



UNIVERSITE DE LIEGE
Faculté des Sciences
Département de Géologie
Unité de paléontologie animale

Les ichthyosaures du sud-est de la France

Mémoire présenté par
Valentin Fischer
en vue de l'obtention du grade de
Master en Sciences géologiques à finalité approfondie
Année académique 2008-2009

Sous la direction de
Dr. Pascal Godefroit (IRSNB) et Prof. Edouard Poty (ULg)

REMERCIEMENTS

Ce travail est le fruit de presque deux ans de réflexions et d'analyses auxquelles plusieurs personnes ont contribué. La première personne que je tiens à remercier ici est Pascal Godefroit, co-promoteur de ce mémoire. Nos nombreuses discussions m'ont ouvert l'esprit et m'ont forcé à réfléchir de manière plus globale, en intégrant plus de paramètres. Je tiens également à le remercier pour le soutien moral et logistique, voire vestimentaire qu'il m'a apporté tout au long de ces deux années. Il a également constamment veillé à la qualité de ce travail. Enfin, je le remercie pour m'avoir lancé dans le monde si passionnant des ichthyosaures, et des reptiles marins en général.

Myette Guiomar est également à la base de ce projet. Son « nez à fossiles » est pratiquement sans équivalent, et elle a découvert probablement plus de 90% des spécimens étudiés ici. Elle a grandement contribué à ce mémoire, notamment au niveau de la géologie régionale et locale de la Réserve géologique de Haute-Provence. Je ne peux que la remercier vivement de l'excellent accueil qu'elle m'a offert lors de mon séjour à la Réserve géologique ; malgré le maigre butin de nos fouilles, c'est une amie que j'ai trouvé là-bas.

Je suis également très heureux qu'Edouard Poty soit co-promoteur de ce travail, car je savais que son intelligence améliorerait substantiellement ce travail, bien qu'hors de ses spécialités... Et ce fut chose faite. Je souhaite également remercier conjointement mes deux promoteurs pour m'avoir laissé réaliser et développer mon sujet de mémoire sans me museler mais tout en apportant des critiques et des remarques extrêmement constructives.

Je remercie également Emmanuelle Javaux et Frédéric Boulvain pour le temps qu'ils consacreront à lire ce travail.

Je tiens aussi à remercier Nathalie Bardet (MNHN) pour la révision du sous-chapitre consacré à RGHP LA 1, et pour ses nombreux encouragements.

Annick Anceau reçoit également toute ma reconnaissance, pour sa disponibilité et ses nombreux conseils concernant principalement la forme de ce travail.

J'ai également une pensée pour l'ensemble du personnel de la Réserve géologique de Haute-Provence, de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique et de l'Université de Liège. Toutes ces personnes sont parmi les plus admirables qui soient, et reçoivent toute ma gratitude pour leur sympathie et l'aide qu'ils m'ont apportée à des degrés divers, notamment dans la préparation de certains spécimens.

Je tiens également à remercier tous les propriétaires qui m'ont permis de venir étudier, voire fouiller leurs terrains durant mon séjour à la RGHP durant le mois d'août 2008. De même, je souhaite qu'Arnaud Clément ainsi que l'équipe de Jean-Michel Mazin, qui ont préparé certains des spécimens étudiés ici, reçoivent toute ma gratitude.

Enfin, je remercie chaleureusement mes amis et ma famille qui, non contents de supporter un tel énergumène, m'ont toujours encouragé et permis, de toutes les manières que ce soit, de poursuivre le but que je m'étais fixé il y a environ 17 ans, et qui est en passe de se réaliser. Parmi eux, Marie, François, Mathieu, Simon, Robin, Bernard, Carina et Régis, je vous dédie ce travail !

TABLE DES MATIERES

Remerciements	i
Table des matières	iii
Résumé	vi
Abstract	vii
Chapitre I - Introduction	1
Chapitre II - Contexte géologique et géographique	3
II.1 Contexte géographique	3
II.2 Histoire géologique régionale	3
II.3 Sites spécifiques	6
II.3.1 Le Toarcien de la nappe de Digne et le lobe de la Robine	7
II.3.2 Le Laux-Montaux.....	10
II.3.3 Le Sisteronais.....	10
II.3.4 Prads-Haute-Bléone et Chanolles	12
Chapitre III - Généralités sur les ichthyosaures	14
III.1 Ostéologie - Morphologie	15
III.2 Ecologie	20
III.3 Phylogénie et clades importants	21
III.4 Définitions - Termes utilisés	23
Chapitre IV - Jurassique	25
IV.1 RGHP PR 1 : <i>Suevoleviathan cf. disinteger</i>	25
IV.1.1 Localisation	27
IV.1.2 Stratigraphie	27
IV.1.3 Taphonomie	29
IV.1.4 Description	30
IV.1.5 Détermination	36
IV.1.6 Discussion	41
IV.2 RGHP MA 1 : <i>Eurhinosaurus longirostris</i>	42
IV.2.1 Localisation	43
IV.2.2 Stratigraphie	43
IV.2.3 Description	44
IV.2.4 Détermination	48
IV.2.5 Discussion	49
IV.3 RGHP RO 0, RGHP RO 2, RGHP RO 9 et RGHP MA 2 : <i>Thunnosauria indet. aff. Stenopterygius</i>	50
IV.3.1 Description	51
IV.3.2 Détermination	54
IV.3.3 Discussion	54
IV.4 Discussion générale : Paléobiogéographie des ichthyosaures toarciens	55

IV.4.1 Niches écologiques occupées.....	55
IV.4.2 Paléobiogéographie.....	55
Chapitre V - Crétacé	63
V.1 RGHP LA 1 : <i>Aegirosaurus leptospondylus</i>	63
V.1.1 Localisation.....	65
V.1.2 Stratigraphie.....	65
V.1.3 Description.....	65
V.1.4 Détermination.....	69
V.1.5 Discussion.....	74
V.2 RGHP CH 1 : <i>Thunnosauria indet.</i>.....	78
V.2.1 Localisation.....	78
V.2.2 Stratigraphie.....	78
V.2.3 Description.....	80
V.2.4 Détermination.....	81
V.2.5 Discussion : Taphonomie.....	82
V.3 RGHP SI 1 et RGHP SI 2 : <i>Ophthalmosauridae indet.</i>.....	83
V.3.1 Localisation.....	83
V.3.2 Stratigraphie.....	83
V.3.3 Description.....	84
V.3.4 Détermination.....	94
V.3.5 Discussion.....	96
V.4 RGHP PR 1 : <i>Platypterygius sp.</i>	98
V.4.1 Localisation.....	100
V.4.2 Stratigraphie.....	100
V.4.3 Taphonomie.....	101
V.4.4 Description.....	103
V.4.5 Détermination.....	111
V.4.6 Discussion.....	116
V.5 Discussion générale : Diversité écologique des ichthyosaures crétacés	118
Chapitre VI – Conclusions	125
Perspectives	127
Bibliographie	128
Annexe 1 - Abréviations	142
Institutionnelles	142
Anatomiques.....	142
Annexe 2 - Inventaire des reptiles mésozoïques marins de la Réserve géologique de Haute-Provence.....	143
Préambule	143
Table de conversion	144
Vanson	144
RGHP VA 1 : Plesiosauria indet.....	144
Mélan	145
RGHP ME 1 : Ichthyosauria indet.....	145
La Robine-sur-Galabre	146

LES ICHTHYOSAURES DU SUD-EST DE LA FRANCE

Généralités.....	146
RGHP RO 0	147
RGHP RO 1 : <i>Suevoleviathan cf. disinteger</i>	148
RGHP RO 2 : Thunnosauria indet. aff. <i>Stenopterygius</i>	151
RGHP RO 3 : Ichthyosauria indet.	151
RGHP RO 4 : Vertebrata indet.	152
RGHP RO 5 : Vertebrata indet.	153
RGHP RO 6 : Vertebrata indet.	153
RGHP RO 7 : Vertebrata indet. aff. Sauropterygia.....	154
RGHP RO 8 : Ichthyosauria indet.	155
RGHP RO 9 : Thunnosauria indet. aff. <i>Stenopterygius</i>	156
Marcoux	156
RGHP MA 1 : <i>Eurhinosaurus longirostris</i>	156
RGHP MA 2 : Thunnosauria indet. aff. <i>Stenopterygius</i>	157
RGHP MA 3 : Ichthyosauria indet.	158
Digne-les-Bains	160
RGHP DI 1 : Ichthyosauria indet.....	160
RGHP DI 2 : Vertebrata indet.....	162
Entrages	162
RGHP EN 1 : Ichthyosauria indet. & Crocodilia indet.....	162
Le Laux-Montaux	163
RGHP LA 1 : <i>Aegirosaurus leptospondylus</i>	163
Chanolle	164
RGHP CH 1 : Thunnosauria indet.....	164
Sisteron	165
RGHP SI 1 : Ophthalmosauridae indet.....	165
RGHP SI 2 : Ophthalmosauridae indet.....	165
RGHP SI 3 : Ichthyosauria indet.	166
Prads	167
RGHP PR 1 : <i>Platypterygius</i> sp.....	167
Annexe 3 : Production scientifique	169
EAVP Brussels février 2009	169
SVP/SVPCA Bristol septembre 2009.....	170
Annexe 4 : Méthodes de préparation	171

RESUME

L'examen de la collection d'ichthyosaures de la Réserve géologique de Haute-Provence (RGHP, sud-est de la France) apporte de nouvelles informations sur l'écologie et la diversité des ichthyosaures jurassiques et crétacés. Les spécimens de cette collection proviennent tous de la Fosse vocontienne, un bassin mésozoïque profond situé à la bordure nord-est de l'océan Téthys, faisant de cette région la zone européenne la plus méridionale où des ichthyosaures identifiables ont été découverts, notamment durant le Toarcien. Or, les faunes retrouvées dans ce bassin sont sensiblement identiques aux autres assemblages européens. En particulier, le genre toarcien *Suevoleviathan* est découvert pour la première fois hors des bassins allemands, et remet en question l'endémisme générique des ichthyosaures toarciens européens. Il a été retrouvé avec *Eurhinosaurus longirostris* et plusieurs Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*. L'endémisme des ichthyosaures toarciens n'est en fait qu'apparent et résulte très probablement d'un biais de préservation.

En plus d'appartenir à une zone géographique clairement éloignée des localités typiques à ichthyosaures, la position stratigraphique des spécimens de la RGHP est également intéressante, notamment durant le Crétacé : le premier ichthyosaure identifiable appartenant sans ambiguïté au Valanginien est décrit dans ce mémoire. Il a pu être rattaché à l'espèce *Aegirosaurus leptospondylus*, retrouvée jusqu'alors uniquement dans les calcaires lithographiques tithoniens de Bavière (Bardet & Fernández, 2000). Trois spécimens albiens sont également décrits. L'un d'eux est rattachable au genre cosmopolite *Platypterygius*, tandis les deux autres appartiennent à un nouveau taxon aux dents petites et pointues. Ceci suggère que ce nouveau taxon marque la colonisation d'une nouvelle niche écologique durant l'Albien. Ceci a deux implications directes : premièrement, le bassin vocontien peut maintenant être considéré comme une des meilleures localités à ichthyosaures crétacés au monde au terme de diversité écologique. Deuxièmement, la vague d'extinction de la limite Jurassique-Crétacé semble avoir eu un effet limité sur les ichthyosaures post-liasiques car leur diversité reste sensiblement constante durant cet intervalle et semble se maintenir durant le Crétacé inférieur. Au contraire, l'extinction de la limite Cénomaniens-Turonien est bien plus importante que la vision reflétée dans la littérature qui la voyait comme une simple mise à mort d'un groupe à l'agonie, déclinant depuis le Jurassique moyen.

ABSTRACT

The examination of the ichthyosaur collections housed at the “Réserve géologique de Haute-Provence” (RGHP, High-Provence Alps, South-East France) brings new data on the ecology and diversity of Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs. The specimens of this collection all come from the Vocontian Trough, a deep Mesozoic basin lying at the North-western border of Tethys, making this area the southernmost European locality where diagnostic ichthyosaurs have been found. However, faunal assemblages found in the Vocontian Basin are identical to other European assemblages, especially during Toarcian (Lower Jurassic). Of particular interest is the presence of the Toarcian genus *Suevoleviathan*, recorded for the first time outside of the German basins. Every Toarcian ichthyosaur genus is now found in at least two European basins, seriously questioning Toarcian ichthyosaur endemism, at least at the genus level. This specimen has been found along with *Eurhinosaurus longirostris* and several Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*. It is shown that the Toarcian ichthyosaur “endemism” is most probably an effect of preservational biases.

Aside from their geographic remoteness compared to the typical ichthyosaur localities, the stratigraphic position of the RGHP specimens is also particularly interesting, especially during the Cretaceous: the first diagnostic ichthyosaur clearly belonging to Valanginian strata is described here. This specimen turned out to be assignable to *Aegirosaurus leptospondylus*, a species previously known only from the Tithonian lithographic limestones of Bavaria (Bardet & Fernández, 2000). Three Albian specimens are also described. One of them is referable to the cosmopolitan genus *Platypterygius*, while the two others belong to a new taxon, with tiny pointed teeth. This suggests that new taxon marks the colonization of a new ecological niche during the Albian. This has two major implications: firstly the Vocontian basin can now be regarded as one of the best Cretaceous ichthyosaur-bearing localities of the world in terms of ecologic diversity. Secondly, the effect of the Jurassic-Cretaceous boundary extinction (JCB) on post-liassic ichthyosaurs is weak: their diversity remains nearly constant during JCB and up to the Albian. On the contrary the Cenomanian-Turonian boundary extinction seemed to be far more severe than the simple “knock on the head” of a group on the decline since the Middle Jurassic, as seen in the literature.

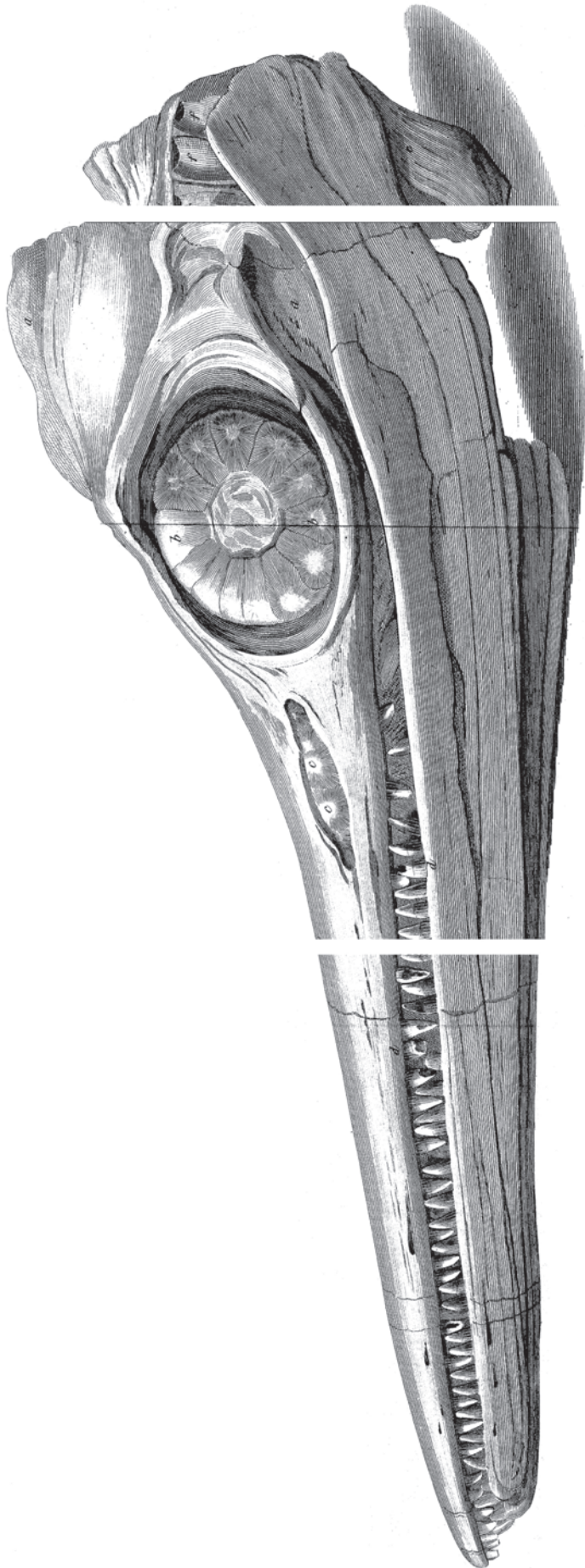


Figure 1 : Première illustration d'un crâne d'ichthyosaure (*Temnodontosaurus platyodon*, BMNH R1158) par Home (1814). Ce crâne a été collecté dans le sud de l'Angleterre par Mary Anning et son frère aux âges respectifs de 11 et 13 ans (McGowan, 1991 ; McGowan & Motani, 2003) et mesure plus d'un mètre.

CHAPITRE I - INTRODUCTION

Les ichthyosaures sont des reptiles marins mésozoïques. Ils sont parmi les premiers animaux fossiles à avoir été découverts et reconnus comme tels. Leur morphologie si particulière a grandement influencé l'imaginaire populaire du 19^e siècle, prouvant, à l'époque, l'existence d'animaux complexes antédiluviens (Taylor, 1997). Leur importance n'a fait que croître après l'émergence et la popularisation de la théorie darwinienne de l'évolution, illustrant la puissance de l'adaptation (*ibid.*). Cependant, ce groupe et les autres reptiles marins en général allaient tomber en désuétude, face à un autre groupe fossile tout aussi fascinant, les dinosaures. Hormis quelques contributions majeures de Sollas (1916) et von Huene (*int. al.* 1922, 1926, 1931), les ichthyosaures resteront un sujet marginal de la recherche paléontologique jusqu'au milieu des années 1970. Christopher McGowan va alors véritablement dépoussiérer toute la recherche sur ce groupe et lui appliquer les idées et méthodes modernes de la paléontologie. Depuis, de nombreux auteurs se sont succédé et ont apporté de nombreuses données sur le mode de vie et l'ostéologie des ichthyosaures. Un résumé de la connaissance actuelle du groupe est repris dans le chapitre III.

Malgré ces nombreuses contributions, la majorité du matériel étudié depuis Home (1814) est concentré dans certaines zones géographiques (le Nevada, le sud de l'Angleterre, le sud de l'Allemagne, l'ouest de la Russie et la Chine) et certaines périodes géologiques (principalement le Carnien, le Sinémurien, le Toarcien et le Jurassique supérieur). Dans ce contexte, le matériel étudié ici est d'intérêt crucial car il provient du sud-est de la France, et contient des spécimens s'étalant du Sinémurien à l'Albien. Ce matériel comble donc à la fois plusieurs lacunes géographiques et stratigraphiques dans l'enregistrement fossile des ichthyosaures, avec de très intéressantes implications à la clé en terme de paléobiogéographie et de paléobiodiversité.

Bien que l'entièreté du matériel étudié dans ce travail provienne des collections de la Réserve géologique de Haute-Provence (RGHP) de Digne-les-Bains, tous les spécimens n'ont pas été découverts dans le territoire restreint de celle-ci, mais tous proviennent de la région du sud-est de la France, dans le département des Alpes de Haute-Provence, entre Gap et les gorges du Verdon, justifiant le titre de ce travail.

Ce travail avait pour but, au départ, de réaliser une étude paléontologique de cinq spécimens. Il avait été proposé par Myette Guiomar (directrice de la RGHP à l'époque) à Pascal Godefroit, et qui en firent, en collaboration avec Edouard Poty, mon sujet de mémoire. C'est finalement tous les reptiles marins mésozoïques entreposés à la RGHP qui ont été inventoriés, décrits et déterminés dans ce travail, avec une attention particulière aux Ichthyosauria. A l'exception d'un petit travail de fin d'étude

traitant de deux spécimens (Andréani, 2002), ce matériel n'a jamais été étudié, et de nombreuses orientations étaient envisageables ; le choix d'approfondir certains volets comme la paléobiogéographique ou la paléobiodiversité s'est opéré en cours de travail, en fonction des implications de chaque spécimen.

Le but de ce mémoire est donc d'apporter les résultats de l'étude des ichthyosaures du Bassin vocontien au contexte européen, voire mondial des ichthyosaures, et ce à différentes périodes géologiques, à savoir le Toarcien, le Valanginien et l'Albien. Pour ce faire, les spécimens ont été décrits et identifiés. Cette identification a pu être poussée jusqu'à l'espèce pour les spécimens les plus complets, repris dans le corps du texte. Ce travail a été couplé à un examen exhaustif de littérature, afin de comparer la morphologie et les assemblages de spécimens du Bassin vocontien aux autres localités à ichthyosaures plus ou moins connues.

L'histoire géologique régionale est décrite dans le chapitre II, ainsi que le contexte géologique local des sites où ont été trouvés les ichthyosaures étudiés ici. Le chapitre III donne un aperçu global de l'état actuel des connaissances sur le groupe et présente la phylogénie générale adoptée dans ce travail. Plusieurs termes anatomiques y sont également définis. Le chapitre IV est consacré à l'étude des spécimens jurassiques les plus intéressants. Le chapitre V reprend l'étude des spécimens crétacés. Chacun de ces deux derniers chapitres se termine par une discussion générale impliquant la plupart des spécimens étudiés dans le chapitre. L'annexe 1 regroupe les abréviations institutionnelles et anatomiques utilisées. L'inventaire exhaustif et l'essai de détermination de tous les reptiles marins mésozoïques entreposé à la Réserve Géologique de Haute-Provence est disponible dans l'annexe 2. L'annexe 3 reprend les abstracts de conférences publiés ou soumis depuis le début de ce travail. Enfin, les techniques de préparation utilisées sont décrites dans l'annexe 4.

CHAPITRE II - CONTEXTE GEOLOGIQUE ET GEOGRAPHIQUE

II.1 CONTEXTE GEOGRAPHIQUE

La réserve géologique de Haute-Provence regroupe le territoire de plusieurs communes des départements des Alpes de Haute-Provence et du Var, dans le sud-est de la France, entre Gap et les gorges du Verdon. C'est un organisme de protection du patrimoine naturel et historique, étant à la fois une Réserve Naturelle Nationale, un European Geopark et un Territoire Unesco (Guiomar, comm. pers.). Le siège central de cet organisme se situe dans la ville de Digne-les-Bains, dans le département des Alpes de Haute-Provence.

II.2 HISTOIRE GEOLOGIQUE REGIONALE

La géologie de la région de Digne-les-Bains est complexe car elle résulte de la superposition des effets de l'orogénèse alpine sur les lithologies d'un bassin mésozoïque découpé par une intense tectonique de blocs. Retracer l'histoire géologique jusque dans les détails n'est pas le but de ce travail, mais il est important d'avoir une bonne idée de l'évolution du bassin au cours du temps car cela influe directement sur les types de dépôts et les paléoenvironnements. De même, pour éviter de mauvaises interprétations paléogéographiques, il est tout aussi important de connaître l'histoire alpine de cette région, car cette orogénèse a mis en contact des zones qui étaient parfois très distantes à l'époque du bassin mésozoïque (la différence des épaisseurs des séries liasiques mises en contact peut monter jusqu'à un facteur de 5, Brindisi *et al.*, 1994). Le lecteur voulant approfondir la sédimentologie et la géologie structurale du bassin dauphinois est renvoyé aux travaux de Gidon & Pairis (1992), de Graciansky *et al.* (1993, 1999), Bréhéret (1997), Gidon (1997), Wilpshaar *et al.* (1997), Erbacher *et al.* (1998), Kennedy *et al.* (2000), Floquet *et al.* (2003, 2007), Herrle *et al.* (2003a, b), Fournier *et al.* (2008) et Robaszinsky *et al.* (2008).

Les plus anciens dépôts de la région, qui constituent le socle cristallin, datent du Silésien et affleurent très peu, vu l'importance des séries méso-cénozoïques. L'histoire du Bassin vocontien commence au Trias par l'existence d'une vaste plateforme (de Graciansky *et al.*, 1993) à sédimentation mixte (grès puis carbonates) au Trias inférieur à moyen passant à des faciès nettement évaporitiques au Norien avec de larges séries de gypse et d'argilites dolomitiques (Gidon, 1997).

Dès le Lias, cette plateforme va se disloquer sous l'effet d'un rifting intense qui va perdurer jusqu'à l'Aptien (de Graciansky *et al.*, 1993 ; Wilpshaar *et al.*, 1997). Ce

rifting est dû à l'évolution de la Pangée-est qui se morcelle de plus en plus (Golonka, 2007) et crée de nombreux bassins, tels que le bassin dauphinois, languedocien et provençal (Danelian *et al.*, 2007) dans un large « bras » océanique en formation appelé l'océan Liguro-Piémontais, dont l'océanisation ne sera atteinte qu'au Callovien (Floquet *et al.*, 2003). Cette phase d'ouverture par rifting n'est évidemment pas continue ; il en résulte des séquences tectono-eustatiques de deuxième ordre, classiques de l'ouverture de bassins océaniques : les phases de rifting sont associées à des régressions, directement suivies de phases de subsidence rapide, créant des transgressions (de Graciansky *et al.*, 1993). La plateforme initiale va donc devenir un large bassin subsident très accidenté par une intense tectonique de blocs (de Graciansky *et al.*, 1993 ; Floquet *et al.*, 2003). Ce bassin porte le nom de Bassin dauphinois. Il est subdivisé par des failles en deux grandes entités: la plateforme carbonatée du Vercors au nord et à l'ouest, peu profonde et le Bassin vocontien au sud, largement subsident (Wilpshaar *et al.*, 1997). Le Bassin vocontien est séparé du sous-bassin provençal, au sud, par le haut topographique du Moyen Verdon (Léonide *et al.*, 2007). C'est l'entité du Bassin vocontien qui va nous intéresser pour la suite de ce travail car l'entièreté des spécimens étudiés provient de sédiments marneux ou calcarodétritiques de ce bassin. La configuration en blocs tectoniques basculés du Bassin vocontien favorise grandement les variations latérales d'épaisseurs et de faciès, car les différents blocs, ayant des altitudes relatives différentes seront plus ou moins affectés par les variations eustatiques. Notons que cette configuration est présente dans toutes les directions : il existe plusieurs grabens et horsts selon une coupe nord-sud mais aussi un large demi-graben selon une coupe ouest-est, la partie est étant la plus profonde.

La subsidence est maximale durant le Jurassique moyen à supérieur. C'est durant l'Oxfordien que se déposent les fameuses marnes foncées appelées « Terres Noires », bien connues dans le sud-est de la France ainsi que de toutes les Alpes (de Graciansky *et al.*, 1999).

Le Bassin vocontien est alors un bassin profond, hémipélagique, dont les dépôts sont dominés par les marnes. La monotonie de ces marnes est régulièrement interrompue par de nombreux épisodes de black shales, principalement durant le Crétacé « moyen » (sensu Bréhéret, 1997, c'est-à-dire de l'Aptien au Turonien inclus). Ces phases anoxiques résultent de perturbations climatiques et océanographiques globales (les fameux Ocean Anoxic Events, OAEs) ou régionales (Herrle *et al.*, 2003a, b ; Friedrich *et al.*, 2003 ; Heimhoffer *et al.*, 2006).

Cependant, dès le Crétacé inférieur, la subsidence diminue et des faciès plus terrigènes font parfois leur apparition dans le Bassin vocontien, avec une rétrogradation des faciès peu profonds, notamment au Valanginien (David, 1980). Une tectonique compressive s'est mise en place, probablement liée à l'ouverture de l'Atlantique (Wilpshaar *et al.*, 1997). A cette époque, plusieurs volcans actifs de la

marge active nord-téthysienne déposent des cendres dans le Bassin vocontien (Fesneau *et al.*, 2009). Le bassin est alors en voie de remplissage. C'est ensuite l'orogénèse alpine qui prend le relais et la partie centre-ouest du bassin entre alors en surrection au Paléogène. Aux environs immédiats de Digne-les-Bains, les dépôts crétacés et jurassiques du Bassin vocontien sont alors intensément érodés, souvent jusqu'aux Terres Noires (Gidon, 1997). De larges formations de molasses vont se déposer aux abords de ce haut topographique dans ce qui reste du Bassin vocontien, notamment à l'ouest dans le bassin tertiaire de Valensole pendant l'Oligocène. Les contraintes se font de plus en plus intenses et un large système d'écailles charriantes (comme l'écaille du Valvatoire et le lobe de la Robine dans une moindre mesure) de petite taille commence à se mettre en place aux abords du Bassin vocontien au Miocène inférieur.

Au Miocène moyen, la phase ultime des déformations alpines crée une large nappe de charriage appelée Nappe de Digne et c'est toute la partie ouest de ce qui reste du Bassin vocontien qui charrie sur les écailles précédemment formées et sur le bassin molassique de Valensole, toujours en cours de sédimentation terrigène (Gidon & Pairis, 1992). Ce charriage, dont l'origine est une faille dans le socle, a été facilité par l'histoire géologique régionale: 1) la présence d'une large faille à l'origine de la forme en demi-graben du Bassin vocontien durant le Jurassique, 2) les séries évaporitiques du Trias, qui ont constitué une semelle favorable au glissement, et 3) l'épaisseur réduite de Lias dans la même zone, permettant à la faille de s'y propager facilement (Gidon & Pairis, 1992 ; Gidon 1997). Le charriage a donc mis en contact des zones très éloignées initialement, bien qu'appartenant à la même unité géologique, le Bassin vocontien. La majeure partie de la Réserve géologique se trouve donc dans la fold-and-thrust belt des Alpes (voir figure 2), où seules la couverture sédimentaire est plissée et faillée.

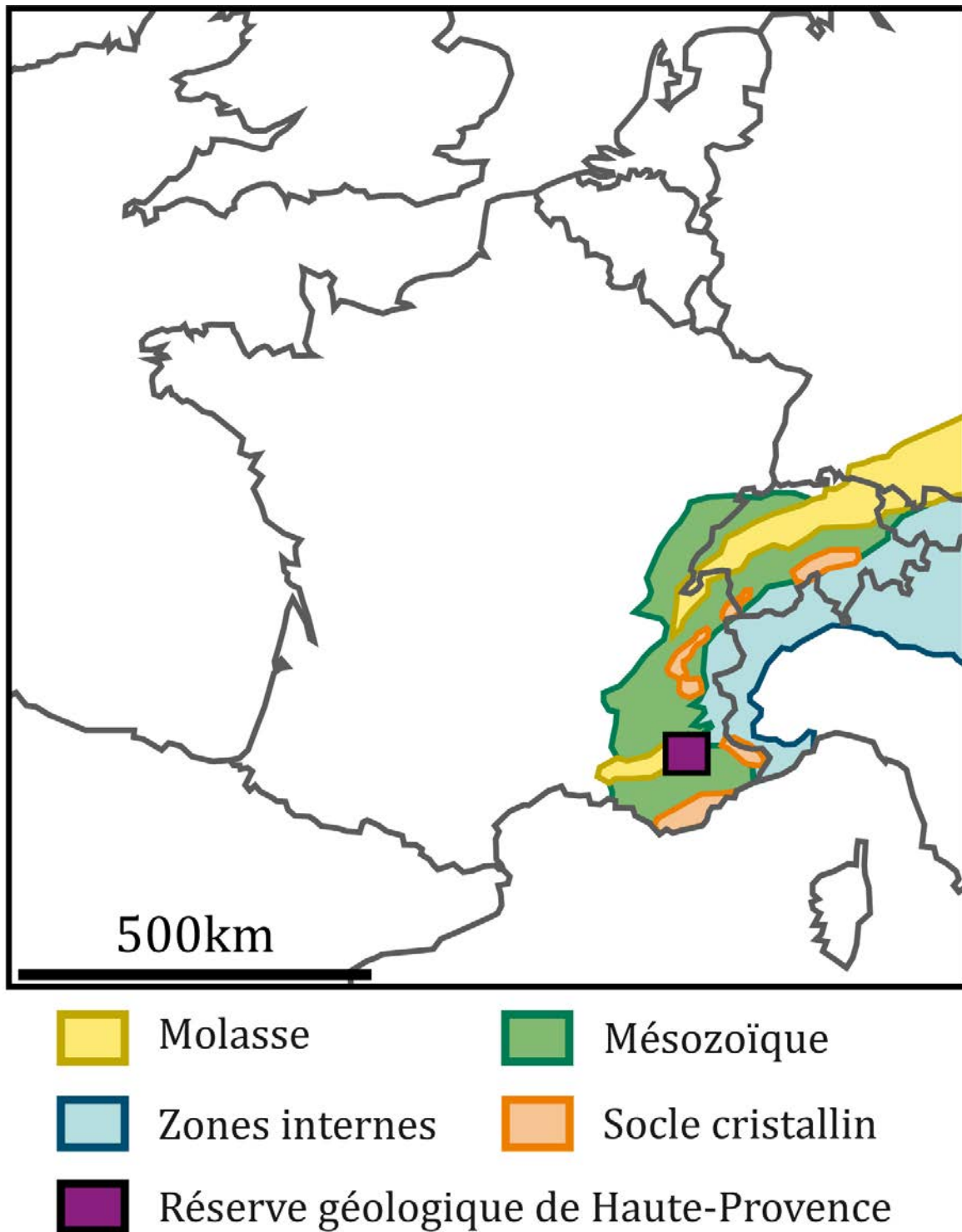


Figure 2 : Position géographique et géologique de la réserve géologique de Haute-Provence. La réserve se situe dans la fold-and-thrust belt des Alpes, comprenant les formations mésozoïques et cénozoïques plissées et faillées, avec de nombreux charriages. D'après Rogers, 1993 in Liégeois, 2009.

II.3 SITES SPECIFIQUES

Afin d'alléger les sous-chapitres consacrés aux différents spécimens, les contextes géologiques locaux sont rapidement présentés ici. La figure 3 ci-dessous

présente une carte géologique générale de la Nappe de Digne ainsi que la position de plusieurs spécimens étudiés dans ce travail. La description de certaines zones (Le Laux-Montaux, Prads) est réduite car il n'existe aucune mention des séries sédimentaires de ces zones dans la littérature. De plus, les travaux de terrain effectués durant le mois d'août 2008 se sont principalement axés sur la géologie du lobe de la Robine. Pour les zones susmentionnées où l'analyse géologique est maigre, ce sous-chapitre est à regarder comme une cartothèque.

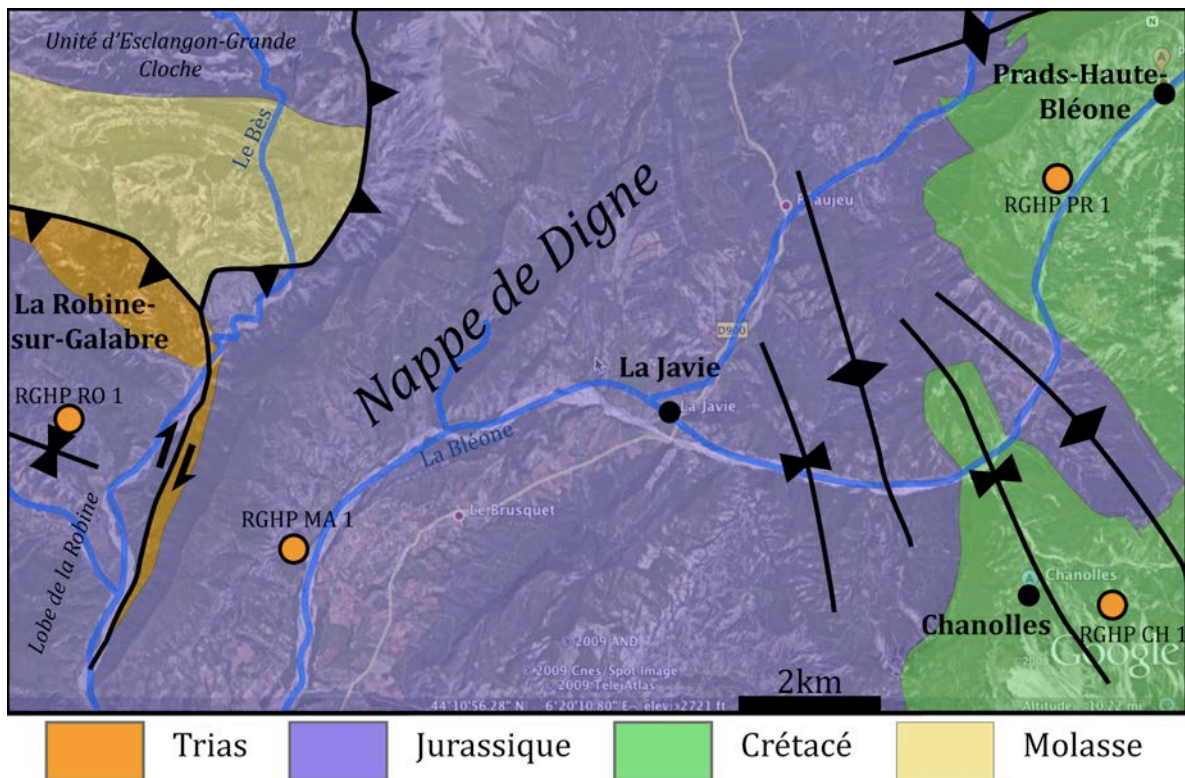


Figure 3 : Carte géologique et structurale générale d'une partie de la nappe de Digne entre Digne-les-Bains et Prads-Haute-Bléone. Les unités tectoniques sont indiquées en italique. Créé d'après la carte géologique La Javie (Haccard *et al.*, 1989) format raster. Fond topographique tiré de Google Earth.

II.3.1 Le Toarcien de la nappe de Digne et le lobe de la Robine

La zone située au nord de la ville de Digne-les-Bains, d'où proviennent de nombreux spécimens d'ichthyosaures toarciens, représente un même bloc tectonique à la sédimentation complexe (Floquet *et al.*, 2003). Entre le Pliensbachien terminal (appelé dans le sud de la France le Domérien supérieur) et l'Aalénien, quatre formations sont reconnaissables sur le terrain : les Calcaires boudinés (CB), sur lesquels reposent les Marnes noires inférieures (MNI), elles-mêmes recouvertes par les Calcaires roux noduleux (CRN). Une épaisse série de marnes, les marnes noires supérieures (MNS) viennent terminer la série (voir figure 5). L'épaisseur de ces formations est variable, et certaines forment de biseaux comme les MNI, indiquant que le bloc tectonique qui les supportait a basculé durant la sédimentation (*ibid.*) Les études stratigraphiques récentes (*ibid.*) ont montré que chacune de ces formations

étaient séparées par des lacunes de plusieurs millions d'années, et que l'intervalle enregistré ne représente en fait que 10% de tout le Toarcien (*ibid.*), comme présenté dans la tableau 1. Les marnes de la région sont sculptées par les pluies et les glissements de terrain, prenant alors une morphologie de « bad lands » appelée « roubines » ou « robines » dans la région (Guiomar, comm. pers.).

L'histoire alpine de cette région est également compliquée. A l'avant de la Nappe de Digne qui chevauche en partie les conglomérats de Valensole, deux structures connexes sont reconnues : le lobe de la Robine, où le Lias est très profond et son opposé, la fenêtre de Barles au nord, où le Trias et le socle cristallin affleurent (Fournier *et al.*, 2008). Cette structure particulière a été formée durant les dernières phases de plissements, principalement à la fin du Pliocène (Gidon & Pairis, 1992 ; Fournier *et al.*, 2008). Elle résulte de l'ondulation nord-sud du front de la Nappe de Digne, qui vient en partie buter contre des structures complexes dans l'autochtone. Cette phase est également responsable de la faille du Bès, qui sépare presque entièrement le lobe de la Robine du reste de la Nappe de Digne (*ibid.*), figure 4 ci-dessous.

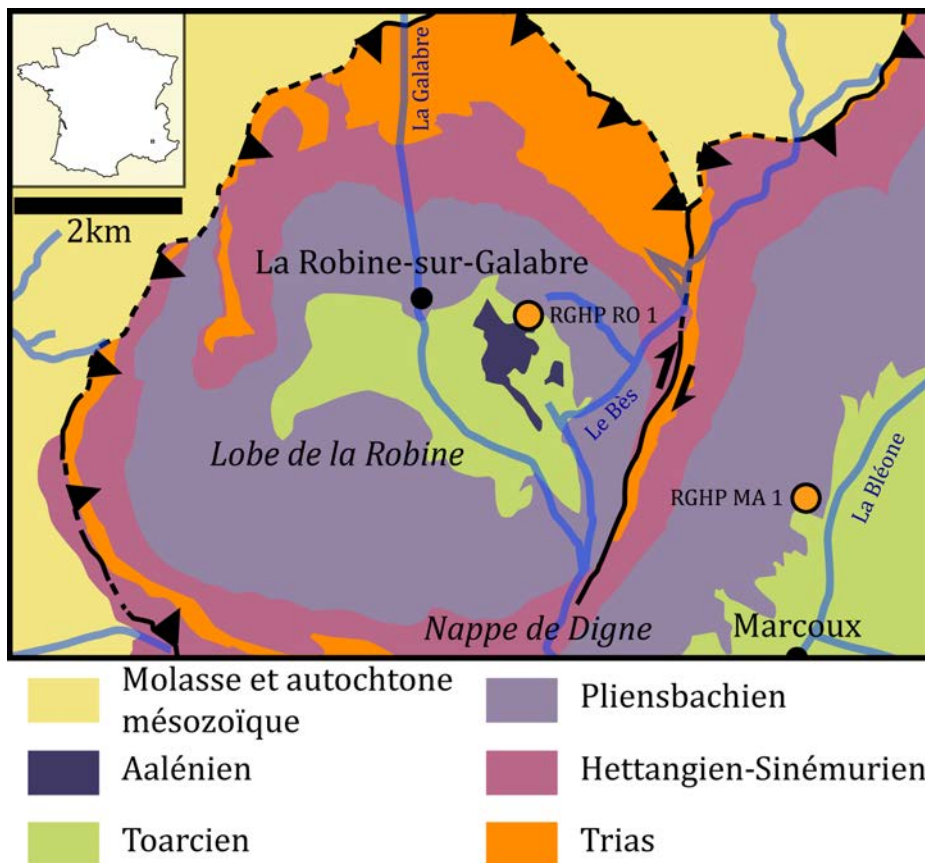


Figure 4 : Géologie simplifiée du lobe de la Robine et d'une partie de la Nappe de Digne, où ont été découverts la plupart des spécimens toarciens étudiés dans ce travail. Les unités tectoniques sont en italique. Le trait (plein ou pointillé) indique le degré de certitude de la présence des structures. D'après Haccard *et al.*, 1989.

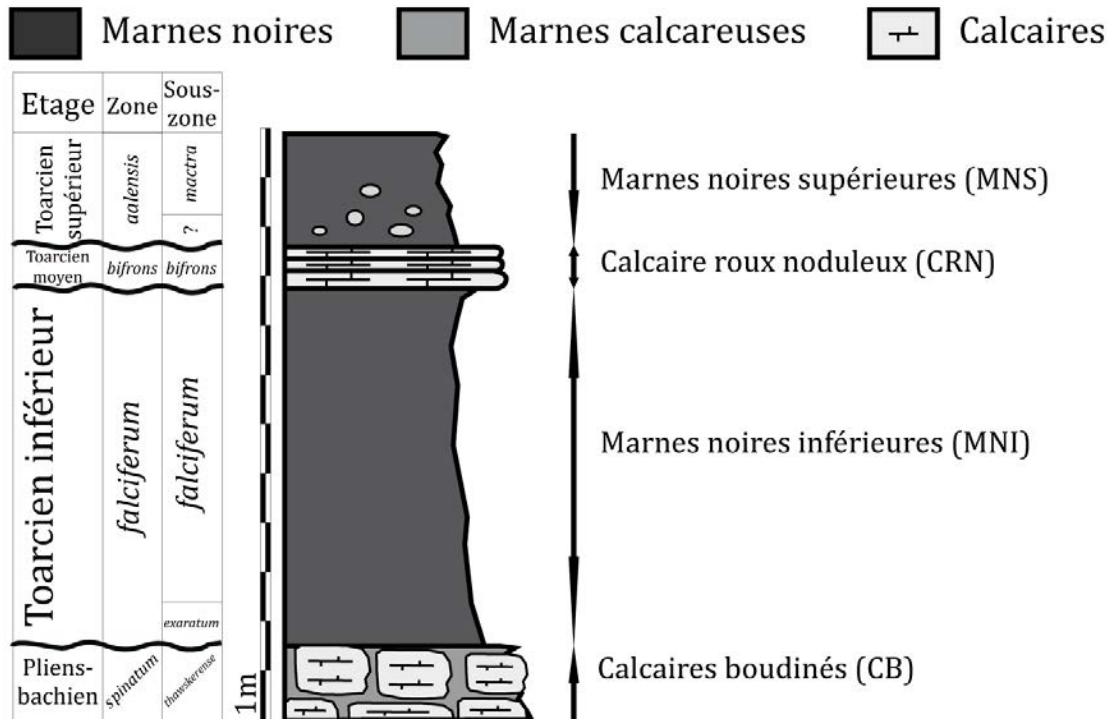


Figure 5 : Stratigraphie-type de la région de Digne-les-Bains - La Robine-sur-Galabre - Marcoux. Les lacunes de sédimentation sont représentées par les traits ondulés dans la stratigraphie. Réalisé d’après Floquet *et al.*, 2003 et les observations de terrain .

Etages	Sous-étages	Zones	Sous-zones	Horizons	Formations
Toarcien	Supérieur	<i>aalensis</i>	<i>maetra</i>	<i>maetra</i>	MNS
			<i>tectiforme</i>	<i>tectiforme</i>	
		<i>pseudoradiosa</i>	<i>pseudoradiosa</i>	<i>pseudoradiosa</i>	
			<i>levesquei</i>	<i>levesquei</i>	
		<i>dispansum</i>	<i>grunei</i>	<i>grunei</i>	
			<i>insigne</i>	<i>insigne</i>	
		<i>Bbonarelli</i>	<i>fallaciosum</i>	<i>fallaciosum</i>	
			<i>fascigerum</i>	<i>fascigerum</i>	
			<i>thouarense</i>	<i>thouarense</i>	
			<i>bingmanni</i>	<i>bingmanni</i>	
	Moyen	<i>bifrons</i>	<i>bifrons</i>	<i>semipolitum</i>	CRN
				<i>bifrons</i>	
				<i>apertum</i>	
	Inférieur	<i>falciferum</i>	<i>falciferum</i>	<i>lusitanicum</i>	
<i>sublevisoni</i>					
<i>tethysi</i>					
<i>sublevisoni</i>					
Pliensbachien (Domérien)	Supérieur	<i>spinatum</i>	<i>douvillei</i>	MNI	
			<i>falciferum</i>		
			<i>strangewaysi</i>		
Inférieur	<i>tenuicostatum</i>	<i>tenuicostatum</i>	<i>elegantulum</i>		
			<i>semicelatum</i>		
			<i>paltus</i>		
Pliensbachien (Domérien)	Supérieur	<i>spinatum</i>	<i>hawskerense</i>	CB	
			<i>hawskerense</i>		

Tableau 1 : Stratigraphie des formations de la région au nord de Digne-Les-Bains (en vert). La taille de chacune de ces subdivisions temporelles n’est pas proportionnelle à leur durée. CB : calcaires boudinés, MNI : marnes noires inférieures, CRN : calcaires roux noduleux et MNS : marnes noires supérieures. D’après Floquet *et al.*, 2003.

II.3.2 Le Laux-Montaux

La région de Le Laux-Montaux se situe dans l'autochtone vis-à-vis de la Nappe de Digne, à environ 60km au nord-ouest de Digne-les-Bains. Le village de Le Laux-Montaux se trouve sur le flanc sud du petit anticlinal du même nom, exposant un cœur tithonien (figure 6). Cet anticlinal borde une grande structure synclinale centrée sur Sorbiers, plus au nord.

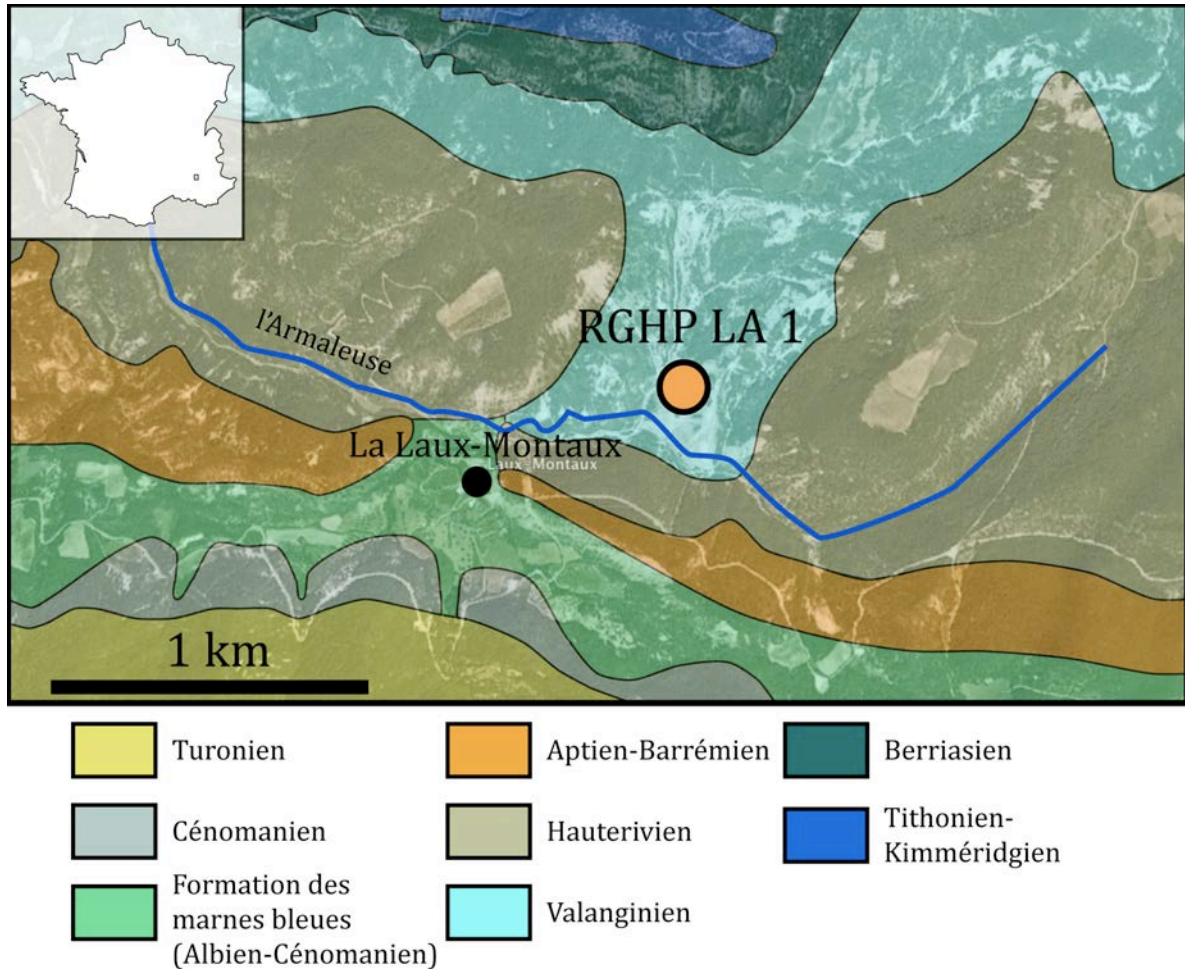


Figure 6 : Géologie des environs du village de Le Laux-Montaux, lieu de découverte du spécimen RGHP LA 1. D'après la carte géologique du BRGM (Serres, BRGM, 1967) en version raster, sur un fond topographique tiré de Google Earth.

II.3.3 Le Sisteronais

Le paysage du sisteronais est sculpté par la géologie complexe (nombreux plis, failles et charriages superficiels typiques des zones de fold-and-thrust belts, voir figure 7) de la région et par les rivières, formant des cluses impressionnantes (plis découpés perpendiculairement à leur axe par un cours d'eau) comme au niveau de la Citadelle de Sisteron, perchée sur les calcaires à ammonites tithoniens subverticaux (obs. pers.).

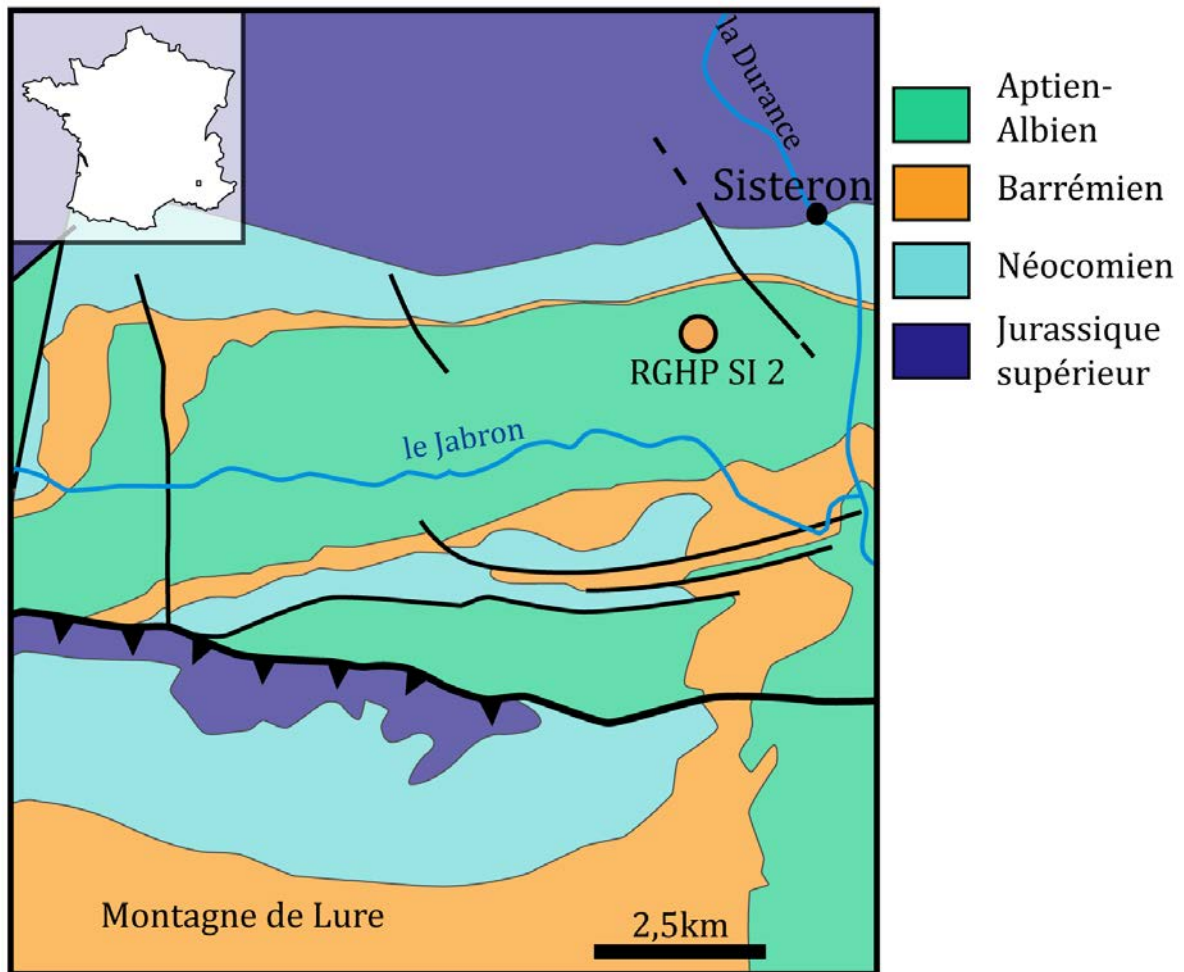


Figure 7 : Géologie du sud-ouest de Sisteron. Recrée d'après Accarie *et al.*, 1995.

Le début du Crétacé commence dans la région par des formations calcaires, qui influent fortement sur la géomorphologie car elles sont plus résistantes à l'érosion que les marnes sus-jacentes. La base de l'Aptien repose sur le Barrémien par le biais de conglomérats et d'une discordance (Guiomar, comm. pers.). L'Aptien est très complet dans la région et est composé de marnes grises à foraminifères et ammonites (Accarie *et al.*, 1995). Dans le sud-est de la France, l'Aptien supérieur est souvent subdivisé en deux sous-étages : le Clansaysien et le Gargasien. Le Gargasien, quand il est présent, n'est préservé que par des marnes glauconieuses (*ibid.*). L'Aptien supérieur est interrompu par une discordance marquée par un niveau à argiles et sables glauconieux peu épais (Guiomar comm. pers. ; obs. pers.). Au dessus de cette discordance apparaissent les marnes grises de l'extrémité de l'Albien inférieur ou directement de l'Albien moyen (Accarie *et al.*, 1995 ; Bréhéret, 1997) pauvres en fossiles. Environ 20 m plus haut, ces marnes passent à des alternances marnocalcaires, recoupées verticalement par des filons gréseux formés *per descenssum* dans des failles d'extension (Beudoin & Friès, 1982). Le Cénomaniens n'est pas présent dans la région (Guiomar, comm. pers.).

La paléoécologie des marnes apto-albiennes du Sisteronais n'a semble-t-il jamais été étudiée dans le détail. Toutefois, la littérature et des observations de terrain semblent indiquer un paléomilieu dominé par un apport sédimentaire continental et probablement soumis à des courants au niveau du fond. En effet, de nombreux fragments de bois sont retrouvés dans ces marnes (parfois minéralisés en quartz + vitrinite) et témoignent d'une certaine proximalité. Onoratini *et al.* (2009) présentent également de nombreux ambres fossiles dans la même région. Ceci concorde avec la découverte d'une ceinture scapulaire et d'une partie des membres postérieurs d'un genre de dinosaure théropode cératosaure, *Genusaurus sisteronis* par Accarie *et al.* (1995). Celui-ci a été trouvé dans les sables glauconieux albiens du Sisteronais (*ibid.*) à environ 2km de certains spécimens étudiés ici (RGHP SI 1-2-3, voir chapitre V et annexe 2). Durant l'Albien, Sisteron se trouvait en effet, en bordure sud du Bassin vocontien, à proximité de la plateforme et d'une zone émergée, le bombement ou isthme Durancien, qui entre en surrection durant l'Aptien (Accarie *et al.*, 1995 ; Onoratini *et al.*, 2009). Les analyses palynologiques et botaniques de ces auteurs confirment que ce milieu marin était proche des côtes et recevait un important apport continental. Ces apports continentaux conséquents sont d'ailleurs en partie et indirectement responsables de la formation des black shales dans le Bassin vocontien selon certains modèles paléocéanographiques (Herrle *et al.*, 2003a, b).

Plusieurs niveaux extrêmement riches en écailles de poissons ont été trouvés et prélevés durant les fouilles d'août 2008. Ces concentrations sont probablement à imputer à l'existence de faibles courants de fonds (Bréhéret, 1997), formant des bonebeds à écailles. En plus de ces poissons osseux dont les écailles ne dépassent pas 2 mm, une petite vertèbre de poisson et une dent de requin ont été trouvées durant la fouille, ainsi que des dizaines de petits rostres de bélemnites, des centaines d'inoceramides, une ammonite phylloceratoïde altérée et deux becs de céphalopodes. Myette Guiomar avait également récolté un bivalve différent des inoceramides en dégageant le spécimen RGHP SI 1. Ceci semble indiquer la présence d'une riche faune marine composée de petits poissons et de petits céphalopodes dans cette zone du Bassin vocontien, proche d'une zone émergée. La richesse de la faune benthique indique également que le fond semblait correctement oxygéné, du moins entre les épisodes de black shales, courant à cette époque dans le Bassin vocontien (Bréhéret, 1997 ; Herrle *et al.*, 2003a, b ; Friedrich *et al.*, 2003 ; Bornemann *et al.*, 2005 ; Heimhoffer *et al.*, 2006).

II.3.4 Prads-Haute-Bléone et Chanolles

Prads est un village situé en bordure de la Bléone, à environ 16 km au nord-est du lobe de la Robine. Chanolles est un petit village au pied de la Montagne du Cheval Blanc, environ 7 km au sud de Prads. Ces deux zones font partie de la nappe de Digne (figure 8).

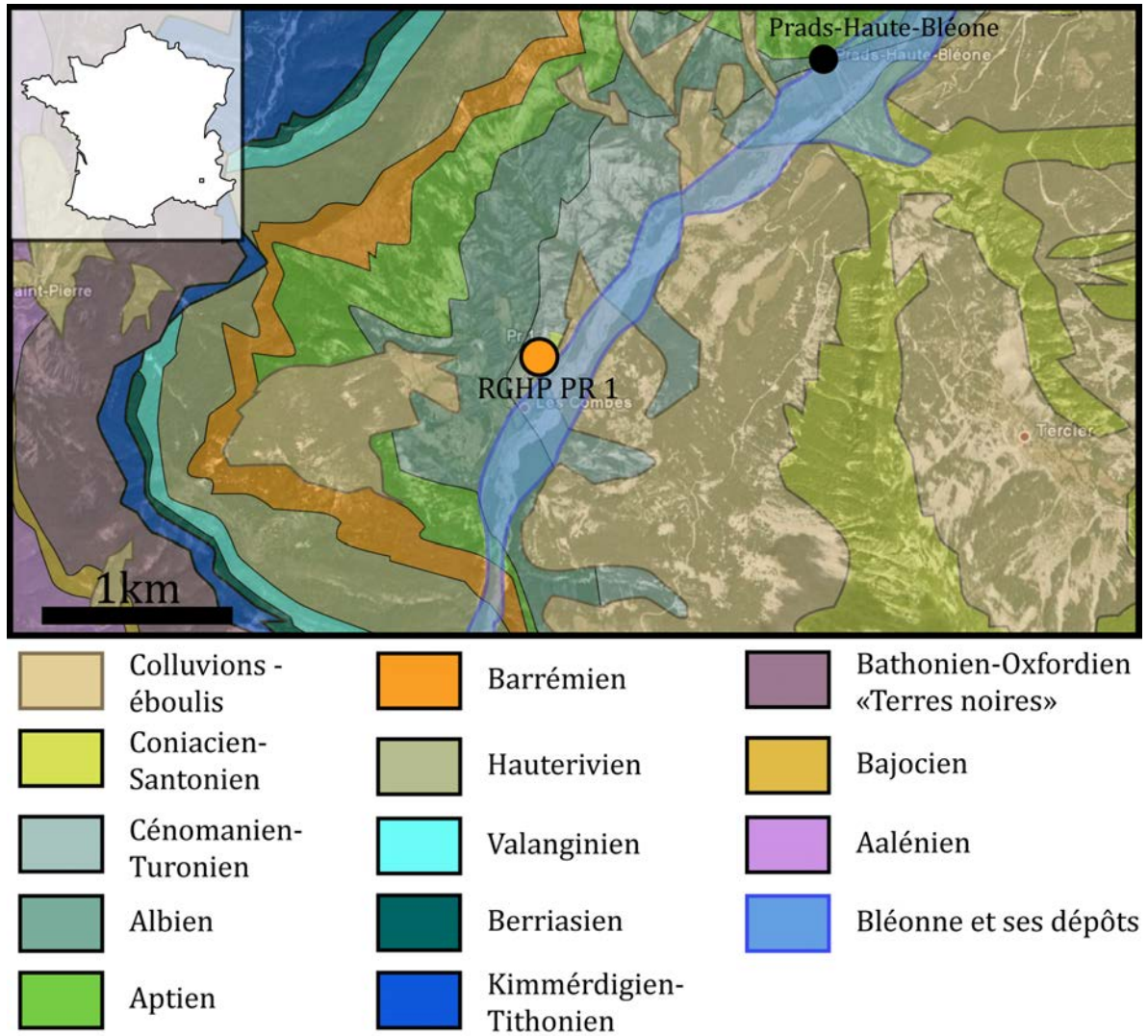


Figure 8 : Carte géologique du sud-ouest de Prads-Haute-Bléone. Créée d'après la carte géologique de la Javie (Haccard *et al.*, 1989) en version raster, superposée sur un fond topographique de Google Earth.

CHAPITRE III - GENERALITES SUR LES ICHTHYOSAURES

Les ichthyosaures (Ichthyosauria) sont une des radiations de reptiles marins aquatiques mésozoïques les plus réussies (Kear, 2005). Ils sont connus de l'Olonékien (Trias inférieur, Callaway, 1997 ; Sander, 2000 ; Motani, 2005a) à la fin du Cénomanién (Bardet, 1992, 1994, 1995 ; Bardet *et al.*, 1994). Ils ont été décrits pour la première fois par Home (1814) comme « un animal plus proche des poissons que n'importe quel autre animal », mais c'est à De la Beche & Conybeare (1821) que revient la première description valide du genre « *Ichthyosaurus* ». Dans le passé, ils ont été attribués successivement aux poissons, aux humains, aux crocodiles, aux ornithorynques, aux oiseaux aquatiques, aux amphibiens et aux dauphins avant d'être reconnus comme des reptiles (Callaway, 1997). Parmi les autres groupes d'amniotes adaptés secondairement à la vie aquatique (Placodontia, « Nothosauria », Thalattosauria, Plesiosauria, Mosasauridae, Thalattosuchia, et certains Serpentes, Squamata, Crocodylia et Testudines, Bardet, 1995), les ichthyosaures présentent sans conteste le plus impressionnant panel d'adaptations à la vie en haute mer, y compris au sein de leurs tissus mous (Massare, 1988 ; Sander, 2000 ; Lingham-Soliar, 1999 ; Lingham-Soliar & Reif, 1998 ; Lingham-Soliar & Plodowski, 2007). En effet, ces reptiles ont acquis rapidement dans leur évolution (vers le Trias supérieur, McGowan, 1997b ; Motani, 1999b) une morphologie particulière, qui leur vaut souvent le terme de « reptiles poissons », et est d'ailleurs à l'origine du nom de cet ordre de tétrapodes : ils possèdent un corps fusiforme, profilé, un museau allongé, des membres transformés à l'extrême en palettes natatoires, un aileron dorsal et une queue portant une nageoire caudale homocerque ou hétérocerque inverse (Motani, 2005a). Cette morphologie sera détaillée ci-après dans le volet Ostéologie. Les représentants les plus basaux du groupe (*Utatusaurus*, *Grippia*, *Chaohusaurus*, *Cymbospondylus*) possèdent une morphologie anguilliforme sans aileron dorsal et sans nageoire caudale bien marquée. Cependant, leurs crânes et leurs membres apparaissent déjà très transformés (Callaway, 1997 ; Motani, 1997b, 1998) et plusieurs de ces formes présentent également des caractères spécialisés (au sens « autapomorphie », voir définition plus bas), comme par exemple la dentition hétérogène broyeuse de *Phalarodon* ou *Grippia* (Motani, 1997a, 2005c). En conséquence, la position des ichthyosaures dans la phylogénie des tétrapodes est difficile à établir et est toujours fortement discutée, notamment concernant leur appartenance ou non aux diapsides (von Huene, 1922 ; Mazin, 1982 ; Callaway, 1997 ; Maisch, 1997b, 1998b ; Motani *et al.*, 1998 ; Motani, 2000, 2005b). Cependant l'école « non diapside » a récemment admis qu'une origine très proche de la base de la branche diapside était pour l'instant l'hypothèse la plus parcimonieuse (Maisch & Matzke, 2002).

III.1 OSTEOLOGIE - MORPHOLOGIE

La morphologie « typique » des ichthyosaures est celle des formes post-triassiques, regroupées dans le clade Neoichthyosauria (Sander, 2000 ; Maisch & Matzke, 2000). C'est ce bauplan qui sera présenté dans ce chapitre, car tous les spécimens étudiés pour ce travail appartiennent au clade Neoichthyosauria. Dans la suite de ce chapitre, « ichthyosaure » sera utilisé au sens Neoichthyosauria, sauf mention du contraire. La morphologie des Neoichthyosauria est très bien connue grâce à de nombreux spécimens provenant de gisements exceptionnels comme celui des shales noirs toarciens d'Holzmaden (Posidonienschiefer, dans le sud de l'Allemagne) : environ trois mille spécimens d'ichthyosaures ont été trouvés dans ces carrières durant leur exploitation économique (McGowan, 1991 ; Godefroit, 1994), depuis environ 200 ans (McGowan & Motani, 2003). Ces spécimens ont révolutionné l'image des ichthyosaures, attestant de la présence de parties molles aidant à la nage (voir figure 9). Ces tissus mous ont été préservés par le biais de films carbonés (Martill, 1993, 1995 ; Lingham-Soliar & Plodowski, 2007). La majeure partie des connaissances sur les Neoichthyosauria provient de ces spécimens toarciens, couplés à ceux du Sinémurien de Street dans le sud de l'Angleterre (Martill, 1995).



Figure 9 : Photographie de SMF 457 (*Stenopterygius quadriscissus*), le meilleur spécimen d'ichthyosaure en terme de préservation des tissus mous (Lingham-Soliar & Plodowski, 2007).

III.1.1 Crâne

Le crâne des ichthyosaures est long et de profil bas. Il possède un prémaxillaire et un dentaire extrêmement étirés antérieurement qui forment la majeure partie du rostre (voir figure 10). Les nasaux sont également étirés et constituent la jonction entre le museau et la boîte crânienne. Les narines sont situées latéralement et quelques centimètres antérieurement aux orbites. Le maxillaire est un os mince qui s'étend antérieurement et constitue le tiers postérieur de la mâchoire supérieure. Un autre trait caractéristique des ichthyosaures est la taille démesurée de leur orbite, qui, de façon absolue ou relative, est la plus grande du règne animal (Motani *et al*, 1999b ; Motani, 2005a). L'orbite est bordée antérieurement par le lacrymal et le préfrontal, ventralement par le jugal, postérieurement par le postorbitaire et dorsalement par le

postfrontal. Tous ces os sont amincis afin d'accommoder la grande taille de l'orbite. Celle-ci est remplie par un anneau sclérotique bien développé, composé de plus d'une dizaines de plaques minces biconvexes et qui servait probablement à empêcher la déformation de l'œil durant la plongée (McGowan, 1991). La région postorbitaire est généralement courte et massive (McGowan & Motani, 2003). Elle est composée de nombreux os : les quadratojugaux, les carrés, les supratemporaux, les pariétaux, les squamosaux (qui sont rarement préservés, Motani, 1999a) le supraoccipital, les exoccipitaux, le basioccipital, le basisphénoïde, le parasphénoïde, les opisthotiques, les stapes, les ptérygoïdes et les prootiques (*ibid.*).

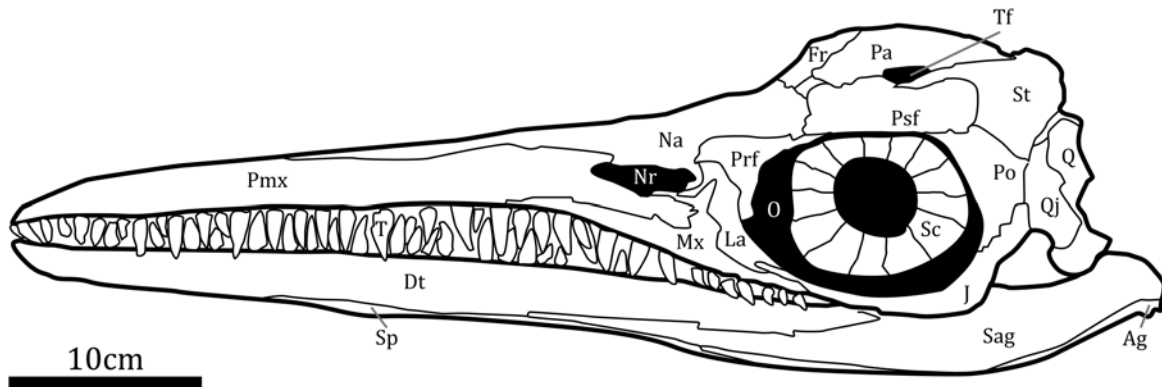


Figure 10 : Dessin et annotation du crâne d'*Ichthyosaurus communis* (BMNH 39492). Redessiné d'après McGowan & Motani, 2003. Ag : angulaire, Dt : dentaire, Fr : frontal, J : jugal, La : lacrymal, Mx : maxillaire, Na : nasal, Nr : narine, O : orbite, Pa : pariétal, Po : postorbitaire, Prf : préfrontal, Psf : postfrontal, Q : carré, Qj : quadratojugal, Sag : surangulaire, Sc : anneau sclérotique, Sp : splénial, St : supratemporal, T : dents, Tf : fenêtre temporelle. Une liste complète des abréviations anatomiques utilisées est disponible en annexe 1.

Différentes ouvertures existent sur la face dorsale du crâne des ichthyosaures. En plus des fosses temporales elliptiques situées dans la partie postérieure, certains spécimens présentent un foramen pinéal entre les frontaux ainsi qu'un foramen internasal (McGowan & Motani, 2003). Ces deux derniers orifices ne sont pas présents chez tous les Neoichthyosauria (Maisch & Matzke, 2000). La fosse temporale est bordée antérieurement par le postfrontal, médialement par le pariétal, et latéralement et postérieurement par le supratemporal.

La mandibule s'articule avec le carré par le biais de l'articulaire, reposant sur le surangulaire. Les deux mâchoires possèdent une dentition aulacodonte (Mazin, 1982 ; Motani, 1997a), signifiant que toutes les dents sont insérées dans un long sillon sans alvéoles et étaient maintenues *in vivo* par des tissus mous. Les dents possèdent des morphologies variées (Massare, 1987), mais sont toutes coniques chez les Neoichthyosauria, sauf chez certaines espèces de *Temnodontosaurus*, où elles sont comprimées latéralement et possèdent alors deux carènes (Godefroit, 1993). Le plus souvent, la couronne est finement striée et couverte d'émail foncé. Certains genres comme *Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus* et *Caypullisaurus* perdent totalement leurs dents à l'état adulte (Godefroit, 1994 ; Bardet *et al.*, 1997 ; Fernández, 2007).

III.1.2 Squelette axial

Les vertèbres d'ichthyosaures sont facilement reconnaissables : le centrum (le disque vertébral) a une forme de disque épais et est nettement amphicoèle, c'est-à-dire que les deux faces sont fortement concaves, comme les vertèbres de poissons. La forme du centrum est variable entre les espèces et même au sein d'un même individu, pouvant être rond, ovale, voire légèrement triangulaire (McGowan & Motani, 2003). Dorsalement, le centrum possède deux faces articulaires parallèles sur lesquelles viennent s'emboîter l'arc neural. Une gouttière est présente entre ces faces et correspond à la zone de passage du canal neural. L'arc neural et le centrum ne sont pas soudés chez les ichthyosaures. Par contre, l'atlas et l'axis sont fusionnés. Les côtes viennent s'attacher sur les centra par le biais de bourrelets articulaires appelés diapophyses et parapophyses (voir figure 11). La plupart des côtes possèdent donc deux attaches et sont alors dites bicipitales. La position absolue et relative de ces bourrelets varie le long de la colonne vertébrale (figure 11) et permet de distinguer plusieurs zones : les vertèbres cervicales sont caractérisées par la fusion entre la diapophyse et la facette articulaire de l'arc neural. Les vertèbres thoraciques (ou dorsales) antérieures sont reconnaissables par le fait que la diapophyse se trouve dans la moitié supérieure du centrum, tandis que dans les vertèbres thoraciques postérieures, la diapophyse et la parapophyse sont en position latéroventrale et de plus en plus ventrales postérieurement. C'est dans cette zone qu'elles se rapprochent l'une de l'autre, pour finalement fusionner et ne former qu'un bourrelet dans la région caudale (McGowan & Motani, 2003). L'attache de la côte est alors dite unicipitale. Si l'évolution de la position absolue de la parapophyse semble une constante chez les Neoichthyosauria (*ibid.*), la fusion entre les deux apophyses se fait avant la région caudale chez les Neoichthyosauria n'appartenant pas au Thunnosauria (qui regroupe tous les genres post-liasiques plus *Ichthyosaurus* et *Stenopterygius*, Maisch & Matzke, 2000, McGowan & Motani, 2003). La présence de bourrelets individualisés situés en position latéroventrale claire est donc un critère diagnostique qui sera utilisé tout au long de ce travail.

Deux zones peuvent être reconnues dans la queue. La région caudale préflexurale comprend des centra s'articulant avec des côtes unicipitales. Plus postérieurement, une petite série de centra vont brusquement changer de forme et se compresser antéropostérieurement dans la partie ventrale, leur donnant une forme trapézoïdale en vue latérale. Ceci a pour effet de faire plonger la queue vers le bas (figure 9). Cette morphologie particulière sert en fait de support à la nageoire caudale, dont seul le lobe ventral contient de l'os (McGowan, 1991). Cette zone est appelée la zone caudale postflexurale et ne possède pas de côtes.

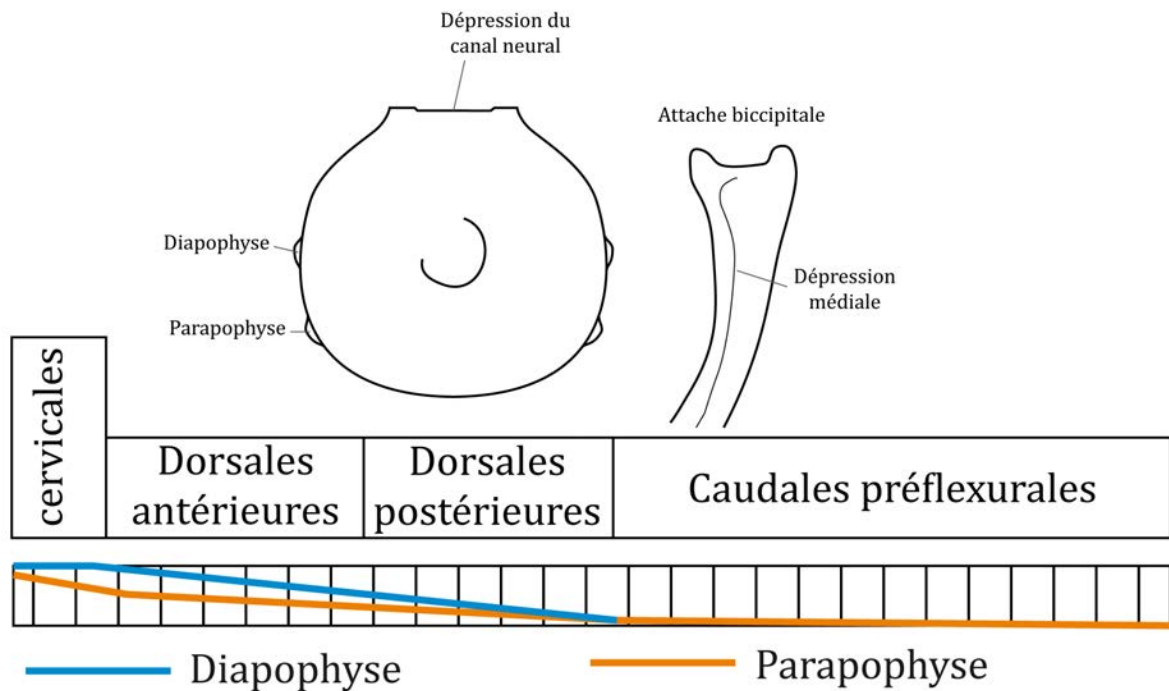


Figure 11 : Anatomie et évolution de la position de l'attache des côtes sur les centra d'ichthyosaures Thunnosauria. Le nombre de vertèbre pour chaque région est largement sous-estimé par soucis de clarté. Réalisé d'après les descriptions de McGowan & Motani, 2003.

III.1.3 Ceintures

Les ceintures sont réduites chez les ichthyosaures, qui utilisaient principalement leur queue musculeuse pour se déplacer (McGowan, 1991 ; Motani, 2002a, b, 2005a). Elles sont également totalement séparées du squelette axial. La ceinture scapulaire est la moins réduite ; elle se compose des coracoïdes, des scapula, des clavicules et d'un interclaviculaire. La face ventrale du coracoïde est en forme de selle de cheval et semble offrir un lieu d'attache important pour les muscles pectoraux, indiquant que les ichthyosaures utilisaient également leurs nageoires antérieures probablement lors de déplacements lents ou pour manœuvrer (*ibid.*). La ceinture pelvienne est fortement réduite : il ne subsiste que l'ilium, le pubis et l'ischion sous forme de petits os minces (McGowan & Motani, 2003). La ceinture pelvienne est dite tripartite quand ces trois éléments sont individualisés (Maisch & Matzke, 2000). À l'inverse, chez certains taxa comme *Temnodontosaurus* ou les Thunnosauria (à l'exception d'*Ichthyosaurus*), l'ischion et le pubis fusionnent partiellement ou complètement et forment une plaque ischiopubique (*ibid.*). La ceinture pelvienne est alors dite bipartite.

III.1.4 Membres

Les membres des ichthyosaures sont uniques au sein du règne animal car ils sont caractérisés par une hyperphalangie très avancée et une hyperdactylie pouvant l'être tout autant (Sander, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). Comme l'a démontré Motani (1999a), les ichthyosaures ont perdu le premier doigt par rapport à une patte

reptilienne classique, mais ils ont acquis plusieurs doigts accessoires, situés préaxialement (antérieurement aux doigts primaires ; les doigts primaires étant ceux « qui prennent naissance sur la face distale d'un carpien distal », Mazin, 1982 p. 93) et postaxialement (postérieurement aux doigts primaires) (voir figure 12). Les carpes, métacarpes et phalanges sont indifférenciés et prennent la forme de jetons épais plus ou moins polygonaux, et arrangés en une mosaïque plus ou moins serrée (McGowan & Motani, 2003). L'humérus est un os court et massif, et est le seul os de la nageoire à avoir gardé une morphologie non aplatie (*ibid.*). Il possède proximalement une tête ronde s'articulant avec le coracoïde, et plusieurs facettes distales, s'articulant avec le radius, l'ulna et parfois d'autres éléments comme le lagéniforme (élément préaxial) et le pisciforme (élément postaxial) (Maxwell & Caldwell, 2006b). Les nageoires postérieures sont plus petites que les nageoires antérieures mais présentent une remarquable convergence morphologique avec ces dernières chez les Neoichthyosauria (*ibid.*), à l'exception de *Suevoleviathan* (Maisch, 1998a, 2001).

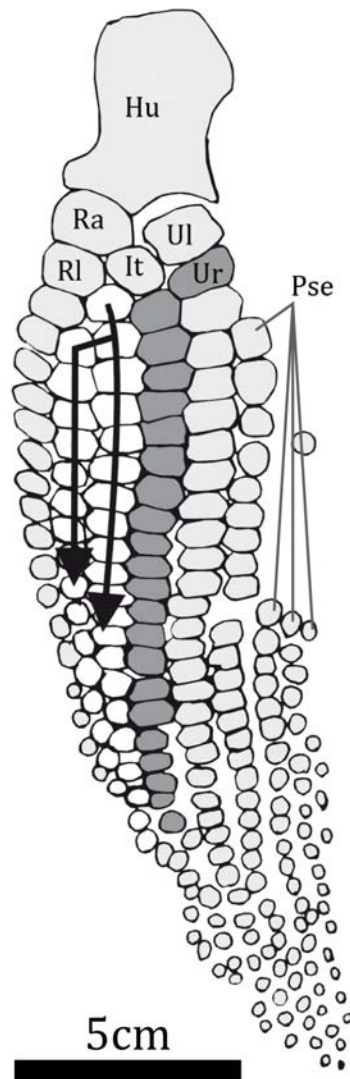


Figure 12 : Représentation d'une palette antérieure particulièrement complète d'un spécimen rattaché au genre *Ichthyosaurus* (BMNH R224). Les flèches indiquent la bifurcation de certains doigts et les teintes de gris servent à distinguer les différents doigts distalement. Tiré de Motani, 1999a, modifié. Hu : humérus, It : intermedium, Pse : éléments postaxiaux, Ra : radius, Rl : radiale, Ul : ulna, Ur : ulnare. Une liste complète des abréviations anatomiques utilisées est disponible en annexe 1.

III.2 ECOLOGIE

Depuis leurs origines au début du Trias, les ichthyosaures ont utilisé au cours de leur histoire plusieurs types de nages, chacune comparable à celle d'animaux actuels. Ces types de nages sont tous des nages axiales, signifiant que l'animal se meut en ondulant le corps et en utilisant fortement la propulsion caudale (Massare, 1988), à l'inverse, par exemple, de la nage des plésiosaures utilisant leurs membres antérieurs et postérieurs pour nager (*int. al.* Smith, 2007). Les ichthyosaures les plus primitifs comme *Chensaurus* et *Utatsusaurus* utilisaient un mode de locomotion anguilliforme (Motani *et al.*, 1996 ; Motani, 2005a), devant faire onduler l'entièreté du corps pour se mouvoir. Motani *et al.* (1996) ont également montré qu'un autre groupe d'ichthyosaures triasiques, les Mixosauridae nageaient probablement comme certains requins carcharhinidae, où l'ondulation de l'avant du corps est moindre (dite nage carangiforme *s.l.*). Vers la fin du Trias, apparaissent les Parvipelvia, un groupe monophylétique d'ichthyosaures qui sera le seul à passer la limite Trias-Jurassique et s'éteindra à la fin du Cénomanién. Ces ichthyosaures nageaient de façon thunniforme, n'utilisant que leur queue raide et musculeuse pour se déplacer (*ibid.* ; Wade, 1984 ; Lingham-Soliar & Reif, 1998 ; Motani, 2005a). Ce mode de nage est le moins couteux en énergie et a l'avantage de pouvoir laisser l'avant du corps droit et immobile durant la nage. C'est également le mode le plus rapide jamais conquis par les reptiles marins (Massare, 1988 ; Motani, 2002a, b), mais semble rester nettement en deçà des vitesses mesurées et calculées pour les dauphins actuels (*ibid.*). Enfin, il est intéressant de noter que ce mode de nage libère les Parvipelvia de la contrainte de Carrier (Carrier, 1987 ; Cowen, 1996). Pour rappel, la contrainte de Carrier est le fait que chez les reptiles « de base », il ne peut y avoir respiration et mouvement rapide en même temps, car l'ondulation du corps durant la marche ou la course comprime un poumon pendant qu'il étire l'autre, empêchant la respiration normale. Les lézards font par exemple des pauses entre des sprints pour respirer (*ibid.*). Ceci implique que les reptiles n'ayant pas trouvé de solution à cette contrainte gardent un métabolisme bas, et de nombreux groupes ont trouvés des solutions afin de se libérer de cette contrainte (*ibid.*). La libération de la tête et du tronc pour la nage par les Parvipelvia est une de ces solutions.

Les ichthyosaures ont également colonisé de nombreuses niches écologiques au point de vue de la prédation et de la morphologie dentaire qui en découle (Massare, 1987). Comme c'était le cas pour les modes de propulsions, c'est durant le Trias que la diversité est maximale, conséquence classique des radiations évolutives. Si tous les Neoichthyosauria possèdent des dents coniques aulacodontes (voir explication plus haut) et un seul sillon dentaire par os, les formes triasiques pouvaient posséder plusieurs sillons (*Grippia*, Motani, 2000), une dentition durophage (des dents bulbeuses servant à briser des coquilles solides) comme *Mixosaurus fraasi* (Motani, 2005c), voire des dents gigantesques en forme de lame à deux carènes

(*Himalayasaurus*, Motani *et al.*, 1999a). Les modes d'implantation étaient également variés : subthécodonte (*Utatsaurus*, *Grippia*, *Pessosaurus*), thécodonte ankylosé (*Mixosaurus*, *Phalarodon*), thécodonte ichthyosaurien (*Cymbospondylus*, *Shonisaurus*) et aulacodonte (*Merriamia*, *Shastasaurus* et les post-triasiques) (Motani, 1997a). Le lecteur est renvoyé à Mazin (1983) et à Motani (1997a) pour une étude approfondie de ces modes d'implantation. Certaines formes triasiques semblaient également utiliser des gastrolithes pour leur digestion (Long *et al.*, 2006).

Les ichthyosaures ont donc colonisé la plupart des niches écologiques occupées par les grands tétrapodes marins tardicrétacés et cénozoïques que sont les mosasaures et les cétacés (Massare, 1987, 1988 ; Ciampaglio *et al.*, 2005), à l'exception des filtreurs comme les Mysticeti. Collins & Janis (1997) tentent de l'expliquer par l'absence, chez les reptiles, de certains muscles qui permettent aux mammifères de bloquer la glotte, afin de ne pas avaler l'eau.

Enfin, il est prouvé que les ichthyosaures possédaient un mode de parturition ovovivipare, présent chez plusieurs genres entre le Trias supérieur et l'Albien (McGowan, 1991 ; Kear *et al.*, 2003 ; Maxwell & Caldwell, 2003, 2006a). Ce mode de reproduction n'est cependant pas exclusif aux ichthyosaures (Cheng *et al.*, 2004), mais témoigne d'un détachement total du milieu continental.

III.3 PHYLOGENIE ET CLADES IMPORTANTS

A l'instar de leur position au sein des amniotes, la phylogénie interne de l'ordre Ichthyosauria a été un sujet fortement discuté depuis les années 1970. A cette époque, les ichthyosaures étaient distingués sur base du nombre de doigts portés par l'intermédiaire : les Latipinnés d'une part, où un seul doigt se poursuit distalement à l'intermédiaire et les Longipinnés d'autre part, où deux doigts sont supportés par l'intermédiaire (von Huene, 1922 ; McGowan, 1972a, c, 1973a, 1974a, b). Appleby (1979) propose même un stade intermédiaire primitif, les Heteropinnatoidea qui marquerait l'évolution de certains Longipinnés vers le stade latipinné durant le Rhétien et le Lias inférieur. Après les premiers doutes de McGowan (1976), Mazin (1982) est le premier à montrer l'invalidité de cette dichotomie. La variabilité de ce caractère a ensuite été montrée par d'autres auteurs, dont Motani (1999b). Récemment, plusieurs auteurs ont publié des études cladistiques sur l'ensemble des ichthyosaures en utilisant pour la première fois une matrice exhaustive de caractères (Motani, 1999a ; Maisch & Matzke, 2000 ; Sander, 2000), permettant l'émergence d'un consensus général sur la phylogénie des Ichthyosauria. Cependant, la position des formes post-liasiques semble encore très mal contrainte, au vu des nombreuses différences entre les arbres proposés (McGowan & Motani, 2003 ; Fernández, 2007). La phylogénie choisie ici (voir figure 13 ci-dessous) est celle de Maisch & Matzke (2000), car l'équipe McGowan & Motani réfutent certains caractères comme les

caractères dentaires, qui semblent pourtant utiles à bas rang taxonomique comme l'ont montré à l'époque Mazin (1983) et Massare (1987).

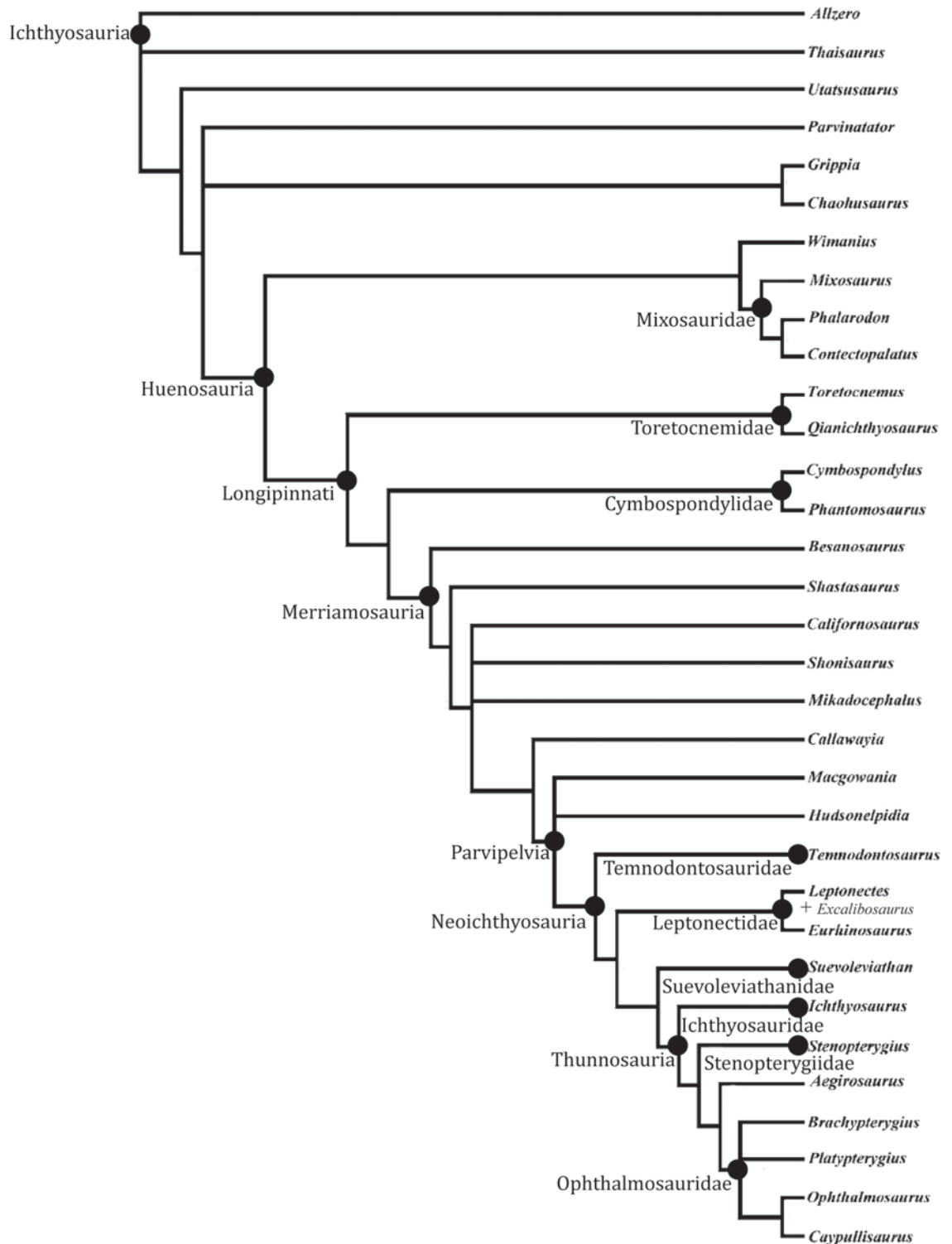


Figure 13 : Phylogénie et taxa utilisés dans ce travail. D'après Maisch & Matzke, 2000, modifié.

L'analyse de Sander (2000) n'a également pas été utilisée car elle présente des conclusions surprenantes, notamment en affirmant que *Leptonectes* est plus dérivé qu'*Eurhinosaurus*, ce dernier étant alors le groupe sœur du groupe *Ichthyosaurus* + *Leptonectes* + *Stenopterygius* + *Ophthalmosaurus*. Ceci est surprenant puisque la famille Leptonectidae (*Leptonectes* + *Excalibosaurus* + *Eurhinosaurus*) semble clairement définie (*int. al.* McGowan, 1986, 2003 ; Maisch, 1998a ; Motani, 1999a ; McGowan & Motani, 2003).

Les ichthyosaures appelés classiquement « post-triasiques », (bien qu'*Ichthyosaurus* et *Leptonectes* sont également trouvés dans le Rhétien, McGowan, 1997b ; McGowan & Motani, 2003 ; Maisch & Reisdorf, 2006) sont regroupés au sein du clade Neoichthyosauria (Sander, 2000 ; Maisch & Matzke, 2000). Ce clade reprend tous les spécimens étudiés dans ce travail. Ces ichthyosaures forment un groupe monophylétique dont la morphologie a été discutée plus haut. Au sein des Neoichthyosauria, le clade Thunnosauria est important car il constitue un groupe monophylétique d'ichthyosaures au corps profilé, bâti pour la nage rapide (Massare, 1988). C'est un des seuls clades distinguable par la morphologie des centra (Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003) et ce caractère s'est révélé d'une grande utilité, notamment pour des spécimens très fragmentaires. Les autres clades définis au sein des Neoichthyosauria sont des familles, des genres et des espèces ; les synapomorphies de ceux-ci seront amplement discutés lors des déterminations dans les chapitres IV et V.

III.4 DEFINITIONS – TERMES UTILISES

III.4.1 Membre des ichthyosaures (termes valables pour la plupart des tétrapodes)

Le stylopede est la portion la plus proximale du membre, il comprend l'humérus ou le fémur. Distalement au stylopede se trouve le zeugopode, comprend le radius et l'ulna, ou le tibia et la fibula.

L'équivalent de nos carpiens ou tarsiens, est appelé le basipode. Il constitue la portion la plus proximale de la « patte », appelée autopode. Chez les ichthyosaures, le basipode se compose du radiale, de l'intermédiaire, de l'ulnaire et d'éléments proximaux polygonaux, ou du tibiale, de l'intermédiaire/astragale, du fibulaire et d'éléments proximaux indifférenciés.

Les métacarpes et les métatarses sont appelés métapode, et les phalanges sont regroupées sous le terme acropode. Chez les ichthyosaures, la distinction de ces éléments n'est pas possible (*int. al.* McGowan & Motani, 2003), et la plupart du temps, ils seront appelés ici « éléments de palette ».

III.4.2 Termes évolutifs - caractères

Un caractère est dit plésiomorphe lorsqu'il est considéré comme ancestral au groupe considéré. Un caractère dérivé par rapport à l'ancêtre du groupe considéré est une apomorphie. Il existe deux types d'apomorphies, dépendant du nombre de taxa présentant l'apomorphie : la synapomorphie est une apomorphie partagée par plusieurs taxa. Par exemple la famille des Ophthalmosauridae regroupe des ichthyosaures unis notamment par une réduction importante de la zone extracondyloire du basioccipital (Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). A l'inverse, une autapomorphie est une apomorphie qui n'est retrouvée que chez un seul taxon de base, comme par exemple la grande différence morphologique entre les palettes scapulaires et pelviennes du genre *Suevoleviathan* (McGowan, 1979 ; Maisch, 1998a).

CHAPITRE IV - JURASSIQUE

Ce chapitre reprend la description stratigraphique, anatomique, et la détermination des deux spécimens d'ichthyosaures jurassiques les plus complets de la réserve (RGHP RO 1 et RGHP MA 1). Une détermination jusqu'à l'espèce a pu être avancée pour ces deux ichthyosaures. Ces deux spécimens avaient fait l'objet d'un mémoire par Louis Andréani en 2002 à l'Université d'Aix-Marseille III. Toutefois, les conclusions surprenantes m'ont incité à reprendre la révision de ces fossiles depuis le début. Le travail d'Andréani sera plus amplement discuté dans chacune des sections relatives à ces spécimens.

D'autres restes très fragmentaires de reptiles marins du Jurassique ont été découverts au sein des collections de la réserve ; une partie est décrite ici car elle apporte des données utiles à la discussion générale du chapitre portant sur la paléobiogéographie des ichthyosaures durant le Toarcien. Les autres spécimens sont décrits dans l'inventaire (annexe 2).

La majeure partie de ce chapitre a fait l'objet d'une communication orale lors de la session spéciale de l'EAVP (European Association of Vertebrate Palaeontologists) de février 2009 à Bruxelles, dont le résumé (Fischer *et al.*, 2009) est repris en annexe 3.

IV.1 RGHP PR 1 : *SUEVOLEVIATHAN* CF. *DISINTEGER*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999b

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

Famille SUEVOLEVIATHANIDAE Maisch & Matzke 2000

Genre *SUEVOLEVIATHAN* Maisch, 1998a

Espèce-type: *Suevoleviathan disinteger* (von Huene, 1926)

Espèce référée: *Suevoleviathan integer* (Bronn, 1844)

Diagnose (Maisch & Matzke, 2000): Ichthyosaure de grande taille, taille adulte supérieure à 4 m ; crâne au profil bas ; orbite de taille moyenne ; présence sur le

prémaxillaire et sur le dentaire de sillons bien marqués se développant alternativement à partir de la *fossa praemaxilaris* et de la *fossa dentalis*; portion antérieure du maxillaire réduite; jugal robuste et court; grand squamosal, formant la majeure partie de la bordure postérieure de la joue et atteignant la bordure ventrale du crâne, *processus quadratus* du quadratojugal apparemment séparé du reste de l'os; préfrontal et postfrontal de taille équivalente; dents robustes et crénelées de manière spéciale; seulement 42 à 44 vertèbres préflexurales, région postflexurale très longue et très flexible; arcs neuraux de la région thoracique postérieure trapus et possédant des *processus spinosi* élargis; articulation des côtes de la région thoracique unicipitale postérieurement; interclaviculaire non ossifié; nageoire antérieure initialement tridactyle, troisième doigt divisé en trois rayons secondaires; pas d'encoches sur la bordure antérieure de la nageoire antérieure; doigts de la nageoire antérieure écartés en éventail distalement, éléments de l'autopode en majorité arrondis et largement espacés; ceinture pelvienne tripartite; pubis étroit et incurvé; ischion large et subrectangulaire; nageoire postérieure tridactyle; éléments du premier doigt (de la palette postérieure) dont la majorité possèdent une encoche antérieure.

Distribution géographique : Holzmaden (Allemagne), La Robine-sur-Galabre (Alpes de Haute-Provence, France).

Distribution stratigraphique : Toarcien inférieur (Lias supérieur, Jurassique inférieur)

SUEVOLEVIATHAN CF. DISINTEGER

Matériel d'étude : RGHP RO 1, un ichthyosaure sub-complet du Toarcien inférieur La Robine-sur-Galabre, département des Alpes de Haute-Provence, France.

Bien que des restes de tétrapodes jurassiques indéterminés ont été découverts dans la région de Digne-Les-Bains depuis 1872, le spécimen RGHP RO 1 n'est mentionné pour la première fois que vers les années 1960 (Floquet *et al.*, 2007). Il a depuis été dégagé par l'équipe de la Réserve géologique de Haute-Provence et Jean-Michel Mazin (Université de Lyon), puis a été conservé sur place, protégé par une cage de plexiglas inamovible. Ce choix de conserver le spécimen original en pleine nature a considérablement réduit son accessibilité à des fins scientifiques. Cependant, un moulage est exposé dans le musée de la Réserve géologique de Haute-Provence, à Digne-Les-Bains.

La majeure partie des descriptions a été réalisée à partir du spécimen original, ainsi que d'après les photographies prises pendant le dégagement, car il s'est avéré que le moulage a été peint de façon inexacte en certains endroits, et que certains os ont été abîmés durant le dégagement. C'est probablement ce qui a conduit Andréani (2002) à fournir une interprétation incorrecte de ce spécimen.

IV.1.1 Localisation

Le spécimen se trouve sur le flanc nord-est du synclinal de la Robine, commune de la Robine-sur-Galabre, dans un terrain assez aride, sans pédogenèse importante. Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44°10'29.45"N

Longitude : 6°14'18.71"E

IV.1.2 Stratigraphie

Comme discuté dans le Chapitre II, la région de Digne-les-Bains - La Robine-sur-Galabre - Marcoux présente de nombreuses lacunes de sédimentation, ainsi que de nombreuses variations locales de la stratigraphie induite par l'intense tectonique de blocs mise en place dès le début du Jurassique.

RGHP RO 1 repose sur une limite nette, entre les calcaires boudinés du Pliensbachien terminal (zone à *spinatum*, sous-zone à *hawskerense*, horizon à *hawskerense*) et les calcaires roux noduleux du Toarcien moyen (Zone à *bifrons*, sous-zone à *bifrons*, Floquet *et al.*, 2003). Les marnes noires inférieures du Toarcien moyen sont absentes ici (voir figure 14 ci-dessous, à comparer avec la figure 5, Chapitre II). L'ichthyosaure est encastré dans un calcaire gris clair, ce qui a limité les possibilités de dégagement. De plus, les calcaires roux noduleux et les marnes noires supérieures sont érodés à cet endroit, laissant le spécimen à l'affleurement.

Cette position stratigraphique complexe de RGHP RO 1 a donné lieu à de nombreuses interprétations dans la littérature. Tout d'abord Haccard *et al.*, (1989), dans la notice de la carte géologique de la Javie, avaient décrit l'ichthyosaure comme étant encastré à la fois dans les calcaires boudinés et dans les calcaires roux noduleux. Cette hypothèse peut être d'emblée rejetée, au vu de la lacune sédimentaire de plus de 6 Ma qui existe entre ces deux formations. Il est évidemment impossible qu'une partie de l'ichthyosaure ait subsisté pendant 6 Ma avant de se faire recouvrir par d'autres sédiments. Des observations de terrain additionnelles, qui seront décrites dans les prochains paragraphes, invalident également cette hypothèse.

Plus récemment, Floquet *et al.* (2003) ont placé RGHP RO 1 dans l'horizon à *strangewaysi*, sous-zone à *exaratum*, zone à *falciferum* sans aucune argumentation autre que c'est de cet horizon précis que provient le spécimen RGHP MA 1, qui sera décrit dans le sous-chapitre suivant. Ces auteurs ont décrit en détail toutes les formations de la région, y compris un plaquage de calcaires détritiques entre les calcaires boudinés et les marnes noires inférieures. Malheureusement, ils n'ont pas étudié la lithologie du calcaire contenant le spécimen, ce qui aurait pu apporter des informations précieuses.

Comme l'avaient noté Mestre (2001) et Floquet *et al.* (2003), la surface sommitale des calcaires boudinés du Pliensbachien est parsemée de fractures

d'extension et de trous circulaires formés par des organismes foreurs. Ces deux caractéristiques indiquent la présence d'un fond durci (hardground) sur les 1 à 2 cm les plus supérieurs. La propriété des organismes foreurs est de passer à travers la plupart des lithologies, clastes et fossiles rencontrés (Taylor & Wilson, 2003). Or, on remarque clairement sur le terrain que si le pourtour de l'ichthyosaure est intensément perforé, le spécimen, lui, ne l'est en aucun cas. RGHP RO 1 est donc postérieur au durcissement et à la perforation du sommet des calcaires boudinés, donc post-Pliensbachien.

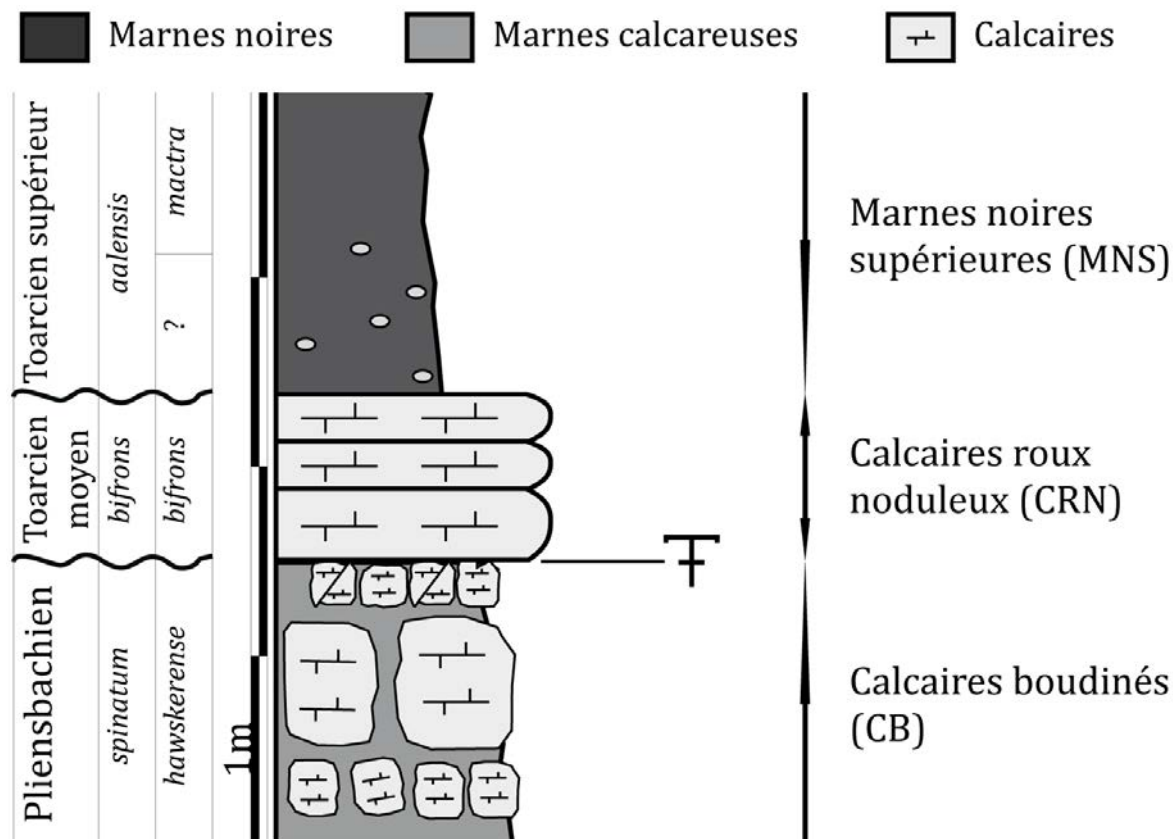


Figure 14 : Colonne lithostratigraphique au lieu de découverte de RGHP RO 1. Les traits ondulés indiquent les lacunes sédimentaires. D'après Floquet *et al.*, 2003 et les observations de terrain.

Myette Guiomar (comm. pers.) signale avoir trouvé une ammonite *Hildoceras bifrons* au dessus du spécimen durant le dégagement, confirmant la zone à *bifrons* (Toarcien moyen) comme limite supérieure de l'âge de RGHP RO 1. De plus, la base des calcaires roux noduleux est un niveau remarquable de par la quantité d'ammonites et de nautilus fossiles qui y sont préservés en compressions. Le terme « gisement » est d'ailleurs employé pour ce niveau par Floquet *et al.* (2003, 2007). Or, sur le terrain, aucun nautilus ni ammonite fossile n'est retrouvé dans, sur ou à côté de l'ichthyosaure. Le calcaire contenant RGHP RO 1 ne peut donc pas être celui du Toarcien moyen.

Les observations de terrain indiquent donc bien que l'ichthyosaure est postérieur aux calcaires boudinés du Pliensbachien terminal et n'est pas contenu dans les calcaires roux noduleux du Toarcien moyen. Par rapport aux autres restes jurassiques de la région, RGHP RO 1 est très complet et de nombreux os ont été retrouvés en totale articulation. Ceci sera plus amplement discuté dans la partie taphonomie ci-après. Cependant, cela indique que le spécimen a été rapidement recouvert par le sédiment calcaireux détritique gris clair mentionné plus haut. On ne peut dès lors les dissocier dans la reconstitution de l'histoire géologique.

L'absence d'ammonites dans ce calcaire détritique ne permet pas de le dater directement. Cependant, l'ichthyosaure et son calcaire n'ont pu se déposer que durant le seul intervalle temporel entre les deux limites discutées plus haut dans lequel il y a effectivement une phase de sédimentation dans la région, à savoir les horizons *strangewaysi* et *falciferum*, sous-zones à *exaratum* et *falciferum* respectivement, du milieu de la zone à *falciferum*. Mais aucun critère de terrain ne permet d'affirmer comme Floquet *et al.*, 2003 que RGHP RO 1 est bien uniquement de l'horizon à *strangewaysi*.

De plus, Il subsiste le problème qu'à cet endroit du bloc tectonique incliné, les marnes noires inférieures sont absentes, et le spécimen est retrouvé dans un calcaire apparemment non stratifié. Si un plaquage calcaire détritique à la base des marnes noires inférieures existe à l'échelle régionale, il ne dépasse en général pas le centimètre d'épaisseur (Floquet *et al.*, 2003). Il reste donc à expliquer l'existence de calcaire d'au moins 50 cm au niveau de l'ichthyosaure, donc d'un apport rapide de sédiments peu compressibles, vu que le spécimen a gardé un certain relief. Seule une analyse pétrographique et paléontologique détaillée du calcaire contenant le spécimen pourrait permettre d'établir les relations entre ce calcaire et les autres lithologies. Il est prévu dans un futur proche d'ôter la cage de Plexiglas du spécimen et de prélever des échantillons du calcaire, afin de tester les hypothèses ci-dessus et publier ces résultats avec une datation précise par microfossiles en collaboration avec Guillaume Suan et Myette Guiomar.

IV.1.3 Taphonomie

Dave Martill (1987, 1993, 1995) a expliqué le phénomène de conservation exceptionnelle des ichthyosaures de l'Hettangien-Sinemurien du Dorset (Angleterre) et du Toarcien d'Holzmaden (Allemagne) par l'existence de « soupy substrates » qui deviendront après diagenèse les plaques de marnes noires typiques que l'on retrouve aujourd'hui dans les musées du monde entier. Ces « soupy substrates » consistaient en une sorte de vase argileuse anoxique, sur laquelle le développement d'une vie benthique était la plupart du temps impossible, sauf par le biais d'« îles », comme des coquilles, sur lesquelles de nombreux organismes venaient s'encroûter (Röhl *et al.*, 2001 ; Schmid-Röhl & Röhl, 2003). Cette vase pouvait dépasser le mètre d'épaisseur et les ichthyosaures en fin de vie venaient s'y enfoncer sans subir le moindre dommage.

Cependant, ces célèbres travaux de Martill ne peuvent être appliqués ici car le contexte géologique de RGHP RO 1 l'éloigne de ces conditions car le sédiment qui le contient est calcareux et ne semblait pas anoxique *contra* Floquet *et al.* (2003) qui considéraient que la préservation exceptionnelle de tous les ichthyosaures du Toarcien de la région est due à une phase anoxique. Néanmoins, le spécimen est bien préservé, assez complet et la plupart des parties du squelette ont été retrouvées dans une position naturelle. Plusieurs éléments indiquent que la bonne conservation du spécimen est en fait due à un recouvrement rapide par les sédiments peu après la mort. Premièrement, si plusieurs os sont brisés (le crâne, la scapula, la clavicule et certaines côtes), la majorité des os du squelette sont retrouvés en position naturelle, indiquant qu'il existait encore de nombreux tissus lors de la sédimentation. Or, dans le cas de « soupy substrates », les os préservés ne sont pour ainsi dire jamais brisés. Une hypothèse intéressante est venue d'une discussion avec Guillaume Suan, qui a étudié le Toarcien des bassins espagnols. Il y a trouvé de nombreuses phases de tempestites. Ce scénario pourrait également être envisagé pour le Bassin vocontien, situé en bordure de l'océan, et pourrait expliquer l'afflux de sédiments ainsi que les dommages sur la partie ventrale du spécimen. L'absence de la partie caudale peut s'expliquer par la prédation, ou par le fait que cette partie n'a pas été recouverte par le sédiment, et n'a donc pas été préservée. Comme évoqué plus haut, une étude pétrographique détaillée du calcaire contenant le spécimen serait extrêmement utile afin de tester ces hypothèses.

IV.1.4 Description

RGHP RO 1 est un squelette sub-complet d'environ 4,3 m de longueur. Le crâne repose sur sa face ventrale, exposant le toit crânien, tandis que le reste du corps repose sur son flanc gauche. Le crâne, la région dorsale antérieure, la partie droite de la ceinture scapulaire, le membre antérieur droit, une portion de la palette postérieure (droite probablement) et la région caudale antérieure (quinze centra) sont préservés. Une seule dent a été retrouvée, mais ceci est probablement en partie dû à l'orientation du crâne, car une grande partie de la zone d'occlusion dentaire est toujours encastrée dans le sédiment. Enfin, au moins dix-huit côtes sont également présentes. Le spécimen a été moyennement comprimé durant la diagenèse, et a conservé un certain relief. Certaines portions d'os ont été érodées, altérées, ou détruites durant le dégagement mécanique ; c'est le cas de la portion distale de l'humérus, d'une partie de la face intercoracoïdale du coracoïde, ainsi que de certaines phalanges. L'altération a également fortement touché les os du crâne. Si la morphologie générale est suffisante pour la description des os du squelette post-crânien, ce n'est pas le cas du crâne où le type et la forme des contacts osseux sont d'une grande importance taxonomique chez les ichthyosaures. La plupart des caractères diagnostiques proviennent *de facto* de cette région du squelette (*int. al.* McGowan, 1979 ; Godefroit 1994 ; Maisch 1997a ; Maisch & Matzke, 2000). Les os crâniens des ichthyosaures sont, surtout pour la portion orbitaire et antéorbitaire, très fins et peuvent se chevaucher sur plusieurs

centimètres voire dizaines de centimètres, si bien qu'un millimètre de la surface enlevée par l'altération peut faire bouger le contact entre deux os de plusieurs centimètres (McGowan & Motani, 2003). C'est pour cette raison que le crâne a été très peu utilisé dans la détermination du spécimen.

La figure 15 présente une photographie du moulage du spécimen et un dessin des os effectivement présents, établi à partir du spécimen original afin de repérer toutes les « erreurs » de peinture du moulage. La figure 16 présente quant à elle une reconstitution du spécimen avec la position des os *in vivo*. Les mesures du spécimen sont disponibles dans l'annexe 2.

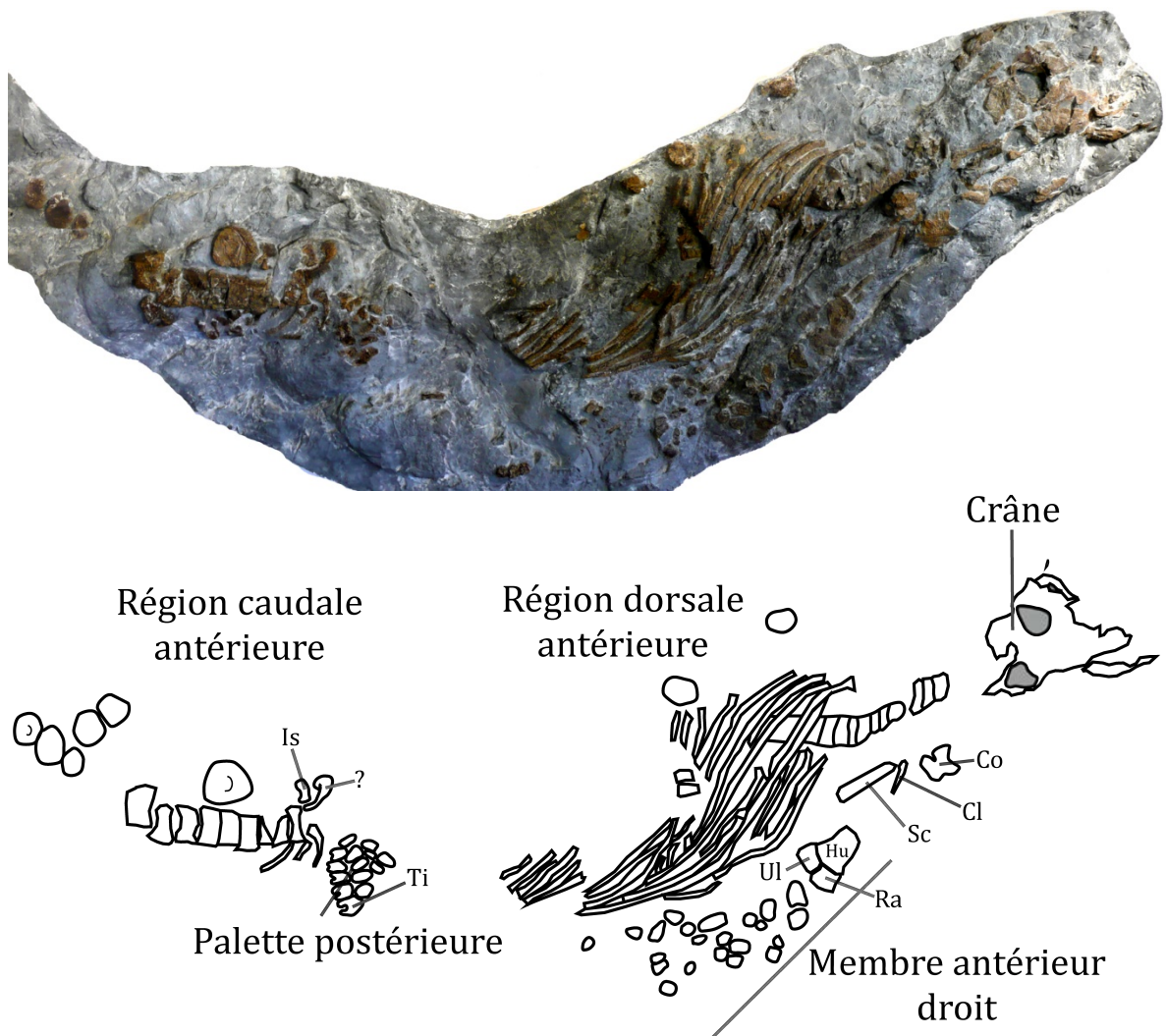


Figure 15 : Photographie du moulage de RGHP RO 1, exposé dans le musée de la réserve à Digne-Les-Bains et interprétation après examen du spécimen original. La prise de vue n'est pas orthogonale et le fossile est par conséquent déformé (réduit) sur les bords. Cl : clavicle, Co : coracoïde, Is : ischion, Sc : scapula, Ti : tibia. Les autres abréviations ont été explicitées dans le Chapitre III. La liste complète de celles-ci est disponible dans l'annexe 1.

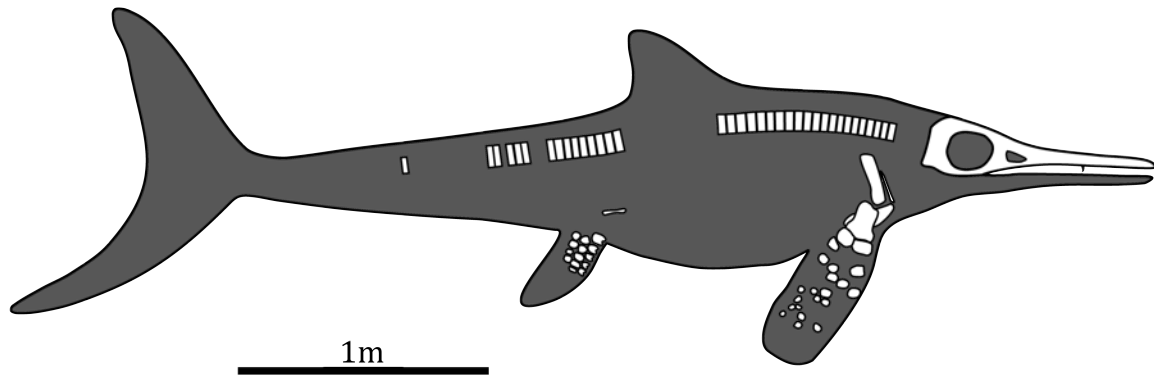


Figure 16 : Reconstitution de RGHP RO 1, indiquant les os reconnaissables et leur position *in vivo*. Les nombreuses côtes ont été omises par soucis de clarté. Créé d'après les observations sur RGHP RO 1 et les photographies et les reconstructions von Huene, 1926 ; Maisch, 1998a, 2001 ; Maisch & Matzke, 2000.

IV.1.4.1 Crâne

Le crâne mesure 760 mm de longueur. Il a été écrasé et de nombreux os ont été déplacés. On y reconnaît (voir figure 17) : une portion du prémaxillaire droit, la portion postérieure du maxillaire gauche, les nasaux, le frontal gauche, le préfrontal gauche, le postfrontal gauche, le postorbitaire gauche et probablement le droit, les supratemporaux, les pariétaux et le jugal gauche. La morphologie des os est difficilement observable et la désignation s'est donc faite en partie par rapport à leur position par rapport à l'orbite et aux fosses temporales, bien conservées. Ces fosses temporales sont larges et de forme elliptique. Elles se prolongent jusqu'au niveau du centre de l'orbite.

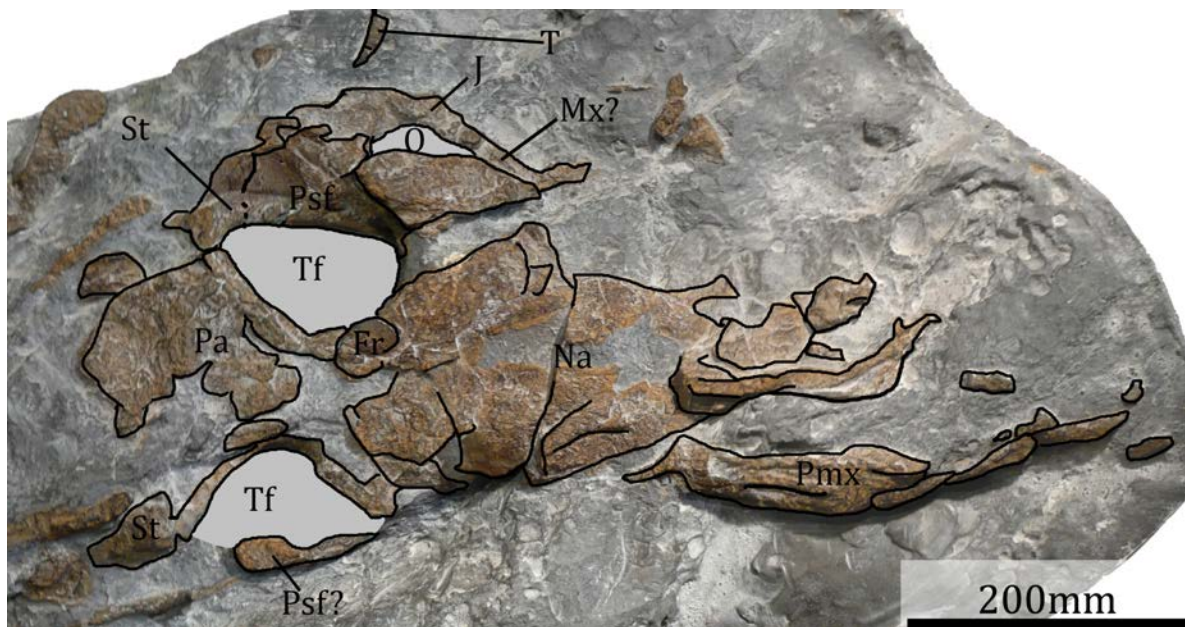


Figure 17 : Photographie du moulage du crâne de RGHP RO 1 et son interprétation. Le travail de peinture des os sur le moulage est inexact, notamment au niveau des nasaux qui semblent bel et bien en contact sur le spécimen original. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

IV.1.4.2 Dents

Une seule dent a été retrouvée. Comme souvent chez les ichthyosaures, elle se trouve hors des sillons dentaires, 2 cm à côté du jugal gauche. Son état de conservation ne permet pas de décrire la forme et la continuité des sillons parcourant la couronne et la racine, ni la forme de l'apex. La dent est légèrement incurvée et conique. La couronne est haute et l'épaississement de la base de la couronne vers la racine se fait de façon douce. La racine n'est pas nettement bombée.

IV.1.4.3 Squelette axial

Au moins vingt-neuf centra, ainsi que plus d'une vingtaine de côtes sont préservés. Ils se répartissent en deux portions : une première série d'au moins quatorze centra en partie recouverts par au moins dix-huit côtes de la région dorsale, et une seconde série de quinze centra associés à quelques côtes de la région caudale antérieure. Comme expliqué dans le Chapitre III, c'est principalement la morphologie des côtes qui permet ici l'attribution de ces portions du squelette axial à une zone particulière. En effet, l'état de conservation du spécimen ne permet pas de distinguer la diapophyse et la parapophyse des centra. Une des premières côtes de la série antérieure montre une attache nettement bicipitale, permettant de rattacher cette série à la région dorsale. Les côtes de cette région sont longues et fines et ont été partiellement brisées. Les côtes de la série postérieure sont très courtes et aplaties, comme c'est le cas de la région caudale antérieure des ichthyosaures (McGowan & Motani, 2003). Il y a un large hiatus de plus d'un mètre entre ces portions, correspondant à la fin de la région dorsale antérieure et à la région dorsale postérieure. Il est impossible de localiser la région où l'attache des côtes n'est plus bicipitale. Les centra sont assez épais (environ 3,5 cm), pour une hauteur moyenne proche des 9 cm.

IV.1.4.4 Ceinture scapulaire

La majeure partie de la portion latérale droite de la ceinture scapulaire est conservée. On peut observer une partie de la scapula, une partie de la clavicule et le coracoïde (voir figure 18). La scapula est longue, droite et robuste. L'extrémité proximale est absente. Une grande partie de la clavicule est également manquante. La clavicule est droite et longue et semble être contenue dans un seul plan, à l'inverse de la clavicule du genre *Ichthyosaurus* par exemple, en forme de « S » en vue antérieure et ventrale (*int. al.* Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). Le coracoïde est ici l'os le plus complet de la ceinture. Il possède une forme grossièrement hexagonale, ainsi qu'une encoche antérieure nette et fine mais de faible profondeur. La face latérale (sous la cavité glénoïde) ainsi que la face postérieure présentent une concavité vers l'extérieur. Il s'agit probablement du coracoïde droit en vue dorsale, car la zone intercoracoïdale est souvent très épaissie ventralement chez les ichthyosaures. Or, la surface de ce coracoïde est plane, indiquant que c'est la face dorsale qui affleure. Ensuite, la position de l'encoche antérieure et de la cavité glénoïde permettent d'affirmer que c'est bien le coracoïde droit. Andréani (2002) avait interprété ce

coracoïde sans remarquer qu'il avait été retourné de 90° par rapport à la position *in vivo*. Il avait donc interprété la zone concave sous la zone glénoïde comme étant une très large encoche antérieure, ce qui n'existe pas chez les ichthyosaures post-triasiques hormis parfois chez *Ichthyosaurus* (McGowan & Motani, 2003, fig. 59, 70). Cependant, une telle orientation du coracoïde est erronée, car le coracoïde des ichthyosaures est soit allongé antéropostérieurement, soit rond. Seule la famille des Shastasauridae qui s'éteint à la fin du Trias sans descendance fait exception à cette règle (McGowan & Motani, 1999, 2003 ; Nicholls & Manabe, 2001). De plus, la suture intercoracoïdale est le plus souvent droite.

Il n'y a pas de trace de l'interclaviculaire ou des os de la portion gauche de la ceinture.

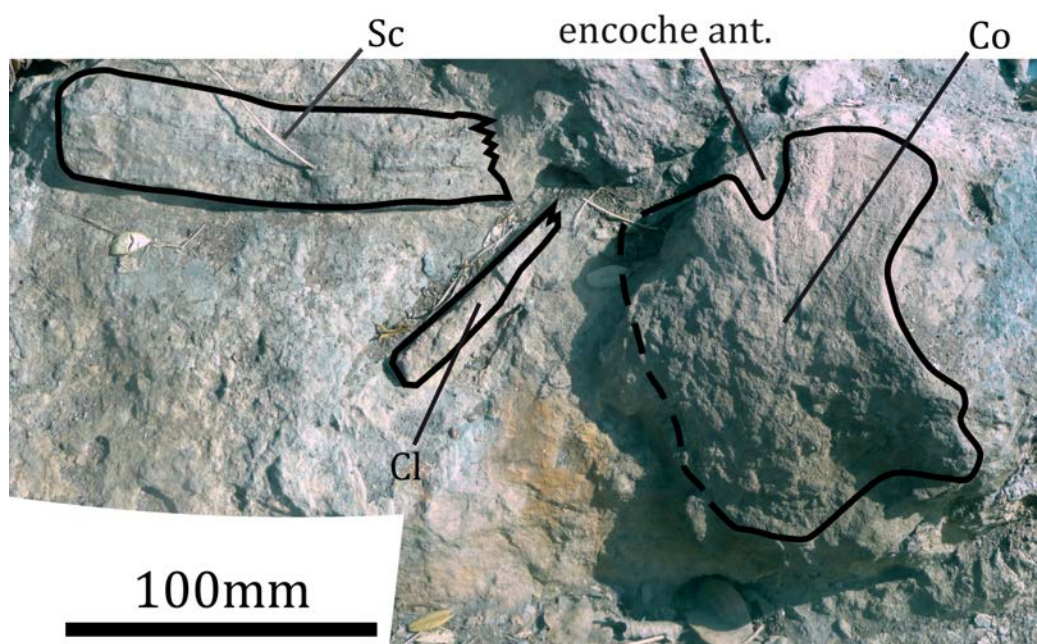


Figure 18 : Photographie et interprétation de la ceinture scapulaire de RGHP RO 1, sur le spécimen original. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

IV.1.4.5 Membres antérieurs

Seule la nageoire antérieure droite est visible. L'humérus, le radius et l'ulna sont en connexion anatomique. De nombreuses phalanges (au moins vingt-quatre) sont également présentes (voir figure 19). Il manque à l'humérus la portion proximale ainsi qu'une partie du coin distal postérieur (la zone de contact avec l'ulna). L'humérus est robuste et n'est pas étranglé avant la zone articulaire avec le zeugopode : on note simplement une augmentation douce et globalement continue de l'épaisseur. Il ne possède que deux facettes articulaires, une avec le radius et une avec l'ulna. Le radius et l'ulna sont de même taille. Ils sont polygonaux, en contact direct. A l'inverse de certains spécimens de *Leptonectes tenuirostris* (Godefroit, 1992 ; McGowan, 2003 ; McGowan & Motani, 2003), il n'y a pas de foramen entre eux. La partie centrale de l'ulna est manquante. La face distale du radius forme un angle obtus

bien marqué, indiquant un contact serré avec l'intermédiaire et le radiale. A l'inverse, les nombreuses phalanges sont pour la plupart nettement arrondies, elliptiques, indiquant qu'elles n'étaient pas toutes en contact direct *in vivo*, *a contrario* des véritables mosaïques de phalanges polygonales que l'on retrouve chez *Ichthyosaurus*, *Platypterygius*, et *Stenopterygius* dans une moindre mesure (*int. al.* Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003 ; Wade, 1990). Les phalanges semblent en partie désordonnées et ne sont pas toutes présentes. Elles forment un éventail qui s'élargit distalement. Aucun des éléments présents ne possède d'encoche.

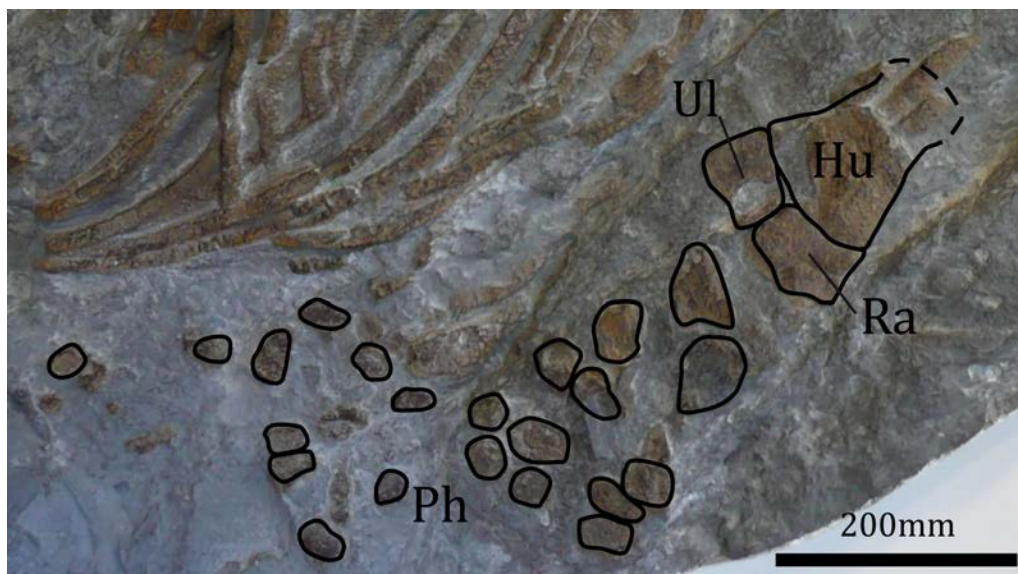


Figure 19 : Photographie et interprétation de la palette antérieure de RGHP RO 1. La photographie est celle du moulage, mais l'interprétation est issue directement du spécimen original, expliquant les discordances avec le moulage. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

IV.1.4.6 Ceinture pelvienne

On reconnaît au niveau des premiers centra de la série caudale antérieure un os de forme rectangulaire, légèrement étranglé en son centre. Cet os semble trop épais et trop allongé pour être un arc neural de cette région du corps. Il possède au moins une surface irrégulière indiquant un contact avec du cartilage. Il est interprété comme un ischion. D'autres os situés juste en dessous n'ont pas la morphologie de centra mais l'état de conservation ne permet pas d'affirmer la présence d'autres os de la ceinture pelvienne. Toutefois, la présence d'un ischion individualisé est suffisante pour indiquer que la ceinture pelvienne de ce spécimen est tripartite.

IV.1.4.7 Membres postérieurs

Seules treize phalanges en connexion anatomique légèrement perturbée sont présentes. La plupart de ces phalanges ne sont pas visibles sur le moulage, et l'examen des photographies prises avant le dégagement (figure 20) indique qu'une partie de ces phalanges ont été détruites durant la préparation du spécimen. Ces phalanges se répartissent en trois doigts bien distincts. La taille des phalanges augmente vers le bas, et les phalanges du doigt le plus postérieur présentent toutes une encoche nette.

Ces deux observations permettent de réorienter correctement la palette, qui se trouve en fait retournée horizontalement et verticalement par rapport à la position *in vivo* : l'augmentation de la taille des phalanges vers le bas indique que la partie distale est située vers le haut, et l'encoche des phalanges, qui n'existe chez les ichthyosaures que sur le doigt de la bordure antérieure de la palette, indique que la palette est aussi retournée selon un axe vertical. Les phalanges sont sub-polygonaux et les éléments du deuxième doigt s'emboîtent en quinconce avec ceux du premier.

Le premier élément du premier doigt est le plus grand et possède une forme plus bombée que les autres. Cette morphologie le rapproche d'un tibia. Le premier élément du deuxième doigt, possède une surface distale aplatie mais une surface proximale formant un angle légèrement obtus. Ceci renforce l'attribution du premier élément du premier doigt à un tibia, car comme souvent chez les ichthyosaures, le doigt « médian », entre le 1^{er} et le 3^e, commence par l'astragale, « coincé » en partie entre le tibia et la fibula, donnant à cet os une forme inhabituelle avec cette surface proximale anguleuse (*int. al.* McGowan & Motani, 2003).



Figure 20 : Photographie réalisée en cours de dégagement de la palette pelvienne de RGHP RO 1 et son interprétation. La photographie a été réorientée afin de présenter la palette dans une position « normale ». La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

IV.1.5 Détermination

Bien que très complet, l'état de conservation du spécimen RGHP RO 1 a rendu difficile la détermination, notamment suite à l'absence des sutures crâniennes. Cependant, chacune des parties du spécimen a fourni des informations précieuses pour son identification. Seul un genre d'ichthyosaure liasique partage l'ensemble des caractères présents chez RGHP RO 1. Ce volet se borne également à montrer pourquoi une attribution de ce spécimen à n'importe quel autre genre liasique n'est pas envisageable, car Andréani (2002) l'avait interprété comme un *Ichthyosaurus*. Il est donc important de clairement justifier l'attribution proposée ici. Cette attribution n'a pas tenu compte des distributions stratigraphiques connues pour les différentes espèces, car il a été montré récemment que certaines espèces liasiques ont pu recouvrir des

périodes de temps beaucoup plus longues que ce qu'il était supposé, notamment *Leptonectes tenuirostris* connu du Rhétien au Pliensbachien supérieur (Maisch & Reisdorf, 2006). Malgré cela, la position stratigraphique de RGHP RO 1 entre dans la biozone connue du genre et de l'espèce (*Suevoleviathan cf. disinteger*) auxquels il est attribué, à savoir le Toarcien inférieur.

IV.1.5.1 Maturité et taille totale

Avant de tenter la détermination du spécimen, il est important d'en connaître le taux de maturité, car on sait depuis la découverte de juvéniles à Holzmaden notamment qu'il existe d'importantes allométries ontogénétiques chez les Ichthyosauria (McGowan, 1973b). Johnson (1977) fournit quatre critères indépendants de la taille qui indiquent la maturité du spécimen, sur base de nombreuses comparaisons, dans lesquelles les spécimens en gestation ont tenu une place importante. Ces critères dépendent du degré d'ossification des nageoires scapulaires. Ces critères sont :

1) La forme de la surface articulaire proximale de l'humérus : convexe chez les adultes et plate chez les juvéniles

2) La texture de l'os au niveau de l'étranglement de l'humérus : lisse chez les adultes et granuleuse chez les juvéniles

3) Le contact entre les éléments proximaux de la palette (zeugopode et basipode) : la suture entre ces éléments est fermée chez les adultes et ouverte chez les juvéniles.

4) La formation d'encoches sur les éléments du premier doigt de la palette : bien marqués chez les adultes, inexistants ou rudimentaires chez les juvéniles. On comprend donc que l'absence d'encoches bien marquées n'a pas de signification directe quant à l'immaturité d'un spécimen, vu que certaines espèces ne développent jamais ou très rarement ce genre d'ornementation même à l'état adulte, comme *Ichthyosaurus communis*, ou la plupart des ichthyosaures post-liasiques. A l'inverse, la présence d'encoches bien marquées indique forcément un « adulte » d'une espèce présentant ce caractère. Une comparaison de nageoires antérieures droites de plusieurs spécimens de *Stenopterygius quadriscissus* à différents stades ontogénétiques est fournie dans Carroll (1997). Même si des encoches très superficielles peuvent exister chez des juvéniles sur une ou deux phalanges, la présence d'encoches bien marquées sur de nombreuses phalanges est un caractère adulte.

Cependant, il est important de garder en mémoire que la taille à la maturité sexuelle, la taille moyenne de l'espèce et la taille maximale d'un individu peuvent être différentes. Johnson (1977) a d'ailleurs montré que la maturité sexuelle arrivait avant la maturité ostéologique chez *Stenopterygius*. De plus, la grande quantité de spécimens disponibles pour certaines espèces comme *Ichthyosaurus communis* ou *Stenopterygius quadriscissus* a permis de montrer l'étendue des variations intraspécifiques, surtout

au niveau des tailles absolues et relatives. Ce sont d'ailleurs ces raisons qui ont poussé les spécialistes des ichthyosaures à progressivement abandonner, dans une certaine mesure, l'approche « numérique » de la taxonomie, basée sur des rapports de longueurs, largement développée par McGowan (1972a,b, 1976). Enfin, il est important de noter que seul le genre *Stenopterygius* a fait l'objet de telles études. Les critères discutés sont donc utilisables sans équivoques pour ce genre uniquement. Cependant, McGowan (1994a) a appliqué avec succès ces quatre critères au genre *Temnodontosaurus*, afin de démontrer que l'espèce *T. risor* regroupe en fait des juvéniles de *T. platyodon*. Vu la position phylogénétique de RGHP RO 1, située selon les auteurs entre *Temnodontosaurus* et les ichthyosaures thunnosauriens dont fait partie *Stenopterygius* (Maisch & Matzke, 2000 ; Sander, 2000) ou très proche de ces deux groupes (Motani, 1999a ; McGowan & Motani, 2003), ces critères sont considérés comme valables pour identifier la maturité du spécimen.

De ces quatre critères, seuls les deux derniers peuvent être utilisés sur RGHP RO 1. Le contact radius-ulna est net et fermé, et le tibia et toutes les phalanges du premier doigt de la palette postérieure présentent une encoche nette. Ce spécimen est donc bien un adulte *sensu* Johnson 1977. Sa taille *in vivo* est estimée à 5 m, vu que le spécimen mesure plus de 4 m et qu'une partie de la région caudale préflexurale et la région caudale postflexurale sont absentes. RGHP RO 1 ne peut donc appartenir au genre *Temnodontosaurus*, pour lequel une taille des mâchoires dépassant le mètre, et une longueur totale dépassant les 6 m sont fournies comme diagnoses du genre par McGowan (1994) et McGowan & Motani (2003). La plupart des *Temnodontosaurus* adultes atteignaient des tailles impressionnantes, pouvant dépasser les 12 m, avec un crâne de 2 m (McGowan, 1996a ; Godefroit 1993; Maisch & Matzke, 2000).

Cette taille de 5 m est également incompatible avec toutes les espèces du genre *Ichthyosaurus* qui sont plus petites, d'après les diagnoses fournies par Maisch (1997a), Maisch & Matzke (2000) et McGowan & Motani (2003). Cependant, de grands spécimens attribués à *Ichthyosaurus communis* ont été retrouvés au Luxembourg (Godefroit, 1996b) et en Suisse (Maisch *et al.*, 2008). Mais la taille du crâne de ces spécimens (respectivement IRSNB R 145 et SMF 46) s'approche fortement des 60 cm, à comparer avec RGHP RO 1, ayant un crâne d'au moins 76 cm.

IV.1.5.2 Crâne

Le crâne du spécimen est malheureusement de faible utilité taxonomique, vu qu'aucun des contacts osseux ne peut être utilisé. Toutefois, le crâne est large, bien que ceci soit en partie dû à l'écrasement. Pour rappel, les fosses temporales sont grandes, elliptiques et semblent se prolonger jusqu'au niveau du centre de l'orbite. La morphologie des fosses temporales par rapport au crâne et à l'orbite, ainsi que la largeur du crâne et de la base du rostre sont incompatibles avec les Leptonectidae (*Leptonectes*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus*), qui possèdent des fosses temporales sont très réduites et un rostre extrêmement fin (Owen, 1865 ; McGowan, 1993, 1994b,

2003 ; McGowan & Milner, 1999 ; Maisch & Matzke, 2000, 2003; Maisch & Reisdorf, 2006, McGowan & Motani, 2003).

IV.1.5.3 Dents

Beaucoup d'ichthyosaures post-triasiques possèdent une morphologie dentaire semblable à celle de RGHP RO 1. Cependant, la taille et la relative robustesse de la dent ne correspondent pas aux Leptonectidae (*ibid.* ; Godefroit, 1994). De plus, une dentition réduite ou absente est souvent citée comme caractère de diagnose chez les spécimens adultes de *Stenopterygius* (Godefroit, 1994). Enfin, la morphologie conique de la dent ne correspond pas à celle de plusieurs espèces de *Temnodontosaurus*, en particulier *Temnodontosaurus platyodon* et *Temnodontosaurus trigonodon* qui possèdent des dents avec respectivement deux et de deux à quatre carènes (Owen, 1865 ; Massare, 1987 ; Godefroit, 1993, Maisch & Matzke, 2000).

IV.1.5.4 Ceinture scapulaire

L'encoche antérieure du coracoïde n'est pas de grande utilité taxonomique, car on en retrouve chez notamment chez *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* et *Ophthalmosaurus* (*int. al.* McGowan & Motani, 2003). Par contre la forme générale du coracoïde est en parfait accord avec la description et la figuration du coracoïde de *Suevoleviathan* (von Huene, 1926, Maisch, 1998a, McGowan & Motani, 2003) et dans une moindre mesure avec le coracoïde de *Temnodontosaurus nürtingensis* figuré par von Huene (1931). *Suevoleviathan* est aussi le seul genre avec *Temnodontosaurus* à posséder une scapula droite et rectiligne (voir les photographies et les illustrations de Godefroit, 1993 et McGowan & Motani, 2003).

Remarquons que l'absence d'interclaviculaire est un caractère noté par Maisch (1998a) dans la description de *Suevoleviathan disinteger*. Bien qu'une absence de preuve ne constitue pas une preuve d'absence, ceci est un élément supplémentaire en faveur de cette attribution.

IV.1.5.5 Membres antérieurs

Comme décrit plus haut, l'humérus est robuste, court et n'est pas étranglé. Ceci est en accord avec *Suevoleviathan*, *Macgowania* et *Ichthyosaurus*, mais ne correspond pas à *Temnodontosaurus*, ni aux Leptonectidae (*Leptonectes*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus*), ni à certaines espèces de *Stenopterygius* (McGowan, 1979, 1989a, 1994b, 1996a, 2003 ; Godefroit, 1992 ; Maisch & Matzke, 2003 ; Maisch & Reisdorf, 2006 ; McGowan & Motani, 2003).

Les phalanges, même les plus proximales, sont elliptiques et nombreuses et forment un éventail s'élargissant vers l'extérieur. Ceci est en désaccord avec *Ichthyosaurus*, *Leptonectes*, *Stenopterygius* et *Temnodontosaurus* (Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). Ni les phalanges, ni le zeugopode ne présentent d'encoches, ce qui est incompatible avec *Temnodontosaurus* (McGowan, 1996a). Même s'il est possible que tous les éléments du premier doigt de RGHP RO 1 aient disparus,

le radius de *Temnodontosaurus* est également très souvent échancré, ce qui n'est pas le cas ici. La forme des éléments (rectangulaires arrondis et non pas hexagonaux) va également dans ce sens. Cet élargissement distal de la palette est un caractère de diagnose de *Suevoleviathan* (Maisch, 1998a).

IV.1.5.6 Ceinture pelvienne

La présence d'un ischion individualisé indique une ceinture pelvienne tripartite, ce qui est de grande importance taxonomique, car *Stenopterygius* et les ichthyosaures post-liasiques possèdent une ceinture pelvienne bipartite, avec une plaque ischiopubique (*int. al.* McGowan, 1979 ; Godefroit, 1994 ; Maisch & Matzke, 2000). La forme simple de l'ischion est totalement en accord *Suevoleviathan* (von Huene, 1926 ; Maisch, 1998a ; McGowan & Motani, 2003) et dans une moindre mesure avec *Temnodontosaurus* (von Huene 1931; McGowan & Motani, 2003) et *Excalibosaurus* (McGowan, 2003). *Ichthyosaurus* possède quant à lui un ischion plus long et plus étroit (McGowan & Motani, 2003).

IV.1.5.7 Membres postérieurs

Le tibia et les phalanges de la palette pelvienne de RGHP RO 1 ne sont pas diagnostiques en eux-mêmes, car de nombreux ichthyosaures possèdent une nageoire postérieure fondamentalement tridactyle, avec le tibia et les phalanges du premier doigt munis d'encoches, et avec des phalanges polygonales. Cependant, la comparaison morphologique et biométrique entre les palettes est, dans le cas de RGHP RO 1, extrêmement informative.

Premièrement, la majorité des ichthyosaures possèdent des nageoires morphologiquement semblables, même si leurs tailles relatives peuvent différer grandement. Alors que la présence d'encoches sur le premier doigt des nageoires pelviennes uniquement est un caractère qui peut être présent chez *Eurhinosaurus longirostris* (McGowan, 1994b), une telle différence de morphologie générale (palette scapulaire en éventail avec des éléments elliptiques à comparer avec une nageoire pelvienne tridactyle à éléments sub-polygonaux plus serrés) est une autapomorphie de *Suevoleviathan* (McGowan, 1979 ; Maisch, 1998a, 2001 ; Motani, 1999a ; Maisch & Matzke, 2000).

Deuxièmement, le rapport entre la taille de la palette scapulaire et la taille de la palette pelvienne est un caractère souvent utilisé en taxonomie des ichthyosaures. Il a donc été entrepris d'utiliser la biométrie des palettes enfin de corroborer l'identification. Le détail de cette analyse est disponible dans l'annexe 2. Le calcul du ratio des membres (taille de la nageoire scapulaire / taille de la nageoire pelvienne) reconstitués oscille entre 1,14 et 1,18, signifiant que les nageoires antérieures et postérieures étaient de tailles similaires. Ceci est incompatible avec la superfamille Ichthyosauroidea (comprenant *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* et l'ensemble des ichthyosaures post-liasiques), dont le seul critère diagnostique est d'avoir un tel rapport > 2 (McGowan, 1979 ; McGowan & Motani, 2003).

IV.1.5.8 Attribution spécifique

Il apparaît clairement que RGHP RO 1 peut être attribué au genre *Suevoleviathan*, qui est le seul genre partageant la mosaïque de caractères présent sur RGHP RO 1. Ce genre est uniquement connu dans le Toarcien inférieur, ce qui est en accord total avec la position stratigraphique du spécimen discutée plus haut. Selon les auteurs, le genre *Suevoleviathan* comporte une (McGowan & Motani, 2003) ou deux espèces (Maisch & Matzke, 2000 ; Maisch, 2001). L'espèce *Suevoleviathan disinteger* (anciennement nommée *Leptopterygius disinteger* par von Huene, 1926) est acceptée de tous, tandis que l'attribution générique de l'espèce « *Ichthyosaurus* » *integer* Bronn 1844 est encore discutée, notamment parce que l'holotype a été perdu ou détruit (McGowan, 1979). Cependant, Maisch (2001) a retrouvé des crânes dans les collections du GPIT et du SMNS qui sont attribuables à cette espèce. La description originale de l'holotype de cette espèce indiquait que les nageoires antérieures avaient également une forme d'éventail, ce qui semble indiquer que l'attribution de l'espèce *integer* au genre *Suevoleviathan* est justifiée. Ceci a permis d'affiner les diagnoses entre les espèces, qui sont maintenant basées principalement sur des caractères crâniens. Cependant, Maisch & Matzke (2000) et Maisch (2001) indiquent que « *I.* » *integer* possède un coracoïde plus arrondi et sans encoche antérieure. Si la forme hexagonale et l'encoche antérieure du coracoïde de RGHP RO 1 sont bien marquées, la plupart des caractères crâniens sont inaccessibles ; ce spécimen est référé ici à *Suevoleviathan* cf. *disinteger*. De plus, l'ensemble des mesures prises par Maisch 1998a sur l'holotype de cette espèce correspondent très bien (parfois à quelques millimètres près) avec les mesures effectuées sur RGHP RO 1.

IV.1.6 Discussion

L'altération du crâne et la relative inaccessibilité du spécimen original ont rendu l'interprétation difficile. Malgré cela et malgré le fait que deux des trois autapomorphies du genre sont impossible à voir sur le spécimen, l'attribution est robuste. Andréani (2002) avait attribué RGHP RO 1 au genre *Ichthyosaurus* sur base de la dent, de l'encoche du coracoïde et de la taille de la palette postérieure. Cependant, il semble clair que la majorité de ses observations ont été effectuées sur le moulage, qui s'est révélé inexact, notamment au niveau de la palette postérieure qui est beaucoup plus grande et caractéristique que ce que moulage montre. Andréani avait de plus mal orienté le coracoïde. Enfin, *Ichthyosaurus* est un genre qui semble s'éteindre à la fin du Sinémurien (Maisch, 1997a).

Suevoleviathan est un genre rare érigé par Maisch (1998a) sur base du seul spécimen de l'espèce *Leptopterygius disinteger* décrite par von Huene en 1926. Comme discuté plus haut, Maisch (2001) trouvera ensuite d'autres spécimens rattachables à ce genre, alliant des caractères primitifs et dérivés. Ceci est reflété dans sa position phylogénétique, qui varie avec les auteurs, tantôt considéré comme groupe sœur des Neoichthyosauria par McGowan & Motani (2003), comme groupe sœur des

Thunnosauria par Maisch & Matzke (2000) et Maisch (2001) ou comme groupe sœur des Thunnosauria + Leptonectidae par Sander (2000). *Suevoleviathan* possède trois autapomorphies, à savoir la morphologie très différente des nageoires scapulaires et pelviennes, une ornementation complexe de la couronne et la présence d'un processus épineux sur l'ilium (Maisch, 1998a). McGowan (1979) questionne à juste titre la signification écologique et aérodynamique d'une telle différence morphologique des membres. Un autre caractère de *Suevoleviathan disinteger* est de posséder une lobe caudal extrêmement long et flexible (Huene, 1926). S'il semble aussi rapide que *Stenopterygius* d'après la base de données de Massare (1988), les larges palettes, le grand lobe caudal et la longue queue qui lui est associée devaient certainement favoriser les accélérations au sacrifice de la nage rapide sur de longues distances, au même titre du *Temnodontosaurus*, toutes proportions gardées, mais à l'inverse de la nage plus « thunniforme » de *Stenopterygius* (Buchholtz, 2001). Sa dentition est décrite dans Massare (1987) et Maisch (1998a). Les dents sont coniques, droites, robustes et pointues, mais l'apex arrondi. Ceci dirige vers un mode de prédation favorisant plutôt des proies ayant une armure externe légère (poissons holostéens et ammonites) d'après Massare (1987). Enfin, Maisch (1998a) voit en *Suevoleviathan* un chasseur de haute mer.

Il est également important de noter que RGHP RO 1 devient le septième spécimen du genre, mais aussi le quatrième plus complet, derrière l'holotype de *S. disinteger* (SMNS 15390) et les hypotypes de *S. integer* (GPIT 328/4/5 et SMNS 4629). Plus intéressant encore, c'est le premier *Suevoleviathan* décrit hors du paléobassin d'Holzmaden, dans le sud de l'Allemagne. Ce dernier point est d'une grande importance paléobiogéographique, et sera discuté dans la Discussion générale de Chapitre.

IV.2 RGHP MA 1 : *EURHINOSAURUS LONGIROSTRIS*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

Famille LEPTONECTIDAE Maisch 1998a

Genre *EURHINOSAURUS* Abel, 1909

Espèce-type: *Ichthyosaurus longirostris* Mantell, 1851

Diagnose (McGowan & Motani, 2003) : Mandibule considérablement raccourcie par rapport au crâne, <60% de la taille du crâne ; rapports prémaxillaire et précranial >1 ;

rapport orbitaire $\geq 0,2$; basioccipital possédant une zone extracondyloïde, en position largement ventrale par rapport au condyle, duquel il est clairement séparé ; présence d'une pointe antérieure sur le basioccipital ; ceinture pelvienne tripartite, sans fusion entre l'ischion et le pubis ; corps allongé, nombre de vertèbres préflexurales >85 , mais probablement ≤ 95 ; nombre de vertèbres présacrées probablement >44 ; nageoires antérieures et postérieures longues et étroites ; nombre d'éléments du doigt le plus long de la nageoire antérieure >17 ; nageoire antérieure au moins aussi longue que la moitié du crâne ; nageoire postérieure bien développée, approchant la taille de la nageoire antérieure ; nageoire antérieure à quatre ou cinq doigts ; encochage pouvant être absent, seulement présent sur moins de quatre éléments de la bordure antérieure (de la nageoire antérieure) ; encochage généralement présent dans la nageoire postérieure, peut être réduit à moins de huit éléments ; ichthyosaure de grande taille, atteignant plus de 7 m.

***EURHINOSAURUS LONGIROSTRIS* (Mantell 1851)**

Holotype: BMNH 14566, un crâne avec une grande partie de la colonne et une palette antérieure incomplète, provenant du Toarcien inférieur de Whitby.

Diagnose : voir diagnose générique, par monotypie.

Distribution géographique : Whitby, Angleterre ; Holzmaden, Ohmden, Bad Boll, Aalen, Dotternhausen, Schömburg, Banz, Allemagne ; Dudelange, Grand-Duché de Luxembourg ; Pic Saint-Loup, Noirefontaine, Marcoux, France.

Distribution stratigraphique : Toarcien inférieur (Lias supérieur, Jurassique inférieur).

Matériel d'étude: RGHP MA 1, un rostre et des éléments de palette d'ichthyosaure du Toarcien de Marcoux.

IV.2.1 Localisation

Le spécimen a été découvert dans la commune de Marcoux, au nord-est de Digne-Les-Bains, dans le flanc sud du ravin du Minjau. Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44° 9'6.04"N

Longitude : 6°16'35.38"E

IV.2.2 Stratigraphie

La succession des lithologies est ici plus complète qu'à La Robine et est sensiblement identique à la colonne de référence présentée dans le Chapitre II. Cependant, l'épaisseur des marnes noires inférieures atteint ici une puissance de 6 à 15 m (Floquet *et al.*, 2003). RGHP MA 1 a été trouvé environ 1m au dessus de la base des marnes, rendant son attribution stratigraphique sans ambiguïtés. Comme le montre la figure 21, il est daté de la sous-zone à *exaratum*, zone à *falciferum*, et plus précisément de l'horizon à *strangewaysi* (*ibid.*).

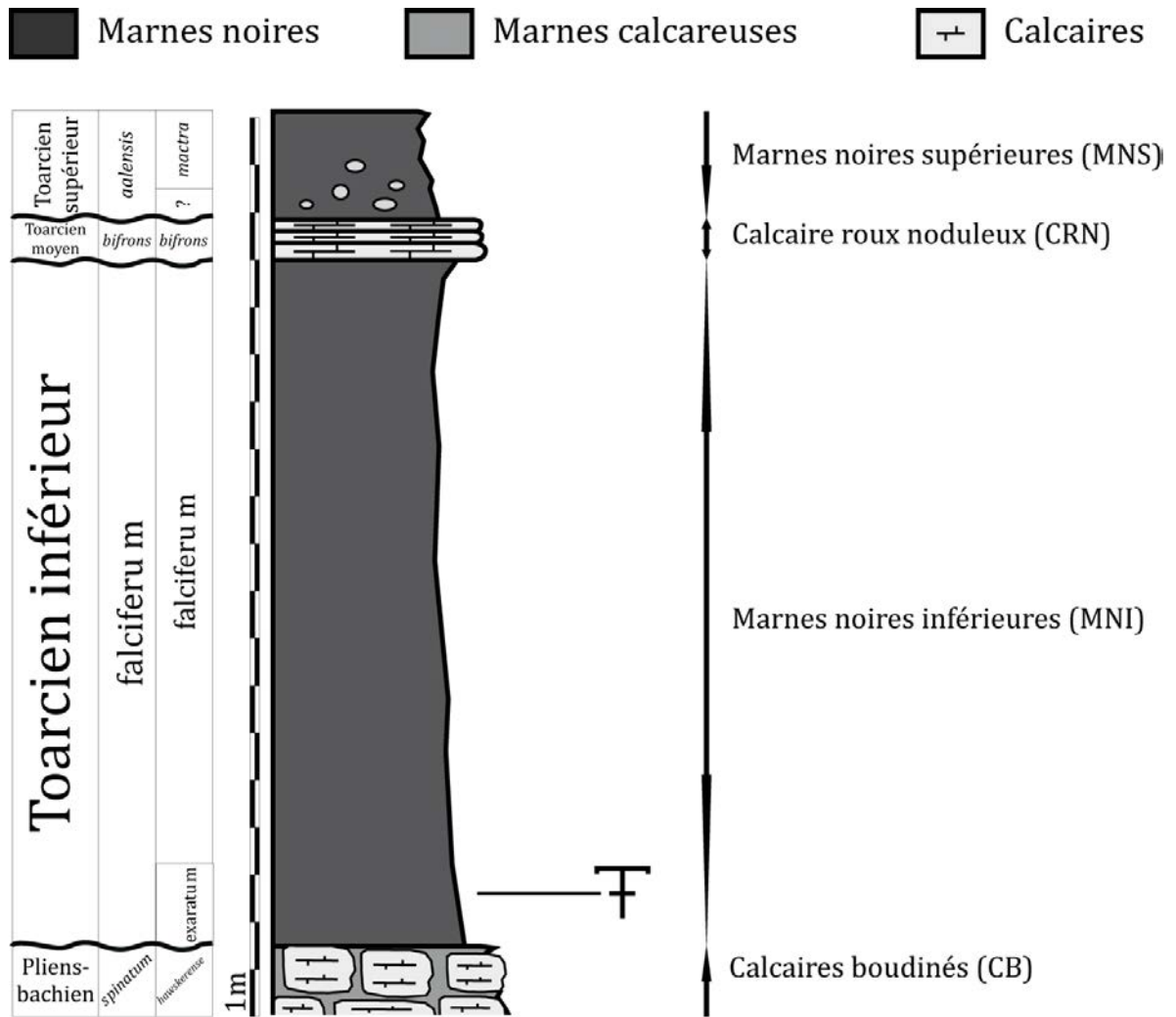


Figure 21 : Colonne stratigraphique au lieu de découverte de RGHP MA 1. D'après Floquet *et al.*, 2003 et les observations de terrain.

IV.2.3 Description

RGHP MA 1 comprend un fragment de rostre de 86 cm contenant de nombreuses dents accolées (vingt-huit), treize dents additionnelles retrouvées à proximité du rostre, trente-deux éléments de palette dont la plupart sont non articulés et un centrum. La figure 22 présente la position des os durant le chantier de fouille et la figure 23 est une reconstitution du spécimen.

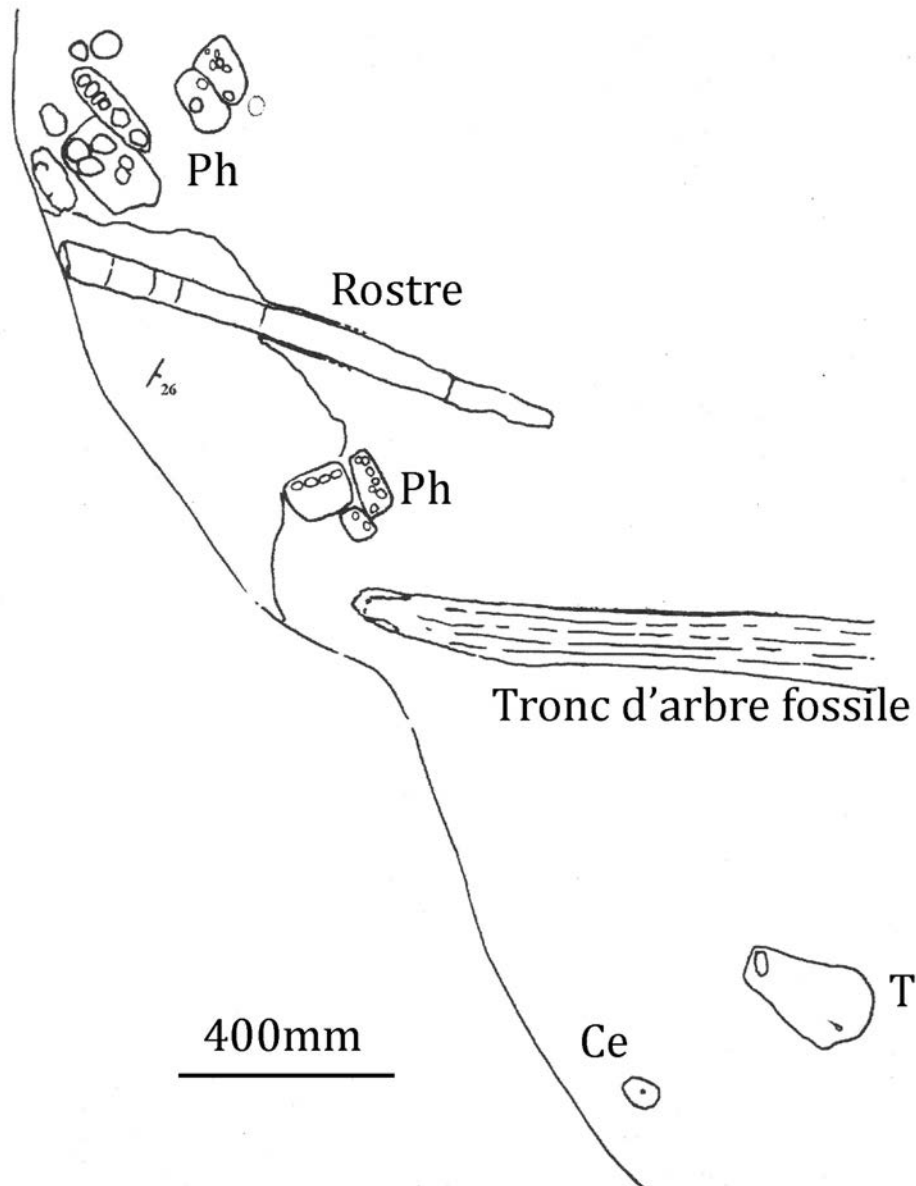


Figure 22 : Schéma de la position des restes de RGHP MA 1 durant la fouille, en vue du dessus. Tiré d'Andréani (2002), modifié. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

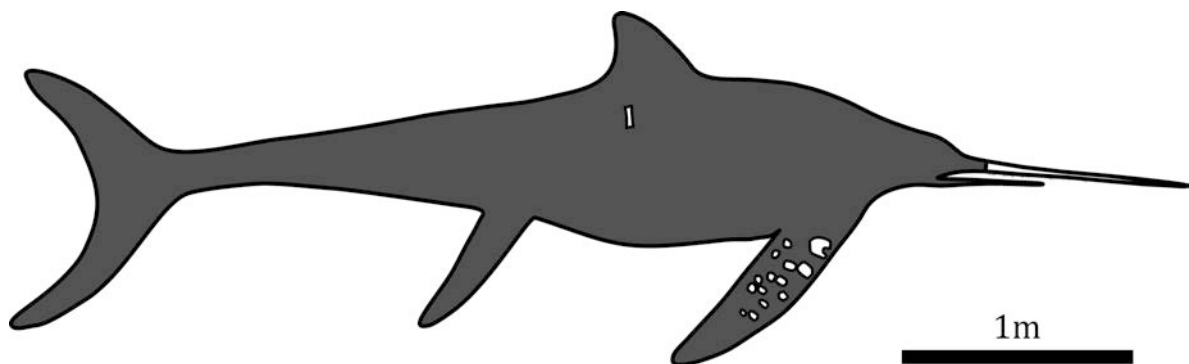


Figure 23 : Reconstitution de RGHP MA 1, indiquant les os effectivement reconnaissables et leur position *in vivo*. Les dents ont été dessinées, mais n'apparaissent pas à cette résolution. Réalisé d'après une photographie de SMF 4155 dans von Huene, 1951.

IV.2.3.1 Crâne

Le crâne de RGHP MA 1 n'est représenté que par un fragment de rostre de 86 cm. Ce rostre est très fin et élancé, ayant une épaisseur maximale (la distance entre la face dorsale et la face ventrale) de seulement 5 cm. Ce fragment ne compte qu'une grande partie des prémaxillaires. Ces os ont été écrasés et ont également subi un cisaillement dextre en vue postérieure, si bien que les processus linguaux des prémaxillaires sont arrachés, refermant les sillons dentaires, et expulsant les dents hors de ces sillons (voir figure explicative ci-dessous). Un sillon longitudinal est bien marqué de chaque côté et semble parcourir l'entièreté du prémaxillaire. Ce rostre a aussi été brisé en de nombreuses portions de quelques centimètres, et le fragment le plus antérieur a été fortement altéré. Il n'y a pas de trace de la cavité nasale, indiquant que le crâne complet devait dépasser le mètre de longueur.

Les sillons dentaires sont minces, droits et continus sur toute la longueur du rostre. La reconstruction (voir figure 24) semble indiquer que les dents pointaient légèrement vers l'extérieur, mais ceci peut être dû (ou à l'inverse atténué) par la déformation importante qu'a subi cet os.

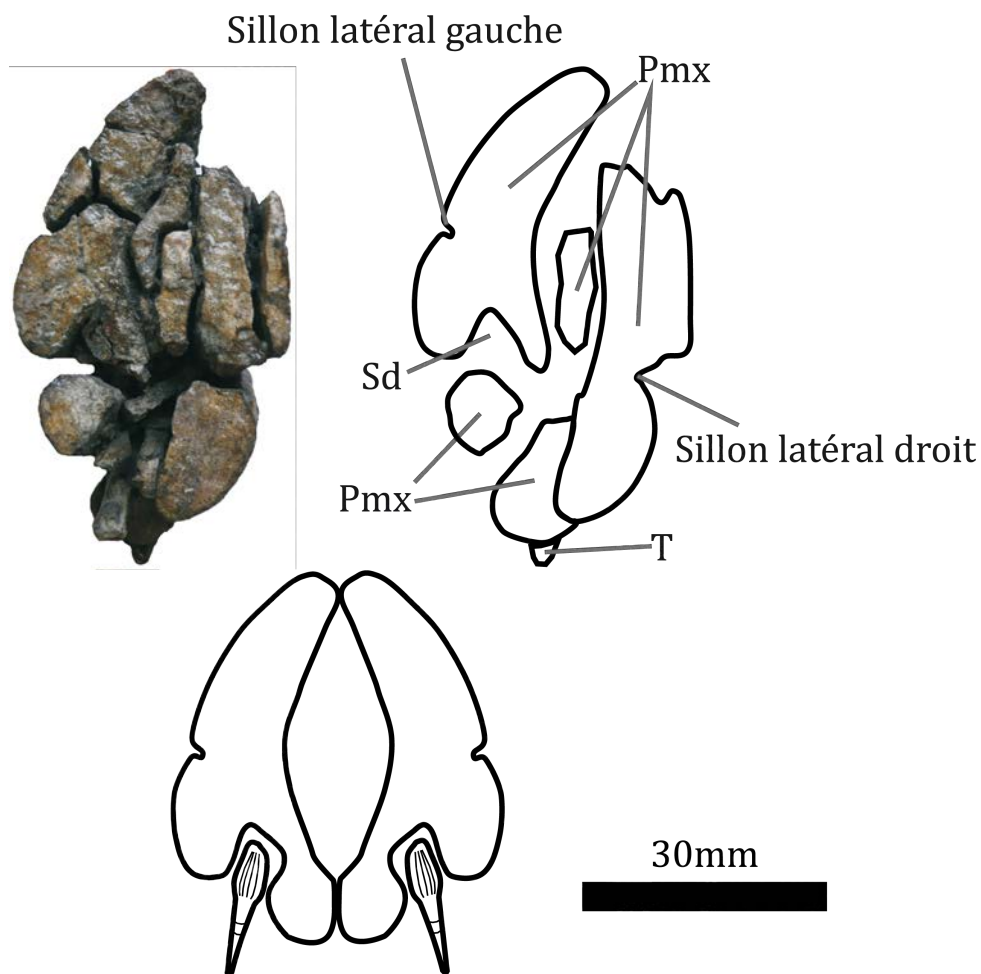


Figure 24 : Photographie, interprétation et reconstitution de la section la plus proximale du rostre de RGHP MA 1. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

IV.2.3.2 Dents

Les nombreuses dents (quarante-deux, dont vingt-huit sur le rostre) de RGHP MA 1 sont semblables et mesurent entre 11 et 26 mm. Elles sont retrouvées sur toute la longueur du rostre. Leur morphologie est particulière au sein des Ichthyosauria dans le sens que la couronne ne possède pas de stries longitudinales mais de légères stries circulaires concentriques, et seulement sur le milieu de la couronne. La couronne est grande et légèrement recourbée et occupe plus de la moitié de la longueur de la dent. La racine possède des stries longitudinales et n'est pas toujours bulbeuse. Dans ce cas, elle possède une section rectangulaire aplatie, peut-être en partie due à la compression diagenétique, intense dans les marnes (Martill, 1993).

IV.2.3.4 Squelette axial

Seul un large centrum amphiocèle a été retrouvé. Il mesure 87 mm de diamètre et a été fortement érodé, de sorte que les diapophyses et parapophyses ne sont plus visibles.

IV.2.3.5 Membres

Trente-deux éléments de palette ont été retrouvés éparpillés. D'autres sont retrouvés en tant que contre-empreinte. Seuls quelques uns sont en connexion anatomique et il n'est pas possible de les attribuer à un des membres en particulier. Il est même probable au vu de la figure 22 qu'ils proviennent de plusieurs membres.

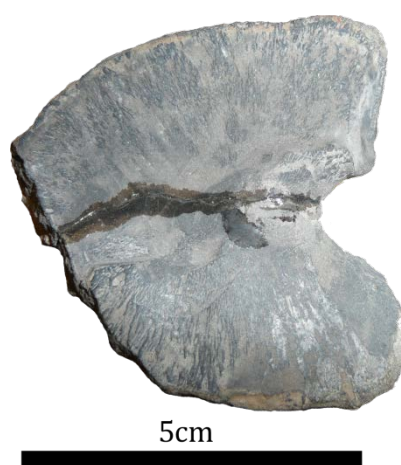


Figure 25 : Elément proximal d'un membre de RGHP MA 1.

On peut distinguer 30 phalanges et deux éléments appartenant au zeugopode ou au basipode. Ces derniers ont également une forme globale elliptique, mais possèdent plusieurs faces articulaires nettes. L'un d'eux possède également une encoche antérieure bien marquée (voir figure 25). Sa morphologie en fait sans aucun doute un élément proximal mais il est impossible d'aller plus loin : cet élément pourrait tout aussi bien être un radius, un radiale, un tibia, un tibiale ou un élément antérieur proximal d'un large individu, car le nombre d'encoches du premier doigt est variable au sein d'un même spécimen (différences gauche-droite) et entre les individus, particulièrement chez *Eurhinosaurus* (McGowan, 1994b) et également, mais

dans une moindre mesure chez *Temnodontosaurus* et *Stenopterygius* (McGowan & Motani, 2003). Toutes les phalanges sont fortement arrondies et aplaties, légèrement concaves. Leur taille varie de 1 à 6 cm. Les plus grands éléments sont de forme elliptique, tandis que les petits éléments sont de forme ronde. Ceci indique que la grande majorité des éléments ne formaient pas une mosaïque serrée.

IV.2.4 Détermination

La longueur et la finesse du rostre, les petites dents coniques et fines avec une longue couronne orientent directement l'attribution vers les Leptonectidae (voir par exemple l'illustration d'une dent de Leptonectidae dans Maisch, 1999). Parmi les trois genres repris dans cette famille (*Leptonectes*, *Excalibosaurus* et *Eurhinosaurus*), la constance de l'extrême finesse du rostre, ainsi que l'ornementation particulière des dents (pas de stries longitudinales de la couronne mais de légères stries circulaires concentriques) semblent typiques d'*Eurhinosaurus*, ainsi que l'implantation des dents, qui semblent pointer légèrement vers l'extérieur. La grande taille du centrum et du rostre et le fait d'avoir beaucoup de phalanges et que ceux-ci sont tous elliptiques sans exception confirment cette attribution, de même que l'étendue stratigraphique et géographique connue de cette espèce. En effet, *Leptonectes* possède des phalanges proximales très polygonales, en forme d'hexagones réguliers. Les quelques phalanges distales sont pour la plupart rondes (McGowan, 1973, 1979, 1989a, b, 1996b; McGowan & Milner, 1999; McGowan & Motani, 2003). *Excalibosaurus* est vu comme une forme « de transition » entre *Leptonectes* et *Eurhinosaurus*, bien qu'il soit restreint au Sinémurien (McGowan, 1986, 1989, 2003; McGowan & Motani, 2003), alors que *Leptonectes* s'étend du Rhétien au Pliensbachien supérieur (Maisch & Reisdorf, 2006) et qu'*Eurhinosaurus* est limité au Toarcien inférieur (Maisch & Matzke, 2000; McGowan, 2003; McGowan & Motani, 2003). Cependant, *Excalibosaurus* possède également des phalanges subpolygonales. Le nombre de phalanges est, comme *Leptonectes*, beaucoup moins important que pour *Eurhinosaurus* (McGowan, 2003), particulièrement au niveau des palettes postérieures. Les trente phalanges retrouvées sont toutes elliptiques et arrondies, rendant peu probable le fait qu'elles proviennent toutes de la partie distale de plusieurs nageoires d'un *Leptonectes* ou d'un *Excalibosaurus* et que le reste de ces nageoires ait disparu.

De plus, le rostre d'*Excalibosaurus* n'est pas constant en épaisseur comme celui d'*Eurhinosaurus* : après environ 50 cm, il s'épaissit fortement et continuellement vers l'orbite (obs. pers. sur les photographies et les illustrations de McGowan 2003; McGowan & Motani, 2003) Le rostre de RGHP MA 1 montre une remarquable régularité sur la plupart des 86 cm présents.

Enfin, les adultes *Excalibosaurus* semblent dépourvus de dents : McGowan (2003) indique clairement que l'holotype d'*Excalibosaurus costini* (BRSMG Cc881) est un juvénile. Ce spécimen possède de nombreuses dents alors qu'un autre spécimen (ROM 47697), deux fois plus grand et en accord avec les critères de maturité de

Johnson (1977) ne possède aucune dent, bien qu'excellamment conservé dans les marnes sinémuriennes des côtes du Somerset (McGowan, 2003). Cependant, seuls deux spécimens d'*Excalibosaurus* sont connus à ce jour et il est hâtif de tirer pareilles conclusions.

Sur base de la morphologie et de l'abondance des phalanges, ainsi que la morphologie du rostre et des dents, et la présence nette de sillon latéraux, RGHP MA 1 est rattaché au genre *Eurhinosaurus*. Ce genre est monospécifique (McGowan, 1994b); l'espèce *E. longirostris* possède donc les mêmes caractères diagnostiques. Par conséquent, RGHP MA 1 est attribué à l'espèce *Eurhinosaurus longirostris*.

IV.2.5 Discussion

Andréani (2002) avait attribué RGHP MA 1 à un « Leptoptygiidé » (Leptonectidae) indéterminé. Cependant, l'ensemble des pièces présentes indique qu'il s'agit bien d'un *Eurhinosaurus*. Il aurait cependant été impossible à Andréani de l'identifier comme tel, puisqu'il avait considéré le rostre du spécimen comme étant la partie latérale droite d'une mâchoire inférieure, alors qu'une autapomorphie du genre *Eurhinosaurus* est le raccourcissement extrême de la mandibule. Et comme pour RGHP RO 1, la nouvelle attribution est bien plus en accord avec la distribution stratigraphique connue pour cette espèce.

Eurhinosaurus longirostris était un ichthyosaure ubiquiste des bassins européens. Il est retrouvé à Whitby, Angleterre (McGowan & Motani, 2003), dans la région d'Holzmaden et en Bavière, Allemagne (von Huene, 1951 ; Maisch & Matzke, 2000), à Dudelange, Luxembourg (Godefroit, 1994) et à Cazeville et Noirefontaine, France (Lamaud, 1979 ; Maisch & Matzke, 2000).

Pouvant atteindre 7 m de long, c'était un des plus grands ichthyosaures du Jurassique (McGowan, 1979), avec *Excalibosaurus* (McGowan, 2003) et derrière *Temnodontosaurus* (McGowan, 1996a). Si le squelette postcrânien de ce genre est globalement semblable à *Temnodontosaurus* (longues nageoires tridactyles, longue queue avec un lobe caudal peu développé, McGowan, 1979 ; Godefroit, 1996b), la morphologie crânienne d'*E. longirostris* diffère nettement de *Temnodontosaurus*, bâti pour la chasse de grands vertébrés (Godefroit, 1994) : le rostre d'*Eurhinosaurus* est fin et extrêmement élancé, et il possède une importante suroccclusion ('overbite'), c'est-à-dire que la mâchoire supérieure s'étend bien plus loin que la mâchoire inférieure (deux fois plus en l'occurrence, McGowan, 1979, 2003), à l'image du poisson scie (*Pristis*), du requin scie (*Pristiophorus*) et particulièrement de l'espadon (*Xiphias gladius*) actuels. Cet appendice a donné dans la littérature deux interprétations majeures de son utilisation, empruntées à des animaux actuels :

McGowan (1979) propose un mode de prédation semblable au *Xiphias*, utilisant le rostre muni de nombreuses dents comme une arme afin de blesser ou d'empaler de petites proies, dans un mouvement dorsoventral. La faiblesse de cette théorie est que

les reptiles, contrairement aux mammifères, ne sont capables que de mouvements dorsoventraux limités, à l'inverse des mouvements latéraux. La fusion de l'atlas et de l'axis chez les ichthyosaures (McGowan & Motani, 2003), indique également que les mouvements de la tête étaient limités.

Un autre trait morphologique du rostre d'*Eurhinosaurus* est de posséder des sillons longitudinaux bien marqués le long du prémaxillaire. Pour Riess (1986 *in* Godefroit, 1996b), cela indique que le rostre était utilisé comme un organe tactile, explorant le fond marin à la manière de la dent du narval (*Monodon monoceros*). La grande taille relative des orbites pourrait étayer cette hypothèse, permettant la chasse là où la luminosité est moindre, quoique le narval ait de très petits yeux. La faiblesse de cette théorie est que de nombreux autres ichthyosaures, tels que *Suevoleviathan*, *Ichthyosaurus intermedius*, *Aegirosaurus*, *Platypterygius* et *Brachypterygius* possèdent également de tels sillons bien marqués (*int. al.* Maisch, 1997a, 1998a ; Bardet & Fernández, 2000 ; McGowan & Motani, 2003 ; Kear 2005), alors qu'il est clair que par exemple *Platypterygius* et *Brachypterygius* étaient, comme nous le verrons dans le chapitre suivant, d'imposants chasseurs de proies robustes. Il est également important de noter que si *Eurhinosaurus* ne se nourrissait uniquement qu'en débusquant des proies sur le fond marin, alors l'ensemble des gisements où il a été retrouvé ne peuvent constituer que des thanatocénoses, puisque ce sont des marnes ayant toutes un certain degré d'anoxie, totalement impropres au développement d'une vie benthique ou semi-benthique (Schmid-Röhl & Röhl, 2003). La faible occurrence de ce genre ne pourrait alors n'être qu'un biais dans la préservation.

Le régime alimentaire d'*Eurhinosaurus* peut être déduit par le type de guildes de prédation *sensu* Massare (1987) auquel il appartient. *Eurhinosaurus* appartient à la guildes « Pierce I » dont le régime alimentaire est composé de petites proies très molles, tels que les petits poissons et les petits céphalopodes mous. Cette information ne permet pas de trancher, puisque le régime alimentaire de *Xiphias*, comme de *Monodon* est constitué de petits poissons et de céphalopodes mous (Laidre, 2005 ; Castillo *et al.*, 2007).

RGHP MA 1 vient s'ajouter à deux autres spécimens d'*Eurhinosaurus longirostris* découverts par Lamaud (1979) dans les marnes foncées du Toarcien inférieur du Pic Saint-Loup, à 20km au nord de Montpellier, indiquant que comme dans les autres bassins européens, *Eurhinosaurus* faisait partie intégrante de l'écosystème des bassins du sud de la France.

IV.3 RGHP RO 0, RGHP RO 2, RGHP RO 9 ET RGHP MA 2 : THUNNOSAURIA INDET. AFF. *STENOPTERYGIUS*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA Motani, 1999b

THUNNOSAURIA INDET. AFF. *STENOPTERYGIUS*

Matériel d'étude: RGHP RO 0, RGHP RO 2, RGHP RO 9 et RGHP MA 2, des centra d'ichthyosaures du Toarcien de diverses localités de la Réserve géologique de Haute-Provence.

IV.3.1 Description

IV.3.1.1 RGHP RO 0

Ce numéro de collection reprend trois vertèbres qui sont exposées dans le Musée de la RGHP. Elles sont indiquées comme provenant du Toarcien de La Robine. Elles ont été collectées avant la mise en place de la RGHP et ni le lieu précis ni la position stratigraphique précise ne sont connus. La texture et la couleur de ces fossiles semblent indiquer une origine à rechercher dans les marnes du Toarcien de la Robine (obs. pers.; Guimar comm. pers.). Une d'elles est un centrum de vertèbre dorsale postérieure de 35 mm de diamètre. On y distingue les parapophysés et les diapophysés bien séparés.

IV.3.1.2 RGHP RO 2

Localisation

Est du lobe de la Robine. Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44°10'15.49"N

Longitude : 6°14'28.17"E

Stratigraphie

Plaquage toarcien inférieur sur les calcaires boudinés du Domérien supérieur.

Matériel

Neuf centra, dont six sont complets et bien préservés (figure 26). Ils proviennent de différentes parties de la colonne vertébrale d'ichthyosaure, comme en atteste la position des diapophysés et parapophysés par rapport aux surfaces articulaires de l'arc neural (McGowan & Motani, 2003). On reconnaît donc : quatre vertèbres dorsales antérieures (présence de la parapophyse en position latérale et de la diapophyse en position dorsoventrale, détachée des facettes de l'arc neural) : 95-01-218, 95-01-220, 95-01-221, 95-01-222 ; une vertèbre dorsale postérieure (position latéroventrale des diapophysés et parapophysés) : 95-01-223 ; deux vertèbres caudales antérieures (une seule articulation située latéroventralement pour

la côte) : 95-01-219, 95-01-224 ; 95-01-225, un demi centrum ne présentant que la partie ventrale ne peut raisonnablement être rattaché à une portion précise de la colonne vertébrale.

Remarque :

Le reste du spécimen est recouvert, dans l'attente de fouilles ultérieures.

Fin de remarque

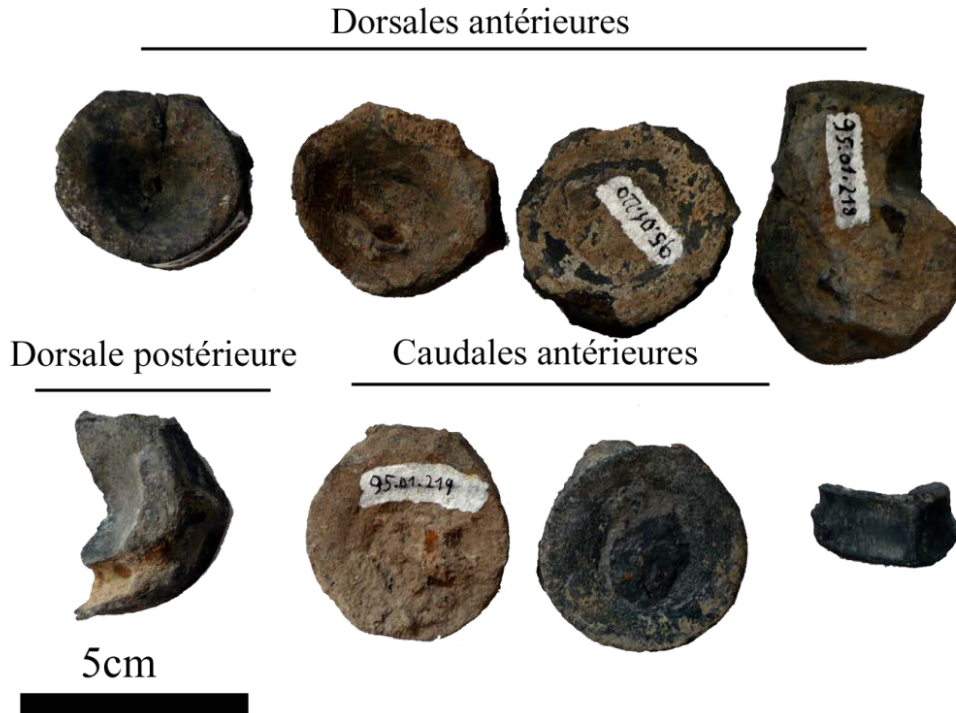


Figure 26 : Centra de RGHP RO 2, Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius* en vue antérieure (pour les sept premiers) et en vue latérale (pour le huitième).

IV.3.1.3 RGHP RO 9

Localisation

Sud ouest du lobe de la Robine, au lieu-dit « les Peylans ». Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44° 9'40.15"N

Longitude : 6°13'30.38"E

Stratigraphie

MNI, Toarcien inférieur.

Matériel

Un centrum d'ichthyosaure amphicœle de 33,5 mm de diamètre. Les surfaces articulaires avec l'arc neural sont bien marquées. Deux bourrelets articulaires des côtes sont présents mais très rapprochés (écart de 3,5 mm), et en position

latéroventrale (figure 27), indiquant une vertèbre dorsale à promiscuité de la région sacrale.



Figure 27 : Vue antérieure du centrum de RGHP RO 9, Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*.

IV.3.1.4 RGHP MA 2

Localisation

Commune de Marcoux, Ravin du Clot de Barrel. Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44° 8'55.22"N

Longitude : 6°16'25.99"E

Stratigraphie

MNI, Toarcien inférieur. Ces pièces ont été retrouvées environ 1m au dessus de la base des MNI.

Matériel

Une vertèbre dorsale postérieure d'ichthyosaure (diapophysés et parapophysés en position latéroventrale, distants de 3 mm, figure 28) complète et bien conservée. Diamètre : 36 mm.



Figure 28 : Centrum de RGHP MA 2 en vue antérieure.

IV.3.2 Détermination

En plus de RGHP RO 1 et RGHP MA 1, l'examen des collections de la réserve géologique de Haute-Provence (voir annexe 2) a révélé entre autres l'existence de nombreux autres restes d'ichthyosaures du Toarcien inférieur. Si la plupart d'entre eux sont indéterminables, plusieurs centra retrouvés à différents endroits du lobe de la Robine et à Marcoux présentent clairement des parapophyses et diapophyses distinctes dans la région thoracique postérieure. C'est un caractère cité par Maisch & Matzke (2000) comme étant caractéristique des Thunnosauria, qui groupe *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* et l'ensemble des ichthyosaures post-liasiques. Parmi les genres d'ichthyosaures présents au Toarcien, à savoir *Stenopterygius*, *Temnodontosaurus*, *Eurhinosaurus* et *Suevoleviathan*, la région thoracique postérieure de ces trois derniers est caractérisée par une fusion de ces apophyses, c'est pourquoi ces genres sont exclus des Thunnosauria. *Stenopterygius* est donc le seul genre d'ichthyosaure toarcien appartenant aux Thunnosauria. C'est aussi le genre le plus représenté des bassins européens (voir par exemple Godefroit, 1994, 1996b). En conséquence, ces centra sont attribués à des Thunnosauria indéterminés, à affinité *Stenopterygius*.

IV.3.3 Discussion

Il existe au moins cinq spécimens différents rattachables à cette catégorie: RGHP RO 0, RGHP RO 2, RGHP RO 9 et RGHP MA 2 et RGHP MA 3, ce qui semble indiquer que, comme dans les autres localités d'Europe, *Stenopterygius* était abondant dans le Bassin vocontien, mais vu le nombre réduit de spécimens présents, il est absolument exclu de réaliser une analyse statistique sur les taxa présents. De nombreux autres centra trouvés à la Robine ont une taille trop petite pour appartenir à des *Temnodontosaurus*, *Eurhinosaurus* ou *Suevoleviathan* adultes ; il est possible qu'ils appartiennent également à des *Stenopterygius*, mais sans centrum de la région thoracique postérieure, il est exclu de les attribuer à des Thunnosauria indet.

Sander & Bucher (1993) ont également décrit un cf. *Stenopterygius* dans le Toarcien supérieur (zone à *aalensis*) de l'Aveyron (sud de la France). Si ce spécimen vient étayer la présence de ce genre dans le sud de la France, il est important de garder à l'esprit que ce spécimen provient du Toarcien terminal, et que le site est tout de même situé à un peu moins de 300km de Digne-les-Bains. Cependant, un grand ichthyosaure a été découvert dans le Toarcien inférieur des carrières « Lafarge », situées dans le Bas-Beaujolais, proche de Lyon (Elmi & Russeau, 1991), à environ 200km au nord-est de Digne-les-Bains. Cet ichthyosaure est actuellement en cours d'étude par Guillaume Suan *et al.* Ces auteurs m'ont confirmé qu'il s'agissait également d'un grand *Stenopterygius*.

IV.4 DISCUSSION GENERALE : PALEOBIOGEOGRAPHIE DES ICHTHYOSAURES TOARCIENS

IV.4.1 Niches écologiques occupées

Les trois genres présents dans les terrains toarciens de la Réserve géologique de Haute-Provence se partageaient plusieurs niches écologiques. Comme discuté plus haut, *Suevoleviathan* était un chasseur de 5 m préférant probablement les proies solides, et se basant plutôt sur l'accélération pour attraper ses proies. *Eurhinosaurus* se nourrissait de petites proies molles qu'il obtenait soit en les blessant directement grâce à son rostre, soit en les débusquant du fond marin. Enfin, *Stenopterygius* est vu comme un chasseur rapide, agile et endurant, poursuivant principalement des céphalopodes dans la tranche supérieure de la colonne d'eau (Massare, 1987, 1988 ; Godefroit, 1996b ; Buchholtz, 2001 ; Lingham-Soliar & Plodowski, 2007). Ces trois genres pouvaient donc cohabiter en se partageant les ressources alimentaires.

IV.4.2 Paléobiogéographie

IV.4.2.1 Travaux antérieurs

Depuis la révision en profondeur des espèces et des genres d'ichthyosaures du Toarcien de l'Europe par McGowan (1974a, b, 1979), plusieurs auteurs ont tenté de discerner et d'expliquer les différences entre ces bassins. Le premier fut McGowan (1978), qui préconisait une grande distribution de la plupart des taxa. Cependant, l'année suivante, et bien qu'il n'en ait jamais réellement discuté par la suite, McGowan (1979) a indirectement « créé » un important endémisme, en multipliant les espèces appartenant au genre *Stenopterygius*. Pas moins de huit espèces sont reprises dans McGowan & Motani (2003), pour lesquelles les caractères diagnostiques ne sont basés que sur la dégénérescence des dents et sur des rapports morphologiques, tels que la taille relative du crâne, du museau, ou de l'orbite. Comme signalé par Godefroit (1994), ces caractères sont tous ontogénétiques et ne peuvent servir à distinguer des espèces.

Godefroit (1994, 1996a) a tenté de remettre de l'ordre dans cette partie du travail titanesque de McGowan, en redéfinissant le genre et les espèces de *Stenopterygius*, et surtout en apportant l'analyse des faunes du Luxembourg à la dichotomie Angleterre - Allemagne. Ces travaux ont montré que l'endémisme des ichthyosaures était très limité, en accord avec leur parfaite adaptation à la vie marine. Par contre, il a montré qu'il existe de nettes différences entre les bassins en termes d'abondances des différentes espèces.

Plus récemment, Maisch & Ansorge (2004) et Großmann (2006, 2007) ont suggéré l'existence d'un provincialisme très poussé chez les reptiles marins du Toarcien : « *The total evidence provided by the data on the distribution of ichthyosaurs, marine crocodiles, and plesiosaurs strongly suggests a remarkable provincialism in these*

marine reptiles in the lower Toarcian of Western Europe » (Maisch & Ansorge, 2004). Dans cet article, ils redéfinissent les grandes zones de Godefroit (1994) et proposent que seule une grande barrière géographique telle que le massif de Londres-Brabant pouvait expliquer cet endémisme. Les trois zones principales érigées ces auteurs sur base de tous les reptiles marins sont la zone anglaise, la zone subgermanique (Belgique – Luxembourg - Bassin de Paris) et la zone germanique. Sur base des plésiosaures, Großmann (2006, 2007) rajoute une zone supplémentaire : sud de la France, pour le genre *Occitanosaurus* décrit par Bardet *et al.*, 1999).

Cependant, la base même de leur travail est erronée : regrouper tous les reptiles marins afin d'en discuter la paléobiogéographie n'a pas de sens car les ichthyosaures, les plésiosaures et les crocodiles marins sont des animaux totalement différents au niveau de leur éco-éthologie et de leurs affinités phylogénétiques. S'il est vrai que les plésiosaures du Toarcien possèdent un endémisme total, même au niveau générique (Godefroit, 1994 ; Großmann, 2006, 2007 ; Vincent & Suan, 2009), et que l'endémisme des crocodiles marins existait à un certain degré (Godefroit, 1994), ces animaux ne possédaient pas (au Toarcien en tout cas) les modifications morphologiques nécessaires pour être des nageurs mobiles et endurants, complètement détachés du milieu continental comme le sont les ichthyosaures (Massare, 1988). L'ovoviviparité attestée des ichthyosaures est un exemple supplémentaire de ce détachement. La suite de ce chapitre sera consacrée à l'étude de assemblages européens d'ichthyosaures et à l'apport des faunes du sud-est de la France dans ce domaine.

IV.4.2.2 Contemporanéité des gisements européens

Peggy Vincent (2008; Vincent & Suan, 2009) a récemment étudié les plésiosaures du Toarcien européen et leur paléobiogéographie. Bien qu'elle ait montré que l'endémisme de ce groupe était extrêmement poussé, aucune explication n'en a été avancée car il semble que les niveaux stratigraphiques couverts par chacune des localités n'appartiennent pas à la même sous-zone ammonitique. Bien qu'il soit peu probable que la paléobiogéographie de la macrofaune puisse fortement évoluer entre deux sous-zones à ammonites, il a été décidé de comparer les âges de chaque grande zone du Toarcien inférieur à moyen d'Europe où des ichthyosaures identifiables ont été retrouvés. Le résultat de cette révision de la littérature est indiqué dans le tableau 2, ci-dessous.

Il apparait clairement que l'ensemble de ces localités peuvent être corrélées et comparées. Ce résultat est en partie logique car l'existence même de tous ces spécimens est contrôlée par la sédimentologie, et plus particulièrement par la formation de marnes anoxiques, qui semblent constituer un événement global au Toarcien inférieur à moyen (Bour *et al.*, 2007), comme les célèbres OAEs (Ocean Anoxic Events) du Crétacé.

LES ICHTHYOSAURES DU SUD-EST DE LA FRANCE

		Zone ammonite	Sous-zone	Allemagne	Benelux	France	Angleterre
Toarcien	Moyen	<i>variabilis</i>	<i>vitiosa</i>				
			<i>illustris</i>				
			<i>variabilis</i>				
	Inférieur	<i>bifrons</i>	<i>bifrons</i>				
			<i>sublevisoni</i>				
		<i>falciferum</i>	<i>falciferum</i>				
<i>tenuicostatum</i>	<i>exaratum</i>						
	<i>semicelatum</i>						
		<i>paltus</i>					

Tableau 2 : Comparaison des âges des gisements européens importants de reptiles marins toarciens. L'intervalle total recoupé par le gisement est représenté en gris clair, tandis que le gris foncé représente l'intervalle où la majorité des spécimens ont été retrouvés. D'après McGowan, 1974a, b, 1979; Benton & Taylor, 1984; Godefroit, 1994, 1996a; Maisch, 1998a; Röhl *et al.*, 2001; McGowan & Motani, 2003 ; Floquet *et al.*, 2003.

IV.4.2.3 Comparaison faunique

En se basant sur les révisions récentes du genre *Stenopterygius* réalisées par Godefroit (1994) puis par Maisch (1998b) et Maisch & Matzke (2000) et sur la littérature abondante des ichthyosaures toarciens et en y incorporant les résultats de ce mémoire, on peut dresser le tableau suivant (voir tableau 3) des assemblages d'ichthyosaures du Toarcien d'Europe. Le terme « Bassin de Paris », est à prendre au sens large, a été choisi pour représenter le bassin allant, d'ouest en est, de la Normandie à la Suisse et, du nord au sud, de la Belgique au Bassin vocontien.

	Allemagne	"Bassin de Paris"	Angleterre
<i>Stenopterygius</i>	<i>quadriscissus</i>	<i>quadriscissus</i>	?
	<i>longifrons</i>	<i>longifrons</i>	<i>longifrons</i>
	<i>hauffianus</i>	<i>hauffianus</i>	<i>hauffianus</i>
	<i>megalorhinus</i>	*	
<i>Suevoleviathan</i>	<i>disinteger</i>	<i>cf. disinteger</i>	
	<i>integer</i>		
<i>Temnodontosaurus</i>	<i>trigonodon</i>	<i>trigonodon</i>	
			<i>crassimanus?</i> <i>acutirostris</i>
<i>Eurhinosaurus</i>	<i>longirostris</i>	<i>longirostris</i>	<i>longirostris</i>

Tableau 3 : Paléobiogéographie et endémisme des ichthyosaures toarciens. Les points d'interrogations signifient que les données sont incertaines : il n'est pas encore avéré que *S. quadriscissus* est complètement absent de la zone anglaise, et l'espèce *T. crassimanus* est douteuse. L'astérisque indique que cette différence ne peut être comptabilisée car *S. megalorhinus* n'a pas été reconnu comme valide par Godefroit, 1994, qui est le seul à avoir révisé les *Stenopterygius* de la région du Benelux. D'après McGowan, 1978; Lamaud, 1979; Weidman, 1981; Benton & Taylor, 1984; Sander & Bucher, 1993; Godefroit, 1994, 1996a; Maisch, 1998a, 1998b, 2001; Maisch & Matzke, 2000; McGowan & Motani, 2003; Maisch & Ansorge, 2004.

Il apparait d'emblée que ces assemblages sont beaucoup plus proches que ce que Maisch & Ansorge (2004) ne le laissaient présager. La similitude est surtout marquée entre les zones « germanique » (Allemagne) et « subgermanique » (Belgique – Luxembourg – Bassin de Paris, appelée « Bassin de Paris » *s.l.* dans ce travail) *sensu* Maisch & Ansorge, 2004. La seule différence au sein de *Stenopterygius* est que l'on ne retrouve pas dans la littérature l'espèce *S. megalorhinus* dans la zone subgermanique. En réalité, cette différence n'a pas lieu d'être vu que Godefroit, qui est le seul à avoir étudié les faunes de Belgique et du Luxembourg n'a pas, à l'époque, reconnu cette espèce comme valide.

Il apparait aussi que la zone anglaise (comprenant la localité de Whitby) semble la plus différente. Cependant, le matériel n'a plus été révisé depuis plus de 30 ans, et la plupart des spécimens repris dans la synthèse de Benton & Taylor (1984) ont des attributions génériques complètement dépassées (comme le genre fourre-tout *Leptopterygius* qui a été supprimé et « remplacé » par *Leptonectes* par McGowan, 1996b). Il est donc mal aisé d'affirmer comme Maisch & Ansorge (2004) que cette zone était isolée des autres par le massif de Londres-Brabant, sans une révision moderne de ces spécimens. De plus, McGowan & Motani (2003) indiquent que *Stenopterygius quadriscissus* est probablement également retrouvé à Whitby.

IV.4.2.4 Endémisme

L'apport principal de ce mémoire à cette discussion est que le genre *Suevoleviathan* est maintenant retrouvé également dans le sud-est de la France. Ceci a deux conséquences paléobiogéographiques. Premièrement, l'endémisme des ichthyosaures toarciens au niveau générique n'existe plus : chaque genre peut se retrouver dans au moins deux des trois zones géographiques de Maisch & Ansorge (2004). Nous avons vu dans le tableau précédent que l'endémisme au niveau spécifique semble également très faible, sauf pour les espèces du genre *Temnodontosaurus*.

Deuxièmement, la région du sud-est de la France est particulièrement intéressante car elle est fortement éloignée des trois zones « habituelles » à ichthyosaures, et se trouve en plus être la localité la plus proche de l'océan Téthys où des ichthyosaures identifiables ont été retrouvés. En effet, la plupart des autres localités sont situées entre 30 et 35°N de paléolatitudes (voir figure 29). Selon plusieurs reconstitutions paléogéographiques et micropaléontologiques (*int. al.* Arias & Whatley, 2005 ; Großmann, 2007 ; Arias, 2007, 2009), le Bassin vocontien, formé par le rifting du futur océan liguro-piémontais est souvent considéré comme un bassin profond fortement connecté à l'océan Téthys. Cet éloignement et ce contexte paléocéanographique particulier sont de grande importance, car tous les ichthyosaures identifiables retrouvés dans cette région sont retrouvés ailleurs en Europe. Ceci implique que les ichthyosaures voyageaient sans problèmes entre l'océan et le reste de la mer épicontinentale européenne. D'ailleurs, on retrouve dans le Bassin

vocontien la même architecture écologique que dans tous les autres bassins européens, avec la niche des chasseurs rapides et agiles occupée par *Stenopterygius*, la niche de fousseur/chasseur de petites proies molles occupée par *Eurhinosaurus* et une niche « supérieure », de proies plus grosses occupée ici par *Suevoleviathan*, et qui peut être complétée dans les autres bassins par les différentes espèces de *Temnodontosaurus*, au sommet de la chaîne. Il ne serait pas étonnant que ce dernier soit également présent dans le sud-est de la France au vu de certains centra de taille impressionnante comme un de ceux repris dans le numéro de collection RGHP RO 0; c'est surtout un problème de quantité de spécimens, de biais de découvertes.

Tout ceci est en désaccord avec la vision provincialiste de Maisch & Ansorge (2004), où les ichthyosaures étaient confinés dans leurs bassins par des masses continentales. En fait, c'est tout ce système de zone à provincialisme qui est remis en question, vu que ces auteurs définissent ainsi la zone germanique :

« ... encompasses the South German and, most probably, the North German basins. It is characterised by the common occurrence of Temnodontosaurus trigonodon, Stenopterygius quadriscissus, *Steneosaurus bollensis* (to the exclusion of *S. gracilirostris*), the presence of Suevoleviathan, and a characteristic plesiosaur fauna... »

Si l'on ne considère que les ichthyosaures (soulignés), et que *Suevoleviathan* n'est plus un genre endémique du sud de l'Allemagne, les critères de définition de cette zone semblent minces, basés uniquement sur un taux d'occurrence, qui lui-même dépend de facteurs « externes » comme l'importance des dépôts marneux anoxiques, voire la présence de carrières, comme l'avait déjà préconisé McGowan en 1978.

De plus, ces auteurs notent eux-mêmes que la zone subgermanique constitue un mélange (le terme employé est « intermingling ») entre la zone anglaise et la zone germanique. L'existence d'un continuum entre les zones germaniques et anglaises est justement un argument en défaveur d'un isolement géographique.

En fait, il n'y a pas que l'isolement géographique qui puisse expliquer les disparités entre les bassins de la mer épicontinentale européenne. En effet, si l'endémisme entre ces localités ne peut être reconnu pour les faunes d'ichthyosaures, au niveau générique tout du moins, Godefroit (1994, 1996a) a clairement montré qu'il existait d'importantes différences entre les grands bassins européens en termes de taux d'occurrences de certaines espèces ou morphotypes (les « common occurrences » de Maisch & Ansorge, 2004). La cause de cette différence n'est probablement pas à aller chercher dans un isolement géographique comme le prônent Maisch & Ansorge (2004) mais plutôt dans la paléoécologie de chacun de ces milieux.

Or, ces auteurs justifient l'existence de barrières géographiques comme suit : « *The lithological and palaeoecological similarity of the lower Toarcian occurrences in*

all three areas, which is even more remarkable than in other intervals of the Lower Jurassic, makes it unlikely that there were major differences in palaeotemperatures, salinity or other parameters which could have affected the distribution of the large marine predators.»

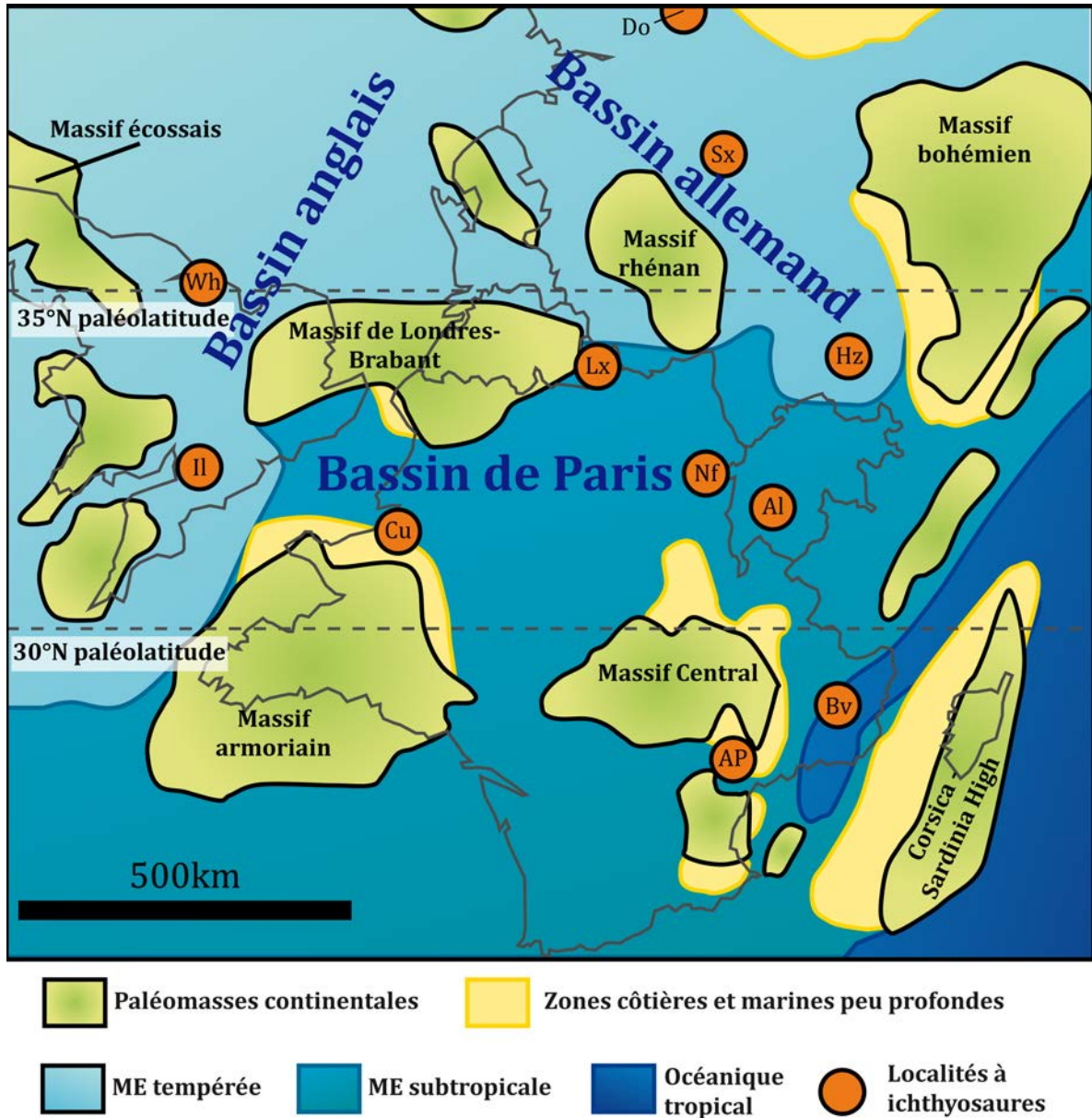


Figure 29 : Paléogéographie de l'Europe au Toarcien et paléobiogéographie des ichthyosaures. Al : Préalpes suisses et Teysaschau : Weidman 1981 ; Maisch & Matzke, 2000. AP : Aveyron & Pic Saint-Loup : Lamaud, 1979 ; Sander & Bucher, 1993. Bv : Bassin vocontien + massif de la Loube (Aalénien) : Arnaud *et al.*, 1976. Cu : Curcy : Maisch & Matzke, 2000. Do : région de Dobbertin : Maisch & Ansoerge, 2004. Hz : Région d'Holzmaden : McGowan, 1979 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003. Il : Zone de Kingsthorpe + Ilminster : Benton & Taylor, 1984. Lx : Belgique + Luxembourg : Godefroit, 1994, 1996a. Nf : Noirefontaine : Maisch & Matzke, 2000. Sx : Saxe du Sud : Maisch & Ansoerge, 2004. Wh : Whitby, McGowan, 1974a, b, 1978 ; Benton & Taylor, 1984 ; McGowan & Motani, 2003. ME : Mer épicontinentale. Paléogéographie d'après Maisch & Ansoerge, 2004 ; Arias & Whatley, 2005 ; Colombié & Strasser, 2005 ; Arias, 2007 ; Großmann, 2007 ; Léonide *et al.*, 2007.

Pourtant, on sait depuis quelques années que les marnes anoxiques peuvent se former dans une certaine gamme de milieux, il n'y a pas de relation bivalente entre le type de dépôt et le type de milieu. Des marnes anoxiques peuvent se développer dans des milieux peu profonds à très profonds, en fonction du climat, de l'intensité du brassage océanique, de l'intensité des précipitations, etc. On peut d'ailleurs différencier en général deux grands modes de formation de marnes anoxiques (*int. al.* Heimhoffer *et al.*, 2006 ; Hardas & Mutterlose, 2007) :

* Soit par une augmentation de la productivité en surface, résultant en un plus grand flux de matière organiques vers le fond. Tout l'oxygène sera consommé et la matière organique excédentaire pourrait sédimenter sans se faire oxyder. Ce modèle de formation de black shale est le **modèle d'eutrophisation**. Cette augmentation de productivité serait causée par un apport accru de nutriments depuis le continent, résultat d'un climat plus agressif. Il ne peut exister que pour les bassins de taille réduite, comme certains bassins de la mer épicontinentale européenne.

* Soit par une préservation de la matière organique en stoppant le phénomène d'oxydation dans la fin de la colonne d'eau ou à l'interface eau-sédiment. Il faut pour ce faire que le taux d'oxygène soit insuffisant pour oxyder la matière organique. Ceci est réalisé quand le brassage océanique est réduit voire absent. C'est le **modèle de stratification**, qui peut résulter d'une multitude de scénarii climatiques différents.

L'existence de marnes anoxiques n'implique donc pas que les milieux avaient la même écologie. La phase de marnes anoxiques du Toarcien inférieur traduit avant tout une perturbation océanique globale de l'Europe de l'ouest. D'ailleurs, Carmen Arias (2007) a nettement montré que plusieurs grandes masses d'eaux, aux conditions physico-chimiques distinctes, existaient dans la mer épicontinentale européenne. Ceci a été établi en analysant les assemblages d'ostracodes, qui sont d'excellents indicateurs pour ce genre d'étude paléocéanographique. Comme le montre la figure 29, les masses d'eaux de chacune des grandes zones à ichthyosaures sont différentes : l'Angleterre baignait dans des eaux tempérées saumâtres, comme l'actuelle mer baltique, le sud de l'Allemagne était caractérisé par un mélange de ces eaux tempérées avec des eaux dites « subtropicales », chaudes et salines, le Luxembourg semble entièrement inclus dans la masse d'eau subtropicale, et enfin le Bassin vocontien, qui n'a pas été repris dans l'étude d'Arias, possédait sûrement des eaux assez semblables à la masse d'eau tropicale « téthysienne », profonde, chaude et saline, de par les reconstitutions paléogéographiques disponibles dans la littérature (voir légende de la figure 29).

Mais le fait d'avoir différents types de masses d'eau ne peut probablement pas expliquer à lui seul les variations d'abondances des espèces. Bien que, comme nous venons de le voir, les marnes anoxiques peuvent se former dans des environnements différents, la gamme possible est toutefois limitée. Les grandes localités à ichthyosaures sont donc des points d'un grand système dans lesquels la conservation

des spécimens a été fortement facilitée. Clairement, il y a un biais sur la préservation, et ce pour chaque site, car seules les marnes anoxiques ont de grandes chances de préserver la macrofaune pélagique (Martill, 1993). S'il se trouve que des marnes anoxiques se forment non loin de la côte, pour plusieurs raisons climato-tectono-océanographiques abondamment décrites dans la littérature, il y aura une surreprésentation de la faune de cette zone par rapport à la faune de la mer ouverte dans le registre fossile et inversement. Godefroit (1994, 1996a) a d'ailleurs montré que les faunes « du Yorkshire » sont dominées par des espèces d'ichthyosaures à rostre court, et que les crocodiles et les plésiosaures y sont plus nombreux que pour n'importe quelle autre localité d'Europe, au Toarcien. Ceci suggère que la zone des bassins anglais où des marnes anoxiques se sont déposées était vraisemblablement proche de la côte, alors que, toujours d'après cette analyse, les spécimens du Luxembourg semblent appartenir au milieu le plus ouvert, légèrement plus que ceux du sud de l'Allemagne.

En conclusion, il semble clair que les ichthyosaures n'étaient pas limités géographiquement dans leurs déplacements, on retrouve à peu de choses près les mêmes espèces de l'Angleterre au Bassin vocontien, en passant par le Luxembourg et l'Allemagne, indiquant qu'il n'y avait probablement pas de spéciation géographique. Cependant, il est indéniable que des variations d'abondances parfois très marquées existent entre les espèces des grandes localités. Ceci peut être raisonnablement expliqué par des différences écologiques entre les bassins et non par des barrières géographiques. Le « pattern » apparent d'un provincialisme marqué chez les ichthyosaures est donc probablement dû au fait que nous ne voyons que quelques points pris « au hasard » dans un grand système de bassins avec de nombreux environnements ; c'est le problème classique de l'échantillonnage de système complexes.

CHAPITRE V - CRETACE

Ce chapitre est consacré aux spécimens crétacés les mieux conservés de la Réserve géologique de Haute-Provence. Plusieurs d'entre eux (RGHP LA 1, RGHP SI 1, RGHP SI 2) proviennent de communes n'appartenant pas au territoire de la Réserve, mais ont été confiés à la RGHP.

Bien que quelques restes aient déjà été préparés par Jean-Michel Mazin (Université de Lyon) et Arnaud Clément, et que certains (RGHP CH 1 et RGHP PR 1) soient exposés aux promeneurs via des musées de site, ce matériel n'a jamais fait l'objet d'aucune étude, ni même de recensement. Cependant, il s'est avéré que ces spécimens, couplés à ceux d'un amateur local, Luc Ebbo, dont le matériel provient également du sud-est de la France, constituent en réalité une des meilleures, voire la meilleure collection d'ichthyosaures du Crétacé inférieur au monde, en termes de diversité.

Une partie de ce chapitre, concernant la discussion sur la diversité écologique des ichthyosaures de l'Albien sera présentée au congrès conjoint du SVP/SVPCA (69th meeting de la Society of Vertebrate Paleontology / 57th Annual Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy) à Bristol, les 23-24-25-26 septembre prochains. L'abstract soumis est disponible en annexe 3 et a été accepté en tant poster.

V.1 RGHP LA 1 : *AEGIROSAURUS LEPTOSPONDYLUS*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Famille OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Genre *AEGIROSAURUS* Bardet & Fernández, 2000

Espèce-type : *Ichthyosaurus leptospondylus* Wagner, 1853

Holotype : Détruit durant la seconde guerre mondiale.

Néotype : Squelette presque complet du Schegler Museum (Allemagne) non numéroté, du Tithonien des calcaires lithographiques de Bavière.

Diagnose amendée (d'après Bardet & Fernández, 2000, les amendements sont soulignés) : Ichthyosaure de taille moyenne atteignant plus de 2 m, caractérisé par un museau long et fin (snout ratio de 0,73 à 0,62) aux os épais, ne se démarquant pas clairement du crâne ; nombreuses petites dents pointues (moyenne de 3 cm), de section ronde à ovale, fermement ancrées dans les sillons dentaires, couronne lisse chez les juvéniles et striée chez les adultes, et pouvant présenter une microtexture granuleuse au niveau de l'apex, dentition non réduite chez les adultes ; orbite de taille moyenne (orbital ratio de 0,18 à 0,26), contenant 14 plaques sclérotiques et bordé dorsalement par une visière ; narines externes avec une protubérance dorsale ; jugal court dépassant légèrement la bordure de l'orbite antérieurement ; portion postorbitale du crâne très étroite (postorbital ratio de 0,06 à 0,08) ; postorbital couvrant le quadratojugal ; présence dans la région de la joue d'un squamosal réduit triangulaire et exposé latéralement, qui est exclu de la fenêtre temporale par la barre formée par le postfrontal et le supratemporal ; angulaire nettement exposé latéralement, s'étendant antérieurement aussi loin que le surangulaire ; nageoire antérieure avec un humérus massif à trois facettes articulaires distales pour le radius, l'intermédiaire (la plus petite) et l'ulna, présence d'un élément extrazeugopodial avec son doigt associé situé distalement par rapport au radius, six doigts dont le quatrième est le plus grand, comprenant 23 éléments ; nageoire postérieure courte avec un fémur massif deux fois plus court que l'humérus et plus petit que le complexe puboischiatique, s'articulant distalement avec deux éléments, quatre doigts ; nageoires antérieures et postérieures composées proximalelement d'éléments polygonaux serrés, s'espacant et s'arrondissant distalement ; ceinture pelvienne bipartite composée d'un complexe puboischiatique sans foramen et dont l'extrémité distale est deux fois plus large que l'extrémité proximale.

Distribution géographique : Borsheim, Langenthalheim, Apfeltal, Bavière, Allemagne (Bardet & Fernández, 2000) ; Le Laux-Montaux, Alpes de Haute-Provence, France.

Distribution stratigraphique : Tithonien basal - Valanginien supérieur.

AEGIROSAURUS LEPTOSPONDYLUS (Wagner, 1853)

Matériel d'étude: RGHP LA 1, un rostre d'ichthyosaure du Valanginien supérieur de Le Laux-Montaux.

Remarque :

Ce spécimen a été découvert par Arnaud Clément lors de levés géologiques. Il en a fait don à la réserve, avec d'autres spécimens (Collection Clément à la Réserve Géologique de Haute-Provence). Etant le seul à connaître le lieu précis de découverte de ce spécimen et sachant que j'étudiais ce spécimen, il s'était proposé de lever la coupe et

de me la transmettre au début du mois de mai 2009. Cependant, un éboulement survenu quelques semaines avant sa campagne de terrain dans la région a rendu l'accès à cette zone totalement impossible. En conséquence, ni le lieu ni la position stratigraphique exacts de RGHP LA 1 ne sont connus actuellement.

Fin de remarque.

V.1.1 Localisation

Le spécimen a été trouvé sur le versant est de la vallée d'un ruisseau se jetant dans la rivière dénommée l'Armaleuse, au nord-est du village de Le Laux-Montaux, à 60km à l'ouest-nord-ouest de Digne-Les-Bains, Département des Alpes de Haute-Provence. Un point central de la zone où il a été découvert est :

Latitude : 44°19'11.88"N

Longitude : 5°33'30.00"E

V.1.2 Stratigraphie

RGHP LA 1 a été retrouvé dans les marnes sableuses beiges du Valanginien supérieur, sur le flanc sud du grand anticlinal de Le Laux (voir figure 6, Chapitre II).

V.1.3 Description

RGHP LA 1 est la portion distale d'un rostre d'ichthyosaure extrêmement bien préservé, tous les os étant conservés en connexion anatomique. La texture de l'os est visible partout sur le spécimen, et la grande majorité des dents sont présentes, toujours enchâssées dans leurs sillons dentaires. On retrouve les prémaxillaires presque entiers, la partie antérieure des nasaux, les dentaires, la partie antérieure des spléniaux, et cent vingt-cinq dents ou fragments de dents (voir figure 30). Les mesures sont disponibles dans l'annexe 2.

V.1.3.1 Prémaxillaires

Une grande partie des prémaxillaires est conservée: il ne manque antérieurement que l'extrémité du museau, et on observe médiopostérieurement le contact avec les nasaux. Le contact avec le maxillaire n'est pas visible. Les deux prémaxillaires sont en connexion anatomique, bien que l'ensemble ait subi un cisaillement ductile dextre, en vue postérieure.

Les prémaxillaires sont longs et fins mais semblent robustes : l'épaississement des os ne laisse aucune cavité interne et la section du rostre forme un demi-cercle presque parfait. L'épaississement du rostre est faible et continu, passant d'un diamètre de 2,3 cm à l'extrémité antérieure à un diamètre de 5 cm au niveau du contact avec les nasaux, environ 40 cm plus loin. A partir de ce contact, le rostre s'élargit plus fortement, donnant une légère concavité de la surface dorsale. Le rostre reste rectiligne sur toute la longueur, à l'inverse de *Platypterygius longmani*, chez qui le rostre est légèrement courbé ventralement, donnant une terminaison antérieure en

forme de « bec » (Kear, 2005). La surface latérale est parcourue par la fossa praemaxillaris sur toute la longueur conservée, située environ 1 cm au dessus des sillons dentaires. Ces fossae praemaxillaris sont minces, peu profondes et continues sauf vers le bout du rostre, où elles sont segmentées en foramens de plus en plus petits antérieurement. Ces segments restent absolument dans la continuité de la fosse, à l'inverse de *Suevoleviathan* ou *Eurhinosaurus*, chez qui cette portion antérieure de la fossa praemaxillaris prend des forme plus variées, s'écartant en partie du prolongement de la ligne initiale (McGowan, 1979 ; Maisch 1998a).

Les sillons dentaires sont bien marqués. Ils mesurent entre 6 et 9 mm, mais semblent avoir été légèrement comprimés par la déformation mentionnée plus haut. Ces sillons dentaires sont continus sur toute la longueur conservée, mais il est intéressant de noter qu'il subsiste des soupçons d'alvéoles, le sillon étant plus resserré entre les dents fonctionnelles. Bien que ceci puisse être dû à une compression diagénétique différentielle, où les dents bien développées ont forcé la déformation du prémaxillaire, ce type de sillon alvéolaire est courant chez les ichthyosaures, notamment chez certains ichthyosaures triasiques (Motani, 1997a) et crétacés (Bardet, 1989). On note également qu'antérieurement les sillons sont orientés verticalement, et ont tendance s'orienter très légèrement latéralement postérieurement.

Seul le bord lingual du sillon dentaire est formé par un épaissement de la paroi osseuse. En effet, la paroi osseuse labiale ne s'amincit à aucun moment, donnant probablement à ce rostre fin une bonne rigidité. Cette condition l'éloigne de *Platypterygius longmani*, chez qui les deux bordures du sillon dentaire sont caractérisées par un épaissement des parois osseuses (Kear, 2005). L'épaississement de la paroi linguale est bien marqué et comme noté dans Bardet *et al.* (1997) pour le prémaxillaire d'*Ophthalmosaurus*, ce bord lingual ne semble pas plus élevé que le bord labial.

V.1.3.2 Nasaux

Les nasaux sont incomplets et brisés. Dorsalement, le contact avec le prémaxillaire est très postérieur (après 33 cm), peu visible et se fait médialement. Ventralement, le nasal occupe une bonne partie du « toit » du rostre. En vue latérale, le contact prémaxillaire-nasal se fait donc selon un long biseau. Les deux nasaux sont minces mais s'épaississent médialement au niveau de leur contact. On note également la présence de sillons en relief sur la surface ventrale, comme sur l'*Ichthyosaurus* sectionné par Sollas (1916).

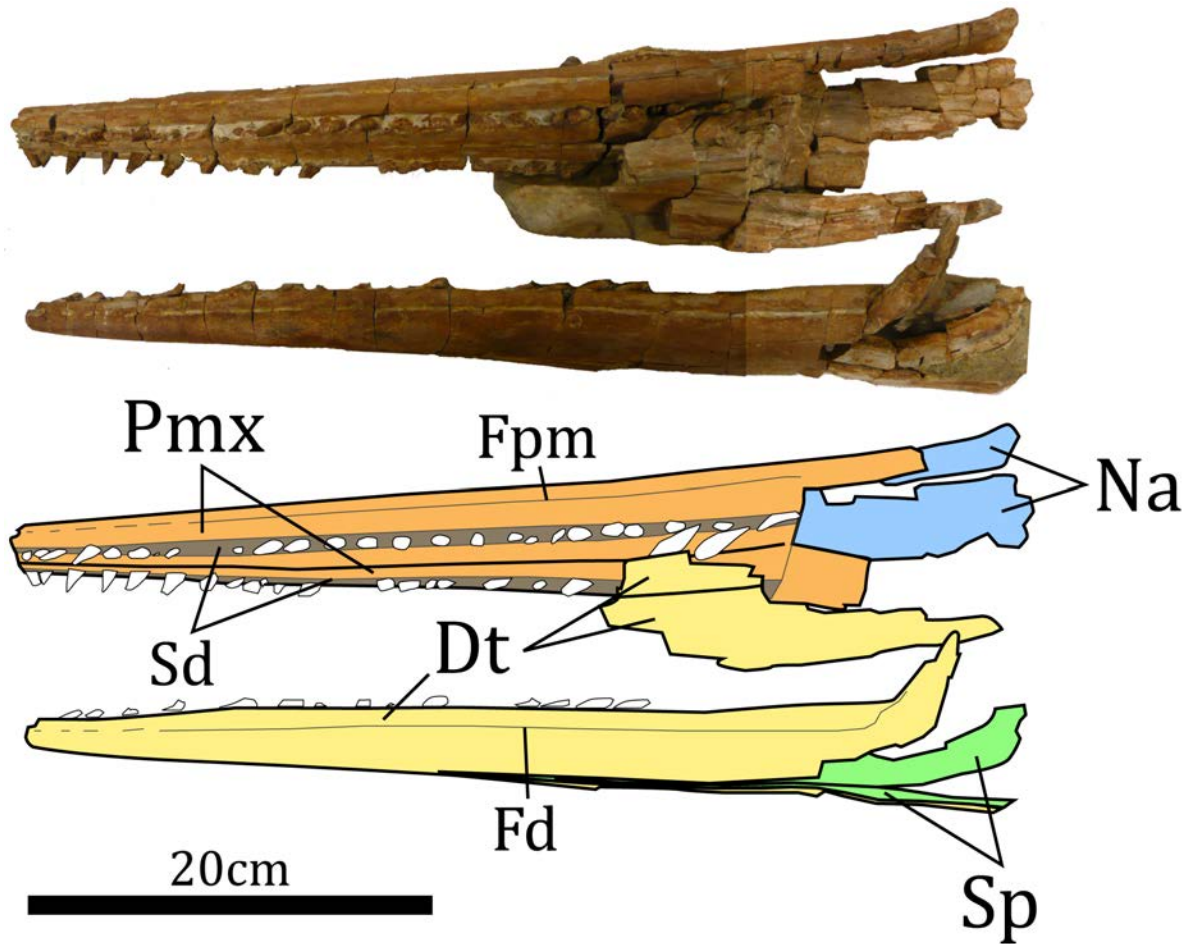


Figure 30 : Photographie et interprétation de RGHP LA 1. Toutes les dents n'ont pas été représentées par soucis de clarté. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

V.1.3.3 Dentaires

La partie antérieure des dentaires est également bien conservée. Il ne manque quasiment rien de l'extrémité antérieure, et l'on peut suivre le dentaire de façon continue sur 43 cm. Il est ensuite brisé et déformé (figure 30). L'épaississement de la mandibule est d'abord léger et continu, puis les bords latéraux s'écartent de façon plus marquée environ 4 cm après le début des spléniaux. Comme le prémaxillaire, le dentaire est long, mince, droit, robuste grâce au degré d'ossification (au sens épaisseur des os) élevé et à sa section semi-circulaire. A environ 1 cm sous le sillon dentaire, le dentaire est également parcouru sur toute sa longueur par la fossa dentalis, qui se termine antérieurement par des foramens de plus en plus petits, et situés dans le prolongement direct de celle-ci. On remarque cependant sur le dentaire gauche un foramen additionnel situé latéralement, 3 mm au-dessus des autres, 12 mm avant l'extrémité antérieure.

Les sillons dentaires sont continus et présentent également des étranglements entre les dents fonctionnelles. Comme pour le prémaxillaire, la bordure labiale de ce sillon ne s'amincit à aucun endroit, à l'inverse de la bordure linguale qui s'épaissit dorsalement. Comme pour le dentaire d'*Ophthalmosaurus* décrit par Bardet *et al.*

(1997), la bordure linguale est plus haute que la bordure labiale. La seule différence notable entre le prémaxillaire et le dentaire est que sur ce dernier, les dents postérieures sont orientées plus latéralement.

V.1.3.4 Spléniaux

Le splénial est un os long et mince de section quadrangulaire. Le contact avec le dentaire se fait médialement, 23 cm postérieurement à l'extrémité antérieure de ce dernier. Le contact se fait en vue antéropostérieure selon une suture perpendiculaire à la courbure du rostre.

En vue latérale, le splénial émerge plus antérieurement que le nasal.

V.1.3.5 Dents

Cent vingt-cinq dents complètes ou fragmentaires sont présentes. Elles appartiennent probablement toutes aux dentaires et aux prémaxillaires car les maxillaires n'ont pas été retrouvés. Les quelques dents complètes désenchantées mesurent entre 24 et 26 mm. La plupart des dents sont droites mais les dents postérieures (à l'extrémité du prémaxillaire dans le cas présent) semblent légèrement courbées lingualement. La majorité de dents est couchée vers l'avant ou l'arrière, mais c'est une déformation due à la diagenèse et au fait que les dents des ichthyosaures ne sont en général pas bien attachées à la mâchoire (Motani, 1997a). Cependant, le spécimen est remarquable quant à la quantité de dents qui y est retrouvée, indiquant que même si une certaine mobilité post mortem existe, les dents de ce spécimen sont tout de même bien ancrées. La couronne est haute et mesure 11 mm. Elle présente de nombreuses stries longitudinales fines. L'apex est pointu et légèrement usé (voir plus bas). La section de la couronne est circulaire sous l'apex puis passe progressivement à une section ovale avant le début de la racine. Ce passage se fait sans renflement, mais par le biais d'une augmentation globalement continue, et ce depuis l'apex. La racine est légèrement bulbeuse (voir figure 31) et ne possède pas de striation. La section reste ovale.

Le grand nombre de dents permet d'en étudier en détail le type d'usure et la texture fine, qui sont des paramètres particulièrement importants dans l'établissement du type de « guildes » de prédation sensu Massare (1987). A chaque fois qu'il est présent, l'apex est légèrement arrondi mais reste pointu. Les stries longitudinales sont effacées sur environ un peu plus d'1 mm sous l'apex, confirmant qu'il y a eu un polissage. Sur de nombreuses dents, on remarque l'existence de creux presque microscopiques qui donnent une certaine microtexture à l'apex. Il est possible d'avancer une chronologie entre cette microtexture et le polissage : certaines dents naissantes présentent cette microtexture ; il est dès lors possible que ce caractère apparaisse durant le développement de la dent, et que le polissage des dents fonctionnelles le fasse ensuite disparaître.



Figure 31 : Dent de la partie postérieure du prémaxillaire (niveau du contact avec les nasaux) de RGHP LA 1 en vue labiale.

V.1.4 Détermination

Comme il sera abordé plus bas dans la discussion, on connaît très peu d'ichthyosaures dans le Crétacé inférieur. Le Valanginien est une véritable lacune dans l'enregistrement fossile des ichthyosaures, et il est donc difficile de comparer directement ce spécimen avec d'autres taxa de la même période. En conséquence, tous les genres du Jurassique moyen au Crétacé supérieur ont été comparés à RGHP LA 1 afin d'aller le plus loin possible dans la détermination. Il est important de « brasser large » dans cette période, car des travaux récents ont montré que l'extension stratigraphique de nombreux genres du Jurassique moyen à supérieur peut être allongée jusqu'au Crétacé inférieur (McGowan & Motani, 2003 ; Fernández & Aguirre-Urreta, 2005 ; Fernández, 2007), indiquant que la crise de la limite Jurassique-Crétacé a eu un impact faible sur les ichthyosaures, mais ceci sera plus amplement développé dans la discussion générale de chapitre.

Bien que les os présents soient extrêmement bien conservés, le spécimen est très incomplet. En particulier, l'absence d'humérus et de basioccipital rend la détermination compliquée car ce sont deux os essentiels dans la taxonomie des ichthyosaures crétacés. Toutefois, l'identification a pu être menée jusqu'à l'espèce.

V.1.4.1 Maturité

Aucun des quatre critères de Johnson (1977) déjà détaillés plus haut ne peut être utilisé dans le cas de RGHP LA 1. Fernández *et al.* (2005) décrivent également un autre caractère d'estimation de l'âge, mais il est basé sur la taille relative de l'anneau sclérotique par rapport à l'orbite et ne peut donc être utilisé ici. Cependant, la portion conservée du crâne mesure 61 cm, et elle ne comprend que la partie antérieure des nasaux, qui sont de grands os chez les ichthyosaures (McGowan & Motani, 2003). En effet, on ne trouve pas de traces des narines, alors les nasaux semblent toujours

former une partie de la bordure dorsale de la narine chez les ichthyosaures post-liasiques (obs. pers.).

Comparée à d'autres ichthyosaures, la partie du crâne conservée chez RGHP LA 1 correspond grossièrement aux deux tiers, voire seulement à la moitié du crâne, en fonction de la longirostrie. Le tableau 4 ci-dessous présente les longueurs totale et pré-nariale des crânes de plusieurs holotypes d'ichthyosaures post-liasiques. Le genre *Platypterygius* n'a pas été introduit car c'est très probablement un genre fourre-tout (voir Perspectives). De plus, de nombreux holotypes de ce genre ont été détruits durant la seconde guerre mondiale (McGowan & Motani, 2003).

Source	Genre	Total (cm)	Prénarial (cm)	Ratio T/P	Estimation (cm)
Fernández, 1994	<i>Chacaicosaurus</i>	98	64	1,53	93,4
Maisch & Matzke, 2000b	<i>Ophthalmosaurus</i>	98	64	1,53	93,4
Bardet & Fernández, 2000	<i>Aegirosaurus*</i>	56	38	1,47	89,9
Fernández, 1997a	<i>Caypullisaurus</i>	146	75	1,95	118,7
McGowan, 1976	<i>Brachypterygius</i>	123	71	1,73	105,7

Tableau 4 : Taille totale et pré-nariale, et rapport de ces deux variables pour plusieurs genres d'ichthyosaures post-liasiques. Ces mesures sont basées sur l'émergence des nasaux sur la face externe du rostre. Le ratio ainsi obtenu est utilisé pour estimer la taille totale du crâne de RGHP LA 1, à titre informatif. L'astérisque pour le genre *Aegirosaurus* signifie que le spécimen dont sont issues les mesures est un juvénile.

On remarque la taille pré-nariale du crâne de RGHP LA 1 tombe dans la gamme des adultes de la plupart des espèces, car il faut rappeler que la région pré-nariale de RGHP LA 1 mesure au moins 61 cm. Il est dès lors concevable de considérer RGHP LA 1 comme un jeune adulte. Toutefois, l'absence de genres valanginiens auxquels le comparer pose problème et ne permet aucune affirmation.

V.1.4.2 Caractères rostraux

Le caractère le plus frappant de RGHP LA 1 est la finesse et l'allongement du rostre, qui n'augmente que très légèrement d'épaisseur. Sa morphologie est compatible avec la description et les illustrations d'*Aegirosaurus* (Bardet & Fernández, 2000 ; Fernández, 2007), d'*Ophthalmosaurus* (Bardet *et al.*, 1997 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003 ; Fernández, 2007) et de *Chacaicosaurus* (Fernández, 1994) mais ne correspond ni au prémaxillaire profond (sensu McGowan, 1976, signifiant épais) de *Caypullisaurus* (Fernández, 1997a, 2007), ni aux mâchoires épaisses de *Brachypterygius* (McGowan, 1976), de *Mollesaurus* (Fernández, 1999) et de certaines espèces de *Platypterygius*, comme *P. hercynicus* (Kuhn, 1946). Par contre, les espèces *P. americanus* et *P. longmani* possèdent un long rostre étroit (Romer, 1968 ; McGowan, 1972b ; Wade 1990 ; Kear, 2005).

La présence sur le prémaxillaire et le dentaire d'un sillon se terminant antérieurement en foramens n'aide pas à la détermination, car bien que ce caractère ne soit pour ainsi dire jamais décrit (sauf dans Bardet *et al.*, 1997), il a été repéré sur tous les genres discutés ci-dessus, à l'exception de *Caypullisaurus*.

Un autre caractère important est la succession dans l'émergence des os autre que le prémaxillaire et le dentaire depuis l'extrémité antérieure du rostre vers l'arrière du crâne. Sur RGHP LA 1, les spléniaux apparaissent les premiers. Les nasaux apparaissent considérablement plus postérieurement (18 cm après), et on ne retrouve aucune trace du maxillaire, même interne dans les sections les plus proximales du rostre, indiquant que cet os ne doit faire surface que bien après l'émergence des nasaux. Cette condition différencie RGHP LA 1 de *Platypterygius americanus* et *P. bannovkensis*, chez qui le maxillaire est extrêmement étiré antérieurement et dépasse les nasaux et les spléniaux (Romer, 1968 ; McGowan, 1972b, 1976 ; Arkhangel'skii, 1998 ; Sirotti & Papazzoni, 2002). D'autres ichthyosaures sont également écartés par cette succession, car les nasaux et les maxillaires de ces taxa émergent au même endroit ou directement l'un postérieurement à l'autre. Il s'agit de *Caypullisaurus* (Fernández, 2007), et de *Platypterygius longmani* (Sirotti & Papazzoni, 2002 ; Kear, 2005). *Brachypterygius* possède également un maxillaire fortement allongé antérieurement, mais c'est également le cas de ses nasaux (McGowan, 1976). Cependant, comme aucune description de la mandibule de ce genre n'existe dans la littérature, le caractère discuté ici ne peut être appliqué à *Brachypterygius*. Le maxillaire d'*Aegirosaurus* est par contre très réduit, et dépasse à peine les narines antérieurement (Bardet & Fernández, 2000).

Comme vu dans la description, d'autres caractères sortent également certaines espèces de *Platypterygius* de la liste des possibilités. Notons qu'il est difficile de savoir si ces contraintes peuvent être appliquées au genre entier, vu le cruel manque de descriptions détaillées des espèces reconnues comme valides par les deux dernières révisions globale que sont Maisch & Matzke (2000) et McGowan & Motani (2003). Ces caractères sont la forme générale du prémaxillaire, tout à fait rectiligne, alors qu'il est incurvé chez *P. longmani* (Kear, 2005) et *P. americanus* (Romer, 1968). L'épaisseur constante du bord labial du sillon dentaire est également en désaccord avec *P. longmani*.

Chacaicosaurus est incompatible car ce genre possède des barres latérales proéminentes sur toute la longueur des prémaxillaires et de la moitié antérieure des nasaux (Fernández, 1994).

V.1.4.3 Dents

La dentition permet de fortement resserrer l'éventail des possibilités. Un caractère fréquent des ichthyosaures du Jurassique moyen à supérieur est la réduction voire la perte totale des dents à l'état adulte. C'est le cas d'*Ophthalmosaurus* (Bardet *et al.*, 1997 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003), de *Mollesaurus* (Motani, 1999a ; McGowan & Motani, 2003), de *Chacaicosaurus* (Fernández, 1994 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003) et de *Caypullisaurus* (Fernández, 1997a, 2007 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). Or RGHP LA 1 est exceptionnel du point de vue du nombre de dents

préservées et toujours ancrées dans les sillons dentaires. Bien qu'il n'existe aucun critère sûr attestant de la maturité de ce spécimen, la taille prénariale du crâne se rapproche fortement de celle des adultes de nombreux genres post-liasiques et comme discuté ci-dessus, ce spécimen sera considéré ici comme un adulte. En tout état de cause, RGHP LA 1 ne peut donc pas appartenir aux genres cités ci-dessus. De plus, quand elles sont présentes, les dents d'*Ophthalmosaurus* sont grandes, recourbées et possèdent une cuspside arrondie (Massare, 1987). La figuration dans McGowan & Motani (2003) du seul spécimen de *Nannopterygius* possédant un crâne montre également un rostre édenté.

La morphologie dentaire (quand les dents sont présentes) est également incompatible avec le genre *Undorosaurus* : les dents de ce genre sont grandes (6 cm) et possèdent une racine très épaissie (McGowan & Motani, 2003). Dans le même ordre d'idée, un des critères diagnostiques de *Platypterygius* est de posséder une racine épaisse à section quadrangulaire proche d'un carré, une couronne légèrement recourbée et une cuspside arrondie (McGowan, 1972b ; Massare, 1987 ; Bardet, 1989, 1990 ; Arkhangel'skii, 1998 ; McGowan & Motani, 2003). Ces trois caractéristiques diffèrent de RGHP LA 1 qui possède une racine ovale et assez plate, une couronne droite et un apex pointu. De plus, la taille moyenne des dents de *Platypterygius* est de 5 à 5,5 cm (Bardet, 1989), alors que celles du spécimen de Le Laux-Montaux mesurent au maximum 2,6 cm. Il est dès lors peu concevable qu'un individu proche de la taille adulte voie la taille de ses dents se multiplier par deux. Le genre *Maiaspondylus*, récemment nommé par Maxwell & Caldwell (2006a) est également incompatible avec le spécimen de Le Laux-Montaux car chez ce genre, les couronnes sont lisses tandis que les racines portent des stries profondes et sont de forme bulbeuse.

McGowan (1976) avait utilisé de nombreux rapports (« ratios ») afin de discriminer plusieurs genres et espèces d'ichthyosaures post-triasiques. Bien que plusieurs de ces rapports soient variables au cours de l'ontogenèse (Godefroit, 1994), le rapport « tooth density index » (TDI) est intéressant à calculer sur RGHP LA 1. Ce rapport décrit la densité de dents du spécimen en comptant, pour un seul côté, le nombre de dents sur le prémaxillaire et le dentaire, sur environ 10% de la taille totale du crâne, et au milieu du rostre. Le crâne de RGHP LA 1 étant incomplet, le nombre de dents a été compté sur 9 cm (c'est-à-dire légèrement moins de 10% de la taille moyenne totale estimée dans le tableau 4 ci-dessus). Les résultats sont comparés à ceux de McGowan dans le tableau 5 ci-dessous.

Espèce	TDI
<i>Platypterygius americanus</i>	7
<i>Brachypterygius extremus</i>	12
<i>Ophthalmosaurus natans</i>	0
RGHP LA 1	19

Tableau 5 : Tooth density index (TDI) de plusieurs ichthyosaures post-liasiques comparé à RGHP LA 1. Valeurs pour *P. americanus*, *B. extremus* et *O. natans* tirées de McGowan, 1976.

Cet index illustre bien la densité dentaire très importante du spécimen, et le sépare nettement des genres post-liasiques repris par McGowan (1976). Une valeur si élevée n'est trouvée dans son que pour *Stenopterygius quadriscissus*, possédant également de nombreuses dents de petite taille, quand elles sont présentes (le TDI de *S. quadriscissus* est de 21). Le seul genre post-liasique ayant une densité dentaire élevée semble être *Aegirosaurus*. Bien que l'index de densité dentaire ne soit pas fourni et que le sillon dentaire du dentaire ne soit pas préparé, on compte sur les photos de Bardet & Fernández (2000) neuf dents sur le prémaxillaire, sur 10% de la longueur du crâne et au milieu du rostre, donnant très probablement un TDI de 18 en supposant qu'il y ait autant de dents sur le dentaire. C'est encore une estimation grossière, mais l'ordre de grandeur est très semblable à RGHP LA 1. De plus, un des critères diagnostiques d'*Aegirosaurus* est, d'après Bardet & Fernández (2000) « ... small packed teeth strongly anchored in the dental groove... », qui correspond bien à la description de RGHP LA 1.

Cependant, un autre caractère diagnostique d'*Aegirosaurus* est d'avoir une couronne lisse (*ibid.*), alors que les couronnes de RGHP LA 1 sont très nettement crénelées. Mais il est intéressant de noter que les deux spécimens sur lesquels les diagnoses sont basées sont des juvéniles (*ibid.*). De plus, seul le plus petit des deux (crâne de 30 cm) possède des couronnes lisses, tandis que l'autre (crâne de 56 cm) possède des stries très légères sur la couronne. Il n'est donc pas impossible que ceci soit une variation ontogénétique, comme déjà noté par les même auteurs. Ce caractère n'est pas incompatible avec *Aegirosaurus*.

Aucun caractère présent sur RGHP LA 1 n'est incompatible avec *Aegirosaurus*, et certains de ces caractères semblent même fortement confirmer cette attribution, comme la morphologie et la densité dentaire peu commune pour des ichthyosaures post-liasiques. De plus, *Aegirosaurus leptospondylus* (genre monotypique) est l'espèce la plus proche de RGHP LA 1, si l'on couple stratigraphie et géographie. En effet, elle n'était reconnue que dans le Tithonien des calcaires lithographiques de Bavière (Barthel *et al.*, 1990 ; Bardet & Fernández, 2000). *Mollesaurus* et *Chacaicosaurus* sont connus dans le Bajocien inférieur du bassin de Neuquén en Argentine (Fernández, 1994, 1999, 2007 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). *Caypullisaurus* est connu du Tithonien au Berriasien du bassin de Neuquén en Argentine (Fernández, 1997a, 2001, 2007 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). *Nannopterygius* semble très rare et n'apparaît que dans le Kimméridgien du Dorset, en Angleterre (McGowan & Motani, 2003). *Undorosaurus* est connu dans le Tithonien de l'ouest de la Russie (Storrs *et al.*, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). *Ophthalmosaurus* est connu du Callovien au Tithonien de l'Oxfordshire et du Cambridgeshire en Angleterre, du Boulonnais en France et dans l'ouest de la Russie (Bardet *et al.*, 1997 ; Storrs *et al.*, 2000 ; Maisch & Matzke, 2000) ainsi qu' apparemment dans l'Albien du Cambridgeshire en Angleterre (McGowan & Motani, 2003). *Brachypterygius* est retrouvé dans le Kimméridgien-Tithonien de Russie, d'Angleterre et de Madagascar

(Fernández, 1997b; McGowan, 1976, 1997a; McGowan & Motani, 2003) et probablement dans l'Albien de Cambridgeshire en Angleterre (McGowan & Motani, 2003). Enfin, *Platypterygius* est trouvé dans le Berriasien et le Barrémien-Aptien d'Amérique du sud (Fernández & Aguirre-Urreta, 2005), et de l'Aptien au Cénomaniens dans le reste du monde : en Amérique (McGowan, 1972), au Canada (McGowan, 1972b; Maxwell & Caldwell, 2006b), en Allemagne (Kuhn, 1946; Bardet *et al.*, 1994), en France (Bardet, 1989), en Italie (Sirotti & Papazzoni, 2002), en Suisse (Ayer, 2003), en Russie (Arkhangel'skii, 1998, 2000; Arkhangel'skii *et al.*, 2008), en Australie (Wade, 1984, 1990; Kear, 2003, 2005, 2006) et en Nouvelle Zélande (Sachs & Grant-Mackie, 2003). Dans l'intervalle Callovien-Barrémien, *Aegirosaurus* est donc le genre dont la position géographique est la plus proche du Bassin vocontien, bien que nous avons vu plus haut que les ichthyosaures étaient très mobiles, au moins au sein de l'archipel européen.

En conséquence, RGHP LA 1 est référé au genre *Aegirosaurus*, et à l'espèce *A. leptospondylus* par monotypie. L'hypothèse de rétention des dents à l'état adulte chez *Aegirosaurus* m'a été confirmée *a posteriori* par Bardet (comm. pers.) : un grand spécimen complet a été trouvé dans le Boulonnais et celui-ci présente une dentition très développée. Ce spécimen en dépôt au musée de Lille sera prochainement étudié (voir Perspectives).

V.1.5 Discussion

Bien que très fragmentaire, RGHP LA 1 est un spécimen important car les ichthyosaures bien connus stratigraphiquement parlant sont extrêmement rares entre le Berriasien et le Barrémien. Les seules localités où des spécimens ont été rapportés dans la littérature sont l'Amérique du sud (Berriasien et Barrémien, Fernández & Aguirre-Urreta, 2005; Fernández, 2007) et la Russie (Storrs *et al.*, 2000). Cependant, malgré l'abondance des spécimens russes, aucun ichthyosaure n'a été retrouvé dans le Valanginien. Seul deux Ichthyosauria indet. sont situés dans le Néocomien dans la révision la plus récente du matériel russe par (*ibid.*).

Il est donc logique que le Valanginien, l'Hauterivien et le Barrémien constituent une grande période où la présence d'ichthyosaures n'est inférée qu'à partir des lignées fantômes (Bardet, 1994), comme le montre la figure 32. Avant 2003, il n'existait aucun genre d'ichthyosaure commun entre le Jurassique et le Crétacé. McGowan & Motani (2003) ont examiné les abondantes collections des Upper Greensands de l'Albien d'Angleterre et y ont trouvé des basioccipitaux rapportables à *Ophthalmosaurus* et *Brachypterygius*. Ensuite, Fernández & Aguirre-Urreta (2005) et Fernández (2007) ont décrit des spécimens de *Caypullisaurus* dans le Berriasien du Bassin de Neuquén en Argentine. Enfin, Ensom *et al.* (2009) décrivent un ichthyosaure très fragmentaire dans le Berriasien du Dorset en Angleterre. Ils rattachent ce spécimen à un Ophthalmosauridae et citent *Brachypterygius* comme candidat sérieux. *In fine*, parmi

les genres retrouvés durant le Jurassique supérieur, seuls les genres rares que sont *Nannopterygius* et *Aegirosaurus* ne semblaient pas passer la limite Jurassique-Crétacé.

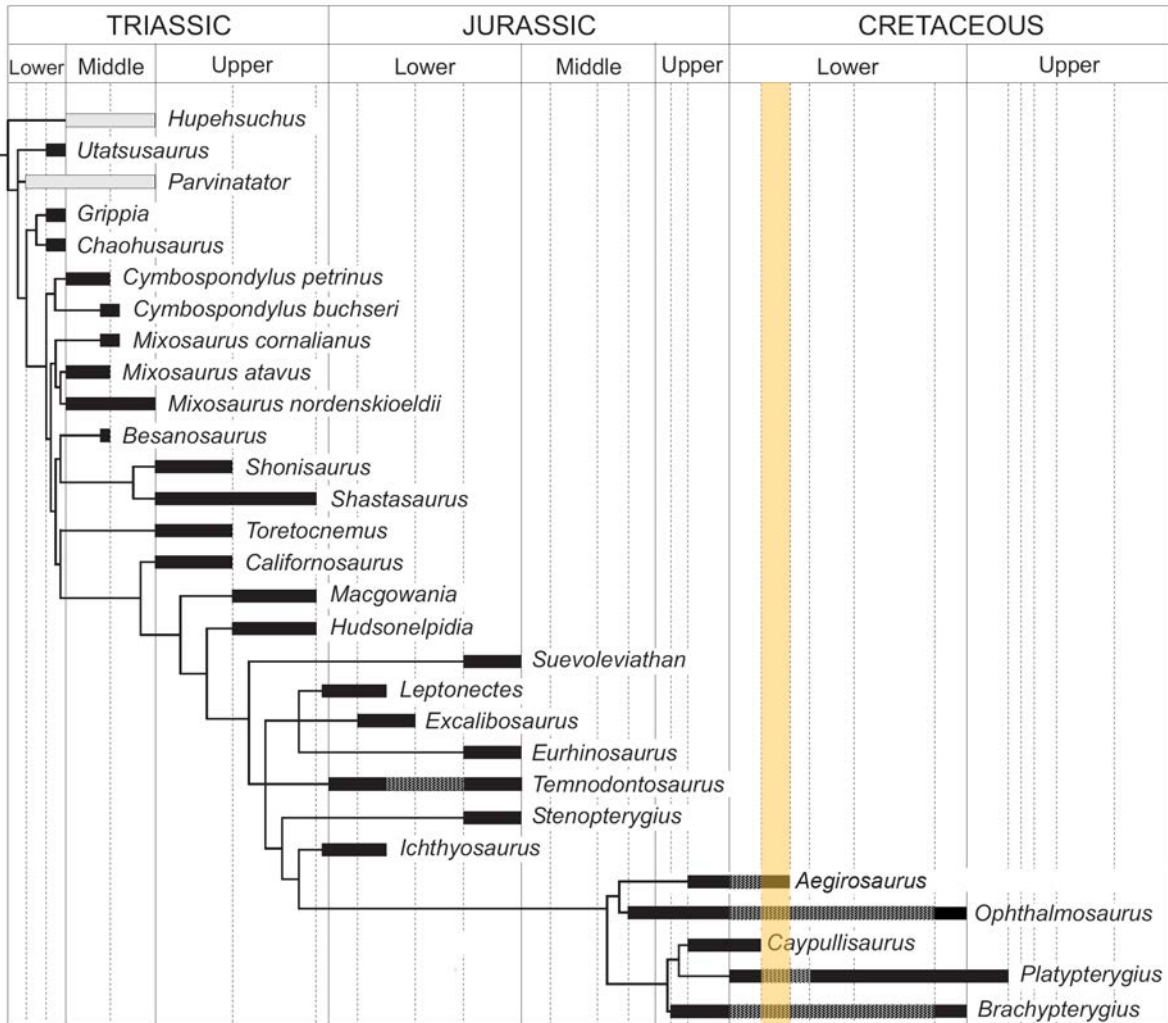


Figure 32 : Position stratigraphique de RGHP LA 1 (Valanginien, en orange) par rapport à l’extension stratigraphique de la plupart des genres d’ichthyosaures, illustrant l’importance de ce spécimen. Phylogénie et extension stratigraphique d’après Motani, 1999a ; McGowan & Motani, 2003 ; Fernández & Aguirre-Urreta, 2005 ; Fernández, 2007 et ce travail.

La découverte d’un *Aegirosaurus* dans le Valanginien vient donc compléter ce tableau et appuie une nouvelle fois l’existence de voies de passage entre les bassins du sud de l’Allemagne et le Bassin vocontien du sud-est de la France, car RGHP LA 1 constitue le quatrième spécimen du genre et de l’espèce, le plus grand et le premier découvert hors des bassins du Jura franconien. L’effet de la limite Jurassique-Crétacé sur les ichthyosaures semble de plus en plus minime. Cet effet est beaucoup plus apparent qu’avéré, et est très probablement une conséquence du biais sur les découvertes dans le Crétacé inférieur. Ceci sera repris dans la discussion générale de Chapitre.

L'excellente préservation du spécimen a permis de décrire la forme et l'usure des dents avec grand détail, apportant des renseignements sur le mode de prédation de RGHP LA 1. Nous avons vu plus haut que les dents sont droites et que le sommet de la couronne est conique et pointu. Trois observations additionnelles viennent se greffer à cette morphologie générale: premièrement, il y a une usure légère de type polissage, faisant disparaître les stries longitudinales vers l'apex. Deuxièmement, on note la présence de très petits creux (quelques microns) sur environ 1 mm à partir de l'apex, donnant une microtexture rugueuse à cette zone de la couronne. Enfin, une des dents montre que l'apex s'est brisé obliquement et que cette cassure a été polie par la suite, indiquant que ce n'est pas un dégât diagénétique ou de préparation du spécimen. Le plus intéressant est que chacune de ces deux dernières observations est logiquement caractéristique d'une guildes de prédation sensu Massare (1987) particulière: la microtexture granuleuse n'est retrouvée que chez les crocodiles marins et quelques ichthyosaures appartenant à la guildes « Grasp : Crunch », dont le régime alimentaire se compose de poissons armurés et d'ammonoïdes. L'apex cassé puis poli est typique de la guildes « Pierce II », regroupant des reptiles marins se nourrissant de poissons de taille moyenne ou ainsi que chez l'Orque (*Orcinus orca*) actuel, qui se nourrit de dauphins, de phoques, d'oiseaux et de poissons et de calamar quand l'occasion se présente (Massare, 1987). De plus, l'apex reste pointu, bien que légèrement poli, condition différente de la majorité des ichthyosaures qui appartiennent à la guildes « Grasp : Smash » se nourrissant uniquement de bélemnitoïdes, et dont l'apex est arrondi bien qu'aigu.

En fonction de leur morphologie, les dents de RGHP LA 1 peuvent donc être rattachées à trois guildes différentes. Cependant, il n'est pas concevable que des dents si pointues permettent de se nourrir efficacement et exclusivement d'ammonoïdes, même si la microtexture du sommet de la couronne semble aller dans ce sens. Dès lors, l'hypothèse la plus probable est que ce spécimen appartienne à la guildes « General », combinant des caractères de la guildes « Pierce » et de la guildes « Grasp » (Massare, 1987), regroupant des reptiles marins se nourrissant en majorité de poissons, probablement de tétrapodes, et de céphalopodes dans une moindre mesure. Ceci est intéressant car les ichthyosaures ne figurent pas dans la guildes généraliste de Massare, qui n'est occupée que par des plésiosaures. Les dents de ces plésiosaures possèdent effectivement un apex très légèrement arrondi, des stries longitudinales, et une forme et une robustesse générale semblable, mais différent de RGHP LA 1 par leur plus grande taille et par le fait qu'elles sont courbées vers l'intérieur. Pourtant la mosaïque de caractères décelés sur les dents de RGHP LA 1 semble indiquer que des ichthyosaures ont occupé, à leur manière, une niche de chasseurs généralistes/opportunistes de taille moyenne, au moins durant le Tithonien-Valanginien.

Ceci est important car le matériel de la partie inférieure du Crétacé inférieur est très limité. Comme vu plus haut, aucun ichthyosaure diagnostique n'était connu dans

le Valanginien. Ce biais sur le nombre de découvertes participe à l'idée générale d'une extinction lente et continue des ichthyosaures depuis le Jurassique moyen. Dans ce contexte, l'attribution d'une nouvelle « guilda » écologique, la guilda de chasseur généraliste, aux ichthyosaures du début du Crétacé par rapport aux ichthyosaures crétacés « classiques » de la guilda Grasp : Smash (Massare, 1987) est évidemment interpellant. Ceci fera entre autres l'objet de la discussion générale de Chapitre.

Il est également intéressant de noter qu'un Plesiosauria indet. aff. Elasmosauridae a été trouvé dans L'Hauterivien du Mont Luberon (Fournier *et al.*, 1982) à une trentaine de kilomètres au sud-ouest du lieu de découverte de RGHP LA 1. Arnaud Clément a également découvert un crocodylien metriorhynchidae, *Enaliosuchus macrospondylus* dans le Valanginien inférieur de Barret-le-bas, 15km à l'est-sud-est de RGHP LA 1. Des restes de chéloniens (Cryptodira), d'élasmosaures et d'ichthyosaures indéterminables ont également été retrouvés dans le Barrémien de la bordure sud-est du bassin de Paris (Buffetaut *et al.*, 2003). Une faune variée de reptiles marins vivait donc dans le Bassin vocontien durant la partie inférieure à moyenne du Crétacé inférieur, bien que le nombre de spécimens reste très limité durant cet intervalle.

Durant l'intervalle Valanginien-Hauterivien, la présence de crocodiles et d'élasmosaures semblent indiquer que le sud-est de la France était une zone de mer peu profonde, comme c'était le cas de certaines parties de la mer épicontinentale européenne au Toarcien (Godefroit, 1994). Ceci concorde avec les analyses de David (1980), interprétant le Valanginien la région de l'Arc de Castellane comme une vasière circalittorale peu profonde (20 à 50 m). Cependant, l'Arc de Castellane se situe à l'extrémité sud du Bassin vocontien, à proximité des plates-formes carbonatées urgoniennes, où la bathymétrie était moindre (Wilpshaar *et al.*, 1997). Le bassin en lui-même était toujours profond : le Metriorhynchidae a été trouvé dans des slumps de 20 à 30 m d'épaisseur. Wilpshaar *et al.* (1997) montrent également qu'une grande phase de subsidence s'est déroulée à partir du Valanginien, faisant passer la profondeur bathymétrique de 200 m au début du Valanginien inférieur à 600 m à la fin du Valanginien supérieur. Enfin, *Enaliosuchus macrospondylus* est un Metriorhynchidae unique au sens qu'il présente de nombreux caractères d'adaptation à la vie en haute mer, tels que la remontée et la modification des narines (voir Hua *et al.*, 2000 pour une analyse détaillée). Il y avait donc une multitude de milieux différents, expliquant cette faune diversifiée.

En conclusion, malgré le biais sur le nombre de découvertes, les ichthyosaures du début du Crétacé inférieur continuaient à sillonner l'Europe, et semblaient toujours diversifiés, jetant le doute sur l'effet réel de l'extinction de la limite Jurassique-Crétacé. Ceci sera plus amplement développé dans la discussion générale de Chapitre.

V.2 RGHP CH 1 : THUNNOSAURIA INDET.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

THUNNOSAURIA INDET.

Matériel d'étude: RGHP CH 1, une portion de colonne vertébrale d'ichthyosaure de l'Aptien terminal de Chanolles.

V.2.1 Localisation

Le spécimen a été découvert dans la montagne du Cheval Blanc, à l'est de la commune de Chanolles et au nord du bois de la Mélaie, en rive gauche de la Chanolette, à 18 km au nord-est de Digne-Les-Bains. Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44° 8'57.60"N

Longitude : 6°26'19.33"E

V.2.2 Stratigraphie

Fanny Travassac (2004) a réalisé son DEA sur la coupe de Chanolles contenant le spécimen, sous la tutelle de Marc Floquet. Les quelques observations de terrain réalisées durant la visite de la réserve en août 2008 étaient en accord avec son étude. La majeure partie de cette section sera donc reprise de ce travail.

La position stratigraphique du spécimen est facilement repérable sur le terrain, étant comprise entre une bande calcareuse blanche bien visible et un niveau de black shale d'extension régionale (Erbacher, 1998 ; Herrle & Mutterlose, 2003) appelé le niveau Kilian. Le spécimen se situe dans la formation des marnes bleues, et plus précisément dans la zone à ammonite *jacobi*, et la sous-zone *anglicus*, donc dans l'Aptien terminal, qui porte localement le nom de Clansaysien dans le sud-est de la France.

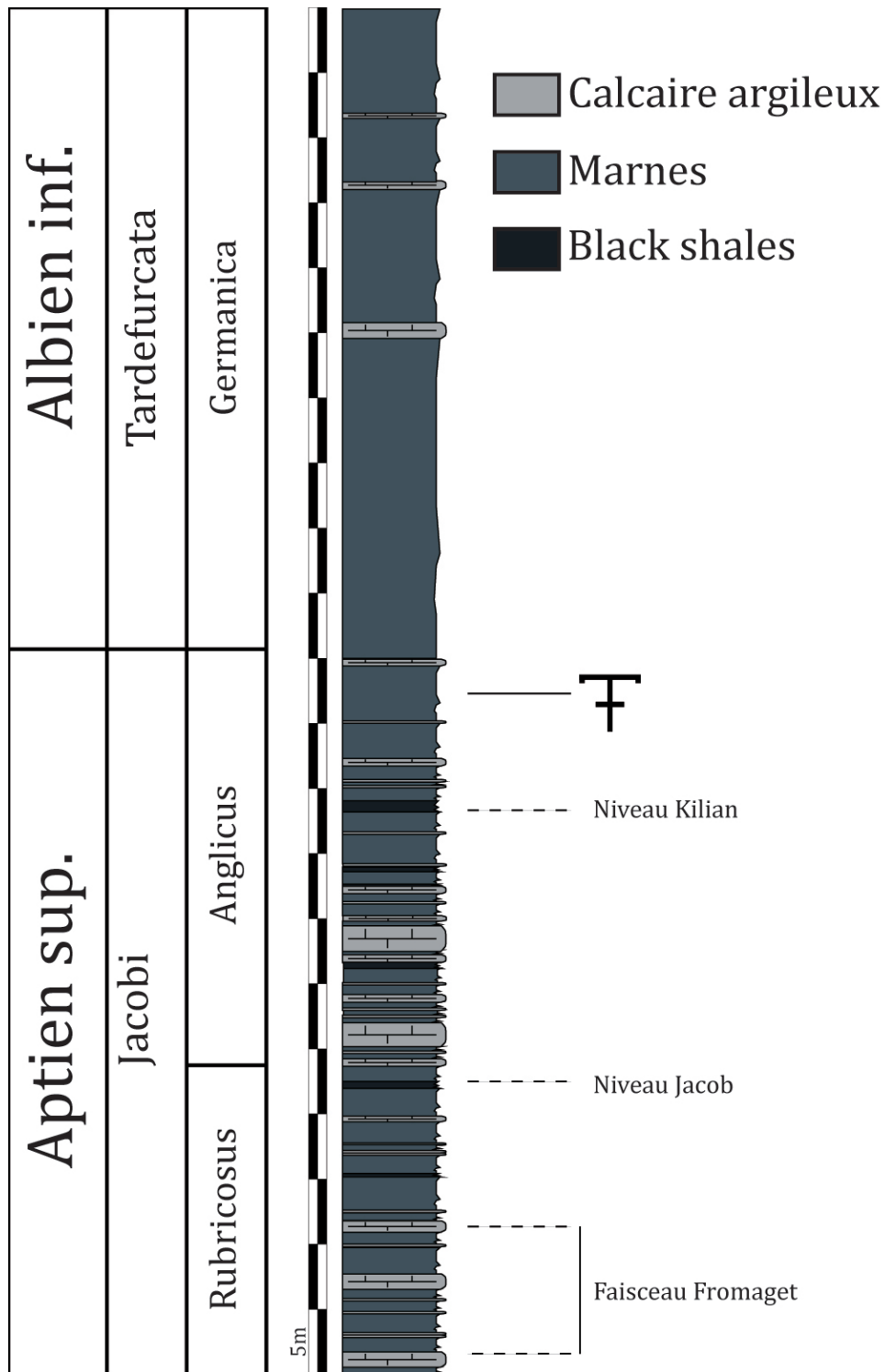


Figure 33 : Stratigraphie d'une partie de la coupe de Chanolles. Créée d'après plusieurs relevés de Travassac (2004).

RGHP CH 1 a été découvert environ 5 m au dessus de la base de l'unité des Marnes noires supérieures de Travassac (2004). Cette dénomination est malheureuse, car vu le nombre de niveaux marneux foncés dans l'histoire géologique du Bassin vocontien, beaucoup de localités possèdent des faciès dénommés de la sorte. La figure 33 illustre la position stratigraphique du spécimen, dans une coupe allant de la zone à

jacobi (Aptien terminal) jusqu'à la zone à *tardefurcata* (Albien inférieur). Il affleurerait au niveau de la ligne d'une crête dans ces marnes et il est donc probable qu'une bonne partie du spécimen a été érodée et transportée par la Chanollette.

V.2.3 Description

Comme RGHP RO 1, le spécimen est conservé sur le site même de sa découverte, mais dans un abri accessible au personnel de la réserve. Toutes les observations, mesures et photographies ont donc été réalisées sur le spécimen original.

RGHP CH 1 est une colonne vertébrale d'ichthyosaure, comprenant trente-six centra, environ quarante-neuf côtes thoraciques et de nombreux arcs neuraux, malheureusement endommagés (voir figure 34). Les centra sont répartis en deux séries : une première série de trente-et-un, en connexion anatomique, forme un large arc. Ces centra sont moyennement grands (diamètre de 80 mm), amphiœles et reposent latéralement puis progressivement antérolatéralement. Les dix premiers centra (dans le sens horaire) peuvent être rattachés à la région dorsale postérieure, car les diapophyses et les parapophyses sont distinctes et en position latéroventrale. Les neuf suivantes constituent une zone hétérogène, où la fusion de la diapophyse et de la parapophyse est parfois présente, laissant dans ce cas une facette en forme de 8. Cette portion est interprétée comme la région sacrée. A partir du vingtième centrum, le bourrelet articulaire est unique et situé presque ventralement, caractéristique de la région caudale antérieure.

L'autre série de centra, séparée de la colonne (voir figure 34) comporte cinq pièces, empilées comme des dominos couchés, reposant antérolatéralement. La position et le nombre des bourrelets articulaires permettent de les rattacher également à la région caudale antérieure.

De nombreuses côtes sont associées à cette colonne vertébrale, mais elles sont brisées et ont été détachées de leur centra respectifs. Elles présentent la morphologie typique des côtes d'ichthyosaures : elles sont recourbées et une dépression latérale parcourt toute leur longueur, donnant la section caractéristique en forme de « 8 ». Certaines montrent également une articulation bicipitale. Bien qu'aucune d'entre elles ne soit entière, les côtes sont grandes, avec des fragments dépassant parfois 60 cm. Les côtes ont été déposées les unes sur les autres, comme en témoigne la forme ondulée de certaines, due à la compression intense qui se produit dans des marnes vaseuses telles que celles-ci (Martill, 1993 ; Travassac, 2004).

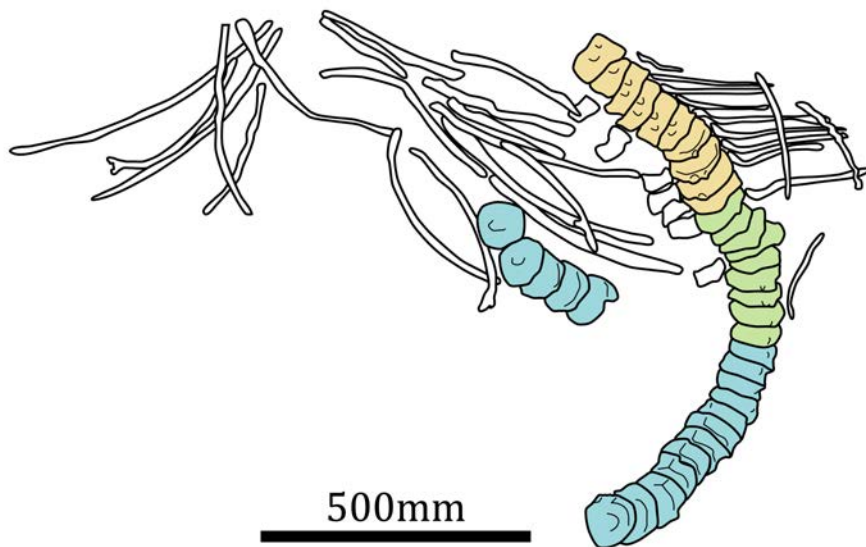


Figure 34 : Photographie et interprétation de RGHP CH 1. Les centra appartenant à la région dorsale postérieure sont peints en beige, les centra de la région sacrée en vert pâle et les centra de la région caudale antérieure en bleu clair.

Sept arcs neuraux ont pu être identifiés avec certitude. Ils sont en connexion anatomique avec les centra de la région dorsale postérieure et sacrée. Etant plus graciles que les centra, ils ont été comprimés et endommagés et il ne subsiste de leur morphologie initiale en chevrons emboîtés qu'un os en forme polygonale, proche d'un parallépipède rectangle.

V.2.4 Détermination

La position et la séparation des apophyses dans la région thoracique postérieure permettent de rattacher le spécimen aux Thunnosauria. Aucun autre caractère diagnostique n'est présent, RGHP CH 1 est référé en conséquence à Thunnosauria indet.

V.2.5 Discussion : Taphonomie

L'étude de Travassac (2004) a montré que les marnes contenant le spécimen n'étaient pas anoxiques. Par contre, le fond était très probablement vaseux et elle le compare aux « soupy substrates » de Martill (1993). Cependant, ces milieux sont reconnus pour préserver de manière excellente des spécimens la plupart du temps complets. Si Travassac a vu juste en faisant l'analogie entre les marnes noires supérieures de Chanolles et les shales de type Holzmaden, il est dès lors possible de pousser plus loin la discussion sur la taphonomie.

L'état de préservation des centra et des côtes est très bon. Il semble clair qu'aucun de ces os n'a subi de transport important ni d'érosion. Sans compter les arcs neuraux fragiles, la plupart des os sont intacts et conservés en trois dimensions, si bien que leur morphologie actuelle est proche de celle *in vivo*.

Martill (1987, 1993) discute longuement des différentes possibilités de conservations d'un spécimen en fonction de la profondeur de la vase et du mode d'arrivée de l'animal, et donc des parties du corps qui pourraient sortir de cette vase et donc ne pas être préservées. Ces différents scénarii expliquent de manière convaincante l'existence de spécimens complets dont il ne manque que les arcs neuraux, ou la portion postérieure du corps par exemple. Dans le cas de RGHP CH 1, il est peu probable que l'ichthyosaure ait plongé « de dos » dans la vase, suffisamment pour préserver de nombreuses côtes entières, mais pas assez pour conserver la moindre trace des ceintures, en assumant que toute la portion ventrale et antérieure de l'animal a pu être érodée ou transportée, vu que le centrum le plus antérieur affleurerait sur la crête à sa découverte. De plus, la colonne forme un arc de cercle qui repose sur la stratification, les arcs neuraux étant parallèles à celle-ci. Il n'est dès lors pas concevable que RGHP CH 1 résulte de la préservation différentielle d'un spécimen complet au départ.

Il est en fait plus probable de considérer RGHP CH 1 comme une carcasse partiellement dévorée. En effet, les centra sont en connexion anatomique entre eux et avec des arcs neuraux, tandis que la grande majorité des côtes sont brisées et complètement déconnectées de leurs centra respectifs. Les côtes semblent également superposées les unes sur les autres, et la plupart de celles-ci se trouvent du côté des arcs neuraux, ce qui semble indiquer qu'elles sont tombées après la colonne et de manière successive. Enfin, la série de cinq centra disposés à gauche du reste de la colonne (voir figure 34) appartiennent à la même région que les centra les plus postérieurs de celle-ci, indiquant une fois de plus que l'agencement de ces os a été complètement perturbé. Bien que les centra ne soient pas assez dégagés que pour y rechercher des traces de morsures, voire des dents de requins incrustées, comme on peut trouver chez certains spécimens de mosasaures ou de plésiosaures (Everhart comm. pers. ; 2004), il est raisonnable d'interpréter RGHP CH 1 comme une carcasse déchiquetée, au vu de l'arrangement des parties conservées.

V.3 RGHP SI 1 ET RGHP SI 2 : OPHTHALMOSAURIDAE INDET.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Famille OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Ophthalmosauridae indet.

Matériel d'étude: RGHP SI 1, RGHP SI 2, des squelettes fragmentaires d'ichthyosaures de l'Albien moyen de Sisteron.

V.3.1 Localisation

RGHP SI 1

Le spécimen a été trouvé dans une propriété privée à 1,9 km au sud-ouest du centre-ville de Sisteron, au lieu-dit « Les Houlettes ». Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44°11'7.80"N

Longitude : 5°55'33.63"E

RGHP SI 2

Le spécimen a été trouvé dans la même propriété que RGHP SI 1 et RGHP SI 3 par Myette Guiomar. Le site se trouve à 2,5 km au sud-ouest du centre-ville de Sisteron, au lieu-dit « Les Houlettes ». Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44°11'0.23"N

Longitude : 5°55'8.83"E

V.3.2 Stratigraphie

Les spécimens ont été trouvés dans des marnes grises fissibles, quelques mètres au-dessus des grès glauconieux qui marquent le début de l'Albien inférieur, en discordance sur les marnes de l'Aptien. RGHP SI 1 a été trouvé par deux particuliers, et seul un des deux en a légué « sa moitié » à la Réserve géologique de Haute-Provence. La position stratigraphique précise du spécimen n'est pas donc pas connue, mais elle est probablement très proche de la limite Albien inférieur - Albien moyen (voir figure 35). Les couches sont orientées selon N69°E/P26°S. RGHP SI 2 a été

trouvé environ 8 mètres au dessus de la discordance avec l'Aptien, au dessus d'un niveau détritique induré.

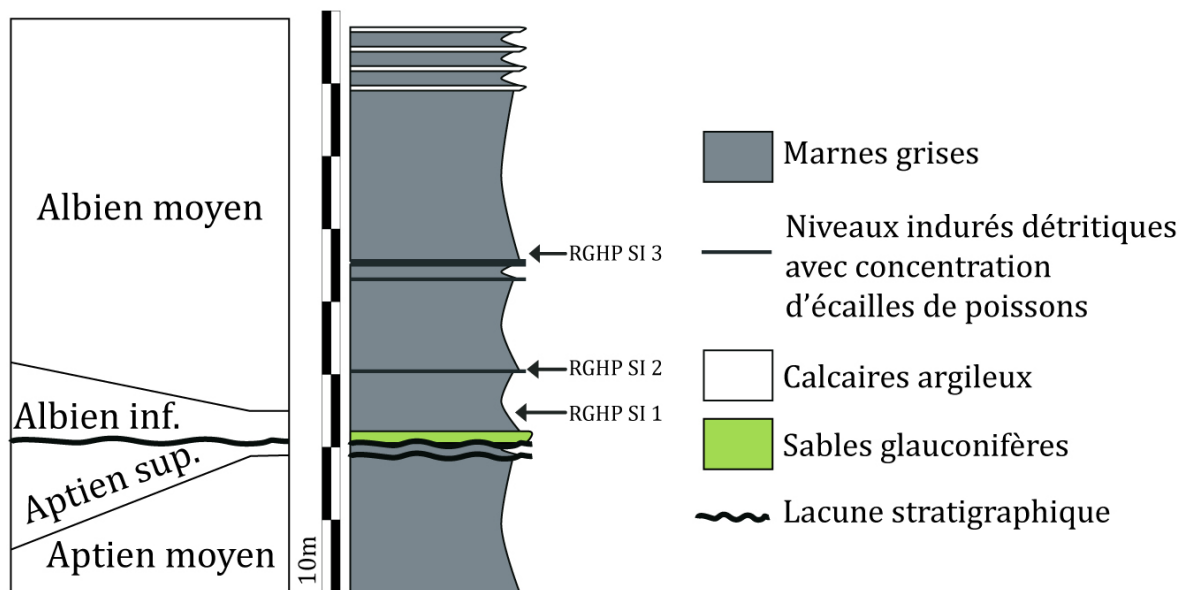


Figure 35 : Stratigraphie simplifiée d'une partie des marnes du Sisteronais, au lieu de découverte des spécimens RGHP SI 1, SI 2 et SI 3. RGHP SI 3 est décrit dans l'annexe 2. Réalisé d'après les données de terrains et Bréhéret, 1997.

V.3.3 Description

RGHP SI 1 est un spécimen incomplet d'ichthyosaure comprenant quinze centra, une dent et un basioccipital.

RGHP SI 2 est un crâne d'ichthyosaure incomplet et fracassé. Il était entreposé à la Réserve géologique de Haute-Provence dans une coque de plâtre depuis sa découverte, il y a une dizaine d'années. Je l'ai préparé mécaniquement à l'IRSNB. En plus d'avoir été fracassé, une racine de *Ficus* et une colonie de fourmis rouges ont complètement dégradé la partie centrale du fossile. On trouve : de nombreux fragments des os du rostre dont un nasal, dix dents, un articulaire, un quadratojugal, un carré, un supraoccipital, un basioccipital, deux stapes, un opisthotique, un basisphénoïde et la portion postérieure du parasphénoïde. La majorité des os semblent avoir gardé leur morphologie tridimensionnelle initiale, sauf le basioccipital, le stapes, le basisphénoïde, le parasphénoïde, deux dents et le carré qui ont été plus ou moins aplatis par du cisaillement. Ceci est dû au fait qu'il a été retrouvé presque en contact avec une petite faille locale qui décale les bancs d'environ 60 cm.

V.3.3.1 Eléments rostraux

Dans la partie antérieure du crâne, on trouve de nombreux fragments d'os plats ou légèrement incurvés peu épais (de 3 à 6 mm environ). De nombreuses pièces sont manquantes, et les os n'ont pas pu être reconstitués, à l'exception d'une partie du nasal. Celui-ci mesure 25,5 cm de long et reste mince. Il possède sur une de faces de

nombreux petits sillons en relief, étant eux-mêmes parfois striés quand la conservation a été optimale. Chez les ichthyosaures, ce caractère semble typique de certaines parties des nasaux, au vu des descriptions et des dessins de Sollas (1916) pour *Ichthyosaurus communis*, de Romer (1968) pour *Platypterygius americanus* et de Kear (2005) pour *P. longmani*. D'autres fragments d'os présentent des sillons en relief, mais ceux-ci sont beaucoup plus larges et sont d'extension limitée. Ceci ne peut aider à la détermination, car ce phénomène semble être courant sur la face interne des os du rostre (Sollas, 1916).

Il est intéressant de noter que tous les os sont très minces et semblent témoigner d'un faible degré d'ossification du rostre. Sur ce point, les os ressemblent plus à l'*Ichthyosaurus communis* sectionné par Sollas qu'à certains ichthyosaures crétacés ayant des os beaucoup plus massifs, comme les spécimens eurasiatiques de *Platypterygius* (Bardet, 1989 ; Sirotti & Papazzoni, 2002).

V.3.3.2 Quadratojugal

Le quadratojugal est un os rectangulaire comprimé latéralement. La surface externe est lisse tandis que la surface interne possède de petits processus allongés et aigus en section horizontale. Le quadratojugal s'épaissit ventralement et possède une section horizontale en forme de 8, puis s'amincit et se termine par une surface articulaire rectangulaire légèrement concave (processus quadratus). Cette surface est orientée obliquement par rapport à l'aplatissement de l'os, pointant antéromédialement et vient logiquement épouser la face latérodorsale de l'épaississement ventral du carré.

V.3.3.3 Carré

Le carré droit est préservé chez RGHP SI 2. C'est un os imposant, massif dans sa partie ventrale, bien qu'il était fortement aplati comme le basisphénoïde sur lequel il était d'ailleurs posé. Le carré possède une forme de « 6 » en vue médiale (figure 36). Il est composé d'une lamelle ptérygoïde comprimée latéralement et orientée antéromédialement et d'une lamelle occipitale épaisse orientée dorsolatéralement. La face médiale de la lamelle ptérygoïde est lisse et présente en son centre une profonde dépression circulaire elle-même dans une zone en relief. Cette dépression constitue l'articulation avec l'extrémité antérolatérale du stapes. L'épaisse zone de la lamelle occipitale est semi-circulaire en vue latérale. Elle présente une large facette articulaire orientée antéroventralement sur laquelle vient s'asseoir l'extrémité ventrale du quadratojugal.

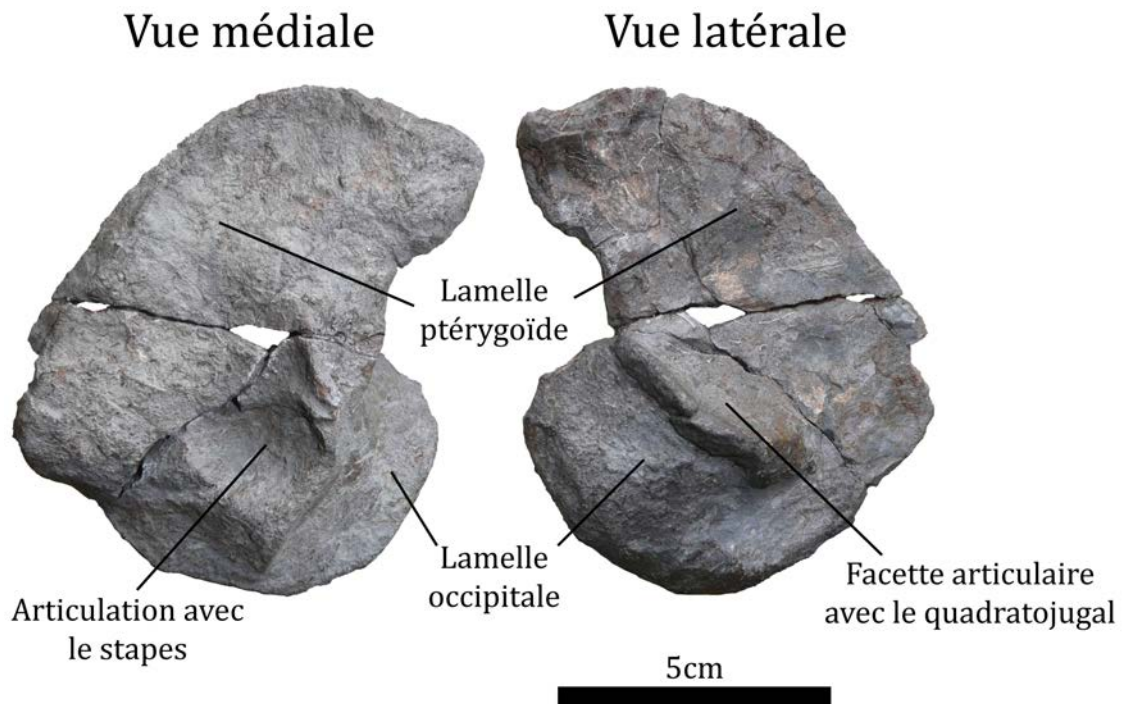


Figure 36 : Photographie et annotation du carré droit de RGHP SI 2.

V.3.3.4 Articulaire

L'articulaire est un os plat de forme rectangulaire arrondie formant la bordure médiopostérieure de la mandibule. La face en contact avec le surangulaire est concave, lisse et rectangulaire, tandis que la face opposée est en forme de selle de cheval et possède une surface plus rugueuse. L'extrémité antérieure s'épaissit fortement, et forme une facette légèrement concave qui s'articule avec la face ventrale du carré.

V.3.3.5 Supraoccipital

Le supraoccipital est un petit os en forme de U retourné formant la bordure dorsale du foramen magnum. Il ne manque qu'une partie de la face antérieure de l'os. Il a été brisé en trois morceaux mais a gardé sa morphologie tridimensionnelle.

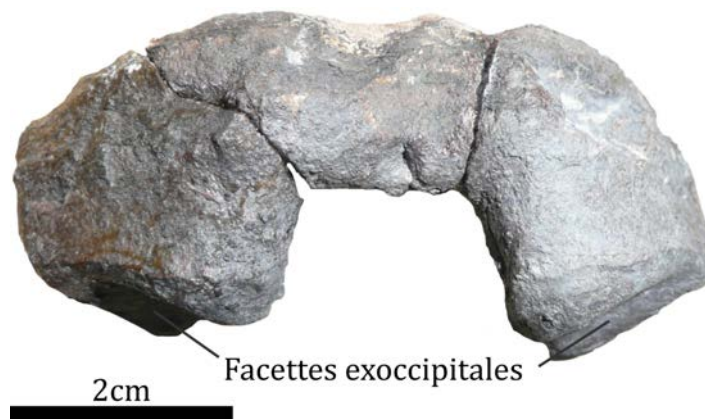


Figure 37 : Supraoccipital de RGHP SI 2 en vue dorsopostérieure.

Il est trapu et possède deux facettes trapézoïdales s'articulant avec les exoccipitaux (figure 37). Ces facettes s'élargissent antéroventralement. Elles sont orientées postéroventralement, faisant un angle supérieur à 45° avec l'horizontale. Leur surface est concave et lisse, comme chez *Platypterygius longmani* (Wade, 1990 ; Kear, 2005).

V.3.3.6 Opisthotique

L'opisthotique gauche a été retrouvé. C'est un os arrondi et irrégulier qui a été aplati durant la diagenèse. Il présente deux faces d'articulation : une facette ventrale convexe s'articulant avec le stapes, une grande facette concave orientée antéromédialement s'articulant avec le basioccipital. L'état de préservation ne permet pas de trouver de facette avec l'exoccipital. La surface postérolatérale présente une ride oblique et la surface antéromédiale est complexe, car correspond à l'empreinte d'une partie de la capsule otique (McGowan & Motani, 2003).

V.3.3.7 Stapes (homologue de l'étrier chez les mammifères)

Le stapes est un os allongé aux extrémités élargies. Le stapes gauche est complet. Il a été comprimé latéralement et reposait sur le carré droit et le parasphénoïde. Le stapes droit a également été retrouvé. Bien qu'il soit moins complet, celui-ci n'a pas subi de déformation particulière. L'extrémité antérolatérale est légèrement élargie et vient s'articuler avec la dépression médiale du carré. Sa surface est boursouflée, indiquant la présence de cartilage entre ces deux os. Malgré la compression, cette facette est toujours inclinée par rapport à la facette avec le basioccipital (figure 38) comme décrit chez *Platypterygius longmani* par Kear (2005). Le col du stapes (la zone étranglée) est de section ovale, dont la face dorsale est fine et pincée. Cette face dorsale est concave et lisse.

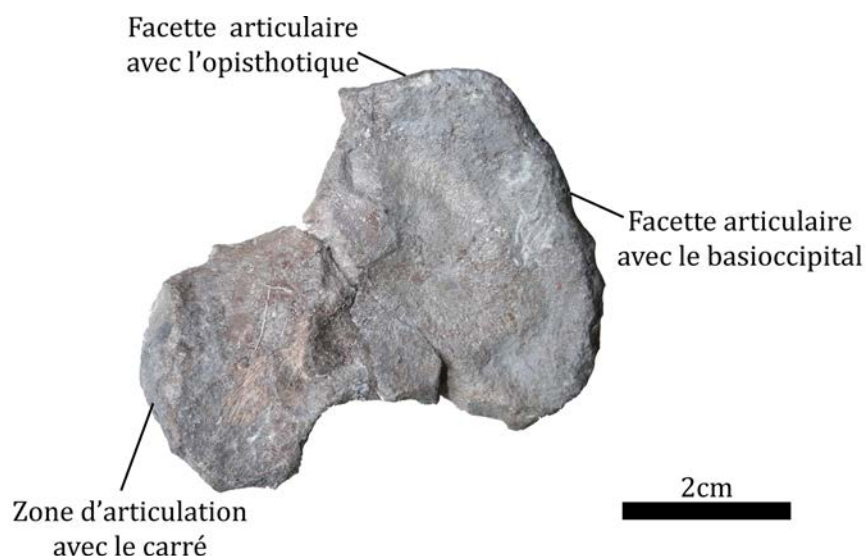


Figure 38 : Photographie et annotation du stapes gauche de RGHP SI 2 en vue postérolatérale.

La face ventrale du col n'a pas été préservée. Postéromédialement, le stapes s'épaissit fortement dans toutes les directions et forme deux facettes articulaires avec

le basicrâne : une petite facette concave et horizontale avec l'opisthotique et une grande facette légèrement convexe orientée dorsomédialement pour le basioccipital. L'état de préservation ne permet pas de distinguer une facette antéromédiale pour le basisphénoïde. La surface de zone est également boursouflée et atteste de la présence de cartilage entre les éléments du basicrâne. La face postérolatérale de cette extrémité est lisse et concave, tandis que la face antéromédiale est convexe, rugueuse, et possède un processus triangulaire en relief pointant vers l'extrémité antéroventrale du stapes.

V.3.3.8 Basioccipital

RGHP SI 1

Le basioccipital est complet et est préservé en trois dimensions. A l'inverse de la plupart des ichthyosaures, la zone extracondyloire est fortement réduite, donnant une forme globalement sphérique à ce basioccipital, avec un diamètre moyen de 72 mm. La face postérieure est bombée et la face antérieure est légèrement convexe, possédant une face bien marquée orientée antéroventralement. La surface du condyle est légèrement poreuse et présente, juste au-dessus de son point central, une légère incision (la fosse de la notochorde) de 4 mm orientée verticalement (voir figure 39). La face antérieure présente également cette fosse en son centre, ici de forme ronde. Sous cette fosse, on note la présence d'un fin sillon vertical en dépression, atteignant la partie ventrale de l'os. Bien que la face antérieure soit partiellement endommagée, la texture est rugueuse et bosselée, et également légèrement poreuse comme la face postérieure, indiquant qu'il y avait un film de cartilage entre le basioccipital et le basisphénoïde ainsi qu'entre le basioccipital et le complexe atlas-axis. Les deux faces articulaires avec les exoccipitaux se situent dorsalement. Ces faces articulaires sont de larges dépressions elliptiques, dont le grand axe est orienté obliquement en vue dorsale et latérale, pointant antérieurement vers le basisphénoïde. Ces faces sont donc bien visibles en vue antérieure et sont peu apparentes en vue postérieure (voir figure 39).

Entre ces faces se situe la dépression du canal neural, peu profonde. Enfin, la région ventrale est intéressante car elle présente une large dépression allongée orientée antéropostérieurement (le sillon médioventral) de près de 7 mm de profondeur, donnant une forme ondulée en vue antérieure ou postérieure (voir figure 39). Antérolatéralement se situent les facettes opisthotiques, qui ne sont qu'un replat de 2 cm de côté. Les facettes exoccipitales et opisthotiques sont en contact. Les facettes stapédiales sont très discrètes et sont situées juste sous les faces opisthotiques. Elles prennent également la forme d'un léger replat allongé.

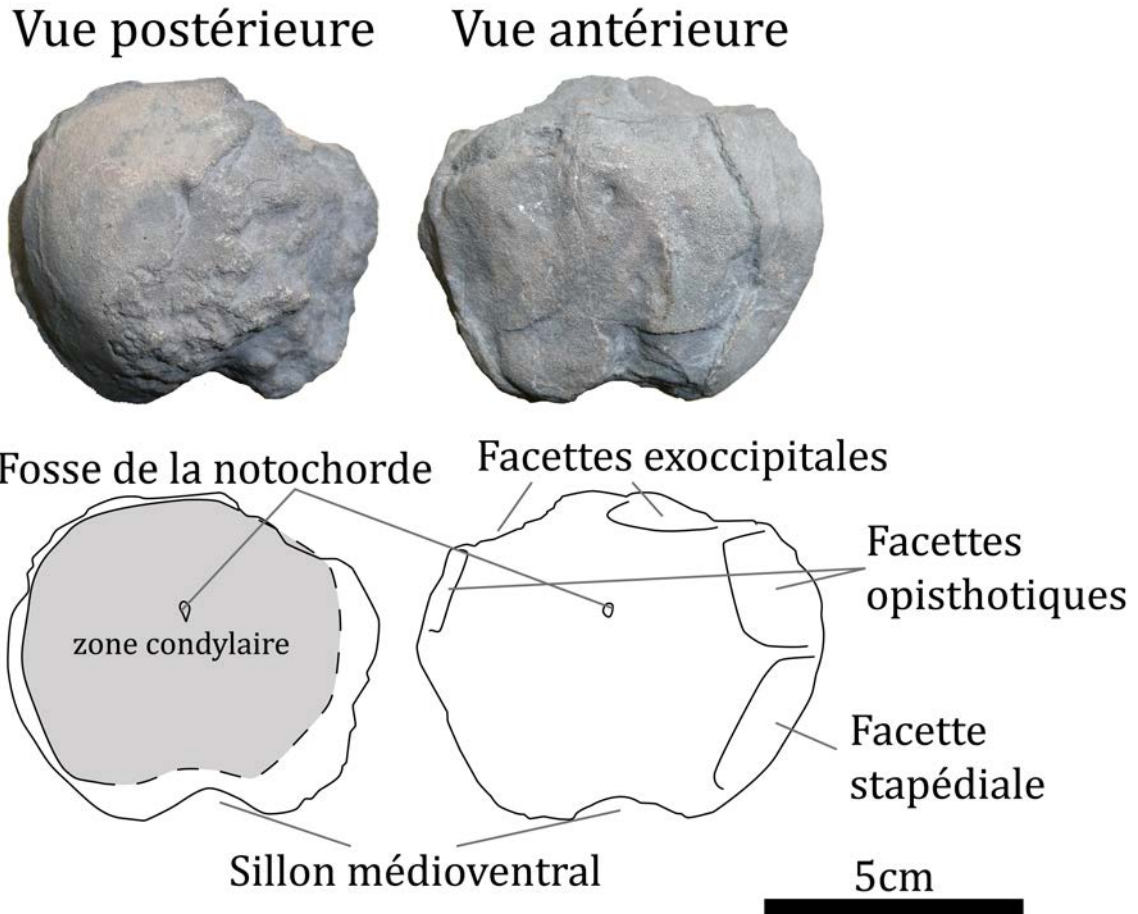


Figure 39 : Photographie et interprétation du basioccipital de RGHP SI 1. La zone condyloire est grisée.

RGHP SI 2

Le basioccipital est un os rond et épais qui a subi un intense cisaillement dextre en vue latérale droite. Ceci a eu pour effet de déplacer les facettes exoccipitales vers la face antérieure (figure 40). Sa dimension (diamètre gauche-droite) est de 70 mm.

Le condyle occupe presque toute la face postérieure. La fosse de la notochorde a été déplacée en position postérodorsale par le cisaillement. Cette fente est de forme ovale et n'est pas profonde. La partie ventrale de l'os a été érodée ou altérée.

Les facettes exoccipitales prennent la forme de profondes dépressions ovales orientées obliquement par rapport à l'axe de la colonne vertébrale, pointant vers le basisphénoïde. Elles sont séparées par le canal neural qui est une gouttière peu profonde. On remarque sur certains endroits la surface osseuse originelle, d'apparence poreuse, comme c'était le cas chez RGHP SI 1.

Une dépression, correspondant à la zone de la fosse de la notochorde se marque sous les facettes exoccipitales. Cette dépression est située antépostérieurement à cause du cisaillement. Elle se prolonge en s'approfondissant jusqu'au bord ventral de l'os. La partie ventrale de l'os ayant été érodée, elle ne peut

être décrite en détail. En outre, on ne peut donc pas retrouver chez RGHP SI 2 le sillon médioventral très marqué chez RGHP SI 1.

Les facettes opisthotiques sont situées antérolatéralement. Elles prennent la forme d'un replat ovale comme chez RGHP SI 1. Les facettes d'articulation avec les stapes n'ont pas été préservées.

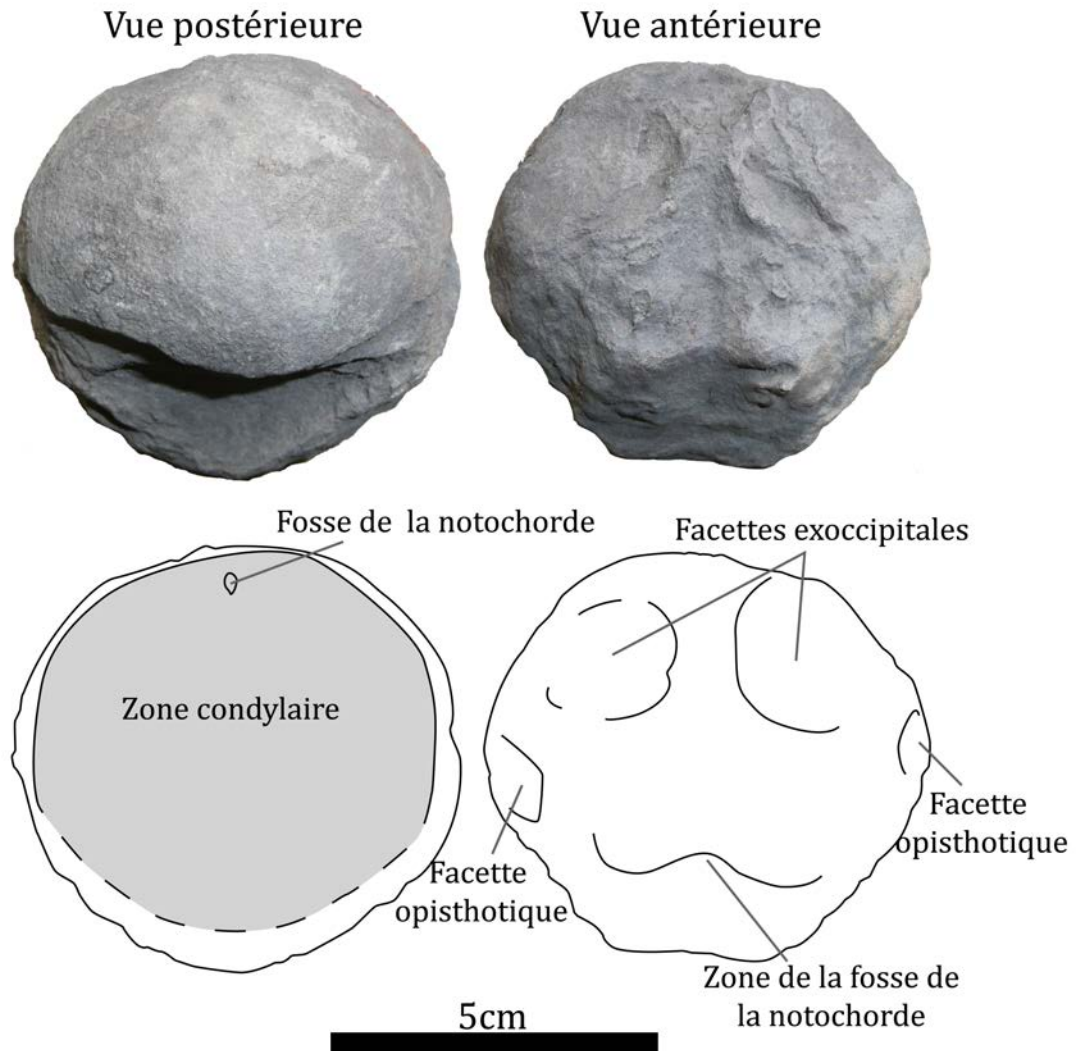


Figure 40 : Photographie et interprétation du basioccipital de RGHP SI 2.

V.3.3.9 Basisphénoïde et parasphénoïde

Le basisphénoïde n'est présent que chez RGHP SI 2 a été très fortement déformé, lui donnant une forme de disque aplati. La symétrie bilatérale de l'os est toutefois conservée. La surface articulaire avec le basioccipital est bilobée. Antérieurement, l'os s'élargit, formant les processus basiptérygoïdaux situés antérolatéralement. Ils donnent à l'os une forme de polygone à six côtés en vue dorsale (figure 41).

La face antérieure est légèrement arrondie et possède une proéminence marquée dont la partie ventrale sert de support au parasphénoïde. La face dorsale du

basisphénoïde est convexe et possède une zone rectangulaire en relief, située dans la moitié postérieure. La surface ventrale est plate, et possède deux zones concaves latérales qui bordent une dépression arrondie, le foramen carotidien.

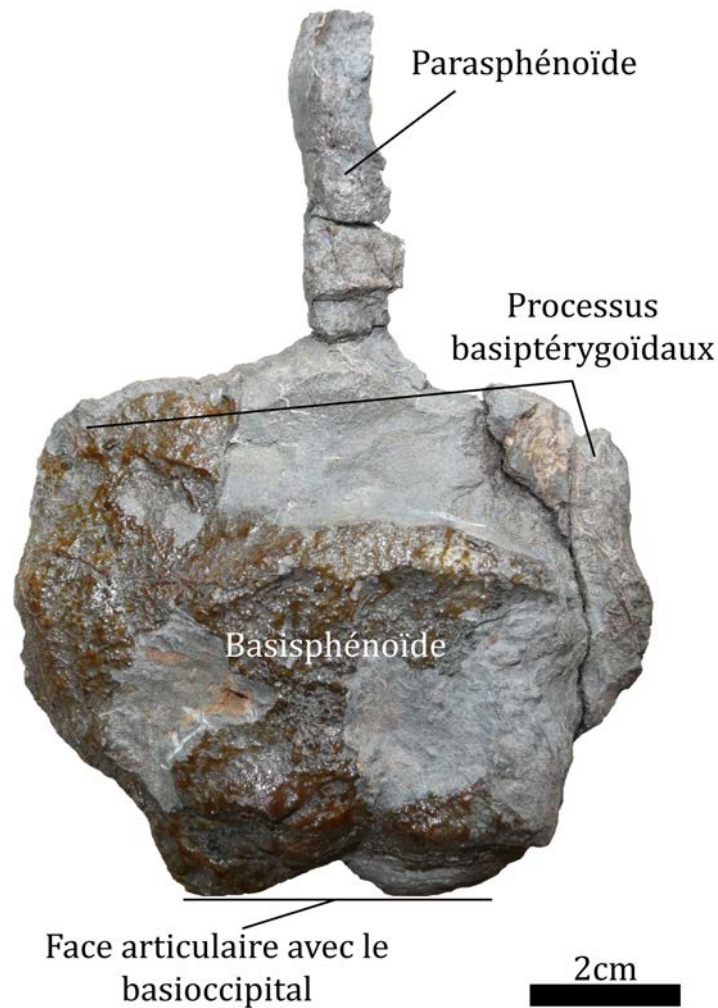


Figure 41 : Photographie et annotation du complexe basisphénoïde-parasphénoïde de RGHP SI 2 en vue dorsale.

Le parasphénoïde est incomplet. C'est une tige ovale de 4 cm de long, aplatie dorsoventralement. Le contact avec le basisphénoïde n'est pas visible car les deux os semblent fusionnés.

V.3.3.10 Dents

Onze dents ont été retrouvées, une chez RGHP SI 1 et les dix autres chez RGHP SI 2. Aucune n'est entière, mais elles possèdent toutes une morphologie semblable. La dent la plus complète, dont il ne manque que l'apex, mesure 31 mm. C'est la dent la plus antérieure retrouvée, au niveau des nasaux. La dent la plus postérieure a été trouvée au niveau du quadratojugal et du supraoccipital, indiquant qu'elles ont été déplacées post mortem. Comme le montre la figure 42 ci-dessous, si on les aligne selon le niveau de transition couronne-racine, on remarque que leur taille ne semble pas varier antérieurement.

La couronne est parcourue longitudinalement de nombreuses stries fines, dont certaines fusionnent vers le sommet. Ces stries n'atteignent pas l'apex mais se prolongent souvent jusqu'au début de la racine avant de s'estomper rapidement. La portion supérieure de la couronne est conique, très aigüe et est légèrement recourbée linguale. L'apex est lisse et pointu bien qu'un peu arrondi par l'usure. Sur ce point, elles sont similaires aux dents de RGHP LA 1.



Figure 42 : Dents de RGHP SI 2 en vue labiale. Elles ont été placées afin de pouvoir les aligner horizontalement au niveau du passage couronne-racine.

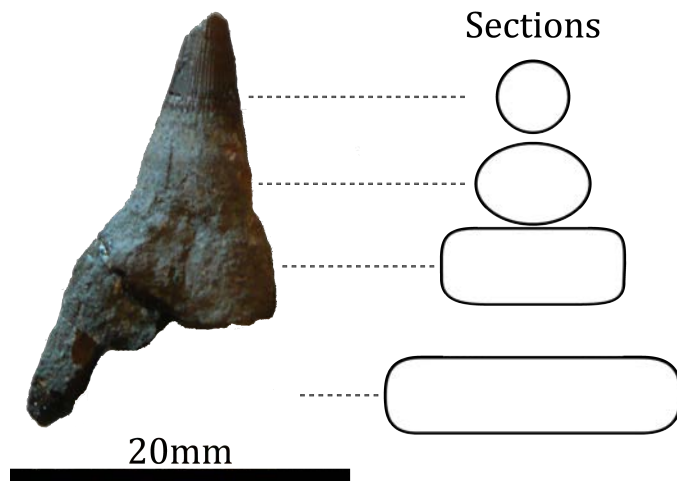


Figure 43 : Dent de RGHP SI 1 en vue linguale. La finesse de la section la plus basale est en partie due à un écrasement.

Rapidement sous l'apex conique, la couronne prend une forme ovale en section, dont le grand axe est orienté antéropostérieurement. Ce changement de section se poursuit dans la racine, qui devient rapidement quadrangulaire (voir figure 43). La racine prend alors la forme d'un rectangle aplati. Le rapport épaisseur/largeur oscille en fonction des dents entre 0,6 et 0,4. C'est là que l'épaisseur de la dent est maximale. Quelques millimètres après le début de la section quadrangulaire, la racine s'amincit latéralement, mais garde une largeur (distance antéropostérieure) constante. La racine atteint alors des rapports épaisseur/largeur très bas, jusqu'à 0,25. La racine se termine par une face ronde en vue antéropostérieure, et non perpendiculaire à l'axe de la dent en vue latérale.

V.3.3.11 Squelette axial

Les centra possèdent une forme ronde où seule la région dorsale, au niveau du canal neural, fait exception à cette morphologie de cercle parfait. Le diamètre des centra varie de 62 à 78 mm. Ils sont nettement amphicœles et leur épaisseur (à la bordure) atteint les 2 à 3 cm. La diminution de l'épaisseur vers le centre ne se fait pas de façon continue : on note une augmentation brusque de cet amincissement environ 25 mm après la bordure, bien visible par exemple sur le deuxième centrum de la région sacrée ou les centra de la région caudale antérieure. La zone du canal neural forme un trapèze en promontoire par rapport à la forme circulaire du centrum. Les facettes articulaires avec l'arc neural sont des rectangles allongés antéropostérieurement eux-mêmes également en relief par rapport au plateau du canal neural, donnant une allure très « géométrique » à ces centra, comme on peut en rencontrer chez plusieurs genres d'ichthyosaures mais assez constamment chez *Platypterygius* (obs. pers.).

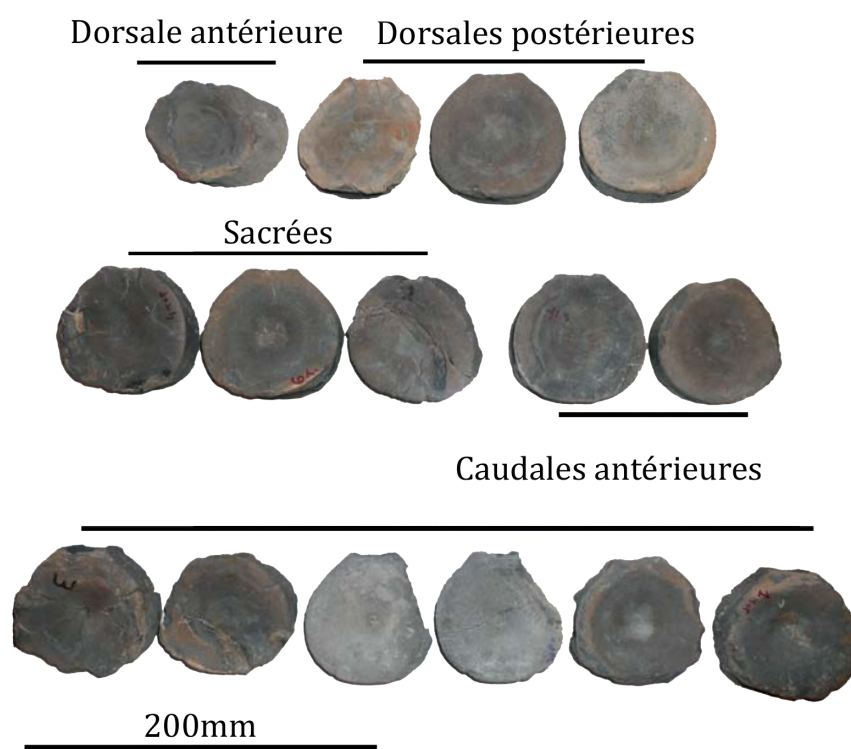


Figure 44 : Photographie et interprétation des centra de RGHP SI 1, en vue antérieure.

Grâce à la position absolue et relative des diapophyses et des parapophyses, on y peut distinguer : un centrum dorsal antérieur, trois centra dorsaux postérieurs, trois centra de la région sacrée et huit centra de la région caudale antérieure (voir figure 44). Ceci indique que cette série n'est pas continue. Le centrum dorsal antérieur et le premier centrum dorsal postérieur sont détériorés et ont subi un intense cisaillement ductile. Les autres centra sont très bien conservés en trois dimensions. On remarque, comme chez d'autres spécimens et comme discuté par McGowan & Motani (2003)

chez *Temnodontosaurus*, que la fusion des diapophyses et des parapophyses est parfois variable latéralement, un des centra montrant la fusion entamée d'un côté et pas de l'autre.

Au vu de ces descriptions et du matériel disponible, il semble clair que RGHP SI 1 et RGHP SI 2 appartiennent au même taxon.

V.3.4 Détermination

V.3.4.1 Maturité

Aucun des quatre critères de Johnson (1977) ne peut être utilisé ici afin de déterminer l'âge relatif du spécimen car aucun élément de la nageoire antérieure n'a été conservé. La taille absolue des os peut cependant fournir quelques renseignements. Le basioccipital de RGHP SI 1 mesure 72 mm de large, ce qui le rend comparable à celui de *Platypterygius hercynicus* (72 mm, Kuhn, 1946 ; Bardet, 1989), mais plus petit que ceux de *Brachypterygius*, et d'autres espèces de *Platypterygius* (80-85 mm, voir Bardet, 1989 ; McGowan & Motani, 2003 ; Kear, 2005). Le basioccipital de RGHP SI 2 mesure 70 mm.

De plus, l'absence de suture visible entre le parasphénoïde et le basisphénoïde semble être un critère de maturité chez *Platypterygius longmani* selon Kear (2005). En conséquence, ces deux spécimens seront considérés comme des sub-adultes. Cependant, il est impératif de garder à l'esprit que RGHP SI 1 et RGHP SI 2 constituent un nouveau taxon (voir plus bas), dont la taille totale n'est pas connue, mais comme la taille des spécimens de Sisteron semble se situer dans la partie inférieure de la gamme de variation des genres post-liasiques, ces spécimens seront considérés ici comme des adultes.

V.3.4.2 Comparaison

Depuis des décennies, la taxonomie des ichthyosaures post-liasiques et en particulier les formes du Crétacé n'a fait l'objet que de très peu d'études, et il en subsiste une grande confusion. Comme déjà évoqué, la plupart des diagnoses reprises dans la dernière révision en date, McGowan & Motani (2003), sont complètement obsolètes. Cependant, des auteurs comme Bardet (1989 ; 1990), Sirroti & Papazzoni (2002), Kear (2003 ; 2005), Fernández (2003), Fernández & Aguirre-Urreta (2005) et Maxwell & Caldwell (2006a, b) ont tenté indépendamment de dégager quelques caractères valables, en majorité sur le matériel extra-eurasiatique. La majorité de ces critères est basée sur la morphologie de la palette scapulaire.

Les centra sont de faible utilité taxonomique, hormis le fait que la présence de diapophyses et de parapophyses séparées et en position latéroventrale permet de rattacher les spécimens sisteronais aux Thunnosauria. Au sein de cette unité taxonomique, seul *Ophthalmosaurus* peut présenter des centra caractéristiques, de forme ovale, étirés dorsoventralement (McGowan & Motani, 2003). Il est impossible d'aller plus loin dans la détermination sur base de ces os. Certains auteurs considèrent

que la forme parfaitement ronde des centra de *Platypterygius* est un caractère suffisant pour une identification (Rusconi, 1938 ; Ayer, 2003), mais ce point de vue n'est pas partagé ici, vu la variabilité de la forme des centra au sein d'un même individu chez les ichthyosaures (obs. per. ; McGowan & Motani, 2003). De plus, *Ichthyosaurus* possède également de tels centra (*int. al.* Owen, 1865).

Le basioccipital est un os très important dans la taxonomie des ichthyosaures post-liasiques (McGowan & Motani, 2003). La réduction de la zone extracondyloïde est un caractère de diagnose des Ophthalmosauridae (*ibid.*). Au sein de cette famille, reprenant pratiquement tous les ichthyosaures post-liasiques (Maisch & Matzke, 2000), la forte réduction des facettes stapédales, plus tangibles que visibles, et la concavité de la face antérieure ne correspondent pas à *Mollesaurus*, *Ophthalmosaurus* et *Brachypterygius*, mais sont favorables à *Platypterygius* (Kuhn, 1946 ; McGowan, 1976, 1997a ; Fernández, 1999 ; McGowan & Motani, 2003 ; Kear, 2005). La réduction extrême de la région extracondyloïde, la forme et l'orientation des faces articulaires avec les exoccipitaux viennent appuyer cette hypothèse. Le basioccipital de *Platypterygius hercynicus* présenté dans Kuhn (1946) est également très semblable au matériel sisteronais, y compris au niveau de la forme et de la position des facettes exoccipitales. Cependant, le basioccipital de *Platypterygius australis*, qui était probablement endémique des bassins australiens (Wade, 1984), diffère en certains points avec celui de RGHP SI 1, bien que la morphologie générale soit semblable : le basioccipital de RGHP SI 1 ne possède pas de plancher du foramen magnum bien marqué, mais une simple gouttière peu profonde. On ne remarque pas non plus les sillons verticaux sur les faces latérales et antérieures décrites en détail par Kear (2005). Enfin, le large sillon ventral bien visible chez RGHP SI 1 n'est apparemment présent chez aucun des genres ou espèces crétacées (Romer, 1968 ; McGowan 1976 ; Bardet, 1990 ; McGowan & Motani, 2003 ; Kear, 2005).

Peu de supraoccipitaux ont été décrits dans la littérature. Parmi les ichthyosaures crétacés, il est connu chez *Platypterygius hercynicus* (Kuhn, 1946), *P. longmani* (Kear, 2005), et *P. cf. kiprijanoffi* (Bardet, 1989). Les supraoccipitaux des deux derniers sont hauts et étroits, en forme de fer à cheval. À l'inverse, il est trapu et de forme plus anguleuse chez *P. hercynicus* et ressemble donc fortement à celui présent chez RGHP SI 2. La similitude de l'arrière-crâne des spécimens du Sisteronais avec *P. hercynicus* avait déjà été notée dans le paragraphe traitant du basioccipital. De plus, comme vu ci-dessus dans la maturité, la taille de ces éléments est comparable. Enfin, les stapes massifs sont également en faveur de *Platypterygius* (Sander, 2000).

Cependant, les dents sont problématiques, mais très intéressantes car une telle morphologie n'est pas documentée chez les ichthyosaures, et contraste nettement avec celle des ichthyosaures crétacés. En effet, tous les spécimens référés à *Platypterygius* possèdent une dentition robuste et très développée (*int. al.* Kuhn, 1946 ; McGowan, 1972b ; Massare, 1987 ; Bardet, 1989, 1990 ; Bardet *et al.*, 1994 ;

McGowan & Motani, 2003). Il est cependant intéressant de noter que les caractères de diagnose du genre *Platypterygius* qui sont basés sur la morphologie dentaire se retrouvent d'une certaine façon dans les spécimens de Sisteron, mais de façon « exacerbée » : la couronne peut être très haute, et le changement de section passe d'un ovale à un rectangle aplati avec un rapport largeur/longueur de variant de $\frac{1}{2}$ à $\frac{1}{4}$, alors qu'elle a simplement une forme carrée chez *Platypterygius*. Une autre différence est que les dents de *Platypterygius* mesurent habituellement 5 à 7 cm, à comparer avec les 3 cm des dents de RGHP SI 2. L'absence de délimitation nette entre la couronne et la racine est un caractère qui éloigne également RGHP SI 2 des ichthyosaures créacés connus (Bardet, 1990 ; Maxwell & Caldwell, 2006a).

Les os du rostre sont également intéressants. Les ichthyosaures créacés eurasiatiques regroupés dans le genre *Platypterygius* semblent tous se rattacher à un morphotype commun de grand ichthyosaure au rostre robuste et très ossifié (voir sous-chapitre consacré à RGHP PR 1). A l'inverse, les spécimens américains et australiens, rattachés respectivement à *P. americanus* et *P. longmani* possèdent un rostre aux os minces et délicats (Romer, 1968 ; McGowan, 1972b ; Wade, 1990 ; Kear, 2005). Bien que fragmentaires, les os rostraux de RGHP SI 2 sont à rattacher dans cette « deuxième » catégorie, au point que seules deux pièces parmi la centaine de fragments présents arrivent à dépasser le centimètre d'épaisseur. Ceci n'est pas à imputer à la compression diagénétique, vu que de nombreux fragments possèdent encore une morphologie concavo-convexe en section, sans changement d'épaisseur. Le degré d'ossification (au sens « épaisseur des os »), et la robustesse générale du rostre qui en découle, constituent donc un caractère supplémentaire différenciant RGHP SI 1 et RGHP SI 2 des ichthyosaures créacés eurasiatiques.

En attendant une révision complète des espèces, des genres et des familles du Jurassique supérieur et du Crétacé (voir Perspectives), les spécimens du Sisteronais sont attribués à des Ophthalmosauridae indéterminés. Bien que ceux-ci présentent de nombreuses similitudes avec le genre *Platypterygius* au niveau de la morphologie de l'arrière-crâne, la morphologie dentaire, le sillon médioventral du basioccipital, la forte inclinaison des facettes exoccipitales du supraoccipital et la faible ossification du rostre des spécimens sisteronais sont en désaccord avec les critères diagnostiques actuels de *Platypterygius*. Ces spécimens constituent un nouveau taxon, qui semble commun dans l'Aptien-Albien du Bassin vocontien, car il a été retrouvé dans les collections de l'amateur Luc Ebbo lors d'une visite sortant du cadre de ce mémoire.

V.3.5 Discussion

La morphologie dentaire des spécimens sisteronais, très différente de celle des ichthyosaures créacés invite à se poser des questions sur la validité de ce caractère. Cette morphologie ne résulte pas d'une allométrie de croissance, car nous avons vu que ces spécimens pouvaient être considérés comme sub-adultes. Il est dès lors peu concevable qu'un spécimen ayant un crâne de taille sub-adulte voie la taille de ses

dents augmenter de 60% (passage d'une moyenne de 3 cm à 5 cm) en fin de croissance. La constance dans la taille totale de ces dents indique également qu'elles ne constituent pas une fin de série. Elles ont d'ailleurs toutes été déplacées par rapport à la position naturelle des sillons dentaires, vu que de nombreuses dents sont retrouvées conjointement avec le supraoccipital ! Ces mêmes observations invalident l'hypothèse que ces dix dents étaient des dents naissantes dans la cavité pulpeuse. S'il semble clair que la dent de RGHP SI 1 a subi un aplatissement diagénétique (figure 43), ce n'est pas le cas de la plupart des dents de RGHP SI 2. Certaines ont même été trouvées encastrées dans les marnes obliquement à la stratification sans que leur morphologie ne diffère de celle des autres. De plus, une onzième dent a été découverte en dégageant le basisphénoïde. Celle-ci est extrêmement comprimée sur toute sa longueur. Les dents déformées sont donc facilement reconnaissables.

Ces dents sont donc bien conservées et témoignent d'un mode de nutrition différent des ichthyosaures créacés habituels, que nous allons tenter de déduire à partir du canevas établi par Massare (1987). Les dents de RGHP SI 2 sont petites et courtes. La racine est aplatie et peu enflée, indiquant que les dents n'étaient probablement pas bien ancrées dans les sillons dentaires. La couronne est fine, délicate, striée et incurvée lingualement. L'apex est pointu, lisse et légèrement poli. Cette combinaison de caractère rentre assez mal dans le canevas de Massare (1987), empiétant sur les guildes « Pierce » et « Grasp : Smash », comme c'était le cas pour RGHP LA 1. Cependant, bien que possédant une taille comparable, les dents de RGHP LA 1 étaient plus robustes et bien ancrées dans un rostre aux os épais.

Les dents et le rostre délicats des spécimens sisteronais semblent plutôt idéaux pour saisir de petites proies molles, dans lesquelles les dents pointues et comprimées latéralement se seraient facilement enfoncées, car rappelons que cette compression commence à intervenir quelques millimètres sous l'apex. Les dents servaient ici probablement uniquement à la préhension avant l'ingestion et n'avaient pas le devoir de tuer sur le coup comme celles des spécimens « habituels » rattachés au genre *Platypterygius*. Massare (1987, p.122) cite d'ailleurs « slender shape, moderate size and a pointed apex » comme critères suffisant à l'identification d'une dent efficace à percer les poissons. De même, Ciampaglio *et al.* (2005) indiquent que des dents compressées labio-lingualement sont idéales pour s'enfoncer dans les chairs. Si aucune des guildes de reptiles marins de Massare ne convient pour RGHP SI et RGHP SI 2, cette description leur sied parfaitement. Sur certains points, ces dents ressemblent même aux dents d'*Eurhinosaurus longistrostris*, décrites dans le chapitre Jurassique, qui était un chasseur de petits poissons. Il semble donc qu'un troisième type de régime alimentaire plutôt orienté vers le domaine « Pierce » de Massare, se nourrissant en grande partie de petits poissons soit partagé par les ichthyosaures du Crétacé inférieur s.s. Ceci est la base de la discussion générale de Chapitre, ci-après.

Comme vu plus haut, RGHP SI 1 et RGHP SI 2 constituent donc un nouveau taxon qui semble toutefois rester proche du genre *Platypterygius*. Les dents possèdent également le même canevas que *Platypterygius*, présentant deux changements de sections depuis l'apex jusqu'à la racine. Cependant, ces dents ont été nettement modifiées par rapport à ce modèle. Si le changement de section rond-ovale-carré semble typique du genre *Platypterygius* (Bardet, 1989, 1990), les dents d'*Ophthalmosaurus*, quand elles sont présentes, c'est-à-dire chez les individus non matures (Bardet *et al.*, 1997 ; McGowan & Motani, 2003) sont également robustes, incurvées et rattachables à la guilda « Grasp : Smash » de Massare (1987). Il semble en être de même pour *Brachypterygius* (McGowan, 1976 ; Sander, 2000) et probablement *Undorosaurus* (Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). Ceci semble donc indiquer que de nombreux Ophthalmosauridae possédaient ce type de dentition robuste, qui n'est pas conservée à l'état adulte chez les membres les plus basaux de cette famille, comme *Ophthalmosaurus*, *Chacaicosaurus* et *Mollesaurus* (Maisch & Matzke, 2000). La rétention des dents à l'état adulte chez *Platypterygius* et *Brachypterygius* pourrait alors être vue comme une dérivation par rapport au modèle original, si l'on considère, comme Maisch & Matzke (2000) que les Ophthalmosauridae proviennent d'une source proche des Stenopterygiidae (voir figure 13, Chapitre III). Dans ce contexte, le changement de morphologie et la réduction de la taille des dents de RGHP SI 1 et RGHP SI 2 semblent constituer un état encore plus dérivé. Mais comme spécifié plus haut, seule une analyse phylogénétique pourra appuyer ou rejeter ces hypothèses.

Comme vu dans le Chapitre II, les faunes retrouvées dans les marnes contenant les spécimens (très nombreux poissons et petits bélemnitoïdes) concorde avec le type de proie inférée pour RGHP SI 1-2.

V.4 RGHP PR 1 : *PLATYPTERYGIUS* SP.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Famille OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Genre *PLATYPTERYGIUS* von Huene, 1922

Espèce-type : *Ichthyosaurus platydactylus* Broili, 1907

Espèces provisoirement référées : *Ichthyosaurus campylodon* Carter, 1846a ; *Myopterygius americanus* Nace, 1939 ; *Platypterygius longmani* Wade, 1990 ; *Myobradypterygius hauthali* Huene, 1927 ; *Myopterygius kiprijanoffi* Romer, 1968.

Diagnose (d'après Bardet, 1990 ; Maisch & Matzke, 2000 ; Sirotti & Papazzoni, 2002 ; McGowan & Motani, 2003 ; Kear, 2005 ; Maxwell & Caldwell, 2006b) : Ichthyosaure de grande taille, dépassant les 9 m à l'état adulte ; crâne trapu, long museau, petite orbite, large région postorbitaire, maxillaire long antérieurement et fortement exposé latéralement ; dentition robuste non réduite à l'état adulte, racines épaisses et quadrangulaires en section horizontale ; narine externe subdivisée ; septomaxillare bien ossifié ; squamosal perdu ; condylus occipitalis semihémisphérique ; zone extracondyloire très fortement réduite et non séparée du condyle, surface antérieure du basioccipital plate à légèrement incurvée, orientée antéroventralement, pas de pointe basioccipitale ; atlas-axis coossifié avec la troisième cervicale ; intercentre non différencié ; humérus non élargi distalement, avec un imposant trochanter dorsal, possédant deux ou trois facettes articulaires distales, quatre éléments dans la rangée épipodiale : le lagéniforme, le radius, l'ulna et le pisciforme ; l'intermédiaire ne contacte jamais l'humérus ; nageoire antérieure composée de sept doigts principaux, doigts surnuméraires préaxiaux et postaxiaux bien développés, éléments podiaux très épais et rectangulaires, formant une mosaïque polygonale très serrée ; plus de vingt-cinq éléments dans le doigt le plus grand ; ceinture pelvienne et nageoire postérieure peu connues mais apparemment très réduites, pédoncule caudal court.

Distribution géographique : Santa Cruz, Patagonie (Fernández & Aguirre-Urreta, 2005) ; Colombie (*ibid.*) ; Wyoming, USA (Romer, 1968 ; McGowan, 1972a, b) ; Hay River, Canada (McGowan, 1972b ; Maxwell & Caldwell, 2006b) ; Cambridgeshire, Angleterre (McGowan, 1972b ; McGowan & Motani, 2003) ; Gitter et Munsterland, région d'Hanovre et région de Berlin, Allemagne (Broili, 1907 ; Kuhn, 1946, 1957 ; Bardet *et al.*, 1994 ; Wittler & Roth, 2001) ; Ariège, Prads, France (Bardet, 1989, Bardet *et al.*, 1991) ; sud de Modena, Italie (Sirotti & Papazzoni, 2002) ; La Presta, Suisse (Ayer, 2003) ; régions de Kursk, Saratov et de Voronezh, Russie (McGowan, 1972a ; Arkhangel'skii, 1998, 2000 ; Storrs *et al.*, 2000 ; Arkhangel'skii *et al.*, 2008) ; région du Queensland, Australie (McGowan, 1972b ; Wade, 1984, 1990 ; Kear, 2003, 2005, 2006) ; et Dargaville, Nouvelle Zélande (Sachs & Grant-Mackie, 2003).

Distribution stratigraphique : Berriasien - Cénomaniens

PLATYPTERYGIUS SP.

Matériel d'étude : RGHP PR 1, un squelette partiel d'ichthyosaure de l'Albien supérieur de Prads-Haute-Bléone.

V.4.1 Localisation

Le spécimen a été trouvé 2,25 km sud-ouest du village de Prads-Haute-Bléone, au lieu-dit « les Combes », en rive droite de la Bléone, dans les séries marneuses en bordure de la route reliant Prads à La Javie. Les coordonnées du site sont :

Latitude : 44°12'17.58"N

Longitude : 6°25'22.50"E

V.4.2 Stratigraphie

Géologiquement, le spécimen se trouve sur le flanc sud-est de l'anticlinal de Prads-Vière (figure 8, Chapitre II). Si des chevauchements et des failles perturbent le cœur de l'anticlinal, les séries du Crétacé inférieur sont peu accidentées. Au niveau du spécimen, le pendage est léger (N≈04°E/P23°S), et seules quelques diaclases N145°E/P85°N sont présentes.

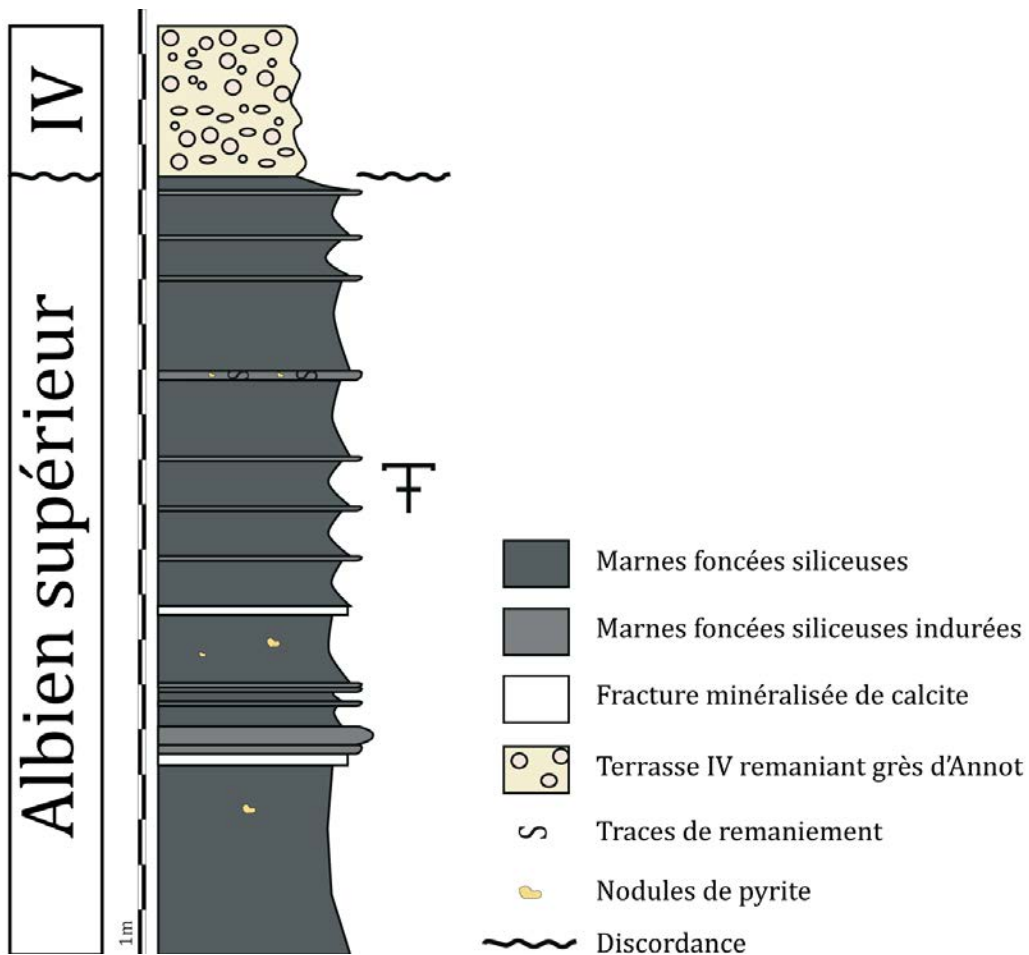


Figure 45 : Stratigraphie du lieu de découverte de RGHP PR 1.

Comme à Sisteron, les séries marneuses allant de l'Aptien à l'Albien de Prads sont très pauvres en ammonites, et rendent le calage stratigraphique difficile. La plupart des coupes nécessitent une approche sédimentologique, paléontologique et

micropaléontologique afin d'en établir une stratigraphie précise (Travassac, 2004). Ce type de travail sort du cadre de ce mémoire, et une coupe succincte levée durant le terrain d'août 2008 est fournie ici (figure 45).

Le spécimen a été trouvé dans les séries marno-calcaires de l'Albien supérieur (Guiomar, comm. pers.), dans des marnes siliceuses massives, environ 6,5 m sous une discordance faisant apparaître une terrasse quaternaire remaniant des éléments pluridécimétriques à métriques de la formation des grès d'Annot, datant de l'Oligocène (Guiomar, comm. pers.). Cette coupe est cependant suffisante pour retrouver le spécimen sur le terrain, car les marnes présentent de nombreux niveaux indurés, ayant apparemment la même lithologie, mais faciles à repérer car ils prennent une patine beige à l'altération.

V.4.3 Taphonomie

RGHP PR 1 est un squelette incomplet dont il est intéressant de discuter la taphonomie. Comme le montre la figure 46, il est composé de plusieurs blocs épars contenant des os en connexion anatomique, mais ces blocs sont disposés entre eux de manière non naturelle : par exemple, le rostre est en trois morceaux et pointe vers les palettes. On retrouve également des phalanges éparses. Malheureusement, tous les os de RGHP PR 1 n'ont pu être replacés car de nombreuses petites pièces ne portaient pas de numération. A cela s'ajoute le fait que plusieurs blocs contenaient des os beaucoup trop altérés pour être préparables et souvent impossibles à interpréter correctement. En conséquence, seules les pièces numérotées et préparées ont été replacées sur un dessin réalisé durant la fouille par Myette Guiomar.

Le rostre a été retrouvé en trois morceaux légèrement éparpillés (voir figure 46). Ce rostre contient une partie des deux mâchoires encore fermées, et la totalité des dents associées. Comme les dents des ichthyosaures post triasiques ne possèdent pas d'alvéoles propres (Mazin, 1983 ; Motani 1997a), elles ne sont pas bien attachées aux mâchoires une fois que les tissus sont pourris. Ceci implique que des tissus étaient probablement toujours présents au moment de la sédimentation. Or, nous venons de voir que le rostre a été retrouvé en trois morceaux séparés. Il est donc probable que ce spécimen constitue une carcasse partiellement dévorée, car un remaniement par des courants de fond ou par un mouvement de masse est improbable, vu que ce remaniement devrait être assez fort pour retourner le rostre et le briser, mais assez doux pour que l'entièreté des dents reste dans les sillons dentaires. La lithologie semble également contredire l'hypothèse d'un remaniement car ces marnes siliceuses sont plutôt rencontrées en environnements calmes (David, 1980 ; Bréhéret, 1997). Les autres parties du squelette viennent appuyer l'hypothèse de la carcasse dévorée.

Les deux nageoires antérieures, et plusieurs autres blocs, présentent de nombreuses phalanges en connexion anatomique. Comme ces blocs n'étaient pas en

continuité sur le terrain, cela implique que des morceaux de nageoires ont sédimenté de façon éparses. Des morceaux des scapula sont également présents sur les nageoires.

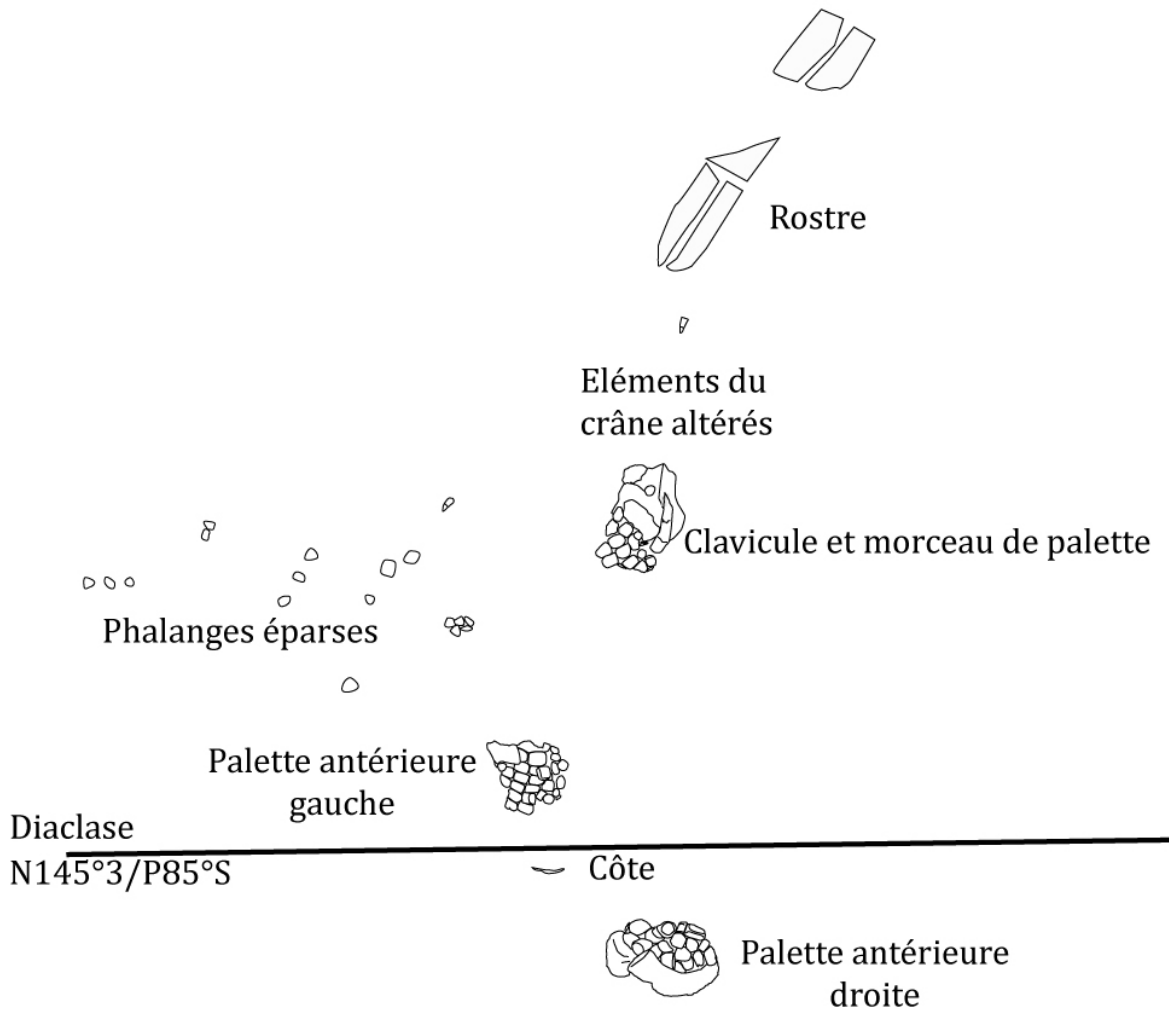


Figure 46 : Vue en plan de la position des os numérotés et dégageables de RGHP PR 1. Créé d'après un dessin de Myette Guiomar.

Les os présents, quand ils n'ont pas été altérés par l'oxydation et la pédogenèse sont bien conservés. On peut observer la surface des os dans le détail, indiquant que la préservation a été optimale, sans pour autant permettre la conservation de tissus comme dans les black shales. Ce spécimen est interprété comme une carcasse dévorée, de laquelle des parties du corps sont tombées au fur et à mesure de « l'attaque ». La bonne préservation des os indique que le substrat marneux était probablement vaseux, comme amplement discuté dans Martill (1987, 1993). Enfin, il est important de noter que toute la colonne vertébrale et la partie post-scapulaire du corps sont manquantes. Ceci est en partie – ou entièrement – dû au fait que le spécimen se trouvait à flanc de colline. Si elle était présente, toute cette partie du corps a été remobilisée par les pluies, des mouvements de masses et les ruisseaux se formant à la fonte des glaces. Malheureusement, aucun os supplémentaire n'a pu être trouvé dans le lit du ruisseau en contrebas.

V.4.4 Description

RGHP PR 1 est un squelette partiel d'ichthyosaure découvert en 1996 par Myette Guimar. Le spécimen a été extrait par la Réserve géologique de Haute-Provence durant l'année 1997. Le rostre et une partie de la palette antérieure droite ont été préparés par l'équipe de la Réserve géologique de Haute-Provence et l'équipe de Jean-Michel Mazin. J'ai préparé mécaniquement le reste du spécimen dans les laboratoires de l'IRSNB entre février 2008 et avril 2009.

On retrouve un morceau de rostre, contenant une partie des prémaxillaires, des dentaires, des spléniaux et des dents en connexion anatomique, deux fragments de scapula, une clavicule partielle, un coracoïde incomplet, deux humeri incomplets, de très nombreuses phalanges et éléments proximaux (cent sept en tout) souvent en connexion anatomique, un fragment de côte, et plusieurs os massifs, appartenant probablement au crâne mais complètement altérés en oxydes tels que la delvauxite $\{CaFe_4(PO_4,SO_4)_2(OH)_8 \cdot 4-6(H_2O)\}$ (Yans, comm. pers.), les rendant impossibles à identifier et à dégager car cette altération les rend bien plus fragiles que la matrice marneuse riche en silice. La figure 47 est une reconstitution de la position et de la forme des os identifiables de RGHP PR 1. Les mesures sont disponibles dans l'annexe 2.

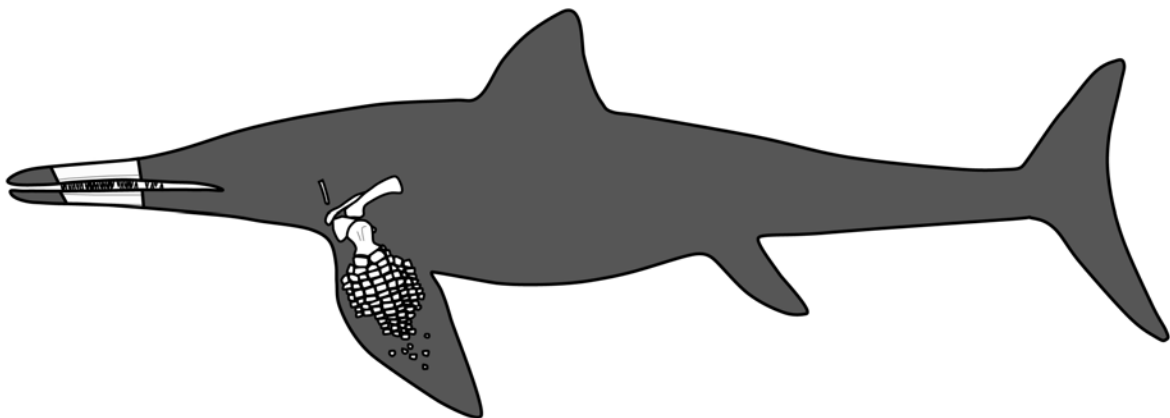


Figure 47 : Reconstitution de RGHP PR 1 d'après une illustration modifiée de *Platypterygius longmani* tirée du site web du South Australia Museum (<http://www.samuseum.sa.gov.au>).

V.4.4.1 Crâne et mâchoire inférieure

Seule une portion du rostre est conservée. Les os et les dents de cette portion sont en connexion anatomique. On retrouve une partie des prémaxillaires, une partie des dentaires, la portion antérieure des nasaux, la portion antérieure des spléniaux et cinquante-trois dents ou fragments de dents, dont certaines sont en cours de formation dans la cavité pulpeuse des sillons dentaires. Cette partie du museau a été sectionnée en trois, et a subi un cisaillement ductile important, sénestre en vue postérieure, déformant tous les os présents. L'extrémité la plus proximale est saine et

coupe le museau obliquement, antérodorsalement, tandis que l'extrémité antérieure est également oblique antérodorsale mais est totalement altérée.

Dans son ensemble, le rostre est robuste et fortement ossifié. Il semble également très profond (épaisseur dorsoventrale, voir figure 49), bien que cette impression soit en partie due au cisaillement (voir figure 49).

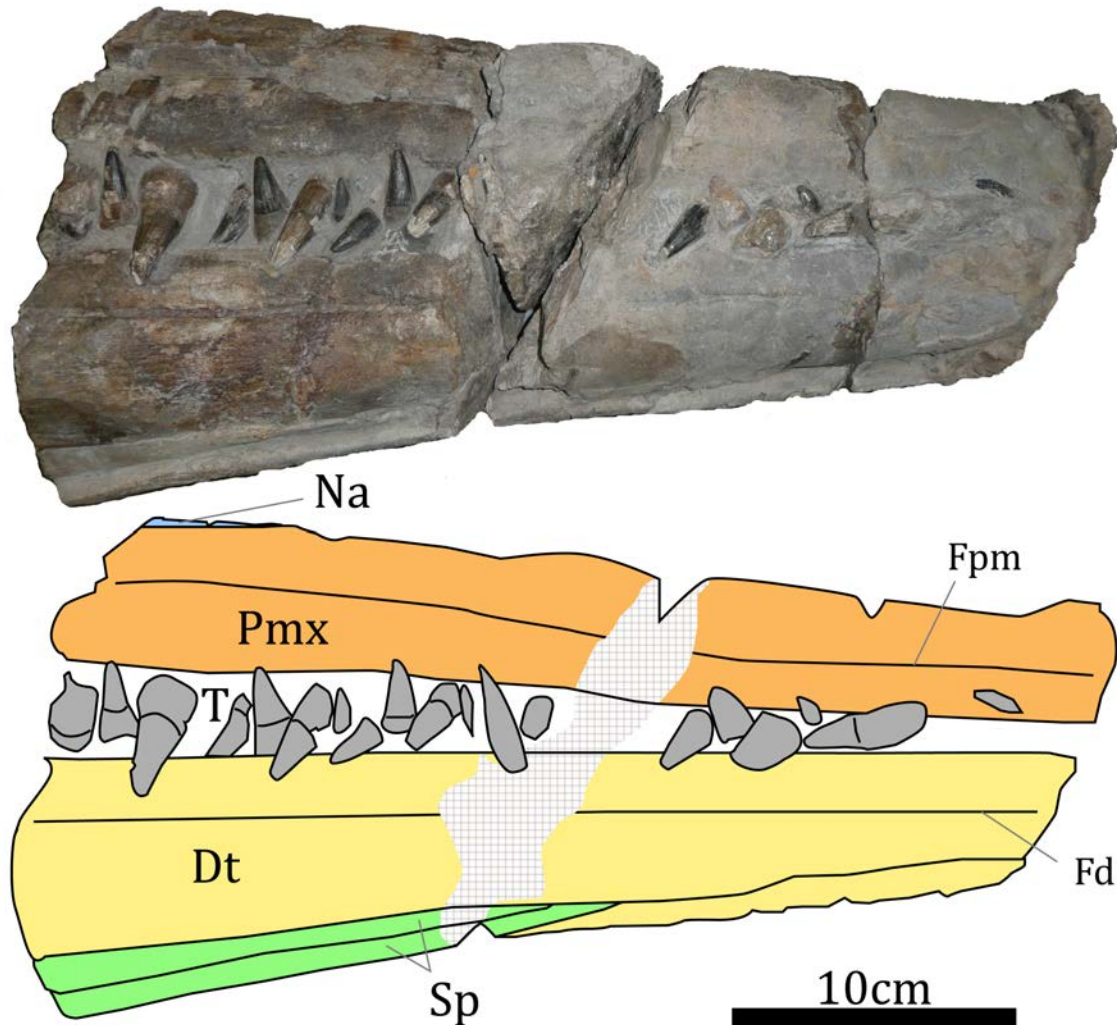


Figure 48 : Photographie et interprétation du rostre de RGHP PR 1. La section la plus proximale (à gauche) est interprétée à la figure 49. Le quadrillage représente les zones où la surface latérale n'a pas été préservée. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

Le prémaxillaire est droit, robuste. Comparativement à l'*Ichthyosaurus* sectionné par Sollas (1916), le prémaxillaire est fortement ossifié. Il s'épaissit doucement mais constamment vers le crâne. Latéralement, on note la présence de la fossa praemaxillaris profonde et continue, située environ 3 cm au dessus du sillon dentaire. Ce sillon dentaire est large et semble rectiligne. En section (voir figure 49), le bord labial du sillon dentaire s'épaissit légèrement sous la fossa praemaxillaris, comme noté par Kear (2005) chez *Platypterygius longmani*. Le bord lingual du sillon dentaire est de forme classique, s'épaississant modérément sous la cavité pulpeuse.

Comme Bardet *et al.* (1997) l'avaient noté pour *Ophthalmosaurus*, le bord lingual du sillon dentaire ne dépasse pas le niveau du bord labial. Le sillon dentaire est orienté légèrement latéralement.

Dorsomédialement, les prémaxillaires contactent les nasaux qui émergent environ 10 cm avant l'extrémité proximale. Les nasaux sont très ossifiés comme chez *Platypterygius longmani* (Kear, 2005) et semblent avoir été pliés durant le cisaillement, leur donnant une forme étrange en section (figure 49), car ils suivent normalement la surface latérale interne du prémaxillaire dans cette partie du rostre (Home, 1820 ; Sollas, 1916 ; Kear, 2005).

Les dentaires sont également très ossifiés, robustes. La fossa dentalis est située environ 2,7 cm sous le sillon dentaire. Elle est bien marquée et continue sur toute la longueur préservée du dentaire. Les sillons dentaires sont larges et semblent rectilignes. Comme noté dans Bardet *et al.* (1997) chez *Ophthalmosaurus*, le bord lingual du sillon dentaire du dentaire est surélevé par rapport au bord labial. Ceci permet d'orienter correctement une section rostrale quand d'autres os proximaux ne sont pas présents. Le bord labial du sillon dentaire est très épais et ne semble pas s'épaissir au-dessus de la fossa dentalis. Comme pour le prémaxillaire, le bord lingual s'épaissit modérément à partir de la cavité pulpeuse. Le sillon dentaire semble fortement incliné latéralement, donnant une occlusion dentaire « en pince » comme noté sur plusieurs espèces de *Platypterygius* par Bardet (1989).

Les spléniaux émergent ventromédialement au détriment des dentaires, environ 20 cm avant l'extrémité postérieure de ce fragment de rostre. Ce sont des os longs, très épais, de section globalement quadrangulaire, s'épaississant au niveau de la symphyse. Le contact avec les dentaires se fait selon une suture droite, perpendiculaire à la courbure du rostre.

Un autre os est présent dans la cavité interne laissée par les replis du dentaire, sous la zone du sillon dentaire (figure 49). Il s'agit probablement du surangulaire, mais la déformation intense de ces os qui bordent logiquement la paroi latérale interne des dentaires ne permet pas d'identification sûre.

Comme pour RGHP LA 1, l'ordre d'émergence des os du crâne depuis les prémaxillaires et les dentaires est, depuis l'avant vers l'arrière, splénial>nasal>maxillaire. Le maxillaire semble également n'apparaître que bien plus loin postérieurement, vu qu'il n'est pas présent même de façon interne sur la section la plus proximale du rostre.

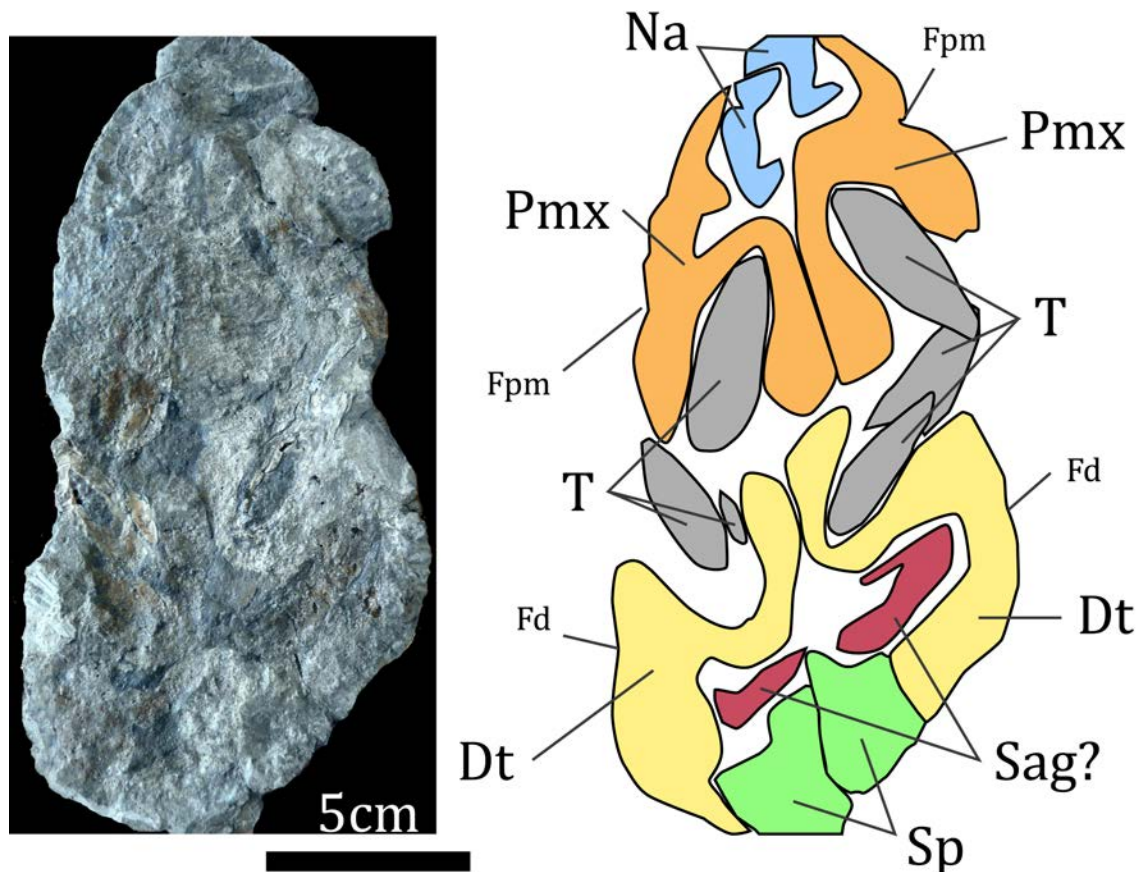


Figure 49 : Photographie et interprétation de la section la plus proximale du rostre de RGHP PR 1. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

V.4.4.2 Dents

Cinquante-six dents ont été retrouvées. Cinquante-trois d'entre elles sont en connexion anatomique sur la portion de rostre décrite ci-dessus. Ces dents mesurent entre 5 et 6 cm, comme chez la plupart des espèces de *Platypterygius* (moyenne de 5,5 cm, Bardet, 1989, 1990) et de *Brachypterygius* (McGowan, 1976). Elles sont grandes, coniques et robustes, et seules les plus proximales sont légèrement recourbées. La couronne atteint souvent la moitié de la taille de la dent, sauf pour les dents plus proximales, où la couronne n'occupe alors que le tiers supérieur. La couronne est de section ronde et est recouverte d'émail noir brillant. Elle est parcourue de nombreuses stries longitudinales bien marquées, s'arrêtant environ 3 mm avant l'apex et ne se prolongeant pas sur la racine. Certaines de stries fusionnent vers l'apex (figure 50). L'apex est arrondi bien que très aigu. Le passage à la racine se fait généralement par un léger renflement. La dent possède alors une section ovale. La racine est épaisse et bulbeuse et possède une section quadrangulaire aux coins légèrement arrondis. Cette morphologie racinaire permet un ancrage très efficace des dents dans les sillons dentaires malgré l'absence d'alvéoles individuelles. L'épaississement lingual et labial des bordures de ces sillons contribue également à cet ancrage ferme.

Comme noté plus haut, l'orientation particulière des sillons dentaire résulte en une occlusion dentaire « en pince », l'apex des dents de la mâchoire supérieure venant toucher les dents de la mâchoire inférieure au niveau de la transition couronne-racine en vue antérieure ou postérieure comme figuré par Bardet (1989). Cependant, il est important de considérer un autre facteur que l'orientation des sillons dentaire à savoir la position relative des dents prémaxillaires et dentaires. En effet, on remarque que les dents sont sans exception alternes, signifiant que l'occlusion n'est pas « en pince » mais « en tirette ».

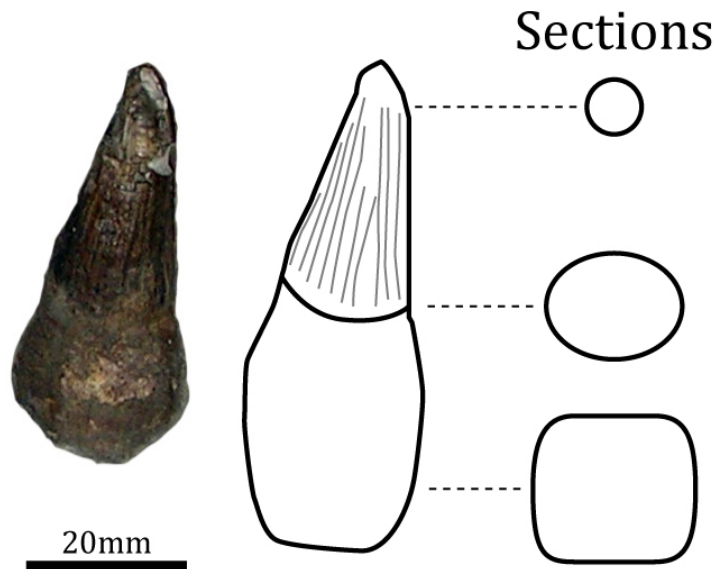


Figure 50 : Photographie et schéma illustrant le changement de section d'une dent de RGHP PR 1. Cette dent était toujours insérée dans le sillon dentaire, expliquant que l'entièreté de la racine n'ait pu être photographié.

V.4.4.3 Squelette axial

Seul un fragment de côte a été retrouvé. Il mesure 15,2 cm. C'est un os long, fin et incurvé, de section rectangulaire. Seule une des faces présente un sillon peu profond, indiquant qu'il s'agit probablement d'une portion distale.

V.4.4.4 Ceinture scapulaire

Plusieurs parties de la ceinture scapulaire ont été retrouvées, à savoir les scapula, une clavicule et un coracoïde, tous fragmentaires. La scapula gauche n'est représentée que par son extrémité distale, plate et évasée, visible sur la figure 52 ci-après. La majeure partie de la scapula droite est conservée (figure 53). L'extrémité proximale est épaisse, de section rectangulaire. La surface articulaire est boursouflée, indiquant la présence de cartilage.

En fait, la portion conservée correspond à la zone de contribution du glénoïde, tandis que la véritable facette articulaire avec le coracoïde, plus fine et située antérieurement n'a pas été conservée. Quelques centimètres après cette zone articulaire, la scapula s'amincit et prend une section ovale. Le bord latéral de la scapula est fortement incurvé, donnant une terminaison en spatule à cet os. La scapula

est aussi légèrement incurvée en vue latérale, la face ventrale épousant l'arrondi de la cage thoracique.

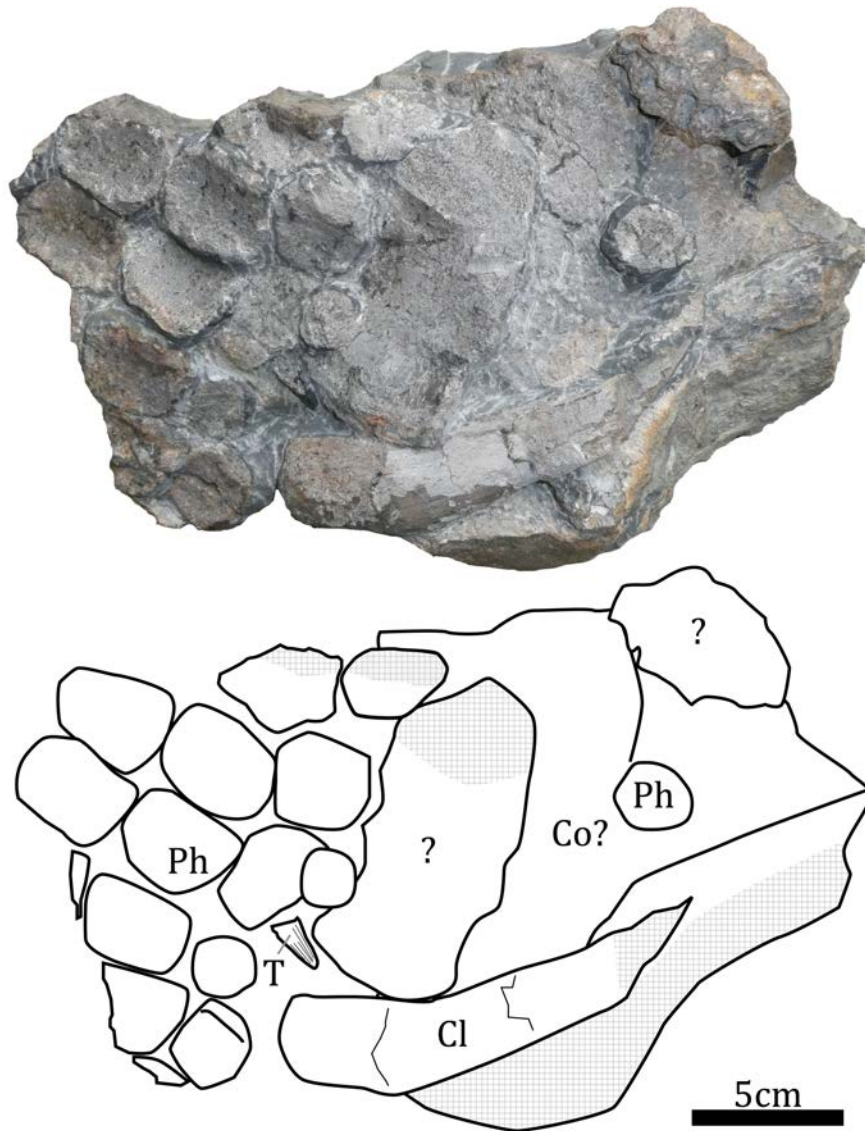


Figure 51 : Photographie et interprétation d'un bloc (RGHP PR 1 bloc 56) contenant entre autre des éléments de ceinture scapulaire. Les zones hachurées représentent des sections dans les os. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

La clavicule présente est rectiligne et de section ovale (figure 51). Elle s'amincit distalement mais l'extrémité distale est manquante. Elle a été brisée en trois morceaux sous le poids des os sus-jacents peu après la mort de l'animal, car elle a été trouvée telle quelle durant la préparation.

Sur le même bloc (figure 51), on trouve un os plat dont une de faces semble s'épaissir d'un côté. Cet os est interprété comme un coracoïde, l'épaississement marquant la zone intercoracoïdale, mais l'altération a rendu cet os trop fragile pour le préparer. Aucune description ne peut donc être donnée pour cet os. D'autres os, dont une tête articulaire sont retrouvée sur ce bloc, mais ils n'ont pu être identifiés.

V.4.4.5 Nageoires antérieures

Les deux nageoires antérieures sont retrouvées à l'état partiel, sous forme de blocs contenant une partie de l'humérus et de nombreux éléments proximaux en connexion. La figure 52 présente le bloc contenant la nageoire antérieure gauche et la figure 53 présente le bloc contenant la nageoire antérieure droite. Un autre bloc contient vingt-deux phalanges également en connexion anatomique mais n'est pas figuré ici.

L'humérus est large et épais. La tête d'articulation avec la ceinture scapulaire est de forme lenticulaire convexe, formée en fait de quatre faces plates, orientées dorsomédialement, ventromédialement, antéromédialement et postéromédialement. Cette zone possède une surface irrégulière, typique des zones osseuses en contact avec du cartilage. On note la présence d'un trochanter dorsal large (distance antéropostérieure) mais peu épais (distance dorsoventrale), et de section trapézoïdale arrondie. La tête de l'humérus semble avoir subi un cisaillement ductile, déplaçant légèrement cette surface ventralement par rapport au reste de l'os. Cette déformation donne une section plano-convexe au « corps » de l'humérus au lieu d'ovale. Proximalement, ce trochanter dorsal se fond dans la tête d'articulation. Distalement, l'humérus possède trois facettes articulaires : une large facette légèrement concave pour le radius, une large facette également légèrement concave pour l'ulna et une très petite facette, située postérieurement, s'articulant avec le pisciforme.

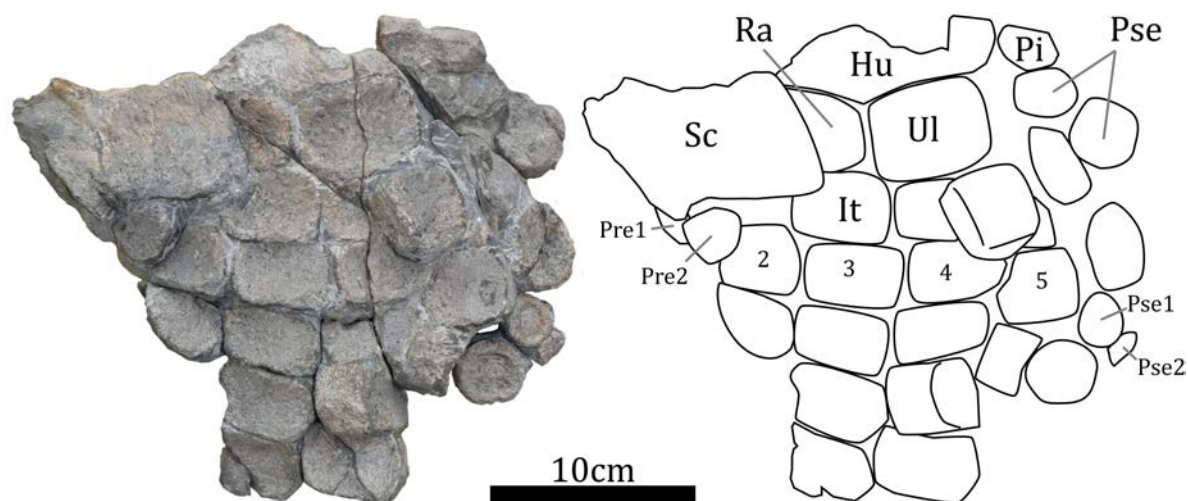


Figure 52 : Photographie et interprétation de la nageoire antérieure gauche de RGHP PR 1 (bloc 14). Les chiffres indiquent la numérotation des doigts, et différencie les doigts primaires des doigts pré- et postaxiaux. La palette présente huit doigts. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

Un autre os a été trouvé juste à côté du bloc contenant la tête de l'humérus droit (bloc 61). Cet os est fragmentaire et de section globalement rectangulaire. Seule une des extrémités est préservée. L'os s'épaissit à cette extrémité et devient bulbeux. Cette portion se termine par une surface perpendiculaire à l'allongement légèrement

concave et finement boursouflée. Cette surface est en toute vraisemblance une surface articulaire, et l'os est interprété comme une partie de la portion distale de l'humérus incomplet du bloc 61 (voir figure 53). Cette portion distale possède deux facettes articulaires : celle décrite plus haut, large et une beaucoup plus petite de forme triangulaire formant le coin de l'humérus. Comme cette portion de l'humérus est trop distale pour y trouver le trochanter dorsal et que l'on ne peut pas comparer la taille des facettes d'articulation avec le radius et l'ulna, cet os n'est pas orientable, et la petite facette du « coin » de l'humérus peut aussi bien être celle s'articulant avec le pisciforme droit que celle s'articulant avec le lagéniforme droit. Cela permet de donner une valeur minimale de la taille de l'humérus, égale à 16,5 cm.

Le radius et l'ulna n'ont pas de morphologie particulière par rapport aux autres éléments, si ce n'est leur taille. Ce sont des éléments rectangulaires épais légèrement biconcaves. L'ulna est plus grand que le radius et mesure 6 cm (longueur) X 4,5 cm (largeur) X 3 cm (épaisseur). On ne remarque pas de morphologie particulière pour l'intermédiaire, car le radius et l'ulna sont en contact et sont quadrangulaires, l'intermédiaire ne peut donc pas s'intercaler entre ces deux os comme chez la plupart des ichthyosaures. Le pisciforme est incomplet mais semble posséder une forme allongée, comme chez la plupart des espèces de *Platypterygius* (McGowan, 1972b ; Wade, 1984 ; Maxwell & Caldwell, 2006b).

La grande majorité des phalanges présentes possèdent la même morphologie « en brique », formant une mosaïque serrée. Les éléments semblent disposés en colonnes et rangées parallèles sous le zeugopode, tandis que des portions de palette plus distales montrent des éléments de forme hexagonale allongée antéropostérieurement, s'emboîtant de façon alterne, comme chez *Platypterygius hercynicus* (Kuhn, 1946). Les phalanges distales des doigts primaires et la majorité des phalanges des doigts surnuméraires sont eux arrondis à ovales. Sur la palette gauche, on note la présence de quatre doigts primaires, numérotés de 2 à 5 sur la figure 52 vu que les ichthyosaures ont perdu le premier doigt (Motani, 1999a, b, 2005a), et quatre doigts surnuméraires (deux préaxiaux et deux postaxiaux), donnant un total de huit. Sur ce même bloc, on dénombre au maximum cinq phalanges par doigt, mais il est évident que le nombre total est bien supérieur.

L'appartenance des blocs décrits plus haut à la partie gauche ou droite du corps a été rendue possible par la forme du trochanter dorsal, les articulations distales de l'humérus, la taille relative du radius et de l'ulna et la forme de la scapula. Chez les ichthyosaures crétacés, le trochanter dorsal est généralement oblique par rapport à l'allongement de l'humérus. Il naît dans la moitié postérieure de la tête de l'humérus et vient pointer vers le centre ou vers le radius (McGowan & Motani, 2003 ; Maxwell & Caldwell, 2006b ; Arkhangel'skii *et al.*, 2008). La tête de l'humérus de RGPH PR 1 (figure 53) montre que cette ride se dirige obliquement après sa naissance, pointant vers la zone antérieure de l'humérus et permet donc d'attribuer ce bloc au côté droit.

La surface de la scapula visible sur la figure 53 est légèrement bombée, c'est donc la face dorsale, la face ventrale étant incurvée pour épouser la courbure des côtes. Une fois que la face ventrale est identifiée, la position de la zone de contact avec le glénoïde par rapport à l'allongement permet d'affirmer que c'est une scapula appartenant au côté droit. L'autre palette confirme cette hypothèse : l'ulna est légèrement plus grand que le radius chez *Platypterygius* (*int. al.* Broili, 1907 ; Kuhn 1946 ; McGowan, 1972b ; Wade, 1984 ; Maxwell & Caldwell, 2006a).

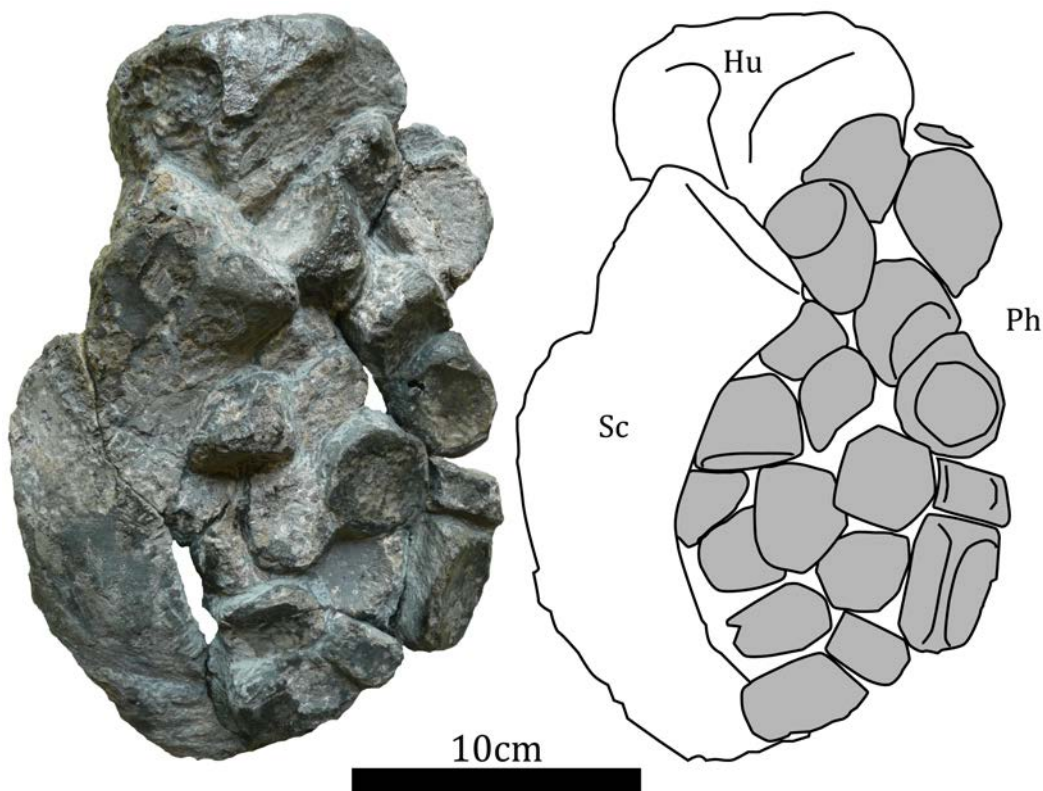


Figure 53 : Photographie et interprétation de la palette antérieure droite de RGHP PR 1 (bloc 61). Seule la tête de l'humérus est préservée dans ce bloc. La partie dorsale de la scapula est également manquante. Les phalanges et les éléments du zeugopode et du basipode sont grisés et indifférentiables. La signification des abréviations est disponible dans l'annexe 1.

V.4.5 Détermination

Bien qu'incomplet, désarticulé et altéré, RGHP PR 1 possède de nombreux caractères qui rendent son identification générique aisée.

V.4.5.1 Maturité

Des quatre critères de Johnson (1977), seuls le premier critère (la forme de la tête de l'humérus) et le troisième (la forme du contact des éléments du zeugopode et du basipode) peuvent être utilisés sur RGHP PR 1 car la zone d'étranglement des humeri n'est pas présente (deuxième critère), et que les ichthyosaures créacés ne possèdent pas d'encoches sur les éléments du doigt antérieur (*int al.* Ensom *et al.*, 2009) (quatrième critère).

La tête de l'humérus est bien conservée, bien que légèrement déformée. Elle est globalement convexe, mais on note l'existence de plusieurs zones aplaties, orientées dorsomédialement et ventromédialement. De plus, la surface est bosselée, indiquant la présence de cartilage. Cette condition place donc RGPH PR 1 à cheval entre la maturité (tête de l'humérus bien arrondie) et l'immaturité (tête de l'humérus plate, et articulation avec la cavité glénoïde par le biais d'une épiphyse cartilagineuse).

Comparés à ceux des ichthyosaures jurassiques, les éléments proximaux de la palette de RGHP PR 1 forment une mosaïque très serrée, semblant indiquer que ces éléments ont fini leur ossification. Cependant, si l'on compare cette région de la nageoire antérieure aux espèces de *Platypterygius* dont les palettes sont bien connues, à savoir *P. longmani* (voir Kear, 2005), *P. hercynicus* (voir Kuhn, 1946) ou *P. hautali* (voir Fernández & Aguirre-Urreta, 2005), on remarque que les éléments proximaux de RGHP PR 1 sont par endroits encore légèrement arrondis, confortant la première hypothèse émise sur la morphologie de la tête de l'humérus. En conséquence, RGHP PR 1 est considéré comme un « adolescent » n'ayant pas atteint la maturité au sens ostéologique du terme. Ceci est d'ailleurs conforté par une observation effectuée hors du cadre de ce mémoire sur un spécimen de la collection privée de Luc Ebbo. Ce spécimen possède trait pour trait la même morphologie que RGHP PR 1, mais présente une tête de l'humérus ronde et des éléments plus polygonaux, et semble être environ 30% plus grand. Il est possible que l'absence de forme typique en pentagone de l'intermédiaire de RGHP PR 1 soit également due à cette croissance non terminée.

V.4.5.2 Crâne et mâchoire inférieure

Le rostre de RGHP PR 1 est épais, droit, très ossifié et semble profond. Ceci le distingue d'une bonne partie des ichthyosaures jurassiques, à savoir *Aegirosaurus* (Bardet & Fernández, 2000 ; Fernández, 2007), *Ophthalmosaurus* (Bardet *et al.*, 1997 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003 ; Fernández, 2007) et *Chacaicosaurus* (Fernández, 1994) qui possèdent un museau étiré et étroit. Cette robustesse du rostre correspond bien à *Brachypterygius* (McGowan, 1976, 1997a ; McGowan & Motani, 2003) et à certaines espèces de *Platypterygius*, comme *P. hercynicus*, *P. campylodon* et *P. kiprijanoffi* (Kuhn, 1946 ; Bardet *et al.*, 1991 ; Storrs *et al.*, 2000 ; Sirotti & Papazzoni, 2002 ; McGowan & Motani, 2003). Par contre, les espèces *Platypterygius longmani* et *P. americanus* possèdent une rostre mince et légèrement incurvé (Romer, 1968 ; McGowan, 1972a ; Wade, 1990 ; Kear, 2005).

Comme pour RGHP LA 1, on observe la succession suivante dans l'émergence des os autres que les prémaxillaires et les dentaires : spléniaux>nasaux>maxillaires. Les maxillaires semblent également apparaître tardivement car ils ne sont pas présents intérieurement dans la section la plus proximale du rostre. Comme discuté pour RGHP LA 1, ceci exclu donc *Caypullisaurus* de la liste des possibilités, ainsi que les espèces *Platypterygius americanus* (voir Romer, 1968), *P. bannovkensis* (voir Arkhangel'skii, 1998) et *P. longmani* (voir Kear, 2005). Par contre, ce caractère

correspond très bien avec un *Platypterygius sp.* décrit par Sirotti & Papazzoni (2002). Les photographies de ce spécimen sont par ailleurs très ressemblantes à RGHP PR 1, ayant le même degré d'ossification et ayant même été déformé de la même façon. La seule différence entre ce spécimen et celui de Prads semble être l'épaisseur des spléniaux, qui restent minces même au niveau de l'émergence des nasaux sur le spécimen italien.

V.4.5.3 Dents

Les dents de RGHP PR 1 présentent un changement de forme en section depuis l'apex jusqu'à la racine, successivement ronde, ovale, puis carrée/quadrangulaire. Ceci est devenu un caractère diagnostique du genre *Platypterygius* depuis Bardet (1989, 1990). Selon Massare (1987), *Platypterygius* est également caractérisé par des dents coniques légèrement incurvées lingualement, et possédant un apex aigu mais arrondi. Cette description correspond parfaitement avec les dents du spécimen de Prads.

Bien que cette dentition semble typique de *Platypterygius*, elle ne permet pas de sortir d'autres genres post-liasiques de la liste des possibilités, car chez les genres édentés à l'âge adulte, les dents des juvéniles sont soit robustes (*Ophthalmosaurus* et *Mollesaurus*, Massare, 1987 ; Maisch & Matzke, 2000 ; Andrews 1910, in McGowan & Motani, 2003), soit inconnues (*Caypullisaurus* et *Chacaicosaurus*). RGHP PR 1 n'ayant pas atteint l'âge adulte, sa dentition robuste ne peut donc être utilisée comme critère contraignant. Cependant, les dents d'*Ophthalmosaurus* juvéniles sont tout de même d'assez petite taille (Godefroit, comm. pers.).

Brachypterygius, un genre fort semblable à *Platypterygius* ne peut pas convenir car ce genre ne semble pas posséder le changement de section depuis l'apex vers la racine (Bardet, 1990).

Enfin, *Maiaspondylus* peut être directement rejeté, car chez ce taxon, la couronne est lisse tandis que la racine porte des stries profondes (Maxwell & Caldwell, 2006a).

V.4.5.4 Nageoires antérieures

Les nageoires antérieures sont par contre beaucoup plus utiles dans la taxonomie, car les humeri et les phalanges sont des os robustes souvent préservés, et sont connus chez tous les genres post-liasiques validés par les révisions de Maisch & Matzke (2000) et McGowan & Motani (2003).

Si la plupart des genres considérés ici possèdent trois facettes articulaires distales sur l'humérus, certains genres peuvent être écartés directement, car leur facette médiane s'articule avec l'intermédiaire, repoussant le radius et l'ulna. C'est le cas de *Brachypterygius* (McGowan, 1997a) et d'*Aegirosaurus* (Motani, 1999a ; Bardet & Fernández, 2000).

Chez *Ophthalmosaurus* et chez *Caypullisaurus*, la facette antérieure s'articule avec le premier élément d'un doigt préaxial (Fernández, 1997, 2007 ; McGowan & Motani, 2003), alors que RGHP PR 1 possède une facette s'articulant avec le pisciforme. Cette condition n'est retrouvée que chez *Platypterygius* (Maxwell & Caldwell, 2006b) à l'exception de *P. americanus* (McGowan, 1972b) et *P. ochevi* (Arkhangel'skii *et al.*, 2008).

La forme des phalanges et des éléments proximaux est également très discriminante. Ils sont épais, en forme de briques quadrangulaires, disposés en mosaïque serrée. C'est un critère diagnostique de *Platypterygius*, qui semble être le seul ichthyosaure post-liasique à posséder une telle morphologie des phalanges, qui n'est pas sans rappeler celle d'*Ichthyosaurus* (McGowan & Motani, 2003). Tous les autres genres considérés ici possèdent des phalanges arrondies et espacées (*int. al.* Fernández, 1994, 2007 ; McGowan, 1997a ; Bardet & Fernández, 2000 ; McGowan & Motani, 2003).

Enfin, RGHP PR 1 possède également huit doigts dont deux préaxiaux. C'est une autapomorphie du genre *Platypterygius* (*int. al.* McGowan, 1972b ; Bardet, 1989 ; Wade, 1990 ; Motani, 1999 ; McGowan & Motani, 2003 ; Kear, 2003, 2005).

En conséquence, RGHP PR 1 est référé au genre *Platypterygius*.

V.4.5.6 Attribution spécifique

Si l'attribution au genre *Platypterygius* tel qu'actuellement défini est sans ambiguïté, l'attribution spécifique est risquée, car *Platypterygius* est probablement un genre fourre-tout (voir Perspectives) dont les espèces sont très mal définies. Les diagnoses proposées dans la dernière révision en date (McGowan & Motani, 2003) sont soit absentes soit problématiques et les auteurs avouent plus loin n'avoir que la position géographique comme critère « valable ». Néanmoins, l'étude bibliographique réalisée pour ce travail semble montrer que la plupart des espèces extra-eurasiatiques rattachées à *Platypterygius* ne correspondent pas au spécimen de Prads (voir ci-après), alors que tous les spécimens du vieux continent semblent appartenir à un même morphotype, cosmopolite en Eurasie (voir plus bas).

Comme vu plus haut, la morphologie crânienne montre que les espèces *P. americanus* - trouvé aux USA et au Canada (McGowan, 1972b ; Maxwell & Caldwell, 2006a, b) - et *P. longmani* - endémique des bassins australiens (Wade, 1984, 1990 ; Kear, 2003, 2005) - ne concordent pas avec le spécimen RGHP PR 1.

P. hautali, trouvé en Patagonie, possède un intermédiaire hexagonal qui supporte deux doigts (Fernández & Aguirre-Urreta, 2005), le différenciant de RGHP PR 1.

La morphologie de l'humérus est également importante. *P. kiprijanoffi*, trouvé dans l'est de la Russie (Romer, 1968 ; Storrs *et al.*, 2000) et *P. platydactylus*, provenant

du nord de l'Allemagne (Broili, 1907) semblent posséder un humérus fin et élancé. Cependant, on remarque dans les dessins de Broili (1907) que la tête de l'humérus de *P. platydactylus* est plate, ce qui semble indiquer que le spécimen était un juvénile. Ceci est corroboré par la taille du crâne, presque complet, ne mesurant qu'un mètre de long. Mais comme la forme de l'humérus peut changer au cours de l'ontogenèse (en particulier l'étranglement, Johnson, 1977 ; Carroll, 1997), il est délicat de comparer les illustrations de Broili (1907) avec RGHP PR 1.

L'épaisseur du trochanter dorsal semble être un caractère assez discriminant chez les ichthyosaures du Crétacé « moyen » (*sensu* Bréhéret, 1997). En section perpendiculaire à l'allongement de l'humérus, cette attache musculaire est presque aussi épaisse que le reste de l'humérus chez *Platypterygius americanus* (McGowan, 1972a, b) et aussi épais que la moitié de l'humérus chez *P. kiprijanoffi* (Romer, 1968 ; Storrs *et al.*, 2000) et *P. longmani* (Wade, 1984). A l'inverse, il est présent mais plus évasé chez *P. hercynicus* (Kuhn, 1946) et peut-être absent chez *P. platydactylus* (Broili, 1907 ; McGowan, 1972b). Sur ce point, RGHP PR 1 se rapproche de ces deux dernières espèces.

Si aucune des espèces extra-eurasiatiques ne correspond à RGHP PR 1, son attribution spécifique reste malaisée en raison du flou total embrumant la taxonomie des ichthyosaures apto-cénomaniens eurasiatiques en particulier. Des dizaines d'espèces ont été nommées par les Russes (Storrs *et al.*, 2000) et n'ont jamais été révisées en profondeur. A cela s'ajoute le fait que les holotypes des deux espèces européennes, *P. platydactylus* et *P. campylodon* ont été respectivement détruit durant la seconde guerre mondiale et probablement perdu. Depuis, plusieurs auteurs ont tentés de retrouver des critères diagnostiques de façon isolée (*int al.* Romer, 1968 ; McGowan, 1972 ; Bardet, 1990 ; Sirotti & Papazzoni, 2002 ; Maxwell & Caldwell, 2006b) mais aucune étude d'ampleur n'a permis de les confronter au matériel mondial.

En effet, il est extrêmement difficile de trouver des différences notables entre le *Platypterygius sp.* du nord des Apennins de Sirotti & Papazzoni (2002), le *P. cf. kiprijanoffi* du Boulonnais de Bardet (1989), les *P. hercynicus*, *P. platydactylus* et *P. campylodon* de la région d'Hanovre de Broili (1907) et de Kuhn (1946), le *P. cf. campylodon* du Munsterland de Wittler & Roth (2001), le *Platypterygius sp.* du nord des Pyrénées de Pouech (1881) et Bardet *et al.* (1991) et le matériel de Prads.

Si l'on suit McGowan & Motani (2003) qui synonymisent les espèces *P. bannovkensis* et *P. kiprijanoffi* à *P. campylodon*, il est tentant de référer RGHP PR 1 à cette espèce. Cependant, nous avons vu plus haut que *P. bannovkensis* est caractérisé par un maxillaire s'étirant plus loin antérieurement que les nasaux. Cette condition n'a pas été montrée chez *P. campylodon* et la figuration de *P. kiprijanoffi* dans Storrs *et al.* (2000) montre exactement l'inverse. Ces trois espèces ne peuvent donc être considérées comme synonymes. De plus, tous les critères diagnostiques de l'espèce *P.*

campylodon (courbure et forme des dents, sillons dentaires disposés latéralement, présence de fossa praemaxilaris et fossa dentalis) sont tombés les uns à la suite des autres ces vingt dernières années (Bardet *et al.*, 1994) notamment suite aux travaux de Bardet (1989, 1990) et de Motani (1997a) sur la dentition. Les caractères proposés par McGowan & Motani (2003) sont absolument inutiles. Dans ce contexte, donner une attribution spécifique à RGHP PR 1 n'a aucun sens sans une révision complète et sérieuse du matériel eurasiatique.

Pourtant, la simple étude bibliographique réalisée dans ce travail a permis de trouver dans les descriptions et sur les photographies plusieurs caractères qui semblent discriminants (taille et forme du trochanter dorsal, morphologie de l'humérus, ordre d'émergence des os du rostre) et qui pourraient mener à terme à réévaluer l'ensemble des espèces eurasiatiques (voir Perspectives). En attendant, RGHP PR 1 est référé à *Platypterygius sp.*

V.4.6 Discussion

Platypterygius est un grand ichthyosaure, atteignant 9 m. La robustesse de ses mâchoires et de ses dents semble indiquer qu'il pouvait appliquer une forte pression pendant sa morsure (McGowan, 1976). D'après les critères de Massare (1987), *Platypterygius* se place dans la guilda Grasp : Smash, regroupant des ichthyosaures utilisant leurs dents robustes et aigues mais à l'apex arrondi afin d'attraper et de tuer sur le coup des céphalopodes.

Cependant, Kear *et al.*, (2003) ont décrit le premier contenu stomacal d'un ichthyosaure crétacé (*Platypterygius longmani*). Ils y ont retrouvé des écailles d'actinoptérygiens, et des os de petites tortues juvéniles et d'oiseaux de la sous-classe des Enantiornithes. Ils en concluent que cette espèce était beaucoup plus opportuniste que ce que les études de Massare (1987) ne le laissaient penser. Bien que très intéressant, ce raisonnement ne peut être étendu directement au genre entier car le spécimen était une femelle enceinte, vivant dans des eaux probablement glaciales en hiver (Kear 2005, 2006 ; Kear *et al.*, 2006). Une position conservatrice vis-à-vis de cette étude est donc à adopter. Vu la dentition robuste et les puissantes mâchoires du genre *Platypterygius* en général, il n'est pas étonnant qu'il ait été capable de réserver aux jeunes tortues ou à de petits oiseaux le même sort qu'à des céphalopodes à coquille fine, mais les équivalents manquent à travers le monde pour faire une généralité de ce cas finalement particulier. Les articles de Kear *et al.* (2003), Kear (2005, 2006) et Kear *et al.* (2006) révèlent donc une capacité d'adaptation aux ressources alimentaires disponibles pour cette espèce, plutôt que d'invalider les travaux de Massare (1987). De même, Ciampaglio *et al.* (2005) rapprochent ce type de dentition à celle de l'orque épaulard (*Orcinus orca*), suggérant un régime de vertébrés uniquement. Cependant, si la robustesse générale est semblable, l'apex est bien plus acéré chez *Orcinus*. *Platypterygius* est donc considéré ici comme un prédateur chassant principalement les céphalopodes, mais capable de se nourrir de proies

osseuses de taille moyenne occasionnellement. Ceci rejoint le thème central de la discussion générale de Chapitre, ci-après.

Comme vu dans l'attribution spécifique, les ressemblances morphologiques entre la majorité des spécimens eurasiatiques sont frappantes, et semblent fortement indiquer qu'un nombre restreint d'espèces attribuables au genre *Platypterygius* tel qu'actuellement défini, occupaient l'entièreté de l'Europe et de l'Asie occidentale. Ce « morphotype eurasiatique » semble s'étendre, d'ouest en est, de l'Angleterre à la Russie occidentale et du nord de l'Allemagne vers l'océan Téthys au sud (figure 54). L'extension géographique de ce morphotype appuie une nouvelle fois l'hypothèse d'une grande mobilité chez les ichthyosaures, tout du moins à travers la mer épicontinentale de l'Eurasie. Il faudra cependant attendre une révision des espèces eurasiatiques pour affiner la paléobiogéographie au niveau spécifique.

Ces observations rejoignent l'hypothèse de Maxwell & Caldwell (2006b), décrivant un *Platypterygius sp.* de l'Albien de l'ouest du Canada. Ce spécimen ne peut être rattaché à *P. americanus*, car l'humérus de ce dernier ne possède que deux facettes articulaires distales (radius, ulna), contre quatre (lagéniforme, radius, ulna, pisciforme) chez le spécimen canadien. Cette condition ainsi que la forme générale de l'humérus, du radius, de l'ulna le rapproche des formes eurasiatiques, comme *P. hercynicus*. Il se pourrait donc que l'extension géographique de certaines espèces de *Platypterygius* soit très importante, mais comme rappelé plus haut, aucune conclusion paléobiogéographique sûre ne peut être tirée sans une révision complète du matériel eurasiatique.

Dans le même ordre d'idée, le genre *Brachypterygius*, connu du Kimméridgien à l'Albien d'Angleterre (McGowan, 1997a ; McGowan & Motani, 2003) a été retrouvé dans Tithonien de Russie (Arkhangel'skii, 2000) et dans le Kimméridgien de Madagascar par Fernández (1997). Le Kimméridgien est d'ailleurs l'époque où la Téthys envahit considérablement Madagascar (Riccardi, 1991 ; Scotese, 1991). *Ophthalmosaurus* est lui reconnu du Callovien au Tithonien d'Europe (voir jusqu'à l'Albien en Angleterre, voir McGowan & Motani, 2003) et dans le Kimméridgien des USA (*ibid.*).

Tout ceci semble indiquer que même si *Platypterygius* a servi de genre fourre-tout depuis de nombreuses années, il est fort probable que ce genre et de nombreux autres (*Ophthalmosaurus*, *Brachypterygius*) aient eu une distribution mondiale.

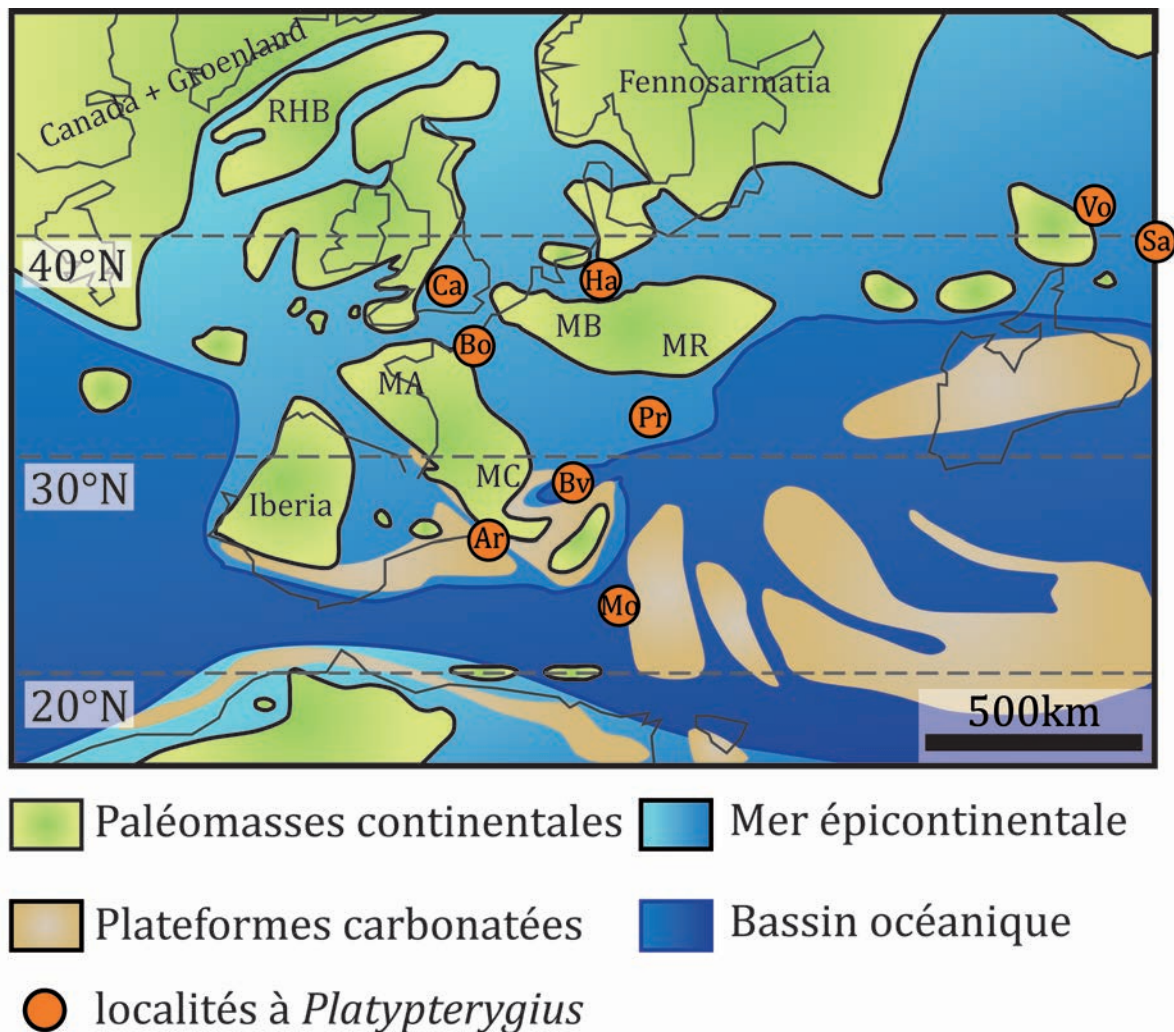


Figure 54 : Paléogéographie et paléobiogéographie des spécimens eurasiatiques référés à *Platypterygius* durant le Crétacé « moyen » sensu Bréhéret, 1997. Ar : Ariège, Bo : Boulonnais, Bv : Bassin vocontien, Ca : Cambridgeshire, Ha : région d’Hanovre, MA : Massif armoricain, MB : Massif de Brabant, MC, Massif central, Mo : région de Modena, MR : Massif rhénan, Pr : La Presta, RHB : Rockall-Hatton Bank, Sa : région de Saratov ; Vo : région de Voronezh. Créé d’après Broili, 1907 ; Kuhn, 1946 ; Bardet, 1989 ; Bardet *et al.*, 1994 ; Storrs *et al.*, 2000, Sirrotti & Papazzoni, 2002 ; Ayer, 2003 ; McGowan & Motani, 2003 ; Arkhangel’skii *et al.*, 2008 et d’après les cartes paléogéographiques de Zielger, 1982 ; Scotese, 2002 ; Herrle & Mutterlose, 2003 ; Herrle *et al.*, 2003a, b ; Gaillard & Olivero, 2009.

V.5 DISCUSSION GENERALE : DIVERSITE ECOLOGIQUE DES ICHTHYOSAURES CRETACES

L’étude de la morphologie fonctionnelle des dents des reptiles marins réalisée par Massare (1987) a été un travail de pionnier et a permis d’analyser la répartition des ressources alimentaires au sein des écosystèmes (voir par exemple Godefroit, 1996a pour le Lias luxembourgeois et le Chapitre IV de ce travail). Le travail de Massare se voulait général et global en prenant en compte l’ensemble de l’éventail des morphologies dentaires bien connues à l’époque. Il a permis de montrer que les « guildes » ainsi établies transcendaient la phylogénie. Ceci est dû au fait que les

contraintes appliquées aux tétrapodes adaptés secondairement à la vie marine sont importantes et canalisent l'évolution morphologique (Carrier, 1987 ; Sander, 2000 ; Motani, 2005), conduisant à des convergences évolutives. Cela signifie que des groupes divers ont atteint et peuvent atteindre des modes de nutrition similaires, qui vont en partie se refléter dans leur morphologie dentaire. Il est donc important que les critères servant à établir les guildes soient assez plastiques. Pour les ichthyosaures repris dans le travail de Massare, la grande majorité des exemples utilisés appartiennent au Lias européen. Il est dès lors normal que les morphologies dentaires observées sur les formes crétacées de ce mémoire ne collent pas directement au canevas de Massare, simplement parce que « le bauplan initial » est différent (voir les discussions consacrées à RGHP LA 1 et RGHP SI 1 et RGHP SI 2).

Quatre grands types d'ichthyosaures post-liasiques peuvent être reconnus par leur morphologie dentaire et rostrale : la guildes Grasp : Smash de Massare (1987) occupée durant cet intervalle temporel par de grands ichthyosaures robustes aux grandes dents aigües mais à l'apex arrondi. Ceux-ci tuaient leurs proies (de grands céphalopodes en général) d'un seul coup de mâchoire (McGowan, 1976 ; Massare, 1987). Certains pouvaient également opter pour un régime plus opportuniste, se nourrissant à l'occasion de poissons et de tétrapodes comme des oiseaux et de petites tortues (Kear *et al.*, 2003). Un deuxième type, courant du Jurassique moyen à supérieur, rassemble des ichthyosaures de taille moyenne, édentés à l'état adulte, et au rostre fin. Ce museau édenté servait également à saisir et maintenir les proies molles, mais l'absence de dents ne permet pas de pousser l'analyse plus loin. Ce type de morphologie buccale est donc référée au groupe « Grasp » (Massare, 1987) mais il est proposé ici qu'il constitue une « sous-gilde » différente de la « Grasp : smash » évoquée plus haut, tant la taille et l'ossification du rostre semblent différer entre les membres de ces deux sous-guildes au Jurassique et au Crétacé. Cette sous-gilde sera appelée ici « Grasp : seize », car le rostre édenté ne pouvait probablement pas servir à tuer, mais simplement à saisir. Nous avons également vu dans le sous-chapitre consacré à RGHP LA 1 qu'un troisième type de guildes, la guildes généraliste (« Generalist ») était maintenant partagée par les ichthyosaures post-liasiques. Enfin, les spécimens RGHP SI 1 et RGHP SI 2 appartiennent à une guildes de chasseurs de petits poissons, à mi-chemin entre les guildes « Pierce I » et « Pierce II » de Massare (1987). Elle sera dénommée ici « Pierce Ib ». La figure 55 ci-dessous replace les spécimens étudiés dans ce travail dans le triangle établi par Massare (1987) en fonction de la « consistance » des proies de prédilection.

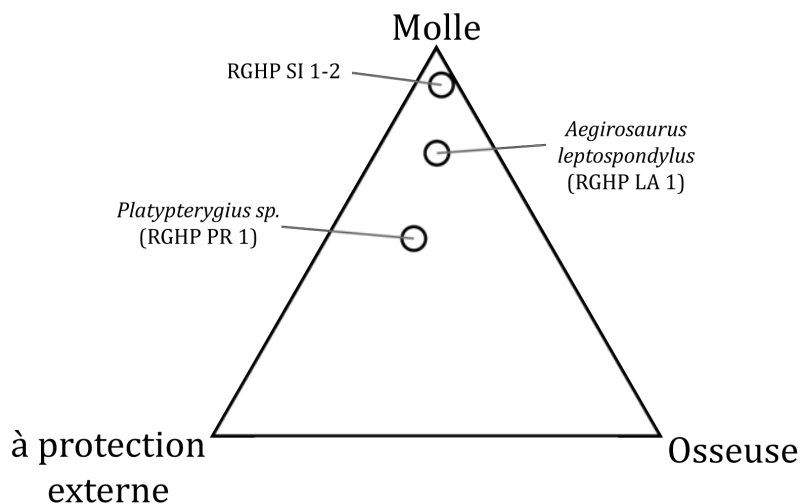


Figure 55 : Position des spécimens du Crétacé inférieur du sud-est de la France dans le triangle de Massare (1987), en fonction du type de proie.

Une analyse de la littérature a permis de ranger les genres post-liasiques dans les quatre modes de prédation proposés ci-dessus. La guildes « Grasp : seize » regroupe *Mollesaurus* (Fernández, 1999 ; McGowan & Motani, 2003), *Chacaicosaurus* (Fernández, 1994 ; Maisch & Matzke, 2000), *Ophthalmosaurus* (Bardet *et al.*, 1991 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003), *Nannopterygius* (McGowan & Motani, 2003) et *Caypullisaurus* (Fernández 1997, 2007 ; McGowan & Motani, 2003). La guildes « Generalist » reprend *Aegirosaurus* (voir sous-chapitre consacré à RGHP LA 1). Une guildes « Pierce Ib », différente de celles de Massare a été créée pour RGHP SI 1 et RGHP SI 2. Enfin la guildes « Grasp : smash » est typique des nombreux ichthyosaures, et regroupe *Undorosaurus* (McGowan & Motani, 2003), *Brachypterygius* (McGowan, 1976, 1997a ; McGowan & Motani, 2003) et *Platypterygius* (*int. al.* Massare, 1987 ; Bardet, 1989, 1990 ; Wittler & Roth, 2001 ; Sirotti & Papazzoni, 2002). *Maiaspondylus* est également inclus provisoirement dans cette guildes. Ceci permet donc de visualiser l'évolution de l'occupation des niches écologiques depuis l'Aalénien jusqu'au Turonien (voir tableau 6).

L'analyse des formes crétaées du Bassin vocontien en utilisant le canevas initial de Massare (1987) montre donc que la diversité écologique des ichthyosaures reste importante, au moins jusqu'à l'Albien. A cette époque dans le seul Bassin vocontien, il semble clair qu'au moins deux « types » d'ichthyosaures se partageaient les ressources alimentaires.

Comme analysé dans la discussion du sous-chapitre consacré à RGHP LA 1, aucun genre n'était apparemment commun entre le Jurassique et le Crétacé avant 2003. De plus, le seul genre crétaée était *Platypterygius*. Ceci avait amené Lingham-Soliar (2003) à considérer l'extinction des ichthyosaures comme graduelle, les voyant comme un groupe sur le déclin depuis le Jurassique moyen. Toujours selon cet auteur, ce long déclin serait dû à la perte du monopole dans la niche des chasseurs rapides et

endurant, à la faveur des poissons téléostéens, qui connaissent il est vrai une radiation fulgurante à partir du Jurassique moyen (*ibid.*). Ayant une stratégie de reproduction plus « agressive », ils auraient remplacé progressivement les ichthyosaures.

De plus, une crise écologique existe entre le Tithonien et le Berriasien (*int. al.* Hallam & Wignall, 2000 ; Lethiers, 2001), et bien que l'ampleur de celle-ci soit mal connue, elle semblait déterminante chez les reptiles marins, avec la disparition de plusieurs Cryptoclididae chez les plésiosaures et des familles Plesiochelyidae et Thalassemydidae chez les tortues marines (Bardet, 1994, 1995). La crise écologique de la limite Cénomaniens-Turonien (*int. al.* Benton, 1995 ; Hallam & Wignall, 2000 ; Keller, 2008 ; Lethiers, 2001 ; Keller *et al.*, 2008) était alors vue comme la mise à mort d'un groupe à l'agonie (Bardet, 1992, 1994, 1995 ; Lingham-Soliar, 2003).

Mais durant ces six dernières années, plusieurs travaux ont apporté indirectement des contre-arguments à cette vision de l'évolution de la diversité des ichthyosaures, et les résultats de ce mémoire s'inscrivent en droite ligne de cette tendance. En effet, McGowan & Motani (2003) signalent la présence de basioccipitaux appartenant à *Ophthalmosaurus* et à *Brachypterygius* dans les Upper Greensands de l'Albien du Cambridgeshire, alors que la dernière occurrence connue de ces genres était le Tithonien (Bardet *et al.*, 1997 ; Arkhangel'skii, 2000 ; McGowan & Motani, 2003). Fernández & Aguirre-Urreta (2005) et Fernández (2007) étendent la biozone de *Caypullisaurus* au Berriasien. Avec la découverte du genre *Aegirosaurus* dans le Valanginien supérieur (voir sous-chapitre consacré à RGHP LA 1), cela porte à quatre le nombre de genres jurassiques qui passent la limite Tithonien-Berriasien. Des genres présents durant le Jurassique supérieur, seuls *Nannopterygius* et *Undorosaurus* ne sont pas retrouvés dans le Crétacé. Cependant, ce sont des genres extrêmement rares, voire de validité discutée (Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003), et il semble apparaître que la limite Jurassique-Crétacé ne constitue pas une période où la diversité des ichthyosaures recule. Ceci se marque bien dans la tableau 6 reprenant l'extension stratigraphique des modes de nutrition chez les ichthyosaures post-liasiques : les trois modes présents au Jurassique supérieur se prolongent au Crétacé inférieur.

Non seulement les ichthyosaures ne semblent pas perdre de niches écologiques entre le Jurassique et le Crétacé, mais ils semblent à l'inverse gagner en diversité écologique vers la fin du Crétacé inférieur ! Maxwell & Caldwell (2006a) décrivent un nouveau genre et une nouvelle espèce, *Maiaspondylus lindoei* de l'Albien du Canada. Ce genre possède de très nombreuses dents robustes et pointues, dont la couronne est lisse. Ces caractères ne sont pas sans rappeler la morphologie dentaire des chasseurs au sommet de la chaîne alimentaire (Massare, 1987), bien que Maxwell & Caldwell ne signalent pas la présence de carènes chez *Maiaspondylus*. Mais sans avoir examiné de près le spécimen, *Maiaspondylus* sera considéré ici comme appartenant à la même guildes que *Platypterygius*.

Enfin, l'étude de la morphologie fonctionnelle des dents de RGHP SI 1 et RGPH SI 2 a clairement montré qu'un autre type d'ichthyosaures, se nourrissant surtout de petites proies molles, cohabitait avec de grands *Platypterygius sp.* dans le Bassin vocontien. Le nombre de guildes partagées par les ichthyosaures albiens est de trois, car la guildes Grasp : seize serait toujours présente, vu qu'*Ophthalmosaurus* semble se prolonger jusqu'à l'Albien.

Tout ceci est en désaccord avec la thèse de Lingham-Soliar (2003) mentionnée plus haut ; la diversité des ichthyosaures depuis le Jurassique inférieur ne semble pas baisser inexorablement (voir figure 56) car il est également important de considérer que par rapport au millier de spécimens issus des carrières d'Holzmaden (McGowan, 1991 ; Godefroit, 1994), les quelques dizaines de spécimens de l'entière du Crétacé sont presque anecdotiques. Le biais sur le nombre de découvertes est très important (Bardet, 1994, 1995), notamment dans l'intervalle Valanginien-Hauterivien, où le seul ichthyosaure identifiable au monde semble être RGHP LA 1 ! La radiation des téléostéens dès le Jurassique moyen ne semble donc pas avoir eu l'effet escompté par Lingham-Soliar.

Ces résultats viennent également infirmer l'autre hypothèse de l'extinction des ichthyosaures émise par Bardet (1992). Pour cet auteur, l'extinction des ichthyosaures est à relier à une phase de recul dans la diversité des bélemnitoïdes durant la crise écologique marine de la limite Cénomaniens-Turonien, privant les ichthyosaures de leur seul type de nourriture. Or, nous avons vu que les options alimentaires des ichthyosaures de l'Albien sont variées et que certaines espèces pouvaient également se comporter de façon opportuniste (Kear *et al.*, 2003). Le scénario de Bardet est dès lors improbable, sauf si ces formes n'atteignent pas le Cénomaniens supérieur, auquel cas il faudra « trouver » une autre extinction importante entre l'Albien et le Cénomaniens. Une phase d'extinction existe à la fin de l'Albien, mais elle est d'ampleur tout à fait minime (Lethiers, 2001). En fait, la plupart des auteurs semblent oublier que chaque extinction importante est due non pas à une seule, mais à une multitude de causes néfastes agissant dans un laps de temps limité (*ibid.*). La présence des téléostéens et le recul des bélemnitoïdes ont très probablement eu un effet sur les ichthyosaures, mais aucune de ces théories ne se suffit à elle-même. De même, la radiation des Polycotylidae (Albien-Cénomaniens, Sato & Storrs, 2000 ; Albright *et al.*, 2007) a très probablement eu un effet non négligeable, car les travaux de Massare (1987, 1988) montrent clairement que les Polycotylidae sont des chasseurs généralistes endurants, préférant les proies molles. Ils concurrencent donc les ichthyosaures sur plusieurs (voire la totalité) de leurs niches écologiques.

Genre	Jurassique										Crétacé							
	Dogger					Malm					Inférieur						Supérieur	
	Aalenien	Bajocien	Bathonien	Callovien	Oxfordien	Kimméridgien	Tithonien	Berriasién	Valanginién	Hauterivién	Barrémién	Aptien	Albien	Cénomanién	Turonien			
<i>Mollesaurus</i>																		
<i>Chacaicosaurus</i>																		
<i>Undorosaurus</i>																		
<i>Nannopterygius</i>																		
<i>Ophthalmosaurus</i>																		
<i>Aegirosaurus</i>																		
<i>Caypullisaurus</i>																		
<i>Brachypterygius</i>																		
<i>Platypterygius</i>																		
<i>Matiaspondylus</i>																		
Guilde de prédation																		
Grasp : Seize																		
Generalist																		
Pierce Ib																		
Gasp : Smash																		

Tableau 6 : Extension stratigraphique des genres et des modes de prédation des ichthyosaures post-liasiques. Les traits rouges représentent les phases connues d'extinctions globales d'espèces. Le remplissage gris foncé indique la présence avérée du genre/mode de prédation, tandis que le remplissage gris clair indique qu'il s'agit d'une lignée fantôme. Stratigraphie des genres d'après Bardet *et al.*, 1997 ; Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan & Motani, 2003 ; Maxwell & Caldwell, 2006a ; Fernández, 2007 et ce travail. Stratigraphie des modes de prédation d'après les critères de Massare (1987) modifiés. Phases d'extinctions importantes d'après Bardet, 1994, 1995 ; Benton, 1995 ; Kerr, 1998 ; Harries & Little, 1999 ; Hallam & Wignall, 2000 ; Lethiers, 2001 ; Ruban, 2006 ; Keller *et al.*, 2008.

Enfin, le Crétacé moyen, et la limite Cénomanién-Turonien en particulier, sont également des périodes où d'importants événements globaux prennent place. On peut citer : les innombrables dérèglements climatiques qui donnent naissance aux black shales (moussons intenses, productivité exacerbée, variations eustatiques *etc.*, *int. al.* Erbacher, 1998 ; Herrle *et al.*, 2003a, b ; Heimhoffer *et al.*, 2006 ; Hardas & Mutterlose, 2007), le magmatisme/volcanisme sous-marin intense au niveau des îles Caraïbes (Kerr, 1998, 2005 ; Turgeon & Creaser, 2008 ; Bralower, 2008), une phase d'altération continentale importante (Migón & Lidmar-Bergström, 2001 ; Yans *et al.*, 2003 ; Thiry *et al.*, 2006), notamment en Europe, une température moyenne très élevée (Keller *et al.*, 2008), voire la plus élevée depuis le début du Mésozoïque (Barnes, 1999 ; Lethiers, 2001), le pic phanérozoïque de la production de croûte océanique (Barnes, 1999), la mise en place de la « mer de la craie » (Lethiers, 2001), *etc.* Tous ces événements, dont les causes et les effets s'interpénètrent vont résulter en une crise écologique encore mal comprise (Lethiers, 2001 ; Monnet & Bucher, 2007 ; Keller *et al.*, 2008) à la limite Cénomanién-Turonien. La multitude des changements biotiques et non biotiques de cette époque a provoqué une modification complexe de l'écosystème marin en particulier, dont les effets sont, comme souvent dans le cas de crises écologiques « non majeures », sélectifs en fonction des niches. Trouver et comprendre les mécanismes responsables de l'extinction des ichthyosaures à l'aube du Crétacé supérieur est une des facettes d'un prochain travail (voir Perspectives).

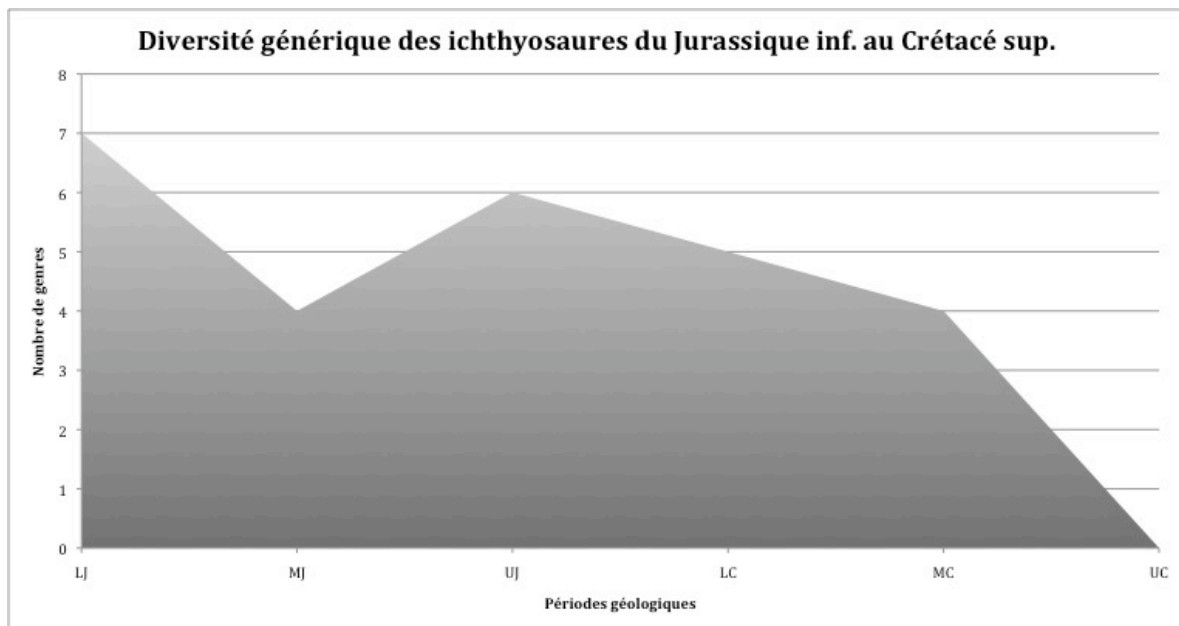


Figure 56 : Diversité générique des ichthyosaures du Jurassique inférieur au Crétacé supérieur. J : Jurassique, C : Crétacé, L : inférieur, M : moyen, U : supérieur.

CHAPITRE VI – CONCLUSIONS

1. Le genre *Suevoleiathan* est désormais reconnu pour la première fois hors des bassins du sud de l'Allemagne. Tous les genres d'ichthyosaures toarciens sont maintenant retrouvés dans au moins deux bassins de la mer épicontinentale européenne, supprimant l'endémisme générique des ichthyosaures du Toarcien de l'Europe.
2. L'assemblage faunistique du Bassin vocontien (*Suevoleiathan* cf. *disinteger* + *Eurhinosaurus longirostris* + aff. *Stenopterygius*) peut être retrouvé ailleurs en Europe. Une analyse de la littérature montre également que l'endémisme spécifique semble mineur. Tout ceci atteste d'une grande mobilité des ichthyosaures *contra* Maisch & Ansorge (2004), et montre qu'il est important en paléobiogéographie de considérer chaque groupe de reptiles marins séparément. Le « pattern » apparent d'endémisme est probablement dû avant tout à un biais de la préservation, car seuls quelques milieux au sein d'un grand archipel ont préservé de nombreux spécimens par la présence de marnes anoxiques. Cependant, il semble clair au vu des différences d'abondances d'espèces de reptiles marins et d'assemblages de microfossiles, que les bassins anglais, allemands, et « de Paris *s.l.* » étaient des localités de paléoécologies différentes, notamment en terme de proximalité (Godefroit, 1994) ou de température des eaux (Arias & Whatley, 2005).
3. *Aegirosaurus leptospondylus* est maintenant reconnu dans le Valanginien supérieur du sud-est de la France, alors qu'il n'était connu que du Tithonien des calcaires lithographiques de Bavière. C'est également le premier adulte ou sub-adulte de ce genre monotypique décrit jusqu'à présent, ainsi que le seul ichthyosaure identifiable datant du Valanginien au monde. La conservation optimale de ce spécimen fragmentaire a permis d'en décrire avec précision la morphologie dentaire, rendant possible une attribution à une guildes de prédation « généraliste », jusque là inconnue chez les ichthyosaures (Massare, 1987). Une diagnose amendée a également pu être réalisée.
4. Un nouveau taxon d'Ophthalmosauridae a été découvert dans l'Albien de Sisteron et est décrit dans ce mémoire. Il est représenté par deux spécimens incomplets et marque également la colonisation d'une nouvelle guildes de prédation (appelée Pierce Ib) par les ichthyosaures de la fin du Crétacé inférieur.

5. Le genre crétacé ubiquiste *Platypterygius* est reconnu dans l'Albien supérieur du Bassin vocontien. Une révision de la littérature semble montrer que la plupart des espèces eurasiatiques de ce genre appartiennent à un même morphotype ayant probablement un nombre réduit d'espèces. De nouveaux caractères diagnostiques (taille relative du trochanter dorsal, succession des os rostraux) semblent permettre de ségréger efficacement certaines espèces du genre.

6. Les spécimens crétacés ont de grandes implications sur la paléobiodiversité des ichthyosaures, et montrent, à l'inverse des thèses actuelles (Lingham-Soliar, 2003) que l'extinction des ichthyosaures ne semble pas graduelle depuis la fin du Lias. En effet, la limite Jurassique-Crétacé est traversée sans perte de diversité écologique et une nouvelle guildes de prédation est colonisée durant l'Albien, indiquant que l'extinction des ichthyosaures à la fin du Cénomaniens (Bardet, 1992) a été plus grave que prévue. La multitude des niches occupées rend également impossible l'autre hypothèse de l'extinction des ichthyosaures invoquant un recul des bélemnitoïdes (*ibid.*).

PERSPECTIVES

Les résultats de ce mémoire couplés à des travaux récents montrent que la diversité des ichthyosaures crétacés est de loin supérieure à celle imaginée initialement. Durant ces deux années, des contacts avec des amateurs ont pu être établis et il s'est avéré que du matériel inédit, disponible pour étude, principalement en provenance du sud-est de la France et de l'ouest de la Russie représente de nouveaux taxa, et vient considérablement augmenter le panel de morphologies des ichthyosaures de la fin du Jurassique et du Crétacé, en accord avec les résultats de ce mémoire. En conséquence, ce mémoire constitue le point de départ d'une thèse de doctorat intitulée « Biodiversity and extinction of Cretaceous Ichthyosaurs », réalisée conjointement entre l'Université de Liège, L'IRSNB et le MNHN de Paris. Ce travail aura pour but de complètement réviser le genre *Platypterygius* ainsi que les nombreux autres taxa crétacés valides ou non, et de les incorporer dans une analyse morphologique et cladistique de grande ampleur afin de connaître l'évolution réelle de la diversité des ichthyosaures à la limite Jurassique-Crétacé, durant le Crétacé inférieur et à la limite Cénomanién-Turonien. Au vu des descriptions fournies par les différents auteurs ayant travaillé sur les ichthyosaures crétacés, il semble que le genre *Platypterygius* puisse être considéré comme un genre fourre-tout, car le nouveau taxa de l'Albien de Sisteron possède certains caractères diagnostiques de *Platypterygius* alors qu'il en semble considérablement différent au niveau de la morphologie préorbitaire, suggérant que ces caractères sont peut-être des synapomorphies d'une famille, et non d'un genre d'ichthyosaures. De plus, le genre-type de la famille regroupant tous les ichthyosaures du Jurassique supérieur et du Crétacé, *Ophthalmosaurus*, est vu selon les analyses cladistiques comme un membre basal ou extrêmement dérivé au sein des Ophthalmosauridae. Ceci est problématique car s'il est considéré comme dérivé, il ne peut servir de base à l'établissement d'une famille comprenant des membres moins dérivés ; et s'il est considéré basal, alors il possède des caractères dérivés qui ne sont pas partagés par des membres plus dérivés, comme *Platypterygius*, notamment au niveau de la taille relative de l'orbite, de la construction générale de la nageoire et de la forme et de la disposition des phalanges.

Le chapitre IV, consacré aux ichthyosaures toarciens fera prochainement l'objet d'une publication. Le spécimen RGHP LA 1 et ses implications sur l'espèce *Aegirosaurus leptospondylus* ainsi que l'effet de l'extinction de la limite Jurassique-Crétacé sur les ichthyosaures seront également publiés. Un autre spécimen adulte rattachable à *Aegirosaurus* du Tithonien du Boulonnais sera prochainement décrit et publié en collaboration avec Nathalie Bardet (MNHN Paris) et Marta Fernández (Museo La Plata, Argentine).

BIBLIOGRAPHIE

Accarie H, Beudoin B, Dejax J, Friès G, Michard J-G & Taquet P. 1995. Découverte d'un Dinosauré Théropeode nouveau (*Genusaurus sisteronis* n. g., n. sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaurienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **320**: 327-334.

Albright BL, Gillette DD & Titus AL. 2007. Plesiosaurs from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian) tropic shale of Southern Utah, Part 2: Polycotylidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**: 41-58.

Andréani L. 2002. Etude paléontologique des ichthyosaures du Toarcien inférieur des environs de Digne: considérations écologiques et taphonomiques. Mémoire, Université d'Aix-Marseille III. 35pp.

Appleby RM. 1979. The affinities of Liassic and later ichthyosaurs. *Palaeontology* **22**: 921-946.

Arias C. 2007. Pliensbachian-Toarcian ostracod biogeography in NW Europe: Evidence for water mass structure evolution. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **251**: 398-421.

Arias C. 2009. Extinction pattern of marine Ostracoda across the Pliensbachian-Toarcian boundary in the Cordillera Ibérica, NE Spain: Causes and consequences. *Geobios* **42**: 1-15.

Arias C & Whatley R. 2005. Palaeozoogeography of Western European Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ostracoda. *Geobios* **38**: 697-724.

Arkhangel'skii MS. 1998. [On the ichthyosaurian genus *Platypterygius*]. *Paleontologichskii Zhurnal* **32**: 611-615. [En Russe].

Arkhangel'skii MS. 2000. [On the ichthyosaurian *Otschevia* from the Volgian Stage of the Volga region]. *Paleontologichskii Zhurnal* **34**: 549-552. [En Russe].

Arkhangel'skii MS, Averianov AO, Pervushov EM, Ratnikov VY & Zozyrev NY. 2008. On Ichthyosaur Remains from the Cretaceous of the Voronezh Region. *Paleontologichskii Zhurnal* **42**: 287-291.

Arnaud M, Monleau C & Wenz S. 1976. Découverte de restes d'ichthyosaure dans l'Aalénien du Massif de la Loube (Var). *Bulletin du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille* **36**: 3pp.

Ayer J. 2003. Note sur une vertèbre d'ichthyosaure (*Platypterygius* sp.) d'âge Aptien trouvée à la Presta (Jura central, Canton de Neuchâtel, Suisse). *Bulletin de la société neuchâteloise des sciences naturelles* **126**: 121-125.

Bardet N. 1989. Un Crâne d'Ichthyopterygia dans le Cénomanién du Boulonnais. *Mémoires de la Société académique du Boulonnais* **6**: 31pp.

Bardet N. 1990. Dental cross-section in Cretaceous Ichthyopterygia: systematic implications. *Geobios* **23**: 169-172.

Bardet N. 1992. Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova* **4**: 649-656.

- Bardet N. 1994.** Extinction events among Mesozoic marine Reptiles. *Historical Biology* **7**: 313-324.
- Bardet N. 1995.** Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque. *Palaeovertebrata* **24**: 177-283.
- Bardet N, Duffaud S, Martin M, Mazin J-M, Suberbiola XP & Vidier, J-P. 1997.** Découverte de l'ichthyosaure *Ophthalmosaurus* dans le Tithonien (Jurassique supérieur) du Boulonnais, Nord de la France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* **205**: 339-354.
- Bardet N & Fernández M. 2000.** A new Ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria. *Journal of Paleontology* **74**: 503-511.
- Bardet N, Godefroit P & Sciau J. 1999.** A new elasmosaurid Plesiosaur from the Lower Jurassic of Southern France. *Palaeontology* **42**: 927-952.
- Bardet N, Mazin J-M, Azéma, Catherine, Bégouen V & Masure E. 1991.** "L'ichthyosaure de Bedeille" (Ariège, France) : examen palynologique de la gangue et mise au point stratigraphique. *Bulletin de la Société géologique de France* **162**: 897-903.
- Bardet N, Wellnhofer P & Herm D. 1994.** Discovery of ichthyosaur remains (Reptilia) in the Upper Cenomanian of Bavaria. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* **34**: 213-220.
- Barnes C. 1999.** Paleooceanography and paleoclimatology: an Earth system perspective. *Chemical Geology* **161**: 17-35.
- Barthel KW, Swinburne NHM & Conway-Morris S. 1990.** Solnhofen: A study of Mesozoic palaeontology. Cambridge University Press, 236pp.
- Beudoin B & Friès G. 1982.** Filons gréseux sédimentaires, *per descenssum*, dans un système de fractures ouvertes. Le cas de l'Albien de Bevens (Alpes-de-Haute-Provence). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **295**: 385-387.
- Benton MJ. 1995.** Diversification and Extinction in the History of Life. *Science* **268**: 52-58.
- Benton MJ & Taylor AM. 1984.** Marine reptiles from the Upper Lias (Lower Toarcian, Lower Jurassic) of the Yorkshire coast. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* **44**: 399-429.
- Bornemann A, Pross J, Reichelt K, Herrle JO, Hemleben C & Mutterlose J. 2005.** Reconstruction of short-term palaeoceanographic changes during the formation of the late Albian "Niveau Breistroffer" black shales (oceanic anoxic event 1d, SE France). *Journal of the Geological Society of London* **162**: 623-639.
- Bour I, Mattioli E & Pittet B. 2007.** Nannofacies analysis as a tool to reconstruct paleoenvironmental changes during the Early Toarcian anoxic event. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **249**: 58-79.
- Braillon J. 1984.** Techniques de tri et de dégagement de vertébrés fossiles par procédés chimiques. *Minéraux et fossiles. Le guide du collectionneur* **113-115**: 25-37, 24-28, 36-38.
- Bralower TJ. 2008.** Volcanic cause of catastrophe. *Nature* **454**: 285-287.
- Bréhéret J-G. 1997.** L'Aptien et l'Albien de la Fosse vocontienne (des bordures au bassin) : Evolution de la sédimentation et enseignements sur les événements anoxiques. *Société géologique du Nord* **25**: 614pp.

BRGM. 1967. Carte géologique de la France en version raster pour le logiciel Google Earth, région de Le Laux-Montaux. Disponible sur <http://www.brgm.fr>.

Brindisi C, Reinhart K & Moore A. 1994. Comparative stratigraphy and structure, Liassic strata at Barles and La Robine, Southern French Alps: Implications for nappe transport. *GSA Abstracts with programs, Northeastern Section*. 9.

Broili F. 1907. Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontographica* **54**: 139-162.

Buffetaut E, Tomasson R & Tong H. 2003. Restes fossiles de grands reptiles jurassiques et crétacés dans l'Aube (France). *Bulletin d'information des géologues du bassin de Paris* **40**: 33-43.

Buschholtz EA. 2001. Swimming Styles in Jurassic Ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**: 61-73.

Callaway JM. 1997. Part I: Ichthyosauria: Introduction. In: Callaway JM and Nicholls EL, eds. *Ancient Marine Reptiles*. San Diego, California: Academic Press. 3-16.

Carrier DR. 1987. The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. *Paleobiology* **13**: 326-341.

Carroll RM. 1997. Mesozoic marine reptiles as models of long-term, large-scale evolutionary phenomena. In: Callaway JM and Nicholls EL, eds. *Ancient Marine Reptiles*. San Diego, California: Academic Press. 467-489.

Castillo K, Ibáñez CM, González C & Chong J. 2007. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758 en distintas zonas de pesca frente a Chile central durante el otoño de 2004. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **42**: 149-156.

Cheng Y-N, Wu X-C & Ji Q. 2004. Triassic marine reptiles gave birth to live young. *Nature* **432**: 383-386.

Ciampaglio CN, Wray GA & Corliss BH. 2005. A toothy Tale of Evolution: Convergence in Tooth Morphology among Marine Mesozoic - Cenozoic Sharks, Reptiles, and Mammals. *The Sedimentary Record* **3**: 4-8.

Collin R & Janis CM. 1997. Morphological constraints on tetrapod feeding mechanisms: why were there no suspension-feeding marine reptiles? In: Callaway JM and Nicholls EL, eds. *Ancient Marine Reptiles*. San Diego, California: Academic Press. 451-466.

Colombié C & Strasser A. 2005. Facies, cycles and controls on the evolution of a keep-up carbonate platform (Kimmeridgian, Swiss Jura). *Sedimentology* **52**: 1207-1227.

Cowen R. 1996. Locomotion and respiration in aquatic air-breathing vertebrates. In: Jablonski D, Erwin D and Lipps J, eds. *Evolutionary paleobiology*. Chicago: University of Chicago Press. 337-352.

Cruickshank ARI, Martill DM & Noe LF. 1996. A pliosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. *Journal of the Geological Society of London* **153, Part 6**: 873-879.

Danelian T, Lahsini S & De Rafelis M. 2006. Upper Jurassic Radiolaria from the Vocontian Basin of SE France. Radiolaria and siliceous plankton through time. *Eclogae geologicae Helveticae* **99**: 35-47.

- David B. 1980.** Un paléo-environnement de vasière circa-littorale dans le Crétacé inférieur (Valanginien) de l'arc de Castellane (Alpes-de-Haute-Provence). *Bulletin de la Société géologique de France* **22**: 463-468.
- De la Beche HT & Conybeare WD. 1821.** Notice of the discovery of a new fossil animal, forming a link between the *Ichthyosaurus* and Crocodile, together with general remarks on the Osteology of the *Ichthyosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London* **5**: 559-594.
- Elmi S & Rulleau L. 1991.** Le Toarcien des carrières Lafarge (Bas-Beaujolais, France): cadre biostratigraphique de référence pour la région lyonnaise. *Geobios* **24**: 315-331.
- Ensom PC, Clements RG, Feist-Burkhardt S, Milner AR, Chitolie J, Jeffery PA & Jones C. 2009.** The age and identity of an ichthyosaur reputedly from the Purbeck Limestone Group, Lower Cretaceous, Dorset, southern England. *Cretaceous Research* **30**: 699-709.
- Erbacher J, Gerth W, Schmiedl G & Hemleben C. 1998.** Benthic foraminiferal assemblages of late Aptian-early Albian black shale intervals in the Vocontian Basin, SE France. *Cretaceous Research* **19**: 805-826.
- Everhart MJ. 2004.** Late Cretaceous interaction between predators and prey. Evidence of feeding by two species of shark on a mosasaur. *PalArch, vertebrate palaeontology series* **1**: 1-7. Non consulté.
- Fernández M. 1994.** A new long-snouted ichthyosaur from the early Bajocian of Neuquén basin (Argentina). *Ameghiana* **31**: 291-297.
- Fernández M. 1997a.** A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin (Argentina). *Journal of Paleontology* **71**: 479-484.
- Fernández M. 1997b.** On the paleogeographic distribution of Callovian and Late Jurassic ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**: 752-754.
- Fernández M. 1999.** A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquén basin, Argentina. *Journal of Paleontology* **73**: 677-681.
- Fernández M. 2001.** Dorsal or ventral? Homologies of the forefin of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**: 515-520.
- Fernández M. 2003.** Ophthalmosauria (Ichthyosauria) forefin from the Aalenian-Bajocian boundary of Mendoza Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**: 691-694.
- Fernández M. 2007.** Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Paleontology* **81**: 368-375.
- Fernández M & Aguirre-Urreta MB. 2005.** Revision of *Platypterygius hauthali* von Huene, 1927 (Ichthyosauria, Ophthalmosauridae) from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 583-587.
- Fernández M, Archuby F, Talevi M & Ebner R. 2005.** Ichthyosaurian eyes: paleobiological information content in the sclerotic ring of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria, Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 330-337.
- Fesneau C, Deconinck J-F, Pellenard P & Reboulet S. 2009.** Evidence of aerial volcanic activity during the Valanginian along the northern Tethys margin. *Cretaceous Research* **30**: 533-539.

Fischer V, Guiomar M & Godefroit P. 2009. New data on the palaeobiogeography of Toarcian (Lower Jurassic) ichthyosaurs. In Godefroit P and Lambert O, eds. *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: new perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems : Abstracts and fieldtrip guide*, Brussels, 45.

Floquet M, Cecca F, Mestre M, Macchioni F, Guiomar M, Baudin F, Durllet C & Almeras Y. 2003. Mass mortality or exceptional fossilization? The case of the early and middle Toarcian fossiliferous beds from the Digne-Les-Bains area (southeastern France). *Bulletin de la Société géologique de France* **174**: 159-176.

Floquet M, Guiomar M & Dommergues J-L. 2007. Trois gisements fossilifères phares de la Réserve géologique de Haute-Provence, livret-guide d'excursion géologique. Excursion géologique De La Robine à Castellane, 5 mai 2007 *Congrès de l'Association paléontologique française, 3-5 mai 2007*. Digne-les-Bains. 85pp.

Fournier M, Agard P & Petit C. 2008. Micro-tectonic constraints on the evolution of the Barles half-window (Digne nappe, southern Alps). Implications for the timing of folding in the Valensole foreland basin. *Bulletin de la Société géologique de France* **179**: 551-568.

Fournier R, Jullien R & Lange-Badré B. 1982. Première découverte de restes de Plésiosaure (Reptilia, Sauropsida) au mont Luberon (Vaucluse). *Bulletin du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille* **42**: 43-50.

Friedrich O, Reichelt K, Herrle JO, Lehmann J, Pross J & Hemleben C. 2003. Formation of the Late Aptian Niveau Fallot black shales in the Vocontian Basin (SE France): evidence from foraminifera, palynomorphs, and stable isotopes. *Marine Micropaleontology* **49**: 65-85.

Gaillard C & Olivero D. 2009. The ichnofossil *Halimedes* in Cretaceous pelagic deposits from the Alps: environmental and ethological significance. *Palaios* **24**: 257-270.

Gidon M. 1997. Les chaînons subalpins au nord-est de Sisteron et l'histoire tectonique de la nappe de Digne. *Géologie alpine* **73**: 23-57.

Gidon M & Pairis J-L. 1992. Relations entre le charriage de la Nappe de Digne et la structure de son autochtone dans la vallée du Bès (Alpes de Haute-Provence, France). *Eclogae geologiae Helvetiae* **85**: 327-359.

Godefroit P. 1992. Présence de *Leptopterygius tenuirostris* (Reptilia, Ichthyosauria) dans le Lias moyen de Lorraine belge. *Bulletin de l'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* **62**: 163-170.

Godefroit P. 1993. Les grands ichthyosaures sinémuriens d'Arlon. *Bulletin de l'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* **63**: 25-71.

Godefroit P. 1994. Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgo-luxembourgeois. *Mémoires pour servir à l'Explication des Cartes Géologiques et Minières de la Belgique* **39**: 98pp.

Godefroit P. 1996a. Biodiversité des reptiles marins du Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois. *Bulletin de la Société belge de Géologie* **104**: 67-76.

Godefroit P. 1996b. Un crâne d'*Ichthyosaurus communis* (Reptilia, Ichthyosauria) du Sinémurien supérieur de Lorraine belge. *Bulletin de la Société belge de Géologie* **104**: 77-89.

Golonka J. 2007. Late Triassic and Early Jurassic palaeogeography of the world. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **244**: 297-307.

Graciansky (de) P-C, Dardeau G, Bodeur Y, Elmi S, Fortwengler D, Jacquin T, Marchan D & Thierry J. 1999. The Terres Noires of south-eastern France (Middle and Upper Jurassic) sequence stratigraphy interpretation. *Bulletin du Centre de Recherches Elf Exploration Production* **22**: 5-69.

Graciansky (de) P-C, Dardeau G, Dumont T, Jacquin T, Marchand D, Mouterde R & Vail PR. 1993. Depositional sequence cycles, transgressive-regressive facies cycles, and extensional tectonic : example from the southern Subalpine Jurassic basin, France. *Bulletin de la Société géologique de France* **164**: 709-718.

Großmann F. 2006. Taxonomy, phylogeny and palaeoecology of the plesiosauroids (Sauropterygia, Reptilia) from the Posidonia shale (Toarcian, Lower Jurassic) of Holzmaden, South West Germany. Thèse de doctorat à l'Eberhard-Karls-Universität Tübingen. 127pp.

Großmann F. 2007. The taxonomic and phylogenetic position of the Plesiosauroidea from the Lower Jurassic Posidonia shale of south-west Germany. *Palaeontology* **50**: 545-564.

Haccard D, Beaudoin B, Gigot P & Jorda M. 1989. La Javie. In: BRGM, ed. *Carte Géologique de France à 1/50 000*.

Hallam A & Wignall PB. 1997. *Mass Extinctions and their Aftermath*. Oxford University Press: New York. 330pp.

Hardas P & Mutterlose J. 2007. Calcareous nannofossil assemblages of Oceanic Anoxic Event 2 in the equatorial Atlantic: Evidence of an eutrophication event. *Marine Micropaleontology* **66**: 52-69.

Harries PJ & Little CTS. 1999. The early Toarcian (Early Jurassic) and the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) mass extinctions: similarities and contrasts. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **154**: 39-66.

Heimhofer U, Hochuli PA, Herrle JO & Weissert H. 2006. Contrasting origins of Early Cretaceous black shales in the Vocontian basin : Evidence from palynological and calcareous nannofossil records. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **235**: 93-109.

Herrle JO & Mutterlose J. 2003. Calcareous nannofossils from the Aptian-Lower Albian of southeast France: palaeoecological and biostratigraphic implications. *Cretaceous Research* **24**: 1-22.

Herrle JO, Pross J, Friedrich O & Hemleben C. 2003. Short-term environmental changes in the Cretaceous Tethyan Ocean: micropalaeontological evidence from the Early Albian Oceanic Anoxic Event 1b. *Terra Nova* **15**: 14-19.

Herrle JO, Pross J, Friedrich O, Kößler P & Hemleben C. 2003. Forcing mechanisms for mid-Cretaceous black shale formation: evidence from the Upper Aptian and Lower Albian of the Vocontian Basin (SE France). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **190**: 399-426.

Home E. 1814. Some Account of the Fossil Remains of an Animal More Nearly Allied to Fishes Than Any of the Other Classes of Animals. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* **104**: 571-577.

Home E. 1820. On the Mode of Formation of the Canal for Containing the Spinal Marrow, and on the Form of the Fins (If They Deserve That Name) of the Proteosaurus. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* **110**: 159-164.

- Hua S, Vignaud P, Atrops F & Clément A. 2000.** *Enaliosuchus macrospondylus* Koken, 1883 (Crocodylia, Metriorhynchidae) du Valanginien de Barret-le-Bas (Hautes Alpes, France) un cas unique de remontée des narines externes parmi les crocodiliens. *Geobios* **33**: 467-474.
- Huene (von) F. 1922.** Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge: *Monographien zur Geologie und Paläontologie*, **1**. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin VIII. 114pp.
- Huene (von) F. 1926.** Neue Ichthyosaurierfunde aus dem Schwäbischen Lias. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie, B* **55**: 66-86.
- Huene (von) F. 1931.** Neue Ichthyosaurier aus Württemberg. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Beilage. Abteilung B* **65**: 305-320.
- Huene (von) F. 1951.** Ein neuer Fund von *Eurhinosaurus longirostris*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* **93**: 277-283.
- Johnson R. 1977.** Size independent criteria for estimating relative age and the relationship among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia: Ichthyosauria). *Canadian journal of earth sciences* **14**: 1916-1924.
- Kear BP. 2003.** Cretaceous marine reptiles of Australia: a review of taxonomy and distribution. *Cretaceous Research* **24**: 277-303.
- Kear BP. 2005.** Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* **145**: 583-622.
- Kear BP. 2005.** Marine reptiles from the Lower Cretaceous (Aptian) deposits of White Cliffs, southeastern Australia: implications of a high latitude, cold water assemblage. *Cretaceous Research* **26**: 769-782.
- Kear BP. 2006.** Marine reptiles from the Lower Cretaceous of South Australia. Elements of a high-latitude cold-water assemblage. *Palaeontology* **49**: 837-856.
- Kear BP, Boles WE & Smith ET. 2003.** Unusual Gut Contents in a Cretaceous Ichthyosaur. *Proceedings of the Royal Society : Biological Science, supplement: Biology Letters* **270**: S206-S208.
- Kear BP, Schroeder N, Vickers-Rich P & Rich TH. 2006.** Early Cretaceous high latitude marine reptile assemblages from southern Australia. *Paludicola* **5**: 200-205.
- Keller G. 2008.** Cretaceous climate, volcanism, impacts, and biotic effects. *Cretaceous Research* **29** : 754-771.
- Keller G, Adatte T, Berner Z, Chellai EH & Stueben D. 2008.** Oceanic events and biotic effects of the Cenomanian-Turonian anoxic event, Tarfaya Basin, Morocco. *Cretaceous Research* **29**: 976-994.
- Kennedy WJ, Gale AS, Bown PR, Caron M, Davey RJ, Gröcke D & Wray DS. 2000.** Integrated stratigraphy across the Aptian-Albian boundary in the Marnes Bleues, at the Col de Pré-Guittard, Arnavon (Drôme), and at Tartonne (Alpes-de-Haute-Provence), France: a candidate Global Boundary Stratotype Section and Boundary Point for the base of the Albian Stage. *Cretaceous Research* **21**: 591-720.
- Kerr AC. 1998.** Oceanic plateau formation: a cause of mass extinction and black shale deposition around the Cenomanian-Turonian boundary? *Journal of the Geological Society* **155**: 619-626.
- Kerr AC. 2005.** Oceanic LIPs: The kiss of death. *Elements* **1**: 289-292.

Kuhn O. 1946. Ein skelett von *Ichthyosaurus hercynius* n. sp. aus dem Aptien von Gitter. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg* **29**: 69-82.

Kuhn O. 1957. Atlas und Epistropheus von *Platypterygius* und Bemerkungen zum System der Ichthyosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* **4**: 147-151.

Laidre KL. 2005. Winter feeding intensity of narwhals (*Monodon monoceros*). *Marine Mammal Science* **21**: 45-57.

Lamaud P. 1979. Les Ichthyosaures et la mer toarcienne du Pic Saint-Loup. *Minéraux et fossiles. Le guide du collectionneur* **58**: 42-49.

Léonide P, Floquet M & Villier L. 2007. Interaction of tectonics, eustasy, climate and carbonate production on the sedimentary evolution of an early/middle Jurassic extensional basin (Southern Provence Sub-basin, SE France). *Basin Research* **19**: 125-152.

Lethiers F. 2001. Evolution de la biosphère et événements géologiques. Gordon and Breach Science Publishers: Paris. 321pp.

Liégeois JP. 2009. Cours de Géodynamique des socles magmatiques et métamorphiques. Cours à l'Université de Liège. 106pp.

Lingham-Soliar T. 1999. Rare Soft Tissue Preservation Showing Fibrous Structures in a Ichthyosaur from the Lower Lias (Jurassic) of England. *Proceedings of the Royal Society : Biological Science* **266**: 2367-2373.

Lingham-Soliar T. 2003. Extinction of ichthyosaurs: a catastrophic or evolutionary paradigm? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen.* **228**: 421-452.

Lingham-Soliar T & Plodowski G. 2007. Taphonomic evidence for high-speed adapted fins in thunniform ichthyosaurs. *Naturwissenschaften* **94**: 65-70.

Lingham-Soliar T & Reif W-E. 1998. Taphonomic evidence for fast tuna-like swimming in Jurassic and Cretaceous ichthyosaurs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* **207**: 171-183.

Long C, Wings O, Xiaohong C & Sander M. 2006. Gastroliths in the Triassic Ichthyosaur *Panjiangsaurus* from China. *Journal of Paleontology* **80**: 583-588.

Maisch MW. 1997a. The cranial osteology of *Ichthyosaurus intermedius* Conybeare, 1822 from the Lias of Great Britain. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde : Serie B Geologie und Paläontologie* **258**: 27pp.

Maisch MW. 1997b. A case against a diapsid origin of the Ichthyosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* **205**: 111-127.

Maisch MW. 1998a. A new ichthyosaur genus from the Posidonia Shale (Lower Toarcian, Jurassic) of Holzmaden, SW-Germany with comments on the phylogeny of post-Triassic ichthyosaurs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* **209**: 47-78.

Maisch MW. 1998b. The temporal region of the Middle Jurassic ichthyosaur *Ophthalmosaurus*, further evidence for the non-diapsid cranial architecture of the Ichthyosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* **1998**: 401-414.

Maisch MW. 1999. Leptonectiden und Temnodontosauriden (Ichthyosauria) aus dem Alpha-Ölschiefer (Sinemurium) von Baden-Württemberg (SW-Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* **8**: 490-512.

VALENTIN FISCHER

Maisch MW. 2001. Neue Exemplare der seltenen Ichthyosauriergattung *Suevoleviathan* Maisch 1998- aus dem Unteren Jura von Südwestdeutschland. *Geologica et Palaeontologica* **35**: 145-160.

Maisch MW & Ansorge J. 2004. The Liassic ichthyosaur *Stenopterygius* cf. *S. quadrissicus* from the lower Toarcian of Dobbertin (NE Germany) and some considerations on lower Toarcian marine reptile palaeobiogeography. *Paläontologische Zeitschrift* **78**: 161-171.

Maisch MW & Matzke AT. 2000. The Ichthyosauria. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* **298**: 159pp.

Maisch MW & Matzke AT. 2002. The skull of a large Lower Triassic ichthyosaur from Spitzbergen and its implications for the origin of the Ichthyosauria. *Lethaia* **35**: 250-256.

Maisch MW & Matzke AT. 2003. The cranial osteology of the ichthyosaur *Leptonectes* cf. *tenuirostris* from the Lower Jurassic of England. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**: 116-127.

Maisch MW, Reisdorf A, Schlatter R & Wetzel A. 2008. A large skull of *Ichthyosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Sinemurian (Lower Jurassic) of Frick (NW Switzerland). *Swiss Journal of Geoscience* **101**: 617-627.

Maisch MW & Reisdorf AG. 2006. Evidence for the longest stratigraphic range of a post-Triassic Ichthyosaur: a *Leptonectes tenuirostris* from the Pliensbachian (Lower Jurassic) of Switzerland. *Geobios* **39**: 491-505.

Martill DM. 1987. A taphonomic and diagenetic case study of a partially articulated ichthyosaur. *Palaeontology* **30**: 543-555.

Martill DM. 1993. Soupy Substrates: A Medium for the Exceptional Preservation of Ichthyosaurs of the Posidonia Shale (Lower Jurassic) of Germany. *Kaupia* **2**: 77-97.

Martill DM. 1995. An ichthyosaur with preserved soft tissue from the Sinemurian of southern England. *Palaeontology* **38**: 897-903.

Massare J. 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* **7**: 121-137.

Massare JA. 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for the methods of predation. *Palaeobiology* **14**: 187-205.

Maxwell EE & Caldwell MW. 2003. First Record of Live Birth in Cretaceous Ichthyosaurs: Closing an 80 million Years Gap. *Proceedings of the Royal Society : Biological Science supplement: Biology Letters* **270**: S104-S107.

Maxwell EE & Caldwell MW. 2006a. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* **49**: 1043-1052.

Maxwell EE & Caldwell MW. 2006b. Evidence for a second species of the ichthyosaur *Platypterygius* in North America, a new record from the Loon River Formation (Lower Cretaceous) of northwestern Canada. *Canadian journal of earth sciences* **43**: 1291-1295.

Mazin J-M. 1982. Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Geobios, mémoire spécial* **6**: 85-98.

Mazin J-M. 1983. L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia (Reptilia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **7**: 406-418.

- McGowan C. 1972a.** Evolutionary trends in longipinnate *Ichthyosaurus* with particular reference to the skull and fore fin. *Life Sciences contributions Royal Ontario museum* **83**: 38pp.
- McGowan C. 1972b.** The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. *Contributions to Geology* **11**: 9-29.
- McGowan C. 1972c.** The Distinction between Lapipinnate and Longipinnate Ichthyosaurs. *Life Science Contributions, Royal Ontario Museum, Occasional Papers* **20**: 8pp.
- McGowan C. 1973a.** The cranial morphology of the Lower Liassic Latipinnate Ichthyosaurs of England. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* **24**: 109pp.
- McGowan C. 1973b.** Differential growth in three ichthyosaurs: *Ichthyosaurus communis*, *I. breviceps*, and *Stenopterygius quadriscissus* (Reptilia, Ichthyosauria). *Life Sciences Contribution Royal Ontario Museum* **93**: 21pp.
- McGowan C. 1974a.** A revision of the longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with description of the new species (Reptilia, Ichthyosauria). *Life Science Contributions, Royal Ontario Museum* **97**: 37pp.
- McGowan C. 1974b.** A revision of the latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia, Ichthyosauria). *Life Science Contributions, Royal Ontario Museum* **100**: 30pp.
- McGowan C. 1976.** The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian journal of earth sciences* **13**: 668-683.
- McGowan C. 1978.** Further evidence for the wide geographical distribution of ichthyosaur taxa (Reptilia, Ichthyosauria). *Journal of Paleontology* **52**: 1155-1162.
- McGowan C. 1979.** A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. *Palaeontographica. Abteilung A. Paläozoologie, Stratigraphie* **166**: 93-135.
- McGowan C. 1986.** A putative ancestor for the swordfish-like ichthyosaur *Eurhinosaurus*. *Nature* **322**: 454-456.
- McGowan C. 1989a.** *Leptopterygius tenuirostris* and other long-snouted ichthyosaurs from the English Lower Lias. *Palaeontology* **32**: 409-427.
- McGowan C. 1989b.** Computed tomography reveals further details of *Excalibosaurus*, a putative ancestor for the sword-fish-like Ichthyosaur *Eurhinosaurus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **9**: 269-281.
- McGowan C. 1991.** *Dinosaurs, Spitfires, & Sea Dragons*. Harvard University Press. 365pp.
- McGowan C. 1993.** A new species of a large, long-snouted ichthyosaur from the English lower Lias. *Canadian journal of earth sciences* **30**: 1197-1204.
- McGowan C. 1994a.** *Temnodontosaurus risor* in a juvenile of *T. platyodon* (Reptilia: Ichthyosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* **14**: 472-479.
- McGowan C. 1994b.** The taxonomic status of the Upper Liassic ichthyosaur *Eurhinosaurus longirostris*. *Palaeontology* **37**: 747-753.
- McGowan C. 1996a.** Giant ichthyosaurs of the early Jurassic. *Canadian journal of earth sciences* **33**: 1011-1021.

- McGowan C. 1996b.** The Taxonomic status of *Leptopterygius* Huene, 1922 (Reptilia: Ichthyosauria). *Canadian journal of earth sciences* **33**: 439-443.
- McGowan C. 1997a.** The Taxonomic status of the Late Jurassic ichthyosaur *Grendelius mordax*: a preliminary report. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**: 428-430.
- McGowan C. 1997b.** A Transitional Ichthyosaur Fauna. In: Callaway JM and Nicholls EL, eds. *Ancient Marine Reptiles*. San Diego, California: Academic Press. 61-80.
- McGowan C. 2003.** A new specimen of *Excalibosaurus* from the English Lower Jurassic. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**: 950-956.
- McGowan C & Milner AC. 1999.** A new Pliensbachian ichthyosaur from Dorset, England. *Palaeontology* **42**: 761-768.
- McGowan C & Motani R. 1999.** A Reinterpretation of the Upper Triassic Ichthyosaur *Shonisaurus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 42-49.
- McGowan C & Motani R. 2003.** Ichthyopterygia. In: Prof. Dr. H.-D. Sues P, ed. *Handbook of Paleoherpitology Part 8*: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 175pp.
- Mestre M. 2001.** Événements biosédimentaires et tectoniques au Domérien supérieur-Toarcien inférieur enregistrés dans la série réduite de La Robine-Marcoux (nappe de Digne, Bassin du Sud-Est, Réserve Géologique de Haute-Provence). Mémoire de D.E.A., Université de Provence. 38pp.
- Migón P & Lidmar-Bergström K. 2001.** Weathering mantles and their significance for geomorphological evolution of central and northern Europe since the Mesozoic. *Earth-Science Reviews* **56**: 285-324.
- Motani R. 1997a.** Temporal and Spatial Distribution of Tooth Implantation in Ichthyosaurs. In: Callaway JM and Nicholls EL, eds. *Ancient Marine Reptiles*. San Diego, California: Academic Press. 81-103.
- Motani R. 1997b.** New information on the forefin of *Utatusaurus hataii* (Ichthyosauria). *Journal of Paleontology* **71**: 475-479.
- Motani R. 1998.** First complete forefin of the Ichthyosaur *Grippia longirostris* from the Triassic of Spitsbergen. *Palaeontology* **41**: 591-599.
- Motani R. 1999a.** Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 473-496.
- Motani R. 1999b.** On the evolution and homologies of ichthyosaurian forefins. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 28-41.
- Motani R. 2000a.** Skull of *Grippia longirostris* : no contradiction with a diapsid affinity for the Ichthyopterygia. *Palaeontology* **43**: 1-14.
- Motani R. 2002a.** Scaling effects in caudal fin propulsion and the speed of ichthyosaurs. *Nature* **415**: 309-312.
- Motani R. 2002b.** Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited. *Paleobiology* **28**: 251-262.
- Motani R. 2005a.** Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. *Annual review of Earth and Planetary Sciences* **33**: 395-420.

- Motani R. 2005b.** True skull roof configuration of *Ichthyosaurus* and *Stenopterygius* and its implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 338-342.
- Motani R. 2005c.** Detailed tooth morphology in a durophagous ichthyosaur captured by 3D laser scanner. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**: 462-465.
- Motani R, Manabe M & Dong, Z-M. 1999.** The status of *Himalayasaurus tibetensis* (Ichthyopterygia). *Paludicola* **2**: 174-181.
- Motani R, Minoura N & Ando T. 1998.** Ichthyosaurian relationships illuminated by new primitive skeletons from Japan. *Nature* **393**: 255-257.
- Motani R, Rothschild BM & Wahl, W Jr. 1999.** Large eyeballs in diving ichthyosaurs. *Nature* **402**: 747.
- Motani R, You H & McGowan C. 1996.** Eel-like swimming in the earliest ichthyosaurs. *Nature* **382**: 347-348.
- Nicholls EL & Manabe M. 2001.** A new genus of ichthyosaur from the Late Triassic Pardonet Formation of British Columbia : bridging the Triassic-Jurassic gap. *Canadian journal of earth sciences* **38**: 983-1002.
- Onoratini G, Guilliano M, Mille G & Simon P. 2009.** L'ambre albo-cénomaniennne de la montagne de Lure (Alpes-de-Haute-Provence), outil stratigraphique et paléogéographique. *Geobios* **42**: 89-100.
- Owen R. 1865.** A monograph of the Fossil Reptilia of the Liassic Formations, part third: *Plesiosaurus*, *Dimorphodon*, and *Ichthyosaurus*. *Monograph of the Palæontographical society*: 12-130.
- Pouech JJ. 1881.** Note sur un fragment de mâchoire d'un grand Saurien trouvé à Bedeille (Ariège). *Bulletin de la Société géologique de France, série 3* **10**: 79-87.
- Riccardi AC. 1991.** Jurassic and Cretaceous marine connections between the Southern Pacific and Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **87**: 155-189.
- Robaszynski F, Amedro F, Gonzalez-Donoso JM & Linares D. 2008.** The Albian (Vraconnian)-Cenomanian boundary at the western Tethyan margins (central Tunisia and southeastern France). *Bulletin de la Société géologique de France* **179**: 245-266.
- Röhl H-J, Schmid-Röhl A, Oschmann W, Frimmel A & Schwark L. 2001.** The Posidonia Shale (Lower Toarcian) of SF Germany: an oxygen-depleted ecosystem controlled by sea level and palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **169**: 273-299.
- Romer AS. 1968.** An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. *Contributions to geology, Wyoming University* **7**: 27-41.
- Ruban DA. 2006.** Taxonomic diversity dynamics of the Jurassic bivalves in the Caucasus: Regional trends and recognition of global patterns. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **239**: 63-74.
- Rusconi C. 1938.** Restos de Ictiosaurios del Jurásico superior de Mendoza. *Boletín paleontológico de Buenos Aires* **10**: 4pp.
- Sachs S & Grant-Mackie JA. 2003.** An ichthyosaur fragment from the Cretaceous of Northland, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* **33**: 307-314.

Sander MP. 2000. Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift* **74**: 1-35.

Sander MP & Bucher H. 1993. An ichthyosaur from the uppermost Toarcian of southern France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* **10**: 631-640.

Sato T & Storrs GW. 2000. An early Polycotyloid Plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Journal of Paleontology* **74**: 907-914.

Schmid-Röhl A & Röhl H-J. 2003. Overgrowth on ammonite conchs: environmental implications for the Lower Toarcian Posidonia shale. *Palaeontology* **46**: 339-352.

Scotese CR. 1991. Jurassic and Cretaceous plate tectonic reconstructions. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **87**: 493-501.

Scotese CR. 2002. Early Cretaceous Climate map. <http://www.scotese.com>.

Sirotti A & Papazzoni C. 2002. On the Cretaceous ichthyosaur remains from the Northern Apennines (Italy). *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana* **41**: 237-248.

Smith AS. 2007. Anatomy and Systematics of the Rhomaleosauridae (Sauropterygia: Plesiosauria). Thèse de doctorat à l'University College Dublin. 278pp.

Sollas WJ. 1916. The skull of *Ichthyosaurus*, studied in serial sections. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, serie B* **208**: 63-126.

Storrs GW, Arkhangel'skii MS & Efimov VM. 2000. Mesozoic marine reptiles of Russia and other former Soviet republics. In: Benton MJ, Shishkin MA, Unwin DM and Kurochkin EN, eds. *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge: Cambridge University Press. 187-210.

Taylor MA. 1997. Before the Dinosaur: The historical significance of the fossil marine reptiles. In: Callaway JM and Nicholls EL, eds. *Ancient Marine Reptiles*. San Diego California: Academic Press. xix-xlvi.

Taylor PD & Wilson MA. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews* **62**: 1-103.

Thiry M, Quesnel F, Yans J, Wyns R, Vergari A, Theveniaut H, Simon-Coinçon R, Ricrodel C, Morea MG, Giot D, Dupuis C, Bruxelles L, Barbarant J & Baele JM. 2006. Continental France and Belgium during the early Cretaceous, paleoweathering and paleolanforms. *Bulletin de la Société géologique de France* **177**: 155-175.

Travassac F. 2004. Stratigraphie, sédimentologie et géochimie d'une série d'âge barrémien supérieur à albien pro parte du Bassin vocontien (SE France) : implications paléoenvironnementales. Mémoire de DEA, Ecole doctorale Sciences de l'Environnement d'Aix-Marseille. 33pp.

Turgeon SC & Creaser RA. 2008. Cretaceous oceanic anoxic event 2 triggered by a massive magmatic episode. *Nature* **454**: 323-326.

Vincent P. 2008. Les Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) du Jurassique inférieur : systématique, anatomie, phylogénie et paléoécologie. Thèse de doctorat au Museum national d'Histoire naturelle de Paris, 577pp.

Vincent P & Suan G. 2009. Diversity and paleogeographic distribution of Early Jurassic plesiosaurs. In: Godefroit P and Lambert O, eds. *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: new perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*. Brussels. Poster.

LES ICHTHYOSAURES DU SUD-EST DE LA FRANCE

- Wade M. 1984.** *Platypterygius australis*, an Australian Cretaceous ichthyosaur. *Lethaia* **17**: 99-113.
- Wade M. 1990.** A review of the Australian Cretaceous longipinnate ichthyosaur *Platypterygius* (Ichthyosauria, Ichthyopterygia). *Memoirs of the Queensland Museum* **28**: 115-137.
- Weidmann M. 1981.** Un Ichthyosaure dans le Lias supérieur des Préalpes médianes vaudoises. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* **75**: 165-170.
- Wiffen J, de Buffrénil V, de Ricqlès A & Mazin J-M. 1995.** Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. *Geobios* **28**: 625-640.
- Wilpshaar M, Leereveld H & Visscher H. 1997.** Early Cretaceous sedimentary and tectonic development of the Dauphinois Basin (SE France). *Cretaceous Research* **18**: 457-468.
- Wittler FA & Roth R. 2001.** Ein Ichthyosaurier aus dem Cenoman des Münsterlandes. *Arbeitskreis Paläontologie Hannover* **29**: 76-81.
- Yans J, Chauvin A, Clauer N, Dejax J, de Putter T, Dupuis C, Feraud G, Guillocheau F, Masure E, Perruchot A, Pons D, Spagna P & Wyns R. 2003.** An overview of the saprolites of Belgium and their potential kaolinitic supplies to Mesozoic and Cainozoic sediments. *Géologie de la France* **2003**: 33-37.
- Ziegler PA. 1982.** Geological atlas of the Western and Central Europe. *Shell Internationale Petroleum Maatschappij B.V.*, 130 pp.

ANNEXE 1 - ABREVIATIONS

INSTITUTIONNELLES

BMNH : Natural History Museum, London, Angleterre

BRSMG : City of Bristol Museum and Art Gallery, Angleterre

GPIT : Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Universität Tübingen, Allemagne

IRSNB : Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique

ROM : Royal Ontario Museum, Etats-Unis d'Amérique

RGHP : Réserve naturelle géologique de Haute-Provence, Digne-Les-Bains, France

SMF: Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Allemagne

SMNS : Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Allemagne

ANATOMIQUES

Ag : angulaire

As : astragale

Ce : centrum

Cl : clavicule

Co : coracoïde

Dt : dentaire

Fd : fossa dentalis

Fpm : fossa praemaxillaris

Fr : frontal

Hu : humérus

Is : ischion

It : intermédiaire

J : jugal

La : lacrymal

Mx : maxillaire

Na : nasal

Nr : narine

O : orbite

Pa : pariétal

Ph : phalange(s)

Pmx : prémaxillaire

Pi : pisciforme

Po : postorbitaire

Pre : élément ou doigt
surnuméraire préaxial

Prf : préfrontal

Pse : élément ou doigt
surnuméraire postaxial

Psf : postfrontal

Q : carré

Qj : quadratojugal

Rl : radiale

Ra : radius

Sag : surangulaire

Sc : scapula

Sd : sillon dentaire (valable
pour Pmx, Mx et Dt)

Scl : anneau (ou éléments de
l') sclérotique

Sp : splénial

St : supratemporal

T : dent

Ti : Tibia

Tf : fosse temporale

Ul : ulna

Ur : ulnare

ANNEXE 2 - INVENTAIRE DES REPTILES MESOZOÏQUES MARINS DE LA RESERVE GEOLOGIQUE DE HAUTE-PROVENCE

PREAMBULE

Depuis la mise en place de la réserve géologique de Haute-Provence (1984), beaucoup de fossiles ont été entreposés au siège de la réserve, à Digne-les-Bains, sans descriptions ni mentions du lieu de découverte et de la position stratigraphique. Le but de ce chapitre est de consigner ces pièces, de les identifier et de les replacer dans leurs niveaux stratigraphiques, de la manière la plus précise possible. Tous les spécimens, diagnostiques ou non, sont repris dans cet inventaire. La description des pièces importantes a été faite dans les chapitres IV et V. Cette section lève un voile sur la diversité des sites et des niveaux stratigraphiques contenant des restes de vertébrés dans cette partie du sud-est de la France. Toutefois, l'absence de niveaux remarquables de conservation quantitative (tels que les bonebeds) ou qualitative (tels que les black shales ou les calcaires lithographiques) peut expliquer la faible quantité de spécimens déterminables et d'intérêt scientifique.

L'établissement d'un système unique de référence des pièces a été mis en place durant le séjour à la réserve (du 1er au 22 août 2008), afin de faciliter l'accès ultérieur au matériel. Ceci a également permis de regrouper les résultats de plusieurs fouilles effectuées aux mêmes endroits, mais à des moments parfois très éloignés dans le temps. Le système de référence des pièces est simple : RGHP (Réserve géologique de Haute-Provence) + les deux premières lettres de la localité + numéro du site pour cette localité. Par exemple, toutes les pièces originaires de « la Scierie », situées dans le lobe de la Robine sont maintenant référencées par RGHP RO 4. Chacun des sites a été localisé précisément sur les cartes topographiques ainsi que sur *Google Earth*. Les coordonnées latitude-longitude sont fournies, ainsi que les fichiers de localisations, directement importables sous *Google Earth* (voir CD-rom).

Remarques :

1. Certaines pièces ont été découvertes et cédées à la réserve géologique par des promeneurs et des amateurs. Une plus grande marge d'erreur sur la position géographique et stratigraphique est inhérente à ce type matériel.
2. Pour des raisons évidentes, le mode de classement adopté dans cette section est géographique. Il est toutefois important de noter que la plupart des localités ne fournissent des restes que dans une portion précise d'un étage, à l'exception de la Robine, où du matériel du Toarcien inférieur et supérieur a été

retrouvé, ainsi que Digne, avec du matériel du Domérien (Pliensbachien supérieur) moyen et du Toarcien supérieur.

3. Pour rappel, les calcaires boudinés du Pliensbachien terminal sont nommés « CB », « MNI » pour les marnes noires inférieures du Toarcien inférieur, « CRN » pour les calcaires roux noduleux du Toarcien moyen et « MNS » pour les marnes noires supérieures du Toarcien supérieur.

Fin des remarques

TABLE DE CONVERSION

Lieux	Numéro	Ancien nom de site
Vanson	RGHP VA 1	Vanson
Mélan	RGHP ME 1	Grotte St-Vincent
La Robine	RHGP RO 1	Squelette de la Robine
	RHGP RO 2	Série "95" - 04.167.003
	RGHP RO 3	Parc à chevaux
	RGHP RO 4	"Sous parcelle RN" et Scierie
	RGHP RO 5	La Draille
	RGHP RO 6	Chapelle
	RGHP RO 7	Piste de la Croix
	RGHP RO 8	Robine ouest 2
	RHGP RO 9	Les Peylans - 04.167.020
Marcoux	RGHP MA 1	Ravin du Minjau
	RGHP MA 2	Ravin du Clot de Barrel - 04.113.010
	RGHP MA 3	Clot de Jaline
Digne	RGHP DI 1	les Thermes - Reine Jeanne
	RGHP DI 2	La Prévauté
Entrages	RGHP EN 1	Entrages
Le Laux	RGHP LA 1	Collection Clément
Chanolle	RGHP CH 1	Chanolles - Prads 2
Sisteron	RGHP SI 1	Premier site
	RGHP SI 2	Plâtre crâne
	RGHP SI 3	Fouilles Août 2008
Prads	RGHP PR 1	Prads 1 - Les Combes

VANSON

RGHP VA 1 : Plesiosauria indet.

Sauropterygia OWEN 1860

Plesiosauria DE BLAINVILLE 1835

Plesiosauria indet.

Spécimen référencé : RGHP VA 1

Localisation

Vanson, entre Authon et Chabert.

Coordonnées

Latitude : 44°14'16.33"N

Longitude : 6° 6'45.16"E

Stratigraphie

Eboulis, probablement du Sinémurien, mais sûrement pré-Carixien (Pliensbachien inférieur) (Guiomar, comm. pers.).

Matériel

Un fragment d'os plat en forme d'éventail, s'épaississant vers la partie la plus large (figure 57). Plus grande dimension = 74 mm. On remarque une surface articulaire rugueuse, ce qui est généralement caractéristique des zones osseuses en contact avec du cartilage. Cet os est en fait la portion distale d'un humérus ou d'un fémur de plésiosaure. L'absence d'autres os ne permet pas d'aller plus loin dans la détermination. C'est toutefois le premier plésiosaure répertorié cette région de la France.

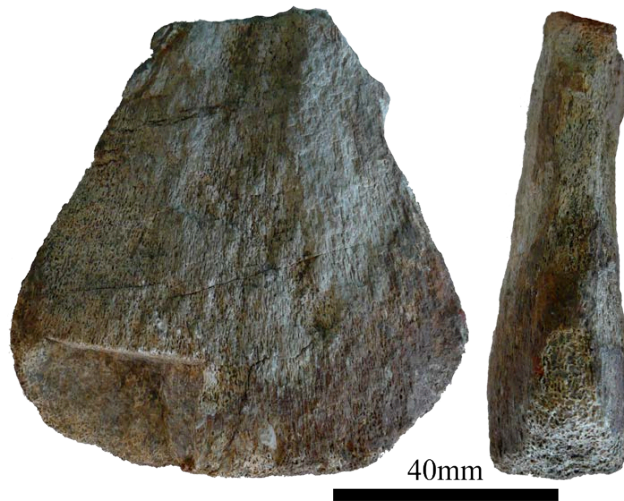


Figure 57 : RGHP VA 1, portion distale d'un humérus ou d'un fémur de Plesiosauria indet. en vue dorsale (à gauche) et antéropostérieure (à droite).

MELAN

RGHP ME 1 : Ichthyosauria indet.

Ordre Ichthyosauria DE BLAINVILLE 1835

Ichthyosauria indet.

Localisation

Montagne St-Vincent, entre Authon et Melan, non loin de Thoard.

Coordonnées

Latitude : 44°13'29.16"N

Longitude : 6° 7'54.31"E

Stratigraphie

Calcaires massifs sur Domérien supérieur (Pliensbachien terminal).

Matériel

Sept fragments d'os centimétriques. Trois de ceux-ci peuvent être rattachés à des débris de côtes, probablement d'ichthyosaures, grâce à leur section étranglée en forme de « 8 ».

LA ROBINE-SUR-GALABRE

Généralités

Localisation

Lobe de la Robine, Robine-sur-Galabre, environ 8 km au nord de Digne-les-Bains.

Coordonnées

Voir pour chaque site.

Stratigraphie

Marnes noires inférieures du Toarcien inférieur et marnes noires supérieures du Toarcien supérieur (voir Chapitre II pour une stratigraphie détaillée). Le synclinal du lobe de la Robine expose le Toarcien selon un ovale irrégulier autour du cœur aalénien. La bande de marnes noires inférieures est très fine et n'est donc pas toujours représentée sur les cartes au 1/50 000 (obs. pers., carte de La Javie ; Haccard *et al.*, 1989). Les calcaires du Domérien supérieur (« calcaires boudinés ») sont eux facilement repérables sur la carte.

Remarque :

Neuf zones situées dans le lieu-dit « la Robine » ont fourni des restes d'ichthyosaures, avec des quantités et des qualités différentes. D'après Guiomar (comm. pers.), il existe de nombreux autres spécimens, mais tous n'ont pas encore été échantillonnés, fouillés, ou même déclarés par les découvreurs. De nombreux spécimens ont notamment été trouvés durant les années 1970, à l'occasion des levés pour la carte géologique de La Javie par le

personnel et les étudiants de l'école nationale des mines de Paris ; ce matériel ayant été ramené à Paris par ces derniers, il est donc considéré comme perdu.

Fin de remarque

RGHP RO 0

RGHP RO 0 reprend les centra exposés dans le Musée de la réserve collectés, mais dont la position géographique et la position stratigraphique ne sont connues.

Trois vertèbres exposées dans le Musée de la réserve sont recensées du Toarcien de la Robine. Elles ont été collectées avant la mise en place de la réserve et ni le lieu ni la position stratigraphique ne sont connus. La texture et la couleur de ces fossiles semblent indiquer une origine à rechercher dans les marnes du Toarcien de la Robine (obs. pers. ; Guiomar comm. pers.).

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*

Il s'agit d'un centrum de vertèbre dorsale postérieure, d'un centrum de vertèbre caudale antérieure, tous deux complets et d'un diamètre de 35 mm. L'un de ces centra est attribuable aux Thunnosauria indet aff. *Stenopterygius* (voir Chapitre IV).

Ichthyosauria indet.

Le troisième centrum est lui aussi complet mais altéré. Son diamètre est d'environ 120 mm. Ce centrum est nettement amphicœle mais aucun autre élément morphologique n'est présent : pas de facette de l'arc neural ni d'attache des côtes. Cette pièce peut vraisemblablement être rattachée aux Ichthyopterygia, par défaut : on ne note pas d'indices qui pourraient indiquer la présence de foramens de nutrition ventraux, qui sont la principale caractéristique des centra de Plésiosaures (Smith, 2007). Ces foramens étant assez profonds, il est peu probable que l'altération les ait complètement effacés. Les crocodiliens sont eux caractérisés par des vertèbres de forme nettement plus allongée, à l'inverse de celle-ci de forme discoïde. La taille

impressionnante de ce centrum (pour le Jurassique tout du moins) permettrait de le rattacher aux plus grandes espèces du Jurassique, comme les *Temnodontosaurus*, ou les Leptonectidae, mais sans autres os diagnostiques et sans un meilleur calage stratigraphique, il est exclu de s'avancer jusque là.

Crocodylia GMELIN 1786

Crocodylia indet.

Une vertèbre de crocodile trouvée à la Robine est aussi présente. Sa position géographique et stratigraphique exacte n'est pas connue, mais elle provient de sédiments toarciens (Guiomar, comm. pers.). Sa morphologie générale est cylindrique, de 59 mm de longueur, très légèrement amphiocèle et elle présente médiolatralement un bourrelet articulaire d'attache de côte.

RGHP RO 1 : *Suevoleviathan cf. disinteger*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

Famille SUEVOLEVIATHANIDAE Maisch & Matzke 2000

Genre SUEVOLEVIATHAN Maisch, 1998a

Espèce-type: *Suevoleviathan disinteger* (von Huene, 1926)

Suevoleviathan cf. disinteger

Localisation

Est du lobe de la Robine.

Coordonnées

Latitude : 44°10'29.45"N

Longitude : 6°14'18.71"E

Stratigraphie

Voir discussion dans le Chapitre IV.

Matériel

Suevoleviathan cf. disinteger, voir Chapitre IV.

Mesures

- Taille totale : 4,3 m
- Taille totale du crâne : 760 mm
- Fenêtre temporale gauche : 145 mm sur 78 mm
- Fenêtre temporale droite : 120 mm sur 67 mm
- Dent : 39 mm, dont 15 mm pour la couronne
- Coracoïde : 85 mm de large entre la bordure médiane (en partie érodée) et la bordure latérale sous la cavité glénoïde et 100 mm entre l'échancrure antérieure et la bordure postérieure (partiellement érodée)
- Humérus : ~95 mm (la portion proximale a été érodée)
- Radius : 50 mm entre la surface articulaire avec l'humérus et la surface articulaire avec le radiale
- Palette postérieure : suite de 5 phalanges du doigt II : 205 mm

Biométrie : ratio des membres

Le rapport entre la taille de la nageoire antérieure et la taille de la nageoire postérieure est un critère biométrique très utilisé dans la taxonomie des ichthyosaures. En effet, le seul critère diagnostique de la famille des Ophthalmosauridae, comprenant les genres *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* et apparemment l'ensemble des ichthyosaures post-liasiques, est d'avoir un tel rapport ≥ 2 , c'est-à-dire d'avoir une nageoire antérieure deux fois plus longue que la nageoire postérieure (McGowan, 1979 ; McGowan & Motani, 2003). Ce rapport oscille même de 2,227 à 2,595 pour *Stenopterygius* (McGowan, 1979). Ce rapport biométrique va donc être utilisé pour fournir une ultime information sur l'appartenance taxonomique de RGHP RO 1.

Cependant, nous avons vu dans la taphonomie et dans la description du membre antérieur que certaines phalanges ont été légèrement déplacées, tandis que certaines ont disparus. Une simple mesure de la longueur totale de la nageoire antérieure du spécimen est donc susceptible d'introduire de grandes erreurs dans le rapport final. Il a donc été choisi de « reconstruire » la taille totale de la palette *in vivo*, à partir des seuls éléments qui sont restés en connexion, c'est à dire l'humérus, le radius et l'ulna.

Il a donc fallu mesurer la taille de l'humérus+radius (Hu+Ra) de RGHP RO 1 et estimer la taille de l'humérus entier, car nous avons vu que celui-ci a perdu sa portion proximale. Ensuite, cette taille Hu+Ra est comparée avec la taille Hu+Ra d'autres ichthyosaures, fournie dans la littérature. Si, par exemple, la mesure Hu+Ra de RGHP RO 1 est de 10% supérieure à la taille Hu+Ra fournie dans la littérature pour tel taxon, alors la taille de la palette « reconstituée » de RGHP RO 1 sera celle fournie dans la littérature, augmentée de 10%. Cela revient à dire « si RGHP RO 1 est un *Stenopterygius*, alors la taille de sa nageoire antérieure 'reconstituée' est d'autant, car son humérus et son radius mesurent autant ». Cette démarche a du sens car RGHP RO

1 est un adulte ou subadulte, annulant les problèmes venant de l'allométrie de croissance.

Nous avons également vu que la palette postérieure de RGHP RO 1 n'est pas complète, ne présentant qu'une suite de quatre phalanges en connexion anatomique avec le tibia. Le même raisonnement a donc été appliqué : on reconstruit la longueur totale de la palette à partir d'une comparaison et d'un règle de trois par rapport à la taille de cette suite mesurée sur RGHP RO 1 et les mesures fournies dans la littérature.

Le but est donc de réaliser cette opération en attribuant *a priori* RGHP RO 1 à un taxon, et de vérifier le rapport des membres obtenu concorde *a posteriori*. Il est évidemment important de recalculer la taille totale des palettes pour plusieurs taxa, pour ne pas être subjectif, et car certains taxa ont des nageoires plus grandes que d'autres, vu que le nombre de phalanges varient entre les taxa, faisant fortement varier les rapports. Dans les paragraphes qui suivent, RGHP RO 1 est donc attribué successivement à un *Stenopterygius quadriscissus* et à un *Suevoleviathan disinteger* afin d'en calculer les rapports de taille de membre et apporter des preuves supplémentaires à son attribution définitive.

La taille de l'humérus+radius mesurée sur RGHP RO 1 est de $95+50=145$ mm, auxquels il manque approximativement 30 mm (portion proximale de l'humérus), donnant un total de 175 mm. La suite tibia+quatre phalanges de RGHP RO 1 mesure 205 mm.

Chez un *Stenopterygius quadriscissus* typique, SMNS 3775, la taille de Hu+Ra vaut 125 mm, et la palette totale vaut 383 mm. Si RGHP RO 1 est un *Stenopterygius quadriscissus*, alors sa palette antérieure vaudrait $383 \text{ mm} \times (175/125)$, c'est-à-dire 536 mm. De même, la palette postérieure de SMNS 3775 mesure 183 mm, et la suite de quatre phalanges + tibia vaut 83 mm. Donc, si RGHP RO 1 est un *Stenopterygius quadriscissus*, sa palette pelvienne mesurerait $183 \text{ mm} \times (205/83)$, c'est-à-dire 451 mm. On remarque tout de suite l'absurdité de cette hypothèse, vu que des coefficients multiplicateurs très différents (1,4 pour la palette antérieure et 2,47 pour la palette postérieure) doivent être appliqués au même spécimen. Néanmoins, cela donnerait un rapport des membres de $536/451= 1,18$ tout à fait impossible pour un Ophthalmosauridae. Quelques essais similaires ont été entrepris avec le genre *Ichthyosaurus*, donnant les mêmes résultats.

Par contre la taille de Hu+Ra de 175 mm correspond à la perfection avec l'holotype de *Suevoleviathan disinteger* (SMNS 15390), et donnant une palette antérieure de 580 mm. La palette postérieure de RGHP RO 1 semble être un peu plus grande que celle de l'holotype de *S. disinteger* : sur cet holotype, la suite de tibia+quatre phalanges mesure 181 mm, à comparer avec les 205 mm de RGHP RO 1 (facteur multiplicateur de 1,13). La palette postérieure de l'holotype mesurant 450 mm, cela donne une taille de $450 \text{ mm} \times 1,13=508$ mm pour la palette postérieure de

RGHP RO 1. Le rapport des membres vaut alors $580/508=1,14$ en accord avec la diagnose de *Suevoleviathan* qui possède des nageoires antérieures et postérieures de taille semblable.

Si ce calcul grossier n'apporte évidemment aucune preuve directe d'attribution générique ou spécifique de RGHP RO 1, il montre clairement que ce spécimen ne peut en aucun cas être rattaché aux Ophthalmosauridae, du fait de sa palette postérieure très bien développée. Ceci fourni donc un élément supplémentaire contre l'attribution de ce spécimen au genre *Ichthyosaurus* par Andréani (2002).

RGHP RO 2 : Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*

Localisation

Est du lobe de la Robine.

Coordonnées

Latitude : 44°10'15.49"N

Longitude : 6°14'28.17"E

Stratigraphie

Plaquage toarcien inférieur sur les calcaires boudinés du Domérien supérieur.

Matériel

Deux ammonites, un fragment d'os long, de section ovale, six fragments de petite taille, dont 2 sont des sections de côtes (95-01-217) et neuf centra, dont six sont complets et bien préservés (voir photo) de Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius* (voir Chapitre IV).

Remarque :

Le reste du spécimen est recouvert, dans l'attente de fouilles ultérieures.

Fin de remarque

RGHP RO 3 : Ichthyosauria indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

Localisation

Est du lobe de la Robine.

Coordonnées

Latitude : 44°10'9.23"N

Longitude : 6°14'33.16"E

Stratigraphie

MNI, Toarcien inférieur.

Matériel

Un centrum caudal antérieur d'ichtyosaure bien conservé. Très amphicœle (figure 58). 32 mm de diamètre.



Figure 58 : Centrum de RGHP RO 3 en vue antérieure.

RGHP RO 4 : Vertebrata indet.

Localisation

Est du lobe de la Robine, au nord de la Scierie.

Coordonnées

Latitude : 44°10'3.25"N

Longitude : 6°14'32.25"E

Stratigraphie

MNI, Toarcien inférieur.

Matériel

Trente-huit fragments d'os, pour la plupart inférieur à 10 mm. Un élément de palette entier, ovale, très aplati, plus grande longueur = 24 mm (figure 59). Des petits éléments semblables existent dans la palette de certaines espèces de plésiosaures. L'attribution taxonomique n'est donc pas possible.



Figure 59 : Phalange de RGHP RO 4

RGHP RO 5 : Vertebrata indet.

Localisation

Nord du Lobe de la Robine, lieu-dit « La Draille ».

Coordonnées

Latitude : 44°10'43.05"N

Longitude : 6°13'27.23"E

Stratigraphie

MNS, Toarcien supérieur.

Matériel

Un Pleurotomère, une petite ammonite, trente-cinq fragments d'os, pour la plupart des os longs, brisés et érodés, et donc non identifiables. Un fragment d'os massif, appartenant probablement à la région de l'arrière crâne mais impossible à identifier. Enfin, un demi centrum épais, altéré, ayant une seule face concave (figure 60). Non identifiable.



Figure 60 : Vue antérieure du centrum de RGHP RO 5.

RGHP RO 6 : Vertebrata indet.

Localisation

Ouest du lobe de la Robine, dans le lit du cours d'eau au sud de la chapelle de la Paroisse.

Coordonnées

Latitude : 44°10'10.45"N

Longitude : 6°12'47.44"E

Stratigraphie

Niveaux détritiques du Toarcien inférieur entre les calcaires boudinés du Domérien supérieur et les calcaires roux noduleux du Toarcien moyen. Les pièces sont cimentées dans quelques lamines détritiques entre les calcaires boudinés et les calcaires roux noduleux. Les marnes noires inférieures sont donc absentes ici.

Matériel

Quelques débris d'os de 3 à 4 cm, non identifiables.

RGHP RO 7 : Vertebrata indet. aff. Sauropterygia

Sauropterygia OWEN 1860

Indet. aff. Sauropterygia

Localisation

Ouest du lobe de la Robine, le long de la piste du Col de la Croix.

Coordonnées

Latitude : 44° 9'58.15"N

Longitude : 6°12'38.97"E

Stratigraphie

MNS, Toarcien supérieur.

Matériel

Onze débris osseux pluricentimétriques à décimétriques provenant des marnes noires supérieures. La plupart de ces os sont extrêmement massifs et très denses : on ne remarque aucune alvéole dans la structure osseuse (figure 61). Un des os ressemblant à un centrum ainsi que deux autres fragments possèdent également un complexe cortical surépaissi. Enfin, un os indéterminé possédant au moins une surface articulaire convexe présente une texture granuleuse, voire boursouflée en certains endroits. Certaines de ces caractéristiques osseuses sont typiques d'espèces pachyostotiques *s.l.*, ou plus particulièrement pachyostéoslérotiques (Wiffen *et al.*, 1995). D'autres, comme la boursouffure sont probablement diagénétiques (Poty, comm. pers.). Chez les tétrapodes aquatiques secondaires (c'est-à-dire adaptés secondairement à la vie aquatique), cette construction osseuse particulière ne résulte pas d'une anomalie ontogénétique mais est utilisée comme ballast, afin de faciliter la nutrition en mode de vie « semi benthique », comme les Siréniens actuellement.

La pachyostose est un phénomène récurrent chez les reptiles marins regroupés dans les Sauropterygia, surtout au Trias avec les pachypleurosaures par exemple. Durant le Jurassique inférieur à moyen, seul *Pachycostasaurus*, du Callovien d'Angleterre est connu pour présenter une pachyostose principalement au niveau des côtes et des vertèbres (Cruickshank *et al.*, 1996). Cependant, Wiffen *et al.* (1995) ont montré que chez les plésiosaures *s.l.* du Crétacé supérieur et probablement chez tous les Plesiosauria, les juvéniles sont pachyostéosclérotiques, tandis que les adultes sont plutôt ostéoporotiques, comme les ichthyosaures. Ces os pourraient donc provenir d'un plésiosaure juvénile.

Une extrémité d'un os long et cylindrique est également présente. Cet os possède une terminaison élargie, et probablement une surface articulaire. Il ne présente pas d'épaississement.

Bien qu'il semble que le seul groupe de vertébrés contenant des formes pachyostotiques du Jurassique soit les plésiosaures, une étude fine de l'histologie osseuse de ces os, qui pourrait amener des indices taxonomiques supplémentaires, sort du cadre de ce travail. Cependant, des contacts ont été pris avec Peggy Vincent et Alexandra Houssaye (MNHN Paris) afin de poursuivre l'étude de ce spécimen, car aucun plésiosaure pachyostotique du Toarcien n'a été publié à l'heure actuelle.

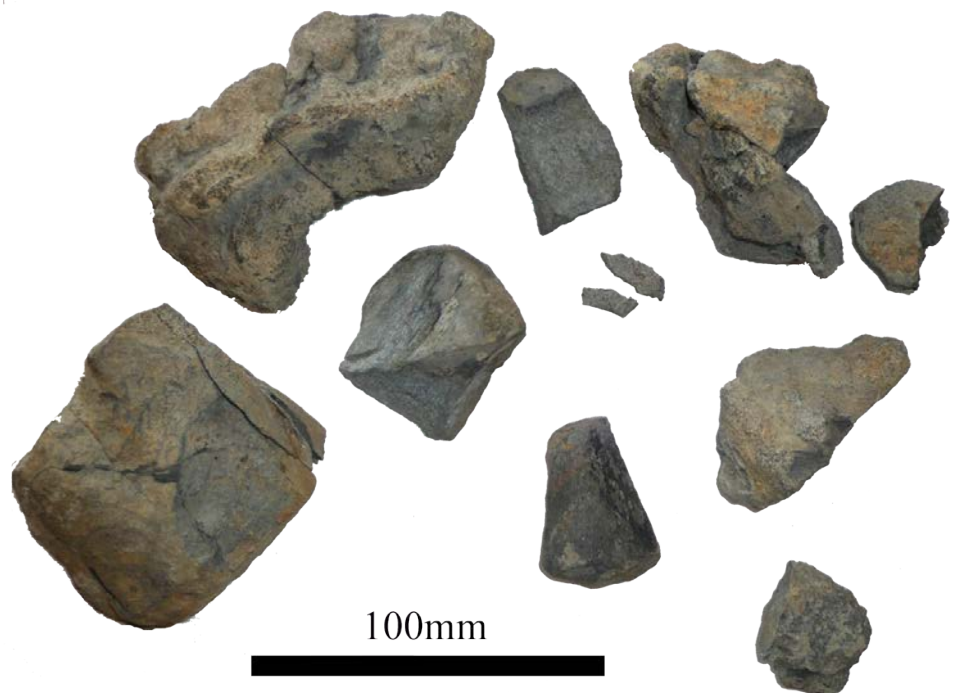


Figure 61 : RGHP RO 7

RGHP RO 8 : Ichthyosauria indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

Localisation

Ouest du lobe de la Robine, dans les roubines en rive gauche du ravin de Clarette.

Coordonnées

Latitude : 44° 9'58.43"N

Longitude : 6°12'54.37"E

Stratigraphie

MNS, Toarcien supérieur.

Matériel

Un fragment de côte (15 mm), montrant une section étranglée (forme de « 8 »).

RGHP RO 9 : Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*

Localisation

Sud ouest du lobe de la Robine, au lieu-dit « les Peylans ».

Coordonnées

Latitude : 44° 9'40.15"N

Longitude : 6°13'30.38"E

Stratigraphie

MNI, Toarcien inférieur.

Matériel

Un centrum de Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*, voir Chapitre IV.

MARCOUX

RGHP MA 1 : *Eurhinosaurus longirostris*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

Famille LEPTONECTIDAE Maisch 1998a

Genre *EURHINOSAURUS* Abel, 1909

Espèce-type: *Ichthyosaurus longirostris* Mantell, 1851

Eurhinosaurus longirostris

Localisation

Commune de Marcoux, dans le ravin du Minjau.

Coordonnées

Latitude : 44° 9'6.04"N

Longitude : 6°16'35.38"E

Stratigraphie

MNI, Toarcien inférieur. Voir Chapitre IV.

Matériel

Eurhinosaurus longirostris, voir Chapitre IV.

RGHP MA 2 : Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius*

Localisation

Commune de Marcoux, Ravin du Clot de Barrel.

Coordonnées

Latitude : 44° 8'55.22"N

Longitude : 6°16'25.99"E

Stratigraphie

MNI, Toarcien inférieur. Ces pièces ont été retrouvées environ 1 m au dessus de la base des MNI.

Matériel

Quatre fragments de bélemnites à section circulaire, sans sillon marqué. Des débris d'ammonites, trois morceaux de bois complètement cristallisés (Quartz + Vitrinite), une vertèbre dorsale postérieure d'ichthyosaure (diapophyses et parapophyses en position latéroventrale, distants de 3 mm) complète et bien conservée. Diamètre : 36 mm. Thunnosauria indet. aff. *Stenopterygius* (voir Chapitre IV).

RGHP MA 3 : Ichthyosauria indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

Localisation

Commune de Marcoux, lieu-dit le Clot de Jaline, en rive droite de la Bléone.

Coordonnées

Origine précise inconnue (Guiomar, comm. pers.). Un point central pourrait être :

Latitude : 44° 7'55.75"N

Longitude : 6°15'8.43"E

Stratigraphie

Probablement dans les marnes du Toarcien.

Matériel

Onze centra complets, bien conservés (figure 64). La première série comprend six centra. Ils sont larges (jusqu' à 67 mm de diamètre) et épais (jusqu' à 37 mm). Ils sont nettement amphicoèles, avec la surface antérieure parfois plus creusée que la postérieure. La position des bourrelets articulaires des côtes (diapophyse et parapophyse) permet de les attribuer à la série des vertèbres dorsales antérieures, par la position latérale des parapophyses et latérodorsale des diapophyses, sans que ces dernières ne soient connectées aux surfaces articulaires des arcs neuraux. Bien que la série soit continue, on remarque que les surfaces postérieures des vertèbres « 1 » et « 2 » sont plaquées par du sédiment avec des restes d'os et un rostre de bélemnite, respectivement, indiquant qu'elles n'ont pas été retrouvées en connexion directe, cependant l'agencement des apophyses semble cohérent et il est très probable que cette première série de six centra aient été en connexion *in vivo*.

On remarque que sur la vertèbre « 3 », la diapophyse et la parapophyse gauches uniquement sont connectées en une surface articulaire bilobée. Ceci n'exclut

pas la possible continuité anatomique de cette série car McGowan & Motani (2003) ont montré chez un spécimen de *Temnodontosaurus*, que les bourrelets articulaires sont variablement placés l'un par rapport à l'autre (ce spécimen en question montre des bourrelets bien séparés sur la droite et en connexion sur le côté gauche). L'important est donc la position de ceux-ci par rapport aux arcs neuraux.

La première vertèbre pourrait être une vertèbre cervicale (voir figure 63) : un large sillon semble relier la surface articulaire du canal neural vers la diapophyse. De plus, sa forme trapézoïdale en section horizontale semble confirmer cette attribution.

La deuxième série contient cinq grands centra relativement bien conservés. Ces centra ont été déformés par du cisaillement ductile, leur donnant une allure inhabituelle, en forme de parallélogramme, en section verticale. On peut toutefois repérer les deux facettes articulaires de l'arc neural et estimer la position relative de ces vertèbres *in vivo*. Un seul bourrelet articulaire est présent, en position très ventrale sur les vertèbres « 8 », « 10 » ainsi que probablement pour la « 11 ». Ces centra appartiennent donc probablement à la région caudale antérieure. Placer ces centra en connexion avec les six autres comme ils le sont dans la salle d'exposition (figure 64) est une erreur.



Figure 62 : Centrum cervical de RGHP MA 3 en vue antérieure.



Figure 64 : RGHP MA 3 (centra empilés verticalement) en vue dorsale pour les six premiers et latérale pour les cinq suivants.

DIGNE-LES-BAINS

RGHP DI 1 : Ichthyosauria indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

Localisation

Sud-est de Digne-les-Bains, au nord-est des Thermes et au nord du Château de la Reine Jeanne.

Coordonnées

Latitude : 44° 4'47.77"N

Longitude : 6°16'19.47"E

Stratigraphie

MNS, Toarcien supérieur Les pièces se trouvent environ 10 m au dessus des calcaires du début du Toarcien supérieur.

La séquence est ici différente de celles de la Robine : nous ne sommes plus dans l'écaille de la Robine, mais dans la nappe de Digne proprement dite.

Matériel

Trois morceaux de crinoïdes, un morceau de bois complètement cristallisé (Quartz + Vitrinite), un fragment de petit rostre de bélemnite, avec un sillon médian et septante-trois débris d'os (centimétriques à pluricentimétriques).

Parmi ces débris, on peut identifier : des restes de centra d'ichthyosaures (au moins quatre), nettement amphicoèles et épais. On trouve les marques d'au moins un bourrelet articulaire des côtes, excluant une origine caudale postérieure de ces éléments. Un des centra ne montre clairement qu'un seul bourrelet, mais sans une bonne idée de la position de ces bourrelets par rapport aux facettes articulaires de l'arc neural, il est hasardeux d'attribuer ces centra à une région précise de la colonne vertébrale préflexurale, et par conséquent à un taxa particulier également.

Cinq à six phalanges brisées d'ichthyosaures sont également présentes: ces éléments sont plats, arrondis, de forme ovale et légèrement concaves. La taille non déformée devait approcher les 30 mm. On reconnaît aussi quatre éléments du basipode: le premier est un élément de grande taille (brisé, plus grande dimension = 62 mm). Sa forme est anguleuse, avec deux facettes articulaires (proximale et distale) bien droites. Chez la plupart des ichthyosaures, les éléments proximaux sont en effet assez polygonaux et serrés. Cet élément est malheureusement fragmentaire et ne permet donc pas de déceler l'existence ou non d'une encoche antérieure. Un deuxième élément du basipode est complet. Sa forme est arrondie mais il présente une facette articulaire antérieure ou postérieure plus anguleuse. Sa plus grande dimension est de 59 mm. Il est aussi légèrement biconcave. Les deux autres éléments du basipode sont très fragmentaires mais l'un des deux est un autre grand élément polygonal (brisé, plus grande dimension= 75 mm).

La valeur taxonomique de ce matériel est donc très faible. Cependant, il est intéressant de noter que certains éléments de la palette, présentés dans la photo ci-dessous, arborent de petits processus pointus au moins sur une de leurs faces antéropostérieure. Une des phalanges (présenté dans figure 65), semble en être pourvue sur toute sa bordure. Ce genre d'ornementation des éléments de palette n'a jamais été rapporté dans la littérature. Il pourrait s'agir d'une malformation osseuse ou de rhumatisme.



Figure 65 : Eléments de palette à « rhumatisme » de RGHP DI 1.

RGHP DI 2 : Vertebrata indet.

Localisation

Lieu-dit la Prévôté, au nord-est de Digne.

Coordonnées

Latitude : 44° 6'15.81"N

Longitude : 6°14'43.00"E

Stratigraphie

Marnes gris foncé du Domérien moyen.

Matériel

Quatre ammonites compressées, dix-sept fragments d'os longs présentant des sillons parfois assez profonds. Un de ceux-ci est assez bien conservé et présente une section ovale, légèrement étranglée. Une des extrémités s'élargit, prenant une section plus ronde. C'est donc un possible fragment de côte, de 75 mm, mais impossible à attribuer. Une demi phalange est présente. Son diamètre est de 43 mm. Sa forme est franchement arrondie et légèrement concave malgré la compression. Indéterminable.

ENTRAGES

RGHP EN 1 : Ichthyosauria indet. & Crocodilia indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

Localisation

Ouest d'Entrages.

Coordonnées

Latitude : 44° 2'43.73"N

Longitude : 6°16'30.22"E

Stratigraphie

Origine stratigraphique précise inconnue car le matériel a été collecté dans des Roubines par un amateur (Roger Contour). Probablement du Toarcien supérieur (Guiomar, comm. pers.).

Matériel

Cinq fragments plus ou moins complets de centra d'ichthyosaures de taille moyenne (entre 50 et 61 mm de diamètre), nettement amphicœles, et qui présentent les deux bourrelets articulaires des côtes, distants d'environ 10 mm. Elles peuvent être rattachées à la région dorsale sans plus de précision. Les pièces sont peu préparées et présentent des fragments d'os collés à leur surface.

Crocodylia GMELIN 1786

Crocodylia indet.

Un fragment de rostre de crocodilien a aussi été retrouvé dans le Toarcien d'Entrages. Il est fin, allongé et mesure environ 15 cm. L'attribution aux crocodiliformes marins tels que les Teleosauridae est possible mais est en dehors de l'objectif de ce mémoire.

LE LAUX-MONTAUX

RGHP LA 1 : *Aegirosaurus leptospondylus*

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Famille OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Genre *AEGIROSAURUS* Bardet & Fernández, 2000

Aegirosaurus leptospondylus

VALENTIN FISCHER

Localisation

Le Laux-Montaux à l'ouest d'Orpierre.

Coordonnées

Latitude : 44°19'11.88"N

Longitude : 5°33'30.00"E

Stratigraphie

Marnes beiges du Valanginien supérieur, voir Chapitre V.

Matériel

Aegirosaurus leptospondylus. Voir Chapitre V.

Mesures

- Longueur totale : 61 cm
- Taille du prémaxillaire le plus complet : 46 cm
- Taille du dentaire le plus complet : au moins 43 cm
- Nasaux : 19 cm
- Spléniaux : 28 cm
- Dents : taille totale : de 24 à 29 mm, dont 11 mm de couronne. Diamètre de 7 mm à la base de la couronne

CHANOLLE

RGHP CH 1 : Thunnosauria indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Thunnosauria indet.

Localisation

Est de la commune de Chanolle, en rive gauche de la Chanollette, dans le bois de la Mélaie, montagne du Cheval Blanc.

Coordonnées

Latitude : 44° 8'57.60"N

Longitude : 6°26'19.33"E

Stratigraphie

Marnes de l'Aptien terminal, voir Chapitre V.

Matériel

Thunnosauria indet., voir Chapitre V.

SISTERON

RGHP SI 1 : Ophthalmosauridae indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Famille OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Ophthalmosauridae indet.

Localisation

1,9 km au sud-ouest de Sisteron, à l'ouest du lieu-dit « le Thor ».

Coordonnées

Latitude : 44°11'7.80"N

Longitude : 5°55'33.63"E

Stratigraphie

Quelques décimètres au-dessus des grès glauconieux qui marquent le début de l'Albien moyen, en discordance sur les marnes bleues de l'Aptien, lui-même en discordance sur le Barrémien, par le biais de gros conglomérats.

Matériel

Ophthalmosauridae indet. Voir chapitre V.

RGHP SI 2 : Ophthalmosauridae indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Famille OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Ophthalmosauridae indet.

Localisation

2,5 km au sud-ouest de Sisteron, à l'ouest du lieu-dit « le Thor »

Coordonnées

Latitude : 44°11'0.23"N

Longitude : 5°55'8.83"E

Stratigraphie

Surface d'un niveau plus détritique, environ 5 m au dessus du niveau des grès glauconieux, Albien moyen.

Matériel

Ophthalmosauridae indet. Voir chapitre V.

RGHP SI 3 : Ichthyosauria indet.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

Localisation

2,8 km au sud-ouest de Sisteron, au lieu-dit « Les Houlettes ».

Coordonnées

Latitude : 44°10'56.55"N

Longitude : 5°54'53.84"E

Stratigraphie

Niveau « doublon » plus détritique, dans les marnes de l'Albien moyen. Pas d'ammonites ni de repères stratigraphiques précis.

Matériel

Trois morceaux de bois flotté, dont un a été perforé par des organismes foreurs (tarets), sept fragments de rostrs de bélemnites partiellement cimentés entre eux, deux éléments de bec d'ammonite et enfin quatre fragments osseux centimétriques, provenant probablement d'une côte déformée. Ces os sont très plats et présentent des sillons latéraux. Une portion de 28 cm a été dégagée durant la campagne d'août 2008. C'est un fragment de côte, possédant une section légèrement étranglée au niveau du centre, appartenant donc probablement à un ichthyosaure. Une dent et du cartilage

ossifié de requin ont été aussi trouvés dans le site, ainsi qu'une vertèbre de poisson de 10 mm de diamètre, présentant quatre foramens opposés deux à deux.

PRADS

RGHP PR 1 : *Platypterygius* sp.

Ordre ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

HUENOSAURIA Maisch & Matzke, 2000

LONGIPINNATI von Huene, 1948 sensu Maisch & Matzke, 2000

Sous-ordre MERRIAMOSAURIA Motani, 1999a

NEOICHTHYOSAURIA SANDER, 2000

THUNNOSAURIA MOTANI, 1999a

Famille OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Genre *PLATYPTERYGIUS* von Huene, 1922

***Platypterygius* sp.**

Localisation

Sud-ouest de la ville de Prads-Haute-Bléone, au lieu-dit « les Combes », en rive droite de la Bléone.

Coordonnées

Latitude : 44°12'17.58"N

Longitude : 6°25'22.50"E

Stratigraphie

Série marno-calcaire de l'Albien supérieur, environ 6,5 m sous de la discordance avec une terrasse quaternaire remaniant des éléments pluridécimétriques à métriques de la formation des grès d'Annot, de l'Oligocène. Voir Chapitre V.

Matériel

Platypterygius sp. Voir Chapitre V.

Mesures

- Prémaxillaires : 44 cm
- Nasaux : 9,8 cm
- Dentaires : 42,5 cm
- Spléniaux : 21,5 cm
- Dents : de 5 à 6 cm, dont 2 à 3 cm de couronne

VALENTIN FISCHER

- Phalanges : de 4,8/3,5 cm à 1,7/1,6 cm
- Clavicule : 16 cm
- Largeur de la tête de l'humérus : 11 cm
- Scapula : 24 cm

ANNEXE 3 : PRODUCTION SCIENTIFIQUE

EAVP BRUSSELS FEVRIER 2009

NEW DATA ON THE PALAEOBIOGEOGRAPHY OF TOARCIAN (LOWER JURASSIC) ICHTHYOSAURS

Valentin FISCHER, Myette GUIOMAR & Pascal GODEFROIT

The Vocontian Basin of SE France was formed along the north-western border of Tethys during Mesozoic times. Mainly known for its rich ammonite fauna, this basin has also yielded Jurassic and Cretaceous ichthyosaur fossils. The specimens discussed here were discovered in lower Toarcian limestone and marl successions in the vicinity of Digne-les-Bains, High-Provence Alps. One of best-preserved specimens is identified as *Suevoleviathan* sp., a relatively rare genus previously reported only in the German basins. The specimen is fairly complete but crushed and embedded in limestone from the *Falciferum* ammonite zone. Because the skull is too damaged to see bone sutures, assignation to this genus is mostly based on fin and coracoid morphology. Along with this specimen, a premaxilla and paddle elements of *Eurhinosaurus longirostris* and possible Stenopterygiidae centra were found in nearby black marls of the *Exaratum* ammonite subzone (*Falciferum* zone, Lower Toarcian; see Floquet *et al.*, 2003 for a detailed stratigraphy). These soft marls were deposited in anoxic waters and are coeval with the Posidonia shales of southwest Germany, the Jet rock formation of northeast England and Grandcourt shales of Luxembourg, which allows faunal comparisons between these basins. The localities from the Vocontian Basin are closer to the Tethys than other sites where Toarcian identifiable ichthyosaurs have been found in Europe. Nevertheless all identifiable specimens from the Vocontian Basin are also identified in other basins across Europe. It suggests that Toarcian ichthyosaurs had wide palaeogeographical distributions and were highly mobile swimmers, perfectly adapted to open marine environments.

Key words: Ichthyosauria, *Suevoleviathan*, Palaeobiogeography, Lias, SE France

SVP/SVPCA BRISTOL SEPTEMBRE 2009

HIGH DIVERSITY OF LATE EARLY CRETACEOUS ICHTHYOSAURS

Valentin FISCHER, Myette GUIOMAR & Pascal GODEFROIT

Considered as the last survivors of a dying group, all Cretaceous ichthyosaurs have traditionally been incorporated within a single genus, *Platypterygius*. This waste-basket genus includes large ichthyosaurs with numerous, large and conical tooth crowns and bulbous polygonal root well anchored in dental grooves. With such a dentition, *Platypterygius* can be included within the “Smash guild” of Massare (1987). However, the study of new specimens from the Aptian-Albian marls of the Vocontian basin (SE France) reveals an unexpected diversity of late Early Cretaceous ichthyosaurs. Beside “classical” *Platypterygius* specimens, another type of ichthyosaur with very tiny and pointed teeth has been found in the mid-Albian marls of Sisteron, in High-Provence Alps. This new taxon is based on a partial crushed skull, two basioccipitals, 8 teeth, and 15 centra. The teeth range from 2 to 3cm and are highly compressed labio-lingually, with a thickness/wideness ratio of the root sometimes as low as 1/4. Crowns are slightly curved and sharply pointed, indicating a diet of small and soft preys. Interestingly, although the rostral bones are slender and delicate – thus radically different from conventional Late Early Cretaceous ichthyosaurs – the basioccipital of this taxon shares many characters with *Platypterygius* and is of the same overall size.

Together with the recently named genus *Maiaspondylus* Maxwell & Caldwell, 2006 from the Albian of western Canada, these specimens suggest a higher diversity of late Early Cretaceous ichthyosaurs, in contradiction with the current view of ichthyosaur extinction, said to be gradually decreasing in diversity since the Middle Jurassic (Lingham-Soliar, 2003). In fact, the number of ecological niches occupied by ichthyosaurs apparently even increased from the Late Jurassic until the late Early Cretaceous. Therefore, the ecological impact of the Cenomanian-Turonian boundary on marine reptile faunas was probably more severe than previously thought.

ANNEXE 4 : METHODES DE PREPARATION

Plusieurs spécimens ont du être préparés. Certains (comme RGHP PR 1) étaient pris dans une gangue très solide, voire plus solide que l'os fossile. Un dégagement chimique suivant la méthode de Braillon (1984) a donc été tenté. Il consiste à plonger pendant une journée les blocs dans un bain d'acide acétique (10%) ou formique (15%) tamponné au phosphate tricalcique ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) afin de ne pas attaquer les os, composés pour rappel, de phosphate calcique et fluoré. Les blocs sont ensuite lavés à l'eau claire puis plongé une journée dans un bain d'eau pure. Le but de cette méthode est de dissoudre les carbonates et de libérer progressivement le fossile. Si cette méthode fonctionne avec succès pour les nodules carbonatés, les résultats se sont révélés médiocres sur les marnes contenant le spécimen RGPH PR 1. Bien que ces marnes contiennent indiscutablement des carbonates, la grande abondance d'argiles et de quartz, insolubles par cette méthode, bloquaient la réaction quelques microns sous la surface, même après plusieurs bains acides de 24h. Le dégagement mécanique au burin en carbure de tungstène et au percuteur pneumatique a donc été préféré pour tous les spécimens à dégager. La majorité de ces préparations ont été effectuées dans les laboratoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.