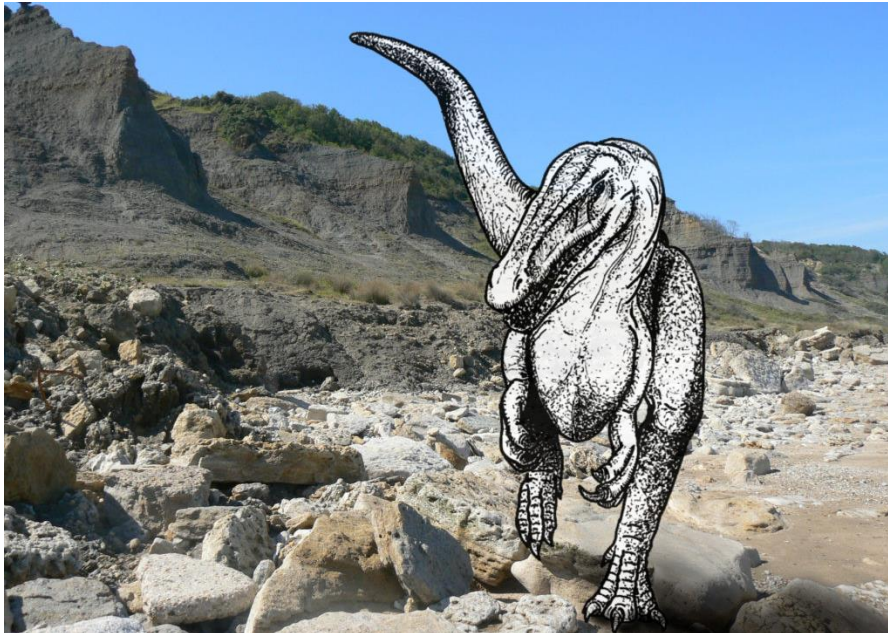


Année 2018-2019

Mémoire de M2 SEP

MONVOISIN Evariste

Diversité des dinosaures théropodes dans le Jurassique des Falaises des Vaches Noires (Calvados, Normandie).



Représentation artistique de *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1832 devant les Falaises des Vaches Noires (Calvados, Normandie).

Sous la direction de : Laurent Picot, Eric Buffetaut et Ronan Allain

UMR 7207 - Centre de recherche sur la
Paléobiodiversité et les
Paléoenvironnements (CR2P), MNHN,
CNRS, Sorbonne Science Université



Paléospace l'Odyssée – Musée
scientifique de Villers-sur-Mer,
Calvados, Normandie



Je tiens à remercier les personnes qui ont permis la réalisation de ce stage.

Tout d'abord je remercie mes maîtres de stage : Laurent Picot (Paléospace), Eric Buffetaut (CNRS/UMR 8538) et Ronan Allain (MNHN/CR2P) pour leur encadrement, le temps qu'ils m'ont consacré et leurs conseils avisés.

Je veux aussi remercier tous les propriétaires de fossiles qui ont accepté de prêter leurs précieux spécimens afin de réaliser cette étude : Gisèle et Bernard Anicolas, Hélène Bülow et Jocelyne Fouquet-Bülow, Elisabeth et Gérard Pennetier, Jean-Philippe Pezy, Nathalie Poussy pour ses dons au Muséum National d'Histoire Naturelle, l'Association Paléontologique de Villers-sur-Mer pour les collections Enos et Drijard, la Mairie d'Houlegate pour la collection Nicolet et bien sûr les collections du Paléospace.

Je remercie le Muséum National d'Histoire Naturelle pour m'avoir accueilli pendant le premier mois de stage et pour m'avoir permis d'étudier les spécimens provenant des Vaches Noires qui y sont conservés.

Je tiens à remercier l'équipe de dégagement du Museum notamment Colas Bouillet pour sa préparation du fémur étudié pendant le premier mois de stage et Lilian Cazes pour les photos des spécimens du MNHN.

Enfin, je veux remercier particulièrement Karine Boutiller la directrice et toute l'équipe du Paléospace pour leur accueil chaleureux, leur aide dans mes recherches, leur formation à la médiation scientifique et bien sûr pour l'ambiance joyeuse qui y règne.

Table des matières

<u>1. Introduction</u>	<u>1</u>
<u>2. Matériel et Méthodes.....</u>	<u>2</u>
2.1. Matériel	2
2.2. Méthodes	3
2.1.1. Détermination stratigraphique	3
2.1.2. Anatomie comparée et taxonomie	5
<u>3. Résultats : description des spécimens</u>	<u>6</u>
3.1. Squelette crânien	6
3.2. Squelette axial	14
3.3 Squelette appendiculaire	25
<u>4. La surreprésentation des théropodes dans les Vaches Noires : biodiversité particulière ou biais d'étude ?</u>	<u>28</u>
<u>5. Conclusion.....</u>	<u>32</u>
<u>6. Références</u>	<u>33</u>

1. Introduction

Les Falaises des Vaches Noires du Calvados en Normandie représentent deux siècles et demi de sciences géologiques et paléontologiques françaises. Depuis longtemps, ce site côtier entre Villers-sur-Mer et Houlgate attire les curieux comme les professionnels et livre encore chaque année de nouveaux fossiles. Les Falaises des Vaches Noires, tout comme d'autres gisements normands ou de la Formation anglaise de l'Oxford Clay sont représentatives de milieux marins du Jurassique moyen à supérieur (Martill 1988, Buffetaut 1994a, Dugué et al. 1998). A cette époque, l'Europe est un archipel de la Téthys et les couches des falaises actuelles constituaient l'ancien fond d'une mer épicontinentale jusqu'à la régression marine de la fin du Kimmeridgien (Bradshaw et al. 1992). En plus des nombreux organismes marins fossiles, on retrouve parfois dans ces gisements des restes de dinosaures terrestres. Ces derniers proviennent vraisemblablement de cadavres ayant flottés depuis les terres les plus proches (Buffetaut 1994a). Pendant le Callovien et l'Oxfordien, les côtes du Massif armoricain se trouvaient à moins de 50 km (Bradshaw et al. 1992). L'hypothèse des dinosaures « bretons » en Normandie est donc privilégiée. Aux Vaches Noires, la majorité de ces restes sont fragmentaires et cela est expliqué par la période de transport plus ou moins longue avant que le squelette ne coule et soit recouvert de sédiments (Buffetaut 1994a). La période de temps au fond de l'eau avant enfouissement peut être suffisamment longue pour que l'os devienne le support d'organismes marins (huîtres et serpules).

De nombreux restes de dinosaures ont été trouvés principalement par des paléontologues amateurs et font partie de collections privées. La plupart de ces ossements appartiennent à des théropodes (Buffetaut 2013, Plasse & Buffetaut 2016). La surreprésentation de ce groupe est énigmatique car elle ne correspond pas à ce qui est habituellement observé dans d'autres gisements jurassiques, notamment ceux de l'Oxford Clay – équivalent anglais des couches calloviennes et oxfordiennes des Vaches Noires - dans lesquels sauropodes, ornithopodes ou encore stégosaures sont plus largement représentés (Martill 1988, Buffetaut 1994a).

Depuis l'époque durant laquelle le célèbre *Megalosaurus bucklandi* Mantell, 1827 servait de taxon référence (voir taxon « fourre-tout ») pour les théropodes, les découvertes et les connaissances au sujet de ce groupe n'ont cessé d'augmenter. Ainsi la phylogénie de ces derniers est mieux connue. Au Jurassique moyen et supérieur, le clade des Tetanurae représente les premiers théropodes de grande tailles connus avec les deux super-familles des Megalosauroidea et les Allosauroidea (Carrano et al 2012). Ce dernier, groupe frère des Coelurosauria est considéré comme plus dérivé que les Megalosauroidea (Brusatte 2012, Buffetaut 2013). *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1832 représente le théropode le plus

complet trouvé à ce jour dans ce gisement. Il est composé de restes postcrâniens. L'histoire autour de son interprétation est longue et compliquée (Allain 2001), le caractère isolé des restes n'ayant probablement pas favorisé leur compréhension. *Piveteausaurus divesensis* Walker, 1964 représenté par une boîte crânienne constitue le deuxième théropode nommé des Vaches Noires (Piveteau 1923, Taquet & Welles 1977). La position taxonomique de *Piveteausaurus* est encore débattue, mais *Streptospondylus* appartient à la super-famille des Megalosauroidea (Allain 2001). Un autre groupe, celui des Allosauroidea est probablement présent aux Vaches Noires et représenté par des ossements isolés (Knoll et al. 1999, Buffetaut et al. 2010).

Malgré un nombre important de spécimens, la diversité des théropodes provenant des Vaches Noires est donc encore mal connue. Certains ossements provenant des collections privées n'ont pas encore été décrits. Le but de ce mémoire est de décrire pour la première fois des ossements provenant de 8 collections différentes dont la plupart sont privées et inédites. Ces spécimens ont été analysés séparément puis comparativement afin d'associer les ossements qui proviendraient d'un même taxon voire d'un même individu. Le nombre minimal de taxon et d'individu sera discuté afin de proposer des hypothèses quant à la surreprésentation des théropodes aux Vaches Noires.

2. Matériel et Méthodes

2.1. Matériel

Le matériel étudié est composé de 39 spécimens différents et pour la plupart isolés provenant du Callovien supérieur – Oxfordien inférieur des Falaises des Vaches Noires. Ces ossements sont répartis en 8 collections différentes (Annexe 1). Cinq d'entre elles sont privées (Anicolas, Bülow, Enos-Drijard (Association paléontologique de Villers-sur-Mer), Pennetier et Pezy. D'autres spécimens proviennent de la collection municipale Nicolet de la ville d'Houlegate et des collections Musée de France (Paléospace l'Odyssée et Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN)). Ces ossements correspondent à des trouvailles plus ou moins anciennes. Certains os ont été trouvés il y a plus d'un siècle et ont une longue histoire dans les collections (privées ou publiques), d'autres ont été découverts en 2017. De ce fait l'attribution de certains ossements aux Falaises des Vaches Noires est sujette à caution. Cependant, l'étude de la gangue permet généralement de confirmer leur appartenance aux Falaises Vaches Noires. De plus certains propriétaires ont pu être contactés (cf collection Pennetier, Pezy) pour obtenir des informations supplémentaires sur leurs spécimens.

La plupart des spécimens ont été trouvés dans la « zone à pierres volantes ». Ces roches proviennent de l'érosion de la falaise et sont constamment nettoyées par la marée. Les ossements ne sont qu'en de très rares cas trouvés *in situ*. Leur préservation est donc directement impactée par le temps qu'ils ont passé à subir la marée. Ainsi certains os sont particulièrement abrasés et polis.

De plus, les spécimens proviennent de collections différentes. La méthode de conservation et de traitement n'étant pas identique, la préservation peut varier. Par exemple certains ossements ont été dégagés (par acide ou manuellement) et d'autres non (les propriétaires ayant interdit toute action sur leur spécimen).

Au final ces variations de préservation (d'origine anthropique ou non) sont une source de biais non négligeable pour cette étude. De ce fait, sur les 39 spécimens récupérés à travers les collections, 29 ont été réellement étudiés, les 10 autres étant trop endommagés, méconnaissables et/ou non informatifs. Enfin, un spécimen n'est pas attribuable aux théropodes et correspond à une vertèbre caudale de sauropode (annexe 8).

Les spécimens ont été numérotés en fonction de leur appartenance aux collections. Certains numéros suivent des articles préexistants (Buffetaut et al. 1991, Knoll et al. 1999). La numérotation de la collection Pezy avait déjà été effectuée par le propriétaire et a donc été maintenue. En ce qui concerne les collections publiques, les spécimens inédits provenant du MNHN ne sont pas encore numérotés au moment de cette étude et seules les numérotations du Paléospace sont définitives. L'ensemble des 29 spécimens étudiables se partage en 5 ossements crâniens, 4 appendiculaires et 20 axiaux. Les ossements axiaux correspondent aux vertèbres cervicales (2), dorsales (7) et caudales (11).

2.2. Méthodes

2.1.1. Détermination stratigraphique

Les ossements n'étant pas trouvés *in situ* dans les falaises, le positionnement stratigraphique n'est pas toujours déterminable pour les ossements des Vaches Noires. Souvent la provenance des spécimens n'est pas précisée et réduite à « marnes callovienne ou oxfordienne ». Dans certains cas, la stratigraphie peut être précisée par la gangue et/ou ce qu'elle contient. D'un point de vue sédimentaire, la marne ocre contenant des oolithes ferrugineuses est caractéristique du niveau Oxfordien des Oolithes Ferrugineuses de Villers (H14 d'après Dugué et al.1998). Le contenu fossilifère est aussi indicatif. Les coquilles d'*Actinostreon gregareum* Sowerby, 1816 permettent par exemple de replacer un spécimen dans

les marnes oxfordienne (Dugué et al.1998) (Fig.1). Tous les ossements ont pour origine des niveaux marneux ce qui exclut une provenance des niveaux supérieurs aux Argiles à *Lopha gregarea* qui datent de l'Oxfordien moyen (Dugué et al. 1998). Les marnes de Dives correspondent à la partie inférieure des niveaux marneux des Vaches Noires. Beaucoup d'ossements de vertébrés - notamment des reptiles marins - y sont trouvés (Buffetaut et al.1991, Bardet 2013, Hua 2013). Ces ossements ont pour la plupart été trouvés *in situ* dans les marnes indiquant clairement leur provenance. Ce n'est pas le cas des ossements de théropodes étudiés

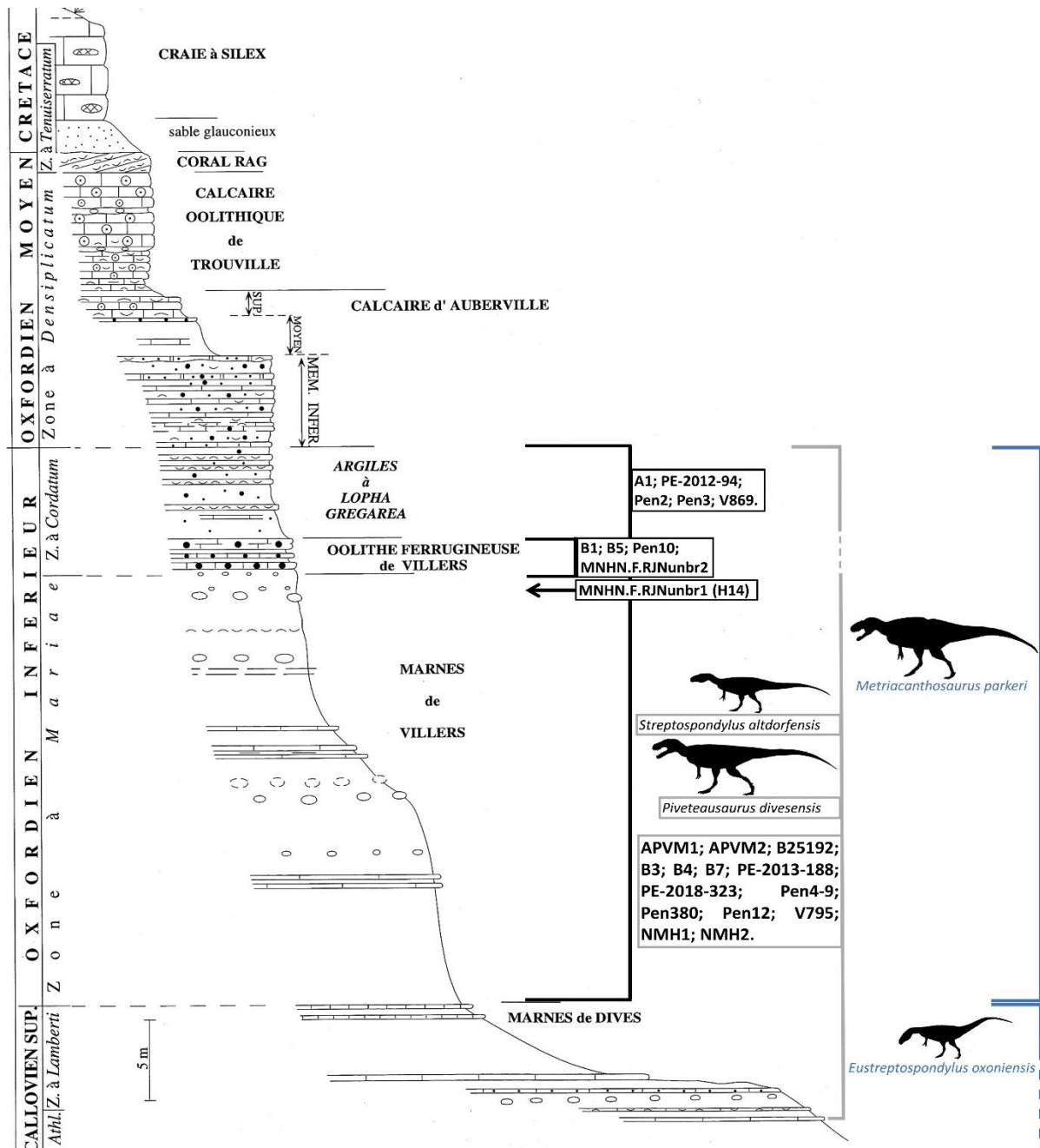


Figure 1. Coupe synthétique des Falaises des Vaches Noires avec placement des spécimens étudiés et de théropodes contemporains. (Modifié d'après Dugué et al. 1998). (noir) théropodes retrouvés aux Vaches Noires. (bleu) théropodes contemporains de l'Oxford Clay. (gris) positionnement imprécis : marnes callovo-oxfordienne (pointillés : improbabilité de ne pas reconnaître la gangue provenant de l'Oolithe Ferrugineuse de Villers).

ici. Ainsi, du fait de cette abondance de vertébrés dans ces marnes calloviennes, beaucoup d'ossements de théropodes retrouvés dans les « pierres volantes » ont été attribués aux Marnes de Dives. Ce placement n'est justifié par aucun marqueur stratigraphique. De plus, il n'est pas possible de différencier les Formations Marnes de Villers, Marnes de Dives et Argile à *Lophagregarea* par la simple vue de la gangue et sans marqueurs stratigraphiques (coquilles par exemple). Ainsi tous les positionnements stratigraphiques des ossements qui n'ont pas été étayés par ces marqueurs ou trouvés *in situ* ont été déterminés comme provenant des marnes calloviennes ou oxfordiennes. Le positionnement stratigraphique des spécimens est donc plus ou moins précis et est représenté en figure 1.

2.1.2. Anatomie comparée et taxonomie

Les ossements ont été décrits et comparés aux autres théropodes des Vaches Noires mais aussi aux espèces anglaises telles que *Eustreptospondylus oxoniensis* Walker 1964, *Megalosaurus bucklandi* ou encore *Metriacanthosaurus parkeri* von Huene, 1923. En considérant le contexte paléogéographique, les attributions taxonomiques de spécimens se sont orientées vers les deux groupes de Tetanurae que sont les Megalosauroidea et les Allosauroidea. La phylogénie des théropodes Tetanurae est représenté en Annexe 7. Les ossements ont été comparés avec d'autres représentants bien connus de ces clades tels que le Megalosauridae du Kimmeridgian/Tithonian *Torvosaurus* Galton & Jensen, 1979 ou le Metriacanthosauridae de l'Oxfordien *Sinraptor dongi* Currie & Zhao 1994. L'ostéologie très bien connue et révisée par Madsen 1976 d'*Allosaurus fragilis* Marsh, 1877 a servi de base pour le placement de nombreux ossements. De plus il s'agit d'un organisme type des Allosauroidea et a donc aussi servi de référence pour attribuer des spécimens au groupe. Les attributions taxonomiques ont aussi été réalisées à l'aide d'états de caractères discriminants ou synapomorphiques provenant d'études phylogénétiques sur les Tetanurae (Carrano et al. 2012, Brusatte & Sereno 2008).

La nomenclature utilisée pour les structures vertébrales suit Wilson 1999 et Wilson et al. 2011 (tableau 1, Fig.2) ainsi que Witmer 1997 et Hendrickx & Mateus 2014 pour les structures crâniennes.

Le nombre minimum d'individus et de taxons a été estimé à partir des attributions taxonomiques, de la position stratigraphique et de la vraisemblance au niveau des dimensions des ossements. Ainsi diverses mesures sur les vertèbres (Annexe 4) ont été effectuées ainsi qu'une régression linéaire (Annexe 5) pour estimer, à partir de la largeur médiolatérale condyloïde du fémur la hauteur totale de l'os. Cette régression a été réalisée sur Rstudio à partir

d'études déjà réalisées (Christiansen & Fariña 2004), mais aussi de mesures provenant des descriptions de divers spécimens de théropodes (Références en Annexe 5).

Tableau 1. Structures vertébrales et abréviation (modifié d'après Wilson 1999 et Wilson et al. 2011)

Lamine / abréviation	
spinoprézygapophysaire	sprl
interprézygapophysaire	tpri
prézygadiapophysaire	prdl
centroprézygapophysaire	cpri
centrodiapophysaire antérieure	acd
centrodiapophysaire postérieure	pcdl
centropostzygapophysaire	cpol
postzygadiapophysaire	podl
interpostzygapophysaire	tpol
spinopostzygapophysaire	spol
Fosse / abréviation	
spinoprézygapophysaire = préspinale	sprf
centroprézygapophysaire	cprf
prézygapophysaire centrodiapophysiale	prcdf
centrodiapophysaire	cdf
postzygapophysaire centrodiapophysaire	pcdf
centropostzygapophysaire	cpof
spinopostzygapophysaire = postspinale	spof

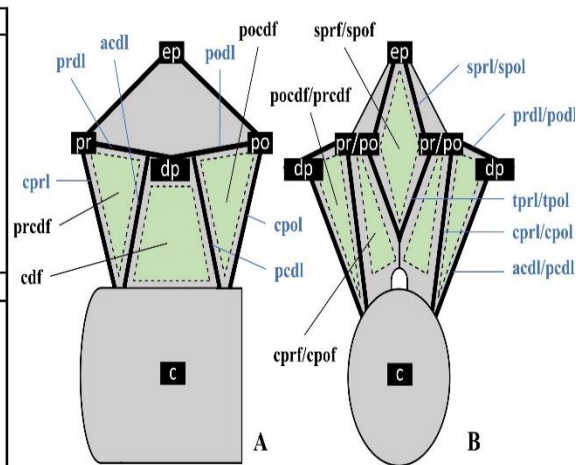


Figure 2. Schéma de structures vertébrales latérales (A) et antérieures (B) (modifié d'après Wilson 1999 et Wilson et al. 2011). c, centrum. dp, diapophyse. pr, prézygapophyse. po, postzygapophyse. ep, épine neurale.

3. Résultats : description des spécimens

3.1. Squelette crânien

Prémaxillaire

Systématique :

THEROPODA Marsh, 1881
TETANURAE Gauthier, 1986
MEGALOSAUROIDEA Fitzinger, 1843
MEGALOSAURIDAE Fitzinger, 1843
Megalosauridae indéterminé

Matériel : Prémaxillaire droit n°B1.

Localité et Horizon stratigraphique : Oolithe Ferrugineuse de Villers (Niveau H15 (Dugué et al. 1998) d'après les oolithes ferrugineuses présentes sur la gangue). Oxfordien inférieur.

Le prémaxillaire est massif (Fig.3:A). Il est haut d'environ 170 mm sous la marge ventrale de la narine et long de 160 mm. En se basant sur la taille des crânes de théropodes et notamment celui d'*Allosaurus fragilis* (Madsen 1976), le crâne entier de cet individu devait dépasser un mètre de long. La partie postérodorsale est fracturée et il manque le processus du nasal, coupé assez nettement à sa base. Le processus maxillaire n'est pas visible. La face médiale est érodée. Ainsi les alvéoles dentaires et les dents qu'ils accueillent sont bien visibles

médialement (Fig.3:A2). Le corps du prémaxillaire est aussi haut que long similairement à *Torvosaurus tanneri* Galton & Jensen, 1979 (Britt 1991). La face latérale est percée de plus de 15 foramens. Ces foramens sont pour la plupart larges de 5 mm et se concentrent dans le coin antéroventral de l'os. Ils constituent les perforations pour le passage du système neurovasculaire notamment des branches du nerf trijumeau (Barker et al. 2017). La pente antérieure du prémaxillaire s'oriente vers l'arrière ventralement à l'apex du museau (Fig.3:A1). Cette configuration est similaire à celle trouvée chez *Torvosaurus* (Britt 1991). La surface médiale de l'os est plane pour former la symphyse avec le prémaxillaire gauche. La largeur de l'os entre symphyse et marge latérale est d'environ 80 mm. Ainsi le museau entier était large d'environ 160 mm. Une dépression, liée au développement de la fenêtre nasale est visible dans le coin postérodorsal. Ainsi le corps du prémaxillaire est assez antérieur à la narine. L'angle entre la base restante du processus nasal et la marge alvéolaire est d'environ 60°. Une telle configuration est plus proche de *Eustreptospondylus*, *Dubreuillosaurus valesdunensis* Allain, 2002 et *Torvosaurus* plutôt que *Sinraptor* ou *Allosaurus*. La face d'apposition avec le maxillaire est visible en vue postérieure. Plane et orientée légèrement médialement, elle est percée de trois foramens. Dorsalement à cette face se positionne le foramen subnarinaire (Fig.3:A3). Les plaques interdentaires visibles sur la face médiale sont assez fracturées et laissent apparaître les dents. Cependant elles ne semblent pas avoir été soudées dans leur région ventrale. Les plaques sont délimitées par rapport au corps du prémaxillaire par un rebord dorsal. En vue ventrale, 4 larges alvéoles ellipsoïdes sont visibles. Ils sont orientés médiolatralement et seul l'alvéole numéro 2 présente une dent sortie. Cette dernière est cependant cassée transversalement au niveau de la marge ventrale du prémaxillaire (Annexe 4). Au-dessus de cette dent se trouve la région apicale d'une dent de remplacement. Deux autres dents de remplacement sont visibles dans les alvéoles 1 et 3. Les denticules sont observables principalement sur les dents des alvéoles 1 et 2 (Fig.3:D), mais aussi au niveau de l'apex de la dent dans l'alvéole 3 (Annexe 4). Les denticules mésiaux des dents des alvéoles 1 et 2 sont au nombre de 2 par millimètre. Ils sont de forme subrectangulaire et perpendiculaires à la couronne. Ce caractère est cependant similaire chez les Allosauroidea et les Megalosauroidea (à l'exception des Spinosauridae) et ne permet pas une distinction entre ces deux groupes (Hendrickx et al. 2015).

Bien qu'incomplet, ce prémaxillaire présente des similitudes importantes avec *Torvosaurus*. De plus, l'angle du museau (inférieur à 70° et le développement plutôt antérieur que ventral à la fenêtre nasale est synapomorphique des Megalosauridae selon Carrano et al. 2012. Ainsi, une attribution du spécimen B1 au groupe des Megalosauridae semble pertinente. *Torvosaurus* représente l'un des plus gros théropodes du Jurassique supérieur. Sa présence est

attestée en Amérique du Nord avec l'espèce *Torvosaurus tanneri* (Britt 1991) et en Europe (Portugal) avec *Torvosaurus gurneyi* Hendrickx & Mateus, 2014. Le contexte paléobiogéographique et paléoécologique conforte l'hypothèse de la présence d'une forme proche de *Torvosaurus* aux Vaches Noires, entre Amérique du Nord et Portugal.

Maxillaires et dentaire

TETANURAE Gauthier, 1986
ALLOSAUROIDEA Currie and Zhao, 1994
Allosauroidea Indéterminés

Matériau : Maxillaire gauche n°Pen380, Maxillaire et dentaire gauche n°A1.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes (Pen380), marnes oxfordiennes (restes de coquilles d'*A. gregareum* sur la gangue). Oxfordien inférieur (A1).

Découvert en 2002 au pied des falaises par la famille Anicolas, le spécimen A1 se compose d'une partie de maxillaire et de dentaire maintenues ensemble par 20 mm de gangue.

Maxillaire A1 : L'os est long d'environ 220 mm et haut de 115 mm. La gangue est encore très présente sur la face médioventrale, entre les dents et sur la face antérieure (Fig.3:B). La partie médioventrale n'est donc pas visible. L'os est fracturé verticalement dans sa partie la plus postérieure, mais aussi suivant une oblique dorsoventrale laissant apparaître deux alvéoles dentaires en vue dorsale. Le processus ascendant n'est pas préservé et seule sa base est visible. Les fractures ne sont pas nettes, mais ont été polies par l'action de l'eau comme c'est très souvent le cas des fossiles des Vaches Noires. Les dents sont très fracturées et mal préservées. Le ramus antérieur, bien qu'érodé est très court (Fig.3:B1) et sa marge antérieure prend une forme arrondie similaire à celle observée chez *Sinraptor*. En vue antérieure, on distingue le processus antéromédial assez érodé, détaché du ramus. En vue médiale, les structures d'articulation (sillon et crête) de cette structure sont discernables, mais aplaties par l'érosion. Postérieurement au processus antéromédial se trouve le plateau médial qui est fracturé sagittalement. Ce plateau permet de délimiter médialement l'antrum maxillaire, situé juste au-dessus. Ce dernier constitue la cavité à la base du processus ascendant. Il est normalement délimité postérieurement par le support postantral et antérieurement par le support préantral. Chez les Avetheropoda cet antrum est ouvert latéralement et médialement formant la fenêtre maxillaire (Hendrickx & Mateus 2014). Sur notre spécimen les supports post et préantral ne

sont pas visibles, mais leur base est discernable (Fig.3:B3 ; Fig. 4:B) en différenciant surface osseuse et cassure. La surface basale de la fenêtre promaxillaire dont le renforcement doit plonger dans la gangue antérieurement est discernable en avant de l'antrum (Fig.4). En vue dorsale, ce dernier s'ouvre latéralement sur la fosse antéorbitaire et médialement sur le plateau médial. Il n'y a pas de cassure visible latéralement à l'antrum et la surface semble être naturelle. Ainsi on peut estimer qu'il était ouvert médiolatralement et qu'il existait une fenêtre maxillaire (Fig.4:A). En vue latérale, la fosse antéorbitaire (Fig.3:B1) est nettement délimitée par un rebord sombre et poli, reste d'une crête antorbitale (Fig.3:B1,C1). Cette fosse envahit fortement le corps maxillaire. Le long de la marge ventrale, des foramens d'environ 5 mm de diamètre se positionnent longitudinalement. 7 dents, très fracturées sont visibles. Leur partie apicale n'est pas conservée. Des denticules peuvent être visibles à la loupe binoculaire sur certaines dents (Fig.3:F, Annexe 4). Comme ces denticules sont épars, la morphologie dentaire estimée n'est pas des plus fiables et les comparaisons difficiles avec les autres restes dentaires trouvés aux Vaches Noires. Chez A1 les denticules observables proviennent des régions basales à moyennes des couronnes. Qu'il s'agisse de denticules mésiaux ou distaux, ils sont au nombre de 3 par millimètre environ jusqu'à 6 pour la dent n°7. Ils sont de forme subquadrangulaire.

Dentaire A1 : Le fragment du dentaire (Fig.3:B) est long d'environ 220 mm tout comme le maxillaire et haut de 70 mm. Il est fracturé antérieurement et postérieurement. Sur la majeure partie de sa surface les couches d'os externe sont manquantes. La gangue qui le maintient avec le maxillaire couvre pratiquement toute la face latérale. Sur la face médiale est présente une concavité longitudinale large postérieurement et se réduisant antérieurement jusqu'à former un fin canal large de 2 mm. Cette structure, remplie de gangue correspond postérieurement à l'apposition de l'os splénial et antérieurement au canal de Meckel. La gangue ne permet pas d'observer la présence de foramen postérieur à l'ouverture du canal. Les plaques interdentaires ne sont pas fusionnées. Elles sont de forme carrée à rectangulaire à leur base et triangulaire dorsalement. Cette forme fait penser à *Sinraptor* ainsi qu'au spécimen Pen380 qui ne présente pas non plus de fusion au niveau de ces plaques interdentaires contrairement à *Allosaurus*. Au regard de la taille réduite des alvéoles postérieurs ainsi que de l'élargissement dorsoventral de l'os on peut supposer que ce fragment correspond à la partie postérieure du dentaire (Fig.4:A). L'alvéole le plus postérieur, très réduit correspondrait potentiellement à un des premiers alvéoles de la mâchoire inférieure. Les dents sont à l'instar de celles du maxillaire très fracturées. Sur la face médiale, 10 alvéoles sont présents sur ce dentaire. 6 dents sont présentes dans les 5 premiers alvéoles et dans le 8^{ème}. Un apex de dent de remplacement est visible à la

base du 4^{ème} alvéole, sous la dent et entre les plaques interdentaires (Annexe 4). Seuls des denticules mésiaux ont pu être observés. Ils sont de formes différentes de celles du maxillaire. Plutôt arrondis, ils sont au nombre de 4 environ par millimètre (Fig.3:G, Annexe 4).

Pen380 : Le fragment de maxillaire gauche de la collection Pennetier a été décrit (Buffetaut et al. 1991) et attribué à *Megalosaurus* sp. L'horizon stratigraphique de cette pièce était incertain, mais a été défini à l'époque comme provenant du Callovien supérieur, arrachée des Marnes de Dives à la suite d'une tempête. Tous les autres ossements de la collection Pennetier sont supposés provenir de l'Oxfordien inférieur (Pennetier : com.pers). Cependant aucun marqueur stratigraphique n'est présent sur la gangue. L'origine du spécimen doit donc être réduite à marnes callovienne ou oxfordienne.

Il s'agit de la partie la plus antérieure d'un maxillaire gauche (Fig.3:C), en contact avec le prémaxillaire. Ce fragment est caractérisé par son aspect massif, une dépression importante sous le processus antéromédial ainsi qu'une profonde dépression dorsale adjacente au processus antéromédial. Cette dernière constitue le renforcement promaxillaire médial, dans le ramus antérieur de la fenêtre promaxillaire (Witmer 1997, Hendrickx & Mateus 2014) (Fig.3:C3). Cette structure se positionne dans la partie antérieure du processus ascendant vers le nasal. Il devait donc être placé assez antérieurement, plus que chez *Megalosaurus*, *Dubreuillosaurus* ou encore *Allosaurus*. Une telle configuration, avec un ramus antérieur aussi court est visible chez *Sinraptor*, mais aussi chez le spécimen A1. Les proportions entre processus antéro-médial et ramus antérieur sont aussi similaires à ce spécimen de même que leur placement par rapport à la marge antérieure de la fosse antéorbitaire. Cette dernière est délimitée de manière analogue au spécimen A1. Pen380 est cependant bien plus massif que A1. Cela indiquerait deux formes proches, deux stades ontogéniques différents ou du dimorphisme sexuel pour la même espèce. Ces hypothèses pourraient être confortées si, après dégagement, la dépression sous le processus antéromédial visible sur Pen380 se retrouve chez A1. Le détail des denticules (Fig.3:E) montre que ces derniers sont de forme subquadrangulaire à l'instar du spécimen A1. Ils sont plus grands (environ 2 par millimètre). Cela peut résulter à la fois d'une différence ontogénique et/ou de position des dents.

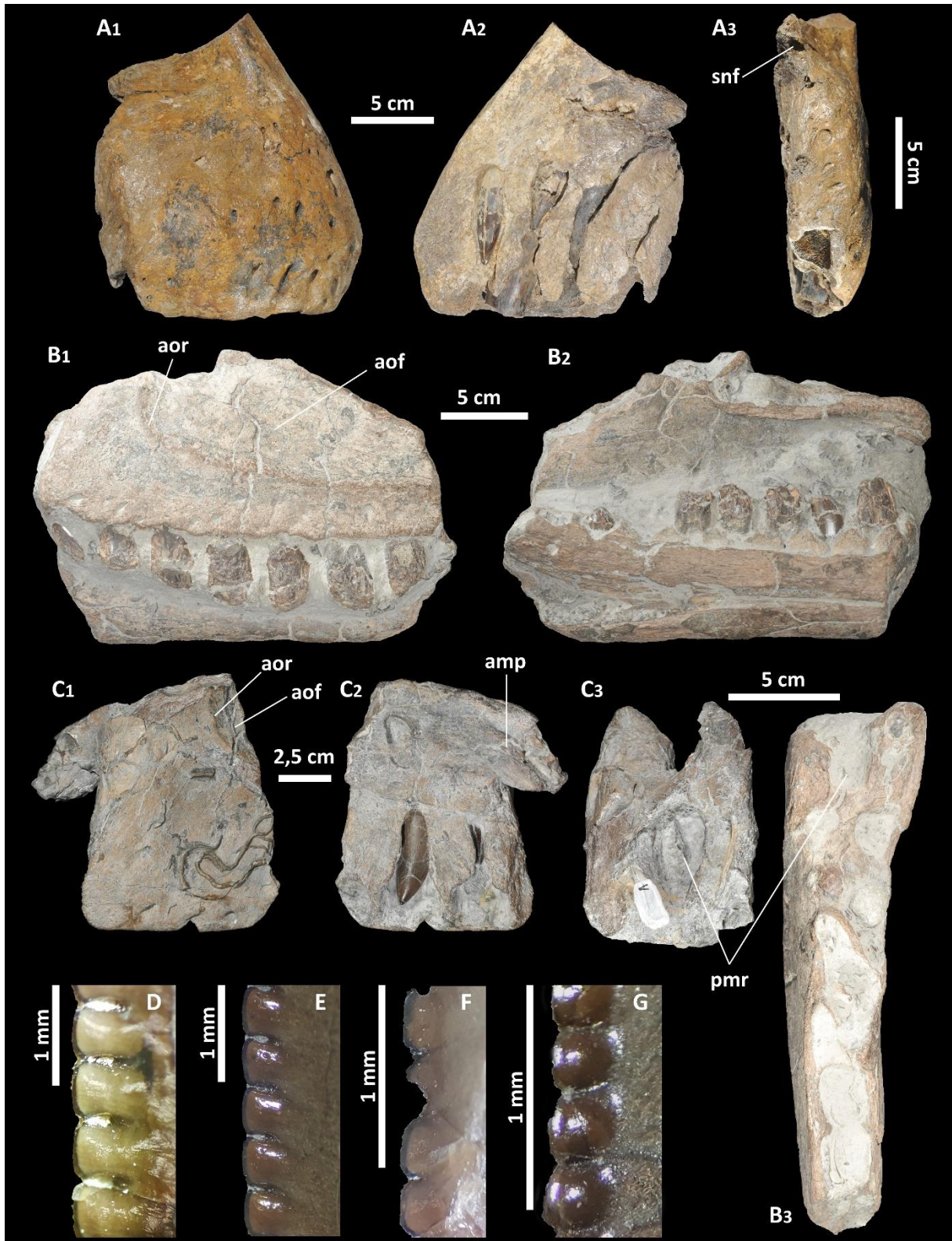


Figure 3. Matériel crânien mandibulaire des Vaches Noires : A. Prémaxillaire droit n°B1 en vue latérale (A₁), médiale (A₂) et postérieure (A₃). B. Maxillaire et dentaire gauche n°A1 en vues latérale (B₁), médiale (B₂) et dorsale (B₃). C. Maxillaire gauche n°Pen380 en vues latérale (C₁), médiale (C₂) et dorsale (C₃). D-G. Détails des denticules. D. Prémaxillaire B1, denticules distaux de dent de remplacement 1 en vue linguale. E. Maxillaire Pen380, denticules méiaux de dent de remplacement 2 en vue linguale. F. Maxillaire A1, denticules méiaux de dent 4 en vue latérale. G. Dentaire A1, denticules méiaux de dent 2 en vue linguale. aof, fenêtré antéorbitaire. aor, crête antorbitale. snf, foramen subnarinaire. amp, processus antémédial. pmr, renforcement promaxillaire.

Au regard des similitudes morphologiques entre les spécimens A1 et Pen380, il est probable qu'il s'agisse de formes proches. La présence d'une fenêtré maxillaire plutôt qu'une fosse est informative pour différencier les Megalosauroidea des Allosauroidea (Carrano et al. 2012). Il semble pertinent d'attribuer le spécimen A1 à un Allosauroidea indéterminé. Le ramus antérieur particulièrement court pourrait même indiquer qu'il s'agisse d'un Metriacanthosauridae (Carrano et al. 2012). En effet cet état est une réversion indicative du clade au sein des Allosauroidea (qui se retrouve aussi chez les Carcharodontosauridae du Crétacé). D'après les mêmes auteurs, la présence d'une rangée de forams vasculaires positionnés dorsalement et bien définie sur la face latérale conforterait cette hypothèse. Malheureusement la gangue ne permet pas cette observation.

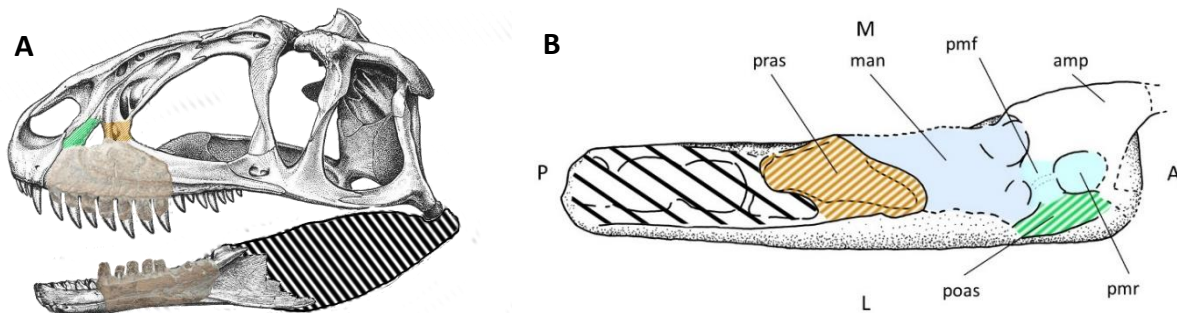


Figure 4. Placement anatomique et structures crâniennes du spécimen A1. A. Placement anatomique du maxillaire et du dentaire (inversé) modifié d'après une reconstitution du crâne de *Sinraptor dongi* de Currie & Zhao, 1994. **B.** Structure crânienne discernable sur A1. **amp**, processus antéromédial. **man**, antrum maxillaire. **pmf**, fenêtré promaxillaire. **pmr**, renforcement promaxillaire. **poas**, support postantral. **pras**, support préntal.

Arrière-crâne et frontaux

Matériel : Frontaux n°AVPM1, boîte crânienne n°B25392.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes.

Ces deux spécimens ont déjà fait l'objet d'une description par Buffetaut & Enos en 1992 (frontaux Fig.5:B)) et Knoll et al. en 1999 (boîte crânienne (Fig.5:A)). Grâce à la mise en commun des collections Enos (APVM1) et Bülow (B25392), on sait désormais que ces os appartiennent au même individu. Cette possibilité avait déjà été envisagée (Knoll et al. 1999) et est maintenant validée. Les frontaux se positionnent sur la boîte crânienne, parallèlement à l'axe du foramen magnum (Fig.5:C). L'os déterminé sphénéthmoïde sur la boîte crânienne correspond à la zone d'apposition. Il est probable qu'il s'agisse de la partie suturale des frontaux avec le pariétal (Fig.5:C2). Ainsi les deux spécimens sont issus d'une fracture et non d'une séparation au niveau de la suture des os. Les différences entre ces spécimens et *Piveteausaurus*

et *Eustreptospondylus* ont déjà été remarquées (Buffetaut & Enos 1992, Knoll et al. 1999), notamment l'aspect aplati des frontaux qui ne se retrouve pas chez APVM1. En effet sur ce spécimen la suture avec le pariétal est surélevée similairement à *Allosaurus* (Madsen 1976, McClelland 1990). Au contraire, l'aplatissement est très visible chez les Megalosauroidea *Eustreptospondylus* et *Dubreuillosaurus*. De plus, à la différence de ces deux théropodes, mais similairement à *Allosaurus*, les frontaux sont courts et larges. Une autre caractéristique du crâne est la participation réduite du supraoccipital à la marge dorsale du foramen magnum. Cette organisation est caractéristique des Allosauroidea (Allain 2001, Allain 2002). Au regard de ces similarités avec cette superfamille, le crâne B25392 + AVPM1 appartient sans doute au groupe des Allosauroidea. Cette attribution est confortée par l'étude neuroanatomique effectuée sur la boîte crânienne montrant des similitudes avec *Allosaurus* (Knoll et al. 1999).

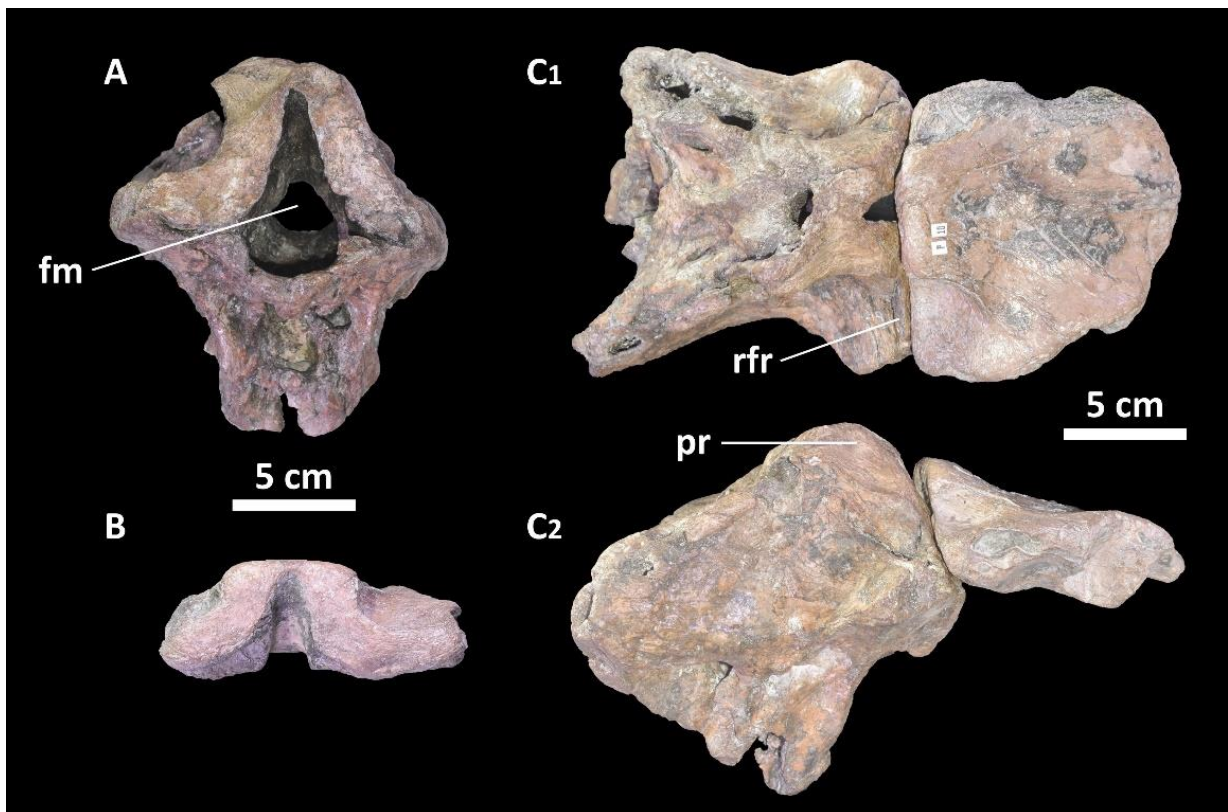


Figure 5. Boîte crânienne et frontaux : A. Boîte crânienne n°B25392 en vue antérieure. B. Frontaux n°APVM1 en vue postérieure. C. arrière crâne reconstitué (B25392 + APVM1) en vues dorsale (C1) et latérale droite (C2). **fm**, foramen magnum. **pr**, pariétal. **rfr**, reste de frontaux sur B25392.

3.2. Squelette axial

Vertèbres cervicales

MEGALOSAUROIDEA Fitzinger, 1843
STREPTOSPONDYLUS Meyer, 1832
Streptospondylus altdorfensis?

Matériel : vertèbre cervicale antérieure n°Pen3.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes oxfordiennes (coquilles d'*A. gregareum* sur la gangue). Oxfordien inférieur.

Le spécimen est assez endommagé (Fig.6:A) surtout sur son flanc gauche dont il manque la prézygapophyse, la diapophyse et une partie de la facette articulaire antérieure. Les postzygapophysies sont fracturées à leurs bases tout comme l'épine neurale. Les bords de la facette articulaire postérieure sont fracturés.

Le centrum est opisthocœle et ses côtés sont envahis latéralement par un pleurocœle profond (Fig.6:A3) similairement à *Sinraptor* et *Eustreptospondylus* (Sadleir et al. 2008). Chez *Allosaurus*, ce dernier est beaucoup moins ouvert (Madsen 1976). Les parapophysies sont réduites et se placent postéroventralement à la facette articulaire antérieure. En vue ventrale, le corps du centrum est fortement comprimé latéralement. Comme chez *Eustreptospondylus*, il est aussi très court (Sadleir et al. 2008). La facette articulaire antérieure s'incline antérodorsalement de sorte que son bord dorsal est décalé par rapport au canal neural. L'arc neural forme plus de la moitié de la vertèbre. La prézygapophyse s'étend au-delà du centrum. Elle présente une facette orientée assez dorsalement. Postérieurement à cette dernière et latéralement au canal neural se trouve une profonde et ovale CPOF. La SPRF est visible au-dessus du canal neural. En vue latérale droite, la diapophyse se confond antérieurement avec la prézygapophyse et s'oriente ventralement. Postérieurement à celle-ci, entre les PODL et CPOL se trouve une large dépression. (Fig.6:A3). Cette structure est similaire à *Eustreptospondylus*, mais différente de *Sinraptor* qui possède une véritable POCDF. En vue postérieure, la SPOF est ouverte ventralement sur le canal neural. Cette particularité est peut-être un artifice dû à l'érosion. L'épine neurale est restreinte postérieurement contrairement à ce qu'on observe chez *Allosaurus* et légèrement déformée.

La forme typique de l'os, les parapophysies réduites et l'orientation ventrale des diapophysies indiquent qu'il s'agit d'une vertèbre cervicale antérieure 3 ou 4. Les ressemblances frappantes avec *Eustreptospondylus* suggèrent que Pen3 devait appartenir à une forme proche.

Le genre anglais possède des vertèbres très similaires à *Streptospondylus* (Walker 1964, Allain 2001). Bien que les cervicales antérieures de ce dernier ne soient pas connues, le contexte stratigraphique favoriserait l'attribution de cette vertèbre au genre *Streptospondylus*.

ALLOSAUROIDEA Currie and Zhao, 1994
Allosauroidea Indéterminé(s)

Matériel : vertèbre cervicale antérieure n°B3.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes.

La vertèbre B3 est plutôt bien conservée, mais assez roulée, ce qui lui donne un aspect poli (Fig.6:B). Les prézygapophysys sont cassées à leurs bases tout comme l'épine neurale. Les diapophysys ne sont pas entières et les épipophysys ne sont pas visibles. La face articulaire postérieure est assez réduite, sans doute à cause de l'érosion de ses bords. La profondeur des fosses est souvent masquée par la gangue qui y réside.

Le centrum est, malgré l'érosion, très court et opisthocœle. Les faces articulaires sont plus larges et plus hautes, ce qui produit une constriction du centrum. La vertèbre a un aspect général trapu à l'instar de celles de *Megaraptor namunhuaiquii* Novas, 1998 (Calvo et al. 2004) et contrairement aux cervicales fortement opisthocœles et allongées d'*Eustreptospondylus* (Sadleir et al.2008). Il est très pneumatisé sur ses faces latérales, beaucoup plus que chez *Allosaurus*. Les pleurocœles s'étendent sur la majeure partie du centrum. (Fig.6:B3). Ils sont eux-mêmes divisés médialement en deux fosses profondes séparées par une lamine osseuse comme chez de nombreux théropodes (Currie & Zhao 1994). Les parapophysys se placent dans le coin antéroventral du centrum et sont orientées antérodorsalement. Leur base se confond avec la marge ventrale du corps du centrum et occupe la moitié antérieure de ce dernier. La face ventrale du centrum est creusée dans sa totalité par une dépression aussi visible sur la 5^{ème} vertèbre cervicale de *Sinraptor*. La facette antérieure, ovale et convexe est plus large que haute. La facette postérieure est concave et de forme subquadrangulaire (Fig.6:B2). Cette forme particulière est peut-être accentuée par l'érosion. La facette postérieure est décalée d'environ 40° ventralement par rapport à la facette antérieure donnant un aspect coudé au centrum. (Fig.6:B3). L'arc neural assez trapu, forme plus de la moitié de la vertèbre. Au-dessus du canal neural se positionne la SPRF qui est rugueuse : il s'agit de la cicatrice pour l'attache du ligament inter-épine neurale (Currie & Zhao 1994). En vue antérieure, les fractures au niveau des prézygapophysys rendent les CPRF particulièrement visibles. Latéroventralement à celles-ci se trouve une fosse triangulaire formée par les CPRL et ACDL. Les diapophysys s'orientent

ventralement. Elles sont triangulaires latéralement et légèrement concaves. La diapophyse est soutenue par la ACDL et par une épaisse PCDL, presque horizontale. Les deux supports de la diapophyse encadrent médialement et ventralement la CDF. La PCDL forme aussi la marge

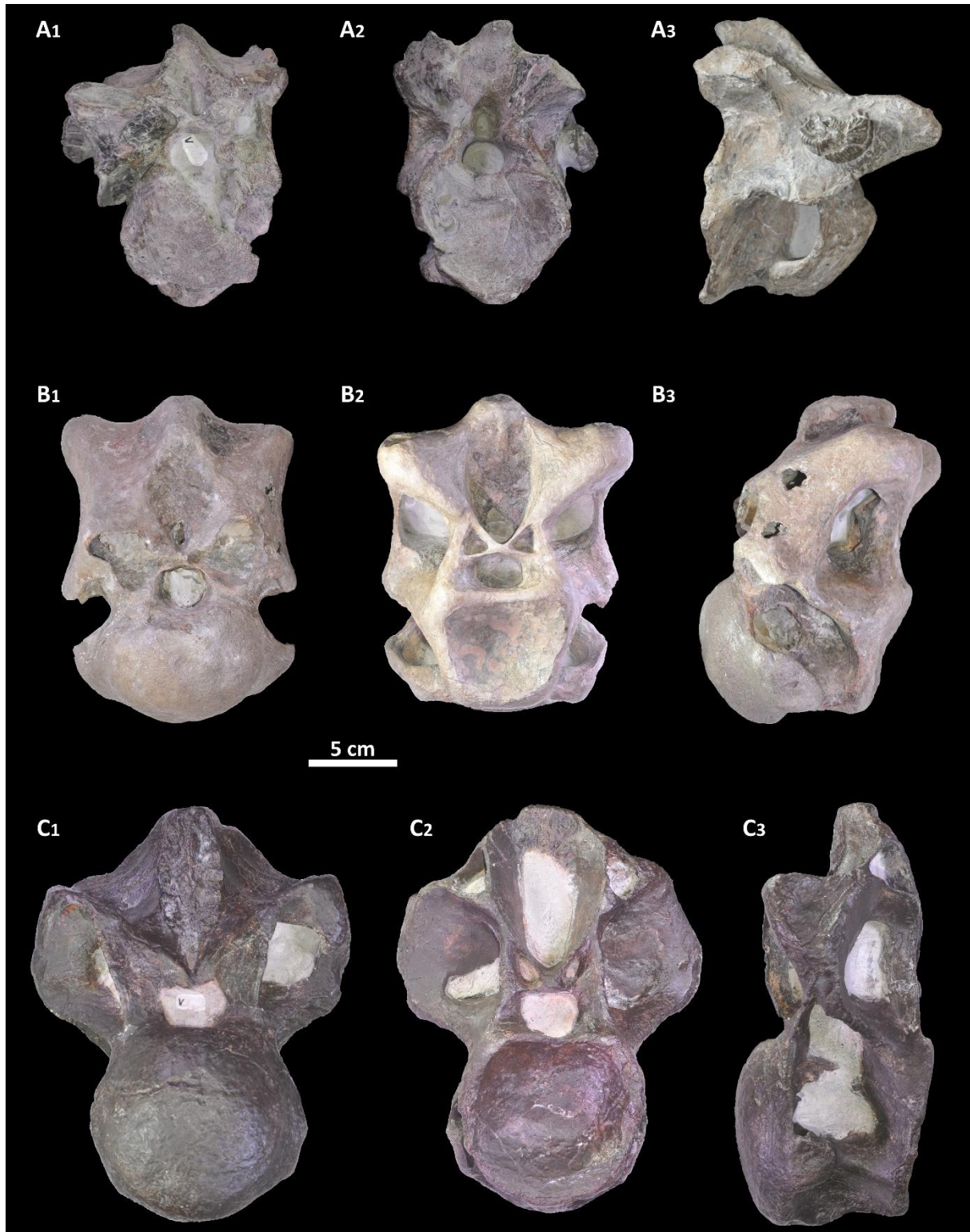


Figure 6. Vertèbres cervicales et première/seconde dorsale des Vaches Noires : A. Vertèbre cervicale n°Pen3 en vues antérieure (A₁), postérieure (A₂) et latérale droite (A₃). **B.** Vertèbre cervicale n°B3 en vues antérieure (B₁), postérieure (B₂) et latérale gauche (B₃). **C.** Première ou seconde vertèbre dorsale n°Pen2 en vues antérieure (C₁), postérieure (C₂) et latérale droite (C₃).

ventrale d'une large POCDF visible de manière similaire chez *Sinraptor dongi*. Les postzygapophyses sont épaisses, mais érodées et lissées. Leurs facettes articulaires sont néanmoins visibles et orientées ventrolatéralement. Les postygapophyses encadrent latéralement une profonde SPOF. Sous cette dernière se placent deux petites fosses symétriques (Fig.6:B2). Elles sont délimitées dorsalement par les TPOL, latéralement par la CPOL et ventralement par le canal neural. Il s'agit des CPOF (Wilson et al. 2011). Ces dernières sont particulièrement bien définies à l'instar de *Megaraptor*. L'épine neurale est lissée par l'érosion, mais très réduite antéropostérieurement.

L'aspect coudé du centrum indique qu'il s'agit d'une vertèbre charnière d'un cou en « S » dont celui d'*Allosaurus* est un exemple typique. D'après Madsen (1976) ainsi que sur la position verticale des diapophyses, il est probable qu'il s'agisse de la 5^{ème} vertèbre cervicale. Ce positionnement est conforté par les ressemblances (notamment au niveau de la face ventrale) avec celle de *Sinraptor*. Il ressort de ces descriptions que la vertèbre B3 est trapue, mais particulièrement pneumatisée. Les similitudes assez importantes avec plusieurs Allosauroidea permettent l'attribution du spécimen à ce groupe.

Vertèbres dorsales

Matériel : Première ou seconde vertèbre dorsale n°Pen2.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes oxfordiennes (coquilles d'*A. gregareum* sur la gangue). Oxfordien inférieur.

La vertèbre est bien conservée (Fig.6:C), mais les diapophyses ainsi que les postzygapophyses sont cassées. L'extrémité distale de l'épine neurale est manquante. Le dégagement effectué par la famille Pennetier a permis de mettre en évidence la pneumatisation assez importante de l'os bien que les fosses et cavités soient remplies de gangue.

Le centrum opisthocœle est pneumatisé latéralement par un large pleurocœle similairement à B3 (Fig.6:C3). Les parapophyses de forme subovale se placent juste au-dessous des pleurocœles, à mi-hauteur du centrum. Une lamine osseuse divise horizontalement le pleurocœle. La face ventrale du centrum présente une hypapophyse. La face articulaire antérieure est ronde et convexe. Tout comme sur la vertèbre B3, elle se prolonge latéralement formant un contact direct avec les parapophyses. La face articulaire postérieure est concave et légèrement inclinée ventralement. Pen2 est particulièrement aéré et présente les mêmes lamines et fosses associées que la vertèbre B3. Les prézygapophyses sont conservées et correspondent à des facettes subtriangulaires en vue dorsale orientées médioventralement. En vue latérale, leur

corps n'est pas dissociable de la partie haute des diapophyses. La SPRF n'est pas visible sauf dans sa partie la plus ventrale, juste au-dessus du canal neural. Sur toute la face antérieure de l'épine neurale se place une large et haute cicatrice. Sous les prézygapophyses se trouvent de larges fosses triangulaires délimitées par les CPRL antérieurement, PRDL dorsalement et ACDL ventralement. Ces cavités correspondent aux PRCDF (Wilson et al. 2011) (Fig.6:C1). Les ACDL et PCDL qui se rejoignent latéralement, soutiennent la diapophyse et forment le toit de la CDF. La position de ces lamines (et donc de la fosse) indique que les diapophyses, de forme triangulaire latéralement, avaient une orientation horizontale. Postérieurement à celles-ci se trouve une large POCDF. Cette dernière est délimitée ventralement par la PCDF, dorsalement par la PODL et postérieurement par la CPOL. Seule la base des postzygapophyses, triangulaire, est visible postérieurement. Elles sont plus hautes que les diapophyses. Leurs bases sont creuses et remplies de gangue indiquant elles aussi la pneumatisation importante de cette vertèbre. Médialement aux postzygapophyses se trouve une large POSL. Au-dessous se trouvent deux petites fosses symétriques à l'instar de la vertèbre B3 (Fig.6:B2). Ces structures sont délimitées de la même manière que cette dernière, mais prennent une forme plus allongée. Entre ces deux CPOF, le support vertical, de forme quadrangulaire, est visible. Ce support sera remplacé au profit de l'hyosphène pour s'articuler avec l'hypantrum dans les vertèbres plus postérieures (Wilson 1999). Il semble déjà assez développé et pourrait indiquer une mise en place de l'articulation hyosphène/hypantrum assez précoce contrairement à *Allosaurus* et *Torvosaurus* qui développent cette dernière à partir de la 5^{ème} ou 6^{ème} dorsale (Madsen 1976, Britt 1991). A l'inverse, *Sinraptor* possède cette articulation dès sa première dorsale (Currie & Zhao 1994). La partie préservée de l'épine neurale est fine et se limite à un lien osseux entre les SPRF et SPOF. Le fond de ces fosses présente une cicatrice inter-épine neurale. La finesse de l'épine neurale est similaire à celle observée chez *Sinraptor*.

La position encore basse des parapophyse et la présence d'hypapophyse permettent avec l'aide de l'ostéologie d'*Allosaurus* de placer cette vertèbre comme première ou seconde dorsale. Cette pièce est très similaire à la première dorsale de *Sinraptor*. Il faut noter que le placement incertain entre première ou seconde dorsale peut avoir comme origine le nombre différent de vertèbres entre *Allosaurus* et *Sinraptor* (9 et 10 cervicales et 14 et 13 dorsales respectivement). Ainsi cette vertèbre est proche morphologiquement de la 11^{ème} vertèbre axiale de ces deux théropodes. Au regard de ses similitudes avec ces derniers, notamment *Sinraptor*, cette pièce sera attribuée à un Allosauroidea indéterminé. Enfin, en considérant les dimensions et les ressemblances importantes avec le spécimen B3 il est probable que ces deux vertèbres ont appartenu à un même taxon voir à un même individu.

MEGALOSAUROIDEA Fitzinger, 1843
STREPTOSPONDYLUS Meyer, 1832
Streptospondylus altdorfensis?

Matériel : vertèbre dorsales antérieure n°MNHN.F.RJNunbr2, vertèbres dorsales n°Pen5 et B5.

Localité et Horizon stratigraphique : Oolithe Ferrugineuse de Villers (oolithes ferrugineuses dans la gangue). Oxfordien inférieur (MNHN.F.RJNunbr2, B5). Marnes calloviennes ou oxfordiennes (Pen5).

MNHN.F.RJNunbr2 : Cette vertèbre est décrite en détail en Annexe 2. Il s'agit d'une vertèbre dorsale 4 ou 5 dont l'arc neural n'est pas préservé. Elle est similaire aux vertèbres antérieures de *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus*. Il est probable que le spécimen appartienne au genre *Streptospondylus*, mais la préservation est insuffisante pour garantir cette attribution.

Pen5 : Seul le centrum est conservé ainsi que la marge ventrale droite de l'arc neural (Fig.7:A). La partie droite du centrum est mieux conservée que la gauche. Le canal neural est visible dans sa partie ventrale sous forme de plateau concave sur lequel résident des restes de gangue. La parapophyse droite est discernable permettant l'orientation de la pièce.

Le centrum, plus long que haut est platicœle à légèrement amphicœle. Il est concave latéralement et ventralement. Les dépressions pleurocentrales, visibles latéralement de chaque côté sont bien plus profondes antérieurement, sous l'emplacement des parapophyses. Cette dépression profonde et ronde se démarque particulièrement du reste de la concavité. Ainsi la dépression pleurocentrale semble double (Fig.7:A1). Cette caractéristique est très similaire à *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus* (Allain 2001, Sadleir et al. 2008). Le centrum ne présente pas de plateau en vue ventrale. La suture entre arc neural et centrum est encore visible longitudinalement au-dessus de la dépression. Elle est aussi visible postérolatéralement du côté gauche, au-dessus de la partie postérieure de la dépression pleurocentrale. La parapophyse droite est discernable antérieurement, mais érodée. Elle se situe à cheval voir légèrement au-dessus de la suture entre arc neural et centrum. Cette position se retrouve sur la majorité des dorsales et ne permet pas un placement rigoureux. Cette vertèbre est donc une dorsale 6 ou plus postérieure.

B5 : Le spécimen, assez abîmé, ne présente que la zone centrale du centrum et de l'arc neural, autour du canal neural (Fig.7:B). Les parties antérieure, postérieure et dorsales de l'os sont fortement érodées. Par extension, les faces articulaires sont peu conservées.

Malgré l'érosion certains détails anatomiques sont remarquables. Le centrum est particulièrement massif et long de 140 mm et haut de 100 mm. Cette vertèbre est donc plus grande que V869 et devait appartenir à un très grand théropode. Elle est creusée latéralement de chaque côté par une dépression pleurocentrale doublée antérieurement (Fig.7:B1). tout comme le spécimen Pen5 et les dorsales de *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus*. Au centre des dépressions sont visibles des foramens d'environ 3 mm de large. Trois sont visibles du côté droit et un à gauche. La face ventrale du centrum est plate et forme un grand plateau large de 70 mm. Une telle structure est visible sur la vertèbre V869, MNHN.F.RJNunbr2 et chez d'autres Megalosauroidea dont *Streptospondylus*. En vue latérale droite, il est probable que les zones érodées antérieure et postérieure au canal neural représentent les restes des ACDL et PCDL.

Les vertèbres n°Pen5 et B5 sont très similaires et présentent sans doute deux stades ontogéniques différents d'une même espèce ou de deux formes proches. Leur ressemblance flagrante avec *Streptospondylus altdorfensis* ainsi que le contexte stratigraphique permettent d'attribuer ces vertèbres à ce taxon. Cette double dépression pleurocentrale particulière, commune à *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus* apporte des informations supplémentaires démontrant le lien étroit entre ces deux genres (Allain 2001), déjà remarqué par Walker (1964).

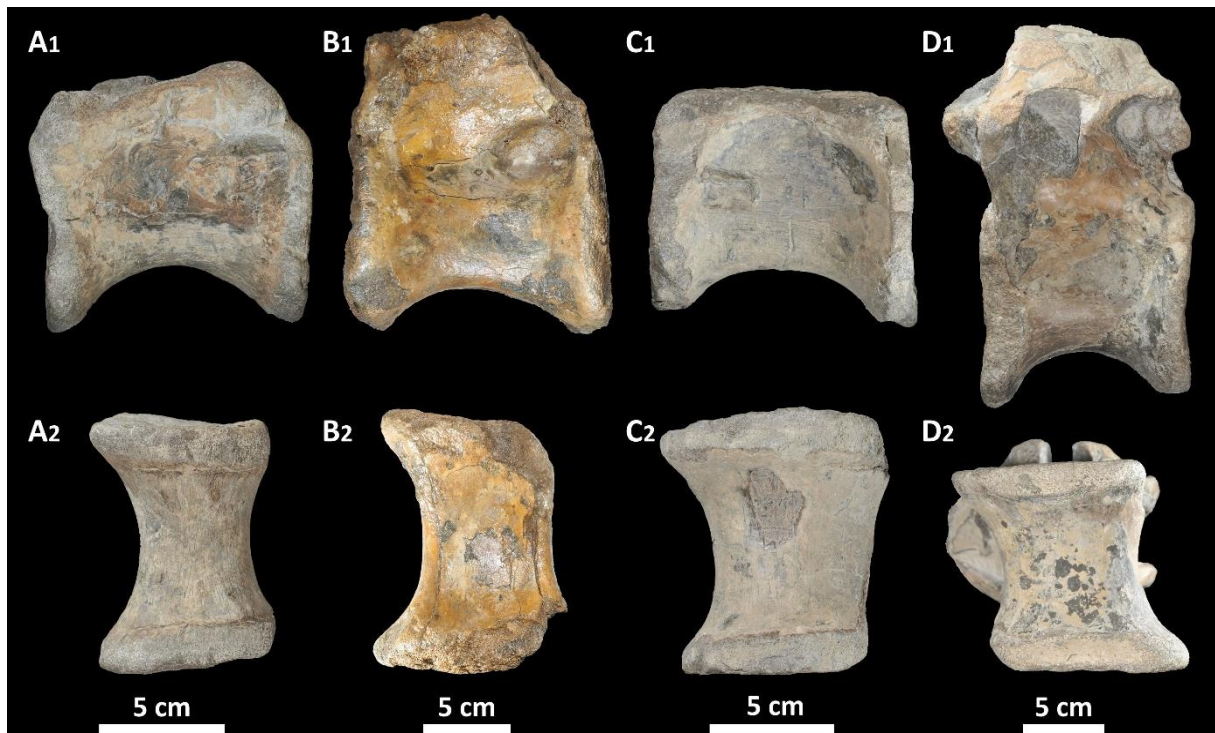


Figure 7. Vertèbres dorsales des Vaches Noires : A. Vertèbre n°Pen5 en vues latérale droite (A₁) et ventrale (A₂). **B.** Vertèbre n°B5 en vues latérale droite (B₁) et ventrale (B₂). **C.** Vertèbre n°Pen4 en vues latérale droite (C₁) et ventrale (C₂). **D.** Vertèbre n°V869 en vues latérale gauche (D₁) et ventrale (D₂).

TETANURAE Gauthier, 1986 **Tetanurae indéterminés**

Matériel : Vertèbre dorsale n°Pen4 et B4. Vertèbre dorsale postérieure n°V869.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes (Pen4 et B4). Marnes oxfordiennes (coquilles d'*A. gregareum* sur la gangue). Oxfordien inférieur (V869).

La vertèbre dorsale Pen4 (Fig.7:C).est décrite en Annexe 2. Seul le centrum est conservé. Le placement dans la colonne vertébrale ne peut être précisé au-delà de vertèbre dorsale moyenne. Cependant il est différent des centrams Pen5 et B5 ; le corps central est beaucoup plus large et ne présente pas de plateau. De plus, les dépressions pleurocentrales sont très légères. Il indique une forme différente de théropode. Une autre vertèbre dorsale n°B4 a été décrite (Annexe 2). Sa conservation très particulière ne permet pas de l'attribuer à une forme particulière ou de la regrouper avec un des spécimens précédemment décrits.

Le spécimen V869 (Fig.7:D), décrit par Plasse & Buffetaut en 2016 a été attribué à un Allosauroidea indéterminé. Cependant, une comparaison de la vertèbre avec *Megalosaurus bucklandii* et la prise en compte d'autres caractéristiques portées par l'os (Annexe 2) rendent incertaine cette attribution. V869 a donc été attribué à un Tetanurae indéterminé.

Vertèbres caudales

Matériel : vertèbres caudales antérieures n°NMH2, B7 et PE-2012-94.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes (NMH2 et B7). Marnes oxfordiennes (coquilles d'*A. gregareum* sur la gangue). Oxfordien inférieur (PE-2012-94).

NMH2 : Cette vertèbre caudale a déjà été décrite par Buffetaut en 1994 et provient de la collection Nicolet. Le spécimen avait été défini comme vertèbre caudale antérieure et attribué à un théropode indéterminé. Une des caractéristiques de cette vertèbre est la « dépression triangulaire » en arrière des prézygapophyses (Buffetaut 1994b). Celle-ci est délimitée latéralement par une épaisse ACDL et dorsalement par la PRDL. Il s'agit donc de la PRCDF (Wilson et al. 2011) qui se place assez postérieurement tout comme les processus transverses. La ACDL est réduite et la fosse absente chez *Eustreptospondylus* (Sadleir et al. 2008). Ces structures ne sont pas visibles chez *Allosaurus*, mais sont très similaires chez *Metriacanthosaurus parkeri* (OUM J.12144/11).

B7 : La vertèbre est relativement bien conservée (Fig.8:A). La prézygapophyse droite et les processus transverses sont cassés, mais leur base est visible tout comme l'épine neurale. La partie antérieure gauche du centrum semble avoir gonflé et éclaté formant une protubérance. Le centrum est long de 105 mm et large d'environ 75 mm au niveau de ces facettes articulaires. En se basant sur l'ostéologie d'*Allosaurus fragilis* (Madsen 1976), ces proportions correspondent aux vertèbres antérieures à la 30^{ème}. En effet à partir de cette dernière le centrum devient significativement plus allongé (deux fois plus long que large). De plus l'arc neural est assez haut et non aplati confortant le positionnement du spécimen B7 comme vertèbre caudale antérieure. Le centrum est plus long que haut contrairement aux premières caudales (jusqu'à la 7^{ème} environ) et l'épine neurale bien qu'incomplète semble encore assez développée. Le spécimen devait probablement se situer entre la 7^{ème} et la 16^{ème} vertèbre, plus postérieurement que NMH2. Le centrum est platicœle et concave ventralement. La face ventrale présente un sillon délimité latéralement par deux fines arêtes osseuses ainsi que des facettes à chevron antérieurement et postérieurement. Le canal neural est subtriangulaire, comprimé latéralement dans sa partie ventrale par l'élargissement des pédicelles de l'arc neural à la manière de *Dubreuillosaurus* et *Eustreptospondylus* (Sadleir et al. 2008). On retrouve l'organisation structurale particulière avec une épaisse ACDL accompagnée d'une fosse, commune à NMH2. Les processus transverses semblent s'orienter assez postérieurement et horizontalement. La prézygapophyse gauche montre que les facettes étaient orientées dorsalement et inclinées médio-dorsalement. Les SPRL sont bien définies et presque horizontales. Elles s'orientent postérieurement et se retrouvent à la base de l'épine neurale formant une profonde SPRF horizontale. Les postzygapophyses, bien conservées, présentent des facettes subrectangulaires orientées ventralement et inclinées médiodorsalement. Les prézygapophyses encadrent antérieurement la SPOF. Cette dernière est verticale contrairement à la SPRF. L'épine neurale dont seule la base est conservée se positionne assez postérieurement sur l'arc neural.

Ces deux spécimens présentent des caractéristiques similaires, dont la « dépression triangulaire » déjà identifiée par Buffetaut 1994. La vertèbre de la collection Pezy n°PE-2012-94, trop abîmée pour une description en détail présente aussi cette structure. Ainsi elles devaient probablement appartenir à des taxons proches. L'hypothèse d'appartenance des spécimens NMH2 et B7 à un individu commun est aussi envisageable. Un positionnement précis de ces dernières n'est pas possible en considérant le nombre de vertèbres caudales des théropodes. *Allosaurus fragilis* comme beaucoup d'autres théropodes dont les Tetanurae basaux en possèdent une cinquantaine (Allain & Chure 2002). Au regard de la variation morphologique

importante des vertèbres au sein même d'une queue de théropode (Madsen 1976) une attribution taxonomique de matériel isolé au-delà des Tetanurae n'est pas possible.

Matériel : vertèbres caudales moyennes successives n°Pen6, Pen7 et Pen8 ; moyenne à postérieure n°APVM2, PE-2013-188, V795 et Pen9 ; terminale Pen10.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes. Oolithe Ferrugineuse (oolithes ferrugineuses dans la gangue). Oxfordien Inférieur (Pen10).

Pen6 – 8 : Ces trois vertèbres se suivent anatomiquement et appartiennent à un même individu (Fig.8:B, C). Cependant elles n'ont pas été trouvées en même temps et au même endroit par la famille Pennetier. La gangue, la taille, la forme ainsi que l'apposition des postzygapophyses de Pen6 avec les prézygapophyses de Pen7 et entre les facettes articulaires indiquent clairement leur connexion. Leur flanc droit est couvert de serpules. Le spécimen n°Pen6 est le mieux conservé. L'arc neural est bien visible. Le processus transverse droit, l'épine neurale et la prézygapophyse droite ne présentent que leurs bases. Les arcs neuraux de Pen7 et 8 sont assez érodés. Les prézygapophyses sont plutôt bien conservées, mais pas les postzygapophyses dont la base commune n'est plus visible. Leur centrum, légèrement amphicœle est presque deux fois plus longs que larges. Il présente une réduction de taille légère et graduelle à travers ces trois vertèbres. Leur face ventrale présente un sillon long de 20 à 30 mm (Fig.8:C2). L'arc neural est aplati par rapport à la vertèbre B7, mais encore bien développé. Les processus transverses se situent dans la moitié postérieure, à la manière de *Poekilopleuron bucklandii* Eudes-Deslongchamps, 1837 (Allain & Chure 2002). Les SPRF et SPOF (cette dernière est uniquement visible sur Pen6) ont une configuration similaire au spécimen B7 accompagnant un développement postérieur de l'épine neurale. La présence de processus transverses indique que ces vertèbres sont antérieures au « point de transition » décrit par Russell en 1972 après lequel ces derniers sont absents. Chez *Allosaurus fragilis*, ce point se trouve à la 27^{ème} vertèbre (Madsen 1976, Allain & Chure 2002). Au regard du centrum assez allongé et de l'arc neural plutôt aplati, cet os devait se situer entre la 16^{ème} et la 27^{ème} vertèbre. La position encore assez haute des diapophyses pourrait resserrer l'intervalle postérieurement à la 21^{ème} vertèbre. Ces positionnements sont toutefois sujets à caution de par le caractère isolé des pièces, mais aussi les variations morphologiques entre théropodes.

APVM2 : cette vertèbre est érodée, surtout sur son flanc droit. La plupart des structures encore préservées sont donc assez lissées (Fig.8:D). La base des pré- et postzygapophyses est visible ainsi que la base de la diapophyse gauche. L'épine neurale n'est discernable que par la zone d'abrasion longitudinale en vue dorsale, différente de la surface de l'os. Le spécimen est de

même dimension que Pen7, mais plus grand que Pen8 ce qui indique un individu différent. Le centrum est fortement concave postérieurement. Il ne présente pas ventralement de sillon (Fig.8:E4) à l'instar d'*Eustreptospondylus* (Sadleir et al. 2008) pourtant présent chez de nombreux théropodes le long des caudales (Madsen 1976). L'arc neural est aussi différent. La base restante du processus transverse indique une position très basse, au-delà du canal neural. Ce positionnement ressemble beaucoup aux vertèbres caudales qui se positionnent juste avant

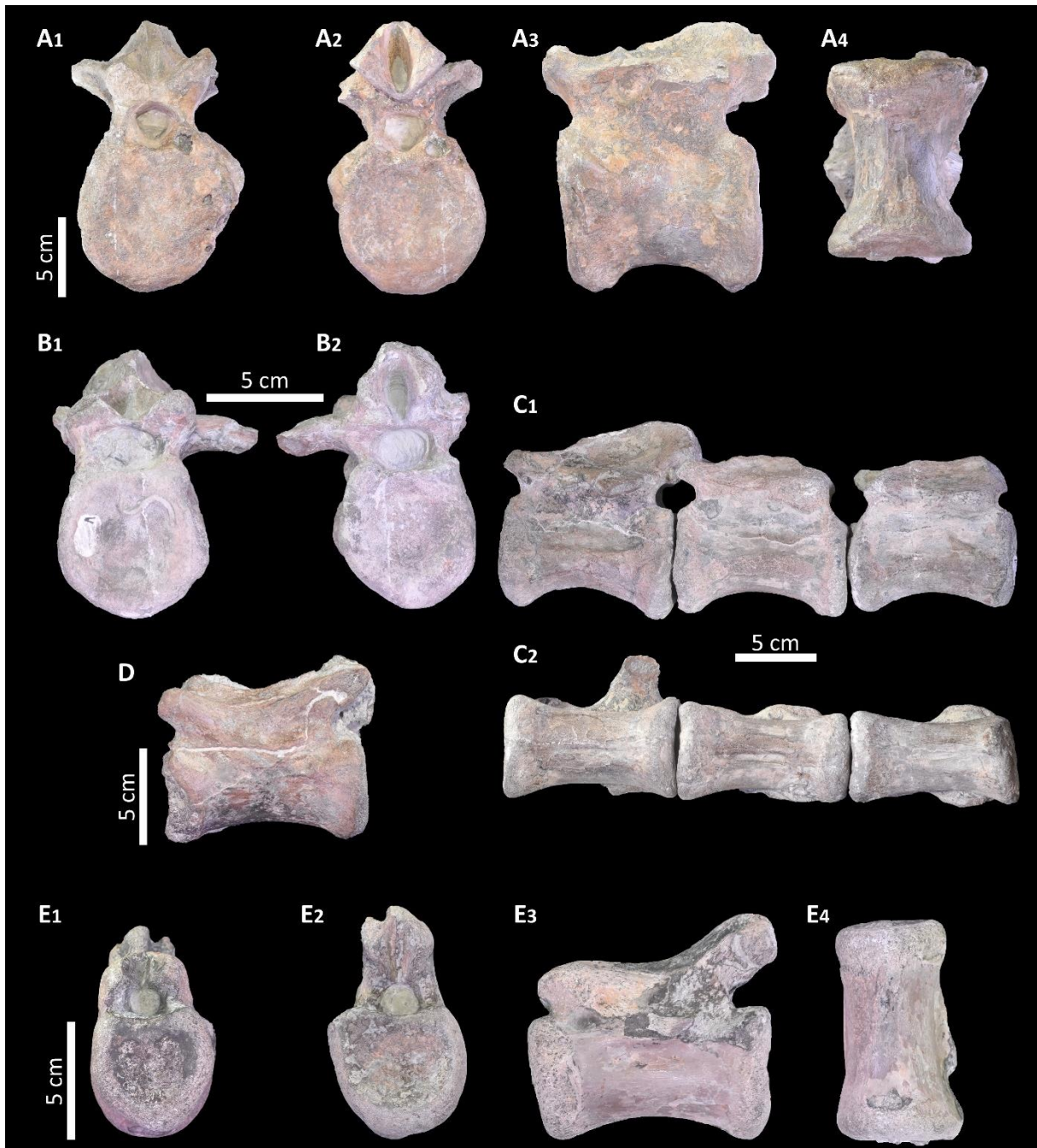


Figure 8. Vertèbres caudales des Vaches Noires : A. Vertèbre caudale B7 en vues antérieure (A1), postérieure (A2), latérale gauche (A3) et ventrale (A4). B. Vertèbre caudale Pen6 en vues antérieure (B1) et postérieure (B2). C. Vertèbres caudales successives Pen6,7 et 8 vues latérale gauche (C1) et ventrale (C2). D. Vertèbre caudale Pen9 en vue latérale gauche. E. Vertèbre caudale APVM2 en vues antérieure (E1), postérieure (E2), latérale gauche (E3) et ventrale (E4).

le « point de transition » (22 à 26 chez *Allosaurus fragilis*). L'épine neurale contrairement aux vertèbres Pen6 - 8 semble s'étendre sur toute la longueur et ne pas être restreinte à la moitié postérieure de l'arc neural.

PE-2013-188, V795 et Pen9 : Ces vertèbres sont assez endommagées et craquelées sur l'arc neural. Tout comme APVM2, leur face ventrale ne présente pas de sillon. Elles possèdent toutes des rides ou crêtes plus ou moins marquées à la place des processus transverses (Fig.8:D). Ces dernières sont érodées, mais elles permettent de placer ces vertèbres au-delà du « point de transition ». Cependant Pen9 est de dimensions supérieures à Pen8 et APVM2 et représente un 3^{ème} individu.

L'analyse de tous ces spécimens indique la présence d'au moins 3 individus différents. La morphologie changeante des vertèbres au cours d'une série ne permet pas de définir avec certitudes s'il s'agit de formes différentes. Cependant certaines caractéristiques, propres aux vertèbres Pen6 – 8, comme le sillon ventral confortent cette hypothèse. Enfin, la vertèbre terminale Pen10 du niveau de l'Oolithe Ferrugineuse de Villers indique un 4^{ème} individu.

3.3 Squelette appendiculaire

Fémur

MEGALOSAUROIDEA Fitzinger, 1843
MEGALOSAURIDAE Fitzinger, 1843
Megalosauridae indéterminés

Matériel : fémur droit MNHN.F.RJNunbr1, extrémité distale de fémur gauche NMH1.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes de Villers (niveau H14, trouvé *in situ*). Oxfordien Inférieur.

Le fémur MNHN.F.RJNunbr1 est en deux parties (Fig.9:A). Il manque la mi-diaphyse et les parties proximales et distales sont abîmées. Seule la base de la tête articulaire est conservée. La fracturation est importante dans toute la partie distale surtout antérieurement. L'os est massif et il devait appartenir à un théropode de grande taille. La régression linéaire (Annexe 5) indique que la taille totale de l'os s'approchait du mètre (971 ± 47). Par comparaison, le fémur du type de *Streptospondylus altdorfensis* a été estimé à 642 ± 36 mm.

En vue postérieure, le sillon postérieur au condyle de la tête articulaire est visible. Le grand trochanter correspond à un plateau large de 55 mm érodé proximale. Le petit trochanter est incomplet, surtout en partie médiale. Il ressemble à une lame épaisse érigée antérieurement se détachant de la diaphyse (Fig.9:A2,6). Son orientation latérale en vue

antérieure est similaire chez *Megalosaurus bucklandi* (Benson 2010) contrairement à *Allosaurus fragilis* dont le trochanter s'érige médialement. L'extrémité distale du fémur est large médiolatralement de 229 mm. En vue distale malgré l'érosion, les deux condyles sont visibles. Le condyle latéral est rond tandis que le condyle médial est longitudinal et étroit. La facette articulaire de ce condyle est orientée postérodistalement. La partie fracturée et érodée distalement est en connexion avec une caractéristique étonnante de l'os : une crête médi-distale large et épaisse (Fig.9:A2,4,5). Cette structure rend la section transverse de l'os triangulaire. Cette configuration est donc très différente de celle de *Streptospondylus* chez qui cette même zone est plane. Cette crête qui part du condyle médial peut être observé chez *Torvosaurus gurneyi* et *T. tanneri* mais à une échelle plus réduite que sur notre spécimen (Siegwarth et al. 1997, Hendrickx & Mateus, 2014). Le sillon extenseur, séparant les condyles en vue antérieure n'est visible que dans sa partie la plus proximale. En vue postérieure, on voit que la crista tibiofibularis est cassée et seule sa base, ovale, est visible. Médialement à celle-ci est présent le sillon fléchisseur. Il est large d'environ 30 mm et convexe. En vue distale, un sillon connectant la crista tibiofibularis à la dépression centrale entre les deux condyles est discernable (Fig.9:A5). Une telle configuration est caractéristique de taxons basaux dont font partie les Megalosauroides par rapport aux Avetheropodes (Benson 2010, Carrano et al. 2012).

La configuration en vue distale et l'orientation du petit trochanter sont similaires chez *Megalosaurus*. Enfin, la crête médi-distale bien que beaucoup plus développée rappelle *Torvosaurus*. Au regard de ces caractéristiques, une assignation à la famille des Megalosauridae semble pertinente. L'extrémité distale du fémur NMH1 (Fig.9:B), déjà décrit par Buffetaut (1994) possède les mêmes caractéristiques que MNHN.F.RJNunbr1 comme la crête médi-distale et le sillon de la face distale et devait appartenir à un autre individu du même taxon légèrement plus petit. La régression linéaire indique un fémur de 870 ± 40 mm L'extrémité proximale d'un 3^{ème} fémur (PE-2018-323), beaucoup plus petit a été décrit en Annexe 2. Il est trop fragmentaire pour établir une attribution taxonomique ou le rapprocher des fémurs MNHN.F.RJNunbr1 et NMH1. Cependant il indique la présence d'un 3^{ème} théropode.

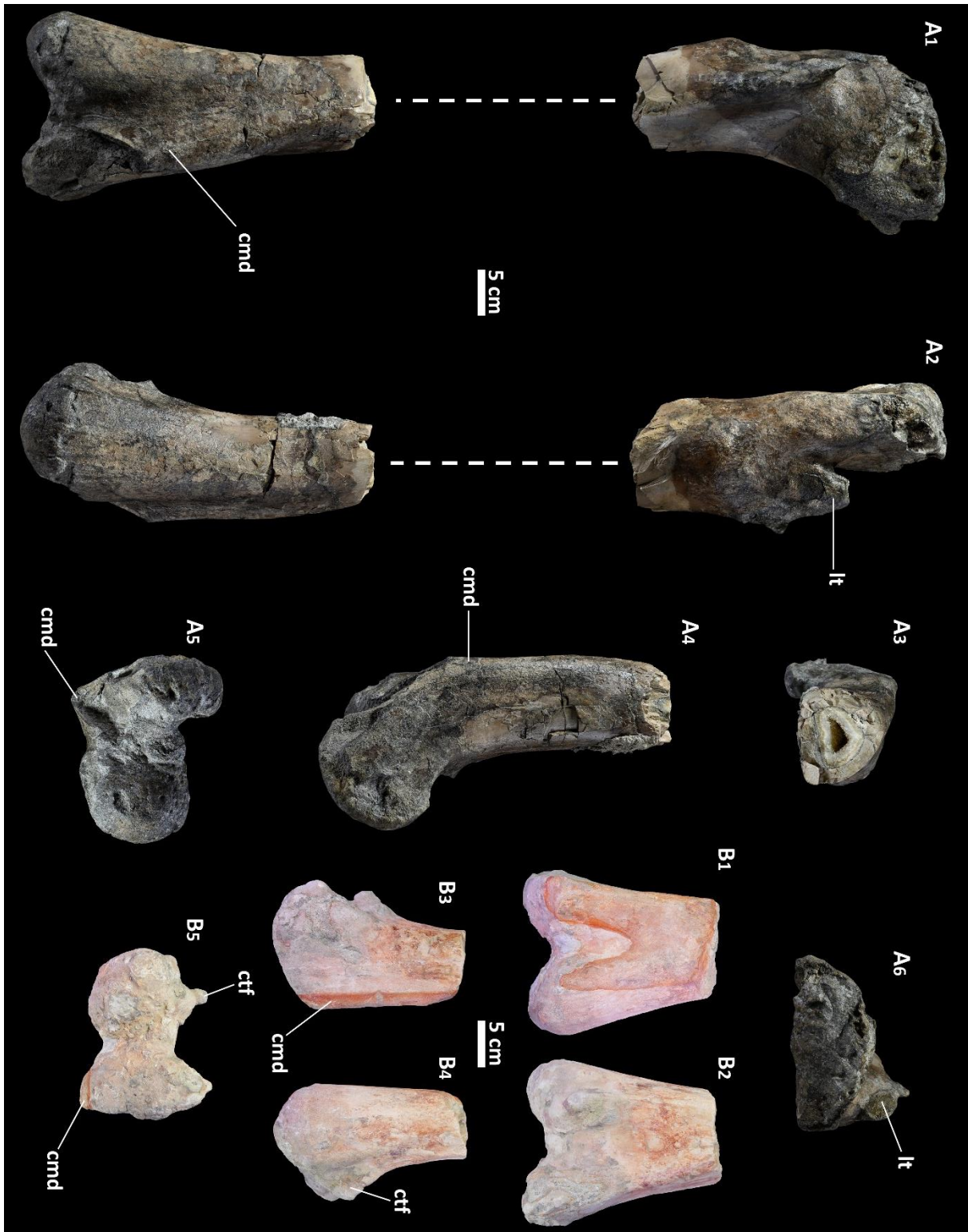


Figure 9. Fémurs des Vaches Noires : A. fémur droit MNHN.F.RJNunbr1 en vue antérieure (A1) et latérale (A2), extrémité distale en vues proximale (A3, avant en haut), médiale (A4) et distale (A5, avant en bas) et extrémité proximale en vue proximale (A6, avant en haut). B. extrémité distale de fémur gauche NMH1 en vues antérieure (B1), postérieure (B2), médiale (B3), latérale (B4) et distale (B5). cmd, crête médiostale. ctf, crista tibiofibularis. lt, petit trochanter.

Tibia

TETANURAE Gauthier, 1986 Tetanurae indéterminé

Matériel : tibia gauche n°Pen12.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes.

Le spécimen Pen12 correspond à l'extrémité proximale d'un tibia gauche. Il est décrit en détail en annexe 2. Il est bien conservé et devait appartenir à un théropode de petite taille, inférieure à celle du spécimen connu de *Streptospondylus* (Allain 2001). Une attribution taxonomique au-delà de Tetanurae uniquement avec ce fragment proximal n'est pas pertinente. Cependant sa préservation ainsi que ses dimensions sont comparables à l'extrémité proximale de fémur PE-2018-323. Cela conforte la présence d'un petit théropode (peut-être juvénile) dans les falaises des Vaches Noires.

4. La surreprésentation des théropodes dans les Vaches Noires : biodiversité particulière ou biais d'étude ?

Les théropodes constituent la majorité des restes de dinosaures trouvés aux Vaches Noires. En effet seuls de rares ossements d'autres groupes sont connus et correspondent à des vertèbres de sauropode (Buffetaut 2013, Annexe 8) et d'un thyrophore (Buffetaut & Tabouelle sous press.). Cette biodiversité apparente ne correspond pas à celle d'autres gisements normands ou de l'Oxford Clay. Dans les couches calloviennes et oxfordiennes anglaises, de nombreux groupes autres que théropodes sont représentés : stégosaure, ornithomimide et sauropode (Martill 1988, Lomax & Tamura 2014). En France d'autres gisements à sédiments marins du Jurassique moyen à terminal ont livré des représentants de ces groupes (Allain & Superbiola 2003, Buffetaut 1994a, 2013). Il est donc peu vraisemblable d'imaginer un paléo-écosystème du Massif armoricain différent des autres îles européennes. De même, cette surreprésentation des théropodes aux Vaches Noires n'est probablement pas le véritable reflet de la biodiversité de l'époque. Il est envisageable que, contrairement aux autres groupes de dinosaures connus, les théropodes pouvaient fréquenter les côtes pour se nourrir de cadavres échoués d'animaux marins. De plus certains d'entre eux avaient des tendances piscivores avérées comme les Megalosauroides Spinosauridae (Amiot et al. 2010, Allain et al. 2012, Brusatte 2012). D'autres Megalosauroides étaient susceptibles de se nourrir de poisson comme le prouvent les restes gastriques de *Poekilopeuron* (Allain 2005). Les théropodes qui

fréquentaient les côtes seraient alors plus facilement entraînés en mer. Cependant, cela n'explique pas pourquoi cette surreprésentation n'est pas retrouvée dans les gisements homologues aux Vaches Noires. Il faut rappeler que la fossilisation d'un organisme est un phénomène rare ; celle d'un organisme terrestre en milieu marin l'est encore plus. Au regard de la façon dont sont trouvés les ossements aux Vaches Noires il est possible que leur caractère isolé soit le reflet de cette taphonomie particulière qui disperserait les restes d'un organisme. Cette partition accentuée des spécimens avait déjà été imaginée par Buffetaut 2013 et expliquerait en partie la surreprésentation des théropodes aux Vaches Noires (qui serait donc une surestimation). Les spécimens tels que les vertèbres caudales Pen 6,7 et 8 trouvées séparément et les frontaux APVM1 s'associant à l'arrière crâne B25392 sont un bon exemple de cette dispersion. Il est donc envisageable que certains ossements étudiés proviennent d'organismes communs. Il devient alors important d'estimer le nombre minimal d'individus. Les dimensions des ossements révèlent des théropodes de taille globalement équivalente et similaire voir plus grands qu'*Allosaurus*. Le spécimen type de *Streptospondylus altdorfensis* est quant à lui plus petit à l'instar des spécimens Pen12 et PE-2018-323 qui pourraient potentiellement appartenir au même individu. C'est finalement la stratigraphie et les attributions taxonomiques des divers spécimens qui permettent de préciser le nombre minimal d'individus.

L'étude des 29 ossements a permis de déterminer la présence d'au moins 3 taxons différents. Le premier est un Allosauroidea indéterminé dont 2 individus sont différenciables et représentés respectivement par le maxillaire Pen380 et A1 auxquels peuvent se rattacher les vertèbres B3 et Pen2 ainsi que la boîte crânienne reformée APVM1+B25392 (Fig.10:A). Le second taxon est *Streptospondylus altdorfensis* représenté par potentiellement 3 individus : le type auquel pourrait s'ajouter la vertèbre Pen5, un autre plus grand des marnes oxfordiennes avec la vertèbre cervicale Pen3 et un probable individu adulte de grande taille de l'Oolithe Ferrugineuse de Villers (Fig.10:B). Ce dernier, fondé sur les spécimens B1, B5, Pen10 et MNHN.F.RJNunbr2 est particulièrement intéressant, car il apporterait du matériel crânien (le prémaxillaire) aux ossements connus de *Streptospondylus altdorfensis*. Le dernier taxon est un Megalosauridae de grande taille représentée par deux fémurs de deux individus différents : MNHN.F.RJNunbr1 du niveau H14 des Marnes de Villers et NMH1 (Fig.10:C). Cette distinction est cependant sujette à caution, car la différence entre ce taxon et *Streptospondylus altdorfensis* est basée sur le fémur MNHN.F.RJN93 qui correspond à du matériel rapporté au type. Cependant ces deux formes de fémur des Vaches Noires demeurent une preuve de la présence de deux taxons différents du groupe des Megalosauroidea. Les autres ossements des

marnes callovienne-oxfordienne dont l'attribution taxonomique n'a pu être établie correspondent à du matériel vertébral. Il est envisageable que ces spécimens de Tetanurae indéterminés ainsi que certains ossements qui n'ont pas été réunis pour cette étude (cf. le métatarse d'*Allosauroidea* décrit par Buffetaut et al. 2010) se greffent aux individus sus-cités en particulier les vertèbres caudales. De la même manière, *Piveteausaurus* devient problématique. En effet en plus de son attribution taxonomique variable – considéré *Allosauroidea* (Allain 2001) ou *Megalosauroidea* (Carrano et al. 2012) – il est facilement envisageable qu'il se rattache au matériel étudié ici. Une nouvelle étude de ce spécimen afin de clarifier ses affinités taxonomiques ne serait que bénéfique. Finalement, au minimum, 3 taxons sont présents dans les Falaises des Vaches Noires répartis en 8 individus (Annexe 6).

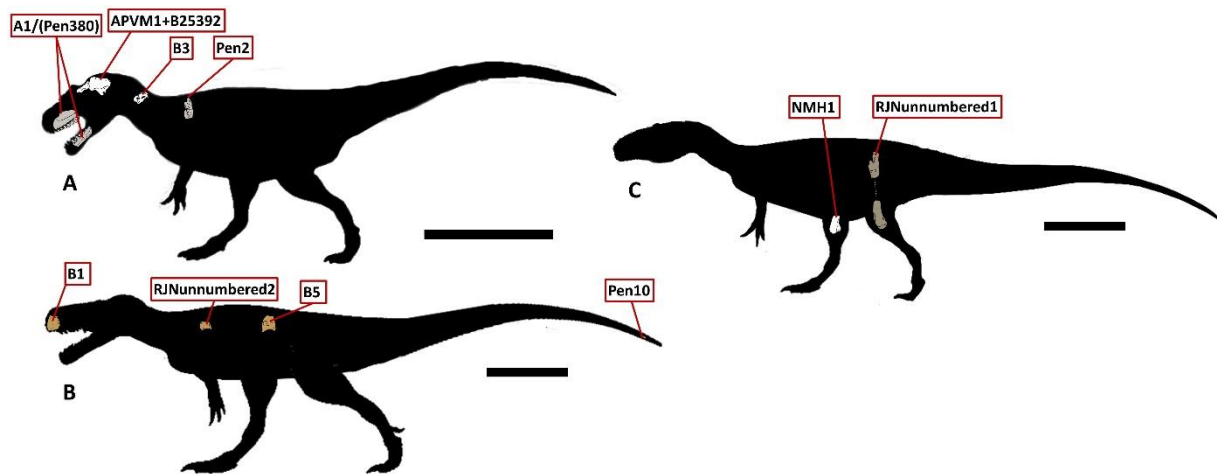


Figure 10. Représentation des différents taxons estimés de l'étude et placement anatomique des spécimens associés. A. *Allosauroidea* indéterminé. **B.** probable *Streptospondylus altdorfensis* de l'Oolithe Ferrugineuse de Villers. **C.** *Megalosauroidea* indéterminé différent de *Streptospondylus altdorfensis*. Echelle approximative : 1 m.

Il est important de rappeler que ce nombre minimal d'individu et de taxon constitue une hypothèse. Il est évident que ce nombre de théropodes aux Vaches Noires ne sera sans doute jamais établi. Cependant considérer un nombre minimal de formes semble plus pertinent qu'une surestimation du nombre d'individus. Mais il demeure vrai que les théropodes sont étrangement plus représentés que les autres groupes de dinosaures et il est difficile d'expliquer ce phénomène (Buffetaut 2013). L'hypothèse la plus probable est d'envisager une surestimation du nombre d'individus associée à un paléocomportement propre aux théropodes de l'époque.

L'étude de matériel inédit a donc permis de supposer à une surestimation du nombre d'individus et parfois de réunir des spécimens de collections différentes. Bien que les raisons de la surreprésentation des théropodes soient encore source de questionnement, la diversité de ces dinosaures aux Vaches Noires a été précisée. La présence d'un *Allosauroidea* déjà supposée (Knoll et al. 1999, Buffetaut et al 2010) a été confirmée notamment par le fragment de mâchoire

A1. Le dégagement de cette pièce serait très intéressant pour mieux connaître la position taxonomique de ce taxon. *Metriacanthosaurus parkeri* représente un contemporain de l'Oxfordien inférieur de l'Oxford Clay et un des premiers Allosauroidea européen connu (Carrano et al. 2012). Comparer les ossements de ces deux théropodes apporterait des informations sur la diversité des Allosauroidea Jurassique en Europe. Malheureusement, les restes de *Metriacanthosaurus* sont exclusivement postcrâniens (Walker 1964). Deux taxons minimums de Megalosauroidea sont aussi présents. Les ossements inédits ont permis de mieux connaître l'un d'entre eux : *Streptospondylus* notamment à un stade adulte (de grande taille) plutôt que juvénile (Allain 2001). Les ressemblances avec *Eustreptospondylus* ont encore une fois été mises en avant et une étude comparative des restes de ces deux théropodes pourrait apporter de nouvelles informations quant à leur relation et sur la validité de les placer sous deux genres différents. En effet il existe des similitudes entre les dinosaures du Jurassique anglais et de Normandie entraînant des regroupements sous la même espèce de certains genres de stégosaures (Maidment et al. 2008). Enfin, le caractère fragmentaire des ossements ne permet pas de réaliser une étude phylogénétique fiable. Même *Streptospondylus altdorfensis*, le spécimen le plus complet des Vaches Noires est un taxon « instable » retiré des analyses pour une meilleure résolution (Benson 2010, Carrano et al. 2012). Le contexte paléoévolutif est cependant intéressant. En effet les Mégalosauroidea (excepté les Spinosauridae) semblent être remplacés par les Allosauroidea au cours du Jurassique supérieur (Carrano et al. 2012).

Cette étude a été confrontée à de nombreux biais. Des biais taphonomique d'abord car les ossements ont été dispersés et ont une provenance stratigraphique incertaine. Un biais de conservation ensuite. Les fossiles ont non seulement subi la marée différemment, mais ont aussi été traité de manière différente par leur propriétaire. Ces variations ont eu une influence non négligeable sur leur préservation, mais aussi sur les identifications et attributions taxonomiques des os. Ces dernières ont été impactées par l'impossibilité d'observer certaines structures masquées par la gangue lorsque le dégagement n'a pas été autorisé. De plus le caractère fragmentaire même des ossements a rendu particulièrement difficile l'établissement d'attribution taxonomique. En effet le matériel isolé ne permet pas une vue d'ensemble sur un organisme et certains os ne possèdent pas de caractères discriminants.

5. Conclusion

Le rassemblement de tous ces spécimens de collections différentes et notamment privées a permis un regard nouveau et surtout global sur les restes de théropodes des Falaises des Vaches Noires. La présence de grands à très grands théropodes est démontrée. Au moins trois taxons différents sont représentés : deux Megalosauroidea et un Allosauroidea. L'aspect fragmentaire des restes ne permet malheureusement pas une étude phylogénétique fiable. Les informations sont donc surtout d'ordre anatomique et aident à mieux nous représenter ces êtres éteints. Ainsi, *Streptospondylus*, jusqu'ici connu par un squelette partiel d'individu juvénile, semble pouvoir atteindre une très grande taille à l'âge adulte. Les ossements attribués aux Allosauroidea apportent leur lot de connaissance sur ce groupe peu représenté en Europe à cette période. Le dégagement complet de certains spécimens serait à ce titre très bénéfique.

L'hypothèse d'un paléocomportement particulier aux théropodes semble logique pour expliquer leur surreprésentation dans les Vaches Noires. Cependant les gisements marins contemporains comme ceux de l'Oxford Clay ne présentent pas cette diversité particulière. L'étude d'ensemble a cependant permis d'établir que cette surreprésentation est sans doute liée à une surestimation du nombre d'individus. Cette dernière serait le reflet de la taphonomie particulière présente aux Vaches Noires et de la façon dont sont trouvés les ossements. Il est donc probable que les individus desquels proviennent les spécimens de cette étude soient plus complets dans les falaises.

La dispersion des ossements et leur collecte par différentes personnes sont une source importante de biais pour leur étude et la compréhension de la diversité des théropodes du gisement. Mais c'est cette même taphonomie particulière qui a permis à des générations d'amateurs et de professionnels de trouver et d'étudier ces restes du Jurassique. En suivant l'hypothèse de dispersion des ossements, il est facilement envisageable que d'autres ossements encore enfouis ou non signalés puissent faire « lien » avec des spécimens de la présente étude. Les collections privées peuvent donc jouer un rôle capital dans la compréhension de la diversité des théropodes du Jurassique des Falaises des Vaches Noires. Outre une évidente valeur sentimentale ou ornementale pour leur propriétaire, ces ossements n'en restent pas moins des objets de sciences qui peuvent aider à l'étude des paléoenvironnements.

6. Références

- Allain, R. (2001). Redescription de *Streptospondylus altdorfensis*, le dinosaure théropode de Cuvier, du Jurassique de Normandie. *Geodiversitas*. 23(3): 349-367.
- Allain, R. 2002. Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the Middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22: 548-563.
- Allain, R. (2005). The postcranial anatomy of the megalosaur *Dubreuillosaurus valesdunensis* (Dinosauria Theropoda) from the Middle Jurassic of Normandy, France. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 25(4): 850-858.
- Allain, R. & Chure, D, J. (2002). *Poekilopleuron bucklandii*, the theropod dinosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Normandy. *Palaeontology*. 45: 1107-1121.
- Allain, R. & Superbiola, X, P. (2003). European dinosaur. *C.R Palevol*. 2: 27-44.
- Allain, R., Xaisanavong, T., Richir, P., & Khentavong, B. (2012). The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of Laos. *Die Naturwissenschaften*. 99: 369-77.
- Amiot, R., Buffetaut, E., Lecuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M, A., Mo, J., Simon, L., Suteethorn, V., Sweetman, S., Tong, H., Zhang, F. & Zhou, Z. (2010). Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology*. 38: 139-42.
- Bardet, N. (2013). Les ichthyosaures et les plésiosaures du Jurassique et du Crétacé des falaises des Vaches-Noires (Normandie, France). *Fossiles: Rev. Franç. Paleontol. Hors-série*. 4: 98-104.
- Barker, C, T., Naish, D., Newham, E., Katsamenis, O, L., & Dyke, G. (2017). Complex neuroanatomy in the rostrum of the Isle of Wight theropod *Neovenator salerii*. *Scientific Reports*. 7: 3749.
- Benson, R, B, J. (2010). A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the United Kingdom and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 158: 882-935.
- Bradshaw, M, J., Cope, J, C., Cripps, W, D, W., Donovan D, T., Howarth, M, K., Rawson, P, F., West, I, M., & Wimbledon, W, A. (1992). Jurassic. *Geological Society, London, Memoirs*. 13: 107-129.
- Britt, B, B. (1991). Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *Brigham Young University Geology Studies*. 37: 1-72.
- Brusatte, S, L. (2012). *Dinosaur Paleobiology*. Topics in Paleobiology. Wiley-Blackwell. Hoboken. 366p.

- Brusatte, S. L. & Sereno, P. C. (2008). Phylogeny of Allosauroidea (Dinosauria: Theropoda): comparative analysis and resolution. *Journal of Systematic Palaeontology*. 6(2): 155-182.
- Buffetaut, E. (1994a). The significance of dinosaur remains in marine sediments: an investigation based on the French record. *Berlin. Geowiss. Abh.* 13: 125-133.
- Buffetaut, E. (1994b). Restes de dinosaures du Callovien des Vaches Noires (Calvados) appartenant à la collection Nicolet (Houlgate). *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*. 31(2): 9-12.
- Buffetaut, E. (2013). Les dinosaures des Vaches-Noires. *Fossiles: Rev. Franç. Paléontol. Hors-série*. 4: 105-110.
- Buffetaut, E. & Enos, J. (1992). A new theropod dinosaur skull fragment from the Jurassic of the Vaches Noires, Normandy, France: remarks on the diversity of the Jurassic theropods of Europe. *C. R. Acad. Sci. Paris*. 314: 217-222.
- Buffetaut, E., Hébert, F., & Rebours T. (2010). Un métatarsien de dinosaure théropode dans le Jurassique des falaises des Vaches Noires (Calvados, Normandie, France). *Bulletin Sciences et Géologie Normandes*. 1: 49-53.
- Buffetaut, E., Pénnetier, G., & Pénnetier, E. (1991). Un fragment de mâchoire de *Megalosaurus* dans le Callovien supérieur des Vaches-Noires (Calvados, France). *Rev. Paléobiol.* 10: 379-387.
- Buffetaut, E. & Tabouelle, J. (sous press.) Thyreophoran vertebrae from the Callovian (Middle Jurassic) of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France), with remarks on the dinosaur assemblage from the Vaches Noires. *C.R Palevol*.
- Calvo, J. O., Porfiri, J. D., Verali, C., Novas, F., & Póblete, F. (2004). Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 41: 565-575.
- Carrano M T, Benson R B J & Sampson S D. (2012). The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda), *Journal of Systematic Palaeontology*. 10(2): 211-300.
- Christiansen, P. & Fariña, R. (2004). Mass Prediction in Theropod Dinosaurs. *Historical Biology*. 16: 85-92.
- Currie, P. J. & Zhao, X.-J. 1994. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 30: 2037-2081.
- Dugué, O., Fily, G., & Rioult, M. (1998). Le Jurassique des Côtes du Calvados. Biostratigraphie, Sédimentologie, Paléoécologie, paléogéographie et Stratigraphie séquentielle. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis du Muséum du Havre*. 85(2): 132p.

- Hendrickx, C. & Mateus, O. (2014). *Torvosaurus gurneyi* n. sp., the Largest Terrestrial Predator from Europe, and a Proposed Terminology of the Maxilla Anatomy in Nonavian Theropods. *PLoS ONE*. 9(3): e88905.
- Hendrickx, C., Mateus, O., & Auroújo, R. (2015). The dentition of megalosaurid theropods. *Acta Palaeontologica Polonica*. 60(3): 627-642.
- Hua, S. (2013). Les crocodiles marins jurassiques des Vaches Noires (Calvados, France): systématique et paléoécologie. *Fossiles: Rev. Franç. Paleontol. Hors-série*. 4: 90-97.
- Knoll, F., Buffetaut, E., & Bülow, M. (1999). A theropod braincase from the Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France): osteology and palaeoneurology. *Bull. Soc. Géol. France*. 170: 103-109.
- Lomax, D, R., Tamura, N. (2014) *Dinosaurs of the British Isles*. SiriScientificPress. Manchester. 416p.
- Madsen, J, H. (1976). *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological and Mineral Survey*. 109: 1-163.
- Maidment, S., Norman, D., Barrett, P., & Upchurch, P. (2008). Systematics and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology*. 6: 1815-1821.
- Martil D, M. (1998). A review of the terrestrial vertebrate fauna of the Oxford Clay (Callovian-Oxfordian) of England. *Mercian Geol*. 11: 171-190.
- McClelland, B, K. (1990). Anatomy and cranial kinesis of the *Allosaurus* skull. *Master's thesis, University of Utah, Salt Lake City*. 122 pp.
- Piveteau, J. (1923). L'arrière-crâne d'un dinosaurien carnivore de l'oxfordien de Dives. *Annales de Paléontologie*. 12: 1-11.
- Plasse, M. & Buffetaut, E. (2016). Une vertèbre dorsale de dinosaure théropode dans le Jurassique supérieur des Vaches Noires (Calvados, Normandie, France) et le problème des restes de dinosaures en milieu marin. *Bulletin Sciences et Géologie Normandes*. 8: 5-13.
- Russell, D, A. (1972). Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of Western Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 9(4): 376-402.
- Sadleir, R., Barrett, Paul., & Phillip Powell, H. (2008). The Anatomy and Systematics of *Eustreptospondylus oxoniensis*, a Theropod Dinosaur from the Middle Jurassic from Oxfordshire, England. *Monograph of the Palaeontographical Society*. 160: 1-82.
- Siegwarth, J, D., Lindbeck, R, A., Redman, P, D., Southwell, E, H., & Bakker, R, T. (1997). Giant carnivorous dinosaurs of the family Megalosauridae from the Late Jurassic Morrison Formation of eastern Wyoming. *Contributions from the Tate Museum Collections, Casper, Wyoming*. 2: 1-33.

- Taquet, P. & Welles, S. P. (1977). Redescription du crâne de dinosaure de Dives, Normandie. *Annales de Paléontologie*. 63: 191-206.
- Walker, A. D. (1964). Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of *Carnosaurus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 248: 53-134.
- Wilson, J. A. (1999). Vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 19: 639-653.
- Wilson, J. A., D'Emic, M. D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M., & Whitlock, J. A. (2011). A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE*. 6(2): e17114.
- Witmer, L. M. (1997). The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 17: 1-76.

Annexe 1. Tableau inventaire des spécimens des Vaches Noires réunis pour cette étude. Les spécimens étudiables sont soulignés. Les attributions taxonomiques entre parenthèse correspondent aux regroupements supposés (cf. partie Discussion)

Numéro de spécimen	Collection source	Préparation (connue)	Origine stratigraphique (ré)évaluée	Type d'ossement	Attribution taxonomique :
<u>A1</u>	Anicolas	-	Marnes oxfordiennes. Oxfordien inférieur	Maxillaire et dentaire gauche en occlusion	Allosauroidea indet.
<u>APVM1</u>	Association Paléontologique de Villers-sur-Mer. Col. Enos	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Frontaux fusionnés	Allosauroidea indet.
<u>APVM2</u>	Association Paléontologique de Villers-sur-Mer. Col. Drijard	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanauræ indet.
<u>B1</u>	Bülw	acide	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (HI5)	Prémaxillaire droit	Megalosauridae indet. (<i>Streptospondylus altdorfensis?</i>)
<u>B2</u>	Bülw	acide	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Fragment indéterminé	Indéterminée
<u>B25192</u>	Bülw	acide	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Arrière crâne	Allosauroidea indet.
<u>B3</u>	Bülw	acide	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre cervicale	Allosauroidea indet.
<u>B4</u>	Bülw	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre dorsale	Tetanauræ indet.
<u>B5</u>	Bülw	acide	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (HI5)	Vertèbre dorsale	<i>Streptospondylus altdorfensis?</i>
<u>B6</u>	Bülw	-	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (HI5)	Vertèbre dorsale	Indéterminée
<u>B7</u>	Bülw	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanauræ indet.
<u>B8</u>	Bülw	-	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (HI5)	Vertèbre caudale	Indéterminée
<u>B9</u>	Bülw	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Inguinal indet.	Tetanauræ indet.
<u>NMH1</u>	Mairie d'Houlegate. Col. Nicolet	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Fémur gauche (extrémité distale)	Megalosauridae indet.
<u>NMH2</u>	Mairie d'Houlegate. Col. Nicolet	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanauræ indet.
<u>PE-2012-92</u>	Pezy	acide	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Os long indet.	Indéterminée
<u>PE-2012-94</u>	Pezy	-	Marnes oxfordiennes. Oxfordien inférieur	Vertèbre caudale	Tetanauræ indet.
<u>PE-2013-188</u>	Pezy	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanauræ indet.
<u>PE-2017-660</u>	Pezy	-	Nodule des Marnes de Villers	Vertèbre caudale	Sauropoda indet.
<u>PE-2018-323</u>	Pezy	acide	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Fémur gauche (extrémité proximale)	Tetanauræ indet.

Pen1	Pennetier	-	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (H15)	Os long indet.	Indéterminée
<u>Pen2</u>	Pennetier	acide	Marnes oxfordiennes. Oxfordien inférieur	Vertèbre caudale	Allosauroidea indet.
<u>Pen3</u>	Pennetier	acide	Marnes oxfordiennes. Oxfordien inférieur	Vertèbre cervicale	<i>Streptospondylus altdorfensis?</i>
<u>Pen380</u>	Pennetier	manuelle	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Maxillaire gauche	Allosauroidea indet.
<u>Pen4</u>	Pennetier	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre dorsale	Tetanurae indet.
<u>Pen5</u>	Pennetier	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre dorsale	<i>Streptospondylus altdorfensis?</i>
<u>Pen6</u>	Pennetier	manuelle	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanurae indet.
<u>Pen7</u>	Pennetier	manuelle	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanurae indet.
<u>Pen8</u>	Pennetier	manuelle	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanurae indet.
<u>Pen9</u>	Pennetier	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanurae indet.
<u>Pen10</u>	Pennetier	-	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (H15)	Vertèbre caudale	Tetanurae indet.
<u>Pen11</u>	Pennetier	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Tibia droit (extrémité proximale)	<i>(Streptospondylus altdorfensis?)</i> Tetanurae indet.
<u>MNHN.F.RJN</u> <u>unbr1</u> (unbr = non numéroté)	MNHN	acide/manuelle	Marnes de Villers (H14)	Fémur droit (extrémité proximale et distale)	Megalosauridae indet.
<u>MNHN.F.RJN</u> <u>unbr2</u> (unbr = non numéroté)	MNHN	-	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (H15)	Vertèbre dorsale	<i>Streptospondylus altdorfensis?</i>
<u>V795</u>	Paléospace l'Odyssée	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre caudale	Tetanurae indet.
<u>V869</u>	Paléospace l'Odyssée	manuelle	Marnes oxfordiennes. Oxfordien inférieur	Vertèbre dorsale	Tetanurae indet.
V878	Paléospace l'Odyssée	acide	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Vertèbre indéterminée	Indéterminé
V885	Paléospace l'Odyssée	-	Marnes calloviennes ou oxfordiennes	Os long indet. (fragment de fémur ?)	Indéterminé
V886	Paléospace l'Odyssée	-	Oolithes Ferrugineuses de Villers. Oxfordien inférieur (H15)	Os long indet. (fragment de fémur ?)	Indéterminé

Annexe 2. Description d'ossements relativement mal conservés et/ou dont l'anatomie ne permet pas une attribution taxonomique au-delà des Tetanurae.

1. Squelette axial

Vertèbres dorsales

Matériel : vertèbre dorsale antérieure MNHN.F.RJNunbr2.

Localité et Horizon stratigraphique : Oolithe Ferrugineuse de Villers (niveau H15 d'après les oolithes ferrugineuses présentes sur la gangue). Oxfordien inférieur.

La vertèbre est érodée antérieurement mais aussi sur la partie postérolatérale gauche de la face du centrum. Un large orifice sur la face antérieure est présent du côté gauche. Il ne semble pas correspondre à une caractéristique anatomique mais plutôt à un artefact. Le spécimen est long de 134 mm et haut de 126 mm et présente une opisthocœlie assez marquée (Fig.1). Seul le centrum est préservé mais coupé longitudinalement dans sa partie dorsale laissant apparaître des traces du canal neural. L'arc neural n'est pas préservé. Les parapophyses sont en partie conservées de chaque côté. Elles sont positionnées antérodorsalement au centrum (Fig.1:A1). Ce dernier a des faces ventrales et latérales qui sont concaves longitudinalement. En vue ventrale, le centrum présente un plateau large de 35 mm (Fig.1:A4) très similaire à celui présent chez les vertèbres dorsales de *Streptospondylus altdorfensis* (Allain 2001). Une large dépression pleurocentrale, creuse de chaque côté le centrum transversalement. Elle se place en dessous de la zone de suture avec l'arc neural non préservé. Au regard de ses proportions, de la présence de dépression pleurocentrale et de la position des parapophyses, il s'agit clairement d'une vertèbre dorsale de théropode de grande taille.

En se basant sur l'ostéologie révisée d'*Allosaurus fragilis* (Madsen, 1976), la position des parapophyses, plus basses que la suture arc neural/centrum, suggère une vertèbre dorsale antérieure, la quatrième ou cinquième. Cette hypothèse est aussi confortée par l'opisthocœlie, encore assez marquée, caractéristique de vertèbres dorsales antérieures. L'arc neural étant absent, une identification taxonomique serait très hasardeuse. Mais le centrum est long, à l'instar des vertèbres dorsales antérieures de *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus*. Cette configuration est différente chez des théropodes comme *Torvosaurus* ou *Allosaurus*. L'appartenance de ce spécimen au genre *Streptospondylus* ou à taxon proche est envisageable. Mais la conservation limitée de l'os rend cette attribution sujette à caution.



Figure 1. Vertèbres dorsales antérieures MNHN.F.RJNunbr1. Vue latérale gauche (A1), postérieure (A2), dorsale (A3) et ventrale

Matériel : Vertèbre dorsale n°Pen4.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes.

Seul le centrum de cette vertèbre est conservé. Les bords des facettes articulaires ainsi que la partie latérodorsale gauche sont érodés. L'état de conservation ne permet pas une orientation assurée de la pièce et les parapophyses ne sont pas conservées. La profondeur légèrement supérieure d'un côté de la dépression pleurocentrale indiquerait l'avant.

Le centrum est platicœle à légèrement ampicœle et long de 110 mm. Le corps est large de 70 mm et aplati dans sa partie ventrale. Le centrum est beaucoup moins concave latéralement et ventralement en comparaison avec Pen5 et B5. L'érosion des bords des faces articulaires accentue sans doute cette observation. Cependant, la dépression pleurocentrale est nettement moins profonde par rapport aux deux derniers spécimens. La suture avec l'arc neural droit est plane et bien délimitée dorsalement indiquant une probable immaturité de l'individu. Médialement à cette structure se trouve le canal neural, bien délimité et percé en son centre d'un foramen ovale long de 4 mm.

La forme du centrum indique une vertèbre dorsale moyenne à postérieure mais l'absence des parapophyses ne permet pas un placement plus précis. L'état de conservation de cette vertèbre est trop médiocre pour une attribution taxonomique au-delà des Tetanurae. Cependant, il diffère en taille et en forme des autres centruns conservés (Pen5 et B5) ce qui indiquerait une forme différente.

Matériel : Vertèbre dorsale n°B4

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes.

La vertèbre est fortement polie et roulée à tel point que l'on ne reconnaît pas un os au premier regard. Malgré l'érosion majeure, l'arc neural est conservé et attaché au centrum. Les apophyses sont absentes et seule la base de l'épine neurale est visible. Les facettes articulaires

ne sont plus visibles. Cet état de conservation est remarquable (Fig.2) et change du reste des spécimens des Vaches Noires étudiés jusqu'ici. Il est caractéristique d'une longue période sur l'estran subissant l'érosion des marées.

De chaque côté de ce qui reste du centrum sont visibles les fonds des dépressions pleurocentrales. Au regard de l'érosion importante, on peut supposer que ces structures devaient être assez profondes. L'arc neural est visible antérieurement et postérieurement sous forme de dépressions rondes marquées. Une trace d'hyposphène est visible, au-dessus d'une dépression triangulaire, et permet d'orienter la vertèbre. Etrangement, on peut observer clairement les différentes lamines osseuses de l'arc neural (Fig.2). Malgré l'absence des apophyses, les ACDL et PCDL ainsi que de légères CPOL sont discernables et encadrent les fosses correspondantes. Une autre singularité de ce spécimen est l'asymétrie de ces même lamines. En effet, en vue latérale droite, une lamine supplémentaire est visible et se place au centre de ce qui devrait être la CDF. La base de cette dernière se confond avec la ACDL tandis que son apex s'oriente postérieurement. Cette structure supplémentaire s'accompagne d'une orientation différente de la PCDL de chaque côté. En effet, cette dernière s'oriente postérieurement à droite et antérieurement à gauche (Fig.2). La SPOF s'oriente antérieurement dans sa partie dorsale et prend à l'instar de la SPRF une forme elliptique. L'épine neurale n'est visible que dans sa base et semble s'orienter antérieurement en suivant la fosse postspinale.

Les parapophyses étant absentes et le spécimen très érodé, un positionnement plus précis n'est pas faisable. L'orientation vers l'avant des épines neurales des vertèbres

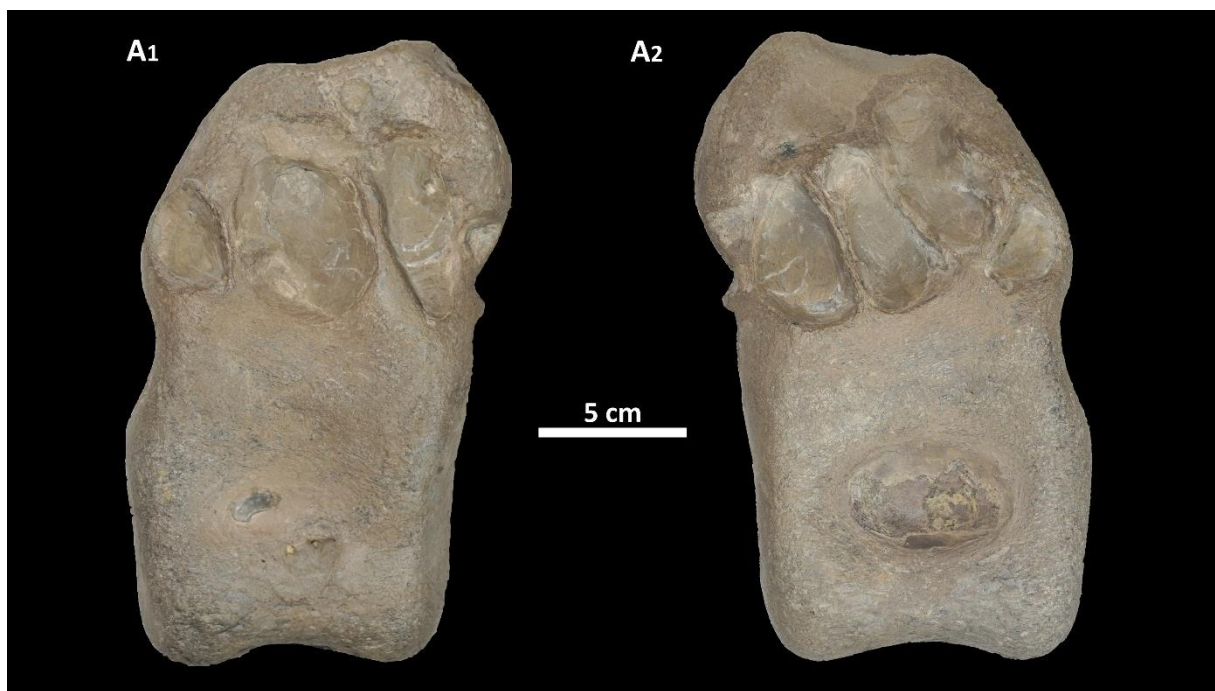


Figure 2. Vertèbres dorsale B4. Vue latérale gauche (A1) et latérale droite (A2).

dorsales postérieures est selon la phylogénie de Carrano et al. 2012 une synapomorphie des Allosauroidea. Cependant, au regard de la forme très modifiée par l'érosion, une attribution taxonomique au-delà des Tetanurae est impossible. De plus, la partie conservée de l'épine neurale est trop incomplète pour y voir un réel état de caractère, et l'orientation antérieure pourrait être artificielle.

Matériel : vertèbre dorsales postérieure n°V869.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes oxfordiennes (restes de coquilles d'*Actinostreon gregareum* sur la gangue). Oxfordien inférieur.

La vertèbre V869 (Fig.7:D) a déjà été décrite par Plasse & Buffetaut en 2016 et définie comme la treizième et dernière vertèbre dorsale d'un Allosauroidea.

D'après l'ostéologie révisée de Madsen, la dernière vertèbre présacrée correspond à la quatorzième et non la treizième. Il y a en effet une erreur sur la position de la vertèbre d'*Allosaurus fragilis* utilisée comme comparaison et présentée en figure 2 de l'article. L'emplacement des parapophysés est potentiellement discernable par les zones d'érosion latérales aux fosses infraprézygapophysiales. Cependant leur présence à la base antérieure des diapophysés, au même niveau que les prézygapophysés conforte le positionnement déjà effectué. Il s'agit donc bien d'une dernière vertèbre dorsale, la quatorzième. Malgré une description détaillée, cet os n'a pas été comparé à *Megalosaurus bucklandi* dont une vertèbre dorsale postérieure, paralectotype OUMNH J.13577, présente des similitudes importantes avec V869. Parmi ces dernières se trouve tout comme chez *Torvosaurus*, une face ventrale du centrum plate formant un plateau (Fig7:D1). Cette caractéristique est aussi présente chez *Streptospondylus altdorfensis*. La dépression pleurocentrale assez conséquente de chaque côté du centrum est similaire à *Megalosaurus*. Sur les vertèbres dorsales postérieures de *Sinraptor* et *Allosaurus*, ces structures sont absentes ou plus légères. En ce qui concerne l'arc neural, la « crête » (ridge) sur OUMNH J.13577 mentionnée dans la description de *Megalosaurus bucklandi* (Benson 2010a) qui scinde la fosse infrapostzygapophysiale est aussi présente chez V869 de manière très similaire. Il s'agit de la CPOLE qui délimite antérieurement la CPOF (Wilson 1999, Wilson et al. 2011).

Au regard de ces nouvelles informations, l'attribution de cette vertèbre à un Allosauroidea est moins certaine. En considérant ses ressemblances avec *Megalosaurus bucklandi* et d'autres représentants du groupe, V869 pourrait aussi appartenir à un Megalosauroidea de grande taille. Le spécimen sera donc attribué à un Tetanurae indéterminé.

2. Squelette appendiculaire

Fémur

Matériel : fémur gauche n° PE-2018-323.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes.

Le spécimen correspond à une extrémité proximale de fémur gauche plutôt petite (longue de 170 et large de 100 mm). Il est fracturé transversalement au niveau du 4^{ème} trochanter (Fig.3:A2). L'os est érodé au niveau de la tête articulaire ainsi que sur les marges proximales du petit et du grand trochanter. De ce fait, peu de structures sont préservées. En vue médiale, la base de la tête articulaire s'arque antérieurement et projette ainsi la tête articulaire dans la même direction. Le petit trochanter correspond à une large structure osseuse qui s'érige antérieurement (Fig.3:A2,A3). Il forme un angle d'environ 80° avec ce qui reste de la tête articulaire, similairement à *Eustreptospondylus*. En vue latérale, le petit trochanter est aussi large que le reste de l'os rendant la coupe transverse triangulaire distalement. Cette structure dépasse légèrement la base du grand trochanter latéralement et sont séparés par un sillon vertical encore rempli de gangue qui s'élargit médialement. La partie proximale du 4^{ème} trochanter est visible et correspond à une légère lame osseuse qui s'oriente postérieurement dans la partie distale du spécimen. Tout comme chez *Eustreptospondylus*, il n'est pas visible en vue antérieure (Fig.3:A4) (Sadleir et al. 2008).

Ce fémur est trop incomplet pour être attribué taxonomiquement. Cependant il présente d'une morphologie similaire à *Eustreptospondylus*. Outre ses dimensions, certaines de ses caractéristiques rendraient intéressante une comparaison directe avec le fémur de OUMNH.J.13558, le spécimen type de *Eustreptospondylus*.

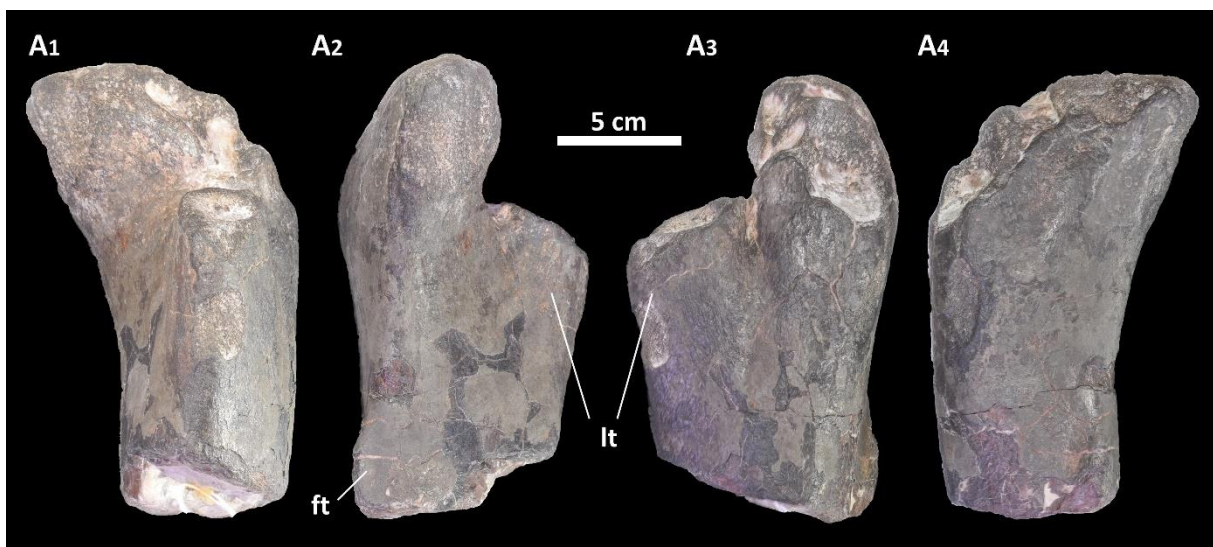


Figure 3. Extrémité proximale de fémur gauche PE-2018-323. Vue antérieure (A1), médiale (A2), latérale (A3) et postérieure (A4). It. petit trochanter. ft. quatrième trochanter.

Tibia

Matériel : tibia gauche n°Pen11.

Localité et Horizon stratigraphique : Marnes calloviennes ou oxfordiennes.

Le spécimen Pen11 correspond à l'extrémité proximale d'un tibia gauche. Seule la marge proximale est légèrement fracturée et érodée Il est donc bien conservé. La face proximale est longue de 110 mm et large de 65. En vue postérieure, le condyle latéral a une position plus distale que le médial. Ainsi la face articulaire est orientée latéroventralement (Fig.4:A1,A5). Les condyles sont de dimensions équivalentes et séparés par une dépression. En vue dorsale, la crête cnémiale se place antérolatéralement (Fig.4:A2). Elle s'oriente postérodorsalement dans sa partie proximale. Une crête court le long de celle-ci latéralement. Cette structure forme la marge antérieure de l'incisura tibialis (Fig.4:A3) qui sépare la crête cnémiale du condyle médial. Cette dépression correspond à la zone d'apposition antérieure de la fibula. Contrairement à *Allosaurus* qui présente une incisura tibialis profonde et rectangulaire en vue dorsale, celle de Pen11 est légère et similaire à *Megalosaurus* et *Eustreptospondylus*. En vue latérale se trouve une lame osseuse qui s'étend dans la moitié distale du spécimen. Il s'agit de la crista fibularis (Fig.4:A5) qui s'articule avec la fibula. Cette crête est centrale sur la partie latérale de la diaphyse. Elle est fracturée transversalement avec le reste de la diaphyse.

Attribuer ce spécimen taxonomiquement n'est pas possible sans la partie distale qui peut apporter des caractéristiques discriminantes (Allain 2001). Cependant, les ressemblances avec *Megalosaurus* et *Eustreptospondylus* sont notables. Sa conservation particulièrement pyriteuse est très similaire à celle de *Streptospondylus* mais il semble plus petit que les restes appendiculaires de ce dernier (fémur et extrémité distale de tibia). Une comparaison directe entre ces restes serait intéressante. Les dimensions de ce tibia sont compatibles avec l'extrémité proximale du fémur de la collection Pezy (PE-2018-323), conservé de manière analogue.

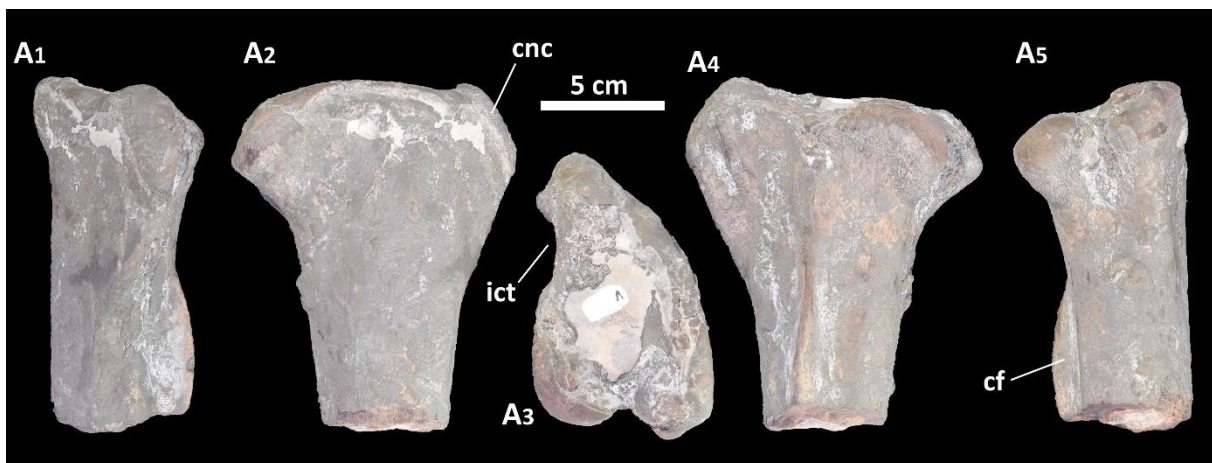
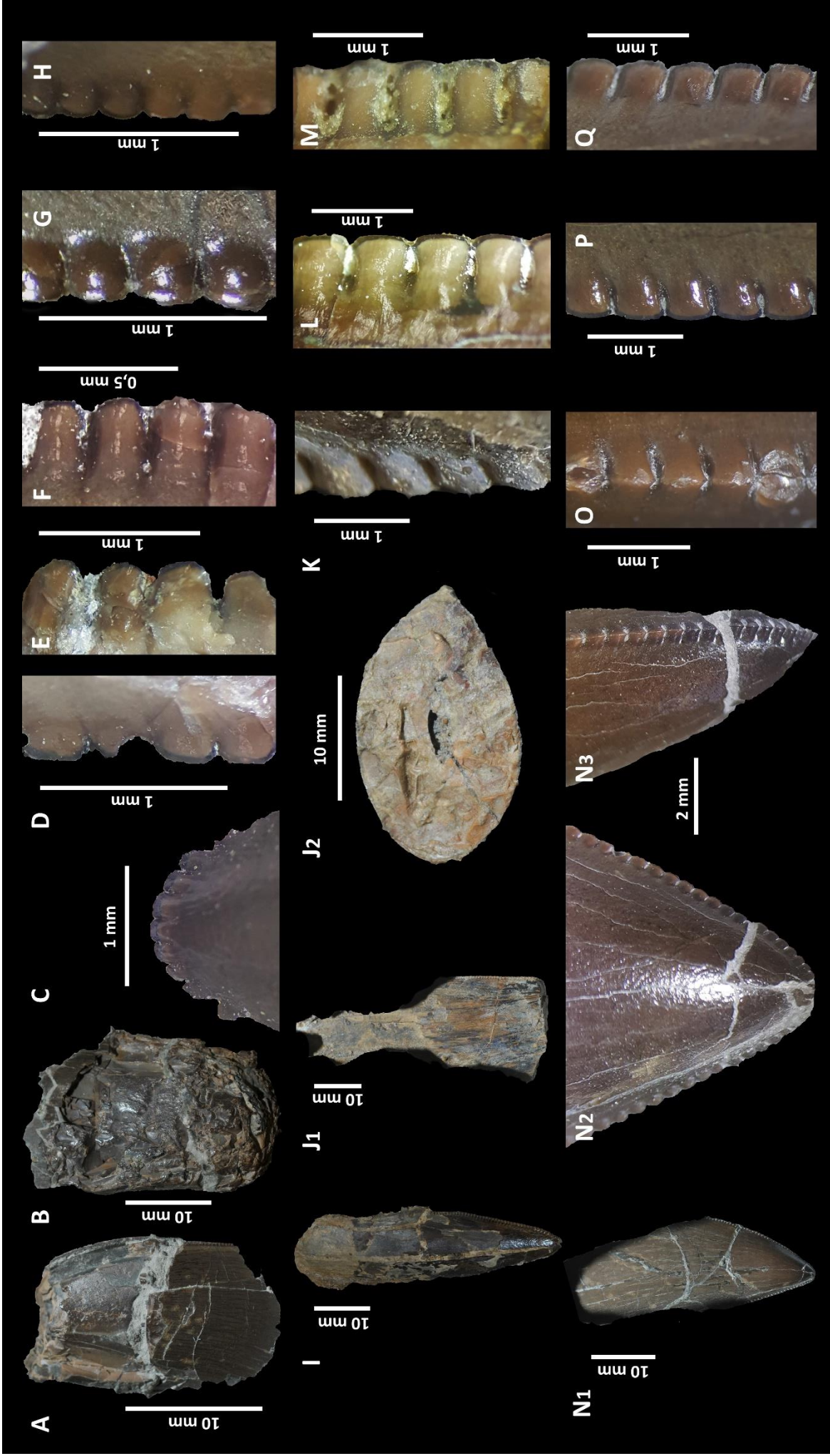


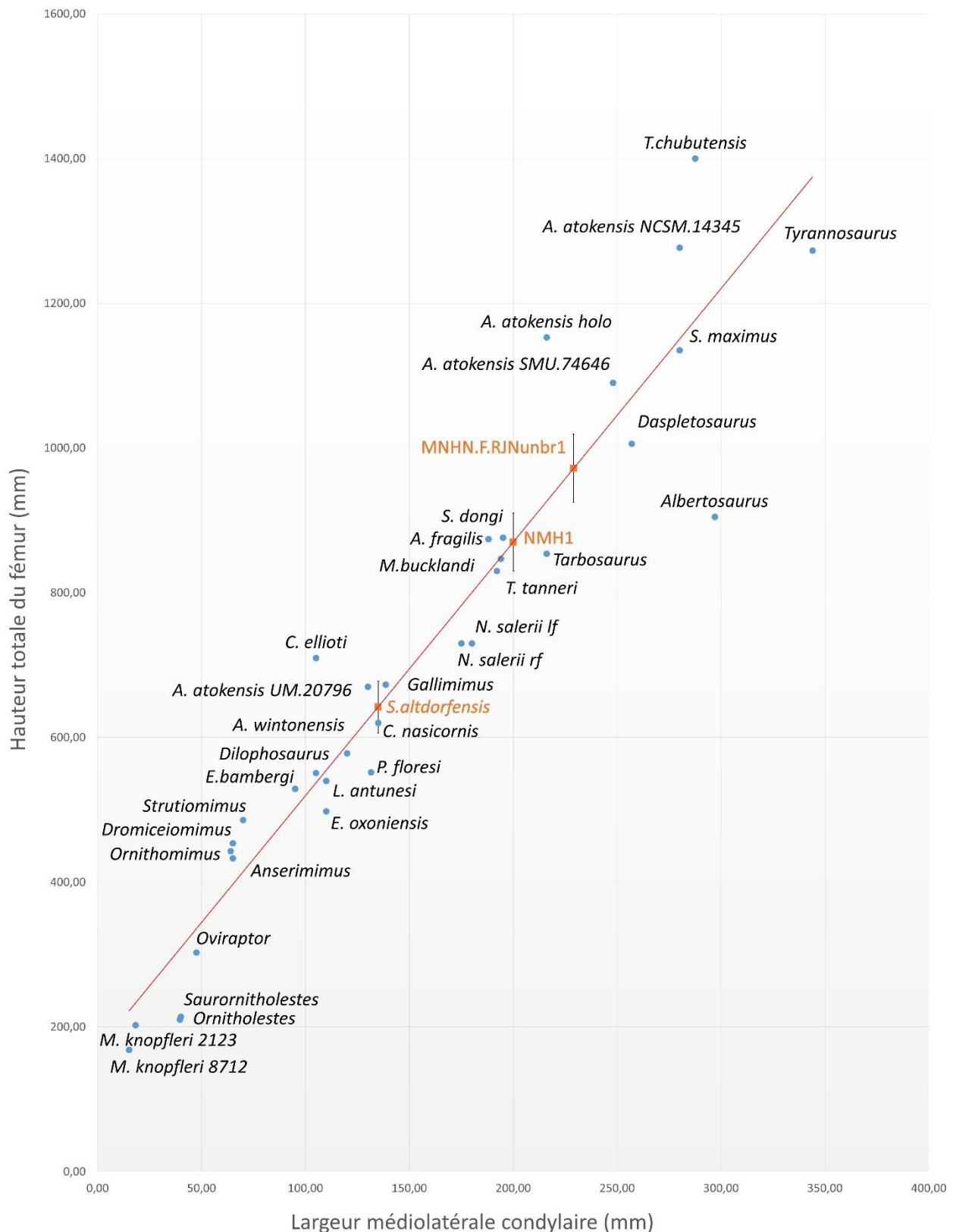
Figure 4. Extrémité proximale de tibia gauche Pen11. Vue antérieure (A1), médiale (A2), proximale (A3) latérale (A4) et postérieure (A5). cnc. crête cnémiale. cf. crista fibularis. ict. incisura tibialis



Annexe 3. Planche de la dentition des spécimens des Vaches Noires. A-H. Dentitions dentaire et maxillaire gauche et maxillaire droite in situ du spécimen AI *Allosauroidea* indet. A. Dent mandibulaire 3 en vue linguale. B. Dent maxillaire 5 en vue labiale. C. Apex de dent de remplacement mandibulaire 4 en vue linguale. D. Denticules mésoaux de la dent maxillaire 5 en vue linguale. E. Denticules distaux de la dent maxillaire 3 en vue labiale. F. Denticules distaux de la dent maxillaire 7 en vue labiale. G. Denticules mésoaux de la dent mandibulaire 8 en vue linguale. H. Denticules mésoaux de la dent mandibulaire 8 en vue linguale. I-M *Dentition prémaxillaire droite in situ* du spécimen B1 *Megalosauridae* indet. I. Dent prémaxillaire 1 en vue linguale. J. Dent prémaxillaire 2 en vue linguale. K. Denticules mésoaux de l'apex de la dent prémaxillaire 3 en vue linguale. L. Denticules distaux de la dent prémaxillaire 1 en vue linguale. M. Denticules distaux de la dent prémaxillaire 2 en vue linguale. N-Q. *Dentition maxillaire gauche in situ* du spécimen Pen11 *Allosauroidea* indet. N. Dent maxillaire 2 en vue linguale (N1) avec détail de l'apex en vues linguale (N2) et mésiale (N3). O. Denticules mésoaux de la dent maxillaire 2 en vue linguale. P. Denticules mésoaux de la dent maxillaire 2 en vue linguale. Q. Denticules distaux de la dent maxillaire 2 en vue linguale.

Annexe 4. Tableau de mesures (cm) des vertèbres étudiables retrouvées aux Vaches Noires.

Type de vertèbre	Spécimen	Largeur facette antérieure	Hauteur facette antérieure	Longueur centrum (entre les facettes)	Largeur facette postérieure	Hauteur facette postérieure	Surface facette antérieure	Surface facette postérieure
Cervicale	Pen3	6,70	5,70	9,30	7,90	6,70	38,19	52,93
Cervicale	B3	8,30	7,00	9,10	7,00	6,50	58,1	45,5
Dorsale	Pen2	9,40	9,80	10,00	9,70	9,20	92,12	89,24
Dorsale	MNHN.F.RJINumbr2	9,5	8,7	10,5	10,5	10,0	82,65	105,0
Dorsale	B4	-	-	10,00	-	-	-	-
Dorsale	Pen5	7,60	8,50	10,30	7,90	8,80	64,6	69,52
Dorsale	B5	10,20	11,60	14,30	11,20	12,20	118,32	136,64
Dorsale	Pen4	9,80	9,80	11,00	9,10	9,20	96,04	83,72
Dorsale	V869	11,90	11,20	12,10	11,40	11,20	133,28	127,68
Caudale	Pen6	5,80	5,60	9,70	5,60	5,70	32,48	31,92
Caudale	Pen7	5,50	5,50	9,50	4,90	5,10	30,25	24,99
Caudale	Pen8	5,10	4,80	8,80	4,90	4,80	24,48	23,52
Caudale	PE-2012-94	-	-	-	-	-	-	-
Caudale	NMH2	9,30	10,70	10,70	8,20	10,20	99,51	83,64
Caudale	B7	8,20	8,00	10,50	7,90	7,60	65,6	60,04
Caudale	Pen9	5,20	5,00	9,70	5,50	4,90	26,0	26,95
Caudale	PE-2013-188	5,40	4,30	9,00	4,80	4,40	23,22	21,12
Caudale	V795	5,80	4,40	9,20	5,30	4,20	25,52	22,26
Caudale	APVM2	5,00	4,80	10,00	5,40	5,00	24,0	27,0
Caudale	Pen10	1,90	1,50	4,20	1,80	1,60	2,85	2,88



Annexe 5. Hauteur fémorale en fonction de la largeur médiolatérale (condyloire) de divers théropodes. (noir) valeurs mesurées provenant des descriptions des spécimens et de l'étude Christiansen & Fariña 2004. (orange) hauteur de fémur prédite par régression linéaire : fémurs de Mégalosauridae indéterminé RJNunumbered1 et NMH1 ; Fémur rapporté au type de *Streptospondylus altdorfensis*. Régression linéaire : p.value < 2,2⁻¹⁶. R² ajusté = 0,9058. La largeur médiolaterale est un bon estimateur de la hauteur du fémur mais la variabilité augmente pour les fémurs de grande taille (>900 mm).

Références de mesures : Christiansen & Fariña 2004. **Organismes supplémentaires :** *Acrocanthosaurus atokensis* Stovall & Langston, 1950 (Stovall & Langston Jr 1950, Currie & Carpenter 2000, D'Emic et al. 2012) ; *Allosaurus fragilis* (Madsen 1976) ; *Australovenator wintonensis* Hocknull et al., 2009 (Hocknull et al. 2009) ; *Cryolophosaurus ellioti* Hammer & Hickerson, 1994 (Smith et al. 2007) ; *Ceratosaurus nasicornis* Marsh, 1884 (Madsen & Welles 2000) ; *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920 (Rauhut & Carrano 2016) ; *Eustreptospondylus oxoniensis* (Sadleir et al. 2008) ; *Lourinhanosaurus antunesi* Mateus, 1998 (Mateus 1998) ; *Masiakasaurus knopfleri* Sampson et al., 2001 (Carrano et al. 2002) ; *Megalosaurus bucklandii* (Benson 2010a) ; *Neovenator saleri* Hutt et al., 1996 (Brusatte et al. 2008) ; *Saurophagus maximus* Marsh, 1877 (Chure 1995) ; *Sinraptor dongi* (Currie & Zhao 1994) ; *Torvosaurus tanneri* (Siegwarth et al.1997) ; *Tyrannotitan chubutensis* Novas et al., 2005 (Novas et al. 2005).

Benson, R, B, J. (2010a). A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the United Kingdom and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 158: 882-935.

Brusatte, S., Benson, R, B, J. & Hutt, S. (2008). The osteology of *Neovenator salerii* (Dinosauria: Theropoda) from the Wealden Group (Barremian) of the Isle of Wight. *Palaeontographical Society Monographs*. 162: 1-75.

Carrano, M, T., Sampson, S, D. & Forster, C, A. (2002). The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22: 510-534.

Christiansen, P. & Fariña, R. (2004). Mass Prediction in Theropod Dinosaurs. *Historical Biology*. 16: 85-92.

Chure, D, J. (1995). A reassessment of the gigantic theropod *Saurophagus maximus* from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Oklahoma, USA. *Short Papers. Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*: 103-106.

Currie, P, J. & Carpenter, K. (2000). A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas*, 22: 207-246.

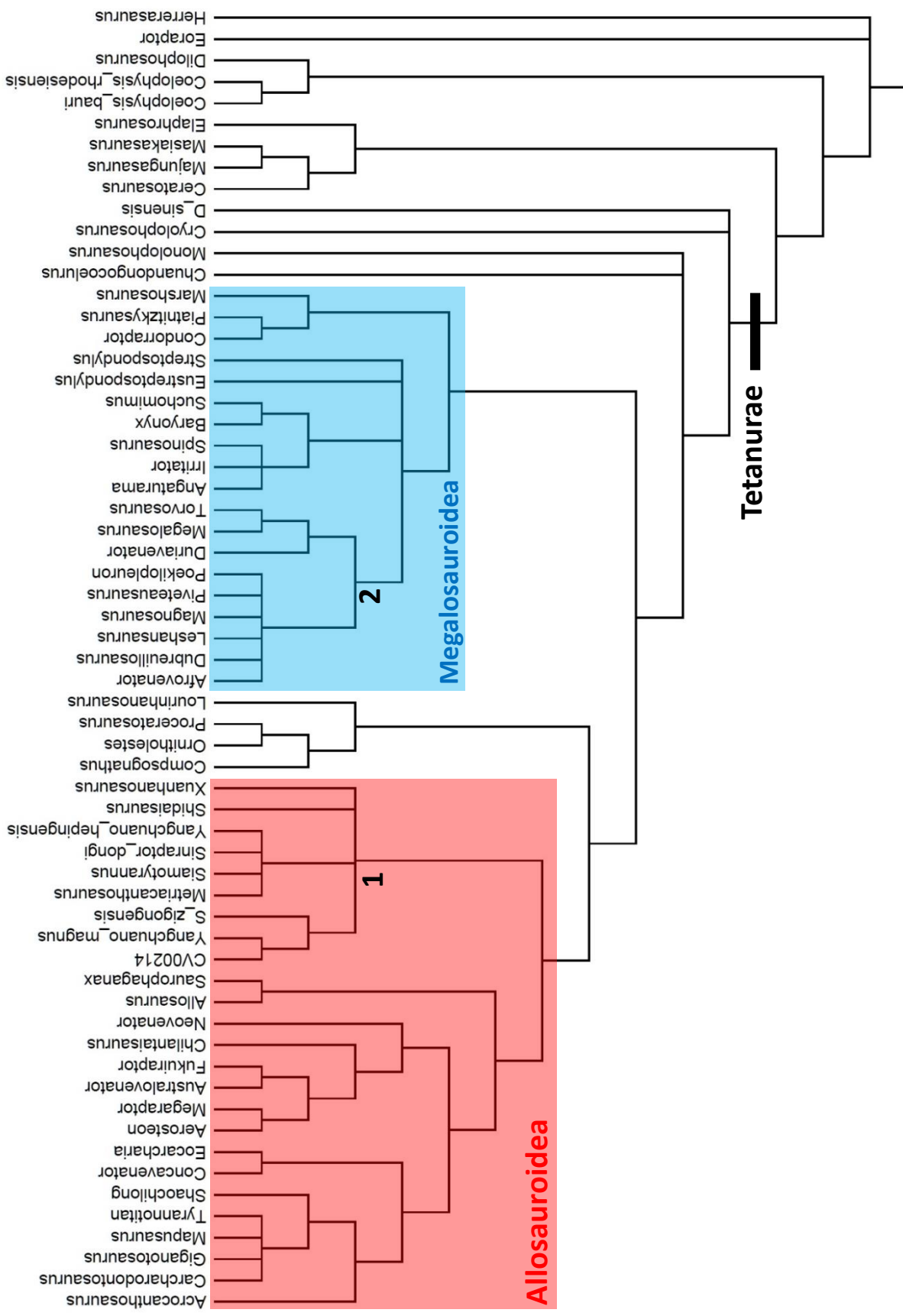
Currie, P, J. & Zhao, X, -J. (1994). A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 30: 2037-2081.

D'Emic, M., Melstrom, K. & Eddy, D. (2012). Paleobiology and geographic range of the large-bodied Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. s 333–334: 13-23.

- Hocknull, S. A., White, M. A., Tischler, T. R., Cook, A. G., Calleja, N. D., Sloan, T. & Elliott, D. A. (2009). New Mid-Cretaceous (latest Albian) dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS One*. 4(7): e6190.
- Madsen, J. H. (1976). *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological and Mineral Survey*. 109: 1-163.
- Madsen, J. H., Jr & Welles, S. P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda): a revised osteology. *Utah Geological Survey, Miscellaneous Publications*. 00-2: 1-80.
- Mateus, O. (1998). *Lourinhanosaurus antunesi*, a new Upper Jurassic allosauroid (Dinosauria: Theropoda) from Lourinhã, Portugal. *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa*. 37: 111-124.
- Novas, F. E., de Valais, S., Vickers-Rich, P. A. & Rich, T. H. (2005). A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften*. 92: 226-230.
- Rauhut, O. W. M. & Carrano, M. T. (2016). The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 178: 546-610.
- Sadleir, R., Barrett, Paul., & Phillip Powell, H. (2008). The Anatomy and Systematics of *Eustreptospondylus oxoniensis*, a Theropod Dinosaur from the Middle Jurassic from Oxfordshire, England. *Monograph of the Palaeontographical Society*. 160: 1-82.
- Siegwarth, J. D., Lindbeck, R. A., Redman, P. D., Southwell, E. H., & Bakker, R. T. (1997). Giant carnivorous dinosaurs of the family Megalosauridae from the Late Jurassic Morrison Formation of eastern Wyoming. *Contributions from the Tate Museum Collections, Casper, Wyoming*. 2: 1-33.
- Smith, N. D., Makovicky, P. J., Pol, D., Hammer, W. R. & Currie, P. J. (2007). Osteology of *Cryolophosaurus ellioti* (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Antarctica and implications for early theropod evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 151: 377-421.
- Stovall, J. W. & Langston, W. Jr. (1950). *Acrocanthosaurus atokensis*, a new genus and species of Lower Cretaceous Theropoda from Oklahoma. *The American Midland Naturalist*. 43: 696-728.

Annexe 6. Tableau récapitulatif des individus et taxons minimum dans les Vaches Noires. Encadré en pointillés = individus potentiellement rapportable aux taxons au dessus. Les spécimens « distribuables » soulignés sont incompatibles (dimension et anatomie) entre eux.

Taxon	Spécimen représentants/ individu minimum	Matériel rapportable	Matériel « distribuable »
<i>Streptospondylus altdorfensis</i>	Spécimen type (lectotype) MNHN-F-RJN 78 à 92 + matériel rapporté MNHN-F-RJN93	Pen5 ?, PE-2018-323 ?, Pen12 ?	
<i>Streptospondylus altdorfensis?</i> (Megalosauridae de l'Oolithes Ferrugineuses de Villers)	B1, B5, MNHN.F.RJNunbr2	Pen10	Vertèbre dorsale : B4, Pen4, V869
<i>Streptospondylus altdorfensis?</i> (Marnes oxfordiennes)	Pen3	-	Vertèbre caudale : APVM2, B7, NMH2, PE-2012-94, PE-2013-188, Pen6 à 8, Pen9, V795
Megalosauridae indet. (non <i>Streptospondylus altdorfensis</i>)	MNHN.F.RJNunbr1	-	
Megalosauridae indet. (non <i>Streptospondylus altdorfensis</i>)	NMH1	-	
<i>Allosauroidea</i> indet.	A1	APVM1+ B25192, B3, Pen2	
<i>Allosauroidea</i> indet.	Pen380		
<i>Piveteausaurus divesensis</i>	Spécimen type (MNHN 1920-7)	-	
Tetanurae indet.	PE-2018-323, Pen12	-	



Annexe 7. Arbre phylogénétique des Tetanurae modifié d'après la matrice de caractères de Carrano et al. 2012. Arbre consensus de 423000 arbres de 1020 pas. Longueur de l'arbre de consensus : 1038 pas. 61 taxons et 351 caractères (non-ordonnés). 2 taxons outgroup : Eoraptor et Herrerasaurus. CI: 0,414 RI: 0,686. **1.** Metriacanthosauriidae. **2.** Megalosauriidae. *Streptospondylus*, trop fragmentaire fait perdre de la résolution à l'arbre et retire *Eustreptospondylus* des Megalosauridae (placement retrouvé si *Streptospondylus* est retiré de l'étude phylogénétique). Cependant au regard de leur forte ressemblance, *Eustreptospondylus* et *Streptospondylus* sont considérés Megalosauridae dans la présente étude.

Annexe 8. Une (nouvelle) vertèbre de sauropode dans les Vaches Noires.

Vertèbre caudale

SAUROPODA Marsh, 1878 Sauropoda indéterminé

Matériel : Vertèbre caudale distale n° PE-2017-660.

Localité et Horizon stratigraphique : Nodule des Marnes de Villers. Oxfordien inférieur.

Cette vertèbre a été retrouvée directement dans la falaise dans un nodule des Marnes de Villers. Les extrémités de l'os étaient apparentes expliquant leur érosion (Pezy com.pers).

La forme est relativement bien conservée mais les facettes articulaires sont assez érodées. Seule la base de l'arc neural est préservée. Celui-ci est très fracturé et maintenu grâce à la gangue. Le centrum est long de 84 mm (Fig.1:A1). L'érosion et la gangue sur la facette antérieure ne permettent pas de déterminer clairement sa forme. Cependant, une légère concavité est présente sur la facette postérieure (Fig.1:A2). Ces facettes sont environ 10 mm plus larges que hautes. Le centrum est légèrement concave latéralement et ventralement. L'arc neural se place sur le centrum légèrement antérieurement et non sur toute sa longueur (Figure 1.A3). Sa base est large de 36 mm. Le canal neural est recouvert par de la gangue et n'est donc pas visible. La base de la prézygapophyse gauche est discernable antérieurement par une fracture en forme de V en vue dorsale. Le processus ascendant visible sur la partie postérodorsale de la vertèbre correspond au support de l'épine neurale et des postzygapophyses.

Au regard de ces proportions et de l'arc neural fixé au centrum par une base restreinte, il s'agit d'une vertèbre caudale postérieure de sauropode. Une attribution plus précise demeure difficile. En effet, les vertèbres caudales peuvent prendre des formes très similaires même au sein de familles différentes (Allain com.pers). La vertèbre sera donc attribuée à un Sauropoda indéterminé. Cependant, cette découverte est particulièrement intéressante car il s'agirait ici du deuxième reste de sauropode retrouvé (et figuré) dans les Vaches Noires. De plus, le premier - une vertèbre cervicale - a été détruit pendant la Deuxième Guerre Mondiale (Buffetaut 2013).

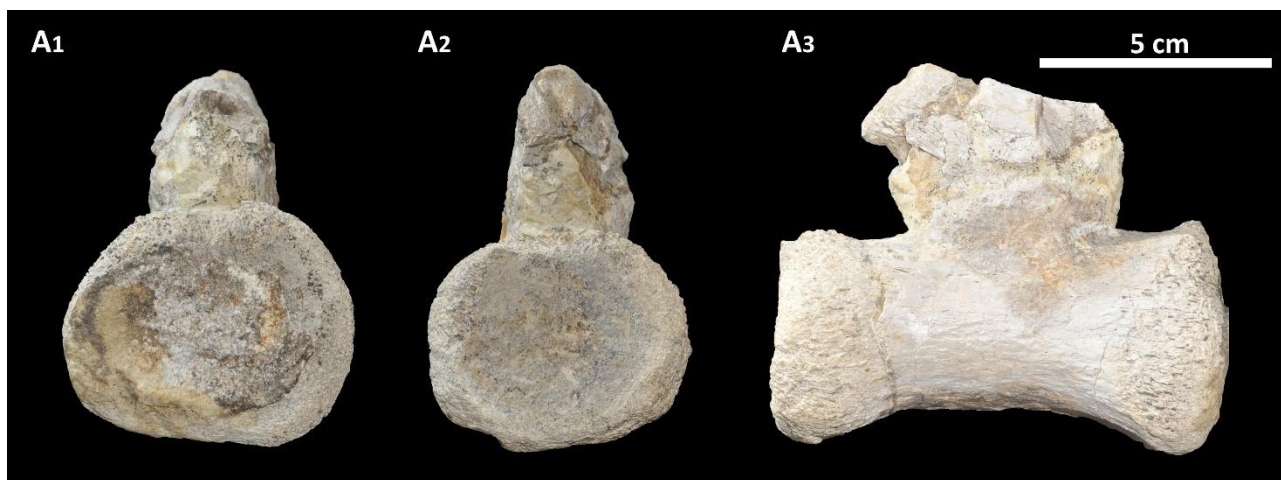


Figure 1. Vertèbre caudale distale de Sauropoda indet. PE-2017-660. Vue antérieure (A1). Vue postérieure (A2). Vue latérale droite (A3).

Résumé

Les restes de dinosaures trouvés au pied des Falaises des Vaches Noires (Calvados, Normandie) ont principalement été découverts par des paléontologues amateurs. Ils proviennent vraisemblablement de cadavres ayant flottés depuis les terres les plus proches (Massif armoricain). La majorité de ces ossements appartiennent à des théropodes. Cette surreprésentation est énigmatique, car elle ne correspond pas à ce qui est trouvé dans d'autres gisements analogues. La plupart de ces ossements n'ont jamais été décrits et pour la première fois, différentes collections - notamment privées - sont réunies afin d'obtenir une vision d'ensemble sur les restes de théropodes aux Vaches Noires. Des descriptions inédites sont réalisées et la diversité de ce groupe de dinosaure est approchée. Au minimum, 3 taxons différents ont pu être estimés : *Streptospondylus altdorfensis*, un autre Megalosauroidea et un Allosauroidea. Des assemblages entre ossements sont possibles et indiquent une probable surestimation du nombre de théropodes aux Vaches Noires ayant pour origine la taphonomie particulière du site. Cependant la surreprésentation de ce groupe demeure et pourrait être expliquée par un paléocomportement propre à ces animaux.

Mots-clés: Dinosaures, Théropodes, Diversité, Callovien, Oxfordien, Falaises des Vaches Noires.

Abstract

Dinosaur remains found at the Vaches Noires cliffs (Calvados, Normandy) are usually discovered by amateurs in palaeontology. Those bones come from carcasses drifted away from nearby land (Armorican Massif). Most of them belongs to theropods. This over-representation is enigmatic because other similar deposits do not present it. Many of those bones were never described and so, for the first time, private and public collections are gathered to obtain a global vision about theropod remains of the Vaches Noires cliffs. Unique descriptions are made as well as an outlook of this dinosaur's diversity. At least 3 taxa were presumed: *Streptospondylus altdorfensis*, another Megalosauroidea and an Allosauroidea. Some bones can be assembled together as part of the same individual. This fact likely indicates that the number of theropods in the deposit is over-estimated. The peculiar taphonomy of the Vaches Noires cliffs is probably the cause. Despite that, the over-representation of theropods remains. A specific palaeo-beaviour is likely to explain that fact.

Key words: Dinosaurs, Theropods, Diversity, Callovian, Oxfordian, Vaches Noires cliffs.