

Évolution et extinctions des ichthyosaures

par Valentin FISCHER ^(1,2)

⁽¹⁾ Earth Sciences Department, University of Oxford, Oxford, UK.

⁽²⁾ Département de Géologie, Université de Liège, Liège, Belgique.

v.fischer@ulg.ac.be

Résumé. Les ichthyosaures sont des reptiles marins qui ont colonisé de nombreuses niches écologiques durant le Mésozoïque. En plus de leur morphologie semblable à celle des requins et téléostéens rapides, les ichthyosaures ont la particularité de s'éteindre avant la limite Crétacé–Paléogène, durant le Cénomanién (début du Crétacé Supérieur). Bien que de nombreuses localités riches en fossiles d'ichthyosaures soient connues depuis longtemps, les phases d'extinctions qui ont rythmé leur histoire n'ont été analysées et quantifiées en détail que récemment. Cet article résume l'histoire évolutive des ichthyosaures en mettant l'accent sur ces phases d'extinctions.

Mots clés : Ichthyosauria, reptiles marins fossiles, Mésozoïque, extinction, radiation.

Abstract. Evolution and extinctions of ichthyosaurs. Ichthyosaurs are marine reptiles that colonized numerous ecological niches during the Mesozoic. In addition to their morphology similar to that of fast swimming sharks and teleosts, ichthyosaurs have the particularity to go extinct before the Cretaceous–Palaeogene boundary, during the Cenomanian (early Late Cretaceous). Although many ichthyosaur-rich localities have been known for a long time, the extinction phases that marked their history were analysed and quantified in detail only recently. This article summarizes the evolutionary history of ichthyosaurs, with a focus on these extinctions phases.

Keywords : Ichthyosauria, fossil marine reptiles, Mesozoic, extinction, radiation.

Introduction

Les écosystèmes ont présenté bien des visages au cours des temps géologiques. La portion de ces temps géologiques comprise entre 252 et 66 millions d'années avant nos jours est appelée le Mésozoïque. Cette ère est ceinturée par deux événements durant lesquels la biodiversité s'écroule drastiquement et rapidement ; ce sont les extinctions de masse des limites Permien–Trias et Crétacé–Paléogène. Il existe donc une faune et une flore « typiques » du Mésozoïque, même si cette ère voit également l'apparition de nombreux groupes majeurs aujourd'hui, tels les abeilles, les oiseaux, les mammifères ou les plantes à fleurs. Une des particularités des roches marines du Mésozoïque est de contenir des dizaines d'espèces de reptiles inféodés au milieu aquatique et fortement transformés en réponse aux contraintes et aux opportunités de ce milieu.

Ichthyosauria est un de ces groupes de reptiles marins s'étendant du Trias inférieur à la fin du Cénomanién (début Crétacé supérieur) (Bardet, 1992). Les ichthyosaures possèdent les adaptations les plus poussées à la vie marine et sont les premiers diapsides à coloniser ce milieu, peu de temps après l'extinction de la limite Permien–Trias. Les ichthyosaures sont surtout connus pour leur morphologie particulière ressemblant à celle des cétacés ou des poissons (Fig. 1), avec un aileron dorsal et une nageoire caudale très développée.



Figure 1. Nouvelle espèce d'ophthalmosauriné, MJML unnumbered, collection S. Etches. Kimméridgien moyen-supérieur, Kimmeridge Bay, Royaume-Uni. À noter le rostre allongé, les yeux démesurés et les membres transformés en nageoires, qui sont autant de caractéristiques des ichthyosaures. Barre d'échelle : 10 cm

Figure 1. New ophthalmosaurine species, MJML unnumbered, S. Etches collection. Middle-Late Kimmeridgian, Kimmeridge Bay, UK. Note the elongated rostrum, the overgrown eyes and the paddle-like limbs, which are typical features of ichthyosaurs. Scale bar : 10 cm

Cette morphologie est appelée « thunniforme » et n'est cependant qu'un des fruits d'une longue évolution durant le Trias ; la disparité (c'est-à-dire l'éventail de morphologies) des ichthyosaures du Trias est très importante et les ichthyosaures thunniformes n'en représentent qu'une petite fraction.

Le nombre et la sévérité des phases d'extinction qui ont affecté les ichthyosaures n'ont été analysés que récemment. Brossons l'histoire des ichthyosaures, en mettant l'accent sur leurs phases de radiations et d'extinctions.

Grandeur et décadence triassiques

L'origine des ichthyosaures est un problème toujours non résolu à l'époque actuelle. La plupart des études les considèrent comme des diapsides, mais leur position au sein de la phylogénie des diapsides, et plus généralement des reptiles, reste floue (Maisch, 2010; Motani *et al.*, 2014). Ceci est dû au fait que les ichthyosaures possèdent déjà de nombreuses adaptations à un mode de vie entièrement aquatique au tout début de leur histoire évolutive. Si l'ichthyosauriforme *Cartorhynchus lenticarpus* du Trias inférieur de Chine possédait une articulation au niveau du coude permettant de possibles déplacements sur la terre ferme (Motani *et al.*, 2014), toutes les formes suivantes (c'est-à-dire les « vrais » ichthyosaures, Ichthyosauria ou Ichthyopterygia selon les auteurs) sont totalement aquatiques. Le milieu aquatique étant extrêmement contraignant pour des animaux initialement terrestres (salinité, viscosité, densité, etc.), la colonisation de ce milieu canalise l'évolution et implique de profondes modifications qui occultent les liens de parenté entre les ichthyosaures et d'autres groupes de reptiles.

Les ichthyosaures sont parmi les premiers amniotes à coloniser le milieu marin après la sévère extinction de la limite Permien-Trias, apparaissant à l'Ouléniénien (Trias inférieur) (Motani, 2009). Les premiers ichthyosaures sont déjà diversifiés et géographiquement dispersés: sept genres sont

connus dans le Trias inférieur, présents dans de nombreuses localités le long de la côte nord de la Pangée (Colombie-Britannique, Svalbard, Japon, Chine, et Thaïlande), suggérant un rayonnement très tôt dans le Trias ou encore plus ancien (Bardet *et al.*, 2014). Dès le Trias Moyen, les ichthyosaures sont dispersés dans tout l'hémisphère nord, atteignant l'Europe et la Californie (voir Bardet *et al.*, 2014 pour une révision). C'est durant le Trias moyen que les ichthyosaures explosent en diversité, reflétant autant de niches écologiques occupées : des prédateurs de plus de 8 m comme *Thalattoarchon* (Fröbisch *et al.*, 2013) côtoient de minuscules chasseurs agiles comme les mixosauridés (Schmitz *et al.*, 2004), ainsi que de grandes formes souvent édentées et à l'écologie mystérieuse regroupées sous le nom de shastasauridés (Ji *et al.*, 2013; Motani *et al.*, 2013).

Au Trias supérieur, les shastasauridés ont colonisé Téthys et Pantalassa (Sander, 1997), avec des restes en Californie, en Colombie-Britannique, en Chine, au Tibet (voir Bardet *et al.*, 2014 pour une révision), et en France (Fischer, Cappetta, *et al.*, 2014). Au même moment, des ichthyosaures dérivés, de morphologie thunniforme apparaissent sur la côte ouest de la Pangée (*Californosaurus perrini* dans les strates du Carnien supérieur de ce qui est maintenant la Californie et *Macgowania* et *Hudsonelpidia* dans le Norien de Colombie britannique) (Merriam, 1902; McGowan, 1997) : ce sont les ichthyosaures parvipelviens. Le Trias moyen-supérieur est souvent considérée comme l'âge d'or des ichthyosaures, avec la présence de nombreux taxons présentant une grande variété de morphologies et de niches écologiques (Massare & Callaway, 1990; Fröbisch *et al.*, 2013), ainsi que des disparités extrêmes au niveau de la taille : de moins de 1 m pour *Hudsonelpidia brevirostris* (McGowan, 1995) à plus de 20 m pour *Shonisaurus sikanniensis* (Nicholls & Manabe, 2004).

Une fraction importante de cette diversité a disparu au cours ou à la fin du Trias (Thorne, Ruta, & Benton, 2011): seuls les parvipelviens survivent et radient alors très rapidement ; on estime à huit le nombre de lignées de parvipelviens présentes au Jurassique basal (Fischer *et al.*, 2013), suggérant une phase importante de diversification. La fin du Trias constitue donc une période de grands changements pour les ichthyosaures, mêlant une extinction sévère à une radiation importante du seul groupe survivant (Fig. 2) (Fischer, Cappetta *et al.*, 2014). La radiation des parvipelviens est bien enregistrée en Europe, grâce à plusieurs gisements tels que Lyme Regis dans le sud de l'Angleterre, et Holzmaden en Bavière. La France n'est pas en reste, et plusieurs gisements ont été récemment étudiés (Fischer, Guiomar, & Godefroit, 2011; Martin *et al.*, 2012; Vincent *et al.*, 2013). Cette radiation des parvipelviens en Europe produit de nombreux taxons avec des adaptations craniodentaires particulières et parfois mal comprises, comme *Eurhinosaurus*, ressemblant à un poisson-scie, ou le grand prédateur diversifié *Temnodontosaurus*. Malgré cette radiation, les ichthyosaures n'atteindront jamais la diversité de leurs ancêtres du Trias selon Thorne *et al.* (2011).

Les renouvellements jurassiques

L'histoire semble se répéter pour les ichthyosaures : au moins deux fois durant le Jurassique, toutes les lignées disparaissent à l'exception d'une ou deux, qui vont ensuite se diversifier. Mais ces extinctions et ces radiations sont plus modestes et plus étalées dans le temps ; il n'en résulte pas de cassure nette comme à la fin du Trias mais plutôt un renouvellement assez progressif, qui vont vraisemblablement s'opérer à différents moments en fonction des endroits (Bardet *et al.*, 2014). Il convient cependant de préciser que l'enregistrement fossile des ichthyosaures du Jurassique inférieur est souvent restreint aux gisements européens, ce qui biaise notre compréhension globale de leur histoire.

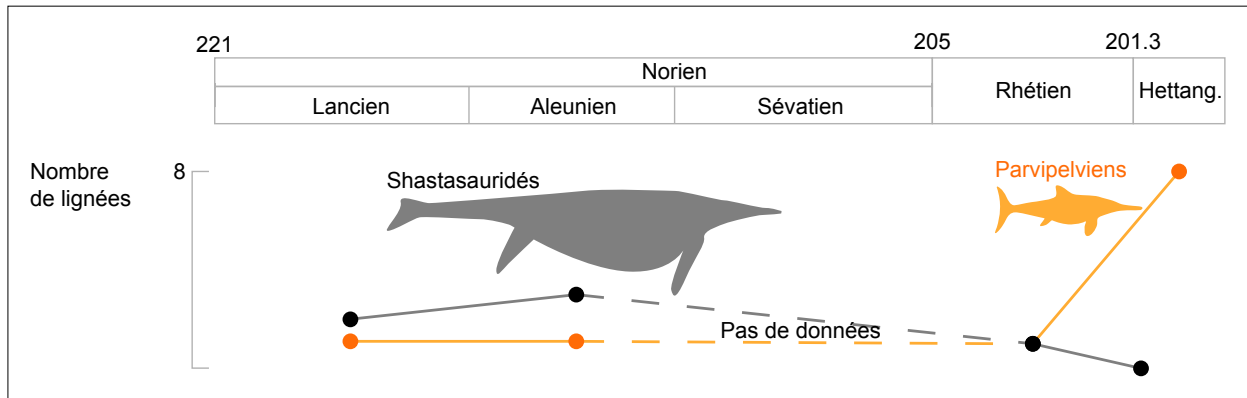


Figure 2. Diversité (exprimée en nombre de lignées phylogénétiques) des shastasauridés et des parvipelviens entre la fin du Trias Supérieur (Norien, Rhétien) et le début du Jurassique Inférieur (Hettangien). L’extinction des ichthyosaures typiques du Trias et la diversification des parvipelviens s’opèrent conjointement durant les extinctions du Trias terminal. Données tirées de Fischer *et al.* (2013; 2014).

Figure 2. Diversity (expressed as number of phylogenetic lineages) of shastasaurids and parvipelvians, between the end of the Late Trias (Norian, Rhaetian) and the beginning of the Early Jurassic (Hettangian). The extinction of the typically Triassic ichthyosaurs and the diversification of parvipelvians happen jointly during the Late Triassic extinctions. Data from Fischer *et al.* (2013; 2014).

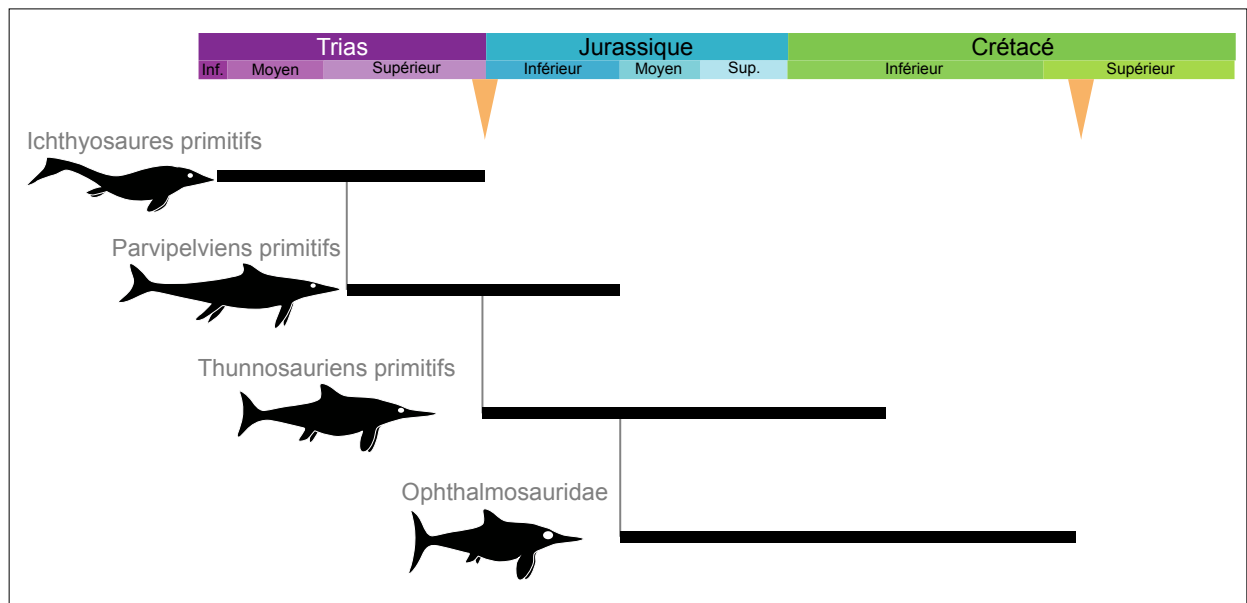


Figure 3. Étendue stratigraphique des principaux groupes d’ichthyosaures. Ces étendues ne reflètent pas les fluctuations de diversités de chacun des groupes concernés ; par exemple, les parvipelviens sont rares et peu diversifiés avant leur radiation à la limite Trias–Jurassique.

Figure 3. Stratigraphic extent of major ichthyosaur groups. These intervals do not reflect the fluctuations of diversity of the group in question; for example, parvipelvians are rare and undiversified until their radiation at the Triassic–Jurassic boundary.

Ainsi, une lignée de parvipelviens va donner les thunnosauriens (contenant les célèbres *Ichthyosaurus* et *Stenopterygius*), alors que les autres parvipelviens vont décliner durant le Jurassique inférieur (Fig. 3).

Deux lignées de thunnosauriens vont survivre jusqu'au Crétacé, mais selon des histoires évolutives totalement différentes : l'une va subsister en très faible diversité, sans laisser de fossiles entre le Jurassique inférieur d'Europe et le Crétacé inférieur d'Iraq (Fischer *et al.*, 2013), tandis que l'autre, les ophthalmosauridés, va largement se diversifier en occuper de nombreuses niches écologiques durant le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur (voir par exemple Kirton, 1983; Kear, Boles, & Smith, 2003; Druckenmiller & Maxwell, 2014; Fischer, Arkhangel'sky, *et al.*, 2014; Roberts *et al.*, 2014).

C'est cette fenêtre de l'histoire des ichthyosaures qui est capturée dans les falaises du nord-ouest de la France. Même si elle est comparativement moins étudiée que ses homologues d'Angleterre (Kirton, 1983), de Svalbard (Roberts *et al.*, 2014), ou de Russie (Efimov, 1999; Arkhangel'sky, 2001; Arkhangel'sky & Zverkov, 2014), plusieurs spécimens d'ophthalmosauridés du Jurassique supérieur y ont été recensés, et ce depuis des décennies (Derome, 1862; Sauvage, 1875, 1899, 1901, 1912; Lennier, 1887; Buffetaut, Rose, & Vadet, 1987). Ainsi, Bardet (1997) révèle la présence d'*Ophthalmosaurus* dans le Jurassique terminal du Boulonnais et discute de restes du Kimméridgien du Cap de la Hève publiés par Valenciennes (1861a, 1861b) mais aujourd'hui détruits, qui pourraient correspondre à *Brachypterygius* et à *Ophthalmosaurus*. De plus, de nombreuses découvertes sont encore à réaliser dans la région : un spécimen articulé de *Brachypterygius* a été récemment découvert par un amateur dans le Kimméridgien d'une localité tenue secrète (V.F. pers. obs.) et d'autres espèces sont encore à décrire (Fischer, Bardet & Fernandez, in prep). Le Crétacé local n'est pas en reste, avec un superbe crâne de *Platypterygius hercynicus* dans l'Albien supérieur de Saint-Jouin (Debris, 1977, 1978; Debris & Merigot, 1981; Fischer, 2012).

Une extinction brutale à l'aube du Crétacé supérieur

Contrairement à ce qui était pensé précédemment, la biodiversité des ichthyosaures crétacés est importante et peut être considérée comme un héritage presque inaltéré des radiations jurassiques. En effet, des études récentes ont montré que (1) les ichthyosaures crétacés proviennent principalement de plusieurs lignées aux origines jurassiques ou antérieures (Fischer *et al.*, 2012, 2013) ; (2) l'extinction de la limite Jurassique–Crétacé n'a eu qu'une influence négligeable sur les ichthyosaures (Fischer *et al.*, 2012). De nombreux genres et espèces d'ichthyosaures crétacés sont maintenant connus (Maxwell & Caldwell, 2006a, 2006b; Druckenmiller & Maxwell, 2010; Fischer, Masure, *et al.*, 2011), notamment en France, (Fischer, 2012; Fischer, Bardet, *et al.*, 2014). La diversité des ichthyosaures atteignait un pic vers la fin du Crétacé inférieur, juste avant leur extinction (Fischer, Bardet *et al.*, 2014).

L'extinction des ichthyosaures est donc un événement brutal, qui élimine un groupe diversifié et présent dans tous les océans du globe. En fait, une multitude de bio-événements et de modifications climatiques et océaniques sont contemporaines de l'extinction des ichthyosaures. Ces événements (extinctions importantes, radiations rapides, changements de dominance) s'échelonnent sur l'entièreté du Cénomaniens et s'opèrent parfois en plusieurs phases, comme c'est le cas pour l'extinction des ichthyosaures. Cependant, les fluctuations de la qualité de l'enregistrement fossile, la datation parfois grossière des restes de vertébrés et la multitude d'événements biotiques et abiotiques contemporains font qu'il est difficile de proposer un scénario à la fois précis et global à l'heure actuelle. On peut cependant affirmer que l'extinction brutale des ichthyosaures n'est qu'une facette d'une phase de réorganisation qui a profondément modifié les écosystèmes marins à l'aube du Crétacé supérieur, actuellement en cours d'étude.

Conclusions

L'histoire évolutive des ichthyosaures est mouvementée et s'articule en grands chapitres, qui couvrent, collectivement, la majeure partie du Mésozoïque. La vision actuelle de cette histoire est qu'elle semble ne contenir que deux coups de théâtre au lieu d'une série de petits rebondissements : une extinction et une radiation importantes à la fin du Trias et la brutale extinction des ichthyosaures, au début du Crétacé supérieur. Ces deux événements sont contemporains de modifications importantes de la biosphère : l'extinction de masse de la fin du Trias et une profonde réorganisation des écosystèmes marins au Cénomaniens, respectivement. Enfin, il est très probable – et même désirable – que de nouveaux fossiles viennent bousculer ces conclusions afin de faire progresser notre compréhension du passé ; peut-être proviendront-ils des falaises de Villers-sur-mer !

BIBLIOGRAPHIE

ARKHANGELSKY, M.S. (2001) – On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian Stage of the Volga Region near Ulyanovsk. *Paleontological Journal* **35**, 629–634.

ARKHANGELSKY, M.S. & ZVERKOV, N.G. (2014) – On a new ichthyosaur of the genus *Undorosaurus*. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* **318**, 187–196.

BARDET, N. (1992) – Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova* **4**, 649–656.

BARDET, N., DUFFAUD, S., MARTIN, M., MAZIN, J.-M., SUBERBIOLA, X.P. & 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., FALCONNET, J., FISCHER, V., HOUSSAYE, A., JOUVE, S., PEREDA SUBERBIOLA, X., PÉREZ-GARCÍA, A., RAGE, J.-C. & VINCENT, P. (2014) – Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Research* **26**, 869–887.

BUFFETAUT, E., ROSE, J.M. & VADET, A. (1987) – Vertébrés fossiles du Boulonnais. *Mémoire de la Société Académique du Boulonnais* **1**, . 97.

DEBRIS, J.-P. (1977) – Découverte d'un crâne d'ichthyosaurien dans l'Albien de Saint-Jouin. *Bulletin de la Société Géologique de Normandie et Amis du Muséum du Havre* **64**, 13–16.

DEBRIS, J.-P. (1978) – Données nouvelles sur les Ichthyosauriens de l'Albien de Saint Jouin (76). *Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et Amis du Muséum du Havre* **65**, 25–28.

DEBRIS, J.-P. & MERIGOT, J.-M. (1981) – Découverte d'ossements d'ichthyosaure dans l'Albien d'Octeville. *Bulletin de la Société Géologique de Normandie et Amis du Muséum du Havre* **68**, 23–25.

DEROME (1862) – Note sur un Ichthyosaure découvert dans les Falaises de la Hève, par M. Lennier et déposé au Musée du Havre. *Recueil des publications de la Société havraise d'Études diverses* **27 et 29e**, 151–161.

DRUCKENMILLER, P.S. & MAXWELL, E.E. (2010) – A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* **47**, 1037–1053.

DRUCKENMILLER, P.S. & MAXWELL, E.E. (2014) – A Middle Jurassic (Bajocian) ophthalmosaurid (Reptilia, Ichthyosauria) from the Tuxedni Formation, Alaska and the early diversification of the clade. *Geological Magazine* **151**, 41–48.

EFIMOV, V.M. (1999) – A new family of ichthyosaurs, the Undorosauridae fam. nov. from the Volgian stage of the European part of Russia. *Paleontological Journal* **33**, 174–181.

FISCHER, V. (2012) – New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus. *Acta Palaeontologica Polonica* **57**, 123–134.

FISCHER, V., APPLEBY, R.M., NAISH, D., LISTON, J., RIDING, J.B., BRINDLEY, S. & GODEFROIT, P. (2013) – A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* **9**, 1–6.

FISCHER, V., ARKHANGELSKY, M.S., USPENSKY, G.N., STENSHIN, I.M. & GODEFROIT, P. (2014) – A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine* **151**, 60–70.

FISCHER, V., BARDET, N., GUIOMAR, M. & GODEFROIT, P. (2014) – High Diversity in Cretaceous Ichthyosaurs from Europe Prior to Their Extinction. *PLoS ONE* **9**, e84709.

FISCHER, V., CAPPETTA, H., VINCENT, P., GARCIA, G., GOOLAERTS, S., MARTIN, J.E., ROGGERO, D. & VALENTIN, X. (2014) – Ichthyosaurs from the French Rhaetian indicate a severe turnover across the Triassic–Jurassic boundary. *Naturwissenschaften* **101**, 1027–1040.

FISCHER, V., GUIOMAR, M. & GODEFROIT, P. (2011) – New data on the palaeobiogeography of Early Jurassic marine reptiles: the Toarcian ichthyosaur fauna of the Vocontian Basin (SE France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **261**, 111–127.

FISCHER, V., MAISCH, M.W., NAISH, D., KOSMA, R., LISTON, J., JOGER, U., KRÜGER, F.J., PÉREZ, J.P., TAINSH, J. & APPLEBY, R.M. (2012) – New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic-Cretaceous boundary. *PLoS ONE* **7**.

FISCHER, V., MASURE, E., ARKHANGELSKY, M.S. & GODEFROIT, P. (2011) – A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**, 1010–1025

FRÖBISCH, N.B., FRÖBISCH, J., SANDER, P.M., SCHMITZ, L. & RIEPPEL, O. (2013) – Macropredatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

JI, C., JIANG, D.-Y., MOTANI, R., HAO, W.-C., SUN, Z.-Y. & CAI, T. (2013) – A new juvenile specimen of *Guanlingsaurus* (Ichthyosauria, Shastasauridae) from the Upper Triassic of southwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology* **33**, 340–348.

KEAR, B.P., BOLES, W.E. & SMITH, E.T. (2003) – Unusual gut contents in a Cretaceous ichthyosaur. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* **270**, S206–S208.

KIRTON, A.M. (1983) – A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. University of Newcastle upon Tyne, Newcastle upon Tyne..

LENNIER, G. (1887) – Description des fossiles du Cap de la Hève. *Bulletin de la Société géologique de Normandie* **12**, 17–98.

LINGHAM-SOLIAR, T. & PLODOWSKI, G. (2007) – Taphonomic evidence for high-speed adapted fins in thunniform ichthyosaurs. *Naturwissenschaften* **94**, 65–70.

- MAISCH, M.W. (2010)** – Phylogeny, systematics, and origin of the Ichthyosauria - the state of the art. *Palaeodiversity* **3**, 151–214.
- MARTIN, J.E., FISCHER, V., VINCENT, P. & SUAN, G. (2012)** – A longirostrine *Temnodontosaurus* (Ichthyosauria) with comments on Early Jurassic ichthyosaur niche partitioning and disparity. *Palaeontology* **55**, 995–1005.
- MASSARE, J.A. & CALLAWAY, J.M. (1990)** – The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. *Geological Society of America Bulletin* **102**, 409–416.
- MAXWELL, E.E. & CALDWELL, M.W. (2006a)** – 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.
- MAXWELL, E.E. & CALDWELL, M.W. (2006b)** – A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* **49**, 1043–1052.
- MCGOWAN, C. (1995)** – A remarkable small ichthyosaur from the Upper Triassic of British Columbia, representing a new genus and species. *Canadian Journal of Earth Sciences* **32**, 292–303.
- MCGOWAN, C. (1997)** – A Transitional Ichthyosaur Fauna. In *Ancient Marine Reptiles* (eds J.M. CALLAWAY & E.L. NICHOLLS), pp. 61–80. Academic Press, San Diego, California.
- MERRIAM, J.C. (1902)** – Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada. *University of California Publications: Bulletin of the department of Geology* **3**, 63–108.
- MOTANI, R. (2009)** – The Evolution of Marine Reptiles. *Evo Edu Outreach* **2**, 224–235.
- MOTANI, R., JI, C., TOMITA, T., KELLEY, N., MAXWELL, E., JIANG, D. & SANDER, P.M. (2013)** – Absence of Suction Feeding Ichthyosaurs and Its Implications for Triassic Mesopelagic Paleocology. *PLoS ONE* **8**, e66075.
- MOTANI, R., JIANG, D.-Y., CHEN, G.-B., TINTORI, A., RIEPEL, O., JI, C. & HUANG, J.-D. (2015)** – A basal ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China. *Nature* **517**, 485–488
- NICHOLLS, E.L. & MANABE, M. (2004)** – Giant ichthyosaurs of the Triassic-A new species of *Shonisaurus* from the Pardonet Formation (Norian: Late Triassic) of British Columbia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**, 838–849.
- ROBERTS, A.J., DRUCKENMILLER, P.S., SÆTRE, G.-P. & HURUM, J.H. (2014)** – A New Upper Jurassic Ophthalmosaurid Ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of Central Spitsbergen. *PLoS ONE* **9**, e103152.
- SANDER, P.M. (1997)** – The paleobiogeography of *Shastasaurus*. In *Ancient Marine Reptiles* (eds J.M. CALLAWAY & E.L. NICHOLLS), pp. 17–43. Academic Press, San Diego, California, San Diego California.
- SAUVAGE, H.E. (1875)** – Sur les caractères de la faune erpétologique du Boulonnais à l'époque jurassique. *Bulletin de la Société géologique de France, série 3* **3**, 81–85.
- SAUVAGE, H.E. (1899)** – Catalogue des reptiles trouvées dans le terrain jurassique supérieur du Boulonnais. *Comptes rendus de l'Association française pour l'avancement des Sciences* **28**, 416–419.
- SAUVAGE, H.E. (1901)** – Les poissons & les reptiles du Jurassique supérieur du Boulonnais au musée du Havre. *Bulletin de la Société géologique de Normandie* **21**, 15–26.

SAUVAGE, H.E. (1912) – Les Ichthyosauriens des Formations Jurassiques du Boulonnais. *Bulletin de la Société Académique du Boulonnais* **9**, 424–443.

SCHMITZ, L., SANDER, P.M., STORRS, G.W. & RIEPPEL, O. (2004) – New Mixosauridae (Ichthyosauria) from the Middle Triassic of the Augusta Mountains (Nevada, USA) and their implications for mixosaur taxonomy. *Palaeontographica Abteilung A (Paläozoologie, Stratigraphie)* **270**, 133–162.

THORNE, P.M., RUTA, M. & BENTON, M.J. (2011) – Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108**, 8339–8344.

VALENCIENNES, M.A. (1861a) – D'une tête de grand Ichthyosaure, trouvée dans l'argile de Kimmeridge par M. Lennier, au cap de la Hève, près du Havre. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* **53**, 276–273.

VALENCIENNES, M.A. (1861b) – D'un nouveau reptile très voisin du genre Ichthyosaure, trouvé dans l'argile du Kimméridge de Bléville, au nord du cap de la Hève du Havre. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* **53**, 999–1001.

VINCENT, P., MARTIN, J.E., FISCHER, V., SUAN, G., KHALLOUFI, B., SUCHERAS-MARX, B., LENA, A., JANNEAU, K., ROUSSELLE, B. & RULLEAU, L. (2013) – A marine vertebrate fauna from the Toarcian-Aalenian succession of southern Beaujolais, Rhône, France. *Geological Magazine* **150**, 822–834.