats (Haute-Garonne, France) a livré lors de sa découverte (1993), puis à l'occasion de deux campagnes de fouilles (1994, 1997) un important

assemblage de vertébrés du Maastrichtien supérieur (Laurent *et al.*, 1999).
- Le site de Cassagnau découvert en 1997 a conduit, lors d'une campagne de fouilles effectuée durant l'été 1999, à la récolte du plus riche assemblage de vertébrés du Maastrichtien supérieur du Sud de la France comprenant une importante microfaune et flore ainsi que de nombreux macrorestes de vertébrés.
- Le dernier en date, le site d'Ausseing, a été découvert en 1997 et exploité en 2000 par le Musée des Dinosaures d'Espéraza. Il a également fourni un important assemblage faunique.

En Espagne, de nombreux sites du Maastrichtien supérieur ont également été découverts dès les années 80 et leurs fouilles (et études) systématiques ont pris un essor considérable au cours des années 90. Les plus importants sont :
- Le site d'Areny de Noguera (gisements nommés Blasi 1, 1b, 2 à 5) découvert en 1995, près du village d'Arén par Ardévol et López Olmedo a été exploité en 1997 et 1998 par une équipe pluridisciplinaire de Lérida, Barcelone et des universités de Madrid, Saragosse et du Pays-Basque espagnol. Il a fourni l'un des plus importants assemblages de vertébrés continentaux d'Espagne (López Martínez *et al.*, 2001).
- Le site de La Solana situé à quelques kilomètres de Valence, probablement d'âge Maastrichtien supérieur et exploité par l'université de Valence, a livré de nombreux restes de vertébrés fossiles (Company *et al.*, 1998).
- Les sites du bassin de Tremp (Els Nerets, Sant Romà d'Abella) ont livré, dès 1984, de nombreux restes de vertébrés secondaires lors de plusieurs campagnes de fouilles organisées par l'institut de Paléontologie de Sabadell (Casanovas *et al.*, 1987, 1993, 1995, 1999a).

2 – Inventaire des gisements du Maastrichtien supérieur

2a – Les sites d'Europe orientale

- Roumanie -

Tous les gisements roumains sont situés dans le Bassin de Hateg. Les premiers ossements fossiles du Maastrichtien ont été découverts en Roumanie par Ilona Nopcsa en 1895 sur la propriété familiale (Buffetaut, 1987) et décrits par son grand frère, Franz Nopcsa, à partir de 1899. De nombreuses fouilles ont été menées depuis, notamment par l'université de Bucarest. Les différentes formations rencontrées sont globalement datées du Maastrichtien (sans plus de précision) principalement sur la base d'association de normapolles. Ces gisements sont généralement considérés comme Maastrichtien supérieur (?) et il seront pris en compte en tant que tels car ils renferment les seuls éléments de comparaison pour l'Europe orientale.

Sînpetru

Historique et localisation

Ce gisement a été signalé pour la première fois par Nopcsa ; il s'ouvre dans la vallée du Sibisel, près de Sînpetru, à une quinzaine de kilomètres au sud de Hateg.

Provenance stratigraphique et sédimentologie

Les fossiles proviennent de la Formation Sînpetru ; il s'agit de dépôts continentaux fluviatiles présentant une alternance d'argiles, d'argiles gréseuses et de grès.

Age

Cette formation est caractérisée par une association de normapolles typique du Maastrichtien : *Pseudopapilopollis praesubhercynicus* et *Convexipollis convexigerminalis* (cf. Antunescu *et al.*, 1983 ; Grigorescu, 1983).

Faune

Chelonia
- Cryptodira
  - *Kallokibotium bajazidi*

Crocodylia
- Eusuchia
  - *Allodaposuchus precedens*
- Mesosuchia indéterminé
  - ? *Doratodon*

Dinosauria
- Saurischia
  - Theropoda
    - *Elopteryx nopcsai* : extrémités proximales fémurs
    - Dromaeosauridae indéterminé : dents
    - Troodontidae indéterminé : dents
    - ? Abelisauridae : extrémité distale de fémur
    - cf. *Euronychodon* : dent
  - Sauropoda
    - Titanosauridae
      - *Magyarosaurus dacus*
- Ornithischia
  - Ornithopoda
    - *Rhabdodon robustus*
    - Hadrosauridae
      - *Telmatosaurus transsylvanicus*
  - Ankylosauria
    - Nodosauridae
      - *Struthiosaurus transilvanicus*

Pterosauria
- Pteranodontidae indéterminé : notaria, humérus, fémur

Mammalia
- Multituberculata indéterminé : incisive
- *Kogaionon ungureanui* : fragment de crâne avec dents

Références

1923 : Nopcsa ; 1980 : Grigorescu et Kessler ; 1980 : Buffetaut ; 1983 : Antonescu *et al.* ; 1983 : Grigorescu ; 1987 : Grigorescu et Hahn ; 1987 : Buffetaut ; 1991 :

Weishampel *et al.* ; 1992 : Le Loeuff ; 1997 : Jianu *et al.* ; 1997 : Radulescu et Samson ; 1998 : Csiki et Grigorescu

Valiora

Historique et localisation
Ce site a été signalé pour la première fois par Nopcsa ; plusieurs gisements s'ouvrent près de la ville de Valiora, à vingt-cinq kilomètres à l'ouest de Hateg.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation Densus-Ciula ; ils sont situés dans des marnes rouges sableuses, intercalées dans des bancs de grès et de conglomérats rouges.

Age
Cette formation est également caractérisée par une association de normapolles typique du Maastrichtien : *Pseudopapilopollis praesubhercynicus* et *Convexipollis convexigerminalis* (cf. Antunescu *et al.*, 1983 ; Grigorescu, 1983).

Faune
Osteichthyes
Osteichthyes indéterminés : dents, écailles
Lepisosteidae
Lepisosteus sp. : dents, écailles
Amphibia
Anura
Anura indéterminé : tibio-fibula
Discoglossidae
Eodiscoglossus sp. : maxillaire, pariétal, ilion, sacrum, urostyle, humérus, tibio-fibula, radio-ulna, métapodes, phalanges
Caudata
Albanerpetontidae
Albanerpeton sp. : maxillaire, premaxillaire, dentaires, angulo-articulaire, atlas, axis, humérus, fémur
Celtedens sp. : frontal
Chelonia
Cryptodira
Kallokibotium bajazidi : fragments de carapace
Squamata
Lacertilia (scincomorphe) : fragment de dentaire, ?dents, vertèbres
Crocodilia
Eusuchia
cf. *Allodaposuchus precedens* : dents
Mesosuchia
Doratodon sp. : dent
Dinosauria
Saurischia
Theropoda
Dromaeosauridae : dents
Sauropoda
Titanosauridae
Magyarosaurus dacus : dent, oeufs
Ornithischia
Ornithopoda
Rhabdodon robustus : dents
Hadrosauridae
Telmatosaurus transsylvanicus : nombreux restes crâniens et postcrâniens
Mammalia
Multituberculata
Paracimexomys? sp. (= *Barbatodon transylvanicum*) : molaire
Multituberculata indéterminé : incisive, molaire, prémolaires

Références
1985 : Grigorescu *et al.* ; 1987 : Grigorescu et Hahn ; 1990 : Grigorescu *et al.* ; 1999 : Grigorescu *et al.*

Pui

Historique et localisation
Ce gisement découvert par D. Grigorescu, a permis notamment la découverte de microvertébrés par lavage et tamisage des sédiments. Il est localisé dans la vallée du Barbat, près de Pui, à une trentaine de kilomètres au sud-est de Hateg.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation Sînpetru ; ils sont situés dans des lentilles sableuses, intercalées dans des bancs de grès et de conglomérats rouges.

Age
Cette formation est caractérisée par une association de normapolles typique du Maastrichtien : *Pseudo-papilopollis praesubhercynicus* et *Convexipollis convexigerminalis* (Antunescu *et al.*, 1983 ; Grigorescu, 1983).

Faune
Chondrichthyes
Acipenseriforme indéterminé : dents, écailles
Osteichthyes
Characidae indéterminé : dents
Amphibia
Anura
Discoglossidae
Eodiscoglossus sp. : maxillaire, pariétal, ilion, radio-ulna, tibio-fibula
Caudata
Albanerpetontidae
Albanerpeton sp. : dentaires, prémaxillaire, frontal, angulo-articulaire, axis
Chelonia
Cryptodira
Kallokibotium bajazidi : fragments de carapace
Crocodilia
Eusuchia indéterminé
Squamata
Lacertilia (anguimorphe) : fragment de maxillaire
Dinosauria
Saurischia
Theropoda
Dromaeosauridae : dents
Coelurosauridae : dent

Sauropoda
Titanosauridae
Magyaosaurus dacus : dent
Ornithischia
Ornithopoda
Rhabdodon robustus : dents
Hypsilophodontidae indéterminé : dents
Mammalia
Multituberculata
? *Paracimexomys sp.* (= *Barbatodon transylvanicum*) : molaires
Multituberculata indéterminé : incisive, prémolaire

Références
1985 : Grigorescu *et al.* ; 1986 : Radulesco et Samson ; 1987 : Grigorescu et Hahn

Tustea

Historique et localisation
Ce gisement a été découvert par D. Grigorescu en 1988 et a fourni des microrestes de vertébrés, ainsi que des œufs d'abord attribués au sauropode *Magyarosaurus* (Grigorescu *et al.*, 1990) et ensuite à l'hadrosaure *Telmatosaurus transsylvanicus* (Grigorescu, 1993) après la découverte d'ossements d'embryons. Le gisement de Tustea est situé à une quinzaine de kilomètres à l'ouest de Hateg.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation Densus-Ciula ; ils sont situés dans des marnes rouges sableuses.

Age
Cette formation est également caractérisée par une association de normapolles typique du Maastrichtien : *Pseudopapilopollis praesubhercynicus* et *Convexipollis convexigerminalis* (Antunes *et al.*, 1983 ; Grigorescu, 1983).

Faune
Amphibia
Anura
?Discoglossidae indéterminé : tibio-fibula
Caudata
Albanerpetontidae
Albanerpeton sp. : dentaires
Chelonia
Cryptodira
Kallokibotium bajazidi : fragments de carapace
Crocodilia
Eusuchia
cf. *Allodaposuchus precedens* : dents
Dinosauria
Saurischia
Theropoda
Dromaeosauridae indéterminé : dents
Ornithischia
Ornithopoda
Rhabdodon robustus : dents
Hadrosauridae
Telmatosaurus transsylvanicus : moitié distale de fémur, extrémités proximale et distale de tibia, oeufs
Mammalia
Multituberculata indéterminé : incisive

Références
1990 : Grigorescu *et al.* ; 1993 : Grigorescu ; 1999 : Grigorescu *et al.*

- Crimée –

Historique et localisation
Les premiers restes de dinosaure, ont été signalés par Weber, en 1937, dans la région du Mont Besh-Kosh, près de Sébastopol ; ces fossiles ont été étudiés ensuite par Riabinin en 1945.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les ossements proviennent d'un niveau gréseux à *Equipecten meridionalis*.

Age
Zone à *Belemnella casimirovensis* caractéristique du Maastrichtien supérieur (Jeletzky, 1962 ; Brinkmann, 1988).

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé (« *Orthomerus weberi* ») : fémur, tibia, métatarses, phalanges

Références
1937 : Weber ; 1945 : Riabinin ; 1988 : Brinkmann ; 1991 : Buffetaut et Le Loeuff

2b – Les sites d'Europe occidentale

-Allemagne (Bavière)-

Historique et localisation
Le matériel fossile a été découvert en 1994 par Rudy Ely, à Adelholzen, dans des sédiments marins.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
?

Age
Biozone à *Gansserina gansseri*, s'étendant la fin du Campanien supérieur à la base du Maastrichtien supérieur.

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : arc neural de vertèbre caudale antérieure, vertèbre caudale

postérieure, fragment de lame scapulaire, fémur droit, métatarsien IV, phalanges

Références
1994 : Wellnhofer

-Pays-Bas-

Carrière Ankerpoort-Curfs

Historique et localisation
Cette carrière située près de Geulhem, au sud de la région du Limbourg a fourni quelques restes fossiles (récoltés en 1967) qui ont été étudiés par Mulder en 1984. Ces fossiles font partie de la collection De Heer du Muséum Natura Docet (Denekamp) aux Pays-Bas.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation Maastricht (« Meersen Member ») ; ils sont localisés au sein de séries calcaires à grain fin, friables et microporeux (craie).

Age
Zone à *Belemnitella junior* caractéristique du Maastrichtien supérieur (Mulder *et al.*, 1997).

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé (« *Telmatosaurus dolloi* ») : partie distale de fémur, fragment de tibia, extrémité proximale de fibula

Références
1984 : Mulder ; 1997 : Mulder *et al.*

Carrière Ankerpoort-Nekami

Historique et localisation
La carrière est située près de Bemelen, au sud du Limbourg.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent vraisemblablement de la Formation Maastricht (« Nekum Member » ou « Meerssen Member ») constituée d'une série carbonatée (craie).

Age
Zone à *Belemnitella junior* ou *Belemnella casimirovensis* caractéristique du Maastrichtien supérieur (Mulder *et al.*, 1997).

Faune
Crocodylia
Eusuchia
Crocodylidae
Thoracosaurus sp. cf. *T. neocesariensis* : vertèbre cervicale, vertèbres lombaires
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé (« *Orthomerus dolloi* ») : un fragment de dentaire droit

Références
1985 : Buffetaut *et al.* ; 1997 : Mulder ; 1997 : Mulder *et al.*

Carrière Blom

Historique et localisation
Cette carrière est située près de Berg en Terblijt, dans le sud de la région du Limbourg. La pièce récoltée fait partie de la collection Dortangs du Muséum d'Histoire Naturelle de Maastricht.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Le fossile provient de la Formation Maastricht (« Nekum Member ») constituée de craie.

Age
Zone à *Belemnitella junior* du Maastrichtien supérieur (Mulder *et al.*, 1997).

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : dent dentaire (? gauche)

Références
1997 : Mulder *et al.* ; 1998 : Mulder *et al.* ; 1999 : Weishampel *et al.*

Site de Sibbe

Historique et localisation
Situé près de Valkenburg, au sud du Limbourg, ce site n'a fourni qu'un seul reste de vertébré conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Maastricht.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Le fossile provient de la Formation Maastricht (« ? Emael Member ») constituée de craie.

Age
Zone à *Belemnitella junior* du Maastrichtien supérieur (Mulder *et al.*, 1997).

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : dent maxillaire (? droit)

Références
1997 : Mulder *et al.* ; 1999 : Weishampel *et al.*

Saint Pietersberg

Historique et localisation
Cette pièce fossile a été trouvée dans les collections du Muséum de Teylers (Haarlem) et provient certainement d'une collecte effectuée à la fin du 19e siècle près de Saint Pietersberg.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Le fossile provient de la Formation Maastricht constituée de séries carbonatées (craie).

Age
Zone à *Belemnitella junior* du Maastrichtien supérieur (Mulder *et al.*, 1997).

Faune
Dinosauria
? Ornithischia
? Ornithopoda
? Hadrosauridae indéterminé : extrémité distale d'humérus (?droit)

Références
1997 : Mulder *et al.* ; 1999 : Weishampel *et al.*

-Belgique-

Dès le XVIIIe siècle, les craies de la région du Limbourg, ont fourni d'importants restes de reptiles marins (mosasaures et tortues). Il faudra attendre les années 1880 pour que Seeley mentionne des ossements de dinosaures dans cette région.

Localités inconnues

Historique et localisation
Les premiers restes osseux ont été signalés par Seeley et Dollo en 1883 mais ils sont de provenance inconnue ; ensuite Ubaghs, en 1892 décrit deux dents provenant de la même région. Les ossements proviennent vraisemblablement de plusieurs villages belges situés dans la région du Limbourg : Canne, Eben, Sichen, Sussen (Dollo, 1901).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Craie (Formation Maastricht).

Age
Zone à *Belemnitella junior* typique du Maastrichtien supérieur (Mulder *et al.*, 1997).

Faune
Chelonia
Cryptodira
Allopleuron hoffmanni : carapace
Glyptochelone suyckerbuyki : carapace
Platychelone emarginata : carapace
Squamata
Lacertilia
Mosasaure indéterminé : dents
Mosasaurus giganteus : crâne
Plioplatecarpus marshi : squelette incomplet
Crocodylia
Eusuchia
Crocodylidae
Thoracosaurus macrorhynchus : crâne
Dinosauria
Saurischia
Theropoda
Ceratosauroidea
Betasuchus bredai (=*Megalosaurus bredai* Seeley, 1883) : fémur
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae
Orthomerus dolloi : vertèbres caudales, fragments de fémurs, tibia, fragment de métatarse

Références
1831 : Gray ; 1882 : Dollo ; 1883 : Dollo ; 1883 : Seeley ; 1888 : Koken ; 1889 : Dollo ; 1892 : Ubaghs ; 1903 : Dollo ; 1972 : Russell ; 1988 : Brinkmann ; 1992 : Le Loeuff ; 1993 : Moody ; 1997 : Mulder *et al.* ; 1998 : Mulder *et al.*

Carrière Ankerpoort-Marnebel

Historique et localisation
Le premier reste de vertébré provient de la collection de M. Garcet. Il l'a récolté à l'est de la ville d'Eben Emael (Buffetaut *et al.*, 1985). Récemment de nouveaux restes provenant des mêmes environs ont été décrits par Mulder *et al.* (1997, 1998) et Weishampel *et al.* (1999).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation Maastricht (« Gronveld Member, Emael Member, Nekum Member »), constituée de séries carbonatées (craie).

Age
Zone à *Belemnitella junior* du Maastrichtien supérieur.

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé (« *Orthomerus dolloi* ») : dent du maxillaire, extrémité proximale d'ulna, métatarsien III

Références
1985 : Buffetaut *et al.* ; 1997 : Mulder *et al.* ; 1998 : Mulder *et al.* ; 1999 : Weishampel *et al.*

Site de Pach Lowe

Historique et localisation
Le fossile récolté à l'ouest de la ville d'Eben Emael fait partie de la collection de M. Garcet (Buffetaut *et al.*, 1985).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent des craies de la Formation Gulpen ou de la Formation Maastricht.

Age
Zone à *Belemnitella junior* du Maastrichtien supérieur.

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : phalange

Références
1985 : Buffetaut *et al.* ; 1997 : Mulder *et al.* ; 1998 : Mulder *et al.* ; 1999 : Weishampel *et al.*

Carrière CBR-Romontbos

Historique et localisation
Cette carrière est située près de la ville d'Eben Emael (Province de Liège). Le seul reste signalé fait partie de la collection R.W. Dortangs (Weishampel *et al.*, 1999).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation Maastricht («Valkenburg Member»), constituée de séries carbonatées (craie).

Age
Zone à *Belemnitella junior* du Maastrichtien supérieur (Mulder *et al.*, 1997).

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : métatarse III

Références
1997 : Mulder *et al.* ; 1999 : Weishampel *et al.*

-Espagne-

Fontllonga

Historique et localisation
Ce site a été découvert par A. Schulp et R. Schouten (Muséum d'Histoire Naturelle de Maastricht) lors de prospections dans le synclinal d'Ager. Il est situé près de Fontllonga, entre les villages de Camarasa et La Baronia, dans la région de Noguera (Province de Lérida, Catalogne).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
La pièce fossile a été récoltée dans un niveau gréseux très fin de la Formation Tremp.

Age
Le niveau fossilifère est corrélé, par magnétostratigraphie, au Chron C30n, donc au Maastrichtien supérieur (Galbrun *et al.*, 1993 ; Casanovas *et al.*, 1999b).

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : dentaire gauche

Références
1993 : Galbrun *et al.* ; 1999b : Casanovas *et al.* ; 1999 : Pereda Suberbiola

Areny de Noguera

Historique et localisation
Ces sites (nommés Blasi 1, 1b, 2 à 5) ont été découverts par L. Ardévol et F. López Olmedo en 1995, près du village d'Arén, dans le synclinal de Tremp (Pyrénées Centrales, Province de Huesca, Aragon). Le gisement d'Areny de Noguera a été exploité en 1997 et 1998 par une équipe pluridisciplinaire de Lérida, Barcelone et des Universités de Madrid, Saragosse et du Pays-Basque espagnol.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Le site de Blasi 1 est localisé au sommet de la Formation des Sables d'Arén, alors que les autres sites sont situés à la base de la Formation Tremp (Lopez Martinez *et al.*, 2001).

Age
Biozone à *Abathomphalus mayaroensis*, caractéristique du Maastrichtien terminal (Lopez Martinez *et al.*, 2001).

Faune
Osteichthyes
Lepisosteiformes indéterminés : dents, écailles
Amphibia
Amphibia indéterminé
Chelonia
Pleurodira
cf. *Polysternon sp.* : plaques dermiques
Crocodylia
Eusuchia
Eusuchia indéterminé : centrum de vertèbre
Alligatoridae indéterminé
cf. *Acynodon sp.* : dents
Squamata
Lacertilia indéterminé : dents
Dinosauria
Saurischia
Theropoda
Dromaeosauridae indéterminé : dent
Coelurosauridae indéterminé : dent
cf. *Euronychodon sp.* : dents

Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : dents, jugal gauche, fragment de maxillaire gauche, dentaire gauche, surangulaire droit, vertèbres, humérus incomplet, fémur, fragment proximal d'ulna, extrémité distale de tibia, métatarse III, phalange

Références
2001 : Lopez Martinez *et al.*

Serraduy

Historique et localisation
La pièce fossile a été découverte en 1999 par une équipe pluridisciplinaire de Barcelone et des Universités de Saragosse et Madrid, près du village de Serraduy (Province de Huesca, Aragon).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Le niveau fossilifère se situe dans la formation Tremp et est constitué d'argiles et de marnes grises.

Age
Zone à *Abatomphalus mayaroensis*, donc du Maastrichtien terminal (Canudo *et al.*, 1999).

Faune
Dinosauria
Saurischia
Sauropoda
Titanosauridae indéterminé : extrémité proximale de fémur

Références
1999 : Canudo *et al.*

-France-

Haute-Garonne

Montsaunès

Historique et localisation
Découvert au cours d'une excursion de la Société géologique de France et signalé par Hébert en 1862, ce gisement n'a jamais été exploité depuis et renfermait « de nombreux débris osseux de reptiles (...) plésiosaures, des écailles de poissons qu'il a rapportées au genre *Lepidotus*, ... » (Hébert, 1862). Ce gisement était situé à la sortie du village de Montsaunès, au bord de la route joignant le village de Saint-Martory.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles ont été récoltés dans un « niveau terreux alternant avec des argiles » de la Formation des Marnes d'Auzas.

Age
Les Marnes d'Auzas présentent quelques faciès marins renfermant *Hellenocyclina beotica* (Lepicard, 1985) et *Laffiteina mengaudi* (Ségura, 1979 ; Bilotte, 1980 ; Tambareau *et al.*, 1997) typiques du Maastrichtien supérieur (cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : Les sites des Petites-Pyrénées)

Faune
Poissons indéterminés
Reptilia indéterminé

Références
1862 : Hébert ; 1881 : Leymerie ; 1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1997 : Tambareau *et al.*

Marsoulas

Historique et Localisation
Ce gisement signalé par Leymerie en 1868 et renfermant « des vertèbres de crocodiles et des ossements de tortues », a été découvert suite à des sondages pour la recherche de lignite. Ce gisement a été perdu et n'a jamais été exploité depuis. De récentes recherches dans le secteur ont permis la découverte de quelques restes de vertébrés, en 1999. Ce site fossilifère est situé à un peu moins de deux kilomètres à l'ouest du village de Marsoulas.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de niveaux ligniteux renfermant de nombreux débris de coquilles d'huîtres et de charophytes appartenant à la Formation des Marnes d'Auzas (Garumnien pour Leymerie).

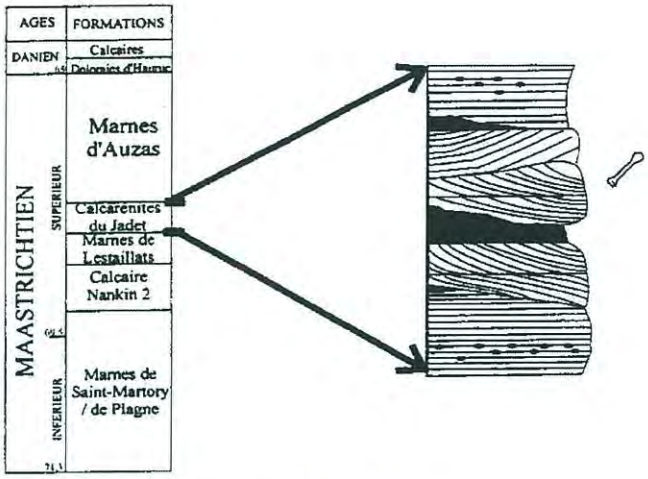
Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Chondrichthyes
« Requins » indéterminés : dents
Osteichthyes
Osteichthyes indéterminés : dents
? Perciformes
? Sparidae indéterminés : dents

Références
1868 : Leymerie ; 1881 : Leymerie ; 1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1997 : Tambareau *et al.*

Le Jadet

Historique et localisation
En France, le premier reste de dinosaure ornithopode clairement attribuable à un Hadrosauridae a été découvert en 1971 dans la carrière du Jadet (environs de Saint-Martory). Il s'agit d'un fragment de dentaire gauche décrit par Paris et Taquet en 1973. Ce gisement est situé à 4 km à l'ouest du village de Saint-Martory, sur la rive gauche de la Garonne au cœur de l'anticlinal de Saint-Martory.



Légendes :

Calcarénites ocres à stratification oblic

Argiles versicolores

Galets mous

Restes de vertébrés

Coupe du Jadet (d'après Lepicard, 1985)

Provenance stratigraphique et sédimentologie

Les fossiles proviennent de la Formation des Calcarénites du Jadet situées au toit du Calcaire Nankin s. st. (Calcaire Nankin 2 = Calcaire à *Ananchytes* des auteurs) ; il s'agit de calcarénites sableuses colorées en ocre associées à des galets mous argileux.

Age

La formation sous-jacente au Calcaire Nankin 2 (les Marnes de Saint-Martory) a livré une association de nannoflore à *Arkhangelskiella cymbiformis*, *Cribocorona gallica* et *Lithraphidites quadratus* (Lepicard, 1985) typique du Maastrichtien supérieur. La formation du Calcaire Nankin 2 renferme elle même des associations typique du Maastrichtien : *Orbitoides apiculata*, *Lepidorbotoides socialis*, *Omphalocyclus macroporus*, *Siderolites calcitrapoides*, *Siderolites denticulatus* (cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »).

Faune

Osteichthyes

Enchodontidae

Enchodus cf. *faujasi* : fragment de dentaire

Crocodylia

Eusuchia indéterminés : vertèbre

Dinosauria

Ornithischia

Ornithopoda

Hadrosauridae indéterminé [= *Telmatosaurus transsylvanicus* (Paris et Taquet, 1973)] : fragment de dentaire gauche

Références

1973 : Paris et Taquet ; 1985 : Lepicard ; 1991a : Le Loeuff ; 1995 : Breton *et al.* ; 1995 : Buffetaut et Cavin

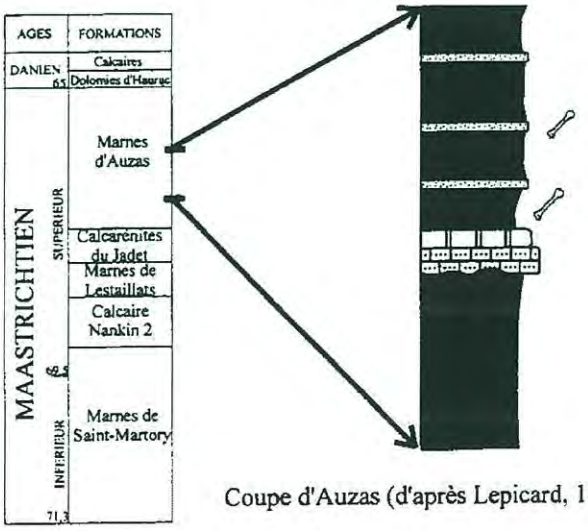
Auzas

Historique et localisation

Le site d'Auzas a été signalé dès 1881 par Alexandre Leymerie puis plus tard par B. Lepicard (1985) qui note la présence de rares fragments osseux. Des prospections organisées par le Musée des Dinosaures d'Espéraza, au nord-est du village d'Auzas, nous ont livré de nouveaux restes de vertébrés.

Provenance stratigraphique et sédimentologie

Les fossiles proviennent de la Formation des Marnes d'Auzas ; ils ont été récoltés dans des marnes grises à



Légendes :

Calcaire bioclastique

Grès

Calcaire lithographique

Argiles et marnes

Restes de vertébrés

Coupe d'Auzas (d'après Lepicard, 1985)

vertes contenant des rudistes et des cyrènes.
Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Crocodylia
Crocodylia indéterminé : dent
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : extrémité proximale d'humérus, extrémité distale de fémur

Références
1881 : Leymerie ; 1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1982 : Freytet et Plaziat ; 1985 : Lepicard ; 1991 : Bilotte ; 1994a : Le Loeuff *et al.* ; 1997 : Tambareau *et al.*

Tricouté 1 (MA 1)

Historique et localisation
Ce site a été découvert en 1994 par E. Gheerbrant et C. Abrial (Université de Paris VI), alors qu'ils prospectaient à la recherche de micro-mammifères. Il est situé sur la rive gauche de la Garonne, au cœur de l'anticlinal d'Aurignac, à 1,5 km au sud-ouest du village de Marignac-Laspeyres.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation des Marnes d'Auzas ; il s'agit de niveaux fossiles lenticulaires correspondant à des grès à ciment calcaire et des marno-calcaires riches en intraclastes et clastes grossiers (Gheerbrant *et al.*, 1997).

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Osteichthyes
Osteichthyes indéterminés : dents
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents
Squamata
? Amphisbenia indéterminé : vertèbre
Dinosauria
Saurischia
Theropoda indéterminé : dent
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : dents

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1997 : Tambareau *et al.* ; 1997 : Gheerbrant *et al.*

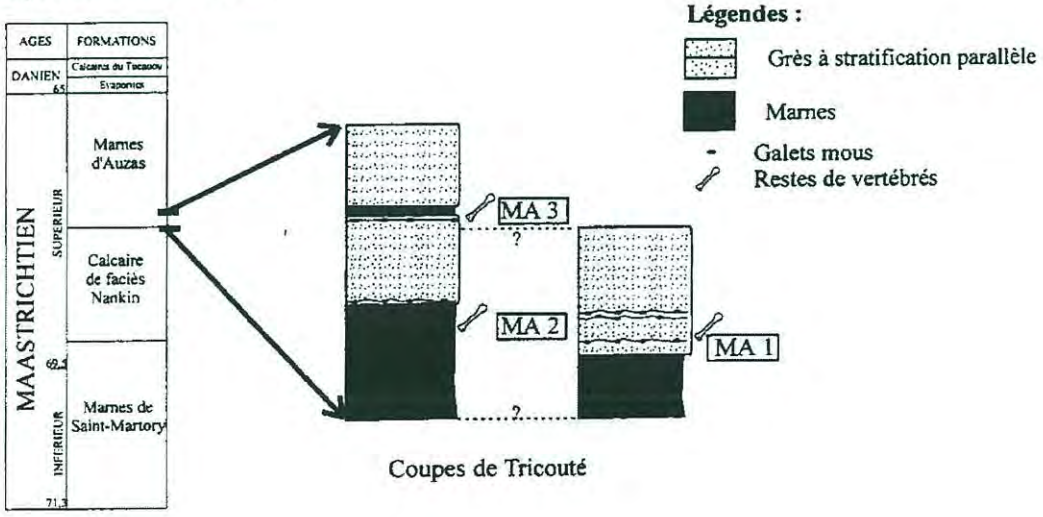
Tricouté 2 (MA 2)

Historique et localisation
Le site de Tricouté 2 a également été découvert en 1994 par E. Gheerbrant et C. Abrial (Université de Paris VI) en même temps que le précédent. Signalé par Le Loeuff *et al.* (1994a) sous le nom de Marignac-Laspeyres, il est situé à 1,5 km au sud-ouest de ce village (Anticlinal d'Aurignac).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles ont été trouvés dans la Formation des Marnes d'Auzas ; il s'agit de marnes vertes surmontées d'un épais banc gréseux, dont la base érosive et les galets mous témoignent de leur chenalisation (Voir coupe ci-dessous).

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : dents, vertèbres caudales, tibias, métatarsien



Coupes de Tricouté

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1994a : Le Loeuff *et al.* ; 1997 : Tambareau *et al.* ; 1997 : Gheerbrant *et al.*

Tricouté 3 (MA 3)

Historique et localisation
Le site de Tricouté 3 a été découvert en 1999 par l'équipe du Musée des Dinosaures, il est situé à 1,5 km au sud-ouest du village de Marignac-Laspeyres (Anticlinal d'Aurignac), à quelques mètres au-dessus de Tricouté 2.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation des Marnes d'Auzas ; il s'agit, ici, d'un niveau lenticulaire marno-gréseux, très riche en restes de végétaux, localisé au sein d'un épais banc gréseux de 4m (Voir coupe ci-dessus).

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Crocodylia
Crocodylia indéterminé : dent
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae
Lambeosaurinae
? *Pararhabdodon sp.* : maxillaires, carré, surangulaire, dents, côtes, scapula, plaque sternale, humérus, pubis

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1997 : Tambareau *et al.*

Lestaillats 1

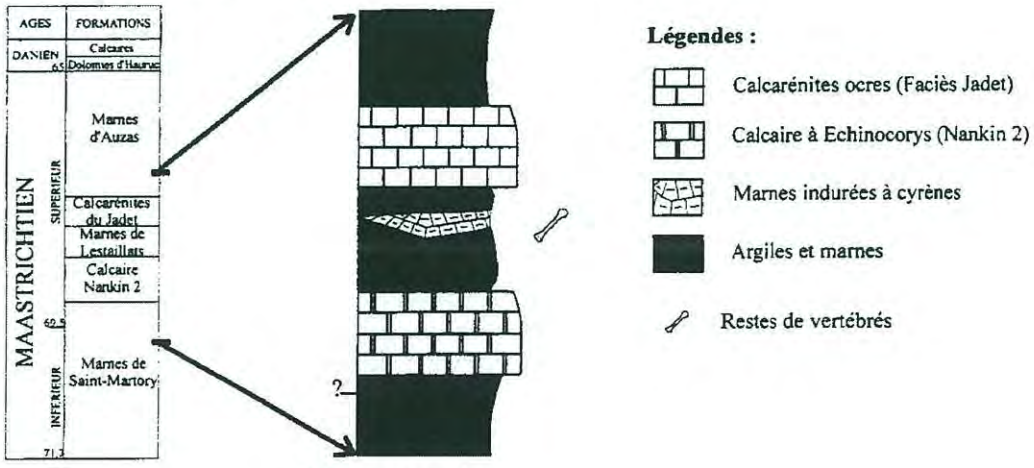
Historique et localisation
Ce gisement, découvert en 1993, a fait l'objet d'une campagne de fouille en 1994 et 1997 par l'équipe du Musée des Dinoaures d'Espéraza. Il est localisé sur la commune de Mauran, à 3 km au sud-ouest de ce village, sur la rive droite de la Garonne. Il est situé dans une ancienne carrière des cimenteries Lafarge.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les marnes de Lestaillats se superposent au Calcaire nankin *s. st.* (Calcaire Nankin 2) et sont surmontées de calcarénites ocres de faciès Jadet ; les fossiles de vertébrés se trouvent dans des marnes grises à noires, fortement bioturbées, plus ou moins indurées à cyrènes et à lignites.

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Chondrichthyes
« Requins » indéterminés : dents
Osteichthyes
Lepisosteidae indéterminés : écailles
Phyllodontidae indéterminés : dents
? Sparidae indéterminés : dents
Chelonia
Pleurodira indéterminés : plaques dermiques
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents
Dinosauria
Saurischia
Theropoda indéterminé : dent
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : dents, fragment dentaire, squamosal, vertèbres dorsales, vertèbres caudales antérieures, côtes, scapula, pubis, ischions
Ankylosauria
Nodosauridae indéterminés : ostéodermes

Références
1979 : Massieux *et al.* ; 1983 : Bilotte *et al.* ; 1985 : Lepicard ; 1991 : Bilotte ; 1997 : Gheerbrant *et al.*



Coupe de Lestaillats

Lestaillats 2

Historique et localisation
Ce gisement, découvert en 1994, est localisé sur la commune de Mauran, à 3 km au sud-ouest de ce village, sur la rive droite de la Garonne. Il est situé dans une ancienne carrière des cimenteries Lafarge à 300 m du site précédent.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les marnes de Lestaillats se superposent au Calcaire nankin *s. st.* (Calcaire Nankin 2) et sont surmontées de calcarénites ocres de faciès Jadet ; les fossiles de vertébrés se trouvent dans des marnes grises à noires, fortement bioturbées, plus ou moins indurées à cyrènes et à lignites (Voir coupe ci-dessus).

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Chondrichthyes
« Requins » indéterminés : dents
Osteichthyes
Phyllodontidae indéterminés : dents
Phyllodontinae indéterminé : pavé dentaire
? Sparidae indéterminés : dents
Chelonia
Pleurodira indéterminés : plaques dermiques
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : extrémité proximale de fémur

Références
1979 : Massieux *et al.* ; 1983 : Bilotte *et al.* ; 1985 : Lepicard ; 1991 : Bilotte ; 1999 : Laurent *et al.*

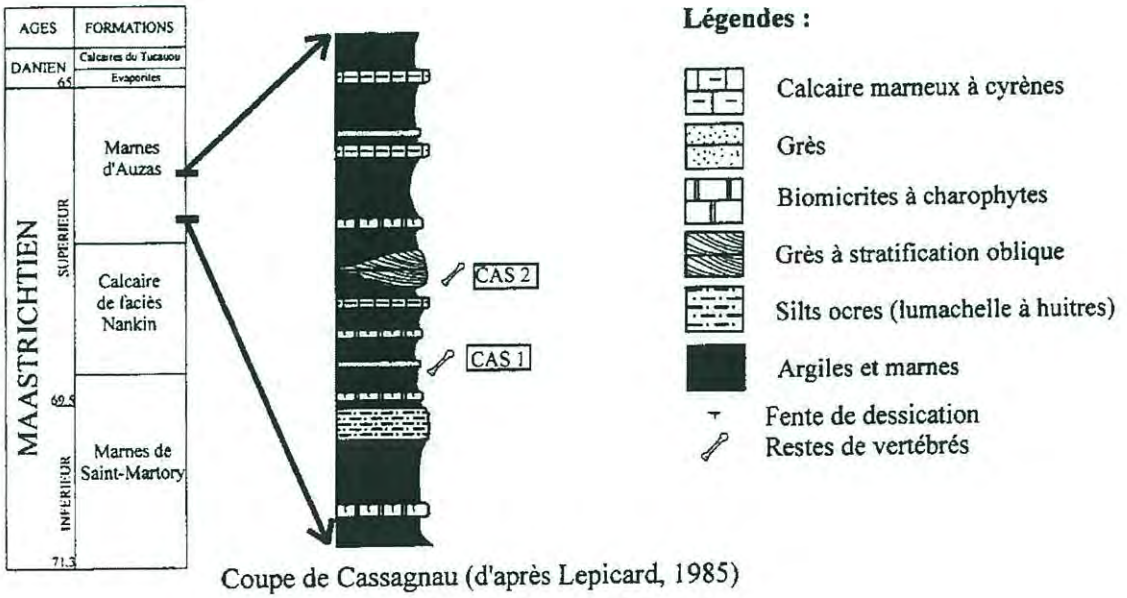
Cassagnau 1

Historique et localisation
La coupe de Cassagnau a été étudiée par Lepicard (1985) sans toutefois mentionner la présence de restes de vertébrés. Le gisement nous a été signalé par F. Ségura en 1997 ; il est situé dans le talus du chemin d'accès occidental des carrières Lafarge, dans l'anticlinal d'Aurignac, à 2 km au sud-ouest du village de Marignac-Laspeyres.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation des Marnes d'Auzas ; ils sont situés dans des marnes grises renfermant de nombreuses Charophytes, au-dessous d'un petit niveau gréseux qui montre des alignements de galets mous.

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Osteichthyes
Lepisosteidae indéterminés : écailles, vertèbres
cf. *Lepisosteus* ? : dents
Phyllodontidae indéterminés : dents
? Sparidae indéterminés : dents
Amphibia
Caudata
Albanerpetontidae indéterminé : dentaires
Testudines
Pleurodira indéterminés : plaques dermiques, éléments des ceintures et membres
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents, humérus, ostéodermes
Eusuchia indéterminés : vertèbres
Crocodylidae
Thoracosaurus neocesariensis : crâne, dents, ostéodermes
Alligatoroidea



Coupe de Cassagnau (d'après Lepicard, 1985)

? *Musturzabalsuchus sp.* : dents
Squamata
Lacertilia indéterminé : dentaire
Dinosauria
Saurischia
Theropoda indéterminés : dents, ?griffe
Sauropoda
Titanosauridae indéterminé : dent
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : dents, fragment de dentaire, vertèbres caudales, ischion, phalanges
Aves
? Enantiornithe indéterminé : scapula

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1997 : Tambareau *et al.* ; 2000 : Laurent *et al.*

Cassagnau 2

Historique et localisation
Ce gisement a été trouvé après prospection par l'équipe du Musée des Dinosaures d'Espéraza. Localisé dans le talus du chemin d'accès occidental des carrières Lafarge, dans l'anticlinal d'Aurignac (à 2 km au sud-ouest du village de Marignac-Laspeyres), il est éloigné verticalement du précédent (Cassagnau 1) de moins de 15 mètres.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation des Marnes d'Auzas. Les niveaux fossilifères sont lenticulaires ; ce sont des grès à ciment calcaire riches en intraclastes et clastes grossiers alternant avec des marnes limoneuses (Voir coupe ci-dessus).

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Osteichthyes
Lepisosteidae indéterminés : écailles, vertèbres
cf. *Lepisosteus* ? : dents
Chelonia
Pleurodira
Pleurodira indéterminés : plaques dermiques
Bothremydidae
Elochelys convenarum sp. nov. : carapace quasi-complète
? *Foxemys sp.* : épiplastron + entoplastron
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents, articulaire + surangulaire, chevron, scapulas, ostéodermes
Eusuchia
Eusuchia indéterminés : vertèbres
Crocodylidae
Thoracosaurus neocesariensis : dents, vertèbres, ostéodermes
Alligatoroidea
? *Musturzabalsuchus sp.* : dents
Squamata
Lacertilia
Varanoidea indéterminé : vertèbre
Dinosauria
Saurischia
Theropoda indéterminés : dents
Sauropoda
Titanosauridae indéterminés : dents, métacarpien
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : prédentaire, dentaire, dents, vertèbres cervicales, vertèbres caudales, côtes, chevron, humérus, pubis, fémurs, tibias, fibulas, métatarsiens, phalanges

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1997 : Tambareau *et al.*

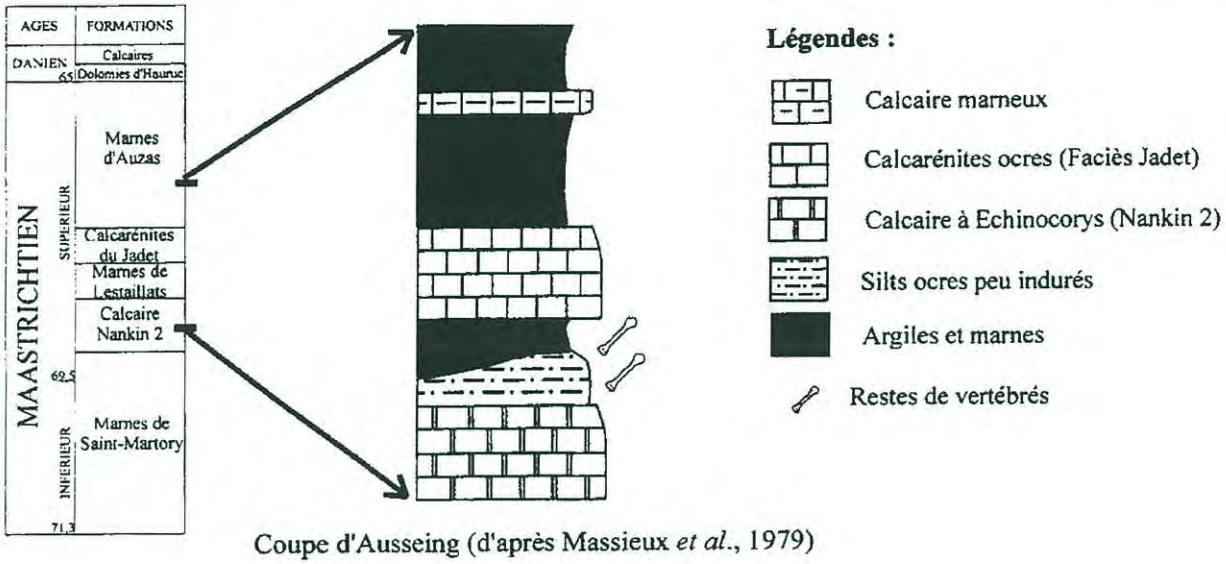
Ausseing

Historique et localisation
Ce gisement a été découvert en 1997, par R. Chance, lors d'un sondage pour la recherche d'eau sur la propriété de A. Soum. Il est situé dans l'anticlinal de Plagne, sur la rive droite de la Garonne, à 1,5 km à l'est du village d'Ausseing, non loin de la ferme de Pentecôte.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent du Groupe d'Ausseing réunissant de bas en haut : le Calcaire Nankin 2, les Marnes de Lestaillats et les Calcarénites du Jadet. Les restes fossilisés ont été trouvés dans des faciès proches des Marnes de Lestaillats comprenant une alternance de marnes grises à poupées calcaires, de sables jaunes riches en matière organique et de marnes grises plus indurées à cyrènes.

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Osteichthyes
Osteichthyes indéterminés : vertèbres
Lepisosteidae indéterminés : écailles, vertèbres
cf. *Lepisosteus* ? : dents
cf. *Atractosteus* ? : dents
Phyllodontidae indéterminés : dents
? Amiidae indéterminés : plaques dentaires, vertèbres
? Palaeolabridae
cf. *Palaeolabrus* ? : plaques dentaires
? Sparidae indéterminés : dents
Amphibia
Caudata
Albanerpetontidae indéterminés : dentaires



Coupe d'Ausseing (d'après Massieux *et al.*, 1979)

Chelonia
Pleurodira
Pleurodira indéterminés : plaques dermiques, éléments des ceintures et des membres, scapuloprocoracoïde, épiplastron, hyoplastron, xiphiplastrons
Bothremydidae
? *Foxemys sp.* : entoplastron
Cryptodira
Solemydidae
? *Solemys sp.* : plaques dermiques
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents, ostéodermes
Eusuchia
Alligatoroidea
? *Musturzabalsuchus sp.* : dents
Alligatoridae
Acynodon cf. *iberoccitanus* : dents
Dinosauria
Saurischia
Sauropoda
Titanosauridae indéterminé : tibia
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : dentaire, dents, côte, ischions, fémurs, tibias, fibula, métatarsiens, phalange

Références
1985 : Lepicard

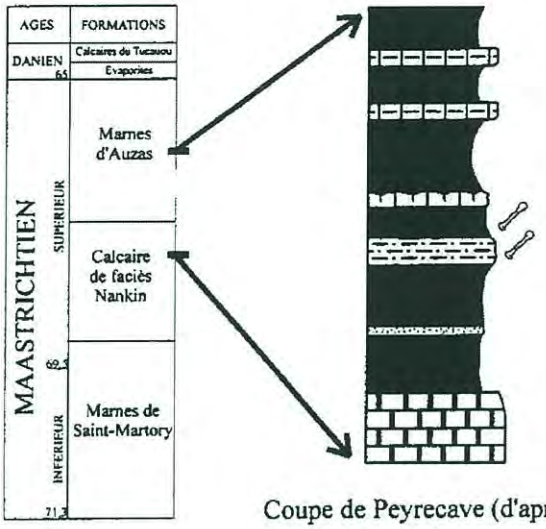
Peyrecave

Historique et localisation
La coupe de Peyrecave a été décrite par Lepicard (1985), puis par Babinot et Tambareau (1986) et deux campagnes de fouilles ont été menées en 1992 et 1994 par une équipe de l'Université de Paris VI (Gheerbrant *et al.*, 1997). Le gisement est localisé au sein de l'anticlinal d'Aurignac, à 2,5 km au sud-ouest du village d'Alan.

Provenance stratigraphique et localisation
Les fossiles proviennent de la Formation des Marnes d'Auzas. Ils ont été trouvés dans des marnes grises à rousses renfermant de nombreux débris végétaux charbonneux et coquilles d'huîtres.

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Chondrichtyes
« Requin »
cf. *Palaeogaleus* : dent
Batoidea
cf. *Rhinobatos* : dents
cf. *Rhombodus* : dents
cf. *Coupatezia* : dent
Osteichthyes
Osteichthyes indéterminés : dents
Amphibia
? Urodela
Urodela indéterminé
Anoura
Anoura indéterminé
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents
Squamata
lacertilia
cf. Teiidae indéterminé: dent



Légendes :

- Calcaire marneux à cyrènes
- Biomicrites
- Silts ocres (lumachelle à huitres)
- Calcaire Nankin 2
- Argiles et marnes
- Fente de dessication
- Restes de vertébrés

Coupe de Peyrecave (d'après Babinot et Tambareau, 1986)

Dinosauria
Saurischia
Theropoda indéterminé : dent
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : dents
Mammalia
Theria indéterminés : dents

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1986 : Babinot et Tambareau ; 1997 : Tambareau *et al.* ; 1997 : Gheerbrant *et al.*

Saint-Loup

Historique et localisation
Le fossile découvert par P. Jauzac provient d'une carrière de marnes, située entre les villages de Saint-Loup et de Nizan, à une dizaine de kilomètres de Boulogne-sur-Gesse (Anticlinal de Blajan-Bazordan).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
La pièce fossile a été trouvée dans la Formation des Marnes bleues de Saint-Loup, montrant une alternance de marnes finement litées et de bancs marno-calcaires noduleux.

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Osteichthyes
Salmoniforme
Pyrenichthys jauzaci : squelette quasi-complet

Références
1985 : Gayet et Lepicard

-Ariège-

Mérigon 1

Historique et localisation
Dès 1863 J. Cabibel signale la présence de quelques restes de vertébrés fossiles près du village de Mérigon (lettre à l'Abbé Pouech, collection du collège Jean XXIII, Pamiers). Il faudra attendre 1979 pour que des ossements fossiles soient de nouveau mentionnés sur la commune (Ségura, 1979). Le gisement de Mérigon 1 est situé au-dessus du village du même nom, sur la rive droite du Volp, à 5 km au sud de Sainte-Croix-Volvestre et s'ouvre dans l'anticlinal de Montfa.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles, localisés au toit de la Formation des Marnes d'Auzas, se situent à la base d'un grès très grossier quartzeux à petits graviers siliceux, galets mous et débris de végétaux, le tout au-dessus d'un interlit marneux.

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Chelonia
Pleurodira indéterminés : plaques dermiques
Crocodylia
Crocodylia indéterminé : dent
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : dentaire, dent
Pterosauria
Pterodactyloidea
Azhdarchidae indéterminé : vertèbre cervicale

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1997 : Tambareau *et al.* ; 1997b : Buffetaut *et al.*

Mérigon 2

Historique et localisation
A la recherche de la limite K-T, Rocchia *et al.* (1989) signalent la présence de dents de *Pycnodus* à la sortie de Mérigon, le long de la départementale 15.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Le niveau fossilifère est situé au sommet de la Formation des Marnes d'Auzas ; il s'agit d'un mince lit d'argile ligniteuse.

Age
(cf. Chapitre I, Paragraphe 4 : « Les sites des Petites-Pyrénées »)

Faune
Osteichthyes
Picnodontiforme
cf. *Pycnodus* : dents

Références
1979 : Ségura ; 1980 : Bilotte ; 1985 : Lepicard ; 1989 : Rocchia *et al.* ; 1997 : Tambareau *et al.*

2c – Les sites d'âge incertain mais attribués au Maastrichtien supérieur

Ces gisements du domaine Ibéro-armoricain, sont composés d'une faune dominée par les hadrosaures et sont probablement d'âge Maastrichtien supérieur. Toutefois les marqueurs biochronologiques de ces niveaux continentaux sont le plus souvent les charophytes, lesquels semblent, à l'heure actuelle, d'après la zonation standard établie par Riveline *et al.* (1996), peu fiables car en contradiction avec les données mises en évidence par divers groupes de microfossiles (foraminifères benthiques et nannoplancton) retrouvés associés à ces flores en de nombreux endroits du domaine Aquitaine-Pyrénées (Bilotte *et al.*, 1983 ; Tambareau *et al.*, 1997 ; Ullastre et Masriera, 1998).

-Espagne-

Sant Romà d'Abella (Isona)

Historique et localisation
Ce gisement situé près d'Isona, dans le Bassin de Tremp (Province de Lérida, Catalogne), a été découvert en 1984 par l'équipe de l'Institut de Paléontologie de Sabadell (Barcelone).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles sont localisés dans des niveaux gréseux de la Formation Tremp.

? Age
Présence de *Peckichara sertulata* (Feist et Colombo, 1983) corrélé, d'après Lopez Martinez *et al.* (2001), au Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur d'après la zonation de Riveline *et al.* (1996).

Faune
Crocodylia
Eusuchia
Alligatoridae indéterminés : dents, vertèbres, ostéodermes.
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae
Lambeosaurinae
Pararhabdodon isonensis [= « aff. *Rhabdodon* (Casanovas *et al.*, 1987) » ; « *Pararhabdodon isonense n.gen.n.sp.* (Casanovas *et al.*, 1993)»] : deux maxillaires, dentaire, vertèbres cervicales, vertèbres dorsales, sacrum, fragment d'ischion, fragments de côtes, humérus droit, fragment proximal d'ulna gauche

Références
1983 : Feist et Colombo ; 1987 : Casanovas *et al.* ; 1993 : Casanovas *et al.* ; 1999a : Casanovas *et al.* ; 2001 : Lopez Martinez *et al.*

Vilamitjana (« Els Nerets »)

Historique et localisation
Les gisements du Bassin de Tremp (Province de Lérida, Catalogne) sont connus depuis 1953 grâce au paléontologue allemand Walter Kühne. Il faudra ensuite attendre 1956 pour que les paléontologues A. F. de Lapparent et E. Aguirre prospectent de nouveau la région et signalent des restes de dinosaures. L'exploitation systématique du gisement Els Nerets a commencé en 1984 par l'Institut de Paléontologie de Sabadell.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Formation Tremp.

? Age
Biozone à *Gansserina gansseri* caractéristique du Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur (Lopez Martinez *et al.*, 2001).

Faune
Crocodylia
Eusuchia
Alligatoridae indéterminés : dents, vertèbres, ostéodermes
Dinosauria
Saurischia
Theropoda
? Megalosauridae indéterminé : radius
Sauropoda
Titanosauridae
? cf. *Hypselosaurus sp.* : centra de vertèbres caudales antérieures
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae

? cf. *Orthomerus sp.* : vertèbres caudales, extrémité distale de fémur droit, fémur droit

Références
1956 : Lapparent et Aguirre ; 1960 : Bataller ; 1985 : Casanovas *et al.* ; 1986 : Buscalioni *et al.* ; 1987 : Casanovas *et al.* ; 1988 : Casanovas *et al.* ; 2001 : Lopez Martinez *et al.*

Moró

Historique et localisation
Le matériel fossile a été recueilli par B. Krebs en 1964 et décrit en 1984 et 1988 par W. Brinkmann de l'Université de Berlin. Les fossiles ont été trouvés près du village de Moró, au sud de Tremp (Province de Lérida, Catalogne).

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent vraisemblablement de la Formation Tremp.

? Age
Niveau à *Septorella* corrélé, d'après Lopez Martinez *et al.* (2001), au Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur d'après la zonation de Riveline *et al.* (1996).

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : fragment de dentaire, ischions.

Références
1984 : Brinkmann ; 1988 : Brinkmann ; 2001 : Lopez Martinez *et al.*

Abella de la Conca

Historique et localisation
?

Provenance stratigraphique et sédimentologie
?

? Age
Formation Tremp, Maastrichtien (Ardévol *et al.*, 1995)

Faune
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : fémur

Références
1992 : Casanovas ; 1995 : Ardévol *et al.*

La Solana (Carlet)

Historique et localisation
Ce gisement est situé près du village de Carlet, dans la région de Tous, à 40 km au sud-ouest de Valence.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Formation des Calcaires et Marnes de la Sierra Perenchiza ; les ossements ont été récoltés dans des couches alternant grès, marnes et argiles sombres.

Age
Campano-Maastrichtien d'après la carte géologique (Gutiérrez *et al.*, 1984). Peut-être Maastrichtien supérieur d'après la flore de charophytes (J. Company, comm. pers.).

Faune
Osteichthyes
Osteichthyes indéterminés : écailles
Chelonia
Chelonia indéterminé : fragments d'os
Amphibia
Amphibia indéterminé
Crocodylia
Crocodylia indéterminé : dents
Dinosauria
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminé : dentaire gauche, dent dentaire, dent maxillaire, fragments de côtes, extrémité proximale d'un humérus gauche, fragment de diaphyse de fémur droit
Pterosauria
Azhdarchidae indéterminés : fragments de vertèbres cervicales, fragments d'os longs

Références
1984 : Gutiérrez *et al.* ; 1998 : Company *et al.*

-France-

Aude

Le Bexen

Historique et localisation
Le gisement du Bexen, découvert dans les années 80 par R. Rocchia lors de prospections en quête de la limite K-T (Rocchia *et al.*, 1989), est localisé sur la commune de Fontjoncouse (Corbières orientales), à une quinzaine de kilomètres au sud de Lézignan-Corbières.

Provenance stratigraphique et sédimentologie
Les fossiles proviennent de la Formation des Marnes rouges de Roquelongue (Bilotte et Duranthon, 1985) ; ces marnes rouges sont situées au-dessus d'un gros banc à cyanophycées.

Age
Probablement du Maastrichtien supérieur (Rognacien supérieur provençal) sur la présence du charophyte *Septorella ultima* (Rocchia *et al.*, 1989 ; Massieux *et al.*, 1979) et si l'on ne tient pas compte de la zonation établie par Riveline *et al.* (1996).

Faune
Chelonia
Pleurodira indéterminé : fragment de ceinture scapulaire
Cryptodira
? *Solemys sp.* : plaque dermique
Crocodylia
Crocodylia indéterminés : dents, squamosal, humérus, ostéodermes
Eusuchia indéterminés : vertèbres
Dinosauria
Saurischia
Theropoda
Dromaeosauridae indéterminés : vertèbres dorsales
Ornithischia
Ornithopoda
Hadrosauridae indéterminés : maxillaire, dentaires, dents, centra de vertèbres cervicales, vertèbres sacrées, centra de vertèbres caudales, humérus, fragments de fémurs, tibias

Pterosauria
Pterosauria indéterminés : fragments d'os longs

Références
1979 : Massieux *et al.* ; 1985 : Bilotte et Duranthon ; 1989 : Rocchia *et al.* ; 1991a : Le Loeuff ; 1993 : Le Loeuff *et al.* ; 1994a : Le Loeuff *et al.* ; 1994b : Buffetaut *et al.* ; 1996 : Le Loeuff et Buffetaut ; 1997 : Laurent *et al.* ; 1997c : Buffetaut *et al.*

Ariège

Signalons également de nombreux gisements dans la région du Mas d'Azil (Ariège, France) dont certains, d'âge probablement Maastrichtien supérieur, exploités par La Société Paléontologique du Plantaurel, ont fournis de nombreux restes de tortues, crocodiles et dinosaures (théropodes, sauropodes et ornithopodes). L'étude de ce matériel ne sera pas traitée dans ce mémoire.

3 – Définition et zonation du Maastrichtien

Le stratotype du Maastrichtien a été défini en 1849 par Dumont, dans le Limbourg méridional néerlandais, sur une falaise de la rive occidentale de la Meuse. L'ensemble des formations maastrichtiennes affleurent actuellement au niveau de nombreuses carrières où des restes de vertébrés fossiles sont régulièrement trouvés.

3a – Le Maastrichtien stratotypique

Lithostratigraphie

Originellement Dumont définit le Maastrichtien stratotypique sur des critères lithostratigraphiques avec à la base un niveau de glauconie sableuse surmonté par des faciès tuffoïdes. Les craies sous-jacentes sont assimilées au Sénonien.

Les travaux de Felder (1975 ; **Fig. 1**) ont permis de diviser la série du Maastrichtien en deux formations, constituées elles-mêmes de plusieurs membres :
- La Formation de Gulpen (Campanien supérieur à Maastrichtien supérieur)
  - La craie blanche (Membre de Zeven Wegen, CR3b) attribuée au Campanien supérieur
  - La craie grise (Membre de Vylen, CR3b) attribuée au Maastrichtien

  Entre ces deux membres existe parfois une série intermédiaire absente dans la plupart des affleurements du Limbourg, c'est la craie glauconieuse (Membre de Beutenaken, CR3b) attribuée au Maastrichtien inférieur par Robaszynski *et al.*, 1983.
  - La craie tigrée (Membre de Lixhe, CR3c) constituée de calcarénites blanches.
  - La craie grossière (Membre de Lanaye, CR4) constituée de biocalcarénites blanc-jaunâtre contenant de nombreux lits silexifères et limitée au sommet par l'horizon de « Lichtenberg » (Ma) composé d'une fine couche riche en coprolithes d'invertébrés qui sert de repère lithologique à l'échelle régionale.
- La Formation de Maastricht (Maastrichtien supérieur ou Maastrichtien sensu Dumont)
  - Les calcarénites de Valkenburg, de Gronsveld, de Schiepersberg et d'Emael (Mb) constituées de tuffeaux jaune-rosâtre à grains fins.
  - Les calcarénites de Nekum (Mc), sont des calcarénites blanches à grains fins, progressivement jaunâtres vers le sommet et dont la base est limitée par un banc à scaphopodes (horizon de « Laumont »).
  - Les calcarénites de Meerssen (Md), il s'agit de calcarénites blanches, parfois à polypiers, présentant des passées plus grossières de calcirudites. Cette série est limitée à la base et au sommet par un « hard-ground » (horizons de « Caster » et de « Vroenhoven »).

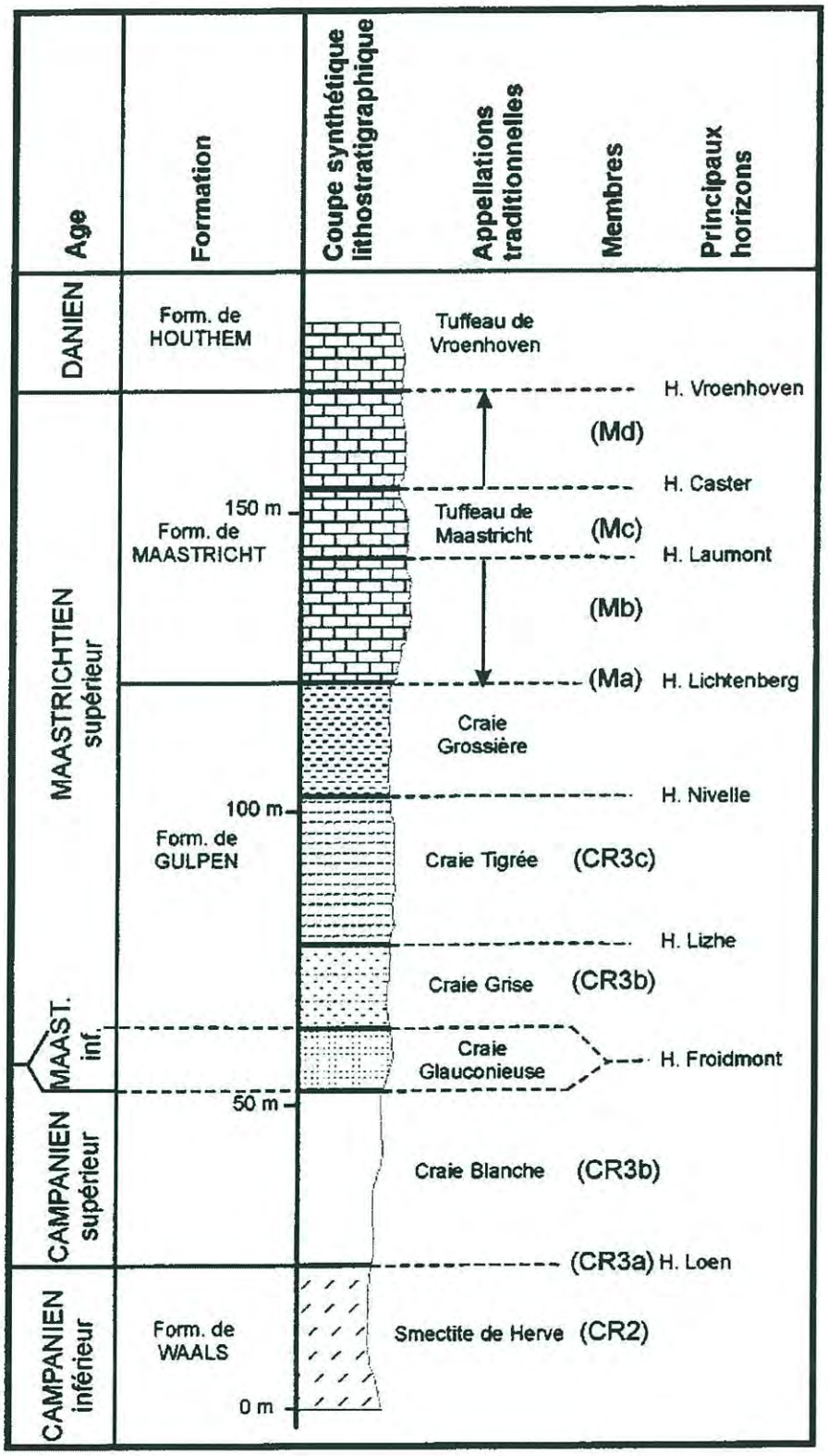


Fig. 1 : Coupe synthétique lithostratigraphique de la série du Limbourg (région type du Maastrichtien) d'après Felder (1975)

Biostratigaphie

- **Céphalopodes**

Suite à de nombreux travaux biostratigraphiques, le Maastrichtien au sens large a été étendu vers le bas et Leriche (1927) limite la base de l'étage par l'apparition de *Scaphites constrictus*. La rareté des ammonites ne permet pas de corrélations aisées et le cas de trois d'entre elles est examiné par Villain (1977). C'est surtout à partir de l'étude des Belemnites par Jeletsky (1951) que la plupart des biostratigraphes s'accordent dans la conception d'un Maastrichtien au sens large débutant par la première apparition de *Belemnella lanceolata*. Le Maastrichtien supérieur est quant à lui, marqué par la première apparition de *Belemnitella junior* et comprend également la zone à *Belemnella casimirovensis*.

- **Foraminifères planctoniques**

Les foraminifères planctoniques sont très rares et peu diversifiés au Limbourg, néanmoins la présence de certaines espèces, dont la répartition est connue dans le domaine téthysien, permet des corrélations. Pour Bellier et Villain (1975) l'apparition, au sein de la craie grise, de *G. contusa contusa* et de formes intermédiaires entre *G. arca rugosa* et *G. falsostuerti* indique le début du Maastrichtien. De plus la craie gossière CR3c, montre l'apparition de *G.* cf. *lugeoni* et *Rugotruncana*? cf. *gansseri* typiques du Maastrichtien supérieur (Lepicard, 1985).

- **Nannoplancton**

Dans sa région stratotypique, le Maastrichtien a été découpé en quatre biozones (Lambert, 1981) qui sont dans l'ordre stratigraphique :

- la zone à *Lithraphidites prequadratus* regroupant la Craie grise (CR3b) et la Craie tigrée (CR3c)
- la zone à *L. quadratus* correspondant à la Craie grossière (CR4)
- la zone à *Tetralithus sp.* regroupant les Calcarénites Mb et Mc
- la zone à *Micula mura* correspondant aux Calcarénites Md.

Les deux dernières zones (*Tetralithus sp.* et *Micula mura*) correspondent au Maastrichtien au sens de Dumont.

- **Foraminifères benthiques**

Des essais de répartition ont été tentés (Hofker, 1966 ; Villain, 1974) et ont montré que l'apparition des grands foraminifères benthiques coïncide avec les changements des faciès tuffoïdes. Ces formes benthiques, *Orbitoides apiculata, Lepidorbitoides minor, Omphalocyclus macroporus, Hellenocyclina beotica* et *Siderolites calcitrapoides*, apparaissent successivement à partir du Mb final (Villain, 1977).

3b – Biochronostratigraphies et zonations recommandés du Maastrichtien

Le cadre présenté ci-après reproduit les principaux éléments des zonations standard de la charte 5 de De Graciansky *et al.*, 1998, pour le Maastrichtien (**Fig. 2**).

- **Céphalopodes**

Dans la zonation standard du Nord de l'Europe à partir des ammonites, le Maastrichtien est divisé en deux biozones : une zone à *neubergicus/tridens* ? pour le Maastrichtien inférieur et une zone à *gollevillensis* pour le Maastrichtien inférieur ; le Sud de l'Europe quant à lui est divisé en trois biozones : une zone à *neubergicus/tridens?/epiplectus* pour le Maastrichtien inférieur et une zone à *fresvillensis*, ainsi qu'à *terminus* pour le Maastrichtien supérieur (Thierry *et al.*, 1998).

A partir des belemnites, dans la zonation standard du nord-ouest de l'Europe, le Maastrichtien est divisé en 4 biozones : deux pour le Maastrichtien inférieur correspondant aux zones à *B. lanceolata* et *B. occidentalis*, et deux pour le Maastrichtien supérieur correspondant aux zones à *B. junior* et *B. casimirovensis* (Combemorel et Christensen, 1998).

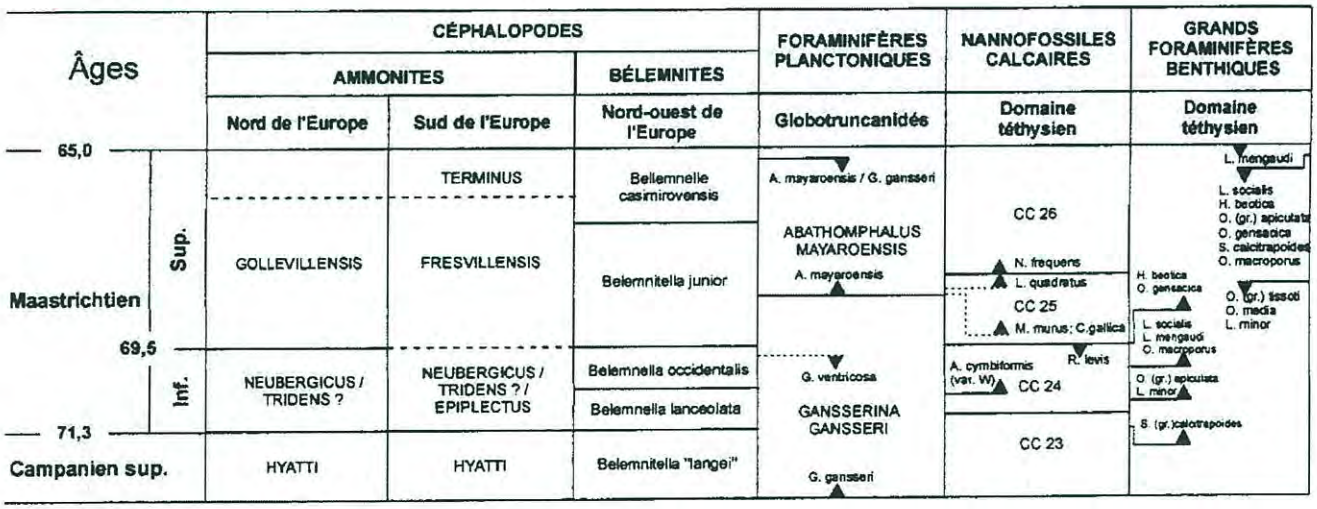


Fig. 2 : Principaux éléments de zonations standard pour le Maastrichtien d'après De Graciansky *et al.*, 1998

- **Foraminifères planctoniques**

Dans la zonation standard, le Maastrichtien est divisé en deux biozones (Robaszynski, 1998) : une zone à *Gansserina gansseri* dont l'apparition débute au sommet du Campanien supérieur et une zone à *Abathomphalus mayaroensis* dont l'apparition débute à la base du Maastrichtien supérieur. Les travaux de Sigal (1987) en domaine téthysien définissent la limite entre le Maastrichtien inférieur et supérieur par l'apparition de *Racemiguembelina fructicosa* ; la zone à *R. fructicosa* correspond à la partie supérieure de la zone à *G. gansseri* et aux deux premiers tiers de la zone à *A. mayaroensis* (cf. Robaszynski, 1998).

- **Nannoplancton**

Dans la zonation standard du domaine téthysien, le Maastrichtien supérieur est divisé en deux biozones : une zone CC 25 caractérisée par la disparition de *R. levis* ainsi que l'apparition de *M. murus* et *C. gallica* à sa base et de *L. quadratus* à son sommet, et une zone CC 26 caractérisée par l'apparition *N. frequens* (von Salis, 1998).

- **Foraminifères benthiques**

Dans la zonation standard du domaine téthysien, le Maastrichtien supérieur est caractérisé par l'apparition de *H. beotica* et *O. gensacica* (Bilotte, 1998).

3c – Biozonation en milieu continental : les charophytes

Dès la fin du 19ème siècle, les dépôts continentaux du Crétacé terminal du sud-est de la France ont été subdivisés en quatre ensembles définis sous forme d'étages locaux (Babinot et Durand, 1980) : le Valdonnien (Matheron, 1864), le Fuvélien (Matheron, 1864), le Bégudien (Villot, 1883) et le Rognacien (Villot, 1883).

Jusqu'à très récemment, le Valdonnien et le Fuvélien étaient considérés comme contemporains du Campanien, alors que le Bégudien et le Rognacien correspondaient au Maastrichtien. C'est sur cette base qu'une importante liste faunique et floristique a été publiée (Babinot et Freytet, 1983) attestant de la grande richesse de ces unités continentales aussi bien en macrofossiles (bivalves, gastéropodes, poissons, tortues, crocodiles, dinosaures) qu'en microfossiles (ostracodes, charophytes, palynomorphes). Grâce à un important travail sur les charophytes une biozonation a alors été proposée (Tableaux I à V, *op. cit*).

De récents travaux magnétostratigraphiques sur ces dépôts (Krumsiek et Hahn, 1989 ; Westphal et Durand, 1990) ont considérablement modifié ces corrélations longtemps acceptées, ce qui a pour conséquence un vieillissement général de l'âge de ces étages locaux : le Valdonnien se retrouve attribué au Santonien supérieur, le Bégudien et le Rognacien inférieur correspondent au Campanien, alors que le Maastrichtien couvre le Rognacien supérieur et la partie basale du Vitrollien (?). Bizarrement, l'échelle des charophytes qui aurait dû rester la référence biochronostratigraphique a elle-même été ajustée à ces données magnétostratigraphiques (Riveline *et al.*, 1996).

Il en résulte, en de nombreux endroits du domaine Aquitaine-Pyrénées que d'importantes contradictions biochronologiques sont observées, entre l'échelle des charophytes établie pour l'Europe par Riveline *et al.*, et les données mises en évidence par divers groupes de microfossiles comme les foraminifères benthiques et le nannoplancton (Bilotte *et al.*, 1983 ; Tambareau *et al.*, 1997 ; Ullastre et Masriera, 1998) retrouvés associés à ces flores.

En l'absence de données magnétostratigraphiques sur le domaine d'étude et devant les incohérences qu'elles ont succité dans les attributions chronostratigraphiques régionales, nous avons décidé jusqu'à plus ample information de ne considérer comme valables que les biozonations proposées (**Fig. 3**) à l'occasion du colloque sur les étages du Sénonien et du Maastrichtien (Babinot, Freytet *et al.*, 1983).

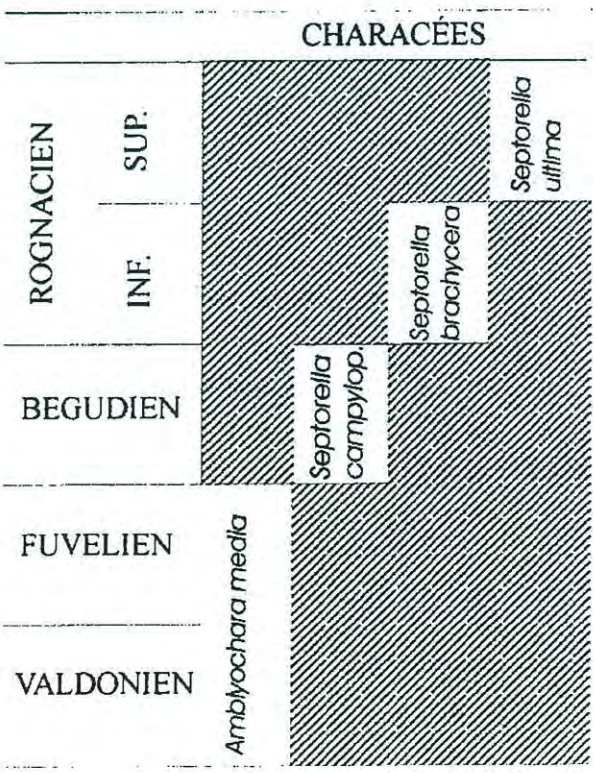


Fig. 3 : Zonation du Sénonien supérieur continental d'après Babinot, Freytet *et al.*, 1983

4 – Les sites à vertébrés des Petites-Pyrénées

Le domaine étudié est situé dans le département de la Haute-Garonne, à une soixantaine de kilomètres au sud de Toulouse, à la confluence des vallées de la Garonne et du Salat (**Fig. 4**). D'un point de vue structural ce domaine s'intègre dans l'aire de sédimentation du sillon sous-pyrénéen regroupant d'est en ouest : les Corbières, le Plantaurel, les Petites-Pyrénées et les Dômes Annexes. Le sillon sous-pyrénéen s'appuie au nord sur la plate-forme du Bassin d'Aquitaine le long du Front sous-pyrénéen et il est chevauché au sud par la zone nord-pyrénéenne au niveau du Front nord-pyrénéen.

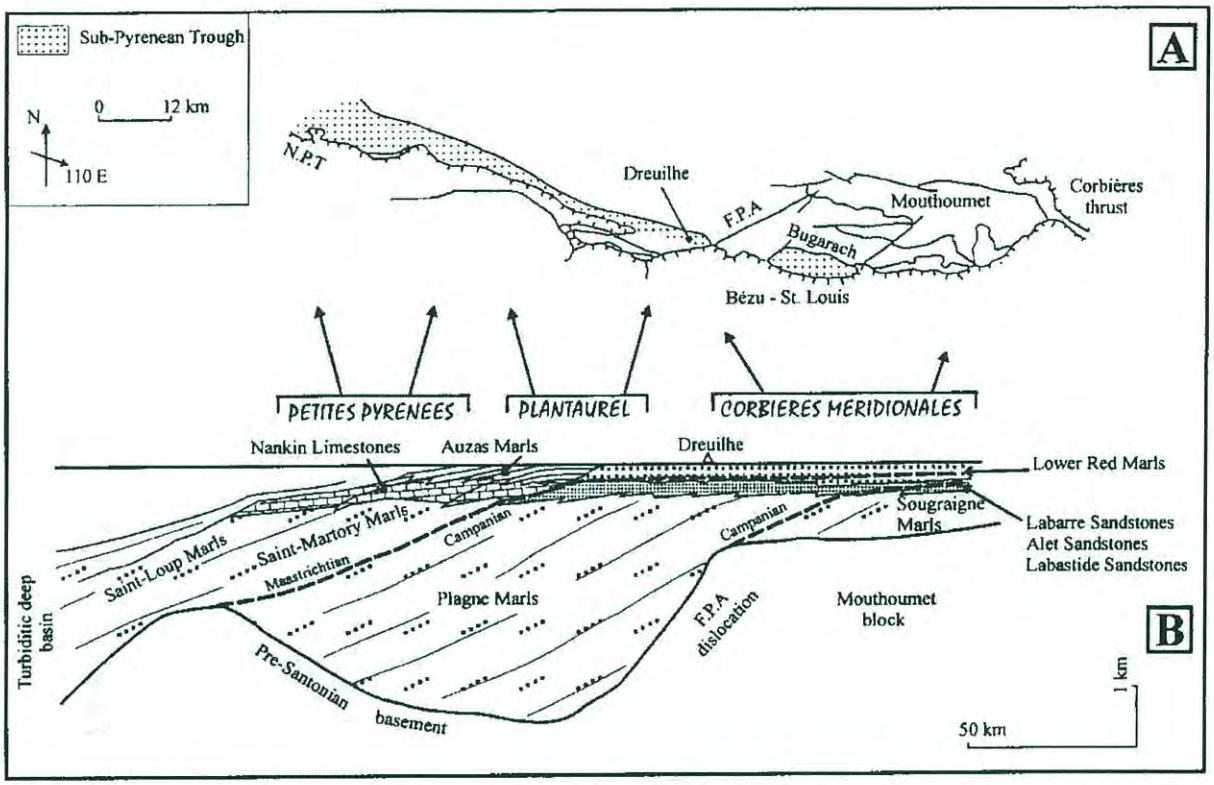


Fig. 4 : Limites (A) et géométrie des corps sédimentaires sénoniens (B) dans la partie orientale du bassin sous-pyrénéen (*in* Laurent *et al.*, 2001).

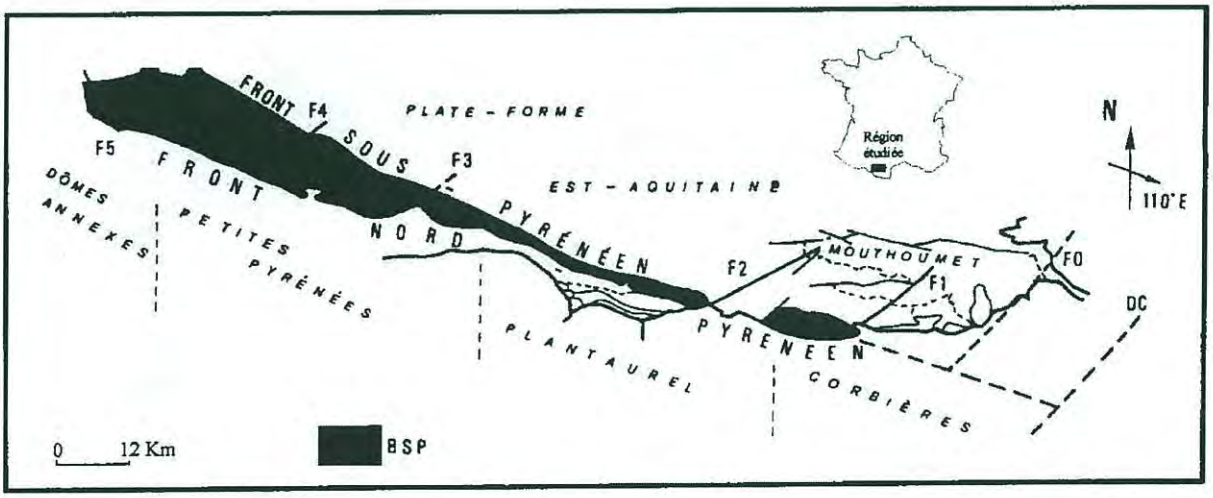


Fig. 5 : Extension orientale du sillon sous-pyrénéen (BSP) d'après Bilotte (1991). DC : Dislocation catalane ; F0 : dislocation languedocienne ; F1 : faille de Villerouge ; F2 : faille de Fontestorbes-Puilaurens-Alet ; F3 : dislocation présumée du Mas d'Azil ; F4 : faille de la Garonne ; F5 : décrochement de Lespugue.

Le domaine qui nous intéresse, les Petites-Pyrénées, est compris entre la vallée du Volp, à l'est, où il prend le relais du chaînon du Plantaurel et la vallée de la Louge, à l'ouest, où sous les molasses mio-pliocènes du plateau de Lannemezan les formations géologiques crétacées sont partiellement ramenées en surface par l'érosion dans les Dômes Annexes.

4a – Contexte géologique et milieux de dépôts

La sédimentation dans ce sillon sous-pyrénéen (**fig. 5**) s'effectue depuis le Sénonien supérieur (Campanien) au sein de systèmes deltaïques progradants qui entraînent d'est en ouest sa fermeture progressive diachrone (Ricateau et Villemin, 1973 ; Bilotte *et al.*, 1983 ; Bilotte, 1985 ; Martinet *et al.*, 1990) ; l'apparition de chacun des types de dépôt est toujours plus précoce à l'est qu'à l'ouest.

Dans la zone des Petites-Pyrénées les formations du Maastrichtien supérieur affleurent principalement au niveau d'un système de grandes structures déversées vers le Nord (**Fig. 6**) : Anticlinaux d'Aurignac (gisements de Cassagnau, de Tricouté et de Peyrecave), de Saint-Martory (gisements d'Auzas et du Jadet) et de Plagne (gisements de Lestaillats et d'Ausseing). Un dernier gisement marginal dans cette étude, celui de Marsoulas est localisé, quant à lui, sur la bordure méridionale du synclinal de Cassagne-Fabas où ressortent les mêmes formations maastrichtiennes que celles qui affleurent plus au nord, dans les flancs de l'anticlinal de Plagne.

Quatre unités stratigraphiques majeures composent la série du Crétacé terminal et la base du Paléocène (**Fig. 7**). Ce sont, de bas en haut, pour le Crétacé supérieur :

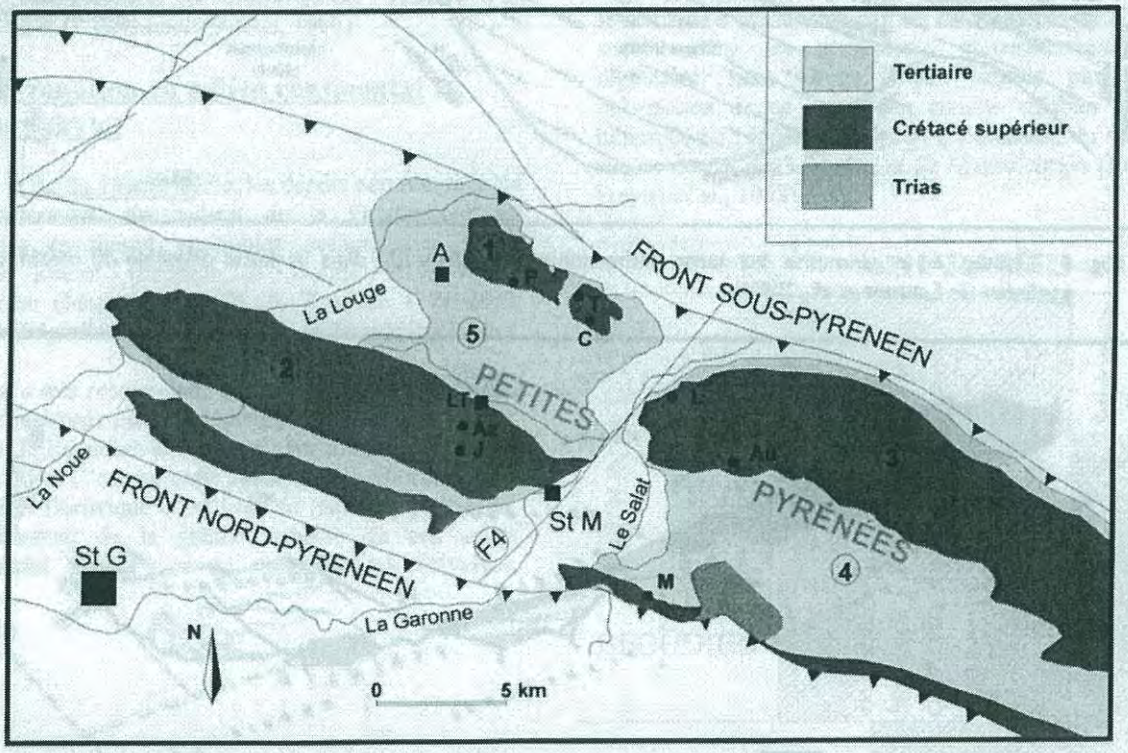
- les Marnes de Saint-Martory/Plagne
- des Calcaires de faciès nankin réunis dans un groupe d'Ausseing
- les Marnes d'Auzas

Pour le Paléocène il s'agit de :

- la formation d'Aurignac composée des Evaporites de Cassagnau (Dolomies d'Hauruc) et des Calcaires lithographiques du Tucauou

Les Marnes de Saint-Martory/Plagne constituent un épais ensemble marno-silteux de plate-forme ouverte, circalittorale. Seule la partie supérieure de cette formation affleure sur une centaine de mètres en général ; près de 2000 m ont été recoupés par les nombreux sondages de recherche pétrolière qui ont traversé toutes les structures anticlinales régionales.

Les Calcaires de faciès nankin (groupe d'Ausseing) correspondent à des dépôts marins de haute énergie établis sur des rampes homoclinales carbonatées dans la zone du shoreface. De nombreux niveaux bioclastiques montrent une forte abondance de grands foraminifères benthiques, essentiellement Orbitoididés et Calcarinidés. Dans l'anticlinal de Saint-Martory/Plagne une épaisse série de marnes grises à noires (Marnes de Lestaillats), riches en matière organique, fortement bioturbées et remarquables par la surabondance de coquilles entières de



(1) : anticlinal d'Aurignac ; (2) : anticlinal de Saint-Martory ; (3) : anticlinal de Plagne ; (4) : synclinal de Cassagne-Fabas ; (5) : synclinal de Bouzin ; (F4) : faille de La Garonne ; **A** : Aurignac ; **LT** : Laffitte-Toupière ; **St G** : Saint-Gaudens ; **St M** : Saint-Martory ; **Au** : gisement d'Ausseing ; **Az** : gisement d'Auzas ; **C** : gisements de Cassagnau ; **J** : gisement du Jadet ; **L** : gisements de Lestaillats ; **M** : gisement de Marsoulas ; **P** : gisements de Peyrecave ; **T** : gisements de Tricouté

Fig. 6 : Les principales structures pyrénéennes des Petites Pyrénées (modifié d'après Bilotte, 1991)

lamellibranches du genre *Cyrena* (*Cyrena garumnica* essentiellement), s'intercale dans ces Calcaires de faciès nankin, permettant de séparer un Calcaire Nankin *sensus stricto* (Calcaire jaune à *Hemipneustes* des auteurs ou Calcaire Nankin 2) à la partie inférieure, des Calcarénites du Jadet, à la partie supérieure.

Les Marnes d'Auzas sont épaisses d'environ 100m ; elles sont le résultat d'une sédimentation terrigène qui débute dans le domaine paralique progressivement de plus en plus confiné et qui s'achève dans le domaine continental dans sa partie supérieure. Ce passage du paralique au limnique s'exprime dans une suite d'environnements définis sur des caractéristiques sédimentologiques et biologiques (Bilotte, 1980 ; Lepicard, 1985 ; Lepicard *et al.*, 1985) : marais littoraux, chenaux de marée, lagune hyposaline, plaine alluviale, chenaux fluviatiles, paléosols, renfermant des faunes et des flores marines et/ou continentales.

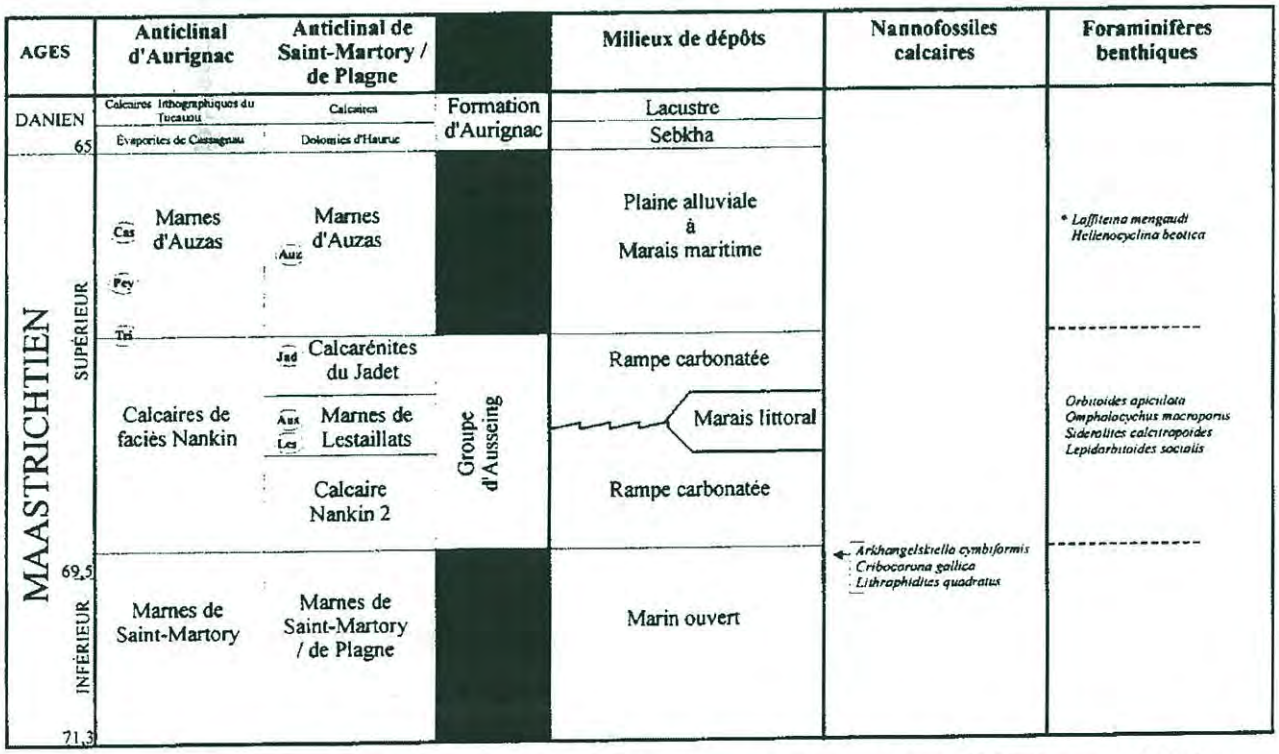
4b – Cadre biochronologique

Les attributions au Maastrichtien des différentes formations lithologiques, qui affleurent dans les plis des Petites-Pyrénées, reposent sur un faisceau de données micropaléontologiques (faunes et flores) obtenu dans la formation même où dans les unités lithologiques qui la précèdent (**Fig. 7**).

Ainsi, à Saint-Marcet, le sommet des Marnes de Saint-Martory, a livré une nannoflore à *Arkhangelskiella cymbiformis*, *Cribocorona gallica* et *Lithraphidites quadratus* (Lepicard, 1985), association tenue pour caractéristique du Maastrichtien supérieur marin (relevant de la nannozone CC25 à *Lithraphidites quadratus sensu* Tethyan du Maastrichtien supérieur), situant ainsi la limite Maastrichtien inférieur/supérieur vers le sommet des Marnes de Saint-Martory.

Au-dessus, le Calcaire nankin 2 (Calcaire à *Hemipneustes* des auteurs), renferme des associations de grands foraminifères benthiques classiques du Maastrichtien avec : *Orbitoides apiculata*, *Lepidorbotoides socialis*, *Omphalocyclus macroporus*, *Siderolites calcitrapoides*, *Siderolites denticulatus*,...

Les Marnes d'Auzas elles-mêmes conservent dans quelques faciès marins de la localité type, de rares *Hellenocyclina beotica* (Lepicard, 1985), orbitoïdidé qui semble cantonné dans le domaine aquitano-pyrénéen au seul Maastrichtien supérieur et, avec plus de fréquence dans les environnements marins restreints, *Laffiteina mengaudi* (Ségura, 1979 ; Bilotte, 1980 ; Tambareau *et al.*, 1997). Enfin, les charophytes sont abondantes dans les Marnes d'Auzas avec, outre les deux dernières espèces de Clavatoracées (Massieux *et al.*, 1979), de très nombreuses espèces de Characées (14 *in* Tambareau *et al.*, 1997). Toutes ces données biostratigraphiques en accord avec le cadre chronostratigraphique du Mésozoïque téthysien (De Graciansky *et al.*, 1998 ; **Fig. 2**) confirment l'âge Maastrichtien supérieur du Groupe d'Ausseing et des Marnes d'Auzas.



(Aus) : gisement d'Ausseing ; (Auz) : gisement d'Auzas ; (Cas) : gisements de Cassagnau ; (Jad) : gisement du Jadet ; (Les) : gisements de Lestaillats ; (Pey) : gisements de Peyrecave ; (Tri) : gisements de Tricouté

Fig. 7 : Les unités lithostratigraphiques du Crétacé terminal et du Paléocène basal dans les anticlinaux de Saint-Martory/Plagne et d'Aurignac

4c – Essai de correlations lithostratigraphiques des sites

Les sept sites recensés sur les anticlinaux de Plagne et de Saint-Martory d'une part, d'Aurignac d'autre part, se situent dans le Groupe d'Ausseing et les Marnes d'Auzas.

Le Groupe d'Ausseing est bien individualisé par ses 3 formations dans les anticlinaux de Plagne et de Saint-Martory /Saint-Marcet alors que sur le Dôme d'Aurignac il n'a pas été possible à ce jour de reconnaître la même composition. A titre d'hypothèse nous considèrerons comme équivalentes les surfaces de discontinuité qui couronnent le Calcaire Nankin 2 dans ces trois structures géologiques (**Fig. 8**).

Les deux unités lithologiques supérieures du Groupe d'Ausseing, à savoir les Marnes de Lestaillats et les Calcarénites du Jadet, sont représentées de façon inégale dans les Anticlinaux de Plagne et de Saint-Martory/Saint-Marcet (**Fig. 8**).

Il n'a pas été possible d'affiner ce niveau de corrélation. A l'inverse, elles ne sont pas représentées sur le Dôme d'Aurignac sauf si l'on admet comme élément de corrélation possible les terrigènes (Grès) de Tricouté (attribués dans les pages précédentes à la partie inférieure de la Formation d'Auzas). Dans cette hypothèse se dessine une paléogéographie à direction nord-ouest/sud-est, dans laquelle le dôme d'Aurignac apparaît comme une zone haute émergée, bordée de dépôts littoraux soumis à des influences marines méridionales. Au dessus du Groupe d'Ausseing, les Marnes d'Auzas témoignent d'une plus grande homogéneité. Il convient toutefois de noter qu'elles admettent vers la moitié de leur épaisseur des horizons plus carbonatés qui renferment des faunes marines ou saumâtres (*Hellenocyclina*, ostracodes, *Laffiteina*, huitres, rudistes,...) constituant d'excellents niveaux repères. Par rapport à ces niveaux, les sites à vertébrés se répartissent de façon aléatoire.

La base du Paléocène est uniformément représentée par des faciès dolomitiques qui précedent les calcaires lacustres de la Formation d'Aurignac.

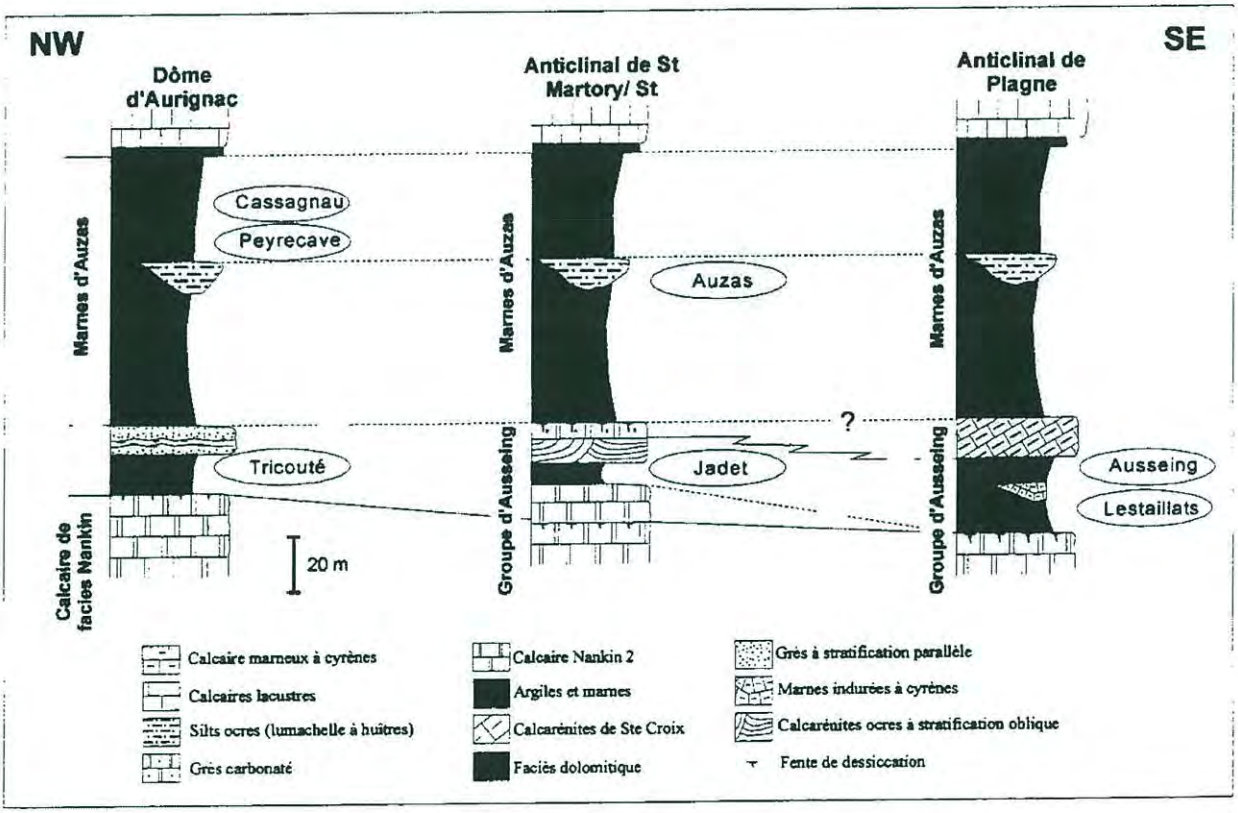


Fig. 8 : Essai de corrélation lithostratigraphique des sites des Petites-Pyrénées

4d – Positionnement dans le contexte paléogéographique régional

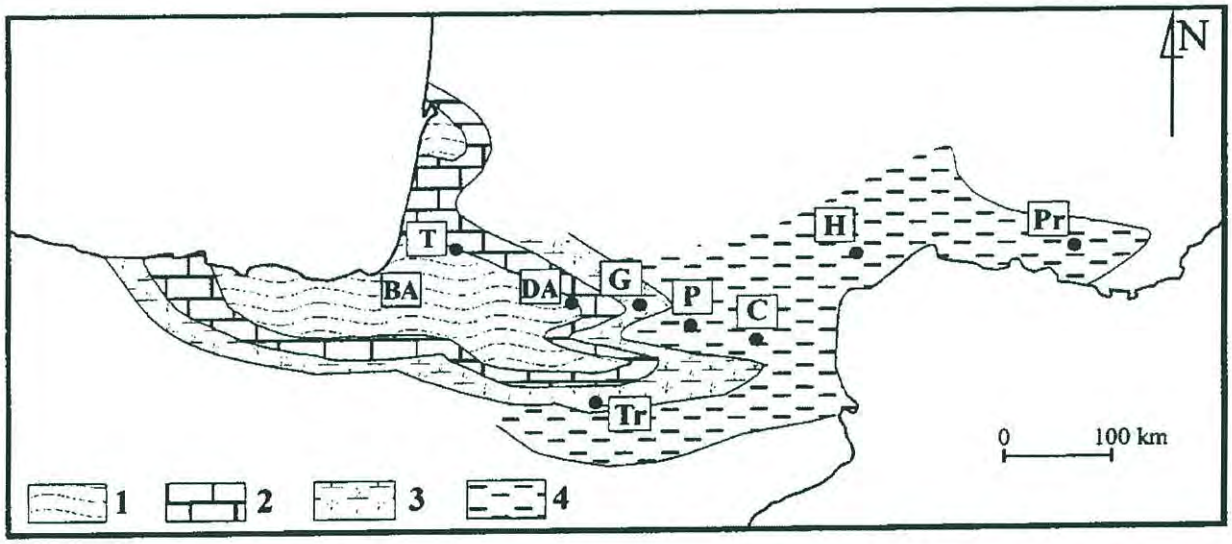
De la fin du Crétacé au début du Paléocène, les Petites-Pyrénées s'intègrent à la région Aquitaine-Pyrénées-Provence qui est schématiquement divisée en quatre grands domaines de sédimentation (**Fig. 9**).

Le premier est un domaine marin profond constitué de dépôts marno-calcaires correspondant au bassin Aturien. Les faunes et les flores sont planctoniques (Globigerinacés, Nannoplanctons calcaires) ou nectoniques (céphalopodes). Une fine couche d'iridium est présente à la limite Crétacé-Tertiaire (Bidart).

Le deuxième domaine correspond à une plate-forme carbonatée comprenant de nombreuses faunes et flores benthiques. Localement, des traces d'iridium permettent d'établir la limite K/T (Larcan).

Le troisième est un domaine de transition (faciès continentaux et marins). C'est dans ce domaine que sont localisés les gisements des Petites-Pyrénées et son intérêt réside dans l'interpénétration de niveaux marins et de séries continentales permettant ainsi une corrélation entre faune et/ou flore marine et continentale.

Le quatrième domaine est continental. Il recouvre la partie Est des Pyrénées puis s'étend du Languedoc jusqu'en Provence. Il est constitué de dépôts fluvio-lacustres (grès, argiles rouges, paléosols, calcaires lacustres).



1 : faciès marin profond ; **2** : plate-forme carbonatée ; **3** : faciès de transition (continental à marin ; **4** : faciès continentaux ; **BA** : Bassin Aturien ; **C** : Corbières ; **DA** : Dômes Annexes ; **G** : Vallée de La Garonne ; **H** : Hérault ; **P** : Plantaurel ; **Pr** : Provence ; **T** : Tercis ; **Tr** : Bassin de Tremp

Fig. 9 : Esquisse paléogéographique de la région Aquitaine-Pyrénées-Provence au Crétacé supérieur.

II Etude systématique et description des faunes des gisements du Sud de la France

Liste faunique synthétique des gisements du Sud de la France

Chondrichthyes

« Requin »

1- « Requins » indéterminés
2- Triakidae
Palaeogaleus sp.

Batoidea

1- Rhinobatidae
Rhinobatos sp.
2- Rhombodontidae
Rhombodus binkhorsti
3- Dasyatoidea *incertae familiae*
Coupatezia sp.

Osteichthyes

Osteichthyes indéterminés

Lepisosteiformes

1- Lepisosteidae indéterminés
2- Lepisosteidae
cf. *Lepisosteus* ?
cf. *Atractosteus* ?

? Pycnodontiformes

cf. *Pycnodus* ?

? Amiiformes

1- ? Amiidae indéterminés
2- ? Palaeolabridae
cf. *Palaeolabrus* ?

Elopiformes

1- Phyllodontidae indéterminés
2- Phyllodontinae indéterminés

Aulopiformes

Enchodontidae
Enchodus cf. *faujasi*

Salmoniformes

Pyrenichthys jauzaci

? Perciformes

? Sparidae indéterminés

Amphibia

Caudata

Albanerpetontidae indéterminés

Anura indéterminés

Reptilia

Testudines

Pleurodira

1- Pleurodira indéterminés
2- Bothremydidae
a- *Elochelys nov. sp.*
b- ? *Foxemys sp.*

Cryptodira

Solemydidae
? *Solemys sp.*

Squamata

Lacertilia

1- Lacertilia indéterminé
2- Scincomorpha
a- Scincomorpha indéterminé
b- ? cf. Teiidae
3- Varanoidea indéterminé

? Amphisbaenia

Crocodylia

Crocodylia indéterminés

Eusuchia

1- Eusuchia indéterminés
2- Crocodylidae
Thoracosaurus neocesariensis
3- Alligatoroidea
? *Musturzabalsuchus sp.*
4- Alligatoridae
? *Acynodon* cf. *iberoccitanus*

Dinosauria

Theropoda

1- Theropoda indéterminés
2- Dromaeosauridae indéterminés
3- Coelurosauria
? *Euronychodon sp.*

Sauropoda

Titanosauridae
Titanosauridae indéterminés

Ornithopoda

Hadrosauridae
1- Hadrosauridae indéterminés
2- Lambeosaurinae
? *Pararhabdodon sp.*

Ankylosauria

Nodosauridae
Nodosauridae indéterminés

Pterosauria

Pterosauria indéterminés

Pterodactyloidea

Azhdarchidae indéterminé

Aves

? Enantiornithe indéterminé

Mammalia

Theria indéterminés

Chondrichthyes

Les restes de poissons cartilagineux proviennent pour la plupart du gisement de Peyrecave où l'influence marine, dans ces dépôts deltaïques, se fait plus ressentir que dans les autres sites du Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées.

« Requins »

1 – « Requins » indéterminés

Dents – (Gisements : **Marsoulas, Lestaillats 1 et 2**)

Des fragments de couronnes dentaires montrant une cuspide principale à apex pointu et effilé, sont attribués à des néosélaciens indéterminés.

La dent (MDE-Les2-09, **pl. 1/fig. 1**) est caractérisée par une cuspide principale effilée et pointue, flanquée de deux minuscules denticules latéraux. La racine est assez massive avec une protubérance linguale bien développée et deux lobes relativement longs et étroits.

Une dent (MDE-Mar-02, **pl. 1/fig. 2**), présente une cuspide principale triangulaire, dont la base montre à sa face labiale de très nombreuses stries verticales courtes, essentiellement marquées sous le denticule latéral. La racine n'est pas conservée, ni l'un des deux denticules latéraux. Par sa morphologie cette dent est proche du genre *Carcharias* Case & Cappetta, 1997.

Une autre dent (MDE-Mar-01, **pl. 1/fig. 3**), bien que très abîmée, montre une racine massive avec des lobes courts et étroits, séparés par une profonde gouttière. La protubérance linguale est bien développée, alors que les denticules latéraux ne sont pas conservés.

2 – Triakidae

Palaeogaleus sp.

Dent – (Gisement : **Peyrecave**)

Une dent possédant « une cuspide principale, peu haute et large, portant sur sa face labiale une douzaine de plis flexueux et, flanquée d'une paire de denticules latéraux peu élevé », est attribuée à *Palaeogaleus sp.* (cf. Gheerbrant *et al.*, 1997). « La racine est trapue, avec une protubérance linguale bien développée et des lobes à face basilaire assez aplatie ».

Batoidea

1 - Rhinobatidae

Rhinobatos sp.

Dents – (Gisement : **Peyrecave**)

En vue occlusale, ces dents sont caractérisées par « une couronne nettement plus large que la racine. La luette médio-linguale est relativement longue et les luettes marginales sont peu marquées. Les faces margino-linguales de la couronne sont concaves. La racine est assez haute avec des lobes étroits étirés labio-lingualement » (Gheerbrant *et al.*, 1997).

2 - Rhombodontidae

Rhombodus binkhorsti

Dents – (Gisement : **Peyrecave**)

Ces dents sont très élargies à couronne épaisse, deux fois plus haute que la racine et de contour losangique en vue occlusale. Les faces margino-labiales portent de grands plis et des sillons sub-verticaux fortement chagrinés. La racine n'est pas très haute et montre un sillon médian étroit et peu profond (cf. Noubhani et Cappetta, 1994 ; Gheerbrant *et al.*, 1997).

3 – Dasyatoidea *incertae familiae*

Coupatezia sp.

Dent – (Gisement : **Peyrecave**)

« La carène transverse est aplatie et bien développée labio-lingualement. La dépression de la face labiale, étirée mésio-distalement, est pratiquement lisse. La racine montre des lobes de contour triangulaire à face basilaire très plate » (Gheerbrant *et al.*, 1997).

Osteichthyes

De nombreux restes de poissons osseux ont été découverts dans les gisements du Sud de la France, essentiellement lors du tamisage systématique des sédiments. Le plus souvent il s'agit de dents isolées ne permettant une identification qu'au niveau familial, toutefois quelques gisements ont fourni des fragments de mâchoire et même un squelette quasi-complet (gisement de Saint-Loup) autorisant ainsi une identification plus précise.

Osteichthyes indéterminés

Vertèbres – (Gisement : **Ausseing**)

De nombreuses vertèbres amphicoeles avec des faces latérales ornées de profondes fosses sont attribuées à des Osteichthyes indéterminés.

Lepisosteiformes

1 - Lepisosteidae indéterminés

Ecailles – (Gisements : **Lestaillats 1, Cassagnau 1 et 2, Ausseing**)

Variable en taille et en morphologie, ces écailles possèdent une fine couche de ganoïne ne recouvrant pas totalement leur surface supérieure. La plaque basale osseuse est épaisse (MDE-Aus-250, **pl. 2/fig. 4**).

Vertèbres – (Gisements : **Cassagnau 1 et 2, Ausseing**)

Les vertèbres sont opisthocoeles, aussi longues que hautes (MDE-Cas1-15, **pl. 2/fig. 5**), à deux fois plus longues que hautes (MDE-Aus-242, **pl. 2/fig. 6**), et sont munies de fosses plus ou moins profondes sur les faces latérales et ventrales.

2 - Lepisosteidae

cf. *Lepisosteus* ?

Dents – (Gisements : **Cassagnau 1 et 2, Ausseing**)

Les dents sont circulaires, striées à apex en pointe constitué d'un capuchon d'acrodine lisse (MDE-Aus-243, **pl. 2/fig. 7**). Ces dents peuvent être rapportées, d'après Gayet (cf. Sigé *et al.*,1997), au genre *Lepisosteus* par opposition aux dents à apex lancéolé du genre *Atractosteus*.

cf. *Atractosteus* ?

Dents – (Gisement : **Ausseing**)

Des dents circulaires possédant un apex constitué d'un capuchon d'acrodine aplati et lancéolé peuvent être attribuées, d'après Gayet (cf. Sigé *et al.*, 1997), au genre *Atractosteus* (MDE-Aus-244, **pl. 2/fig. 8**).

? Pycnodontiformes

cf. *Pycnodus* ?

Dents – (Gisement : **Mérigon 2**)

Des dents attribuées au genre *Pycnodus* ont été mentionnées par Rocchia *et al.*, en 1989, mais aucune description du matériel trouvé n'est donné et la présence de ce genre dans le Maastrichtien supérieur est à confirmer.

? Amiiformes

1 - ? Amiidae indéterminés

Plaques Dentaires – (Gisement : **Ausseing**)

Des dents (MDE-Aus-246, **pl. 3/fig. 9**) plus hautes que larges, hémisphériques et globuleuses, présentant un apex arrondi et légèrement réticulé sont attribuées avec doute à des Amiidae indéterminés (Boreske, 1974).

Vertèbres – (Gisement : **Ausseing**)

Trois petites vertèbres amphicoeles dépourvues de larges foramens latéraux (présentant plutôt de tout petits foramens latéraux) sont attribuées à des Amiidae indéterminés (MDE-Aus-247, **pl. 3/fig. 10**). Les centra montrent dorsalement les traces d'insertion de l'arc neural, ventralement les traces d'insertion de l'arc hemal et latéralement le départ des basapophyses (Boreske, 1974). Ces vertèbres pourraient tout aussi bien appartenir à un Palaeolabridae dont les vertèbres sont très semblables (Estes, 1969a).

2 - ? Palaeolabridae

cf. *Palaeolabrus* ?

Plaques Dentaires – (Gisement : **Ausseing**)

Les dents, petites et très rapprochées, sont plus hautes que larges à la base et asymétriques, avec un côté plus renflé que l'autre (MDE-Aus-248, **pl. 3/fig. 11**). Les dents qui ne sont pas usées, présentent à leur apex, un léger petit crochet et celles qui sont plus usées ont un apex arrondi. Ces plaques dentaires sont très proches de celle décrite par Cavin (1999) dans le Crétacé supérieur de Lañio (Espagne).

Elopiformes

1 - Phyllodontidae indéterminés

Dents – (Gisements : **Lestaillats 1 et 2, Cassagnau 1, Ausseing**)

Les dents petites, circulaires à réniformes, possèdent une couronne rugueuse ornementée d'une fine réticulation et légèrement convexe alors que la face aborale est soit plane avec la partie centrale circulaire lisse et la périphérique marquée de fines stries rayonnantes, soit lisse et légèrement concave (MDE-Aus-245, **pl. 3/fig. 12**).

2 - Phyllodontinae indéterminés

Pavé dentaire – (Gisement : **Lestaillats 2**)

Un pavé dentaire (MDE-Les2-06, **pl. 3/fig. 13**), constitué de plusieurs piles formées de 5 dents superposées, rapporté à la sous famille des Phyllodontinae (cf. Laurent *et al.*, 1999) dont les dents sont situées directement les unes sous les autres et par opposition aux Paralbulinae, qui possèdent des dents avec un foramen basilaire, dont le remplacement est irrégulier (Estes, 1969b).

Aulopiformes

Enchodontidae

Enchodus cf. *faujazi*

Fragment de dentaire – (Gisement : **Jadet**)

« Ce fragment (MDE-Sm1-01, **pl. 4/fig. 14**) porte trois dents et l'assise d'une quatrième, elles sont comprimées latéralement et leur profil est légèrement sinueux. La base des dents, ornée de fines stries, est renflée et porte une protubérance sur la face médiale de la mâchoire correspondant à la soudure de la dent avec l'os » (cf. Buffetaut et Cavin, 1995).

Salmoniformes

Pyrenichthys jauzaci

Squelette quasi-complet – (Gisement : **Saint-Loup**)

Diagnose de *Pyrenichthys jauzaci* Gayet et Lepicard, 1985 : Tête peu allongée et robuste. Fosse post-temporale totalement fermée. Pariétaux probablement en contact sur la ligne médiane (ou très proches). Supraorbital présent bien développé. Infraorbitaux postérieurs élargis. Vomer sans dents. Palatin et mandibule dentés. Plus de treize rayons branchiostèges. Pectorales en position très basse sur les flancs. Hypurostégie des rayons caudaux très marquée. Corps totalement recouvert de grosses écailles cycloïdes (Gayet et Lepicard, 1985).

? Perciformes

? Sparidae indéterminés

Dents – (Gisements : **Marsoulas, Lestaillats 1** et **2, Cassagnau 1, Ausseing**)

Les dents forment de petites calottes sphériques régulières (1 à 2 mm de diamètre) et peu élevées, à contour circulaire et à émail brillant et lisse (parfois orné de très fines rides). On note la présence d'un tout petit bourrelet entourant la base de la couronne. La face aborale est creusée d'une large cavité pulpaire et garnie de petits sillons rayonnants en périphérie (MDE-Aus-249, **pl. 4/fig. 15**). De telles dents ont été signalées dans le Campanien inférieur de Villeveyrac dans l'Hérault (Buffetaut *et al.*, 1996b).

Amphibia

Dans le Sud de la France, les amphibiens sont représentés par des restes très fragmentaires parmi lesquels seul quelques dentaires ont pu être identifiés et attribués à la famille des Albanerpetontidae. Signalons également des attributions douteuses (Duffaud, com. pers.) à deux genres, *Albanerpeton* et *Celtedens* dans le Maastrichtien supérieur de Roumanie, ainsi qu'un anoure Discoglossidae (Grigorescu *et al.*, 1999).

Caudata

Albanerpetontidae indéterminés

Dentaires – (Gisements : **Cassagnau 1, Ausseing**)

Le dentaire MDE-Cas1-156 (**pl. 5/fig. 16**) est caractérisé par une symphyse composée par 3 processus (le processus médian étant le plus proéminent). Les dents, non pédicellées, ont une insertion fortement pleurodonte (MDE-Aus-251, **pl. 5/fig. 17**) ; les bases s'élargissent médio-latéralement donnant ainsi aux dents un aspect bulbeux. La couronne est comprimée latéralement et un léger étranglement la sépare parfois de sa base. La face labiale du dentaire est lisse et percée de quelques foramens alignés. Tous ces caractères (notamment la symphyse mandibulaire à digitations) suggèrent la présence d'Albanerpetontidae dans le Maastrichtien terminal des Petites-Pyrénées.

Anura indéterminés

Ossements divers – (Gisement : **Peyrecave**)

De nombreux fragments d'os longs, de scapula et « de possibles vertèbres et maxillaires » sont attribués à des anoures indéterminés par Gheerbrant *et al.*, 1997. Ces pièces ne sont pas illustrées et aucune description n'est donnée.

Humérus – (Gisement : **Ausseing**)

MDE-Aus-252 (**pl. 5/fig. 18**) correspond à l'extrémité distale incomplète d'un humérus. La balle condylaire est absente sur notre fragment mais la *fossa cubitus ventralis* est fortement marquée, allongée et elle est percée en son centre d'un petit foramen d'où part une fine gouttière en direction de l'extrémité proximale de la fosse.

Fragment de crâne – (Gisement : **Ausseing**)

La face externe de MDE-Aus-253 (**pl. 5/fig. 19**) montre de nombreuses alvéoles irrégulières à la croisée desquelles on observe de petits pitons osseux, différenciant ainsi cet os d'un ostéoderme de crocodile (en effet sur ce dernier les surfaces joignant les alvéoles sont aplanies). La face interne présente un renflement asymétrique particulier permettant d'en déduire qu'il s'agit d'un os impair donc du toit crânien. Le dessin de ce fragment évoque fortement un os crânien de Discoglossidae mais dans l'attente de matériel moins fragmentaire nous attribuons notre spécimen à un Anoure indéterminé.

Reptilia

Testudines

Les restes de tortues sont souvent abondants dans les gisements du Maastrichtien supérieur du Sud de la France. En Europe, au Crétacé supérieur, les pleurodires sont représentées par les familles des Bothremydidae et des Dortokidae. Il s'agit de *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869), d'*Elochelys perfecta* Nopcsa, 1931, de *Foxemys mechinorum* Tong, Gaffney et Buffetaut, 1998, de *Rosasia soutoi* Antunes et de Broin, 1988 et enfin de *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin et Murelaga, 1996. Les Cryptodires sont, quant à elles, représentées par les familles des Baenoidea et des Solemydidae. Il s'agit de *Kallokibotium bajazidi* Nopcsa, 1923 et de *Solemys gaudryi* (Matheron, 1869). Il existe aussi en Europe, au Maastrichtien supérieur, trois autres tortues cryptodires (Cheloniidae) que l'on retrouve dans des dépôts marins de Belgique, il s'agit de *Allopleuron hoffmanni* Gray, 1831, *Glyptochelone suyckerbuyki* Ubaghs, 1879 et enfin *Platychelone emarginata* Dollo, 1909. Dans les sites du Maastrichtien supérieur, nous avons découvert des restes attribuables à deux familles : Bothremydidae et Solemydidae

Pleurodira

1 - Pleurodira indéterminés

Plaques dermiques – (Gisements : **Mérigon 1, Lestaillats 1 et 2, Ausseing, Cassagnau 1 et 2)**

Les tortues sont le plus souvent représentées par des morceaux isolés de carapaces ornées d'une décoration peu accusée, constituée de fins sillons vasculaires anastomosés formant de petits polygones (décoration pélomedusidienne). Parmi ces plaques dermiques nous pouvons reconnaître des périphériques (MDE-Aus-56, **pl. 6/fig. 20** ; MDE-Aus-58, **pl. 6/fig. 21**), certaines de grande taille et possédant un rebord légèrement ondulé tourné vers le haut ; des pleurales (MDE-Aus-14, **pl. 6/fig. 22** ; MDE-Aus-118, **pl. 6/fig. 23**) ; des neurales (MDE-Aus-51, **pl. 6/fig. 24** ; MDE-Aus-58, **pl. 6/fig. 25**). Ces fossiles n'apportent malheureusement aucune précision taxinomique.

Eléments des ceintures et des membres – (Gisements : **Bexen, Ausseing, Cassagnau 1**)

Il s'agit le plus souvent de fragments indéterminables n'apportant aucune précision taxinomique.

Scapuloprocoracoïde – (Gisement : **Ausseing**)

La pièce MDE-Aus-10 (**pl. 7/fig. 26**) est constituée d'une scapula élancée, rectiligne, de 16 cm de longueur et d'un diamètre à peu près constant de 2 cm (appartenant à un individu de grande taille), et d'un procoracoïde brisé. L'angle entre les deux branches scapulaire et procoracoïdienne est très ouvert (135°).

Epiplastron – (Gisement : **Ausseing**)

Antérieurement, le bord de l'épiplastron (MDE-Aus-133, **pl. 7/fig. 27**) est arrondi et légèrement aminci, alors que le reste de la pièce est très épaissi. La gulaire, petite et triangulaire, est exclusivement épiplastrale. Une partie de l'intergulaire est visible et son contact avec l'humérale est très étroit. Le sillon huméropectoral n'est pas visible. Une dépression est visible au milieu de la face dorsale.

Hyoplastrons – (Gisements : **Ausseing, Cassagnau 2**)

Ces fossiles montrent des processus axillaires bien développés mais relativement mince pour MDE-Cas2-214 (**pl. 7/fig. 28**), alors qu'ils sont relativement épais chez MDE-Aus-136 (**pl. 7/fig. 29**). Le sillon pectoroabdominal traversant l'hyoplastron de MDE-Aus-136 n'est pas droit mais oblique, en direction du mésoplastron.

Xiphiplastrons – (Gisement : **Ausseing**)

Quelques xiphiplastrons ont été trouvés et présentent des pointes xiphiplastrales émoussées, légèrement recourbées vers l'intérieur. Sur la pièce MDE-Aus-29 (**pl. 8/fig. 30**), le pubis et l'ischion sont encore attachés ; l'insertion pubienne est ovale et large alors que l'insertion ischiatique forme un triangle rectangle avec le petit côté latéral, le grand côté antérieur oblique atteignant presque la ligne médiane et l'hypothénuse en position postéromédiale. La pièce MDE-Aus-146 (**pl. 8/fig. 31**) présente une encoche anale identique à MDE-Aus-29, c'est à dire beaucoup plus large que profonde.

2 – Bothremydidae

a-*Elochelys nov. sp.*

Les fouilles de Cassagnau 2 (Commune de Marignac-Laspeyres, Haute-Garonne), ont permis la découverte d'une carapace complète proche du genre *Elochelys* du Campanien (Fuvélien) du Bassin de Fuveau-Valdonne des Bouches-du-Rhône. Il semble toutefois préférable de créer une nouvelle espèce pour cette pleurodire du Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées (Laurent *et al.*, 2002a).

Description et comparaison

Carapace complète – (Gisement : **Cassagnau 2**)

MDE-Cas2-259 (**pl. 9/fig. 32**) consiste en une grande carapace ovale (35 cm de longueur) à décoration peu accusée, large et surbaissée, au bord antérieur rectiligne, dont il manque seulement sur un côté les périphériques 6 à 10, ainsi que la 11^{e} paire de périphériques et la pygale.

La nuchale possède des bords latéraux qui sont chevauchés d'avant en arrière, sur plus de la moitié par une longue marginale 1 ; le sillon postérieur des marginales 1 coupant les sutures nuchale-périphériques 1 entre la moitié et le tiers postérieur de celles-ci. Cette nuchale est plus large que longue avec une marge antérieure très courte alors qu'elle est fortement

développée postérieurement. Par sa forme plus ou moins pentagonale, cet os nuchal se rapproche des genres *Elochelys*, *Polysternon* et *Rosasia*. Toutefois chez *Polysternon* la nuchale est aussi longue que large et porte une petite encoche antérieure, alors que chez *Elochelys* et *Rosasia* la nuchale est bien plus développée en largeur, comme sur notre spécimen.

Les neurales sont au nombre de six. La première, de forme rectangulaire, est plus longue que large. Les suivantes (2 à 4), hexagonales à petits côtés latéroantérieurs sont également plus longues que larges. La neurale 5, hexagonale est aussi longue que large mais à côtés latéraux de même dimension. La dernière, la plus petite et pentagonale, est plus large que longue. La série des neurales est séparée de la suprapygale. Chez tous les genres connus de tortues pleurodires en Europe dans Crétacé supérieur, il y a sept neurales, sauf chez le genre *Dortoka* où le nombre est variable et où la série des neurales peut être où non séparée de la suprapygale.

Les pleurales sont au nombre de huit. La pleurale 1 est aussi large que les pleurales 2 et 3 réunies. La côte de la pleurale 1 forme un bourrelet assez proéminent. De plus sur la pleurale 1 on note la présence de fortes extrémités libres des côtes. L'insertion de l'ilion est grossièrement triangulaire et se fait à cheval sur les pleurales 7 et 8. Les paires de pleurales 6, 7 et 8 se touchent sur la ligne médiane. Chez les genres connus jusqu'à présent en Europe, seules les 7^{e} et 8^{e} paires de pleurales se touchent sur la ligne médiane (sauf chez *Dortoka* où ce contact est variable)

Les périphériques sont au nombre de 11 (la onzième paire n'est pas conservée sur notre spécimen). La périphérique 1 est de forme subtriangulaire avec une marge postérieure très courte. La liaison plastron-carapace dorsale s'étend entre le tiers antérieur des périphériques 3 et celui des périphériques 8. Cette liaison se fait grâce aux processus axillaires et inguinaux dont les premiers s'insèrent largement jusqu'à la moitié de la pleurale 1.

La suprapygale petite, de forme triangulaire, est plus large que longue. Cet os suprapygal est absent chez le genre *Elochelys*, mais nous le retrouvons chez les autres genres (*Foxemys*, *Polysternon*, *Dortoka* et *Rosasia*).

La pygale n'est pas conservée sur le spécimen.

Présente seulement quelquefois chez le genre *Dortoka*, l'écaille cervicale est absente sur notre spécimen.

Les marginales 1 recouvrent la nuchale sur une longueur supérieure à la moitié de son bord latéral et recouvrent largement la périphérique 1. Après la nuchale, les marginales chevauchent exclusivement les périphériques.

La vertébrale 1, très large antérieurement, recouvre une bonne partie postérieure de la nuchale et des périphériques 1. Ce même schéma est rencontré chez le genre *Polysternon*, alors que chez *Elochelys* la vertébrale déborde à peine sur la périphérique 1 et que chez les genres *Foxemys* et *Dortoka* la vertébrale 1 s'étend sur la nuchale, la périphérique 1 et empiète sur les périphériques 2.

Les processus axillaires sont bien développés mais relativement minces ; ils s'étendent depuis la moitié environ de la périphérique 3 jusque sur la moitié environ de la pleurale 1.

Les processus inguinaux sont moins développés et s'étendent à partir de la moitié de la périphérique 8 jusqu'à la moitié latéropostérieure de la pleurale 5.

Le plastron, aux encoches axillaires et inguinales profondes et larges, est plus court que la carapace.

Le lobe antérieur du plastron possède une marge antérieure rectiligne, très légèrement recourbée vers le haut ; il est trapézoïdal plus large et plus court que le lobe postérieur qui est plus long mais plus étroit comme chez *Elochelys* et *Rosasia*. Par contre chez les genres *Foxemys*, *Polysternon* et *Dortoka* le lobe antérieur du plastron est aussi large que le lobe postérieur. Chez le genre *Dortoka*, le lobe antérieur est très long, arrondi et étroit.

Le lobe postérieur du plastron est aussi long que le pont et ses marges latérales sont légèrement arrondies.

Une petite encoche anale, semi-ovale, plus large que profonde est visible.

Les épiplastrons sont bien développés, avec une symphyse épiplastrale un peu plus grande que la moitié de la longueur de l'entoplastron.

L'entoplastron est plus large que long, sa longueur est à peu prés égale à la distance qui le sépare du sillon pectoroabdominal ; son extrémité postérieure n'arrive pas au niveau du pont.

Les mésoplastrons petits, de forme semi-circulaire, sont en position latérale et non exclusivement situés sur les ponts.

L'intergulaire est très large postérieurement, aussi large que les deux gulaires réunies ; sa largeur antérieure est égale à celle des gulaires. L'intergulaire se prolonge largement sur l'entoplastron ; elle est plus longue que large. Le contact intergulaire-humérales est très étroit, l'intergulaire joignant les pectorales sur l'entoplastron. Par sa forme et sa position, l'intergulaire de MDE-Cas2-259 est à rapprocher du genre *Elochelys* qui possède également une grande intergulaire joignant les pectorales sur l'entoplastron et coupant les écailles humérales qui de ce fait n'ont pas de contact entre elles médialement.

Les gulaires petites, triangulaires, sont exclusivement épiplastrales ; elles ne chevauchent pas l'entoplastron comme chez *Elochelys*. Chez le genre *Dortoka* les gulaires sont très réduites, chez *Foxemys* elles sont larges mais sans toutefois mordre l'entoplastron et, chez *Polysternon* et *Rosasia* elles sont longues, parvenant jusqu'aux sutures épientoplastrales.

Le sillon huméropectoral est situé loin en avant ; il est antérieur à la suture epihyoplastrale dans la majeure partie médiale, et postérieur seulement aux deux bords comme chez *Elochelys*. Par contre chez *Foxemys*, le sillon huméropectoral coupe la suture épihyoplastrale en son milieu, alors que chez les genres *Polysternon*, *Dortoka et Rosasia* il est postérieur à la suture épihyoplastrale.

Le sillon marginaloabdominal est droit et ne traverse pas le mésoplastron.

Les pointes xiphiplastrales sont émoussées et non recourbées vers le milieu.

Conclusion

Le Sous-ordre Pleurodira regroupe la famille des Dortokidae (Crétacé d'Europe) et l'hyperfamille des Pelomedusoides caractérisée par l'absence d'écaille

cervicale (Broin, 1988 ; Gaffney et Meylan, 1991). Cette hyperfamille est constituée des Pelomedusidae (Crétacé à actuel d'Afrique) et de deux familles de Podocnemidoidea Cope, 1968 : les Podocnemididae (Eocène d'Europe, Crétacé à actuel d'Amérique du Sud, Crétacé à Plio-pleistocène du sud de l'Asie, Crétacé à Miocène d'Afrique, et Holocène de Madagascar) et les Bothremydidae (Crétacé à Miocène d'Afrique, Crétacé à Miocène d'Amérique du Nord et du Sud, Crétacé à Paléocène d'Europe).

D'après la diagnose des Bothremydidae établie par Antunes et de Broin (1988) notre spécimen MDE-Cas2-259 est à rapporter à cette famille par les caractères suivants :

- La carapace large, surbaissée, à profil transversal dorsal en arc de cercle (sans bombement ni carène) et à profil ventral trapézoïdal.
- Décoration peu accusée, d'aspect très lisse avec de fins sillons dichotomiques.
- La tendance à la réduction du nombre de neurales à 6.
- Le lobe antérieur, trapézoïdal, particulièrement court et large à sa base.
- Le lobe postérieur aussi long que le pont, lui-même primitivement plus long que le lobe antérieur.
- L'encoche anale petite, semi-ovale, plus large que profonde
- L'avancée du sillon huméropectoral au-delà de la suture épihyoplastrale, sauf latéralement et l'avancée du sillon pectoroabdominal en avant des mésoplastrons (parallèle avec *Elochelys perfecta*).
- La jonction de l'intergulaire avec le sillon huméropectoral avancé.

MDE-Cas2-259 se rapproche le plus du genre *Elochelys* par de nombreux points qui sont :

- La nuchale : de forme approximativement pentagonale, plus large que longue et dont la marge antérieure est très courte et la marge postérieure largement développée.
- Le lobe antérieur du plastron : de forme trapézoïdale, plus court et plus large que le lobe postérieur.
- Les mésoplastrons : ils sont latéraux, non exclusivement situés sur le pont.
- L'intergulaire : grande, plus longue que large et joignant les pectorales sur l'entoplastron.
- Les gulaires : petites, triangulaires et ne mordant pas l'entoplastron.
- La ligne de rencontre des écailles humérales : coupée par l'intergulaire, donc pas de contact entre les humérales sur la ligne médiale.
- Le sillon huméropectoral : il est situé très loin en avant, antérieur à la suture épihyoplastrale dans la majeure partie médiale, alors qu'il devient postérieur seulement aux deux bords.
- La forme arrondie des bords du lobe postérieur et la petitesse de l'encoche anale.

Malgré les nombreux points communs entre MDE-Cas2-259 et le genre *Elochelys* il existe quelques différences entre ces deux spécimens : c'est notamment la configuration des écailles intergulaires, gulaires et humérales mais aussi des écailles vertébrale 1 et vertébrale 2, ainsi que la forme moins arrondie du lobe plastral postérieur et enfin l'absence de suprapygale chez *E. perfecta*, alors qu'elle est présente sur MDE-Cas2-259. Le genre *Elochelys* appartient à la famille des Bothremydidae et est considéré comme le groupe-frère du genre *Taphrosphys* (Antunes et Broin, 1988). Ces Bothremydidae sont fréquemment trouvées associées à des animaux dont l'adaptation à une vie marine ou tout au moins littorale est prouvée (Antunes et Broin, 1988). Ce sont des tortues originaires d'Afrique, qui ont colonisé l'Europe par les côtes de mers épicontinentales. Toutefois *Elochelys perfecta* provient des niveaux ligniteux du bassin de Fuveau (Bouches du Rhône), correspondant à un dépôt deltaïque, ce qui montre une certaine réadaptation à la vie dulçaquicole (idée renforcée par la perte d'une décoration accusée de la carapace à l'inverse des tortues marines Cheloniidae actuelles).

Nous attribuons donc le spécimen MDE-Cas2-259, trouvé dans le gisement de Cassagnau, au genre *Elochelys* mais à une nouvelle espèce de pleurodire Bothremydidae (cf. Laurent *et al.*, 2002a).

b- ? *Foxemys sp.*

Epiplastron + Entoplastron – (Gisement : **Cassagnau 2**)

Cette pièce fossile (MDE-Cas2-212, **pl. 10/fig. 33**) consiste en un épiplastron droit, montrant un lobe antérieur à bord arrondi, relativement long et étroit, associé à un entoplastron plus large que long. L'intergulaire mord à peine sur l'entoplastron, il n'y a pas de contact intergulaire-pectorale et le contact intergulaire-humérale est relativement étroit. La gulaire, exclusivement épiplastrale, est longue, triangulaire et ne parvient pas jusqu'à la suture épientoplastrale. Le sillon huméropectoral mord à peine l'épiplastron.

Entoplastron – (Gisement : **Ausseing**)

L'entoplastron (MDE-Aus-18, **pl. 10/fig. 34**), de forme losangique, est plus large que long. L'intergulaire mord légèrement l'entoplastron. Il n'y a pas de contact intergulaire-pectorale, qui sont séparées par les humérales. Le sillon huméropectoral se dirige vers la moitié supérieure de l'entoplastron, de ce fait il doit donc mordre l'épiplastron.

Cryptodira

Solemydidae

? *Solemys sp.*

Plaques dermiques – (Gisements : **Ausseing, Bexen**)

Certaines plaques dermiques (MDE-Aus-16, **pl. 10/fig. 35** ; MDE-Aus-183, **pl. 10/fig. 36**) montrant une ornementation constituée de grains séparés sont rapportées, pour l'instant, au genre *Solemys* rencontré dans divers gisements campano-maastrichtiens du Sud de la France et du Nord de l'Espagne.

Squamata

Les squamates sont rares dans le Maastrichtien supérieur d'Europe et ils sont essentiellement représentés en Belgique par de nombreux restes de reptiles marins (*Mosasaurus* et *Plioplatecarpus*). Quelques fragments ont été attribués à des Scincomorpha et Anguimorpha en Roumanie, à des Lacertilia indéterminés en Espagne (Lopez Martinez *et al.*, 2001) et enfin à un ?Amphisbenia indéterminé et un Teiidae indéterminé en France (Gheerbrant *et al.*, 1997).
Le tamisage systématique des sites du Maastrichtien terminal des Petites-Pyrénées, a permis la découverte de restes de squamates, bien qu'il s'agisse dans la majorité des cas de restes très fragmentaires.

Lacertilia

1 - Lacertilia indéterminés

Vertèbres – (Gisement : **Ausseing**)
De nombreuses vertèbres très allongées et aplaties dorso-ventralement ont été trouvées. Elles montrent un condyle fortement ossifié et bien différencié. Sur certaines (MDE-Aus-254 ; **pl. 11/fig. 37**), la présence des prézygapophyses permet d'orienter la vertèbre et de conclure sur sa nature procoele. Les diapophyses et les parapophyses ne sont pas individualisées à la différence des serpents, chez lesquels les synapophyses sont divisées par un sillon médian dirigé crânio-caudalement. Nous avons donc bien affaire à des vertèbres de lézard et nous attribuons tout ce matériel à des Lacertilia indéterminés.

2 - Scincomorpha

a - Scincomorpha indéterminés

Dentaire – (Gisement : **Ausseing**)
Le dentaire MDE-Aus-255 (**pl. 11/fig. 38**) mesure 8 mm de longueur. Les dents sont cylindriques, pleurodontes et relativement longues. L'apex est comprimé labiolingualement, alors que la base est légèrement plus élargie lingualement et fortement cimentée. Les dents sont bicuspides, avec une cuspide postérieure bien développée et une cuspide antérieure plus réduite qui tend à disparaître sur les dents les plus antérieures. La face latérale du dentaire est parcourue de nombreux petits foramens alignés. Ce fragment est proche de celui provenant du gisement campanien supérieur de Laño attribué à des Scincomorpha indéterminés (Rage, 1999).

b - ? cf. Teiidae

Dent –(Gisement : **Peyrecave**)
« Une dent de lézard cf. Teiidae » est mentionnée par Gheerbrant *et al.*(1997), dans le gisement de Peyrecave. La dent est illustrée en vue occlusale mais aucune description n'est donnée.

3 - Varanoidea indéterminé

Vertèbre dorsale – (Gisement : **Cassagnau 2**)
Le centrum de MDE-Cas2-124 (**pl. 11/fig. 39**), grossièrement triangulaire, est aplati dorso-ventralement avec un condyle (abîmé) et un cotyle étirés transversalement. En vue antérieure, le cotyle fait face ventralement. Cette vertèbre ressemble fortement à celles des Anguidae mais le centrum bombé ventralement et sa grande taille rapproche notre spécimen des Varanoidea (Duffaud, 1994) malgré l'absence de constriction précondylaire souvent caractéristique du groupe. Des vertèbres similaires, en cours d'étude, sont connues dans le gisement campanien de Villeveyrac (Hérault) et le gisement maastrichtien inférieur? de Montséret (Aude).

? Amphisbaenia

Vertèbre – (Gisement : **Tricouté 1**)
Une vertèbre est attribuée à un « possible amphisbénien » par Gheerbrant *et al.*, 1997. La pièce en question est illustrée mais aucune description n'est donnée. Des vertèbres d'amphisbéniens ? sont également présentes dans le Campanien supérieur de Laño (Rage, 1999).

Crocodylia

Les premières mentions de crocodiles dans le Maastrichtien supérieur du Sud de la France datent de la fin du dix-neuvième siècle (Leymerie, 1881) ; il s'agissait de débris de reptiles (crocodiles et tortues) et même « d'un squelette entier » trouvés aux environs du village de Marsoulas (Haute-Garonne). Malheureusement nous n'avons pu retrouver aucune trace de ces pièces fossiles. Depuis, quelques restes fragmentaires rapportés à des Crocodylia indéterminés ont été trouvés dans les Petites-Pyrénées de la Haute-Garonne (Lepicard, 1985 ; Buffetaut et Cavin, 1995 ; Gheerbrant et al., 1997 ; Laurent et al., 1999). En 1999, les fouilles systématiques organisées dans le Maastrichtien terminal des Petites-Pyrénées, ont permis la découverte d'abondants restes de crocodiles. Il s'agit dans la plupart des cas de dents isolées ou d'ostéodermes, mais les riches gisements de Cassagnau (Commune de Marignac-Laspeyres, Haute-Garonne) ont fourni le crâne quasi-complet d'un Crocodylidae. Signalons l'absence (pour l'instant, en tout cas) de restes clairement attribuables aux Mesosuchia.

Crocodylia indéterminés

Dents – (Gisements : **Bexen, Auzas, Tricouté 1, 2 et 3, Lestaillats 1 et 2, Cassagnau 1 et 2, Ausseing, Peyrecave, Mérigon 1**)
De très nombreuses dents coniques, pointues à émail lisse ou à émail strié longitudinalement sur la face linguale sont attribuées à des crocodiles indéterminés. D'autres dents à couronne triangulaire et globuleuse à la base, possédant une face labiale convexe et linguale légèrement concave, présentent une dépression

longitudinale médiane et un étranglement à la base de la couronne. D'autres dents plus trapues, présentent les mêmes caractéristiques sur la couronne mais avec un véritable sillon longitudinal médian parcourant les deux faces et divisant ainsi la couronne en deux lobes distincts (MDE-Aus-187 ; **pl. 12/fig. 40**). Ces dents pourraient fort bien correspondre aux dents les plus postérieures du genre *Acynodon* (variabilité ente les dents antérieures et postérieures). Toutefois, dans l'attente de matériel plus diagnostique, ces dents sont attribuées à des crocodiles indéterminés.

Articulaire + surangulaire – (Gisement : **Cassagnau 2**)

MDE-Cas2-30 (**pl. 12/fig. 41**) consiste en un articulaire et un surangulaire fortement soudés entre eux. L'articulaire est massif et la zone d'articulation avec le carré consiste en deux cavités de différentes largeurs ; la plus latérale étant plus large et ayant une concavité plus importante que l'autre. Distalement, se développe un fort processus rétroarticulaire de forme quadrangulaire. Cette surface d'attache musculaire serait proportionnelle à la longueur du museau des crocodiliens (Troedsson, 1924). Le surangulaire consiste en une lame aplatie transversalement, sculptée de profondes cupules.

Squamosal – (Gisement : **Bexen**)

Il s'agit d'un squamosal droit (MDE-Fo1-137 ; **pl. 12/fig. 42**) de forme triangulaire dont la face dorsale est ornementée de profondes fosses. Le bord antéro-médial participe à la formation de la fenêtre supratemporale qui semble très réduite (différent des fenêtres supratemporales de *Thoracosaurus* qui ont un diamètre aussi large que les orbites).

Chevron – (Gisement : **Cassagnau 2**)

Un seul chevron (MDE-Cas2-141 ; **pl. 12/fig. 43**) en forme de «Y» a été trouvé, mais n'apporte aucune précision taxinomique.

Scapulas – (Gisement : **Cassagnau 2**)

Deux scapulas gauches (MDE-Cas2-51, **pl. 13/fig. 44** ; MDE-Cas2-224, **pl. 13/fig. 45**) dont les extrémités distales sont cassées, ont été trouvées. C'est un os élancé dont l'extrémité antérieure épaisse, s'amincit progressivement en direction distale dans son premier tiers pour s'élargir à nouveau en une lame aplatie transversalement, relativement longue. La face latérale de l'extrémité proximale est convexe alors que sa face médiale est concave. Dorsalement, l'extrémité proximale se développe en une lame aplatie transversalement (processus acromial?), s'étendant vers l'avant et surplombant la cavité glénoïde. La cavité glénoïde est peu profonde, de forme circulaire et relativement large ; sa marge latérale est fortement développée et forme un bourrelet proéminent. Ventralement, l'extrémité proximale est très large et présente une vaste gouttière qui s'estompe progressivement distalement, au fur et à mesure que la lame s'aplatit transversalement. La marge ventrale présente une courbure concave, qui est cependant moins marquée que celle de la marge dorsale.

Humérus – (Gisements : **Bexen, Cassagnau 1**)

Une extrémité distale d'humérus gauche (MDE-Fo1-61 ; **pl. 13/fig. 46**) est présente et montre un condyle interne plus développé que le condyle externe. Tous les deux sont bien individualisés et séparés par une profonde gouttière à la face postérieure. Il y a aussi un humérus complet (MDE-Cas2-262 ; **pl. 13/fig. 47**) de 14 cm de longueur dont la diaphyse est particulièrement longue et plutôt grêle et ses extrémités peu marquées. Une petite crête deltopectorale se développe dans le tiers antérieur de l'humérus. Cette pièce a été trouvée à quelques centimètres du crâne décrit ci-après et attribué à *T. neocesariensis*.

Ostéodermes – (Gisements : **Bexen, Cassagnau 1 et 2, Ausseing**)

Nous trouvons dans ces gisements deux grands types d'ostéodermes : certains (MDE-Cas2-263, **pl. 14/fig. 48** ; MDE-Cas2-264, **pl. 14/fig. 49**) possèdent un contour grossièrement quadrangulaire à ovale et une surface externe sculptée de profondes fosses, dépourvue de crête longitudinale médiale (quille). D'autres (MDE-Aus-06, **pl. 14/fig. 50** ; MDE-Aus-112, **pl. 14/fig. 51**) possèdent un contour irrégulier, une surface externe garnie de très profondes cupules et possédant une importante crête longitudinale excentrée épaisse. Signalons toutefois, que ces derniers ressemblent à ceux provenant du gisement campano-maastrichtien de Vilamitjana (Bassin de Tremp, Lérida, Spain), qui ont été décrit par Buscalioni *et al.* (1986) et attribués à la famille des Alligatoridae.

Eusuchia

1 - Eusuchia indéterminés

Vertèbres – (Gisements : **Bexen, Jadet, Cassagnau 1 et 2**)

Toutes les vertèbres trouvées dans les gisements du Crétacé terminal du Sud de la France sont procoeles, avec des centres vertébraux possédant des faces articulaires antérieures concaves et des faces articulaires postérieures fortement convexes, formant un condyle prononcé bien individualisé par rapport au reste du centrum. Ces vertèbres sont attribuées au sous-ordre des Eusuchia. Au sein de ce sous-ordre, les gisements du Crétacé supérieur d'Europe ont livré jusqu'à présent des restes attribuables aux Crocodylidae et aux Alligatoridae (Buffetaut, 1980 ; Buscalioni *et al.*, 1986 ; Astibia *et al.*, 1990 ; Vasse, 1993 ; Buscalioni *et al.*, 1999). Ces vertèbres procoeles pourraient tout aussi bien appartenir au crocodile eusuchien longirostre trouvé dans ces mêmes niveaux et dont la sous-famille (les Thoracosaurinae) est également connue dans le Crétacé supérieur du Nord de l'Europe (Suède et Pays-Bas).

Nous pouvons reconnaître des vertèbres cervicales (MDE-Fo1-104, **pl. 15/fig. 52** ; MDE-Cas2-202, **pl. 15/fig. 53**) dont les centra montrent des parapophyses bien développées et le départ d'une hémapophyse en position antéro-ventrale. Nous avons également des vertèbres dorsales dont il ne reste le plus souvent que les centra. Toutefois une vertèbre dorsale (thoracique?) (MDE-Cas2-229, **pl. 16/fig. 54**) portant ventralement une

hémapophyse est présente et possède des processus transverses très développés car ils portent de fortes parapophyses. Il y a aussi deux vertèbres dorsales (lombaires?) (MDE-Cas2-31, **pl. 16/fig. 55** ; MDE-Cas2-218, **pl. 17/fig. 56**) dont les processus transverses bien développés participent à la formation de l'arc neural. Ces processus transverses prennent naissance au même niveau que les prézygapophyses qui sont séparées l'une de l'autre par un profond sillon prenant naissance à la base de la neurapophyse. Une profonde gouttière sépare également les postzygapophyses. Enfin, une vertèbre caudale quasi complète (MDE-Cas2-32, **pl. 17/fig. 57**) est caractérisée par deux crêtes longitudinales assez prononcées parcourant la face ventrale du centrum et délimitant ainsi une dépression médiane. Les processus transverses sont bien développés et s'insèrent dans la moitié antérieure du centrum. La neurapophyse est relativement courte et montre un épaississement médian formant une sorte de contrefort se développant verticalement. Les prézygapophyses sont largement développées par rapport aux postzygapophyses et dépassent nettement du centrum.

2 – Crocodylidae

Thoracosaurus neocesariensis

Le matériel fossile rapporté à l'espèce *Thoracosaurus neocesariensis* Leidy, 1852, provient des sites de Cassagnau (Commune de Marignac-Laspeyres). Il s'agit d'un crâne, de dents, de vertèbres cervicales et d'ostéodermes (Laurent *et al.*, 2000).

Description

Crâne – (Gisement : **Cassagnau 1**)

Le crâne (MDE-Cas1-199, **pl. 18/fig. 58**) mesure 31cm de l'extrémité du museau jusqu'au condyle occipital. Il possède une rangée dentaire droite (dont il ne reste plus que les alvéoles dentaires) plus complète que la gauche ; il y a 5 alvéoles sur le prémaxillaire et une vingtaine sur le maxillaire ; ces rangées dentaires étant peu visibles à certains endroits du fait de la mauvaise conservation du spécimen, nous pouvons toutefois en déduire un nombre élevé de dents, d'au moins 25 par demi-mâchoire. A part une légère variation de taille, on ne constate, dans la denture, aucune différenciation marquée, avec un diamètre moyen des alvéoles de 5 mm. Ces rangées dentaires s'étendent vers l'arrière jusqu'à la moitié des fenêtres palatines. Les alvéoles (les dents) sont relativement bien séparés (espace moyen entre deux alvéoles égal à 5 mm). Il y a une petite échancrure au niveau de la suture entre le prémaxillaire et le maxillaire.

En vue ventrale, les maxillaires montrent deux petites ouvertures, parfaitement symétriques, en position postérieure, qui seraient peut-être à mettre en rapport avec les « ouvertures antéorbitaires » présentes à la face dorsale du crâne mais dont la fonction reste encore énigmatique.

Les fenêtres palatines se terminent en pointe dans leur partie antérieure et s'élargissent tout en s'arrondissant dans leur partie postérieure. Ces fenêtres sont bordées par les palatins, les maxillaires, les ptérygoïdes et les ectoptérygoïdes, ces derniers n'étant pas présents sur notre spécimen (zone abîmée). Les narines internes, larges, s'ouvrent totalement dans les ptérygoïdes, elles sont en position très postérieure et forment chacune un demi-cercle bien marqué. La voûte palatine secondaire est formée par les prémaxillaires, les maxillaires, les palatins et les ptérygoïdes (le vomer n'est pas visible). Le quadratojugal, massif, montre une marge externe épaissie (l'épine du quadratojugal n'est pas conservée).

Toute la surface dorsale du crâne est recouverte de cupules, avec une plus forte impression sur sa partie postérieure. Il n'y a pas de véritable fenêtre antéorbitaire (située en principe à la limite du maxillaire et du lacrymal), toutefois on note la présence d'une « ouverture antéorbitaire » se trouvant à la limite des lacrymaux et des préfrontaux (ouverture visible seulement du côté gauche du crâne, la partie droite étant légèrement abîmée). Cette « ouverture antéorbitaire » a également été signalée par Leidy (1865) sur un crâne découvert dans le Maastrichtien du New Jersey et attribué à *Thoracosaurus neocesariensis*. Le museau est allongé (progressivement effilé) et composé du maxillaire et du prémaxillaire, ce dernier étant légèrement élargi en forme de spatule. L'allongement du museau entraîne l'exclusion des nasaux du bord des narines et aboutit, semble-t-il, à la séparation des nasaux et des prémaxillaires; ces derniers s'étendent vers l'arrière (jusqu'au niveau des 3e et 4e dents maxillaires). L'ouverture nasale, unique, entièrement bordée par les prémaxillaires, est située près de l'extrémité du museau. Latéralement, le frontal participe à la marge postérieure des orbites et, s'étirant loin vers l'arrière, il participe largement à la marge antérieure des fenêtres supratemporales ; ces fenêtres supratemporales, larges et de forme ovale, atteignent le diamètre de l'orbite. L'espace interorbitaire, plus ou moins concave, est de même largeur que les orbites qui sont dirigées vers le haut et largement écartées. Le toit crânien est court et large. Du fait de cette association de caractères, ce crâne est attribué au genre *Thoracosaurus* Leidy, 1852.

Dents – (Gisements : **Cassagnau 1** et **2, Ausseing**)

De nombreuses dents ont été trouvées isolées dans les gisements de Cassagnau. La majorité d'entre elles, coniques, plus ou moins incurvées, avec un émail possédant de fines stries longitudinales (faces linguales et labiales) et de fines carènes latérales tranchantes (MDE-Cas2-35 ; **pl. 19/fig. 59**) peuvent être rapportées au genre *Thoracosaurus* (Leidy, 1865 ; Troedsson, 1924). Certaines dents de morphologie identique ont également été trouvées à Ausseing et sont donc rapportées à ce genre.

Vertèbres – (Gisement : **Cassagnau 2**)

Parmi les nombreuses vertèbres trouvées à Marignac-Laspeyres, nous n'attribuerons, avec certitude, au genre *Thoracosaurus*, que deux vertèbres cervicales caractéristiques (MDE-Cas2-33, **pl. 19/fig. 60** ; MDE-Cas2-202, **pl. 19/fig. 61**). La première, dont il ne reste que le centrum, montre des parapophyses proéminentes et bien développées à sa face ventrale. Ces parapophyses sont soudées entre elles antérieurement, formant ventralement une large dépression. La présence d'une hémapophyse n'est pas visible (zone légèrement abîmée).

La seconde vertèbre, complète, montre les mêmes caractéristiques que la précédente au niveau du centrum, avec toutefois une légère tubérosité bifide en position antéro-ventrale. Ces vertèbres cervicales ressemblent à la vertèbre cervicale (la cinquième) attribuée à *Thoracosaurus obscurus* Cope, 1870 et caractérisée notamment par une petite hémapophyse bifide, rudimentaire, à sa face antéro-ventrale (Troedsson, 1924).

Ostéodermes – (Gisements : **Cassagnau 1** et 2)

Deux plaques dermiques (MDE-Cas1-167, **pl. 20/fig. 62** ; MDE-Cas2-126, **pl. 20/fig. 63**) de contour grossièrement triangulaire, dont la surface externe est sculptée de profondes fosses et dépourvue de crête longitudinale médiale, montrent une marge biseautée lisse servant certainement de zone d'appui (recouvrement) pour la plaque précédente, comme cela a déjà été signalé pour le genre *Thoracosaurus* (Troedsson, 1924 ; Carpenter, 1983)

Discussion

A cause de la position des choanes (très reculées et totalement situées dans les ptérygoïdes), de la constitution du palais secondaire formé par les prémaxillaires, les maxillaires, les palatins et les ptérygoïdes, de l'absence de véritable fenêtre antéorbitaire et des vertèbres fortement procoeles, nous pouvons affirmer sans équivoque que nous avons affaire à un crocodile eusuchien.

La forme effilée du museau, l'exclusion des nasaux du bord des narines externes, le diamètre des orbites (dirigées vers le haut) aussi grand que celui des fenêtres supratemporales, la participation des frontaux à la marge antérieure des fenêtres supratemporales, la grandeur de l'espace interorbitaire et le nombre élevé de dents (au moins 25), rapprochent notre spécimen de la sous-famille des Thoracosaurinae Nopcsa, 1928.

Jusqu'à présent un seul genre, *Thoracosaurus*, est reconnu et il possède une répartition géographique importante puisqu'on le retrouve en Amérique du Nord, en Suède, aux Pays-Bas et en France. Les espèces paraissant valides sont : *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) du Crétacé supérieur du New Jersey (USA), *Thoracosaurus macrorhynchus* (Blainville, 1855) du Paléocène de Champagne (France) et du Maastrichtien des Pays-Bas (Maastricht) (Koken, 1888) et *Thoracosaurus scanicus* (Troedsson, 1924) du « Danien » (Paléocène) de Suède (Malmö).

Le nom spécifique *neocesariensis* a été établi par De Kay en 1842 pour une nouvelle espèce de *Gavialis* dont quelques fragments de mâchoire inférieure avaient été trouvés dans les « Greensands » du New-Jersey. D'autre part, le genre *Thoracosaurus* a été établi par Leidy en 1852 pour un ostéoderme provenant des mêmes niveaux et qu'il attribua à *T. grandis*. En 1865, Leidy a redécrit un crâne de la même provenance, auparavant attribué par Morton (1844) à *Crocodylus (Gavialis) clavirostris*. La redescription du crâne par Leidy, accompagnée d'une comparaison avec le genre *Gavialis*, l'a amené à attribuer tout le matériel découvert dans les « Greensands » du New-Jersey, datés du Maastrichtien (Carpenter, 1983 ; Gallagher, 1993), à *Thoracosaurus neocesariensis*. Ce crocodile longirostre est principalement caractérisé par une « ouverture antéorbitaire » entre les lacrymaux et les préfrontaux, et des ostéodermes sans quille, à fortes cupules et montrant une facette articulaire lisse en position antérieure et postérieure. *Thoracosaurus macrorhynchus* a été établi par Blainville, en 1855, pour un crâne et une mâchoire inférieure provenant du Mont-Aimé en Champagne (France) ; ce matériel a été rapporté à *Gavialis* cf. *G. macrorhynchus* par Gervais (1859), et ensuite redécrit par Piveteau en 1927 et attribué à *Tomistoma macrorhyncha*. En 1888, Koken attribua à *Thoracosaurus macrorhynchus* un crâne provenant du Maastrichtien des Pays-Bas. L'attribution générique a donc suscité quelques désaccords : il s'agit de *Tomistoma* pour Lydekker (1888), Piveteau (1927) et Carpenter (1983), principalement sur la base d'un contact entre les nasaux et les prémaxillaires. Toutefois, chez *Tomistoma*, les frontaux sont exclus du bord des fenêtres supratemporales et l'espace interorbitaire est relativement étroit, ce qui est loin d'être le cas chez *T. macrorhynchus* que nous considérons donc comme valide. Il est fréquent que du matériel crocodilien (essentiellement pour les longirostres du début du Tertiaire) soit rapporté de façon abusive à *Tomistoma* (genre représenté de nos jours par l'espèce *T. schlegeli* - le faux gavial), quand celui-ci est insuffisant pour créer un nouveau genre (Vasse, 1992, 1993).

L'espèce *T. scanicus* a été établie par Troedsson, en 1924, pour un crâne, une mâchoire, des vertèbres, des côtes, des ostéodermes, et des humérus provenant du « Danien » (Paléocène) de Suède.

Thoracosaurus cherifiensis, décrit par Lavocat (1955) des couches continentales cénomaniennes des Kem Kem, dans le Sud marocain, n'a fait l'objet que d'une description préliminaire, non illustrée. Le Cénomanien continental des Kem Kem est riche en restes de crocodiliens, qui n'ont été qu'incomplètement décrits. Les restes de grands crocodiliens longirostres n'y sont pas rares, mais la plupart semblent appartenir à des mésosuchiens. Le matériel décrit par Lavocat a clairement besoin d'être revu et son attribution au genre *Thoracosaurus* paraît très incertaine. Il n'en sera donc pas tenu compte ici.

Entre les trois espèces valides, *T. neocesariensis*, *T. macrorhynchus* et *T. scanicus*, les différences sont minimes :

T. neocesariensis se distingue essentiellement des autres espèces, par des lacrymaux relativement courts (plus courts que les préfrontaux) et par la présence d'ouvertures antéorbitaires à la limite des préfrontaux et des lacrymaux. Considérée jusqu'à présent par de nombreux auteurs (Koken, 1888 ; Troedsson, 1924 ; Carpenter, 1983) comme accidentelle, la présence de ces ouvertures sur le crâne (MDE-Cas2-199) trouvé dans le gisement de Cassagnau, nous amène à réviser cette idée. En effet la découverte récente de ce crâne de thoracosauriné montrant des ouvertures antéorbitaires entre les préfrontaux et les lacrymaux, similaires à celles décrites par Leidy en 1865 sur le crâne attribué à *T. neocesariensis*, semble confirmer que nous avons affaire à des orifices naturels.

T. macrorhynchus se distingue des autres espèces, par des nasaux venant au contact des prémaxillaires, des dents moins nombreuses (dont 4 sur le prémaxillaire)

dépourvues de fines carènes latérales tranchantes et un espace interorbitaire plus important.

T. scanicus se distingue des deux autres espèces par un nombre élevé de dents par demi-mâchoire (5 sur le prémaxillaire et 22 sur le maxillaire), des lacrymaux largement développés et une distance relativement importante séparant les nasaux et les prémaxillaires qui n'ont alors aucun contact entre eux.

Parmi les nombreux restes trouvés dans les gisements de Cassagnau, seuls le crâne (MDE-Cas1-199), des dents, deux vertèbres cervicales (MDE-Cas2-33 et MDE-Cas2-202) et des ostéodermes (MDE-Cas1-167 et MDE-Cas2-126), sont attribués au genre *Thoracosaurus*, et à l'espèce *T. neocesariensis* principalement sur la base des ouvertures antéorbitaires. Le reste du matériel est rapporté à des Crocodylia indéterminés.

Conclusion

La forme du rostre, le nombre de dents et la finesse du crâne caractérisant ces thoracosaurinés, sont probablement liés à un régime piscivore.

La vaste répartition géographique des thoracosaurinés dans les dépôts marino-littoraux et deltaïques fini-crétacés d'Amérique du Nord et d'Europe, n'est guère étonnante compte tenu de la géographie de l'époque avec un océan Atlantique plus étroit et une température plus élevée qu'aujourd'hui. Leur dispersion a pu alors s'effectuer à l'aide de courants côtiers suffisamment chauds pour permettre à ces reptiles poïkilothermes, probablement incapables d'assurer une nage soutenue sur une longue distance à contre courant, de survivre.

Le problème des ouvertures antéorbitaires, avait déjà été soulevé par Leidy (1865) pour l'espèce *T. neocesariensis* caractérisée par la présence de deux foramens antéorbitaires, qui selon lui, étaient « peut-être accidentels, mais semblaient être les homologues de ceux de *Teleosaurus* et *Pelagosaurus* ». Ensuite, Koken (1888) a montré que ces foramens s'ouvrant chez *T. neocesariensis* à la limite du lacrymal et du préfrontal, ne pouvaient être les homologues de ceux rencontrés chez les crocodiliens mésosuchiens marins jurassiques, qui sont situés entre le lacrymal et le maxillaire. Dès 1869, Cope proposa le genre *Holops*, pour un crâne très semblable à *Thoracosaurus* mais dépourvu de ces ouvertures préorbitaires, comme c'est d'ailleurs le cas pour tous les autres spécimens qui ont été trouvés ensuite en Amérique du Nord et en Europe. Jusqu'à présent ces ouvertures préorbitaires ont donc été considérées comme accidentelles, principalement en raison de leur position inhabituelle entre le préfrontal et le lacrymal et le genre *Holops* considéré comme un synonyme de *Thoracosaurus* (Carpenter, 1983). Toutefois chez certains mésosuchiens marins, les Metriorhinchidae, la forme et la position de cette fenêtre antéorbitaire peuvent être également tout à fait originales (Wenz, 1968) en raison, dans ce cas précis, de la participation du nasal et du jugal.

Outre le fait qu'il pourrait s'agir d'un conduit nerveux, cette « ouverture antéorbitaire » de configuration originale (entre le préfrontal et le lacrymal) présente sur le spécimen de Cassagnau (et également sur le crâne de *T. neocesariensis*) pourrait correspondre à l'orifice d'une glande à sel nécessaire à l'osmorégulation de ce crocodilien marin et à plus forte raison s'il a pu étendre son aire de répartition via le milieu marin.

Il semble qu'une révision des thoracosaurinés s'impose pour différencier d'une part *T. neocesariensis* et le crâne de Cassagnau montrant une « ouverture antéorbitaire » et d'autre part tous les autres spécimens (nord-américains et européens), caractérisés par l'absence de cette ouverture ; ces derniers pourraient alors être rapportés au genre *Holops* Cope, 1869.

Les Thoracosaurinae sont avec leurs contemporains, les Dyrosauridae (crocodiliens mésosuchiens marins), les seuls macroprédateurs marins à survivre à la crise Crétacé-Tertiaire, peut-être du fait qu'ils étaient côtiers ou estuariens. En effet, il est possible que ces longirostres aient pu franchir la limite K/T grâce à la survie de leur principale source de nourriture, les poissons d'eau douce ou littoraux, qui franchirent plus facilement cette crise (Cavin et Martin, 1995). Outre le fait que la découverte de *Thoracosaurus* dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées permet d'élargir l'aire de répartition de ce genre, dont c'est la première mention dans le Crétacé supérieur français, l'intérêt du crâne trouvé à Marignac-Laspeyres et attribué à *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) tient à ce qu'il permet de supposer, chez cette espèce, que les ouvertures antéorbitaires considérées jusqu'à maintenant comme accidentelles, pourraient être naturelles.

3 – Alligatoroidea

? *Musturzabalsuchus sp.*

De nombreuses dents trouvées dans les gisements de Cassagnau et d'Ausseing peuvent être rapportées à *Musturzabalsuchus*. Ce genre fondé sur des restes du rostre et de la mandibule provenant du gisement campano-maastrichtien de Laño (Treviño, Pays-Basque espagnol) est probablement présent dans le Campanien (Fuvélien) du Bassin de Fuveau-Valdonne (Bouches-du-Rhône, France), ainsi que dans le Campano-Maastrichtien d'Armuña (Province de Segovia, Espagne), (Buscalioni *et al.*, 1997, 1999).

Dents – (Gisements : **Cassagnau 1 et 2, Ausseing**)

Les dents sont coniques à lancéolées avec une face labiale légèrement convexe (MDE-Cas2-231, **pl. 21/fig. 64**) ; certaines dents (probablement plus postérieures) sont trapues. Quoi qu'il en soit, toutes ces dents sont caractérisées par des faces linguales (et parfois labiales) intensément ridées longitudinalement, et des carènes latérales pourvues de fines ondulations (MDE-Aus-230, **pl. 21/fig. 65** ; MDE-Aus-124, **pl. 21/fig. 66**). Ces dents sont attribuées, provisoirement, à *Musturzabalsuchus sp.*, Buscalioni *et al.*, 1997.

4 – Alligatoridae

Acynodon cf. *iberoccitanus*

Le matériel fossile rapporté à *Acynodon* cf. *iberoccitanus* Buscalioni *et al.*, 1997, provient du

gisement d'Ausseing. Ce site a livré certaines dents attribuées à ce genre connu dans les gisements campano-maastrichtien de Laño et de Quintanilla del Coco, dans le Nord de l'Espagne (Buscalioni *et al.*, 1997, 1999). Un crâne complet attribué à *A. iberoccitanus* (cf. Vasse, 1993 ; Buscalioni *et al.*, 1999) a également été trouvé dans le Sud de la France (Fox-Amphoux, Provence).

Dents – (Gisement : **Ausseing**)

Les dents antérieures sont spatulées, à large carène marginale asymétrique et sont caractérisées par une couronne trapue, à base renflée (MDE-Aus-74, **pl. 21/fig. 67**). Les dents postérieures deviennent plus globuleuses (broyeuses) et sont caractérisées par une fine crête apicale (MDE-Aus-77, **pl. 21/fig. 68** ; MDE-Aus-71, **pl. 21/fig. 69**). Deux espèces sont connues *A. iberoccitanus* caractérisée par la présence (sur les dents les plus postérieures) d'une profonde arête en fer à cheval formée par la crête apicale et les carènes ; et *A. lopezi* caractérisée par la présence de deux ou trois sillons sur la face linguale des dents tribodontes. Parmi les dents postérieures trouvées à Ausseing, certaines présentent une arête en fer à cheval caractérisant l'espèce *A. iberoccitanus* ; nous attribuons donc ces dents à *Acynodon* cf. *iberoccitanus*.

Dinosauria

Theropoda

Les restes de théropodes sont très rares dans le Maastrichtien supérieur du Sud de la France et ils ne sont représentés que par des dents isolées. Ailleurs en Europe les riches gisements de Roumanie ont fourni des restes, essentiellement des dents, attribués à des Dromaeosauridae, Coelurosauria (cf. *Euronychodon*), Troodontidae, ? Abelisauridae. En Belgique, un Ceratosauroidea (*Betasuchus bredai*) est connu par un fémur. Enfin, des dents provenant du gisement d'Areny de Noguera ont permis de mettre en évidence des Dromaeosauridae et des Coelurosauria ? (*Euronychodon sp.*) dans le Maastrichtien supérieur d'Espagne.

Theropoda indéterminés

Dents – (Gisement : **Cassagnau 1**)

Une dent MDE-Cas1-210 (**pl. 22/fig. 70**) mesurant 4,4 cm de haut pour 1,6 cm de large a été trouvée. La dent est recourbée mais peu comprimée latéralement. Le fait le plus marquant est le passage de la carène antérieure sur la face linguale de la dent. Les deux carènes, antérieure et postérieure, sont munies de denticules. Les denticules se voient mieux sur le bord postérieur de la dent et il en existe environ trois par millimètre. Cette dent appartient probablement à un carnosaure de grande taille.

Vertèbres dorsales – (Gisement : **Le Bexen**)

Deux petites vertèbres dorsales, dont il ne reste que le centrum ont été trouvées au Bexen. La plus complète MDE-Fo1-150 (**pl. 22/fig. 71**) possède un centrum de 1,4 cm de longueur pour 2 cm de largeur. La face antérieure est plane alors que la face postérieure est concave. Le centrum est lisse ventralement alors que les faces latérales montrent un énorme pleurocoele situé assez haut proche de l'arc neural. Ce pleurocoele est étiré antéro-postérieurement et mesure 1 cm de longueur pour 0,4 cm de hauteur. Du fait de l'absence d'une hemapophyse sur la face ventrale du centrum nous pouvons en déduire que ces vertèbres correspondent à des dorsales postérieures. Ce matériel trop fragmentaire ne nous permet pas dans l'immédiat de pousser plus loin notre conclusion.

Dromaeosauridae indéterminés

Dents – (Gisements : **Cassagnau 1** et **2**)

MDE-Cas2-232 (**pl. 22/fig. 72**) est une dent plus comprimée postérieurement qu'antérieurement, de 2,3 cm de hauteur, recourbée et portant des denticules sur toute la longueur des carènes antérieure et postérieure. La carène postérieure est droite, alors que la carène antérieure est convexe. Les denticules, trois à quatre par millimètre, sur la carène postérieure sont droits, non recourbées et aussi longs que hauts. Les denticules de la carène antérieure sont beaucoup plus petits et très peu distincts.

MDE-Cas1-92 (**pl. 23/fig. 73**) est une petite dent recourbée, plus comprimée postérieurement qu'antérieurement. Sa carène postérieure porte des denticules très nets (trois/quatre par millimètre), réparties de la base au sommet de la dent et plus hautes que larges. La carène antérieure est presque lisse, ne montrant que de fines ébauches de denticules concentrés sur la moitié distale de la dent.

MDE-Cas2-28 (**pl. 23/fig. 74**) mesure 2,6 cm de hauteur pour 1,7 cm de large. Cette dent a la forme générale d'un triangle isocèle avec des faces labiales et linguales convexes ; elle est légèrement recourbée distalement. Les carènes antérieure et postérieure sont crénelées avec des denticules s'étendant de la base au sommet. Ces denticules sont généralement droits, rectangulaires, perpendiculaires à l'axe de la dent et légèrement arrondis distalement. La carène postérieure porte des denticules, deux par millimètre en moyenne, plus hauts que larges. La carène antérieure porte des denticules plus larges que hautes puis aussi larges que hautes proximalement.

Malgré des différences morphologiques, peut-être liées à des positions différentes dans la mâchoire, ces dents possèdent des denticules sur les carènes antérieures et postérieures qui sont droits, rectangulaires, perpendiculaires à l'axe de la dent et légèrement arrondis distalement. Tous ces caractères suggèrent des affinités avec la famille des Dromaeosauridae (cf. Currie *et al.*, 1990).

Coelurosauria

? *Euronychodon sp.*

Dent – (Gisement : **Marsoulas**)

Une dent, MDE-Mar-03 (**pl. 23/fig. 75**), recourbée à carènes lisses possédant des faces labiale et linguale légèrement convexes (presque aplaties) et creusées par une dépression longitudinale semble proche du genre

Euronychodon (Antunes et Sigogneau-Russel, 1991) considéré par beaucoup comme un *nomen dubium* (cf. Currie *et al.*, 1991).

Titanosauridae

Les restes de sauropodes sont très rares dans le Maastrichtien supérieur du Sud de la France. Leur présence n'est confirmée que depuis 1999 où trois dents et un métacarpien ont été trouvés dans les gisements de Cassagnau (Petites-Pyrénées, Haute-Garonne), ainsi qu'un tibia et un métacarpien dans le gisement d'Ausseing (Petites-Pyrénées, Haute-Garonne). Herbivores dominants des écosystèmes européens du Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur, les sauropodes, n'étaient pas connus jusqu'à présent dans les dépôts du Maastrichtien supérieur français. Tout le matériel récolté est attribué, pour le moment, à un Titanosauridae indéterminé. Signalons la découverte récente d'une extrémité proximale de fémur gauche dans le Maastrichtien supérieur de Serraduy (Huesca, Espagne) appartenant également à un Titanosauridae (Canudo *et al.*, 1999).

Titanosauridae indéterminés

Dents – (Gisements : **Cassagnau 1 et 2**)

Trois dents (MDE-Cas1-10, **pl. 24/fig. 76** ; MDE-Cas2-26, **pl. 24/fig. 77** ; MDE-Cas2-27, **pl. 24/fig. 78**) ont été trouvées ; la plus complète mesure 8 mm de large et 42 mm de longueur. Les couronnes dentaires sont légèrement spatulées et les racines sont cylindriques. La face buccale est légèrement convexe alors que la face linguale est concave. Ces dents sont clairement différentes de celles, cylindriques, de *Lirainosaurus astibiai* du Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur du Pays-Basque Espagnol (Sanz, 1986 ; Sanz *et al.*, 1999) et sont également différentes des dents d'*Ampelosaurus atacis* du Maastrichtien inférieur de la Haute-Vallée de l'Aude, caractérisées par de fines expansions caudales et rostrales (Le Loeuff, 1995).

Métacarpien – (Gisements : **Cassagnau 2, Ausseing**)

MDE-Cas2-25 (**pl. 25/fig. 79**) est un métacarpien IV gauche, de 250 mm de longueur, montrant une surface articulaire proximale de section triangulaire avec la pointe du triangle dirigée ventralement. La bordure dorsale et la bordure médiale forment un angle droit alors que l'hypoténuse est formée par la bordure latérale. L'extrémité proximale du métacarpien montre à sa face latérale une zone rugueuse de forme triangulaire (correspondant probablement au contact avec le métacarpien V). La diaphyse est régulièrement concave médialement. L'extrémité distale est largement plus développée que l'extrémité proximale. La surface articulaire distale, plus massive, forme un triangle rectangle (les bordures dorsale et latérale forment un angle droit et la bordure médiale forme l'hypoténuse). Cette surface articulaire est fortement concave transversalement et convexe dorso-ventralement. Ce métapode massif appartient clairement à un sauropode et nous l'attribuons provisoirement à un titanosauridé, la seule famille identifiée pour l'instant dans le Maastrichtien supérieur d'Europe.

Un autre métapode (MDE-Aus-177, **pl. 25/fig. 80**) fortement déformé, massif et difficilement orientable a été trouvé dans le gisement d'Ausseing ; nous l'attribuons également à un titanosauridé indéterminé.

Tibia – (Gisement : **Ausseing**)

MDE-Aus-129 (**pl. 26/fig. 81**) est un tibia droit de 565 mm de longueur dont les extrémités proximale et distale sont manquantes. Le départ d'une forte crête cnémiale se dirigeant latéralement est visible à la bordure craniale de l'extrémité proximale ; cette crête est suivie caudalement par une importante gouttière creusée à la face latérale du tibia. La diaphyse de section ovale, est aplatie latéro-médialement. Par sa forme générale, ce tibia appartient à un sauropode et nous l'attribuons également à un titanosauridé indéterminé.

Hadrosauridae

Les Hadrosauridae sont de très loin les dinosaures herbivores dominant les écosystèmes du Sud de la France durant le Maastrichtien supérieur. Ils sont représentés par du matériel crânien et post-crânien appartenant principalement à des individus juvéniles qui pourrait être le résultat d'un biais taphonomique dû aux conditions de transport privilégiant le dépôt du « petit matériel ». Le premier reste de dinosaure ornithopode rapporté à un hadrosaure a été découvert en 1971 dans la carrière du Jadet (environs de Saint-Martory, Haute-Garonne). Il s'agit d'un fragment de dentaire gauche, conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris décrit par Paris et Taquet en 1973. Il faudra ensuite attendre 1988 pour que R. Rocchia, lors de prospections en quête de la limite Crétacé-Tertiaire, découvre quelques petites vertèbres caudales (Le Loeuff, 1991a) au Bexen, non loin du village de Fontjoncouse. Depuis 1992, des campagnes de fouilles systématiques conduites par le Musée des Dinosaures d'Espéraza dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées, du Plantaurel et des Corbières, ont permis la découverte d'une quantité importante d'ossements d'hadrosaures rapportés pour la plupart à des Hadrosauridae indéterminés et les autres au genre *Pararhabdodon* Casanovas *et al.*, 1993.

1 - Hadrosauridae indéterminés

Maxillaire – (Gisement : **Bexen**)

MDE-Fo1-11 (**pl. 27/fig. 82**) est un fragment de maxillaire droit dont seule est conservée la partie antérieure avec les 7 premiers alvéoles. La pièce mesure 60,2 mm de longueur, 30 mm de largeur et 30 mm d'épaisseur dans la partie postérieure. En vue latérale on observe dans la partie postérieure un développement latéral très important alors que l'extrémité antérieure du maxillaire s'affine, devient grêle et se recourbe ventralement. Aucun foramen n'est observable sur cette face latérale. En vue médiale les 7 premiers alvéoles sont visibles ; les rainures alvéolaires larges de 4 mm sont

parallèles et s'inclinent à leur sommet progressivement vers l'avant. Les dents et la lamelle osseuse médiale du maxillaire ne sont pas conservées. Ventralement le très grand développement latéral du maxillaire, à son extrémité postérieure, forme une pointe proéminente. La surface s'étendant entre cette pointe et la base des alvéoles est légèrement concave. L'avant du maxillaire forme une baguette osseuse qui se recourbe ventralement à son extrémité antérieure ; c'est le processus antéro-ventral. Le processus antéro-dorsal et toute la partie dorsale du maxillaire ne sont pas conservés.

Discussion : Ce reste très fragmentaire ne permet aucune précision taxinomique. Il convient toutefois de signaler que le fort développement latéral caractéristique dans la partie postérieure du maxillaire MDE-Fol-11 n'est pas observable chez *Telmatosaurus transsylvanicus*, du Maastrichtien de Roumanie.

Prédentaire – (Gisement : **Cassagnau 2**)

MDE-Cas2-138 (**pl. 27/fig. 83**) est un os courbe en forme de diadème, récolté avec le dentaire MDE-Cas2-248. Sa surface linguale (intérieure) montre, dans son plan de symétrie, une fine carène séparant le prédentaire en deux parties égales et se terminant en un fin processus ventral dirigé antéro-postérieurement. Le bord antérieur du prédentaire, denticulé, est peu élevé et montre ventralement une série de petits foramens nourriciers alignés, ainsi que deux autres plus gros situés médialement. Caudolatéralement, ces denticulations régressent progressivement. En vue ventrale, la partie médiane du prédentaire s'évase pour recevoir les extrémités rostrales des dentaires. Ce processus dorsomédian est peu marqué.

La branche latérale droite du prédentaire (la gauche étant cassée) relativement longue et fine, se termine par un petit processus qui vient embrasser l'extrémité antérieure du dentaire.

Discussion : Les prédentaires de *Mandchurosaurus mongoliensis* et de *Bactrosaurus johnsoni* ne possèdent pas de processus médio-ventral dirigé postérieurement. A la place, on peut voir une petite dépression. Par contre les prédentaires de *Lambeosaurus lambei* et *Corytosaurus casuarius* (Lambeosaurinae) possèdent ce processus médio-ventral plus ou moins développé. Toutefois ce caractère semble avoir peu de valeur phylogénétique et n'est pas retenu par Brett-Surman dans sa révision des Hadrosauridae (1989).

Dentaires – (Gisements : **Bexen , Jadet, Cassagnau 1 et 2, Ausseing, Mérigon 1, Lestaillats 1**)

MDE-Fol-10 (**pl. 27/fig. 84**) est un dentaire droit mesurant 210 mm de long. Son extrémité antérieure n'est pas conservée, et il ne reste que la base du processus coronoïde à l'extrémité caudale, lequel semble s'élever latéralement et perpendiculairement à la région alvéolaire. Latéralement, la surface du dentaire est fortement bombée et les bordures ventrales et dorsales sont parallèles. Deux foramens mentonniers s'ouvrent antérieurement sur la face latérale du dentaire et sont dirigés postérieurement. L'extrémité postérieure de la surface latérale du dentaire s'élève progressivement tout en s'incurvant dorsalement pour former la base du processus coronoïde. En vue postérieure s'ouvre un large canal de Meckel (visible du fait de l'absence du splénial) formant une sorte d'entonnoir se rétrécissant (progressivement) ventralement pour ne devenir qu'un fin sillon parcourant le bord ventral de la face médiale du dentaire. Au dessus de ce canal de Meckel, on trouve un large foramen au grand axe oblique dont l'orientation est de 45° par rapport à la surface médiale alvéolaire. Il correspond à la sortie d'un canal vasculaire qui perfore la mandibule sur presque toute sa longueur, c'est le foramen supra meckélien (Buffetaut *et al.*, 1985). Médialement les 24 derniers alvéoles larges d'environ 6 mm sont partiellement préservés et s'inclinent médialement et antérieurement vers leur base. Les lames osseuses qui les séparent sont légèrement obliques et inclinées vers l'avant. Il y a formation d'une petite dépression au milieu de la face médiale du dentaire délimitant une région supérieure légèrement convexe et une région inférieure plus plane. Les dents ne sont pas préservées, ni la lamelle osseuse médiale du dentaire. Les rainures alvéolaires tapissent quasiment toute la face médiale du dentaire et ne s'arrêtent qu'au niveau du bord dorsal du sillon parcourant la base de cette face.

Provenant du même gisement, MDE-Fol-03 (**pl. 28/fig. 85**) est un fragment antérieur de dentaire gauche. Il porte les 10 premiers alvéoles partiellement conservés, il mesure 50 mm de long pour 30 mm de large. La face médiale est séparée en deux parties. Une partie supérieure portant les alvéoles dentaires larges de 3 mm et une partie inférieure montrant l'amorce de la symphyse. La face latérale est convexe dorso-ventralement et présente un large foramen mentonnier qui s'ouvre antérieurement dans la moitié supérieure du dentaire (Le Loeuff *et al.*, 1993). Trois autres foramens plus petits s'ouvrent, toujours dans la moitié supérieure du dentaire mais plus postérieurement.

Le dentaire MDE-Cas2-248 (**pl. 28/fig. 86**) a été récolté avec le prédentaire MDE-Cas2-138 et appartient au même individu. La pièce mesure 160 mm de long pour une largeur de 35 mm (au milieu de l'os), ce qui lui donne une apparence gracile. Le processus coronoïde est légèrement dirigé rostralement. La face latérale de l'os montre une dépression longitudinale naissant à la base du processus coronoïde. Latéralement, la surface du dentaire est bombée dorso-ventralement et les bordures ventrales et dorsales sont parallèles. Sept foramens mentonniers s'ouvrent antérieurement sur la face latérale du dentaire et sont dirigés postérieurement. Un très large foramen mentonnier s'ouvre antérieurement, près du bord dorsal du dentaire non loin de la symphyse. Six autres foramens plus petits s'ouvrent, toujours dans la moitié supérieure du dentaire mais plus postérieurement. En vue postérieure s'ouvre le canal de Meckel et au-dessus il n'y a pas de foramen supra meckélien visible (probablement dû au fait que cette zone est légèrement enfoncée). Médialement 21 alvéoles larges d'environ 4 mm sont présents. Les lames osseuses qui les séparent sont légèrement obliques et inclinées vers l'avant. Deux dents sont préservées, ainsi que quelques fragments de la lamelle osseuse médiale du dentaire. Les dents de forme losangique, montrent une carène médiane proéminente, linéaire et légèrement décalée caudalement. Il n'y a pas de ride secondaire se développant à la surface émaillée de la couronne des dents. L'extrémité antérieure du dentaire est dépourvue

d'alvéoles dentaires et s'incurve ventro-médialement. En vue dorsale, l'extrémité tout à fait antérieure montre un petit replat, surplombant la symphyse et où vient reposer le prédentaire. Le diastème entre cette surface pour le prédentaire et la première chambre alvéolaire est relativement long, mais toutefois plus court que la batterie dentaire mesurant 90,5 mm de longueur.

Un autre dentaire (MDE-Cas2-02, **pl. 28/fig. 87**) moins complet est également présent dans le même gisement et possède les mêmes caractéristiques.

Il convient de noter que le fragment de dentaire gauche découvert dans la carrière du Jadet en 1971 (décrit par Paris et Taquet en 1973) constitue la première mention en France, d'un reste attribuable à un hadrosaure (collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris).

En tout, une dizaine d'autres fragments de dentaires ont été trouvés dans les divers gisements du Sud de la France, mais leur description n'apporte pas d'informations supplémentaires à notre étude.

Discussion : L'orientation caudale ou presque verticale du processus coronoïde est un caractère primitif observé chez *Ouranosaurus, Iguanodon, Bactrosaurus* et *Telmatosaurus*. Par contre les Euhadrosauria possèdent un processus coronoïde incliné rostralement vers les orbites plutôt que vers la fenêtre supratemporale (Ostrom, 1961).

Le dentaire de *Telmatosaurus transsylvanicus*, dont le grand axe du foramen supra méckélien est vertical (Le Loeuff *et al.*, 1993), est clairement différent de nos spécimens.

Parmi les autres hadrosaures européens, le dentaire de *Pararhabdodon isonensis* (Casanovas *et al.*, 1993, 1999a) diffère de MDE-Cas2-248 par son processus coronoïde dirigé caudalement et par un diastème mandibulaire très important. Par contre, MDE-Cas2-248 est proche du dentaire décrit par Lopez-Martinez *et al.* (2001) provenant de Áren (Huesca, Espagne). Ce dentaire, attribué à un Euhadrosauria indéterminé, possède un processus coronoïde dirigé rostralement (bien que sur notre spécimen cette inclinaison soit moins importante), une couronne dentaire émaillée révélant une unique carène médiane (absence de rides secondaires) et une forme générale gracile (long et mince).

Un dentaire attribué à un hadrosauridé indéterminé par Company *et al.* (1998) et provenant du Crétacé supérieur de Valence (Espagne), diffère de MDE-Cas2-248 par un processus coronoïde vertical (perpendiculaire à l'os), des dents possédant une ride secondaire et par un aspect général plus robuste.

Primitivement les Ornithischiens ne possèdent pas de diastème mandibulaire (ou alors il est très court), la dentition commence immédiatement derrière la limite caudale du prédentaire (*Hypsilophodon, Camptosaurus, Iguanodon, Bactrosaurus, Telmatosaurus* et *Gilmoreosaurus*). La présence d'un diastème entre le premier alvéole dentaire et la surface de contact du prédentaire est une caractéristique d'*Ouranosaurus* et des Euhadrosauria. Pour Weishampel *et al.* (1993) et Godefroit *et al.* (1998) c'est une synapomorphie des Lambeosaurinae et les Hadrosaurinae (évolution convergente pour *Ouranosaurus*).

Pour Norman (1990) ce caractère a plutôt une importance biomécanique que phylogénique. Chez les Hadrosaurinae le diastème est généralement égal ou supérieur à la longueur de la batterie dentaire, au contraire la batterie dentaire est plus longue que le diastème chez les Lambeosaurinae (Langston, 1960 ; Brett-Surman, 1989). La déflexion ventrale de la partie antérieure du dentaire est importante chez les Lambeosaurinae et est absente ou très peu marquée chez les Hadrosaurinae (Langston, 1960), mais d'après Brett-Surman (1989) une étude plus poussée est nécessaire pour valider cette hypothèse.

Le nombre d'alvéoles dentaires n'est pas un critère fiable à prendre en compte car ce nombre augmente au cours de l'ontogénie (Weishampel, 1984) et le seul dentaire parfaitement conservé que nous possédons (MDE-Cas2-248) appartient à un individu juvénile.

Dents – (Gisements : **Bexen , Lestaillats 1, Cassagnau 1 et 2, Tricouté 1 et 2, Ausseing, Peyrecave, Mérigon 1**)

Les dents du maxillaire et du dentaire possèdent des morphologies différentes et sont ainsi facilement identifiables. En général les dents du maxillaire sont plus larges et sont munies d'une véritable crête médiane proéminente se développant sur la face labiale émaillée. Les dents du dentaire sont quant à elles plus étroites, losangiques et sont munies d'une fine carène médiane se développant uniformément sur la face linguale émaillée.

De nombreux fragments de dents du maxillaire ont été trouvés dans les gisements du Sud de la France, néanmoins une dent quasi-complète (MDE-Cas1-03, **pl. 29/fig. 88**) montre un apex non usé, s'arrondissant lingualement et une couronne possédant des marges finement denticulées à peu près jusqu'à la moitié de la longueur de la dent. La couronne est émaillée seulement sur sa face labiale où se développe une proéminente crête médiane. Cette dernière atteint son maximum de développement au fur et à mesure que l'on rejoint la base de la couronne. Les marges supérieures de la dent (vers l'apex) sont, elles aussi, proéminentes vers la face labiale, délimitant ainsi de chaque côté de la crête médiane une profonde gouttière. Une à deux rides secondaires, peu marquées, prennent naissance à la base de la couronne de part et d'autre de la crête médiane et s'estompent au premier tiers inférieur de la dent.

Les fragments de dents du dentaire sont aussi très nombreux et nous pouvons en distinguer deux morphotypes. MDE-Cas1-01 (**pl. 29/fig. 89**) est une dent complète, haute et étroite, de forme losangique, dont l'apex n'est pas usé. La couronne (37 mm de hauteur et 12 mm au plus large) est émaillée seulement sur la face linguale et possède une fine carène rectiligne, uniformément développée sur toute sa longueur et légèrement déportée par rapport à l'axe de la dent (placée de façon asymétrique). Les marges de la couronne montrent de petits denticules et la racine fait un angle de 135° avec la couronne. Aucune ride secondaire n'est présente, seulement quelques ondulations à peine visibles parcourent la surface de l'émail. Cette absence de ride secondaire sur la couronne est également observable sur d'autres spécimens (MDE-Les-73, **pl. 29/fig. 90** ; MDE-Fo1-12, **pl. 29/fig. 91** ; MDE-Cas1-1, **pl. 30/fig. 92**). Au contraire certaines dents du dentaire (notamment MDE-Ma1-01, **pl. 30/fig. 93** ; MDE-Ma2-01, **pl. 30/fig. 94** ; MDE-Cas2-223, **pl. 30/fig. 95**), se distinguent des précédentes par la présence d'une ride secondaire se

développant crânialement par rapport à la carène médiane et constituent le deuxième morphotype.

Discussion : En Europe seul l'hadrosaure *Telmatosaurus transsylvanicus* de Roumanie a fourni des dents alors que *Pararhabdodon isonensis* d'Espagne et *Orthomerus dolloi* de Belgique ne sont connus qu'à partir de restes fragmentaires excluant ce matériel. Toutes les dents retrouvées dans les gisements du Maastrichtien supérieur d'Europe occidentale sont clairement différentes de celles de l'hadrosaure roumain (Weishampel *et al.*, 1991, 1993) par l'absence, sur la couronne, d'une crête secondaire supportant les denticules marginaux et par leur extrémité distale non recourbée. D'autres dents décrites par Company *et al.* (1998) dans le Crétacé supérieur de Valence (Espagne) montrent une ride secondaire se développant crânialement par rapport à la carène médiane comme cela est visible sur certains de nos spécimens (Tricouté 1 et 2, Cassagnau).

La présence d'une ride secondaire est un caractère primitif et en principe les dents dentaires des Euhadrosauria, à l'exception de *Parasaurolophus* (cf. Sullivan, 2000), d'un Hadrosauridae indéterminé du Nouveau Mexique (Hall, 1993), d'un Hadrosauridae indéterminé d'Espagne (Company *et* al., 1998) et d'un Euhadrosauria indéterminé d'Espagne (Casanovas *et al.*, 1999), en sont dépourvus. Contrairement à ce que souligne Sullivan (2000), la présence de cette ride secondaire sur les dents du dentaire ne semble pas être une caractéristique d'un développement immature puisque son absence ou sa présence est attestée quelle que soit la grandeur de la dent, aussi bien sur des individus juvéniles qu'adultes.

Pour Horner (1990) un angle inférieur à 130° entre la couronne et la racine des dents du dentaire caractérise le genre *Iguanodon* et les Hadrosaurinae (ce caractère permet à cet auteur de regrouper ces taxons au sein d'un même groupe monophylétique : les Hadrosauria). Pour Weishampel *et al.* (1993) il s'agirait plutôt d'un caractère convergent apparu indépendamment chez *Iguanodon* et les Hadrosaurinae.

Vertèbres cervicales – (Gisements : **Bexen, Cassagnau 2)**

Le gisement du Bexen n'a fourni que des centra de vertèbres cervicales (les arcs neuraux ne sont pas conservés). Par contre, 7 vertèbres (MDE-Cas2-04, **pl. 31/fig. 96** ; MDE-Cas2-05, **pl. 31/fig. 97** ; MDE-Cas2-06, **pl. 31/fig. 98** ; MDE-Cas2-07, **pl. 31/fig. 99** ; MDE-Cas2-08, **pl. 31/fig. 100** ; MDE-Cas2-09, **pl. 31/fig. 101** ; MDE-Cas2-10, **pl. 32/fig. 102**) complètes (légèrement aplaties antéro-postérieurement) et appartenant certainement au même individu juvénile ont été trouvées sur le site de Cassagnau 2 en même temps que deux fémurs (MDE-Cas2-12, 15), un tibia (MDE-Cas2-13), deux fibulas (MDE-Cas2-14, 16), des métatarsiens (MDE-Cas2-17, 18, 19) et des phalanges (MDE-Cas2-21, 22). Les centra sont opisthocoeles avec des faces articulaires ovales, plus larges que hautes ; la face postérieure est profondément concave et la face antérieure est convexe. Le canal neural est très large, plus ou moins circulaire. La face ventrale du centrum est parcourue par une large quille longitudinale. De part et d'autre de cette quille, les faces latérales du centrum sont concaves et percées de petits foramens. Au milieu de ces faces latérales partent des parapophyses horizontales. Les prézygapophyses sont portées par un processus assez court dont les facettes articulaires, ovales et planes, se développent latéralement de chaque côté du canal neural. Ventralement, l'extrémité de ces prézygapophyses porte un processus dirigé latérodorsalement, c'est la diapophyse dont l'extrémité est arrondie. Le processus portant les postzygapophyses est constitué par deux longues branches symétriques, recourbées, dirigées dorso-postérieurement. Les postzygapophyses débordent largement au-delà de la face postérieure du centrum, les faces dorsales sont convexes et les faces ventrales s'élargissent en une facette articulaire plane, orientée ventro-latéralement. Les deux processus postzygapophysaires s'unissent dans le plan médian pour former le toit du canal neural, surmonté d'un petit tubercule dorsal, c'est l'ébauche de l'épine neurale.

Discussion : Aucun caractère ne permet de différencier ces vertèbres cervicales de celles des autres hadrosaures, d'autant plus que toutes les vertèbres cervicales trouvées dans le Sud de la France appartiennent à des spécimens juvéniles.

Vertèbres dorsales – (Gisement : **Lestaillats 1)**

Trois vertèbres dorsales complètes ont été trouvées, la première semble être tout à fait antérieure alors que les deux autres sont plus postérieures.

Le centrum de MDE-Les-06 (**pl. 33/fig. 103**) est légèrement opisthocoele avec la face postérieure concave et la face antérieure faiblement convexe (transition avec les vertèbres cervicales qui, elles, sont franchement opisthocoeles). La hauteur des centra croît légèrement des vertèbres antérieures aux postérieures et ceci parallèlement à une réduction de la longueur du centrum, qui devient plus étroit au niveau de la vertèbre la plus postérieure (MDE-Les-08). Les faces articulaires crâniale et caudale du centrum sont en forme de cœur. Les faces latérales concaves antéro-postérieurement et convexes dorso-ventralement présentent de nombreux foramens d'axe cranio-caudal. Ventralement, le centrum se comprime et le bord forme une légère crête avec deux bourrelets, l'un antérieur et l'autre postérieur. Le canal neural est très gros, plus ou moins arrondi. L'arc neural porte des prézygapophyses qui sont décalées vers l'avant et dépassent la face articulaire crâniale du centrum. Les facettes articulaires sont ovales (grand axe horizontal), planes, obliques et dirigées latéro-dorsalement. Il en est de même pour les facettes articulaires des postzygapophyses, mais qui, elles, sont orientées latéro-ventralement. Ces postzygapophyses sont plus importantes et dépassent largement la surface caudale du centrum. Les diapophyses sont plus importantes, plus larges et plus puissantes que celles des deux autres vertèbres dorsales considérées comme plus postérieures (MDE-Les-07 et MDE-Les-08). Elles présentent une large crête ventrale bien développée servant de contrefort, qui se réduit progressivement au niveau de MDE-Les-07 et MDE-Les-08. La section des diapophyses est triangulaire. Elles sont dirigées latéro-dorsalement avec un maximum d'obliquité vers le haut. Le bord caudal montre à sa base une profonde dépression à ouverture postérieure. Cette dépression particulièrement profonde au niveau de cette vertèbre dorsale antérieure perd peu à peu de son

importance chez MDE-Les-07 et MDE-Les-08. Le bord crânial, lui, possède à sa base la facette articulaire de la parapophyse. Cette facette qui reçoit le capitulum de la côte, est assez marquée au niveau de cette vertèbre dorsale antérieure et diminue progressivement de taille quand on se déplace caudalement, tout en migrant le long du bord antérieur de la diaphyse depuis l'extrémité proximale jusqu'à l'extrémité distale. L'épine neurale, ici cassée distalement, s'incline légèrement vers l'arrière. Elle se présente comme une lame plus épaisse distalement que proximalement. L'extrémité restante montre des traces de morsures faites probablement par un théropode ou un crocodilien.

La vertèbre MDE-Les-07 (**pl. 33/fig. 104**) est en parfait état de conservation. Le centrum est légèrement amphicoele. Les faces latérales sont concaves antéro-postérieurement et convexes dorso-ventralement avec de nombreux foramens. La hauteur ainsi que la longueur du centrum est intermédiaire entre les vertèbres dorsales MDE-Les-06 et MDE-Les-08. La face articulaire crâniale a une forme de cœur. Le canal neural est large et ovale (grand axe vertical). L'arc neural porte des prézygapophyses ne dépassant pas la face crâniale du centrum alors que les postzygapophyses débordent largement la face caudale. Les parapophyses, situées sur le bord antérieur des diapophyses, sont ovales (grand axe vertical) et leur position est intermédiaire entre les parapophyses de MDE-Les-06 et MDE-Les-08. Les diapophyses, moins puissantes que celles de MDE-Les-06, sont soutenues par un plus petit contrefort. La section est toujours triangulaire. Les diapophyses montrent à leur base, en position caudale, une dépression à ouverture postérieure, moins profonde que MDE-Les-06. L'épine neurale assez élevée verticalement (120 mm), s'épaissit distalement et s'incurve légèrement vers l'avant. L'extrémité distale présente des travées osseuses correspondant probablement à l'insertion de tendons ossifiés. Des traces de morsures sont aussi visibles sur la face latérale droite de l'épine neurale.

La dernière vertèbre, MDE-Les-08 (**pl. 33/fig. 105**), est également très bien conservée. Le centrum est amphicoele avec des faces postérieure et antérieure assez plates (très légèrement concaves). Les faces latérales du centrum sont concaves antéro-postérieurement et convexes dorso-ventralement avec de nombreux foramens d'axe cranio-caudal. La face ventrale du centrum est concave avec les bords antérieur et postérieur saillants, formants une sorte de quille. Le centrum ne porte pas les diapophyses qui ont migré dorsalement et se retrouvent sur l'arc neural ; il en est de même pour les parapophyses.

La base de l'arc neural est large avec un canal neural assez gros, ovale (grand axe dorso-ventral). L'arc neural développe deux processus transverses robustes, prenant naissance au-dessus du canal neural. Les diapophyses sont dirigées latéro-dorsalement, la base est triangulaire, large avec caudalement une petite dépression. Les faces postérieures sont planes alors que les faces antérieures portent les facettes articulaires des parapophyses, tournées ventralement et servant au logement du capitulum. Les prézygapophyses ne débordent pas vers l'avant de la face crâniale du centrum. Les facettes articulaires ovales, sont dirigées dorso-caudalement. Les postzygapophyses débordent très largement vers l'arrière de la face caudale du centrum. Les facettes articulaires, ovales, regardent ventro-latéralement. Chaque facette est reliée dorsalement à l'épine neurale par une arête tranchante ; ces deux arêtes formant entre elles une petite gouttière, qui se prolonge ventralement entre les postzygapophyses. L'épine neurale est bien développée verticalement (115 mm) et aplatie latéralement, aussi large distalement que proximalement. Les bords antérieur et postérieur sont parallèles sur toute la hauteur de l'épine, bien que l'on assiste à une légère courbure vers l'arrière dans sa partie proximale, et une légère courbure vers l'avant dans sa partie distale. L'épaisseur est sensiblement constante (partie distale un peu plus épaisse), les surfaces latérales de l'épine neurale deviennent rugueuses, garnies de travées osseuses à l'extrémité distale, correspondant à l'insertion de tendons ossifiés. Le bord antérieur de l'épine neurale présente à son extrémité proximale une arête tranchante qui descend entre les prézygapophyses.

Discussion : En général, on remarque que l'épine neurale est plus élevée chez les Lambeosaurinae que chez les Hadrosaurinae mais cette caractéristique est difficilement quantifiable et d'importantes variations sont observées au sein des différents groupes. Il est bon de signaler que les vertèbres ont peu de valeur diagnostique.

Vertèbres sacrées – (Gisement : **Bexen**)

MDE-Fo1-53 (**pl. 34/fig. 106**) correspond à une vertèbre sacrée dont seul le centrum aplati dorso-ventralement est conservé. Sa face dorsale possède un très large canal neural, ce qui caractérise le sacrum d'un individu juvénile (Weishampel & Horner, 1990). Sa face ventrale montre une proéminente arête longitudinale, s'étirant entre deux gros foramens d'axe crânio-caudal. Un petit foramen s'ouvre sur chacune des faces latérales qui sont convexes antéro-postérieurement et planes dorso-ventralement.

Deux centra, mal conservés, de vertèbres sacrées sont préservés pour MDE-Fo1-21 (**pl. 34/fig. 107**). La face ventrale montre une rainure médiane. Cette face est légèrement concave crânio-caudalement, avec un grand foramen étiré antéro-postérieurement de chaque côté de la dépression médiane. Dorsalement, seul le plancher du canal neural, assez étroit, est préservé.

Discussion : En général, le sacrum des Hadrosauridae se différencie de celui des Lambeosaurinae par la présence d'une rainure médiane parcourant la face ventrale des 4 ou 5 dernières (les plus postérieures) vertèbres sacrées (Weishampel et Horner, 1990). En ce qui concerne nos spécimens, vu les restes très fragmentaires trouvés, toute hypothèse serait mal venue.

Vertèbres caudales – (Gisements : **Bexen, Tricouté 2, Lestaillats 1, Cassagnau 1 et 2**)

Seul le gisement de Lestaillats 1 a fourni des vertèbres (MDE-Les-05, 04, 20) en parfait état de conservation. Une quarantaine de centra, en mauvais état et appartenant à des individus juvéniles, proviennent des autres gisements et ne seront pas décrits.

La vertèbre MDE-Les-05 (**pl. 34/fig. 108**) est sans doute la toute première vertèbre caudale. Le centrum est très massif (75 mm de large au niveau des diapophyses et 72 mm de haut au centre du canal neural), ses faces articulaires sont légèrement concaves et de forme

arrondie. Les faces latérales du centrum sont concaves antéro-postérieurement, aussi hautes que longues, séparées des bords antérieur et postérieur par un épais bourrelet. Un foramen est visible au centre de chacune des faces latérales. La face ventrale du centrum est assez plane aussi bien latéralement que antéro-postérieurement et présente trois foramens étirés cranio-caudalement. L'angle antéro-ventral et postéro-ventral du centrum ne porte pas de facettes articulaires destinées aux chevrons. Les toutes premières vertèbres caudales ne possèdent donc pas de chevrons, comme les deux premières vertèbres caudales d'*Ouranosaurus nigeriensis* (Taquet, 1976) ou comme les trois premières de l'hadrosaure *Edmontosaurus*. Le bord dorsal du centrum est muni d'un processus transverse peu puissant, horizontal, dirigé latéralement et légèrement incliné vers l'arrière. L'extrémité proximale des diapophyses s'élargit dorsalement et forme une sorte d'aile venant s'insérer au-dessus de la suture de l'arc neural. Au niveau de cette insertion, crânialement se distingue une petite facette ronde correspondant au point d'attache de tendons ossifiés. Le bord crânial des diapophyses est fortement concave. L'arc neural possède des prézygapophyses situées dans le même plan horizontal que les postzygapophyses et qui se retrouvent, ensuite, décalées les unes par rapport aux autres quand on se déplace caudalement (prézygapophyses en position plus ventrale que les postzygapophyses). Les prézygapophyses possèdent des facettes articulaires ovales, presque verticales, dirigées latéralement. Elles dépassent à peine l'avant du centrum. Les postzygapophyses surplombent aussi un petit peu la face caudale du centrum. Les facettes articulaires sont orientées latéro-ventralement. Les postzygapophyses sont presque entièrement soudées ensembles, elles ne sont distinguables que par une légère gouttière prenant naissance à leur extrémité et qui descend ensuite ventralement. Le canal neural, ovale (grand axe horizontal), est plus étroit que celui des vertèbres dorsales. L'épine neurale est fortement déformée par la tectonique, elle est longue (140 mm), s'épaissit distalement et semble être dirigée vers l'arrière. Son bord crânial possède une arête saillante prenant naissance au milieu de l'épine neurale et se partageant en deux dans la partie proximale pour atteindre les prézygapophyses. L'extrémité distale semble avoir des travées osseuses destinées à l'insertion de tendons ossifiés.

MDE-Les-04 (**pl. 35/fig. 109**) est une vertèbre dont le centrum amphicoele est assez massif avec des faces articulaires très légèrement concaves. La surface articulaire postérieure est de forme plus arrondie que la surface articulaire antérieure. Ses faces latérales, concaves antéro-postérieurement et quasiment planes dorso-ventralement, sont séparées des bords antérieur et postérieur par un fort bourrelet arrondi ; elles sont légèrement plus hautes que longues et de forme rectangulaire. La face latérale droite présente un foramen étiré antéro-postérieurement. Le bord dorsal du centrum présente un processus transverse (diapophyse) de 66 mm de long, qui disparaît sur les vertèbres caudales postérieures. Ce processus transverse, plutôt gracile, dirigé latéro-caudalement, est légèrement incliné ventro-caudalement. Il prend naissance à la base de l'arc neural. Ce processus est aplati dorso-ventralement, avec le bord antérieur qui s'épaissit à son extrémité proximale et présente une légère concavité. La face ventrale du centrum, légèrement concave antéro-postérieurement, présente un gros foramen médian et un plus petit latéralement, tous deux étirés dans l'axe cranio-caudal. Son angle caudal montre une double surface d'articulation pour le chevron en forme de croissant (cette surface d'articulation est mal conservée sur ce spécimen). L'arc neural s'attache sur le bord postéro-dorsal du centrum. Le canal neural est étroit, ovale (plus large que haut). Les prézygapophyses sont décalées ventralement par rapport aux postzygapophyses et elles sont plus développées. Ces prézygapophyses ont des facettes articulaires ovales, obliques et dirigées latéro-dorsalement. Les facettes prézygapophysaires dépassent l'avant du centrum et mesurent 25 mm. Les faces latérales externes des prézygapophyses sont bombées.

Les postzygapophyses sont plus discrètes. Leurs facettes articulaires, ovales, sont orientées latéro-ventralement ; elles mesurent 15 mm. L'épine neurale est longue et inclinée vers l'arrière (elle forme un angle de 20°). Elle est aplatie latéralement et présente sur son bord crânial une arête qui se sépare en deux dans la partie proximale, pour donner une gouttière atteignant les prézygapophyses. Sur son bord caudal, l'épine neurale présente un léger renfoncement à son extrémité proximale jusqu'aux postzygapophyses. Cette épine neurale mesure 32 mm de large et 205 mm de haut.

Pour MDE-Les-20 (**pl. 35/fig. 110**), le centrum est plus petit, avec ses faces crâniale et caudale allongées dorso-ventralement. Sa largeur est de 43 mm au niveau des diapophyses et sa hauteur de 56 mm au centre du canal neural. Sa face ventrale se distingue des deux autres vertèbres caudales MDE-Les-04 et MDE-Les-05, surtout par la présence de doubles facettes articulaires (en forme de croissant) pour les chevrons, en position antéro-ventrale et en position postéro-ventrale, ce qui indique une vertèbre plus postérieure que les deux autres. En effet, la facette articulaire postéro-dorsale d'un chevron venait s'appliquer sur la facette articulaire antéro-ventrale de la vertèbre, et la facette articulaire antéro-dorsale du chevron suivant venait s'appliquer contre la facette articulaire postéro-ventrale de cette même vertèbre. De plus, ces facettes regardent respectivement cranio-ventralement et caudo-ventralement. Les diapophyses horizontales, dirigées latéro-caudalement, sont plus réduites que précédemment (40 mm de long) et aplaties dorso-ventralement. L'arc neural porte les prézygapophyses qui sont en position plus ventrales par rapport aux postzygapophyses. Les postzygapophyses sont très réduites et leurs facettes articulaires semblent prendre une orientation ventrale. Elles ne dépassent pas l'arrière du centrum. L'épine neurale est haute (170 mm), inclinée vers l'arrière (avec un angle de 30°) et aplatie latéralement. Son extrémité distale plus épaisse, est légèrement déformée et s'incurve vers la gauche.

Discussion : Comme nous l'avons signalé pour les vertèbres dorsales, il est généralement admis que l'épine neurale est plus élevée chez les Lambeosaurinae que chez les Hadrosaurinae. Le rapport entre la hauteur de l'épine neurale sur sa largeur (H/l) est de 2 chez *Edmontosaurus* (Hadrosaurinae) et il est de 7 chez *Hypacrosaurus* (Lambeosaurinae) ; ce rapport est de 6,4 pour MDE-Les-

04 et de 5,6 pour MDE-Les-20 (il n'est pas calculable pour MDE-Les-05 car l'épine neurale est fortement déformée). Ces vertèbres sont différentes de celles de *Telmatosaurus transsylvanicus* qui sont courtes, cylindriques, avec des articulations intervertébrales circulaires. Les zygapophyses sont orientées presque verticalement et chaque vertèbre montre une modeste épine neurale retournée caudo-dorsalement (Weishampel *et al.*, 1993). Comme pour les dorsales, rappelons qu'au sein des Hadrosauridae les vertèbres en général ont peu de valeur diagnostique.

Côtes – (Gisements : **Lestaillats 1, Ausseing, Cassagnau 2)**

Des côtes cervicales (MDE-Aus-160, **pl. 36/fig. 111**) et dorsales (MDE-Cas2-260, **pl. 36/fig. 112** ; MDE-Les-14, **pl. 36/fig. 113**) sont identifiables.

Les côtes cervicales sont largement bicéphales, avec deux têtes bien individualisées : la branche portant le tuberculum est deux fois plus courte que la branche portant le capitulum. La branche portant le tuberculum s'évase à son extrémité proximale. Le tuberculum possède une facette articulaire ovale, convexe, tournée médialement alors que le capitulum possède une facette articulaire ovale, plane et tournée dorsalement. La branche distale de la côte est de section ovale, comprimée antero-postérieurement.

Pour les côtes dorsales, les deux têtes sont beaucoup moins individualisées. La branche portant le capitulum est beaucoup plus longue que la branche portant le tuberculum. En effet, cette dernière est quasiment inexistante et tend à fusionner avec le bord dorsal de la côte. La facette articulaire du capitulum est plane et ovale (grand axe dorso-ventral) alors que la facette articulaire du tuberculum est convexe et triangulaire. La branche distale de la côte est aplatie transversalement ; sa section est d'abord triangulaire puis elle s'aplatit au fur et à mesure que l'on rejoint l'extrémité distale. Une carène prend naissance à la base du tuberculum et se développe sur la surface crâniale de la côte, fusionnant petit à petit avec la bordure.

Discussion : Aucun caractère particulier ne permet de différencier notre spécimen des autres côtes d'hadrosaures dont la morphologie varie très peu.

Chevron – (Gisement : **Cassagnau 2)**

Un seul chevron (MDE-Cas2-239, **pl. 37/fig. 114**) a été identifié, il a la forme d'un Y dont les branches supérieures restent distinctes (non réunies proximalement par un pont osseux) et portent des facettes articulaires. Les deux branches du Y se réunissent distalement pour former une lame rectiligne aplatie transversalement.

Discussion : Aucun caractère particulier ne permet de différencier notre spécimen des autres chevrons d'hadrosaures ; il appartient, de plus, à un spécimen juvénile.

Scapula – (Gisement : **Lestaillats 1)**

La scapula (MDE-Les-25, **pl. 37/fig. 115**) est un os élancé, possédant une extrémité proximale épaisse mais aussi large que l'extrémité distale (faible expansion dorso-ventrale) qui s'amincit progressivement en une lame aplatie transversalement, relativement longue. La cavité glénoïde, peu profonde et peu marquée, est très légèrement concave. Par contre, cette cavité glénoïde est très étirée longitudinalement (trois fois plus que son épaisseur). La suture coracoïdienne très petite ne représente que la moitié de la surface de la cavité glénoïde.

Discussion : La forme générale de MDE-Les-25 la différencie de la scapula des Lambeosaurinae qui possèdent une lame plutôt courte antéro-postérieurement et large dorso-ventralement. Au contraire, les Hadrosaurinae possèdent une scapula avec des bordures (dorsales et ventrales) presque parallèles (Weishampel et Horner, 1990). Toutefois Brett-Surman (1975, 1989) a montré que cette situation n'est pas toujours aussi évidente : la scapula de l'hadrosauriné *Anatotitan copei* ressemble plus à celle des lambéosaurinés et la scapula du lambéosauriné *Lambeosaurus lambei* est plus proche de celle des hadrosaurinés. Pour cette raison nous attribuons provisoirement notre spécimen à un hadrosauridé indéterminé.

Humérus – (Gisements : **Bexen, Auzas, Cassagnau 2)**

Par sa petite taille (173 mm de long), le spécimen MDE-Fo1-18 (**pl. 38/fig. 116**) appartient certainement à un individu juvénile. C'est un humérus droit, dont la tête articulaire n'est pas conservée au niveau de l'extrémité proximale. La partie proximale est aplatie antéro-postérieurement, la face postérieure est convexe et la face antérieure concave. Postérieurement, un contrefort épais se développe et forme dans sa partie la plus proximale un surplomb, correspondant au début de la tête articulaire de l'humérus (ce condyle articulaire est déporté médialement par rapport à l'axe de l'os). La tubérosité interne n'est pas présente et il ne reste qu'une petite partie de la tubérosité externe. La diaphyse porte sur son bord externe une crête deltopectorale très développée, s'étendant sur les 2/3 de la longueur totale de l'os. A ce niveau la largeur de l'os est maximale (40 mm). Un petit renflement est visible sur la face caudale de la crête, au niveau de l'extrémité proximale. Le bord externe de cette crête deltopectorale paraît rectiligne depuis la tubérosité externe jusqu'à sa terminaison distale. Puis la diaphyse se rétrécit assez brutalement ; sa section devient ovale au niveau du dernier tiers distal de l'humérus. A l'approche de l'extrémité distale, la section s'élargit de nouveau. Le bord interne de la diaphyse est concave depuis la tubérosité interne en position proximale, jusqu'au condyle interne de l'extrémité distale. Les condyles de l'extrémité distale sont proéminents, surtout au niveau de la face antérieure. Ils sont séparés par une importante trochlée postérieurement (fosse coronoïde) et antérieurement (fosse olécrânienne). En vue distale, le condyle externe (radial) est plus petit que le condyle interne (ulnaire). Le bord latéral du condyle interne présente une légère fossette, alors que le bord latéral du condyle externe est lisse.

Une extrémité proximale d'humérus droit (MDE-Auz1-01, **pl. 38/fig. 117**) et une extrémité distale d'humérus gauche (MDE-Cas2-207, **pl. 38/fig. 118**) sont également présentes mais leur étude n'apporte aucune information supplémentaire.

Discussion : Généralement, les Hadrosaurinae possèdent une crête deltopectorale plus longue et plus

étroite que celle des Lambeosaurinae chez lesquels, au contraire, elle est aussi longue que large. Toutefois des variations ontogénétiques de ce caractère peuvent être observées chez certains spécimens et le rapport L/l de la crête deltopectorale est considéré comme étant insuffisant pour séparer les Hadrosaurinae des Lambeosaurinae (Brett-Surman, 1989). Parmi les hadrosaures européens, la crête deltopectorale de notre spécimen juvénile est plus développée que chez *Telmatosaurus transsylvanicus* (cf. Weishampel *et al.*, 1993) et ressemble davantage à celle de *Pararhabdodon isonensis* (Casanovas *et al.*, 1999).

Pubis – (Gisements : **Lestaillats 1, Cassagnau 2**)

MDE-Les-03 (**pl. 39/fig. 119**) correspond à un pubis gauche. Il est constitué d'une lame pré-pubienne antérieure largement incomplète, d'un large foramen obturateur et d'une fine baguette post-pubienne cassée distalement. La lame pré-pubienne verticale, plane, est aplatie transversalement. Le bord ventral, mal conservé, semble être beaucoup moins épais que le bord dorsal. Le cou du prépubis n'est presque pas marqué, il est très court et large. Le bord dorsal est légèrement concave et s'élève de manière accusée vers l'arrière tout en s'épaississant énormément du côté externe. Il en est de même pour le bord rugueux de la cavité acétabulaire, qui s'épaissit également crânialement du côté externe. L'ensemble donne alors le processus dorsal très massif, de forme triangulaire (sommet vers l'extérieur), destiné à l'articulation avec le pédoncule pubien de l'ilion. Le bord de la cavité est très large antérieurement et s'élève à la verticale, alors que le bord ventral est à peu près horizontal. L'ensemble donne une cavité acétabulaire fortement concave. Le bord ventral de la cavité articulaire est formé par une languette osseuse cassée à son extrémité distale et de section quadrangulaire. Elle se dirige caudalement au-dessus de la baguette post-pubienne mais légèrement décalée sur le côté externe, formant ainsi un large foramen obturateur ouvert (ne se rattachant pas à la baguette post-pubienne) et étiré cranio-caudalement (passage de vaisseaux et nerfs en provenance du membre postérieur). La barre post-pubienne (120 mm de longueur) est fine, cassée à son extrémité distale et possède dorsalement une protubérance à surface rugueuse. Cette protubérance située au niveau de la moitié de la baguette post-pubienne est en contact avec le processus obturateur de l'ischion. La baguette post-pubienne s'amincit distalement ; elle a une section elliptique se rétrécissant au niveau du bord dorsal, alors que son bord ventral est rectiligne et se relève légèrement à son extrémité distale.

MDE-Cas2-01 (**pl. 39/fig. 120**) est un pubis gauche complet (217 mm de longueur) mais appartenant à un individu juvénile. Il ressemble fortement à MDE-Les-03 mais le cou du pré-pubis est un peu plus marqué et la face dorsale de la baguette post-pubienne ne montre aucune trace d'une protubérance rugueuse servant de contact avec le processus obturateur de l'ischion. La lame pré-pubienne est relativement courte, rectangulaire (en vue latérale) et possède des bordures dorsales et ventrales parallèles.

Discussion : Brett-Surman (1975, 1989) identifie 5 morphotypes pubiens qu'il attribue à 5 tribus bien distinctes (Edmontosaurini, Hadrosaurini, Saurolophini, Corythosaurini et Parasaurolophini). Dans ces conditions, notre spécimen est inclus au sein des Parasaurolophini sur les caractères suivants : une lame pré-pubienne rectangulaire (grand axe vertical) relativement plus courte et plus large que celle des autres tribus. Une bordure antérieure presque perpendiculaire aux bordures dorsales et ventrales qui sont elles-mêmes sub-parallèles. Le cou du pré-pubis très court et relativement plus large que dans les autres clades, donnant une apparence robuste au pubis. La présence d'un pédoncule pubien de l'ilion très massif clairement opposable aux pédoncules longs et étroits des autres tribus.

Cette division en 5 tribus distinctes suivant la morphologie du pubis ne semble pas aussi simple qu'il y paraît, puisque des convergences peuvent apparaître ; en effet selon ces critères *Bactrosaurus* est à ranger dans la tribu des Parasaurolophini (Brett-Surman, 1975) alors que c'est un des Hadrosauroidea les plus primitifs (Godefroit *et al.*, 1998). Compte tenu de ces convergences de forme possibles et vu les restes fragmentaires que nous possédons, nous attribuons provisoirement notre matériel à un hadrosauridé indéterminé.

Ischion – (Gisements : **Lestaillats 1, Cassagnau 1, Ausseing**)

MDE-Les-01 (**pl. 40/fig. 121**) est un ischion droit de 477 mm de longueur (formant la bordure caudo-ventrale de l'acétabulum), montrant une légère courbure sigmoïde dans le plan dorso-ventral et constitué d'une longue barre, cassée distalement et d'une extrémité proximale comprimée latéralement avec un processus obturateur peu développé, alors que les branches pubienne et iliaque sont cassées. L'extrémité distale a une section plus ou moins quadrangulaire avec de nombreuses traces de prédation (morsures) qui sont également visibles dans la partie proximale. Le bord supérieur distal forme une crête qui se prolonge jusqu'au processus obturateur situé sur le bord inférieur proximal, provoquant une torsion de 90° dans l'axe de l'ischion. En vue latérale, une crête prend naissance vers la moitié de l'os et se dirige proximalement tout en s'estompant (160 mm de long). La barre de l'ischion, étroite et légèrement courbe, a une largeur à peu près constante (35 mm). De nombreuses stries longitudinales destinées à l'insertion musculaire (attache avec ischion homologue) sont visibles sur la deuxième moitié de la face médiale de la barre de l'ischion. Le processus obturateur est dirigé vers l'intérieur et sa face dorsale est régulièrement incurvée jusqu'au bord supérieur de l'os.

L'ischion gauche (MDE-Les-19, **pl. 40/fig. 122**) parait être vraisemblablement le symétrique de MDE-Les-01. La partie distale est mieux conservée, plus longue (340 mm) et de section triangulaire. On observe aussi la présence de nombreuses traces de prédation (marques de dents).

Un autre ischion gauche, MDE-Les-02 (**pl. 40/fig. 123**), semble être plus robuste que les deux autres et moins aplati latéralement.

MDE-Aus-185 (**pl. 41/fig. 124**) est un ischion gauche quasi-complet, mesurant 680 mm de longueur et d'aspect général très gracile. Il est constitué d'une longue barre distale (déformée) et d'une extrémité proximale comprimée latéralement avec un processus obturateur peu développé, une très longue branche iliaque alors que la branche pubienne est cassée. On assiste également à une

torsion de 90° de la barre de l'ischion. Cette dernière, bien que déformée, est étroite et possède une largeur à peu près constante (35 mm) sans aucune trace d'expansion distale. Du fait du grand développement de la branche iliaque (formant un angle de 50° par rapport à la barre distale), le processus obturateur est situé en position très distale par rapport à la bordure antérieure. La gouttière obturatrice est peu marquée et largement ouverte ventralement.

Une extrémité proximale d'ischion gauche (MDE-Cas1-200, **pl. 41/fig. 125**) a également été trouvée. Elle montre les mêmes caractéristiques que MDE-Aus-185, notamment la forte expansion de la branche iliaque.

Discussion : Les Hadrosaurinae sont caractérisés par un ischion possédant une longue barre étroite sans expansion distale. Au contraire, les Lambeosaurinae, ont une barre plus massive et munie d'une expansion en forme de pied à leur extrémité distale (Weishampel et Horner, 1990). Cette expansion distale est une condition primitive retrouvée également chez *Camptosaurus*, *Iguanodon*, *Gilmoreosaurus* et *Bactrosaurus*. Notre spécimen est plus proche des formes graciles d'ischions d'hadrosaurinae mais montre cependant des branches iliaque et pubienne bien développées comme chez les Lambeosaurinae. Nous attribuons donc provisoirement notre matériel à des Hadrosauridae indéterminés.

Fémur – (Gisements : **Bexen, Auzas, Lestaillats 2, Cassagnau 2, Ausseing**)

Quelques fémurs, la plupart du temps incomplets, ont été trouvés dans divers gisements du Sud de la France et seuls les spécimens plus caractéristiques seront décrits ci-après.

MDE-Fo2-01 (**pl. 42/fig. 126**) est un fémur droit dont les extrémités proximale et distale ne sont pas conservées ; seule reste une partie de la diaphyse du fémur qui mesure 140 mm de long et appartenait à un individu juvénile. La diaphyse est large (plus étroite antéro-postérieurement), droite et de section quadrangulaire. Sur le bord médial de la face caudale, le quatrième trochanter se présente sous la forme d'une crête courbe, comprimée, plus développée dans la moitié distale et dirigée caudalement, que dans la moitié proximale où elle est moins développée et dirigée médialement. La face médiale montre une importante dépression au niveau du quatrième trochanter, servant à l'insertion du muscle *caudi-femoralis*. La face latérale est aplatie tout du long mais possède une légère concavité au même niveau que la base du quatrième trochanter.

MDE-Les2-10 (**pl. 42/fig. 127**) est une moitié proximale de fémur droit ; il possède une tête articulaire, un grand et un petit trochanters fortement usés, en partie par l'érosion mais principalement par la prédation (nombreuses traces de morsures). En vue médiale, la trace du quatrième trochanter est visible (il s'étend sur une quinzaine de centimètres de longueur). Il délimite une forte dépression rugueuse séparée en deux servant à l'insertion du muscle *caudi-femoralis*. Ce fémur possède également un bombement proximolatéral à sa face caudale correspondant à la base du grand trochanter. A l'angle cranio-latéral se développe le petit trochanter séparé du grand trochanter par un étroit sillon. Cette face latérale est également creusée d'un énorme foramen dirigé dorso-ventralement, qui prend naissance à peu près au même niveau horizontal que le quatrième trochanter sur la face médiale.

Deux autres petits fémurs (MDE-Cas2-12, **pl. 43/fig. 128** ; MDE-Cas2-15, **pl. 43/fig. 129**) appartenant à un individu juvénile ont été trouvés dans le gisement de Cassagnau 2, associés à 7 vertèbres (MDE-Cas2-04, 05, 06, 07, 08, 09, 10), un tibia (MDE-Cas2-13), deux fibulas (MDE-Cas2-14, 16), des métatarsiens (MDE-Cas2-17, 18, 19) et des phalanges (MDE-Cas2-21, 22). Ces fémurs de 180 mm de longueur, sont fortement aplatis latéralement. La tête articulaire est bien individualisée. Le petit trochanter, bien visible, est séparé du grand trochanter par un étroit sillon. Le quatrième trochanter forme une crête courbe, comprimée, en forme d'aile et non pendant.

MDE-Aus-01 (**pl. 43/fig. 130**) correspond à un fémur droit quasi-complet de 575 mm de longueur, également aplati latéralement. La tête articulaire, le grand et le petit trochanter sont fortement usés. Il en est de même de l'extrémité distale où le condyle latéral est manquant et le condyle médial fortement déformé (dirigé médialement). La diaphyse est droite et montre un bombement proximolatéral à sa face caudale correspondant à la base du grand trochanter. Le quatrième trochanter, qui s'étend sur 170 mm, forme une crête courbe non pendante, comprimée, plus développée dans la moitié distale et dirigée caudalement, que dans la moitié proximale où cette crête est moins développée et se dirige médialement. La face médiale montre une importante dépression rugueuse au niveau du quatrième trochanter, servant à l'insertion du muscle *caudi-femoralis*. La face latérale montre également une zone rugueuse d'insertion musculaire située entre la base du quatrième trochanter et le condyle latéral.

Discussion : Brett-Surman (1975, 1989) dans sa révision des Hadrosauridae, n'a trouvé aucun caractère diagnostique permettant de distinguer différents types de fémurs. Toutefois, nos spécimens sont nettement différents du fémur de *Telmatosaurus transsylvanicus* qui possède une diaphyse légèrement courbe dont le quatrième trochanter est légèrement pendant. Parmi les hadrosaures européens, nos spécimens ressemblent fortement au fémur d'*Orthomerus dolloi*, qui possède sur son bord interne un quatrième trochanter courbe, comprimé, plus développé dans sa moitié distale que dans sa moitié proximale ; *Orthomerus dolloi* est considéré comme un *nomen dubium* (Brinkmann, 1988) car décrit seulement sur quelques restes post-crâniens (Seeley, 1883). Le fémur de *Pararhabdodon isonensis* d'Espagne (Casanovas *et al*, 1993, 1997, 1999) n'est pas connu. Dans l'attente de nouveaux restes, nos spécimens sont attribués à des Hadrosauridae indéterminés.

Tibia – (Gisements : **Bexen, Tricouté 2, Cassagnau 2, Ausseing**)

De très nombreux tibias, aux extrémités plus ou moins bien conservées, ont été trouvés dans les divers gisements du Sud de la France ; seuls les plus caractéristiques seront décrits ci-dessous.

MDE-Fo1-139 (**pl. 44/fig. 131**) est un tibia gauche dont les extrémités proximale et distale ne sont pas conservées. La pièce mesure 318 mm. Au niveau de l'extrémité distale on retrouve sur le bord antéro-externe une arête épaisse, légèrement concave sur sa face

antérieure et formant ainsi une fossette. La diaphyse est robuste, large, rectiligne et de section ovale. Au niveau de l'extrémité proximale se trouve, médialement, sur la face crâniale du tibia, le départ de la crête cnémiale.

MDE-Ma1-02 (**pl. 44/fig. 132**) correspond à un tibia droit dont la moitié proximale montre une grande courbure vers l'avant. Il est long de 470 mm, gracile et élargi à ses deux extrémités qui forment entre elles un angle supérieur à 90°. L'élargissement cranio-caudal de l'extrémité proximale est progressif. Une grande crête cnémiale, en forme de lame, s'étire latéralement au niveau du bord antérieur. Cette crête s'étend sur un tiers de la longueur totale de l'os, tout en diminuant progressivement d'importance vers le bas. Elle devient médiale au niveau de la face crâniale du tibia. Le bord postérieur s'élargit fortement et forme le condyle interne, assez proéminent. Sur la face latérale du tibia, en avant du condyle interne se trouve le condyle latéral qui, ici, est cassé proximalement. Entre ces deux condyles s'ouvre une gouttière intercondylienne qui devait être profonde et étroite. Toujours sur cette face latérale du tibia, en avant du condyle latéral, nous trouvons la crête cnémiale très développée et qui dépasse le bord du condyle latéral. La diaphyse du tibia qui possède une courbure sigmoïde (liée à une déformation), est de section ovale avec un grand axe d'abord orienté cranio-caudalement au tiers supérieur de l'os, puis orienté transversalement sur les deux tiers restants jusqu'à l'extrémité distale. Le bord antéro-externe s'amincit en direction distale et forme une arête tranchante se poursuivant jusqu'à la malléole externe. Cette petite crête est légèrement concave sur sa face antérieure et forme ainsi une fossette. Une autre fossette apparaît sur la face antérieure de la diaphyse, à la base de la crête cnémiale, du côté externe. C'est au niveau de ces fossettes que vient s'appuyer la fibula. A l'extrémité distale, la malléole externe mal conservée semble toutefois moins développée que la malléole interne qui est plus large et plus épaisse. La surface antérieure de l'extrémité distale présente une légère dépression alors que la surface postérieure voit apparaître un petit contrefort épais se développant médialement. L'extrémité distale est comprimée cranio-caudalement, sa face antérieure est légèrement concave alors que sa face postérieure est convexe.

MDE-Cas2-23 (**pl. 45/fig. 133**) est une extrémité proximale de tibia droit caractérisée par la présence, sur sa face latérale, d'un foramen médian s'ouvrant au niveau de la base de la crête cnémiale. Ce foramen est dirigé ventralement et se poursuit dorsalement par une profonde rainure rectiligne. Ce foramen est aussi présent sur un tibia gauche (MDE-Cas2-249, **pl. 45/fig. 134**) appartenant également à un individu relativement jeune.

MDE-Aus-03 (**pl. 46/fig. 135**) est un tibia gauche présentant les mêmes caractéristiques que précédemment. Il est long de 600 mm et possède une longue diaphyse gracile (rectiligne) de section ovale. Son extrémité proximale montre le départ d'une importante crête cnémiale cassée proximalement et qui s'étire latéralement au niveau du bord cranial. Le bord caudal s'élargit fortement et forme le condyle interne, assez proéminent. Le condyle latéral, se développe sur la face médiale du tibia, en avant du condyle interne. Ces deux condyles, dirigés caudalement, sont séparés par une profonde et étroite gouttière intercondylienne. Le bord antéro-latéral s'amincit en direction distale et forme une arête tranchante (contact avec l'extrémité distale de la fibula) se poursuivant jusqu'à la malléole externe qui est moins épaisse que la malléole interne.

Signalons également le tibia juvénile MDE-Cas2-13 (**pl. 46/fig. 136**) trouvé en même temps que les vertèbres cervicales, les fémurs, les fibulas, les métatarsiens et les phalanges, mais dont la description n'apporte aucun élément à notre étude.

Discussion : Aucun caractère particulier du tibia ne permet de séparer les Lambeosaurinae des Hadrosaurinae (cf. Brett-Surman, 1975). Toutefois, chez *Orthomerus dolloi* la face latérale montre à 12 cm de l'extrémité proximale un large foramen vasculaire s'élevant proximalement en formant une rainure (cf. Seeley, 1883, fig. 3,A). Ce foramen semble avoir un aspect ontogénétique puisqu'il est présent sur les spécimens plutôt juvéniles (MDE-Cas2-23 et MDE-Cas2-249) et absent sur les spécimens adultes (MDE-Ma1-02, MDE-Aus-03) et n'a donc aucune valeur phylogénétique.

Fibula – (Gisements : **Cassagnau 2, Ausseing**)

Deux fibulas droites MDE-Cas2-250 (**pl. 47/fig. 137**) de 280 mm de longueur et MDE-Aus-09 (**pl. 47/fig. 138**) de 495 mm de longueur ont été trouvées. C'est un os long, élancé et rectiligne. Son extrémité proximale, aplatie latéralement et élargie cranio-caudalement, est très légèrement concave médialement et convexe latéralement. Son extrémité distale est aplatie plutôt cranio-caudalement et son bord cranial s'incurve vers l'avant en un « pied » caractéristique. L'importante surface rugueuse, regardant caudo-médialement, qui occupe le dernier quart correspond à la zone de contact avec le bord cranio-latéral du tibia au niveau de l'extrémité distale.

Signalons que deux autres fibulas (MDE-Cas2-14 et MDE-Cas2-16 ; **pl. 47/fig. 139**) de 157 mm de longueur et appartenant à un individu juvénile ont été trouvées dans le gisement de Cassagnau 2, associées à 7 vertèbres (MDE-Cas2-04, 05, 06, 07, 08, 09, 10), deux fémurs (MDE-Cas2-12, 15), un tibia (MDE-Cas2-13), des métatarsiens (MDE-Cas2-17, 18, 19) et des phalanges (MDE-Cas2-21, 22).

Discussion : Brett-Surman ne signale aucun caractère spécifique sur la fibula des hadrosaures. Il distingue deux types morphologiques de fibulas en fonction de la présence du calcanéum (type 1 : tous les hadrosaures sauf les genres du type 2) ou de son absence (type 2 : *Lambesaurus*, *Kritosaurus*, *Parasaurolophus* et peut-être *Tanius*). Aucun caractère diagnostique n'a pu être retenu sur nos spécimens.

Métatarsiens – (Gisements : **Tricouté 2, Cassagnau 2, Ausseing**)

MDE-Ma1-03 (**pl. 48/fig. 140**) correspond à un métatarsien IV droit et MDE-Aus-184 (**pl. 48/fig. 141**) correspond à un métatarsien IV gauche. La surface articulaire proximale est concave, de forme triangulaire (pointe dirigée médialement). Son bord ventral est plus élevé que le bord dorsal. La face médiale est concave, triangulaire (pointe dirigée vers le bas) dans le tiers supérieur de l'os, puis présente une forte protubérance

(surface d'articulation avec le métatarsien III). Ensuite cette face est plane avec dans son dernier tiers une légère gouttière médiane. La face dorsale de la diaphyse est plane alors que sa face ventrale est concave. Cette dernière présente une crête oblique prenant naissance au niveau de la protubérance (face médiale) sur le bord interne et s'étirant jusqu'au bord externe de la surface articulaire distale. La face latérale de la diaphyse est légèrement concave. Elle est amincie dans le tiers supérieur de l'os formant ainsi une arête saillante, puis la diaphyse s'arrondit. La surface articulaire distale est convexe antéro-postérieurement et plane transversalement. La diaphyse est comprimée dorso-ventralement.

Trois métatarsiens gauches ? (MDE-Cas2-17, MDE-Cas2-18, MDE-Cas2-19 ; **pl. 49/fig. 142**), appartenant à un individu juvénile, ont été trouvés en connexion dans le gisement de Cassagnau 2, associés à 7 vertèbres cervicales (MDE-Cas2-04, 05, 06, 07, 08, 09, 10), deux fémurs (MDE-Cas2-12, 15), un tibia (MDE-Cas2-13), deux fibulas (MDE-Cas2-14, 16) et des phalanges (MDE-Cas2-21, 22). Ces ossements sont fortement aplatis latéralement mais restent aisément identifiables. Les métatarsiens II et IV sont de même longueur (respectivement 58 mm et 60 mm) alors que le métatarsien III est nettement plus long (75 mm). Leur description n'apporte aucune précision taxinomique.

Discussion : Le pied des Hadrosauridae comprend trois métatarsiens (M II, M III, M IV) sauf le genre *Claosaurus* qui apparemment a conservé son métatarsien I (Lull et Wright, 1942). Aucun caractère particulier ne permet de différencier nos spécimens des autres métarsiens d'hadrosaures dont la morphologie varie peu (même au sein des Ornithopodes).

Phalanges – (Gisements : **Cassagnau 1 et 2, Ausseing**)

Les phalanges retrouvées (MDE-Cas2-21, MDE-Cas2-22 ; **pl. 49/fig. 143**) sont plus longues (proximo-distalement) que larges. La surface articulaire proximale est concave alors que la surface distale est fortement convexe. La face ventrale montre une large dépression servant à l'insertion de puissants tendons.

Quelques phalanges unguéales (MDE-Cas1-14, **pl. 49/fig. 144** ; MDE-Cas1-215, **pl. 49/fig. 145** ; MDE-Cas1-216, **pl. 49/fig. 146** ; MDE-Aus-47, **pl. 49/fig. 147**) en forme de petit sabot ont été trouvées. La surface articulaire proximale est peu marquée avec une bordure dorsale surplombant la bordure ventrale. Cette surface proximale est séparée du corps de la phalange par un léger bourrelet. Les faces latérales s'évasent légèrement en position distale et sont dépourvues d'un petit éperon se développant latéralement. L'extrémité distale est arrondie et s'incurve légèrement en direction ventrale (la face dorsale est légèrement convexe cranio-caudalement). Les faces ventrales et dorsales sont parcourues par de nombreux sillons et foramens (traces d'insertion de la partie cornée qui devait recouvrir la phalange unguéale).

Discussion : La formule phalangienne du pied (0, 3, 4, 5, 0) est la même pour *Iguanodon*, *Ouranosaurus*, *Bactrosaurus*, *Gilmoreosaurus* et les Hadrosauridae. Aucun caractère diagnostique n'est visible sur ces phalanges. Toutefois, signalons que certaines phalanges unguéales d'hadrosaures sont pourvues, de part et d'autre de leurs faces latérales et en position proximale, d'un petit éperon se développant caudo-latéralement (*Bactrosaurus*).

2 - Lambeosaurinae

? *Pararhabdodon sp.*

Les ossements décrits ci-dessous proviennent vraisemblablement d'un même individu, ils ont été trouvés entassés les uns sur les autres dans un petit niveau lenticulaire argileux situé au sein d'un épais banc gréseux. Grâce, notamment, aux maxillaires, ces restes sont attribués provisoirement au genre *Pararhabddon*, Casanovas *et al.*, 1993, le seul Lambeosaurinae connu jusqu'à présent dans le Crétacé supérieur européen.

Maxillaires – (Gisement : **Tricouté 3**)

Deux maxillaires, un droit (MDE-Ma3-16, **pl. 50/fig. 148**) et un gauche (MDE-Ma3-15, **pl. 50/fig. 149**), appartenant probablement au même individu ont été trouvés. Le maxillaire droit est plus complet que le maxillaire gauche auquel il manque l'extrémité antérieure. En vue latérale on observe dans la partie postérieure un développement latéral très important, formant un large plateau servant certainement à la réception du *M. pterygoideus dorsalis* (Ostrom, 1961). Ce plateau est bordé par un processus proéminent, formant un relief légèrement ondulé sur la face latérale du maxillaire, c'est le processus ectoptérygoïde. Ce processus se poursuit jusqu'à la moitié de la longueur du maxillaire où il vient en contact avec le jugal. A son extrémité antérieure, la base de ce processus proéminent est percée par 4 foramens (neurovasculaires) alignés (un gros en position antérieure et trois plus petits postérieurement). Les maxillaires sont presque trois fois plus longs que hauts (170 mm de longueur / 60 mm de hauteur), le maximum de la hauteur, qui correspond au processus dorsal du maxillaire, est situé à peu près au milieu de la longueur de l'os (cette zone est légèrement tronquée sur nos spécimens). Sur ce processus dorsal vient s'insérer le jugal qui recouvre postérieurement l'extrémité antérieure du processus proéminent (juste au-dessus des 4 foramens neurovasculaires alignés). En vue dorsale, le processus dorsal du maxillaire se divise antérieurement en deux fines lames dirigées dorsalement formant une profonde gouttière où vient s'insérer l'extrémité postérieure du prémaxillaire. Ensuite l'extrémité tout à fait antérieure du maxillaire s'affine, en formant un large plateau se terminant en pointe ; ce plateau est d'abord légèrement convexe puis se poursuit antérieurement par un profond sillon. L'extrémité antérieure du maxillaire n'est donc pas bifide (il n'y a pas de processus antero-dorsal) et seul subsiste le processus antéro-ventral.

Le processus dorsal du maxillaire forme postérieurement une profonde et large ouverture dirigée antéro-postérieurement, c'est la fenêtre anté-orbitaire. Juste au-dessus de cette ouverture se trouve une petite gouttière, qui peut correspondre à l'insertion du lacrymal. L'extrémité tout à fait postérieure du maxillaire se termine en un processus arrondi et de section triangulaire.

Le bord médial du maxillaire est tapissé d'une rangée de foramens alignés et situés à égale distance de la bordure dorsale et de la bordure ventrale de l'os. Chaque foramen est relié superficiellement à ses voisins par une petite gouttière peu profonde. Il y a approximativement 26 alvéoles dentaires. Les dents montrent sur leur face labiale émaillée, une forte et proéminente crête médiane.

Discussion : Primitivement la surface latérale du processus dorsal du maxillaire forme l'articulation pour le lacrymal alors que chez les Lambéosaurinés, le lacrymal s'insère dans une petite gouttière longitudinale située sous la crête du processus (Weishampel et Horner, 1990) ce qui pourrait correspondre, sur notre spécimen à la petite dépression observée au-dessus de la fenêtre anté-orbitaire.

Chez les Lambéosaurinés la moitié caudale du maxillaire est tronquée donnant à l'os une section antérieure disproportionnellement longue, le maxillaire finit abruptement là où il s'articule étroitement avec le ptérygoïde et l'ectoptérygoïde ; d'après Weishampel et Horner (1990), chez les Lambéosaurinés, le processus dorsal du maxillaire s'élève caudalement par rapport au milieu de l'os (dissymétrie du maxillaire). Pour Godefroit (1998), la dissymétrie du maxillaire doit plutôt être regardée comme un caractère plésiomorphique que l'on retrouve chez *Iguanodon*, *Ouranosaurus* et *Bactrosaurus*.

Pour Horner (1990), la présence de deux processus rostraux (un processus antéro-dorsal et un processus antéro-ventral) caractérise les maxillaires des Hadrosauridés ; chez les Lambéosaurinés, au contraire, seul subsiste le processus antéro-ventral qui forme un large plateau supportant l'articulation avec les prémaxillaires (Horner, 1990), comme ce qui est observé sur notre spécimen. C'est surtout ce dernier caractère que l'on retiendra pour attribuer ces maxillaires à un Lambeosaurinae. De plus on observe la présence d'une gouttière sur la surface dorsale du maxillaire (pour un contact plus étroit avec le prémaxillaire), caractère observé également chez les Lambeosaurinae (Weishampel et Horner, 1986 ; 1990). Ces restes sont donc attribués provisoirement au genre *Pararhabddon*, Casanovas *et al.*, 1993, le seul Lambeosaurinae connu jusqu'à présent dans le Crétacé supérieur européen.

Carré – (Gisement : **Tricouté 3**)

Un carré gauche (MDE-Ma3-17, **pl. 50/fig. 150**) de 140 mm de longueur a été trouvé. En vue latérale, c'est un os rectiligne dans sa moitié inférieure et qui s'incurve vers l'arrière dans sa moitié supérieure ; sa bordure antérieure est sigmoïde. Le condyle dorsal qui s'articule dans la cavité cotyloïde du squamosal montre une section triangulaire. Antérieurement, la surface du carré est concave et délimitée par une aile médiale très développée, tronquée sur notre spécimen (processus ptérygoïde) et une aile latérale plus réduite se développant dans la partie supérieure du carré (processus jugal). Le processus ptérygoïde est dirigé médialement avec une surface postérieure concave. Le processus jugal, plus réduit, est dirigé antérieurement et entaillé à sa base par une profonde encoche (encoche du quadratojugal). Une large facette articulaire dorsale située juste sous le processus jugal délimite cette encoche, alors que ventralement cette encoche est limitée par un processus en forme d'aile.

L'articulation du carré avec la mandibule est formée par un condyle latéral arrondi bien développé et un petit condyle médial.

Discussion : Chez les Lambéosaurinés, le carré est particulièrement recourbé caudalement à son extrémité dorsale (Weishampel et Horner, 1990), comme sur notre spécimen et le processus ptérygoïde du carré est relativement plus étroit (caractère non quantifiable sur notre spécimen du fait de la mauvaise préservation de cette zone).

La présence de facettes bien marquées pour le quadratojugal à la base et au sommet d'une large et profonde encoche pour le quadratojugal indique la présence d'un foramen quadratique comme c'est le cas chez *Iguanodon*, *Ouranosaurus*, *Bactrosaurus* et *Gilmoreosaurus* (Godefroit *et al.*, 1998) alors que ce foramen n'est pas observable chez les Hadrosauridae. Sur notre spécimen seule une facette dorsale est particulièrement bien marquée au sommet de l'encoche du quadratojugal.

Surangulaire – (Gisement : **Tricouté 3**)

Un surangulaire gauche (MDE-Ma3-19, **pl. 51/fig. 151**) est également présent, il mesure 80 mm de longueur et son extrémité tout à fait antérieure (en contact avec le processus coronoïde du dentaire) n'est pas conservée.

En vue dorsale se développe un large plateau très légèrement concave (peu marqué), c'est une partie de la cavité glénoïde du carré. Postérieurement à cette cavité, l'extrémité du surangulaire s'affine pour former le processus retroarticulaire, de section triangulaire avec une très fine carène ventrale. En vue médiale, le surangulaire est tapissé de deux fosses musculaires : une antérieure, c'est la fosse adductrice et une postérieure s'étendant vers le processus rétroarticulaire où s'insère le *M. pterygoideus dorsalis*. Une large facette s'étend sur la moitié caudale de la face ventrale du surangulaire servant à l'articulation avec l'angulaire.

Discussion : Primitivement, la face latérale du surangulaire est percée par un foramen surangulaire (*Hypsilophodon*, *Camptosaurus*, *Iguanodon* et *Ouranosaurus*). Au contraire ce foramen est absent chez *Telmatosaurus*, *Bactrosaurus*, les Hadrosauridae et les Lambeosaurinae (Godefroit *et al.*, 1998). Rien ne différencie notre spécimen des autres hadrosaures.

Dents du dentaire droit – (Gisement : **Tricouté 3**)

Seules subsistent une portion de la batterie dentaire avec 11 files de dents cimentées entre elles sans aucune trace d'os (MDE-Ma3-26, **pl. 51/fig. 152**), ainsi qu'une dent isolée (MDE-Ma3-25, **pl. 51/fig. 153**). Les dents sont hautes et étroites, de forme losangique. La couronne, émaillée seulement sur sa surface linguale, possède une fine carène médiane légèrement déportée (postérieurement) par rapport à l'axe de la dent (placée de façon asymétrique) et uniformément développée sur toute la surface de la dent. Une petite ride secondaire se développe antérieurement par rapport à la carène médiane ; dans le premier et le dernier quart de la longueur de la dent cette ride secondaire se dédouble en une fine ride rejoignant la marge antérieure de la dent. Les marges de la couronne sont ornées de petits denticules non supportés par une crête secondaire.

Discussion : En Europe, les dents de *Telmatosaurus transsylvanicus* (Roumanie) sont caractérisées par la présence d'une ride secondaire supportant les denticules antérieurs et par une extrémité distale recourbée (cf. Weishampel *et al.*, 1991, 1993). Ces caractères ne sont pas observables sur notre spécimen. Un autre hadrosaure est connu en Europe, il s'agit de *Pararhabdodon isonensis* mais sa description est basée sur du matériel fragmentaire qui exclut les dents. Par contre ces dents sont identiques à celles décrites par Company *et al.* (1998) dans le Crétacé supérieur de Valence (Espagne) et attribuées à un Hadrosauridae indéterminé.

Pour Horner (1990) un angle inférieur à 130° entre la couronne et la racine des dents du dentaire caractérise le genre *Iguanodon* et les Hadrosaurinae (ce caractère permet à cet auteur de regrouper ces taxons au sein d'un même groupe monophylétique : les Hadrosauria). Pour Weishampel *et al.* (1993) il pourrait plutôt s'agir d'un caractère convergent apparu indépendamment chez les *Iguanodon* et les Hadrosaurinae. La mesure de cet angle n'est pas réalisable sur notre spécimen.

Côtes – (Gisement : **Tricouté 3**)

De nombreux fragments de côtes non identifiables et quelques côtes dorsales, dont MDE-Ma3-02 (**pl. 52/fig. 154**), ont été trouvés. Les côtes dorsales possèdent deux têtes peu individualisées. La branche portant le capitulum est beaucoup plus longue que la branche portant le tuberculum. En effet, cette dernière est quasiment inexistante et tend à fusionner avec le bord dorsal de la côte. La branche distale de la côte est aplatie transversalement, sa section est d'abord triangulaire puis elle s'aplatit au fur et à mesure que l'on rejoint l'extrémité distale. Une carène prend naissance à la base du tuberculum et se développe sur la surface crâniale de la côte, fusionnant petit à petit avec la bordure.

Discussion : Aucun caractère particulier ne permet de différencier notre spécimen des autres côtes d'hadrosaures dont la morphologie varie très peu.

Scapula – (Gisement : **Tricouté 3**)

Il s'agit d'une scapula gauche (MDE-Ma3-21, **pl. 52/fig. 155**) de 230 mm de longueur, dont l'extrémité proximale est fortement déformée et l'extrémité distale cassée. C'est un os élancé, montrant une extrémité proximale épaisse qui s'amincit progressivement en une lame aplatie transversalement, relativement longue. La marge dorsale est presque rectiligne alors que la marge ventrale est légèrement concave. Le processus acromial est bien développé et il se poursuit distalement par une crête deltoïde épaisse se fondant progressivement dans la lame scapulaire. Sous cette crête deltoïde (ventralement) s'étend la fosse deltoïde. La cavité glénoïde et la suture coracoïdienne ne sont pas conservées.

Discussion : En général, les Lambeosaurinae possèdent une lame plutôt courte (antéro-postérieurement) et large distalement (dorso-ventralement) alors que, au contraire, les Hadrosaurinae sont caractérisés par une extrémité proximale aussi large que l'extrémité distale (faible expansion dorso-ventrale) ce qui leur donne une scapula avec des bordures quasiment parallèles (Weishampel et Horner, 1990). Ces caractéristiques ne sont pas observables sur notre spécimen du fait de sa mauvaise conservation. Il convient de signaler que Brett-Surman (1975, 1989) a montré que ce caractère n'est pas toujours fiable (sur du matériel isolé) pour différencier les Hadrosaurinae des Lambeosaurinae compte tenu de la grande variabilité de forme des scapulas au sein des lignées, voire même au sein d'un même genre. Des différences morphologiques sont également observables entre les scapulas d'adultes et de juvéniles d'un même genre.

Plaque sternale – (Gisement : **Tricouté 3**)

Il s'agit d'une plaque sternale gauche (MDE-Ma3-24, **pl. 52/fig. 156**) de 125 mm mais dont l'extrémité distale est manquante et l'extrémité proximale légèrement abîmée. C'est un os triradié possédant une extrémité proximale élargie (se dédoublant) et aplatie, particulièrement le long de sa marge médiale qui devient très fine. Son extrémité distale forme une branche un peu plus épaisse et étroite s'incurvant caudalement donnant à l'os un aspect concave en vue caudale et convexe en vue craniale.

Discussion : Aucun caractère particulier ne permet de différencier notre spécimen des autres plaques sternales d'hadrosaure. C'est dans la plupart des cas un os qui n'est pas retrouvé et par conséquent peu étudié ; Brett-Surman (1975) n'observe aucune variation significative sur les quelques spécimens examinés.

Humérus – (Gisement : **Tricouté 3**)

Il s'agit d'un humérus gauche (MDE-Ma3-20, **pl. 53/fig. 157**) de 195 mm de longueur dont l'extrémité proximale est très légèrement abîmée au niveau du condyle articulaire et de la tubérosité interne.

En vue caudale, l'extrémité proximale montre une dépression se développant médialement entre la tubérosité interne et la tubérosité externe. Ces tubérosités sont peu marquées. A partir de la tubérosité externe se développe une fine crête deltopectorale s'épaississant ensuite ventralement et s'étendant sur plus de la moitié de la longueur totale de l'os. Le bord de cette crête deltopectorale est rectiligne et parallèle à la bordure latérale de l'os, depuis la tubérosité externe jusqu'à sa terminaison distale. Puis la diaphyse se rétrécit régulièrement et sa section devient ovale au niveau du dernier quart distal de l'humérus.

En vue craniale, se développe un contrefort épais, déporté médialement par rapport à l'axe de l'os et formant le condyle articulaire. Une large gouttière bicipitale apparaît entre la crête deltopectorale et ce contrefort médial. L'extrémité distale se développe perpendiculairement à la crête deltopectorale (déformation de la diaphyse qui a subi une importante rotation). Les condyles de l'extrémité distale sont proéminents. Ils sont séparés par une importante trochlée postérieurement (fosse coronoïde) et antérieurement (fosse olécrânienne). Le condyle externe (radial) est plus petit que le condyle interne (ulnaire) qui, lui, est beaucoup plus massif et plus grand.

Discussion : Chez les Lambeosaurinae la crête deltopectorale est quasiment aussi longue que large, l'humérus a un aspect général épais et plus robuste que chez les Hadrosaurinae. Chez ces derniers l'humérus est plutôt long et gracile, comme sur notre spécimen.

En général, les Hadrosaurinae possèdent donc une crête deltopectorale plus longue et plus étroite que les Lambeosaurinae, toutefois chez les spécimens juvéniles, certains caractères changent par rapport aux individus adultes (variations ontogéniques) : les tubérosités latérales de l'extrémité proximale sont peu développées chez les juvéniles, le condyle articulaire est relativement plus petit par rapport aux adultes et la crête deltopectorale est plus fine ; Brett-Surman (1989) a montré que le rapport longueur/largeur de la crête deltopectorale est un élément insuffisant pour séparer les Hadrosaurinae et les Lambeosaurinae (d'autant plus lorsqu'il s'agit de spécimens juvéniles).

L'orientation de l'extrémité distale qui est dirigée perpendiculairement à la crête deltopectorale sur notre spécimen, est due à une importante déformation de l'os.

Pubis – (Gisement : **Tricouté 3**)

MDE-Ma3-23 (**pl. 53/fig. 158**) correspond à un pubis droit. La lame pré-pubienne antérieure est largement incomplète et la baguette post-pubienne n'est quasiment pas conservée. La lame pré-pubienne verticale, plane, aplatie transversalement possède une bordure ventrale beaucoup moins épaisse que la bordure dorsale. Le cou du prépubis n'est presque pas marqué, il est très court et large. Le bord de la cavité acétabulaire s'épaissit crânialement du côté externe. L'ensemble donne alors le processus dorsal très massif, destiné à l'articulation avec le pédoncule pubien de l'ilion. La cavité acétabulaire est concave. Le bord ventral de la cavité articulaire est formé par une languette osseuse cassée à son extrémité distale.

Discussion : Vu la mauvaise conservation de notre spécimen, toute comparaison avec les pubis des autres hadrosaures est difficile. Néanmoins le cou du pré-pubis très court et relativement large, donnant une apparence robuste au pubis ainsi que la présence d'un pédoncule pubien de l'ilion très massif clairement opposable aux pédoncules longs et étroits rencontrés chez d'autres hadrosaures, permettraient d'inclure (avec réserve) notre spécimen au sein des Parasaurolophini (cf. Brett-Surman, 1975).

Conclusions générales au chapitre Hadrosauridae

Les hadrosauridae sont, parmi les dinosaures laurasiatiques, les plus abondants et les plus diversifiés durant le Crétacé supérieur. En Europe, on retrouve une soudaine abondance d'hadrosaures dans les gisements qui sont d'âge Maastrichtien supérieur, avec *Telmatosaurus transsylvanicus* en Roumanie, *Orthomerus dolloi* en Belgique et aux Pays-Bas, et enfin *Pararhabdodon isonensis* en Espagne.

Telmatosaurus transsylvanicus (Nopcsa, 1899) est à l'heure actuelle le seul hadrosaure européen clairement défini avec de nombreux restes crâniens et post-crâniens. Décrit pour la première fois en 1899 par Nopcsa sous le nom de *Limnosaurus transsylvanicus*, comme un nouveau genre et une nouvelle espèce de dinosaure hadrosaurien, il fut remplacé en 1903 par *Telmatosaurus transsylvanicus* car *Limnosaurus* était déjà employé pour nommer un crocodilien (*Limnosaurus* Marsh, 1872).

Orthomerus dolloi Seeley, 1883, est connu par un fémur complet, un second dont il manque l'extrémité proximale et un tibia. Ces pièces appartiennent à un (ou plusieurs) individus juvéniles et bien que le fémur soit clairement différent de celui de *Telmatosaurus*, il ne semble pas possible de trouver des caractères suffisamment diagnostiques pour définir un nouveau genre (et une nouvelle espèce) de dinosaure. *Orthomerus dolloi* est donc considéré par beaucoup comme un *nomen dubium*.

Enfin, en 1987 des restes dinosauriens provenant de la Cuenca de Tremp, commune d'Isona (Lérida, Espagne), furent décrit par Casanovas *et al.*, et attribués à un Iguanodontia (aff. *Rhabdodon sp.*). Puis en 1993, de nouveaux restes récoltés, permirent l'attribution de tout ce matériel fossile à un nouveau genre et une nouvelle espèce de dinosaure ornithopode : *Pararhabdodon isonense* (Iguanodontia *incertae sedis*) par ces même auteurs. Mais la découverte de nouveaux restes, notamment crâniens, a permis son attribution à la famille des hadrosauridés, ainsi que la correction de son nom d'espèce *isonense* en *isonensis* (Casanovas *et al.*, 1999). L'établissement de ce genre (et cette espèce) a suscité bien des rebondissements et à la lueur des derniers restes découverts, et bien que l'holotype soit une vertèbre cervicale, qui ne révèle aucun caractère diagnostique particulier, nous considérons provisoirement *Pararhabdodon isonensis* valide dans cette étude.

En Europe occidentale (île Ibéro-armoricaine) le matériel crânien d'hadrosaure suggère la présence de différentes espèces. En Espagne, le lambéosauriné *Pararhabdodon isonensis* de Sant Romà d'Abella (Casanovas *et al.*, 1999) et trois hadrosaures indéterminés, plus précisement à Arén (Lopez-Martinez *et al.*, 2001), Fontllonga (Casanovas *et al.*, 1999) et Valencia (Company *et al.*, 1998). En France, un lambéosauriné attribué à *Pararhabddodon sp.* (gisement de Tricouté 3) et au moins deux hadrosaures indéterminés (gisements de Cassagnau et Lestaillats). En Europe orientale, seul *Telmatosaurus transsylvanicus* est présent (Roumanie) et il est clairement différent des hadrosaures découverts jusqu'à présent en Europe occidentale.

Nodosauridae

Les ankylosaures sont très peu représentés et la découverte de quelques ostéodermes attribués à un nodosauridé dans le gisement de Lestaillats est d'une importance majeure car elle révèle la coexistence d'au moins deux espèces d'Ornithischiens (hadrosaures et ankylosaures) dans le Sud de la France durant le Maastrichtien supérieur.

Nodosauridae indéterminés

Ostéod[illegible] – (Gisement : **Lestaillats 1**)

Troi[illegible]dermes ont été trouvés, un en forme de petit éc[illegible] (MDE-Les-69, **pl. 54/fig. 159**) et deux plaques o[illegible]es à quilles (MDE-Les-9, **pl. 54/fig. 160** ; MDE-Les-[illegible]8, **pl. 54/fig. 161**). Ils sont attribués à un

Nodosauridae indéterminé car la face interne des plaques carénées est plane, voire légèrement convexe, et les plaques sont donc relativement épaisses. Alors que chez les Ankylosauridae la face interne des plaques carénées étant généralement concave, la plaque est plus mince (cf. Coombs et Maryanska, 1990). D'autre part, ces ostéodermes diffèrent de ceux de Titanosauridae, connus dans les sites du Maastrichtien inférieur, par leur forme et leur texture (cf. Le Loeuff *et al.*, 1994c).

Pterosauria

Les restes de reptiles volants sont peu abondants dans le Maastrichtien supérieur du Sud de la France. Leur présence n'est confirmée que depuis la fin des années 90 où un fragment d'os creux a été découvert dans le gisement du Bexen (Corbières, Aude), suivi quelques années après par la découverte d'une vertèbre cervicale dans le gisement de Mérigon (Plantaurel, Ariège), attestant la présence d'un ptérosaure géant (9 m d'envergure) dans le Sud de la France juste avant la limite Crétacé-Tertiaire.

Pterosauria indéterminé

Fragment d'os – (Gisement : **Bexen)**

Il s'agit d'un fragment d'os creux aux parois extrêmement fines dont l'étude histologique a révélé « la disposition réticulée régulière d'os fibro-lamellaire présente chez les ptérosaures adultes » (Buffetaut *et al.*, 1996a). Une identification plus précise n'est pas possible et ce reste est attribué à un ptérosaure indéterminé.

Pterodactyloidea

Azhdarchidae indéterminé

Vertèbre cervicale – (Gisement : **Mérigon 1**)

Il s'agit de la moitié longitudinale ventrale d'une vertèbre cervicale (MDE-Me1-04, **pl. 55/fig. 162**) de 46 cm de longueur dont les extrémités antérieure et postérieure sont abîmées. Cette vertèbre, largement décrite par Buffetaut *et al.* (1997a), a été attribuée à la famille des Azhdarchidae et plus précisément à une forme proche du genre *Quetzalcoatlus*.

Aves

Les fossiles d'oiseaux sont rares dans le Crétacé supérieur français. Quelques restes (un coracoïde et un fragment de fémur) attribués à un Enantiornithe (Buffetaut, 1998) ont tout d'abord été découverts dans le Campano-Maastrichtien inférieur de Cruzy (Hérault). Ensuite Buffetaut (2000) a signalé leur présence (un tibiotarse) dans la région de Fox-Amphoux (Var). Une scapula incomplète a été trouvée dernièrement dans le Maastrichtien terminal de Marignac-Laspeyres (Haute-Garonne) ; cette découverte montre que ce groupe archaïque a persisté, dans l'ouest de l'Europe, jusqu'à la limite K/T. Un autre oiseau, de grande taille, incapable de voler et aux affinités incertaines, a été décrit sous le nom de *Gargantuavis philoinos* Buffetaut & Le Loeuff, 1998 dans quelques gisements, d'âge Campanien supérieur à Maastrichtien inférieur, du Sud de la France (Fox-Amphoux, Campagne-sur-Aude et Combebelle).

? Enantiornithe indéterminé

Scapula – (Gisement : **Cassagnau 1)**

L'extrémité proximale d'une scapula (MDE-Cas1-152, **pl. 56/fig. 163**), trouvée dans le gisement Cassagnau 1, semble appartenir à un oiseau. Cette scapula encadre largement le « canal triosséen », ce qui est une des caractéristiques principales du groupe des Enantiornithes (Walker, 1981). Ce groupe n'était connu jusqu'alors en Europe que dans le site campano-maastrichtien de Cruzy (Buffetaut, 1998). C'est la première mention de ce groupe dans le Maastrichtien terminal européen.

Mammalia

Les restes de mammifères proviennent tous du gisement de Peyrecave où, fait étonnant, l'influence marine se fait plus ressentir que dans les autres sites du Maatrichtien supérieur des Petites-Pyrénées. Les sédiments de deux niveaux superposés, les « marnes rousses » (Pey A) et la « lumachelle à huîtres » (Pey B), ont été prélevés. Ces mammifères sont représentés par quelques fragments de dents trouvées lors du lavage et du tamisage de deux tonnes de sédiments (Gheerbrant *et al.*, 1997). La présence de mammifères cantonnés

exclusivement à ce gisement est un biais taphonomique s'expliquant probablement par la quantité considérable de sédiments tamisés.

Theria indéterminés

Dents – (Gisement : **Peyrecave)**

Cinq fragments de dents de thériens probablement tribosphéniques (et peut-être pré-tribosphéniques) ont été récoltés (cf. Gheerbrant *et al.*, 1997) : PeyA-1 correspond à une « possible prémolaire supérieure dont la région linguale (protocône) est brisée » ; PeyA-2 correspond à un « fragment lingual (protocône) d'une dent molariforme supérieure préservant une partie de la racine linguale » ; PeyA-3 correspond à un « fragment labial de dent jugale supérieure dont la surface occlusale de la couronne est arasée par l'usure » ; PeyA-4 correspond à une « cuspide isolée (paracône ou métacône ?) » ; PeyB-1 correspond à un « fragment de trigonide (protoconide) de dent jugale inférieure molariforme gauche (molaire ?) ».

III Paléobiogéographie et caractérisation des assemblages

1 – Paléobiogéographie

1a – A l'échelle globale

Durant le Campanien et le Mastrichtien, l'Europe était un vaste archipel composé de nombreuses terres émergées séparées par des mers épicontinentales, isolé à l'est par la mer d'Oural, à l'ouest par le proto-océan Atlantique Nord et au sud par la Téthys. L'Europe était constituée alors par de nombreuses îles (Tyson et Funnell, 1987 ; Le Loeuff, 1991b) :

- l'île Ibéro-armoricaine formée par le Portugal, l'Espagne et la France
- l'île formée par l'Irlande et la Grande-Bretagne
- la Scandinavie
- l'île d'Europe centrale formée par la Pologne et l'Allemagne
- la Roumanie
- la Crimée

Ces îles ont été peuplées par des familles de vertébrés ouest-gondwaniennes (Abelisauridae, Titanosauridae, Trematochampsidae, Madtsoiidae, Podocnemididae) et euraméricaines (Nodosauridae, Dromaeosauridae, Palaeobatrachidae) (Le Loeuff, 1991b).

Dans ce modèle paléobiogéographique, le caractère « mélangé » des faunes du Crétacé terminal européen, peut s'expliquer par un double mécanisme de distribution : la dispersion et la vicariance.

Pour Le Loeuff (1991b), les taxons euraméricains se sont mis en place en Europe dès le début du Crétacé inférieur et aucun échange entre l'Amérique du Nord et l'Europe n'a été possible durant le Crétacé supérieur (aucune famille de reptiles nord-américain apparue après l'Albien n'est représentée en Europe). Les Dromaeosauridae et les Nodosauridae sont considérés comme les survivants de la faune du Crétacé inférieur qui occupait alors l'Amérique du Nord et l'Europe ; ils ont ensuite évolués indépendamment suite à la mise en place de barrières géographiques au Crétacé supérieur (Le Loeuff, 1991b, 1992, 1998). La même histoire est applicable à l'Iguanodontidae *Rhabdodon*, cousin de *Tenontosaurus* d'Amérique du Nord (Pincemaille, 2003). Les Abelisauridae ont, quant à eux, une origine gondwanienne (Bonaparte et Kielan-Jaworowska, 1987) et ont probablement colonisé l'Europe depuis l'Amérique du Sud via l'Afrique au début du Crétacé supérieur (Buffetaut *et al.*, 1988 ; Le Loeuff et Buffetaut, 1991), comme les crocodiles Trematochampsidae (Buffetaut, 1980, 1989), les serpents Madtsoiidae (Rage, 1987) et les tortues Podocnemididae (De Broin, 1988). Les Titanosauridae ont eux aussi une origine gondwanienne (Le Loeuff, 1991b ; Le Loeuff, 1993) mais leur présence en Europe est attestée dès le Crétacé inférieur en Angleterre (Lydekker, 1887 ; Norman, 1987). Leur absence en Europe de la fin du Crétacé inférieur jusqu'au Campanien suggère leur extinction durant le Crétacé supérieur suivie ensuite d'une immigration africaine au Campanien supérieur (Le Loeuff, 1993).

Pour Pereda-Suberbiola (1999), la majorité des familles du Crétacé terminal d'Europe (Dromaeosauridae, Abelisauridae, Titanosauridae, Hadrosauridae, Nodosauridae) sont connues dans le registre fossile du Crétacé inférieur européen, ce qui suggère que nous avons affaire à des lignées reliques ayant évolué indépendamment dans l'archipel européen suite à la mise en place de barrières géographiques (vicariance). L'important hiatus observé entre le Cénomanien et le Campanien pourrait être dû à la pauvreté du registre fossile dressé à ce jour (artefact taphonomique) et non le fait d'une extinction post-cénomanienne suivie d'une dispersion tardive des taxons impliqués. Selon Csiki (1997), la majorité des taxons européens (Hadrosauridae, Dromaeosauridae, Nodosauridae, Titanosauridae) pourraient être des reliques d'une faune fini-jurassique - pré-crétacée à vaste répartition géographique.

D'après les nouvelles données en notre possession, il semblerait que l'hypothèse de taxons ayant évolué indépendamment par vicariance soit la plus parcimonieuse. Cette hypothèse peut particulièrement s'appliquer aux Hadrosauridae qui paraissent constituer l'essentiel de la faune dinosaurienne du Maastrichtien supérieur d'Europe. En effet, l'Europe a été isolée de l'Asie et de l'Amérique du Nord depuis la base du Crétacé supérieur et la véritable radiation des hadrosaures au Maastrichtien supérieur à partir de formes rares avant le Maastrichtien supérieur en Europe semble être, à l'heure actuelle, la plus plausible. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que quelques restes, toujours minoritaires, de dinosaures hadrosaures ont été trouvés, ailleurs en Europe, dans des gisements plus anciens :

- Ile de Wight en Angleterre, d'âge Albo-Cénomanien : une dent (Seeley, 1879 ; Lydekker, 1888).
- Pescatore (Duino), près de Trieste en Italie, d'âge Santonien : restes post-crâniens (Brazzati & Calligaris, 1995).
- Laño, dans le Pays Basque espagnol, d'âge Campanien supérieur : une dent (Pereda Suberbiola & Sanz, 1999).
- Kozina dans le sud-ouest de la Slovénie, d'âge Campano-Maastrichtien : une dent (Debeljak *et al.*, 1999).

Il semblerait donc, d'après les données que nous avons actuellement, que certains dinosaures et plus particulièrement les Hadrosauridae, qui constituent « subitement » l'essentiel de la faune dinosaurienne du Maastrichtien supérieur d'Europe proviennent de lignées reliques ayant évolué indépendamment dans l'archipel européen suite à la mise en place, depuis la base du Crétacé supérieur, de barrières géographiques (vicariance).

1b – A l'échelle régionale

Quoi qu'il en soit, des variations intra-européennes sont discernables au sein de ces îles (essentiellement entre l'île Ibero-Armoricaine et la Transylvanie qui sont à l'heure actuelle les mieux étudiées). Deux grands assemblages semblent donc se différencier en Europe au cours du Maastrichtien supérieur. Le premier constitue l'écosystème d'Europe orientale, représenté par la faune de Roumanie et il est opposé au deuxième assemblage, celui d'Europe occidentale, constitué par la faune de l'île Ibero-armoricaine (**Fig. 10**).

Dans l'état actuel de nos connaissances des différences significatives existent entre les deux assemblages à bas niveau taxinomique et les paléocommunautés d'Europe occidentale montrent des influences gondwaniennes plus marquées. Ces différences portent essentiellement sur l'absence de mammifères thériens en Europe orientale (où ils sont remplacés par des multituberculés), ainsi que sur l'absence des tortues pleurodires. Signalons également l'absence de restes clairement attribuables aux crocodiles mésosuchiens en Europe occidentale.

Europe Orientale		Europe Occidentale
	Chondrichthyes	
Acipenseriformes indet.		Triakidae
		Rhinobatidae
		Rhombodontidae
		Dasyabotoidea
	Osteichthyes	
Lepisosteidae		Lepisosteidae
Lepisosteus sp.		Amiidae indet.
Characidae indet.		Palaeolabridae
		Phyllodontidae indet.
		Enchodontidae
		?Sparidae indet.
	Amphibia	
Anura		Anura indet.
Discoglossidae		Urodela
Eodiscoglossus sp.		Albanerpetontidae
Urodela		*Albanerpeton sp.*
Albanerpetontidae		
Albanerpeton sp.		
Celtedens sp.		
	Chelonia	
Cryptodira		Cryptodira
Kallokabotium bajazidi		*?Solemys sp.*
		Pleurodira
		?Foxemys sp.
		?Polysternon sp.
		Elochelys nov.sp.
	Squamata	
Lacertilia		Lacertilia
Anguimorpha indet.		Scincomorpha indet.
Scincomorpha indet.		Varanoidea indet.
		?Amphisbaenia
	Crocodylia	
Eusuchia		Eusuchia
Crocodylidae		Crocodylidae
Allodaposuchus precedens		*Thoracosaurus neocesariensis*
Mesosuchia		Alligatoroidea
Doratodon sp.		*?Musturzabalsuchus sp.*
		Alligatoridae
		?Acynodon cf. *iberoccitanus*
	Dinosauria	
	Theropoda	
Dromaeosauridae indet.		Dromaeosauridae indet.
Tetanurae indet.		Coelurosauria
Elopteryx nopcsai		?cf. *Euronychodon sp.*
Troodontidae indet.		
Coelurosauria		
cf. *Euronychodon*		
Abelisauridae?		
	Sauropoda	
Titanosauridae		Titanosauridae indet.
Magyarosaurus dacus		
	Ornithopoda	
Rhabdodon robustus		Hadrosauridae indet.
Hadrosauridae		Lambeosaurinae
Telmatosaurus transsylvanicus		*Pararhabdodon isonensis*
Hypsilophodontidae indet.		
	Ankylosauria	
Nodosauridae		Nodosauridae indet.
Struthiosaurus transilvanicus		
	Aves	
		?Enantiornithe indet.
	Mammalia	
Allotheria		?Theria indet.
Multituberculata indet.		
Kogaionon ungureanui		
Paracimexomys sp.?		

Fig. 10 : Tableau comparatif des assemblages d'Europe orientale et occidentale

A haut niveau taxinomique nous retrouvons les mêmes grands groupes de part et d'autre, il s'agit des Lepisosteidae, Albanerpetontidae, Lacertilia scincomorpha, Crocodylia eusuchia, Dromaeosauridae, Coelurosauria, Titanosauridae, Hadrosauridae, Nodosauridae et Pterosauria.

Les gisements de l'île Ibéro-armoricaine constituent donc un élément important dans l'étude des écosystèmes fini-crétacé d'Europe occidentale. Ils paraissent receler une faune relativement homogène (genres communs) et essentiellement composée par des dinosaures Hadrosauridae (**Fig. 11**).

Ces vertébrés continentaux d'Europe occidentale sont clairement différents (au niveau générique et spécifique) de la faune constituant les écosystèmes d'Europe orientale (bien que les familles retrouvées, essentiellement chez les dinosaures, soient les mêmes).

C'est le cas notamment pour les Hadrosauridae dont le genre *Telmatosaurus* de Roumanie est clairement différent des hadrosaures trouvés en France et en Espagne (Weishampel *et al.*, 1991, 1993 ; Le Loeuff, 1994a ; Laurent *et al.*, 1999 ; Casanovas *et al.*, 1993, 1998, 1999 ; López Martínez *et al.*, 2001 ; Company *et al.*, 1998). Brinkmann (1988), suivi par de nombreux auteurs, considère le genre *Orthomerus* du Limbourg comme un

Espagne	France
Osteichthyes	**Osteichthyes**
Lepisosteiformes	Lepisosteiformes
Lepisosteidae indet.	Lepisosteidae indet.
Pycnodontiformes indet.	*?Lepisosteus sp.*
	?Atractosteus sp.
	?Amiiformes
	Amiidae indet.
	Palaeolabridae
	cf. *Palaeolabrus sp.*
	Elopiformes
	Phyllodontidae indet.
	Phyllodontinae indet.
	Aulopiformes
	Enchodontidae
	Enchodus cf. *fauzaci*
	?Perciformes
	?Sparidae
Amphibia	**Amphibia**
Amphibia indet.	Caudata indet.
	Albanerpetontidae indet.
	?Anura indet.
Squamata	**Squamata**
Lacertilia indet.	Lacertilia indet.
Iguanidae indet.	Scincomorpha indet.
	?cf. Teiidae
	Varanoidea indet.
	?Amphisbaenia indet.
Chelonia	**Chelonia**
Pleurodira	Pleurodira
Bothremydidae	Bothremydidae
cf. *Polysternon sp.*	*?Foxemys sp.*
	Elochelys nov.sp.
	Cryptodira
	Solemydidae
	?Solemys sp.
Crocodylia	**Crocodylia**
"Trematochampsidae indet."	Eusuchia indet.
Eusuchia indet.	Crocodylidae
Alligatoroidea indet.	*Thoracosaurus neocesariensis*
Alligotoridae	Alligatoroidea
Acynodon sp.	*?Musturzabalsuchus sp.*
	Alligotoridae
	?Acynodon cf. *iberoccitanus*
Dinosauria	**Dinosauria**
Sauropoda indet.	Sauropoda
Theropoda indet.	Titanosauridae indet..
Dromaeosauridae indet.	Theropoda indet.
cf. *Euronychodon*	Dromaeosauridae indet.
Ornithopoda	?cf. *Euronychodon*
Hadrosauridae indet.	Ornithopoda
Lambeosaurinae	Hadrosauridae indet.
Pararhabdodon isonensis	Lambeosaurinae
	?Pararhabdodon sp.
	Ankylosauria
	Nodosauridae indet.
Pterosauria	**Pterosauria**
Azhdarchidae indet.	Azhdarchidae indet.
	Aves
	?Enantiornithe indet.
	Mammalia
	Theria indet.

Fig. 11 : Tableau comparatif des assemblages de l'île Ibéro-armoricaine

nomen dubium et en l'absence de matériel suffisament diagnostique sa validité n'est pas attestée, de même que sa présence en Espagne (Casanovas *et al.*, 1986). Il faut aussi signaler le cas du genre *Rhabdodon* qui possède une large distribution dans le temps (Campano-Maastrichtien) et dans l'espace (Roumanie, France et Espagne). Jusqu'à aujourd'hui la présence de *Rhabdodon* n'est pas attestée dans les gisements du Maastrichtien supérieur d'Europe occidentale (France et Espagne) où il semble remplacé par les hadrosaures. Au contraire, il est intéressant de constater que la cohabitation des deux ornithopodes (*Rhabdodon* et hadrosaure) est largement établie en Europe orientale (Roumanie).

2 – Caractérisation des assemblages

Huit sites ayant livré des restes de vertébrés sont actuellement recensés dans les dépôts du Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées de la Haute-Garonne (**Fig. 12**). Quatre se situent sur les anticlinaux de Plagne (Lestaillats, Ausseing) et de Saint-Martory/Saint-Marcet (Jadet, Auzas) ; trois sur l'anticlinal d'Aurignac (Tricouté, Peyrecave, Cassagnau). Le gisement de Marsoulas, bien que situé sur le flanc sud du synclinal de Cassagne-Fabas, appartient à la même zone paléogéographique que les sites de l'anticlinal de Plagne.

➢ Anticlinaux de Plagne/Saint-Martory - Synclinal de Cassagne-Fabas

Les sites de Lestaillats, d'Ausseing et du Jadet sont chronologiquement les plus anciens (Groupe d'Ausseing) ; ces trois localités ont livré certains taxons absents dans les niveaux plus récents des Marnes d'Auzas, tels que de nombreux restes de poissons osseux (? Amiidae, ? Palaeolabridae, Enchodontidae), quelques plaques dermiques de tortue cryptodire (Solemydidae), des dents de crocodiles Alligatoroidea (? *Musturzabalsuchus*, ? *Acynodon* cf. *iberoccitanus*) ainsi que des ostéodermes d'un dinosaure nodosauridé révélant ainsi la coexistence d'au moins deux espèces d'Ornithischiens durant le Maastrichtien supérieur dans le Sud de la France (Laurent *et al.*, 1999). Le site d'Auzas (Le Loeuff *et al.*, 1994a) vient confirmer la présence des crocodiles et des hadrosaures.

➢ Anticlinal d'Aurignac

Les autres sites sont tous localisés dans la formation des Marnes d'Auzas.

Le site de Tricouté (Gheerbrant *et al.*, 1997) confirme, s'il en était besoin, l'omniprésence des dinosaures hadrosauridés dans ces environnements margino-littoraux des Petites-Pyrénées.

Le site de Peyrecave (Gheerbrant *et al.*, 1997), a fourni de nombreux microrestes de vertébrés et il vient compléter la liste faunique établie, par la découverte de dents de mammifères thériens tribosphéniques, ainsi que d'une importante faune de poissons cartilagineux inédite pour le Crétacé supérieur français (Triakidae, Rhinobatidae, Rhombodontidae et Dasyatoidae).

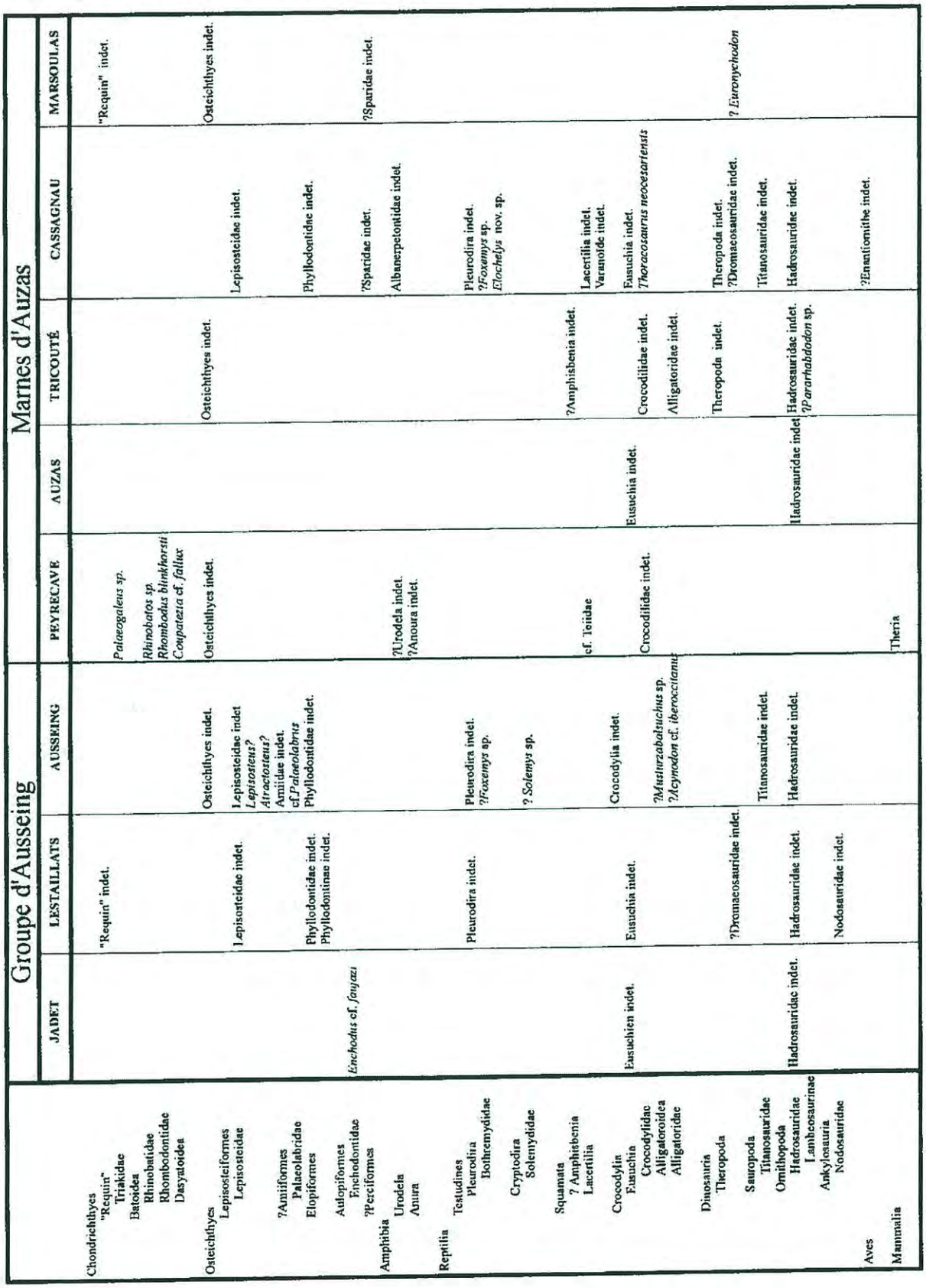
Le site de Cassagnau renferme quant à lui, le plus riche assemblage faunique de tous ces gisements avec sept groupes taxinomiques différents : poissons osseux, amphibiens, chéloniens, squamates, crocodiliens, dinosauriens et oiseaux. Aucun reste de chondrichtyens n'y a pour l'instant été découvert, ce qui est probablement lié à des influences marines moins marquées que dans certains des autres sites (Lestaillats, Peyrecave et Marsoulas). Son exploitation a notamment livré la carapace d'une nouvelle espèce de tortue Bothremydidae appartenant au genre *Elochelys* (Laurent *et al.*, 2002a), une vertèbre de varan géant dont c'est la première mention dans le Maastrichtien supérieur européen, le crâne d'un crocodile Thoracosaurinae rapporté à *Thoracosaurus neocesariensis* (Laurent *et al.*, 2000) dont c'est la première mention dans le Crétacé supérieur français, trois dents attribuées à des Titanosauridae qui étaient inconnus jusqu'à présent dans les dépôts du Maastrichtien supérieur français et enfin une extrémité proximale de scapula d'oiseau attribuée au groupe des Enantiornithes dont c'est la première mention dans le Maastrichtien supérieur d'Europe. En ce qui concerne l'absence apparente de mammifères à Cassagnau, elle pourrait être liée à la faible quantité de sédiments encore triés à ce jour.

Le site de Mérigon, dans le département de l'Ariège (à la limite des Petites-Pyrénées et du Plantaurel) a livré une vertèbre cervicale d'Azhdarchidae prouvant la présence de ptérosaures géants dans le Maastrichtien terminal d'Europe (Buffetaut *et al.*, 1997a).

Cette liste des communautés fossiles présentes durant le Maastrichtien supérieur dans les Petites-Pyrénées est non exhaustive compte tenu des conditions limitantes (affleurement, conditions d'exploitation des sites, milieux de dépôt,...) entraînant classiquement un biais taxinomique non négligeable. Quoi qu'il en soit, par comparaison avec ce qui est connu pour le domaine continental européen à la même période, seuls les riches gisements de Roumanie, connus et exploités depuis le début du 20^{ième} siècle, semblent rivaliser avec ceux des Petites-Pyrénées de la Haute-Garonne. La contribution des sites nord-pyrénéens se révèle essentielle pour l'avancement des connaissances sur les écosystèmes fini-crétacés grâce, notamment, aux biofaciès très variés rencontrés, qui se singularisent par d'importantes associations de microfaunes, de microflores et de macrorestes de vertébrés fossiles.

Le Maastichtien supérieur est caractérisé par l'apparition d'une véritable radiation des ornithopodes Hadrosauridae dans les divers gisements du Sud de la France et d'Espagne par comparaison aux faunes retrouvées dans les riches gisements d'âge plus ancien comme Bellevue (Aude), Champ-Garimond (Gard) et Laño (Espagne) où l'association Titanosaures-*Rhabdodon* est majoritaire. Ces différences peuvent s'expliquer par la position géographique, stratigraphique et/ou écologique des divers gisements. Cette radiation hadrosaurienne coïncide avec d'importantes modifications climatiques (Cojan, 1989) et palynologiques (Ashraf et Erben, 1986) mises en évidence dans le bassin d'Aix en Provence et dans le Languedoc. Cojan suggère de corréler cette modification environnementale avec la régression survenue à la limite Maastrichtien inférieur/supérieur, qui

aurait engendré un refroidissement climatique. L'association Titanosaure-*Rhabdodon* moins bien adaptée à ces nouvelles conditions environnementales et probablement concurrencée par les Hadrosauridae aurait décliné au profit de ces derniers. Alors que les Titanosauridae perdurent (minoritairement) jusqu'à la limite K/T, le genre *Rhabdodon* quant à lui, semble (pour l'instant) avoir totalement disparu des écosystèmes fini-



	Groupe d'Ausseing			Marnes d'Auzas				
	JADET	LESTAILLATS	AUSSEING	PEYRECAVE	AUZAS	TRICOUTÉ	CASSAGNAU	MARSOULAS
Chondrichthyes								
"Requin"		"Requin" indet.		*Palaeogaleus sp.*				"Requin" indet.
Triakidae								
Batoidea				*Rhinobatos sp.*				
Rhinobatidae				*Rhombodus blinkhorsti*				
Rhombodontidae				*Coupatezia* cf. *fallax*				
Dasyatoidea								
Osteichthyes			Osteichthyes indet.	Osteichthyes indet.		Osteichthyes indet.		Osteichthyes indet.
Lepisosteiformes								
Lepisosteidae		Lepisosteidae indet.	Lepisosteidae indet				Lepisosteidae indet.	
			Lepisosteus?					
?Amiiformes			*Atractosteus?*					
Palaeolabridae			Amiidae indet.					
Elopiformes			cf.*Palaeolabrus*				Phyllodontidae indet.	
		Phyllodontidae indet.	Phyllodontidae indet.					
Aulopiformes		Phyllodontinae indet.						
Enchodontidae	*Enchodus* cf. *fayazi*						?Sparidae indet.	?Sparidae indet.
?Perciformes							Albanerpetontidae indet.	
Amphibia								
Urodela				?Urodela indet.				
Anura				?Anoura indet.				
Reptilia								
Testudines							Pleurodira indet.	
Pleurodira		Pleurodira indet.	Pleurodira indet.				*?Foxemys* sp.	
Bothremydidae			*?Foxemys* sp.				*Elochelys* nov. sp.	
Cryptodira								
Solemydidae			? *Solemys* sp.					
Squamata						?Amphisbenia indet.		
? Amphisbenia							Lacertilia indet.	
Lacertilia							Varanoïde indet.	
Crocodylia			Crocodylia indet.	cf. Teiidae			Eusuchia indet.	
Eusuchia	Eusuchien indet.	Eusuchia indet.			Eusuchia indet.	Crocodilidae indet.	*Thoracosaurus neocesariensis*	
Crocodylidae			*?Musturzabalsuchus* sp.	Crocodilidae indet.				
Alligatoroidea			*?Acynodon* cf. *iberoccitanus*			Alligatoridae indet.		
Alligatoridae								
Dinosauria								
Theropoda						Theropoda indet.	Theropoda indet.	*? Euronychodon*
		?Dromaeosauridae indet.					?Dromaeosauridae indet.	
Sauropoda								
Titanosauridae			Titanosauridae indet.				Titanosauridae indet.	
Ornithopoda								
Hadrosauridae	Hadrosauridae indet.	Hadrosauridae indet.	Hadrosauridae indet.		Hadrosauridae indet.	Hadrosauridae indet.	Hadrosauridae indet.	
Lambeosaurinae						*?Pararhabdodon* sp.		
Ankylosauria								
Nodosauridae		Nodosauridae indet.						
							?Enantiornithe indet.	
Aves								
Mammalia				Theria				

Fig. 12 : Liste faunique des sites du Maastrichtien supérieur de la Haute-Garonne

crétacés d'Europe occidentale (Pincemaille, étude en cours). Les reconstitutions paléoclimatiques (Parrish *et al.*, 1982) indiquent une pluviosité importante dans le Sud de l'Europe à la fin du Crétacé pour des paléolatitudes tropicales, (25° et 35° Nord) et confirment donc un climat chaud et humide. La régression survenue entre le Maastrichtien supérieur/inférieur, engendra un climat plus tempéré et une importante crise dans les écosystèmes continentaux. Toutefois la présence dans les niveaux du Maastrichtien supérieur de crocodiles eusuchiens, aux exigeances thermiques probablement comparables à celles des représentants actuels du groupe, suggère une dégradation climatique peu drastique et les dinosaures (et plus généralement les vertébrés du Maastrichtien supérieur) ne paraissent pas moins nombreux que leurs prédécesseurs. L'apparente diminution de la biodiversité des écosystèmes du Maastrichtien supérieur que certains auteurs ont voulu voir, n'est que le reflet d'un artefact taphonomique dû à la pauvreté du registre fossile dressé jusqu'à ces dernières années. En effet, presque toutes les grandes familles connues au Campano-Maastrichtien inférieur sont encore représentées dans les gisements du Maastrichtien supérieur (**Fig. 13**). Les différences portent essentiellement sur quelques familles d'osteichthyens, d'amphibiens et de cheloniens, ainsi que sur l'absence de l'Iguanodontia *Rhabdodon* remplacé par les hadrosauridés. Bien que la faune du Campano-Maastrichtien inférieur soit connue à travers de nombreux gisements exploités, en Europe, depuis plus de dix ans (Laño, Bellevue, Champ-Garimond et Cruzy), les gisements du Maastrichtien supérieur, dont l'exploitation est plus récente, ont déjà fourni un nombre considérable de taxons souvent inédits et il est probable que la diversité faunique des gisements du Maastrichtien supérieur aura considérablement augmenté d'ici quelques années.

Bien qu'il soit difficile de calculer le taux de diversité générique, aucun élément ne permet de suggérer un déclin des dinosaures européens, au cours du Maastrichtien et la diversité globale des écosystèmes ne paraît pas affectée, bien au contraire. Il est remarquable de constater que la quasi-totalité des ossements d'hadrosaures européens

Taxons	Campano-Maastrichtien inférieur (Laño, Bellevue, Cruzy, Champ-Garimond)	Maastrichtien supérieur (Arén, Jadet, Lestaillats, Ausseing, Peyrecave, Auzas, Tricouté, Cassagnau, Marsoulas, Mérigon)
Osteichthyes	Lepisosteidae Phyllodontidae ?Palaeolabridae Amiidae Osteoglossidae Characiformes	Lepisosteidae Phyllodontidae Palaeolabridae Amiidae Enchodontidae
Amphibia	Anura indet. Caudata indet. Albanerpetontidae Batrachosauroididae Discoglossidae	?Anura indet. Caudata indet. Albanerpetontidae
Squamata	Lacertilia indet. Scincomorpha Iguanidae Varanoidea ?Amphisbaenia Madtsoiidae	Lacertilia indet. Scincomorpha Iguanidae Varanoidea ?Amphisbaenia
Chelonia	Bothremydidae Solemydidae Podocnemydidae Dortokidae	Bothremydidae Solemydidae
Crocodylia	Alligatoroidea Alligatoridae Trematochampsidae	Crocodylidae Alligatoroidea Alligatoridae "Trematochampsidae"
Theropoda	Dromaeosauridae Abelisauridae	Dromaeosauridae Abelisauridae ?Coelurosauria
Sauropoda	Titanosauridae	Titanosauridae
Ornithopoda	Iguanodontia Hadrosauridae	Hadrosauridae
Ankylosauria	Nodosauridae	Nodosauridae
Pterosauria	Azhdarchidae	Azhdarchidae
Aves	Enantiornithe Ornithothoraces	?Enantiornithe
Mammalia	Theria	Theria

Fig. 13 : Liste des familles de vertébrés rencontrées en Europe occidentale au Campano-Maastrichtien inférieur et au Maastrichtien supérieur.

proviennent de couches datées du Maastrichtien supérieur et nous sommes conduits à admettre leur grande rareté dans les écosystèmes avant le Maastrichtien supérieur.

Pour expliquer la relative rareté des Titanosauridae dans les gisements du Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées, il est également tentant de proposer une écologie différente de celle des Hadrosauridae. En effet, les Titanosauridae fréquentaient, semble t-il, davantage les plaines alluviales que les plaines côtières comme en Amérique du Nord (Lehman, 1987) ou comme c'est le cas dans les Petites-Pyrénées dont les dépôts se sont constitués dans une plaine deltaïque (milieux saumâtres) où les hadrosauridae semblent vivre préférentiellement. L'abondance des restes d'Hadrosauridae dans les gisements du Maastrichtien supérieur de la Vallée de la Garonne par rapport aux gisements fluviatiles campano-maastrichtien inférieur de la Haute Vallée de l'Aude, où ils sont totalement absents, pour l'instant, pourrait donc être le résultat d'une écologie particulière.

En effet la majorité des ossements d'hadrosaures trouvés n'ont pas subi de transport important, car ils présentent un état de conservation excellent ; on peut donc penser que ces organismes continentaux vivaient dans cette plaine deltaïque tidale, où ils ont été enfouis après leur mort, puis fossilisés. De plus, la majorité des ossements présente de nombreuses traces de prédation (essentiellement dans les gisements de Lestaillats et d'Ausseing) ; on peut donc supposer que des cadavres de dinosaures vivant dans cet environnement estuarien, ont été consommés par des crocodiles ou de petits dinosaures carnivores.

IV Conclusions

Jusqu'alors, les principales données sur les faunes de vertébrés du Crétacé supérieur d'Europe provenaient des gisements de Roumanie (Europe orientale). Cette étude et plus particulièrement celle des sites des Petites-Pyrénées, apporte de nouvelles données sur la biodiversité des écosystèmes fini-crétacés. En effet, les prospections et les fouilles réalisées depuis le début des années 90 dans cette région ont grandement contribué à enrichir notre connaissance des populations de vertébrés, avec la découverte de nombreux taxons inconnus jusqu'alors dans le Maastrichtien supérieur français. Il s'agit en particulier, de la présence de phyllodontiné (connus jusqu'alors exclusivement dans le Paléogène), d'une nouvelle espèce de tortue bothremydidée du genre *Elochelys*, d'un lézard varanoïde géant, d'un crocodile longirostre rapporté à *Thoracosaurus*, d'un oiseau enantiornithe (?), de dinosaures titanosauridés et nodosauridés, et d'un ptérosaure azhdarchidé. Bien qu'un renouvellement faunique ait eu lieu au cours du Maastrichtien, la biodiversité globale des écosystèmes du Maastrichtien supérieur d'Europe ne semble pas avoir été affectée.

Ce renouvellement faunique concerne plus particulièrement les dinosaures ornithopodes. En effet, alors que dans les gisements campano-maastrichtien inférieur le genre *Rhabdodon* est majoritaire, il semble totalement disparaître au Maastrichtien supérieur, où il n'a, pour l'instant, pas été trouvé dans les gisements d'Europe occidentale. Sa disparition se fait au profit des hadrosaures qui connaissent alors une véritable radiation ; le passage à un climat plus tempéré mis en évidence entre le Maastrichtien inférieur et supérieur engendra des modifications floristiques et de ce fait, peut-être une certaine compétition entre ces deux ornithopodes. Le genre *Rhabdodon* moins bien adapté (où s'adaptant moins vite) aux nouvelles conditions environnementales disparaît dans les niveaux maastrichtiens supérieurs d'Europe occidentale. L'association *Rhabdodon*/hadrosaure coexiste néanmoins en Europe orientale (Roumanie) mais aucune explication valable à ce jour n'a pu être établie pour expliquer cette cohabitation alors qu'elle n'a apparemment pas pu se réaliser dans le domaine Ibéro-armoricain.

L'essentiel de la faune dinosaurienne rencontrée dans les gisements du Maastrichtien supérieur du Sud de la France est composée des hadrosauridés. Ils sont représentés dans tous les gisements par un abondant matériel crânien et post-crânien appartenant principalement à des individus juvéniles. De ce fait une détermination générique (et spécifique) n'a pu être envisageable. Seul un gisement (Tricouté 3) a fourni des ossements appartenant vraisemblablement à un même individu dont les maxillaires, essentiellement caractérisés par un unique processus rostral (le processus antéro-ventral) ainsi qu'une gouttière sur la surface dorsale, ont permis l'attribution au genre *Pararhabdodon*, le seul Lambéosauriné décrit jusqu'à présent dans le Crétacé d'Europe mais dont la validité est à discuter.

La majorité des familles du Crétacé terminal d'Europe (Dromaeosauridae, Abelisauridae, Titanosauridae, Hadrosauridae, Nodosauridae) sont connues dans le registre fossile du Crétacé inférieur européen ce qui suggère, d'un point de vue paléobiogéographique, que nous avons affaire à des lignées reliques ayant évolué indépendamment dans l'archipel européen suite à la mise en place de barrières géographiques (vicariance). L'important hiatus observé entre le Cénomanien et le Campanien serait alors dû à un biais taphonomique (pauvreté du registre fossile dressé à ce jour).

Toutes ces récoltes permettent d'affiner progressivement notre vision des écosystèmes fini-crétacés et révèlent la grande diversité des vertébrés du Crétacé terminal du sud de la France. Ces dépôts, situés à la transition des domaines marins et continentaux semblent donc des plus prometteurs pour la découverte de vertébrés et l'exploitation de ces sites permet d'accroître la liste faunique, notamment en portant à cinq le nombre de familles de dinosaures encore présentes juste avant la limite Crétacé-Tertiaire. Comme de plus, dans les Petites-Pyrénées, ces différents gisements sont directement ou indirectement contraints par des arguments biostratigraphiques et biochronologiques fondés sur des microfaunes et des microflores marines et continentales de référence, ils constituent, eux-mêmes, des assemblages de référence pour le Maastrichtien supérieur continental européen (Laurent *et al.*, 2002b). En effet depuis les premières découvertes de vertébrés dans le Maastrichtien supérieur du Sud de la France et surtout les premières fouilles systématiques de nombreux gisements, la liste faunique n'a cessé d'augmenter pour atteindre un total de 36 taxons (**Fig. 14**) dont beaucoup inédits dans le Crétacé terminal. Cette biodiversité apparente ne représente qu'une part de la diversité globale (Le Loeuff et Laurent, 2000) et seuls de nouveaux travaux de terrains sur d'autres sites de même âge contribueront à améliorer notre compréhension sur l'évolution des écosystèmes continentaux européens dans les derniers millions d'années du Crétacé ainsi que les modalités des extinctions, en milieu continental, à la limite K/T. D'ores et déjà, à la lueur des résultats obtenus dans cette étude, rien ne suggère, en Europe, une extinction graduelle des vertébrés à la fin du Crétacé.

Année (gisements)	**Nombre d'os découverts**	**Nombre de nouveaux taxons découverts (biodiversité apparente)**
1971 (Jadet)	1	1
1989 (Bexen)	11	1
1992 (Bexen, Peyrecave)	78	9
1993 (Bexen, Lestaillats)	55	0
1994 (Jadet, Lestaillats, Auzas, Mérigon)	31	3
1995 (Bexen, Tricouté, Lestaillats)	65	3
1997 (Lestaillats, Tricouté)	74	1
1999 (Marsoulas, Cassagnau, Tricouté)	658	11
2000 (Ausseing)	265	7
	Total : 1238	**Total** : 36

Fig. 14 : Nombre d'os et nouveaux taxons découverts dans les gisements du Maastrichtien supérieur du Sud de la France.

Bibliographie

ANDREWS C.W. (1931) – On some bird remains from the Upper Cretaceous of Transylvania. Geol. Mag., 5, 193-196.

ANTONESCU E., LUPU D. & LUPU M. (1983) – Corrélation palynologique du Crétacé terminal du sud-est des Monts Metaliferi et des Dépressions de Hateg et de Rusca Montana. Anuarul Institut Geologie-Geofizica, 59, 71-77.

ANTUNES M.T. & BROIN de F. (1988) – Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal : remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). Ciências da Terra, Lisboa, 9, 153-200.

ANTUNES M.T. & SIGOGNEAU-RUSSEL D. (1991) – Nouvelles données sur les Dinosaures du Crétacé supérieur du Portugal. C. R. Acad. Sc. Paris, 313, 113-119.

ARDEVOL L., CASANOVAS M.L. & SANTAFE J.V. (1995) – Restos de dinosaurios del Maastrichtiense de la Conca de Tremp, Lleida (cuenca de antepais pirenaica meridional). XI jornadas de Paleontogia, Tremp, 25-27.

ASHRAF A.R. & ERBEN H.K. (1986) – Palynologische Untersuchungen an der Kreide/Tertiär-Genze West-Mediterraneaner Regionen. Paleontographica, B, 111-163.

ASTIBIA H., BUFFETAUT E., BUSCALIONI A.D., CAPPETTA H., CORRAL C., ESTES R., GARCIA-GARMILLA F., JAEGER J.J., JIMENEZ-FUENTES E., LE LOEUFF J., MAZIN J.M., ORUE-ETXEBARRIA X., PEREDA-SUBERBIOLA J., POWEL J.E., RAGE J.C., RODRIGUEZ-LAZARO J., SANZ J.L. AND TONG H. (1990) – The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain) ; new evidence on the composition and affinities of the Cretaceous continental faunas of Europe. Terra Nova, 2, 460-466.

BABINOT J.F. & DURAND J.P. (1980) – Articles Valdonien, Fuvélien, Bégudien, Rognacien. *In* : Les étages français et leurs stratotypes. Mém. B.R.G.M., 109, 171-188.

BABINOT J.F. & FREYTET J.P. (1983) – Le Sénonien supérieur continental de la France méridionale et de l'Espagne septentrionale : état des connaissances biostratigraphiques. Géol. Méditer., 10(3-4), 245-268.

BABINOT J.F. & TAMBAREAU Y. (1986) – On *Paracandona occitana* Babinot et Tambareau sp. nov. *In* : BATE R.H., HORNE D.J., NEALE J.W. & SIVETER D.J. (eds), Stereo-Atlas of Ostracod Shells, 13(30), 137-144.

BATALLER J.R. (1960) – Los vertebrados del Cretácico español. Not. y Com. Inst. Geol. y Min. de España, 60, 141-164.

BELLIER J.P. & VILLAIN J.M. (1975) – Globotruncanidae de la série-type du Maastrichtien (Limbourg méridional). Cahiers Micropal., 2, 14 pp.

BESSIERE G., TAMBAREAU Y. et VILLATTE J. (1980) – Le passage Crétacé – Tertiaire dans les Hautes-Corbières. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 116, 283-303.

BILOTTE M. (1970) – Le Crétacé supérieur du synclinal de Rennes-les-Bains (Aude). Thèse 3ème cycle, Toulouse, 110 pp.

BILOTTE M. (1978) – Evolution sédimentaire et tectonique du bassin sous-pyrénéen à la fin du Crétacé, à l'Est de la Garonne. Bull. S.G.F., 7(XX), 649-655.

BILOTTE M. (1980) – Le gisement d'Auzas (Maastrichtien des Petites Pyrénées). Stratigraphie - Environnements. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 116(1-2), 57-63.

BILOTTE M. (1985) – Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes. Actes du Labo. Géol. Séd. Paléont. Univ. Paul-Sabatier, Toulouse, 5, 438 pp.

BILOTTE M. (1991) – Séquences de dépôt et limites de blocs dans le Crétacé terminal et le Paléocène basal du bassin d'avant-pays sous-pyrénéen (Petites Pyrénées-Dômes annexes, France). Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine, 15(2), 411-437.

BILOTTE M. (1998) – Coordonator, Chart 5, Larger Benthic Foraminifera, Upper Cretaceous. *In*: De Graciansky, P. C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P. R. (Eds.), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, SEPM Spec. Publ., 60, Tulsa.

BILOTTE, M. & DURANTHON F. (1985) – Gisements de Dinosaures du Nord-Est des Pyrénées. *In* : Colloque International de Paléontologie, "Les Dinosaures de la Chine à la France". Mus. Hist. Nat. Toulouse, 151-160.

BILOTTE M., TAMBAREAU Y. & VILATTE J. (1983) – Le Crétacé supérieur et la limite Crétacé-Tertiaire en faciès continental dans le versant nord des Pyrénées. Géol. Méd., 10, 269-276.

BLAINVILLE D. de (1855) – Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des cinq classes d'animaux vertébrés récents et fossiles pour servir de base à la Zoologie et à la Géologie.

BONAPARTE J.F. & KIELAN-JAWOROWSKA Z. (1987) – Late Cretaceous dinosaur and mammal faunas of Laurasia and Gondwana. *In*: Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Drumheller, 24-29.

BORESKE J.R.Jr. (1974) – A review of the North American fossil Amiid fishes. Bull. Mus. Compa. Zool., 146(1), 87 pp.

BRAZZATTI T. & CALLIGARIS R. (1995) – Studio preliminare di reperti ossei di dinosauri del carso Triestino. Atti Mus. civ. Stor. Nat. Trieste, 46, 221-226.

BRESSON A. (1901) – Sur quelques affleurements fossilifères de l'horizaon de Rognac, aux environs de Mouthoumet (Hautes-Corbières). C. R. Somm. S.G.F., 4, p 111.

BRETON G., BILOTTE M. & SIGRO G. (1995) – *Dipsacaster jadeti sp. nov.*, Astropectinidae

(Asteroidea, Echinodermata) du Maastrichtien des Petites Pyrénées (France). Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre, 82, 35-42.

BRETT-SURMAN M.K. (1975) – The appendicular anatomy of hadrosaurian dinosaurs. Thesis, Univ. California, Berkeley, 70 pp.

BRETT-SURMAN M.K. (1989) – A revision of the Hadrosauridae (Reptilia: Ornithischia) and their evolution during the Campanian and Maastrichtian. Ph.D. dissertation, Graduate School of Arts and Sciences of the George Washington Univ., 272 pp.

BRINKMANN W. (1984) – Erster Nachweis eines Hadrosauriers (Ornithischia) aus dem unteren Garumnium (Maastrichtium) des Beckens von Tremp (Provinz Lérida, Spanien). Paläont. Z., 58, 295-305.

BRINKMANN W. (1988) – Zur Fundgeschichte und Systematik der Ornithopoden (Ornithischia, Reptilia) aus der Oberkreide von Europa. Documenta Naturae, 45, 1-157.

BROIN F. de (1988) – Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. Stu. Geol. Salmanticensia, 2(5), 103-142.

BUFFETAUT E. (1980) – Crocodilians from the continental Upper Cretaceous of Europe : new finds and interpretations. Mesoz. Vert. Life, 1, 5-14.

BUFFETAUT E. (1987) – A short history of vertebrate Paleontology. Crom Helm, London, 223 pp.

BUFFETAUT E. (1989) – Présence d'Archosaures d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur et le Paléogène d'Europe. Implications paléobiogéographiques. Terra Nova, 1, 69-74.

BUFFETAUT E. (1998) – First evidence of enantiornithine birds from the Upper Cretaceous of Europe : postcranial bones from Cruzy (Hérault, France). Oryctos, 1, 131-136.

BUFFETAUT E. (2000) – A review of French Cretaceous birds. Vertebrata PalAsiatica, Supp. 38, p. 3.

BUFFETAUT E. & CAVIN L. (1995) – Nouveaux restes de vertébrés du Maastrichtien supérieur de la carrière du Jadet (Saint-Martory, Haute-Garonne, France). Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis Mus. Havre, 82(4), 31-34.

BUFFETAUT E., CLARKE J.B. & LE LOEUFF J. (1996a) – A terminal Cretaceous pterosaur from the Corbières (southern France) and the problem of pterosaur extinction. Bull. Soc. Géol. France, 167(6), 753-759.

BUFFETAUT E., COSTA G., LE LOEUFF J., MARTIN M., RAGE J.C., VALENTIN X. & TONG H. (1996b) – An early Campanian vertebrate faune from the Villeveyrac Basin (Hérault, Southern France). N. Jb. Geol. Paläont. Mh., H.1, 1-16.

BUFFETAUT E., LAURENT Y., LE LOEUFF J. & BILOTTE M. (1997a) – A terminal Cretaceous giant pterosaur from the French Pyrenees. Geol. Mag., 134(4), 553-556.

BUFFETAUT E. & LE LOEUFF J. (1991) – Late Cretaceous dinosaur faunas of Europe : some correlation problems. Cretaceous Res., 12, 159-176.

BUFFETAUT E. & LE LOEUFF J. (1997b) – Late Cretaceous dinosaurs from the foothills of the Pyrennes. Geol. Today, Marsh-April, 60-68.

BUFFETAUT E. & LE LOEUFF J. (1998) – A new giant ground bird from the Upper Cretaceous of southern France. J. Geol. Soc., London, 155, 1-4.

BUFFETAUT E., LE LOEUFF J., CAVIN L., DUFFAUD S., GHEERBRANT E., LAURENT Y., MARTIN M., RAGE J.C., TONG H. & VASSE D. (1997c) – Late Cretaceous non-marine vertebrates from southern France : a review of recent finds. Géobios, 20, 101-108.

BUFFETAUT E., MECHIN P. & MECHIN-SALESSY A. (1988) – Un dinosaure théropode d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur de Provence. C. R. Acad. Sc. Paris, 306, 153-158.

BUFFETAUT E., MEIJER A.W.F., TAQUET P. & WOUTERS G. (1985) – New remains of Hadrosaurid dinosaurs (Reptilia, Ornithischia) from the Maastrichtian of Dutch and Belgian Limburg. Rev. Paléobiol., 4, 65-70.

BUSCALIONI A.D., ORTEGA F. & VASSE D. (1997) – New crocodiles (Eusuchia : Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of Southern Europe. C. R. Acad. Sci. Paris, 325, 525-530.

BUSCALIONI A. D., ORTEGA F. & VASSE D. (1999) – The Upper Cretaceous crocodilian assemblage from Laño (Northcentral Spain): implications in the knownledge of the finicretaceous European faunas. Estu. Mus. Cienc. Nat. de Alava, 14 (Num. espec.1), 213-233.

BUSCALIONI A.D., SANZ J.L., CASANOVAS M.L. & SANTAFÉ J.V. (1986) – An Eusuchian Crocodile from the Upper Cretaceous of Spain (Vilamitjana, Province of Lerida). J. Vert. Paleontology, 6(3), 209-214.

CAILLAUD P. (1968) – Extension, vers Rennes-le-Château (Aude), des gisements d'œufs de dinosaures dans le Créttacé supérieur des Corbières. C. R. Somm. Soc. Géol. France, 4, p.111.

CANUDO J.I., CUENCA-BESCOS G., ARDEVOL L. & LOPEZ-MARTINEZ N. (1999) – The youngest sauropod of western Europe. Abstract, 4th European Workshop of Vertebrate Palaeontology, Albarracín, Spain.

CARPENTER K. (1983) – *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) (Crocodylia : Crocodylidae) from the Late Cretaceous Ripley Formation of Mississippi. Miss. Geol., 4(1), 1-10.

CASANOVAS M.L. (1992) – Novedades en el registro fosil de dinosaurios del Levante español. Zubia, 10, 139-151.

CASANOVAS-CLADELLAS M.L., PEREDA-SUBERBIOLA X., SANTAFE-LLOPIS J.V. (1998) – Hadrosaurid dinosaurs from the pre-Pyrenees of Catalonia. Abstract, 3th European Workshop on Palaeontology, Maastricht.

CASANOVAS M.L., PEREDA-SUBERBIOLA X., SANTAFE J.V. & WEISHAMPEL D.B. (1999a) – First lambeosaurine hadrosaurid from Europe : palaeobiogeographical implications. Geol. Mag, 136(2), 205-211.

CASANOVAS M.L., PEREDA-SUBERBIOLA X., SANTAFE J.V. & WEISHAMPEL D.B. (1999b) – A primitive euhadrosaurian dinosaur from the uppermost

Cretaceous of Ager syncline (southern Pyrenees, Catalonia). Geologie en Mijnbouw, 78, 345-356.

CASANOVAS-CLADELLAS M.L., SANTAFE-LLOPIS J.V. & ISIDRO-LLORENS A. (1993) – *Pararhabdodon isonense n. gen. n. sp.* (Dinosauria). Estudio morfologico, radio-tomografico y consideraciones biomecanicas. Paleont. i Evol., 26-27, 121-131.

CASANOVAS-CLADELLAS M.L., SANTAFE-LLOPIS J.V. & SANZ-GARCIA J.L. (1988) – La primera resta fóssil d'un Terópode (Saurischia, Dinosauria) en el Cretaci superior de la Cuenca de Tremp (Leida, Espanya). Paleontologia i evolucio, 22, 77-81.

CASANOVAS-CLADELLAS M.L., SANTAFE-LLOPIS J.V., SANZ J.L. & BUSCALIONI A. (1985) – *Orthomerus* (Hadrosauridae, Ornithopoda) du Crétacé supérieur du gisement de « El Nerets » (Tremp, Lleida). Colloque International de Paléontologie, Mus. Hist. Nat. Toulouse.

CASANOVAS M.L., SANTAFE J.L., SANZ J.L. & BUSCALONI A.D. (1987) – Arcosaurios (Crocodilia, dinosauria) del Cretacico superior de la Conca de Tremp (LLeida, Espana). Estud. Geol., Vol. Extr., Galve-Tremp, 95-110.

CASANOVAS M.L., SANTAFE J.V, SANZ J.L. & POWELL J.E. (1995) – Nuevos restos de dinosaurios (Titanosauria y Ornithopoda) en el Cretacico superior de las Cuencas de Tremp y Della (Lleida, España). Estu. Geol, 51, 277-283.

CASE G.R. & CAPPETTA H. (1997) – A new selachian fauna from the Late Maastrichtian of Texas (Upper Cretaceous/Navarroan ; Kemp Formation). Münchner Geowiss. Abh.

CAVIN L. (1999) – Osteichthyes from the upper Cretaceous of Laño (Iberian peninsula). Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava, 14, 105-110.

CAVIN L. & MARTIN M. (1995) – Les actinoptérygiens et la limite Crétacé-Tertiaire. Géobios, 19, 183-188.

COJAN I. (1989) – Discontinuités majeures en milieu continental. Proposition de corrélations avec des événements globaux (Bassin de Provence, Sud de la France, Passage K-T). C. R. Acad. Sc. Paris, 309, 1013-1018.

COLOMBO F. (1996) – Stratigraphic and sedimentary characteristics of the Cretaceous –Tertiary boundary in the Ager Basin, Lleida Province, Spain. *In* : Cretaceous-Tertiary mass extinctions. Biotic and environmental changes. McLEOD N. & KELLER G. (eds), Norton, New-York, 399-413.

COMBEMOREL R. & CHRISTENSEN W.K. (1998) – Coordonator, Chart 5, Belemnites. *In*: De Graciansky, P. C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P. R. (Eds.), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, SEPM Spec. Publ., 60, Tulsa.

COMPANY J., GALOBART A. & GAETE R. (1998) – First data on the Hadrosaurid dinosaurs (Ornithischia, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Valencia, Spain. Oryctos, 1, 121-126.

COOMBS JR.W.P. & MARYANSKA T. (1990) – Ankylosauria. *In* : WEISHAMPEL D.B., DODSON P. & OSMOLSKA H., The Dinosauria, Univ. California Press, 456-483.

COPE E.D. (1868) – On the origin of Genera. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 20, 242-300.

COPE E.D. (1869) – Remarks on *Holops brevispinus*, *Ornithotarsus immanis*, and *Macrosaurus proriger*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 123.

COPE E.D. (1870) – Synopsis of the Extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. Trans. Am. Phil. Soc. Philadelphia, 14, 1-252.

COUSIN R., BRETON G., FOURNIER R. and WATTE J.P. (1989) – Dinosaur egg-laying and nesting : the case of an Upper Maastrichtian site at Rennes-le-Château (Aude, France). Historical Biology, 2(2), 157-167.

CSIKI Z. (1997) – Legaturi paleobiogeografice ale faunei de vertebrate continentale Maastrichtian superioare din Bazinul Hateg. Nymphaea, (23-25), 45-68.

CSIKI Z. & GRIGORESCU D. (1998) – Small theropods of the Late Cretaceous of Hateg Basin (Western Romania). An unexpected diversity at the top food chain. Oryctos, 1, 87-104.

CURRIE P.J., RIGBY J.K.JR., SLOAN R.E. (1990) – Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. *In*: Carpenter K. & Currie P.J. (eds), Dinosaur Systematics, Approaches and Perspectives, 107-125.

CUVIER G. (1825) – Recherches sur les ossements fossiles. 2e édition Dufour et d'Orcagne, Paris, 5, 542 pp.

DEBELJAK I., KOSIR A. & OTONICAR B. (1999) – A preliminary note on dinosaurs and non-dinosaurian reptiles from the Upper Cretaceous carbonate platform succession at Kozina (SW Slovenia) – Razprave IV, razreda SAZU, XL, 1, 3-25.

DE BROIN F. (1988) – Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. Stud. Geol. Salmanticensia, 2(5), 103-142.

DE GRACIANSKY P.C., HARDENBOL J., JACQUIN T. & VAIL P.R. (1998) – Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, SEPM Spec. Publ., 60, Tulsa.

DE KAY J.E. (1842) – Zoology of New York, Part 3, Reptiles and Amphibia, p 28.

DEPERET C. (1900) – Sur les dinosauriens des étages de Rognac et de Vitrolles au pied de la Montagne Noire. C. R. Acad. Sc. Paris, 130, 637-639.

DOLLO L. (1882) – Note sur l'ostéologie des Mosasauridae. Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg., 1, 55-74.

DOLLO L. (1883) – Note sur les restes de dinosauriens rencontrés dans le Crétacé supérieur de la Belgique. Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg., 2, 205-221.

DOLLO L. (1889) – Première note sur les mosasauriens de Mesvin. Bull. Soc. Belg. De Géol. paléont. et Hydrol., 3, 271-304.

DOLLO L. (1903) – Sur l'évolution des chéloniens marins (considérations bionomiques et phylogénétiques). Bull. Acad. R. Belg., 8, 801-850.

DOLLO L. (1909) – Fossil vertebrates of Belgium. Ann. N. Y. Acad. Sc., 19(4), 99-119.

DUFFAUD S. (1994) – Comparaison des herpétofaunes (amphibiens et squamates) de deux gisements du niveau standard de Robiac (Eocène supérieur) : Le

Bretou (gisement Karstique du Quercy) et Grisolles (gisement laguno-lacustre du Bassin Parisien). DEA, Univ. Montpellier II, 31 pp.

DUMONT A. (1849) – Rapport sur la carte géologique du royaume de Belgique. Bull. Cl. Sc. Acad. R. Belg., 16(11), 351-373.

ESTES R. (1969a) – Two new Late Cretaceous fishes from Montana an Wyoming. Breviora, 335, 3-15.

ESTES R. (1969b) – Studies on Fossil Phyllodont Fishes : Interrelationships and Evolution in the Phyllodontidae (Albuloidei). Copeia, 2, 317-331.

FAGES A. (1928) – Excursion à Fa, Espéraza et Couiza. Bull. Soc. Ed. Sc. Aude, XXXII, 45-47.

FEIST M. & COLOMBO F. (1983) – La limite Crétacé-Tertiaire dans le nord-est de l'Espagne du point de vue des charophytes. Géol. Médit., 10, 303-325.

FELDER W. (1975) – Lithostratigrafische Gliederung der Oberen Kreide in Sud-Limburg (Niederlande) und den Nachbargebieken Erster Feil : DerRaum westlich der Maas, Typusgebeit des « Maastricht ». Publ. Natuurh. Gen. Limburg, 24, 43 p.

FREYTET P. (1965) – Découverte d'œufs de Dinosaures à Saint-André-de-Roquelongue (Aude). Bull. Soc. Ed. Sc. Aude, LXV, 121-124.

FREYTET P. (1970) – Les dépôts continentaux et marins du Crétacé supérieur et des couches de passage à l'Eocène en Languedoc. Thèse Doct. Sciences, Orsay, 490 pp.

FREYTET P. & PLAZIAT J.C. (1982) – Continental carbonate sedimentation and pedogenesis. Late Cretaceous and Early Tertiary of southern France. Contr. Sed., Stuttgart, 12, 217 pp.

GAFFNEY E.S. & MEYLAN P.A. (1991) – Primitive Pelomedusid turtle. *In* : MAISEY J.G. (eds), Santana Fossils, 335-339.

GALBRUN B. (1997) – Did the European dinosaurs disappear before the K/T event ? Magnetostratigraphics evidence. Earth and Planet. Sc. Lett., 148, 569-579.

GALBRUN B., FEIST M., COLOMBO F., ROCCHIA R. & TAMBAREAU Y. (1993) – Magnetostratigraphy and biostratigraphy of Cretaceous-Tertiary continental deposits, Ager Basin, Province of Lerida, Spain. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 102, 41-52.

GALLAGHER W.B. (1993) – The Cretaceous /Tertiary Mass Extinction Event in the northern Atlantic Coastal Plain. The Mosasaur, 5, 75-154.

GAYET M. & LEPICARD B. (1985) – Salmoniforme nouveau du Maastrichtien supérieur des Petites Pyrénées (Haute-Garonne, France) : *Pyrenichthys jauzaci* nov. gen. nov. sp., Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 4(7), 131-141.

GERVAIS P. (1859) – Zoologie et Paléontologie française. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe. 2e édition, Arthus Bertrand, Paris, 544 pp.

GHEERBRANT E., ABRIAL C. & CAPPETTA H. (1997) – Nouveaux sites à microvertébrés continentaux du Crétacé terminal des Petites-Pyrénées (Haute-Garonne et Ariège, France). Geobios, 20, 257-269.

GODEFROIT P., DONG Z-M., BULTYNCK P., LI H. & FENG L. (1998) – New *Bactrosaurus* (Dinosauria : Hadrosauroidea) material from Iren Dabasu (Inner Mongolia, P.R. China). Bull. Inst. R. Sc. Nat. Belgique, 68-Supp, 3-70.

GOMANI E.M. 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, northern Malawi. J. Vert. Pal., 17 (2), 280-294.

GRAY J.E. (1831) – *Synopsis reptilium* or short descriptions of the species of reptiles, London, Part I, 86 pp.

GRIGORESCU D. (1983) – A stratigraphic, taphonomic and paleoecologic approach to a « forgotten land » : the dinosaur-bearing deposits from the Hateg Basin (Transylvania, Romania). Acta Palaeontologica Polonica, 28 (1-2), 103-121.

GRIGORESCU D. (1984) – New tetrapod groups in the Maastrichtian of the Hateg Basin : Coelurosaurians and multituberculates. *In* : Reif W-E & Westphal F. (eds), Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Tübingen, 99-104.

GRIGORESCU D. & HAHN G. (1987) – The first multituberculate teeth from the Upper Cretaceous of Europe (Romania). Geologica et Palaeontologica, 21, 237-243.

GRIGORESCU D., HARTENBERGER J.L., RADULESCU C., SAMSON P. & SUDRE J. (1985) – Découverte de Mammifères et Dinosaures dans le Crétacé supérieur de Pui (Roumanie). C. R. Acad. Sc. Paris, 301 (19), 1365-1368.

GRIGORESCU D. & KESSLER E. (1980) – A new specimen of *Elopteryx nopcsai* Andrews from the dinosaurian beds of Hateg Basin. Rev. Roum. Géol. Géophys. et Géogr., 24, 171-175.

GRIGORESCU D., SECLAMEN M., NORMAN D.B. & WEISHAMPEL D.B. (1990) – Dinosaur eggs from Romania. Nature, 346, p. 417.

GRIGORESCU D., VENCZEL M., CSIKI Z. & LIMBEREA R. (1999) – New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblages from the Hateg Basin (Romania). Geologie en Mijnbouw, 78, 301-314.

GUTIERREZ G., ELIZAGA E., GOY J.L., NIETO M. & ROBLES F. (1984) – Mapa Geologico de la Provincia de Valencia, IGME, Valencia, 61 pp.

HALL J.P. (1993) – A juvenile hadrosaurid from New Mexico. J. Vert. Paleont., 13, 367-369.

HEBERT E. (1862) – Compte rendu de l'excursion du 16 septembre, dans les environs de Mont-Saunès et de Salies. Bull. Soc. Géol. France, 19, 1108-1116.

HOFKER J. (1966) – La position stratigraphique du Maestrichtien type. Rev. Micropal., 8(4), 258-264.

HORNER J.R. (1990) – Evidence of diphyletic origination of the hadrosaurian (Reptilia : Ornithischia) dinosaurs. *In* : CARPENTER K. & CURRIE P.J. (eds), Dinosaur systematics, approaches and perspectives, Cambridge, 179-187.

JELETZKY J.A. (1951) – The place of the Trimingham and Norwich chalk in the Campanian-Maestrichtian succession. Geol. Mag., 88, 197-208.

JIANU C.M., WEISHAMPEL D.B. & STIUCA E. (1997) – Old and new pterosaur material from the Hateg

Basin (Late Cretaceous) of western Romania, and comments about pterosaur diversity in the Late Cretaceous of Europe. Abstr. 2nd European Workshop Vert. Palaeont., Quillan-Espéraza.

KOKEN E. (1888) – *Thoracosaurus macrorhynchus* BL. aus der Tuff-Kreide von Maastricht. Z. deutsh. Geol. Geseil., 40, 754-773.

KRUMSIEK K. & HAHN G.G. (1989) – Magnétostratigraphy near the Cretaceous/Tertiary boundary at Aix-en-Provence, southern France). Cah. Rés. Géol. Haute-Provence, Digne, 1, 38-42.

LAMBERT B. (1981) – Etude systématique des Nannofossiles calcaires du Crétacé supérieur stratotypique (Coniacien, Santonien, Campanien). Répartition stratigraphique et biozonations. Thèse 3ème cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris, 291 pp.

LANGSTON W.Jr. (1960) – The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama, Part VI, The Dinosaurs. Fieldana, 3, 313-361.

LAPPARENT A.F. de (1947) – Les dinosauriens du Crétacé supérieur du Midi de la France. Mém. Soc. Géol. France, 26, 54 pp.

LAPPARENT A.F. de & AGUIRRE E. (1956) – Présence de Dinosauriens dans le Crétacé supérieur du Bassin de Tremp (province de Lérida, Espagne). C. R. Somm. Soc. Géol. France, 14, 261-262.

LAPPARENT de BROIN F. de & MURELAGA X. (1996) – Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. C. R. Acad. Sci. Paris, 323, 729-735.

LAURENT Y., BILOTTE M. & LE LOEUFF J. (2002) – Late Maastrichtian continental vertebrates from southwestern France : correlation with marine fauna. Pal. Pal. Pal., 187, 121-135.

LAURENT Y., BUFFETAUT E., LE LOEUFF J. (2000) – Un crâne de thoracosauriné (Crocodylia, Crocodylidae) dans le Maastrichtien supérieur du Sud de la France. Oryctos, 3, 19-27.

LAURENT Y., CAVIN L. & BILOTTE M. (1999) – Découverte d'un gisement à vertébrés dans le Maastrichtien supérieur des Petites-Pyrénées. C. R. Acad. Sc. Paris, 328, 781-787.

LAURENT Y., LE LOEUFF J., BILOTTE M., BUFFETAUT E. & ODIN G.S. (2001) – Campanian-Maastrichtian continental-marine connection at the Aquitaine-Pyrenees-Provence area (S France). In ; The Campanian-Maastrichtian Stage Boundary, Characterisation at Tercis les Bains (France) and Correlation with Europe and other Continents, G.S. Odin (editor), Elsevier Science B.V., 657-665.

LAURENT Y., LE LOEUFF J. & BUFFETAUT E. (1997) – Les Hadrosauridae (Dinosauria, Ornithopoda) du Maastrichtien supérieur des Corbières orientales (Aude, France). Rev. Paléobiol., 16(2), 411-423.

LAURENT Y., TONG H. & CLAUDE J. (2002) – New side-necked turtle (Pleurodira : Bothremydidae) from the Upper Maastrichtian of the Petites-Pyrénées (Haute-Garonne, France). Cret. Res., 23, 465-471.

LAVOCAT R. (1955) – Découverte d'un crocodilien du genre *Thoracosaurus* dans le Crétacé supérieur d'Afrique. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 27, 338-340.

LE LOEUFF J. (1991a) – Les découvertes de reptiles mésozoïques dans l'Aude. Bull. Soc. Sc. Aude, 91, 23-28.

LE LOEUFF J. (1991b) – The Campano-Maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world, Paleobiogeographical implications. Cretaceous Res., 12, 93-114.

LE LOEUFF J. (1992) – Les vertébrés continentaux du Crétacé supérieur d'Europe : Paléoécologie, Biostratigraphie et Paléobiogéographie. Thèse 3ème cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 273 pp.

LE LOEUFF J. (1993) – European Titanosaurid. Rev. Paléobiol., 7 (Vol. spéc.), 105-117.

LE LOEUFF J. (1995) – *Ampelosaurus atacis* (nov. gen., nov. sp.), un nouveau Titanosauridae (Dinosauria, Sauropoda) du Crétacé supérieur de la Haute Vallée de l'Aude (France). C. R. Acad. Sc. Paris, 321, 693-699.

LE LOEUFF J. (1998) – New data on Late Cretaceous titanosaurid diversity in western European islands. *In* : Third European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Maastricht, p. 42.

LE LOEUFF J. & BUFFETAUT E. (1991) – *Tarascosaurus salluvicus* nov. gen., nov. sp., dinosaure théropode du Crétacé supérieur du sud de la France. Géobios, 25, 585-594.

LE LOEUFF J. & BUFFETAUT E. (1996) – Late Cretaceous Dromaeosaurids from Southern France. J. Vert. Paleont., 16(3), p. 48A.

LE LOEUFF J., BUFFETAUT E., CAVIN L., LAURENT Y., MARTIN M., MARTIN V. & TONG H. (1994a) – Les hadrosaures des Corbières et des Petites Pyrénées. Bull. Soc. Etud. Sc. Aude, 44, 19-21.

LE LOEUFF J., BUFFETAUT E. & MARTIN M. (1994b) – The last stages of dinosaur faunal history in Europe : a succession of Maastrichtian dinosaur assemblages from the Corbières (southern France). Geol. Mag., 131, 625-630.

LE LOEUFF J., BUFFETAUT E., MARTIN M., MARTIN V & TONG H. (1993) – Découverte d'Hadrosauridae (Dinosauria Ornithischia) dans le Maastrichtien des Corbières (Aude, France). C. R. Acad. Sc. Paris, 316, 1023-1029.

LE LOEUFF J., BUFFETAUT E., MARTIN M., MARTIN V. & TONG H. (1994c) – An armoured Titanosaurid sauropod from the Late Cretaceous of Southern France and the occurrence of osteoderms in the Titanosauridae, Gaia, 10, 155-159.

LE LOEUFF, J. & LAURENT, Y. (2000) – Biodiversity of Late Maastrichtian dinosaurs. In: Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond, LPI Contribution No. 1053, Lunar and Planetary Institute, Houston, p. 110.

LEHMAN T.M. (1987) – Late Maastrichtian paleoenvironments and dinosaur biogeography in the Western Interior North America. Palaeogeogra., Palaeoclimato., Palaeoecolo., 60, 189-217.

LEIDY J. (1852) – Description of *Delphinus conradi* and *Thoracosaurus gradis*. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 6.

LEIDY J. (1865) – Cretaceous reptiles of the United States. Smith. Contrib. Knowl., 16, 135 pp.

LEPICARD B. (1985) – Le Crétacé terminal et le Paléocène basal dans les Petites-Pyrénées et les Dômes annexes. Biostratigraphie-Sédimentologie. Strata, Toulouse, 4, 276 pp.

LEPICARD B., BILOTTE M., MASSIEUX M., TAMBAREAU Y. & VILLATTE J. (1985) – Faunes et flores au passage Crétacé-Tertiaire en faciès continental dans les Petites-Pyrénées (Zone sous-pyrénéenne). Geobios, 18(6), 787-800.

LERICHE M. (1927) – Les poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais. Note préliminaire. Les résultats stratigraphiques de leur étude. Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. et Hydrol., 37, 199-299.

LEYMERIE A. (1868) – Note sur l'origine et les progrès de la question relative au garumnien. Bull. Soc. Géol. France, 25, 896-909.

LEYMERIE A. (1881) – Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Garonne. Eds. Privat, Toulouse, 1010 pp.

LOPEZ-MARTINEZ N., CANUDO J.I., ARDEVOL L., PEREDA-SUBERBIOLA X., ORUE-ETXEBARRIA X., CUENCA-BESSOS G., RUIZ-OMEÑACA J.I., MURELAGA X. & FEIST M. (2001) – New dinosaur sites correlated with Upper Maastrichtian pelagic deposits in the Spanish Pyrenees : implications for the dinosaur extinction pattern in Europe. Cret. Research, 22, 41-61.

LULL R.S. & WRIGHT N.E. (1942) – Hadrosaurian dinosaurs of North America. Geol. Soc. Am. Spec. Papers, 40, 242 pp.

LYDEKKER R. (1887) – On certain Dinosaurian Vertebrae from the Cretaceous of India and Isle of Wight. Quat. Jour. Geol. Soc. London, 43, 156-160.

LYDEKKER R. (1888) – Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part I, London, 1-303.

MARTINET I., BELLIER J.P., BILOTTE M. & LAMBERT B. (1990) – Le comblement diachrone du sillon sous-pyrénéen au Crétacé sommital : un cadre stratigraphique tiré de l'étude micropaléontologique (Plantaurel, Petites-Pyrénées, France). C. R. Acad. Sc. Paris, 310, 1315-1320.

MASRIERA A. & ULLASTRE J. (1988) – Nuevos datos sobre las capas maestrichtienses con *Septorella* : su presencia al norte del Montsec (Pirineo catalan). Acta Geol. Hispanica, 23, 71-77.

MASSIEUX M., TAMBAREAU Y. & VILLATTE J. (1979) – Découverte de *Septorella brachycera* Grambast et de *Septorella ultima* Grambast (Charophytes, Clavatoracées) dans le Maastrichtien des Petites Pyrénées, Conséquences stratigraphiques, Geobios, 12(6), 899-905.

MATHERON P. (1864) – Réunion extraordinaire à Marseille de la Société géologique de France, 9-17 oct. Bull. S.G.F., XXV, p. 109.

MATHERON P. (1869) – Notice sur les reptiles fossiles des dépôts fluvio-lacustres crétacé du bassin à lignite de Fuveau. Mém. Acad. Imp. Sc. Belles-Lettres Arts Marseille, 4, 345-379.

MATTAUER M. et THALER L. (1961) – Découverte d'œufs de dinosaures dans le Crétacé terminal des environs de Montpellier (Hérault). C. R. Somm. S.G.F., p. 7.

MIQUEL J. (1895) – Note sur la géologie des terrains secondaires et des terrains tertiaires du département de l'Hérault. Bull. Soc. Ed. Sc. Nat. Béziers, 19, 31-69.

MOODY D. (1993) – Cretaceous-Tertiary marine turtles of north west Europe. Revue de Paléobiologie, 7 (Vol. spéc.), 151-160.

MORTON S. (1844) – Description of the head of a fossil crocodile from the Cretaceous strata of New Jersey. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 2, 82-85.

MULDER E.W.A. (1984) – Resten van Telmatosaurus (Ornithischia, Hadrosauridae) uit het. Boven-Krijt van Zuid-Limburg. Grondboor en Hamer, 3/4, 108-115.

MULDER E.W.A. (1997) – Thoracosaurine vertebrae (Crocodylia ; Crocodylidae) from the Maastrichtian type area. Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch., 100(1-2), 161-170.

MULDER E.W.A., JAGT J.W.M., KUYPERS M.M.M., PEETERS H.H.G. & ROMPEN P. (1998) – Preliminary observations on the stratigraphic distribution of Late Cretaceous marine and terrestrial reptiles from the Maastrichtian type area (SE Netherlands, NE Belgium). Oryctos, 1, 55-64.

MULDER E.W.A., KUYPERS M.M.M., JAGT J.W.M. & PEETERS H.H.G. (1997) – A new late Maastrichtian hadrosaurid dinosaur record from northeast Belgium. N. Jb. Geol. Paläont. Mh., H6, 339-347.

NOPCSA F. (1899) – Dinosaurierreste aus Siebenbürgen (Schadel Von *Limnosaurus transsylvanicus* nov. gen. et sp.). Denkschr. Akad. Wiss., 68, 1-37.

NOPCSA F. (1903) – *Telmatosaurus*, a new name for the dinosaur *Limnosaurus*. Geol. Mag., 2, 241-295.

NOPCSA F. (1923) – On the geological importance of the primitive reptilian fauna in the Uppermost Cretaceous of Hungary ; with a description of a new tortoise (*Kallokibotion*). Q. J. G. S., 314, 100-116.

NOPCSA F. (1928) – Paleontological notes on Reptilia ; 7. Classification of the Crocodilia. Geol. Hungar. Ser. Paleont., 1, 75-84.

NOPCSA F. (1931) – Sur des nouveaux restes de Tortues du Danien du Midi de la France. Bull. Soc. Géol. France, 1(3-4), 223-235.

NORMAN D.B. (1987) – Wealden dinosaur biostratigraphy. Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Drumheller, 165-170.

NORMAN D.B. (1990) – A review of *Vectisaurus valdensis*, with comments on the family Iguanodontidae. *In* : CARPENTER K. & CURRIE P.J. (eds), Dinosaur systematics, approaches and perspectives, Cambridge, 147-161.

NOUABHANI A. & CAPPETTA H. (1994) – Révision des Rhombodontidae (Neoselachii, Batomorphii) des bassins à phosphate du Maroc. Palaeovertebrata, 23, 1-49.

OSTROM J.H. (1961) – Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 122(2), 33-186.

PARIS J.P. & TAQUET P. (1973) – Découverte d'un fragment de dentaire d'Hadrosaurien (Reptile Dinosaurien) dans le Crétacé supérieur des Petites Pyrénées (Haute-Garonne). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 130, 17-27.

PARRISH J.Y., ZIEGLER A.M. & SCOTESE C.R. (1982) – Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic. Palaeogeogra., Palaeoclimato., Palaeoecolo., 40, 67-101.

PEREDA SUBERBIOLA X. (1999) – Las faunas finicretácicas de dinosaurios Ibéricos. Zubia, 17, 259-279.

PEREDA SUBERBIOLA X. & SANZ J.L. (1999) – The ornithopod dinosaur *Rhabdodon* from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian peninsula). Est. Mus. Cienc. Nat. Alava, 14(1), 257-272.

PIVETEAU J. (1927) – Amphibiens et Reptiles fossiles. Annales de Paléontologie, XVI.

PLAZIAT J. C. (1961) – Présence d'œufs de Dinosaures dans le Crétacé supérieur des Corbières et existence d'un niveau marin dans le Thanétien des environs d'Albas. C. R. Somm. S.G.F., p. 196.

PINCEMAILLE M. (1997) – Un ornithopode du Crétacé supérieur de Vitrolles (Bouches-du-Rhône) : *Rhabdodon priscus*. DEA, Univ. Montpellier II, 44 pp.

PINCEMAILLE-QUILLEVERE M. (2002) – Description d'un squelette partiel de *Rhabdodon priscus* (Euornithopoda) du Cretace supérieur de Vitrolles (Bouches-du-Rhône, France). Oryctos, 4, 39-70.

POUECH J.J. (1859) – Mémoire sur les terrains tertiaires de l'Ariège rapportés à une coupe transversale menée de Fossat à Aillères, passant par le Mas d'Azil et projetée sur le méridien de ce lieu. Bull. Soc. Géol. France, 2, 381-411.

POUECH J.J. (1881) – Sur un nouveau gisement de reptiles fossiles dans l'Ariège. Bull. Soc. Géol. France, 3, 15-16.

RADULESCU C. & SAMSON P.M. (1986) – Précisions sur les affinités des multituberculés (Mammalia) du Crétacé supérieur de Roumanie. C. R. Acad. Sc. Paris, 304, 1825-1830.

RADULESCU C. & SAMSON P.M. (1997) – Late Cretaceous Multituberculata from the Hateg Basin. Sargetia, 17, 247-255.

RAGE J.C. (1987) – Fossil History. *In* : SEIGEL R.A. & NOVAK S.S. (eds), Snakes. Ecology and Evolutionary Biology, New York, 51-76.

RAGE J.C. (1999) – Squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of Laño (Basque country, Spain). Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava, 14, 121-133.

RIABININ A.N. (1945) – Dinosaurian remains from the Upper Cretaceous of the Crimea. Paleonto. i Stratigra., Sbornik, 4, 4-10.

RICATEAU R. & VILLEMIN J. (1973) – Evolution au Crétacé supérieur de la pente séparant le domaine de la plate-forme du sillon sous-pyrénéen en Aquitaine méridionale. Bull. Soc. Géol. France, 15(1), 30-39.

RIVELINE J., BERGER J.P., FEIST M., MARTIN-CLOSAS C., SCHUDACK M. & SOULIE-MARSCHE I. (1996) – European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. Bull. Soc. géol. France, 167(3), 453-468.

ROBASZYNSKI F. (1998) – Coordonator, Chart 5, Plantonic Foraminifera, Upper Cretaceous. In: De Graciansky, P. C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P. R. (Eds.), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, SEPM Spec. Publ., 60, Tulsa.

ROBASZYNSKI F. & BLESS M.J.M., coord. FELDER P.J., FOUCHER J.C., LEGOUX O., MANIVIT H., MEESSEN J.P.M.Th. & VAN DER TUUK L.A. (1983) – La limite Campanien-Maastrichtien dans le Limbourg belgo-néerlandais. Géol. Méd., X(3-4), 59-72.

ROCCHIA, R., BOCLET D., BONTE P., JEHANNO C., PAGNIER P., REYSS J. L., DURAND J. P., FEIST M., GALBRUN B., MEDUS J., FREYTET P., RASPLUS L., BILOTTE M., MASSIEUX M., TAMBAREAU Y. & VILATTE J. (1989) – Recherche d'un niveau à iridium au voisinage de la limite Crétacé-Tertiaire dans le domaine continental du sud de la France : bassin d'Aix-en-Provence, Corbières, Plantaurel et Petites-Pyrénées. Cahier Rés. Géol. Haute-Provence (Digne), 1, 51-56.

RUSSELL D.A. (1972) – Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. Can. Journ. Earth Sc., 6, 595-612.

SANZ J.L. (1986) – Nouveaux gisements de dinosaures dans le Crétacé Espagnol. *In* : Les Dinosaures de la Chine à la France, Mus. Hist. Nat. Toulouse, 81-88.

SANZ J.L., POWELL J.E., LE LOEUFF J., MARTINEZ R. et PEREDA-SUBERBIOLA X. (1999) – Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. Est. Mus. Cienc. Nat. Alava, 14(1), 235-255.

SEELEY H.G. (1879) – On the Dinosauria of the Cambridge Greensand. Quat. J. Geol. Soc. London, 35, 591-636.

SEELEY H. G. (1883) – On the Dinosaurs of the Maastricht Beds. Quart. Jour. Geol. Soc. London, 39, 246-253.

SEGURA F. (1979) – Etude géologique de la partie orientale des Petites Pyrénées. Zones sous-pyrénéennes (Ariège, Haute-Garonne). Thèse 3ème cycle Univ. Toulouse, 143 pp.

SHEEHAN P.M. (2000) – Dinosaur abundance was not declining in a « 3 m gap » at the top of the Hell Ceek Formation, Montana and North Dakota. Geology, 28(6), 523-526.

SIGAL J. (1987) – Une échelle zonale du Crétacé méditerranéen et quelques réflexions suscitées par son établissement, particulièrement à propos du Danien. Rev. Micropal., 30(1), 32-51.

SIGE B ., BUSCALIONI A.D., DUFFAUD S., GAYET M., RAGE J.C. & SANZ J.L. (1997) – Etat des données sur le gisement crétacé supérieur continental de Champ-Garimond (Gard, Sud de la France). Münchner Geowiss. Abh., 34, 111-130.

SULLIVAN R.M. & BENNETT G.E. (2000) – A juvenile *Parasaurolophus* (Ornithischia : Hadrosauridae) from the Upper Cretaceous Fruitland Formation of New Mexico. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sc. Bull., 17, 215-220.

TAMBAREAU Y., HOTTINGER L., RODRIGUEZ-LAZARO J., VILLATTE J., BABINOT J.F., COLIN J.P., GARCIA-ZARRAGA E., ROCCHIA R. & GUERRERO N. (1997) – Communautés fossiles benthiques aux alentours de la limite Crétacé/Tertiaire dans les Pyrénées. Bull. Soc. Géol. France, 168(6),

795-804.

TAQUET P. (1976) – Géologie et paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). Cahier Paleont., CNRS, 191 pp.

THIERRY J., HANCOCK J., HOEDEMAEKER P., AMEDRO F. & BULOT L.G. (1998) – Coordonator, Chart 5, Ammonites. *In*: De Graciansky, P. C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P. R. (Eds.), Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins, SEPM Spec. Publ., 60, Tulsa.

TONG H., GAFFNEY E.S. & BUFFETAUT E. (1998) – *Foxemys*, a new side-necked turtle (Bothremydidae : Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of France. Am. Mus. Novitates, 3251, 1-19.

TROEDSSON G. (1924) – On crocodilian remains from the Danian of Sweden. Acta Univ. Lund., 20, 1-71.

TYSON R.V. & FUNNELL B.M. (1987) – European Cretaceous shorelines, stage by stage. Palaeogeogra., Palaeoclima., Palaeoecolo., 59, 69-91.

UBAGHS C. (1879) – Description géologique et paléontologique du sot du limburg. Romen et fils (eds).

UBAGHS C. (1892) – Le *Megalosaurus* dans la craie supérieure du Limbourg. Bull. Soc. Belge de Géol. Paléont. et Hydrol., 6, 26-29.

ULLASTRE J. & MASRIERA A. (1998) – Nuevas aportaciones al conocimiento estratigrafico del Paleoceno continental del Pirineo catalan (España). Treb. Mus. Geol. Barcelona, 7, 95-128.

VASSE D. (1992) – Un crâne d'*Asiatosuchus germanicus* du Lutétien d'Issel (Aude). Bilan sur le genre *Asiatosuchus* en Europe. Geobios, 25(2), 293-304.

VASSE D. (1993) – Systématique des crocodiles du Crétacé supérieur et du Paléogène d'Europe. Aspects paléobiogéographique et paléoécologique, Thèse 3ème cycle, Univ. Paris VI, 224 pp.

VILLAIN J.M. (1974) – Le Maastrichtien dans sa région type. Etude stratigraphique et micropaléontologique. Thèse Doct. 3ème cycle, Uni. P. et M. Curie, Paris, 197 pp.

VILLAIN J.M. (1977) – Le Maastrichtien dans sa région type (Limbourg, Pays-Bas). Etude stratigraphique et micropaléontologique. Palaeontographica, 157, 1-87.

VILLOT L. (1883) – Etude sur le bassin de Fuveau et sur un grand travail à y exécuter. Ann. Mines, IV, p. 13.

VRIELYNCK B. & BOUYSSE P. (2001) – Le visage changeant de la Terre. CCGM, Paris.

WALKER C.A. (1981) – New subclass of birds from the Cretaceous of South America. Nature, 292, 51-53.

WEBER G. (1937) – From Yalta to Bakchchisarai via Kokkoz village. *In*: MOISSEIEV A.S. (eds), The Southern excursion. The Crimean autonomous Soviet Socialist Republic, 49-60.

WEISHAMPEL D.B. (1984) – Evolution of jaw mechanisms in ornithopod dinosaurs. Advances in Anatomy , Embryology and Cell Biology, 87, 1-110.

WEISHAMPEL D.B., GRIGORESCU D. & NORMAN D.B. (1991) – The dinosaurs of Transylvania. Nat. Geographic Res. and Explo., 7(2), 196-215.

WEISHAMPEL D.B. & HORNER J.R. (1986) – The hadrosaurid dinosaursfrom the Iren Dabasu Fauna (People's Republic of China, Late Cretaceous). J. Vert. Paleont., 6(1), 38-45.

WEISHAMPEL D.B. & HORNER J.R. (1990) – Hadrosauridae. *In*: WEISHAMPEL D.B., DODSON P. & OSMOLSKA H. (eds), The Dinosauria, Berkeley, 534-561.

WEISHAMPEL D.B., MULDER E.W.A., DORTANGS R.W., JAGT J.W.M., JIANU C.M., KUYPERS M.M.M., PEETERS H.H.G. & SCHULP A.S. (1999) – Dinosaur remains from the type Maastrichtian : an update. Geologie en Mijnbouw, 78, 357-365.

WEISHAMPEL D.B., NORMAN D.B. & GRIGORESCU D. (1993) – *Telmatosaurus transsylvanicus* from the Late Cretaceous of Romania : the most basal Hadrosaurid dinosaur. Palaeontology, 36, 361-385.

WELLNHOFER P. (1994) – Ein Dinosaurier (Hadrosauridae) aus der Oberkreide (Maastricht, Helvetikum-zone) des bayerischen Alpenvorlandes. Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol., 34, 221-238.

WENZ S. (1968) – Contribution à l'étude du genre *Metriorhynchus*. Crâne et moulage endocrânien de *Metriorhynchus superciliosus*. Ann. Pal. (Vertébrés), 54, 149-183.

WESTPHAL M. & DURAND J.P. (1990) – Magnétostratigraphie des séries continentales fluvio-lacustres du Crétacé supérieur dans le synclinal de l'Arc (région d'Aix-en-Provence, France). Bull. Soc. Géol. France, 8(4), 609-620.

Planche 1

Figure 1. Requin indéterminé

Dent MDE-Les2-09 ; vue labiale ; vue linguale
Echelle : 0,5 cm

Figure 2. Requin indéterminé

Dent MDE-Mar-02 ; vue labiale ; vue linguale
Echelle : 0,5 cm

Figure 3. Requin indéterminé

Dent MDE-Mar-01 ; vue labiale ; vue linguale
Echelle : 0,5 cm

Planche 1

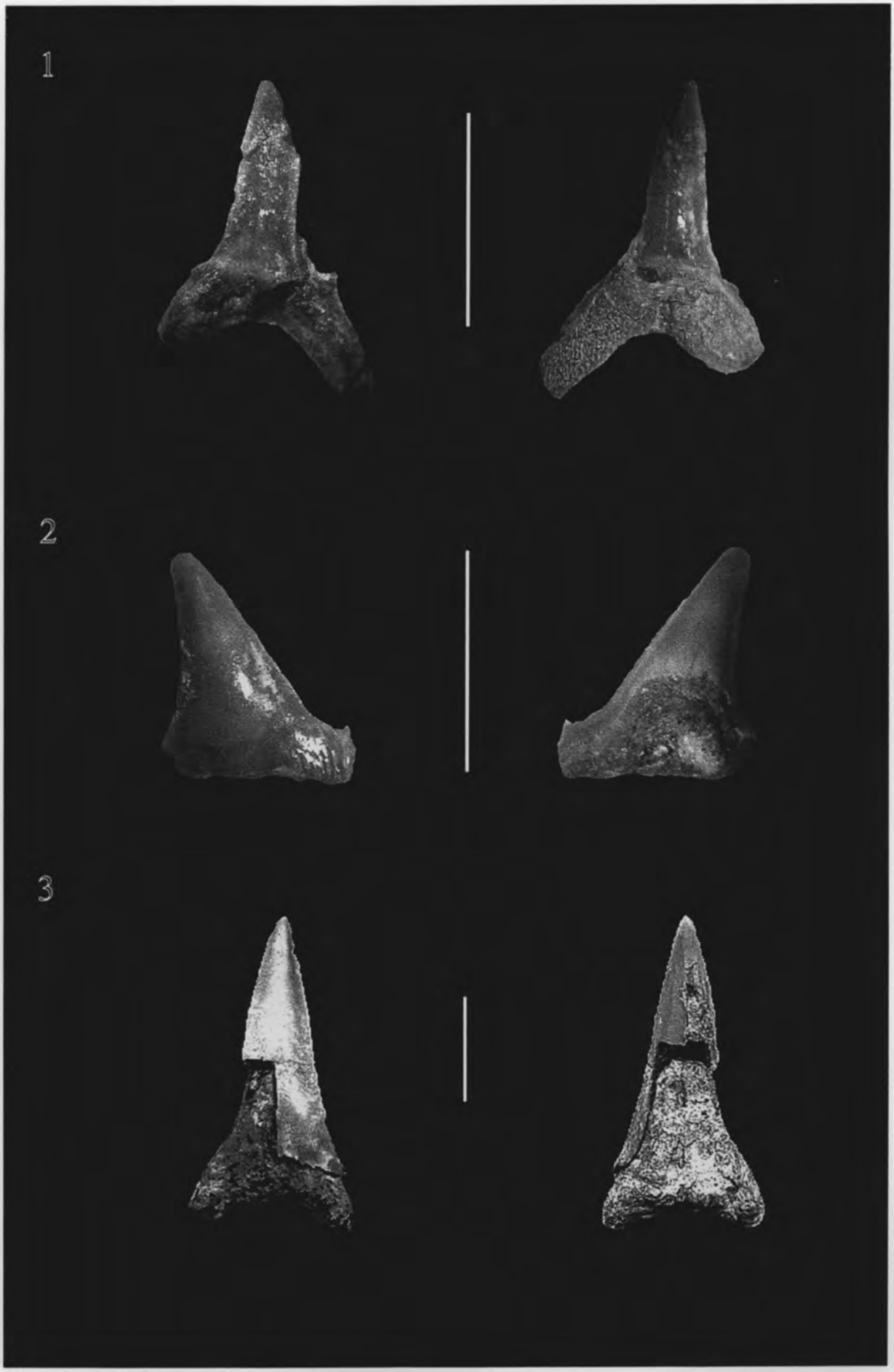


Planche 2

Figure 4. Lepisosteidae indéterminé

Ecaille MDE-Aus-250 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 0,2 cm

Figure 5. Lepisosteidae indéterminé

Vertèbre MDE-Cas1-15
Echelle : 1 cm

Figure 6. Lepisosteidae indéterminé

Vertèbre MDE-Aus-242
Echelle : 0,2 cm

Figure 7. cf. *Lepisosteus* ?

Dent MDE-Aus-253
Echelle : 0,2 cm

Figure 8. cf. *Atractosteus* ?

Dent MDE-Aus-244
Echelle : 0,2 cm


4
5
6
7
8

Planche 3

Figure 9. ? Amiidae indéterminé

Plaque dentaire MDE-Aus-246
Echelle : 0,2 cm

Figure 10. ? Amiidae indéterminé

Vertèbre MDE-Aus-247
Echelle : 0,2 cm

Figure 11. ? Palaeolabridae indéterminé

Plaque dentaire MDE-Aus-248
Echelle : 0,2 cm

Figure 12. Phyllodontidae indéterminé

Dent MDE-Aus-245 ; vue orale ; vue aborale
Echelle : 0,5 cm

Figure 13. Phyllodontinae indéterminé

Pavé dentaire MDE-Les2-06 ; vue orale ; vue transversale selon l'axe X-X'
Echelle : 0,5 cm
(dessin L. Cavin)

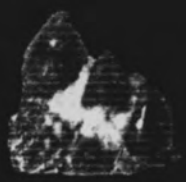
9



10



11



12



13

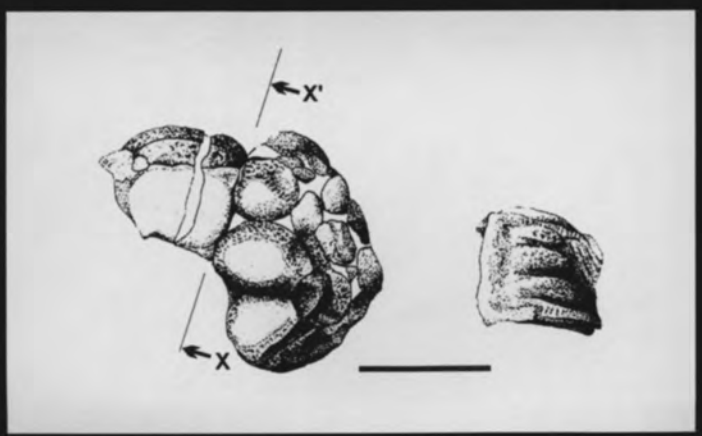


Planche 4

Figure 14. *Enchodus* cf. *faujazi*

Dentaire MDE-SM1-1 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 2 cm

Figure 15. ? Sparidae indéterminé

Dent MDE-Aus-249 ; vue orale ; vue aborale
Echelle : 0,1 cm

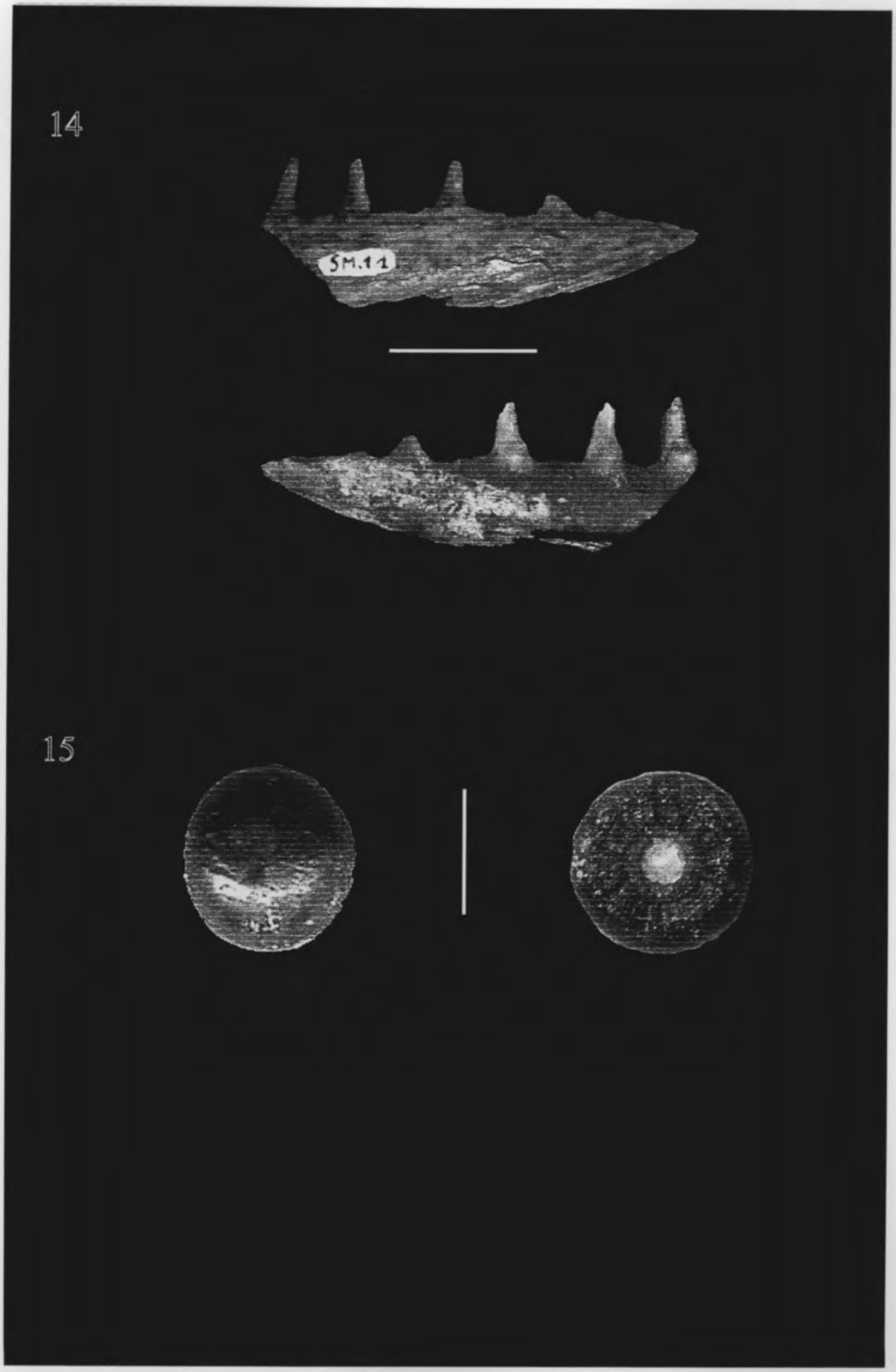

14
SM.11
15

Planche 5

Figure 16. Albanerpetontidae indéterminé

Dentaire MDE-Cas1-156 ; vue médiale
Echelle : 0,1 cm

Figure 17. Albanerpetontidae indéterminé

Dentaire MDE-Aus-251 ; vue médiale ; vue latérale
Echelle : 0,1 cm

Figure 18. Anura indéterminé

Humérus MDE-Aus-252 ; vue ventrale
Echelle : 0,1 cm

Figure 19. Anura indéterminé

Fragment de crâne MDE-Aus-253 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 0,1 cm

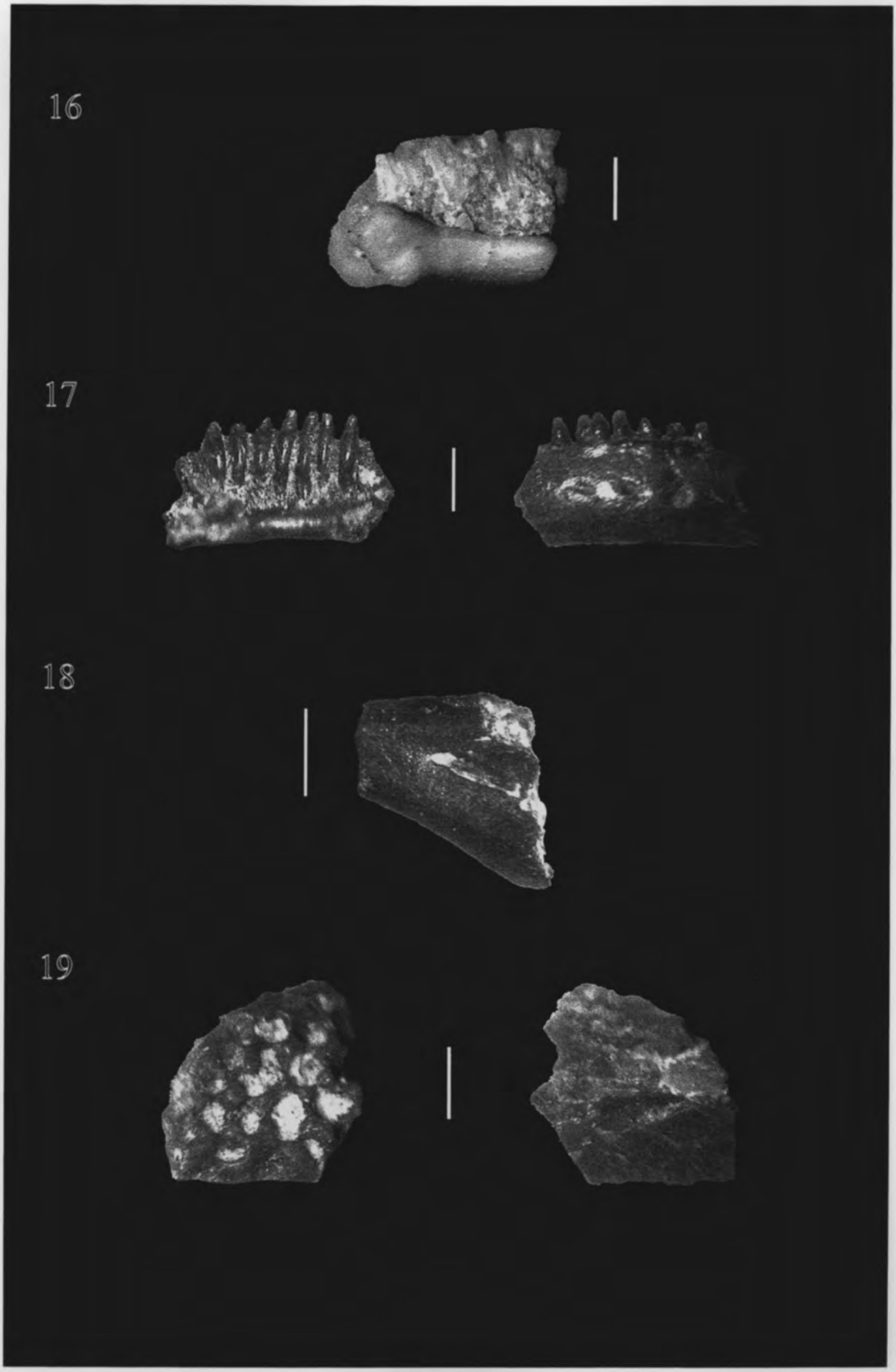

16
17
18
19

Planche 6

Figure 20. Pleurodira indéterminé

Périphérique MDE-Aus-56 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 21. Pleurodira indéterminé

Périphérique MDE-Aus-98 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 22. Pleurodira indéterminé

Pleurale MDE-Aus-14 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 23. Pleurodira indéterminé

Pleurale MDE-Aus-118 ; vue dorsale ; vue ventral
Echelle : 2 cm

Figure 24. Pleurodira indéterminé

Neurale MDE-Aus-51 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 25. Pleurodira indéterminé

Neurale MDE-Aus-58 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

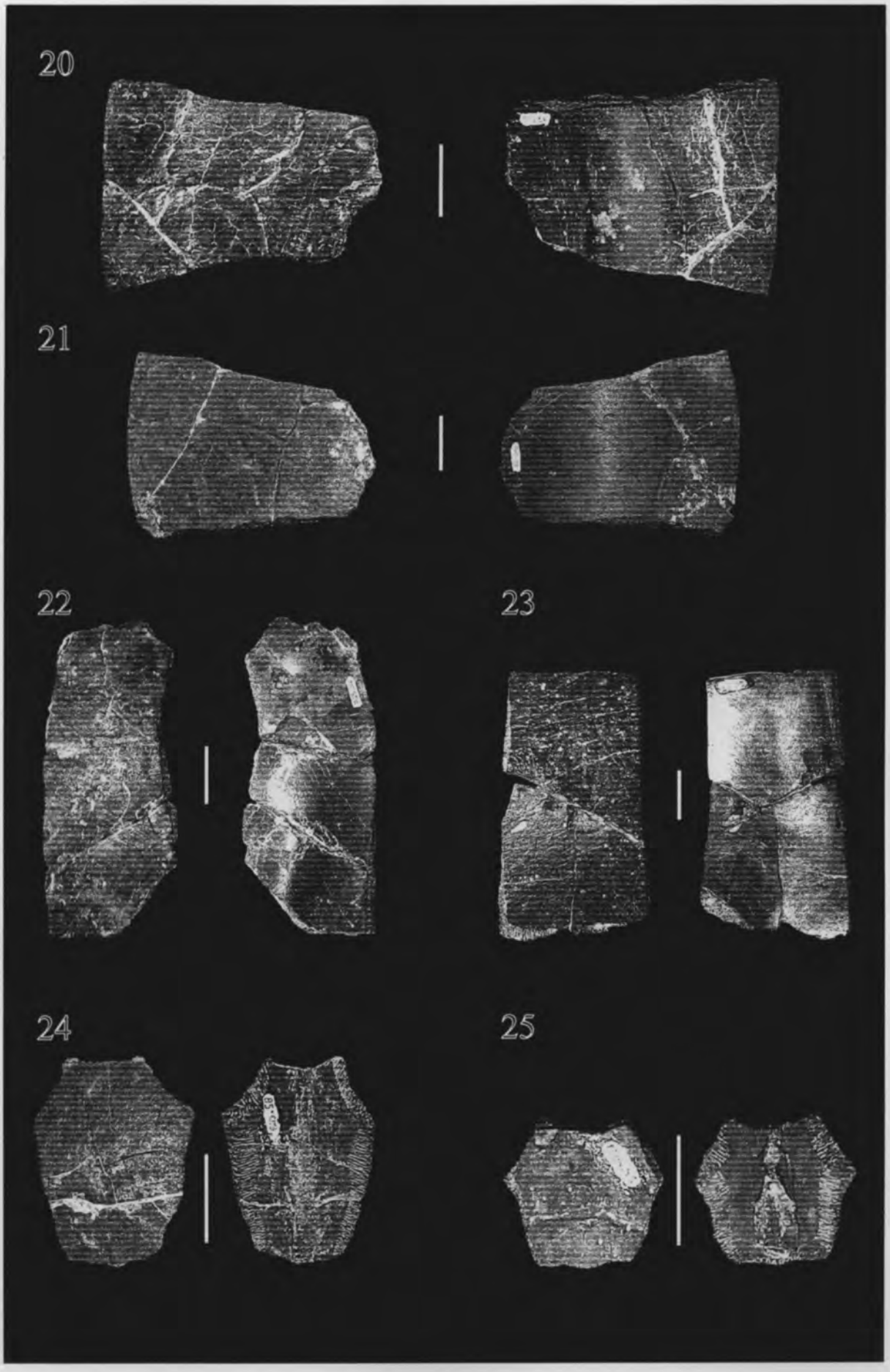

20
21
22
23
24
25

Planche 7

Figure 26. Pleurodira indéterminé

Scapuloprocoracoïde MDE-Aus-10 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 27. Pleurodira indéterminé

Epiplastron MDE-Aus-133 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 28. Pleurodira indéterminé

Hyoplastron MDE-Cas2-214 ; vue ventrale ; vue dorsale
Echelle : 5 cm

Figure 29. Pleurodira indéterminé

Hyoplastron MDE-Aus-136 ; vue ventrale ; vue dorsale
Echelle : 5 cm

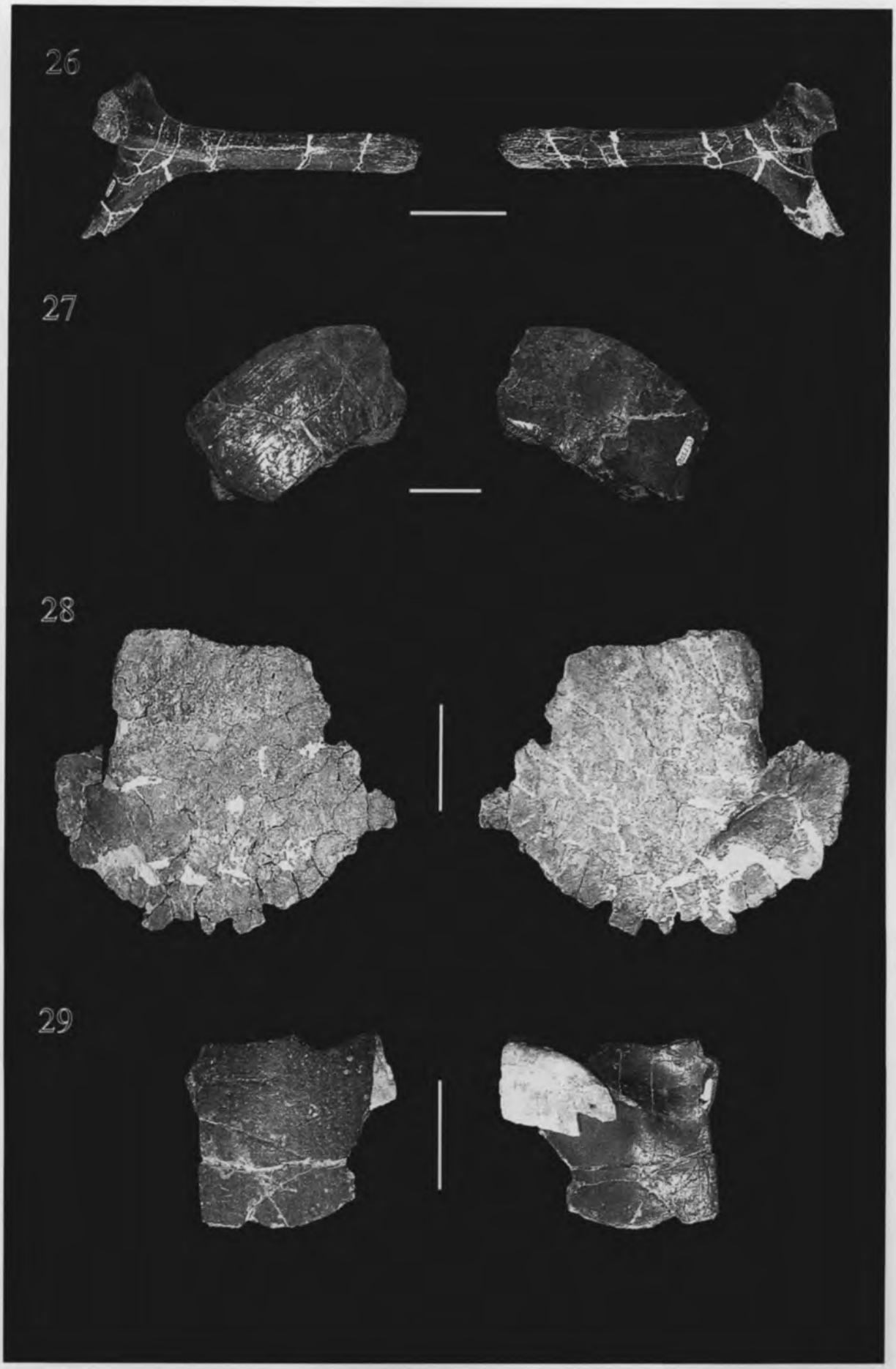

26
27
28
29

Planche 8

Figure 30. Pleurodira indéterminé

Xiphiplastron MDE-Aus-29 ; vue ventrale ; vue dorsale
vue latérale
Echelle : 2 cm

Figure 31. Pleurodira indéterminé

Xiphiplastron MDE-Aus-146 ; vue ventrale ; vue dorsale
Echelle : 2 cm


30
31

Planche 9

Figure 32. *Elochelys* nov. sp.

Carapace MDE-Cas2-259 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelles : 5 cm

Plaques dermiques :
en. : entoplastron ; épi. : épiplastron ; hyo. : hyoplastron ; hypo : hypoplastron
méso. : mésoplastron ; n. : neurales ; nu. : nuchale ; per. : périphériques
pl. : pleurales ; spy. :suprapygale ; xi. : xiphiplastron

Ecailles :
Ab. : abdominale ; An. : anale ; C. : cervicales ; F. : fémorale ; G. : gulaires
H. : humérale ; Ig. : Intergulaire ; M. : marginales ; V. : vertébrales

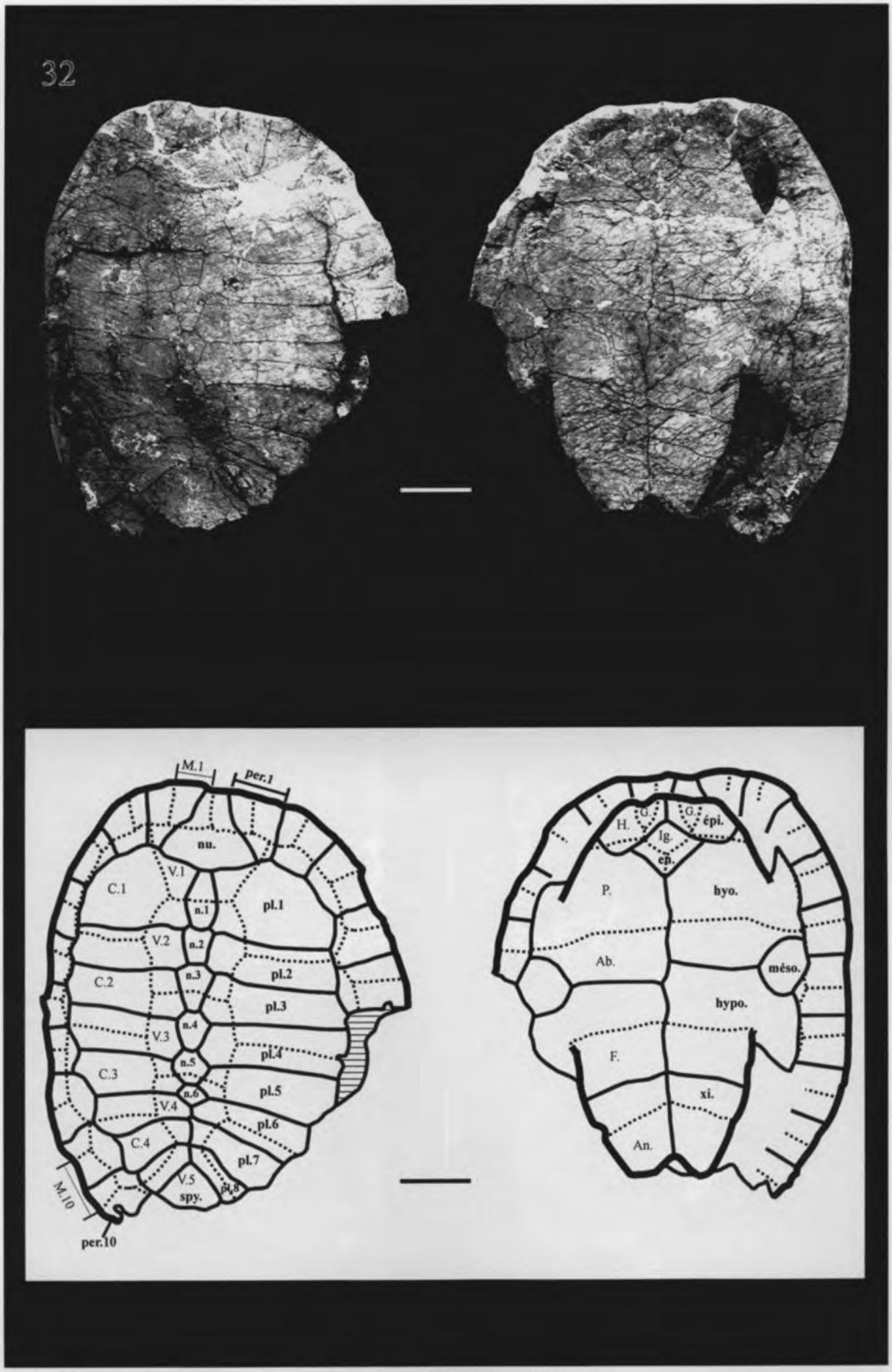

32
M.1
per.1
nu.
V.1
C.1
n.1
pl.1
V.2
n.2
C.2
n.3
pl.2
pl.3
n.4
V.3
pl.4
n.5
C.3
n.6
pl.5
V.4
pl.6
C.4
pl.7
V.5
spy.
pl.8
M.10
per.10
H.
G.
G.
épi.
Ig.
eb.
P.
hyo.
Ab.
méso.
hypo.
F.
xi.
An.

Planche 10

Figure 33. ? *Foxemys* sp.

Epiplastron + Entoplastron MDE-Cas2-212 ; vue ventrale ; vue dorsale
Echelle : 2 cm

Figure 34. ? *Foxemys* sp.

Entoplastron MDE-Aus-18 ; vue ventrale ; vue dorsale
Echelle : 2 cm

Figure 35. ? *Solemys* sp.

Périphérique MDE-Aus-16 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 36. ? *Solemys* sp.

Plaque dermique MDE-Aus-183 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

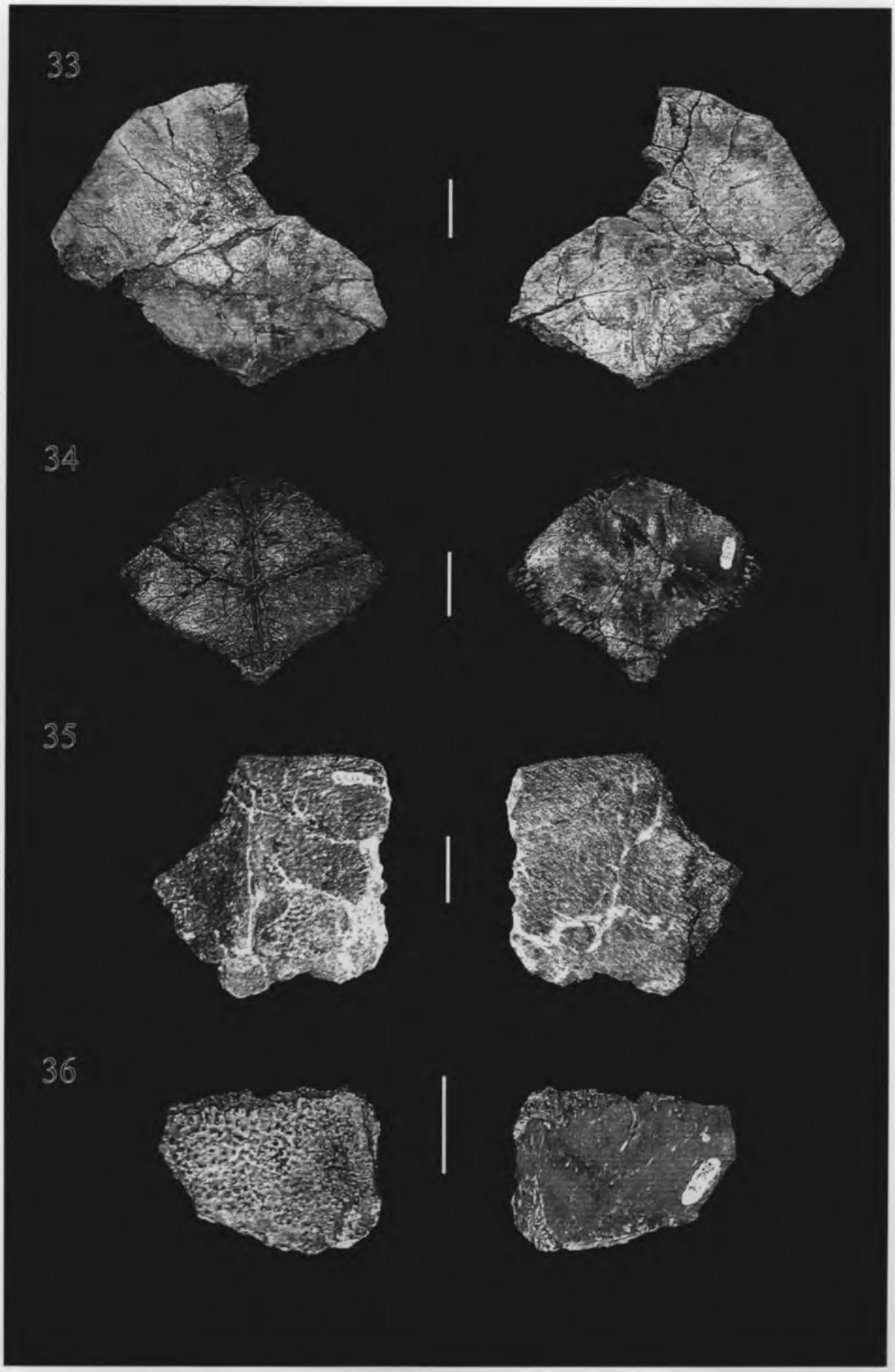

33
34
35
36

Planche 11

Figure 37. Lacertilia indéterminé

Vertèbre dorsale MDE-Aus-254 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 0,2 cm

Figure 38. Scincomorpha indéterminé

Dentaire MDE-Aus-255 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 0,2 cm

Figure 39. Varanoidea indéterminé

Vertèbre dorsale MDE-Cas2-124 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

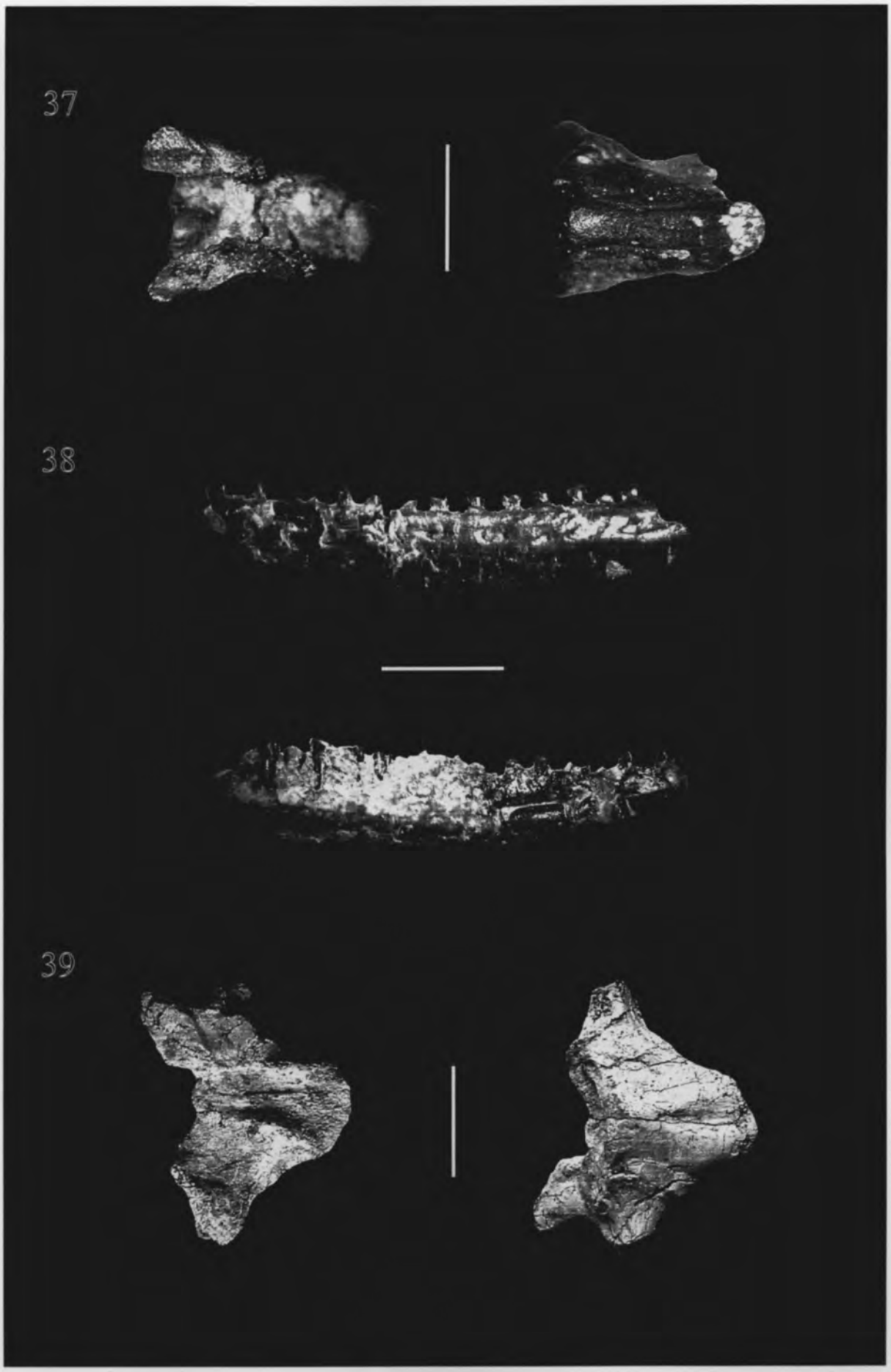

37
38
39

Planche 12

Figure 40. Crocodylia indéterminé

Dent MDE-Aus-187 ; vue linguale ; vue labiale
Echelle : 0,3 cm

Figure 41. Crocodylia indéterminé

Articulaire + surangulaire MDE-Aus-41
vue dorsale ; vue ventrale
vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 42. Crocodylia indéterminé

Squamosal MDE-Fo1-137 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 43. Crocodylia indéterminé

Chevron MDE-Cas2-141 ; vues latérales
Echelle : 2 cm


40
41
42
43

Planche 13

Figure 44. Crocodylia indéterminé

Scapula MDE-Cas2-51 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 45. Crocodylia indéterminé

Scapula MDE-Cas2-224 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 46. Crocodylia indéterminé

Humérus MDE-Fo1-61 ; vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 2 cm

Figure 47. Crocodylia indéterminé

Humérus MDE-Cas2-262 ; vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm


44
45
46
47

Planche 14

Figure 48. Crocodylia indéterminé

Ostéoderme MDE-Cas2-263 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 5 cm

Figure 49. Crocodylia indéterminé

Ostéoderme MDE-Cas2-264 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 50. Crocodylia indéterminé

Ostéoderme MDE-Aus-06
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

Figure 51. Crocodylia indéterminé

Ostéoderme MDE-Aus-112
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

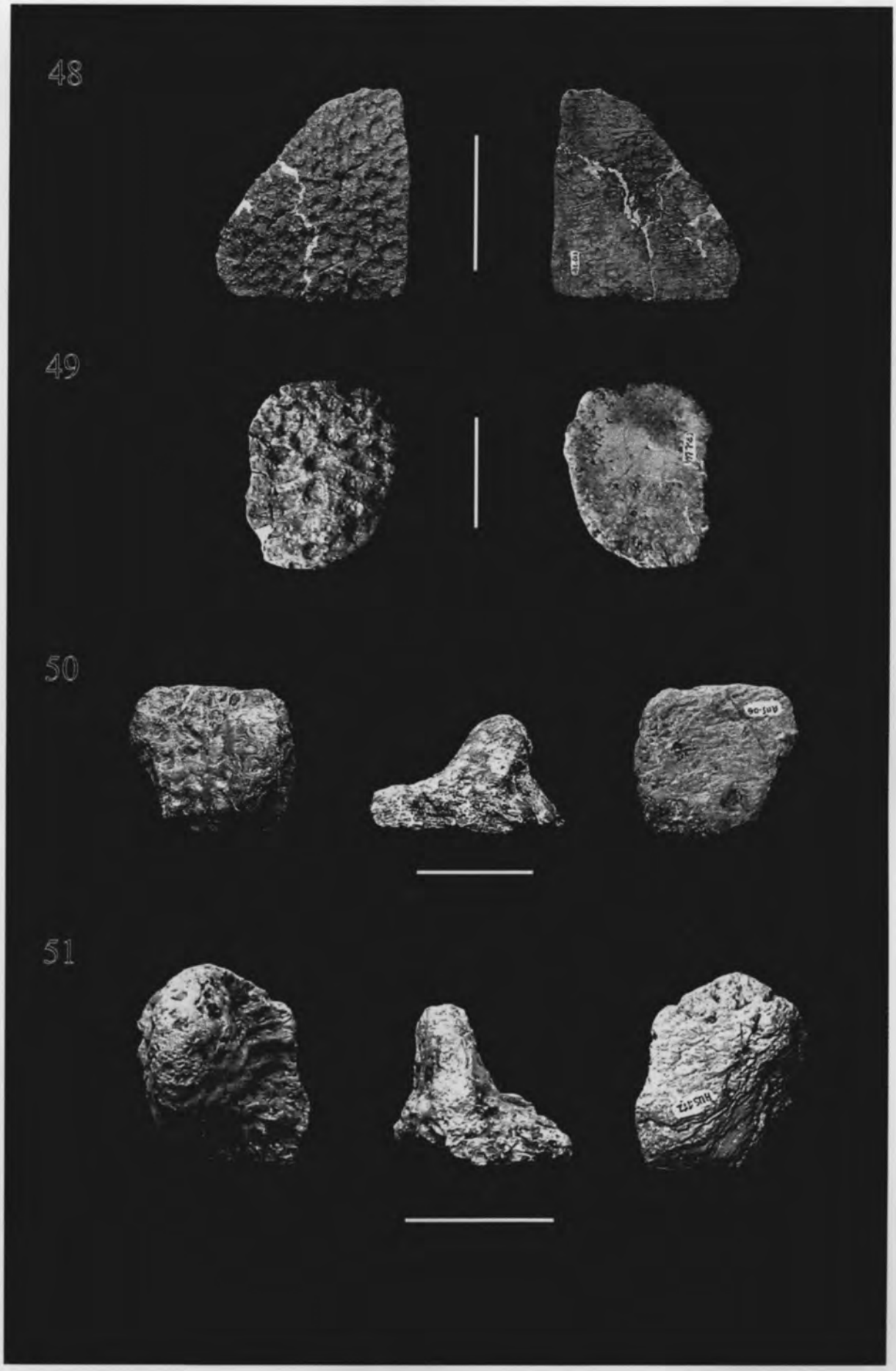

48
49
50
51

Planche 15

Figure 52. Eusuchia indéterminé

Vertèbre MDE-Fo1-104
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 2 cm

Figure 53. Eusuchia indéterminé

Vertèbre MDE-Cas2-202
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 3 cm

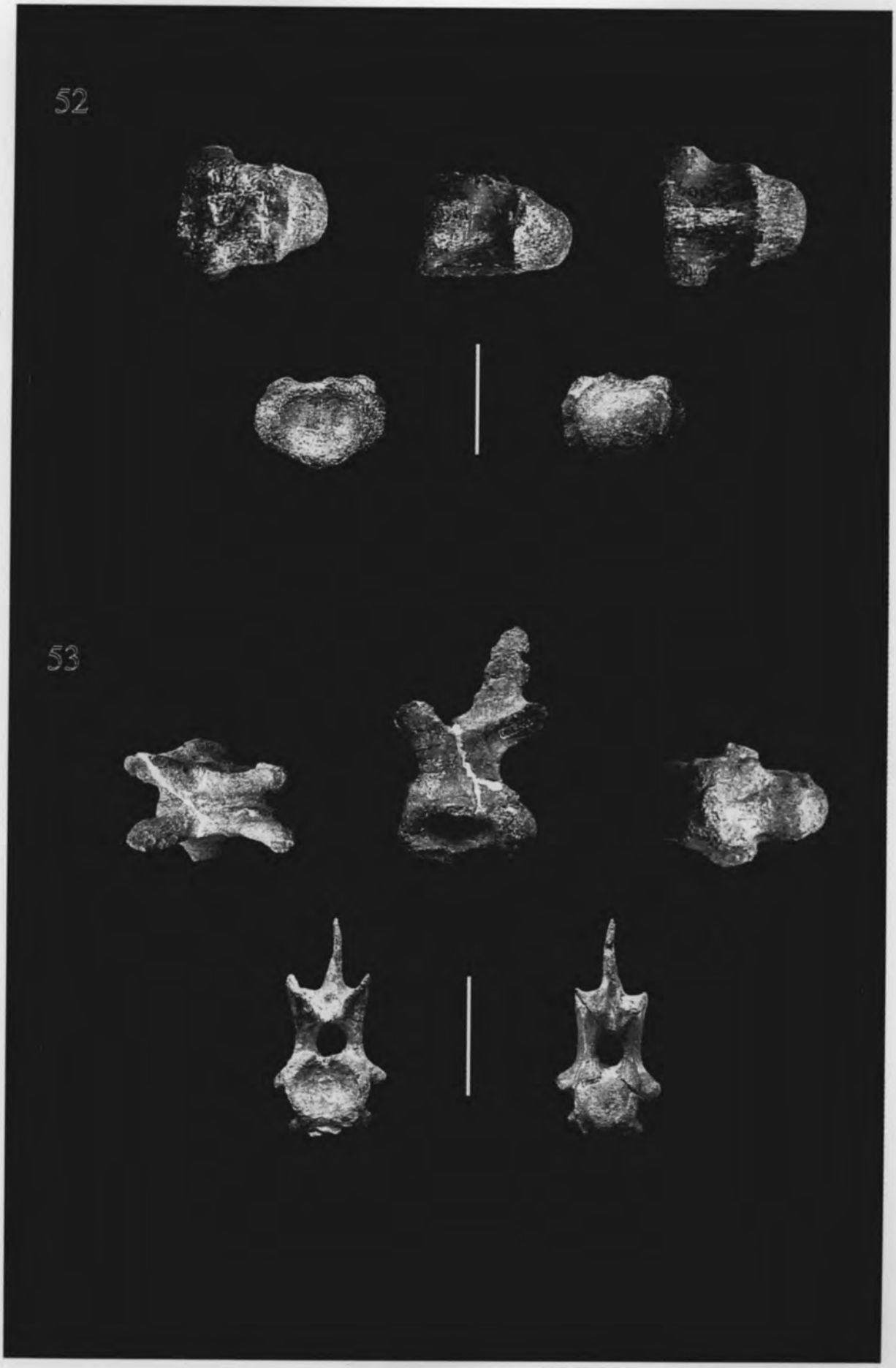

52
53

Planche 16

Figure 54. Eusuchia indéterminé

Vertèbre MDE-Cas2-229
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm

Figure 55. Eusuchia indéterminé

Vertèbre MDE-Cas2-31
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm

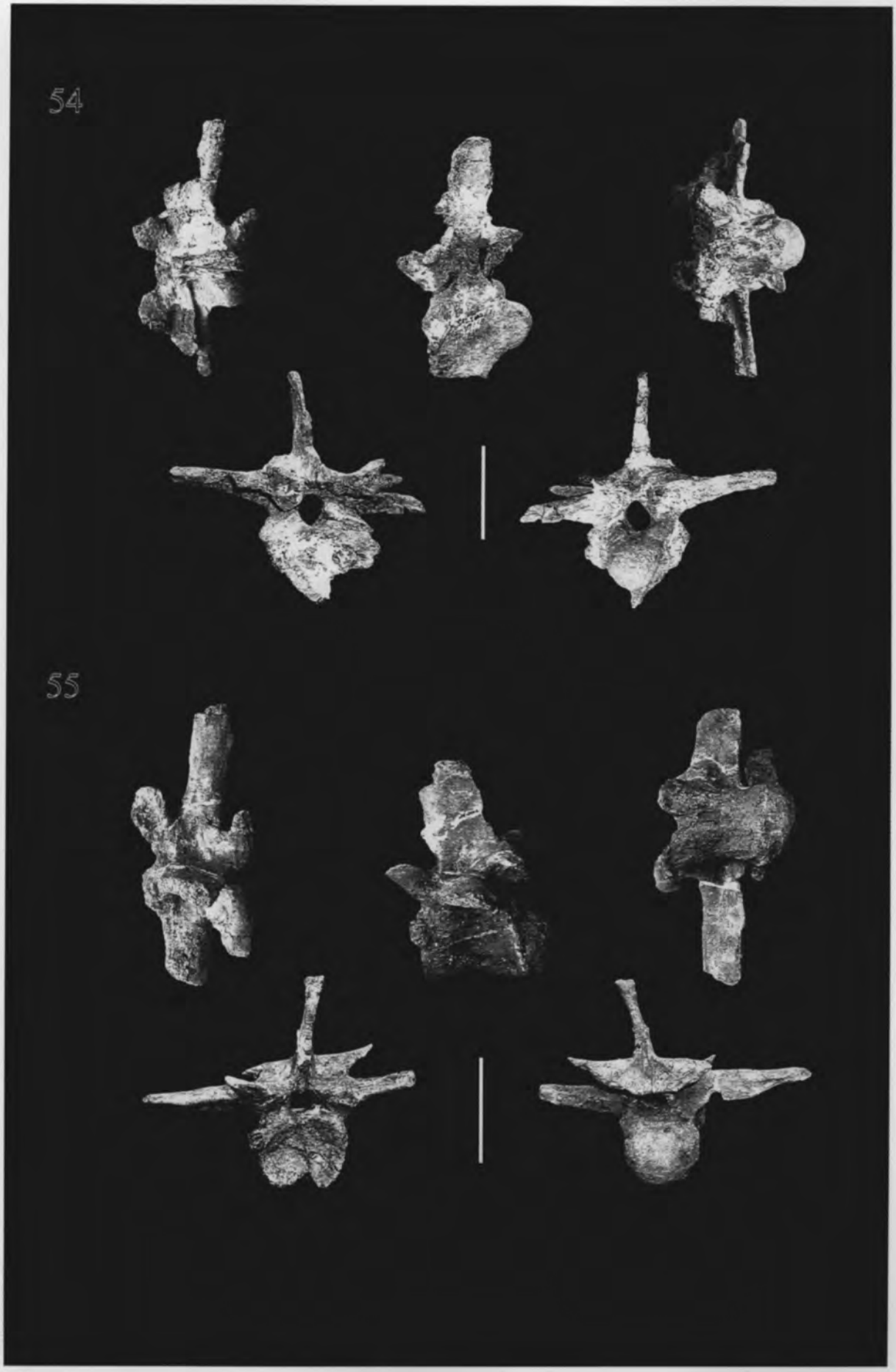

54
55

Planche 17

Figure 56. Eusuchia indéterminé

Vertèbre MDE-Cas2-218
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm

Figure 57. Eusuchia indéterminé

Vertèbre MDE-Cas2-32
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm

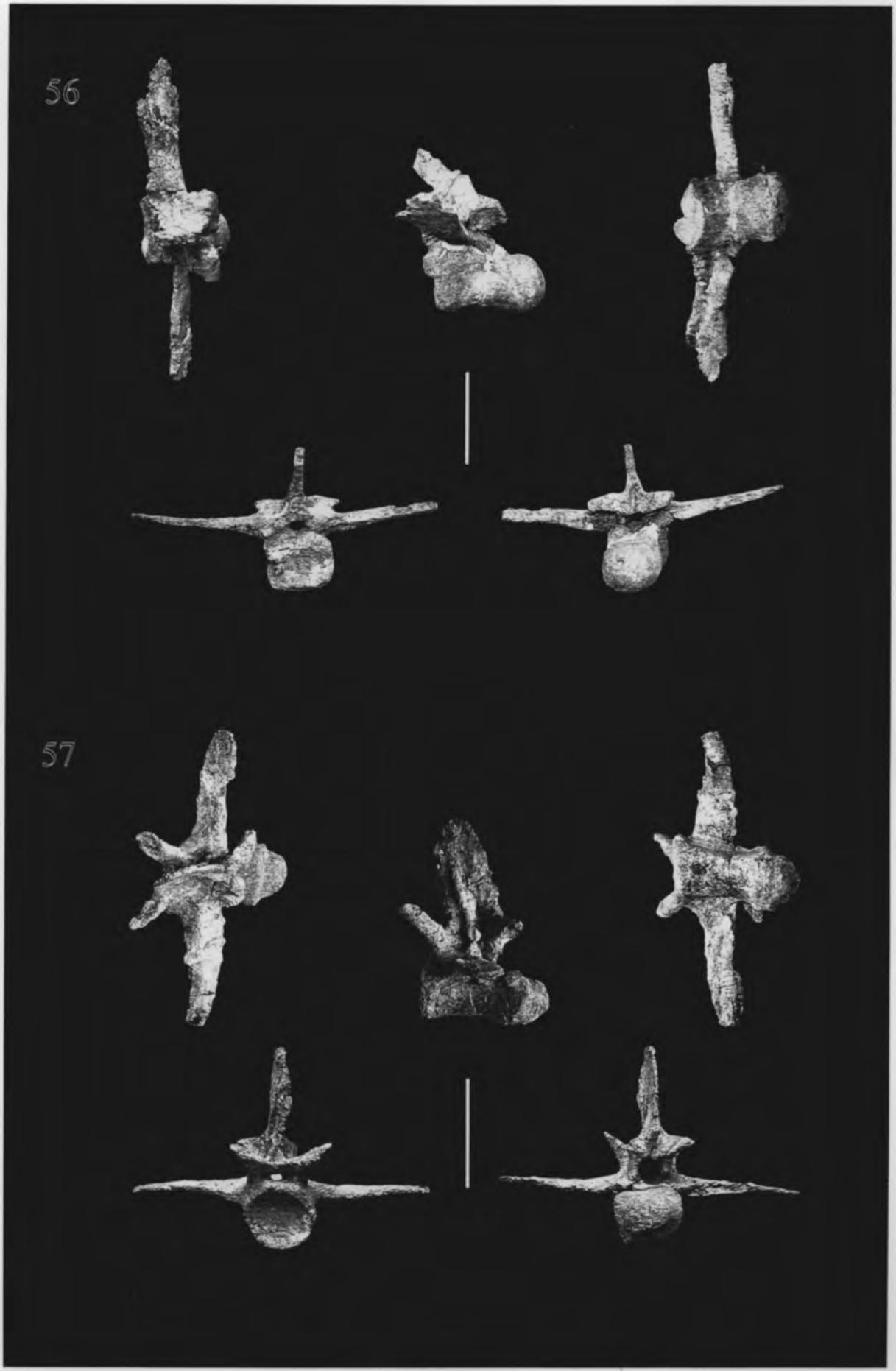

56
57

Planche 18

Figure 58. *Thoracosaurus neocesariensis*

Crâne MDE-Cas1-199 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelles : 6 cm

Abréviations :
co : condyle occipital, eoc : exoccipital, fao : fenêtre anté-orbitaire, fr : frontal, j : jugal, la : lacrymal, mx : maxillaire, n : nasal, ni : narine interne, pa : pariétal, pal : palatin, pfr : préfrontal, pmx : prémaxillaire, po : postorbital, pt : ptérygoïde, q : carré, qj : quadratojugal, soc : supraoccipital, sp : squamosal.

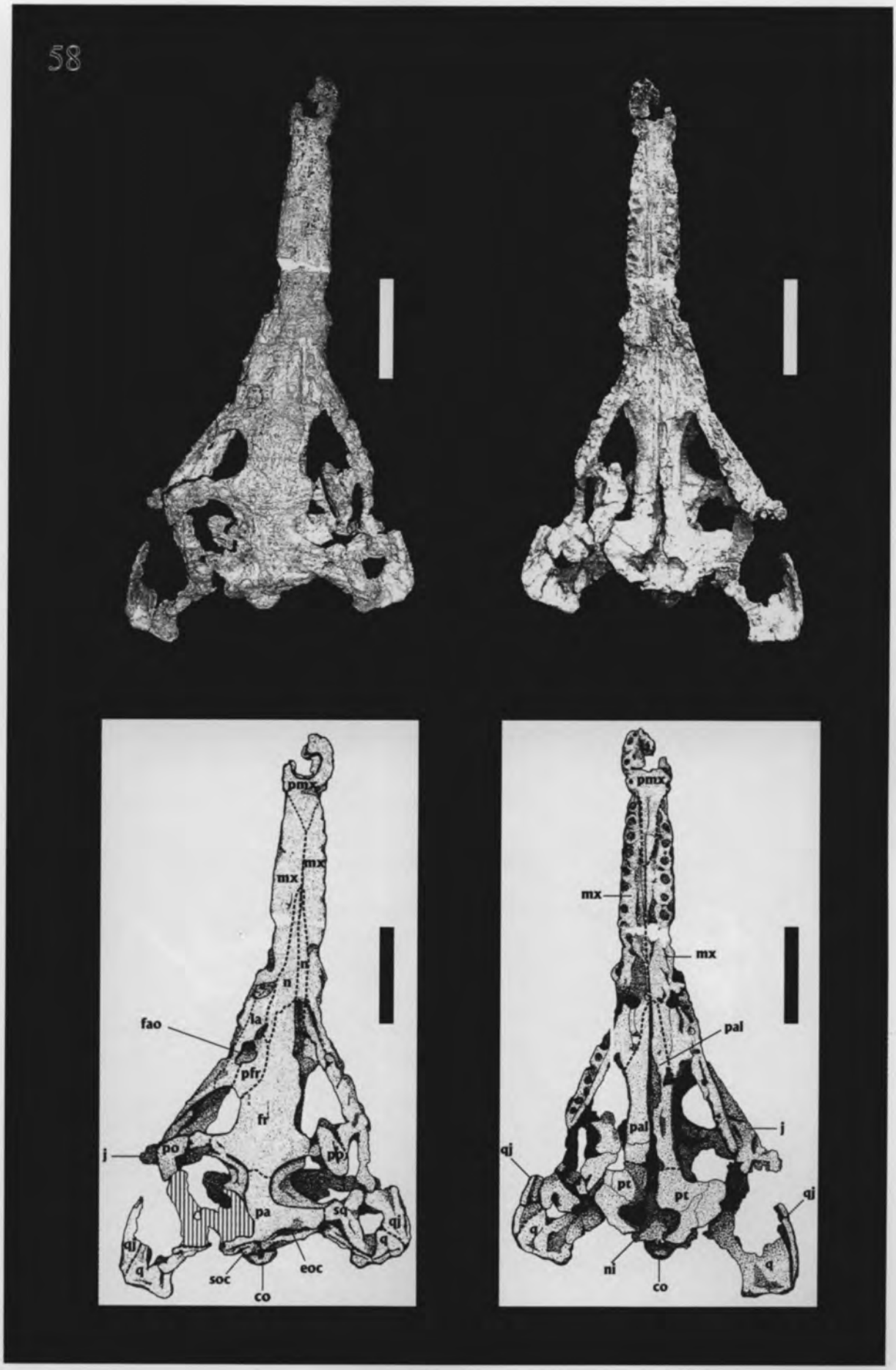

58
pmx
mx
mx
n
fr
la
fao
pfr
fr
j
po
pp
pa
sq
qj
q
qj
q
soc
eoc
co
pmx
mx
mx
pal
pal
j
qj
pt
pt
qj
q
ni
co
q

Planche 19

Figure 59. *Thoracosaurus*

Dent MDE-Cas2-35
vue linguale ; vue latérale ; vue labiale
Echelle : 1 cm

Figure 60. *Thoracosaurus*

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-33
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 3 cm

Figure 61. *Thoracosaurus*

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-202
vue dorsale ; vue latérale ; vue ventrale
vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 3 cm

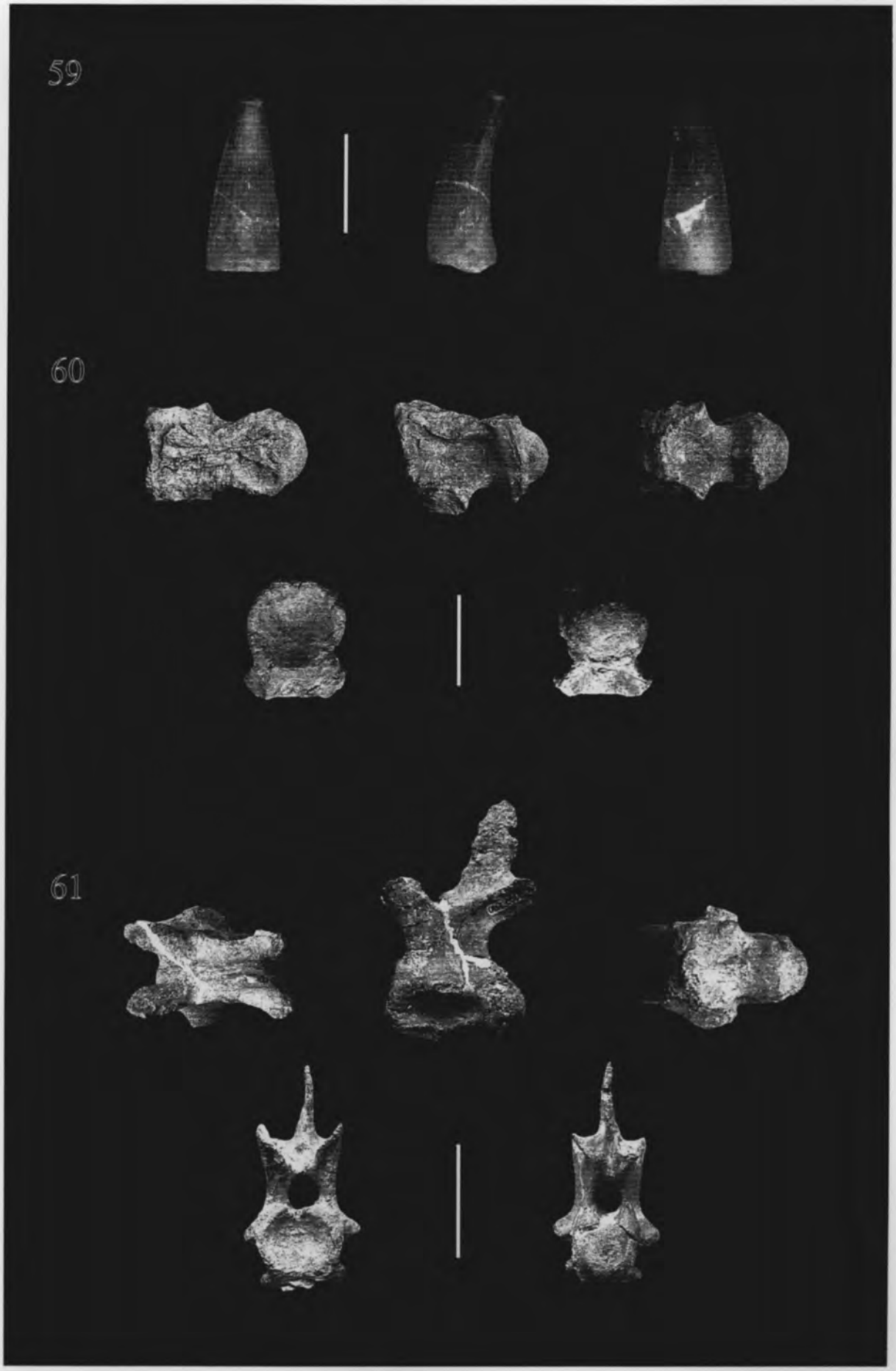

59
60
61

Planche 20

Figure 62. *Thoracosaurus*

Ostéoderme MDE-Cas1-167 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 63. *Thoracosaurus*

Ostéoderme MDE-Cas2-126 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm


62
63

Planche 21

Figure 64. ? *Musturzabalsuchus* sp.

Dent MDE-Cas2-231 ; vue linguale ; vue labiale
Echelle : 0,5 cm

Figure 65. ? *Musturzabalsuchus* sp.

Dent MDE-Aus-230 ; vue linguale
Echelle : 1 cm

Figure 66. ? *Musturzabalsuchus* sp.

Dent MDE-Aus-124 ; vue linguale
Echelle : 1 cm

Figure 67. *Acynodon* cf. *iberoccitanus*

Dent MDE-Aus-74 ; vue linguale
Echelle : 0,5 cm

Figure 68. *Acynodon* cf. *iberoccitanus*

Dent MDE-Aus-77 ; vue linguale
Echelle : 0,5 cm

Figure 69. *Acynodon* cf. *iberoccitanus*

Dent MDE-Aus-71
vue linguale ; vue occlusale ; vue labiale
Echelle : 0,5 cm

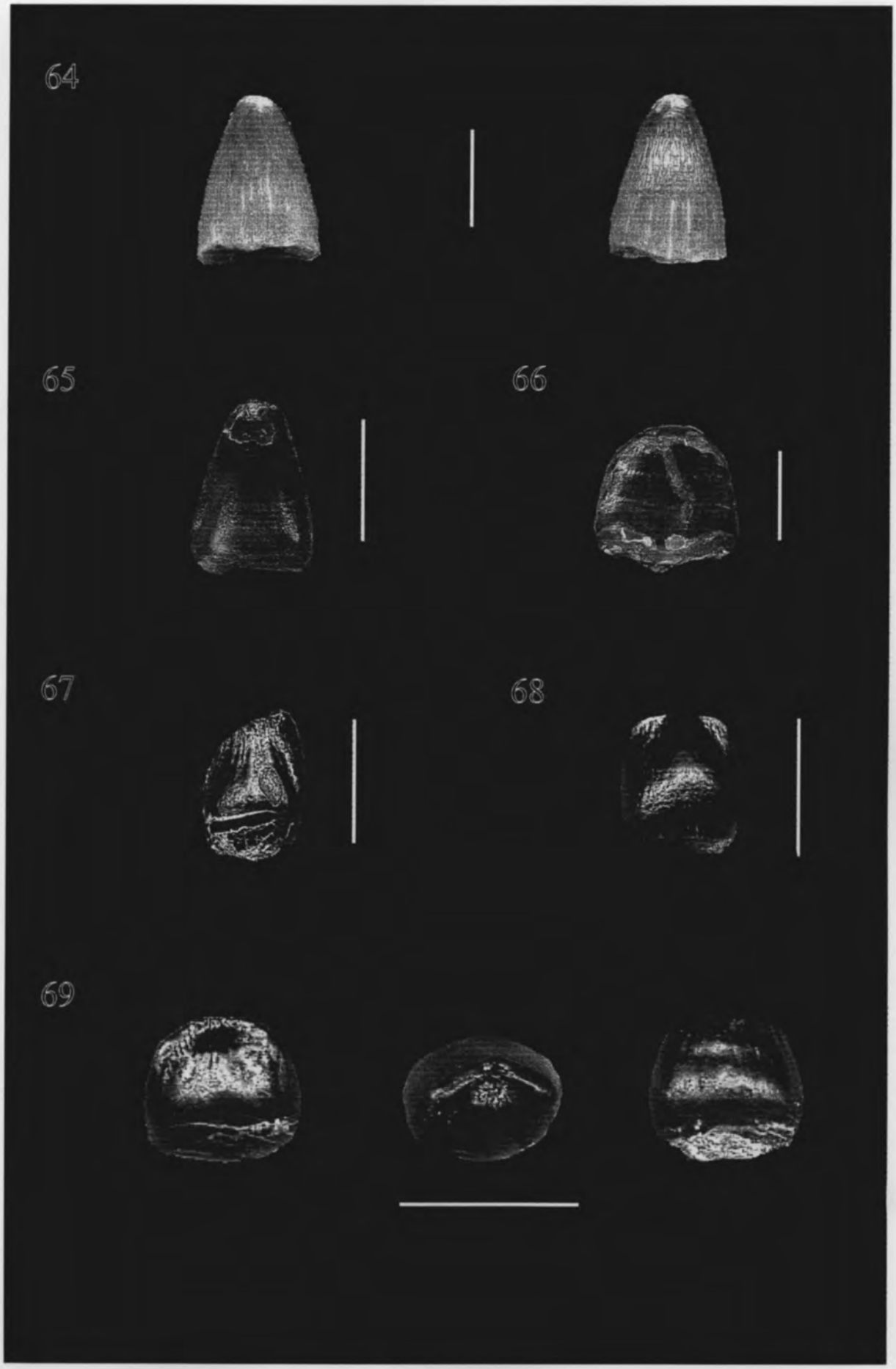

64
65
66
67
68
69

Planche 22

Figure 70. Theropoda indéterminé

Dent MDE-Cas1-210 ; vue labiale ; vue linguale
Echelle : 2 cm

Figure 71. Theropoda indéterminé

Vertèbre dorsale MDE-Fo1-150
vue antérieure ; vue latérale ; vue postérieure
Echelle : 2 cm

Figure 72. Dromaeosauridé indéterminé

Dent MDE-Cas2-232 ; vue labiale ? ; vue linguale ?
Echelle : 1 cm


70
71
72

Planche 23

Figure 73. Dromaeosauridé indéterminé

Dent MDE-Cas1-92
vue labiale ? ; vue linguale ? ; Echelle : 1 cm
Grossissement carène postérieure ; Echelle : 0,5 cm

Figure 74. Dromaeosauridé indéterminé

Dent MDE-Cas2-28
vue labiale ? ; vue linguale ? ; Echelle : 1 cm
Grossissement carène postérieure ; Echelle : 0,5 cm

Figure 75. ? *Euronychodon* sp.

Dent MDE-Mar-03 ; vue labiale ? ; vue linguale ?
Echelle : 0,2 cm

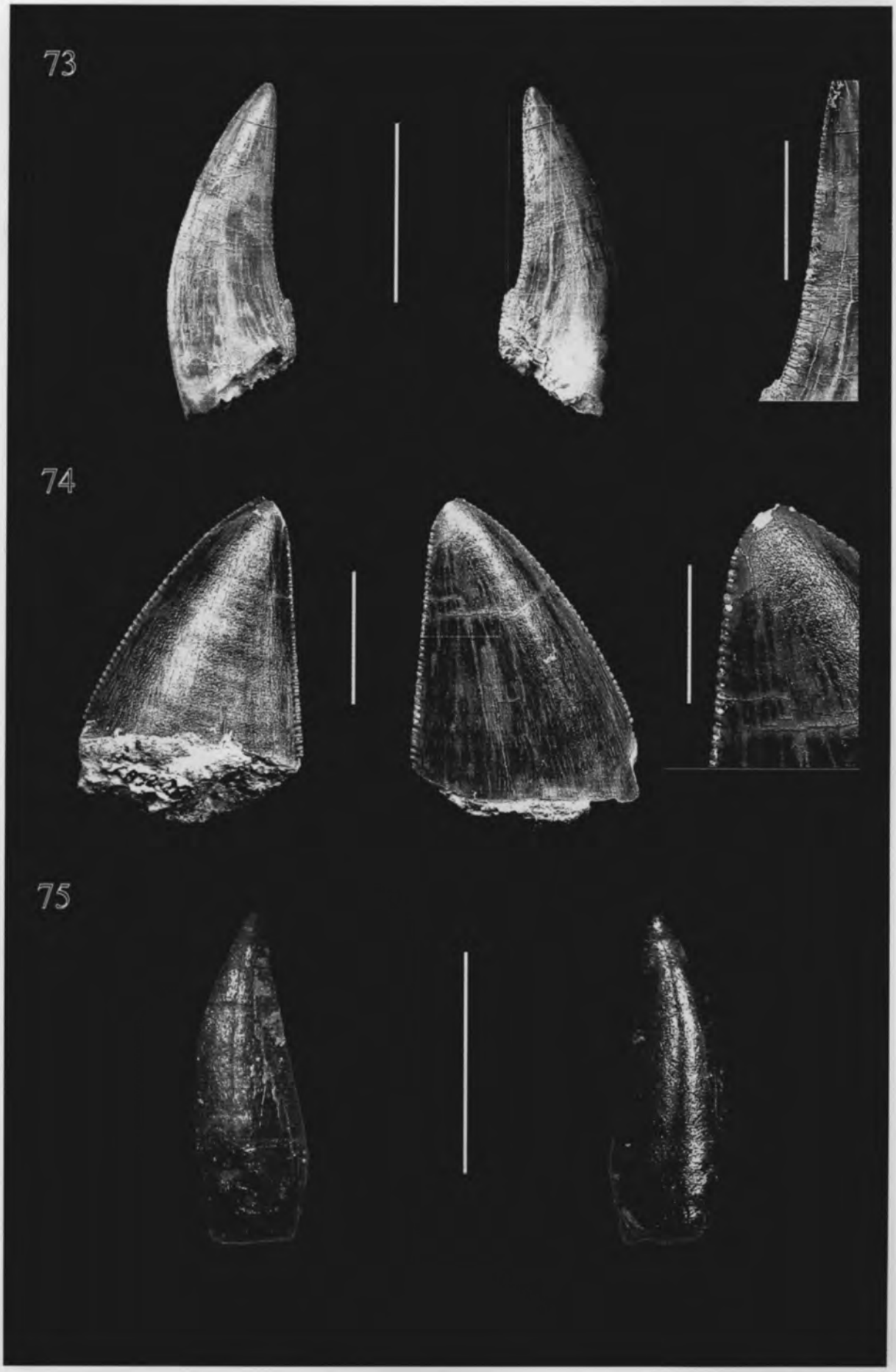

73
74
75

Planche 24

Figure 76. Titanosauridé indéterminé

Dent MDE-Cas1-10
vue labiale ; vue linguale ; vue antérieure
Echelle : 2 cm

Figure 77. Titanosauridé indéterminé

Dent MDE-Cas2-26
vue labiale ; vue linguale ; vue antérieure
Echelle : 2 cm

Figure 78. Titanosauridé indéterminé

Dent MDE-Cas2-27
vue labiale ; vue linguale ; vue antérieure
Echelle : 2 cm


76
77
78

Planche 25

Figure 79. Titanosauridé indéterminé

Métacarpien MDE-Cas2-25
vue dorsale ; vue ventrale ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 80. Titanosauridé indéterminé

Métacarpien MDE-Aus-177
vue dorsale ? ; vue ventrale ? ; vue latérale ? ; vue médiale ?
Echelle : 5 cm


79
80

Planche 26

Figure 81. Titanosauridé indéterminé

Tibia MDE-Aus-129 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm


81

Planche 27

Figure 82. Hadrosauridae indéterminé

Maxillaire MDE-Fo1-11
vue dorsale ; vue ventrale
vue latérale ; vue médiale
Echelle : 3 cm

Figure 83. Hadrosauridae indéterminé

Prédentaire MDE-Cas2-138 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 84. Hadrosauridae indéterminé

Dentaire MDE-Fo1-10
vue dorsale ; vue médiale
vue postérieure ; vue latérale
Echelle : 5 cm


82
83
84

Planche 28

Figure 85. Hadrosauridae indéterminé

Dentaire MDE-Fo1-03 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 3 cm

Figure 86. Hadrosauridae indéterminé

Dentaire MDE-Cas2-248 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 87. Hadrosauridae indéterminé

Dentaire MDE-Cas2-02 ; vue médiale
Echelle : 3 cm


85
86
87

Planche 29

Figure 88. Hadrosauridae indéterminé

Dent MDE-Cas1-03 ; vue linguale ; vue latérale
Echelle : 2 cm

Figure 89. Hadrosauridae indéterminé

Dent MDE-Cas1-01 ; vue linguale ; vue latérale
Echelle : 2 cm

Figure 90. Hadrosauridae indéterminé

Dent MDE-Les-73 ; vue linguale
Echelle : 2 cm

Figure 91. Hadrosauridae indéterminé

Dent MDE-Fo1-12 ; vue linguale
Echelle : 1 cm


88
89
90
91

Planche 30

Figure 92. Hadrosauridae indéterminé

Dent MDE-Cas1-11 ; vue linguale
Echelle : 2 cm

Figure 93. Hadrosauridae indéterminé

Dent MDE-Ma1-01 ; vue linguale
Echelle : 2 cm

Figure 94. Hadrosauridae indéterminé

Dents MDE-Ma2-01 ; vue linguale
Echelle : 1 cm

Figure 95. Hadrosauridae indéterminé

Dent MDE-Cas2-223 ; vue linguale
Echelle : 2 cm

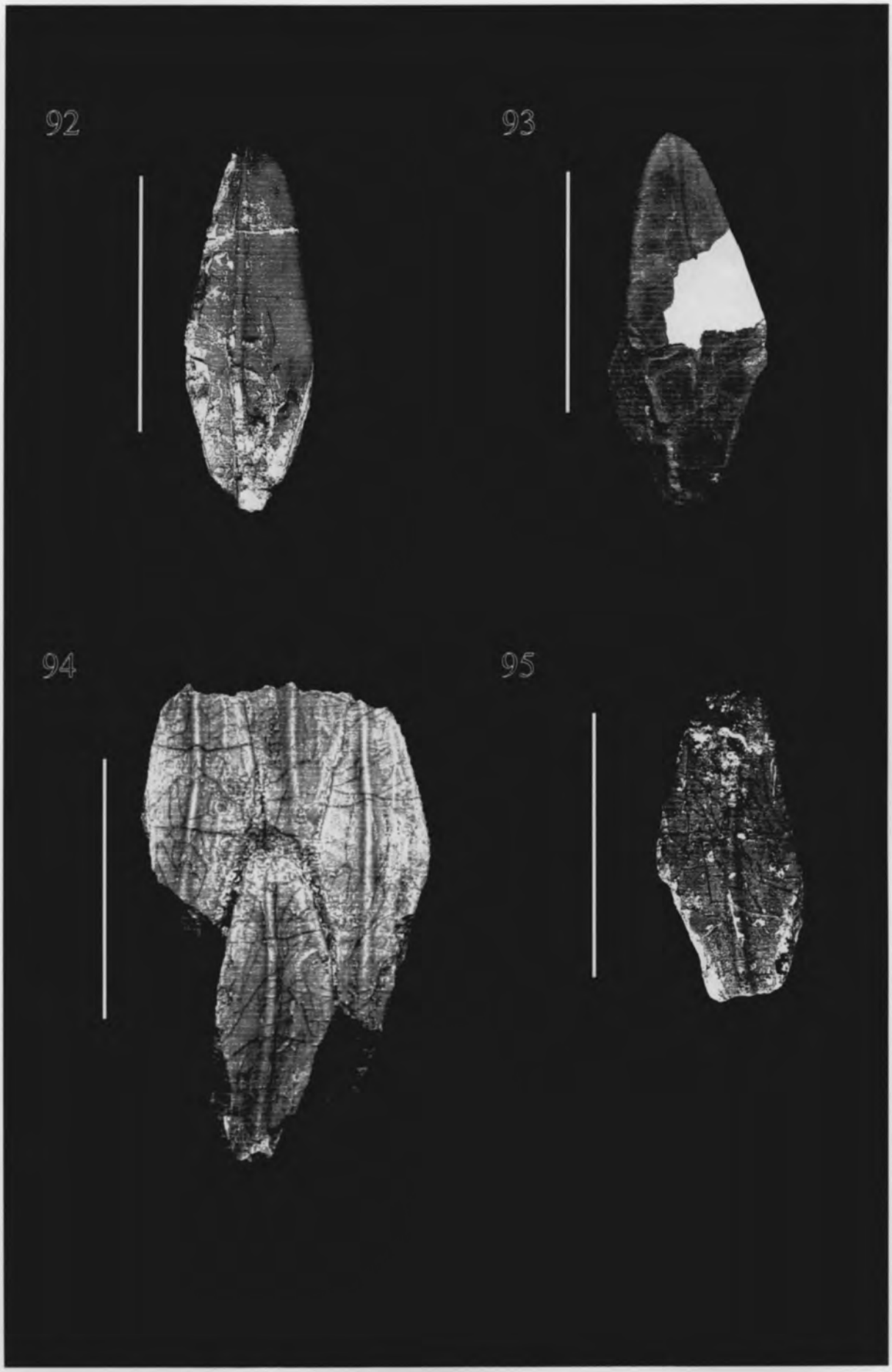

92
93
94
95

Planche 31

Figure 96. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-04 ; vue antérieure
Echelle : 3 cm

Figure 97. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-05 ; vue antérieure
Echelle : 3 cm

Figure 98. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-06 ; vue antérieure
Echelle : 3 cm

Figure 99. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-07 ; vue antérieure
Echelle : 3 cm

Figure 100. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-08 ; vue antérieure
Echelle : 3 cm

Figure 101. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-09 ; vue antérieure
Echelle : 3 cm

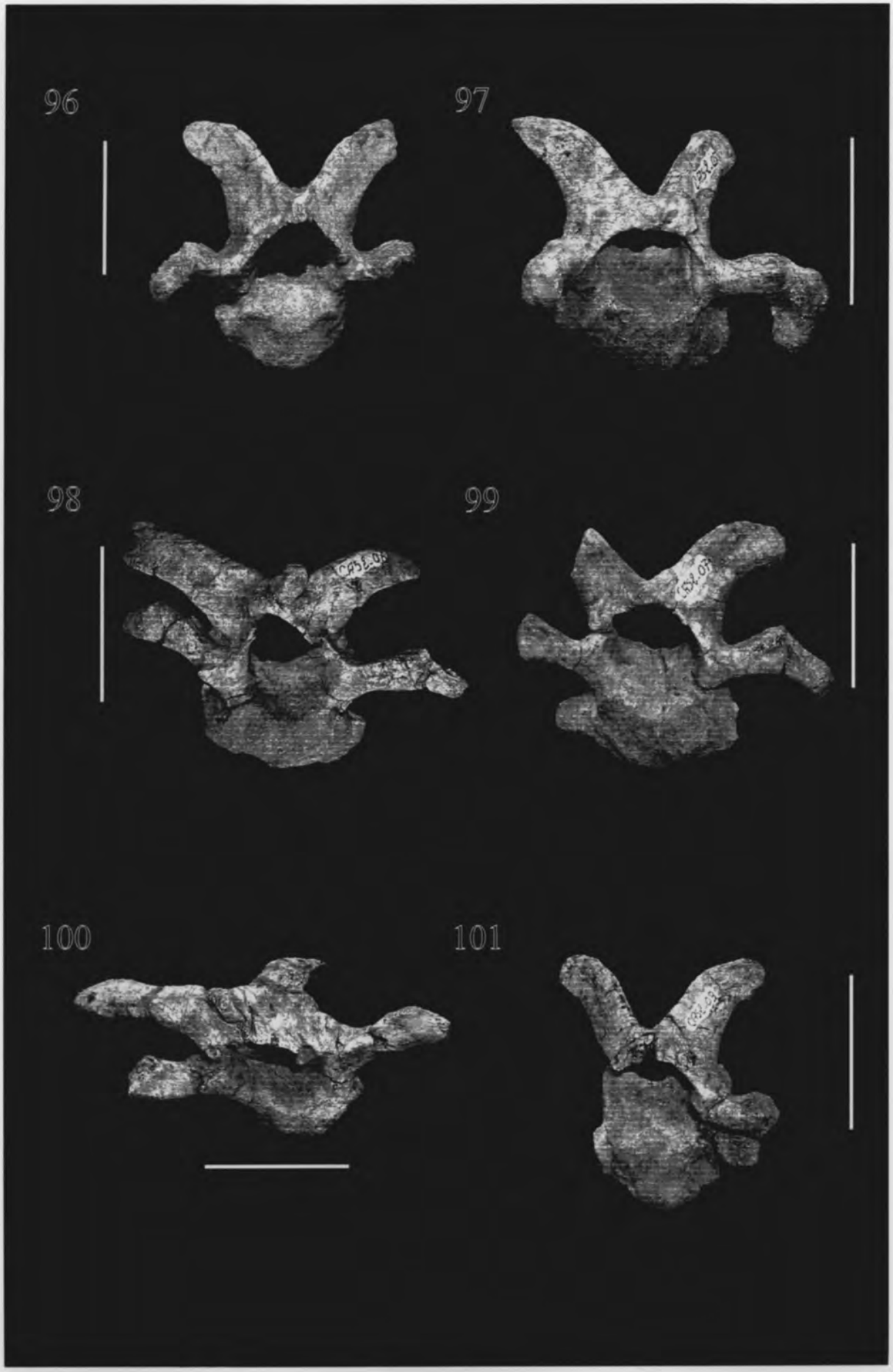

96
97
98
99
100
101

Planche 32

Figure 102. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Cas2-10
vue dorsale ; vue ventrale
vues latérales
vue antérieure ; vue postérieure
Echelles : 3 cm

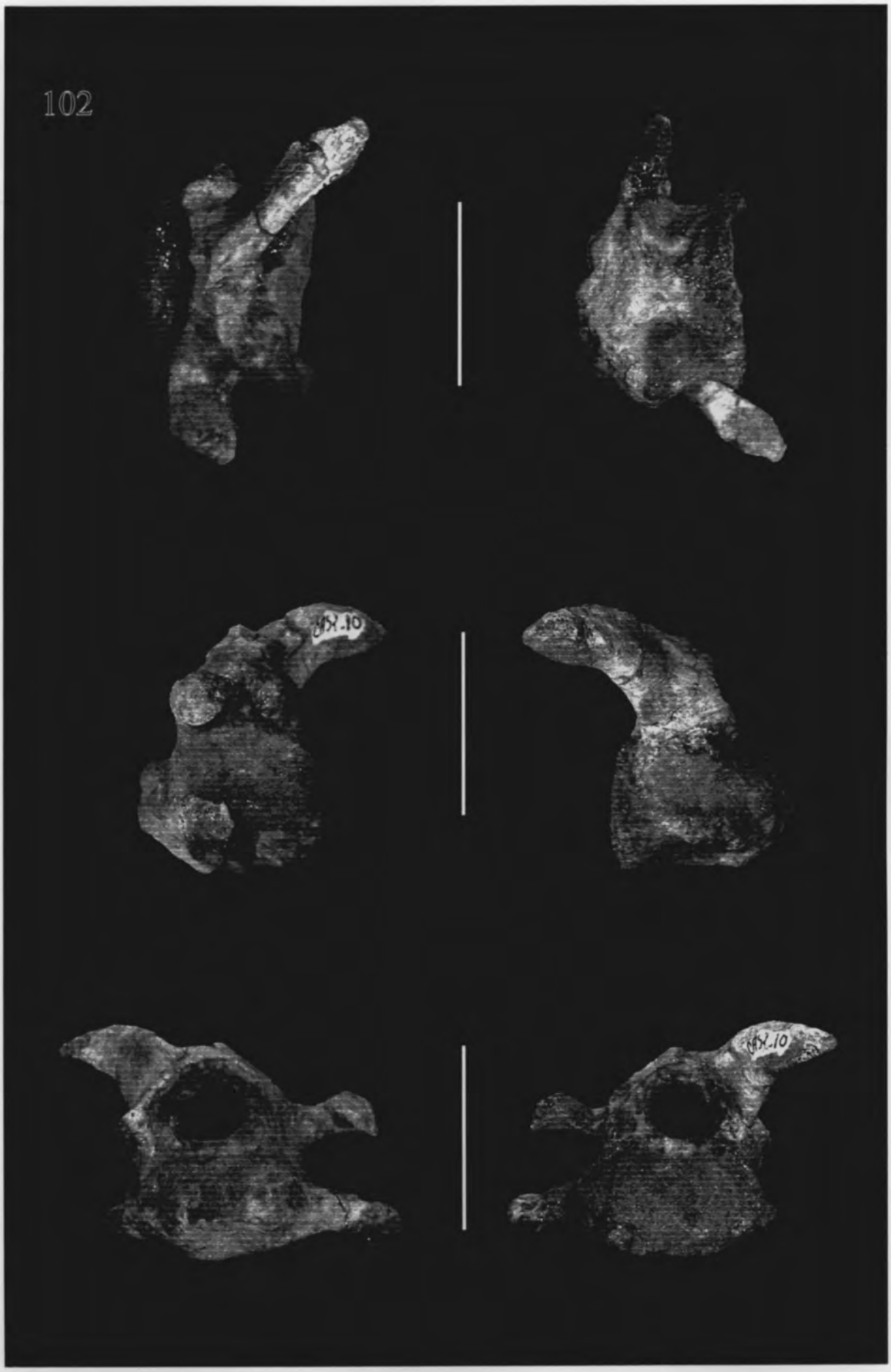

102
MX.10
MX.10

Planche 33

Figure 103. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre dorsale MDE-Les-06
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale ; vue ventrale
Echelle : 5 cm

Figure 104. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre dorsale MDE-Les-07
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale ; vue ventrale
Echelle : 5 cm

Figure 105. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre dorsale MDE-Les-08
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale ; vue ventrale
Echelle : 5 cm

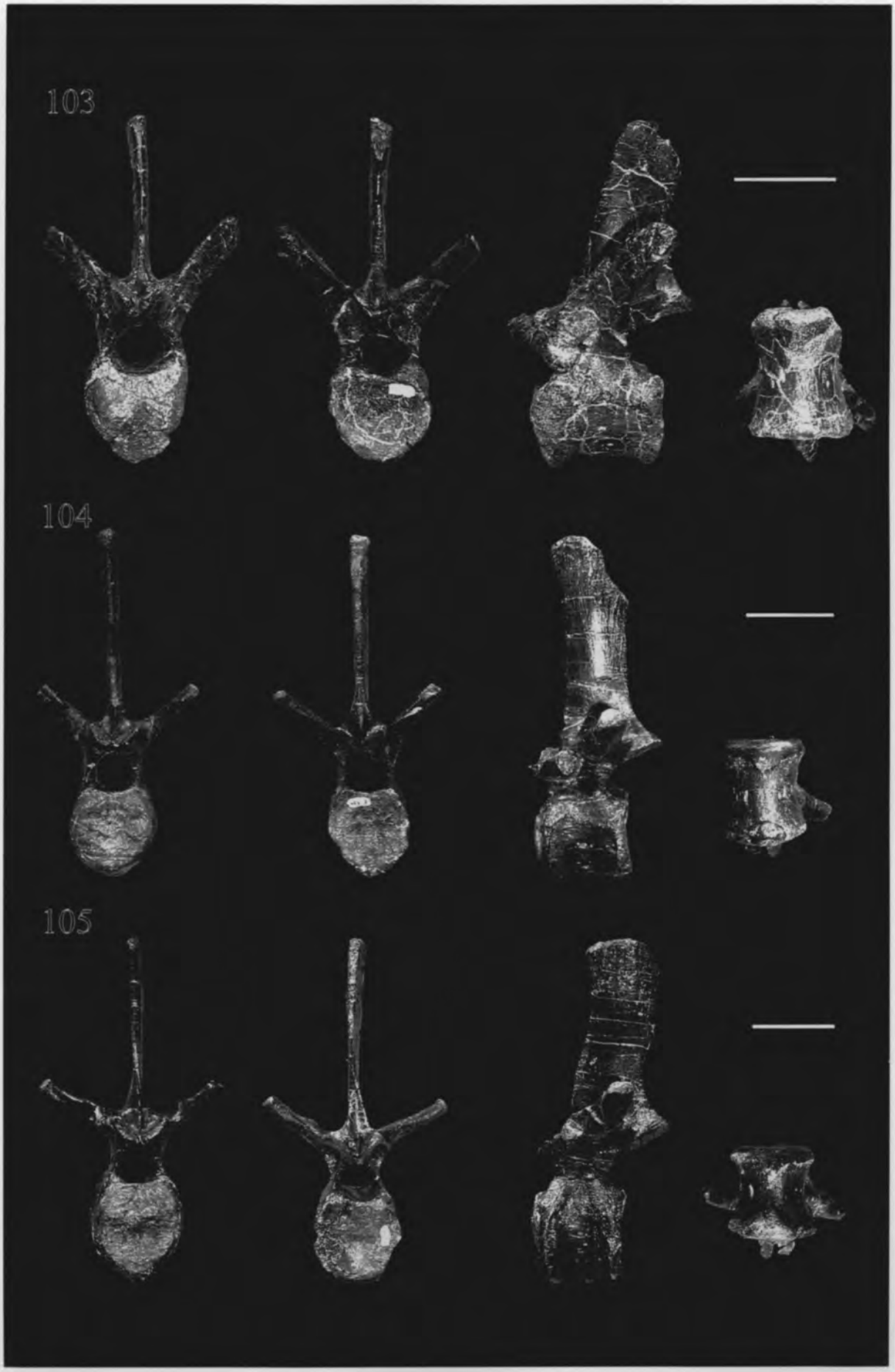

103
104
105

Planche 34

Figure 106. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre sacrée MDE-Fo1-53
vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 107. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbres sacrées MDE-Fo1-21
vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 2 cm

Figure 108. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre caudale MDE-Les-05
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale
vue ventrale
Echelle : 5 cm

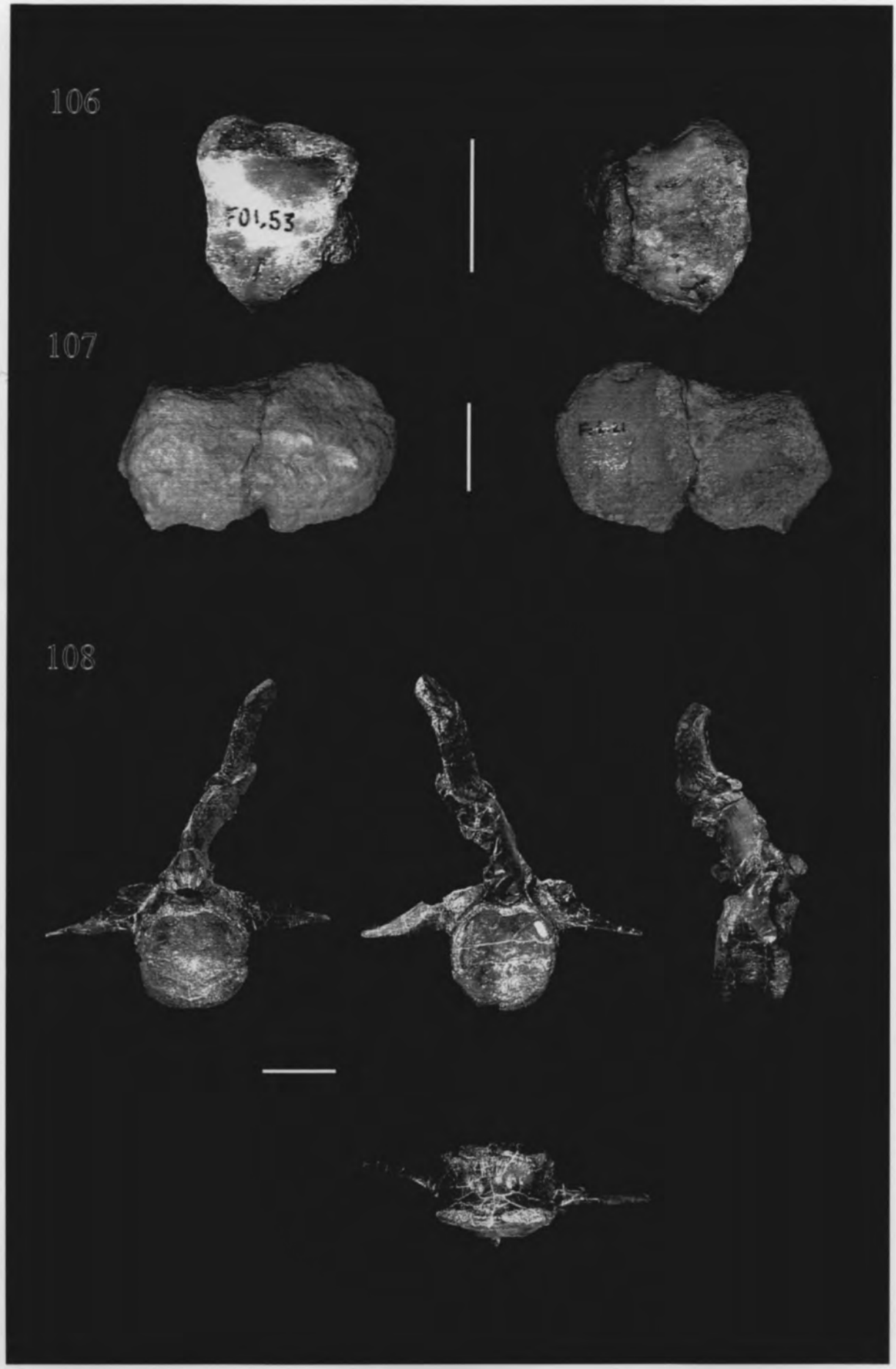

106
F01,53
107
108

Planche 35

Figure 109. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre caudale MDE-Les-04
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale
vue ventrale
Echelle : 5 cm

Figure 110. Hadrosauridae indéterminé

Vertèbre caudale MDE-Les-20
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale
vue ventrale
Echelle : 5 cm


109
110

Planche 36

Figure 111. Hadrosauridae indéterminé

Côte cervicale MDE-Aus-160
vue postérieure ; vue antérieure
Echelle : 5 cm

Figure 112. Hadrosauridae indéterminé

Côte dorsale MDE-Cas2-260
vue postérieure ; vue antérieure
Echelle : 5 cm

Figure 113. Hadrosauridae indéterminé

Côte dorsale MDE-Les-14
vue postérieure
Echelle : 5 cm


111
112
113

Planche 37

Figure 114. Hadrosauridae indéterminé

Chevron MDE-Cas2-239 ; vue antérieure
Echelle : 2 cm

Figure 115. Hadrosauridae indéterminé

Scapula MDE-Les-25
vue latérale
vue médiale
Echelle : 10 cm

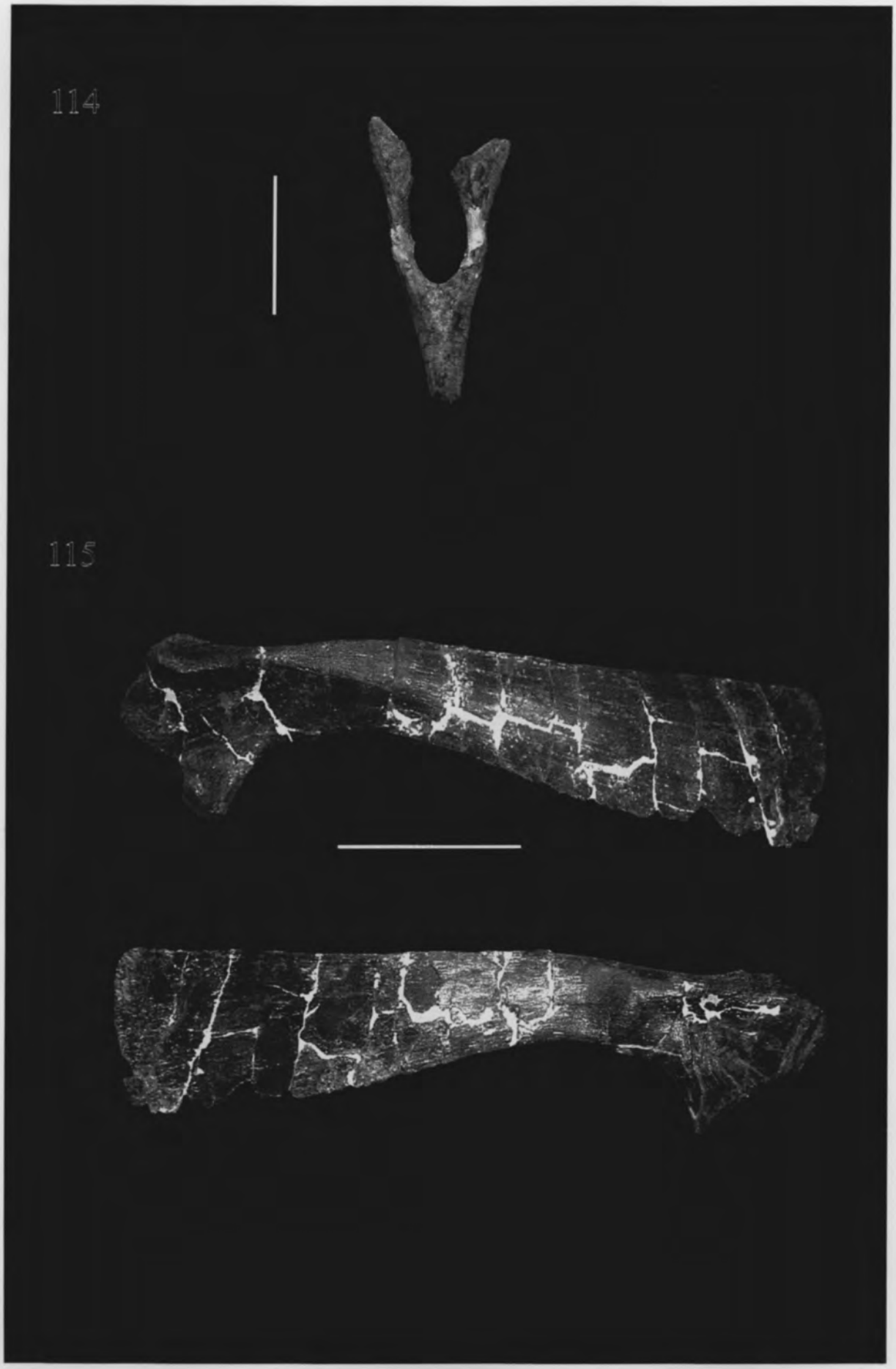

114
115

Planche 38

Figure 116. Hadrosauridae indéterminé

Humérus MDE-Fo1-18 ; vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm

Figure 117. Hadrosauridae indéterminé

Humérus MDE-Auz1-01 ; vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm

Figure 118. Hadrosauridae indéterminé

Humérus MDE-Cas2-207 ; vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 5 cm


116
117
118

Planche 39

Figure 119. Hadrosauridae indéterminé

Pubis MDE-Les-03
vue latérale
vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 120. Hadrosauridae indéterminé

Pubis MDE-Cas2-01
vue latérale
vue médiale
Echelle : 10 cm


119
120

Planche 40

Figure 121. Hadrosauridae indéterminé

Ischion MDE-Les-01
vue latérale
grossissement traces de prédation (Echelle : 5 cm)
vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 122. Hadrosauridae indéterminé

Ischion MDE-Les-19
vue latérale
vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 123. Hadrosauridae indéterminé

Ischion MDE-Les-02
vue latérale
vue médiale
Echelle : 10 cm


121
122
123

Planche 41

Figure 124. Hadrosauridae indéterminé

Ischion MDE-Aus-185
vue latérale
vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 125. Hadrosauridae indéterminé

Ischion MDE-Cas1-200 ; vue latérale
Echelle : 10 cm

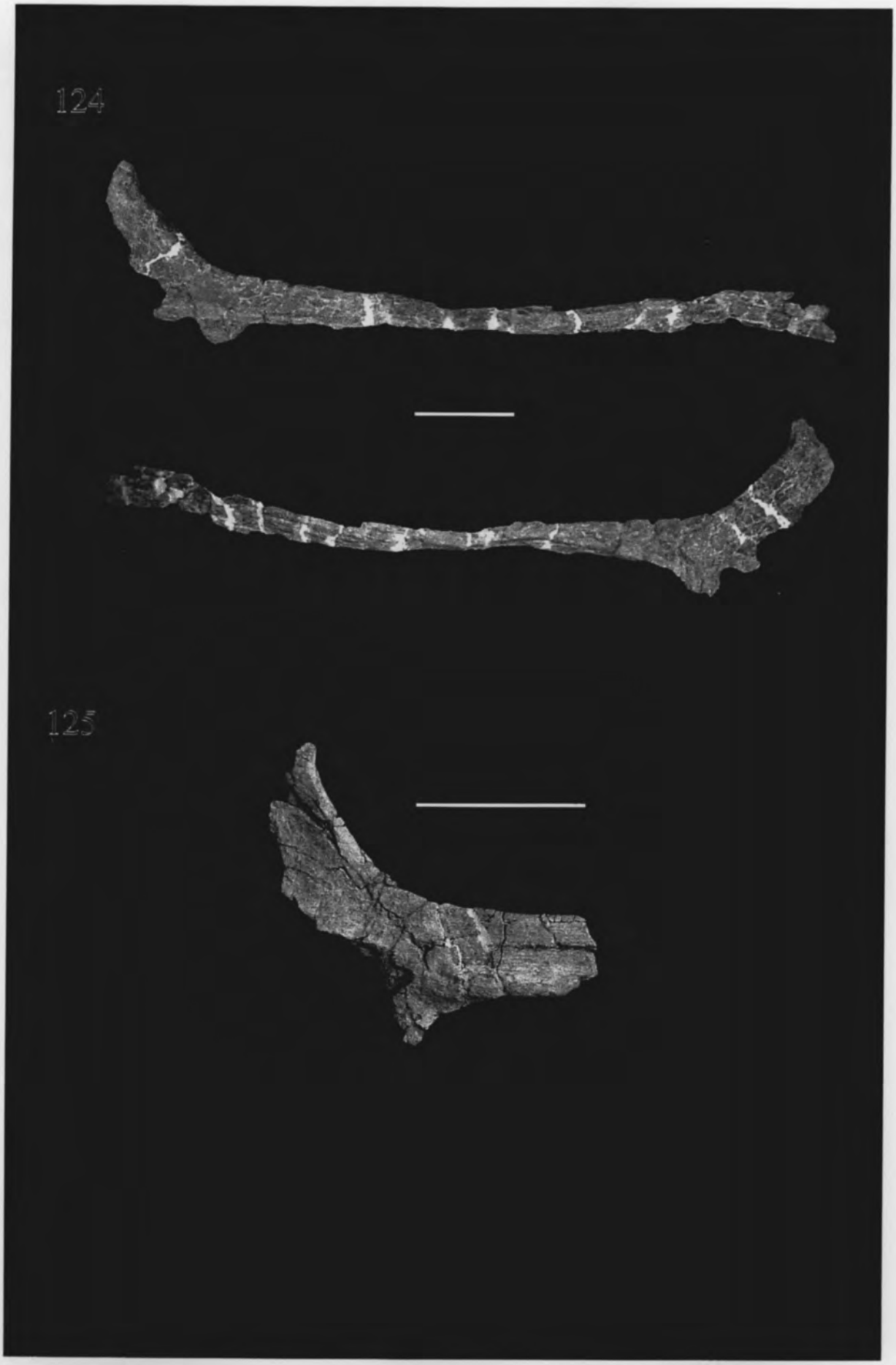

124
125

Planche 42

Figure 126. Hadrosauridae indéterminé

Fémur MDE-Fo2-01
vue antérieure ; postérieure ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 127. Hadrosauridae indéterminé

Fémur MDE-Les2-10
vue antérieure ; postérieure ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm


126
127

Planche 43

Figure 128. Hadrosauridae indéterminé

Fémur MDE-Cas2-12 ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 129. Hadrosauridae indéterminé

Fémur MDE-Cas2-15 ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 130. Hadrosauridae indéterminé

Fémur MDE-Aus-01
vue antérieure ; postérieure ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm


128
129
130

Planche 44

Figure 131. Hadrosauridae indéterminé

Tibia MDE-Fo1-139 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 132. Hadrosauridae indéterminé

Tibia MDE-Ma1-02
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm


131
132

Planche 45

Figure 133. Hadrosauridae indéterminé

Tibia MDE-Cas2-23 ; vue latérale
Echelle : 5 cm
Grossissement du foramen médian (Echelle : 3 cm)

Figure 134. Hadrosauridae indéterminé

Tibia MDE-Cas2-249 ; vue latérale
Echelle : 10 cm
Grossissement du foramen médian (Echelle : 3 cm)


133
134

Planche 46

Figure 135. Hadrosauridae indéterminé

Tibia MDE-Aus-03
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 136. Hadrosauridae indéterminé

Tibia MDE-Cas2-13 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm


135
136

Planche 47

Figure 137. Hadrosauridae indéterminé

Fibula MDE-Cas2-250 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 138. Hadrosauridae indéterminé

Fibula MDE-Aus-09 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 139. Hadrosauridae indéterminé

Fibulas MDE-Cas2-14 et MDE-Cas2-16
Echelle : 5 cm


137
138
139

Planche 48

Figure 140. Hadrosauridae indéterminé

Métatarsien MDE-Ma1-03
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

Figure 141. Hadrosauridae indéterminé

Métatarsien MDE-Aus-184
vue antérieure ; vue postérieure ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm


140
141

Planche 49

Figure 142. Hadrosauridae indéterminé

Métatarsiens MDE-Cas2-17, 18, 19
vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 5 cm

Figure 143. Hadrosauridae indéterminé

Phalanges MDE-Cas2-21, 22 ; vue dorsale
Echelle : 2 cm

Figure 144. Hadrosauridae indéterminé

Phalange unguéale MDE-Cas1-14 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

Figure 145. Hadrosauridae indéterminé

Phalange unguéale MDE-Cas1-215 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

Figure 146. Hadrosauridae indéterminé

Phalange unguéale MDE-Cas1-216 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

Figure 147. Hadrosauridae indéterminé

Phalange unguéale MDE-Aus-47 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : cm


142
143
144
145
146
147

Figure 148. ? *Pararhabdodon*

Maxillaire MDE-Ma3-16
vue latérale ; vue médiale
vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 5 cm

Figure 149. ? *Pararhabdodon*

Maxillaire MDE-Ma3-15
vue latérale ; vue médiale
vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 5 cm

Figure 150. ? *Pararhabdodon*

Carré MDE-Ma3-17
vue latérale ; vue antérieure ; vue médiale ; vue postérieure
Echelle : 5 cm

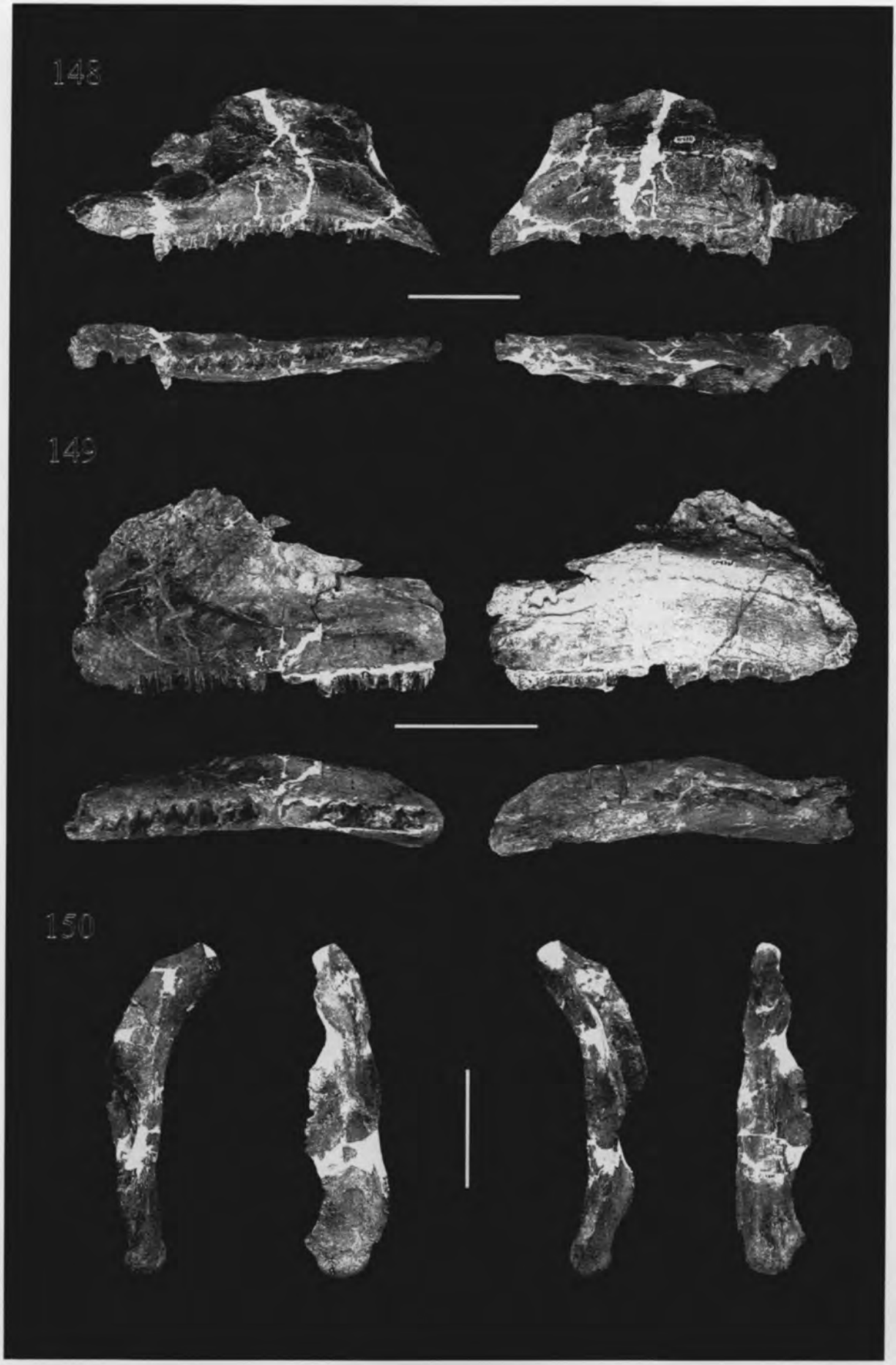

148
149
150

Planche 51

Figure 151. ? *Pararhabdodon*

Surangulaire MDE-Ma3-19
vue dorsale ; vue ventrale
vue latérale ; vue médiale
Echelle : 3 cm

Figure 152. ? *Pararhabdodon*

Dents MDE-Ma3-26 ; vue linguale ; vue labiale
Echelle : 3 cm

Figure 153. ? *Pararhabdodon*

Dent MDE-Ma3-25 ; vue linguale
Echelle : 1 cm

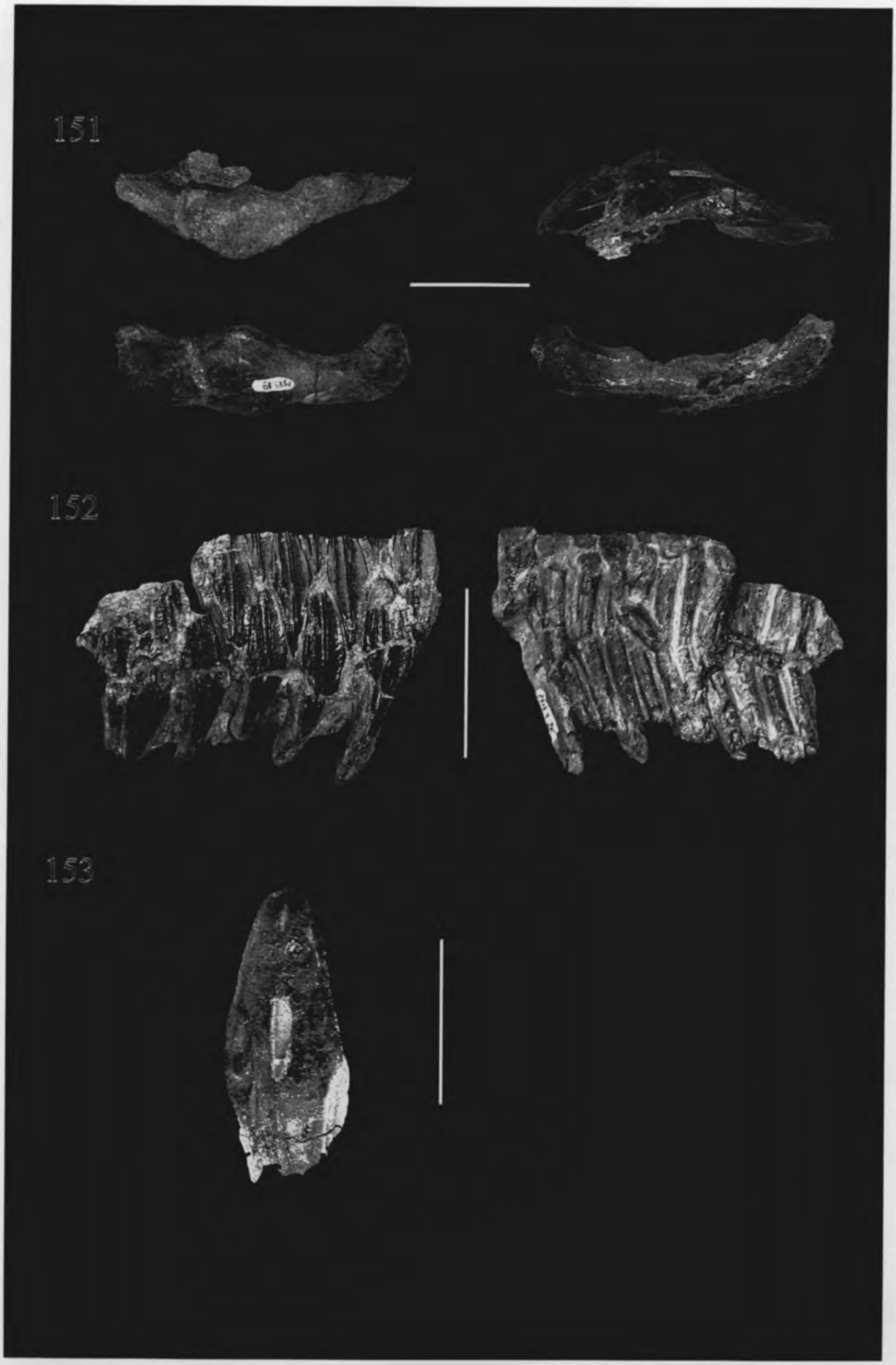

151
152
153

Planche 52

Figure 154. ? *Pararhabdodon*

Côte dorsale MDE-Ma3-02
Echelle : 5 cm

Figure 155. ? *Pararhabdodon*

Scapula MDE-Ma3-21 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm

Figure 156. ? *Pararhabdodon*

Plaque sternale MDE-Ma3-24 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 5 cm

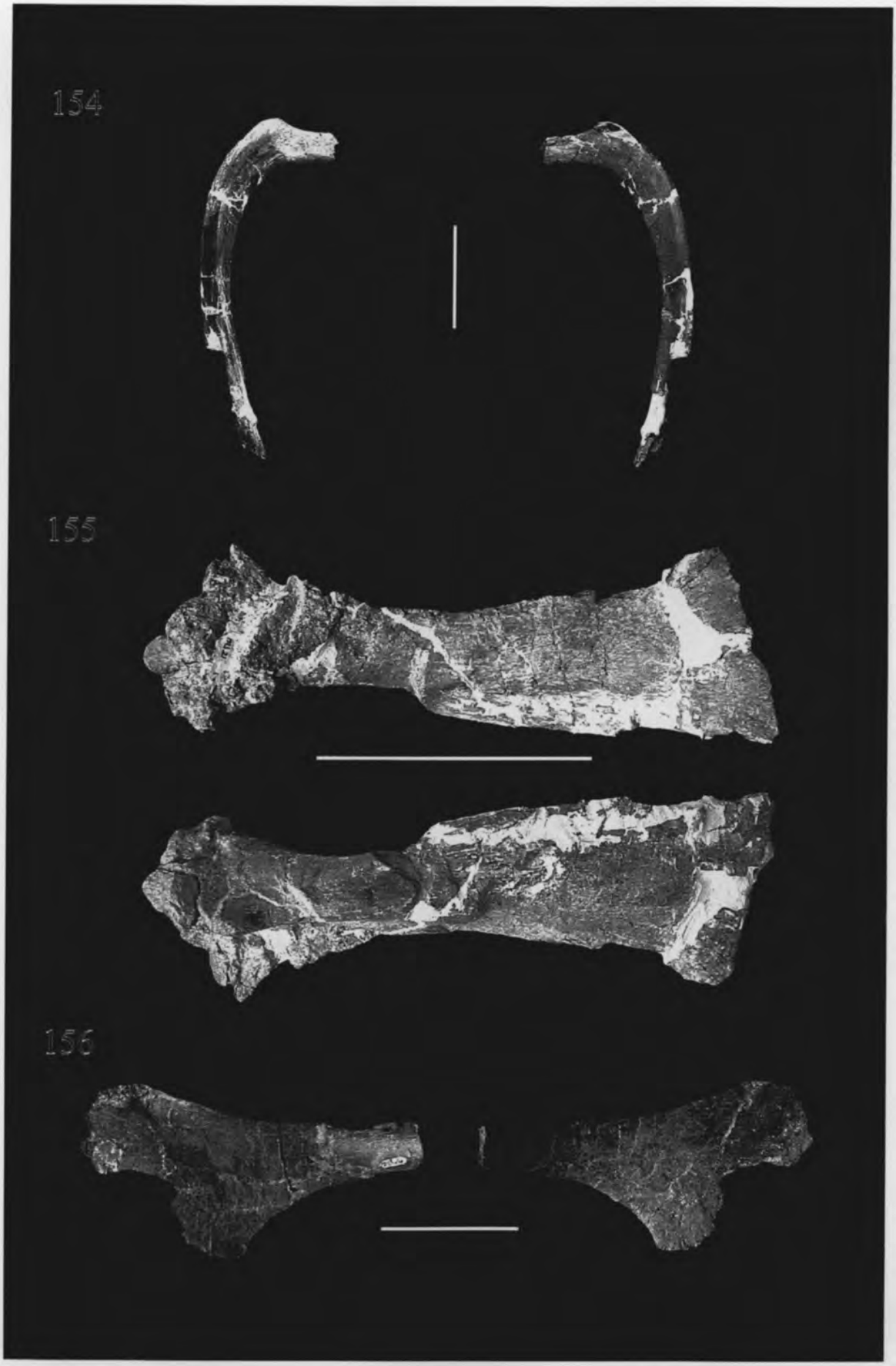

154
155
156

Figure 157. ? *Pararhabdodon*

Humérus MDE-Ma3-20 ; vue antérieure ; vue postérieure
Echelle : 10 cm

Figure 158. ? *Pararhabdodon*

Pubis MDE-Ma3-23 ; vue latérale ; vue médiale
Echelle : 10 cm


157
158

Planche 54

Figure 159. Nodosauridae indéterminé

Ostéoderme MDE-Les-69 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

Figure 160. Nodosauridae indéterminé

Ostéoderme MDE-Les-09 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

Figure 161. Nodosauridae indéterminé

Ostéoderme MDE-Les-68 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 3 cm

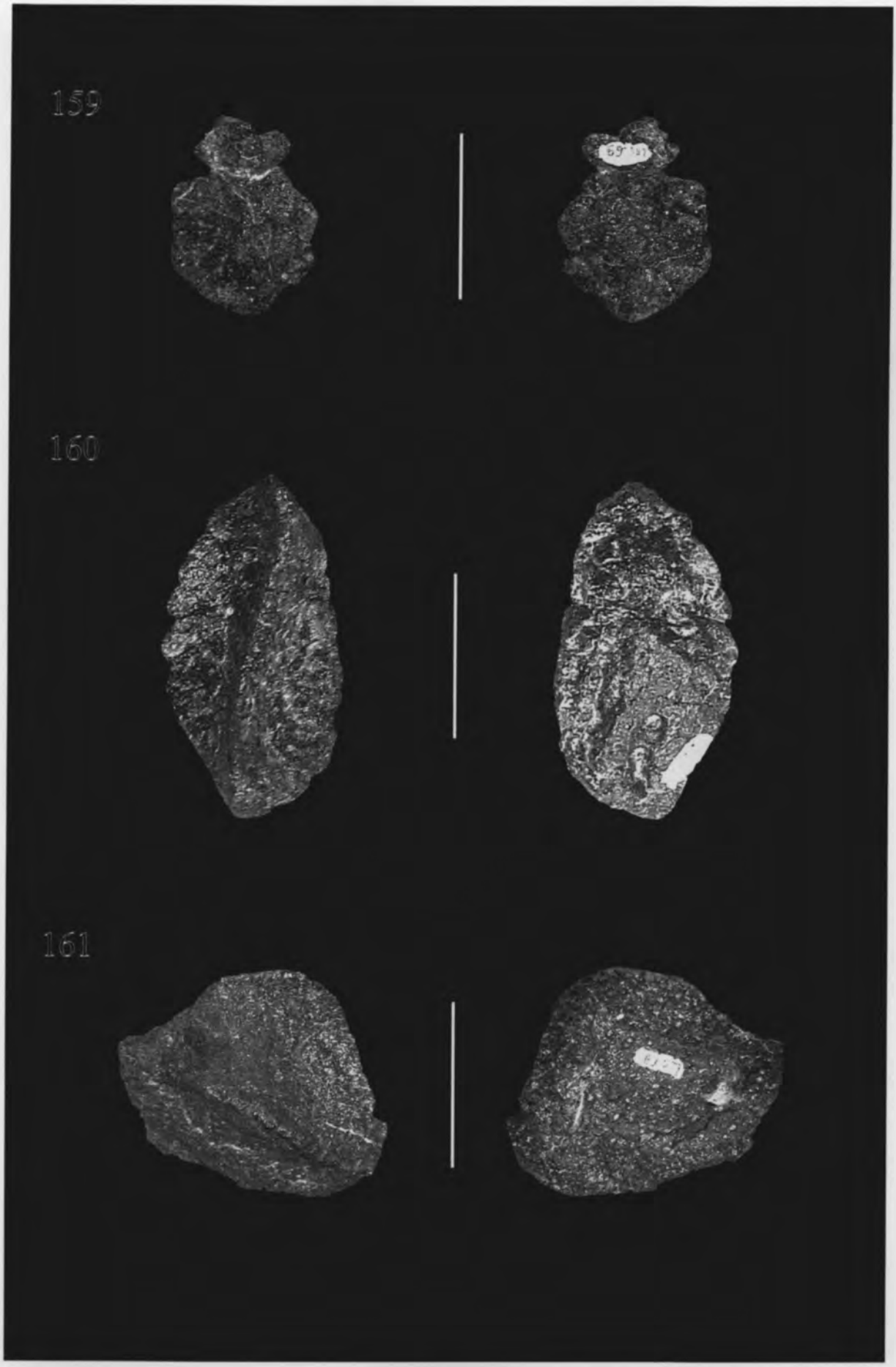

159
160
161

Planche 55

Figure 162. Azhdarchidae indéterminé

Vertèbre cervicale MDE-Me1-04 ; vue dorsale ; vue ventrale
Echelle : 10 cm


162

Figure 163. Enantiornithe indéterminé

Scapula (droite ?) MDE-Cas1-152 ; vue latérale ; vue médiale
vue ventrale
Echelle : 2 cm


163