

Année 2013-2014

Mémoire de MASTER M1 S.E.P.

Martial Plasse

**Une vertèbre de théropode du Jurassique des Vaches Noires (Calvados)
et le problème des restes de dinosaures en milieu marin**



© San Diego Natural History Museum

Sous la direction de : Eric Buffetaut (CNRS/ENS)

Laurent Picot (Paléospace, musée de paléontologie de Villers-sur-Mer)

Laboratoire d'accueil : Laboratoire de Géologie de l'Ecole Normale Supérieure, UMR 8538

Structure d'accueil : Paléospace l'Odyssée de Villers-sur-Mer

Sommaire

Introduction	1
Falaises des Vaches Noires	1
Datation paléontologique	2
Description de la vertèbre	3
Identification de la vertèbre	5
Recherche bibliographique sur les restes de dinosaures connus dans le Jurassique marin des Vaches Noires et des régions avoisinantes de Normandie	8
Réflexion sur la présence de restes d'animaux terrestres tels que les dinosaures dans des sédiments déposés en milieu marin	10
Conclusion	16
Remerciements	16
Bibliographie	17
Annexes	21

Tables des figures

<u>Illustration 1</u> : Coupe schématique de la falaise des Vaches Noires (Rioult 1978)	2
<u>Illustration 2</u> : Photos d' <i>Actinostreon gregareum</i> fixé sur la vertèbre	3
<u>Illustration 3</u> : Vertèbre V869 : Vue crâniale (en haut à gauche), vue latérale gauche (en haut à droite), vue latérale droite (en bas à gauche) et vue caudale (en bas à droite)	4
<u>Illustration 4</u> : Vue ventrale de la vertèbre	6
<u>Tableau 1</u> : Comparaison des mesures du centrum de la vertèbre V869 et de la quatorzième vertèbre dorsale d' <i>Allosaurus fragilis</i>	7
<u>Illustration 5</u> : Carte paléogéographique à la limite callovo-oxfordienne, avec la position des sites qui ont livré des restes de dinosaures (Carpentier et al. 2007)	12
<u>Illustration 6</u> : Localisation des sites selon leur distance aux paléo-rivages	13
<u>Annexe 1</u> : Quatorzième vertèbre dorsale d' <i>Allosaurus fragilis</i> (Madsen 1976) en vue crâniale (A), latérale (B) et caudale (C).	22
<u>Annexe 2</u> : Vue crâniale de la vertèbre V869	23
<u>Annexe 3</u> : Vue latérale gauche de la vertèbre V869	24
<u>Annexe 4</u> : Vue latérale droite de la vertèbre V869	25
<u>Annexe 5</u> : Vue caudale de la vertèbre V869	26
<u>Annexe 6</u> : Traces de nage de type Grallator (Milner et al. 2006)	27
<u>Annexe 7</u> : Présence de sacs aériens chez les archosaures fossiles (Wedel 2009).	28

Résumé

Une vertèbre appartenant à un dinosaure théropode a été trouvée à la base des Falaises des Vaches Noires, près de Villers-sur-Mer (Normandie). La présence d'*Actinostreon gregareum* sur cette vertèbre indique qu'elle provient de l'Oxfordien inférieur. En comparant avec les données bibliographiques disponibles, cette vertèbre est identifiée comme étant la quatorzième dorsale d'un Allosauridae, proche d'*Allosaurus fragilis*, mais très différente de celle de *Streptospondylus altdorfensis*. Le Jurassique marin de Normandie a déjà fourni quelques dinosaures : *Poekilopleuron bucklandii* et *Dubreuillosaurus valesdunensis* du Bathonien, *Lexovisaurus durobrivensis* et *Piveteausaurus divesensis* du Callovien, *Streptospondylus altdorfensis* du Callovo-oxfordien, et *Dacentrurus lennieri* et *Dryosaurus* dans le Kimméridgien. La présence de dinosaures dans les sédiments marins permet de supposer une durée de flottaison plus longue chez les théropodes que chez les autres dinosaures. Cette durée de flottaison peut être corrélée à la présence ou à l'absence de sacs aériens.

Introduction :

Les Dinosauria sont traditionnellement divisés en deux groupes, différenciés selon la forme de leur bassin : les ornithischiens et les saurischiens (Weishampel et al. 2007). Ces derniers rassemblent les Sauropodomorpha et les Theropoda. Les Theropoda (Marsh, 1881), comprenaient à l'origine tous les dinosaures connus du Trias et l'ensemble des dinosaures carnivores du Jurassique et du Crétacé. Actuellement, ce clade englobe tous les taxons plus proches de *Passer domesticus* que de *Cetiosaurus oxoniensis*.

Les falaises des Vaches Noires se trouvent entre Villers-sur-Mer et Houlgate, en Normandie. Leurs couches jurassiques et crétacées ont livré un grand nombre de fossiles de mollusques, ainsi que des vertébrés marins : des plésiosaures, des ichthyosaures et des crocodiles des genres *Metriorhynchus* et *Steneosaurus* (Rioult 1978). Occasionnellement, il est possible d'y retrouver des restes isolés de dinosaures théropodes. Cette étude portera sur la description, la datation paléontologique et l'identification d'une vertèbre de théropode découverte au pied de ces falaises.

La présence de restes de dinosaures au sein de couches sédimentaires marines amène à se poser la question suivante : comment des animaux terrestres ont-ils pu s'échouer en mer ? Pour tenter de répondre à cette problématique, il est nécessaire de recenser l'ensemble des découvertes de dinosaures normands, réalisées dans le Jurassique marin. Plusieurs pistes de réflexion pourront ensuite être abordées afin d'expliquer ce fait.

Falaises des Vaches Noires

Les falaises des Vaches Noires se situent sur la côte atlantique, entre Villers-sur-Mer et Houlgate (Illustration 1, Rioult 1978). Ces falaises sont formées de deux parties principales : une falaise externe, composée de marnes grises et de calcaires roux d'âge jurassique (Callovien et Oxfordien), et une falaise interne composée de calcaires blanchâtres d'âge crétacé (Cénomaniens). Ces deux parties sont séparées par une surface instable et fissurée, appelée « Chaos ».

Ainsi, il y a eu deux épisodes de transgressions (Rioult 1978). L'un s'est produit du Callovien supérieur à l'Oxfordien supérieur. L'autre a débuté avant le début du Cénomaniens. Entre ces deux événements, les terres normandes émergées n'auraient été que légèrement plissées, faillées et ensuite érodées.

Ces calcaires cénomaniens, posés sur des argiles imperméables, piègent une nappe d'eau, qui déborde parfois en emportant des blocs calcaires crétacés avec elle (Rioult 1978). Sur leurs passages, ceux-ci décrochent des roches jurassiques et forment ainsi des ravins parallèles dans la falaise. Ainsi, une fausse terrasse se forme au pied de la falaise, par l'arrivée de ces éboulements et de coulées de boue, qui sont les principaux facteurs de l'érosion de cette falaise. C'est dans ces amas

que l'on peut ramasser des fossiles des différents étages, mais d'autres restes peuvent être également trouvés directement en place dans les couches sédimentaires.

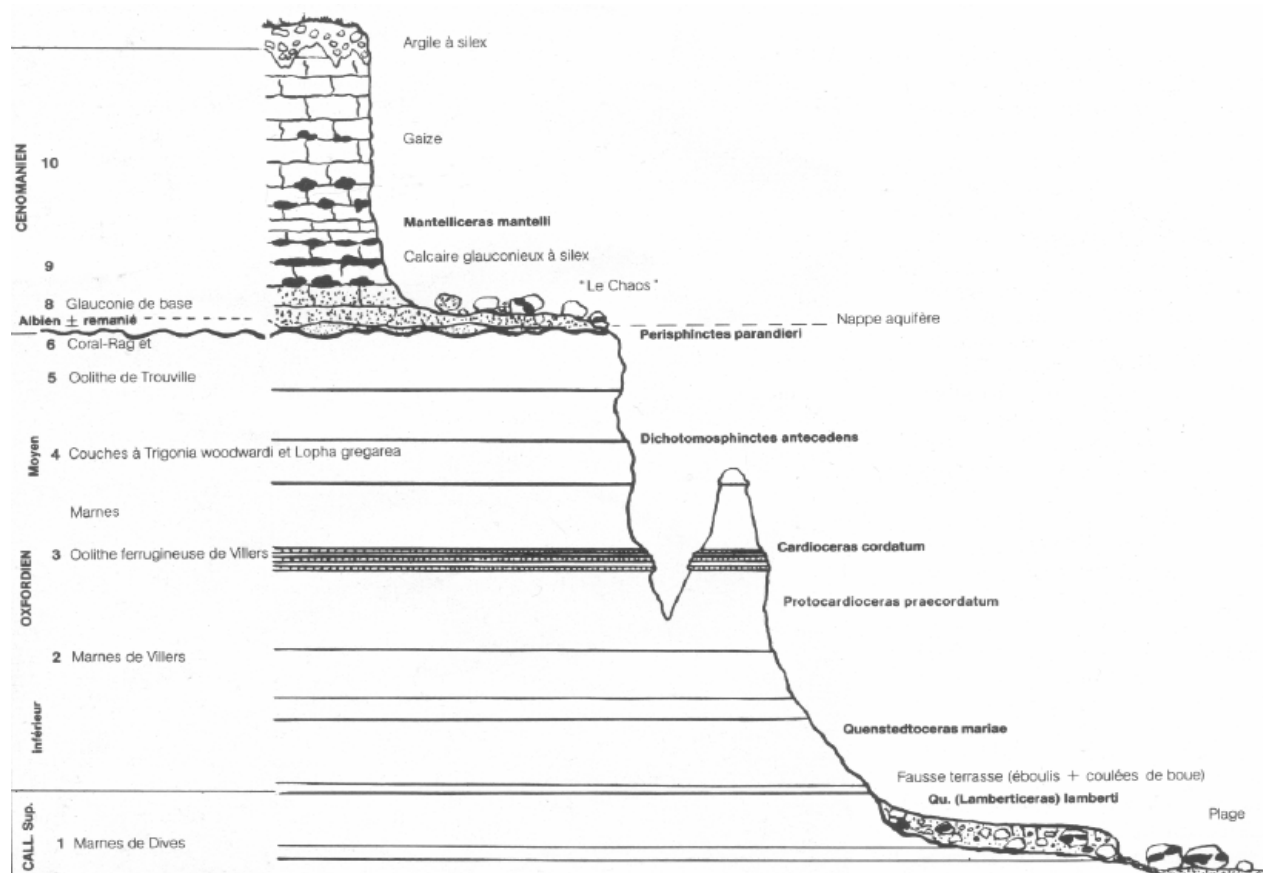


Illustration 1: Coupe schématique de la falaise des Vaches Noires (Rioult 1978)

Datation paléontologique

Il est assez courant de retrouver des traces d'animaux sessiles, sur des ossements découverts dans des sédiments marins. Ces indices de fixation peuvent être des tubes de serpules (Buffetaut et al. 1991) ou des coquilles d'huîtres (Buffetaut 1994a). Ces traces prouvent que le reste osseux a séjourné un certain temps au fond de l'océan pour permettre la fixation et le développement de ces organismes, avant son enfouissement par les sédiments.

Parmi les huîtres fixées sur cette vertèbre, retrouvée aux falaises des Vaches Noires, une seule est assez bien conservée pour permettre son identification (Longueur visible = 40 mm ; largeur = 13 mm, Illustration 2). À première vue, deux espèces sont possibles : *Actinostreon (Arctostrea) erucum* (Defrance 1821), provenant des marnes de Dives (Callovien), et *Actinostreon (Lopha) gregareum* (Sowerby 1815), venant des marnes à *Lopha gregarea* (sommet de l'Oxfordien inférieur).

Sur notre *Actinostreon*, la valve gauche est ornée de nombreuses côtes disposées en chevrons de part et d'autre de la crête médiane (Fischer 2000). Ce caractère est commun aux deux espèces possibles, mais le fait de voir cette crête médiane nous indique que notre *Actinostreon* se présente en

vue latérale. La vue latérale d'*A. erucum* présente une coquille très arquée, alors qu'elle ne l'est que légèrement chez *A. gregareum*. Par conséquent, notre ostreidae est *Actinostreon gregareum*, indiquant que la vertèbre V869 provient du sommet de l'Oxfordien inférieur.



Illustration 2: Photos d'*Actinostreon gregareum* fixé sur la vertèbre

Description de la vertèbre

La vertèbre étudiée lors de ce stage porte le numéro d'inventaire V869 (Illustration 3, Annexes 2-5). Elle est conservé au Musée Paléospace l'Odyssée, dans la commune de Villers-sur-Mer, qui se trouve dans le département du Calvados (14). Cette vertèbre provient de la Falaise des Vaches Noires, située entre Houlgate et Villers-sur-Mer. Elle a été identifiée par Gilles Cuny en 1996, comme appartenant à un dinosaure théropode et provenant du Callovo-Oxfordien (Jurassique).

Bigot (1938) mentionne un « Centrum, un peu déformé, d'une grosse vertèbre dorsale de Dinosaurien, longue de 12 cm., rappelant celle de *Streptospondylus*. ». La longueur de ce centrum est identique à celui de notre sujet d'étude et celui-ci provient également des collections de Villers-sur-Mer. Ainsi, il est fort probable que la vertèbre V869 soit celle évoquée par Bigot.

Avant de pouvoir analyser les caractères portés par cette vertèbre, un travail de dégagement au micro-burin d'une dizaine de jours a été nécessaire.

Dimensions (museobase.fr) :

Hauteur totale : 220 mm

Longueur totale : 152 mm

Épaisseur totale: 117 mm

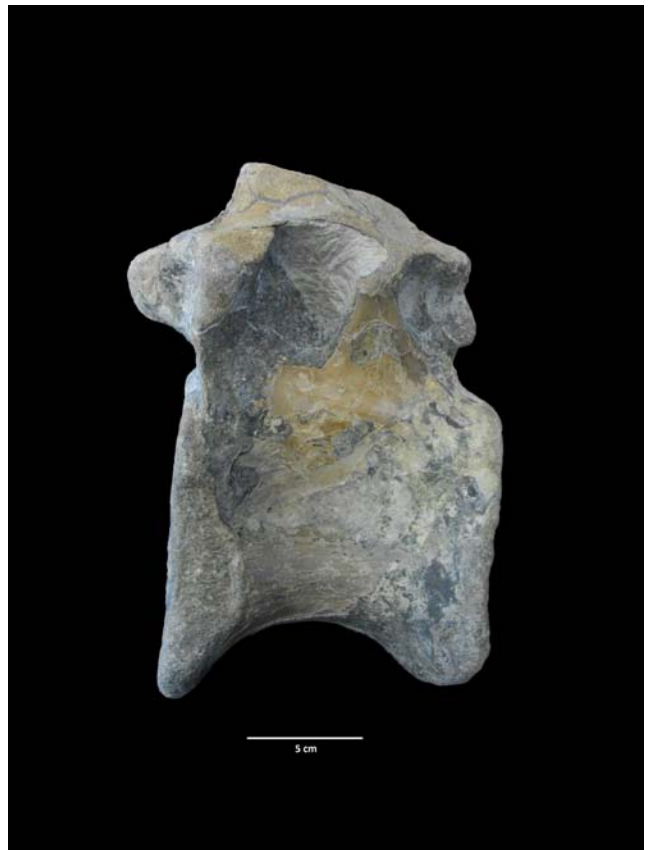


Illustration 3: Vertèbre V869 : Vue crâniale (en haut à gauche), vue latérale gauche (en haut à droite), vue latérale droite (en bas à gauche) et vue caudale (en bas à droite).

Sur sa face crâniale, le centrum est presque plat, très faiblement concave, avec un contour arrondi plutôt rond, bien qu'il soit cassé sur son côté gauche. La longueur du centrum de 120 mm et il est plus large ventralement (110 mm) que dorsalement (90 mm). La hauteur entre les prézygapophyses et le centrum est de 32 mm. Les prézygapophyses sont triangulaires, avec néanmoins les bords externes qui se prolongent dorsolatéralement. La prézygapophyse droite (32 mm de large, 34 mm de haut) a des dimensions légèrement plus grandes que la gauche (30 mm de large, 30 mm de haut).

Sur sa face caudale, le centrum est légèrement plus concave que sur sa face crâniale, son contour est presque carré avec les bords arrondis, mais cette forme est probablement due à la déformation. Il est également plus large ventralement (115 mm) que dorsalement (95 mm). La hauteur entre les postzygapophyses et le centrum est de 53 mm. Une fracture casse l'épine neurale, mais également les postzygapophyses, et par conséquent, les mesures et la forme de ces postzygapophyses ne peuvent être déterminées.

En vue ventrale, ce centrum porte une constriction en son milieu, lui conférant ainsi une forme de « sablier ».

L'épine neurale est haute de 35 mm, mais elle est cassée ; sa longueur est de 85 mm et sa section transversale est rectangulaire. Les deux processus transverses sont cassés, mais le droit (45 mm de long) a été mieux conservé que le gauche (20 mm de long). Les deux pleurocoeles sont ovales et possèdent les mêmes dimensions : 80 mm de long pour 55 mm de haut.

Identification de la vertèbre

La vertèbre possède un hyposphène sur sa face caudale, qui s'articule avec l'hypantrum de la face crâniale de la vertèbre suivante. Par conséquent, cette vertèbre appartient à un saurischien (Weishampel et al. 2007).

Les saurischiens comprennent les théropodes et les sauropodomorphes, ces derniers séparés en deux groupes : prosauropodes et sauropodes. Dans la littérature, on trouve des ostéologies presque complètes de certaines espèces de ces groupes : le théropode *Allosaurus fragilis* (Madsen 1976), le prosauropode *Plateosaurus longiceps* (Weishampel et al. 2007) et le sauropode *Apatosaurus louisae* (Wilson 1999). *Apatosaurus louisae*, comme les autres sauropodes, possède des lames osseuses supplémentaires qui relient les différentes articulations vertébrales, le centrum et l'épine neurale de leurs vertèbres (Wilson 1999), et ces lames sont absentes sur la vertèbre étudiée. Sur les vertèbres dorsales des prosauropodes, il y a deux lames osseuses ventrales en dessous des processus transverses qui délimitent trois cavités (Wilson 1999, Weishampel et al. 2007), ces lames sont également manquantes sur cette vertèbre. Cette absence de lames osseuses montre que cette vertèbre de saurischien appartient à un théropode, comme on peut le voir dans l'ostéologie

d'*Allosaurus fragilis* de Madsen (1976).

Afin de connaître la position anatomique de cette vertèbre, on peut la comparer à l'ensemble des vertèbres présentes chez *Allosaurus fragilis* (Madsen 1976, Annexe 1). La forme de cette vertèbre et la présence d'un hyposphène sur sa vue caudale indiquent clairement une vertèbre dorsale.

Les processus transverses sont presque horizontaux, les parapophyses sont absentes sur cette vertèbre, alors qu'elles sont normalement présentes sur les treize autres vertèbres dorsales : on peut en conclure qu'il s'agit d'une quatorzième vertèbre dorsale.

Selon Weishampel et al. 2007, les vertèbres dorsales des Tetanurae basaux ont des articulations platycoeles et leurs centra sont cylindriques. Ces deux caractères sont difficilement visibles sur cette vertèbre. En effet, ses articulations semblent platycoeles, bien qu'on puisse remarquer de très légères concavités, et le centrum est plus ou moins en « forme de sablier », malgré le fait que ses extrémités soient brisées à quelques endroits.

Chez les Allosauroidea, le processus épineux de la dernière vertèbre dorsale est orienté cranialement (Weishampel et al. 2007), alors que ceux des autres vertèbres dorsales sont dirigés légèrement vers l'arrière. Sur notre spécimen, ce processus est cassé. Néanmoins, la partie antérieure du processus devient presque verticale avant la cassure, il est probable que l'extrémité de cette épine neurale s'oriente vers l'avant.



Illustration 4: Vue ventrale de la vertèbre

Légende = 5 centimètres

Les centra des Allosauridae portent souvent une constriction importante au milieu, de sorte que les faces articulaires ont presque un diamètre deux fois plus large que le milieu du centrum

(Weishampel et al. 2007). Dans l'illustration 4, on peut remarquer que ce caractère a l'air présent, bien que des parties des faces articulaires soient manquantes.

Au niveau des mesures du centrum, cette vertèbre est assez proche de la quatorzième dorsale d'*Allosaurus fragilis* de Madsen (1976) :

Mesures en mm	Longueur	Hauteur craniale	Hauteur caudale
Vertèbre V869	120	110	108
<i>Allosaurus fragilis</i>	100	119	116

Tableau 1 : Comparaison des mesures du centrum de la vertèbre V869 et de la quatorzième vertèbre dorsale d'*Allosaurus fragilis*

En revanche, les prézygapophyses de la vertèbre étudiée sont triangulaires en vue crâniale, alors que celles de la quatorzième dorsale d'*Allosaurus* sont rectangulaires et aplaties dorso-ventralement.

On peut comparer cette vertèbre avec une autre retrouvée dans les mêmes couches callovo-oxfordiennes de Villers-sur-Mer. Le squelette de *Streptospondylus altdorfensis* (Allain, 2001) possède une quatorzième vertèbre dorsale, avec laquelle on peut comparer la vertèbre V869. Chez *S. altdorfensis*, la partie postéro-dorsale de la quatorzième vertèbre dorsale s'étend vers l'arrière pour recouvrir le centrum de la première vertèbre sacrale : la partie postéro-dorsale de notre vertèbre est trop courte. Les zygapophyses sont à la même hauteur et forment avec les lames pré- et postzygadiapophysiale, un plateau horizontal légèrement concave en son centre en vue latérale : ce plateau horizontal est convexe sur la vertèbre V869. La lame centrodiapophysiale antérieure est beaucoup plus épaisse que la postérieure : c'est plutôt l'inverse sur la vertèbre V869. Cette vertèbre est différente de celle de *Streptospondylus altdorfensis*, on a donc au moins deux formes discernables de théropode aux Vaches Noires.

Cette vertèbre appartient donc à un Allosauridae. Weishampel et al. (2007) en recense deux genres : *Allosaurus* et *Saurophaganax*. Il n'a pas été possible d'accéder à l'article original de *Saurophaganax* afin de pouvoir trancher entre ces deux genres. Néanmoins, cette vertèbre diffère de la quatorzième vertèbre dorsale d'*Allosaurus* par la forme de ses prézygapophyses. D'autres restes d'Allosauroidea ont déjà été retrouvés en Normandie, mais dans le Callovien supérieur : l'arrière-crâne de *Piveteausaurus* (Allain and Pereda-Suberbiola 2003), une boîte crânienne (Knoll et al. 1999) et un métatarsien (Buffetaut et al. 2010).

Recherche bibliographique sur les restes de dinosaures connus dans le Jurassique marin des Vaches Noires et des régions avoisinantes de Normandie

* Bathonien

Eudes-Deslongchamps a décrit en 1838, le théropode *Poekilopleuron bucklandii* à partir d'un spécimen incomplet provenant du calcaire bathonien de Caen en Normandie (Allain and Chure 2002). Ce squelette partiel, composé surtout de vertèbres caudales et d'éléments appendiculaires, était installé dans le Musée de la Faculté des Sciences de Caen, avant d'être détruit au cours de la seconde guerre mondiale (Bigot 1945, Allain and Pereda-Suberbiola 2003). À partir des moulages de certaines parties de l'holotype et de sa monographie, Allain and Chure (2002) attribuent ce théropode au clade des Spinosauroida. Une synonymie est possible entre *Poekilopleuron* et *Megalosaurus bucklandii*.

Après la découverte de fragments d'os, près de Conteville dans le Calvados, des nouvelles fouilles y ont été menées (Allain 2002). Elles ont permis de récolter un crâne et des restes post-crâniens, provenant de la formation du Calcaire de Caen du Bathonien moyen, qui ont été rapportés à une nouvelle espèce de Megalosauridae, peut-être du genre *Poekilopleuron* : *Poekilopleuron ? valesdunensis*. Ce doute d'appartenance au genre *Poekilopleuron* est dû à la pauvreté du matériel de comparaison entre les deux espèces *valesdunensis* et *bucklandii* : deux gastralia et quelques vertèbres caudales. L'apport de nouveaux fragments du squelette post-crânien indique que ce megalosauridé ne serait pas un *Poekilopleuron* : l'espèce *valesdunensis* appartiendrait donc à un nouveau genre : *Dubreuillosaurus* (Allain 2005).

* Callovien – Oxfordien

Un squelette incomplet du stégosauridé *Lexovisaurus durobrivensis* a été découvert dans les marnes du Callovien moyen de la carrière du Fresne d'Argences, dans le Calvados (Hoffstetter and Brun 1956, 1958, Galton et al. 1980). Ce spécimen comprenait plusieurs vertèbres, quelques os du squelette appendiculaire et une grande épine parasacrée. Ce squelette est légèrement plus vieux que le *Lexovisaurus durobrivensis* anglais, trouvé dans l'Oxford Clay. La carrière du Fresne d'Argences a ensuite fourni une scapula droite fragmentaire de sauropode du Callovien inférieur (Buffetaut 1995).

Piveteau décrit et figure un arrière-crâne de théropode, provenant du Callovien supérieur de Dives, en Normandie. Ce crâne fut d'abord rapporté à l'espèce *Streptospondylus cuvieri* par Piveteau en 1923, puis à *Eustreptospondylus divesensis* par Walker (1964), avant d'être placé dans un nouveau

genre *Piveteausaurus* (Taquet and Welles 1977). *Piveteausaurus* est inclus à l'origine dans les Megalosauridae, mais il semblerait que ce soit plutôt un Allosauroidea (Allain and Pereda-Suberbiola 2003).

Pour certains auteurs (Allain and Chure 2002), *Megalosaurus bucklandii* est un *nomen dubium* et ce nom devrait être réservé au dentaire holotype. Quelques restes provenant du Callovien supérieur des falaises des Vaches Noires ont été attribués à *Megalosaurus* : un fragment de maxillaire gauche (Buffetaut et al. 1991) et une extrémité distale de fémur gauche (Buffetaut 1994a).

D'autres restes isolés, souvent incomplets ou érodés, originaires des falaises des Vaches Noires n'ont pu être attribués avec précision à des genres connus et sont donc restés des théropodes indéterminés, afin d'éviter de créer de nouvelles espèces à partir d'un os unique. Ainsi, on retrouve dans le Callovien supérieur, une vertèbre caudale antérieure (Buffetaut 1994a) et une boîte crânienne d'Auberville qui ressemble à celle d'*Allosaurus fragilis* aussi bien pour l'ostéologie que pour la paléoneurologie (Knoll et al. 1999). Un métatarsien IV gauche partiel, provenant probablement des marnes du Callovien supérieur, a pu être attribué à un Allosauroidea, grâce à sa face articulaire proximale en forme de « d » (Buffetaut et al. 2010). Des frontaux du Callovo-Oxfordien, avec une fusion très poussée, différent des deux autres connus en Europe à cette époque (*Piveteausaurus divesensis* et *Eustreptospondylus oxoniensis*) : ceci indique au moins 3 grands théropodes européens distincts au Jurassique (Buffetaut and Enos 1992).

Dans les marnes du Callovien supérieur – Oxfordien inférieur des falaises des Vaches Noires, un ensemble d'ossements post-crâniens, 14 vertèbres et des éléments des membres postérieurs, a été rapporté à *Streptospondylus altdorfensis* (Allain 2001). Ce théropode appartient au clade des Spinosauroidea et serait proche d'*Eustreptospondylus oxoniensis*, provenant du Callovien d'Angleterre.

Une seule vertèbre provenant des Falaises des Vaches Noires a été attribuée pour le moment à un sauropode (Bigot 1895, Bigot 1945, Knoll et al. 1999). Les sables fluvio-marins oxfordiens de la région de Lisieux en Normandie ont fourni une dent spatulée isolée de sauropode, ainsi que d'autres dents de théropodes (Buffetaut et al. 1985, Buffetaut 1994b, Buffetaut 1995, Allain and Suberbiola 2003).

* Kimméridgien

Les argiles kimméridgiennes des falaises de La Brière à Octeville en Normandie ont délivré une moitié distale de fémur gauche d'un stégosaurien (Galton and Boiné 1980). Ce fémur a été rapporté à *Dacentrurus lennieri*, dont l'holotype a été détruit en 1944 avec le Muséum du Havre. Cet holotype, composé de plusieurs vertèbres, d'une ceinture pelvienne et d'un fémur, provenait des mêmes couches d'Octeville. Un fémur du Kimméridgien inférieur, trouvé dans un banc marneux de ces falaises, a été attribué à l'ornithopode *Dryosaurus* et peut appartenir à un juvénile (Buffetaut and Cacheleux 1997). Des restes de sauropodes sont également trouvés dans le Kimméridgien de Normandie (Buffetaut 2011).

Réflexion sur la présence de restes d'animaux terrestres tels que les dinosaures dans des sédiments déposés en milieu marin

C'est une réflexion qui mérite une attention particulière. En effet, comment des organismes terrestres ont-ils pu échouer en mer ? Faut-il y voir un comportement particulier comme une nage qui leur permettrait de passer d'îles en îles dans cet archipel européen ? Cette nage pourrait-elle être décidée par des migrations d'espèces ? Peut-être y avait-il une lagune ou un lagon, où des carcasses pouvaient être emportées au large ? Cette réflexion se focalisera sur les gisements de fossiles du Callovo-oxfordien.

La présence de ces animaux terrestres dans les sédiments marins implique forcément un transport : diverses hypothèses ont déjà pu être envisagées par le passé (Buffetaut 1994b). Grâce aux nombreuses pistes d'empreintes de dinosaures connues, on sait que les dinosaures s'aventuraient sur les zones côtières. Certains de leurs restes ont pu arriver en mer, par l'intermédiaire des fleuves. Certains éléments squelettiques isolés ont pu être relargués par des carcasses flottantes, en état de décomposition (Schäfer 1962). Des cadavres de mammifères peuvent dériver pendant plus d'un mois, en abandonnant la majorité de leurs éléments osseux, avant de couler. Les squelettes peuvent ensuite être éparpillés par des charognards et des organismes peuvent venir se fixer sur les os.

Au Callovo-oxfordien, la plus grande partie de l'Europe de l'Ouest est immergée, avec néanmoins la présence d'un archipel d'îles (Illustration 5, Carpentier et al. 2007). Bien que les restes de dinosaures soient majoritairement découverts dans des sédiments marins, différents types de préservations sont observés : il y a des dents isolées, mais aussi des squelettes plus ou moins complets (Buffetaut 1994b). Ces préservations vont être détaillées pour chaque type de dépôts sédimentaires : les dépôts marins, les dépôts terrestres et les dépôts fluvio-marins.

Pour les dépôts marins, deux types de restes de dinosaures sont présents : des restes isolés et des squelettes plus complets. Les restes isolés appartenant à des théropodes proviennent des falaises des Vaches Noires à Villers-sur-mer, de Haudainville et de Puits-de-la-Brême. À Villers-sur-Mer, la grande majorité des restes isolés proviennent de théropodes, mais une vertèbre a pu être attribuée à un sauropode (Bigot 1895, Bigot 1945). À Haudainville, près de Verdun, les calcaires marins de l'Oxfordien supérieur ont délivré quelques fragments de dinosaures (Buffetaut 1994b). À Puits-de-la-Brême dans le Doubs, des éléments post-crâniens de théropodes, dont un fragment de sacrum remarqué par Buckland, mais aussi une vertèbre de sauropode, ont été découverts dans le Callovien marin (Buffetaut 1994b, Buffetaut et al. 1994, Buffetaut and Le Loeuff 2007). Un autre reste isolé, attribué à un sauropode, a été extrait des sédiments marins calloviens : il s'agit du fragment de scapula de la carrière du Fresne d'Argences (Buffetaut 1995). Cette carrière a également délivré un des seuls squelettes partiels du Callovien : celui du stégosauridé *Lexovisaurus durobrivensis* (Galton et al. 1980).

Un seul site contenant des dépôts terrestres a été recensé : il s'agit des lits de l'Oxfordien moyen du site de Damparis, dans le Jura (Buffetaut 1992, 1994b). Un squelette partiel de sauropode y a été découvert, associé à sept dents de théropodes. Ceci pourrait indiquer que ce sauropode a été dépecé, puis enterré in-situ pendant une période d'émersion.

Les dépôts fluvio-marins de l'Oxfordien supérieur de Glos (Calvados) et de Cherré (Sarthe) ont délivré des dents isolés de sauropodes et de théropodes (Buffetaut 1994b, Buffetaut et al. 1985, 1991). Dans les dépôts fluvio-marins, ces dents sont des composants détritiques arrivés en mer grâce à l'action des fleuves : ils ont donc effectué un long trajet en milieu continental (Buffetaut 1994b).

Les sites callovo-oxfordiens précédemment évoqués sont placés sur une carte paléogéographique de Carpentier et al. 2007 (Illustration 5). Ces sites sont discriminés par des couleurs selon le type de terrain :

- les dépôts marins :
 - en rouge, pour ceux où l'on trouve des restes isolés de théropodes : Villers-sur-Mer (1), Haudainville (2) et Puits-de-la-Brême (3).
 - en vert, pour ceux où l'on trouve des restes appartenant à d'autres groupes de dinosaures : squelette partiel du stégosaure *Lexovisaurus* et scapula de sauropode (Argences (4)), vertèbres de sauropode (Villers-sur-Mer (1) et Puits-de-la-Brême (3))
- les dépôts terrestres, en marron : le sauropode enterré in situ avec des dents de théropodes (Damparis (5)).

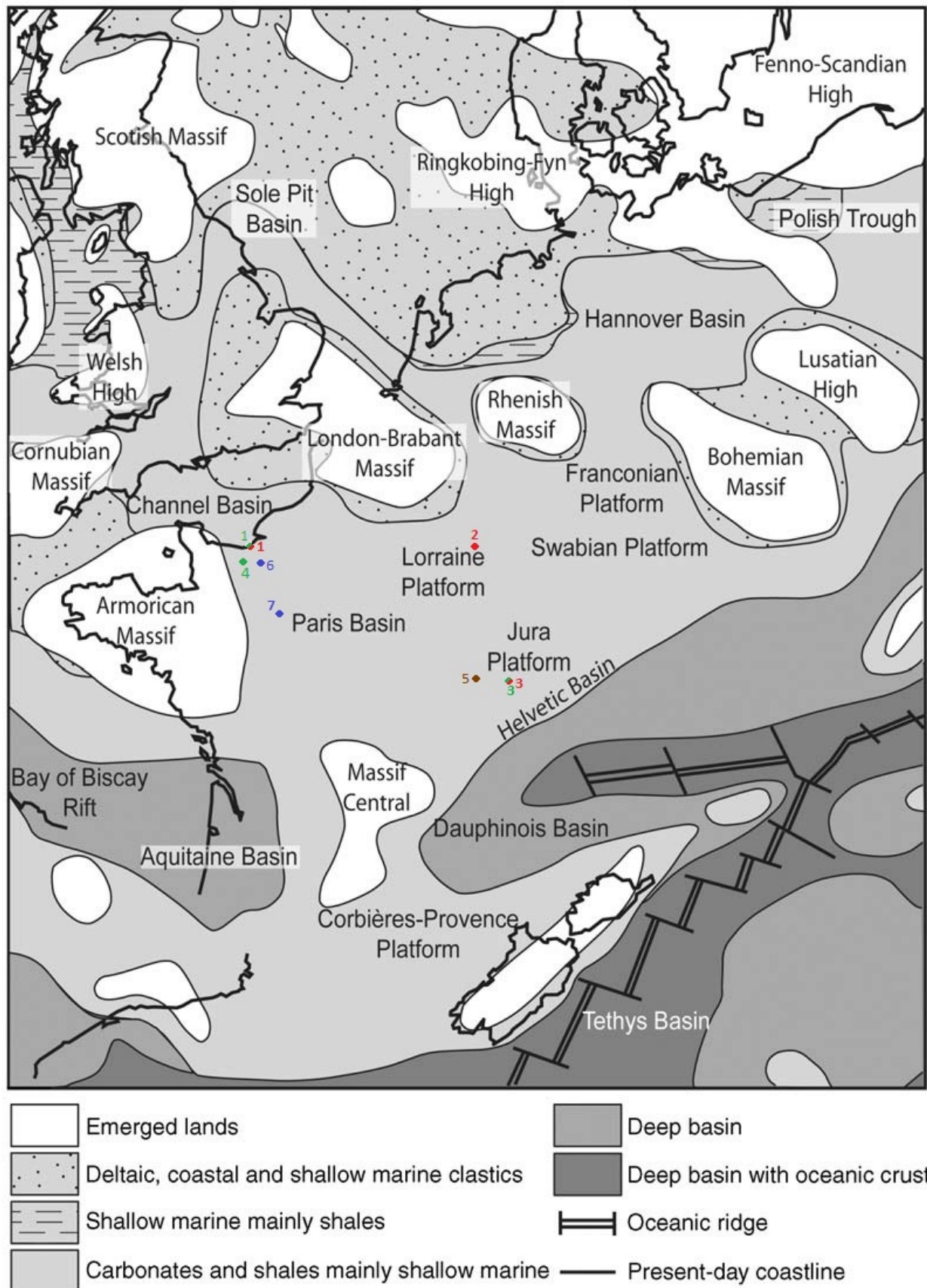


Illustration 5: Carte paléogéographique à la limite callovo-oxfordienne, avec la position des sites qui ont livré des restes de dinosaures (Carpentier et al. 2007)

Rouge = Théropodes (restes isolés) **Marron** = Sauropode enterré in situ avec des dents de théropodes.
Vert = Autres dinosaures : *Lexovisaurus* et sauropodes. **Bleu** = Dents de dinosaures dans des dépôts fluvio-marins

- les dépôts fluvio-marins, en bleu, avec des dents de sauropodes et de théropodes : Glos (6), Cherré (7).

Les restes de dinosaures des sites de Villers-sur-Mer (1), d'Argences (4), de Glos (6) et de Cherré (7) appartiendraient à des dinosaures qui auraient vécu sur le Massif Armoricaïn, la terre émergée la plus proche à cette époque. Les restes de Haudainville (2) pourraient venir du Massif Londres-Brabant et ceux de Puits-de-la-Brême (3) pourraient provenir des environs de Damparis (5).

Il semble apparaître que les dinosaures "non-théropodes" sont retrouvés à proximité des rivages (Argences et Damparis) en bon état de conservation : soit en squelettes partiels, soit des ossements de grande taille (environ 60 cm). Les dinosaures théropodes, en revanche, sont trouvés plus loin des côtes, au large, en restes isolés essentiellement de petite taille (une dizaine de centimètres). Néanmoins, deux vertèbres de sauropode ont été retrouvées plus au large (Villers-sur-Mer et Puits-de-la-Brême).

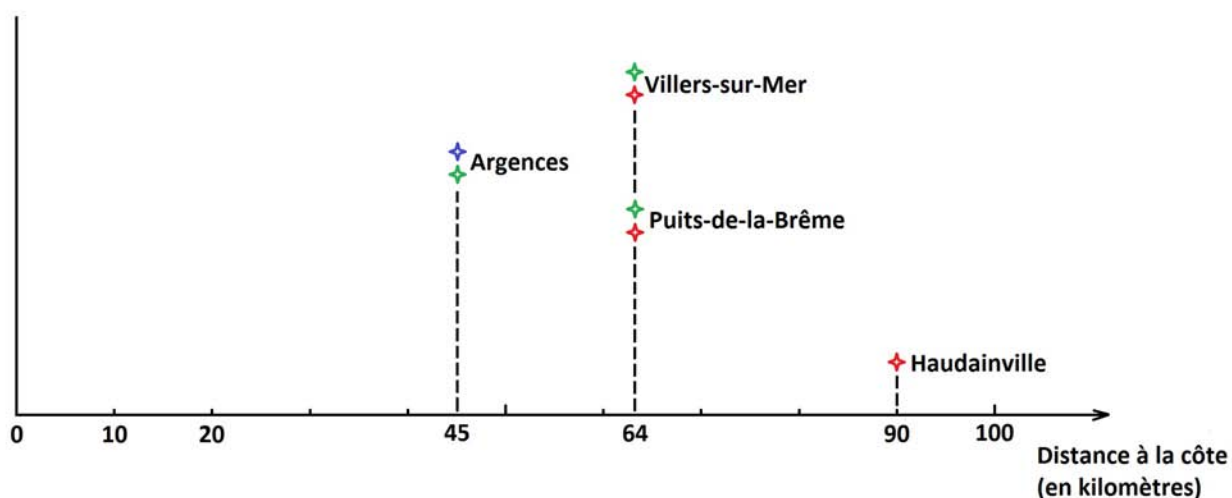


Illustration 6: Localisation des sites selon leur distance aux paléo-rivages.

Croix bleue = Présence de dinosaures ornithischiens. Croix rouge = Présence de théropodes. Croix verte = Présence de sauropodes.

L'illustration 6 montre la localisation des sites par rapport à leur distance à la côte. Cette mesure de la distance a été réalisée selon la position des paléo-rivages de la carte paléogéographique de Carpentier et al. 2007. Par ailleurs, la position de ces paléo-rivages est susceptible de changer et, comme la géologie de France a assez variée depuis la limite callovo-oxfordienne, les mesures de

distance ont donc été calculées à titre indicatif. Selon l'illustration 6, le stégosaure *Lexovisaurus* aurait dérivé sur 45 kilomètres, les sauropodes auraient flottés sur 45 ou 64 kilomètres et les théropodes flottaient sur au moins 54 kilomètres. Les théropodes d'Haudainville auraient flottés sur 90 kilomètres depuis le massif Londres-Brabant, mais il est possible qu'il y ait eu des terres émergées plus proches, avec des caractéristiques semblables au site de Damparis.

Les assemblages osseux entre les dinosaures français et anglais sont très différents. Dans la formation anglaise d'Oxford-Clay, l'assemblage de dinosaures calloviens est assez divers et équilibré, tous les grands groupes de dinosaures y sont représentés : sauropodes, stégosaures, ankylosaures, ornithopodes et théropodes (Naish and Martill 2007, 2008). En revanche, en France, les sites contiennent juste un ou deux grand(s) groupe(s) : il y a une grande majorité de théropodes et une seule vertèbre de sauropode à Villers-sur-Mer, juste un sauropode et un stégosaure à la carrière du Fresne d'Argences. Il semble improbable qu'un paysage n'ait été dominé que par un groupe de dinosaures. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer la sur-représentation d'un taxon dans les sédiments marins, comme par exemple, des dispositions semi-aquatiques et une préférence pour un environnement côtier.

Le fait que les théropodes soient retrouvés plus loin des terres émergées que les autres dinosaures permet d'émettre l'hypothèse suivante : les carcasses de théropodes flotteraient plus longtemps, avant de couler, que celles des autres dinosaures.

Cette « longue flottaison » pourrait être causée par la présence des sacs aériens. Chez les oiseaux, les os post-crâniens pneumatés sont liés aux sacs aériens et autres diverticules pulmonaires : la présence de ces os chez d'autres dinosaures suggère ainsi un système de sac aériens (Wedel 2009). En effet, ce type de vertèbre serait apparu il y a 210 millions d'années (au Trias supérieur) dans plusieurs groupes d'archosaures : les ptérosaures, les sauropodomorphes et les théropodes (Benson et al. 2012). Les vertèbres pneumatées semblent aussi présentes chez des Archosauriformes, comme *Erythrosuchus africanus*, et des Parasuchia (Gower 2001, O'Connor 2006). La pneumatisation vertébrale permet de diminuer le poids chez les sauropodomorphes et les ptérosaures, et de réduire la densité de l'animal favorisant ainsi des économies d'énergies. La présence de grandes chambres internes ouvertes sur l'extérieur par de grands foramina, comme par exemple les pleurocoeles, serait la seule preuve incontestable d'une pneumatisation squelettique. Ainsi, la pneumatisation des saurischiens expliquerait que ceux-ci puissent flotter plus longtemps et donc plus loin que les ornithischiens.

Mais un problème subsiste : les sauropodes sont retrouvés, soit avec des ornithischiens (*Lexovisaurus*, à Argences), soit avec des théropodes (à Puits-de-la-Brême et à Villers-sur-Mer). Chez les théropodes et les sauropodes, trois types de sacs aériens se mettent en place : les sacs aériens cervicaux, abdominaux et claviculaires (Wedel 2009, Annexe 7). Les sauropodes du Jurassique et du Crétacé possèdent soit uniquement des sacs aériens cervicaux (*Shunosaurus* et *Jobaria*), soit des sacs aériens cervicaux et abdominaux (*Mamenchisaurus*, *Diplodocus* et *Malawisaurus*). Les théropodes du Jurassique et du Crétacé, en revanche, présentent tous des sacs aériens cervicaux et abdominaux, et certains comme les Neornithes et *Aerosteon* ont les sacs aériens claviculaires en plus. Il est donc tout à fait possible que les sauropodes avec des sacs aériens cervicaux et abdominaux flottent aussi loin que les théropodes, alors que ceux qui n'ont que les sacs aériens cervicaux ne dérivent pas plus loin que les ornithischiens.

De plus, il ne faut pas oublier que les sauropodes sont généralement plus volumineux et plus lourds que les théropodes. Par conséquent, ils opposent une plus grande résistance aux courants marins, leur empêchant ainsi de migrer aussi loin que les théropodes. Le sauropode de Puits-de-la-Brême pourrait provenir d'une terre émergée, proche géographiquement du site de Damparis, avec des conditions d'émersion périodique semblables. Mais ces îles sont encore très peu connues.

La présence des théropodes exclusivement aux Vaches Noires pourraient être due à un comportement de nage spécifique aux théropodes. En effet, on a retrouvé dans le Jurassique inférieur de l'Utah des empreintes des ichno-genres *Eubrontes* et *Grallator*, qui sont attribuées à des théropodes en train de nager (Milner et al. 2006, Annexe 6). L'environnement, qui a fourni ces pistes d'empreintes, correspondait à un rivage de lac. D'autres empreintes de théropodes « nageurs » ont été retrouvées dans le Crétacé inférieur d'Espagne et de Chine (Ezquerro et al. 2007, Xing et al. 2013). Certaines empreintes ont été attribuées à des sauropodes en train de nager, mais d'après la réévaluation de Lockley and Rice (1990), il semblerait que ce soit des sous-empreintes de sauropodes, réalisées lors d'un déplacement terrestre. Les théropodes semblent être les seuls dinosaures capables de nager et cela pourrait expliquer le fait qu'on les retrouve sur des sites plus éloignés des terres émergées. Les raisons de ce comportement de nage peuvent être multiples. Il est possible que les théropodes effectuaient des migrations à travers l'archipel européen. Peut-être que leur bipédie ou leur régime alimentaire carnivore les prédisposaient à aller en mer.

Les restes de théropodes semblent toujours se trouver à l'est des terres émergées les plus proches, et par conséquent, on pourrait envisager un paléo-courant Ouest-Est, originaire du bassin de la Manche. Ceci ne reste bien sûr qu'une supposition, car des fossiles de dinosaures peuvent être éventuellement présents à l'Est du Massif Armoricaïn, au fond de l'océan Atlantique. Néanmoins, ce

paléo-courant pourrait expliquer que les assemblages osseux français soient moins équilibrés et diversifiés que les assemblages anglais. Bien sûr, il est tout à fait possible que plusieurs hypothèses soient valables en même temps. Les sacs aériens peuvent permettre une plus longue flottaison et un comportement de nage pourrait inciter les théropodes à aller en mer.

Conclusion :

La vertèbre V869, découverte aux falaises des Vaches Noires, a été identifiée comme la quatorzième vertèbre dorsale d'un Allosauridae de l'Oxfordien inférieur. La présence de restes de dinosaures dans les sédiments marins demeure toujours un fait intrigant. Néanmoins, plusieurs hypothèses sont capables d'expliquer ce phénomène : des cadavres de dinosaures arrivent en mer en flottant et certains restes isolés peuvent y parvenir grâce aux fleuves. Les ossements de théropodes semblent flotter plus loin que ceux des autres dinosaures : ceci peut s'expliquer par une flottaison plus longue induite par leurs sacs aériens ou par un comportement de nage spécifique aux théropodes. Ces deux hypothèses pourront être invalidées à la suite de recherches futures, comme par exemple, la découverte d'autres dinosaures non-théropodes aux falaises des Vaches Noires ou celle d'empreintes de dinosaures sauropodes ou ornithischiens en train de nager.

Remerciements

J'adresse tout d'abord mes remerciements au Laboratoire de Géologie de l'École Normale Supérieure (UMR 8538) et au musée Paléospace l'Odyssée pour m'avoir permis d'y effectuer mon stage. Je remercie également la ville de Villers-sur-Mer pour m'avoir généreusement prêté un appartement pour la durée de mon séjour.

Je tiens à remercier tout particulièrement Éric Buffetaut pour l'aide et le temps qu'il m'a consacré, ainsi que pour les corrections de mes premières versions. Un grand merci également à Laurent Picot pour m'avoir montré les collections paléontologiques de Villers-sur-Mer et pour l'aide qu'il m'a apporté. Je remercie bien évidemment toute l'équipe du Paléospace pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont offert, ainsi que pour les visites du marais et des falaises des Vaches Noires.

Je remercie aussi la chiroptérologue Aurélie Laurent pour sa précieuse aide sur l'identification des mollusques, le paléobotaniste Cédric (ou Cyril) Del Rio pour son assistance dans la rédaction de ce mémoire, ainsi que Cindy Lim pour la relecture du mémoire. Et une petite pensée pour Ian Malcolm, qui avait raison en disant que « la vie trouve toujours un chemin... ».

Bibliographie

- 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(3), 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., and Chure, D. J. 2002.** *Poekilopleuron bucklandii*, the theropod dinosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Normandy. *Palaeontology*, 45(6), 1107-1121.
- Allain, R., and Pereda-Suberbiola, X., 2003.** Dinosaurs of France. *Comptes Rendus Palevol*, 2(1), 27-44.
- Benson, R.B.J, Butler, R.J., Carrano, M.T., and O'Connor P.M. 2012.** Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs : physiological implications and the 'reptile'-bird transition. *Biol.Rev.* 87. pp. 168-193.
- Bigot, A., 1895.** Vertèbre de *Cetiosaurus* de l'Oxfordien de Dives. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 4 (9), xxxiii.
- Bigot, A., 1938.** La collection géologique de la ville de Villers-sur-Mer. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 9 (1), 7-10.
- Bigot, A., 1945.** La destruction des collections et des bibliothèques scientifiques de Caen. *Bull. Soc. Linn. Normandie, Volume supplémentaire*, 1-75.
- Buffetaut, E., 1992.** Remarques sur les dinosaures oxfordiens de Damparis (Jura) et leur signification paléogéographique et réponse des auteurs. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 163(4), 521-523.
- Buffetaut, E. 1994a.** Restes de dinosaures du Callovien des Vaches Noires (Calvados) appartenant à la collection Nicolet (Houlgate). *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, vol. 31, n°2, p. 9-12.
- Buffetaut, E., 1994b.** The significance of dinosaur remains in marine sediments : an investigation based on the French record. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, E, Berlin, vol. 13, p. 125-133.
- Buffetaut, E., 1995.** Un dinosaure sauropode dans le Callovien du Calvados (Normandie, France). *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 82(4), 5-11.

- Buffetaut, E. 2011.** Chercheurs de dinosaures en Normandie. *Ysec Editions*, 160 pp.
- Buffetaut, E., Bülow, M., Gheerbrant, E., Jaeger, J. J., Martin, M., Mazin, J. M., Milsent, C. and Rioult, M., 1985.** Zonation biostratigraphique et nouveaux restes de vertébrés dans les Sables de Glos (Oxfordien supérieur, Normandie). *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II*, 300, 929-932.
- Buffetaut, E., and Cacheleux, E., 1997.** The dinosaur *Dryosaurus* (Ornithopoda, Dryosauridae) in the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Normandy: palaeobiogeographical implications. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes*, 324(6), 499-503.
- Buffetaut, E., Cuny, G., & Le Loeuff, J., 1991.** French dinosaurs: the best record in Europe. *Modern Geology*, 16, 17-42.
- Buffetaut, E., Cuny, G., and Pharissat, A., 1994.** William Buckland's French *Megalosaurus*. *Terra Nova*, 6(3), 323-326.
- Buffetaut, E., and Enos, J., 1992.** Un nouveau fragment crânien de dinosaure théropode du Jurassique des Vaches Noires (Normandie, France) : remarques sur la diversité des théropodes jurassique européens. *C. R. Acad. Sci. Paris, t. 314, Série II*, p. 217-222.
- Buffetaut, E., Hébert, F., and Rebours, T., 2010.** Un métatarsien de dinosaure théropode dans le Jurassique des falaises des Vaches Noires (Calvados, Normandie, France). *Bulletin Sciences et Géologie Normandes*, tome 1, p. 49-53.
- Buffetaut, E., and Le Loeuff, J., 2007.** Un dinosaure sauropode dans le Callovien du Doubs (Est de la France). *Journal de l'APF* 52, p. 50.
- Buffetaut, E., Pennetier G. and Pennetier E. 1991.** Un fragment de mâchoire de *Megalosaurus* dans le Callovien supérieur des Vaches Noires (Calvados, France). *Rev. Paléobiologie*, 10, 2, 379-387.
- Carpentier, C., Lathuilière, B., Ferry, S. and Sausse, J., 2007.** Sequence stratigraphy and tectonosedimentary history of the Upper Jurassic of the Eastern Paris Basin (Lower and Middle Oxfordian, Northeastern France). *Sedimentary Geology* 197, 235-266.
- Ezquerro, R., Doublet, S., Costeur, L., Galton, P. M., and Pérez-Lorente, F., 2007.** Were non-avian theropod dinosaurs able to swim? Supportive evidence from an Early Cretaceous trackway, Cameros Basin (La Rioja, Spain). *Geology*, 35(6), 507-510.
- Fischer, J. C., 2000.** Guide des fossiles de France et des régions limitrophes. Dunod. 3ème édition. 488p., 216 pl. (ISBN 2 10 004 957-7).
- Galton, P. M., and Boiné, G., 1980.** A stegosaurian dinosaur femur from the Kimmeridgian beds (Upper Jurassic) of the Cap de la Hève, Normandy. *Bulletin Trimestriel de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, 67, 31-38.
- Galton, P. M., Brun, R., and Rioult, M., 1980.** Skeleton of the stegosaurian dinosaur *Lexovisaurus* from the lower part of the Middle Callovian (Middle Jurassic) of Argences (Calvados), Normandy. *Bulletin Trimestriel de la Société géologique de Normandie et Amis Muséum du Havre LXVII 4e trimestriel*, 39-60.

- Gower, D. J., 2001.** Possible postcranial pneumaticity in the last common ancestor of birds and crocodylians: evidence from *Erythrosuchus* and other Mesozoic archosaurs. *Naturwissenschaften*, 88(3), 119-122.
- Hoffstetter, R. and Brun, R., 1956.** Un dinosaurien stégosauriné dans le Callovien du Calvados. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 243, pp. 1651-1653.
- Hoffstetter, R., and Brun, R., 1958.** Note complémentaire sur la découverte d'un dinosaurien stégosauriné dans le Callovien d'Argences (Calvados). *Rev. Soc. Sav. Ht. Normandie Sci.*, 9, pp. 69-78.
- Knoll, F., Buffetaut, E., and Bülow, M., 1999.** A theropod braincase from the Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France); osteology and palaeoneurology. *Bulletin de la Société géologique de France*, 170(1), 103-109.
- Lockley, M. G., & Rice, A. 1990.** Did “Brontosaurus”; ever swim out to sea?: Evidence from brontosaur and other dinosaur footprints. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*, 1(2), 81-90.
- Madsen, J. H. 1976.** *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Bulletin of the Utah Geological Survey and Mineralogical Survey* 109:1-163.
- Milner, A. R., Lockley, M. G., and Kirkland, J. I., 2006.** A large collection of well-preserved theropod dinosaur swim tracks from the Lower Jurassic Moenave Formation, St. George, Utah. *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. NM Mus Nat Hist Sci Bull*, 37, 315-328.
- Naish, D., & Martill, D. M., 2007.** Dinosaurs of Great Britain and the role of the Geological Society of London in their discovery: basal Dinosauria and Saurischia. *Journal of the Geological Society*, 164(3), 493-510.
- Naish, D., & Martill, D. M., 2008.** Dinosaurs of Great Britain and the role of the Geological Society of London in their discovery: Ornithischia. *Journal of the Geological Society*, 165(3), 613-623.
- O'Connor, P. M., 2006.** Postcranial pneumaticity: An evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology*, 267(10), 1199-1226.
- Piveteau, J., 1923.** L'arrière-crâne d'un Dinosaurien carnivore de l'Oxfordien de Dives. *Annales de Paléontologie*, 12 : 1-11, 4pl.
- Riout, M. 1978.** *Villers-sur-Mer, son site, ses falaises, sa plage, son musée*. Syndicat d'initiative de Villers-sur-Mer. 31 p.
- Schäfer, W. 1962.** *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, 1-666.
- Taquet, P., and Welles, S. P., 1977.** Redescription du crâne de dinosaure théropode de Dives (Normandie). *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* (Vol. 63, pp. 191-206).

Walker, A. D., 1964. Triassic reptiles from the Elgin area: Ornithosuchus and the origin of carnosaur. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 53-134.

Wedel, M. J., 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311(8), 611-628.

Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmólska, H. (Eds.), 2007. The Dinosauria, Univ of California Press.

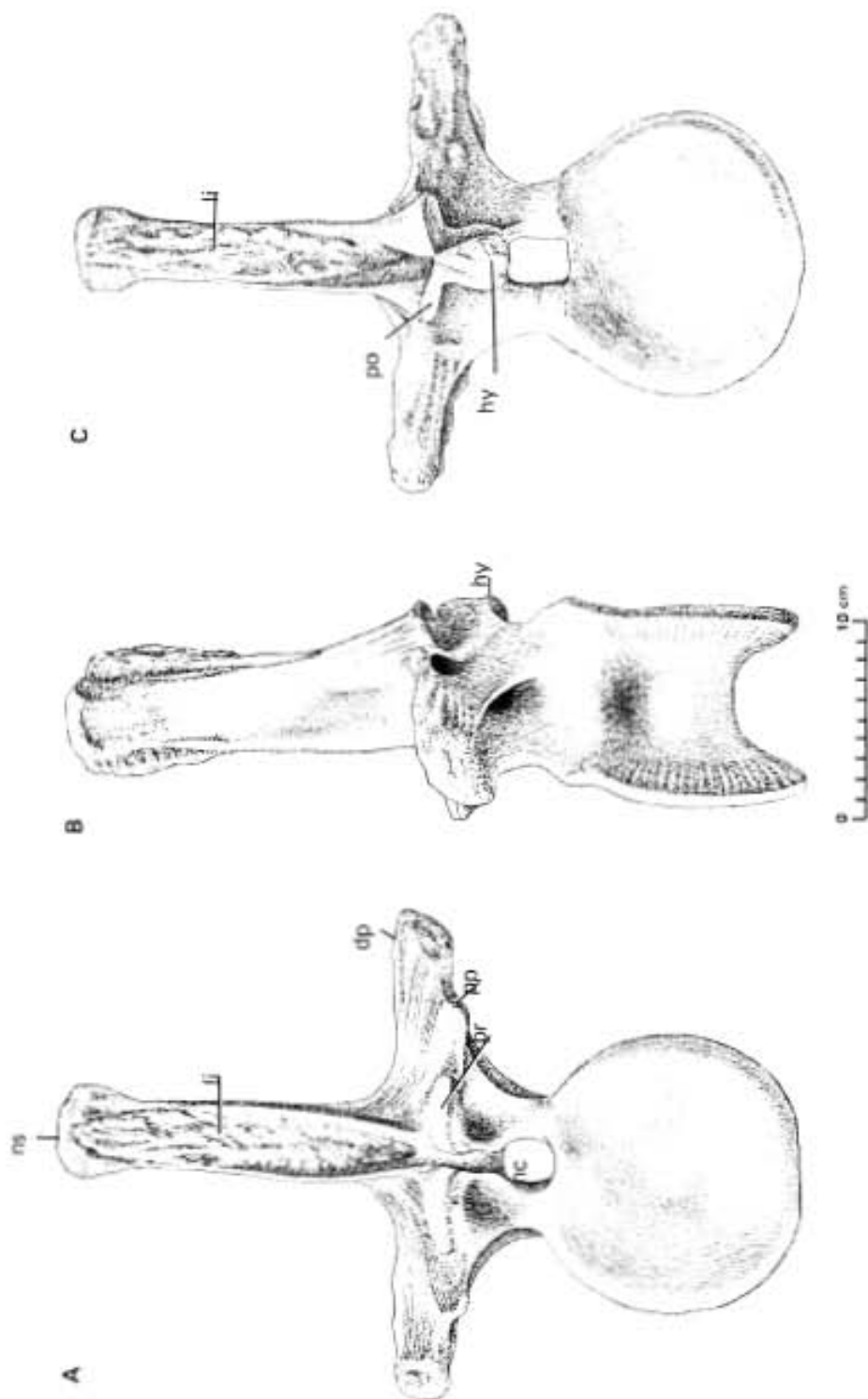
Wilson, J. A., 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of vertebrate Paleontology*, 19(4), 639-653.

Xing, L., Lockley, M. G., Zhang, J., Milner, A. R., Klein, H., Li, D., Persons, W. S., & Ebi, J., 2013. A new Early Cretaceous dinosaur track assemblage and the first definite non-avian theropod swim trackway from China. *Chinese Science Bulletin*, 58(19), 2370-2378.

Médiagraphie

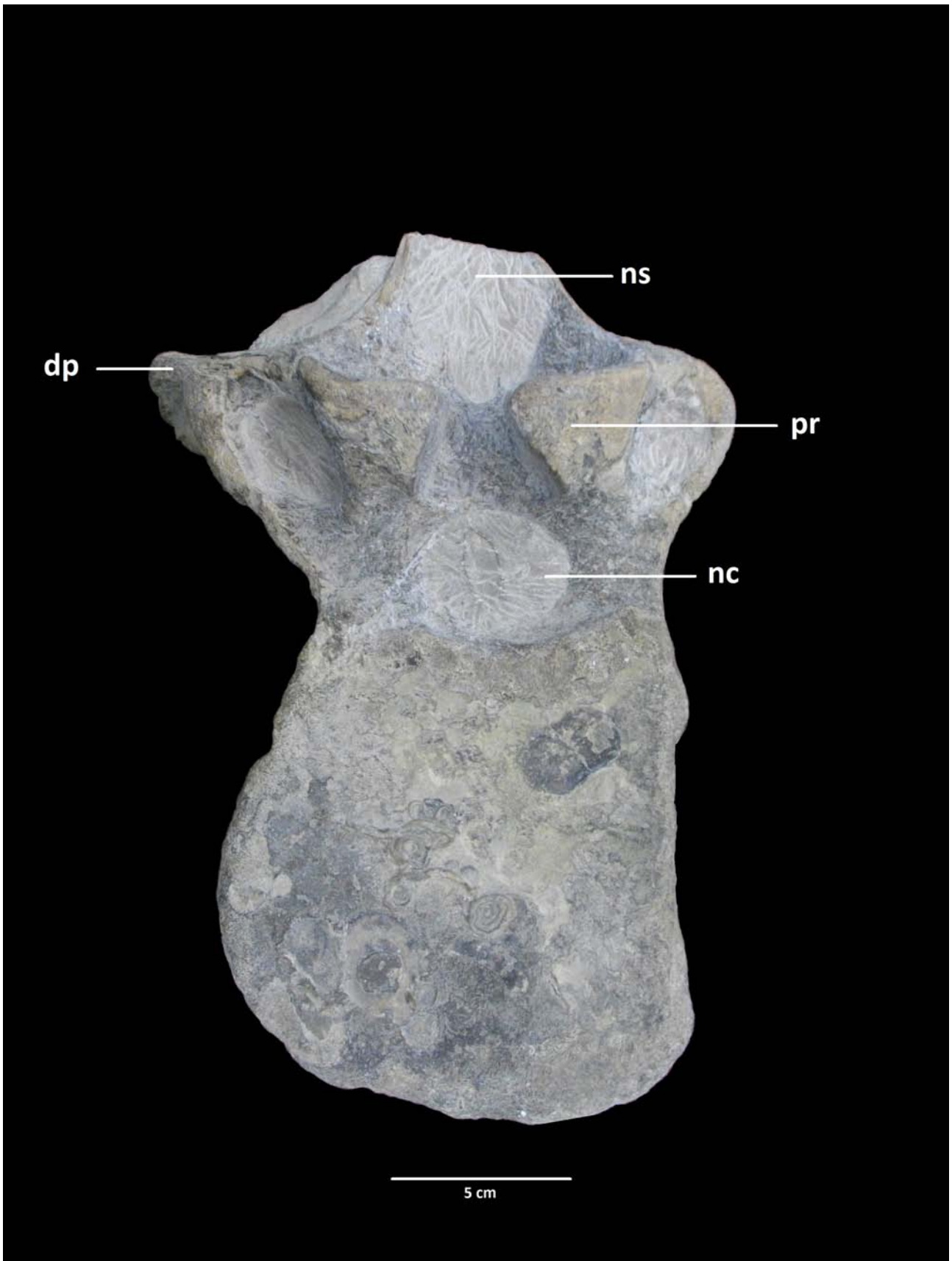
museobase.fr : Collections Muséologiques en Basse-Normandie [en ligne]. Consulté le 02/06/2014.

ANNEXES

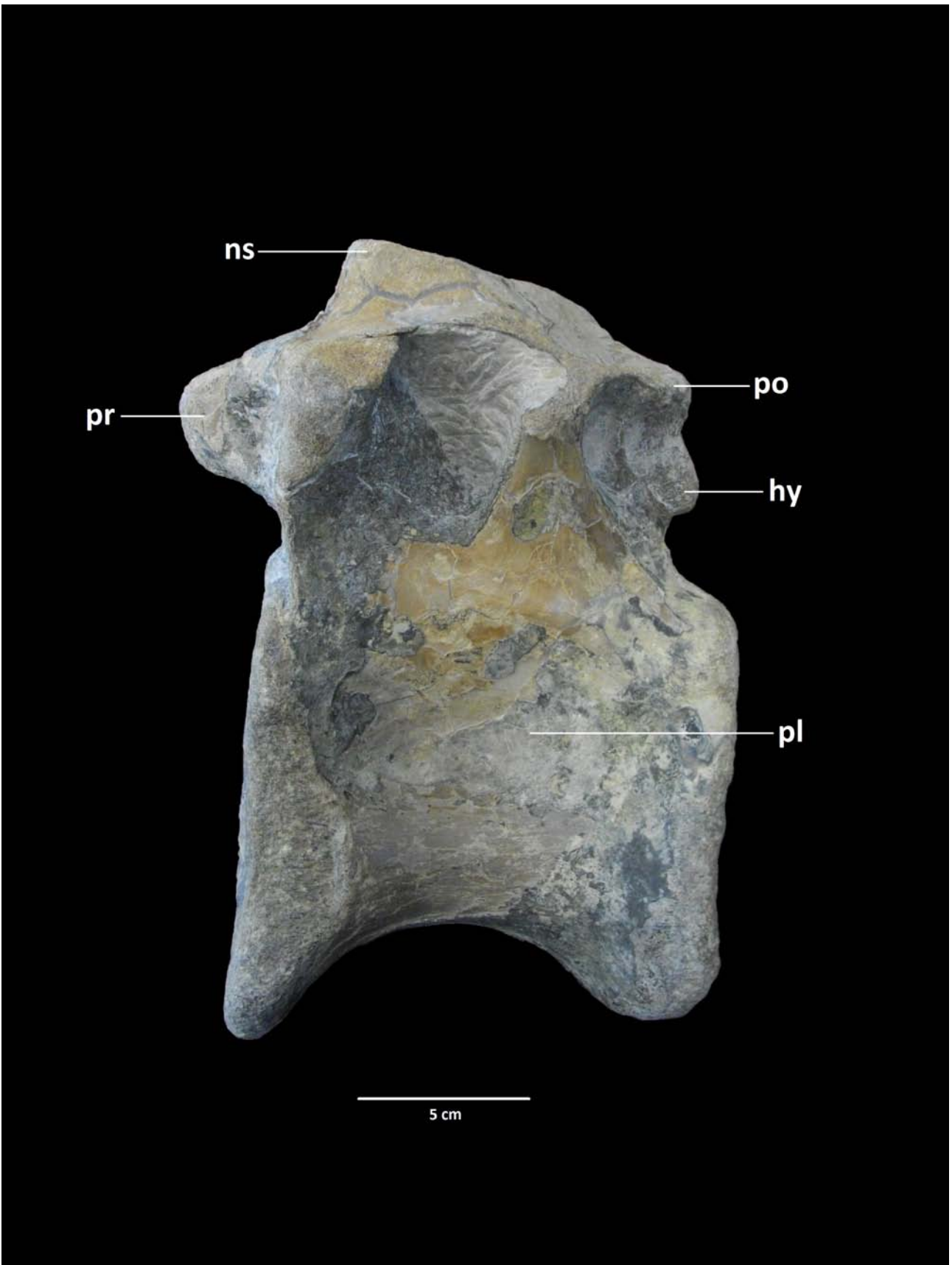


Annexe 1 : Quatorzième vertèbre dorsale d'*Allosaurus fragilis* (Madsen 1976) en vue crâniale (A), latérale (B) et caudale (C).

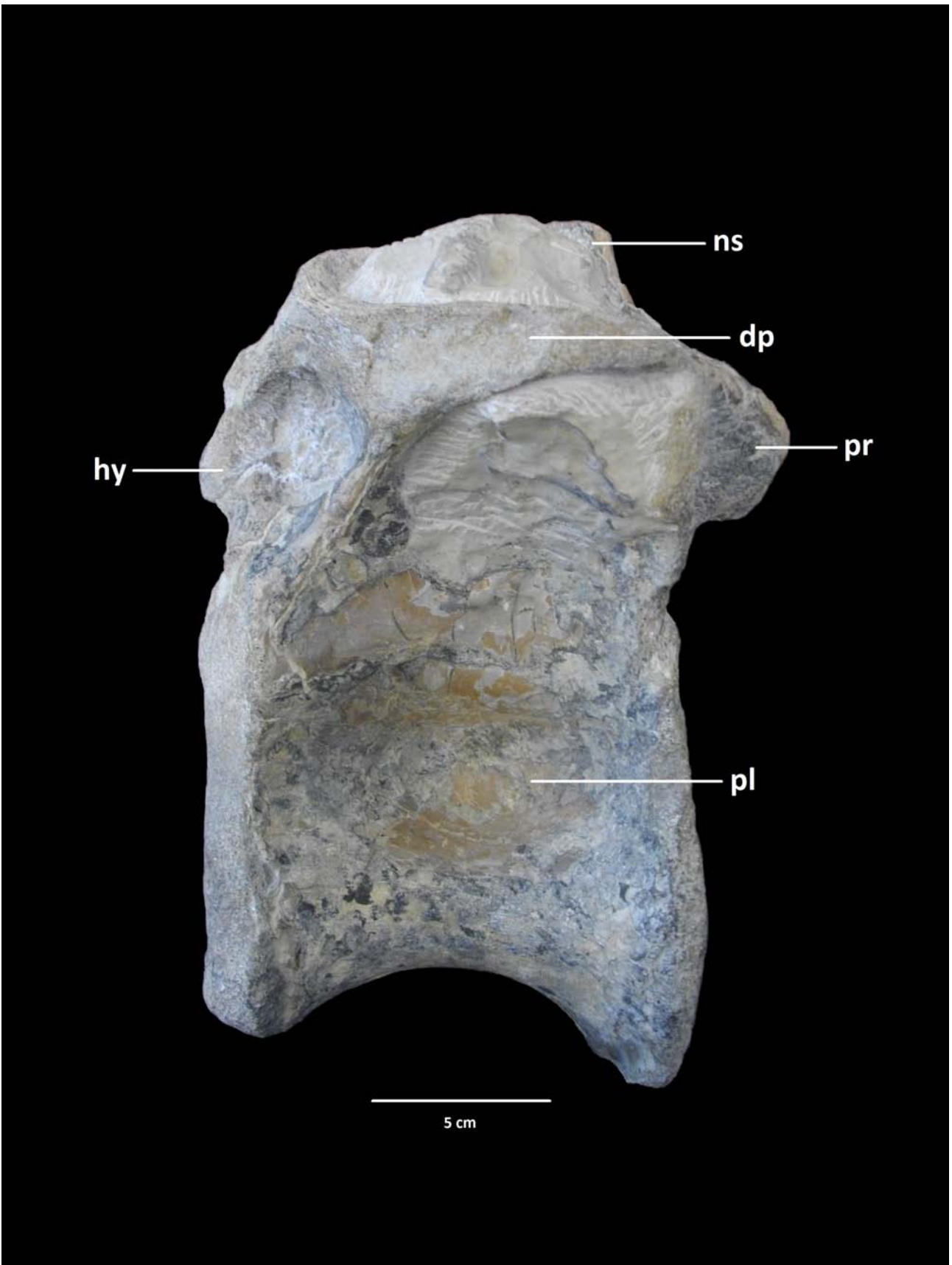
Abréviations pour les annexes 1 à 5 : dp - diapophyse, hy - hyposphène, li-cicatrice du ligament inter-spinal, nc - canal neural, ns-épine neurale, po - postzygapophyse, pp - parapophyse, pr - prézygapophyse, pl - pleurocoele.



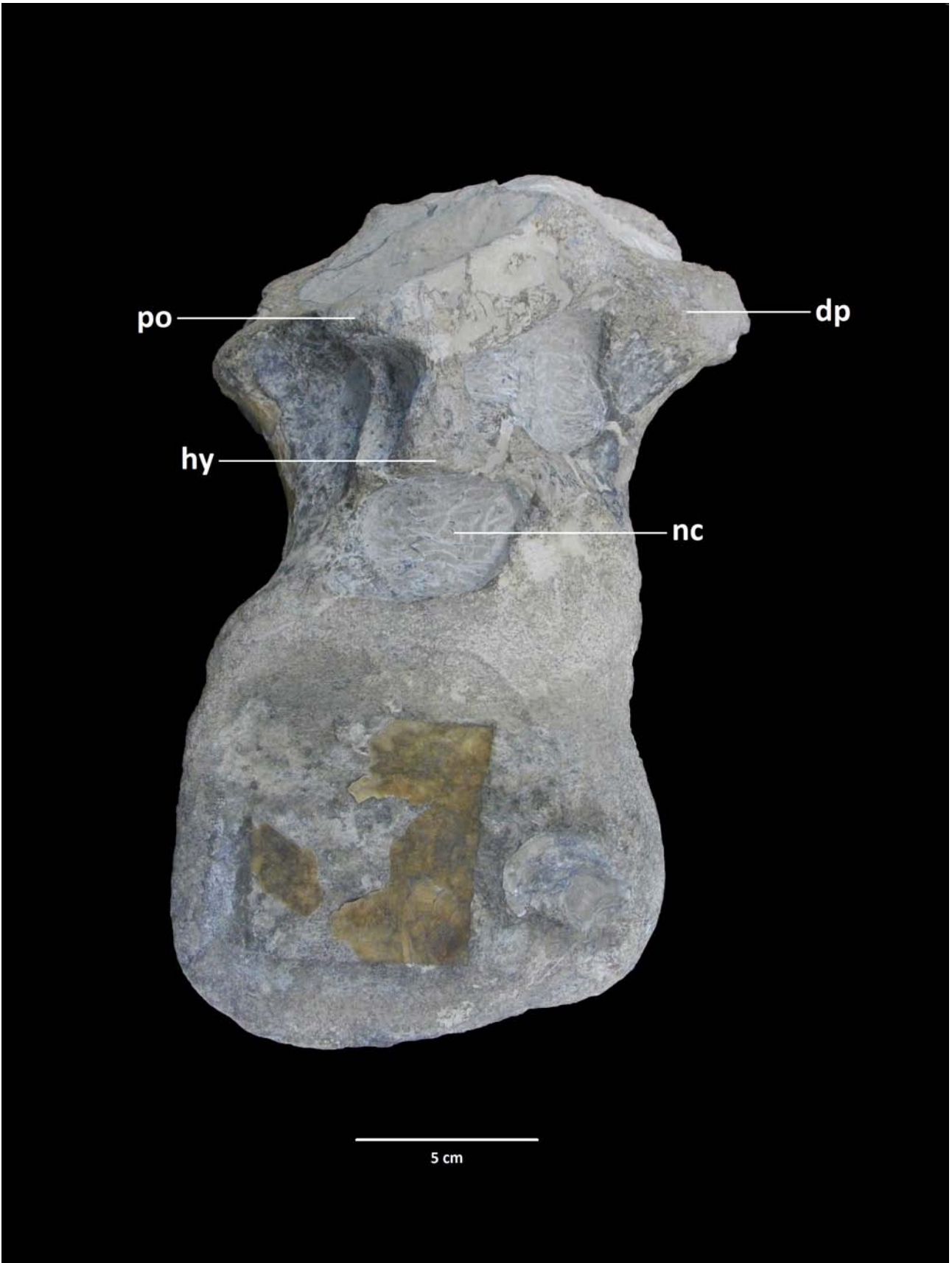
Annexe 2 : Vue crâniale de la vertèbre V869. © Martial Plasse 2014



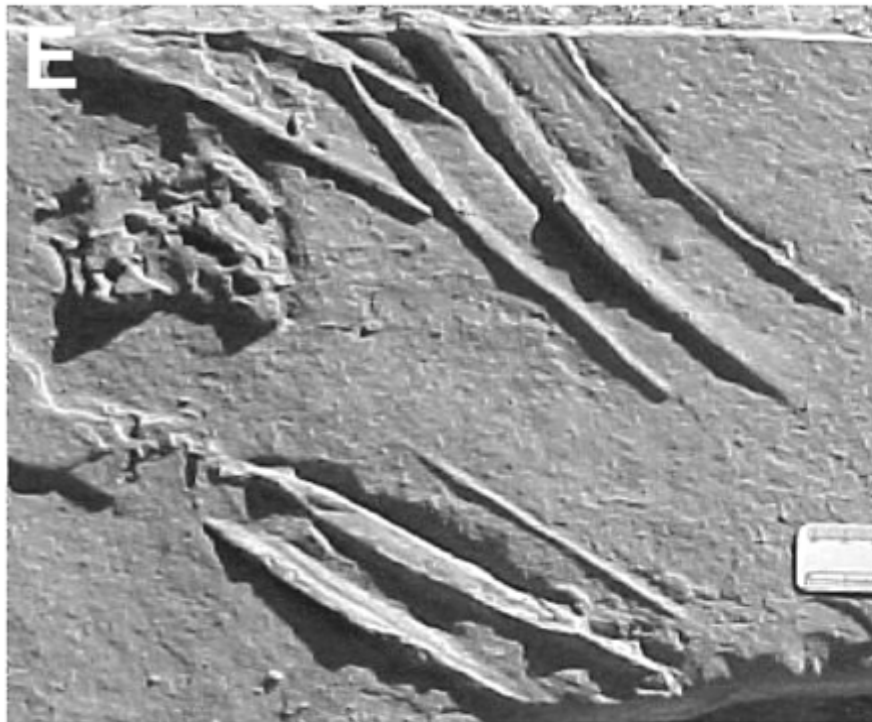
Annexe 3 : Vue latérale gauche de la vertèbre V869. © Martial Plasse 2014



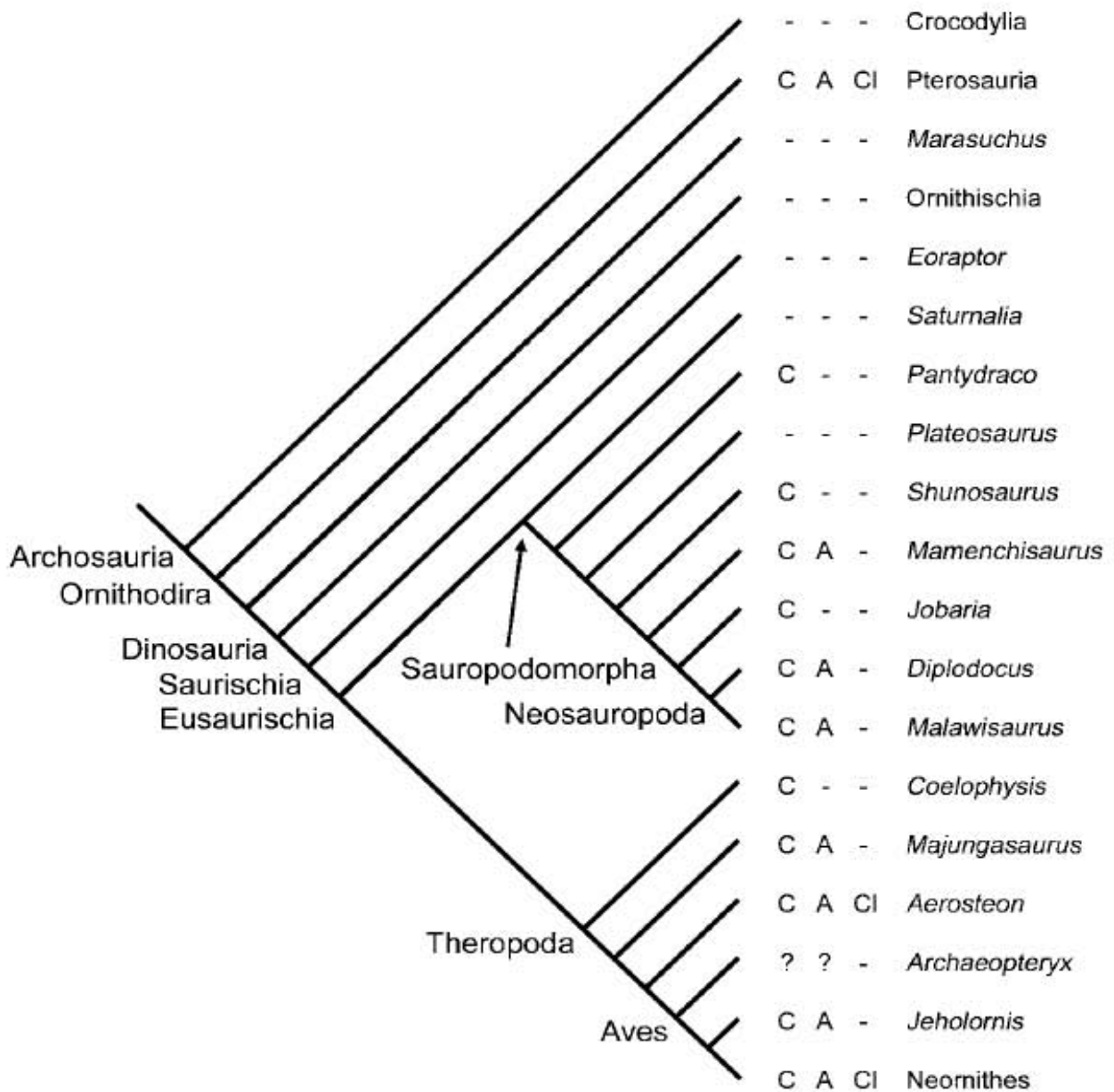
Annexe 4 : Vue latérale droite de la vertèbre V869. © Martial Plasse 2014



Annexe 5 : Vue caudale de la vertèbre V869. © Martial Plasse 2014



Annexe 6 : Traces de nage de type Grallator (Milner et al. 2006)



Annexe 7 : Présence de sacs aériens chez les archosaures fossiles (Wedel 2009).

Abréviations : C, sacs aériens cervicaux ; A, sacs aériens abdominaux ; Cl, sacs aériens claviculaires.