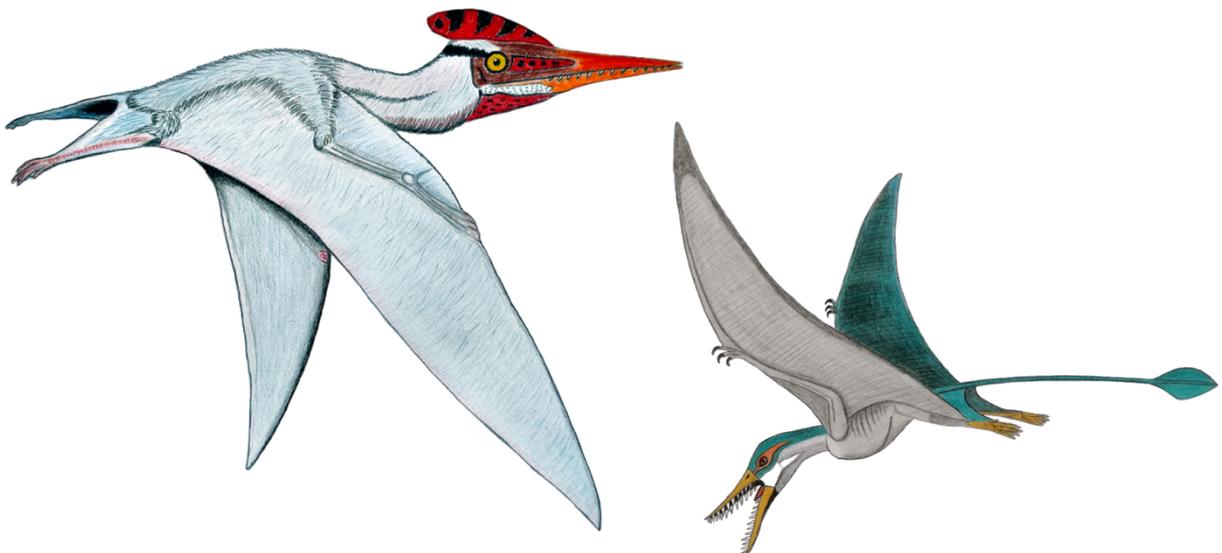


Mémoire de Stage de Master 2 :

Descriptions, identifications et classifications de spécimens de ptérosaures du Jurassique normand, et considérations paléoécologiques et phylogénétiques.

Lucas Gadiffet - Master 2 Paléontologie, Paléoenvironnement et Patrimoine



Représentation artistique des genres *Germanodactylus* et *Rhamphorhynchus*.

Tuteurs :

Éric Buffetaut - Laurent Picot - Romain Vullo

Année universitaire 2023 - 2024

Résumé : En France, les restes de ptérosaures sont relativement rares et fragmentaires, contrairement à plusieurs gisements européens tels que Solnhofen en Allemagne. Un appel aux prêts permet pour la première fois de faire un inventaire des restes de ptérosaures jurassiques de Normandie (France), avec essentiellement du matériel inédit. Les spécimens proviennent de quatre étages géologiques successifs et de plusieurs localités : Bathonien moyen d'Olendon, Callovien supérieur des Vaches Noires, Oxfordien supérieur des Sables de Glos, et Kimméridgien supérieur de la région havraise. Les restes sont parcellaires, mais des hypothèses sont faites sur leurs classifications. Les spécimens étudiés confirment en partie certaines étapes de l'histoire évolutive des ptérosaures mentionnées dans les analyses phylogénétiques. Plusieurs familles et genres de ptérosaures jurassiques sont régulièrement mentionnés dans la littérature, et des rapprochements sont faits, notamment avec *Normannognathus wellnhoferi* Buffetaut et al., 1998, du Kimméridgien du Cap de la Hève. Les spécimens, bien qu'inarticulés, consistent principalement en des fragments de membres antérieurs, renseignant sur la morpho-fonctionnalité des ailes, essentielles au vol battu. Une dent des Sables de Glos permet également de renseigner sur l'alimentation de certains ptérosaures et démontre une adaptation alimentaire cohérente avec leur milieu de vie. Les fossiles étant retrouvés essentiellement dans des milieux de dépôts marins ou deltaïques/estuariens, des questions se posent sur la taphonomie des spécimens.

Abstract : In France, pterosaur remains are relatively rare and fragmentary, unlike several European sites such as Solnhofen in Germany. A call for loans has enabled us for the first time to compile an inventory of Jurassic pterosaur remains from Normandy (France), with essentially unpublished material. The specimens come from four successive geological stages and several localities: the Middle Bathonian of Olendon, the Upper Callovian of Vaches Noires, the Upper Oxfordian of the Sables de Glos, and the Upper Kimmeridgian of Le Havre region. The remains are fragmentary, but hypotheses have been put forward regarding their classification. The specimens studied partially confirm certain stages in the evolutionary history of pterosaurs as mentioned in the phylogenetic analyses. Several families and genera of Jurassic pterosaurs are regularly mentioned in the literature, and comparisons have been made, notably with *Normannognathus wellnhoferi* Buffetaut et al., 1998, from the Kimmeridgian of Cap de la Hève. The specimens, although inarticulate, consist mainly of forelimb fragments, providing information on the morpho-functionality of the wings, which are essential for flapping flight. A tooth from the Sables de Glos also provides information on the diet of certain pterosaurs demonstrating a dietary adaptation consistent with their living environment. As the fossils were found mainly in marine or deltaic/estuarine deposit environments, questions have been raised about the taphonomy of specimens.

Table des matières :

I : Introduction :	1
II : Matériel et méthodes :	1
III : Contextes géographiques et géologiques, identifications et classifications :	2
1. Bathonien moyen d’Olendon :	2
a. Contextes géographique et géologique :	2
b. Description et identification :	3
2. Callovien supérieur des Vaches Noires :	3
a. Contextes géographique et géologique :	3
b. Description et identification :	4
3. Oxfordien supérieur des Sables de Glos :	6
a. Contextes géographique et géologique :	6
b. Description et identification :	8
4. Kimméridgien supérieur de la région havraise :	10
a. Contextes géographique et géologique :	10
b. Description et identification :	11
IV : Discussion :	14
1. Paléoenvironnements et Paléoécologies :	14
2. Phylogénie des ptérosaures jurassiques de Normandie :	16
V : Conclusion :	19
Remerciements :	20
Bibliographie :	20
Annexes :	

I : Introduction :

Les ptérosaures sont des animaux emblématiques de l'ère mésozoïque, apparus au milieu du Trias (vers le Norien, -227 à -208,5 Ma) et disparus en même temps que les dinosaures non-aviens, lors de l'extinction massive qui marque la limite K-Pg (Baron, 2021). Ce sont les premiers vertébrés à avoir développé le vol actif, 45 millions d'années avant les paraviens. Les ptérosaures ont eu une histoire évolutive longue de 160 millions d'années, avec un pic de diversité tardif entre le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur (Elgin, 2014).

Les ptérosaures étaient très diversifiés, avec des formes et des tailles variées, toutefois ils possédaient une structure morphologique générale commune à tous. Ils possédaient un grand crâne, ainsi que des vertèbres cervicales, une ceinture pectorale et des ailes bien développées qui paraissaient disproportionnées par rapport au corps et aux membres postérieurs restés faiblement développés (Wellnhofer, 1991 ; Bennett, 1996). Les os des ptérosaures sont légers pour faciliter le vol, c'est pourquoi ils sont généralement creux avec une paroi osseuse très fine. Ces caractéristiques ostéologiques sont un critère de reconnaissance, mais elles rendent également les os fragiles et délicats, si bien qu'une grande partie de la diversité et de l'abondance des ptérosaures se retrouvent dans les Konservat-Lagerstätten (Buffetaut, 1995 ; Dean et al., 2016).

L'Europe occidentale présente certains des plus grands gisements de ptérosaures jurassiques au monde, tels que la Formation Taynton Limestone en Angleterre (O'Sullivan, 2015) ou les calcaires de Solnhofen en Allemagne (Hone et al., 2013). En France, les restes de ptérosaures sont plutôt rares et fragmentaires, mais il existe des empreintes exceptionnelles à Crayssac, dans le Lot (Mazin et al., 2003). Les ptérosaures du Jurassique normand ont été très peu étudiés, bien que la première mention de « *pterodactylus* » par Lennier remonte à 1868 (Lennier, 1868). Il faut ensuite attendre les études de Buffetaut, qui mentionne des restes de ptérosaures dans l'Oxfordien des Sables de Glos pour la première fois en 1985 (Buffetaut et al., 1985), puis le plus vieux registre de ptérodactyloïde français dans cette même formation (Buffetaut & Guibert, 2001). En 1998, des restes de ptérosaures du Kimméridgien havrais sont décrits et nommés : *Normannognathus wellnhoferi* (Buffetaut et al., 1998). Grâce à un appel aux prêts de mes tuteurs, Laurent Picot et Éric Buffetaut, j'ai pu obtenir plusieurs spécimens incomplets de ptérosaures jurassiques de Normandie venant de diverses collections et de plusieurs amateurs ou professionnels. Dans ce mémoire seront décrits plusieurs spécimens issus de quatre étages successifs (allant du Bathonien au Kimméridgien), essentiellement du matériel inédit, pour tenter de déterminer une taxonomie des spécimens malgré leur parcellarité. Un contexte géographique et géologique sera inclus pour chaque spécimen, notamment pour déterminer un milieu de dépôt ; et des notions de phylogénie et de paléoécologie seront également mises en avant dans ce rapport.

II : Matériel et méthodes :

Une loupe binoculaire a été nécessaire dans l'observation des fossiles pour leurs descriptions, car les fragments sont généralement de petite taille. Les photographies des spécimens ont été réalisées à partir d'un appareil photo Olympus Tough TG-6, en stacking. Le logiciel GIMP a été utilisé pour faire la balance des blancs, afin de redonner leur apparence originelle. Ensuite, l'application Photoroom a permis de détourer les fragments

osseux, et l'application Canva a été nécessaire pour créer les planches et les légendes en annexes. Le logiciel Inkscape a été utilisé pour faire toutes les coupes stratigraphiques et les cartes paléoenvironnementales. Vingt-deux fragments osseux sont étudiés dans ce mémoire : un de la Fabrique des Savoirs d'Elbeuf (collection Follet), neuf du Paléospace (cinq de la collection Bülow et quatre de la collection Rioult), deux de la collection Guibert, deux appartenant à Emmanuel Cacheleux, trois appartenant à Jonathan Houelle et Maxime Chabrolle, et cinq de l'Université de Caen (collection Boutillier).

III : Contextes géographiques et géologiques, identifications et classifications :



Figure 1 : Carte d'une partie de la Normandie, avec la provenance des spécimens.

1. Bathonien moyen d'Olendon :

- **Contextes géographique et géologique :**

L'unique spécimen du Bathonien provient de la collection André Follet, un paléontologue amateur actif au milieu du XXème siècle. Cette collection a été mise aux enchères en 2010, et François Escuillié a acheté le spécimen pour en faire don au Musée d'Elbeuf. L'os a été découvert à Olendon (Figure 1), un village situé dans le département du Calvados, à environ 30 km au sud-est de Caen et à 8 km au nord-est de Falaise, où des carrières de calcaire furent exploitées pendant longtemps (Buffetaut & Escuillié, 2016).

L'os est daté du Bathonien moyen, il provient du faciès d'Olendon (Annexe 1.1), un calcaire pelloïdal ou pelsparite à grain fin intercalé dans le Calcaire de Bon-Mesnil (Buffetaut & Escuillié, 2016). Ce calcaire s'est déposé dans un environnement similaire au Calcaire de Caen, c'est-à-dire sur une plate-forme marine peu profonde. Celle-ci s'est développée à proximité des côtes armoricaines, entre Caen et Falaise, avec des marécages côtiers carbonatés de type mangrove ou lagune, parcourus de larges chenaux de marée (Rioult et al., 1989 ; Gigot et al., 1999). Le faciès d'Olendon en particulier correspond à un environnement de dépôt de

type vasière littorale, calme, localement abrité de l'action des vagues et des marées et peuplé de nombreux spongiaires, oursins, lamelibranches et gastéropodes (Deroin et al., 1999 ; Gigot et al., 1999). De la fin du Bajocien jusqu'au Bathonien moyen, la région est sous un régime de régression marine, avec la construction d'une plate-forme carbonatée. L'apparition de calcaires oolithiques comme celui de Bon-Mesnil suggère une tendance à l'émersion de la plate-forme (Deroin et al., 1999). Le Bathonien moyen correspond à l'apogée de l'étendue de la plate-forme carbonatée, et une crise épirogénique termine cette première grande série sédimentaire (Rioult et al., 1989).

- **Description et identification :**

Taphonomie : Le spécimen du Bathonien présente une érosion sur sa partie proximale, peut-être liée à une abrasion avant l'enfouissement, lors du transport par exemple. Il présente également une cassure recollée au niveau du grand foramen pneumatique, zone de fragilité, et une cassure nette de la diaphyse. Un tube de calcite comble la tige creuse de l'os, démontrant que la cassure a été faite après la fossilisation, peut-être lors de son affleurement ou pendant le dégagement (Smith et al., 2023).

- **Spécimen n°1 :**

- Extrémité proximale d'un humérus droit (Annexe 2.1, 1.1) :

L'os en question consiste en un fragment de 2 cm de longueur, dont une partie de la diaphyse et une expansion appelée crête deltopectorale ont été préservées. Le *caput humeri*, qui s'insère dans la cavité glénoïde de la ceinture scapulaire, est en grande partie absent, tout comme le processus médial (1.1.b). La coupe transversale de la diaphyse (1.1.d) a la forme d'un œuf, avec un amincissement sur la face antérieure d'où la crête deltopectorale part, et un arrondissement sur la face postérieure qui présente le processus médial. La paroi osseuse est mince et mesure moins de 1 mm d'épaisseur. Entre l'apophyse médiale et la crête deltopectorale, la face ventrale est concave et la face dorsale convexe (1.1.a). Sur la face dorsale (1.1.c), à 4,7 mm du bord proximal du *caput humeri*, une surface ronde de 3 mm de diamètre environ est présente avec une cavité au centre ; il s'agirait d'un foramen pneumatique (Buffetaut & Escuillié, 2016). Ces informations démontrent que ce spécimen est la partie proximale érodée d'un humérus de ptérosaure. La crête deltopectorale, pointant vers la région antérieure et ayant une forme arrondie, bien qu'elle soit érodée, indique qu'il s'agit d'un humérus droit appartenant à un ptérosaure de type « rhamphorhynchoïde » (Einarsson, 2004). Un petit orifice est présent sur la face postérieure, juste à côté de l'apophyse médiale ; il pourrait être un foramen pneumatique également.

2. Callovien supérieur des Vaches Noires :

- **Contextes géographique et géologique :**

Les os datant du Callovien ont tous été découverts en avril 1996 et en octobre 1997 par August Ilg, un paléontologue amateur, aux Falaises des Vaches Noires (Figure 1), situées entre les communes de Villers-sur-

Mer et de Houlgate, dans le département du Calvados. Le spécimen appartient à la collection Max Bülow du Paléospace. C'est Peter Wellnhofer, grand spécialiste des ptérosaures avec qui Max Bülow a eu une correspondance à la fin des années 1990, qui en a confirmé la nature.

Sur l'étiquette qui accompagne les ossements, il est indiqué que le spécimen provient du Callovien supérieur des Vaches Noires, c'est-à-dire dans les Marnes de Dives où affleure uniquement la Zone à Lamberti (Dugué, 1989) (Annexe 1.2). À la fin du Bathonien, le régime devient terrigène et la plate-forme carbonatée mentionnée précédemment s'envase progressivement. Ce régime transgressif est ponctué par des arrêts ou des ralentissements de sédimentation qui s'identifient par la mise en place de bancs calcaires. Le Massif armoricain, émergé, est alors en pleine érosion et charge la série argileuse d'apports détritiques. Cet épisode crée une vaste vasière qui s'ouvre fortement aux influences marines, tout en gardant des influences terrestres, au cours du Callovien supérieur, et va durer jusqu'à l'Oxfordien inférieur (Dugué, 1989 ; Ménillet et al., 1999). À partir du Bathonien terminal, un changement climatique et une modification des courants marins ont lieu suite à une phase transgressive. Les courants venus du nord apportent quelques espèces d'ammonites à affinité boréale qui se retrouvent dans les Marnes de Dives (Dugué, 1989 ; Rioult et al., 1989 ; Ménillet et al., 1999). Ces dernières contiennent une faune plutôt abondante d'organismes marins invertébrés (bivalves, gastéropodes, ammonites et brachiopodes) et vertébrés marins (poissons, ichthyosaures, sauroptérygiens et crocodiliens) et terrestres (dinosaures et ptérosaures), ainsi que des spores et des pollens (Dugué, 1989). D'ailleurs, une dent attribuée à un ptérosaure de type « rhamphorhynchoïde » a été découverte et est conservée au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, mais son identification reste à confirmer (Knoll & Bouveur, 2001).

- **Description et identification :**

Taphonomie : Les cinq fragments osseux sont généralement dans un assez bon état de conservation, même s'ils présentent de nombreuses marques renseignant sur la taphonomie. Les premier et dernier os montrent des cassures aux extrémités plutôt érodées, car elles sont polies et plus ou moins lisses, démontrant qu'elles ont certainement été faites avant l'enfouissement. Les trois autres ont des cassures nettes et tranchantes, indiquant qu'elles sont probablement actuelles, peut-être lors de l'affleurement des os ou pendant le dégagement. L'ensemble des os présentent des fissures ou des cassures longitudinales et transversales, démontrant sûrement un écrasement lié à la compaction pendant l'enfouissement. Le premier os présente d'ailleurs un écrasement qui a engendré une dépression vers l'intérieur de la diaphyse. Les fragments ont également de petites stries parallèles pouvant démontrer une légère abrasion. Une *Nanogyra* Beurlen, 1958, est incrustée sur le deuxième os, indiquant qu'au moins une partie du cadavre de l'animal a été à un moment posé sur le sédiment, avant d'être enfouie. De petites marques courbées sur le troisième fragment peuvent indiquer des traces de prédation ou de charognage, mais cela reste une hypothèse. Enfin, de petites dépressions rondes sur le dernier fragment peuvent démontrer l'impression des sédiments sur l'os lors de la compaction (Smith et al., 2023).

▪ **Spécimen n°2 (MPV 2021.3.1) :**

- Extrémité proximale d'une phalange alaire II droite (Annexe 2.1, 2.1) :

Le fragment consiste en une diaphyse et une extrémité mesurant 49 mm de longueur. La tige osseuse creuse avec une paroi mince, présente un sillon postérieur qui se creuse en s'éloignant de l'extrémité. Celui-ci est bordé par une crête dorsale proéminente et une crête ventrale moins marquée (2.1.b-d). Cette caractéristique est typique des phalanges alaires de ptérosaures de type « rhamphorhynchoïde », la crête dorsale servant à soutenir la membrane alaire (Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004). L'extrémité consiste en une articulation simple et concave, ce qui démontre qu'il s'agit de l'extrémité proximale d'une phalange II, III ou IV (Wellnhofer, 1985). Sa taille, ainsi que le développement d'une expansion postérieure marquée, suggèrent une deuxième phalange alaire. En vue proximale (2.1.a), la surface articulaire a une forme relativement ovale, d'une longueur de 16,6 mm antéropostérieurement et 6,8 mm ventrodorsalement. Grâce à l'orientation postérieure du sillon et à l'identification de l'extrémité, il est démontré qu'il s'agit d'une partie phalangienne de l'aile droite.

- Partie centrale d'une phalange alaire droite (Annexe 2.1, 2.2) :

Le fragment est une diaphyse de 73,3 mm de longueur, sans épiphyse apparente. Les deux extrémités n'ont pas la même largeur antéropostérieurement (10,4 et 8,5 mm), la partie la plus large étant aplatie dorsoventralement (2.2.d). Comme pour le fragment précédent, il est possible d'observer en vue postérieure un sillon qui se forme et devient plus profond en allant vers l'extrémité la moins large antéropostérieurement (2.2.a-b). Ce sillon est également bordé par une crête dorsale proéminente et une crête ventrale moins marquée, suggérant à nouveau qu'il s'agit d'une partie phalangienne d'un ptérosaure de type « rhamphorhynchoïde » (Wellnhofer, 1985 ; Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004).

Sans extrémité de l'os, il serait difficile de définir s'il s'agit d'une phalange de l'aile droite ou gauche, mais comme d'autres os appartenant à une aile ont été retrouvés, il est hautement probable que cet os appartienne à la même aile, c'est-à-dire la droite. Avec cette hypothèse, il semblerait donc que la partie qui s'élargit démontre la proximité avec l'extrémité distale disparue. Cet os ayant un diamètre presque similaire à l'extrémité proximale décrite précédemment (respectivement 8,2 et 8,4 mm), il est probable qu'il s'agisse du même os, c'est-à-dire une deuxième phalange alaire droite, et qu'il manque seulement une petite section osseuse pour les relier.

- Partie centrale d'une phalange alaire droite (Annexe 2.1, 2.3) :

L'os est une petite partie de diaphyse mesurant 23,6 mm de longueur et 7,3 mm de large, présentant le même sillon typique des phalanges de « rhamphorhynchoïdes » (2.3.a-b), avec une crête dorsale proéminente et une crête ventrale moins développée (Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004). Comme pour les deux précédents fragments, il s'agit probablement d'un élément de l'aile droite, comme semble le penser Peter Wellnhofer dans sa correspondance manuscrite avec Max Bülow concernant les fossiles étudiés ici. La largeur plus petite que

les deux précédents os et le fait qu'il n'y a pas de changements notables d'un bout à l'autre du fragment, suggèrent qu'il pourrait s'agir de la partie centrale de la troisième phalange alaire. Il est possible d'observer une croûte pyriteuse (2.3.b-c) autour de l'os dans sa partie la plus distale.

- Extrémité distale d'un fémur droit (Annexe 2.1, 2.4) :

Cet os mesure 27,75 mm de longueur et consiste en une diaphyse fine et deux condyles (2.4.b-c) recouverts par une croûte pyriteuse. La paroi osseuse mesurant moins d'un millimètre et l'intérieur de la tige étant creuse (2.4.a), l'os appartient certainement à un ptérosaure (Wellnhofer, 1991). L'ulna des ptérosaures présente deux condyles en région distale, mais rien n'indique sur l'os en question la présence d'un *tuberculum* sur l'un d'eux (Wellnhofer, 1985). Les deux condyles et la présence d'un large sillon qui se développe sur la partie médiopostérieure (2.4.b), ressemblent fortement à un fémur photographié dans la thèse de O'Sullivan (2015). Il s'agit donc très probablement de l'extrémité distale d'un fémur de ptérosaure, mais il n'y a pas de critères diagnostiques qui permettent de l'identifier plus précisément (Einarsson, 2004). Le sillon donne à la tige osseuse la forme d'un C ou d'un croissant en coupe transversale (2.4.a). Il est hautement probable que ce fragment de fémur appartienne au même spécimen que les os précédents, et sa taille réduite démontrerait le développement très réduit des membres postérieurs par rapport aux membres antérieurs chez les ptérosaures.

- Partie centrale d'un ulna (Annexe 2.1, 2.5) :

Il s'agit de la partie centrale d'un os cylindrique (2.5.b) d'une longueur de 38 mm et d'un diamètre allant de 6,0 à 7,1 mm. En effet, l'une des extrémités devient plus ovale (2.5.c) : diamètre de 6,0 à 6,6 mm pour l'une des extrémités et 6,0 à 7,1 mm pour l'autre. La coupe transversale de l'extrémité la plus ronde (2.5.a) est mieux visible car mieux préservée, et il est possible d'observer que la paroi osseuse est régulière et ne fait pas plus de 1 mm d'épaisseur, indiquant qu'il s'agit certainement d'un ptérosaure (Wellnhofer, 1991). De plus, une surface légèrement aplatie est visible. Chez les ptérosaures, plusieurs os sont cylindriques et la petite portion du fragment ne laisse pas voir une éventuelle courbure. L'os en question pourrait être un tibia ou un radius, mais la surface très légèrement aplatie peut faire plutôt penser à un ulna (Wellnhofer, 1985).

3. Oxfordien supérieur des Sables de Glos :

- Contextes géographique et géologique :

Les cinq spécimens proviennent de l'Oxfordien supérieur des Sables de Glos. Les deux premiers os appartiennent à la collection Guibert, mais comme il n'y a pas d'indications qui démontrent qu'ils ont été retrouvés ensemble et précisément au même endroit, ils seront décrits séparément dans cette étude. Le premier spécimen, décrit par Buffetaut & Guibert (2001), a été trouvé dans une carrière du village de Cordebugle (Figure 1), à mi-chemin entre les villes de Lisieux et de Bernay, dans le département du Calvados. Celle-ci a donné de nombreux fossiles de vertébrés aquatiques et terrestres, notamment des sélaciens, des poissons osseux, des tortues, des plésiosaures, des lépidosaures, des crocodiliens, des dinosaures et des ptérosaures

(Buffetaut et al., 1985 ; Buffetaut & Guibert, 2001). La première mention de ptérosaures dans les Sables de Gos est dans Buffetaut et al. (1985), évoquant des restes de phalanges alaires et des dents de spécimens de grande taille. Le deuxième spécimen n'a jamais été étudié et il est seulement indiqué qu'il a aussi été trouvé à Cordebugle (Figure 1). Les trois derniers spécimens ont été découverts par Max Bülow et inventoriés dans la collection Rioult comme des restes de poissons indéterminés. La dent a été découverte dans la carrière de Livet, à Courtonne-les-Deux-Églises (Figure 1).

Le premier spécimen a été étudié par Éric Buffetaut et son découvreur Jean-Pierre Guibert. Il provient de la partie supérieure des Sables de Gos (Annexe 1.3), dans la Zone à Bimmamatum et plus précisément dans la Sous-zone à Hypselum (Buffetaut & Guibert, 2001). Le deuxième spécimen vient également de la partie supérieure des Sables de Gos, mais il n'y a pas d'indication précise concernant sa localisation géologique. Les spécimens de la collection Rioult proviennent de l'interface entre les première et deuxième séquences des Sables de Gos.

Les Sables de Gos correspondent à un dépôt sableux de chenaux avec de fortes influences fluviales, dont les apports proviennent du démantèlement du Massif armoricain émergé (Dugué, 1989). La faune de vertébrés qui y est retrouvée est un mélange d'organismes marins et continentaux, compatible avec un milieu de dépôt très peu profond, peut-être des chenaux deltaïques ou un milieu estuarien (Kuntz et al., 1985). Il est probable que les crues aient été fréquentes et que les cadavres des animaux terrestres aient été transportés sur de courtes distances avant d'être enfouis dans les dépôts sableux deltaïques (Buffetaut et al., 1985 ; Ménillet et al., 1999 ; Buffetaut & Guibert, 2001). La partie supérieure des Sables de Gos marque une seconde séquence régressive, et comble un large chenal orienté ouest/sud-ouest à est/nord-est, creusé dans la première séquence des Sables de Gos après son émergence (Buffetaut et al., 1985). Les traces de ce paléochenal s'observent dans la commune de Cordebugle, Kuntz et al. (1985), le mentionnant comme « *le chenal de Cordebugle* » (Figure 2).

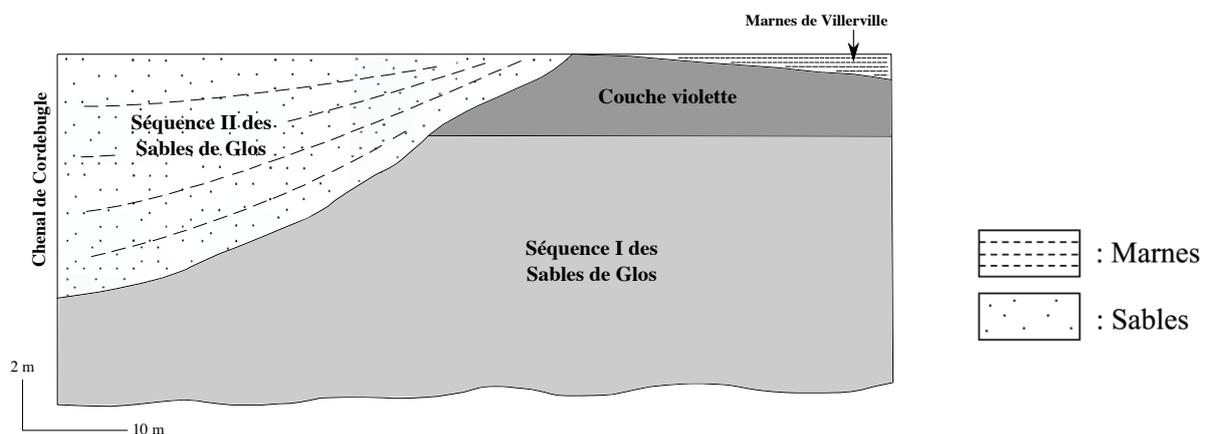


Figure 2 : Rapport géométrique entre les séquences I et II des Sables de Gos (modifiée d'après Ménillet et al., 1999).

Les Sables de Gos présentent une stratification oblique ou subhorizontale avec des pistes d'invertébrés et des contre-empreintes de dinosaures visibles à la fin de la première séquence, ce qui démontre qu'il y a bien eu émergence. Lors de la deuxième séquence, il y a un épisode de régression et la localité a un caractère franchement proximal (Ménillet et al., 1999).

- **Description et identification :**

Taphonomie : Les deux premiers spécimens, relativement complets, présentent de nombreuses cassures et fissures longitudinales et transversales, démontrant un écrasement important pendant l'enfouissement. La région articulaire du premier os a été fortement abrasée, peut-être lors du transport à travers les chenaux deltaïques. Les cassures au niveau des diaphyses sont plutôt arrondies et polies, indiquant qu'elles ont été faites avant l'enfouissement. Il est à noter que les deux os sont vernis, ce qui peut cacher d'autres marqueurs taphonomiques. La dent est dans un bon état de conservation, avec uniquement de petits points dans sa partie basale qui peuvent être l'impression des sédiments lors de la compaction. Les deux derniers spécimens sont bien plus fragmentaires. Les deux fragments du spécimen six présentent des stries parallèles longitudinales, probablement occasionnées par une abrasion lors du transport ; les cassures aux extrémités sont nettes et tranchantes, indiquant qu'elles sont probablement récentes. Le dernier spécimen est très abîmé, indiquant une forte abrasion et un écrasement important lors de l'enfouissement (Smith et al., 2023).

- **Spécimen n°3 :**

- 4^{ème} métacarpien gauche dont la partie proximale est manquante (Annexe 2.2, 3.1) :

Ce spécimen, le seul ayant été décrit et publié par Buffetaut & Guibert (2001) dans ce mémoire, mesure 132,7 mm de longueur. La diaphyse est creuse et la paroi osseuse ne fait pas plus de 2,0 mm. Il est possible d'observer une hétérogénéité de l'épaisseur de celle-ci. En effet, la coupe transversale de la diaphyse (3.1.a) montre une forme de demi-cercle avec une surface plate qui correspond à la région postérieure de l'os. La paroi est mince de 1,2 mm sur cette face postérieure, ainsi que sur la face antérieure arrondie (3.1.d). En revanche, sur les faces dorsale (3.1.e) et ventrale (3.1.c) la paroi s'épaissit jusqu'à atteindre 2 mm environ, principalement dans sa courbure avant d'atteindre la surface plate. L'os étant creux avec une paroi osseuse mince, il est conforme avec les restes de ptérosaures (Wellnhofer, 1991). L'extrémité distale, bien qu'érodée, présente un condyle antérieur et un condyle postérieur (3.1.b) séparés par un sillon intercondyalaire. Elle présente également un tubercule postérieur visible en vue dorsale (3.1.e). Ces éléments font partie de la région articulaire distale d'un 4^{ème} métacarpien (Wellnhofer, 1985). Sous celle-ci, il y a une surface lisse en vue postérodorsale servant à recevoir la région articulaire en crochet de la première phalange alaire (Buffetaut & Guibert, 2001). Il manque uniquement l'extrémité proximale, qui n'a pas été préservée. Cet os est plutôt long, ce qui est conforme avec le type ptérodactyloïde, les « rhamphorhynchoïdes » ayant un 4^{ème} métacarpien court (Einarsson, 2004).

- **Spécimen n°4 :**

- Partie centrale d'une phalange alaire gauche (Annexe 2.2, 4.1) :

L'os est une diaphyse sans extrémité proximale ou distale, mesurant 160 mm de longueur et un diamètre variant de 5,9 à 8,9 mm. La paroi osseuse est mince et la tige est creuse (4.1.a), indiquant qu'il s'agit d'un os de

ptérosaure (Wellnhofer, 1991). L'os n'est pas totalement droit et ses légères courbures (4.1.b) et différences de diamètre peuvent faire penser à un radius ou une fibula, qui sont les os les plus fins des zeugopodes (tibia/fibula et ulna/radius). Sa coupe transversale ayant une forme plus ou moins triangulaire (4.1.a) laisse plutôt penser à une phalange alaire d'un ptérodactyloïde (Wellnhofer, 1985 ; Einarsson, 2004). Le diamètre devenant très fin par rapport à la longueur de l'os, il pourrait s'agir d'une troisième ou quatrième phalange alaire. Si cette hypothèse est vérifiée, alors la partie la plus large et la plus triangulaire correspond à la partie la plus proximale de l'os, et si la surface plate est en région postérieure (région de la membrane alaire), alors il s'agit d'une phalange de l'aile gauche. Les restes de ptérodactyloïdes de l'Oxfordien, même à l'échelle mondiale, sont rares et les preuves d'autres spécimens plus vieux sont faibles et très fragmentaires, hormis peut-être *Gnathosaurus* Meyer, 1834, du Bathonien de Stonesfield en Angleterre (Buffetaut & Jeffery, 2012). Le Jurassique moyen à supérieur semble correspondre à l'apparition de ce groupe de ptérosaure qui deviendra dominant pendant le Crétacé. Ce spécimen, identifié comme un ptérosaure de type ptérodactyloïde, est une preuve supplémentaire (après Buffetaut & Guibert, 2001) de la présence de ce groupe dès l'Oxfordien supérieur en France. De plus, la longueur de cette phalange laisse penser qu'il s'agit d'un spécimen de grande taille alors que les ptérosaures du Jurassique sont généralement décrits comme de petite taille (inférieure à 2 mètres d'envergure).

▪ **Spécimen n°5 (2022.2.91) :**

- Une dent (Annexe 2.2, 5.1) :

Le spécimen 2022.2.91 de la collection Rioult consiste en une unique dent, découverte par Max Bülow et répertoriée dans la collection Rioult comme étant une dent de poisson indéterminé. La dent mesure 10,5 mm de longueur, pour environ 3 mm de largeur à sa base antéropostérieurement. L'absence d'acrodine, bien que le capuchon ait pu se casser, laisse penser qu'il ne s'agit pas d'une dent de poisson. La dent est comprimée labiolingualement, avec une forme d'amande en vue basale (5.1.e) et possède une carène sur chaque tranchant. L'émail est limité à la partie apicale de la dent sur la face labiale et la face linguale, mais descend le long des deux carènes. La dent est légèrement incurvée postérieurement, mais il y a une inversion de l'orientation dans le dernier millimètre de l'apex qui pointe donc vers l'avant (5.1.a-c). Elle est également incurvée labiolingualement (5.1.b-d). Cette dent présente les mêmes caractéristiques que les deux dents trouvées dans le Kimméridgien de Charente-Maritime et identifiées par Vullo (2001) comme appartenant peut-être à un *Rhamphorhynchus* Meyer, 1847. La finesse de la dent labiolingualement et sa vue basale peuvent également faire penser à une dent de *Rhamphorhynchus*, dont il est possible de voir un schéma dans la thèse de Fastnacht (2005). Cependant, une dent isolée ne permet pas une identification aussi précise, il est donc plus pertinent d'attribuer cette dent à un non-ptérodactyloïde, sans attribution à une famille ou un genre précis.

▪ **Spécimens n°6 et 7 (2022.2.95 et 2022.2.96) :**

D'autres restes osseux ont été ramassés dans les Sables de Glos par Max Bülow et sont répertoriés dans la collection Rioult. Ils ont été dans un premier temps identifiés comme étant des fragments d'os de poisson. Les deux premiers fragments (Annexe 2.2, 6.1-2) correspondant au numéro 2022.2.95 de la collection Rioult ne présentent pas d'extrémité proximale ou distale, il ne reste que la partie centrale de la diaphyse. La paroi osseuse est mince et la tige est creuse, ce qui fait penser à des os de ptérosaure (Wellnhofer, 1991). Les fragments sont droits, sans courbure apparente, et présentent un sillon bordé d'une crête dorsale proéminente et d'une crête ventrale peu marquée (6.1.a-c). Ces éléments suggèrent qu'il s'agit de parties de phalange alaire d'un ptérosaure de type « rhamphorhynchoïde » (Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004).

Le troisième fragment (Annexe 2.2, 7.1) correspondant au numéro 2022.2.96 est très différent, il ne s'agit que d'une très petite partie de la diaphyse mesurant un peu plus de 1 cm de longueur. En coupe transversale (7.1.c), la paroi osseuse fait moins de 0,5 mm d'épaisseur et montre une forme quasi-triangulaire, bien qu'un léger sillon soit visible sur l'une des faces. Ce sillon pourrait être lié à un écrasement de l'os lors de l'enfouissement (Smith et al., 2023). Cette forme fait penser à une partie de diaphyse d'une phalange de ptérosaure ptérodactyloïde (Wellnhofer, 1985). Ces trois petits fragments ne permettent pas une identification plus précise, mais attestent de la présence de « rhamphorhynchoïdes » et de ptérodactyloïdes dans l'Oxfordien supérieur des Sables de Glos.

4. Kimméridgien supérieur de la région havraise :

- **Contextes géographique et géologique :**

Les deux premiers spécimens ont été trouvés au pied des falaises havraises, au niveau de la commune d'Octeville-sur-Mer (Figure 1), quelques kilomètres au nord de la ville du Havre, dans le département de la Seine-Maritime. Le premier spécimen a été découvert par Emmanuel Cacheleux dans les années 2000, au Croquet (hameau d'Octeville-sur-Mer), et le second par Jonathan Houelle et Maxime Chabrolle, le 4 novembre 2023, proche de la descente du Café blanc. Le troisième spécimen a été découvert il y a plus de 150 ans par Louis Boutillier, à Bléville, Le Havre (Figure 1), à 5 km au sud d'Octeville-sur-Mer et appartient à la collection Boutillier de l'Université de Caen (Brignon, 2020).

Le premier os décrit provient de la couche 28a de la Zone à Mutabilis. Celle-ci fait partie des Argiles du Croquet, au sein de la Formation des Argiles d'Octeville (Annexe 1.4) du Kimméridgien supérieur. Le deuxième os provient d'une coulée d'argiles non en place, déplacés après de fortes pluies. Les deux os ont été réunis dans ce mémoire en un seul spécimen, car il est possible qu'il s'agisse du même individu mais sans certitude. Le second spécimen provient également des Argiles d'Octeville, mais au sein des Argiles d'Ecqueville (Samson et al., 1996). Par conséquent, ce dernier est légèrement plus récent que le premier spécimen. Sur l'étiquette du dernier spécimen il est indiqué qu'il provient du Kimméridgien supérieur de Bléville. Cependant, il semblerait que les Argiles d'Octeville n'affleurent pas à Bléville, donc il est possible que le spécimen provienne du Kimméridgien inférieur (Samson et al., 1996).

Le Kimméridgien supérieur correspond à une phase de stabilité, où il y a un ralentissement de la montée du niveau marin et de l'activité tectonique, ainsi qu'une diminution des influences continentales (Samson, 2001). Suite à la transgression marine, la région havraise s'éloigne légèrement des terres émergées, avec un environnement marin calme et assez peu profond, mais sous la limite d'action des vagues de tempêtes (Candoni, 1995 ; Samson, 2001). L'analyse du taux de matière organique démontre des apports marins et continentaux dans les Argiles d'Octeville (Deconinck & Baudin, 2008). D'ailleurs, des fossiles d'animaux terrestres, notamment de dinosaures, ont été trouvés, ce qui démontre cette connexion entre terre et mer. Une plus grande profondeur, avec des phases anoxiques épisodiques, favorise la préservation de la matière organique (Deconinck & Baudin, 2008).

- **Description et identification :**

Taphonomie : Les spécimens de la région havraise sont généralement très fragmentaires et présentent d'importants marqueurs taphonomiques. Le premier os est dans un état de conservation exceptionnelle, avec seulement quelques fissures démontrant un léger écrasement pendant l'enfouissement. Tous les autres fragments présentent des cassures et des fissures longitudinales et transversales, indiquant également un écrasement plus ou moins important lors de l'enfouissement. D'ailleurs, le fragment distal de la première phalange alaire de l'Université de Caen montre un écrasement qui a aplati la diaphyse. Tous les fragments, sauf le deuxième, présentent des cassures nettes et tranchantes au niveau leurs diaphyses, indiquant qu'elles sont probablement récentes. Des stries parallèles longitudinales sur certains spécimens démontrent une abrasion (Smith et al., 2023).

- **Spécimen n°8 :**

- 1^{ère} phalange alaire gauche dont l'extrémité distale est manquante (Annexe 2.3, 8.1) :

L'os consiste en une partie de diaphyse et une région articulaire mesurant 65,5 mm de longueur au total. La diaphyse a une largeur régulière de 6,3 mm antéropostérieurement, sa coupe transversale a une forme de parallélogramme avec une face concave et une paroi osseuse fine (8.1.d). Il est possible d'observer un sillon très marqué (la face concave), bordé d'une crête dorsale proéminente et une crête ventrale moins marquée (8.1.b-d), ce qui indique qu'il s'agit d'une phalange alaire de ptérosaure de type « rhamphorhynchoïde » (Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004). La région articulaire présente une excroissance développée en forme de T, appelée le processus du tendon extenseur. Sur le bord postérieur, une grande concavité présente deux sillons de chaque côté d'une crête, le cotyle ventral (8.1.b) et le cotyle dorsal (8.1.c). Cette concavité va du processus du tendon extenseur jusqu'à une expansion postérieure bien marquée. Elle sert à l'insertion de la surface articulaire du 4^{ème} métacarpien. Une autre concavité plus petite est présente en région antérieure. L'ensemble de la région articulaire est très reconnaissable, il s'agit de l'extrémité proximale d'une première phalange alaire (Wellnhofer, 1985 ; O'Sullivan, 2015). Le sillon étant toujours en région postérieure (Padian & Rayner, 1993), le fragment appartient donc à l'aile gauche.

- Radius gauche dont l'extrémité proximale est manquante (Annexe 2.3, 8.2) :

Le deuxième os mesure 65,4 mm de longueur et consiste en une longue partie de diaphyse et une extrémité. La paroi osseuse de la diaphyse est très mince, mesurant seulement entre 0,5 et 0,75 mm d'épaisseur, indiquant qu'il s'agit certainement d'un ptérosaure (Wellnhofer, 1991). La coupe transversale de la diaphyse est en forme de demi-cercle, présentant une surface postérieure plate (8.2.a-b). L'extrémité possède deux condyles développés, avec un sillon intercondyloïde visible en vue antérieure (8.2.c). En vue distale, bien que l'extrémité soit érodée, il est possible d'observer que l'un des condyles se développe fortement en région antérieure (8.2.d). La finesse de la diaphyse, sa courbure et la présence des deux condyles, ressemblent beaucoup à des figures de Wellnhofer (1985), suggérant qu'il s'agit de l'extrémité distale d'un radius gauche. Si la surface articulaire était complète, les deux condyles et le sillon intercondyloïde donneraient une forme plus ou moins de sablier en vue distale.

▪ **Spécimen n°9 :**

- Humérus droit dont la partie proximale est manquante (Annexe 2.3, 9.1) :

L'os mesure 64,25 mm de longueur et consiste en une longue et fine diaphyse de seulement 4 mm de diamètre antéropostérieurement et 3,3 mm dorsoventralement (9.1.a-b-c), et d'une extrémité complète. L'os est creux avec des parois fines de 0,4 à 0,5 mm environ, ce qui démontre qu'il s'agit d'un os de ptérosaure (Wellnhofer, 1985 ; O'Sullivan, 2015). En vue distale (9.1.d), il est possible d'observer un grand foramen pneumatique circulaire au centre. Le *sulcus anconaeus medialis* est assez peu marqué, mais tout de même visible ; la *trochlea radialis* et la *trochlea ulnaris* sont également peu marquées. Ces éléments indiquent qu'il s'agit de l'extrémité distale d'un humérus droit (Wellnhofer, 1985).

- Extrémité proximale d'un humérus droit très fragmentaire (Annexe 2.3, 9.2) :

Ce fragment consiste uniquement en une épiphyse et une partie de la métaphyse ; il n'y a pas de diaphyse. L'os mesure environ 18 mm de longueur et sa tête épiphysaire 13,8 mm antéropostérieurement. En vue proximale (9.2.a), l'extrémité a une forme sinusoïdale et forme une sorte de lèvre qui débord sur la face dorsale, il s'agit du *caput humeri*. Un autre élément tombant en région antérieure correspond au processus médial. En région dorsale (9.2.c), juste en dessous de la bordure, il est possible d'observer 2 légères concavités. La partie préservée de la surface ventrale est fortement concave (9.2.b), donnant une délimitation quasi semi-circulaire en vue proximale. L'intérieur de l'os est très poreux, visible grâce à une partie manquante, et brille car il est pyritisé. Ces éléments parcellaires démontrent qu'il s'agit de l'extrémité proximale d'un humérus droit (Wellnhofer, 1985). Ce fragment, ainsi que le précédent, ont été retrouvés au même endroit et appartiennent au même os, il manque juste une section osseuse pour pouvoir les relier. La porosité de ce

fragment et les éléments de l'extrémité distale décrite au-dessus ne permettent pas d'identifier le spécimen au-delà du groupe des Pterosauria, puisqu'il n'y a pas de critères diagnostiques qui démontreraient qu'il s'agit du type « rhamphorhynchoïde » ou ptérodactyloïde.

- Fragment indéterminé (Annexe 2.3, 9.3) :

Il s'agit d'un fragment très parcellaire mesurant un peu plus de 1 cm et qui ne montre pas de caractéristiques suffisantes pour pouvoir l'identifier. Puisque les deux autres fragments appartiennent à un humérus droit, il est probable que celui-ci en fasse également partie, même s'il n'est pas possible de le déterminer.

▪ **Spécimen n°10 :**

- 1^{ère} phalange alaire gauche dont l'extrémité distale est manquante (Annexe 2.4, 10.1) :

Ce spécimen consiste en 3 fragments séparés appartenant à un même os. La diaphyse est creuse, avec une paroi osseuse mince et un sillon marqué compris entre une crête dorsale dominante et une crête ventrale moins développée (10.1.a-d). Il s'agit donc d'un os de ptérosaure de type « rhamphorhynchoïde » (Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004). L'extrémité, signalée par Lennier pour la première fois en 1868 (Lennier, 1868 ; Brignon, 2020), présente exactement les mêmes caractéristiques que la première phalange alaire décrite plus haut, avec un processus du tendon extenseur, une concavité dominante avec une crête présentant de part et d'autre un cotyle ventral et un cotyle dorsal, et descendant jusqu'à une expansion postérieure bien marquée (10.1.b-c). De l'autre côté, en région antérieure, une plus petite concavité est présente. C'est donc l'extrémité proximale d'une première phalange alaire et son orientation démontre qu'il s'agit d'un élément de l'aile gauche (Wellnhofer, 1985).

- Autres fragments (Annexe 2.4, 10bis.1-7) :

D'autres fragments osseux étaient présents à côté de la première phalange alaire, appartenant à la même collection et enregistrés comme étant du « saurien ».

L'un de ces fragments consiste en une partie de diaphyse et une extrémité correspondant à une surface articulaire simple et concave. Il présente un sillon postérieur bordé d'une crête dorsale développée et une crête ventrale plus petite (10bis.1.b-d), indiquant qu'il s'agit de l'extrémité proximale d'une petite phalange alaire droite II, III ou IV (Wellnhofer, 1985 ; Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004) d'un ptérosaure de type « rhamphorhynchoïde ».

Deux fragments, très parcellaires et se ressemblant, présentent un sillon sur l'une de leurs faces, et la coupe transversale de leur diaphyse (sur une seule extrémité) a la forme d'un sablier (10bis.2-3). Avec ces rares caractéristiques, les deux fragments font penser à deux extrémités distales de radius (Wellnhofer, 1985), mais il est difficile de déterminer s'il s'agit de ptérosaure (Wellnhofer, 1991).

Un autre fragment de 1,9 mm de long, consiste en une partie de diaphyse ronde et large (10bis.4.d), avec une paroi osseuse mince, ce qui fait penser à un os de ptérosaure. La tige développe une expansion qui s'allonge

et s'aplatit (10bis.4.b-c), ce qui ressemble au spécimen identifié comme étant une extrémité proximale d'ulna de *Rhamphorhynchus*, présente dans le lot BNHM R.1995 des collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Londres.

IV : Discussion :

1. Paléoenvironnements et Paléoécologies :

La majorité des spécimens qui ont été décrits dans ce mémoire consistent en des fragments de membres antérieurs, à savoir des ailes. Il semblerait que les ailes de ptérosaures se préservent plus facilement que les autres éléments squelettiques. Dans cette partie, seront donc principalement abordées la morphologie, la fonctionnalité et les aptitudes de vol des ptérosaures. Chez ce groupe, c'est uniquement le quatrième doigt qui s'est développé de manière extrême, formant un longeron avec l'allongement des phalanges, alors que les trois premiers doigts ont gardé des proportions normales et le cinquième doigt a régressé jusqu'à disparaître chez la plupart des espèces (Wellnhofer, 1991 ; Elgin, 2014). Les capacités aérodynamiques des ptérosaures sont difficiles à interpréter en raison de la préservation très rare des tissus mous tels que les muscles, les tendons ou les cartilages (Elgin, 2014). Leurs os sont creux et aérés, que l'on dit « pneumatiques », afin de réduire leur masse, comme c'est le cas pour les oiseaux (Chatterjee & Templin, 2004).

L'extrémité proximale de l'humérus, comme le spécimen du Bathonien d'Olendon, montre une large expansion sur sa face dorsale entre le *caput humeri* et la crête deltopectorale qui permet l'insertion de trois muscles puissants rattachés à un sternum développé et qui permettent le vol actif : le supracoracoïde, le deltoïde et le grand dorsal (Wellnhofer, 1991 ; Chatterjee & Templin, 2004). La crête deltopectorale permet également l'insertion du grand pectoral sur sa face ventrale, rattaché à la quille sternale et qui est moins développé que chez les oiseaux. Tous ces muscles puissants permettent d'effectuer des mouvements nécessaires au vol battu, que les ptérosaures ont été les premiers vertébrés à acquérir (Wellnhofer, 1991 ; Chatterjee & Templin, 2004 ; Elgin, 2014). Les estimations concernant la rotation des articulations des ailes de ptérosaures sont incertaines et les différentes études ne donnent pas les mêmes résultats. D'après Chatterjee & Templin (2004), l'épaule peut effectuer une rotation allant de 70 à 125° de l'humérus grâce au supracoracoïde ; le mouvement vertical de l'humérus étant essentiel au vol battu, sans quoi le décollage et l'atterrissage seraient impossibles. Le poignet ne permet qu'un mouvement de 30°, s'ouvrant dans un intervalle de 135 à 165°. Cependant, comme chez les oiseaux, les ptérosaures ont la capacité de synchroniser la flexion et l'extension des articulations du coude et du poignet grâce à un mouvement du radius sur l'ulna. Cette capacité permet d'économiser l'énergie lors du vol (Chatterjee & Templin, 2004). Le principal mouvement de l'aile s'effectue au niveau de l'articulation métacarpo-phalangienne, c'est-à-dire entre le 4^{ème} métacarpien et la première phalange alaire, avec une rotation estimée entre 134 et 165° (Chatterjee & Templin 2004). Sur l'extrémité distale du 4^{ème} métacarpien des Sables de Glos, il est possible de voir que la région articulaire est asymétrique, elle permet au doigt alaire d'être plié et déplié uniquement vers l'intérieur (dans le plan de la paume), comme nous le faisons avec nos propres doigts. L'aile peut alors être hyperfléchie et se replier lorsque le ptérosaure ne vole pas. Les articulations phalangiennes sont simples et ne permettent pas de rotation ; le doigt alaire agit donc comme une

seule unité. Parmi les spécimens étudiés, il y a des extrémités proximales de phalanges qui démontrent que les articulations phalangiennes sont concavo-convexes (Wellnhofer, 1991). Le longeron alaire soutient une membrane qui est parcourue d'actinofibrilles, des fibres rayonnantes qui la rigidifient et facilitent son pliage Chatterjee & Templin (2004). Il n'y a pas d'indications de telles structures sur les spécimens étudiés, car étant des tissus mous, ils ne se conservent que dans des cas exceptionnels. En revanche, parmi les caractères phalangiens des « rhamphorhynchoïdes » observables ici, le bord supérieur du sillon fait office de soutien de la membrane alaire.

Parmi les spécimens se trouve également une dent. Les ptérosaures sont connus pour avoir développé une vaste gamme d'adaptations dentaires, y compris l'absence totale de dents, avec des régimes très variés tel que du poisson, des crustacés, des mollusques, de petits vertébrés, du plancton (par filtrage) ou encore des graines et des fruits (Chatterjee & Templin, 2004 ; Elgin, 2014). La dent semble appartenir à un ptérosaure non-ptérodactyloïde, peut-être un *Rhamphorhynchus* ou un autre taxon ayant une morphologie dentaire similaire (Fastnacht, 2005). Plusieurs fossiles démontrent que les *Rhamphorhynchus* se nourrissaient principalement de poissons, comme en attestent les restes de poissons présents dans le contenu stomacal de certains spécimens. Les *Rhamphorhynchus* chassaient leurs proies en volant, certainement au plus près de la surface des étendues d'eau, et les attrapaient avec leur long bec denté (Frey & Tischlinger, 2012 ; Witton, 2016).

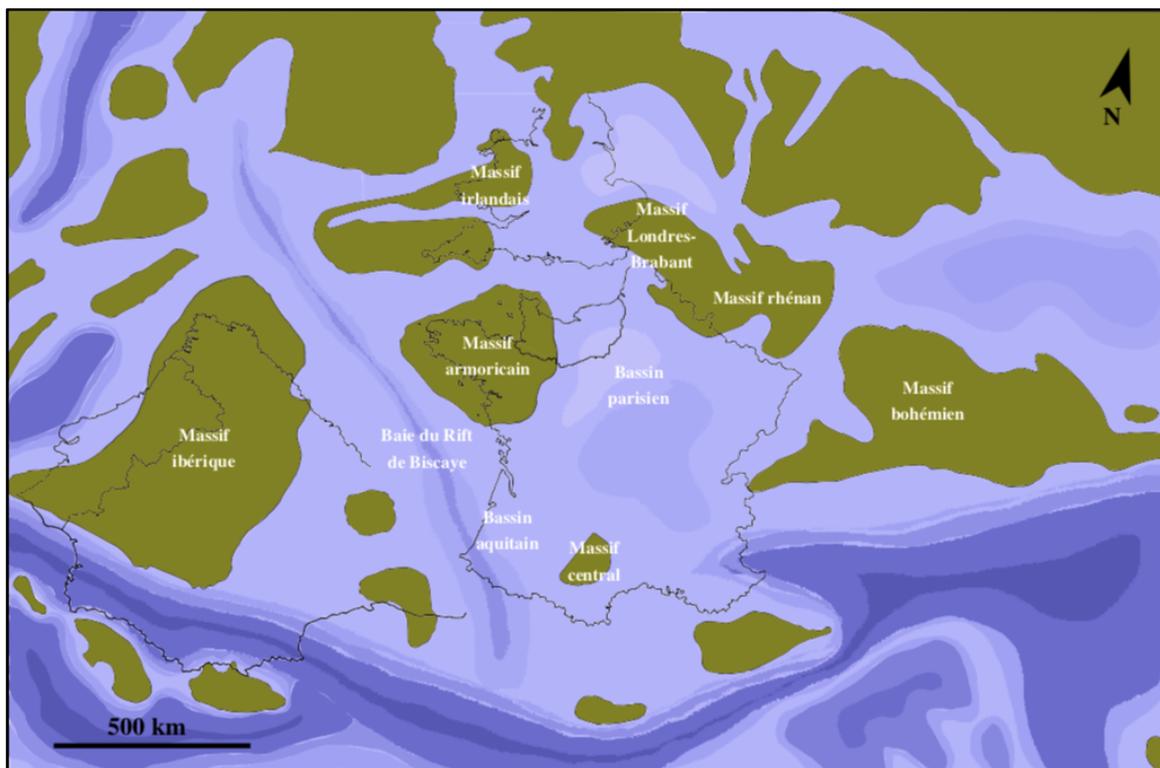


Figure 3 : Carte paléogéographique de l'Europe occidentale au Callovien (modifiée d'après Püntener et al., 2015).

Au Jurassique moyen (Figure 3) et supérieur (Figure 4), la Pangée continuait de se fracturer et les masses continentales se séparaient lentement. Le climat était globalement chaud et humide, avec un taux de CO₂ atmosphérique quatre fois supérieur au taux actuel (Sellwood & Valdes, 2008). Le niveau marin était bien plus haut et les terres émergées étaient séparées par des mers épicontinentales peu profondes, comme c'était le cas de l'Europe qui ressemble à un vaste archipel d'îles (Figures 3 et 4).

Chatterjee & Templin (2004) expliquent la fréquence de fossiles de ptérosaures dans des roches marines par le fait que ces animaux vivaient probablement au bord de la mer et sur les îles en général, vivant de la même manière que les oiseaux marins actuels. L'Europe occidentale du Jurassique et les environnements de dépôt de chaque spécimen de ce mémoire sont en parfaite cohérence avec cette affirmation. Cependant, il ne faut pas négliger le biais de préservation que peuvent apporter les Lagerstätten, les milieux de dépôts favorables à la préservation des restes de ptérosaures étant plus répandus dans les environnements marins littoraux que purement terrestres (Dean et al., 2016).

L'étude émet également l'hypothèse que les grands ptérosaures aient pu être migrateurs, s'aventurant dans les terres et se rassemblant au niveau des points d'eau pour se nourrir. Les spécimens jurassiques sont généralement petits, mais d'après l'étude de Buffetaut & Guibert (2001), le spécimen correspondant à un 4^{ème} métacarpien de l'Oxfordien supérieur des Sables de Glos a été estimé à 2,3 mètres d'envergure. C'est une taille importante, même si c'est loin des envergures des Azhdarchidés du Crétacé tels que *Quetzalcoatlus* Lawson, 1975, (Andres & Langston, 2021) et *Hatzegopteryx* Buffetaut, Grigorescu & Csiki, 2002, (Buffetaut et al., 2003). D'un point de vue purement spéculatif, il est intéressant de se demander si certains taxons, auxquels peuvent appartenir les spécimens étudiés, auraient pu se déplacer d'une île à l'autre, comme le font les oiseaux marins, et dans quelles limites.



Figure 4 : Carte paléogéographique de l'Europe occidentale au Kimméridgien (modifiée d'après Dercourt et al., 2000).

2. Phylogénie des ptérosaures jurassiques de Normandie :

Les étages allant du Bathonien au Kimméridgien, correspondent certainement à une augmentation de la diversité, notamment morphologique, des ptérosaures. Les types « rhamphorhynchoïde » et ptérodactyloïde cohabitent (Dyke et al., 2009) pendant au moins 30 millions d'années (Prentice et al., 2011). La diversité

taxonomique est difficile à quantifier, car les environnements n'ont pas tous les mêmes conditions qui permettent une éventuelle conservation des spécimens lors de la fossilisation. Les restes de ptérosaures nécessitent des conditions optimales pour leur préservation, c'est pourquoi une grande partie de l'abondance et de la diversité des ptérosaures se retrouve dans les lagerstätten. Cependant, l'influence de cet éventuel biais de préservation sur la diversité réelle des ptérosaures fait toujours débat parmi les paléontologues (Buffetaut, 1995 ; Dyke et al., 2009 ; Butler et al., 2012 ; Dean et al., 2016). Pour cette étude, il a été décidé de prendre la phylogénie faite par Martin-Silverstone et al. (2024) comme référence, car il s'agit de l'analyse la plus récente sur l'histoire évolutive des ptérosaures (Annexe 5). Les spécimens étudiés (Annexe 3) sont très fragmentaires et ne permettent pas une identification très précise des taxons, mais grâce aux registres fossiles européens des ptérosaures jurassiques, il est possible de faire des suppositions de familles et de genres possibles. Le Jurassique moyen et supérieur correspond à l'émergence des ptérodactyloïdes (Annexe 4.1) et au pic de diversité des « rhamphorhynchoïdes » (Dyke et al., 2009) (Annexe 4.2). Cependant, un troisième groupe de ptérosaures complique l'identification : les Monofenestrata non-ptérodactyloïdes présentent des caractères crâniens et cervicaux similaires aux ptérodactyloïdes, et des caractères semblables aux « rhamphorhynchoïdes » pour le corps et les membres antérieurs et postérieurs (Wang et al., 2010 ; Lü et al., 2011). Tous les restes de membres antérieurs associés à des « rhamphorhynchoïdes » peuvent donc être également attribués aux Monofenestrata non-ptérodactyloïdes, mais le caractère incomplet des spécimens ne permet pas d'en savoir plus.

Le Royaume-Uni possède plusieurs gisements du Bathonien dont on peut supposer que les taxons qu'ils renferment sont similaires aux ptérosaures français en raison de la proximité géographique. Dans la Formation Taynton Limestone, plus de 300 spécimens fragmentaires ont été découverts pendant près de deux siècles. Une majorité est rattachée au genre *Rhamphocephalus* Seeley, 1880, parfois considéré comme un taxon poubelle, dont les spécimens auraient besoin d'une révision approfondie (O'Sullivan, 2015). Ce genre fait partie de la famille des Rhamphorhynchidae Seeley, 1870, au sein du groupe paraphylétique « rhamphorhynchoïde ». Un autre taxon est présent dans cette unité géologique : *Gnathosaurus*, de la famille des Ctenochasmatidae Nopsca, 1928, il s'agit de l'un des plus vieux registres de ptérodactyloïdes au monde (Buffetaut & Jeffery, 2012). L'aspect fragmentaire du spécimen d'Olendon et des spécimens d'Angleterre ne permet pas une identification au-delà du type « rhamphorhynchoïde » dans la majorité des cas (Buffetaut & Escuillié, 2016), mais il est tout de même possible de comparer certains fragments. Dans l'article de O'Sullivan & Martill (2018), quatre humérus de la Formation Taynton Limestone sont présentés. Le spécimen d'Olendon, malgré son abrasion, ressemble plutôt bien au spécimen NHMUK PV R 40126c identifié comme un rhamphorhynchide, avec une crête deltopectorale qui est plutôt arrondie et présente une courbure fluide et homogène, sans angle. Les deux spécimens ont un *caput humeri* et un processus médial très abrasés. En revanche, le spécimen anglais ne semble pas présenter de grand foramen pneumatique postérieur. Dans sa forme générale l'humérus étudié ici ressemble à la silhouette correspondant au spécimen SMNS 50702 appartenant à *Dorygnathus banthensis* mentionné dans O'Sullivan & Rigby (2017). D'autres humérus de ptérosaures du Jurassique anglais sont mentionnés dans la thèse de O'Sullivan, comme le spécimen OUM

J.23043 correspondant peut-être à un Scaphognathinae ou le spécimen NHMUK PV R 40126b identifié comme un Rhamphorhynchine, mais ils ne ressemblent pas au spécimen d'Olendon dans leur forme.

Une nouvelle espèce a été découverte récemment sur l'île de Skye en Écosse, dans le Membre Lonfearn de la Formation de Lealt Shale : *Dearc sgiathanach* Jagielska et al., 2022, associée à la famille des Rhamphorhynchidae (Jagielska et al., 2022). Bien qu'incomplet, ce spécimen présente des os articulés et l'humérus n'a pas non plus une morphologie similaire au spécimen d'Olendon.

Les restes de ptérosaures du Callovien sont rares, avec peu de registres fossiles disponibles. Toutefois, les fragments osseux découverts aux Vaches Noires, appartenant à une aile (sauf pour le fémur), présentent des caractéristiques propres aux « rhamphorhynchoïdes » et aux Monofenestrata non-ptérodactyloïdes (Padian & Rayner, 1993 ; Einarsson, 2004 ; Wang et al., 2010 ; Lü et al., 2011). Dans la bibliographie, deux taxons reviennent régulièrement : les Rhamphorhynchidae, appartenant aux « rhamphorhynchoïdes », et les Darwinoptera Andres et al., 2016, ou Wukongopteridae Wang et al., 2009, appartenant aux Monofenestrata non-ptérodactyloïdes (Annexe 5). Il est probable que le spécimen appartienne à l'un des ces taxons, mais encore une fois, la parcellarité des fragments et l'absence d'éléments crâniens compliquent fortement l'identification. Le fémur du Callovien supérieur des Vaches Noires peut-être comparé à plusieurs spécimens anglais du Jurassique moyen et supérieur, notamment le spécimen NHMUK PV R 1755 de l'Oxfordien du Weymouth Member (O'Sullivan, 2018). Les fragments consistent en une extrémité articulaire et une partie de diaphyse. Le spécimen anglais et le spécimen des Vaches Noires se ressemblent. Le fémur est un os long, il semble se casser généralement dans sa partie centrale et ne semble pas présenter de critères diagnostiques qui permettent une identification, pourtant le spécimen anglais est attribué à l'espèce *Rhamphorhynchus jessoni* grâce aux autres éléments osseux découverts.

Les Sables de Glos ont livré plusieurs spécimens de ptérosaures très fragmentaires. Le 4^{ème} métacarpien allongé (Buffetaut & Guibert, 2001), et les fragments de phalanges subtriangulaires en coupe transversale, démontrent la présence de ptérodactyloïdes. Les morceaux de phalanges en forme de C ou de cœur démontrent la présence de « rhamphorhynchoïdes » ou de Monofenestrata non-ptérodactyloïdes (Einarsson, 2004). L'unique dent retrouvée permet de supposer la présence d'un non-ptérodactyloïde, peut-être proche du genre *Rhamphorhynchus*, mais deux taxons phylogénétiquement éloignés peuvent avoir des morphologies dentaires quasi-similaires s'ils ont le même régime alimentaire. Parmi les ptérodactyloïdes du Jurassique moyen et supérieur, trois familles semblent répandues : les Dsungaripteridae Young, 1964, les Ctenochasmatidae, et les Germanodactylidae Young, 1964. Il est possible que les spécimens décrits et identifiés ici comme étant ptérodactyloïdes appartiennent à l'une d'elles.

Parmi les trois spécimens du Kimméridgien de la région havraise, deux d'entre eux présentent des caractéristiques de type « rhamphorhynchoïde » ou Monofenestrata non-ptérodactyloïde. Deux fragments d'un crâne de ptérosaure du Kimméridgien du Cap de la Hève est décrite et nommée par (Buffetaut et al. (1998) : *Normannognathus wellnhoferi*. Celui-ci a été attribué à la famille des Germanodactylidae, groupe-frère des Dsungaripteridae et faisant partie des Pterodactyloidea. Cependant, Witton et al. (2015) remettent en doute cette classification. L'étude compare *Normannognathus wellnhoferi* avec *Cuspicephalus scarfi* Martill & Etches, 2013, un Monofenestrata non-ptérodactyloïde de la famille des Wukongopteridae et démontre des

ressemblances dans les morphologies crâniennes. Si *Normannognathus* est un Wukongopteridae (Witton et al., 2015), alors il est possible que les deux spécimens présentant des caractères « rhamphorhynchoïdes » appartiennent à ce genre, car les trois spécimens sont extrêmement proches d'un point de vue spatio-temporel. Cependant, les registres de ptérosaures kimméridgiens d'Europe et d'Amérique du Nord sont nombreux (Allemagne, Angleterre, Portugal, France, ...) et une diversité taxonomique plutôt élevée est possible. Une première phalange alaire (NHMUK PV R 4759) a été décrite dans O'Sullivan (2018) et est identifiée comme appartenant à un Rhamphorhynchine. Elle provient de la partie inférieure de la Formation de l'Oxford Clay et ressemble bien aux spécimens du Kimméridgien havrais, avec une diaphyse droite et un sillon postérieur bien marqué. Le spécimen étudié ressemble également beaucoup dans sa morphologie à la première phalange alaire gauche du spécimen MJML K-1598, cette dernière est complète et très bien préservée. Une première phalange alaire isolée et fragmentaire ne permet toutefois pas une identification précise. Cependant, il est possible de voir de grandes différences avec trois premières phalanges alaires identifiées comme appartenant au genre *Pterodactylus* de la Formation Taynton Limestone (NHMUK PV R40126), dans la publication de O'Sullivan & Martill (2018). Celles-ci ne possèdent pas de sillon postérieur, ce qui démontre qu'elles n'ont pas ce critère rhamphorhynchoïdiens, et présentent également une courbure antéropostérieure de leur diaphyse qui n'existe pas chez les spécimens du Kimméridgien havrais. Il est à noter également que ces trois spécimens anglais sont bathoniens et les spécimens havrais kimméridgiens. Généralement, la comparaison des spécimens étudiés avec les spécimens britanniques ne permet pas de préciser l'identification en raison de leur fragmentarité, mais seulement de voir les différences entre caractères rhamphorhynchoïdiens et ptérodactyloïdiens présents sur les spécimens, et dans quelques cas de variations morphologiques entre des taxons plus précis.

V : Conclusion :

Ce mémoire a permis de faire le tout premier inventaire des ptérosaures de Normandie, dont la plupart n'avaient pas été étudiés et étaient conservés dans des collections privées, inconnus de la communauté paléontologique et du grand public. Les restes de ptérosaures sont très fragmentaires, mais ne semblent pas si rares que ce que l'on pourrait penser et il est fortement probable que d'autres paléontologues amateurs aient des spécimens dans leurs collections. D'ailleurs, l'étude de certaines collections a prouvé que des spécimens sont parfois identifiés et répertoriés comme appartenant à un autre taxon. Grâce aux prêts des spécimens par leurs propriétaires, une description détaillée des ossements a pu être effectuée. Cette étude a confirmé la présence des ptérodactyloïdes en France dès l'Oxfordien supérieur, ainsi que la cohabitation de ce groupe avec les « rhamphorhynchoïdes ». Des notions de géographie, de géologie et d'environnements de dépôt ont également été intégrées à partir des renseignements obtenus auprès des propriétaires ou gestionnaires des collections, ainsi que sur les étiquettes accompagnants les fossiles. Des hypothèses provenant d'autres études, sur la phylogénie, la diversité, l'environnement et l'écologie des ptérosaures du Jurassique normand ont également été apportées, soulevant d'éventuelles questions, notamment sur leurs modes de vie. Ce mémoire peut être un point de départ à de nouvelles études, plus approfondies, sur les ptérosaures qui peuplaient la Normandie pendant le Jurassique.

Remerciements :

Je tiens à remercier mes tuteurs Éric Buffetaut, Laurent Picot et Romain Vullo, pour le temps qu'ils m'ont accordé, ainsi que l'aide et les conseils qu'ils ont pu m'apporter tout au long du stage.

Je remercie Karine Boutillier, pour avoir accepté mon stage au sein du Paléospace pendant ces six mois et pour la confiance qu'elle accorde aux stagiaires.

Je remercie Yohann Poprawski et Sandric Lesourd de l'Université de Caen, pour le prêt du spécimen historique identifié par Gustave Lennier, ainsi que Jérôme Tabouelle de la Fabrique des Savoirs d'Elbeuf, pour le prêt du spécimen du Bathonien.

Je remercie particulièrement Madame Guibert, Emmanuel Cacheleux, Jonathan Houelle et Maxime Chabrolle, pour le prêt des spécimens de ptérosaures qui ont permis cette étude.

Je remercie également l'ensemble de l'équipe du Paléospace, pour le temps qu'ils ont passé à m'aider et me conseiller, ainsi que pour leur sympathie.

Enfin, je remercie mon colocataire, collègue et ami Baptiste Tanguy, pour son aide, sa bonne humeur et la patience dont il a fait preuve à mon égard.

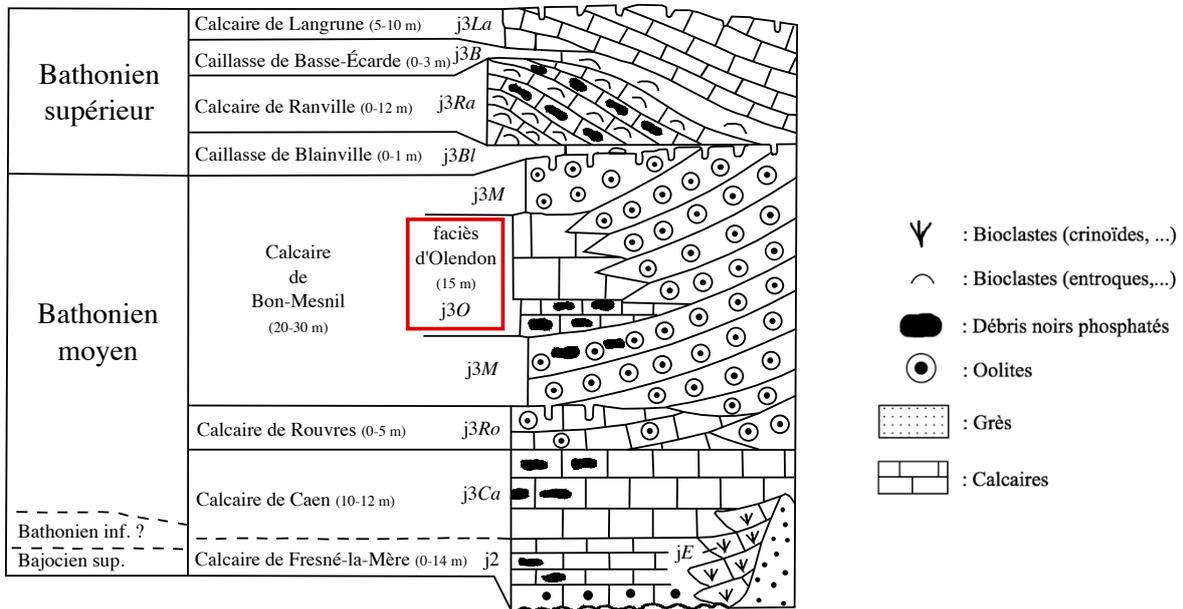
Bibliographie :

- Andres, B. & Langston Jr, W. (2021). Morphology and taxonomy of *Quetzalcoatlus lawsoni* 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(sup1), p. 46-202.
- Baron, M. G. (2021). The origin of pterosaurs. *Earth-Science Reviews*, 221, 103777, 14 pp.
- Bennett, S. C. (1996). Year-classes of pterosaurs from the Solnhofen Limestone of Germany: taxonomic and systematic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(3), p. 432-444.
- Brignon, A. (2020). Une fenêtre ouverte sur la collection paléontologique Louis Boutillier (1816-1911): aperçu des vertébrés mésozoïques. *Revue de paléobiologie*, 39(2), p. 421-466.
- Buffetaut, E. (1995). The importance of "Lagerstätten" for our understanding of the evolutionary history of certain groups of organisms: the case of pterosaurs. In *II International Symposium on Lithographic Limestones. Extended Abstracts. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid*, p. 49-52.
- Buffetaut, E. & Guibert, J. (2001). An early pterodactyloid Pterosaur from the Oxfordian of Normandy (northwestern France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes*, 333(7), p. 405-409.
- Buffetaut, E. & Jeffery, P. (2012). A ctenochasmatid pterosaur from the Stonesfield Slate (Bathonian, Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. *Geological Magazine*, 149(3), p. 552-556.
- Buffetaut, E. & Escuillié, F. (2016). Un ptérosaure bathonien de Normandie (nord-ouest de la France), avec des remarques sur les ptérosaures bathoniens d'Angleterre. *Bulletin de la Société d'Étude des Sciences Naturelles d'Elbeuf*, 3 pp.
- Buffetaut, E., Lepage, J. J., Lepage, G. (1998). A new pterodactyloid pterosaur from the Kimmeridgian of the Cap de la Hève (Normandy, France). *Geological Magazine*, 135(5), p. 719-722.
- Buffetaut, E., Grigorescu, D., Csiki, Z. (2003). Giant azhdarchid pterosaurs from the terminal Cretaceous of Transylvania (western Romania). *Geological Society, London, Special Publications*, 217(1), p. 91-104.
- Buffetaut, E., Bülow, M., Gheerbrant, E., Jeager, J.-J., Martin, M., Mazin, J.-M., Milsent, C., Rioult, M. (1985). Zonation biostratigraphique et nouveaux restes de vertébrés dans les "Sables de Glos" (Oxfordien supérieur, Normandie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Série II*, 300(18), p. 929-932.
- Butler, R. J., Brusatte, S. L., Andres, B., Benson, R. B. (2012). How do geological sampling biases affect studies of morphological evolution in deep time? A case study of pterosaur (Reptilia: Archosauria) disparity. *Evolution*, 66(1), p. 147-162.
- Candoni, L. (1995). Deux faunes inédites de sélaciens dans le Jurassique terminal Français-Premiers résultats stratigraphiques. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 82, p. 29-49.
- Chatterjee, S. & Templin, R. J. (2004). Posture, locomotion, and paleoecology of pterosaurs. *Geological Society of America, Special Paper*, 376, p. 1-64.
- Dean, C. D., Mannion, P. D., Butler, R. J. (2016). Preservation bias controls the fossil record of pterosaurs. *Palaeontology*, 59(2), p. 225-247.
- Deconinck, J. F. & Baudin, F. (2008). Les dépôts du Kimmérien et du Tithonien du nord-ouest du bassin de Paris (Haute-Normandie, Boulonnais). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 15(2), p. 77-90.
- Dercourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, B., Barrier, E., Biju-Duval, B., Brunet, M. F., Cadet, J. P., Crasquin, S., Sandulescu, M. (2000). Atlas Peri-Tethys and Explanatory Notes. *CCGM, Paris*, 268 pp.
- Deroin, J. P., Lerouge, G., Barbier, G., Vernhet, Y., Coutard, J. P., Ozouf, J. C., Langevin, C. (1999). Notice explicative de la feuille de Mézidon à 1/50 000. *BRGM, Orléans*, 150 pp.
- Dugué, O. (1989). Géodynamique d'une bordure de massifs anciens: la bordure occidentale du bassin anglo-parisien au Callovo-Oxfordien: pulsations épigénétiques et cycles. Thèse Université de Caen, 593 pp.

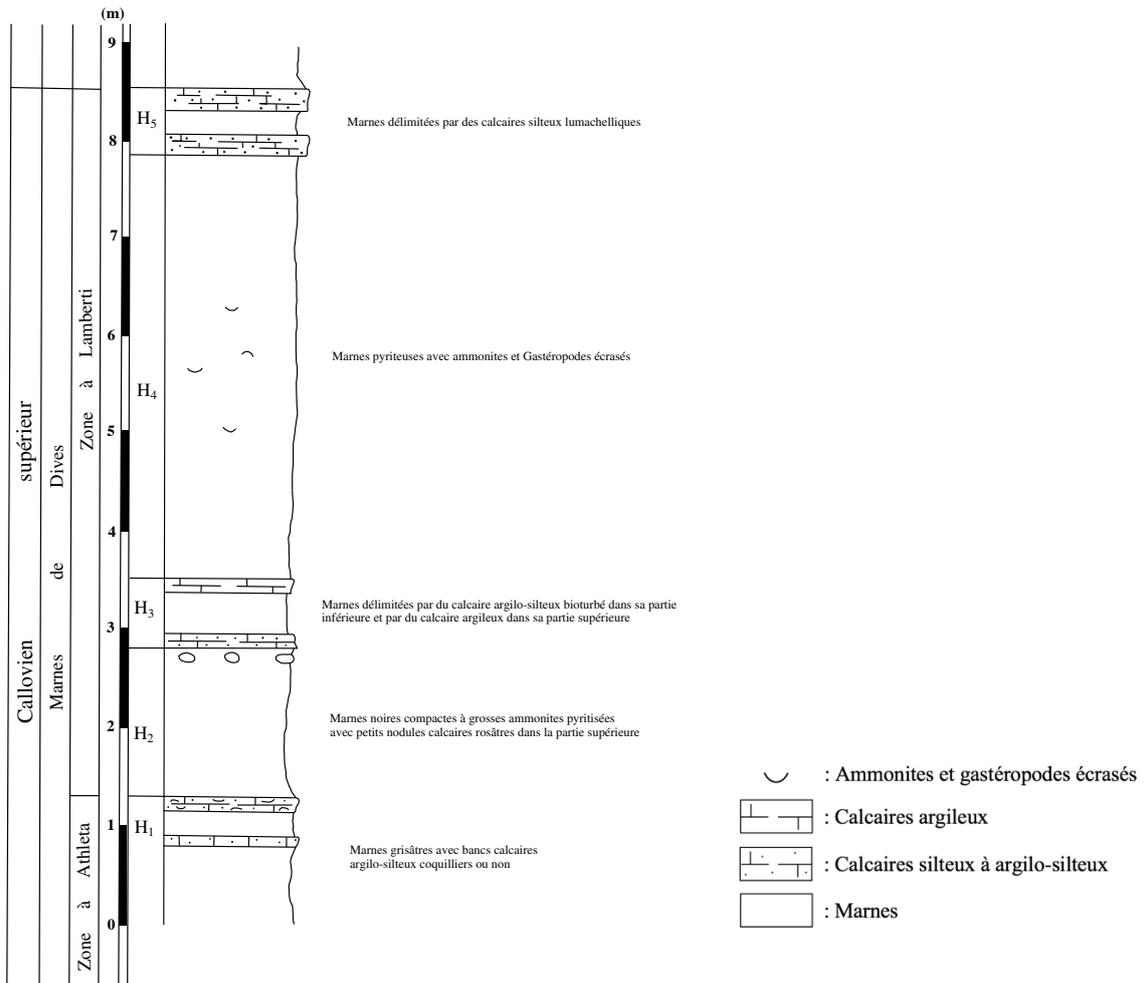
- Dyke, G. J., McGowan, A. J., Nudds, R. L., Smith, D.** (2009). The shape of pterosaur evolution: evidence from the fossil record. *Journal of evolutionary biology*, 22(4), p. 890-898.
- Einarsson, E.** (2004). Morphological and functional differences between rhamphorhynchoid and pterodactyloid pterosaurs with emphasis on flight. Dissertation in Geology at Lund University, 45 pp.
- Elgin, R. A.** (2014). Palaeobiology, morphology, and flight characteristics of pterodactyloid pterosaurs. Thesis University of Heidelberg, 273 pp.
- Fastnacht, M.** (2005). Jaw mechanics of the pterosaur skull construction and the evolution of toothlessness. PhD Thesis Johannes Gutenberg-Universität, 228 pp.
- Frey, E. & Tischlinger, H.** (2012). The Late Jurassic pterosaur *Rhamphorhynchus*, a frequent victim of the ganoid fish *Aspidorhynchus*?. *PloS one*, 7(3), 5 pp.
- Gigot, P., Dupret, L., Le Gall, Coutard, J. P., Ozouf, J. C. Pay, T., Lecointe, A., Desloges, J., Derooin, J. P.** (1999). Notice explicative de la feuille de Falaise à 1/50 000. *BRGM, Orléans*, 154 pp.
- Hone, D. W., Habib, M. B., Lamanna, M. C.** (2013). An annotated and illustrated catalogue of Solnhofen (Upper Jurassic, Germany) pterosaur specimens at Carnegie Museum of Natural History. *Annals of Carnegie Museum*, 82(2), p. 165-191.
- Jagielska, N., O'Sullivan, M., Funston, G. F., Butler, I. B., Challands, T. J., Clark, N. D., Fraser, N. C., Penny, A., Ross, D. A., Wilkinson, M., Brusatte, S. L.** (2022). A skeleton from the Middle Jurassic of Scotland illuminates an earlier origin of large pterosaurs. *Current Biology*, 32(6), p. 1446-1453.
- Knoll, F. & Bouveur, A.** (2001). A large Jurassic pterodactyloid in northern France and a review of the French pterosaur record. *Bulletin de la Société géologique de France*, 172(4), p. 447-454.
- Kuntz, G., La Guérière, P., Monciardini, C., Verron, G.** (1985). Notice explicative de la feuille de Bernay à 1/50 000. *BRGM, Orléans*, 28 pp.
- Lennier, G.** (1868). Études géologiques et paléontologiques sur l'embouchure de la Seine et les falaises de Haute-Normandie. *Le Havre : Costey*, 245 pp.
- Lü, J., Xu, L., Chang, H., Zhang, X.** (2011). A new darwinopterid pterosaur from the Middle Jurassic of western Liaoning, northeastern China and its ecological implications. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 85(3), p. 507-514.
- Martin-Silverstone, E., Unwin, D. M., Cuff, A. R., Brown, E. E., Allington-Jones, L., Barrett, P. M.** (2024). A new pterosaur from the Middle Jurassic of Skye, Scotland and the early diversification of flying reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e2298741, 17 pp.
- Mazin, J. M., Billon-Bruyat, J. P., Hantzpergue, P., Lafaurie, G.** (2003). Ichological evidence for quadrupedal locomotion in pterodactyloid pterosaurs: trackways from the Late Jurassic of Crayssac (southwestern France). *Geological Society, London, Special Publications*, 217(1), p. 283-296.
- Ménillet, F., Bourdillon, C., Fauconnier, D., Houari, A., Langevin, C., Hérard, B., Béguin, P.** (1999). Notice explicative de la feuille de Livarot à 1/50 000. *BRGM, Orléans*, 98 pp.
- O'Sullivan, M.** (2015). The taxonomic diversity of British Jurassic. PhD Thesis, University of Portsmouth, 335 pp.
- O'Sullivan, M.** (2018). The pterosaur assemblage of the Oxford Clay Formation (Jurassic, Callovian–Oxfordian) from the UK. *New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology. Geological Society*, 10 pp.
- O'Sullivan, M. & Rigby, M.** (2017). The first evidence of a Campylognathoides-like pterosaur in the Toarcian (Lower Jurassic) Whitby Mudstone Formation of Lincolnshire, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 128(2), p. 287-291.
- O'Sullivan, M. & Martill, D. M.** (2018). Pterosauria of the Great Oolite Group (Bathonian, Middle Jurassic) of Oxfordshire and Gloucestershire, England. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63(4), 28 pp.
- Padian, K. & Rayner, J. M. V.** (1993). The wings of pterosaurs. *American Journal of Science*, 293-A, p. 91-166.
- Prentice, K. C., Ruta, M., Benton, M. J.** (2011). Evolution of morphological disparity in pterosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(3), p. 337-353.
- Püntener, C., Anquetin, J., Billon-Bruyat, J. P.** (2015). *Thalassemys bruntrutana* n. sp., a new coastal marine turtle from the Late Jurassic of Porrentruy (Switzerland), and the paleobiogeography of the Thalassemydidae. *PeerJ*, 3, e1282, 28 pp.
- Riout, M., Coutard, J. P., de La Quérière, P., Helluin, M., Larssonneur, C., Pellerin, J., Provost, M.** (1989). Notice explicative de la feuille de Caen. *BRGM, Orléans*, 104 pp.
- Samson, Y.** (2001). Foraminifères et reconstitution des variations bathymétriques: exemple du Kimméridgien de la région du Havre (Seine-Maritime, Normandie, France). *Revue de Micropaléontologie*, 44(1), p. 59-91.
- Samson, Y., Lepage, G., Hantzpergue, P., Guyader, J., Saint-Germes, M., Baudin, F.** (1996). Révision lithostratigraphie et biostratigraphie du Kimméridgien de la région havraise (Normandie). *Géologie de la France*, (3), p. 3-19.
- Sellwood, B. W. & Valdes, P. J.** (2008). Jurassic climates. *Proceedings of the Geologists' Association*, 119(1), p. 5-17.
- Smith, R. E., Martill, D. M., Longrich, N., Unwin, D. M., Ibrahim, N., Zouhri, S.** (2023). Comparative taphonomy of Kem Kem Group (Cretaceous) pterosaurs of southeast Morocco. *Evolving Earth*, 1, 100006, 22 pp.
- Vullo, R.** (2001). Two isolated teeth of pterosaurs from the Upper Jurassic (lower Kimmeridgian) of La Rochelle (Charente-Maritime, western France). *Strata. Série 1, Communications*, 11, p. 96-98.
- Wang, X., Kellner, A. W., Jiang, S., Cheng, X., Meng, X., Rodrigues, T.** (2010). New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82, p. 1045-1062.
- Wellnhofer, P.** (1985). Neue pterosaurier aus der Santana Formation (APT) der chapada do araripe, Brasilien. *Palaeontographica. Abteilung A, Paläozoologie, Stratigraphie*, 187(4-6), p. 105-182.
- Wellnhofer, P.** (1991). The illustrated encyclopedia of pterosaurs. *Salamander Books, London*, 192 pp.
- Witton, M. P.** (2016). The lives and times of flying reptiles as told by fossil record, part 2: *Rhamphorhynchus muensteri*. Disponible sur : <https://markwitton-com.blogspot.com/2016/04/the-lives-and-times-of-flying-reptiles.html>
- Witton, M. P., O'Sullivan, M., Martill, D. M.** (2015). The relationships of *Cuspicephalus scarfi* Martill and Etches, 2013 and *Normannognathus wellnhoferi* Buffetaut et al., 1998 to other monofenestratan pterosaurs. *Contributions to Zoology*, 84(2), p. 115-127

Annexes :

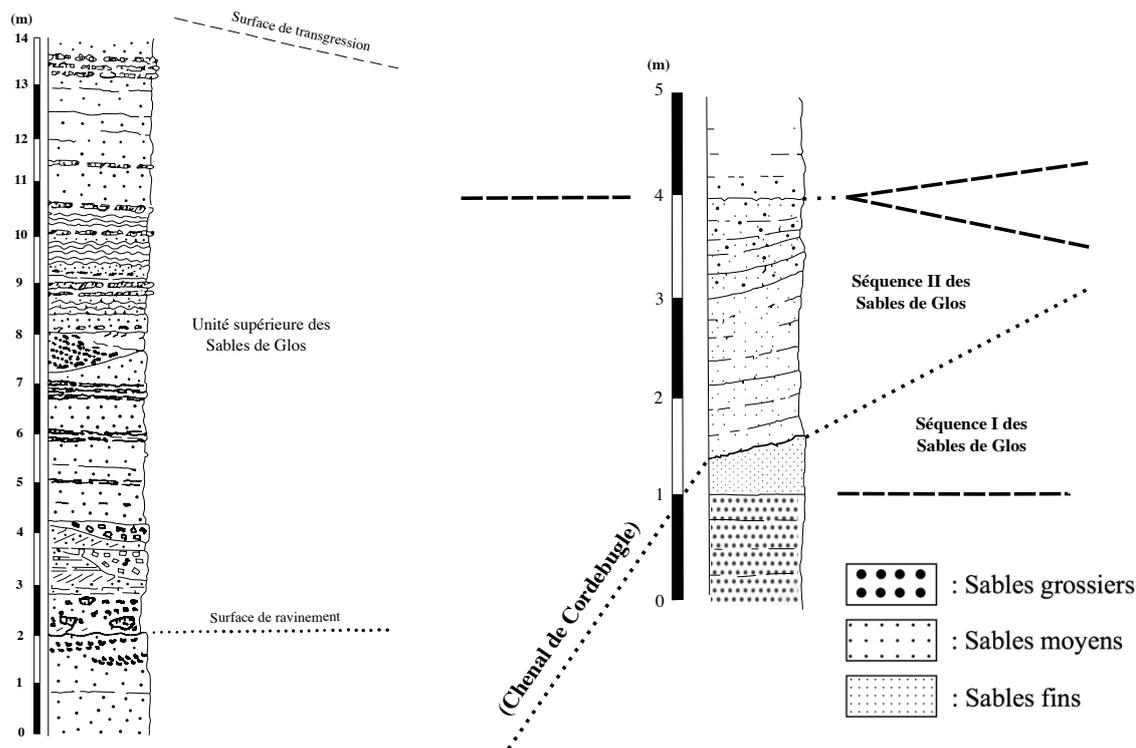
Annexe 1 : Coupes stratigraphiques :



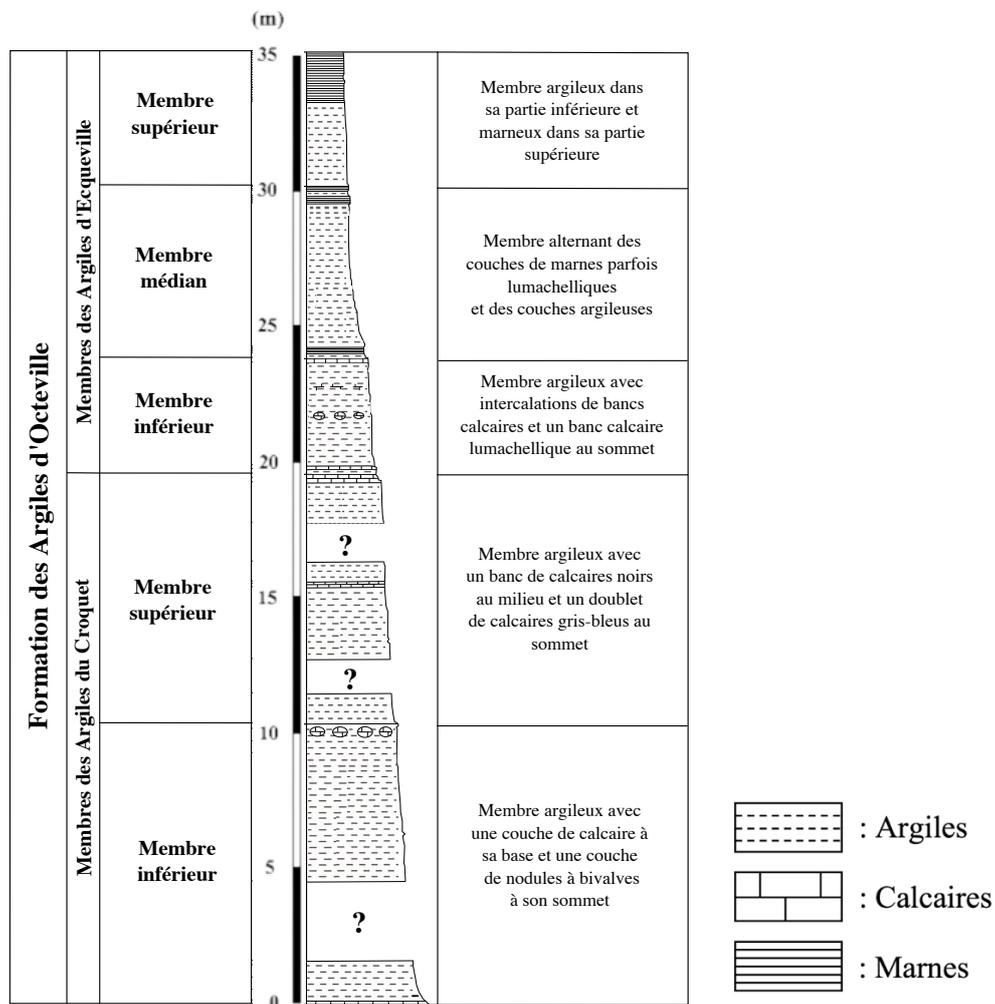
Annexe 1.1 : Coupe stratigraphique du Bathonien de la région d'Olendon (modifiée d'après Gigot et al., 1999).



Annexe 1.2 : Coupe stratigraphique du Callovien supérieur des Marnes de Dives (modifiée d'après Dugué., 1989).

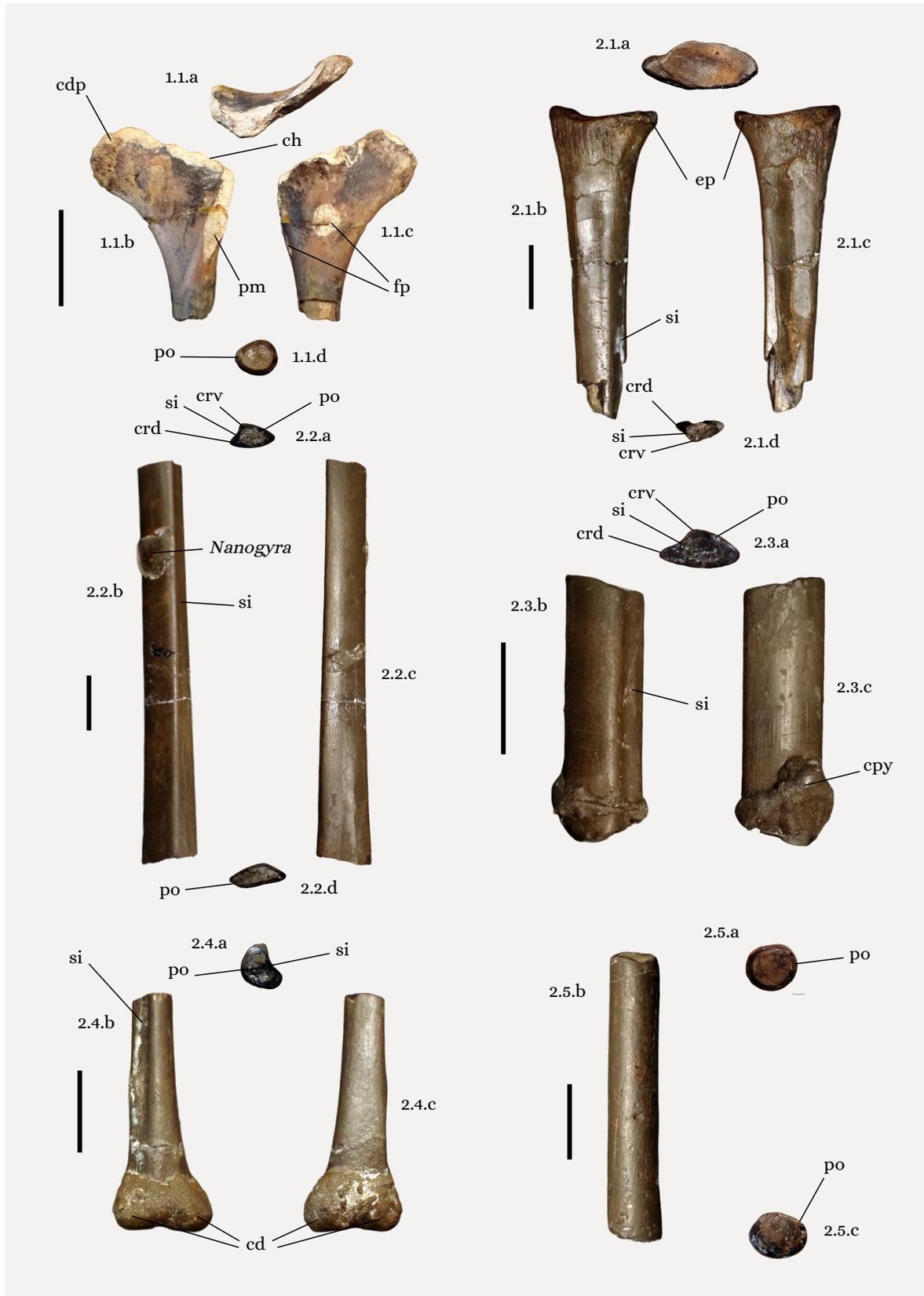


Annexe 1.3 : Coupes stratigraphiques de l'Oxfordien supérieur des Sables de Glos de Cordebugle et de Livet (modifiée d'après Ménillet et al., 1999).



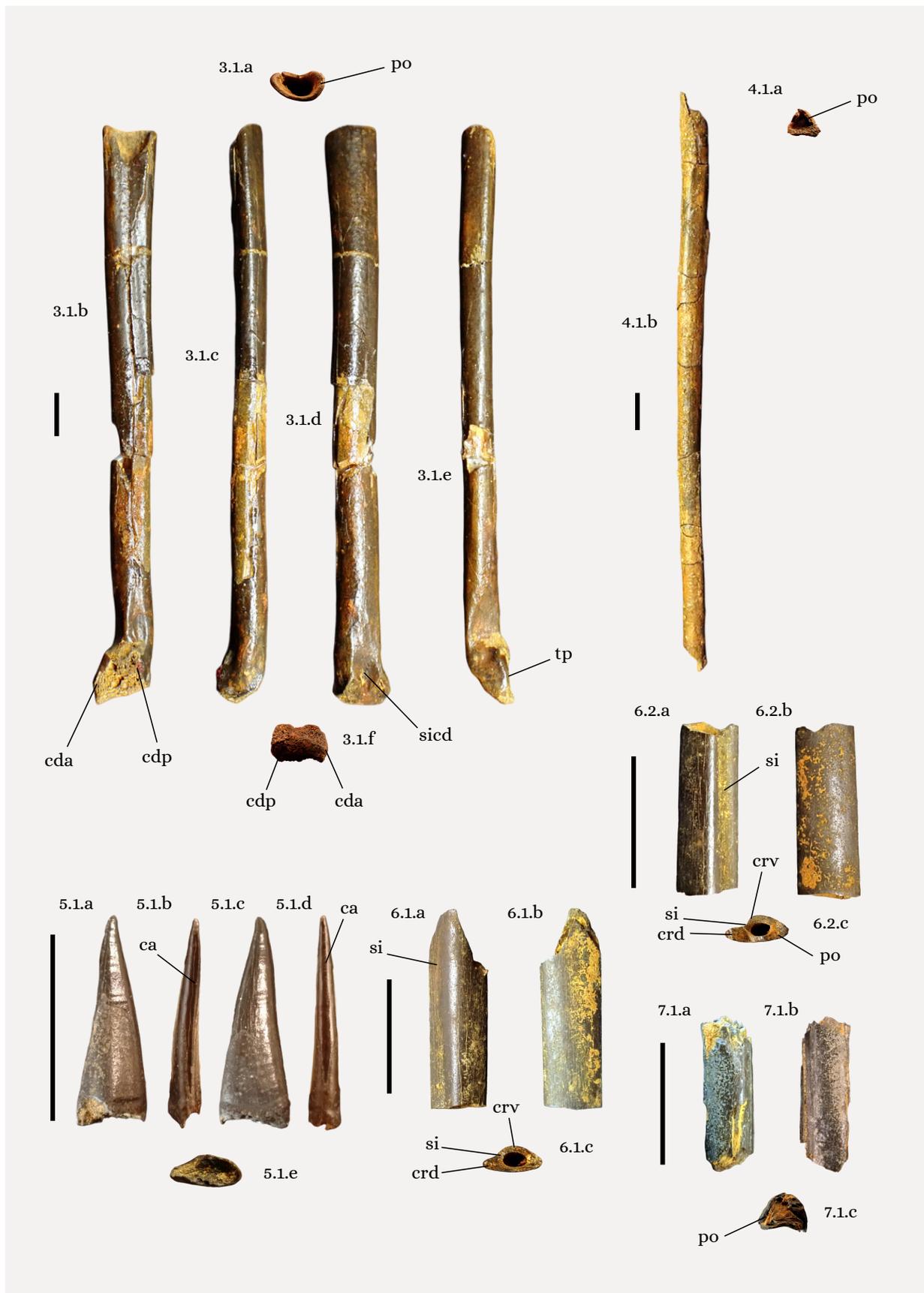
Annexe 1.4 : Coupe stratigraphique des Argiles d'Octeville de la région havraise (modifiée d'après Samson et al., 1996).

Annexe 2 : Planches photos :

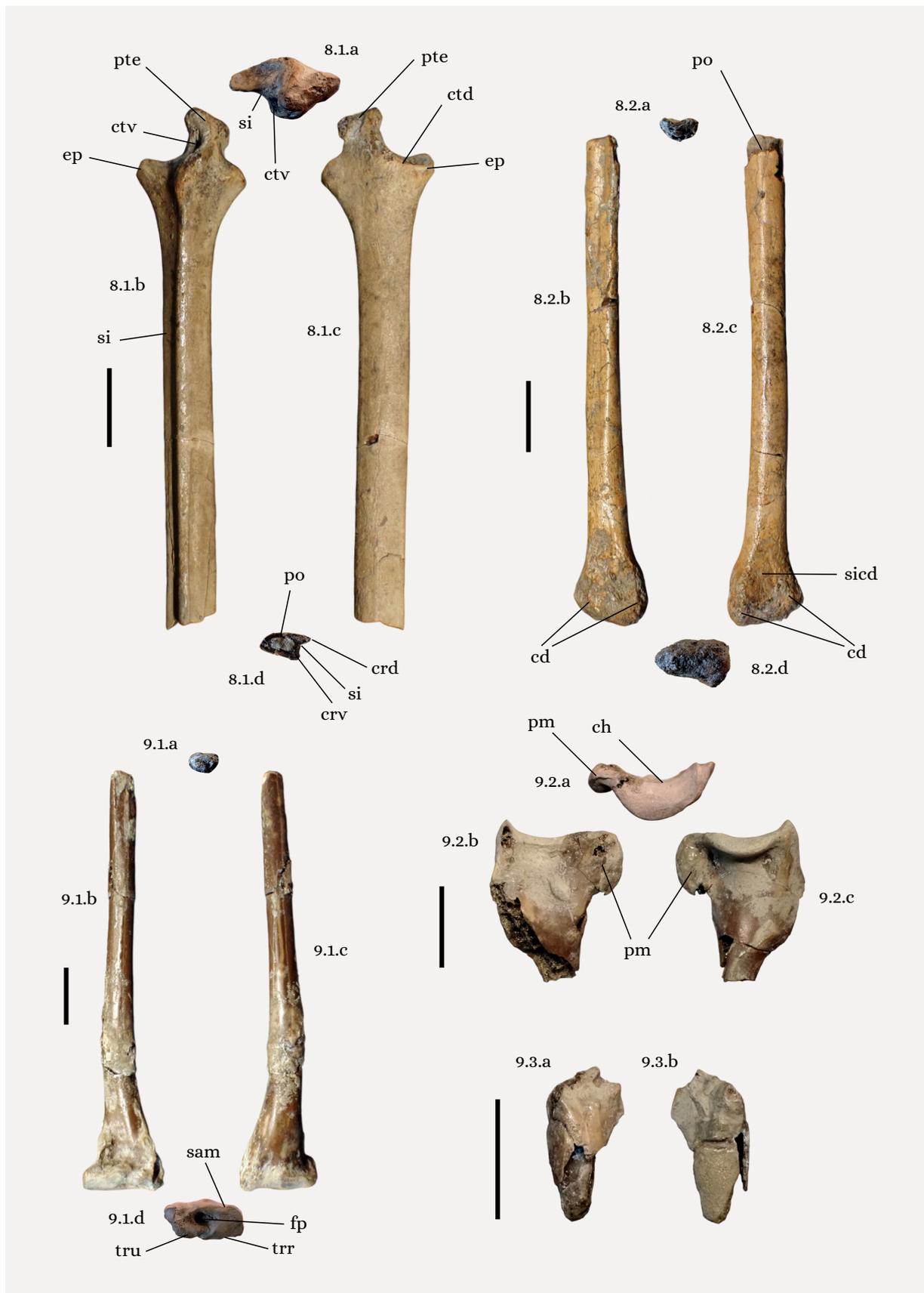


Annexe 2.1 : (1) Spécimen du Bathonien moyen d'Olendon : 1.1 Extrémité proximale d'un humérus droit en vue proximale (a), ventrale (b), dorsale (c) et distale (d). (2) Spécimen du Callovien supérieur des Vaches Noires : 2.1 Extrémité proximale d'une phalange alaire II en vue proximale (a), ventrale (b), dorsale (c) et distale (d) ; 2.2 Partie centrale d'une phalange alaire II en vue proximale (a), ventrale (b), dorsale (c) et distale (d) ; 2.3 Partie centrale d'une phalange alaire (III ?) en vue proximale (a), ventrale (b) et dorsale (c) ; 2.4 Extrémité distale d'un fémur droit en vue proximale (a), postérieure (b) et antérieure (c) ; 2.5 Partie centrale d'un ulna en section indet (a), latérale (b) et section indet (c).

Abbreviations : cd : condyle ; cdp : crête deltopectorale ; ch : *caput humeri* ; cpy : croûte pyritique ; crd : crête dorsale ; crv : crête ventrale ; ep : expansion postérieure ; fp : foramen pneumatique ; pm : processus médial ; po : paroi osseuse ; si : sillon. **Échelle :** 1 cm.

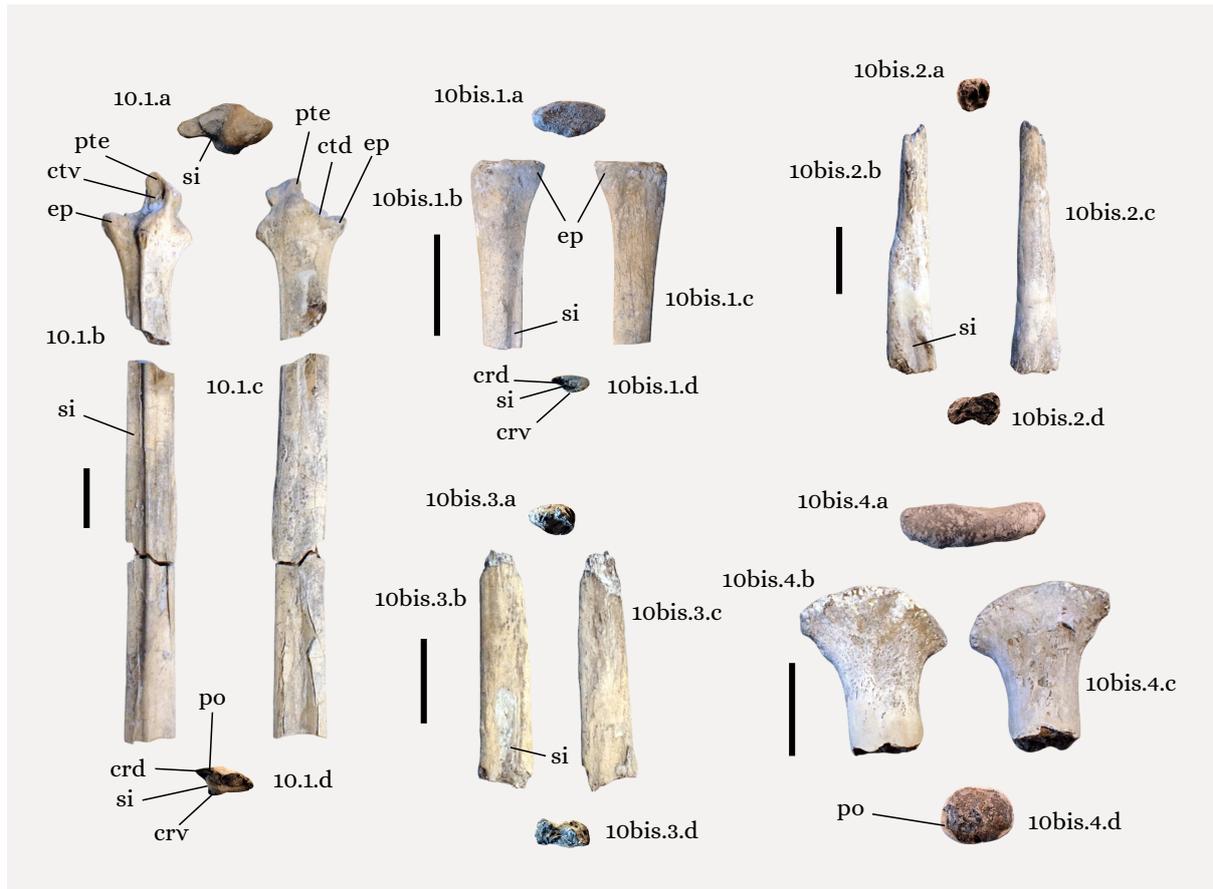


Annexe 2.2 : (3-4-5-6-7) Spécimens de l'Oxfordien supérieur des Sables de Glos : 3.1 4^{ème} métacarpien gauche en vue proximale (a), postérieure (b), ventrale (c), antérieure (d), dorsale (e) et distale (f) ; 4.1 Partie centrale d'une phalange alaire (IV ?) en section indet (a) et en vue latérale (b) ; 5.1 Dent en vue linguale (a), postérieure (b), labiale (c), antérieure (d) et basale (e) ; 6.1-2 Parties centrales de phalange alaire en vue ventrale (a), dorsale (b) et section indet (c) ; 7.1 Partie centrale de phalange alaire en vues latérales (a et b) et section indet. **Abbreviations :** ca : carène ; cda : condyle antérieur ; cdp : condyle postérieur ; crd : crête dorsale ; crv : crête ventrale ; po : paroi osseuse ; si : sillon ; sied : *sulcus* intercondyloire ; tp : tubercule postérieur. **Échelle :** 1 cm.



Annexe 2.3 : (8-9) Spécimens du Kimmériidgien supérieur d’Octeville-sur-Mer : 8.1 Première phalange alaire gauche sans extrémité distale, en vue proximale (a), ventrale (b), dorsale (c) et distale (d) ; 8.2 Radius gauche sans extrémité proximale, en vue proximale (a), postérieure (b), antérieure (c) et distale (d) ; 9.1 Humérus droit sans extrémité proximale, en vue proximale (a), ventrale (b) et dorsale (c) et distale (d) ; 9.2 Extrémité proximale d’un humérus droit en vue proximale (a), ventrale (b) et dorsale (c) ; 9.3 Fragment indéterminé.

Abbréviations : cd : condyle ; ch : *caput humeri* ; crd : crête dorsale ; crv : crête ventrale ; ctd : cotyle dorsal ; ctv : cotyle ventral ; ep : expansion postérieure ; fp : foramen pneumatique ; pm : processus médial ; po : paroi osseuse ; pte : processus du tendon extenseur ; sam : *sulcus anconaeus medialis* ; si : sillon ; sicd : *sulcus intercondylaire* ; trr : *trochlea radialis* ; tru : *trochlea ulnaris*. **Échelle :** 1 cm.



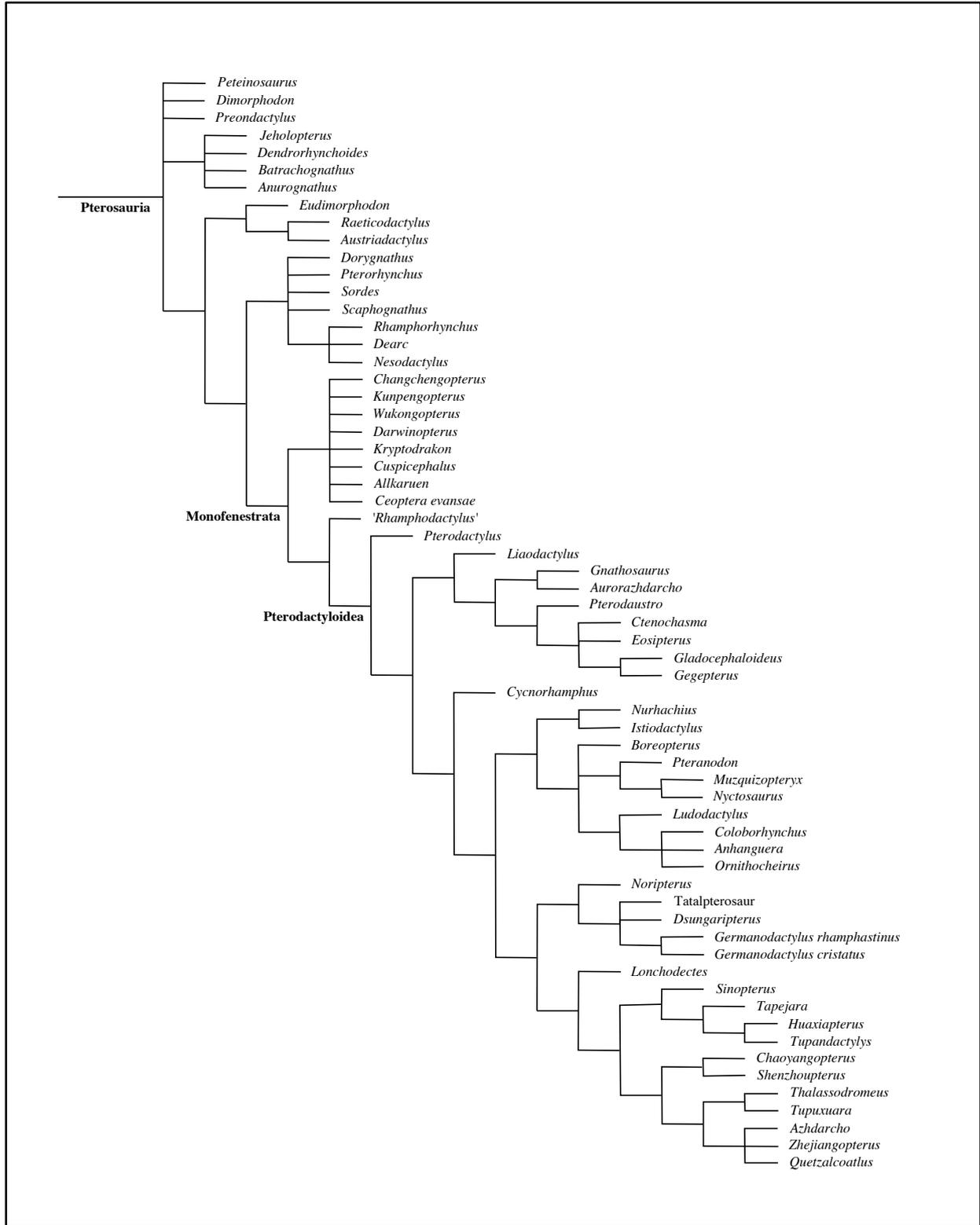
Annexe 2.4 : (10-10bis) Spécimens du Kimmériidgien supérieur de Bléville : 10.1 1^{ère} phalange alaire gauche sans extrémité distale, en vue proximale (a), ventrale (b), dorsale (c) et distale (d) ; 10bis.1 Extrémité proximale de phalange alaire (II, III ou IV) en vue proximale (a), ventrale (b), dorsale (c) et distale (d) ; 10bis.2-3 Extrémités distales de radius (?) en vue proximale (a), antérieure (b), postérieure (c) et distale (d) ; 10bis.4 Extrémité proximale d'ulna (?) en vue proximale (a), latérales (b et c) et distale (d).
Abbreviations : ctd : cotyle dorsale ; ctv : cotyle ventrale ; crd : crête dorsale ; crv : crête ventrale ; ep : expansion postérieure ; po : paroi osseuse ; pte : processus du tendon extenseur ; si : sillon. **Échelle :** 1 cm.

Annexe 3 : Tableau récapitulatif :

Spécimen (n°)	Découvreur(s)/Collection/Musée	Os	Identification	Géographie	Géologie
1	Collection André Follet Acheté par François Escuillié Musée d'Elbeuf	(1) Extrémité proximale d'humérus droit	Pterosauria, « Rhamphorhynchoidea » ou Monofenestrata non-ptérodactyloïde (?)	Olendon, Calvados (France)	Faciès d'Olendon, Calcaire de Bon-Mesnil (Bathonien moyen)
2 (MPV 2021.3.1)	Découverts par August Ilg Collection Max Bülow Musée Paléospace	(1) Extrémité proximale d'une phalange alaire II droite	« Rhamphorhynchoidea » ou Monofenestrata non-ptérodactyloïde	Falaises des Vaches Noires, Calvados (France)	Marnes de Dives (Callovien supérieur)
		(2) Partie centrale d'une phalange alaire II droite			
		(3) Partie centrale d'une phalange alaire (III ?) droite			
		(4) Extrémité distale d'un fémur droit			
		(5) Partie centrale d'une ulna			
3	Découvert par Jean-Pierre Guibert Collection Jean-Pierre Guibert	(1) 4 ^{ème} métacarpien gauche	Pterodactyloidea	Cordebugle, Calvados (France)	Sous-Zone à Hypselum, Zone à Bimmamatum, Unité supérieure des Sables de Glos (Oxfordien supérieur)
4		(1) Partie centrale d'une phalange alaire (IV ?) gauche (?)	Pterodactyloidea	?	Unité supérieure (?) des Sables de Glos (Oxfordien supérieur)
5 (2022.2.91)	Découverts par Max Bülow Collection Michel Rioult Musée Paléospace	(1) Dent	Pterosauria, non-ptérodactyloïde (?)	Carrière de Livet, Courtonne-les-Deux-Églises, Calvados (France)	
6 (2022.2.95)		(1) Fragment de phalange alaire	« Rhamphorhynchoidea » ou Monofenestrata non-ptérodactyloïde	?	
		(2) Fragment de phalange alaire			
7 (2022.2.96)		(1) Fragment de phalange alaire	Pterodactyloidea	?	
8	Découverts par Emmanuel Cacheleux Collection Emmanuel Cacheleux	(1) 1 ^{ère} phalange alaire gauche dont l'extrémité distale est manquante	« Rhamphorhynchoidea » ou Monofenestrata non-ptérodactyloïde	Le Croquet, Octeville-sur-Mer, Seine-Maritime (France)	Couche 28a, Zone à Mutabilis, Argiles du Croquet, Argiles d'Octeville (Kimméridgien supérieur)
		(2) Radius gauche dont l'extrémité proximale est manquante			Zone à Mutabilis, Argiles du Croquet, Argiles d'Octeville (Kimméridgien supérieur)

Spécimen (n°)	Découvreur(s)/Collection/Musée	Os	Identification	Géographie	Géologie
9	Découverts par Jonathan Houelle et Maxime Chabrolle Collection Houelle	(1) Humérus droit dont la partie proximale est manquante	Pterosauria	Descente du Café Blanc, Octeville-sur-Mer, Seine-Maritime (France)	Argiles d'Ecqueville, Argiles d'Octeville (Kimméridgien supérieur)
		(2) Extrémité proximale d'un humérus droit très fragmentaire			
		(3) Fragment indéterminé			
10	Découvert par Louis Boutillier Collection Boutillier Université de Caen	(1) 1 ^{ère} phalange alaire gauche dont l'extrémité distale est manquante	« Rhamphorhynchoidea » ou Monofenestrata non-ptérodactyloïde	Bléville, Seine-Maritime	Argiles d'Octeville (Kimméridgien supérieur)
10 bis (?)	Collection Boutillier Université de Caen	(1) Extrémité proximale de phalange alaire (II, III ou IV) droite	« Rhamphorhynchoidea » ou Monofenestrata non-ptérodactyloïde	Région havraise, Seine-Maritime	Kimméridgien supérieur
		(2) Extrémité distale de radius (?)			
		(3) Extrémité distale de radius (?)			
		(4) Extrémité proximale d'une ulna			

Annexe 5 : Arbre phylogénétique des ptérosaures :



Annexe 5 : Arbre phylogénétique des ptérosaures (modifiée à partir de Martin-Silverstone et al., 2024).