

LES TRACES DE PAS DE DINOSAURES ET AUTRES ARCHOSAURES DU LIAS INFÉRIEUR DES GRANDS CAUSSES, SUD DE LA FRANCE

par

Georges DEMATHIEU*, Georges GAND*, Jacques SCIAU** et Pierre FREYTET***

avec la contribution de Jacques GARRIC****

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	3, 4
Introduction	5
I. Situation, organisation et âges des formations ichnitifères	6
A. Situation géographique	6
B. Localisation des niveaux d'ichnites dans la série du Lias inférieur	6
C. Ages de la série à ichnites	9
II. Les gîtes à ichnites : présentation et détermination des empreintes	11
A. Définitions relatives aux empreintes et aux pistes	11
1. Morphologies et statistiques descriptives	12
2. Analyses multivariées (ACP, AD et AFC) des variables-caractères des ichnoespèces de référence	12
a. ACP, AD et AFC des variables-caractères (valeurs brutes)	15
b. ACP, AD et AFC des rapports des variables-caractères	17
C. Résultats	18
1. A l'échelle de chaque site	18
2. A l'échelle des Causses	63
a. Données des analyses multivariées. Comparaison avec les critères morphologiques L'AFC et l'AD	63
L'AFC et l'AD	65

* UMR 5561 du CNRS : Biogéosciences, Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France); e-mail : georges.gand @wanadoo.fr

** 643 avenue Kennedy, 12100 Millau (France).

*** Laboratoire de Paléobotanique et de Paléoécologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 75005 Paris et 41 rue des Vaux Mourants, 91370 Verrières-les-Buissons.

**** 16 rue des Azalées, la Chamberte, 34070 Montpellier.

Mots-clés: Traces dinosauroïdes, analyses statistiques, Stratigraphie, paléoenvironnements, Hettango-Sinemurien, Grands-Causse, France

Key-words: Dinosauroid footprints, statistical results, ichnostratigraphy, paleoenvironments, Hettangian-Sinemurian, Grands-Causse, France

b. Données concernant les intervalles de confiance des moyennes des rapports de longueurs	68
c. Bilan	71
D. Comparaison avec les autres gîtes du Lias inférieur	71
1. Lias français	71
2. Autres contrées	74
a. Hettangien du Massachusetts et du Connecticut	74
b. Lias inférieur du Colorado, de Hongrie, d'Iran, du Maroc, d'Italie et de Pologne	75
III. Ichnologie systématique et attributions paléontologiques	77
A. Ichnologie	77
1. Traces crocodyloïdes; ichnogenre <i>Batrachopus</i> HITCHCOCK, 1845	77
2. Traces dinosauroïdes	78
a. Ichnogenre <i>Grallator</i> HITCHCOCK, 1858, émendé dans ce travail	78
a1. <i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT de & MONTENAT, 1967	79
a2. <i>Grallator saucierensis</i> DEMATHIEU & SCIAU, 1992	79
a3. <i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990	80
a4. <i>Grallator minusculus</i> (HITCHCOCK, 1858), émendé dans ce travail	81
b. Ichnogenre <i>Dilophosauripus</i> WELLES, 1971	82
c. Ichnogenre <i>Eubrontes</i> HITCHCOCK, 1845	83
Ichnoespèce-type : <i>Eubrontes giganteus</i> (HITCHCOCK, 1845)	83
d. cf. <i>Moraesichnium</i>	84
e. Principaux caractères permettant de différencier les ichnoespèces <i>G. variabilis</i> , <i>G. saucierensis</i> , <i>G. lescurei</i> , <i>G. minusculus</i> , <i>E. giganteus</i> et <i>Dilophosauripus williamsi</i>	85
3. traces ornithoïdes	86
a. <i>Ornithopus fabrei</i> nov. ichnosp.; <i>Ornithopus</i> sp.	86
b. cf. <i>Trisauropodiscus</i> et/ou cf. <i>Anomoepus</i>	87
4. <i>Incertae Sedis</i>	87
B. Essais d'attribution paléontologique	87
1. Les auteurs des traces de pieds pentadactyles :	
<i>Batrachopus deweyi</i> (HITCHCOCK, 1843)	87
2. Les auteurs des traces de pieds tridactyles : Théropodes ou Ornithischiens ?	88
a. Cas des traces tridactyles <i>Grallator</i> , <i>Dilophosauripus</i> et <i>Eubrontes</i>	88
a1. Comparaison entre la structure osseuse des squelettes du Lias et celle déduites des ichnites, structure des griffes et angulation des orteils II-IV	88
a2. Comparaison ostéométrique des phalanges pédieuses déduites des traces et mesurés sur les squelettes	90
b. Les auteurs de <i>Grallator</i> , d' <i>Eubrontes</i> et de <i>Dilophosauripus</i> des Causses appartenaient-ils à une même espèce ?	95
c. Cas de cf. <i>Moraesichnium</i>	96
3. Les auteurs des traces de pieds tri et/ou tétradactyles <i>Ornithopus fabrei</i> nov. ichnosp. : Théropodes aviformes ?	97
4. Silhouettes et dimensions des Dinosaures caussenards estimées à partir des éléments de la piste. Comparaisons avec les squelettes	97
a. Les Théropodes : ichnopoïètes de <i>Grallator</i> , <i>Dilophosauripus</i> et <i>Eubrontes</i>	97
b. Les ichnopoïètes de <i>Ornithopus fabrei</i> nov. ichnosp.	99
IV. Conséquences stratigraphiques, paléoenvironnementales et paléobiologiques	99
A. Conséquences stratigraphiques	99
1. Répartition verticale	99
2. Comparaison avec les ichnozones comprises du Trias supérieur au Pliensbachien	99

B. Conséquences paléozoologiques	100
C. Les paléoenvironnements physique et biologique; le climat	101
1. Le paysage physique	101
a. Données sédimentologiques	101
b. Données déduites de l'étude pétrographique des aires à empreintes	101
2. Le paysage biologique	107
a. Données relatives aux invertébrés et à la végétation	107
b. Données déduites de l'étude des surfaces à traces de Reptiles. Essai de paléobiologie dans le "marais maritime"	108
c. Problème posé par l'absence (actuelle ?) des traces d'herbivores	111
d. Remarques sur la locomotion des Théropodes	114
Conclusion	114
Remerciements	118
Références	120
Tableaux	129
Légendes des planches	142

RESUME

Les Causses correspondent à un vaste plateau du sud du Massif Central, de près de 3400 km². Ils ont fourni, depuis la découverte des premières empreintes de pas de Dinosaures en 1935, un nombre croissant de ces ichnites atteignant présentement plus de 500 spécimens. Ces traces de pieds tridactyles et tétradactyles, d'animaux majoritairement bipèdes, de longueur allant de 15 à 50 cm, ont été trouvés à la surface de dolomies datées de l'Hettangien inférieur au Sinémurien supérieur. Dans 4 unités stratigraphiques distinctes, les empreintes ont été observées dans 35 sites, essentiellement localisées sur la bordure extérieur du Plateau.

Les caractères morphologiques ont permis d'abord de décomposer l'ensemble des traces de bipèdes en 8 ichnoespèces dont les définitions ont été fondées sur une double étude statistique : 1) descriptive avec les paramètres habituels, 2) multivariées avec l'Analyse en Composantes Principales (ACP), l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et l'Analyse Discriminante (AD). Les résultats ont conforté les observations morphologiques et les ont complétées. *Grallator variabilis*, *G. sauclierensis*, *G. lescurei*, *G. minusculus*, *Eubrontes giganteus*, *Dilophosauripus williamsi*, *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. ont été ainsi distinguées. Les différences les plus visibles immédiatement, portent essentiellement sur l'angle interdigital II-IV, la largeur des doigts, les griffes, le rapport de la longueur à la largeur. A cette liste, il faut ajouter *Batrachopus deweyi* et des formes évoquant *Trisauropodiscus* et/ou *Anomoepus*.

Parmi toutes les associations d'ichnites décrites dans le Lias inférieur, c'est avec celle des USA que la nôtre a le plus d'affinités. Elle partage les taxons *Grallator-Dilophosauripus-Eubrontes-Batrachichmus*, sans oublier *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. proche d'*Ornithopus gallinaceus* des bassins du Connecticut et du Massachusets.

Si l'on compare l'ichnofaune du Jurassique basal des Causses à celle des Formations du Trias Moyen et Supérieur de la bordure orientale du Massif Central, on constate que dans celles-ci, les empreintes de Dinosaures tridactyles font une timide apparition par de faibles effectifs de petite taille. Ceux-ci augmentent rapidement, en nombre et en dimension par la suite, jusqu'à devenir largement majoritaire au Jurassique inférieur. Dans les Causses, ces traces sont ainsi prédominantes, jouxtant seulement une piste

de Thyrophore dans le Quercy (France). Par contre, en Pologne et en Italie, elles cotoient des ichnites de Sauropodes.

Les aires à empreintes considérées ici sont des espaces soumis à un climat aride, fréquentées, en général, par des Dinosaures massifs et lourds pour certains -peut-être des Mégalosaures-, plus sveltes et plus légers pour d'autres, sans doute des Coelophysidés et des Cératosaures. Pour tous, ces espaces étaient des lieux de passage comme semblent l'indiquer les directions suivies par ces Reptiles qui ont peu varié au cours de l'Hettango-Sinemurien. De manière plus sporadique, ils ont été parcourus aussi par des Crocodilomorphes et par des Théropodes bipèdes "aviens" aux pieds tétradactyles I-IV. La densité des traces de pas, parfois importante, qu'on y observe ne doit pas faire illusion. Vraisemblablement, le nombre de ces animaux était sans doute assez faible dans cet environnement qui correspondait à un marais maritime dont la bathymétrie oscillait entre l'inter et le supratidal.

Dans les Causses, les ichnites sont associées à d'anciens dépôts algo-laminés (tapis algaires, algal mats) qui se sont indurés rapidement par la calcitisation des gaines de cyanobactéries sous l'action des bactéries. Il en est résulté un faible enfoncement des autopodes qui a seulement concerné et perturbé, sur quelques cm, la couche carbonatée superficielle.

D'autres fossiles ont été découverts, des invertébrés avec les tests minces de lamellibranches et de Gastropodes et des végétaux. Ces derniers suggèrent l'existence de paléomangroves mais aussi celle de zones végétales continentales envahissant périodiquement le marais maritime au cours des cycles de "régression-transgression". Ces milieux forestiers pouvaient abriter et nourrir les herbivores, inconnus jusqu'ici dans les Causses.

ABSTRACT

"The Causses" is a near 3400 km² large plateau located in the south of France. Here the first dinosaur footprints were found in 1935. After this, this area has yielded an ever-increasing number of ichnites now in excess of 500 specimens. These latter, 15 to 50 cm long, tridactyl or tetradactyl footprints of generally biped animals, were discovered at the surface of Hettangian to lower Sinemurian dolomite layers within 4 distinct stratigraphic units. The 35 sites bearing ichnites are located on the plateau margin.

For the first time, morphologic characters studied through descriptive statistic methods with the usual parameters and classical Student and Snédecor tests, allowed us, to divide the whole set of biped traces into 6 ichnospecies. Their definitions are further constrained by multivariate statistical results using Principal Component Analysis (PCA), Factor Analysis of correspondances (FAC) and Discriminant Analysis (DA). All have confirmed the morphologic observations. So that now, the following taxa are identified : *Grallator variabilis*, *G. lescurei*, *G. sauclierensis*, *G. minusculus*, *Eubrontes giganteus*, *Dilophosauripus williamsi*, cf. *Moraesichnium*, *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. The more immediately visible differences relate to the interdigital II-IV divarication and the digit length ratio. To this panel, we must add *Batrachopus deweyi* and shapes suggesting *Trisauropodichnus* and/or *Anomoepus*. Among all ichnite associations described in the lower Liassic, the New England assemblage presents the most affinities with ours. It shows the ichnotaxa *Grallator*, *Dilophosauripus*, *Eubrontes*, *Batrachopus* without forgetting *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. which is close to *Ornithopus gallinaceus* from the Massachusetts and Connecticut basins.

On comparing the present early Jurassic ichnofauna of the Causses with the ones of the Middle and Upper Triassic formations of the eastern border of the Massif Central (France), it appears that tridactyl footprints become more and more numerous and large from Triassic to Early Jurassic. In the Causses, these latest are prevalent but in Quercy (France), Poland, Italy, USA, they are also associated with *Ornithopoda*, *Thyreophora* and *Sauropoda* ichnites.

Footprint areas considered here were generally under an arid climate. Animals that passed by were heavy and bulky possible Megalosaur trackmakers, and lighter and slender Coelophysids or Ceratosaurs. For all, these areas were pathways as the orientations of the trackways seem point out. The directions

followed by these reptiles were without any important variation during the Hettango-Sinemurian stages.

These areas were also used from time to time by Crocodylomorpha and may be tetradactyl (I-IV) bipedal avian Theropods. However, the number of such trackways in sites, sometimes substantial, should not lead us to overestimate the trackmakers populations. These last were probably relatively moderately abundant in this inter-supratidal swamp environment.

In the Causses, ichnites are connected with former algo-laminated deposits (Algal mats) which were rapidly hardened by means of calcitisation of cyanobacteria. The result has been a moderate depth of footprints; autopodia disturbing only a few cm of the carbonate substrate.

Other fossils have been discovered : invertebrates with thin bivalve and gastropod shells, crustaceans tests and plants. These latter suggest the existence of paleomangroves like environments but also continental vegetation periodically overrunning the swamp environment during regression/transgression cycles. At these times, wooded parts of it, could become protecting, feeding, resting and nesting places.

INTRODUCTION

C'est en 1935 que furent découvertes, pour la première fois, des traces de pas de Dinosaures dans le Lias des Causses. Monod (1935) les observa à St-Laurent-de-Trèves, près de Florac, sur la bordure est du Causse Méjean où elles étaient connues localement comme des gravures de "Fleurs de Lys". En 1962, Thaler les décrivit brièvement ainsi que celles qui venaient d'être trouvées, en 1960, sur la bordure sud du Causse du Larzac (le Grézac) par Charles Bessière, alors Conservateur du Musée Audibert de Lodève.

Quelques autres gîtes fossilifères furent ensuite signalés sur le Causse de Séverac-le-Château, dans la carrière de Merdans (Ellenberger et Fuchs 1965), près de Campagnac (Pouillon 1984 inédit), sur la marge occidentale du Causse Noir, à St-Léons (Demathieu 1990) et, enfin, dans la bordure méridionale du Causse du Larzac (Lapeyrie 1978 inédit).

La première étude détaillée des traces de Dinosaures de cette région, limitée aux secteurs de St-Léons, St-Laurent-de-Trèves et du Grézac, fut réalisée par G. D (Demathieu 1990). A partir de l'analyse statistique, appliquée à l'étude des ichnofaunes "hettangiennes", caussenarde et de la Nouvelle Angleterre (USA), G. D mit en évidence l'existence d'une nouvelle ichnoespèce à St-Léons, parmi d'autres, qui sont communes à la France et aux USA.

Vers 1990, la découverte à Sauclières, sur le Causse du Larzac, d'un grand nombre de pistes de Dinosaures bipèdes dans une carrière de dolomie réactiva les recherches et les études (Demathieu 1993; Demathieu et Sciau 1992, 1994, Sciau 1992, 1998). Devant l'importance de ce gîte ichnologique, J.S entreprit d'en retrouver d'autres dans les Grands Causses. Et c'est ainsi, qu'aujourd'hui, 32 nouveaux sites peuvent être ajoutés aux 5 qui furent trouvés entre 1935 et 1969.

Tous ces niveaux à ichnites sont répartis dans le Lias, de la base de l'Hettangien au Lotharingien. Certains d'entre eux correspondent à de grandes surfaces (Demathieu et Sciau 1994, 1998), d'autres, à des niveaux seulement observés en coupe verticale.

Le nombre élevé d'empreintes ainsi que leur large répartition spatiale (3400 km²)

et temporelle, nous ont engagé à rédiger un travail d'ensemble sur la paléontologie des Causses en vue de la comparer avec celles des autres régions du Monde de même âge : Europe, Asie, Afrique et USA.

I. SITUATION, ORGANISATION ET AGES DES FORMATIONS ICHNITIFERES (Fig. 1 et 2)

A. Situation géographique (Fig. 1)

La localisation des gîtes à empreintes est précisée sur la figure 1 et dans les tableaux B, C et D). Pour limiter les pillages, nous n'en publions pas les coordonnées qui sont déposées dans les archives du Centre des Sciences de la Terre de Dijon (Demathieu & Gand) et dans celles des Amis du Musée de Millau (Sciau).

Toutes les traces de pas ont été trouvées dans une série de dolomie dite "cubique" à calcarénites qui borde le "golfe des Causses", limité au Sud par le seuil caussenard. Celui-ci s'ancre entre Lodève et Ganges. Les isopaches établis par Lefavrais-Raymond *in* Michard & Coumoul 1978, Aubague *et al.* 1979b, Lefavrais-Raymond 1984, montrent que l'épaisseur de cette série atteint sa plus grande dimension, 200m, selon un axe orienté NNO-SSE, passant par le Pas-de-l'Escalette et Millau. Celle-ci diminue ensuite vers l'Ouest, l'Est et le Nord.

B. Localisation des niveaux d'ichnites dans la série du Lias inférieur (Fig. 2)

Parmi les auteurs qui ont étudié le Lias inférieur des Causses (Roquefort 1934, Mattéi 1961, Michard et Coumoul 1978, Rault et Dars 1970, Aubague *et al.* 1979 a et b, Arrondeau 1982, Mélas 1982, Marza 1995 et Meurant 1995), les 4 derniers auteurs sont les premiers à avoir établi un découpage lithostratigraphique précis de la série "hettango-sinémurienne" qui permet de se repérer dans la stratigraphie régionale. En raison de l'existence de nombreuses coupes au 1/200ème, exploitables sur le terrain, nous avons utilisé le travail d'Arrondeau qui y a distingué 4 unités. Celles-ci, bien différenciables, l'une de l'autre, par des repères sédimentologiques, suivis dans toute la zone fossilifère, sont représentées dans la figure 2. Dans ce document, on voit que les ichnites sont répartis, assez régulièrement, du bas vers le haut.

1. Les traces les plus anciennes sont celles du Grézac (n° 11), de Barruques (n° 21A) et du Viala-du-Tarn (n° 5). Elles apparaissent dans la partie moyenne de l'Unité I, un peu au-dessus du niveau de petits bancs dolomitiques, d'aspect ondulé ou "gaufré", qui est un remarquable repère sédimentologique et paléontologique. Il contient dans le Lodévois, la riche faune de Parlatges (Roquefort 1934). D'autres sites, dont celui de la grotte de Fondamente (n° 24), ont été ensuite localisés dans les Ensembles I D-C, formés par la succession de séquences de dolosparite/dolomicrite à litage oblique peu marqué, passant vers le haut à des lamines algaires. Avec la présence de gypse et celle des fentes de dessiccation, les marques d'émersion se généralisent. Aucune ichnite n'a été observé dans I E qui correspond à des bancs massifs à litage oblique.

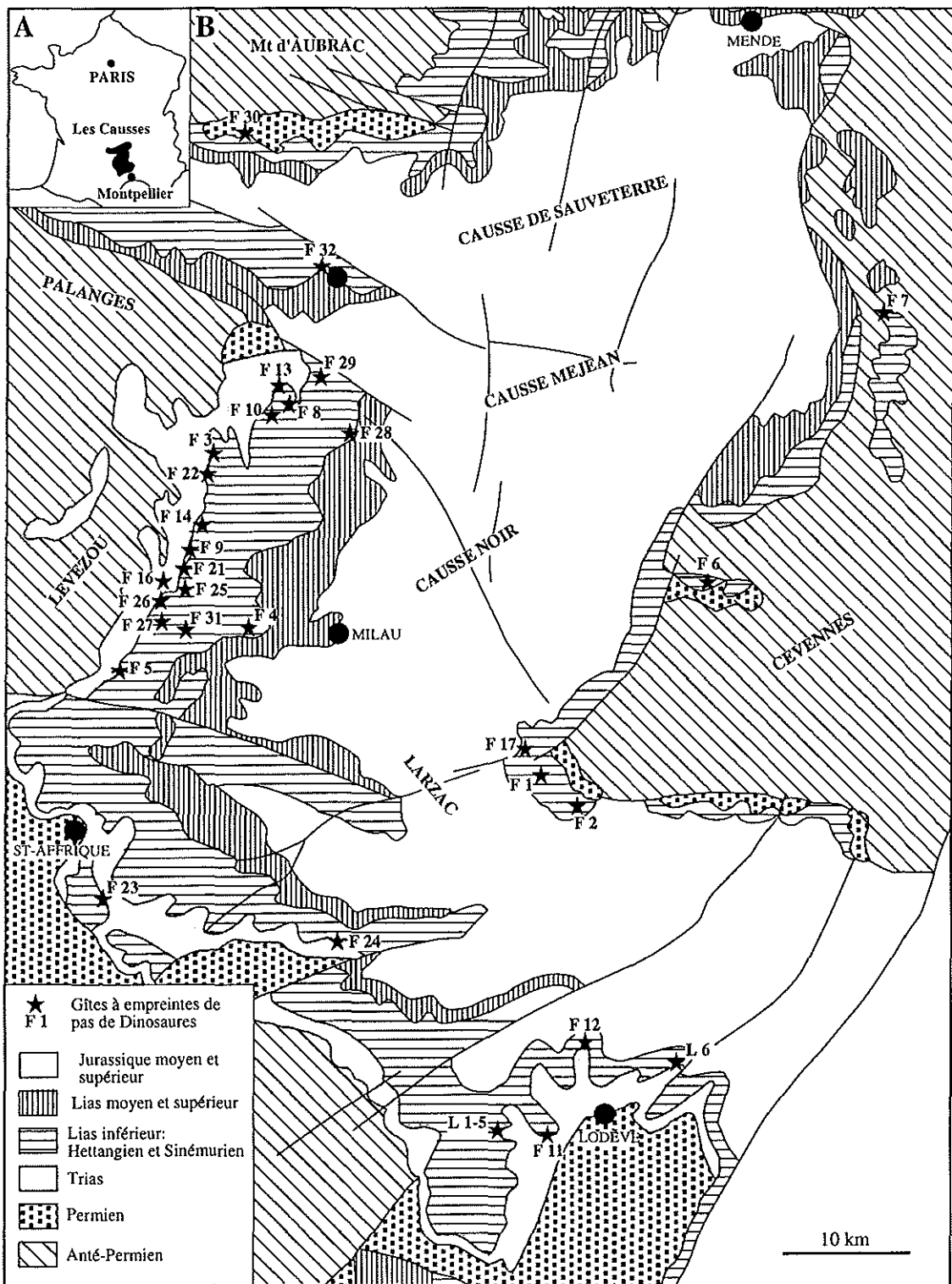


Figure 1. — A : Les Causse en France. B : localisation des gîtes à pas de Dinosaures F1-F32, L1-L6 dans le Lias inférieur des Grand-Causse. Les noms des gîtes sont indiqués dans le texte.

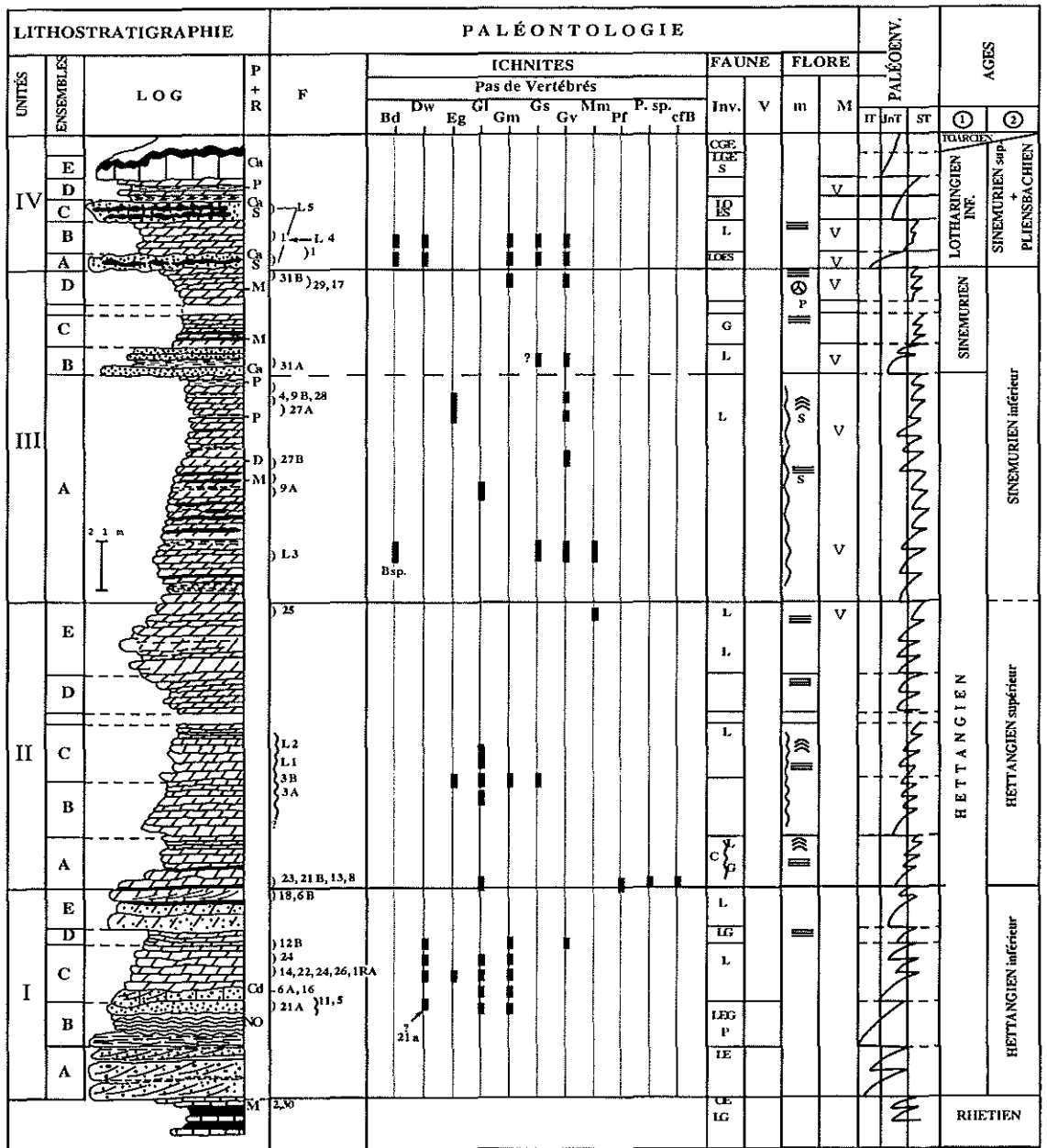


Figure 2. — Répartition stratigraphique des gîtes à traces de pas dans les Unités carbonatées hettango-sinémuriennes des Grand-Causse; ; lithostratigraphie, faune, flore, paléoenvironnement d'après Arrondeau 1982. P+R = pétrographie + Repères avec C = chailles, Ca = calcaire, D = dolomie, M = marnes, P = niveaux à "plaquettes à joints charbonneux", NO = niveaux de calcaire ondulé (rides d'interférences); GF : gîtes à ichnites F1 à F31, L1-L6; Pas de vertébrés avec Bd = *Batrachopus deweyi*, HITCHCOCK, 1848, Dw = *Dilophosaurus williamsi* WELLES, 1971, Eg = *Eubrontes giganteus* (sensu ce travail), G. 1 = *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990, Gm = *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858), G.s = *Grallator sauchierensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992, G.v = *Grallator variabilis* LAPPARENT & MONTENAT, 1967, M. m = cf. *Moraesichnium*; P.f = *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.; P. sp. = *Ornithopus* sp.; cf. B = cf. *Pseudotetrasauropus*; Inv. = Invertébrés avec C = Céphalopodes, G = Gastropodes, E = Echinodermes, L = Lamellibranches, O = Ostracodes, S = Stromatolites, P = faune de Parlatges; Microflore avec Po = pollens; Macroflore avec V = niveaux à plantes et ligniteux; Paléoenv. = Paléoenvironnements avec IT, InT, ST = infra, inter, supratidal; Ages avec 1 = d'après Arrondeau 1982 et 2 = Marza 1995.

2. Dix niveaux à empreintes ont été trouvés ensuite dans l'Unité II dont les deux grandes surfaces de St-Léons (n° 3A, n° 3B), celles de Querbes (n° 8) et de Barruques (n° 21B). Il y a un doute pour la position du gîte du Mas de Baby (n° 23) qui a pu se détacher et glisser du plateau de Gissac. La plupart des traces, associées à des fentes de dessiccation, ont été aussi observées à la surface de dolomicrite à lamines algaires formant parfois des Stromatolithes en forme de "chou-fleur" (St-Léons, n° 3B). Ce faciès, très fréquent dans l'Unité II, fait partie d'une séquence élémentaire qui se répète verticalement et dans laquelle Arrondeau (1982) a distingué la succession suivante. Du bas vers le haut, et de manière "idéale", on y rencontre les termes A-E. A est fait d'une dolomicrosparite avec des pellets, des lamines mécaniques à litage oblique. B correspond à une dolomicrite à lamines crypto-algaires ou/et algaires, C étant une dolomicrite massive à "bird eyes" surmontée par une brèche grumelleuse. L'ensemble se termine par E qui est un joint marneux jaune ou verdâtre. Mais nous avons vu dans les environs de Lodève, aux Plans notamment, que ce dernier peut devenir une couche pluridécimétrique et être, aussi de couleur bariolée à l'approche du socle (St-Léons, n° 3A).

Près de Clermont-l'Hérault, une faune "exceptionnelle" d'invertébrés dite de Camplong a été décrite par Mattéi (1958). Elle est située dans la partie inférieure de l'Unité II (Arrondeau 1982; Alabouvette *et al.* 1987).

3. L'Unité III est caractérisée par l'apparition de séquences métriques à "plaquettes" noires, aisément délitables, qui alternent irrégulièrement avec d'autres qui sont organisées comme celles de II. Dans l'organisation séquentielle typique, les plaquettes surmontent un joint marneux et correspondent à des lamines microsparitiques et micritiques, millimétriques et polygonales, à surfaces charbonneuses riche en débris végétaux et en traces radiculaire. Le terme suivant est un niveau gris-clair, nettement plus cohérent, de dolomicrite à lamines remaniées. Ce dernier est relayé par une brèche pédogénétique dont la surface supérieure "suggère un modèle paléokarstique immature" (Arrondeau 1982)

Dans la partie supérieure de III apparaissent, en plus des séquences précédentes, des barres de calcarénites ravinantes souvent riches en débris végétaux. Ce sont des niveaux repères avec les plaquettes

Onze niveaux à traces de pas ont été reconnus dans cet ensemble III. Des ichnites ont été observées dans des plaquettes, à l'Est des Plans (L4), à Novis (n° 29) et à Juvenet (n° 31A). Les autres l'ont été sur des dolomicrites; la grande surface de Peyre, par exemple (n° 4).

4. Dans l'Unité IV, caractérisée par l'apparition et l'extension de barres épaisses et ravinantes de calcarénites à chailles, un seul, mais important gîte ichnologique a été découvert dans la carrière de Sauclières (n° 1). Il a été étudié par Demathieu et Sciau (1992, 1994).

C. Ages de la série à ichnites (Fig. 2)

Dans les Causses, cette série repose sur une Formation argilodolomitique bariolée à noire dans laquelle se développent des corps gréseux conglomératiques d'origine fluviale. Celle-ci a été datée du Rhétien par "*Avicula contorta*" (= *Rhaetavicula contorta*) en de nombreux endroits (Roquefort 1934). Ce fossile est connu sur la marge orientale, des environs de Lodève (Lunas, Les Plans, route de St-Pierre-de-la-Farges à St-Etienne-de-Gourgas; entre Campestre et Villecun), jusqu'à Verrières (Est de St-Léons) (Roquefort 1934), en passant par Montégut et Fondamente (Guéranger-Lozes *et*

al. 1980). Il l'est aussi au nord de St-Laurent-de-Trèves, dans les "Petits Causses" à Bergougnon et à Cubières (Roquefort 1934).

Dans sa partie inférieure, l'Unité I contient des niveaux de dolomie ondulée (Ensemble I B) à riche faune d'Invertébrés (faune de Parlatges, Roquefort 1934), qui sont "identiques" à ceux de la région d'Anduze et de St-Jean-du-Gard contenant *Psiloceras planorbis* (Alabouvette *et al.* 1987). Pour cette raison, il a été suggéré que toute l'Unité I datait de l'Hettangien Inférieur dans la région du seuil caussenard. Mais en se basant sur des "considérations faciologiques", Lopez (1992 : 273-274) préfère inclure l'Unité I dans la "Formation Rhétienne".

Un âge Hettangien inférieur a été donné aussi à la base de la série dolomitique de la bordure Nord-Est des Causses où *Psiloceras planorbis* a été recueilli, dans la région de Florac (P. de Brun 1934) et dans celle des Petits Causses (Col de Tribes, secteur de Bergougnou; Roquefort 1934 : 374). L'existence d'un fragment de cette ammonite, près de St-Jean-de-Bruel, au nord de Sauclières, a été mentionnée aussi par Dieulafait (*in* Roquefort 1934) mais cette découverte n'a pas été confirmée.

A partir de la faune de Camplong, Mattéi 1958 considère hettangienne la partie inférieure de l'Unité II du seuil caussenard "dont les types sont de l'infralias" (Mattéi 1961). Et la présence d'une microflore à *Classopollis*, "sans espèce du Rhétien", dans la série à ichnites, jusqu'au sommet de IIIA (feuille à 1/50 000 du Caylar), "s'accorde bien avec (son) attribution à l'Hettangien" pour Alabouvette *et al.* 1987. Dans la bordure orientale (feuille de Camarès), Guéranger-Lozes *et al.* 1980 parle d'une association palynologique qui leur permet d'attribuer la partie supérieure de l'Ensemble IIIA à l'Hettangien Supérieur.

Si cet âge est correct, il n'y a pas de difficulté à admettre que le Sinémurien débute avec la première barre de calcarénite ravinante de IIIB. C'est d'ailleurs ce qui a été fait par Michard et Coumoul (1978) lorsqu'ils ont choisi la coupe type du Sinémurien caussenard (p. 65) mais, à partir de critères sédimentologiques. Ce niveau contient également, dans cette même région, une flore à *Pachypteris (Thinnfeldia)* cf. *rhomboidalis* et à *Pachyphyllum peregrinum* (*in* Arrondeau 1982 : 162), taxons qui font partie du "Niveau à Plantes" trouvé dans des "assises" surmontant l'Hettangien (Roquefort 1934 : 581) de tous les Causses. Mais Thévenard (1994) qui a réétudié les végétaux du domaine caussenard a conclu à l'impossibilité d'utiliser ces fossiles comme repères stratigraphiques.

Michard et Coumoul (1978) ont ensuite choisi la première barre massive de calcarénites ravinantes, riche en débris végétaux grossiers et en chailles (IV A, fig. 2) pour la base du Lotharingien inférieur. Celle-ci a été en effet datée dans le Valdonnez par *Asteroceras* cf. *stellare* et près de Banassac par *Microceras* cf. *planicosta*. Dans la région du seuil caussenard, cet étage débiterait donc avec l'Unité IV dont le sommet IV E a fourni à Mattéi (*in* Marza (1995 : 171), des ammonites du Sinémurien supérieur (zone à *obtusum*) et du Pliensbachien supérieur (zone à *Spinatum*). Celles-ci ont été récoltées dans des niveaux qui sont recouverts en discordance par les "Schistes Carton" du Toarcien basal.

Dans les secteurs du Perthus et du Pas de l'Escalette, à partir d'une étude cyclothémique très fine, Marza (1995) a daté de l'Hettango-Sinémurien sa "2ème unité"

qui correspond sensiblement aux Unités II et III d'Arrondeau 1982. En la calant avec l'échelle d'Odin (1994), elle aurait ainsi duré 7,7 MA, débutant avec la zone à *Alsatites liasicus* et se terminant dans la partie supérieure de celle à *Arietites semicostatum*. Pour Marza, la moitié inférieure de la "2ème série" représenterait ainsi l'Hettangien supérieur et la moitié supérieure se serait déposée pendant le Sinémurien inférieur. En se référant au découpage d'Arrondeau (1982), cela induit que la limite entre l'Hettangien et le Sinémurien est localisée approximativement entre "ses" Unités II et III (cf. fig. 2).

II. LES GÎTES À ICHNITES : PRÉSENTATION ET DÉTERMINATION DES EMPREINTES

A. Définitions relatives aux empreintes et aux pistes

Lorsqu'elles sont bien dessinées et complètes, les traces tridactyles montrent respectivement, de l'orteil II au IV, 2, 3 et 3 coussinets (fig. 11 G, H, I et L) avec, assez souvent, le IV comportant aussi le coussinet digito-métatarsien. Il est, selon le cas, disposé à l'écart (fig. 11 G) ou plus ou moins soudé aux précédents (fig. 11, B, H, L).

Dans ses travaux successifs sur les diverses empreintes de l'Hettangien du Connecticut et du Massachusetts, Lull (1902-1953) a fourni des dimensions de traces digitales, prises selon une méthode qui est précisée sur la figure 11G. Afin de faciliter les comparaisons morphométriques entre les ichnites caussenardes et américaines, Demathieu (1990), Demathieu et Sciau (1992, 1994) ont suivi cette méthode de mesurage mais la dimension de l'orteil IV intègre ou non, le coussinet digito-métatarsien puisqu'il est souvent absent dans les ichnites caussenardes.

Comme les coussinets étaient articulaires (Baird 1957), les empreintes digitales ne traduisent pas la totalité de la longueur des doigts anatomiques, sauf lorsque les coussinets digito-métatarsiens sont présents (fig. 11 K). Dans le cas contraire, il est donc difficile voire impossible de déduire précisément leur dimension complète à partir des empreintes. Pour cette dernière raison, Farlow et Lockley (1993) ont proposé de ne mesurer qu'une partie de la trace digitale comme il est indiqué sur la fig. 11 K. Ainsi, IV correspond à la totalité des 5 phalanges, III et II, successivement, aux 3 et 2 premières. Cette méthode a été aussi suivie par Olsen *et al.* (1998) dans leur révision des traces de l'Hettangien du Connecticut et du Massachusetts. Nous l'avons utilisée dans la partie III B de ce travail, afin de discuter les attributions paléontologiques des ichnites caussenardes.

La figure 13 A précise les caractères des pistes (cf. légende).

B. Méthodes utilisées pour les déterminations

Afin d'explicitier la signification des taxons utilisés en ichnologie, il est bon de rappeler (Demathieu 1985) que l'ichnogenre réunit des ichnoespèces montrant des stades d'évolution analogue des autopodes et non une filiation. Le choix des caractères retenus dans sa définition reste en grande partie subjectif. C'est l'information contenue dans chacun d'eux et dans leur ensemble qui donne le degré de précision au taxon décrit,

confortée, quand cela est possible par une statistique portant sur les données morphométriques. L'ichnogenre est donc morphologique et ne peut pas être confondu avec le genre zoologique. Il regroupe des ichnoespèces possédant des caractères communs.

L'étude des empreintes présente donc deux faces. La première est l'observation morphologique qui permet de décrire la forme générale, celle des différents éléments et leur relations. La deuxième est morphométrique et consiste à mesurer différents caractères puis à traiter les résultats par des méthodes statistiques appropriées. Nous en avons utilisé plusieurs.

1. Morphologies et statistiques descriptives

A partir des gîtes de Saint-Léons (n° 3A), (Demathieu 1990), de Sauclières (n° 1) (Demathieu et Sciau 1992, 1994) et de Peyre (n° 4) (Demathieu et Sciau 1999), plusieurs ichnoespèces ont déjà été distinguées dans l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse. Il s'agit des traces dinosauroïdes tridactyles *Dilophosauripus williamsi* WELLES, 1971, *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990, *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858), *Grallator sauclierensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992, *Grallator variabilis* LAPPARENT & MONTENAT, 1967, *Eubrontes divaricatus* (HITCHCOCK, 1865) et de celles crocodyloïdes : *Batrachopus deweyi* HITCHCOCK, 1843. Elles ont été définies à partir de caractères morphologiques et de paramètres statistiques; l'ensemble ayant été comparé avec les diverses ichnoespèces trouvées ailleurs et notamment avec celles du Lias inférieur du Massachusetts (coll. Hitchcock, USA; Lull 1953) et du Veillon (Vendée; Lapparent et Montenat 1967).

Les nouvelles traces de pas observées dans les Grands-Causse, depuis ces 2 études, ont été naturellement déterminées avec la même démarche et les mêmes méthodes qui ont été maintes fois précisées (Demathieu 1970, Courel et Demathieu 1976, Gand 1987).

Au niveau de l'étude statistique descriptive et seulement pour les empreintes tridactyles qui sont les plus nombreuses (n = 429), G.D et J S ont ainsi calculé les paramètres classiques (moyenne, écart-type, etc) pour chacun de leurs caractères et pour leurs rapports pris 2 à 2. Un essai de détermination ichnospcifique des échantillons d'empreintes de chaque site a été ensuite fait, non pas avec les tests de Fischer et de Snédecor, mais en comparant les intervalles de confiance des moyennes, calculés au seuil de 5%; méthode plus rapide qui a été déjà réalisée dans une étude précédente (Demathieu 1990). Par le jeu des recherches des intersections, on peut ainsi tenter d'identifier, ou non, deux ichnoespèces distinctes. Les 7 rapports de longueur L/W, III/ II, III/ IV, IV/II, III/D, L/III, L/D ont été utilisés.

2. Analyses multivariées (ACP, AD et AFC) des variables-caractères des ichnoespèces de références

En raison du grand nombre d'observations et de variables mesurées, il nous a paru intéressant d'utiliser aussi quelques analyses multivariées afin de tenter de situer les nouvelles empreintes parmi les ichnoespèces déjà décrites qui serviront donc

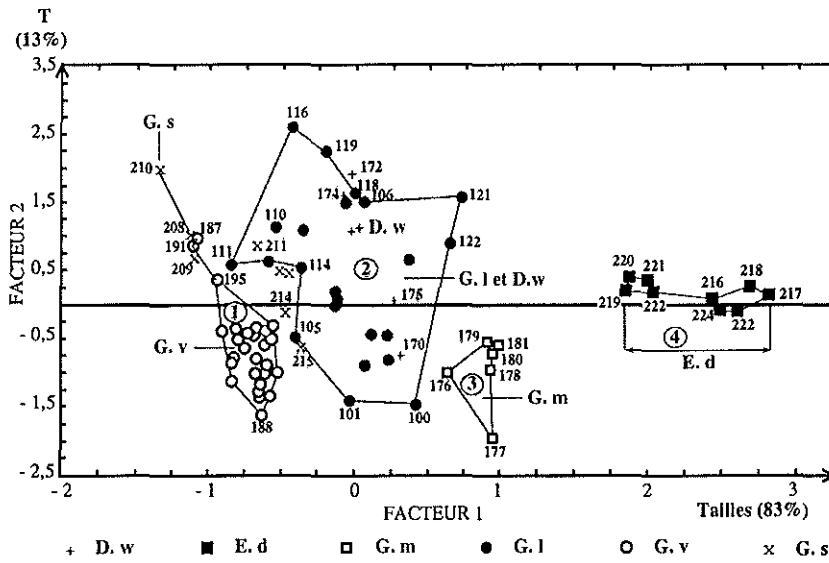


Figure 3. — Graphique F1-F2 montrant des nuages de points-ichnoespèces obtenus à partir de l'ACP des variables-caractères II-T des ichnoespèces de référence des Grand-Caussees). ronds noirs = *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990 (Gl, n° 100-122); + = : *Dilophosauripus williamsi* WELLES, 1971 (Dw, n° 170-175); carrés = *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858) (Gm; n° 176-181); ronds = *Grallator variabilis* LAPPARENT & MONTENAT, 1967 (Gv, n° 182-207); x = *Grallator sauclierensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992 (Gs n° 208-215); carrés noirs = *Eubrontes divaricatus* (HITCHCOCK, 1865) sensu Demathieu et Sciau 1999 (Ed n° 216-224); les symboles correspondant aux points-ichnoespèces sont valables pour les figures 3-10; les abréviations des binômes le sont pour la totalité de l'article.

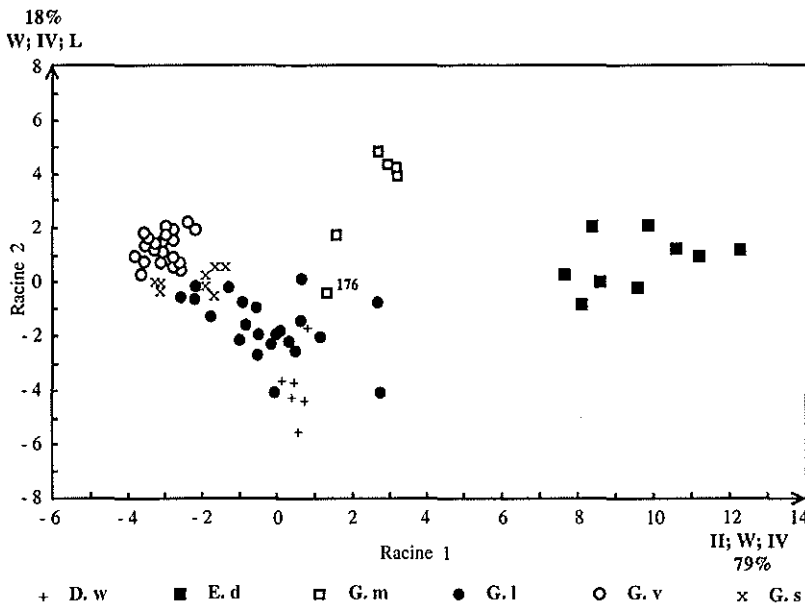


Figure 4. — Graphique R1-R2 montrant des nuages de points-ichnoespèces obtenus à partir de l'AD1 des variables-caractères II-T des ichnoespèces de référence des Grand-Caussees; R1 et R2 = Racines 1 et 2 = fonctions discriminantes.

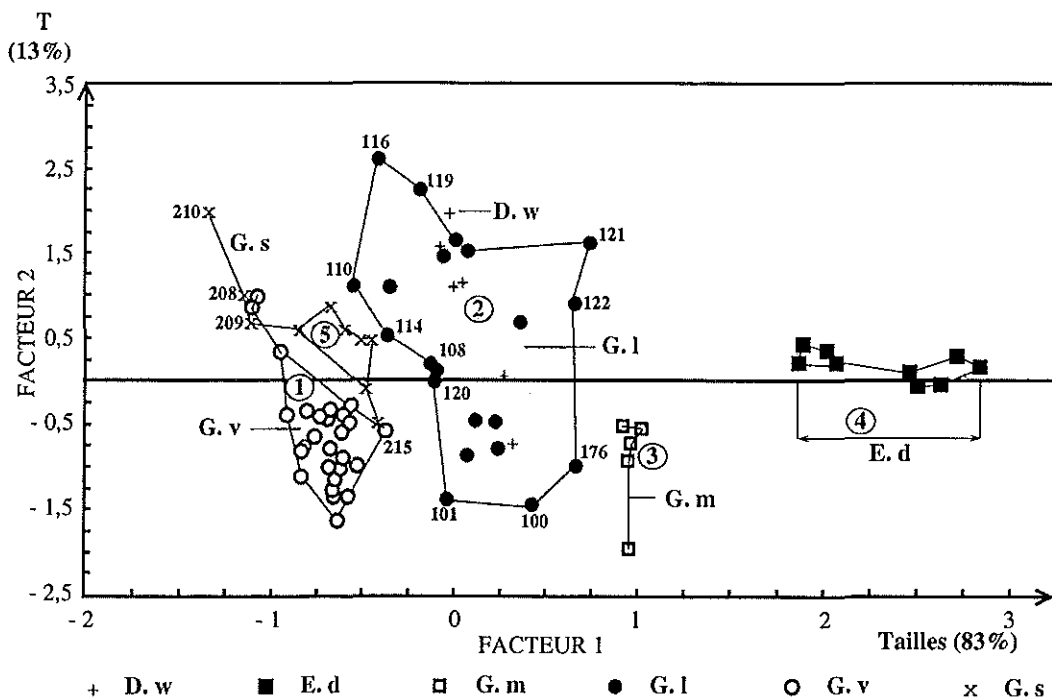


Figure 5. — ACP : Graphique F1-F2 obtenu après "le calcul de la probabilité de classification à postériori" (explications dans le texte).

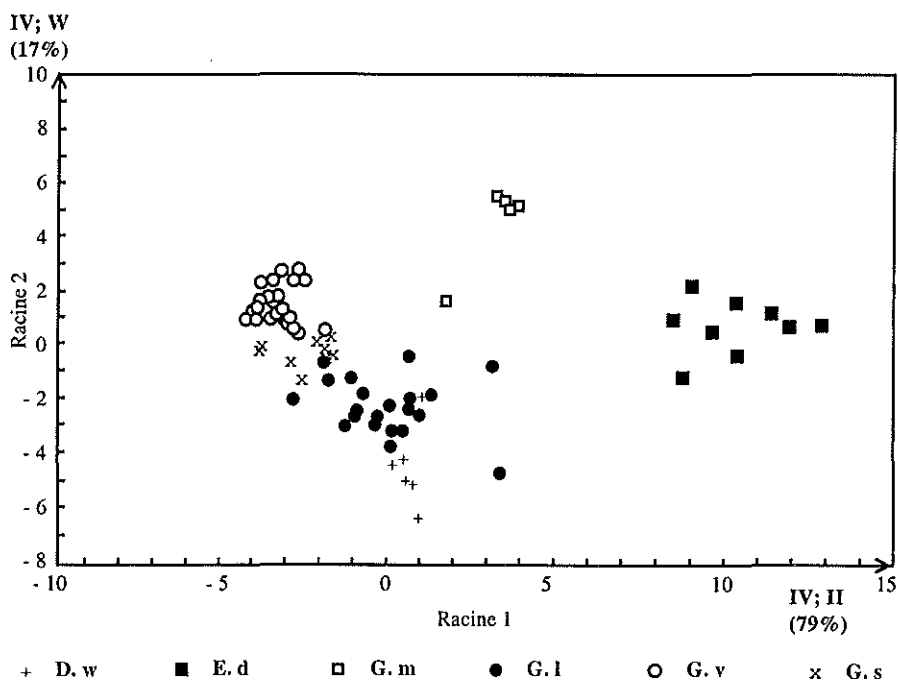


Figure 6. — Graphique R1-R2 montrant des nuages de points-ichnoespèces obtenus à partir de l'AD2 des variables-caractères II-T des ichnoespèces de référence des Grand-Causse.; R1 et R2 = Racines 1 et 2 = fonctions discriminantes.

d'échantillon de référence. L'Analyse en Composantes Principales (ACP), l'Analyse Discriminante (AD) et l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) ont été ainsi réalisées. Elles concernent les variables-caractères : L, W (longueur, largeur), II, III, IV (longueurs des doigts correspondant), D (longueur du III dépassant l'axe II-IV) et T (angle II-IV) ainsi que 7 rapports : L/W, III/II, III/IV, IV/II, III/D, L/III, L/D. Tous ces calculs ont été faits avec le logiciel Statistica (1997).

a. ACP, AD et AFC des variables-caractères (valeurs brutes)

Dans l'ACP, seulement 2 "valeurs propres" ont été retenues puisqu'elles représentent un peu plus de 96% des variances (tabl. 1). L'analyse du "poids factoriel", de chaque variable, permet de définir les facteurs (tabl. 2). Avec 83% des variances, le n° 1 représente la taille des empreintes caractérisée par L, W, II, III, IV et D; avec 13%, le n° 2 correspond à T.

Dans la figure 3 issue de l'ACP, on voit ainsi que les ichnoespèces, définies par G D et J S, forment des nuages de points plutôt bien discriminés. Cette observation est d'ailleurs confirmée par l'examen de la figure 4 de l'AD1 dans laquelle les 2 fonctions discriminantes, R1 et R2, totalisent 97% des Valeurs Propres, R1 en représentant 79%. L'examen de la valeur des "coefficients standardisés" indique que ce sont surtout les variables II, W, IV et W, IV, II qui caractérisent successivement R1 et R2 (tabl. 4). Elles contribuent donc plus, à la discrimination des groupes ichnosécifiques que les autres.

Mais dans les figures 3 et 4, l'ensemble *Grallator lescurei* contient entièrement *D. williamsi* et un exemplaire *G. saucierensis*. Comme cette dernière trace est localisée, un peu à l'intérieur du bord gauche du nuage *G. lescurei* (n° 211) il pouvait être tentant de tracer une limite, séparant "au mieux" les deux ichnoespèces. Cela semble inutile car, dans l'AD, le logiciel peut calculer une probabilité de classification "à postériori" de chaque empreinte dans les différents groupes en se basant sur leurs distances dites de Mahalanobis. A partir de ses résultats, nous avons la possibilité de mettre les *G. lescurei* 105, 111 et 113 dans le nuage *G. saucierensis* et, l'une d'elle, la n° 215 dans *G. variabilis*; *G. minusculus* 176 pouvant devenir *G. lescurei*. Les nouveaux graphiques obtenus à la suite de la nouvelle AD2 (fig. 5-6), proches des précédents, montrent aussi une meilleure discrimination du groupe *G. saucierensis*. Mais si on se réfère maintenant aux caractères morphologiques, il vaut mieux conserver *D. williamsi*.

L'AFC a abouti à la figure 7. Cet espace à 2 dimensions contient 82% de l'inertie, c'est à dire la plus grande partie du Chi deux de Pearson (tabl. 5). Les coordonnées-colonnes (= caractères) sont dispersés mais 4 d'entre eux sont regroupés par deux : II-IV et L-III. Ils sont donc de même spectre (de Lagarde 1983) et peuvent être considérés comme 2 classes. A partir de la position relative des caractères vis à vis des axes, la Dimension 1 (61% de l'inertie) représente probablement la taille des empreintes exprimée par les caractères de longueur (L, III puis IV, II et D). La Dimension 2 correspond plutôt à leur largeur W.

Les positions relatives des différents nuages de points-ichnoespèces sont presque les mêmes que dans la figure 3 de l'ACP mais dans la n° 7, la discrimination des ichnoespèces de référence nous apparaît un peu meilleure sauf pour 2 exemplaires de *G. minusculus*, les n° 176 et 177. Le premier a des similitudes avec *G. lescurei*, le

second avec *Eubrontes*.

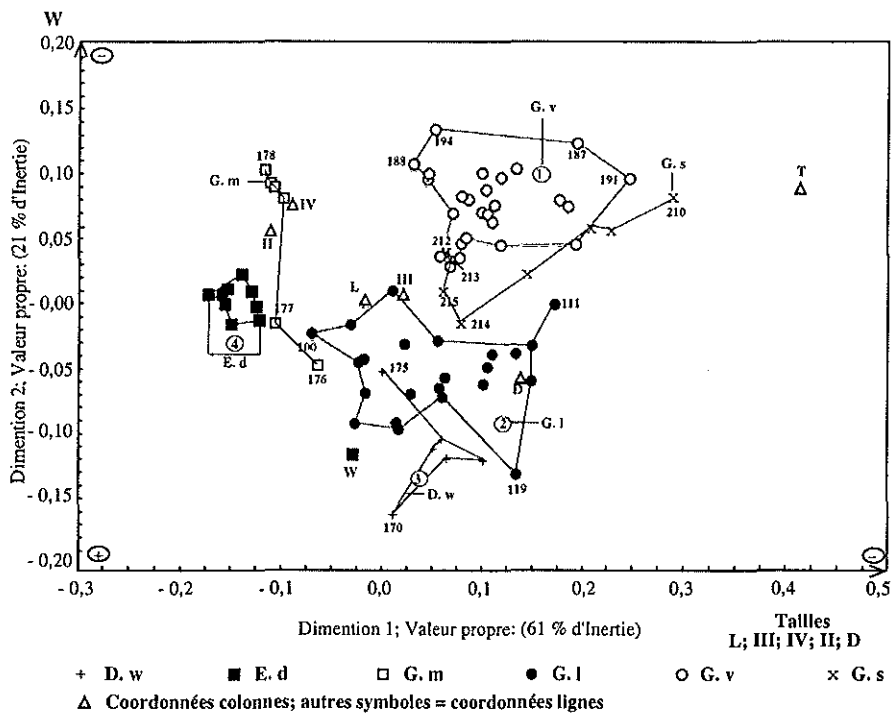


Figure 7. — Tracé en 2D des coordonnées des lignes (observations = 78 empreintes) et des Coordonnées des colonnes (7 variables-caractères notés II, III, IV, L, W, D, T) obtenu après l'ACF; + et - indiquent les gradients des dimensions des caractères.

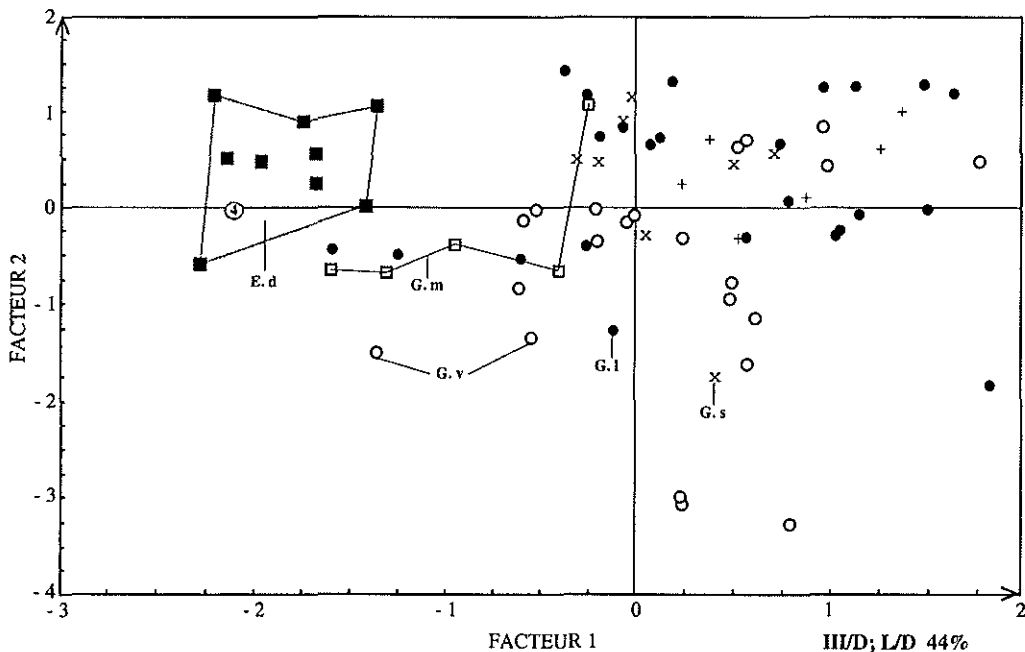


Figure 8. — Graphique F1-F2 montrant des nuages de points-ichnosppes obtenus à partir de l'ACP des rapports de longueur des variables des ichnosppes de référence des Grand-Causse.

b. ACP, AD et AFC des rapports des variables-caractères.

Nous avons d'abord retenu les 3 premières "valeurs-Propres de l'ACP qui totalise 81% des variances (tabl. 6) mais l'examen des deux graphiques F1/F2 et F1/F3 montre, qu'hormis les points-ichnoespèces *E. divaricatus*, les autres sont moins imbriqués, dans le premier que dans le second. Pour cette raison nous ne présentons que le premier graphique qui correspond à la figure 8. Avec des coefficients de corrélation proches de 1, le Facteur 1 représente surtout les rapports III/D, L/D et, à un moindre degré, III/IV. F1 épuise 41% des variances, F2, 21%, facteur qui est très corrélé avec IV/II (tabl.7).

L'AD conduit à la figure 9 qui est beaucoup plus lisible que la n° 8. Les nuages ichnospécifiques y sont plutôt bien individualisés mais avec 2 exemplaires de *G. minusculus*, les n° 176 et 180, nettement séparés du groupe. Les fonctions discriminantes R1 et R2 sont successivement caractérisées, pour la première par III/II et L/W et pour la seconde, par L/D, III/D (tabl. 9).

Comme pour L'AFC des valeurs brutes, celle relative aux rapports conduit à la figure 10 dans laquelle les nuages ichnospécifiques sont plutôt bien séparés mais avec toujours l'exemplaire *G.minusculus* n° 176 qui est très écarté de son groupe, dessinant ici une ligne brisée. La Dimension 1 contient 60% de l'inertie (tabl. 10) et représente les rapports de longueurs des caractères des traces: L/D, L/III, III/D, IV/II et à un moindre degré III/IV. La dimension 2 (18% de l'inertie) symbolise assez bien la largeur des ichnites avec L/W.

Pour faciliter la compréhension de la lecture des résultats précédents, nous les avons consignés dans le tableau suivant.

ACP variables-caractères	F1 (83%) : Tailles avec L, W, II, III, IV, D F2 (13%) : T (angle II-IV)
ACP Rapports	F1 (44%) : L/D, III/D, III/II, III/IV F2 (22%) : IV/II
AD1 variables-caractères	R1 (79%) : II, W, IV R2 (18%) : W, IV, L
AD1 Rapports	R1 (64%) : III/II et L/W R2 (32%) : L/D, III/D
AFC variables-caractères	D1 (61%) : L, III, IV, II, D D2 (20%) : W
AFC Rapports	D1 (60%) : L/D, L/III, IV/II voir III/IV D2 (18%) : L/W

Tableau A. — Valeurs des facteurs de l'ACP, des racines de l'AD et des inerties de l'AFC.

Ils montrent que l'ACP et l'AFC conduisent aux mêmes résultats. La plus grande partie des variances (ACP) et de l'Inertie (AFC) est exprimée dans des graphes dont l'axe 1 représente les "caractères-longueurs". L'axe 2 correspond à la largeur 3 fois sur 4; l'exception étant celle de F2 de l'ACP des rapports qui est surtout caractérisé par IV/II.

Les fonctions discriminantes R1 et R2 relatives aux valeurs brutes (fig. 4 et 6) et aux rapports (fig. 9) fournissent des nuages de points ichnospécifiques, nettement mieux séparés lorsqu'on utilise seulement les valeurs. C'est pourquoi, au terme de ces analyses, la détermination ichnospécifique des nouvelles empreintes tridactyles, de chaque site,

sera seulement réalisée avec l'ACP des variables-caractères. La localisation des points obtenus sera confrontée avec ceux des ichnoespèces de référence de la fig. 5.

A l'échelle des Causses, une étude de la totalité de l'effectif sera ensuite faite à partir de l'ACP, de l'AFC et de l'AD. Les discriminations ichnosécifiques suggérées seront alors rapprochées de celles qui ont été déduites de la comparaison des intervalles des moyennes des rapports de longueur et de celle des critères morphologiques.

C. Résultats

1. A l'échelle de chaque site

Les principaux gîtes seront présentés dans l'ordre chronologique de leur découverte et en fonction de l'importance de leur surface. La plupart d'entre eux sont situés dans le département de l'Aveyron sauf le Grézac et l'Escalette dans l'Hérault, Saint-Laurent-de-Trêves en Lozère et Alzon dans le Gard (fig. 1).

Dans les 3 colonnes des tableaux B - D, sont successivement indiqués, de la droite vers la gauche :

- colonne "Localisation", le N° du gîte, son nom; C = la commune; D = le département, S = la situation stratigraphique, précisée par les abréviations qui sont celles des Unités et des Ensembles d'Arrondeau (1982); exemple : IIIA = unité III, ensemble A.

- colonne "Noms des ichnites", les déterminations ichnosécifiques.

- colonne "Observations", R = la référence bibliographique, IA = l'inventeur du gisement et l'année de la découverte, C = le lieu de conservation avec CST = Centre des Sciences de la Terre, Dijon, MM = musée de Millau, ML = musée de Lodève; N = numéro d'inventaire, coll.; M = importance du matériel ichnologique.

a. Les observation en surface = aires d'empreintes (fig. 1, tabl. B)

Commentaire

Le gîte n° 1 de Saucières: C'est le plus important des sites ichnologiques des Grands-Causses. Il a été découvert en 1990 par Gilbert Alla, carrier, au cours de ses travaux d'exploitation au lieu-dit la Baurette (fig. 11; pl. 1). Deux publications ont fait connaître ces ichnites (Demathieu et Sciau 1992, 1994). L'examen du front de taille a permis de distinguer cinq niveaux stratigraphiques distincts. Ils sont constitués de bancs de dolomie et de calcarénites à chailles qui se distinguent les uns des autres par la couleur, gris ou blanc, par l'aspect, texture grumeleuse, varvée ou rubanée.

Ce site offre principalement des empreintes tridactyles de dinosaures bipèdes: *Grallator minusculus*, *G. saucierensis*, *G. variabilis*, *Dilophosauripus williamsi*; des traces de reptiles quadrupèdes de protocrocodyliens *Batrachopus deweyi* et celles d'un autre Archosaurien non nommé (fig. 11; pl. 5-3).

La présence des chailles permet de localiser ce gîte dans l'Unité IVA. Son âge n'est donc pas Hettangien, comme il a été écrit (Demathieu et Sciau 1992), mais Lotharingien (fig. 2).

Localisation	Noms des ichnites	Observations
N° 1, La Baurette; C = Sauclières; D = Aveyron; S = unité IVA et IVb	<i>Batrachopus deweyi</i> HITCHCOCK (1843), <i>Grallator sauclierensis</i> DEMATHIEU & SCIAU, 1992, <i>G. minusculus</i> (HITCHCOCK, 1858), <i>G.</i> <i>variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967, <i>Dilophosauripus williamsi</i> WELLES, 1971	R = Demathieu & Sciau 1992, 1995; IA = G. Alla, 1990; C = Millau, Sauclières, Dijon, Coll. Sciau. M = 20 pistes, 76 empreintes. Un échantillon de <i>Grallator variabilis</i> est déposé dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon sous le n° G.G.P.D.-2.2.1.A. des dalles à <i>G. minusculus</i> , <i>G. variabilis</i> , <i>G. sauclierensis</i> , <i>Dilophosauripus williamsi</i> et <i>Batrachopus deweyi</i> , sont conservées près de l'atelier ALLA au village de Sauclières. Plusieurs échantillons n° H.S.90-001 à H.S.90-011 sont déposés au Musée de Millau dont l'Holotype (n° H.S.90-005) de <i>Grallator sauclierensis</i> .
N° 3 A et B; C = St-Léons; D = Aveyron; S = Unité Iib-Iic.	n° 3A, 3B : <i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990; 3B : <i>G.</i> <i>minusculus</i> (HITCHCOCK, 1858), <i>G. sp.</i> et <i>Eubrontes</i> <i>giganteus</i> sensu ce travail.	R = Demathieu (1990); IA = de Lescure 1969; C = Musée de Millau, N° 34 et 92, coll. Sciau (moulages); M = 15 pistes; 62 empreintes.
N° 4, Peyre; C = Millau; D = Aveyron; S = Unité IIIa.	<i>Eubrontes giganteus</i> sensu ce travail	R = Demathieu & Sciau 1999; IA = W. Verdié 1997; C = Musée de Millau, N° 77; C = N° 77 et 78 coll. Sciau (moulages); M = 2 pistes; 10 empreintes.
N° 6 A et B, Camprieu C = St-Sauveur-des- Pourciils; D = Gard; S = Unité Ie ou IIa.	6A : <i>Grallator minusculus</i> sensu ce travail, <i>G. lescurei</i> DEMATHIEU, 1990; 6A : <i>E.</i> <i>giganteus</i> sensu ce travail	M = 2 pistes; 10 empreintes
N° 7, Le Castellas; C = St-Laurent-de- Trèves; D = Lozère; S = Unité IIa.	<i>Grallator minusculus</i> sensu ce travail; ichnosp. Ind.	R = Monod 1935, L. Thaler 1962, Demathieu 1990; M = 2 pistes + une trace isolée.
N°8, Querbes C = Séverac-le- Château; D = Aveyron; S = Unité IIa.	<i>Ornithopus sp.</i> , <i>Ornithopus fabrei</i> nov. ichnosp.	IA = Pouillon (inédit, 1995); Sciau 1997; C = musée de Millau; N° 59 à 71 et 106 à 111, coll. Sciau(moulages); M = 6 pistes, 21 empreintes.
N° 14, Salsac; C = St-Beauzély; D = Aveyron; S = Unité Ic.	<i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990 et <i>Eubrontes giganteus</i> sensu ce travail.	IA = Sciau 1998; C = N° 49 à 51 coll. Sciau (moulages); M = 11 pistes, 51 empreintes.
N° 21 A et B, Barraques; C = St-Beauzély; C = Aveyron; S = Unité IIa	21A : <i>Dilophosauripus</i> <i>williamsi</i> WELLES, 1971; 21B: <i>Ornithopus fabrei</i> nov. ichnosp.	IA = Sciau 1998; C = musée de Millau, N° 40 à 44, coll. Sciau (moulages); M = 3 pistes, 8 empreintes.
N° 23, Mas de Baby; C = Versols-et- Lapeyre; D = Aveyron; S = Unité Ie ou IIa.	<i>Ornithopus fabrei</i> nov. ichnosp.	IA = J. Sciau 1998; C = N° 84 à 87 coll. Sciau (échantillons); M = 1 piste, 9 empreintes.
N° 24; C = Fondamente; D = Aveyron; S = Unité Ic.	<i>Dilophosauripus williamsi</i> WELLES, 1971; <i>Grallator</i> <i>minusculus</i> sensu ce travail et <i>G. lescurei</i> DEMATHIEU, 1990.	AI = Sciau 1998; C = musée de Millau, N° 52-53 et 112 à 114, coll. Sciau (moulages); M = 5 pistes, 28 empreintes.
N° 27 A et B, Montgisty; C = Montjoux; D = Aveyron; S = Unité IIIa.	27A, <i>Eubrontes giganteus</i> sensu ce travail. 27B, <i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967.	AI = Sciau 1998; C = musée de Millau, N° 27 (moulage) et N° 80 (échantillon), coll. Sciau; M = 1 piste, 6 empreintes.

Tableau B. — Localisation, contenu et caractéristiques des gîtes de la Baurette, St-Léons, Peyre, Camprieu, St-Laurent-de-Trèves, Querbes, Salsac, Barraques, Mas-de-Baby, Fondamente et Montgisty.

Des fentes de dessiccation n'ont été observées que dans un seul niveau sur cinq, le quatrième à partir de la base, ce dernier ayant livré *G. minusculus* et *G. sauclierensis*.

Le gîte n° 3 de St-Léons: Il a été découvert dans une ancienne carrière du Causse rouge (Lévezou) par M. de Lescure. Son étude, réalisée par G. Demathieu a été publiée en 1990. Cette dernière est importante car elle a suscité des recherches ichnologiques perspicaces par l'un d'entre nous, (J.S) qui ont abouti à la découverte de 32 sites répertoriés dans les tableaux B-D.

Dans le site "Lescure", JS a ainsi trouvé plusieurs autres niveaux ichnitifères qui s'échelonnent sur 5m de hauteur, depuis le sol de la carrière BC1 étudié par G. Demathieu, au sommet de l'ancien front de taille, près duquel JS a découvert les 3 surfaces BA1-3 (fig. 12; pl. 1). L'étude géologique locale, réalisée par GG et JS, a conduit à situer le gîte dans le premier tiers inférieur de l'unité II (fig. 2), vraisemblablement dans l'ensemble A ou B.

Toutes les traces de pas sont celles de dinosaures bipèdes fonctionnellement tridactyles. Seules celles du niveau BA1 sont associées avec des fentes de dessiccation. Les ichnites de BA3 sont imprimées sur une surface riche en stromatolites qui forment des dômes pluridécimétriques.

Onze pistes ont été reconnues sur les niveaux BA1-3. Elles sont d'orientation variable et, semble-t-il, aléatoire (fig. 13, 14).

On peut considérer que les n° 3, 6 et 8 sont des *G. minusculus* (pl. 8); Ca1, 4, 5 et 11 étant des *G. lescurei*. Les traces des pistes 1 et 10 sont nettement en dehors des nuages ichnospécifiques de référence. La n° 10 sera nommée *Grallator* sp. La n° 1, par contre, a des similitudes avec *E. divaricatus sensu* Lull 1953 (fig. 15; pl. 10).

Les traces isolées, observées sur le niveau BA2 (n° 88-99) correspondent à *G. minusculus* pour la n° 89. La n° 99 est une grande empreinte qui est proche du nuage *E. divaricatus sensu* Demathieu et Sciau 1999. Les autres sont des *G. lescurei* (fig. 16; pl. 7).

Le gîte n° 4 de Peyre: Les traces de ce gisement ont fait l'objet d'une publication (Demathieu et Sciau 1999). Rappelons qu'il s'agit d'énormes empreintes tridactyles, les plus grandes jamais trouvées dans les Grands-Causse et en Europe (pl. 3). Localisées dans le sommet de l'Unité IIIA, elles dateraient de l'Hettangien supérieur ou du Sinémurien inférieur selon les références envisagées (fig. 2). Au nombre de 15 sur une surface ondulée de 10 m², sans fentes de dessiccation, 10 seulement ont pu être mesurées. Avec une longueur moyenne de 45cm (50cm pour la plus grande) pour une largeur de 37,5 cm, le rapport L/W est égale 1, 21. L'angle de divergence des orteils latéraux atteint 51°. Les rayons sont larges, mais les coussinets sous-digitaux ne se distinguent pas bien de l'ensemble, sans doute à cause d'une coalescence qui réunit certains d'entre eux. Cette observation rejoint celle de Lockley (1998).

La morphologie particulière de ces ichnites ainsi que leurs caractères mesurables ont conduit à les attribuer à l'ichnoespèce *Eubrontes divaricatus*, Hitchcock 1858 (fig. 17; pl. 10). Dans le graphique de référence (fig. 3), celle-ci forme un nuage rectiligne, décalé vers les grandes tailles, à droite des ichnoespèces américaines dont de l'ichnotype *Eubrontes divaricatus sensu* Lull 1953 (fig 50).

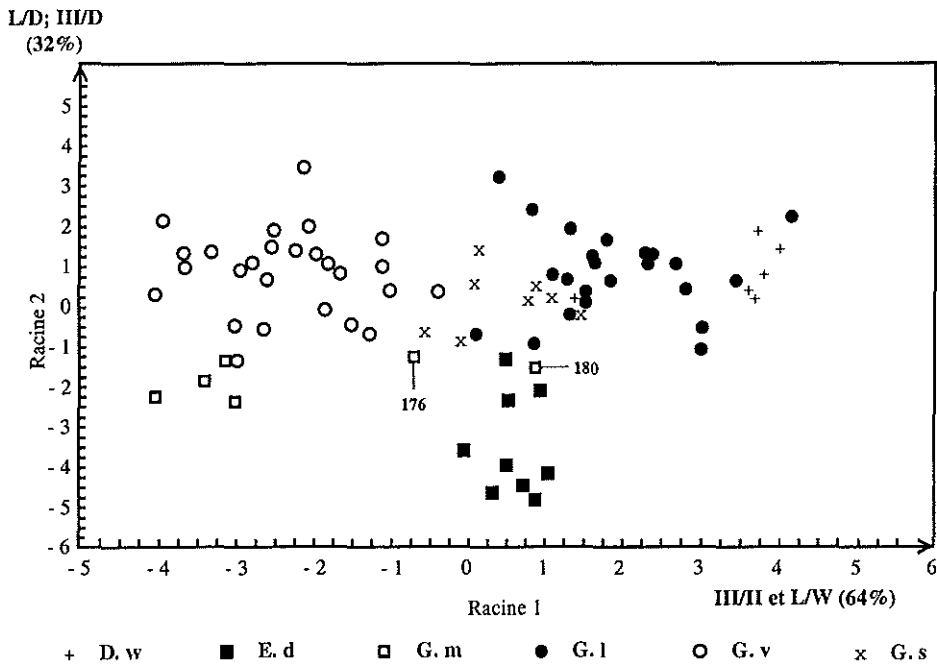


Figure 9. — Graphique R1-R2 montrant des nuages de points-ichnoespèces obtenus à partir de l'AD des rapports de longueur des variables-caractères II-T des ichnoespèces de référence; R1 et R2 = fonctions discriminantes.

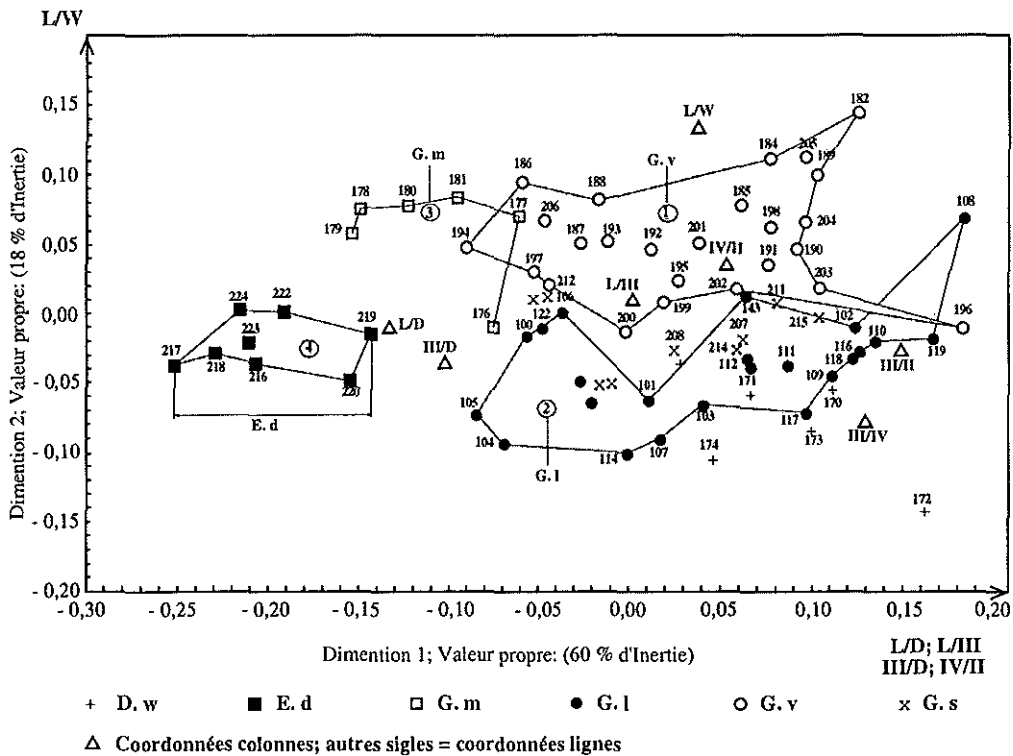


Figure 10. — Tracé en 2D des coordonnées des lignes (observations = 78 empreintes) et des Coordonnées des colonnes (7 rapports de longueur des variables-caractères) obtenu après l'AFC.

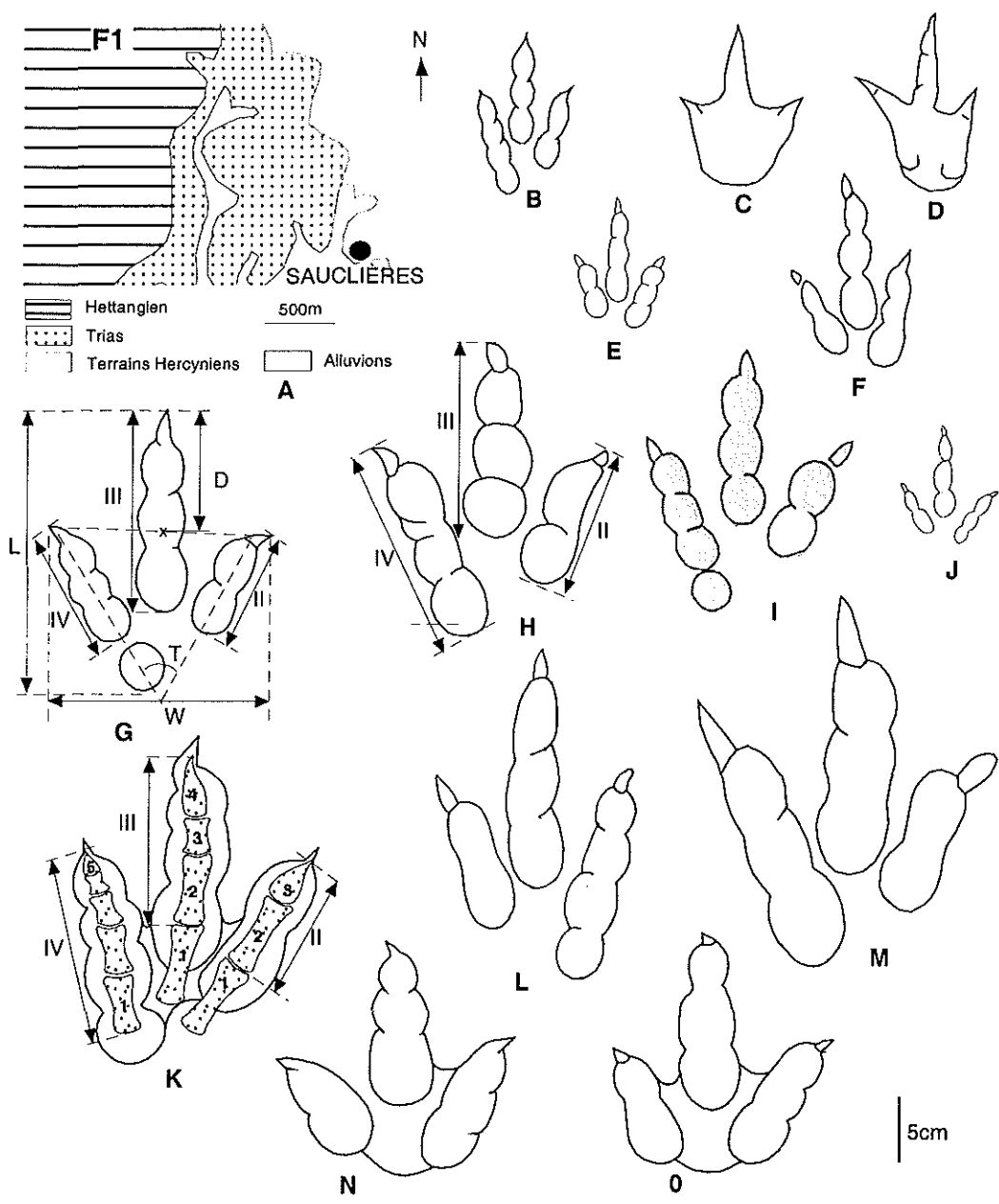


Figure 11. — Quatre types de numérotation sont utilisés dans la légende des figures représentant les traces. Ils sont précisés de la manière suivante avec des exemples : n° du gîte = F9B, n° d'échantillon de la collection = éch. 45, n° sur la liste de données brutes = n° 120, n° de la piste = Pt-1 ou Pt1 = piste n° 1; ML = musée de Lodève, MM = musée de Millau, CST = Centre des Sciences de la Terre, Dijon; collections : GGD = Georges et Germaine Demathieu, Dijon, JL = Jean Lapeyrie, Lodève; JS ou CJS = Jacques Sciau, Millau.

A : localisation du gîte F1 de Saucières sur le fond géologique de la carte à 1/50.000 de Nant; B à F = *G. variabilis*, B = éch. H-S. 90-011, D = éch. H-S. 90-005, MM, C-F ont été détruits, F : forme juvénile, éch. 7, CS; G à J : *G. saucierensis*, G = éch. 3, CS avec L = longueur, W = largeur, II, III, IV = longueurs des doigts, D = longueur de III dépassant II-IV, T = angle II-IV; I = holotype, éch. H-S. 90-005, MM; J : forme juvénile, éch. 7, CJS; K à M : *G. minusculus*, L = éch. 1, CS, M = éch. H-S.90-006, MM; N à O : *D. williamsi*, N = éch. 4, CS, O = éch. H-S. 90-007, MM; II, III; IV = longueurs des doigts *sensu* Demathieu *et al.* (ce travail) pour G, *sensu* Lull (1953) pour H, *sensu* Farlow et Lockley (1993) pour K; échelle = 5 cm.

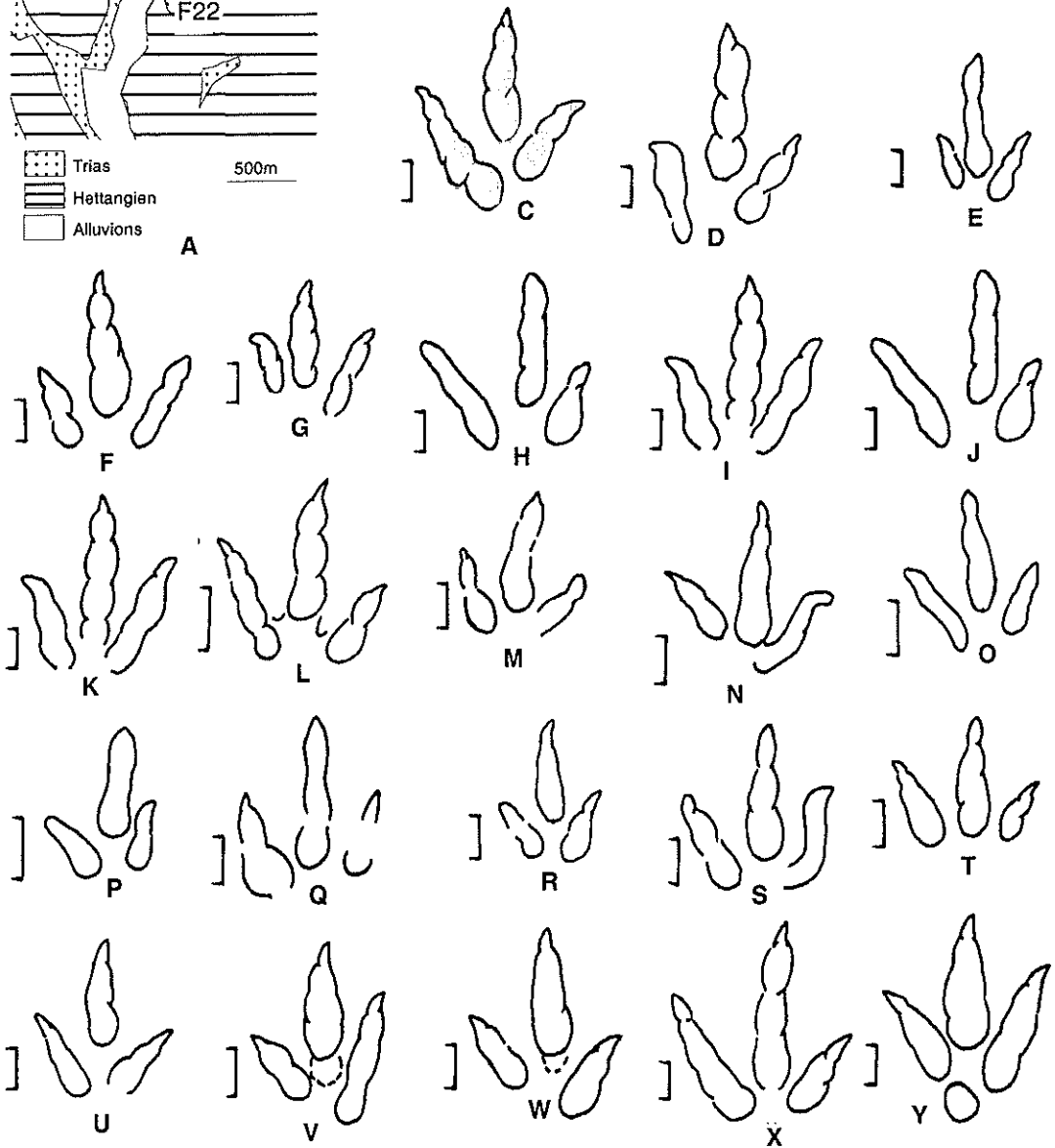
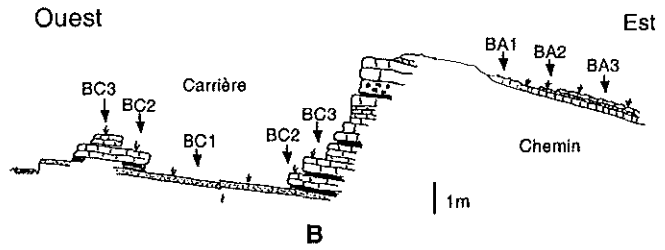
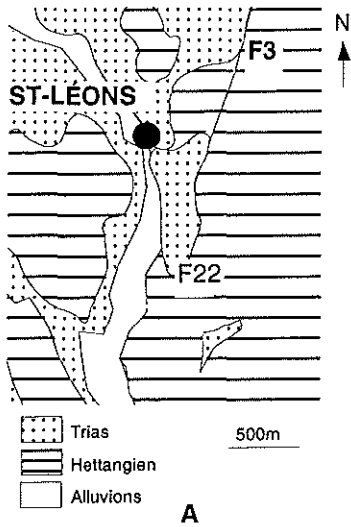


Figure 12. — A : Localisation du gîte F3 de Saint-Léons sur le fond géologique de la carte au 1/50 000 de St-Beauzély. B : coupe lithologique du site avec BA1-3 (carrière) et BC1-3 (chemin) = niveaux à empreintes; BC1 à *G. lescurei*, échantillon de référence, Demathieu 1990 : 103; C : holotype, échelle = 5 cm, GGD, CST; échelle = 5 cm.

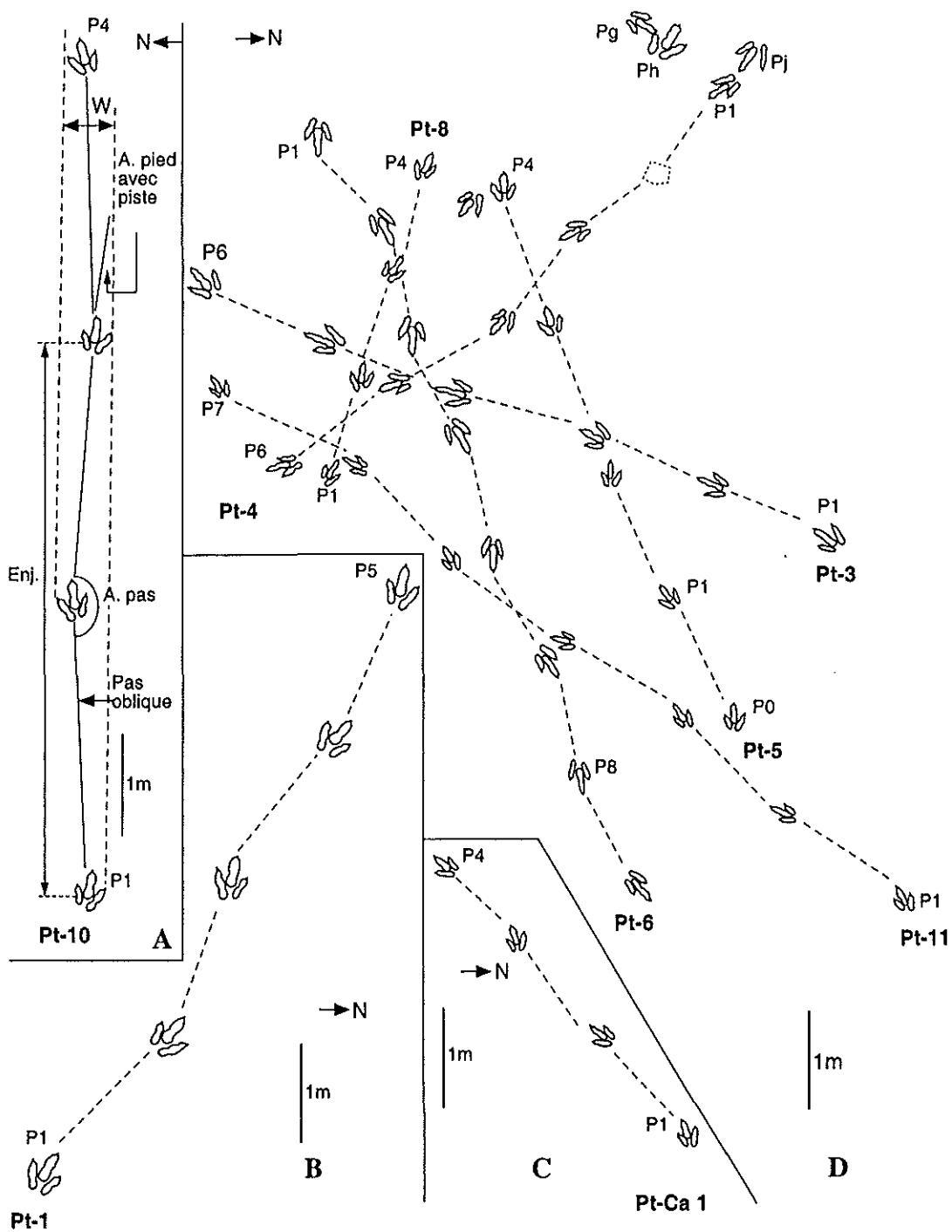


Figure 13. — Le gîte F3 de St-Léons. A : *E. giganteus sensu ce travail*, Pt-10, surface BA3 (dinosaur en course) avec Enj. = enjambée, A pas = angle du pas, W = largeur de la piste, A pied avec piste = angle de l'axe du pied avec celui de la piste; B : *E. giganteus*, Pt-1, surface BA3; C : *G. lescuriei* = Pt-Ca1, surface BC2 ; D : *G. lescuriei* = Pt-4, 5 et 11, surface BA1 et *G. minusculus* = Pt-3, 6 et 8.

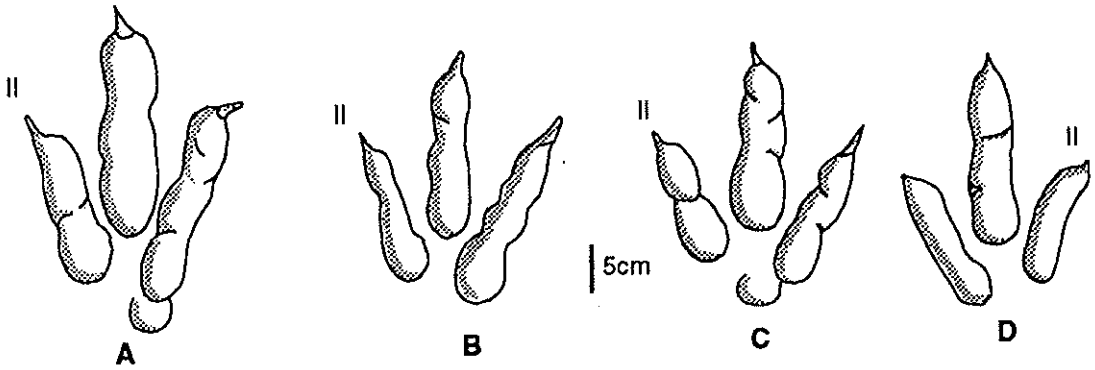


Figure 14. — Traces de pieds *Gallator* du gîte F3 de St-Léons; A: *G. minusculus*, Pt-6, P1, éch. 20, CS; B : *G. minusculus*, Pt-3, P3; C : *G. lescurei*, Pt-Ca1, P1, éch. 92, CS; D : *G. lescurei*, Pt-5, P1, éch. 100, CJS.

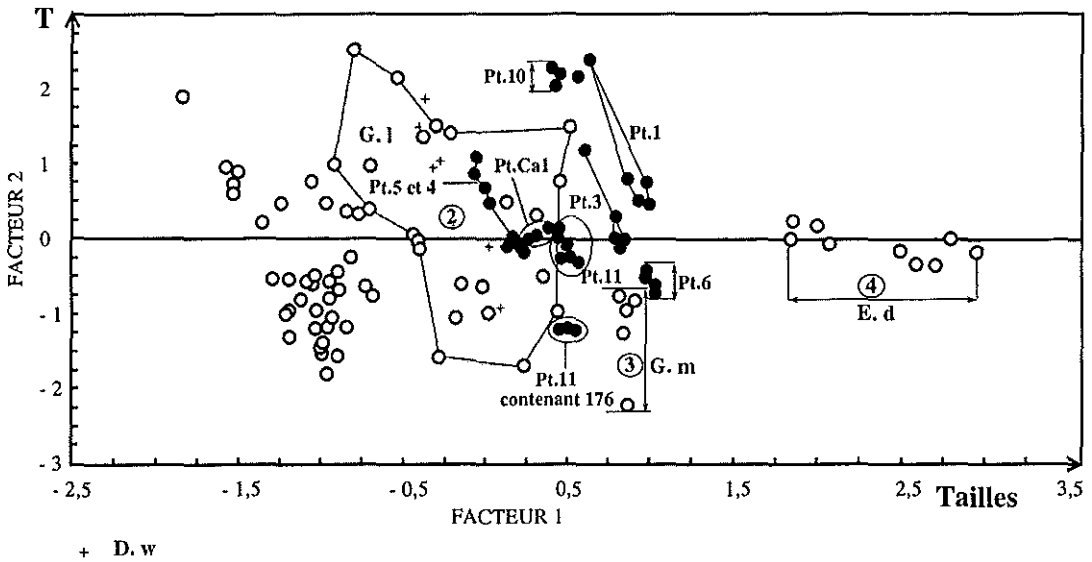


Figure 15. — ACP : situation des pistes 1-11 et Ca-1 du gîte F3 de St-Léons au sein des nuages des ichnoespèces de références.

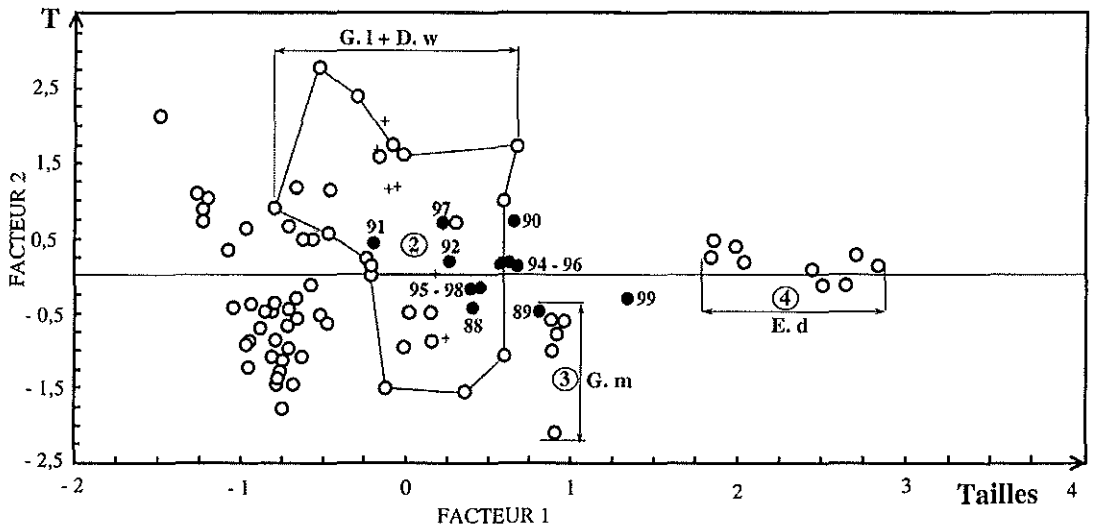


Figure 16. — ACP : situation des traces isolées n° 88-99 du gîte F3 de St-Léons au sein des nuages des ichnoespèces de références.

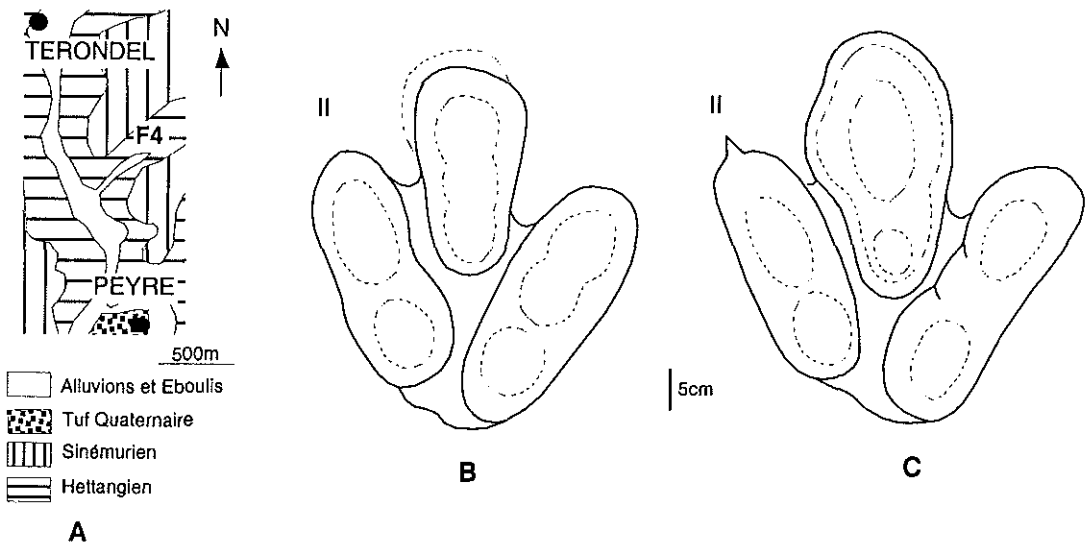


Figure 17. — A : Localisation du gîte F4 Peyre au sein du fond géologique des cartes à 1/50 000 de St-Beauzély et de Millau ; B et C : *E. giganteus sensu ce travail = E. divaricatus* DEMATHIEU & SCIAU, 1999; B : Pt-1, P1, éch. moulage 78, CJS; C : pied isolé, éch. 77, JS.

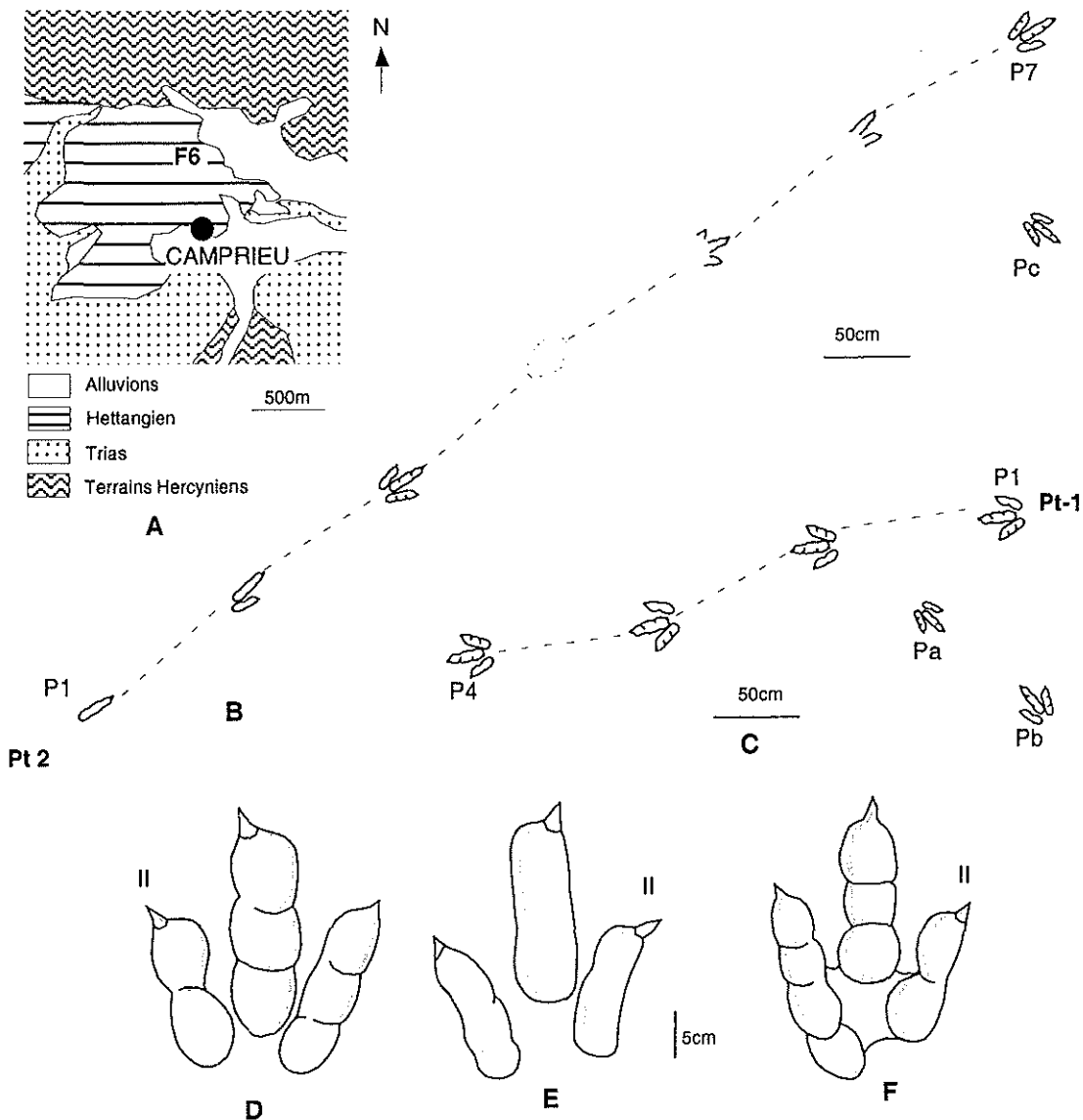


Figure 18. — A : Localisation du gîte F6 de Camprieu sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de Meyruès; B et C avec B = Pt-2 : *G. minusculus* et C = Pt-1 : *E. giganteus*, site du chemin; D : *E. giganteus*, Pt-1, P2; E et F : successivement traces isolées du site du Tunnel avec E = *G. lescuriei* et F = *G. minusculus*.

Les gîtes n° 6A et 6B de Camprieu (Bramabiau) (pl. 7) : Sur le chemin (6A) qui mène, du village à la grotte dite le "Tunnel" (6B), et également à l'intérieur de celle-ci, sur des dalles de l'Hettangien inférieur (fig. 2), 3 pistes ont été remarquées totalisant 17 traces de pieds dont 10 ont pu être mesurées. Il s'agit d'assez grandes empreintes avec $L \times l = 275 \times 230$ mm, en moyenne laissées sur des surfaces qui ne montrent pas de fente de dessiccation. L'angle II-IV est de 50° et l'orteil II, mal imprimé est souvent absent (fig. 18).

La localisation des traces dans la figure 19 indique que la piste est *E. giganteus*

sensu ce travail (n° 158-160) (fig. 18, C, D) et la n° 2 correspond à *Grallator* (n° 164, 165) à grand angle II-IV. La comparaison des intervalles de mesures des différents rapports suggère de les considérer comme des *G. minusculus* (pl.8). Les n° 161-163, 267-268 sont des ichnites isolées (fig. 18 E, F) attribuables à *G. lescurei* (pl.7).

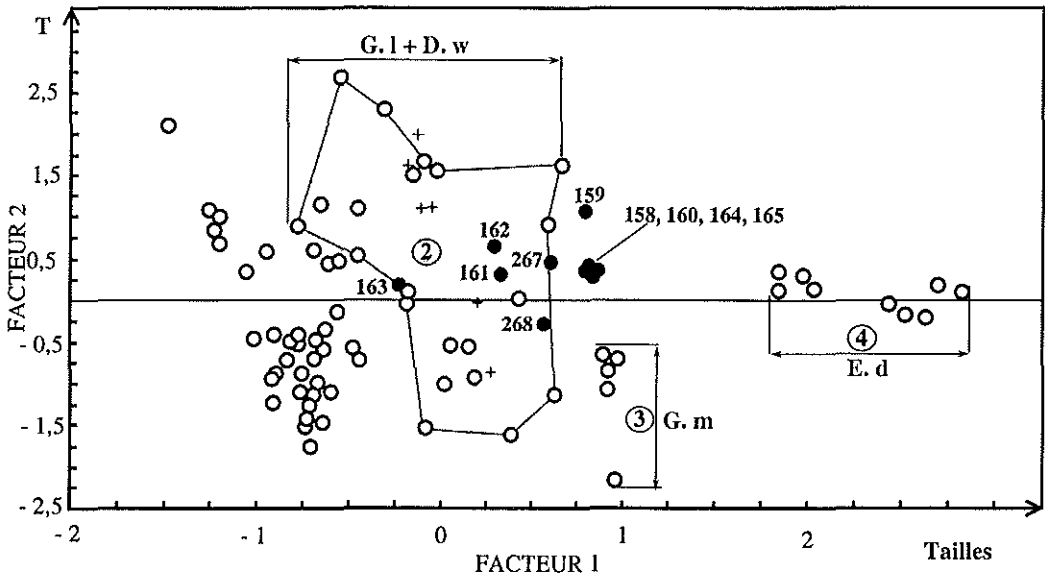


Figure 19. — ACP : situation des pistes Pt1 (n° 158-160), Pt2 (164, 165) et des traces isolées n° 163, 165, 267 et 269 du gîte F6 de Camprieu (Bramabiau) au sein des nuages des ichnoespèces de références.

Le gîte n° 7 de St-Laurent-de-Trèves : Ce gisement, le seul signalé en Lozère, a été rapporté pour la première fois par Monod (1935) puis, dans une révision globale sur les traces connues de Dinosaures, par Demathieu (1990). La "table" dolomitique, rangée dans l'Unité IIA (fig. 2) est située dans le haut du village. Elle montre 2 pistes de dinosaures et une empreinte isolée d'une tout autre facture (pl. 2).

Les deux pistes sont pratiquement semblables et formées de grandes traces de pieds tridactyles, de 30 cm de long, environ, dont les orteils sont nettement séparés, avec l'angle II-IV de l'ordre de 30°. Les griffes ne sont pas très volumineuses, les coussinets sous-digitaux, en général bien imprimés (fig. 20). Par leurs caractères, ces ichnites sont attribuées à *Grallator minusculus*. Effectivement, les empreintes 168 et 169 sont situées à la limite du nuage *G. lescurei*. Par contre, 167 est *G. minusculus*. On peut admettre que cet ensemble formant une piste, fait partie de *G. minusculus* (fig. 21, pl. 8).

L'empreinte isolée n'a pas du tout la même facture que les autres (fig. 20 E). Alors que le rapport L/W des premières est de ca 1,7, ce même paramètre ne dépasse pas l'unité, ce qui signifie que ces traces sont aussi larges que longues. De plus, les orteils larges, sont terminés par des griffes assez massives. Sa morphologie la rattache à une trace d'ornithischien d'ichnogenre inconnu, localisé à la limite du nuage de points *G. lescurei* (IS fig. 21).

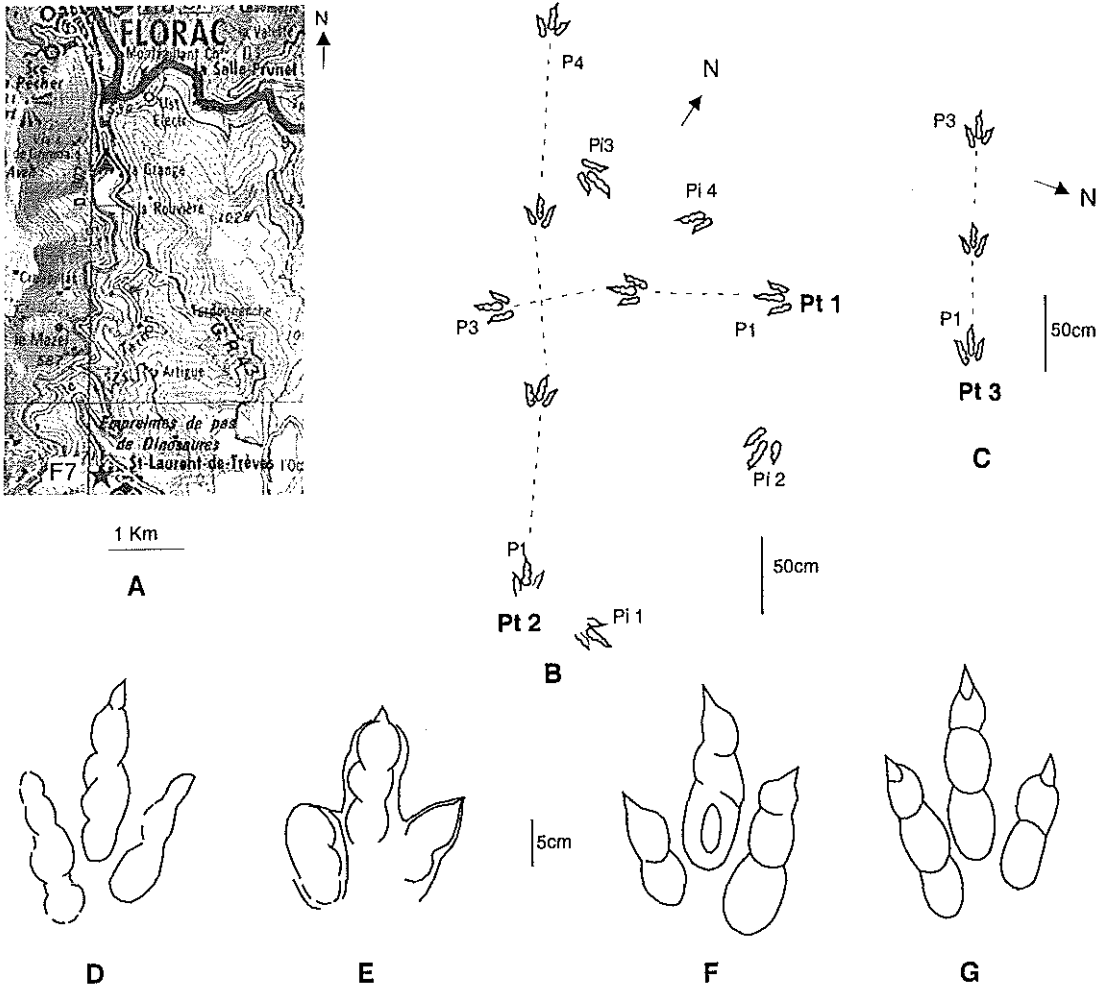


Figure 20. — A : Localisation du gîte F7 de Saint-Laurent-de-Trèves sur la carte IGN du Parc National des Cévennes à 1/100.000; B : *G. minusculus*, surface A, Pt-1 et Pt-2; C : *G. minusculus*, surface B, Pt-3; D : *G. minusculus* in Demathieu 1990; E : trace ornithoïde in Demathieu 1990; F et G : *G. minusculus* avec F = Pt-1, P2 et G = Pt-2, P1.

Le gîte n°8 de Querbes (fig. 22-24, 25, 30)

Il a été signalé à G.G, le 25.8.1995 par Jean Marc Pouillon, alors Géologue-Prospecteur à la COGEMA. JMP n'avait remarqué que des empreintes arrondies, décimétriques et une trace tridactyle sur des blocs éboulés. De manière indépendante, JS a découvert, en 1997, dans cette ancienne carrière, située en bordure de la D 94, d'intéressantes traces sur trois bancs de dolomie B1-B3. Distants d'une dizaine de m, les 2 premiers sont en place. Le 3ème est un bloc éboulé. Il n'y a pas de fente de dessiccation sur les surfaces ichnitifères

La surface B1 montre 25 traces de pas aux doigts fins appartenant à 6 pistes (fig 22). Toutes sont des épireliefs concaves (pl. 3, 12, 13, 15).

1) Les plus grandes empreintes sont isolées ou appartiennent aux pistes Pt6 et Pt1.

Elles sont comprises entre 240 et 160 mm de longueur. Avec $L \times l$ moyen = 220 x 197 mm, elles sont un peu plus longues que larges. L'angle II-IV vaut 71° et est compris entre 54° et 85° , 61° et 81° au seuil 5% (tabl. 28).

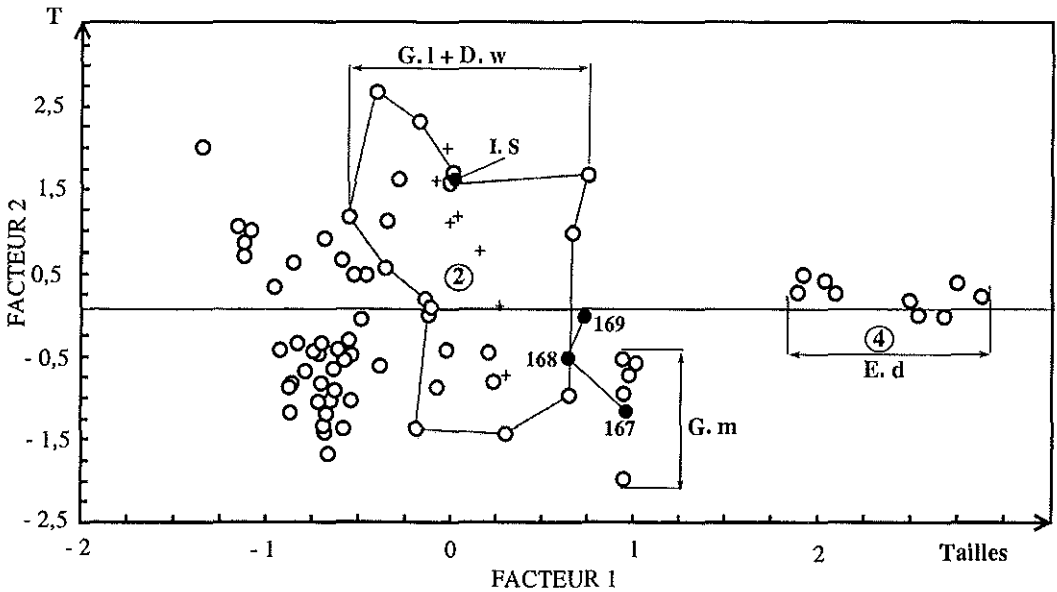


Figure 21. — ACP : situation des empreintes n° 167-169 de la piste et de la trace ornithoïde IS du gîte de St-Laurent-de-Trèves au sein des nuages des ichnoespèces de référence.

Elles sont uniquement tridactyles avec des orteils fins, longs, griffus et flexueux. Les coussinets sous-digitaux, quand ils sont visibles, sont au nombre de 3 pour les III et IV et 2 pour le II. Ces pelotes n'étant pas toutes sous-articulaires (Demathieu 1970), leur nombre n'indique pas nécessairement celui des phalanges de chaque rayon. Rappelons que la formule phalangienne des orteils des Reptiles est 2, 3, 4, 5 pour les doigts I-IV. C'est la même pour la plupart des Oiseaux.

Les rayons n'apparaissent pas toujours bien séparés à leur extrémité proximale. Ce qui est du probablement à l'état fluide du sédiment. Ils sont prolongés par un court talon (fig. 23 A-F) dont la partie postérieure montre, dans un cas (Pt6-P1) des sortes d'arêtes, comme dans *Steropoides diversus* (HITCHCOCK, 1836) LULL, 1915. Ce dernier auteur les a expliquées par le retrait de l'autopode.

Dans la figure 30, la piste Pt-1 est toute comprise dans le nuage de points *G. lescurei* ainsi que les isolées P4 et P5. Par contre les n° 417 (Pt-6), 420 et 419 sont reliables morphométriquement à l'ensemble des traces ornithoïdes du gîte de Barruques (cf. infra). Les différences de valeurs de l'angle II-IV (T) sont à l'origine de ces deux localisations bien tranchées au sein du nuage de points de référence. Comme ces empreintes du niveau B1 sont morphologiquement proches, il est raisonnable de les grouper dans un ensemble dans lequel, on peut néanmoins distinguer deux sous-groupes bien apparents sur les figures 50 - 52.

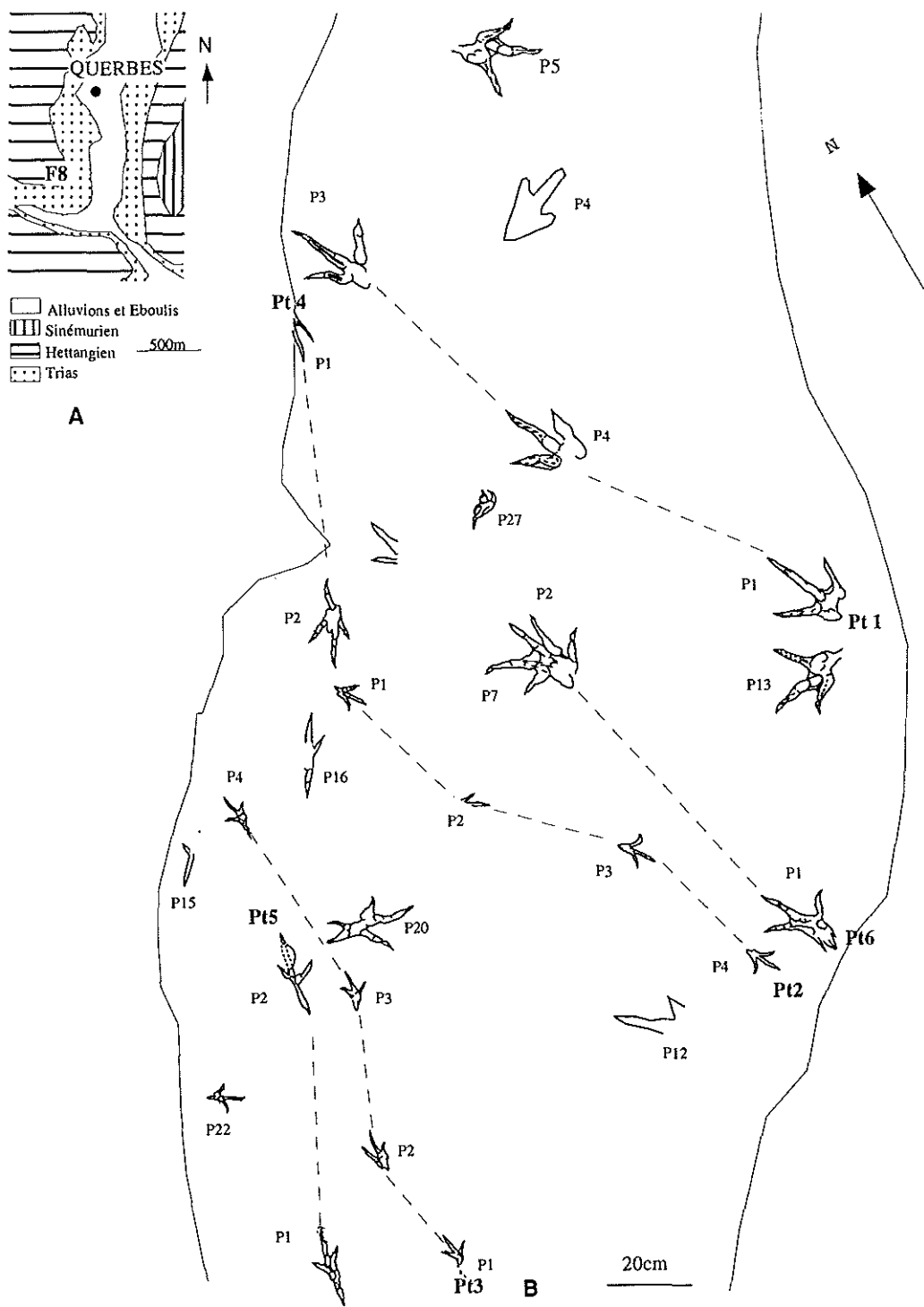


Figure 22. — A : Localisation du gîte F8 de Querbes au sein du fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B : *Ornithopus* sp., Pt-1 et Pt-6, pieds isolés P4, P5, P7, P13; *Ornithopus fabrei*, Pt-2-Pt-5, pieds isolés = P16, P20, P22, P27; surface B1.

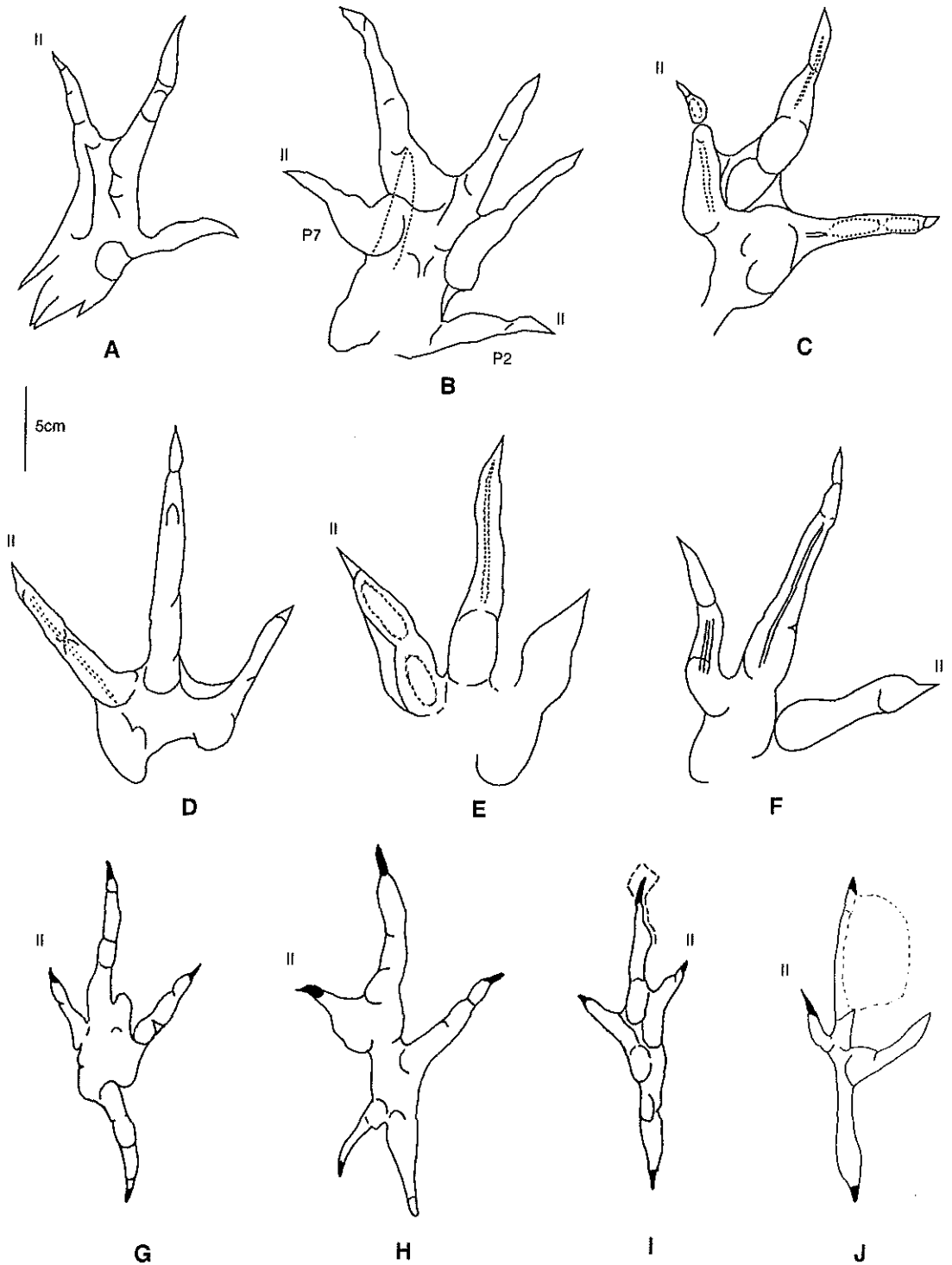


Figure 23. — Le gîte F8 de Querbes. Détail de quelques traces. A-F = *Ornithopus* sp.; A - B = successivement Pt-6, P1, P2 et P7, éch. 61 et 60, CS; C : P13, éch. 106, CS; D - F: Pt-1, P1, P2 et P3, éch. 59, 63 et 62, CS; G-J : *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. avec G : Pt-4, P2, éch. 71, CJS; H : pied isolé P20, éch. 69, CJS; I - J = t-5, P1 et P2, éch. 70 et 107, CJS.

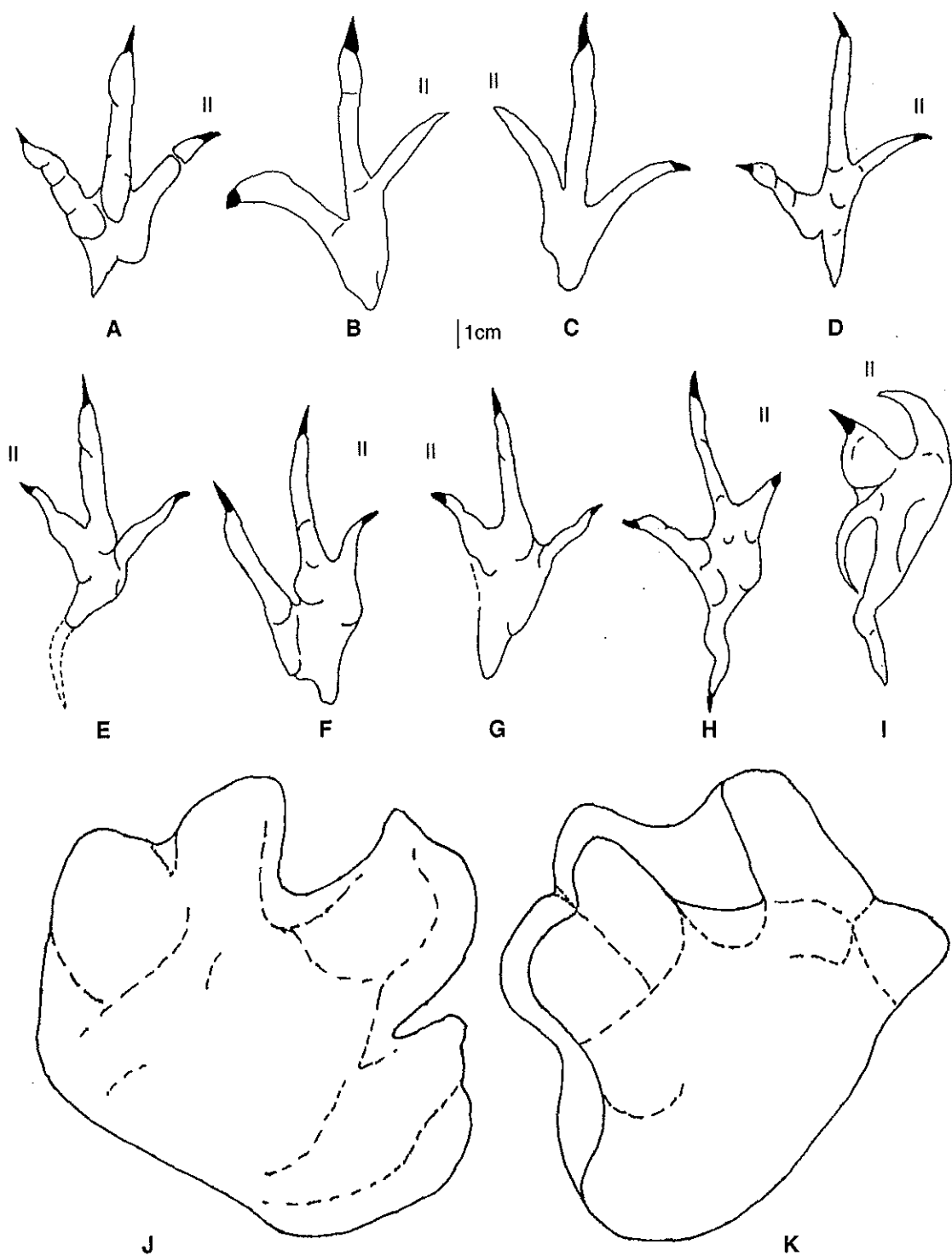


Figure 24. — Le gîte F8 de Querbes. Détails de quelques traces *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp., avec A-C = successivement P1, P3 et P4 de Pt-2., éch. 64, 65 et 108, CJS; E à H = P1, P2, P3 et P4 de Pt-3, éch. 66, 109, 110 et 67, CJS; D et I : pieds isolés P22, éch. 68, CS et P27, éch. 111, CS; J-K = cf. *Pseudotetrasauropus* ou *Sauropodus* (ELLENBERGER, 1972), successivement banc B2, éch. 72, CS et bloc B3, éch. 73, CS.

Ce premier sous-ensemble est proche des formes tridactyles *Tridentipes* HITCHCOCK, 1858 que nous avons observées dans le Pratt Museum à Amherst (dalle 5/11). En 1848 (p. 182), cet auteur les avait d'ailleurs clairement définies comme des traces tridactyles de bipèdes leptodactyles en les rangeant dans l'ichnogenre *Steropezoum*. Par la suite, Lull 1904 les a classées dans *Steropoides* HITCHCOCK, 1845, ichnogenre qu'il définit à partir de traces tétradactyles. Devant cette difficulté, il nous a paru difficile d'utiliser le taxon *Tridentipes* pour nommer les ichnites du niveau B1. Nous avons préféré les présenter en nomenclature ouverte en les rattachant à *Ornithopus* HITCHCOCK, 1848.

2) Sur le banc B1 les pistes Pt-2 et Pt-3 correspondent à de petites traces ($L \times l = 71 \times 53$ mm) imprimées profondément, aux doigts généralement très fins et griffus. Les coussinets, lorsqu'ils sont visibles, sont au nombre de 2 pour l'orteil II et 3 pour les III et IV. Une digitation formant un talon étroit, plus ou moins longue, termine à l'arrière cette ichnite. Dans un cas, P4 de Pt-3, cette trace correspond à un doigt griffu qui est plutôt dans le prolongement du IV (fig. 24 A-I). On le retrouve d'ailleurs sur l'empreinte isolée P27 qui est déformée. En considérant les traces de la piste Pt-3, on voit qu'elles sont donc fondamentalement tétradactyles mais l'orteil I ne marque pas toujours le substrat ou bien alors, il le fait incomplètement.

La présence du hallux n'est pas unique parmi les empreintes de dinosaures du Lias inférieur. Quelques ichnoespèces du Massachusetts (USA) témoignent de l'existence de ce caractère : tous les Anchisauripodidés (Lull 1904) comme *Anchisauripus sillimani* (HITCHCOCK, 1843), *Gigandipus caudatus*, (HITCHCOCK, 1855-56) mais aussi *Steropoides diversus* (HITCHCOCK, 1836) LULL, 1915, *Chelonoides incedens* (HITCHCOCK, 1858) LULL, 1904, *Steropoides infelix* (HAY, 1902) LULL, 1904, *Ornithopus gallinaceus* HITCHCOCK, 1836 et *Eupalamopus dananus* (HAY, 1902) LULL, 1904. Il en est de même pour les traces de bipèdes du "Groupe 1" décrites dans le Pliensbachien marocain (Ishigaki 1985, 1986) et pour quelques ichnoespèces de *Trisauropodiscus* ELLENBERGER, 1972 du Stormberg d'Afrique du Sud (Trias sup.). Toutefois, la position de cet orteil varie par rapport à l'ensemble des trois autres, suivant les ichnoespèces. Il est plutôt perpendiculaire au métatarse chez *Gigandipus caudatus* mais, plus généralement, rétroversé et aligné avec le IV, dans d'autres, comme *Chelonoides incedens* et *Ornithopus gallinaceus* (fig. 25). La finesse des doigts, l'angle II-IV voisin ou dépassant 90°, la présence et la position du IV concourent à leur donner des caractères rencontrés chez les Oiseaux actuels (Chaigneau 1965, Preben *et al.* 1974). Ils avaient été remarqués par Hitchcock (1848) puisqu'il changea le binôme *S. tetradactylus* HITCHCOCK, 1845 en *Ornithopus gallinaceus* HITCHCOCK, 1848.

Ces petites traces de Querbes ont aussi ces caractères ornithoïdes. Elles sont morphologiquement proches de *Trisauropodiscus* mais qui n'a pas de talon et de *Ornithopus gallinaceus* dont elles s'en séparent néanmoins par des coussinets et des griffes lisibles et des dimensions un peu plus petites, avec une valeur moyenne de L égale à 71 mm contre 97 et un angle T moindre, 64° contre 80°. Mais ces différences morphométriques ne sont peut-être pas très significatives. Par contre, il semble que la position du I soit plus latérale postérieure dans les ichnites de Querbes que dans *Ornithopus gallinaceus* leur donnant un aspect passériforme. On se reportera au schémas de Chaigneau (1965 : 153) et de Preben *et al.* (1974 : 77-86) pour constater les

analogies de formes entre les traces des Oiseaux actuels et ces ichnites des Causses.

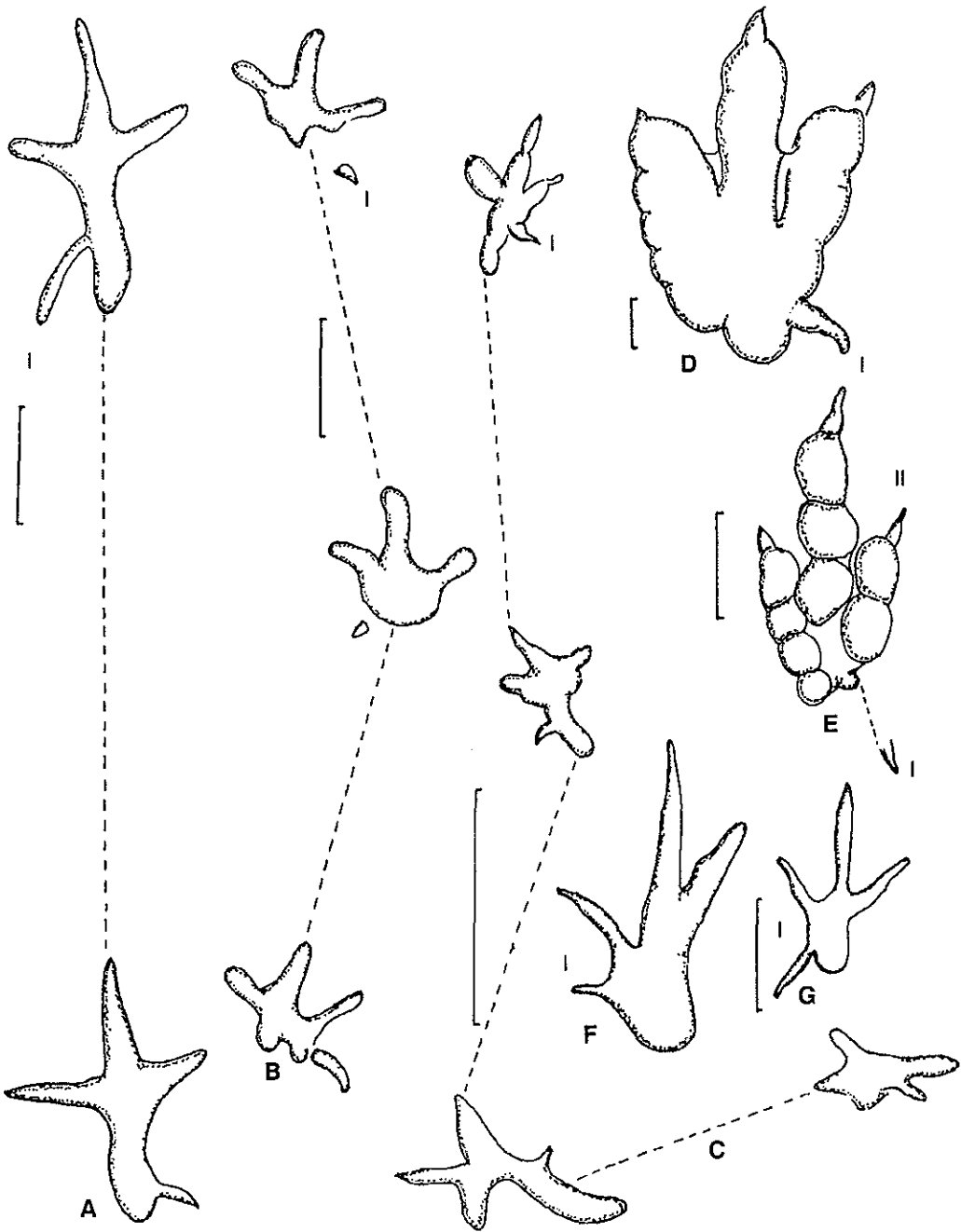


Figure 25. — Traces de pieds tétradactyles de l'Hettangien du Massachusetts. A : cf. *Steropoides diversus* (HITCHCOCK, 1836) LULL, 1915, dalle 18/1; B : *Chelonoides incedens* (HITCHCOCK, 1858), LULL, 1904, dalle 9/10; C : *Steropoides infelix* (HAY, 1902) LULL, 1904, dalle 19/9; D : *Gigandipus caudatus* (HITCHCOCK, 1855-56) LULL, 1904; E : *Anchisauripus sillimani* (HITCHCOCK, 1843) LULL, 1904; F : *Eupalamopus dananus* (HAY, 1902) LULL, 1904, dalle 12/1; G : *Ornithopus gallinaceus* HITCHCOCK, 1848; I = trace du hallux; A-C, F : dessinés au Pratt Museum à Amherst (Massachusetts); D, E, G d'après Lull 1953; échelle = 5 cm.

Les empreintes des pistes Pt-2 et Pt-3 forment un nuage étroit et parallèle à l'axe T. Elles sont assez bien groupées et individualisées dans la figure 30. Leur répartition verticale s'explique par les valeurs extrêmes 40-90°, de l'angle II-IV, qui peut-être réduit à 64-76° au seuil de 5% avec $K\% = 23\%$ (tabl. 29).

3) Au cours des premières observations, les autres traces de la surface B1 ont été, à priori, séparées des précédentes en raison de leur morphologie différente puisqu'elles se terminent par un talon étroit, pointu apparemment griffu qui nous a longtemps intrigué. La comparaison de ces ichnites ($L \times l = 130 \times 89$ mm), formant les pistes Pt-4 et Pt-5 (fig. 23 G-J), montre que ce dernier correspond en réalité au hallux qui est totalement rétroversé au point de prolonger le doigt III. C'est ce que l'on peut observer aussi chez la trace de pied de la "poule d'eau" et des Passereaux actuels (Chaigneau 1965; Preben *et al.* 1974). Les exemplaires P2 de Pt-4 et P2 de Pt-5 montrent même que l'angle I-III peut dépasser 180°. Cette valeur est aussi parfois notée chez les Passereaux, la Corneille, par exemple.

La trace isolée P20 (fig. 23 H) est insolite. Elle peut correspondre à la superposition de 2 empreintes de pieds.

Dans la figure 30, les points correspondant aux ichnites des pistes Pt-4 et Pt-5 sont situés entre ceux de Pt-2 de Querbes et ceux de Barruques dont elles sont proches morphométriquement. Elles en diffèrent par l'orientation du doigt I.

Au terme de cette analyse, en raison de ressemblances morphologiques, nous regrouperons les traces des pistes Pt-2, Pt-3, Pt-4 et Pt-5 dans la même ichnopopulation que nous nommons *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.

4) Sur des blocs provenant des surfaces B2 ou B3, ont été observées 2 empreintes tétradactyles profondes aux orteils courts et déformés de forme cylindrique. Elles rappellent la morphologie d'*Otozoum*, de *Pseudotetrasauropus* (fig. 24 J-K) mais aussi celle de *Saurodopomorpha*.

Le gîte n° 14 de Salsac: Sur la route de Salsac, à St Laurent-du-Lévezou, dans une ancienne carrière se trouvent de nombreuses traces tridactyles (fig. 26; pl. 4). En tout, 11 pistes ont été répertoriées par J.S sur 3 niveaux (SB4 - SB6). L'ensemble totalise 51 empreintes

Les empreintes de Pt1, Pt2, Pt6-8 et Pt10-11 sont sensiblement semblables, morphologiquement et morphométriquement : respectivement $L \times l$ (280 x 203 mm et 265 x 180 mm). La comparaison des intervalles sur les moyennes suggère de les attribuer à *G. lescurei*. En ce qui concerne les pistes 3, 4, 5, 9, les mesures sont, dans l'ordre, $L \times l = 450 \times 340$ mm, 380 x 295 mm, 390 x 287, 380 x 306 mm. Les différences sont donc faibles et cet ensemble est attribué à *E. giganteus sensu* ce travail.

La localisation de ces ichnites dans la figure 27 indique que les pistes Pt-1, 2, 7, 8, 10, 11 sont des *Grallator lescurei* (pl. 7). Pt 4 ainsi que la trace isolée 305 sont des *Eubrontes*. Pt 3 est très proche des grandes ichnites "*E. divaricatus*" de Peyre. Les deux autres pistes, 5 et 9, ainsi que quelques traces isolées forment 2 petits nuages contiguës, distincts de celui regroupant les "*E. divaricatus*" de référence des Causses (Peyre). En localisant, dans la figure 27, les diverses ichnoespèces-types américaines d'*Eubrontes sensu* Lull 1904-1953, on s'aperçoit que Pt 5 est compris entre *Eubrontes giganteus* et *E. approximatus*. Pt9 et les traces isolées 35-37 sont très proches d'

Eubrontes approximatus. Mais en raison de la révision de l'ichnogenre *Eubrontes* par Olsen *et al.* (1998), il nous paraît préférable, aujourd'hui, de regrouper toutes ces empreintes des Causses dans une ichnopopulation plus compréhensive, proche d'*E. giganteus sensu* Olsen *et al.* 1998.

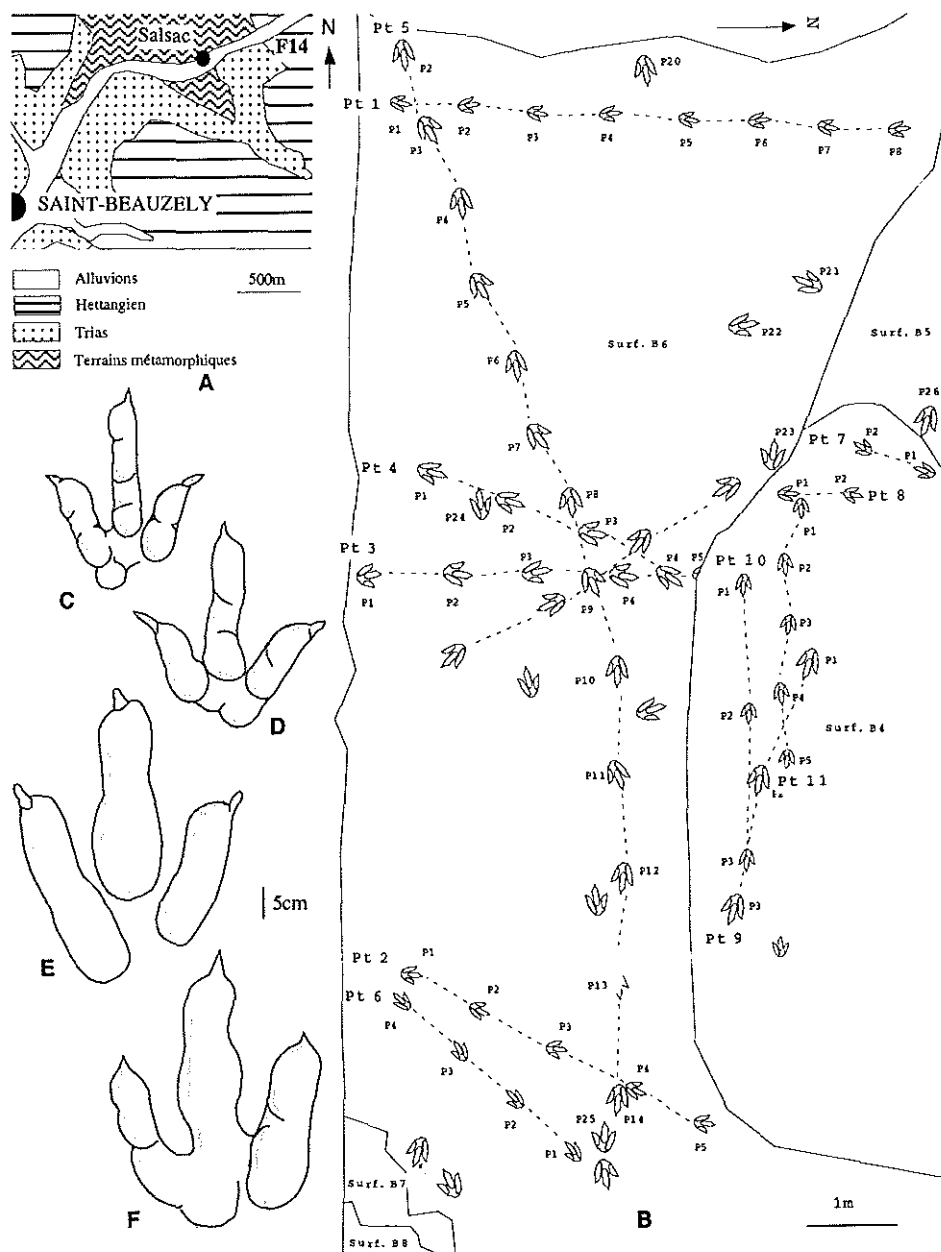


Figure 26. — A. Localisation du gîte F14 de Salsac (St-Laurent-du-Lévêzou) sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B : surfaces B4-B6 totalisant plus de 100 m²); *G. lescurei*: Pt-1, 2, 7, 8, 10 et 11; *E. giganteus sensu* ce travail : Pt-3, 4, 5, 9 et isolés P22-26; C: *G. lescurei*, surface B6, Pt-1, P8, éch. 51; D : *G. lescurei*, surface B4, Pt-10, P3, éch. 49; E : *E. giganteus sensu* ce travail, surface B6, P24; F : *E. giganteus sensu* ce travail, surface B6, Pt-5, P8, éch. 50, CJS.

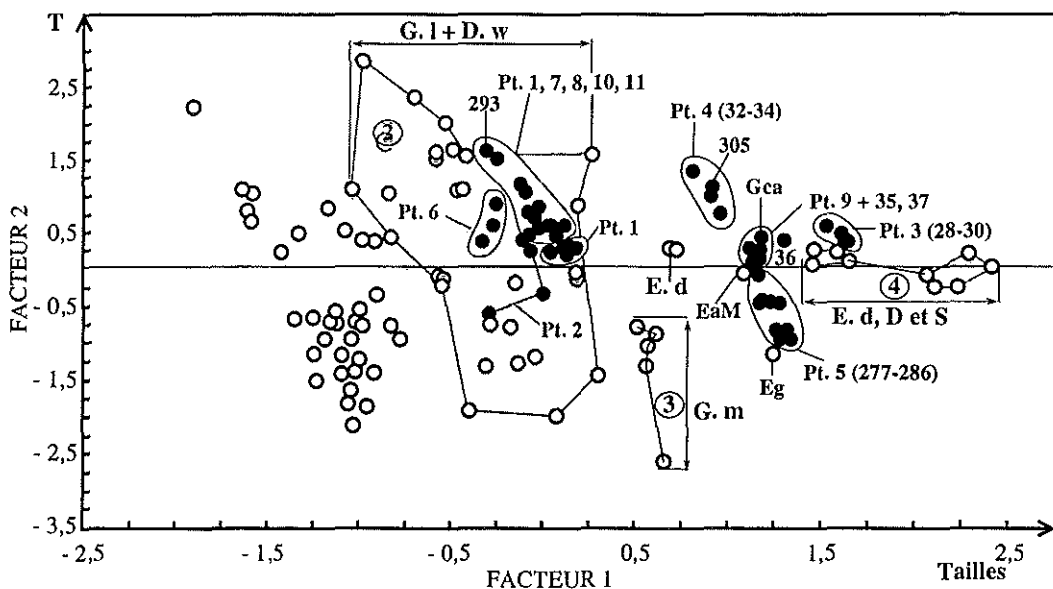


Figure 27. — ACP : situation des pistes Pt1-11 et de quelques traces isolées du gîte de Salsac au sein des nuages des ichnospèces de références des Causses. Plusieurs points ichnospèces de l'Hettangien du Massachusetts ont été aussi indiqués avec Ed = *Eubrontes divaricatus* (HITCHCOCK, 1865) LULL, 1904, Eg = *E. giganteus* (HITCHCOCK, 1845) LULL, 1904, Eam = *E. approximatus* (HITCHCOCK, 1865) LULL, 1904 (m = dimensions les plus petites), Gca = *Gigandipus caudatus* (HITCHCOCK, 1855) LULL, 1904.

Les gîtes n°21A et 21B de Barruques.

1. Ils sont situés le long d'un sentier, sur la commune de Saint-Bauzély, à 15 km au nord-ouest de Millau (pl. 3). Le premier correspond à une surface à nombreuses ichnites qui pourraient représenter des traces tridactyles. Il est localisé à environ 3 m au-dessus du dernier banc de grès conglomératiques du Rhétien. Le second appartient, vraisemblablement, à l'Unité IIA puisqu'il affleure à une quinzaine de m au-dessus du niveau de calcaire ondulé reconnu dans la pente du ruisseau.

2. La dalle ichnitifère de ce second gîte 21B est de couleur jaunâtre et ne présente pas de fente de dessiccation (fig. 28). Elle est séparée du banc supérieur par un joint sub-millimétrique d'argile noire sentant le bitume et contenant des débris végétaux. Douze empreintes, bien imprimées, digitigrades à semi-plantigrades, en épireliefs concaves, ont été reconnues. Neuf sont mesurables. Leurs longueurs sont comprises entre 220 et 130 mm avec $L \times l = 161 \times 148$ mm en moyenne. Les orteils sont fins et longs, le III est courbé vers l'intérieur de la piste. L'orteil I, lorsqu'il existe, est dirigé vers l'arrière dans le prolongement du IV.

Ces traces sont morphologiquement analogues à celles de Querbes et du Mas de Baby que nous avons nommées *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. (pl. 14) Ce sont donc aussi des ichnites ornithoïdes qui ont, peut-être, une trace de palmure. (fig 28 I). Celle-ci est considérée comme un artefact de conservation par Lockley.

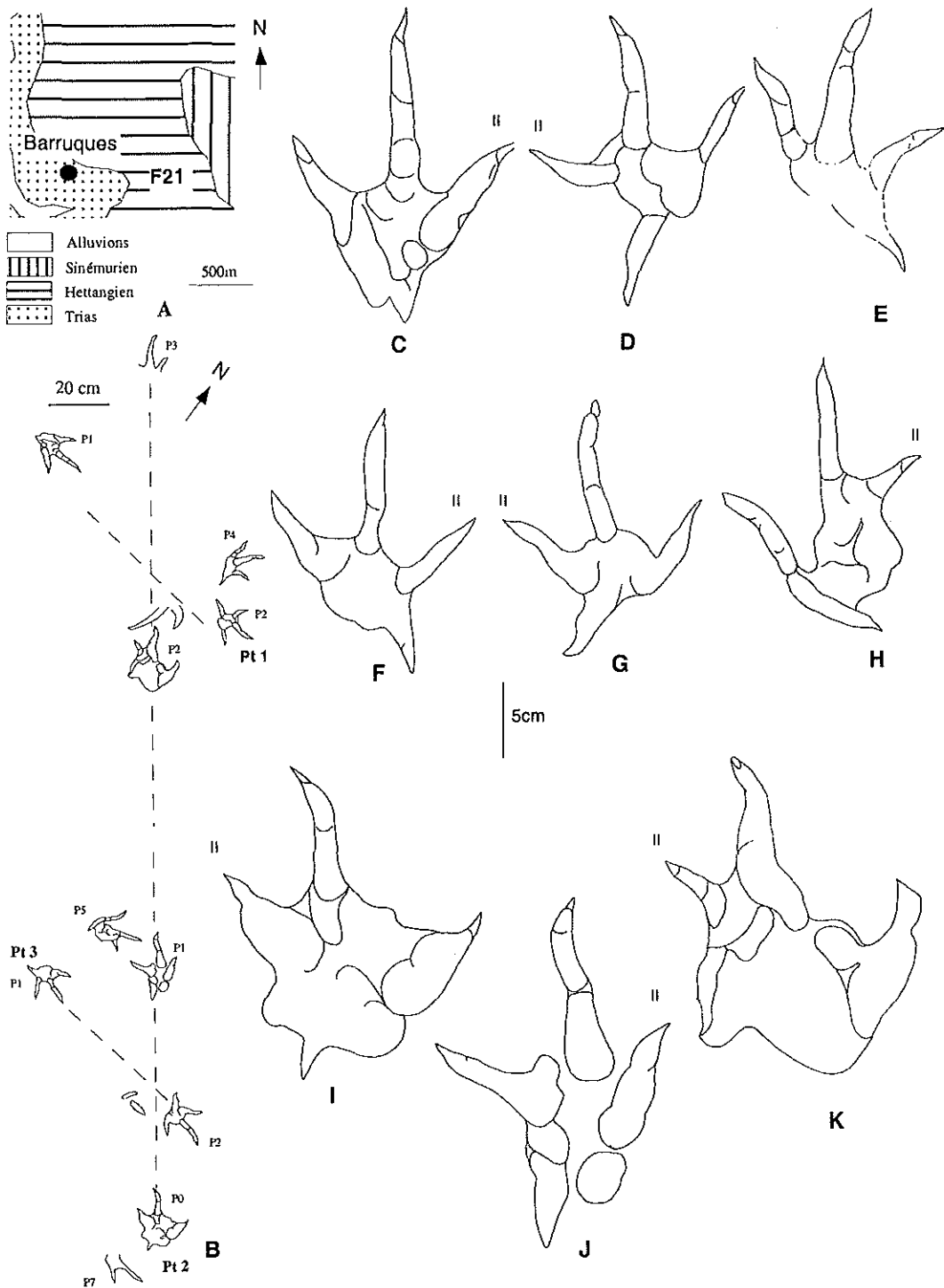


Figure 28. — A. : localisation du gîte F21 de Barruques sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B-K : *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. B : Pt1-Pt3; C et D : respectivement P1 et P2 de Pt-1, éch. 40 et 41; E : isolé, P4, éch. 42, CJS; F et G : Pt-3, P1 et P2, éch. 43 et 115 ; H: isolé P5, éch. 116; I – K : successivement P0, 1 et 2 de Pt-2, éch. 117, 118 et 119; JS.

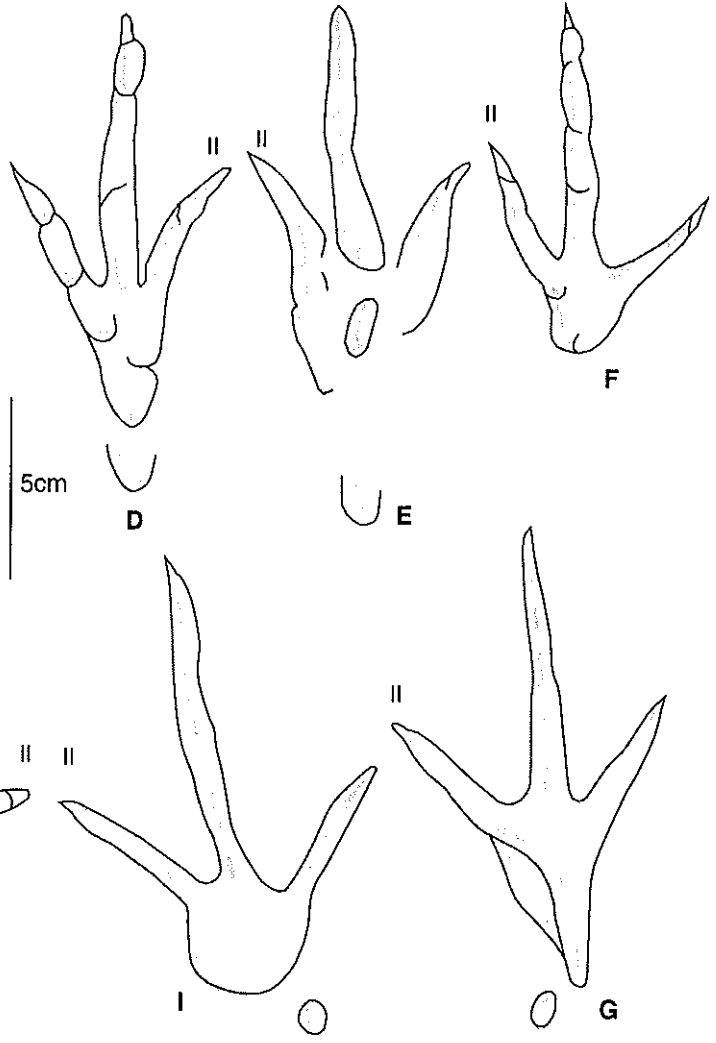
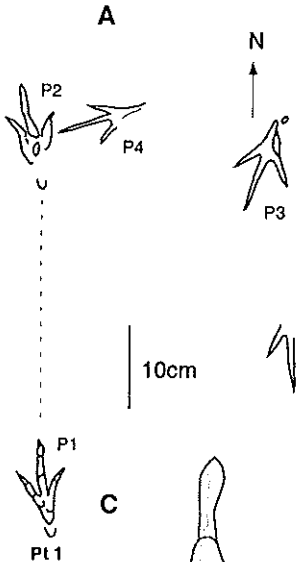
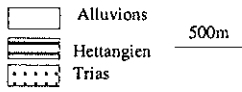
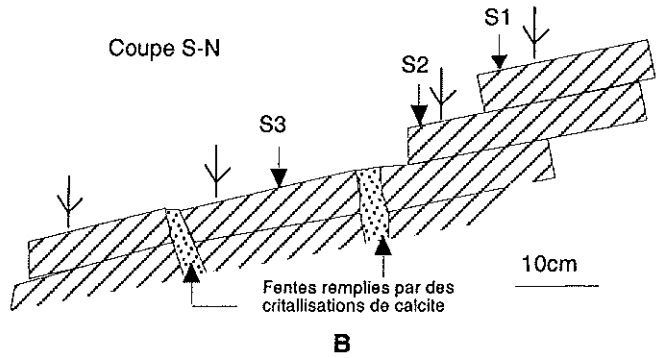
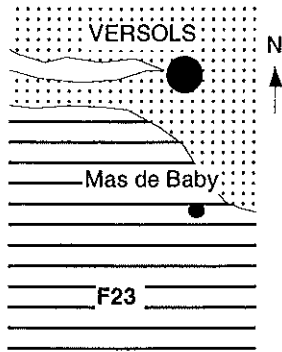


Figure 29. — Localisation du gîte F23 de Mas de Baby sur le fond géologique de la carte de Saint-Affrique à 1/80000; B : coupe du site avec les surfaces S1 - S3; C -G : *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.; C : Pt-1 et traces isolées sur S3; D et E : P1 et P2 de Pt-1, éch. 39 et 85; F : P7 sur S1, éch. 86; G : P3 sur S3, éch. 84; H et I : surface S2 avec H = P5 sur S2, éch. 87 et I = P6 sur S2, éch. 88; CJS.

Ces empreintes sont assez bien groupées et individualisées dans la figure 30. Leur répartition verticale s'explique par les valeurs extrêmes 70-95° de l'angle II-IV qui sont contenues dans l'intervalle 77-88° au seuil de 5%. Ces données sont plus grandes dans les exemplaires de Querbes et de Mas-de-Baby et l'orientation du hallux est plus régulièrement dirigé dans le prolongement du IV.

Le gîte n° 23 du Mas de Baby.

Il est localisé sur une pente tectonisée qui rend sa position stratigraphique difficile à établir (fig. 29, 30; pl. 13). Après analyse des faciès, il est possible qu'il appartienne au sommet de l'Unité I ou à la base de II. Les empreintes ont été reconnues sur 3 niveaux superposés (S1-S3), épais de quelques cm. Le plus inférieur montre une surface fossilifère de plus d'1 m².

Les traces ont une longueur comprise entre 100 et 135 mm et sont un peu plus longues que larges, en moyenne ($L/W = 1,63$). Comme celles du gîte de Querbes, ce sont aussi des empreintes aux doigts fins, flexueux, dont les coussinets et les griffes sont plus ou moins lisibles ou imprimés. Les doigts II-III sont relayés vers l'arrière par un talon large à étroit, plus ou moins long, près duquel existe une trace oblongue à circulaire placée en position latérale postérieure ou dans le prolongement du III (fig. 29).

Il suffit de comparer, une par une, ces ichnites avec celles de la figure 24 pour constater l'analogie des formes et leur variabilité qui ont été aussi remarquées au sein d'une même piste. Dans la Pt-3 de Querbes, il y a un passage progressif de la forme en talon en forme de U avec petit appendice ou en V à celle muni du doigt I, long et bien griffu.

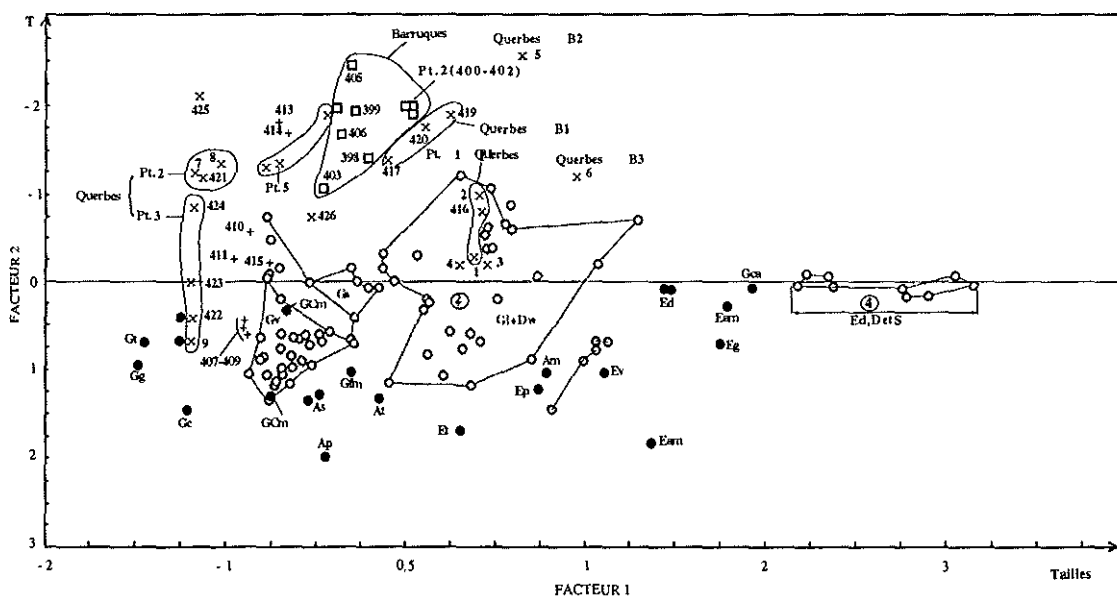


Figure 30. — ACP : situation des pistes Pt-1 (n° 1, 2, 416), Pt-2 (n° 7, 8, 42), Pt-3 (n° 9, 22, 423, 424), Pt-5 (n° 427-429) et isolées du gîte de Querbes (sigles = x), de Pt-2 (n° 399-406) de celui de Barruques (carrés blancs), et de Mas de Baby (n° 407-415; sigle = +) au sein des nuages des ichnoespèces de références des Causses. Les ronds noirs indiquent les ichnoespèces américaines (cf. légende de la fig. 50 pour les abréviations).

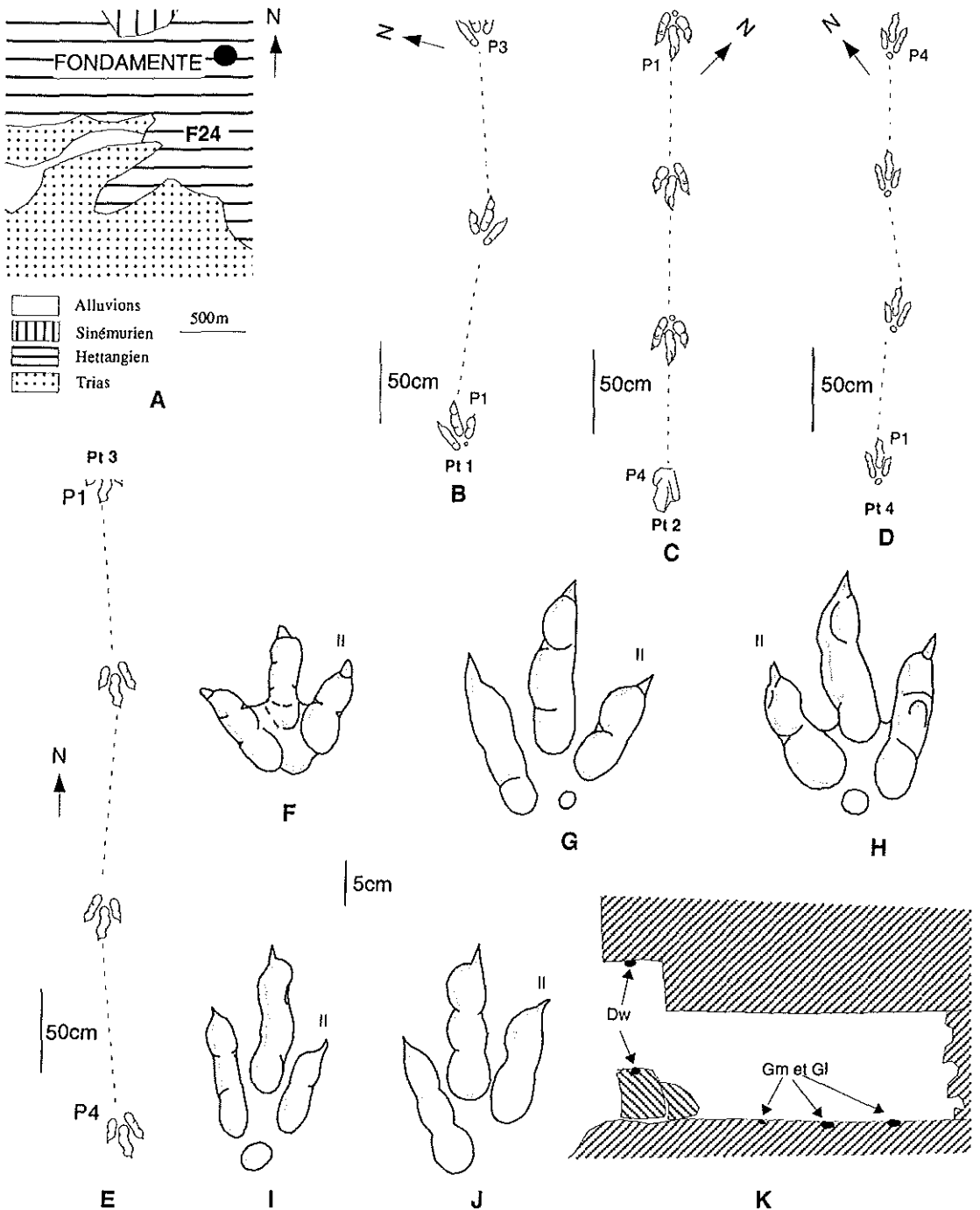


Figure 31. — A : localisation du gîte F24 de Fondamente sur le fond géologique de la carte de Saint-Affrique à 1/80000; B à E : Pt-1-4 observées sur le sol de la galerie; F : *D. williamsi* vue sur un bloc au plafond de l'entrée de la galerie, éch. 52, JS; G : *G. lescurei*, Pt-1, P1, éch. 112; H - J : *G. minusculus* avec H = Pt-2, P1, éch. 113, CJS, I = Pt-4, P3, éch. 114, CJS et J = P4 isolé, éch. 53, JS. K : coupe de la galerie.

La conséquence est que nous rangeons dans l'ichnopolulation *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp., les traces ornithoïdes de Mas-de-Baby.

Dans la figure 30, les points correspondant aux exemplaires mesurés constituent un nuage étroit et vertical de même forme et de même orientation que celui des pistes Pt-2 et Pt-3 de Querbes. Leur décalage le long du facteur 1 s'explique par les différences de tailles, assez faibles d'ailleurs.

Le gîte n°24 de Fondamente.

Il se trouve dans une carrière souterraine dont le sol est à environ 15m au dessus de la partie supérieure du Niveau Ondulé (Unité IB de l'Hettangien inférieur; fig. 2, pl. 4). Les surfaces ichnitifères n'ont pas de fentes de dessiccation. Deux endroits ont été découverts.

Le premier contient une empreinte de bonne qualité, visible sur un bloc (Fig. 31F; pl. 9) avec sa contre-empreinte en place, au toit et à l'entrée de la galerie. Cette trace, aussi longue que large (175 x 175 mm), aux reliefs importants, possède des orteils assez massifs terminés par des griffes émoussées. Le IV est un peu plus écarté du III que le II. Les coussinets sont bien visibles et sont dans l'ordre croissant des orteils, 2,3,3. La morphologie générale rapproche cette trace de *Dilophosauripus williamsi*. Elle est localisée, morphométriquement, dans le nuage *G. lescurei* (fig. 32). En se basant sur la valeur proche de 1 du rapport L/l, Lockley suggère que cette grande ichnite pourrait être aussi attribuée à *Anomoepus*.

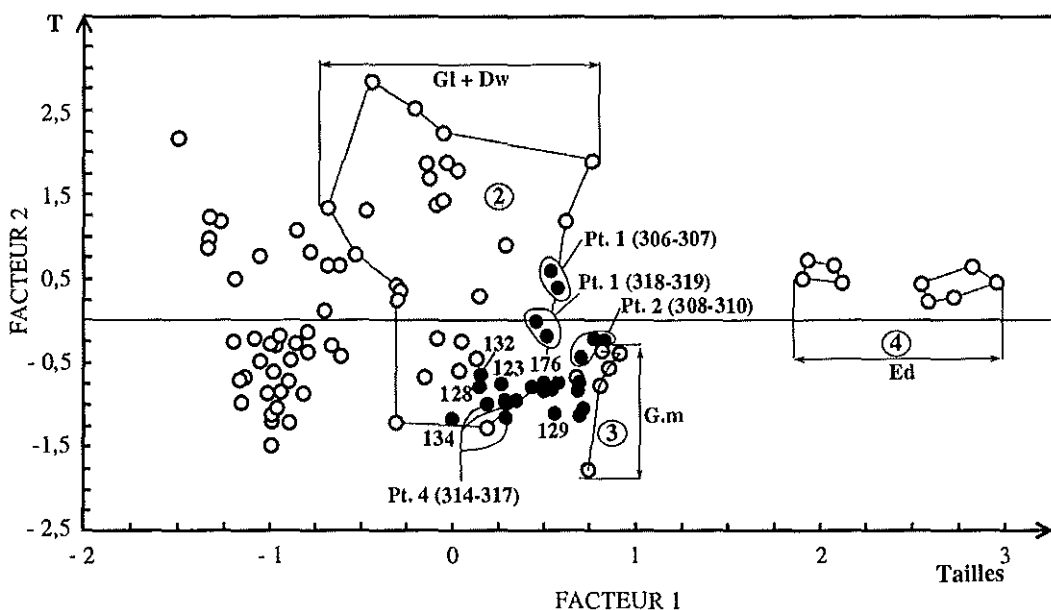


Figure 32. — ACP : situation des pistes Pt1-5 et des traces isolées n° 123-135 du gîte de Fondamente au sein des nuages des ichnospèces de références des Causses.

2) Sur le sol de la galerie, d'une quinzaine de mètres de long sur 3,5m de large, on peut observer de nombreuses autres empreintes en épireliefs concaves qui se trouvent à 3, 65m plus bas que la précédente. JS y a observé 5 pistes Pt1-5 (fig. 31; pl. 8) et 13

ichnites isolées (n° 123-135). Ces dernières présentent des orteils assez minces munis de griffes fines et pointues Avec $L \times l =$ ca 310 x 180 mm pour les plus grandes, et 230 x 150 mm, pour les plus petites, et avec un angle de divergence de 35° en moyenne, elles forment un ensemble homogène proche de *Grallator minusculus*. La figure 32 montre qu'une partie de ces traces (n° 123, 124, 125, 128, 132, 134) est contenue dans le nuage *G. lescurei* et l'autre dans *G. minusculus* (n° 126, 127, 129, 130-131, 133). Mais il y a un passage continu de l'un à l'autre. Les pistes Pt1, Pt5 et Pt4 sont localisées, un peu à l'intérieur de l'ensemble *G. lescurei* (pl. 7). Pt2 et Pt3 sont clairement des *G. minusculus*. Pt-4 sera considéré comme *G. minusculus* en raison de sa morphologie.

Le gîte n° 27 de Montgisty.

Il comprend 2 sites. Dans le premier (F27A), J.S. y a découvert en 1998 dans un chemin d'exploitation quatre empreintes tridactyles de grand format ($L \times l =$ 360 x 330 mm env.), profondément imprimées (4 cm) sur une surface très érodée (fig. 33). Le banc peut-être rangée dans l'Unité IIIA.

Deux d'entre elles forment un pas de 1m 37 (piste Pt1). Les orteils, larges, sont séparés par des bourrelets de compression et terminés par des griffes courtes et émoussées (Fig. 33 D, E). De tous ces éléments, l'orteil IV est le moins net et le II, le plus clairement imprimé, particularité fréquente pour ce type d'empreintes qui semble montrer que chez ces animaux, l'appui maximum du pied portait sur les orteils II et III.

Sur la figure 37, elles se détachent du groupe *Eubrontes divaricatus sensu* Demathieu et Sciau 1999, par un angle T plus grand, surtout pour 3 d'entre elles, les n° 38-40. Nous les nommons *Eubrontes giganteus sensu* ce travail (pl. 10).

A 150 m des premières empreintes, dans le niveau F27B, ont été repérées, également dans l'Unité IIIA, une empreinte (fig. 33) et une contre-empreinte de petite taille, 115 x 65mm, aux orteils fins munis d'une griffe longue et pointue (n° 320, 321). Le II et le III sont bien imprimés, le IV est moins bien défini. Les coussinets sont bien marqués, ils sont au nombre de deux pour le II et de trois pour le III et le IV. La forme et les caractères de ces empreintes les rattachent à l'ichnoespèce *Grallator variabilis*, détermination confirmée par l'ACP (pl. 5).

b. Les observations en coupe verticale = niveaux en place (tableau C)

Commentaire

Le gîte n° 9 de St Beauzély. Deux surfaces y ont été observées (fig. 34). L'une d'entre elles, F9A y montre 3 traces dont 2 sont associées dans une piste Pt1. Elles ont été déterminées *G. lescurei* par JS mais sur la figure 37, elles sont en dehors de cet ensemble et font partie de celui que nous avons nommé *G. sp.* (n° 322-323).

La surface F9B possède 2 grandes empreintes aux doigts très larges comprises entre l'ichnotype américain *E. divaricatus sensu* Lull 1953 (Ed) et le nuage de référence des Causses (4 Ed) (fig. 37). On peut les rapporter à *Eubrontes giganteus sensu* ce travail (pl. 11).

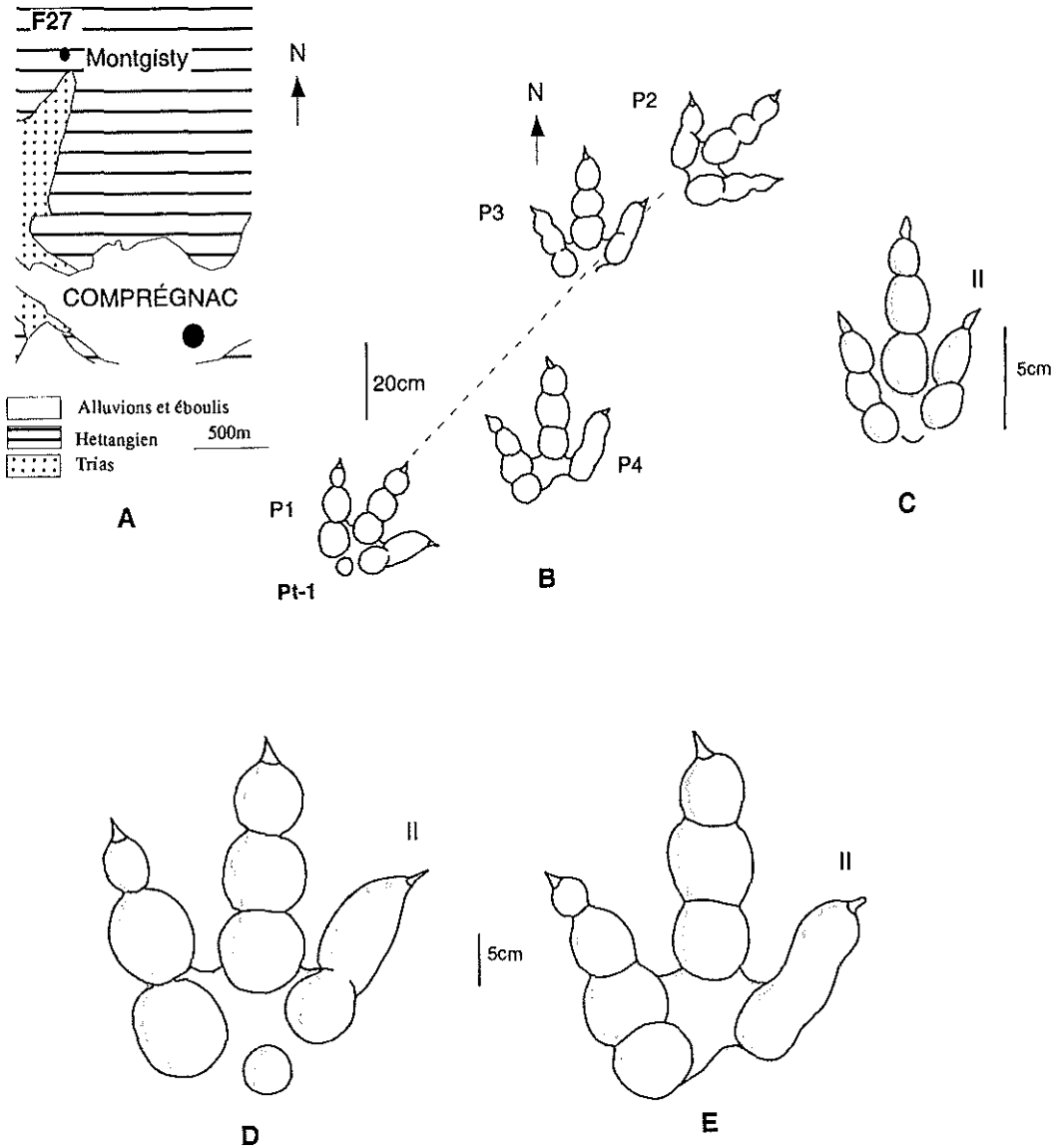


Figure 33. — Localisation du gîte F27 de Montgisty avec 2 niveaux F27A et F27B; fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B –E : *E. giganteus sensu ce travail*; B : gîte F27A, Pt-1 et 2 traces isolées; D et E : détails avec D = Pt-1, P1 et E = pied isolé P4, éch. 57, JS; C : *Grallator variabilis*, gîte F27B, P1, éch. 80, CJS.

Le gîte n° 10 de Puech-de-la-Croix. Cette localité n'a fourni qu'une seule empreinte. Tridactyle, aux orteils larges, cette ichnite est volumineuse : $L \times l = 320 \times 290\text{mm}$. Les orteils II-IV sont bien divergents : 53° . Les orteils II et III présentent des impressions plus profondes que le IV, moins apparent. Le rapport de la longueur à la largeur $L/W = 1, 1$. Aucune griffe n'est visible. Bien qu'ayant subi les rigueurs de l'érosion qui a effacé quelques détails, elle est néanmoins suffisamment identifiable pour qu'elle puisse être rapprochée d'*Eubrontes giganteus sensu ce travail* (fig. 35 A, B et 37, pl. 10).

Localisation	Noms des ichnites	Observations
N° 9, St-Beauzély; D = Aveyron; S = Unité IIIa.	9A, <i>Grallator lescurei</i> . 9B, <i>Eubrontes giganteus</i> ce travail.	IA = Sciau 1997, C = musée de Millau, N° 81 (moulage), coll. Sciau; M = 1 pistes, 5 empreintes
N° 10, Puech-de-la- Croix; C = Verrière; D = Aveyron; S = Unité III	<i>Eubrontes giganteus</i> ce travail.	R = Demathieu & Sciau 1999; IA = Sciau 1997, M = 1 empreinte.
N°12, Escalette; C = Pégaïrolles; D = Hérault; S = Unité Ic-Ib.	12A, <i>G. minusculus</i> ce travail; 12B, <i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967	IA = Sciau 1998, M = 4 empreintes.
N°16, Fadarelle, C = Castelnau- pégayrols; D = Aveyron; S = Unité Ic.	<i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990.	IA = Sciau 1998; M = 1 empreinte.
N° 17, Frayssinet; C = Nant; D = Aveyron; S = Unité IIIc.	<i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967, <i>G. minusculus</i> , ce travail.	IA = Roger 1998; C = Montpellier, 3 empreintes, coll. Roger; M = 3 empreintes
N° 22, Bouscayrols; C = St-Léons; D = Aveyron S = Unité Ic.	<i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990.	IA = Sciau 1998; C = musée de Millau, N° 22 (moulage), coll. Sciau; M = 1 empreinte.
N° 26, La Grangette; C = Castelnau-Pégayrols; D = Aveyron; S = Unité Ic.	<i>Grallator minusculus</i> ce travail.	IA = Sciau 1998; C = musée de Millau, N° 56 (moulage), coll. Sciau; M = 6 empreintes.
N° 28, Trébans; C = Rivière-sur-Tarn; D = Aveyron; S = Unité IIIa.	<i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967.	IA = J. et D. Angilella 1998; M = 2 empreintes.
N° 29, Novis; C = Sévérac-le Château; D = Aveyron; S = Unité IIIc.	<i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967.	IA = J. et D. Angilella 1998 ; C = musée de Millau, N° 74 à 76, (échantillons), coll. Sciau ; M = 53 empreintes.
N° 31, Jouvenet-Sud; C = Comprégnac; D = Aveyron; S = Unités IIIb et IIIc.	31A : <i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967; 31B : <i>G. minusculus</i> , ce travail.	IA = Sciau 1999; C = musée de Millau, N° 93 à 96 (échantillons) et N° 101 (moulage), coll. Sciau; M = 16 empreintes.
L-1, La Fage, D = Hérault; S = Unité IIc.	<i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990.	IA = Lapeyrie 1978; C = musée de Lodève; N° = LAP 10 (échantillon), coll. Lapeyrie; M = 1 empreinte.
L-2, La Fage, D = Hérault; S = Unité IIc.	10 empreintes tridactyles.	IA = Lapeyrie, Gand, Sciau 2000; détruites.
L-3, Fangarine; D = Hérault; S = Unité IIIa.	<i>Batrachopus</i> sp.; cf. <i>Anomeopus</i> et cf. <i>Trisauropodiscus</i>	IA = Lapeyrie 1978; C = musée de Lodève; N° = LAP 1 à 11, sauf n° 4 (échantillons), coll. Lapeyrie; M = 10 empreintes.
L-4, Les Baumes; D = Hérault; S = Unité IVb.	cf. <i>Anomeopus</i> et cf. <i>Trisauropodiscus</i>	IA = Lapeyrie 1978; C = musée de Lodève; N° = LAP4, 8, 14, 16, 20, 21, coll. Lapeyrie; M = 9 empreintes.
L-6, Plo de la Roque; D = Hérault; S = Unité IIIA.	<i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT, 1967.	IA = Lapeyrie 1978; C = musée de Lodève, N° LAP 17A et B (échantillons), coll. Lapeyrie ; M = 2 empreintes.
P1, Campagnac; C = Campagnac; D = Aveyron; S = ?	<i>Grallator</i> sp.	IA = Pouillon 1984, sur place.

Tableau C. — Localisation, contenu et caractéristiques des gîtes de St-Beauzély, Puech-de-la-Croix, Escalette, Fadarelle, Frayssinet, Bouscayrols, la Grangette, Trébans, Novis, Jouvenet-Sud, la Fage, Fangarine, les Baumes, Plo-de-la-Roque et Campagnac.

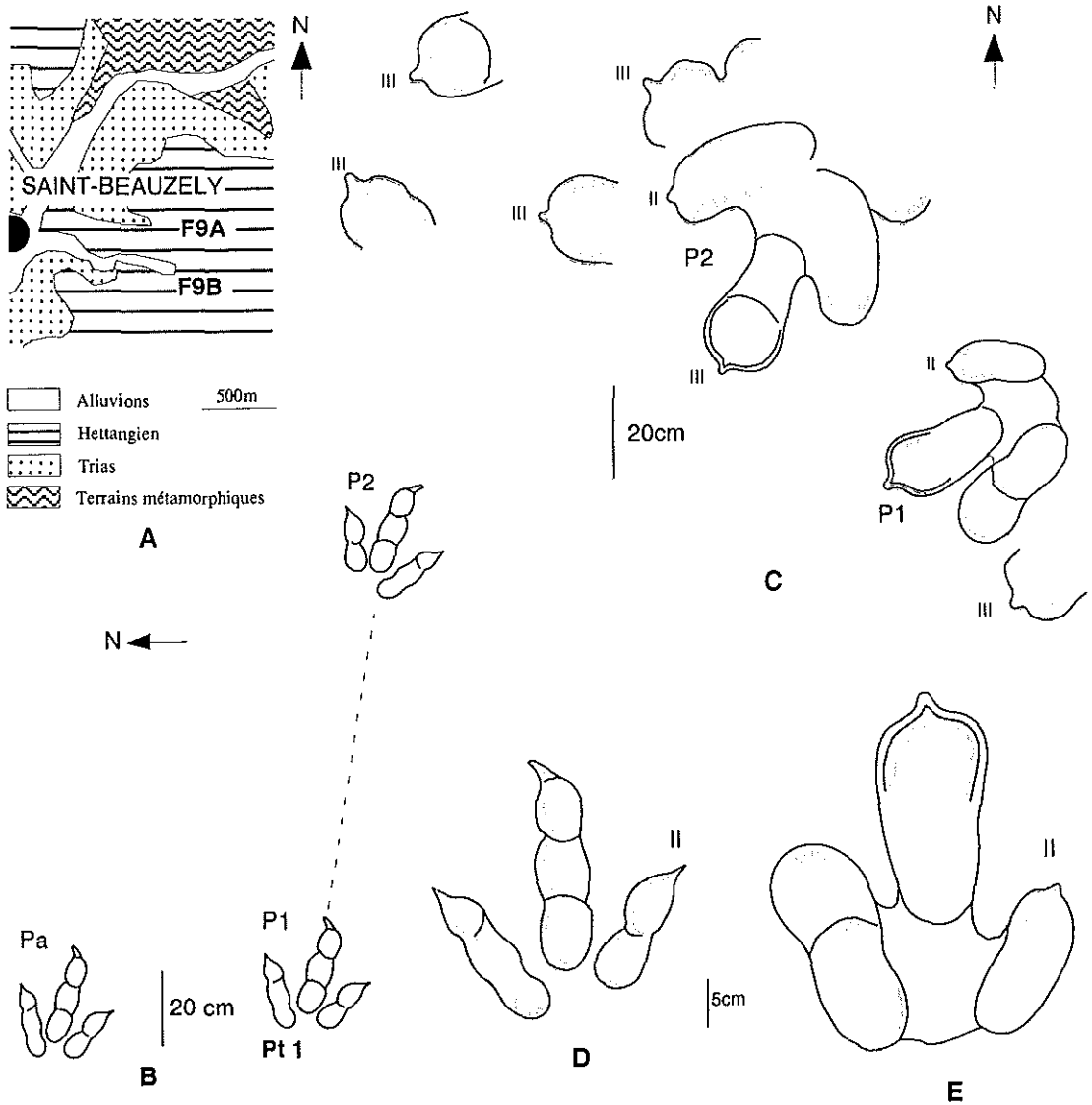
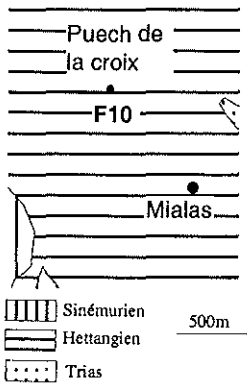
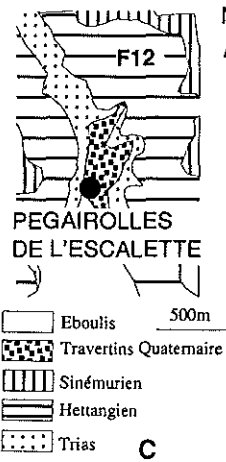


Figure 34. — Localisation du gîte F9 de St-Beauzély avec 2 niveaux F9A et F9B; fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B : *Grallator lescurei*, Pt-1 et trace isolée de F9A; C : surface à *E. giganteus sensu ce travail*; gîte F9B; D : *G. lescurei*, Pt-1, P1 de F9A, éch. 81, CJS; E : *E. giganteus sensu ce travail*, P1 de F9B.

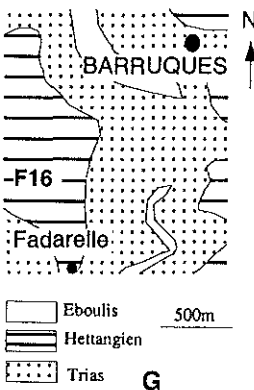
Le gîte n° 12 du Pas de l'Escalette. Il est situé dans la falaise de l'Hettangien Inférieur (fig. 2), qui borde l'A 75, en se dirigeant vers le Pas de l'Escalette. Il n'offre que 4 empreintes : trois de petite taille avec $L \times l = 118 \times 70$ mm, de l'unité ID (fig. 35, E, F) et une autre plus grande, $L \times l = 306 \times 195$ mm, de l'unité IC, avec un angle de divergence II-IV de l'ordre de 37° (fig. 35D; n° 11). Le rapport de la longueur du pied à sa largeur ($L/W = 1,58$) et l'angle de divergence $< 40^\circ$, conduisent à rattacher la grande empreinte à *Grallator minusculus* (pl. 8). Elle est *G. lescurei* d'après la figure 37 dans laquelle les n°s 14 et 15 (fig. 35 E, F, niveau 12B) peuvent être considérés comme *G. sauclierensis*; la n° 16 (niveau F12B) étant proche de *G. variabilis*. Mais les n° 14, 15, 16 sont morphologiquement des *G. variabilis*.



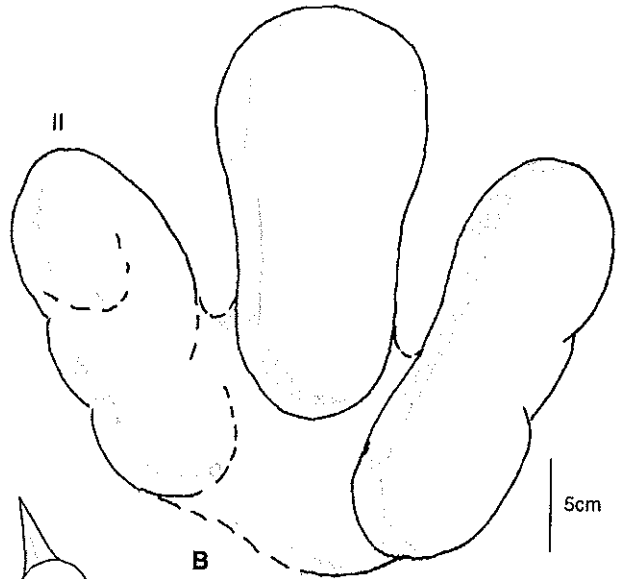
A



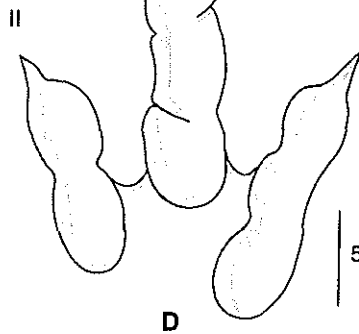
C



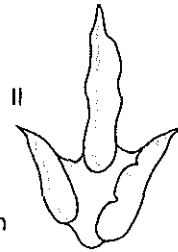
G



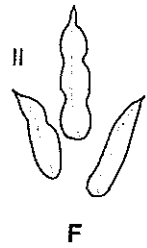
B



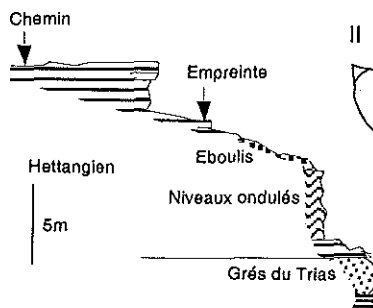
D



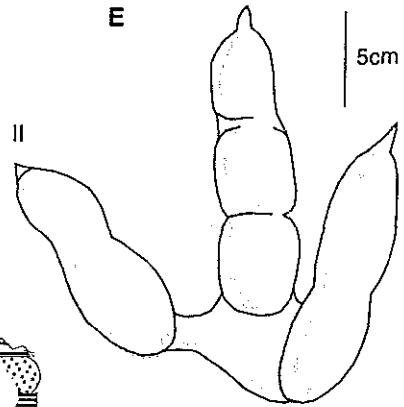
E



F

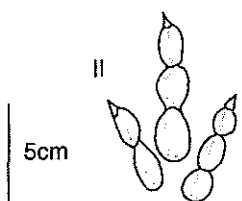
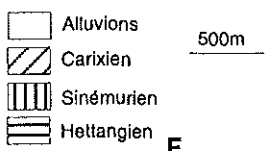
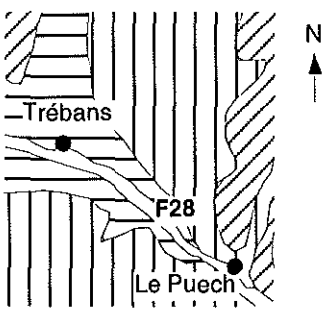
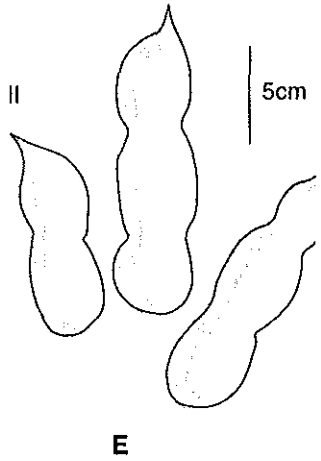
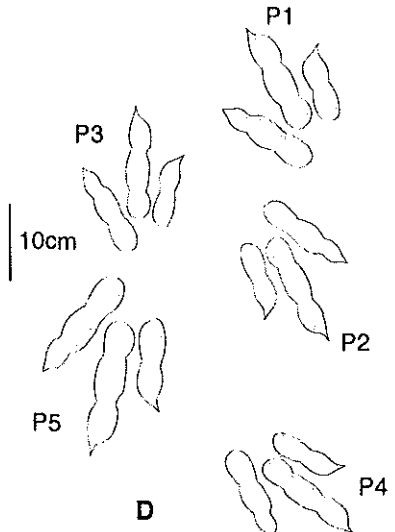
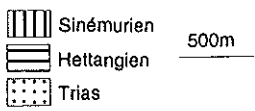
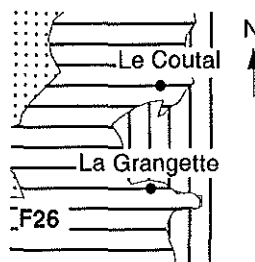
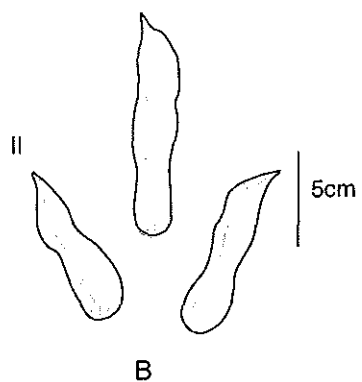
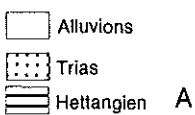
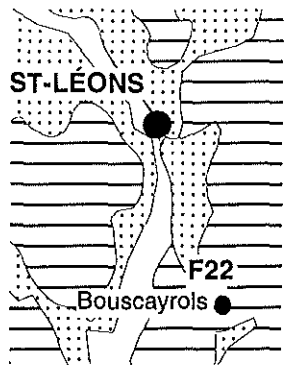


H



I

Figure 35. — A – B : le gîte F10 du Puech-de-la-Croix; A : localisation sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B : *E. giganteus sensu ce travail* = *E. divaricatus* Demathieu et Sciau 1999; C – F : Le gîte F12 l'Escalette, C : localisation sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de le Caylar, D : *Gallator minusculus*, E et F : *G. variabilis*; G – I : le gîte F16 de Fadarelle, G : localisation sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély, H : coupe du gîte, I : *G. lescurei*.



G

Figure 36. — A, C et F : localisation sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély des gîtes F22, F26 et F28; A-C : le gîte F22 de Bouscayrols avec B = *G. lescurei*, éch. 38, JS; C – E : le gîte F26 de La Grangette avec D, E = *G. lescurei*, D = dalle D2, E = P1, dalle D1, éch. 56; F et G : le gîte F28 de Trébans avec F = *G. variabilis*.

Le gîte n° 16 de Fadarelle. Près de l'Ermitage, sur un banc dolomitique horizontal, une grande trace tridactyle y a été observée. Elle est aussi longue que large en raison d'un angle II-IV très ouvert, égale à 54°. Seule les coussinets du III, au nombre de 3, sont visibles (fig. 35 I). Les bourrelets de compression sont bien marqués. La morphologie de la trace rappelle *G. sauclierensis* (JS) mais elle a la morphométrie de *G. lescurei* (fig. 37)

Le gîte n° 22 de Bouscayrols. Il est situé à 1 km au sud de St-Léons et correspond à une ancienne carrière ouverte dans l'Hettangien inférieur. Une empreinte y a été découverte (moulage n° 38, coll. JS). Sa forme rappelle *G. sauclierensis*. Cette détermination est confirmée par la comparaison des intervalles de confiance des rapports puisque, 7 d'entre eux sur 9, sont contenus dans ceux de l'ichnoespèce de référence. Dans la figure 37, son point correspondant 327 a plus de similitude avec *G. lescurei*.

Le gîte n° 26 de la Grangette. Sur un chemin menant à Castelmus par le ravin de Carlesse, à une dizaine de mètres avant les Grés massifs du Trias et à 3m au-dessus du niveau de "Calcaire Ondulé IB", dans l'Unité IC (fig. 2), on peut remarquer deux dalles qui portent des traces tridactyles. L'une de celles-ci, retournée sur son emplacement d'origine, porte une contre-empreinte. L'autre, qui a glissé en contrebas du talus, a 5 empreintes (épireliefs concaves) de même facture (Fig. 36 D). Les 6 empreintes forment un ensemble homogène. Elles sont dans, ou en bordure, du nuage de points *G. lescurei* (Fig. 37).

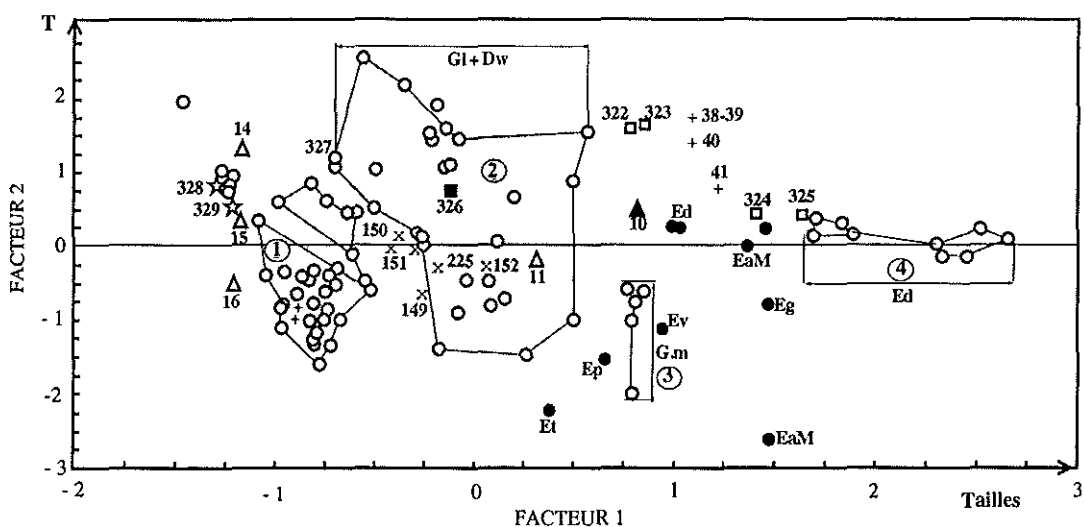


Figure 37. — ACP : situation des empreintes n° 10 (Puech de la Croix, triangles noirs), n° 11, 14-16 (Pas de l'Escalette, triangles blancs), n° 148-152 (la Grangette, sigle : x), n° 39-41, 320-321 (Montgisty, sigle : +), n° 322-325 (St-Beauzély, carrés blancs), n° 326 (Fadarelle, carrés noirs), n° 327 (Bouscayrols, ronds blancs), n° 328-329 (Trébans, sigle : étoile), au sein des nuages des points-ichnospecifics de références des Causses; cf. fig. 50 pour les abréviations des ichnoespèces américaines (ronds noirs).

Le gîte n° 28 de Trébans, Rivière-sur-Tarn. Deux traces aux orteils fins, munis de griffes pointues ont été recueillies dans un niveau de plaquettes affleurant dans le talus du bord de route. Leur morphologie rappelle celle de *G. variabilis* (J S). Dans la figure 37, l'un des points correspondants, le n° 328 est très proche du n° 191 qui est celui d'un *G. variabilis*. L'autre, le n° 329, le serait davantage du n° 209 qui est un *G. sauclierensis*.

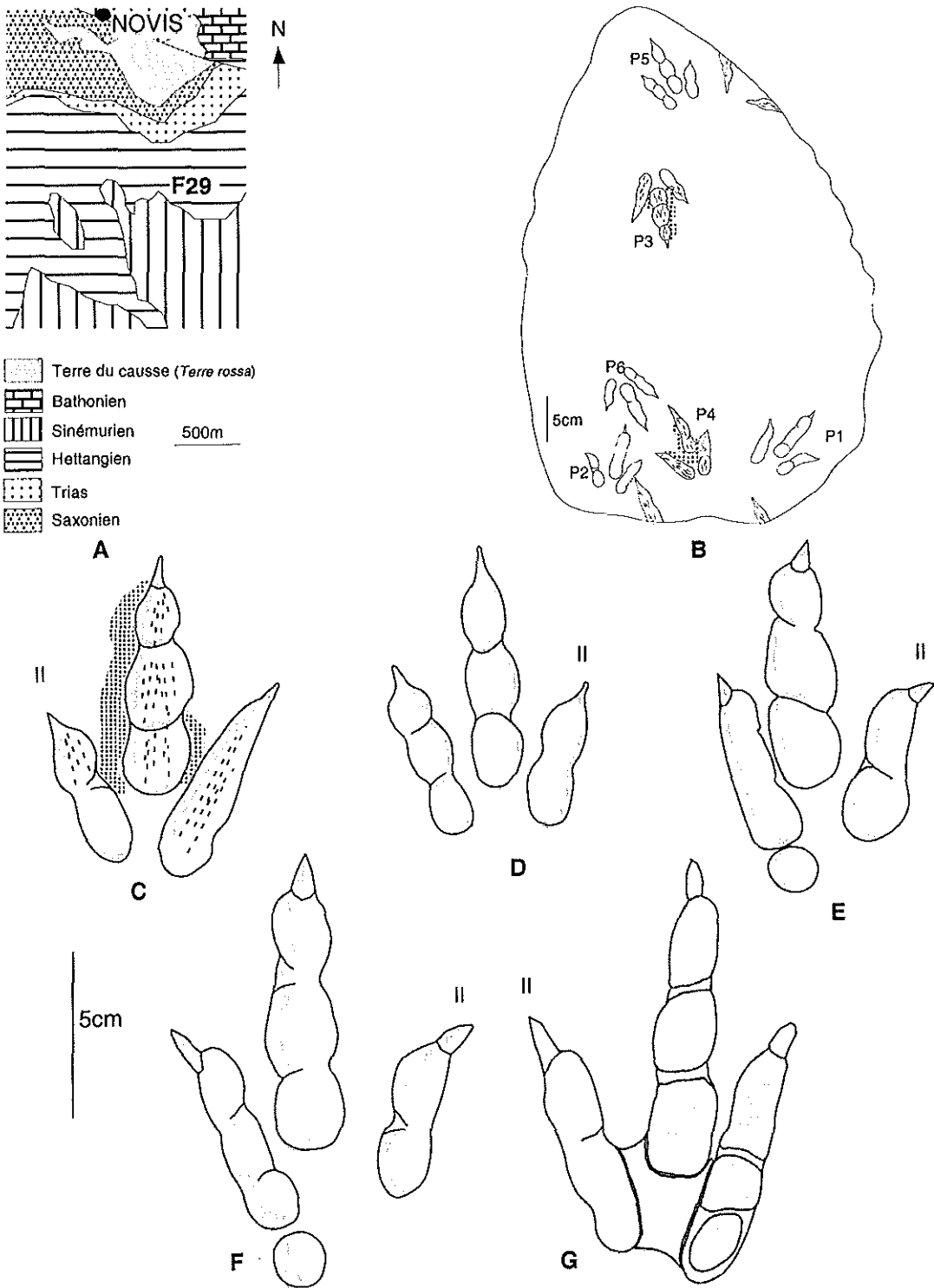


Figure 38. — A : localisation du gîte F29 Novis à *G. variabilis* sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B : dalle 1, éch. 104, position de P1 à P6, n° 46-51; C et D : dalle D1, détail de P3 et P5; E : éch. 76; F: éch. 102, CJS; G: éch. 74 avec la marque des écailles; CJS.

Le gîte n° 29 de Novis: C'est un des sites les plus riches en empreintes de pas de dinosaures des Causses. Signalé en août 1998 par J. et D. Angilella, il se trouve au bord de la route qui va de Novis à Samonta (pl. 5). Les niveaux feuilletés de l'Unité III D (Sinémurien inférieur) (fig. 2) ont fourni un grand nombre d'empreintes sur une trentaine de cm. Ils contiennent aussi des marques de racines, de fines fentes de dessiccation et des rides d'oscillation.

Les empreintes sont assez petites : 90 à 125 cm de long sur 60 à 95 cm de large. Les orteils sont longs et fins, le II un peu plus écarté du III que le IV, munis de griffes relativement petites et pointues qui parfois sont les seuls indices de la présence de l'autopode. Une trace bien conservée permet d'observer l'aspect du tégument montrant les papilles rondes (Fig. 38 G, pl. 5), véritable sceau de la face des orteils des Archosauriens (Crocodiliens, Thécodontes, Dinosaures) et des Oiseaux. Le rapport L/W est de l'ordre de 1,4 et l'angle interdigital II-IV vaut 40°. L'étude statistique montre l'homogénéité de cet échantillon de 53 spécimens, ce qui permet de conclure qu'il ne représente qu'une seule ichnoespèce qui est, par les affinités tant morphométriques que morphologiques *Grallator variabilis* LAPPARENT & MONTENAT, 1967. L'examen de la figure 39 confirme cette détermination et montre que les traces de Novis forment un nuage qui contient celui à *G. variabilis* de Sauclières, le prolongeant vers les petites tailles.

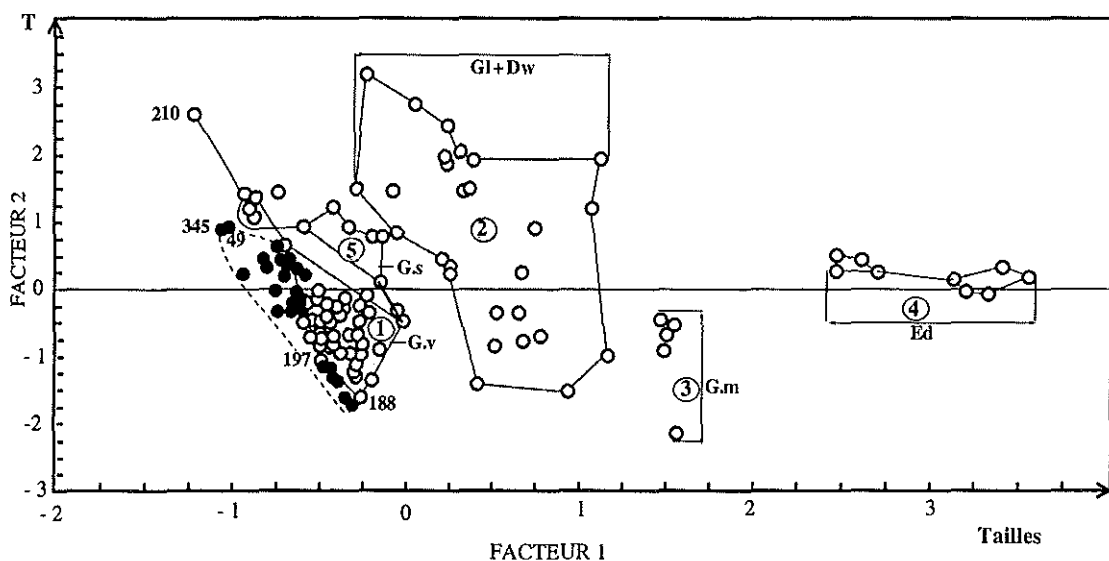


Figure 39. — Situation des empreintes n° 42-62, 330-361 de Novis (ronds noirs), au sein des nuages des points-ichnosécifiques *G. variabilis* de Sauclières.

Les gîtes 31A et 31B de Jouvenet-Sud: Des deux gisements repérés sur ce site, le premier (F31A) se trouve dans les bancs feuilletés de l'Unité IIIB. De nombreuses petites empreintes tridactyles sont visibles sur plusieurs niveaux, distants de quelques cm. Leurs longueurs varient de 80 à 120 mm, les orteils sont bien individualisés avec des griffes fines et acérées. Les coussinets sous-digitaux sont parfois visibles. L'étude statistique des rapports des mesures des caractères montre que ces ichnites, quoique plus petites, présentent des affinités avec *Grallator sauclierensis*, ichnoespèce à laquelle on

peut les rattacher. La répartition des points dans la figure 41 indique que c'est le cas pour les n° 364, 365, 368, 369, 371. Par contre, pour les autres, à angle T plus petit, ils sont proches de l'ensemble *G. variabilis*.

Le deuxième gisement (F31B), en bordure d'un chemin, à 200 m du premier, se trouve dans l'unité IIID. Il contient des empreintes de grande taille : L x l = 300 x 200 mm, environ pour la plus grande (fig. 40 F). Sur les quatre repérées, une seule est complète. Malgré cette lacune, on peut considérer que ces traces appartiennent à l'ichnogène *Grallator* par l'angle de divergence des orteils médians < 50° et le rapport L/W supérieur à 1,5. En considérant la figure 41 c'est un *G. lescurei* (n° 362) (pl. 8).

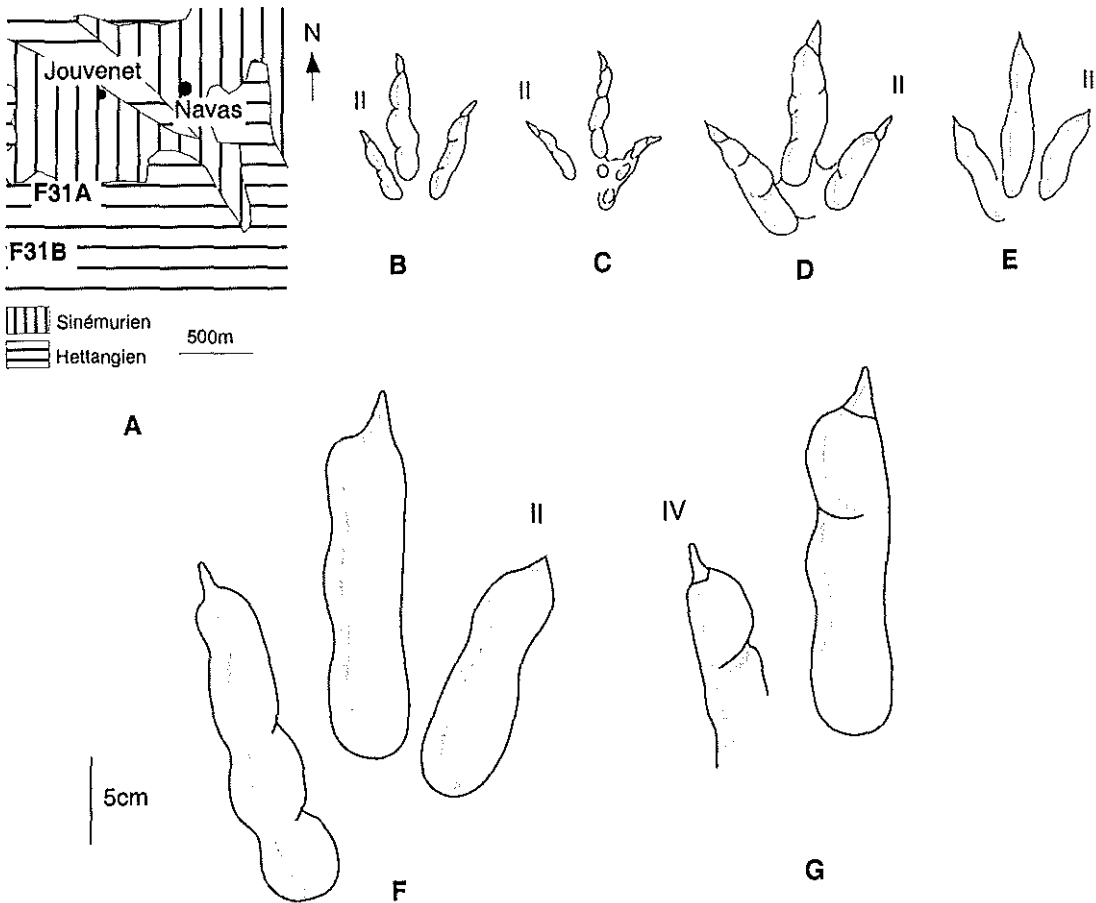


Figure 40. — Le gîte F31 de Jouvenet-Sud avec 2 niveaux F31A et F31B. A : localisation sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B - E : *G. variabilis*, F31A; F - G : *G. minusculus*, F31B, éch.83; JS.

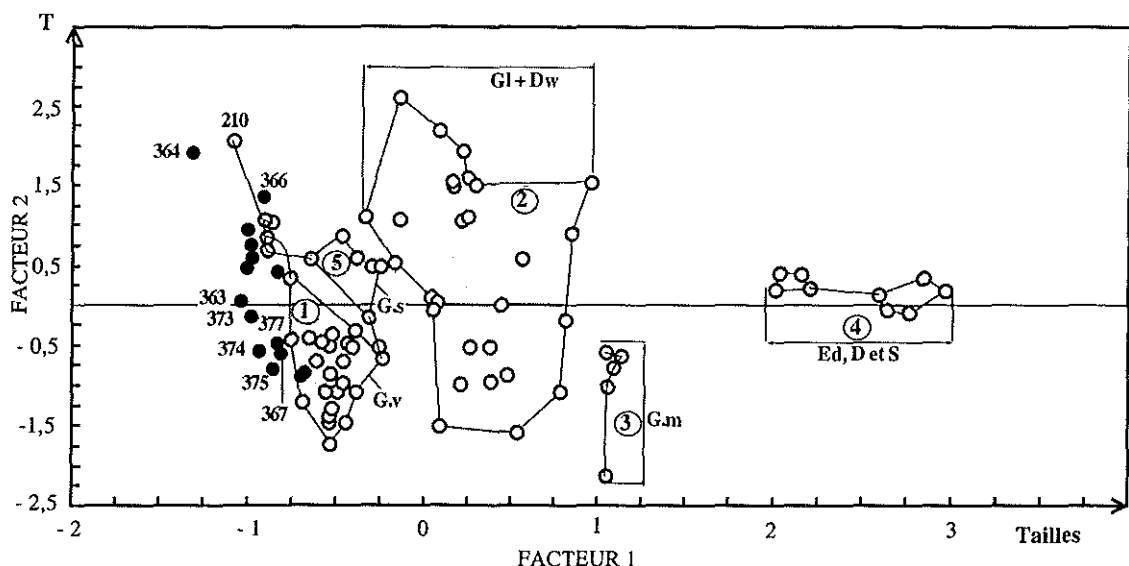


Figure 41. — ACP : Situation des empreintes n° 362-377 de Jouvenet-Sud (ronds noirs), au sein des nuages des points-ichnospecifics de références des Causses.

Les gîtes de la bordure méridionale du Causse du Larzac (Fig. 1)

Gîtes L1-L8. Ils ont été découverts par Jean Lapeyrie en 1978 à l'ouest de Lodève, entre la D 142 et la D902. L1-L4 sont situés à l'ouest des Plans et L5, au Nord. Pour les premiers, on y accède en empruntant une piste forestière privée à partir de ce hameau (carte le Caylar Ouest au 1/25000) (fig. 2).

Les gîtes L1 et L2 sont proches l'un de l'autre, localisés entre la Fage et Fangarine. L1 a fourni une trace de pied tridactyle aux doigts larges, dont l'angle interdigital II-IV vaut 90° (fig. 42 B; éch. LAP 10, n° 225). Longue d'une vingtaine de cm, elle appartient au nuage *G. lescurei* (fig. 44). Un peu plus loin, le long du chemin, L2 correspond à un affleurement de 2 m de hauteur à laminites algaires, surmontées par des marnes vertes. Il contient des rides d'oscillation, des ichnites et il est riche en grandes géodes de calcite. Au cours d'une mission commune, nous avons observé, à la base, une dizaine d'empreintes tridactyles en place, dirigées dans les directions N 130, 190 et 300. Les plus grandes ($L \times l = 30 \times 22$ cm) appartiennent à une piste. L'ensemble a été détruit mécaniquement depuis notre découverte d'août 2000. L1 et L2 sont localisés dans l'Unité II C (fig. 2).

Le gîte L3, situé à 750 m au nord des précédents, entre Fangarine et Salnaruc (fig. 42), appartient à la base de l'Unité III A (fig. 2). Il correspond à un affleurement très fossilifère qui débute par un banc métrique de dolomie surmontée par 50 cm de "plaquettes" charbonneuses à restes végétaux abondants ayant fourni, en août 2000, des rides d'interférence, des traces crocodiloïdes : *Batrachopus sp.* et celles de Dinosaures bipèdes tridactyles, d'une dizaine de cm de longueur. En 1978, Jean Lapeyrie y avait récolté 12 empreintes de pied aux doigts fins, souples et flexueux munies d'un talon plus ou moins bien dessiné (fig. 42 C-L). Certaines d'entre elles sont des épireliefs concaves qui ont conservé des fragments d'hyporeliefs (éch. LAP 11C par exemple).

peut les rattacher. La répartition des points dans la figure 41 indique que c'est le cas pour les n° 364, 365, 368, 369, 371. Par contre, pour les autres, à angle T plus petit, ils sont proches de l'ensemble *G. variabilis*.

Le deuxième gisement (F31B), en bordure d'un chemin, à 200 m du premier, se trouve dans l'unité IIID. Il contient des empreintes de grande taille : $L \times l = 300 \times 200$ mm, environ pour la plus grande (fig. 40 F). Sur les quatre repérées, une seule est complète. Malgré cette lacune, on peut considérer que ces traces appartiennent à l'ichnogénère *Grallator* par l'angle de divergence des orteils médians $< 50^\circ$ et le rapport L/W supérieur à 1,5. En considérant la figure 41 c'est un *G. lescurei* (n° 362) (pl. 8).

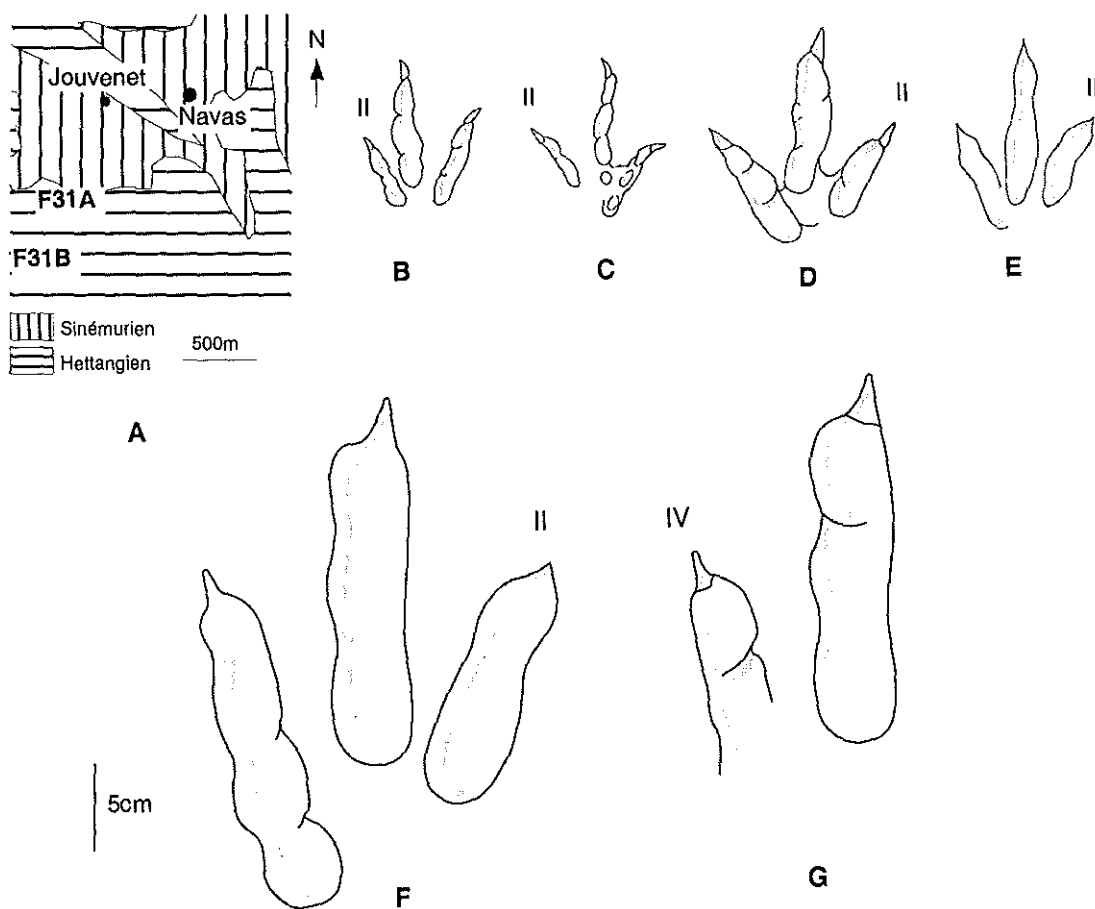


Figure 40. — Le gîte F31 de Jouvenet-Sud avec 2 niveaux F31A et F31B. A : localisation sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély; B - E : *G. variabilis*, F31A; F - G : *G. minusculus*, F31B, éch.83; JS.

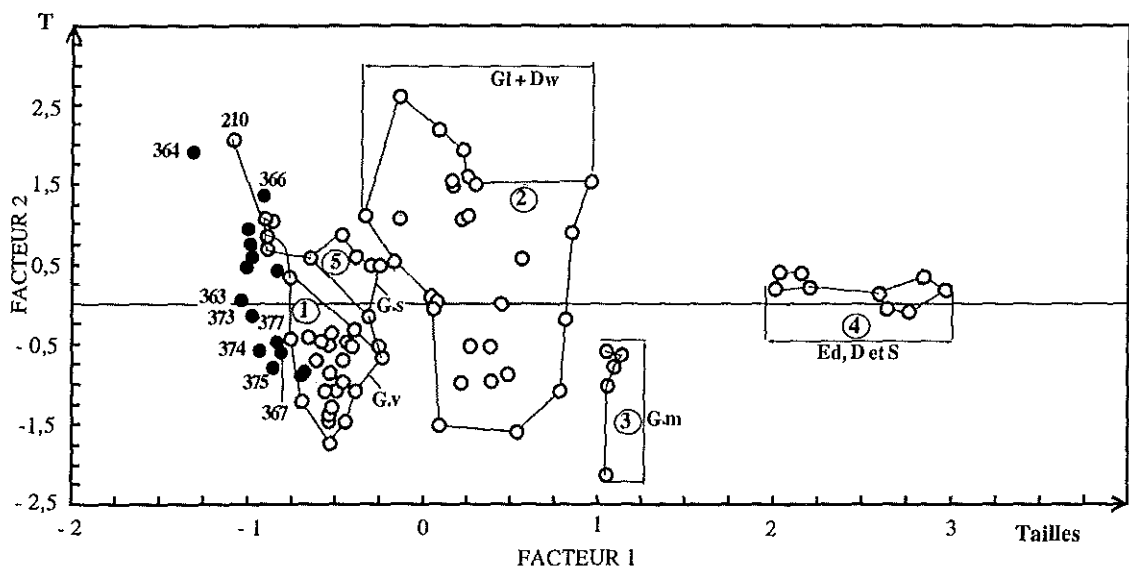


Figure 41. — ACP : Situation des empreintes n° 362-377 de Jouvenet-Sud (ronds noirs), au sein des nuages des points-ichnospcifiques de références des Causses.

Les gîtes de la bordure méridionale du Causse du Larzac (Fig. 1)

Gîtes L1-L8. Ils ont été découverts par Jean Lapeyrie en 1978 à l'ouest de Lodève, entre la D 142 et la D902. L1-L4 sont situés à l'ouest des Plans et L5, au Nord. Pour les premiers, on y accède en empruntant une piste forestière privée à partir de ce hameau (carte le Caylar Ouest au 1/25000) (fig. 2).

Les gîtes L1 et L2 sont proches l'un de l'autre, localisés entre la Fage et Fangarine. L1 a fourni une trace de pied tridactyle aux doigts larges, dont l'angle interdigital II-IV vaut 90° (fig. 42 B; éch. LAP 10, n° 225). Longue d'une vingtaine de cm, elle appartient au nuage *G. lescurei* (fig. 44). Un peu plus loin, le long du chemin, L2 correspond à un affleurement de 2 m de hauteur à laminites algaires, surmontées par des marnes vertes. Il contient des rides d'oscillation, des ichnites et il est riche en grandes géodes de calcite. Au cours d'une mission commune, nous avons observé, à la base, une dizaine d'empreintes tridactyles en place, dirigées dans les directions N 130, 190 et 300. Les plus grandes ($L \times l = 30 \times 22$ cm) appartiennent à une piste. L'ensemble a été détruit mécaniquement depuis notre découverte d'août 2000. L1 et L2 sont localisés dans l'Unité II C (fig. 2).

Le gîte L3, situé à 750 m au nord des précédents, entre Fangarine et Salnaruc (fig. 42), appartient à la base de l'Unité III A (fig. 2). Il correspond à un affleurement très fossilifère qui débute par un banc métrique de dolomie surmontée par 50 cm de "plaquettes" charbonneuses à restes végétaux abondants ayant fourni, en août 2000, des rides d'interférence, des traces crocodiloïdes : *Batrachopus* sp. et celles de Dinosaures bipèdes tridactyles, d'une dizaine de cm de longueur. En 1978, Jean Lapeyrie y avait récolté 12 empreintes de pied aux doigts fins, souples et flexueux munies d'un talon plus ou moins bien dessiné (fig. 42 C-L). Certaines d'entre elles sont des épireliefs concaves qui ont conservé des fragments d'hyporeliefs (éch. LAP 11C par exemple).

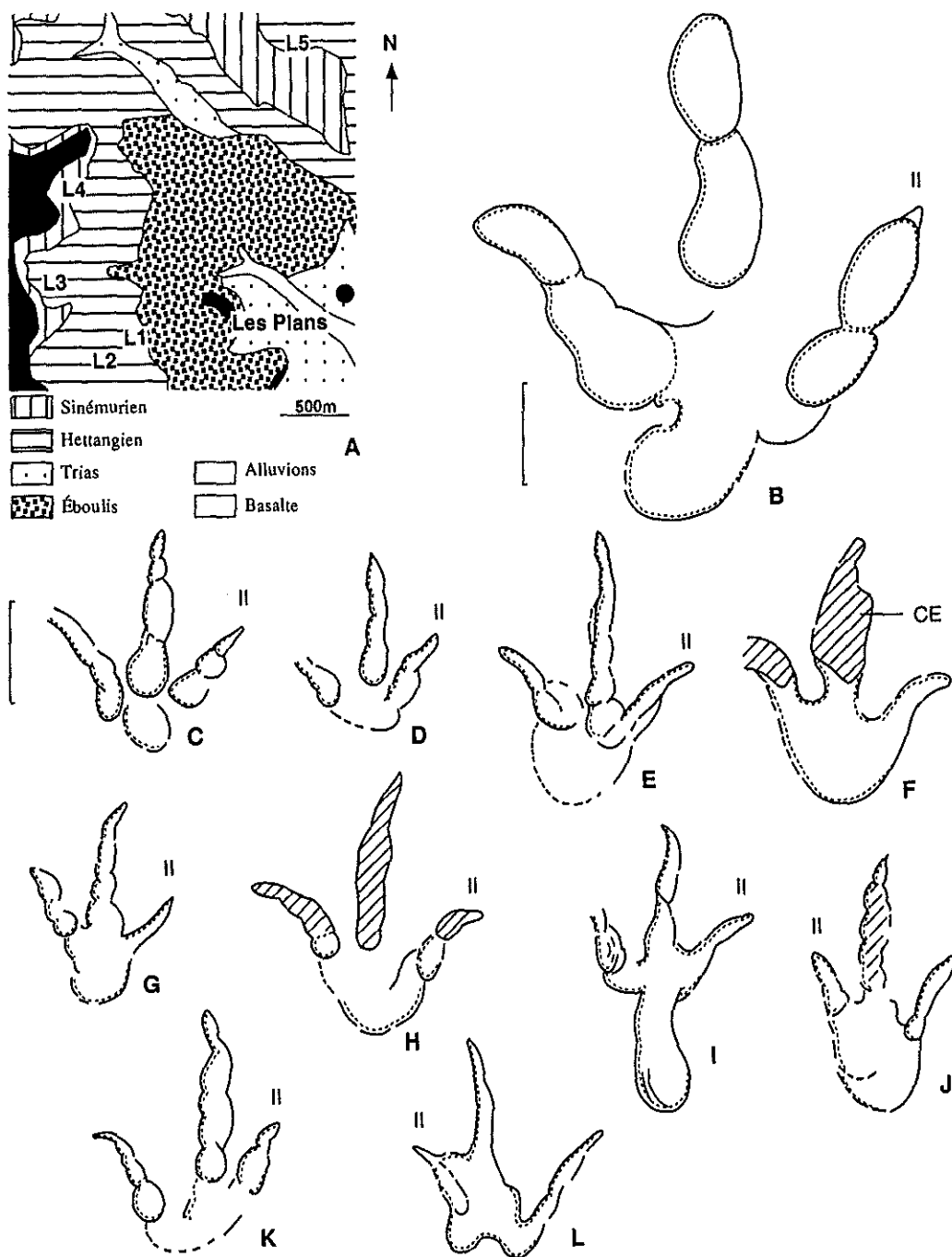


Figure 42. — A: localisation des gîtes Lapeyrie L1–L5 sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de Le Caylar. B : *G. lescurei*, gîte L1, éch. LAP 10; C–L : gîte L3 avec C–F = *Grallator* sp., éch. LAP1-3; F et G = *Grallator* sp., éch. LAP 5A et 7A, H = cf. *G. saulierensis*, éch. LAP5B, I = cf. *Moraesichnium* sp., éch. LAP7B; J–K = *G. variabilis*, éch. LAP7C–7D; L = *Grallator* sp., éch. LAP 11; CE : contre-empreinte restée dans l'empreinte; échelle = 5 cm pour toutes les ichnites.

Les éch. LAP 2, 3, 5, 7 (coll. Lapeyrie) (fig. 42 C-L) sont associées à des laminites algaires et LAP 7 l'est à un ancien sol de végétation.

Dix traces ont été mesurées (n° 226-236). Avec, en moyenne, $L \times l = 108 \times 93$ mm, elles sont aussi longues que larges avec un grand angle interdigital de 65° ($50 - 90^\circ$). Dans la fig. 44, elles forment un nuage qui est nettement décalé de *G. variabilis*, excepté les n° 234 et 235 (éch. LAP 7C, 7D = fig. 42 J, K) qui en sont proches. On notera aussi que les n° 230 et 236 (éch. LAP 5B = fig. 42 H; LAP11 = fig. 42 K) ont des similitudes avec la n° 210 qui est un *G. sauclicerensis*. Les autres exemplaires de L3, situés au-dessus du n° 210 sont actuellement morphométriquement originales et morphologiquement proches de *Trisauropodiscus* ELLENBERGER, 1972. Cet ichnogène regroupe 6 ichnoespèces qui ont été observées dans le Groupe Stormberg inférieur daté du Norien par Olsen et Sues (1986). Quant au spécimen LAP 7B (fig. 42 J), il rappelle certaines formes d'*Anomoepus* plantigrades (Lull 1904-1953).

Le gîte L4 est localisé à 200 m, au nord des Baumes. Il correspond à des laminites surmontant un niveau présentant des rides, riche en chailles qui indiquent une appartenance de l'ensemble à l'Unité IV et probablement à l'Ensemble B. L'inventeur n'y a trouvé que des traces de bipèdes tridactyles. L'une d'entre elles (éch. LAP 21, n° 245) est plus grande que les autres. Aussi longue que large avec $L \times l = 210$ mm, elle montre un écart angulaire II-IV voisin de 80° . Dans la figure 44, elle est localisée un peu au-dessus du nuage *G. lescurei*. Les autres empreintes (fig. 43; n° 237-244; éch. LAP 4, 6, 8A, 8B, 14A, 16 A, 16B, 20) ont les mêmes caractéristiques morphologiques que celles du gîte L3 (fig. 42). Elles en ont aussi les mêmes dimensions moyennes avec $L \times l = 112 \times 89$ mm. L'angle II-IV est néanmoins un peu plus grand, 70° contre 65° . La répartition des points indique, qu'effectivement, beaucoup d'entre elles sont comprises dans le nuage L3 sauf les n° 238, 240 (éch. 6D = fig. 43C; 8B = fig. 43 E) qui ont des similitudes avec *G. variabilis*. Les tests effectués sur les moyennes et les variances de plusieurs rapports confirment l'appartenance de ces 2 échantillons de L3 et L4 à la même ichnopolulation puisque toutes les valeurs de t ou de F (sauf une) sont inférieures à t et F lus au seuil de 5%. Il n'y a donc pas de différences significatives entre ces 2 échantillons d'empreintes. Il paraît donc justifié de les regrouper en soulignant que la majorité d'entre elles ont des morphologies proches de celles de *Trisauropodiscus* et, pour l'une d'entre elles, d'*Anomoepus* : toutes ichnites attribuées à des Ornithopodes (Lull, 1953) ou à des Proto-Aviens pour celles d'Afrique du Sud (Ellenberger, 1972).

La localisation des points-empreintes des gîtes L3 et L4 dans un graphique III/IV = f (III/II) parmi ceux représentant les différentes ichnoespèces d'*Anomoepus* montrent qu'il n'y a pas de similitude entre ces deux échantillons. Les traces caussenardes se distinguent par des rapports III/IV et III/II plus élevés donc un doigt III plus grand. Par contre il y a des affinités entre les spécimens représentés sur les fig. 42 B, C, F, K, L et *Trisauropodiscus aviforma* ELLENBERGER, 1972. Mais ces dernières traces ne dépassent pas 4 cm de longueur !

Finissons cet inventaire en mentionnant que J L a aussi trouvé au Sud de Camp Grand, sur le rebord occidental du Plateau du Grézac, le gîte L5 qui lui a fourni une dalle dolomitique à petites traces incomplètes (LAP 9; fig. 2).

Le gîte L6 est situé au NE de Lodève, le long de la D25, entre St-Etienne-de-Gourgas et St-Pierre de la-Fage. (fig. 42), au Plo de la Roque. Il appartient à l'Unité

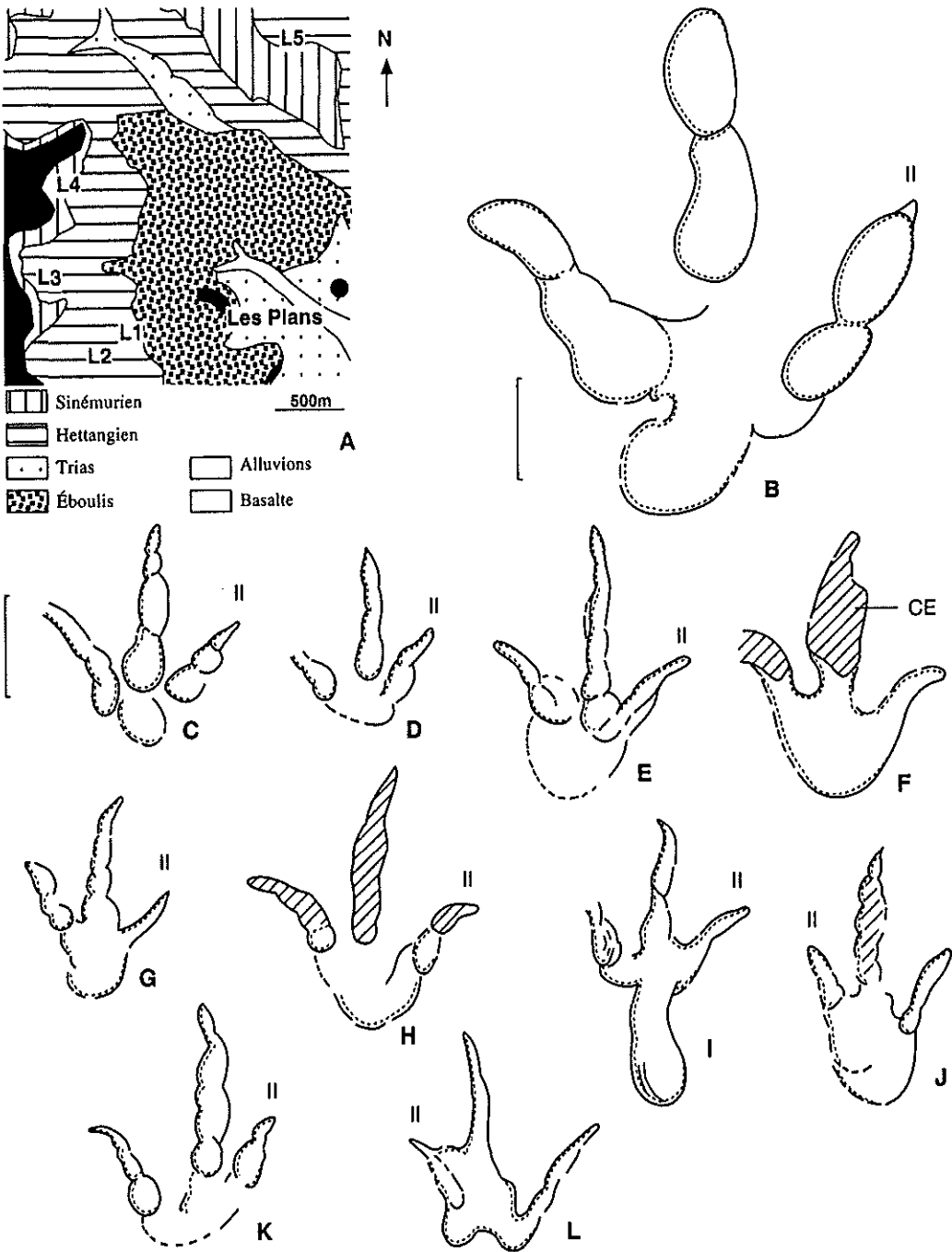


Figure 42. — A: localisation des gîtes Lapeyrie L1 –L5 sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de Le Caylar. B : *G. lescurei*, gîte L1, éch. LAP 10; C – L : gîte L3 avec C-F = *Grallator* sp., éch. LAP1-3; F et G = *Grallator* sp., éch. LAP 5A et 7A, H = cf. *G. saucierensis*, éch. LAP5B, I = cf. *Moraesichnium* sp., éch. LAP7B; J-K = *G. variabilis*, éch. LAP7C-7D; L = *Grallator* sp., éch. LAP 11; CE : contre-empreinte restée dans l'empreinte; échelle = 5 cm pour toutes les ichnites.

Les éch. LAP 2, 3, 5, 7 (coll. Lapeyrie) (fig. 42 C-L) sont associées à des laminites algaires et LAP 7 l'est à un ancien sol de végétation.

Dix traces ont été mesurées (n° 226-236). Avec, en moyenne, $L \times l = 108 \times 93$ mm, elles sont aussi longues que larges avec un grand angle interdigital de 65° ($50 - 90^\circ$). Dans la fig. 44, elles forment un nuage qui est nettement décalé de *G. variabilis*, excepté les n° 234 et 235 (éch. LAP 7C, 7D = fig. 42 J, K) qui en sont proches. On notera aussi que les n° 230 et 236 (éch. LAP 5B = fig. 42 H; LAP11 = fig. 42 K) ont des similitudes avec la n° 210 qui est un *G. saucierensis*. Les autres exemplaires de L3, situés au-dessus du n° 210 sont actuellement morphométriquement originales et morphologiquement proches de *Trisauropodiscus* ELLENBERGER, 1972. Cet ichnogène regroupe 6 ichnoespèces qui ont été observées dans le Groupe Stormberg inférieur daté du Norien par Olsen et Sues (1986). Quant au spécimen LAP 7B (fig. 42 J), il rappelle certaines formes d'*Anomoepus* plantigrades (Lull 1904-1953).

Le gîte L4 est localisé à 200 m, au nord des Baumes. Il correspond à des laminites surmontant un niveau présentant des rides, riche en chailles qui indiquent une appartenance de l'ensemble à l'Unité IV et probablement à l'Ensemble B. L'inventeur n'y a trouvé que des traces de bipèdes tridactyles. L'une d'entre elles (éch. LAP 21, n° 245) est plus grande que les autres. Aussi longue que large avec $L \times l = 210$ mm, elle montre un écart angulaire II-IV voisin de 80° . Dans la figure 44, elle est localisée un peu au-dessus du nuage *G. lescurei*. Les autres empreintes (fig. 43; n° 237-244; éch. LAP 4, 6, 8A, 8B, 14A, 16 A, 16B, 20) ont les mêmes caractéristiques morphologiques que celles du gîte L3 (fig. 42). Elles en ont aussi les mêmes dimensions moyennes avec $L \times l = 112 \times 89$ mm. L'angle II-IV est néanmoins un peu plus grand, 70° contre 65° . La répartition des points indique, qu'effectivement, beaucoup d'entre elles sont comprises dans le nuage L3 sauf les n° 238, 240 (éch. 6D = fig. 43C; 8B = fig. 43 E) qui ont des similitudes avec *G. variabilis*. Les tests effectués sur les moyennes et les variances de plusieurs rapports confirment l'appartenance de ces 2 échantillons de L3 et L4 à la même ichnopopulation puisque toutes les valeurs de t ou de F (sauf une) sont inférieures à t et F lus au seuil de 5%. Il n'y a donc pas de différences significatives entre ces 2 échantillons d'empreintes. Il paraît donc justifié de les regrouper en soulignant que la majorité d'entre elles ont des morphologies proches de celles de *Trisauropodiscus* et, pour l'une d'entre elles, d'*Anomoepus* : toutes ichnites attribuées à des Ornithopodes (Lull, 1953) ou à des Proto-Aviens pour celles d'Afrique du Sud (Ellenberger, 1972).

La localisation des points-empreintes des gîtes L3 et L4 dans un graphique III/IV = f (III/II) parmi ceux représentant les différentes ichnoespèces d'*Anomoepus* montrent qu'il n'y a pas de similitude entre ces deux échantillons. Les traces caussenardes se distinguent par des rapports III/IV et III/II plus élevés donc un doigt III plus grand. Par contre il y a des affinités entre les spécimens représentés sur les fig. 42 B, C, F, K, L et *Trisauropodiscus aviforma* ELLENBERGER, 1972. Mais ces dernières traces ne dépassent pas 4 cm de longueur !

Finissons cet inventaire en mentionnant que J L a aussi trouvé au Sud de Camp Grand, sur le rebord occidental du Plateau du Grézac, le gîte L5 qui lui a fourni une dalle dolomitique à petites traces incomplètes (LAP 9; fig. 2).

Le gîte L6 est situé au NE de Lodève, le long de la D25, entre St-Etienne-de-Gourgas et St-Pierre de la-Fage. (fig. 42), au Plo de la Roque. Il appartient à l'Unité

III A. Les ichnites qui y ont été récoltées sont petites, incomplètes avec des doigts fins et rectilignes (LAP 17A et B; fig. 43). Les points correspondant, les n° 246 et 248 sont un peu à l'écart du nuage *G. variabilis* mais proches de *G. tenuis* (HITCHCOCK, 1858) LULL, 1904.

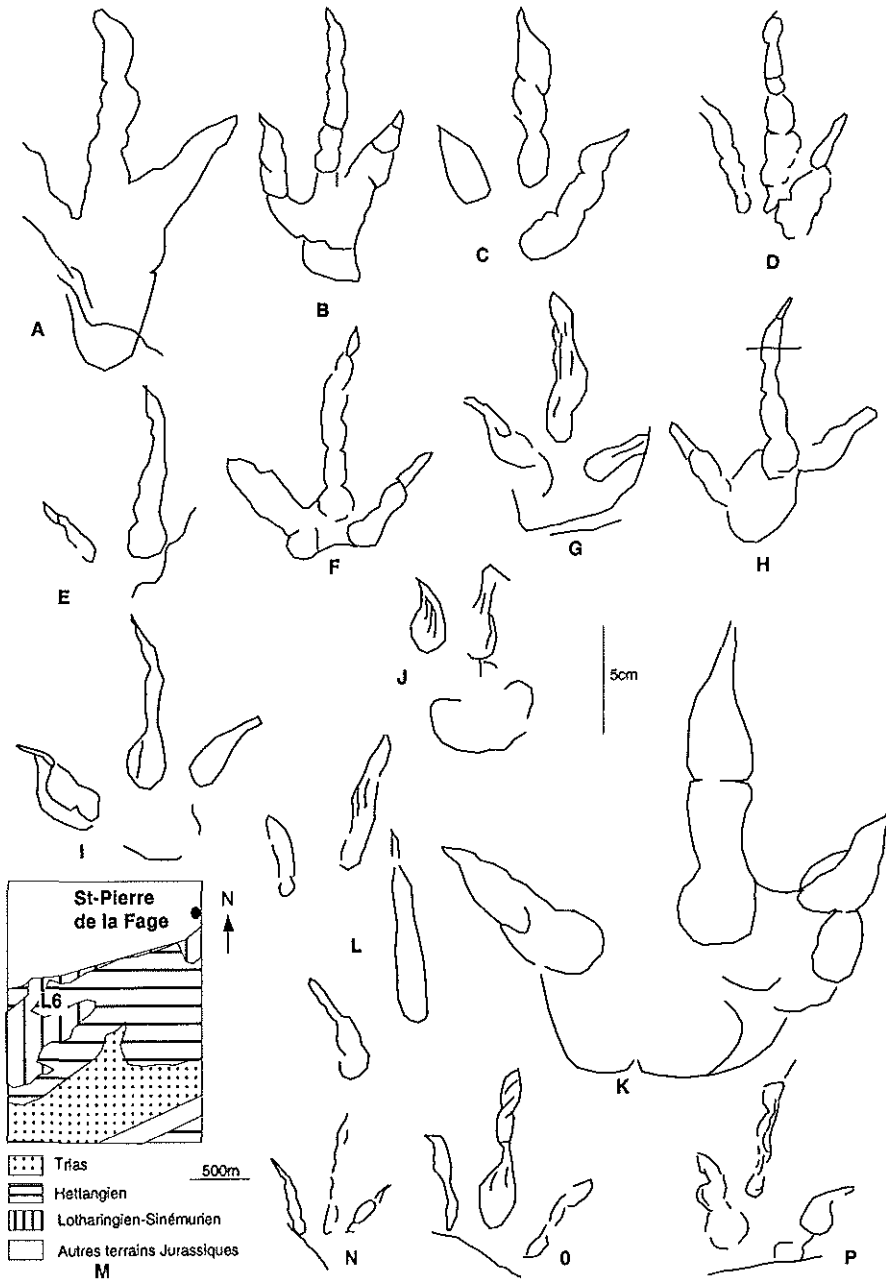


Figure 43. — A : localisation du gîte Lapeyrie L6 sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de Le Caylar; gîte L4 avec B = *Grallator* sp., éch. LAP4, C et E = *G. variabilis*, éch. LAP6 et 8B; D, F-J = *Grallator* sp. avec D, E, G, H, I, J successivement éch. LAP8D, 14 A, 14B, 16A, 16B et 20; M = cf. *G. lescuri*, éch. LAP 21D; gîte L6 avec K, L = cf. *Grallator tenuis*, éch. 17A et B; CE : contre-empreinte restée dans l'empreinte; S : laminite algiaire dans la trace (épi-relief concave); échelle = 5 cm pour toutes les ichnites.

Les gîtes P1 et P2 de Campagnac (Causse de Sévérac-le-Château). Il ont été découverts en 1984 par Jean-Marc Pouillon alors Prospecteur à la Cogema. Ils correspondent à un affleurement bordant la D37 près du ravin de Roquelude (carte de Sévérac-le-Château 2539 est). JMP y a observé des traces tridactyles à la surface inférieure d'une dalle dolomitique en surplomb, à la base de l'Hettangien.

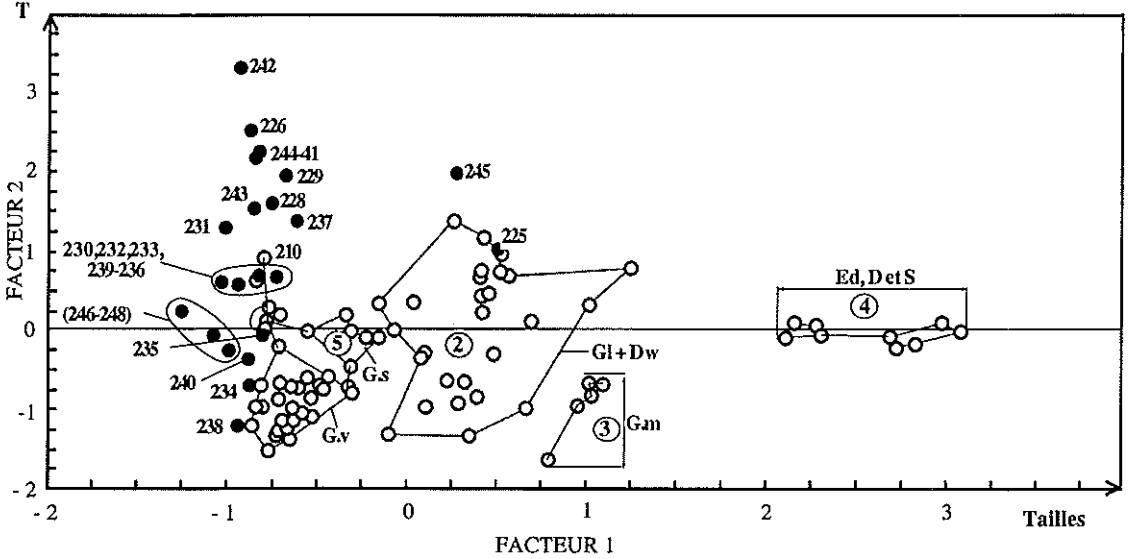


Figure 44. — ACP : Situation des empreintes n° 225 à 248 du sud du Larzac. Gîtes L1-L7 avec L1 (n° 225), L3 (226-236), L4 (237-245), L7 (246-248).

c. Blocs éboulés ou déplacés (tableau D)

Localisation	Noms des ichnites	Observations
N° 5, Viala-du-Tarn; D = Aveyron; S = Unité IC.	<i>Grallator minusculus</i> , ce travail.	IA = A. Carrière 1997; M = 2 empreintes.
N° 11, Le Grézac; C = Lodève; D = Hérault; S = Unité IC.	<i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990; <i>Grallator</i> sp.	R = Thaler 1962; IA = Ch. Bessière 1960; M = 2 pistes, 9 empreintes.
N° 13, Engayresque; C = Sévérac-le-Château; D = Aveyron; S = Unité IE ou IIA.	<i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU, 1990.	IA = Sciau 1998; C= sur place; N° 58 (moulage) coll. Sciau; M = 2 pistes, 6 empreintes.
N° 25, Le Coutal; C = Castelnau-Pégayrols; D = Aveyron; S = IIE.	cf. <i>Moraesichnium</i> et <i>Grallator</i> sp.	IA = Sciau 1998; C = musée de Millau; N° 54-55 (moulages), coll. Sciau; M = 5 pistes, 20 empreintes.

Tableau D. — Localisation, contenu et caractéristiques des gîtes de Vial-du-Tarn, le Grézac, Engayresque et le Coutal.

Commentaire

Le gîte n° 5 du Viala-du-Tarn. Il a été découvert par Alain Carrière dans l'Hettangien inférieur, à l'Est de ce village (fig. 45 A). Une trace assez grande (L x l = 280 x 170 mm) appartient à un bloc qui est maintenant retourné. Il s'agit vraisemblablement d'un *G. minusculus* (pl. 8). Une autre empreinte (L x l = 270 x 180 mm) a été repérée, en place, à 200 m de la précédente, sur le sommet de la falaise qui repose sur les Grès du Trias (fig. 45 B). Le banc ichnitifère appartient à l'Hettangien inférieur. Il est localisé à une dizaine de mètres de la limite Trias-Hettangien et à 3 m au-dessus de l'Ensemble de calcaire ondulé IB.

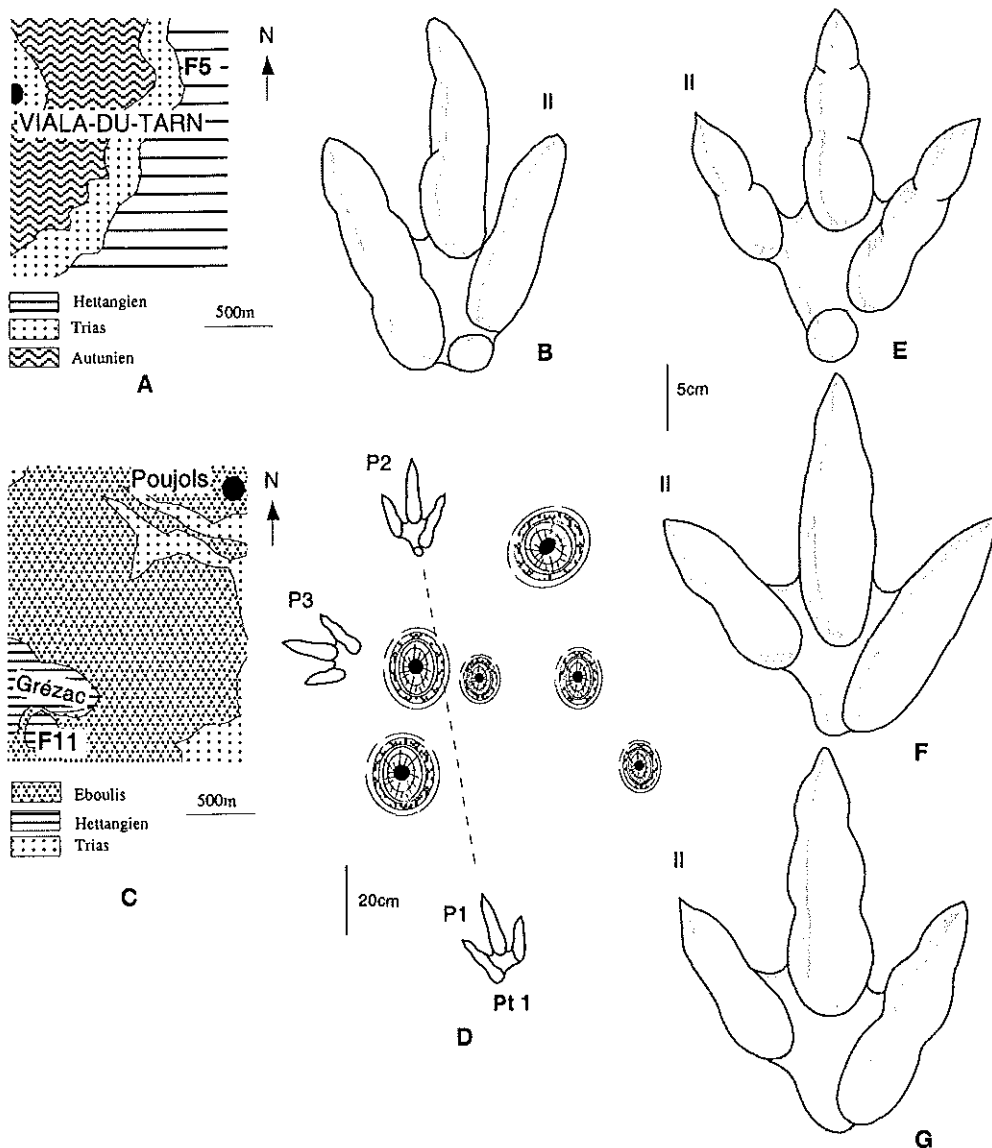


Figure 45. — A et C : successivement localisation des gîtes F5 du Viala-du-Tarn et F11 du Grézac sur le fond géologique des cartes à 1/50 000 de Millau et du Caylar. B-E : gîte du Viala avec B = *G. minusculus*, E = *G. lescurei*, dalle 2, Pt-1, P1; D - G : gîte du Grézac avec D = *Grallator* sp., dalle D2, Pt-1, P3 et excavations en forme d'entonnoir et G = *G. lescurei*, dalle D3.

Les 2 traces 378, 379 sont groupées dans la figure 48 et ont des similitudes avec *G. minusculus*

Le gîte n° 11 du Grézac : C'est près d'un ancien oppidum, dans un éboulis de rochers de tailles impressionnantes, de l'unité IC, en bas de la "reculée" de Lodève, qu'ont été découvertes ces traces (fig. 45 C). Elles sont tridactyles assez volumineuses, (L x l = 307 x 261 mm en moyenne), aux orteils larges et aux griffes courtes et pointues. Elles se présentent, suivant les blocs, en épireliefs concaves ou en hyporeliefs convexes. Il ne semble pas que les seconds soient les moulages naturels des premiers.

Dans la figure 48, la majorité des points-empreintes (n° 142-147, 382) est localisée en dehors du nuage *G. lescurei*. Trois traces, les n° 144, 380, 381 ont, par contre, des similitudes avec cette dernière ichnoespèce mais c'est avec une ichnite placée à la limite (n° 121). On peut donc admettre que plusieurs empreintes du Grézac ont des affinités avec *G. lescurei* (pl. 7).

Le gîte n° 13 d'Engayresque: Sur ce site, classé à la base du cycle II A ou au sommet du I E, 6 empreintes ont été recensées (fig. 46; pl. 7). Ce sont des traces tridactyles de grande taille avec L x l = 298 x 218 mm, en moyenne et un angle de divergence II-IV égale à 50°. Le rapport de la longueur à la largeur, de l'ordre de 1,35, montre une variabilité réduite. Le pas mesure 103 cm. Les données numériques et la forme légèrement flexueuse des orteils induisent à rapprocher cette forme de *Grallator lescurei*, bien que celle-ci soit un peu plus petite. Cette détermination est aussi déduite de l'examen de la figure 48.

Le gîte n° 25 du Coutal.

Trois dalles, déposées au bord d'un champ, provenant de bancs dolomitiques de l'Hettangien (Unité IIE) portent des traces tridactyles appartenant à deux types distincts.

1) Le premier est représenté par deux contre-empreintes de grande taille L x l = 320 x 150 mm formant un pas de 68 cm. Elles montrent un talon allongé et large, d'une longueur à peu près égale à la moitié de celle de la trace entière. Les orteils sont courts et épais, terminés par des petites griffes pointues. L'angle interdigital II-IV mesure en moyenne 55°. La "digitation" postérieure est bien définie dans le prolongement du III par son gabarit et sa taille. Elle semble être l'empreinte du métatarse (fig. 47 B et C; pl. 15).

De nombreuses traces de pieds comprenant celles de métapodes ont été reconnues (Kuban 1986, 1989). Au 19^{ème} siècle, Hitchcock a trouvé les premières dans le Lias inférieur du Massachusetts. Ce sont, par exemple, des empreintes de repos avec la trace de la main : *Anomoepus* HITCHCOCK, 1848, *Sauropus* HITCHCOCK, 1837, celles de quadrupèdes *Ammopus* MARSH, 1896, *Corvipes* HITCHCOCK, 1858 et de bipèdes comme *Steropoides* HITCHCOCK, 1845.

Si on se limite au Jurassique inférieur, de telles formes à talon ont été aussi trouvées au Maroc dans le Pliensbachien (Ishigaki 1985, 1986) mais aussi dans le sommet de la Formation d'Imi-n-Ifri d'Adrar-n-Ouglagal qui a été datée du Sinémurien (Monbaron *et al.* 1985). En cet endroit, quatre-vingts empreintes de pieds tridactyles, formant une piste ont été étudiées par G D. Avec L x l = 380 x 300 mm, chacune d'entre elles montre un talon qui atteint environ la moitié de la longueur totale de la trace. GD les a rapprochées de *Moraesichnium barrattii* LEONARDI, 1979. En raison de caractères morphologiques semblables existant entre cette dernière piste marocaine et celle du

Coutal, nous la rangeons avec doute dans l'ichnogenre *Moraesichnium*. Cette nouvelle forme a été aussi observée par JL dans le gîte L3 de la bordure méridionale du Causse Larzac (éch. LAP 7B).

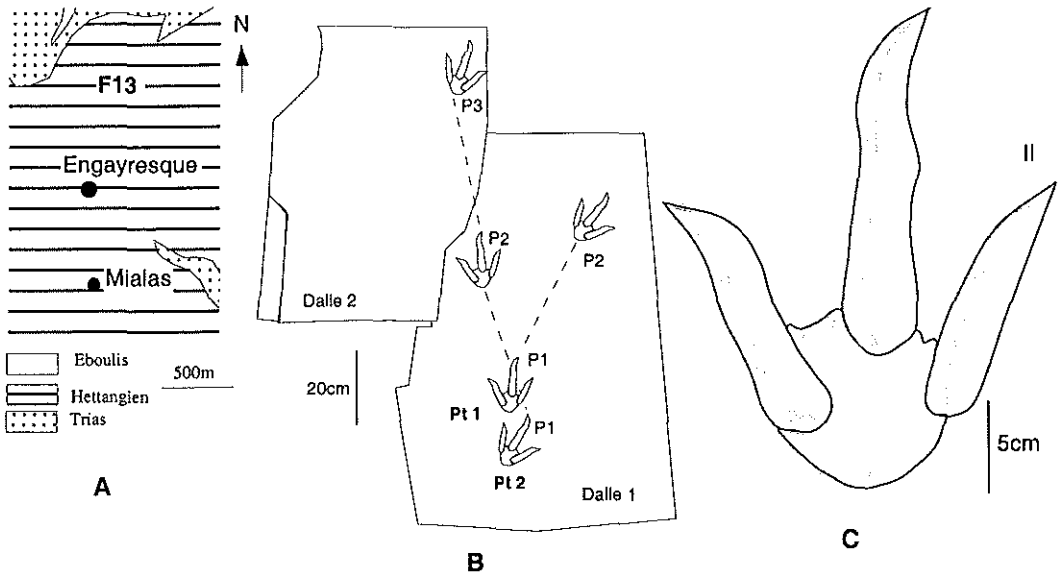


Figure 46. — A: localisation du gîte F13 d'Engayresque sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beauzély. B : *G. lescurei*, Pt1 et Pt2; C : P2 de Pt-2.

2) Le deuxième, de taille plus réduite, présente 25 contre-empreintes dont 18 ont pu être mesurées. Les rayons ne montrent que peu de détails, mais leurs contours sont bien dessinés (fig. 47 D-G).

Bien que n'appartenant pas à une même piste, ces traces offrent une faible variabilité (<10% en moyenne). Le même paramètre est encore plus bas en ce qui concerne les rapports des mesures des caractères (< 8%); valeur remarquable qui montre l'homogénéité de ces échantillons.

Cet ensemble forme un nuage étroit qui n'est pas sans rappeler celui dessiné par les traces des gîtes L3 et L4 (cf. supra). Sa base, comprise entre les *G. saucierensis* n° 111, 210, *G. variabilis* n° 195, 188, 191 en a les caractéristiques morphométriques. Avec les empreintes n° 388, 390, 394 et 395, 397, sa moitié supérieure s'éloigne de ces deux ichnoespèces. Elle contient des ichnites qui ont des similitudes avec certaines des gîtes L3 et L4 qui ont été présentées en nomenclature ouverte (cf. supra et fig. 48). En raison de leur morphologie différente nous présentons l'échantillon du Coutal aussi de la même manière. Soit *Grallator* sp.

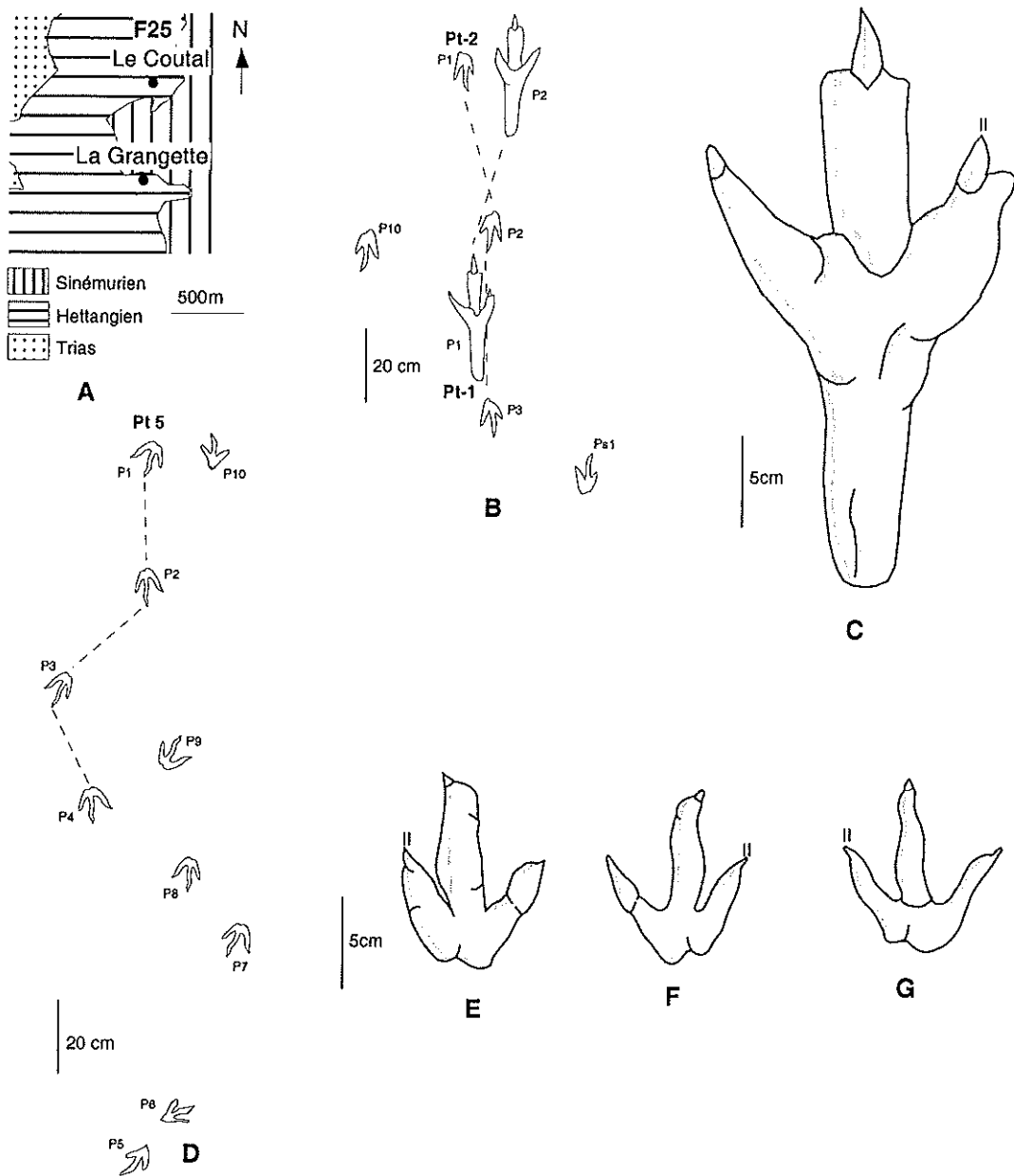


Figure 47. — A : A : localisation du gîte F25 du Coustal sur le fond géologique de la carte à 1/50 000 de St-Beuzély; B : cf. *Moraesichnium*., Pt1; *Grallator* sp., Pt-2 et isolées; C : cf. *Moraesichnium*, moulage éch. 54, JS, MM; D : *Grallator* sp., dalle D1 *in situ*, E-G : *Grallator* sp. avec E = P3 de Pt-2, dalle D1, éch. 55; F et G = respectivement P3 de Pt-5 et P7 de la dalle D2.

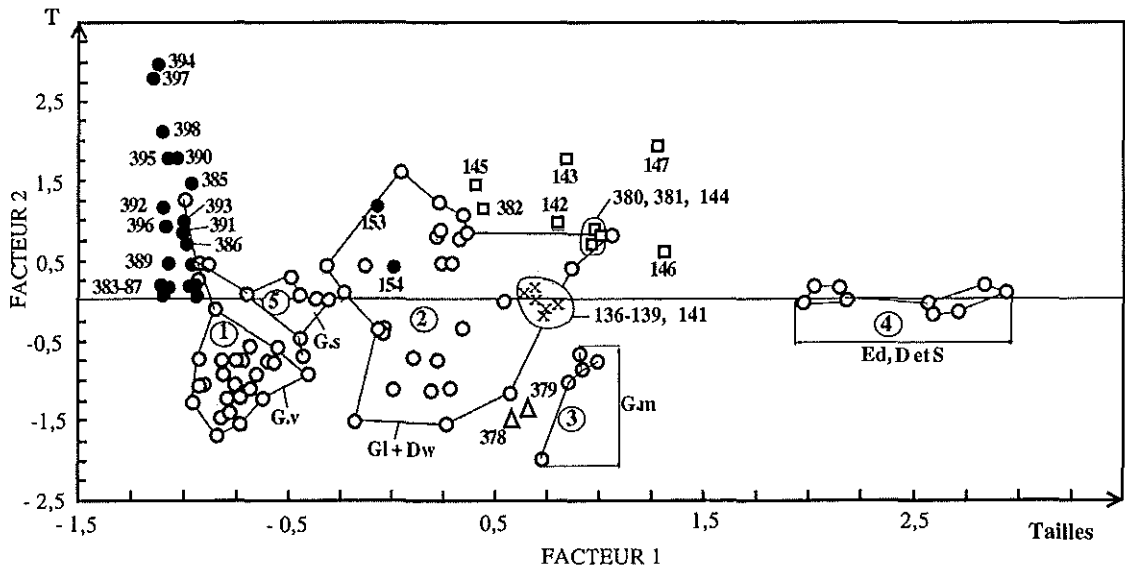


Figure 48. — ACP : Situation des empreintes n° 378-379 du Vial-du-Tarn (triangles blancs), n° 142-147, 380-382 de Grézac (carrés blancs), n° 136-141 d'Engayresque (sigles = x) et n° 153-157, 383-397 du Coutal (ronds noirs), au sein des nuages des points-ichnosécifiques de références des Causses.

2. A l'échelle des Causses

a. Données des analyses multivariées. Comparaisons avec les critères morphologiques

l'ACP

Comme pour les ichnosécèces déjà décrites (cf. supra) nous avons réalisé une ACP concernant la totalité des ichnites observées; soit 452 traces de pieds dont 427 ont été prises en compte. La figure 49, dans laquelle les points-empreintes sont groupés en un seul nuage montrent que les rapports de longueur des caractères ne sont pas discriminants. Seules leurs valeurs le sont. Leur ACP a abouti à la figure 50 dans laquelle les traces forment un nuage assez étalé entre 2 axes. Le premier, le facteur 1, représente les tailles et totalise 82% des variances. Le second, le facteur 2, correspond à l'angle T avec 15% des variances (tabl. 11 et 12). Après avoir délimité, dans ce nuage, les groupes ou sous-ensembles ichnosécifiques de référence, plusieurs cas ont été distingués.

Le premier cas correspond à des traces qui sont situées à l'intérieur ou à la limite d'un groupe ichnosécifique et lui est donc rattaché morphométriquement. Pour *Grallator lescurei*, cela intéresse des dizaines d'empreintes provenant des gîtes de St-Léons, Bramabiau, Salsac, Fondamente, la Grangette.

Le second cas est celui où une partie des empreintes d'un gîte déborde la limite d'un groupe ichnosécifique. C'est le cas pour celui de Novis (fig. 39) qui est donc constitué en grande partie par des *G. variabilis*. L'un des moyens rapides de savoir si la totalité de l'échantillon peut-être rattachée à cette dernière ichnosécèce consiste à le comparer aux niveaux des moyennes et des variances à celui de Sauclières pris comme

référence. Comme on pouvait s'y attendre (tabl. 13 et 14), les résultats des tests de Student et de Snédecor montrent qu'il existe des différences significatives au seuil de 5% entre les traces des deux gîtes pour les valeurs de 5 caractères sur 7. Mais elles sont moins nombreuses si on considère les 6 rapports de longueur. Dans ce cas, seulement L/W et L/III diffèrent pour les moyennes au seuil 5%; III/D l'étant seulement pour les variances. Au terme de cette analyse, toutes les ichnites de Novis ne sont donc pas des *G. variabilis* si on se réfère à la définition statistique de la population de référence (Demathieu et Sciau 1992, 1994). Mais nous les avons pourtant considérées comme telles en nous basant sur des critères morphologiques qui ont aussi leur importance dans la définition des ichnites. Une telle démarche a été également suivie, vis à vis du nuage *G. minusculus*, pour des empreintes du Viala-du-Tarn, de St-Laurent-de-Trèves, les pistes 6 et 8 de St-Léons, de Pt2 et Pt3 de Fondamente et de la Grangette.

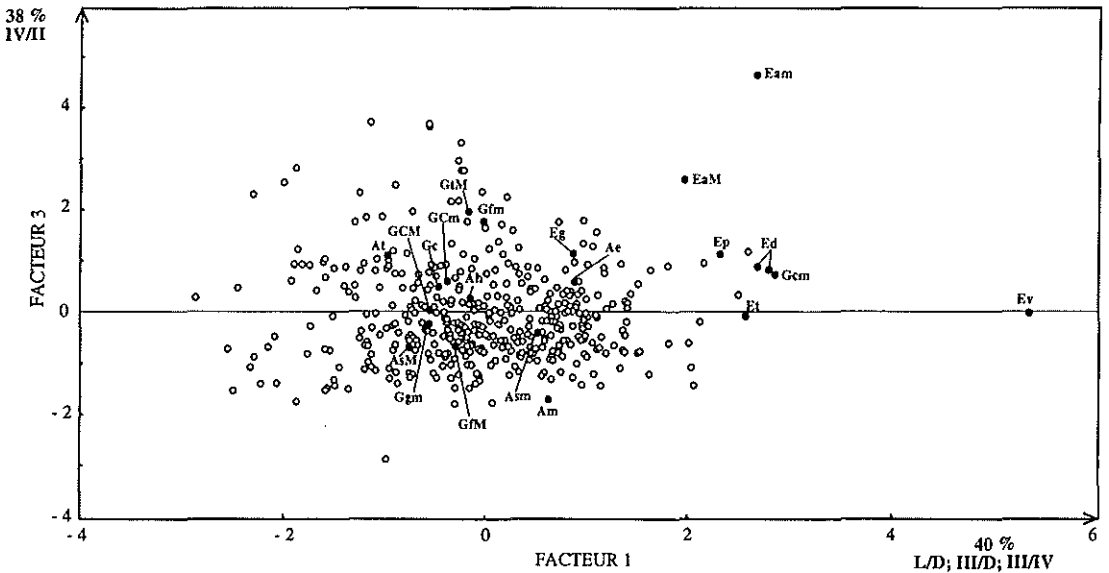


Figure 49. — ACP : nuages de points de la totalité de l'effectif des traces dinosauroïdes des Causses dans un graphe F1/F3 concernant les rapports de longueur des caractères des ichnites; ronds noirs = ichnos espèces américaines sensu Lull 1953 (légende fig. 50).

Le troisième cas est constitué par des empreintes formant des sous-ensembles, plus ou moins denses et dispersés, localisés en dehors des ichnos espèces-populations de référence. Les ichnites des gîtes de Querbes, de Barruques, du Coutal, de la bordure méridionale du Causse Larzac (L1-L7), quelques unes du Le Grézac, de Montgisty, de Salsac sont dans ce cas (fig. 50). Les comparaisons morphologiques et morphométriques avec des ichnotaxons déjà repertoriées dans la nomenclature sont alors indispensables pour tenter de les déterminer.

C'est ainsi que les empreintes tétradactyles des sites de Barruques, de Querbes et de Mas-de-Baby, nous sont apparues proches d'*Ornithopus gallinaceus* HITCHCOCK, 1848. Nous avons décidé de les nommer *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. (cf. supra).

Ce sont des traces aux doigts étroits, plus ou moins déformées (fig. 24 I et 28) car, faites sur une vase calcaire encore assez liquide. Les largeurs digitales se sont alors réduites donnant l'image d'une ichnite aux doigts fins et étroits, quelquefois refermés.

Les mêmes déformations concernent aussi la plupart des traces tridactyles des gîtes L3-L4 (fig. 42-43) que nous présentons en nomenclature ouverte (*G. sp.*) en raison de leur altération. Précisons que quelques unes du site L3 sont proches morphométriquement de *G. saucierensis* mais d'autres à grand angle T semblent, de ce point de vue, originales comme celles du Coutal, en partie dans le nuage L1-L8 (fig. 50).

Trois points-empreintes du Grézac sont situés au-dessus du groupe *G. lescurei*. Elles pourraient représenter morphométriquement de grandes formes de cette ichnoespèce mais comme les morphologies sont dissemblables, il nous a paru préférable de présenter maintenant ces quelques formes en nomenclature ouverte.

Une trentaine de traces à morphologie d'*Eubrontes* forment de petits ensembles dispersés. Certaines de Salsac (Pt3) et de St-Beauzély sont très proches du nuage "*E. divaricatus*" de Peyre, *sensu* Demathieu et Sciau 1998. D'autres, s'en éloignent : Montgisty, Salsac (pistes 4, 5 et 9). Après comparaison avec le matériel américain, toutes ont été regroupées dans l'ichnopopulation *Eubrontes giganteus sensu* ce travail.

L'AFC et l'AD

En utilisant les déterminations déduites de l'ACP, modifiées ou complétées par les données morphologiques, nous avons réalisé une AFC et une AD

Dans la fig. 51 issue de l'AFC, on voit que les ensembles ichnospcifiques sont assez bien discriminés par cette méthode de calcul bien qu'il y'ait quelques imbrications entre les groupes G1, Eg et Gm; Gv contenant un peu Gs.

Les points-empreintes sont répartis au sein d'un graphique en 2D épuisant près de 85% de l'inertie. Comme dans la figure 7, les coordonnées colonnes (Caractères) sont localisées de la même manière sauf pour D. Leurs relations avec les axes 1 et 2 suggèrent que la dimension 2 (11, 38% de l'inertie) représente la largeur mais aussi l'angle T. Avec 73,38% de l'inertie, la dimension 1 correspond plutôt aux éléments longueur avec L, II, III, IV et D (tabl. 15).

Pour l'AD, dans la figure 52, nous n'avons représenté que les ichnoespèces qui ont pu être nommées. Dans ce graphique, les 2 fonctions discriminantes R1 et R2 totalisent 94% des Valeurs Propres, R1 en représentant 85% (tabl. 17). L'examen des valeurs des corrélations entre les divers caractères et les fonctions discriminantes R1 et R2 indique que R1 est surtout lié avec W et III alors que R2 l'est avec T (tabl. 18). Ce sont les mêmes résultats que ceux qui ont été obtenus à l'issue de l'ACP (fig. 50). De fait, les graphiques construits à partir de ces deux méthodes sont proches l'un de l'autre (fig. 50 et 52).

On y remarque que les traces ornithoides *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. (Pf) et *Ornithopus sp.* (P. sp) forment deux groupes étalés mais bien séparés. *G. variabilis*, *G. minusculus* et *Eubrontes giganteus* (*sensu* ce travail), sont distincts avec, cependant, une légère imbrication de *G. saucierensis* dans *G. variabilis*. Celle-ci est plus importante pour *G. minusculus* vis à vis de *G. lescurei* qui constitue un ensemble étalé.

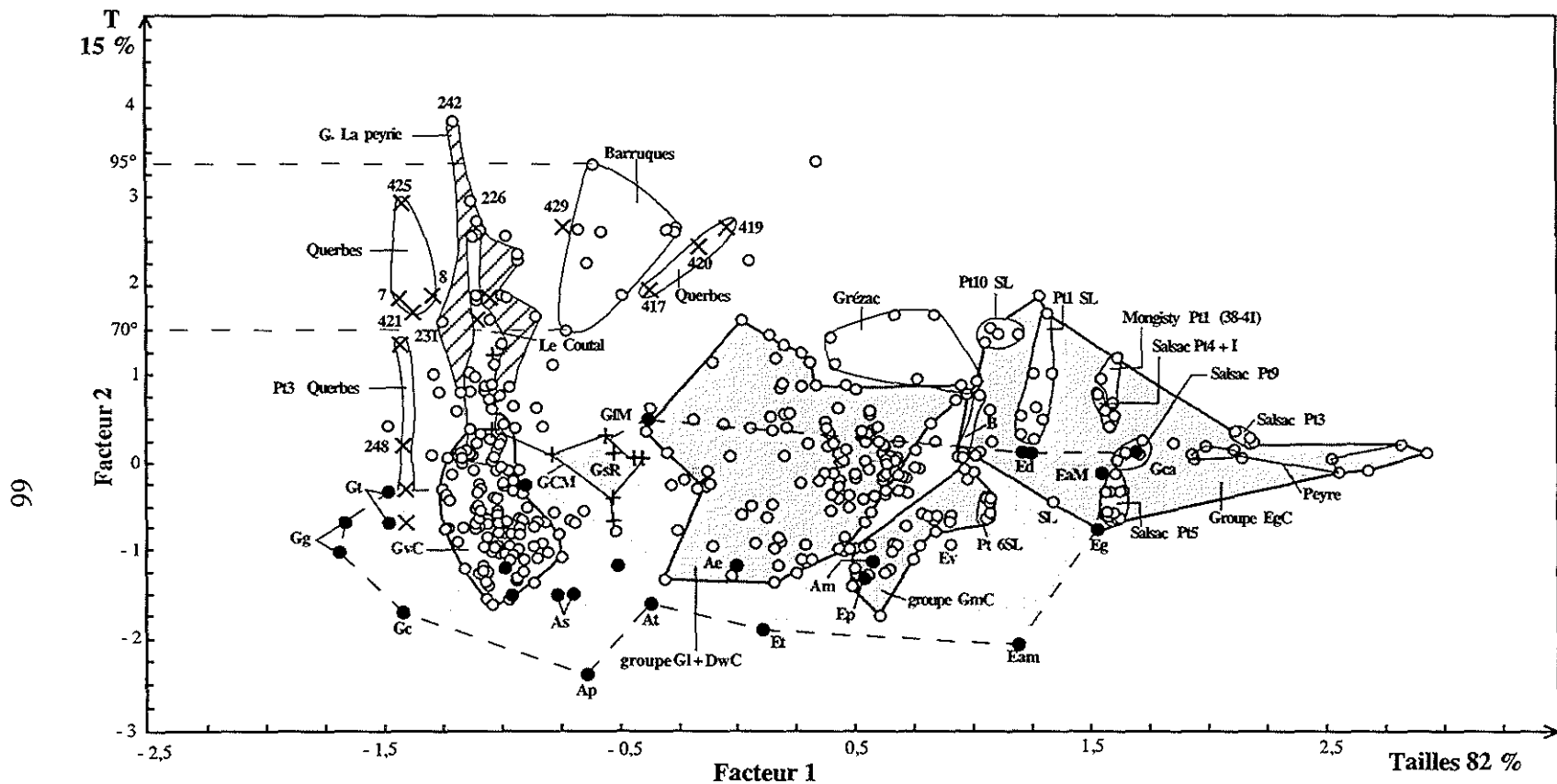


Figure 50. — ACP : Nuage de points de la totalité de l'effectif des traces dinosauroïdes du Lias inférieur des Causses (France) et des bassins hettangiens de Deerfield et de Hartford (USA) avec Gc = *Grallator cursorius* suivi de m, pour l'échantillon le plus petit et M, pour le plus grand. Gt = *G. tenuis*, Gc = *G. cuneatus*, Gg = *G. gracilis*, Gf = *G. formosus*, As = *Anchisauripus sillimani*, Ah = *A. hitchcocki*, At = *A. tuberosus*, Ae = *A. exsertus*, Am = *A. minusculus*, Ap = *A. parallelus*, Eg = *E. giganteus*, Ea = *E. approximatus*, Ep = *E. platypus*, Ed = *E. divaricatus*, Et = *E. tuberosus*, Gca = *Gigandipus caudatus* (*sensu* Lull 1953); I = traces isolées, B = Bramabiau, x = *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp., + = *G. saulierensis* de référence; Gv, Gs, Gl, Dw, Gm, Eg = cf. légende de la fig. 53 avec C = Causses et SL = St-Léons.

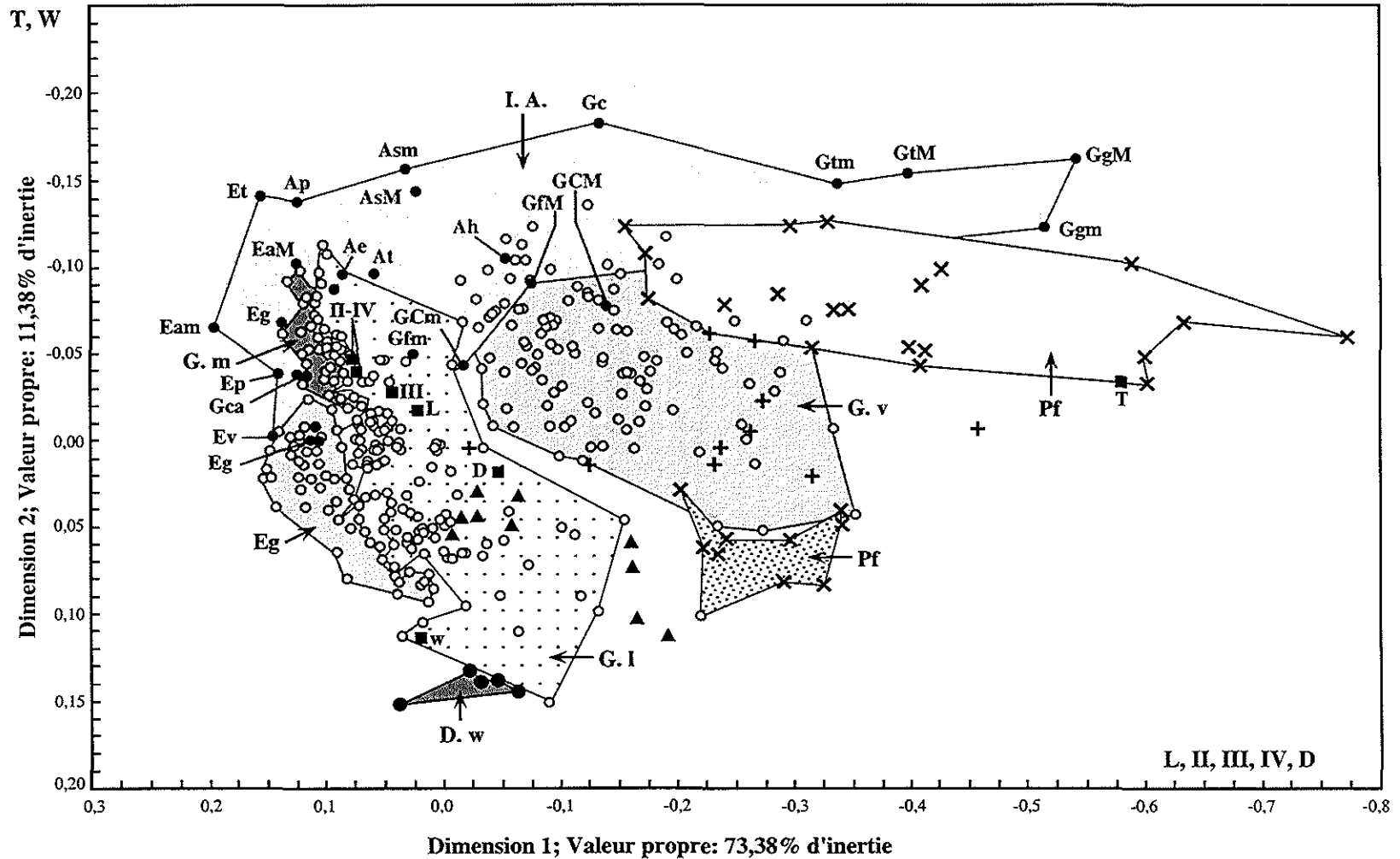


Figure 51. — AFC de la totalité de l'effectif des traces dinosauroïdes du Lias inférieur des Causses (France) et des bassins hettangiens de Deerfield et de Hartford (USA). Pour les abréviations, voir les légendes des figures 50 et 53; croix + = *G. saulierensis*; croix x = Pf = *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.; triangles noirs = *Ornithopus* sp.; ronds noirs = I.A = ichnites américaines *sensu* Lull 1953; gros ronds noirs = *D. williamsi*; carrés noirs = coordonnées colonnes.

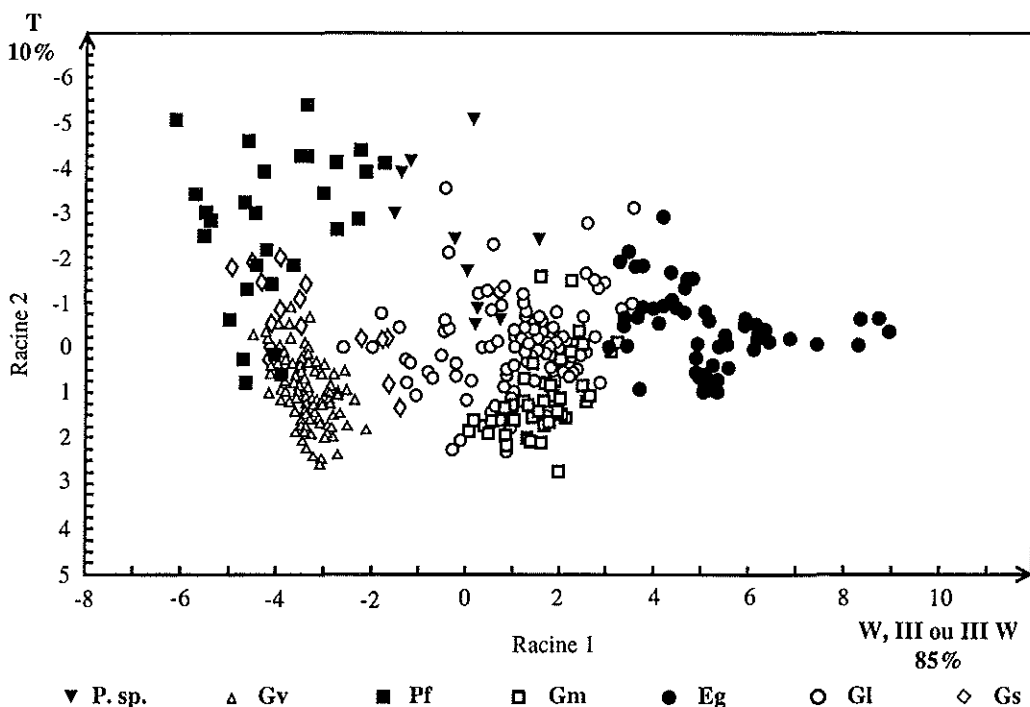


Figure 52. — AD: Analyse discriminante de la totalité de l'effectif des traces dinosauroïdes du Lias inférieur des Causses; cf. légende de la fig. 2.

Les ichnoespèces des Causses apparaissent donc assez bien séparées morphométriquement mais dans les cas limites, les caractères morphologiques sont prédominants dans leur détermination. L'AD réalisée à partir des rapports de longueurs a produit un nuage dans lequel elles sont imbriquées l'une dans l'autre. Ces derniers caractères sont donc insuffisants pour les discriminer à partir des analyses multivariées (fig. 49).

b. Données concernant les intervalles de confiance des moyennes des rapports de longueurs (tabl. 19 et 20)

Le tableau 19 représente les intervalles de confiance B1-B2 au seuil de 5% pour la moyenne de plusieurs rapports de longueurs concernant les caractères des ichnoespèces de référence notées R et de celles qui ont été testées, précisées C. Ces résultats ont permis de construire la figure 53. Après la recherche de disjonctions pour la totalité des 35 rapports, on constate que :

- les intervalles de R et de C ne se recoupent pas ou le sont de manière insuffisante pour les couples GsR-GsC, concernant L/III et, GIR/GIC pour III/D et L/D. Soit 3 rapports sur 35.

- les intervalles de C sont contenus dans ceux de R, 20 fois sur 35 et 12 fois sur 15 si on considère seulement les rapports des longueurs digitales, prises 2 par 2.

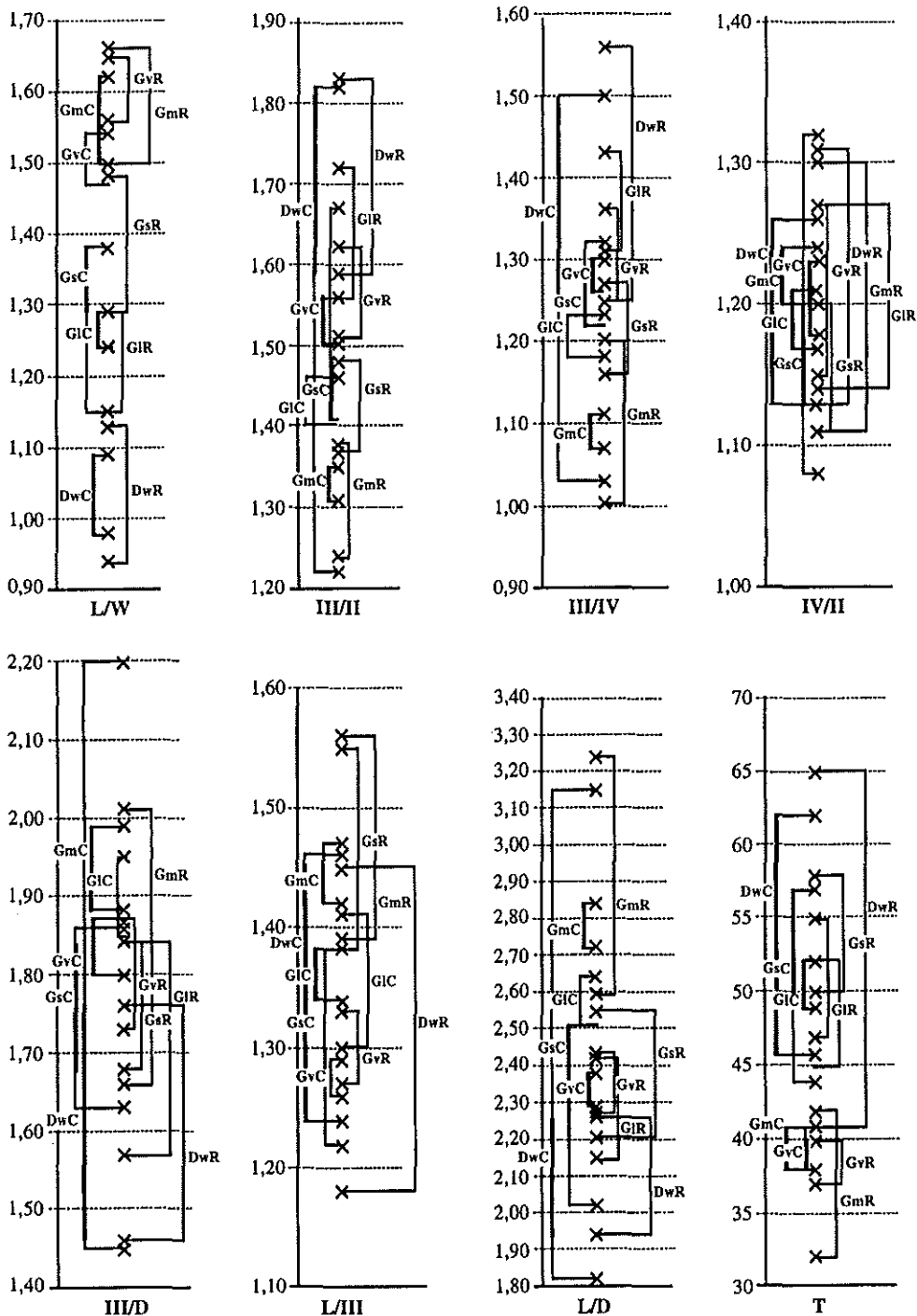


Figure 53. — Comparaison des intervalles de confiance sur la moyenne au seuil 5% pour divers rapports de longueurs et l'angle T entre les ichnospèces de référence G.v, G.m, G.s, G.l, D.w et celles des Causses qui leur sont testées, notées C : G.v.C, G.m.C etc.; G.v = *Grallator variabilis*, G.m = *Grallator minusculus*, G.s = *Grallator saulierensis*, G.l = *Grallator lescurei*, D.w = *Dilophosauripus williamsi*.

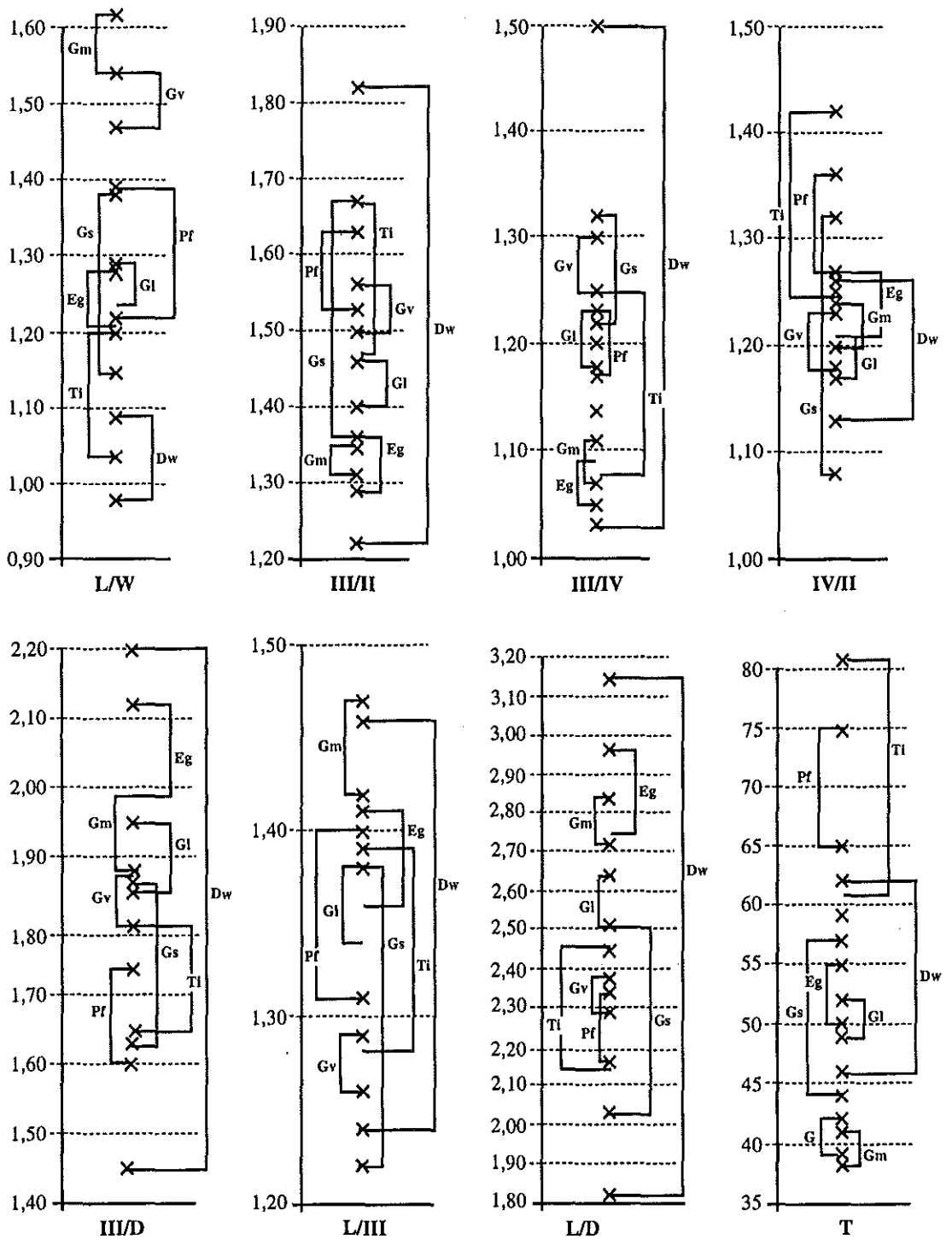


Figure 54. — Comparaison des intervalles de confiance sur la moyenne au seuil 5% pour divers rapports de longueurs et l'angle T entre les populations ichnosécifiques des Grands Causses; Ti = *Ornithopus* sp.; Pf = *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.

- les intervalles de R sont compris dans ceux de C, 12 fois sur 35 avec des moyennes très proches

Si on examine maintenant :

- les rapports digitaux précédents, c'est à dire III/II, III/IV et IV/II, on voit qu'il n'existe pas de différence significative entre les couples monospécifiques R et C testés. Mais dans 3 cas sur 15 : Dw, Gl et Gs, C contiennent R.

- les rapports intégrant l'orteil III et/ou une de ses parties (D, L), on constate qu'il y a deux différences significatives, d'une part, entre GIR et GIC pour III/D, L/III, et d'autre part, entre GsR et GsC pour L/III; 7 intervalles de R sur 15 sont aussi contenus dans ceux de C.

Dans son ensemble, le classement des empreintes C dans les ichnoespèces de références R à partir des seuls critères morphologiques nous apparaît validé par les comparaisons morphométriques précédentes. Mais remarquons aussi que pour 1/3 des rapports considérés, la valeur de leur intervalle sur la moyenne a augmenté. Cela se conçoit bien dans la mesure où l'effectif C provient de plusieurs gisements dispersés dans le temps et dans l'espace et, aussi parcequ'il a généralement nettement augmenté par rapport à l'échantillon de référence R; celui-ci ayant servi à définir morphométriquement chaque ichnoespèce caussenarde (Demathieu 1990; Demathieu et Sciau 1992, 1994).

c. Bilan

En combinant les résultats obtenus à partir des analyses morphologiques et statistiques (intervalles de confiance pour la moyenne, ACP, AFC et AD), nous avons distingué dans les Causses des ichnoespèces déjà décrites : *Dilophosauripus williamsi* WELLES, 1971, *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990, *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858), *Grallator sauclierensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992, *Grallator variabilis* LAPPARENT & MONTENAT, 1967, *Eubrontes giganteus* (HITCHCOCK, 1845) *sensu* ce travail ou, bien encore nouvelle, avec *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. Toutes sont définies morphométriquement à l'aide des tableaux 22-29.

Le tableau 20 qui représente les intervalles de confiance B1-B2 au seuil de 5% pour la moyenne de plusieurs de leurs rapports a permis d'établir la figure 54 d'où on déduit le tableau 21 dans lequel est précisé le nombre de disjonctions entre chaque ichnoespèce de *Grallator* et d'*Eubrontes*, prise 2 à 2.

D. Comparaison avec les autres gîtes du Lias inférieur (tableau E)

1. Lias français

Dans le Sud-Est, près de Sanary-sur-Mer, dans l'anse de la Cride des "traces tridactyles de Dinosaures bipèdes" ont été signalées par Ellenberger (1965). Elles n'ont jamais été décrites. Par contre, celles du Veillon en Vendée, découvertes par Gilbert Bessonnat (Bessonnat *et al.* 1965) ont fait l'objet d'un travail minutieux par de Lapparent et Montenant (1967). D'après ces auteurs, la majorité des ichnites a été observée dans le Rhétien (niveaux 1-7) et l'Hettangien (niveaux 8 à 13) "... et ce sont les mêmes types de traces que l'on trouve dans toutes les couches." Il s'agit de *Grallator*

olonensis, *G. variabilis*, *G. maximus*, *Eubrontes veillonensis*, *Saltopoides igalensis*, *Anatopus palmatus*, *Talmontopus tersi*, *Batrachopus gilberti* LAPPARENT & MONTENAT, 1967. Seul *G. variabilis* a été reconnu dans les Causses (Demathieu et Sciau 1992, 1994) à partir de critères morphologiques car les dimensions fournies pour les ichnopathologies du Veillon sont insuffisantes pour effectuer une comparaison morphométrique entre les ichnoespèces caussenardes et vendéennes. Cela reste donc à faire.

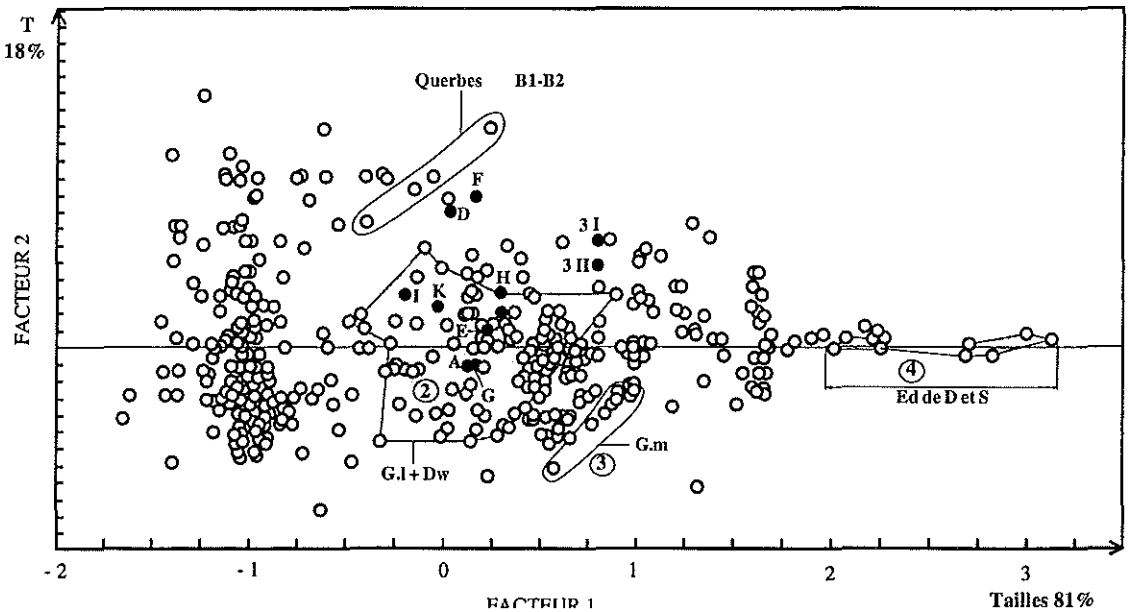


Figure 55. — Répartition des points-empreintes *Eubrontes sensu* Lange-Badré et Lafon 2000, du Quercy au sein du nuage des traces des Grands-Causses.

Eubrontes sp. a été décrit par Lange-Badré et Lafon (2000) dans la base du Sinémurien, près de Figeac (Quercy). Elles sont assez petites avec des longueurs comprises entre "22-36" cm pour des largeurs de "18 à 30" cm; "l'angle T varie de 45 à 70 (moyenne : 60)". Nous avons réalisé une ACP avec les valeurs fournies par les auteurs concernant tous les caractères (sauf D) des empreintes A-B, D-I de la piste 1, K de la 2 et I et II de la 3. Dans la figure 55, A, G, E, H, I et K sont situées dans le nuage *G. lescurei*, B, 3I, 3II dans celui du Grézac, D et F près de celui à *Ornithopus* sp. de Querbes. Ces ichnites sont donc dispersées et ne rentrent pas morphométriquement dans l'ensemble *Eubrontes giganteus* tel que nous l'avons défini plus bas (§ III A). Il est possible, que la plupart d'entre elles, soient des *Dilophosauripus*.

Grallator et *Eubrontes* sont aussi connus dans l'Hettangien du Périgord Vert (Quercy), près de Cognac / Isle, à la ferme de la Gironnette. Le gîte est répertorié dans la littérature par l'existence d'une longue piste de Thyréophore décrite par Le Lœuff *et al.* 1999.

LIEUX	AGES	FORMATIONS	ICHNITES + auteurs ou références
France du Sud-Est, Sanary-sur-Mer, anse de la Crède.	Hettangien	Dolomies	"traces tridactyles de Dinosauriens bipèdes" Non décrites. Ellenberger 1965
France du Sud, Causses du Larzac, Rouge, Méjean, de Sévérac-le-Château, N de Lodève	Hettangien	Dolomies	<i>Grallator variabilis</i> , Lapparent & Montenat, 1967 <i>Grallator sauctierensis</i> Demathieu & Sciau, 1992 <i>Grallator minusculus</i> (Hitchcock, 1858) Lull, 1904 <i>Dilophosauripus williamsi</i> Welles, 1971 <i>Grallator lescurei</i> Demathieu, 1990 <i>Eubrontes divaricatus</i> sensu Demathieu et Sciau 1999 = <i>E. giganteus</i> sensu ce travail Non nommé in Thaler 1962; <i>Ornithopus fabrei</i> nov.ichnog., nov. ichnosp. <i>Ornithopus</i> sp. cf. <i>Moraesichnium</i> <i>Batrachopus deweyi</i> ; cf. <i>Anomoepus</i> ; cf. <i>Trisauropodiscus</i> .
France de l'Ouest et du Sud-Ouest Vendée, le Veillon	Hettangien	Couches 8 à 13	<i>Grallator variabilis</i> , <i>G. olonensis</i> , <i>G. maximus</i> , <i>Eubrontes veillonensis</i> , <i>Saltopoides igalensis</i> , <i>Anatopus palmatus</i> , <i>Talmontopus tersi</i> , <i>Batrachopus gilberti</i> Lapparent & Montenat, 1967 <i>Eubrontes</i> sp., <i>Grallator</i> sp.
Périgord Vert, Corgnac/Isle Quercy, Lot, Figeac	Hettangien Sinémurien inf.		Trace d'Ornithopode Thyroéphore, Le Lœuff <i>et al.</i> 1999. <i>Grallator</i> et <i>Eubrontes</i> à l'étude. <i>Eubrontes</i> sp., Lange-Badré et Lafon 2000
Scandinavie, Scanie	Rhétien et Hettangien	Höganäs Formation	<i>Grallator (Eubrontes)</i> cf. <i>giganteus</i> ; <i>G. (Eubrontes) soltykovensis</i> Gierlinski, 1991; in Gierlinski & Ahlberg 1994
Italie, Dolomites. Lavini di Marco	Hettangien	Membre inf. de Calcarei Grigi	Traces de Ceratosauria et d'Ornithopodes Léonardi et Lanziger 1992, Léonardi et Avanzini 1994, Léonardi 1996; <i>Anomoepus</i> in Avanzini <i>et al.</i> 2001a, b
Becco di Filadona	Sinémurien inf.	Membre moy. de Calcarei Grigi	<i>Eubrontes</i> et <i>Brontopodus</i> Avanzini 1995, 1996.
Hongrie, minipit Pér-Vasas II	Hettangien	Mecsek Coal Fm	<i>Komlosaurus carbonis</i> Kordos, 1983 = trace d'Ornithopode <i>G. tuberosus</i> (Hitchcock, 1836); <i>Kuyentapus soltykovensis</i> in Gierlinski 1996
Pologne, Holy Cross Mountains	Hettangien	Zagaje, Skloby, Przysucha Formations	<i>Grallator/Anchisauripus</i> sensu Olsen <i>et al.</i> 1998, <i>Parabrontopodus</i> sp., <i>Kayentapus soltykovensis</i> (Gierlinski, 1991) Gierlinski, 1996; cf. <i>Megalosauripus</i> sp.; <i>Anomoepus pienkowski</i> , <i>Moyenisauropus karaszewskii</i> Gierlinski, 1991; <i>M. natator</i> ; <i>Plesionis pilulaus</i> ; <i>G. tenuis</i> ; <i>G. (Eubrontes) minusculus</i> Weems 1992. In Gierlinski & Pienkowski 1999, Gierlinski <i>et al.</i> 2001 a, b.
Iran, Téhéran	Hettangien	F de Shemshak	<i>Iranosauripus zerabensis</i> Lapparent (de) & Sadat, 1975
Maroc, Dénnat Adrar-n-Ouglagal Haut Oued Lakhdar et Ait Bou Guemez	Lias supérieur Sinémurien Pliensbachien	F. d'Imi-n-Ifri F. d'Aganane	<i>Eubrontes</i> sp.; de Lapparent 1945 cf. <i>Moraesichnium</i> sp., Monbaron <i>et al.</i> 1985 Traces de Théropodes et de Sauropodes, Jenny <i>et Jossen</i> 1982; <i>Argoides</i> , <i>Eubrontes</i> , empreintes de Sauropodes : Ishigaki 1985
USA : Colorado, Utah et Arizona	Hettangien- Pliensbachien	Glen Canyon Group	<i>Grallator</i> , <i>Eubrontes</i> , <i>Dilophosauripus</i> , <i>Kayentapus</i> , <i>Hoptichnus</i> , <i>Anomoepus</i> , <i>Batrachopus</i> , <i>Otozoum</i> , "bird like", Lockley 1990, 1991, Lockley <i>et al.</i> 1998; Lockley <i>et Hunt</i> 1995 <i>Grallator</i> , <i>Stenonyx</i> , <i>Selechnus</i> , <i>Plesionis</i> , <i>Anchisauripus</i> , <i>Otouphepus</i> , <i>Eubrontes</i> , <i>Gigandipus</i> , <i>Hyphepus</i> , <i>Anomoepus</i> , <i>Apatichnus</i> , <i>Sauropus</i> , <i>Anticheirpus</i> , <i>Argoides</i> , <i>Otozoum</i> , <i>Lagunculapes</i> , <i>Toxichnus</i> , <i>Polemarchus</i> , <i>Sillimanus</i> , <i>Eupalamopus</i> , <i>Platypterna</i> , <i>Trihamus</i> , <i>Steropoides</i> , <i>Batrachopus</i> , <i>Cheirotheroides</i> , <i>Comptichnus</i> , <i>Shepardia</i> , <i>Ammopus</i> , <i>Corvipes</i> , <i>Palamopus</i> , <i>Plectropterna</i> , <i>Harpedactylus</i> , <i>Exocampe</i> , <i>Xiphopeza</i> , <i>Tarsodactylus</i> , <i>Chelonoides</i> , <i>Arachnichnus</i> , <i>Sustenodactylus</i> , <i>Orthodactylus</i> , <i>Isocampe</i> , <i>Amblypus</i> , <i>Ancropus</i> , <i>Antipus</i> , <i>Trienopus</i> , <i>Typopus</i> ; soit 45 ichnogènes. D'après Lull 1953 à partir de Hitchcock 1836, 1837, 1841, 1843, 1844, 1845, 1847, 1855, 1858, 1865, 1889; Cushman 1904; Lull 1904, 1915, 1953; Olsen 1980b <i>Grallator parallelus</i> , <i>Anchisauripus sillimani</i> , <i>Eubrontes giganteus</i> sensu Olsen <i>et al.</i> 1998 (révision en cours).
USA : Connecticut et Massachusetts Deerfield et Hartford basins	Hettangien Olsen 1980 a et b	Newark Super Group.	
Afrique du Sud, Lesotho	Hettangien Olsen et Sues, 1986 Hettangien- Sinémurien, Olsen et Galton 1983	Stormberg sup., "Red Beds moyen" et "supérieurs", zone B1-B6	<i>Neotrisauropus</i> , <i>Platisauropus</i> , <i>Moyenisauropus</i> , <i>Episcopos</i> , <i>Amphiblopodiscus</i> , <i>Skölekichnus</i> , <i>Eotetrapodiscus</i> , <i>Aetonychopus</i> , <i>Masilitsisauropus</i> , <i>Masilitsisauropes</i> , <i>Masilitsisauropodiscus</i> , <i>Trisaurodactylus</i> , <i>Suchopus</i> etc... = environ 35 ichnogènes Ellenberger, 1974 Synonymies détaillées, in Olsen <i>et Galton</i> 1983 = <i>Batrachopus</i> , <i>Grallator</i> , <i>Eubrontes</i> , <i>Anomoepus</i> , <i>Ameghlichnus</i> .

Tableau E. — Répartition et contenu des gîtes ichnitifères hettango-pliensbachiens dans le Monde.

2. Autres contrées :

a. Hettangien du Massachusetts et du Connecticut

* Au 19^{ème} siècle, Edward Hitchcock (1836-1858) étudia et décrivit un grand nombre d'empreintes qu'il récolta dans des Formations des bassins de Deerfield (Connecticut) et de Hartford (Massachusetts, USA). Celles-ci furent longtemps datées du Trias Supérieur (Lull 1904-1953) avant d'être attribuées à l'Hettangien (Olsen 1980 a et b; Olsen *et al.* 1998).

Bien abritée dans le Pratt' museum du charmant collège d'Amherst (New England), cette imposante et spectaculaire collection a été révisée par Hay (1902) puis par Lull (1902, 1915, 1953). C'est cette dernière nomenclature qui semble avoir prévalu pendant une soixantaine d'années et notamment les diagnoses et les descriptions des diverses ichnoespèces de *Grallator* HITCHCOCK, 1858, d'*Anchisauripus* LULL, 1904 et d'*Eubrontes* HITCHCOCK, 1858. Devant les difficultés à distinguer certaines ichnoespèces de *Grallator* et d'*Anchisauripus sensu* Lull, Baird (1957) suggéra de mieux les discriminer à partir de "characters...which reflect the bony structure ". C'est ainsi qu'il proposa de nouveaux éléments de diagnose définissant 3 groupes dans lesquels furent réparties 16 ichnoespèces *sensu* Lull (1953) sans changement de nomenclature.

* Il n'en fut pas de même d'Olsen (1980b) qui suggéra de ne conserver que *Grallator* ("senior name") après avoir remarqué que certains caractères des trois ichnogenres *Grallator*, *Anchisauripus* et *Eubrontes* étaient liés par une allométrie de Croissance. Ce point de vue fut suivi et appliqué par Olsen et Galton (1984) dans leur révision des ichnites d'Afrique du Sud puis, successivement par, Weems (1992) et par Gierlinski (1994, 1995). Mais Lockley et Hunt 1995, Demathieu et Sciau (1999) exclurent *Eubrontes* de cette synonymie, rejoignant ainsi la démarche, déjà ancienne, de de Lapparent et Montenant (1967); démarche qui est aussi approuvée par Lockley (1998b, 2000).

La situation a rebondi et s'est compliquée lorsqu'Olsen *et al.* (1998) se sont aperçus que Lull (1904-1953) n'avaient pas décrit les ichnotypes d'Hitchcock. Ils ont alors redéfini l'ichnogenre *Grallator* (ce qui est logique) mais aussi les deux autres, *Eubrontes* et *Anchisauripus*, alors qu'ils avaient préconisé de les abandonner. Ainsi ont été recréés les 3 taxons monospécifiques : *G. parallelus*, *A. sillimani*, *E. giganteus* dont les diagnoses sont accompagnées par les dimensions du type, obtenues à partir de la méthode de "Farlow et Lockley (1993)". Bien que nous ayons suivi, pour l'étude de notre matériel, celle de Lull (1915-1953) qui en est différente, ceci n'aurait pas eu d'inconvénient si nous avions pu disposer de séries de mesures (*sensu* Olsen *et al.* 1998) des ichnoespèces *sensu* Lull (1904-1953) dont beaucoup semble avoir été validé par Weems (*in* Gierlinski 1994 p. 281). Malheureusement, ce n'est pas le cas et leurs absences nous a contraint à utiliser celles fournies par Lull (1953).

* Les ichnoespèces tridactyles des USA, *sensu* Lull 1953, sont situées dans les figures 50 et 51 et, souvent, par 2 points lorsque Lull a fourni les valeurs maximale et minimale des caractères. On constate que la majorité des ichnites américaines est placée en dehors des nuages ichnospcifiques caussenards. C'est le cas de *Grallator tenuis*, *G. gracilis*, *G. cuneatus*, *Anchisauripus sillimani*, *A. parallelus*, *G. formosus*, *A. tuberosus*, *Eubrontes tuberosus*, *E. approximatus*. *A. hitchcocki* et *G. cuneatus* sont, par contre,

situés à la limite ou dans le nuage *G. variabilis*. Il se pose donc la question d'une éventuelle synonymie entre cette dernière ichnoespèce et *G. cuneatus* laquelle ne figure pas dans les synonymies d'Olsen et al 1998. Même remarque pour *A. exsertus*, localisé près de la limite inférieure, à l'intérieur de l'ensemble *G. lescurei*. Mais *A. exsertus* n'est pas intégré dans le travail des auteurs américains.

Dans la figure 50, les points-empreintes *A. minusculus* et *E. platypus* sont très proches. D'autres d'*Eubrontes*, le sont aussi d'ichnites caussenardes de même morphologie. Ainsi *E. divaricatus* jouxte 2 traces sur 8 de la piste 1 de S-Léons. L'ensemble appartient donc morphométriquement à cette ichnoespèce mais dans ce cas, il faut admettre que l'angle T peut atteindre 72° ! Ce qui est rare mais encore possible si on calcule l'intervalle de confiance de la moyenne $m + ou - 3 \text{ écart-types (seuil 98\%)} = 15-75^\circ$.

La piste 9 de Salsac comprend *Gigandipus caudatus*, la n° 5 est localisée entre *E. giganteus* et *E. approximatus*. La n° 4 de ce gîte ainsi que les traces de Montgisty en ont la même taille, excepté l'angle T qui, plus grand, est compris entre 56 et 65°. La piste 3 de Salsac est située dans le nuage de Peyre à *E. divaricatus sensu* Demathieu et Sciau 1998 mais ces ichnites sont beaucoup plus grandes que le type *sensu* Lull 1953. En tenant compte de leur morphologie commune et des similitudes morphométriques révélées par l'ACP et l'AFC, nous avons regroupé les plus grandes empreintes des Causses (tabl. 27) dans l'ichnogenre *Eubrontes* qui a été défini successivement par Lull (1953) et Olsen *et al.* 1998. Nous pouvons les attribuer aussi à l'ichnoespèce *E. giganteus* mais dans ce cas, il faut admettre que l'intervalle des valeurs de l'angle T est beaucoup plus grand que celui qui est indiqué par Olsen *et al.* 1998.

b. Lias inférieur du Colorado, de Hongrie, d'Iran, du Maroc, d'Italie et de Pologne

* Lockley (1990, 1991, 1998), Lockley *et al.* 1998a, b ont étudié de nombreux sites à empreintes dans la partie centrale du Plateau du Colorado (Colorado, Utah et Arizona). Ces gîtes ont été découverts dans le "Glen Canyon Group" qui comprend, du bas vers le haut, les Formations de Wingate, Moenave, Kayenta et de Navajo dans lesquelles Lockley & Hunt (1995, p. 115) ont répertorié des ichnites formant des associations qui se relaient verticalement. Ce sont, globalement, *Grallator*, *Eubrontes*, *Anomoepus*, *Batrachopus*, *Dilophosauripus*, *Kayentapus* et *Hopiichnus*, si on retient seulement les formations hettango-pliersbachiennes. Les auteurs mettent en doute la validité de *Dilophosauripus* WELLES, 1971 ".. well not preserved." qu'ils rapprochent d'*Eubrontes*. Par contre, *Kayentapus*, leur semble original et *Hopiichnus* serait un *Anomoepus* avec un très long pas.

Demathieu et Sciau (1992, 1994) ont décrit dans les Causses *Dilophosauripus* qui est morphométriquement inclus dans le nuage *G. lescurei*. Si on se réfère aux diagnoses et aux descriptions de Lull (1904-1953), *Anomoepus* n'a pas été rencontré clairement en France bien qu'un échantillon du gîte L3 y soit apparenté. Mais il y existe des formes tridactyles *Ornithopus sp.* qui ressemblent à celles d'une piste de Lisbon oilfield (Moab, Utah) que Lockley & Hunt (1995 p. 124-125) ont rapporté à *Anomoepus*.

* Dans ce dernier site, localisé à la limite des formations de Wingate et de

Kayenta, ces palichnologistes ont observé aussi des traces "bird-like" aux doigts très étroits et à l'angle T très ouvert qui leur paraissent "very similar" à *Komlosaurus carbonis* KORDOS, 1983 (Hettangien, Mecsek Coal Fm, Hongrie), à celles du Maroc (Ishigaki 1985, 1986), à *Trisauropodiscus* et à *Trisaurodactylus* d'Afrique du Sud (Ellenberger 1972 et 1974) à qui nous rapprochons certaines ichnites des Causses (gîtes L3 et L4). On pourrait y joindre l'empreinte du Lias inférieur d'Iran : *Iranosauripus zerabensis* de LAPPARENT & SADAT, 1975.

Dans l'Hettangien des Causses, nous avons décrits aussi des traces ornithoides tri à tétradactyles (cf. supra), proches d'*Ornithopus gallinaceus* HITCHCOCK, 1848. Mais la comparaison attentive des diagnoses et du matériel a conduit à les décrire sous un binôme nouveau : *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.

* L'Italie a aussi livré beaucoup d'ichnites du Lias inférieur. Dans les Dolomites, au sud de Trento, dans le Membre Inférieur de Calcari Grigi (Hettangien), à Lavini di Marco, Léonardi et Lanziger 1992, Léonardi et Avanzini 1994, Léonardi 1996, ont d'abord décrit, sans les nommer, des traces de Cératosaures et d'Ornithopodes. Près de ce site, à Becco di Filadonna, Avanzini 1995, 1996, a identifié ensuite une ichno-association à *Eubrontes* et à *Brontopodus*, un peu plus jeune que la précédente (Sinémurien inférieur) qui lui a semblé typique d'un milieu lagunaire carbonaté et tidal. Récemment, Avanzini *et al.* (2001 a, b) signalent *Anomoepus* proche de *Moyenisauropus dodai* ELLENBERGER, 1974 et *Parabrontopodus* sp. dans cette Formation de Calcari Grigi.

* En Pologne, au sud de Varsovie, dans les Montagnes Holy Cross, des associations d'empreintes ont été progressivement décrites depuis 1990 (Gierlinski 1990-1999 et Gierlinski *et al.* 1994-2001a, b).

A la base de la Formation de Zagaje, près de Soltyków (base de l'Hettangien inférieur), les auteurs précisent l'existence des traces tridactyles *Grallator* HITCHCOCK, 1858; *Anchisauripus sensu* Olsen *et al.* 1998, *Kayentapus soltykovensis* (GIERLINSKI, 1991) GIERLINSKI, 1996 = *Grallator (Eubrontes) soltykovensis* GIERLINSKI, 1994; cf. *Megalosauripus* sp., des pistes de Sauropodes *Parabrontopodus* sp. ainsi qu' *Anomoepus* sp. Dans le sommet de la Formation de Zagaje et à la base de celle de Skloby (Hettangien moyen), près de Gromadzice, ce sont des empreintes *Moyenisauripus natator* ELLENBERGER, 1974; *Moyenisauropus karaszewskii* GIERLINSKI, 1991; *Anomoepus pienkovskii* GIERLINSKI, 1991 et celles de jeunes Sauropodes qui sont ensuite mentionnées. Ces deux taxons sont aussi observées dans la Formation de Przysucha, près de Gliniany Las (Hettangien sommital) avec *Grallator/Anchisauripus sensu* Olsen *et al.* 1998; *Plesiornis pilulatus* (HITCHCOCK, 1858), *Anomoepus pienkovskii* et *Moyenisauropus karaszewskii*. L'ensemble est donc riche est bien diversifié partageant la présence d'ichnides de Sauropodes avec le Lias des Dolomites

* Au terme de cette analyse, il apparaît que les palichnofaunes de l'Hettango-Sinémurien d'Europe, d'Amérique du Nord et d'Afrique partagent la présence d'un grand nombre de traces de pieds tridactyles dinosauroïdes qu'il est raisonnable de ranger dans les ichnogenres *Eubrontes* et *Grallator*. Ces trois ensembles renferment, en plus, des ichnoespèces variées à répartition régionale ou mondiale. Il faut ajouter aussi l'empreinte crocodoïde *Batrachopus* et celle d'*Anomoepus* dont la forme plantigrade

est celle aussi de *Moyenisauripus* et de *Moraesichnium*, sans oublier *Parabrontopodus* qui n'est pas sans rappeler *Pentasauropus* et *Tetrasauropus* ELLENBERGER, 1972, d'Afrique du Sud.

Actuellement, c'est probablement avec la palichnofaune des USA que celle des Causses a le plus d'affinités. Elles sont toutes deux, caractérisées par l'association *Batrachichnus-Grallator* (*sensu* Olsen 1980, Demathieu 1990, ce travail)-*Dilophosauripus-Eubrontes* qui contient aussi des traces ornithoïdes d'*Ornithopus gallinaceus/Ornithopus fabrei*. Au niveau des ichnoespèces de Théropodes (*sensu* Lull 1953), plusieurs d'entre elles sont communes : *A. minusculus*, *E. divaricatus*, *E. approximatus*, *E. giganteus*, ces 3 dernières ayant été regroupées dans *E. giganteus* (*sensu* ce travail) mais en France, l'angle interdigital II-IV est plus grand. Si on se base sur la morphométrie, *G. variabilis*, *G. sauchierensis* et *G. lescurei* sont actuellement propres à la France. Il en est, peut-être, de même de cf. *Moraesichnium*.

III. ICHNOLOGIE SYSTEMATIQUE ET ATTRIBUTIONS PALEONTOLOGIQUES

A. Ichnologie

Nous présentons les ichnoespèces des Causses en suivant la classification de Nopcsa 1923.

1. Traces crocodyloïdes

Ichnogénère : *BATRACHOPUS* HITCHCOCK, 1845; p. 25

Synonymies. cf. Lull 1953 p. 237, Olsen et Padian 1986 p. 261.

Diagnose émondée : Lull 1904, p. 482; Lull 1915, p. 174, fig. 32; Lull 1953, p. 236, fig. 104-105. Olsen et Padian 1986, p. 261.

Ichnoespèce: *Batrachopus deweyi* HITCHCOCK, 1843; p. 261, planche 11, fig. 9.

Origine : Hettangien, bassin d'Hatford (Connecticut).

Synonymies: Lull 1904, 1915, 1953; Olsen et Padian 1986, p. 262

Diagnose émondée : Lull 1904, p. 483, 1915 p. 175, 1953, p. 237; Olsen et Padian 1986, p. 262 :

"*Batrachopus* in which the complete manus impression is about 75 percent of the length of the pes, including the metatarsophalangeal pads. Pedal digits V and II are subequal in length, and the distal phalangeal pad of digit I is approximately opposite the crease between the two most proximal phalangeal pads of digit II. The pes length, from the base of digit I to the tip of digit IV, ranges between approximately 2 and 6 cm".

Répartition stratigraphique dans les Causses : Unité IV A et B (Lotharingien).

Localisation et matériel : gîtes F1 (La Baurette, Sauclières); musée de Millau; pl. 16.

Description et analyse statistique : Demathieu et Sciau, 1992, p. 1561, 1994, p. 8-10.

Batrachopus sp.

Répartition stratigraphique dans les Causses : Unité IIIA (Hettango-Sinémurien).

Localisation et matériel : 1 couple P-M trouvé en place dans le gîte L3 (Fangarine-Salnaric, cf. II); Coll. Lapeyrie, musée de Lodève.

2. Traces dinosauroïdes

a. Ichnogénre *GRALLATOR* HITCHCOCK, 1858, émendé ici

Origine : Hettangien, bassin d'Hartford, Massachusetts (USA).

Nomenclature : *Grallator* HITCHCOCK, 1858; *Grallator sensu* Baird 1957; *Grallator sensu* de Lapparent et Montenat 1967; *Grallator (Anchisauripus et Eubrontes) sensu* Olsen 1980b, Olsen et Galton 1984; *Grallator (Eubrontes)* WEEMS, 1992; *Grallator (Anchisauripus et Eubrontes)* GIERLINSKI, 1994; *Grallator* OLSEN *et al.*, 1998; *Grallator (Anchisauripus)* DEMATHIEU, 1990.

Diagnoses

1) Lull 1904, p. 494, 1915 p. 206 et 1953 p. 153 "Typically small, feet small, compact, with distinct phalangeal pads and well-developed, acuminate claws. Limbs very long, no manus or caudal impressions". Ichnoespèce type *G. cursorius*; tailles des diverses ichnoespèces comprises entre 45 et 185 mm.

2) Gierlinski 1994, p. 282 : "Bipedal in gait. Pes with three functional digits. Hallux sometimes imprinted. Pedal digit III is the longest one. In the trackway, the pes is directed forward. Manus impression occurs when the trackmaker rests. Tridactyl manus with digit III longest followed in length by II and I

3) Olsen *et al.* 1998, p. 595 : "Small (<15 cm long) bipedal, functionally) tridactyl ichnite. Digit III projects relatively further anteriorly and the foot is more narrow than in *Eubrontes* and *Anchisauripus* (length/width ratio near or greater than 2). Hallux rarely impressed. Divarication of outer digits 10-30°". Ichnoespèce-type : *G. parallelus*.

4) Demathieu *et al.* ce travail : traces de pieds tridactyles II-IV, comprises entre quelques cm et un peu plus de 30 cm de longueur, aux doigts fins dans les petites formes devenant plus larges dans les plus grandes. Les orteils sont souvent bien séparés l'un de l'autre et sont munis de coussinets bien ou assez bien dessinés. Le dépassement de III vis à vis des II et IV diminue lorsque la taille augmente avec L/D compris entre 2, 24 et 2, 78 au seuil 5 %. L'angle II-IV peut atteindre 57°.

Commentaire : Lull (1904-1953) a défini *Anchisauripus* avec des ichnoespèces tétradactyles I-IV, comprises entre 119 et 310 mm de longueur, le I marquant le sol par sa griffe. En se basant sur l'absence du hallux dans des traces du Rhéto-Hettangien atteignant 280 mm de longueur, de Lapparent et Montenat (1967) les ont rangées dans

Grallator, réservant à *Eubrontes* des empreintes encore plus grandes, larges, à doigts épais et "au doigt médian peu projeté en avant". C'est cette démarche qui a prévalu dans nos identifications de 1990 et de ce travail.

a1. *Grallator variabilis* de LAPPARENT & MONTENAT, 1967

Origine : Infralias (Rhétien-Hettangien) du Veillon (Vendée)

Diagnose : non faite par les auteurs mais il y a la description du type, p. 16-17 : " Les doigts sont fins, pourvus de pelotes phalangeales bien marquées. Le doigt médian est très allongé, les doigts latéraux resserrés sur lui et peu inclinés. Les phalanges sont au nombre de 3 sur les doigts III et IV, et de 2 sur le doigt II. Il n'y a pas de talon, mais un léger prolongement postérieur au doigt IV. Les griffes longues et acérées laissent une empreinte cunéiforme. Le rapport de l'enjambée au pas correspond à une enjambée allongée. Les pas sont disposés sur une même file, le doigt médian dans l'axe de la piste, sa griffe inclinée vers l'intérieur.

Répartition stratigraphique dans les Causses : Unités IC; III A, B; IV A, B des Grands-Causses (Hettango-Sinémurien).

Localisation et matériel, (fig. 1-2) : 98 traces réparties entre Novis (F29), Sauclières (F1), Montgisty (F27), Trébans (F28).

Brève description. (fig; 11, 33, 35-40, tabl. 22; pl. 5).

Le pied et la piste. L'échantillon de Sauclières a été étudié, avec détails, par Demathieu et Sciau 1992, 1994. A l'échelle des Causses, l'effectif atteint maintenant, près de 100 empreintes dont les caractéristiques statistiques sont consignées dans le tableau 22. Ces petites ichnites (L x l = 112 x 75 mm) aux doigts longs et fins, à angle T peu divergent (40°), montrent parfois les traces d'écailles.

Contrairement à l'ichnopolulation du Veillon, celle de Sauclières contient des pistes dont l'angle du pas est relativement faible. Il est voisin de 156° et indique des démarches assez lentes.

Comparaison

Aucune série de mesures détaillées des traces du Veillon ne permet de les comparer avec celles des Causses. Cela reste donc à faire. D'autre part, le nuage *G. variabilis* (fig. 50) ne contient aucune ichnoespèce américaine *Grallator sensu* Lull. *G. cuneatus* est localisé sur la limite mais, par contre, *Anchisauripus hitchcocki* est à l'intérieur de cet ensemble. D'où, une possible synonymie entre cette dernière ichnoespèce et *G. variabilis*. Mais comme *A. hitchcocki* n'a pas été validée par Olsen *et al.* 1998, le problème reste ouvert.

a2. *Grallator saucierensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992

Origine : Sinémurien de Sauclières (Les Grands-Causses).

Holotype: Dalle conservée au Musée de Millau sous le n° H-S. 90-005.

Diagnose in Demathieu & Sciau 1992 : " Pied : Longueur variant de 110 à 250 mm. Rapport longueur/largeur ~1,27. Orteils fins, terminés par des griffes assez larges et pointues; angle de divergence II-IV~53°. Dépassement du III, par rapport à la ligne joignant les extrémités II et IV, égal à environ 4/10 de la longueur totale. Orteils très nettement séparés dès la base. Piste étroite, angle du pas de l'ordre de 170°. Emjambée ~160 cm."

Répartition stratigraphique : Unité IVA et IVB (Sinémurien) et avec doute dans l'Unité IIIB (fig. 2).

Localisation et matériel : 8 traces de Sauclières (F1) et une de Jouvenet-Sud (F31) (fig. 11; pl. 6).

Description et analyse statistique (tabl. 23). In Demathieu et Sciau 1992, 1994

a3. Ichnoespèce *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990

Origine : gîte de St-Léons (F3), Grands-Causse, Hettangien.

Holotype : empreinte 3, surface B 1 (Demathieu 1990 p. 103).

Diagnose : in Demathieu 1990 p. 103; "Digits slender, well specified and separated in the proximal part. Projection of digit III beyond the others toes of moderate size (ratio III/D = 1, 70 + ou - 0, 14); divarication between digits II and IV rather great for this ichnogenus, about 50, 9° + ou - 4, 3 (instead of 24, 9° + ou - 3, 4°, as exhibited by the type species). Differences between digits II and IV higher than in *G. sillimani*. Length/width ratio about 1, 2 + ou - 0, 06".

Remarque. Les quelques modifications d'ordre statistique obtenues à partir des nouveaux spécimens ne justifient pas de changer la diagnose précédente. Précisons néanmoins que le rapport III/D est plus élevé avec la nouvelle ichnopopulation. Il est égale à 1, 90 (tabl. 24).

Répartition stratigraphique dans les Causse : Unités I, II, IIIA; Hettango-Sinémurien (fig. 2).

Localisation et matériel (fig. 1-2) (fig. 12, 14, 18, 26, 34-36, 45, 46; pl. 7, tabl. 24) : 109 empreintes réparties entre les gîtes de Saint-Léons (F3), Camprieu (F65), Salsac (F14), Fondamente (F24), Fadarelle (F16), Engayresque (F13), et le Grézac (F11).

Description et analyse statistique (fig. 12, 14, 18, 26, 34-36, 45, 46; pl. 7, tabl. 24).

Le pied. On se reportera à Demathieu 1990 p. 102-106. A l'issue de cette nouvelle étude, précisons simplement que la trace de cet autopode est de taille moyenne avec 255 mm de longueur. Les orteils sont bien délimités avec des griffes relativement importantes, du 1/4 au 1/5 de l'orteil III. Les coussinets inter phalangiens sont souvent bien marqués et le dépassement D du III par rapport aux orteils latéraux est de l'ordre de 100 mm.

Les variabilités des mesures brutes des caractères sont comprises entre 15 et 20 %. Ce qui pourrait apparaître important s'il ne s'agissait pas d'ichnites disparates. Les tests de Cramer s'avèrent bons, sauf pour II. L'homogénéité de l'échantillon est donc admise,

dans son ensemble.

L'étude des rapports montre une baisse des variabilités, ce qui est normal puisqu'ils entraînent une réduction de la valeur de l'allométrie de croissance.

- **La piste** (tabl. 30). L'angle du pas est compris entre 174 et 185° et le rapport de la longueur moyenne du pas (Pm) sur celle du pied (Lm) est contenu dans l'intervalle 3, 45 – 6, 36. Cette dernière valeur correspond à un animal en course.

a4. Ichnoespèce *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858), émendée dans ce travail

Origine : Hettangien des bassins de Hartford (Connecticut) et de Deerfield (Massachusetts).

Nomenclature: *Anchisauripus minusculus* LULL, 1904-1953 = *Grallator minusculus* (DEMATHEU et SCIAU, 1992, 1994) = *Grallator (Eubrontes) minusculus* WEEMS, 1992.

Holotype : n° 16/1 du catalogue d'après Lull 1904-1953; collection Hitchcock, Amherst Collège; Massachusetts.

Diagnose d'*Anchisauripus minusculus* (LULL, 1953) " Pes : length of digit I, 100 mm.; of II, 158 mm.; of III, 192 mm.; of IV, 223 mm (164 without heel pad). Length of foot exclusive of hallux 310 mm.; without hallux, 374 mm.; between lateral tips, 190 mm. Projection of digit III beyond the other toes, 98 mm. Divarication of digits II and III, 17°; of III and IV, 18°; of the lateral digits II and IV, 34°; length of pace, 382 to 655 mm.; of stide, 1000 mm; width of trackway, 320 mm; pes angulation, 0° to 20° inward; Ratio of foot to average pace, as 1 to 1, 672."

Remarque. D'après Lull, le type montre la trace du hallux. Ce qui n'est jamais le cas pour les traces tridactyles II-IV caussenardes qui ont des affinités morphologiques avec l'ichnoespèce *minusculus*. Pour cette raison, en suivant la démarche de, de Lapparent et Montenat (1967), et celle d'Olsen (1980b), Demathieu et Sciau (1992) ont préféré *Grallator* à *Anchisauripus* LULL, 1904. Assez récemment, Olsen (*in Olsen et al.* 1998) est revenu sur sa décision en proposant de réutiliser les 3 taxons généralisés par Lull. Chacun d'entre eux a été redéfini mais l'ichnoespèce *minusculus* n'est pas citée. Pour notre part, nous l'acceptons mais en la rattachant à *Grallator* (cf. supra). Nous en donnons la définition suivante :

Diagnose émendée. Grandes traces tridactyles II-IV de bipèdes avec L xl = ca 300 x 200 mm, aux orteils assez larges et aux coussinets bien dessinés. Les griffes sont peu développées et le coussinet digito-métatarsien IV est assez souvent imprimé. L'angle II-IV vaut 39°, en moyenne. La projection du III est assez faible avec un rapport III/D de l'ordre de 1, 93.

Le tableau 25 contient les caractéristiques morphométriques de cette ichnoespèce.

Répartition stratigraphique : Hettango-Sinémurien en France et Hettangien dans le Connecticut et le Massachusetts.

Localisation et matériel (fig. 1-2) : Unités IB-C, IIB ou C, IIID et IV A, B; 54 empreintes réparties entre les gîtes suivants : Camprieu (F6), Fondamente (F24),

L'Escalette (F12), La Grangette (F6), St-Laurent de Trèves (F7), St-Léons (F3), Sauclières (F1), Jouvenet-Sud (F31), Viala-du-Tarn (F5).

Brèves description et analyse statistique (fig. 11, 13-14, 18, 20, 26, 31, 35, 40, 45; pl. 8; tableau 25).

- **Le pied.** Demathieu et Sciau 1992 et surtout 1994 (p. 14-15) ont déjà décrit cette ichnoespèce. Depuis, l'ichnopopulation a sextuplé, mais ses caractéristiques morphométriques se sont peu modifiées (cf. Demathieu et Sciau 1994, tabl. 2 et tabl. 25, ce travail). Les faibles valeurs des variabilités et l'ajustement à la loi normale suggéré par le test de Cramer (Probabilité nettement $>$ à 5%) montre l'homogénéité de l'échantillon. Il peut donc être considéré comme représentatif. Les rapports des mesures, pris deux à deux, affichent une baisse assez forte des variabilités mais les coefficients de corrélation souvent trop faibles portent une ombre à la validité des résultats précédents. A ce sujet, il faut remarquer que deux séries présentant de fortes variabilités sont souvent mieux corrélés et vice versa.

- **La piste** (tabl. 30). L'angle du pas est proche de 180° . Le rapport de la longueur du pas sur celle du pied vaut en moyenne 3,92 avec une variabilité faible (19 %). Cela suggère une locomotion aisée et assez régulière des auteurs de *G. minusculus*.

b. Ichnogre *DILOPHOSAURIPUS* WELLES, 1971

Origine : Formation de Kayenta localisée près de Tuba city, Arizona (USA); Lias inférieur.

Diagnose : non faite mais dans la discussion, Welles (1971 p. 30) souligne que *Dilophosauripus* diffère d'*Eubrontes* par des griffes plus longues et plus uniformes, un coussinet métatarsien plus central non distinct des doigts.

Ichnoespèce *Dilophosauripus williamsi* WELLES, 1971

"specific characters" : "Length of digit II, 180 ; of III, 230; of IV, 220; projection of III beyond II and IV, 100; length of foot, 325; between tips of II and IV, 280; divarication of II and III, 20° ; of III and IV, 28° ; of II and IV, 54° ; length of pace (from isolated trackway) about 1060; ratio of pace to foot about 3 "; measurements are in mm.

Répartition stratigraphique en France (Fig. 1-2) : Unité IC, IV A et B; Hettango-Sinémurien.

Localisation et matériel (fig. 1-2) : 8 empreintes réparties entre les gîtes de Sauclières (F1), de Fondamente (F24) et de Barruques (F21).

Brèves description et analyse statistique (fig. 11, 31, pl. 9; tabl. 26).

- **le pied.** Une étude précise d'une piste de 6 pas, observée dans le gîte de Sauclières, a été faite par Demathieu et Sciau 1994 p. 16-17. Les auteurs résument ces ichnites de la manière suivante " Des orteils épais, très divergents, assez courts, terminés par des griffes pointues, empreintes presque aussi larges que longues...". Il faut ajouter la subégalité des orteils II et IV et un angle de divergence II-IV élevé, de l'ordre de 54° .

L'étude statistique parue alors, montre une bonne homogénéité des caractères (tabl. 2 et 3 p. 22-23). La découverte de 2 traces supplémentaires isolées a rendu l'échantillon actuel hétérogène puisque le test de Cramer de plusieurs valeurs brutes est nul. Le tableau 26 contient les caractéristiques morphométriques de cet ensemble

- **la piste** a été détruite par l'exploitant. Ses caractéristiques consignées *in* Demathieu et Sciau (1994 p. 17) induisent un animal massif à démarche régulière.

c. Ichnogène *EUBRONTES* HITCHCOCK, 1845

Nomenclature : cf. Lull 1953, p. 178; Olsen *et al.* 1998, p. 590.

Diagnoses : 1) Lull (1953, p. 178) : "The footprints to which the name *Eubrontes* has been given are among the largest and most abundant of those of the Connecticut Triassic. They represent relatively huge, ponderous, bipedal forms, definitely dinosaurian and probably Theropodous although not perhaps strictly carnivorous in their habits for they lack the trenchant, raptorial type of claws generally associated with beasts of prey. Large, bipedal forms, with claws acuminate to blunted. Digits broad, with well defined phalangeal pads. No indication of a hallux claw with one possible exception, or of a dragging tail. Manus never impressing."

2) Olsen *et al.* 1998 : "Large (> 25 cm long) bipedal, functionally tridactyl ichnite with a relatively short digit III, a broad pes, and a hallux which is rarely, if ever, impressed. Divarication of outer digits averaging 25 - 40°".

Ichnospèces-type : *Eubrontes giganteus* (HITCHCOCK, 1845)

Synonymies : Toutes les ichnoespèces *in* Lull 1953, p. 179-184; *E. giganteus* OLSEN *et al.* 1998, p. 590.

Holotype mentionné par Lull (1904-1953) : n° 45/8 conservé dans le collège d'Amherst Massachusets

Diagnose de Lull 1953 "Pes : length of digit II, 200 mm.; of III, 260 mm.; of IV, 285 mm.; of digit III beyond the lateral ones, 139 mm. Length of the foot, 370 mm; between the lateral claws, 225 mm. (dimensions from n° 45/1 A. C.). Divarication of digits II and III, 18°; III and IV, 20°; of the lateral digits, II and IV, 40°. Length of pace, 1,09 to 1,17 m; of the stride, 1, 220 to 1, 520 m. Width of the trackway, 0,452 m."

Remarque. Olsen *et al.* 1998 mentionne que, par suite d'erreurs commises par le fils d'Edward Hitchcock, dans la numérotation des types choisis par son père, Lull (1904-1953) a créé ses ichnoespèces à partir de faux types. Ainsi celui pris comme référence pour *E. giganteus* n'est pas le n° 45/1 mais le n° 15/3. Lull (1953 p. 179). Cet auteur a basé ses caractères spécifiques sur le n° 45/1 (cf. supra).

A la suite de ces antiques méprises, Olsen *et al.* ont entrepris la révision des ichnites de la coll. Hitchcock. Il en est résulté de nouvelles descriptions et diagnoses qui ont été publiées par Olsen *et al.* 1998.

Holotype mentionné par Olsen *et al.* 1998 : n° 15/3 conservé dans le collège

d'Amherst, Massachusets

Diagnose d'Olsen et al. 1998 : " Large (>30 cm long) bipedal, functionally tridactyl ichnite in which the digit III projection is about 2.2, and the length to width ratio is about 1, 4 to 1, 5. Projections of digits II and IV along the axis of digit III about equal. Divarication of outer digits 30°- 40°."

Remarque. La diagnose précédente ne convient pas totalement à l'ichnopolulation *E. giganteus* des Causses qui contient des traces de pieds tridactyles aux doigts II, III, IV larges, munies de griffes modestes et ayant des coussinets peu distincts. Un peu plus longues que larges (L x W = 1, 24), leur longueur moyenne vaut 39 cm. La projection du III est faible puisque L/D égale 2, 84. L'angle T (II-IV) est grand, 52° en moyenne. Les pistes sont quasi droites. Les caractéristiques morphométriques sont indiquées dans les tableaux 27 et 30.

Répartition stratigraphique (tabl. E). France : Rhétien et Hettangien de Vendée (de Lapparent et Montenat 1967), Rhétien du Causse de Séverac-le-Château (inédit), Hettango-Sinémurien des Grands-Causses, Unités I-III (ce travail), Sinémurien du Lot (Lange-Badré et Lafon 2000); USA : Hettangien des bassins de Deerfield et de Hartford (Connecticut, Massachusets), Colorado; Lias des Dolomites (Italie) et d'Afrique du Sud.

Localisation et matériel dans les Causses : au total 51 empreintes qui ont été observées dans les gîtes suivants (fig. 1, 2) : Peyre (F4), Puech de la Croix (F10), Saint-Léons (F3), Montgisty (F27), Salsac (F14) et Saint-Beauzély (F9).

Brèves description et analyse statistique (fig. 13, 17, 18, 33-35, pl. 10 et 11; tabl. 27).

- **Le pied.** L'ichnopolulation des Causses comprend de très grandes empreintes puisque certaines d'entre elles atteignent 51 cm de longueur dans le gîte de Peyre. Deux de ses caractères, la taille de l'orteil II et la largeur de l'ichnite ne sont pas distribués normalement (Probabilité de dépasser la variable réduite = 0). Ces 2 valeurs soulignent une certaine hétérogénéité de l'ensemble qui ne semble pas importante, cependant, car les valeurs des coefficients de corrélations ne sont pas significatives.

Le nuage de points *E. giganteus*, *sensu* ce travail (fig. 50), contient toutes les ichnoespèces d'*Eubrontes* définies par Lull (1904-1953) mais la plupart des traces caussenardes ont des angles II-IV plus élevés, atteignant 72° pour quelques unes d'entre elles. Elles sont aussi plus grandes que les *E. giganteus* américains.

- **la piste** (tableau 30). Hormis une valeur, les autres atteignent 180°. La moyenne du rapport de la longueur du pas sur celle du pied vaut en moyenne 3, 45. C'est la plus faible de toutes les ichnoespèces. L'une d'entre elles vaut 9, 29 et souligne un animal en course.

d. cf. *MORAESICHIUM* LEONARDI, 1979

Diagnose : "Bipedal, medium-sized Dinosaur trackway, with pace angulation value from high to very high; stride and pace values very variable (stide : foot-length ratio till 12, 5); internal trackway width value always negative; small external width value.

Footprints axis casually little bent inward or outward for the track way axis.

Footprints tridactyl, symmetric, arrow-headed, with a plant occupying more than one half of the foot length; functional prevalence in the phalangeal-metatarsal pads-row and in the III and IV toes; total divergence (II-IV) very high, partial divergences subequal. Pads observable as a rule in III, but rarely in the others digits; small nail casts rarely observable; no trail-casts.

Ichnoespèce type : *Moraesichnium barberenae* LEONARDI, 1979

cf. *MORAESICHNIUM*

(fig. 47 B-C)

Matériel: 2 empreintes de la même piste, moulage n° 54, musée de Millau (fig. 47; pl. 13).

Stratum typicum : Banc dolomitique de l'Unité IIE; Hettangien (fig. 2).

Brève description et nomenclature paléontologique : cf. gîte n° 25, partie II.

Empreinte de grande taille (320 x 150 mm), digitation postérieure rectiligne et large; orteils droits relativement épais, terminés par des griffes aiguës et longues, semblant invaginées dans un repli de la peau de la dernière phalange, II et IV subégaux.

e. Principaux caractères permettant de différencier les ichnoespèces *G. variabilis*, *G. saucierensis*, *G. lescurei*, *G. minusculus*, *E. giganteus* et *Dilophosauripus williamsi*.

En combinant les caractères morphologiques et morphométriques de ces ichnites, les différences majeures suivantes peuvent être énoncées:

- *E. giganteus* se distingue des autres *Grallator* par des doigts larges. Il partage avec *G. minusculus* d'avoir II et IV sensiblement de même taille, III étant le plus long mais de peu sur le IV (III/IV = 1,1). L'angle T est aussi nettement plus grand (50°) chez *E. giganteus* que chez *G. minusculus* (40°).

- *G. variabilis*, *G. saucierensis* et *G. lescurei* ont le doigt III nettement plus long que le IV avec III/IV voisin de 1, 25 et, contrairement à *G. minusculus* et à *E. giganteus*, le II est relativement court (III/II, au moins égale à 1, 45).

G. variabilis et *G. minusculus* se séparent par le rapport L/III qui est de 1, 28 pour la première ichnoespèce et de 1, 44 pour la seconde.

G. saucierensis et *G. lescurei* se distinguent nettement par le rapport L/D égale à 2, 27 chez la première et, 2, 57 chez la seconde, mais un peu moins si on considère l'angle II-IV, dans l'ordre, au moins 55° contre 51°. Ajoutons que *G. saucierensis* a toujours des coussinets beaucoup mieux dessinés que chez les autres ichnoespèces avec aussi les parties proximales II et IV, nettement détachées de celle du III.

Dilophosauripus rappelle *Eubrontes* mais sa taille est plus petite (cf. tabl. 26 et 27).

3. traces ornithoïdes

a. *ORNITHOPUS* HITCHCOCK, 1848

Diagnose in Lull 1953 : "Small, bipedal, tetradactyl, digitigrade to semi-plantigrade. Hallux rotated to the rear so as to be in line with the fourth digit. Digits slender without phalangeal pads distinct claws "Pied tétradactyle I-IV à tridactyle II-III, plus ou moins prolongé à l'arrière par un talon en forme de V ou de U. Doigts minces, raides à flexueux et griffus montrant souvent des coussinets oblongs.

Ichnoespèce type : *Ornithopus gallinaceus* HITCHCOCK, 1848

Ornithopus fabrei ichnosp. nov.

Derivatio nominis : de Fabre, entomologiste célèbre, né à St-Léons.

Diagnose: Empreinte de taille modeste (ca 119 x 92 mm), tétradactyle ou tridactyle. Orteils plutôt droits montrant leurs coussinets sous articulaires, terminés par des griffes fines et longues; le I est retourné vers l'arrière, généralement dans le prolongement du IV; angle II – IV : ca 70° en moyenne. L'angle du pas est compris entre 150° et 180°.

Holotype: Trace n° 17, pied 4 de la piste 3 du gîte de Querbes (fig. 24 H). Moulage CS n° 67 déposé au Musée de Millau.

Hypodigme. 12 traces de Querbes (F8), 9 de Barruques (F21) et 9 de Mas-de-Baby (F23). Soit 30 empreintes représentées sur les figures 22, 23, 28 et 29 et les pl. 13 et 15. Elles sont conservées au musée de Millau.

Répartition stratigraphique en France (fig. 1-2) : : niveaux de dolomie des Unités IE, IIA; Hettangien inférieur.

Description, analyse statistique et nomenclature palichnologique : on se reportera à la présentation des gîtes fossilifères de Querbes, de Barruques et de Mas-de-Baby ainsi qu'au tableau 29.

Ces traces sont morphologiquement voisines des ichnites américaines *Steropoides diversus* (HITCHCOCK, 1836) LULL, 1915, *Chelonoides incedens* (HITCHCOCK, 1858) LULL, 1904, *Steropoides infelix* (HAY, 1902) LULL, 1904, *Ornithopus gallinaceus* HITCHCOCK, 1848 et *Eupalamopus dananus* (HAY, 1902) LULL, 1904 de l'hettangien américain. Et à celles du "Groupe 1" décrites dans le Pliensbachien marocain par Ishigaki (1985, 1986). Toutes ces empreintes sont "probably mostly extramorphological variants of *Grallator*" d'après Lockley qui a revu notre travail.

Ornithopus sp.

Matériel : pistes 1 et 6, plus les traces isolées P4-P7, P13 (fig. 22, 23; pl. 12) du gîte de Querbes (F8) en association sur la même dalle avec *Ornithopus fabrei* ichnosp. nov. Ensemble conservé au musée de Millau.

Répartition stratigraphique : Unité IIA, Hettangien.

Description et analyse statistique ont été faites dans la description du gîte n° 8 de Querbes de la partie II. Précisons que le pied correspond à une empreinte de taille moyenne (220 x 197 mm), aussi large que longue ($L/W = 1,12$) à talon peu marqué, aux orteils fins, effilés, griffus et fréquemment flexueux. L'angle de divergence II-IV est grand (61-81°) et peut dépasser 90°. L'angle du pas vaut 160°.

b. cf. *Trisauropodiscus* et/ou cf. *Anomoepus*

Matériel (fig. 43 et 44) : 10 traces du gîte L3, Unité IIIA (Hettangien) et 9 de L4; Unité IVB (Sinémurien); coll. Lapeyrie, au musée de Lodève.

Description. Ces empreintes ont été présentées et discutées dans le chapitre II, § C1b.

4. Incertae Sedis

Les traces aux doigts arrondis observées sur les blocs du gîte de Querbes sont presque aussi longues que larges avec $L \times l = 14 \times 16$ cm pour K et 17×14 cm pour J (fig. 24). Elles évoquent une grosse main de *Brachychirotherium*, sans le doigt V, mais aussi plusieurs formes décrites dans le Norien d'Afrique du Sud par Ellenberger 1972. Il s'agit de *Pseudotetrasauropus* et de *Sauropodus* ELLENBERGER, 1972 attribués par l'auteur successivement à des Prosauropodes et à des Sauropodes. Pour les Causses, la question de la présence de ces deux groupes dans l'Hettango-Sinémurien à partir de leurs traces reste ouverte en raison d'un matériel peu lisible. Mais précisons que les Prosauropodes Anchisauridae sont en pleine expansion à cette période. Avec les Eosauropoda et vulcanodontidea, les Sauropodes font leur apparition à partir du Sinémurien (Haubold 1989).

B. Essais d'attribution paléontologique

1. **Les auteurs des traces de pieds pentadactyles :** *Batrachopus deweyi* (HITCHCOCK, 1843).

Une étude détaillée de ces traces a déjà été faite par Demathieu et Sciau (1994 p. 8-10). A l'issue de leur analyse, ces 2 chercheurs ont conclu : " Il y a donc une bonne probabilité que l'auteur de ces traces ait une silhouette et une taille assez proches de celles de *Protosuchus richardsoni* COLBERT & MOOK, 1951 qui était un crocodylien d'une cinquantaine de cm de longueur". Ces animaux ou Crocodyliomorpha semblent avoir été déjà assez diversifiés, voire abondants dans le Lias Inférieur car ils sont connus, par exemple, dans le Stormberg Supérieur (= Clarens F. et Upper Elliot F.), daté de l'Hettangien au Sinémurien moyen (Olsen & Galton 1984), par plusieurs espèces telles que *Notochampsia istedana*, *Erythrochampsia longipes*, *Orthosuchus stormbergi* (Protosuchidae), *Pedeticosaurus levisi*, *Sphenosuchus acutus* (Pedeticosauridae).

2. Les auteurs des traces de pieds tridactyles : Théropodes ou Ornithischiens ?

a. Cas des traces tridactyles *Grallator*, *Dilophosauripus* et *Eubrontes*

a1. Comparaison entre la structure osseuse des squelettes du Lias et celle déduites des ichnites, structure des griffes et angulation des orteils II-IV

Les empreintes tridactyles sont de beaucoup les plus nombreuses dans la région étudiée. Les attribuer à des Dinosaures est une quasi-certitude et les données de la paléontologie ostéologique du Lias inférieur conduisent à cette conclusion. Mais elles paraissent insuffisantes, semble-t-il, pour distinguer les Théropodes des Ornithopodes comme nous allons le voir.

= La figure 11K est une tentative de reconstitution de l'acropode pédieux pour l'un de ces animaux. Nous avons dessiné les coussinets sous-articulaires parce que la plicature de l'orteil s'opérait vers l'extérieur de ce dernier pendant la marche, contrairement aux doigts de la main qui se pliaient vers l'intérieur; cet autopode étant un organe préhensible chez beaucoup d'animaux dont les Théropodes et les Primates. En tenant compte du nombre de coussinets, on s'aperçoit alors que cette architecture déduite à partir de toutes les ichnoespèces de *Grallator* est la même. C'est à dire 3, 4, 5 phalanges, en allant de l'orteil II vers le IV.

Autre information pouvant être suggérée à partir de l'écartement des coussinets digito-métatarsiens est la largeur du métapode distale (fig. 56 A et B). Lorsqu'elle est étroite, on peut supposer que les métatarsiens étaient réduits voire soudés comme dans les Ornithomimosauria du Crétacé et (peut-être) un "coelurosaurien" du Toarcien marocain décrit par Taquet (1985). La reconstitution du métapode réalisée à partir des ichnites caussenardes montre qu'il était encore large, tout particulièrement pour *Dilophosauripus* et *Eubrontes*. Mais qu'en était-il des squelettes d'autopodes de l'Hettango-Sinémurien ?

Bien qu'assez peu nombreux, les restes de ces animaux sont connus à cette période (Carroll 1988; Czerkas 1990, p. 73; de Lapparent 1967; Haubold 1989; Huene 1926, 1932; Lambert & Ostrom 1993; Lucas 1993; Olsen & Galton 1984; Piveteau 1955; Romer 1956). Ce sont des Théropodes représentés par des Ceratosauria : agiles Coelophysidae aux os creux mais aussi Ceratosauridae, lourds et puissants. Cet ensemble comprend *Gressylosaurus terquemi* HUENE, 1969 de l'Hettangien d'Hettange (France), *Segisaurus* CAMP, 1936 d'Arizona, *Syntarsus* RAATH, 1969, *Dilophosaurus* WELLES, 1970 (6m, 500 kg) et *Coelophysis logicollis* WELLES, 1984 (3m, 27 kg), tous les trois d'Arizona et d'Afrique du Sud; *Sarcosaurus* ANDREWS, 1921 étant du Leicestershire (Angleterre). Il y a aussi d'agiles et petits Ornithischiens représentés par des Fabrosauridés avec *Fabrosaurus australis*, *Lesothosaurus diagnosticus* d'Afrique du Sud (1m), *Tawasaurus* de Chine et des Hétérodontosauridés: *Heterodontosaurus tucki* (1-2 m); *Geranosaurus atavus*, *Lycorhinus angustidens*, *Abriktosaurus consors* et *Lanasaurus scalpridens* également d'Afrique du Sud

Tous ces Reptiles digitigrades avaient des autopodes fonctionnellement tridactyles, construits de la même manière avec une formule phalangienne 3, 4, 5 en allant du II au IV, c'est à dire celle qui a été déduite des empreintes (fig. 56). Quant aux métapodes, les différences entre ceux de *Lesothosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Coelophysis* et *Dilophosaurus* n'apparaissent pas assez nettes pour constituer des

caractères discriminants. A ce stade de notre analyse, il est donc difficile d'attribuer *Grallator*, *Dilophosauripus* et *Eubrontes* à l'un des deux groupes de Dinosaures : Théropodes ou Ornithopodes.

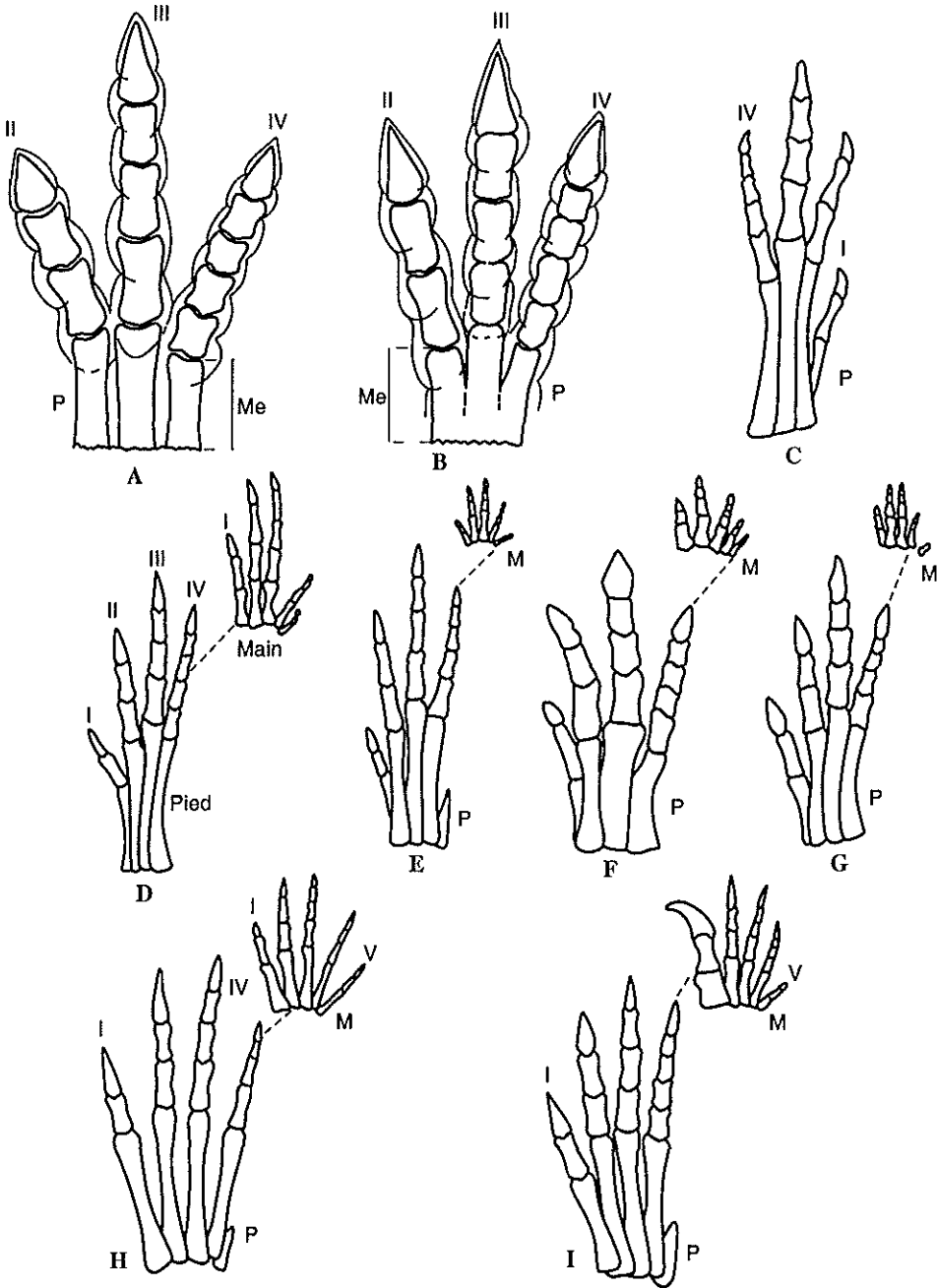


Figure 56. — A et B : reconstitution ostéologique de l'acropode et de la base du métapode (= Me) à partir de *Grallator* dont la base proximale est de largeur différente, A : structure de type *Halticosaurus* et *Coelophysis*; B = structure de type coelurosaurienne (in Taquet 1955); C-I : acropode et métapode de divers Reptiles Ornithopodes avec C = *Fabrosaurus*; D = *Heterodontosaurus*; E = *Lesothosaurus*; F = *Thescelosaurus*; G = *Hypsilophodon*; H = *Crocodylus*; I = *Anchisaurus* (Prosauropode); P = pied, M = main.

Pour essayer de lever cette indétermination, on peut recourir à la forme des griffes qui est souvent émoussée chez les herbivores mais acérée chez les carnivores. Vérifiée chez la majorité des Théropodes et plusieurs Ornithischiens du Crétacé (*Iguanodon* et Hadrosaure), elle ne semble pas, néanmoins, exclusive chez ces derniers animaux car plusieurs squelettes de Fabrosauridés montrent des pieds fortement armés contre les prédateurs. Cet argument n'est donc pas fondamental mais ce qui peut, à priori, étonner dans les traces tridactyles caussenardes, c'est qu'aucune d'entre elles, n'atteste de griffes considérables comme, par exemple, celles de l'ichnite *Sphingopus ferox* DEMATHIEU, 1966 du Trias moyen, où la n° II atteignait la moitié de la longueur du doigt correspondant. Mais il n'y a rien de tel sur les empreintes des Grands-Causse, ni même sur celles, pourtant si nombreuses, de l'Hettangien de la Nouvelle-Angleterre. Si l'on reconstitue le squelette d'un de ces autopodes, on se rend compte que les griffes sont relativement petites. D'un autre point de vue, on peut considérer que leurs auteurs n'avaient point nécessité d'en posséder de puissantes et acérées puisqu'ils tuaient leurs proies avec leurs dents; les griffes pédieuses ne servant qu'à les immobiliser.

La valeur de l'angulation des orteils II-IV est aussi souvent utilisée pour discriminer les deux groupes de Dinosaures tridactyles. Si on se réfère aux pistes et aux squelettes des Ornithopodes du Crétacé (Dollo 1883; Lockley *et al.* 1983, 1998c; Sarjeant *et al.* 1998), il est probable que les ichnopoïètes de *Grallator*, de *Dilophosauripus* et d'*Eubrontes* ne faisaient pas partie de ce groupe.

A ce stade de notre analyse et à partir des caractères envisagés plus haut, on voit donc qu'il ne semble pas y avoir de diagnose irréfutable permettant de résoudre ce problème d'attribution, déjà d'ailleurs, maintes fois discuté par plusieurs auteurs (Gauthier 1986, Thulborn 1990). Cependant, Lockley (communication écrite) pense qu'il est possible de distinguer les Saurischiens des Ornithischiens à partir du rapport L/W qui est toujours supérieur à 1 chez les premiers animaux et peu différent de 1 chez les seconds. De ce point de vue, les ichnopoïètes de *Grallator* et d'*Eubrontes* auraient donc été des Théropodes et ceux de *Dilophosauripus*, des Ornithopodes.

a2. Comparaison ostéométrique des phalanges pédieuses déduites des traces et mesurés sur les squelettes.

= **Schult et Farlow (1992); Farlow et Lockley (1993).** Pour essayer de lever cette indétermination, ces auteurs ont mesuré la longueur des doigts et, plus spécialement, celle de certaines phalanges "réelles" de squelettes et "virtuelles" déduites des empreintes (fig. 11K). A partir de graphiques de type 1 : $L_{III2} / L_{IV1} = f(L_{II3} / L_{II2})$ et de type 2 : $L_{III} / L_{IV} = f(L_{III} / L_{II})$, ils ont remarqué que les pieds de Théropodes et d'Ornithischiens étaient nettement séparés. Les ichnogenres *Grallator* et *Anchisauripus* (les deux *sensu* Lull 1953, Olsen *et al.* 1998 = *sensu* *Grallator* Demathieu 1990), "have very theropod-like estimated osteometric ratios". Quant à *Eubrontes sensu* Lull 1953, sa signification est plus ambiguë mais il est "more theropod-like than prosauropod-like".

= **En utilisant le graphique de type 2, Olsen *et al.* (1998 : 598)** ont confirmé les attributions précédentes. Ils précisent à partir de leur figure 16 B que les "vrais" holotypes, *sensu* ces auteurs, c'est à dire *Grallator parallelus* (= *G. cursorius* LULL, 1904-1953), *Anchisauripus sillimani* (= *A. dananus* LULL, 1904, 1953; *A. sillimani*

LULL, 1915) et *Eubrontes giganteus* sont bien des ichnites de Théropodes. Le point *Eubrontes* est à l'intérieur du nuage de petits Prosauropodes mais c'est le cas aussi de celui du Théropode *Liliensternus* dont il est similaire. La conclusion est la même lorsqu'on considère ces ichnoespèces avec leur second graphe $P = f(T)$ ou P représente un rapport de longueurs entre les 2 parties de l'orteil III, la distale dépassant II-IV et T qui correspond à la longueur de l'acropode déduite de la trace (Olsen *et al.* 1998, fig. 3).

= **Utilisation des graphes d'Olsen *et al.* (1998) pour la détermination des ichnoïètes des traces *Grallator* et *Eubrontes* caussenardes.**

- Afin de voir si nous pouvions utiliser le graphique $P = f(T)$, pour les ichnites des Causses et pour celles décrites par Lull (1902-1953), mesurées de manière différente, pour ces dernières, par Olsen *et al.* 1998 (cf. *supra*), nous avons voulu connaître la différence existant entre les valeurs des caractères P et T et leurs équivalents-empreintes, déterminées avec les deux méthodes de mesurage. Le test a été effectué à partir de la figure 3 de leur travail qui représente l'holotype *Anchisauripus sillimani*. En considérant les phalanges déduites, les auteurs ont trouvé 85 mm pour R et 1,44 pour le rapport P . Avec les éléments de l'empreinte, les valeurs sont respectivement de 83 mm pour $L-D$, analogue à R et, 1,35 pour le rapport $L-D/D$, sensiblement équivalent à P . Les différences sont donc faibles et nous ont engagé à présenter le graphique $L-D/D = f(L)$ (fig. 57).

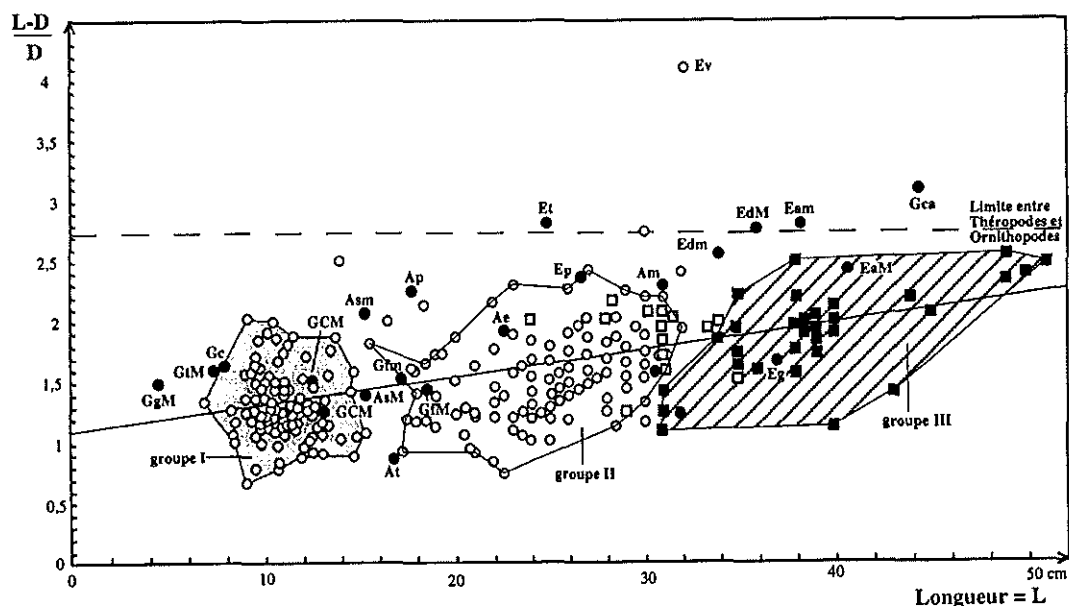


Figure 57. — Nuage de points-empreintes de l'Hettangien des Causses, des bassins de Deerfield et de Hartford (USA) dans un graphique $L-D/D = f(L)$; I = groupe I avec *G. variabilis* (Gv), *G. saulierensis* (Gs); II = groupe II avec *G. lescurei* (Gl), *G. minusculus* (Gm), *D. williamsi* (Dw); III = groupe III à *E. giganteus* (Eg) *sensu* ce travail; cf. explication dans le texte; carrés blancs = *Gm*, carrés noirs = *E. giganteus* des Causses; ronds noirs = taxons américains *sensu* Lull (1953); Ev = *E. veillonensis*.

On y voit d'abord que les traces forment 3 sous-ensembles I-III (fig. 57), plutôt séparés et alignés. Tous sont localisés sous la limite de $P = 2,75$, au-dessus de laquelle

apparaissent les points Ornithischiens dans la figure d'Olsen *et al.* (1998). Selon ces références, les auteurs des ichnoespèces caussenardes peuvent donc être attribués à des Théropodes ainsi que la plupart de celles décrites par Lull (1902-1953), notamment *Eubrontes giganteus sensu* Lull (1904-1953). Certaines ichnites américaines dépassent un peu la valeur seuil contrairement à *Eubrontes veillonensis* (Ev) qui est nettement localisé dans la zone ornithischienne.

- De manière à comparer, avec le plus d'homogénéité possible, les traces caussenardes et américaines, en utilisant les graphiques P-T et III/IV-III/II, nous avons mesuré 45 *Grallator* et *Eubrontes* caussenards aux coussinets bien dessinés. Cela, en suivant les méthodes préconisées par Farlow et Lockley (1993), Olsen *et al.* 1998. Les figures 58 et 59 montrent les résultats obtenus à partir de toutes les dimensions : celles d'Olsen *et al.* 1998 et les nôtres.

Dans la figure 58, on remarque un nuage de points, subhorizontal, étroit, limité par les points-squelettes d'autopodes de Théropodes *Liliensternus*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Coelophysis*, *Procompsognathus* et qui contient tous les *Grallator*, *Anchisauripus* et *Eubrontes* américains ainsi que 25 *Grallator* sur 33 provenant des Causses. Les 11 autres, situés entre ce nuage à éléments de Théropodes et ceux à Ornithopodes et à Prosauropodes, sont dispersés entre des valeurs de P comprises entre 4 et 12, 79. Et, pour 5 d'entre elles, entre 6 et 13 dont 1 point correspondant à un autopode de Prosauropode. Cette forte variabilité de P pour des *Grallator* morphologiquement et morphométriquement proches nous a beaucoup étonné. Elle s'explique par la méthode de correction utilisée par Olsen *et al.* 1998 qui fait intervenir l'angle II-IV (téta) dans l'équation $R' = R * (1/\cos(\text{téta}/2))$, nécessaire au calcul de $P = R'/(T-R')$. En effet, on montre facilement qu'une variation minimale de l'angle téta entraîne des valeurs de P très différentes. Ainsi, pour un *G. saucierensis*, en utilisant téta égale, successivement à 50, 52, 53, P varie de 1, 51 à 1, 53 en passant par 12, 79. Et nous pourrions multiplier les exemples.

L'emploi de cette "correction trigonométrique" induit donc trop de résultats aberrants qui ne permettent pas de généraliser l'usage de ce graphique P/T. Soulignons aussi que la valeur angulaire des squelettes d'autopodes n'est pas assez fiable pour être utilisé comme un caractère biologique car elle dépend trop, en grande partie, du montage.

- L'application du graphique III/IV = f (III/II), préconisé par Farlow et Lockley (1993) nous est apparu, par contre, beaucoup plus utile car les caractères mesurés sont seulement d'origine anatomique. La figure 59 en est le résultat obtenu avec les mêmes dimensions que celles qui ont été traitées précédemment. On remarque que les points "empreintes et squelettes d'autopodes" y forment un nuage allongé selon un axe $y = ax + b$ dans lequel on distingue, des plus petites valeurs de III/IV, III/II, vers les plus grandes, le groupe d'autopodes de Prosauropodes puis celui des Théropodes, ce dernier étant nettement localisé au-dessus de celui des Ornithopodes. En se basant sur les similitudes ostéométriques, ces 3 ensembles paléozoologiques contiennent des ichnites dont les auteurs peuvent leur appartenir. Ainsi, *Otozoum moodi* (HITCHCOCK, 1847) LULL, 1904 peut-être attribué à des Prosauropodes et *Anomoepus* HITCHCOCK, 1848 à des Ornithopodes; *Anchisauripus sillimani* (LULL, 1915) OLSEN *et al.* 1998, *A. tenuis*, *A. hitchcocki*, les deux *sensu* Lull 1953, plusieurs *G. saucierensis*, *G. sp.*, pouvant l'être à

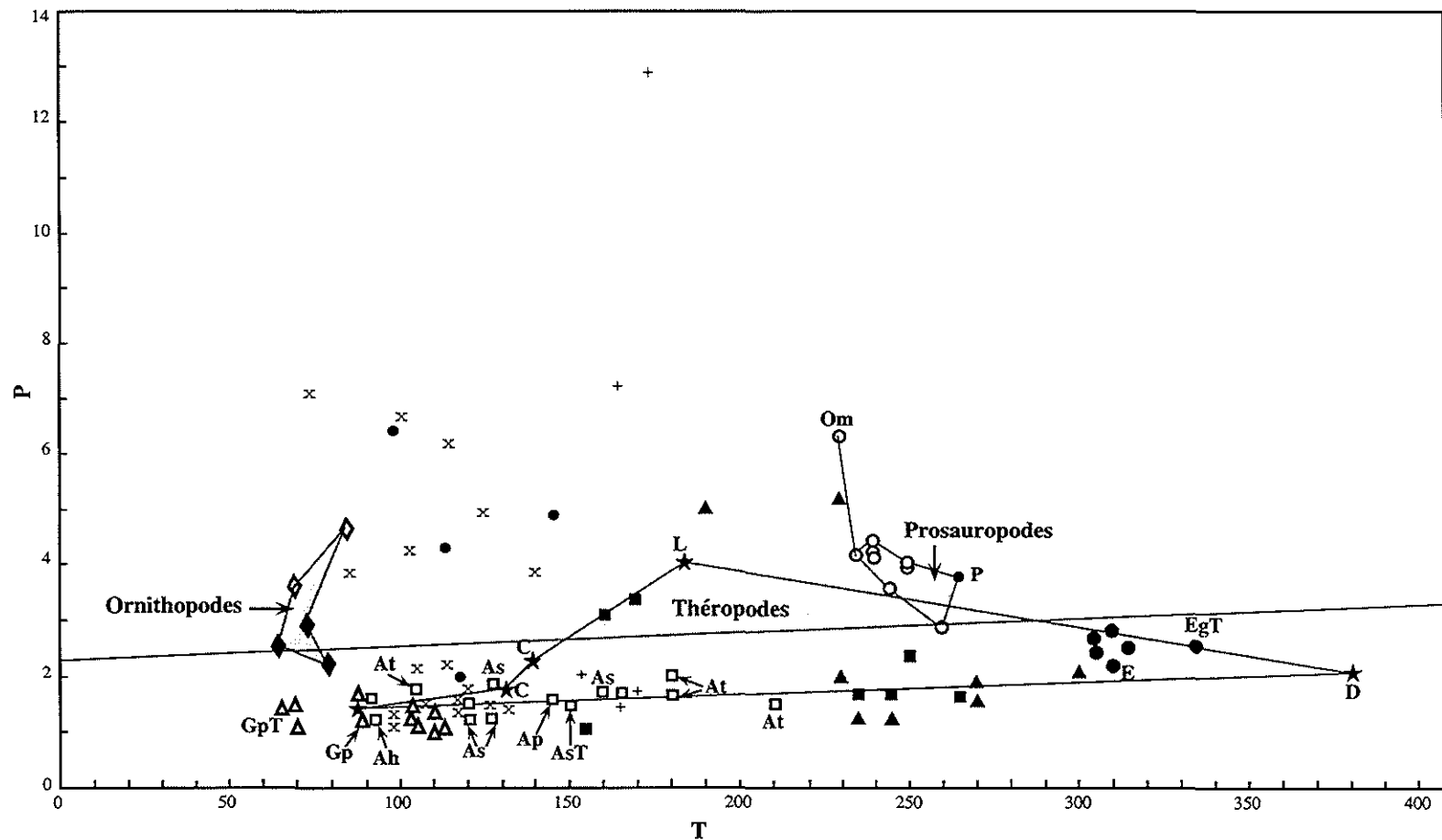


Figure 58. — Nuage de points-empreintes de l'Hettangien des Causses et des bassins de Deerfield et de Hartford (USA) dans un graphique $P = f(T)$; cf. explication dans le texte; même légende que pour la fig. 59.

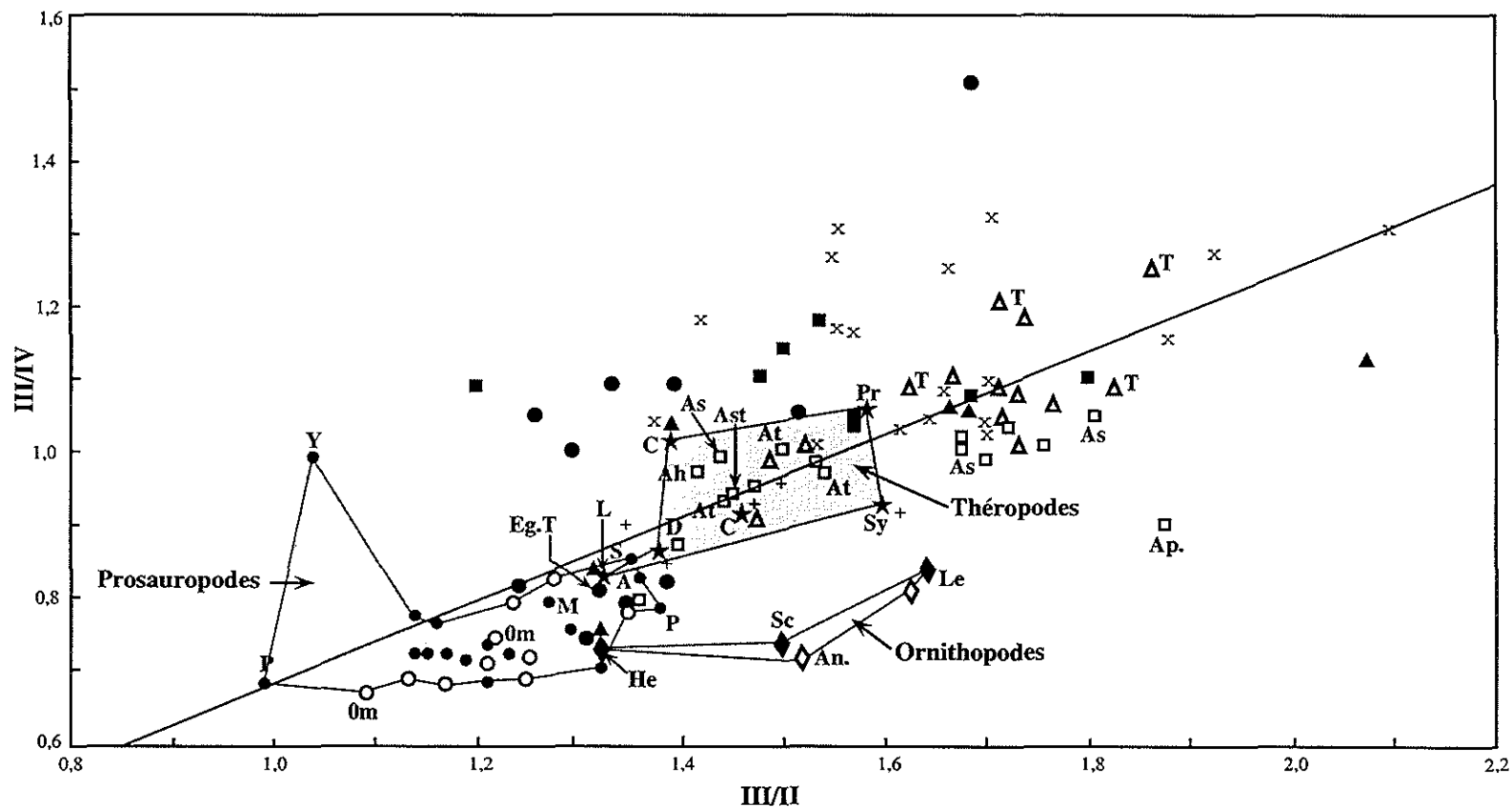


Figure 59. — Nuage de points-empreintes de l'Hettango-Sinémurien des Causses et des bassins de Deerfield et de Hartford (USA) dans un graphique $III/IV = f(III/II)$; petits ronds noirs = squelettes d'autopodes de Prosauropodes avec P = *Plateosaurus*, S = *Sellosaurus*, M = *Massospondylus*, A = *Anchisaurus*, Y = *Yunnasaurus*; ronds blancs = ichnite *Otozooom moodii* = Om; étoiles : squelettes d'autopodes de Théropodes avec Pr = *Procompsognathus*, Sy = *Syntarsus*, C = *Coelophysis*, D = *Dilophosaurus*, L = *Liliensternus*; ichnites : grands ronds noirs : Eg = *E. giganteus sensu* avec EgT *sensu* Olsen et al. 1998; croix de St-André (x) : Gv = *G. variabilis*; triangles noirs : Gm = *G. minusculus*; croix grecques (+) : Gs = *G. saucierensis*; triangles blancs : *Grallator* sp. et GpT = *G. parallelus* type *sensu* Olsen et al. 1998; carrés blancs : *Anchisauripus* avec As T = *A. sillimani* type *sensu* Olsen et al. 1998, le reste *sensu* Lull avec At = *A. tuberosus*, Ah = *A. hitchcocki*, Ap = *A. parallelus*; carrés noirs : *G. lescurei*; losanges noirs : squelettes d'Ornithopodes avec Le = *Lesothosaurus*, Sc = *Scutellosaurus*, He = *Heterodontosaurus*, losanges blancs : ichnites avec An = *Anomoepus*.

des Théropodes. En raison de leur alignement, vers les plus grandes valeurs de III/IV et III/II, il en est probablement de même pour les traces *Grallator parallelus* (HITCHCOCK, 1858) OLSEN *et al.* 1998, *A. sillimani sensu* Lull, 1953, *G. variabilis*, *G. lescurei*, *G. minusculus sensu* Demathieu & Sciau 1992, 1994, *G. sp. sensu* Olsen *et al.* 1998. Le cas de plusieurs *G. minusculus* des Causses et des *Eubrontes* américains *sensu* Lull, 1953 comprenant aussi le type *E. giganteus* (HITCHCOCK, 1845) OLSEN *et al.* 1998 (EgT) est un peu plus complexe à débattre car ces ichnites sont contenues dans le nuage des Prosauropodes. Ce point a été déjà souligné, pour *Eubrontes*, par Olsen *et al.* 1998 et avec eux, nous écrivons que, puisque ces ichnoespèces jouxtent le point squelette *Ceolophysis*, il est vraisemblable que leur auteurs aient été des Théropodes. On remarquera aussi que les points *E. giganteus* (*sensu* ce travail) sont assez nettement séparés de leurs homologues des USA.

b. Les auteurs de *Grallator*, d'*Eubrontes* et de *Dilophosauripus* des Causses appartenaient-ils à une même espèce ? (fig. 60)

En 1980, Olsen étudiant le rapport D sur L- D de *Grallator*, *Anchisauripus*, *Eubrontes*, (*sensu* Lull 1953) des Formations des bassins de Deerfield (Connecticut) et de Hartford (Massachusetts (USA) remarque que les points-empreintes sont réparties le long d'une courbe de type $y = a$ puissance x (1980b p. 370). Il suggère alors que les différences de taille relevées sur les empreintes sont dues à la croissance, c'est-à-dire que les plus petites (*Grallator*) ont été faites par des juvéniles, les moyennes (*Anchisauripus*) et les plus grandes (*Eubrontes*) par des animaux de plus en plus âgés. Ce qui semble impliquer qu'il n'y aurait eu, ("perhaps" écrit-il), qu'une seule ichnoespèce. Olsen *et al.* 1998 constatent aussi qu'au sein d'une population, les plus petites empreintes ont des rapports L/l, P/T (cf. supra) toujours supérieurs aux plus grandes, mais c'est l'inverse pour l'angle T.

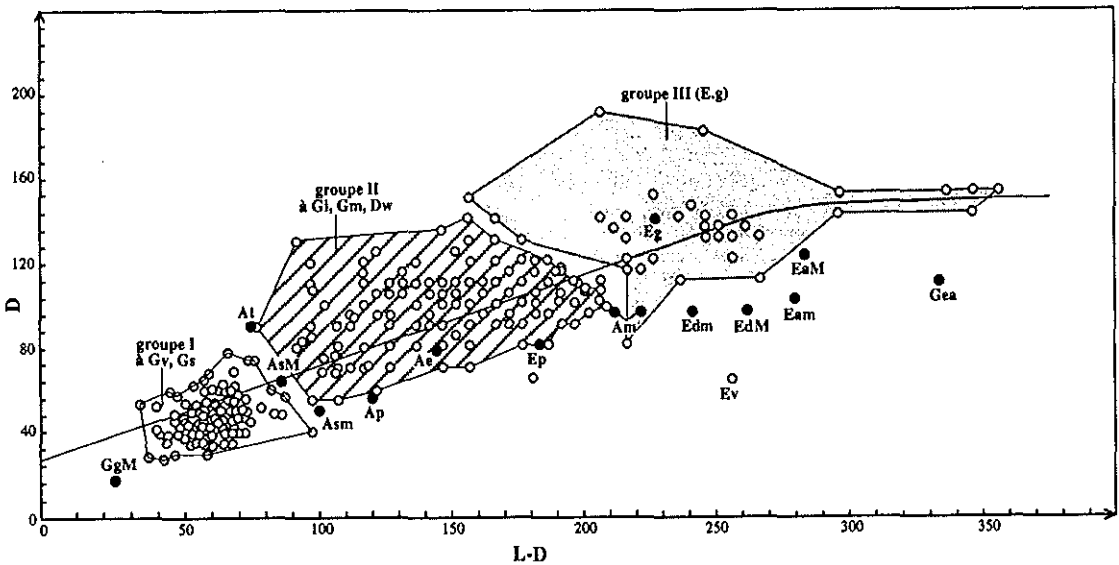


Figure 60. — Nuage de points-empreintes de l'Hettangien des Causses et des bassins de Deerfield et de Hartford (USA) dans un graphique $D = f(L-D)$; même légende que la figure 57.

Afin de faciliter la comparaison entre les ichnites américaines et françaises, pour le matériel des Causses, nous avons utilisé les caractères qu' Olsen envisagea dans son étude de 1980b. De manière moins nette que pour les empreintes américaines, la figure 60 montre que les points-traces sont d'abord alignés puis la courbe devient asymptotique pour les plus grands *Eubrontes* de Peyre. Un tel résultat pourrait donc, effectivement, traduire une allométrie de croissance entre les différents auteurs des ichnoespèces décrites, avec un ralentissement au stade *Eubrontes* pour ce qui nous concerne. Mais pourquoi y voir un résultat seulement d'origine monospécifique ? Celui-ci peut, tout aussi bien, s'interpréter en admettant des espèces contemporaines qui auraient laissé, pour les plus petites d'entre elles, que des traces *Grallator sensu* Baird (1902-1953), Olsen *et al.* (1998) et pour les plus grandes, successivement, le binôme *Grallator-Anchisauripus* et le trinôme *Grallator-Anchisauripus-Eubrontes*. Cette possibilité a d'ailleurs été aussi envisagée implicitement par Olsen *et al.* 1998 (p. 598).

Appliquée à l'Hettango-Sinémurien des Causses, cette hypothèse conduit à l'interprétation suivante. Selon leur taille définitive, les plus petites espèces n'auraient imprimé que les empreintes *G. variabilis* / *G. sauclierensis* du groupe I et les plus grandes, toutes celles du groupe II (*G. lescurei*, *G. minusculus* et *Dilophosauripus williamsi*) et du groupe III avec *Eubrontes giganteus*. En se basant sur la morphologie, certaines liaisons apparaissent plus évidentes que d'autres. C'est le cas de celle réalisée par le trinôme *G. variabilis/G. sauclierensis/G. lescurei* et par le binôme *G. minusculus/Eubrontes giganteus* voire aussi par celle du couple *D. williamsi/Eubrontes giganteus*. Mais alors pour ces 2 derniers binômes d'ichnoespèces aux doigts larges, il reste à trouver les formes plus petites.

Précisons que des découvertes, très récentes, réalisées par JS dans le gîte F1 de Sauclières, de *G. sauclierensis* de même taille que celle de *G. variabilis*, constitue un argument supplémentaire pour l'existence d'une filiation *G. sauclierensis* indépendante de celles des autres ichnoespèces.

Ces différentes liaisons morphologiques traduisent, à notre avis, l'origine plurispécifique de leurs auteurs sans qu'il y ait une correspondance entre ichnoespèce et espèce zoologique comme il a été maintes fois souligné par plusieurs auteurs (Baird 1957; Demathieu 1970, 1985; Peabody 1959; Gand 1987).

Dans le cas contraire, il faudrait admettre que pour les Causses, entre l'Hettangien inférieur et le Lotharingien inférieur, une population monospécifique de Théropodes aurait vécu, environ pendant 4, 5 MA sur une surface d'au moins 3400 km². Cette interprétation nous paraît peu vraisemblable.

c. Le cas de cf. *Moraesichnium*

Le talon de cette trace est celle du métatarsien d'un reptile qui était donc, apparemment, plantigrade. Elle rappelle toutes celles qui ont été décrites par Kuban (1989) dans la Formation Glen Rose du Crétacé inférieur des USA et par Pérez-Lorente 1993 dans le Crétacé de la Rioja (Espagne). A leur sujet, Kuban a suggéré qu'elles auraient pu être faites par des Dinosaures digitigrades mais aussi par des animaux "adapted to plantigrady". Quoiqu'il en soit, des Théropodes en sont les ichnopoètes à Glen Rose. Mais ailleurs, comme au Brésil (Leonardi 1979) et dans le Sinémurien

marocain (Monbaron *et al.* 1985) *Moraesichnium* a été attribué à des Ornithopodes, probablement en raison de grande valeur de l'angle II-IV. Nous suivrons, au moins provisoirement, cette interprétation pour les traces caussenardes.

3. Les auteurs des traces de pieds tri et/ou tétradactyles *Ornithopus fabrei* nov ichnosp. : Théropodes aviformes ?

Dans le chapitre II, nous avons déjà souligné la remarquable ressemblance de ces traces avec celles de certains oiseaux actuels (passereaux, corneille...) qui suggère une forme avienne pour leurs auteurs. Nous pouvons aussi les comparer au squelette pédieux d'*Archaeopteryx* dont le hallux long et rétroversé en font des Théropodes adaptés à la vie arboricole (Lambert et Ostrom, 1993). Mais *Archaeopteryx* date du Jurassique supérieur et on peut se demander si de tels animaux existaient à l'Hettangien. Bien qu'aucun de leurs squelettes n'ait été trouvée dans ces terrains géologiques, les données palichnologiques semblent conforter l'hypothèse de leur présence si on se réfère aux traces de pas ornithoïdes qui ont été observées dans la Nouvelle Angleterre (Lull 1904-1953), en France (ce travail) et en Afrique du Sud (Ellenberger 1972, 1974). Dans cette dernière région, P. Ellenberger y a décrit de nombreuses ichnoespèces "aviennes" dont plusieurs d'entre elles appartiennent à *Masitisauropus* qu'il attribue à des "*Coelurosauria carnaviens*".

Les données palichnologiques semblent donc nous orienter, de plus en plus vers l'existence de Reptiles aviformes, déjà variés à l'Hettangien. Ils paraissent d'ailleurs avoir été déjà présents dans le Rhétien (de Lapparent et Montenat 1967) et au Norien si on en juge par les nombreuses ichnoespèces de *Trisauropodichnus* (Ellenberger 1972).

Sans doute, pouvons nous aussi leur attribuer *Ornithopus* sp. et beaucoup de traces cf. *Trisauropodichnus* à grand angle II-IV; l'empreinte tridactyle à talon *Anomoepus* étant plutôt celle d'un Ornithopode encore que Gierlinski 1996a attribue maintenant *A. major* à un Théropode après la découverte de traces de plumes près de cette ichnite de repos.

Toutefois, en se basant sur les observations de Gatesy *et al.* 1999, Lockley considère que toutes les traces leptodactyles ornithoïdes américaines, dont *Ornithopus*, sont des formes extramorphologiques de *Grallator* (cf. *supra*). A l'Hettangien, la présence de Proto-Aviens *sensu* Ellenberger (1972, 1974) ne seraient donc pas démontrée par les données palichnologiques. C'est, naturellement, possible mais nous considérons le débat toujours ouvert.

4. Silhouettes et dimensions des Dinosaures caussenards estimées à partir des éléments de la piste (tabl. 30). Comparaisons avec les squelettes

a. Les Théropodes : ichnopoïètes de *Grallator*, *Dilophosauripus* et *Eubrontes*

Demathieu (1970, 1986, 1995) a développé une méthode de calcul qui permet, en termes d'approximation, de déterminer la silhouette et quelques dimensions corporelles des ichnopoïètes à partir de la mesure des éléments de leurs pistes, comme la longueur du pas et la valeur de son angle. Celle-ci, nécessite aussi de choisir l'angle de marche

qui est celui formé par les 2 membres d'un bipède dans un pas. Il est généralement estimé à 40 . Longueur du tronc, celle de la tête à la queue, dimensions des membres postérieurs, leur orientation sont ainsi discutées et déterminées. Toutes ces informations, combinées avec les données fournies par la morphologie et la morphométrie des traces concourent à établir un portrait de leurs auteurs qui a servi à dessiner la fig. 69.

Comme une interprétation paléontologique détaillée des pistes de *G. variabilis*, *G. sauclierensis*, *G. minusculus* et de *Dilophosauripus* de Sauclières a déjà été faite par Demathieu et Sciau 1994, nous nous contenterons de ne fournir ici que quelques données.

L'angle du pas compris entre 170 et 180°, à une exception près (tabl. 30), indique des animaux aux membres bien redressés qui étaient donc de bons marcheurs. Mais, comme le rapport de la longueur du pas à celle du pied est de plus en plus faible en allant de *G. lescurei* à *E. giganteus*, en passant par *G. minusculus*, on peut en conclure que leurs auteurs respectifs avaient une démarche de moins en moins aisée, probablement parcequ'ils étaient de plus en plus massifs.

G. variabilis correspond à des traces laissées par les plus petits des Dinosaures. Ceux-ci avaient des orteils bien dessinés dont la face inférieure était munie d'écailles en forme de papilles rondes, analogues à celles des oiseaux. Ils furent, sans doute, des Théropodes, agiles et légers, de 2 m 5 à 3 m de longueur avec des membres postérieurs de 85 cm, environ. Ces caractères durent être aussi ceux des animaux qui ont laissé *G. sauclierensis*. Ils étaient seulement, un peu plus grands que les précédents (3, 5 m), du moins pour certains d'entre eux. Si l'on admet, entre les diverses ichnoespèces caussenardes, une allométrie de croissance (cf. supra), la comparaison des tailles et des silhouettes des ichnopoïètes précédents avec les squelettes existants suggèrent qu'ils auraient pu être des formes juvéniles de Cératosaures ou bien des Coelophysidés; ces derniers atteignaient 3 m de longueur pour un poids de 27 kg (Lambert et Ostrom 1993). On peut formuler la même conclusion pour les auteurs de *G. lescurei*, *G. minusculus*, *D. williamsi* et *E. giganteus* mais avec cette restriction qu'ils devaient correspondre plutôt à diverses espèces de Cératosauriens puisque leur taille dépassait celle du groupe précédent (plus de 4 m) pour atteindre près de 9 m chez l'auteur d'*E. giganteus* de Peyre (Demathieu et Sciau 1998). Seulement comme ces grandes dimensions ne sont pas connues chez les squelettes de l'Hettangien (*Dilophosaurus* n'atteignait que 6 m), GD suggère que les Théropodes ayant laissé *Eubrontes* étaient des Carnosauriens qui n'apparaissent qu'au début du Jurassique supérieur (Haubold 1989). Si c'était le cas, il faudrait les faire remonter, non seulement à l'Hettangien, mais aussi au Rhétien et au Norien qui ont livré *Eubrontes* dans les Causses (inédit) et en Vendée (de Lapparent et Montenat, 1967).

Les ichnopoïètes de *G. lescurei* et de *G. minusculus*, longs de 5 à 7 m, aux doigts assez fins avaient des formes encore élancées. Par contre, avec des traces aux larges doigts, celui de *Dilophosauripus* nous apparaît nettement plus massif. Demathieu et Sciau (1994) estiment sa longueur comprise entre 5 à 6 m. GD le considère maintenant comme un Carnosaurien mais il pourrait bien être un Cératosaurien à allure de *Dilophosaurus* comme le pensait Welles (1971).

b. Les ichnopoïètes de *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.

En admettant l'approximation longueur du pas = longueur du tronc, on voit que les auteurs des différentes pistes (tabl. 30) avaient cette partie du corps comprise entre 45 et 100 cm. Le plus petit animal pouvait donc mesurer 1 m 40 et, s'il y a homothétie, le plus grand était 2 fois plus long.

Les rapports Pm/Lm sont, en moyenne, nettement plus grands que ceux qui ont été calculés pour *Grallator*, *Dilophosauripus* et *Eubrontes*. C'est la conséquence de membres postérieurs, longs et élancés, qui conduisent à imaginer des Reptiles légers à démarche très aisée et donc très rapide. Nous avons vu que la structure du pied avec un hallux très long et rétroversé suggérait aussi des animaux ayant pu être adaptés à la vie arboricole.

IV. CONSÉQUENCES STRATIGRAPHIQUES, PALÉOENVIRONNEMENTALES ET PALÉOBIOLOGIQUES.

A. Conséquences stratigraphiques

1. Répartition verticale (Fig. 2)

Dans la série hettango-pliensbachienne des Causses, les traces n'apparaissent que dans la partie supérieure de l'Unité I, au-dessus des calcaires ondulés (IB). On les rencontre ensuite jusqu'à IVB. Elles sont donc absentes à la base de l'Hettangien (Unité IA-B) et au-dessus du gîte de Saucnières qui est le plus sommital. La lacune ichnologique inférieure est à mettre en relation avec l'existence de bancs dolomitiques à litage oblique qui témoigne d'une dynamique sédimentaire peu favorable à la conservation des empreintes.

Excepté *Grallator sauclierensis*, les autres ichnoespèces de cet ichnogenre, *Dilophosauripus williamsi* et *Eubrontes giganteus* apparaissent dès les premiers niveaux à ichnites. Elles s'enrichiront dans l'Unité II d'*Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. et de cf. *Moraesichnium*. Ces deux derniers taxons n'ont pas été observés dans la partie III où *G. lescurei* et *E. giganteus* semblent y disparaître. Par contre, *Batrachopus* sp. y a été récolté. Dans l'unité IV, cet ichnogenre est représenté par *B. deweyi* avec les traces dinosauroïdes : *G. sauclierensis*, *G. minusculus*, *G. variabilis* et *D. williamsi*. Comme on le voit, il n'y a pas de palichnozone bien établie dans l'Hettango-Pliensbachien des Causses. Néanmoins, pour JS, *G. sauclierensis* caractérise seulement la partie IVA B du profil stratigraphique.

2. Comparaison avec les ichnozones comprises du Trias supérieur au Pliensbachien

Avec les autres associations d'empreintes, les comparaisons ne peuvent s'effectuer qu' au niveau ichnogénérique car les ichnoespèces diffèrent majoritairement l'une de l'autre.

En Vendée, le couple *Grallator-Eubrontes* (dont *G. variabilis*) y est connu mais avec les traces tridactyles palmées *Anatopus*, *Talmontopus* que nous n'avons pas identifiées dans les Causses. Il faut y ajouter *Batrachopus gilberti* dont l'ichnogenre apparaît dans le Norien sommital (Olsen et Padian 1986). Une de ses ichnoespèces, *B.*

deweyi, répertoriée dans les Causses, est commune avec l'ichnofaune des bassins du Connecticut et du Massachusetts dans lesquels, elle est mentionnée seulement dans l'Hettangien. En se basant sur sa présence dans le gîte français de Saucières (Lotharigien), sa répartition verticale est donc un peu plus grande. Il en est de même aussi d'*Eubrontes* qui a été observé dans le Sinémurien du Périgord (Lange-Badré et Lafon, 2000) et également dans le Norien de Cruéjols (Causse de Séverac-le-Château; inédit).

L'association *Grallator-Eubrontes-Batrachopus* des Causses a, en définitive, non seulement des affinités avec celle des bassins hettangiens de Hartford et de Deerfield (Lull 1904-1953; Olsen *et al.* 1998) mais aussi avec celle des Formations de Wingate, Moenave et Kayenta de l'ouest des USA (Lockley et Hunt 1995). Ces auteurs l'ont incluse dans une zone *Anomoepus-Eubrontes-Batrachopus* qui est comprise dans l'intervalle Rhéto-Pliensbachien. Mais, avons nous déjà souligné, dans les Causses, *Anomoepus* n'y a pas été clairement identifié contrairement à des pays comme l'Afrique du Sud (Ellenberger 1972), la Pologne (Gierlinski et Pienkowski 1999) et l'Italie (Avanzini *et al.* 2001).

B. Conséquences paléozoologiques

Les interprétations paléontologiques des ichnites suggérées dans le chapitre précédent conduisent à admettre l'existence d'une faune de Théropodes d'espèces différentes qui étaient déjà, pour certains d'entre elles, de grande taille dans l'Hettangien inférieur puisqu'on trouve dans le gîte F14 de Salsac (fig. 2; tabl. 30), un *Eubrontes* de 45 cm ! Ce qui représente un Dinosauré d'environ 5 m de longueur, lorsqu'on se base sur les proportions corporelles des squelettes de *Ceratosaurus* et de *Dilophosaurus*. Ces animaux cotoyaient d'ailleurs, à cette période, les ichnopoïètes de *G. lescurei*, longs de 3 m et ceux de *G. minusculus*, un peu plus corpulents; l'ensemble représentant déjà une biomasse imposante.

A l'Hettangien inférieur, ces tailles ne sont pas, en réalité, exceptionnelles car nous connaissons dans le Rhétien de la Vendée des *Eubrontes* qui atteignent 47 cm de longueur ! (de Lapparent et Montenat, 1967 p. 67) et 35 cm dans le Trias de Cruéjols daté du Norien supérieur (inédit). Par contre, à la base du Norien ardéchois, *Coelurosaurichnus* (= *Atreipus*) ne dépasse pas 20 cm (Courel et Demathieu, 2000). Il y a donc eu, en France, un accroissement assez rapide de la taille des Théropodes à la fin de cet étage. C'est une observation qui rejoint celle de Lockley et Hunt (1995, p. 104) qui a été réalisée dans les Formations du Groupe de Chinle et dans celle de Wingate.

Durant tout l'Hettangien et jusqu'au Sinémurien, les Cératosauriens vont dominer l'espace caussenard, partageant l'environnement avec des Crocodiliens et des Théropodes aviformes. L'existence d'Ornithopodes n'a pas été démontrée mais nous leur attribuons à la suite de Leonardi (1978), cf. *Moraesichnium*, une piste de Dinosauré bipède plantigrade. Nous savons d'ailleurs que ces animaux existaient à l'Hettangien moyen puisqu'une longue piste de Thyréophore y a été trouvée, avec des traces tridactyles de Théropodes, dans le Périgord Vert (La Gironette, Cognac/Isle) (Le Loeuff *et al.* 1999). Ces Reptiles ont aussi laissé des traces dans l'Hettangien de

Pologne (Gierlinski 1995) et sont souvent mentionnés comme ichnopoïètes dans l'Hettango-Pliensbachien d'Italie (Avanzini 1995, 1996; Avanzini et Frisia 1997; Leonardi 1996; Leonardi et Lanziger 1992). Mais ils sont surtout aussi connus par leurs squelettes avec *Scutellosaurus* de l'Arizona et *Scelidosaurus* d'Angleterre et du Portugal. Ces Dinosaures quadrupèdes atteignaient 4 m de longueur.

L'absence de Prosauropodes et de Sauropodes dans les Causses pose un problème car leur squelette existe ailleurs, dans le Lias inférieur, avec des Anchisauridés (*Massospondylus* d'Arizona et d'Afrique du Sud) et des Eosauropodes (Vulcanodontidae, Cetiosauridae). Des traces de pas de ces derniers ont été répertoriées dans l'Hettango-Sinémurien italien (Leonardi et Lanziger 1992; Avanzini 1995) et dans celui de Pologne (Gierlinski et Pienkowski 1999).

C. Les paléoenvironnements physique et biologique; le climat

1. Le paysage physique

a. Données sédimentologiques

Arrondeau a interprété le golfe caussenard de l'Hettango-Sinémurien comme "un marais maritime" alimenté sur ces bordures, Ouest, Nord et Est, par des apports terrigènes et, au niveau du "seuil de Lodève", par des dépôts marins; ces derniers s'étant effectués au début et à la fin de cette période. (Unités IAB et IV). Durant celle-ci, ce grand environnement à géographie stable fut "à tendance émergitive" comme il est prouvé par la succession verticale des fentes de dessiccation, souvent associées à celles des traces de pas de Dinosaures. Le taux de sédimentation y fut très faible et estimé à 15 m/Ma par Marza (1995).

Dans l'intervalle de temps qui sépare les niveaux à ichnites (IC-IVB), sauf pour ceux du gîte de Saucières, les dépôts de "comblement" se réalisèrent de manière séquentielle dans un milieu peu profond. Ils furent constitués verticalement par la succession, maintes fois répétée, de micrites intertidales à supra tidales, riches en lamines algaires, en stromatolites et en brèches de sol. Mais, à partir de l'Unité IV, il y eut un changement de la dynamique sédimentaire qui, devenant plus énergique, engendra la formation de calcarénites à chailles (fig. 2).

b. Données déduites de l'étude pétrographique des aires à empreintes.

Le paysage dans lequel les Dinosaures bipèdes évoluaient était probablement proche de milieux aquatiques et, pour ceux qui nous intéressent, de biotopes jouxtant des étendues d'eaux, au sol suffisamment humide, pour rendre possible la formation de leurs empreintes. Afin de les caractériser, 20 lames minces ont été taillées dans le substrat des gîtes fossilifères. Schématiquement, celui-ci est constitué principalement de laminations stromatolitiques et de micrites bréchiques ayant parfois une structure confuse. Les fentes planes, horizontales et verticales, ainsi que les fentes courbes autour de nodules ne sont pas rares.

b1. Description des microfaciès.

= **Stromatolites et sédiments algo-laminés.** Bien que les deux termes soient synonymes, nous continuons de les utiliser pour opposer les édifices discontinus en dômes, colonettes, bulbes, massues, pinceaux, etc., (= stromatolites) à ceux qui sont

formés de couches planes de grande extension (= sédiments algo-laminés). La dénomination dépend aussi de l'échelle de l'observation; des laminations bien parallèles à l'oeil nu peuvent apparaître au microscope constituées de petits dômes juxtaposés (éch. H LAP 20, lame n° 2, fig. 61 A et B; pl. 18-20).

A l'échelle microscopique (fig. 61 B), les laminations sont de deux types, sombres et claires. Les premières sont en micrite homogène, généralement peu épaisses (20-50 μm) mais atteignant parfois 100 à 200 μm . Les secondes sont formées de grumeaux (terme général: "clots", "peloids", "micritic pellets", selon Chafetz et Buczynski, 1992), cimentés par de la microsparite claire. Elles sont plus épaisses que les précédentes : de 50 à 200 μm avec un maximum à 500 μm .

Assez souvent, dans chaque type de laminations, on observe des restes de filaments mal conservés. Dressés-rayonnants, ils sont principalement localisés dans les dômes et les colonettes mais ils sont aussi présents dans les laminations planes (fig. 61 B; pl. 18-20).

= **Micrites bréchiques et structure nébuleuse.** Les éléments des brèches sont formés de laminations claires et sombres, enrobés dans une micrite ou une microsparite claire et homogène. Dans les microfaciès "nébuleux", elles deviennent très confuses, repliées sur elles mêmes. Les laminations claires à pellets micritiques sont disloquées et constituent de petits nodules de forme étirée ou quelconque (fig. 62). Il n'est pas rare, dans une même lame, de trouver des laminations bien conservées sur une épaisseur de 1 à 2 cm, surmontées par une couche en contenant d'autres qui sont déformées ou bréchique (fig. 61 B). Parfois, une micrite d'aspect assez homogène renferme de petits nodules de même nature, plus sombres, de 50 à 100 μm de diamètre. Ils sont souvent entourés d'une ou de plusieurs fissures courbes. Les fentes planes, verticales et horizontales, ainsi que celles en "zig-zag" ("skew planes") sont parfois très abondantes (fig. 62).

b2. Interprétations et discussions

= Stromatolites et sédiments algo-laminés (tapis algaires, algal mats)

Le contenu des lames du Lias des Causses ressemble beaucoup à celui des sédiments actuels algo-laminés et stromatolitiques. C'est le cas, en particulier, de ceux, figurés par Monty (1976) provenant des Bahamas, du Golfe Persique et d'Australie. On y trouve des laminations micritiques sombres et claires à grumeaux (clots, pellets) ainsi que des fentes planes. Les filaments algaires dressés abondent. Les laminations sombres renferment *Phormidium hendersoni* (Monty, 1976, fig. 2, Bahamas) ou *Schizothrix* sp. (Monty, 1976, fig.13, Australie); les laminations claires sont riches en *Scytonema hofmannii* (Monty, 1976, fig.5, 16, 34, 35, Bahamas; fig. 19, Australie), mais peuvent être armées par une *Rivularia* sp. (Monty, 1976, fig. 30, Bahamas). Bien d'autres espèces de cyanobactéries s'y rencontrent, en particulier des formes rampantes (*Microcoleus chthonoplastes*, *Lyngbya aestuari*) et des coccoides. Mais ces derniers sont peu ou non visibles en lame mince.

Dans l'Actuel, les grumeaux (clots, micritic pellets) ont été interprétés comme des pelotes fécales de petits invertébrés, des calcifications de cyanobactéries coccoides ou comme des amas bactériens (Chafetz & Buczynski, 1992).

Tous ces dépôts sont caractéristiques des milieux supra et intertidaux avec quelques nuances portant, en particulier, sur les associations floristiques. La similitude des microfaciès, et la certitude de l'existence d'émersions (fentes de dessiccation, traces de pas) suggèrent que les anciens sédiments caussenards sont les équivalents de dépôts actuels qui se forment dans un environnement intertidal, non seulement en domaine intertropical mais aussi sous un climat tempéré (Camargue, Vendée, Mont St-Michel) et froid (Norvège).

= Induration des stromatolites et sédiments algo-laminés

Tous les auteurs ont noté que les tapis algaires possédaient une certaine rigidité. Ils sont mous et plastiques quand ils sont imprégnés d'eau et deviennent faciles à casser entre les doigts quand ils sont secs. Ils sont aussi assez résistants pour supporter le poids d'un animal, d'un homme ou d'un véhicule. L'un de nous (PF) a d'ailleurs eu l'occasion d'observer ainsi de très belles pistes de dromadaires dans le delta du Mehran, en Iran et sur les bord du Golfe Persique.

Des minéraux variés se développent dans les tapis algaires inter et supratidaux selon les conditions climatiques locales : aragonite, calcite fortement magnésienne, dolomite, gypse, anhydrite, halite. Chafetz & Buczynski (1992) ont reconnu que la calcification en aragonite ou en calcite fortement magnésienne se déroulait, grâce à l'activité de bactéries, sur les gaines des cyanobactéries vivantes, près de la surface mais aussi en profondeur sur ces procaryotes morts. Les cristaux, résultant souvent de la coalescence d'aiguilles, sont de formes très variées : en baguettes, amas informes, fagots, pompons, agrégats cruciformes, etc...

La dolomite ne se développe bien qu'à une certaine profondeur sous la surface. En Iran, dans le delta du Mehran comme à Abu Dhabi, Baltzer *et al.* (1982), Baltzer *et al.* (1984) ont mesuré sa teneur dans la fraction carbonatée. Elle n'est que de 5% à la surface et atteint 75% à partir de 50 cm de profondeur. Contrairement à l'opinion d'Avanzini *et al.* (1997), la dolomitisation n'est donc pas la cause de l'induration superficielle des sédiments permettant la fossilisation des pistes de Dinosauriens. La lithification est d'abord une calcification en aragonite ou en calcite, suivie ou non d'une dolomitisation plus ou moins précoce et complète.

= Indurations et déformations mécaniques : résultats obtenus à partir de l'observation de sciage et de lames minces

Analyse de déformations sous les traces digitales

Les figures 61A et 61 B ont été réalisées à partir du sciage de la dalle HLAP 20 qui provient du gîte L4 des Baumes (fig. 1). Celui-ci est localisé dans l'Unité IV B (fig. 2).

La coupe a été faite dans un plan passant par les doigts III et II (ou IV) d'une trace tridactyle incomplète, longue d'une dizaine de cm. Les orteil D1 et D2, appartenant à 2 autres empreintes ont été également sectionnés. La figure 61 B concerne une lame mince qui a été réalisée dans le plan vertical qui scinde les doigts III et IV de l'ichnite tridactyle schématisée sur la fig. 43.

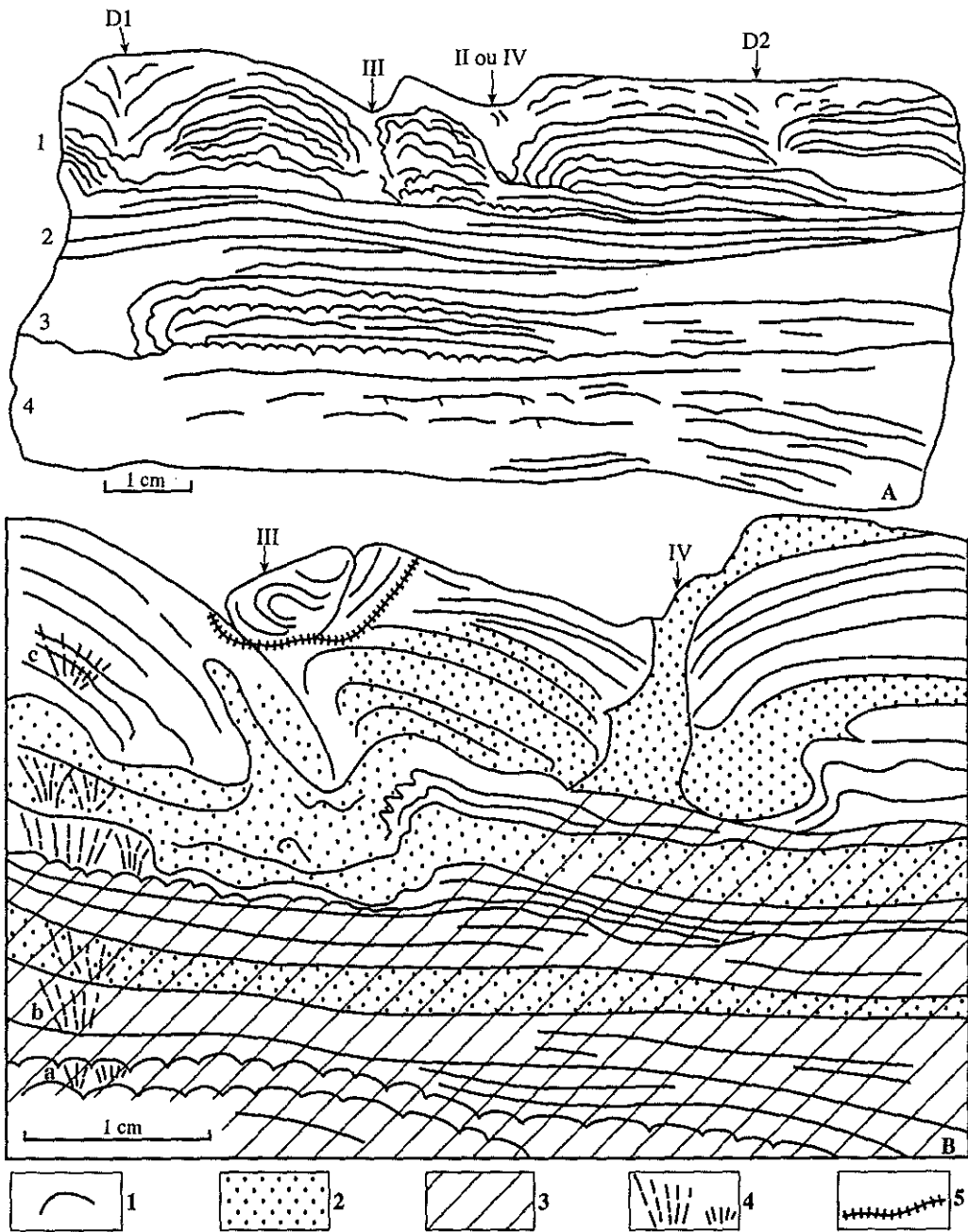


Figure 61. — Dalle à empreintes de pieds. Barre d'échelle : 1 cm. Echantillon HLAP 20 du gîte L4; A : dessin d'un sciage passant par les traces de quatre doigts (flèches) avec 1 = couche à laminations restées souples, déformées plastiquement; 2 = couche à laminations indurées, non déformées par la pression des doigts, 3 = couche à laminations déformées localement, restée plastique et 4 = couche à laminations indurées; B : dessin d'une lame mince (n° 2 de HLAP 20) passant par les empreintes III et IV d'une ichnite tridactyle. Les doigts se sont enfoncés plus ou moins dans les laminations sous-jacentes; 1 = laminations sombres, 2 = laminations claires à grumeaux (clots, micritic pellets) et ciment de microsparite, 3 = zone indurée précocement, ayant résisté à la déformation, 4 = bouquets de filaments algaires (représentés seulement sur une verticale) et 5 = stylolite imprégné d'oxydes de fer; a, b, c = laminations à filaments représentées sur les planches 18-20.

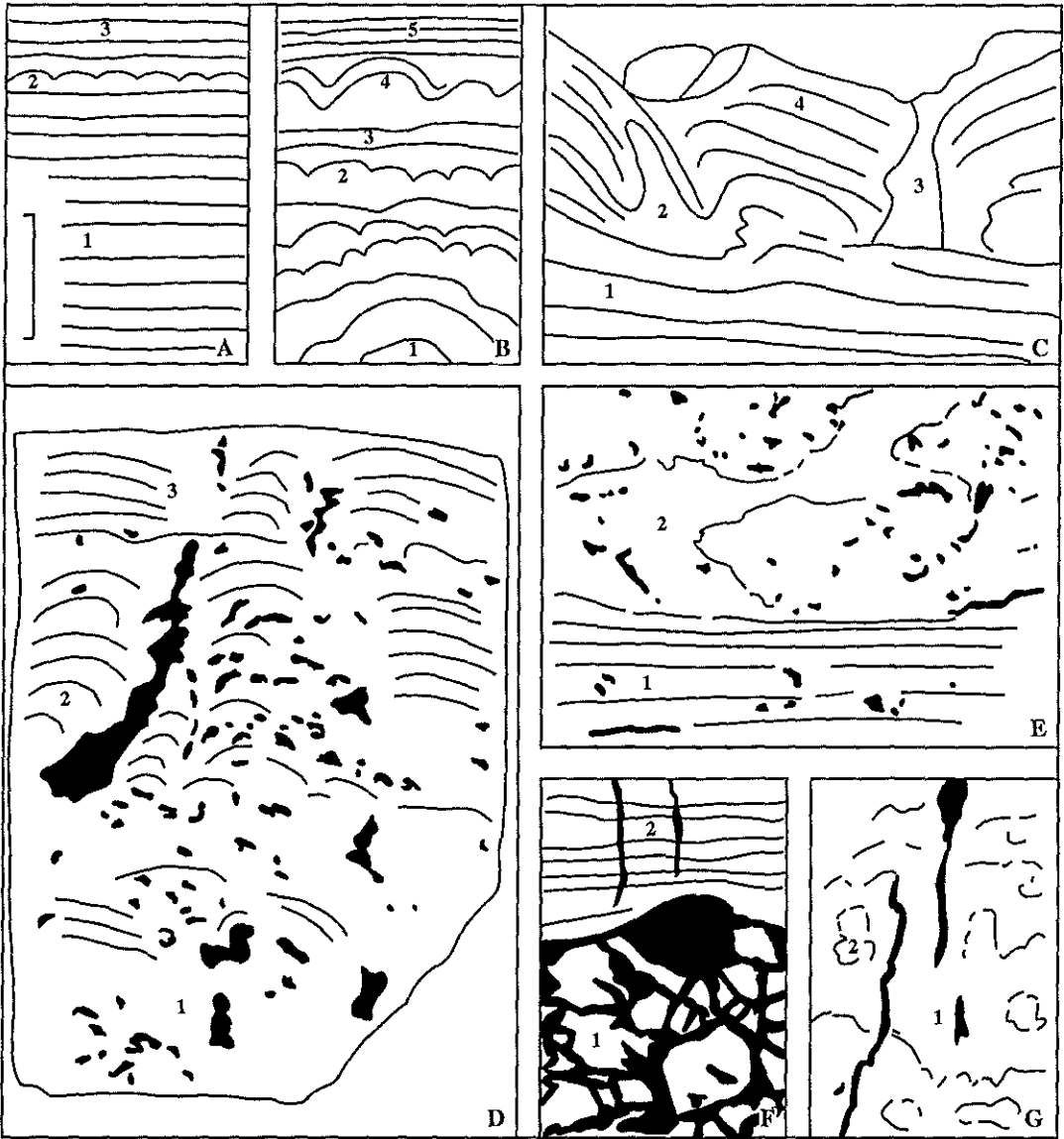


Figure 62. — Dessins de lames minces montrant divers microfaciès de dalles à traces de vertébrés; échelle commune : 1 cm. A : lame du Pas-de-l'Escalette avec 1 et 3 = laminations planes, 2 = lamination composée de petits dômes juxtaposés. Il n'y a pas de déformation dans le champ de la lame; B = lame de la Glène avec 1 = laminations formant un gros dôme stromatolitique, 2 et 4 = laminations formées de petits dômes juxtaposés, 3 et 5 = laminations planes. Il n'y a pas de déformations dans le champ de la lame; C : lame H LAP 20, détaillée dans la fig 61B. 1 = laminations planes, 2 = trace d'un doigt et giclée de matériel à grumeaux, 3 = empreinte d'un doigt et remontée d'une vase à grumeaux liquifiée (thixotropie), 4 = matériel comprimé entre deux orteils; D : lame de Fondamente (niveau supérieur), 1 = couche très déformée à laminations très discontinues, riche en petits vides remplis de sparite (en noir), 2 = couche à petits stromatolites en colonettes avec des vides entre elles, 3 = couche à dômes plus ou moins nettement jointifs. La couche 1 est très fortement déformée mécaniquement; E : lame de Camprieu avec 1 = couche à lamination non déformées; 2 = couche très déformée plastiquement à petits vides (en noir) soulignant des nodules; F : lame de Peyre avec 1 = zone bréchique; 2 = zone à laminations horizontales; G : lame de Montgisty avec 1 = couche totalement remaniée mécaniquement à fragments dispersés de laminations, 2 = petit nodule sombre avec quelques fentes verticales recoupant le sédiment.

Dans les deux cas, la couche supérieure est faite alternativement de laminations claires et sombres déformées, reposant sur une autre à laminations non perturbées. Cela signifie que le pied de l'animal a d'abord traversé une couche molle, peu ou pas indurée avant de se stabiliser sur des laminations sous-jacentes, suffisamment lithifiées pour supporter son poids.

Celles composant la couche molle se sont déformées plastiquement deux fois. D'abord, au moment de l'enfoncement des doigts et ensuite, après leur retrait. Dans la partie gauche de la figure 61 B, la fente ouverte due à III s'est refermée par le glissement des couches plastiques et en raison de la remontée "diapirique" de matériel clair à grumeaux. Sous la trace de l'orteil IV, on remarque aussi une fente qui est restée ouverte mais elle a été très vite comblée par un matériel homogène à grumeaux, non structuré, qui peut représenter le produit de sa liquéfaction (cf. fig. 62).

c. Typologie pétrographique des aires à empreintes

A la suite de l'étude des lames minces faites à partir du substrat piétiné dans les différents gîtes ichnitifères, on peut déterminer une typologie des anciens dépôts qui se résument à 4 cas de figures.

- Le premier a été vu lorsque la section recoupait les traces digitales. Il est caractérisé par la déformation des laminations sous la pression des orteils. Nous venons de le décrire (fig. 61 A-B, gîte L4).

- Le second et le troisième ont été mis en évidence à partir de lames réalisées en dehors des traces. Si la densité de ces dernières est faible, on observe des laminations non déformées et principalement planes (gîte du Pas-de-l'Escalette, fig. 62 A d). Elles sont également constituées de dômes plus ou moins hauts (gîtes de la Glène, au sud de St-Léons, fig. 62 B). Ces particularités définissent le second cas qui est relativement fréquent ailleurs, dans les gîtes de Sauclières, de St-Laurent-de-Trèves, de St-Léons, de Mas-de-Baby et de Barruques.

- Le troisième cas correspond à des édifices stromatolitiques qui se sont développés sur les irrégularités de la surface supérieure d'une couche profondément disloquée (gîte de Fondamente, niveau sup., fig. 62 D). L'intensité des déformations plastiques y a été telle qu'on peut relier ces résultats à un important piétinement ou à une sorte de liquéfaction thixotropique. Celle-ci se serait effectuée alors sur plusieurs cm d'épaisseur aboutissant à une structure "nébuleuse". Cet ensemble est assez fréquent dans les gîtes de Fondamente, de Querbes, de Salsac, de St-Bauzély et dans le niveau BC2 de la carrière de St-Léons. La couche "liquéfiée" repose aussi sur une autre à laminations parfaitement conservées (fig. 62 E). Elle peut également contenir de petits nodules micritiques de 300-500 μm de diamètre (fig. 62 A et fig. 62 G) comme à Camprieu, Montgisty, St-Bauzély, Peyre, dans le sol de la galerie de Fondamente, dans la carrière de St-Léons (niveau BC2) et au Pas-de-l'Escalette.

Le quatrième cas est rare. Il est représenté à Peyre par une bréchification du matériel, avec cimentation de sparite, le tout surmonté de laminations non déformées (fig. 62 F).

d. Mise en place des différentes structures

L'interprétation générale de ces différents microfaciès est la suivante. Les sédiments initiaux sont toujours des laminations stromatolitiques planes (tapis algaires)

ou plus ou moins onduleuses (stromatolites "classiques"), alternant avec des laminations sombres et claires. Les premières sont minces et micritiques, les secondes, plus épaisses contiennent des grumeaux appelés aussi clots ou micritic pellets. Les filaments sont généralement bien conservés (pl. 18-20).

L'induration de ce matériel se fait précocement, du bas vers le haut, probablement par tranches horizontales d'épaisseur variable, de un à plusieurs cm. Rapidement réalisée, à quelques cm de profondeur, les couches deviennent suffisamment rigides pour supporter le poids d'un animal, alors qu'en surface, le sédiment peut se déformer d'une manière plastique s'il n'y a qu'une seule piste (gîte L4, fig. 61 B), ou se liquéfier, plus ou moins complètement, s'il y en a plusieurs (partie inf. de la fig. 62 D = niveau sup. de Fondamente, partie sup. de E = Camprieu et G = Montgisty). Une thixotropie très localisée pouvant aussi apparaître sous l'influence de la pression d'un seul doigt (zone 3, fig. 62 C, lame n° 2).

La brèche représentée dans la figure 62 F (gîte de Peyre) peut s'expliquer de deux manières possibles : soit par la dessiccation du sédiment algo-laminé, mais on obtient le plus souvent dans ce cas des copeaux minces et allongés; soit par le piétinement d'une couche un peu plus indurée qui réagit par cassure et microfracturation. Les petits nodules micriques sombres qui apparaissent dans les parties nébuleuses ont, sans doute, valeur de nodules pédologiques. Il est à noter aussi qu'on ne rencontre pas de vides de forme lenticulaire pouvant suggérer d'anciens cristaux de gypse.

La dolomitisation est dans tous les cas un phénomène distinct, tardif, qui n'intervient pas dans la lithification du matériel. Sa répartition est d'ailleurs toujours très irrégulière, et son étude détaillée nécessiterait la confection de très nombreuses lames, ainsi que des colorations pour la localiser. Il est exceptionnel qu'une lame montre des cristaux uniformément de la taille d'une microsparite (10-15 μm) recoupant les laminations claires et sombres (St-Laurent-de-Trèves). Dans la région de Pessens (Aveyron) des roches à oolites, pellets, stromatolites, etc. sont indistinctement en calcite pure ou en dolomite pure, bien que les textures et les structures soient rigoureusement identiques (Freynet, observations non publiées) et seuls les rayons X permettent d'identifier le minéral les composant.

Au terme de cette étude, il apparaît clairement que les traces de pas de Dinosaures affectent et déforment les couches sur une épaisseur généralement centimétrique. Ce peut être une méthode de repérage de ces niveaux dans une coupe verticale, à dégager ensuite horizontalement.

2. Le paysage biologique

a. Données relatives aux invertébrés et à la végétation

Si les squelettes de vertébrés n'ont pas été conservés dans ce paléoenvironnement physique, probablement en raison d'une sédimentation trop faible, les invertébrés l'ont été. Et micro et macroflore abondent dans certains niveaux (Figure 2). Ainsi durant l'Hettangien inférieur (Unité I A-B), la faune de la marge nord orientale (Petits Causses) est marine avec *Psiloceras planorbis* et différentes espèces de *Chlamys*, *Ctenostreon*, *Isocyprina*, *Pholadomya*, *Plagiostoma*, *Plicatula*, *Modiola*, *Alectryona*, *Ostrea*, *Gryphea Diademopsis*. Celle de Parlatges, dans le Lodévois l'est encore (Roquefort

1934). Mais dans la partie supérieure de l'Unité I (= C-E) et jusqu'au sommet de l'Unité III D, il n' y a plus que des lamellibranches et des Gastropodes à test mince. A la base de la série II, le contenu de la faune de Camplong du seuil caussenard est celui d'invertébrés adaptés à un milieu lagunaire (Mattéi 1958). Au nord du seuil, ce dernier correspond au "marais maritime" émergissant qui est parcouru ou/et habité (?) par des Dinosaures. Ceux-ci piétinent souvent des tapis cyanobactériens qui vont engendrer aussi des stromatolites en forme de choux fleurs dans l'Unité IIIA.

Les pollens observés dans l'Hettangien suggèrent l'installation dans le marais de Gymnospermes (Cycadeae, Cupressaceae). La dominance des *Classopolis* peut indiquer des paléo-mangroves et la présence de *Pagiophyllum* et de *Brachyphyllum* évoque des sols continentaux péri marécageux colonisés par ces végétaux.

A partir de l'Unité IIIB, les dépôts carbonatés s'enrichissent de barres de calcarénites ravinantes souvent riche en macroflore. Pour Arrondeau (1982), elles seraient dues à des reprises d'érosion des bordures du "marais" provoquées par des "saccades de subsidence". Il en aurait résulté la destruction des végétaux continentaux. Leurs débris, acheminés dans le marais, se seraient alors mélangés aux cordons littoraux de calcarénites. Dans son ensemble la flore témoigne d'un climat aride.

L'unité IV contient à nouveau des Echinodermes (fig. 2) et un plus grand nombre de barres de calcarénites qui indiquent une subsidence plus accentuée du "marais" avec des influences marines plus marquées. C'est la transgression du Lotharingien.

Au Lotharingien supérieur les faciès des Causses sont franchement marins avec une faune d'Ammonites. Le milieu devient plus profond et les conditions bathymétriques nouvelles ne sont, évidemment, plus propices à la formation des traces de Dinosaures. Ce qui pourrait expliquer qu'on ne les ait pas observées dans la partie supérieure de l'Unité IV.

b. Données déduites de l'étude des surfaces à traces de Reptiles. Essai de paléobiologie dans le "marais maritime"

b1. Les zones de passage

L'espace caussenard où se mouvaient les Dinosaures tridactyles, que nous suivons à la trace, n'était probablement pas des lieux de nourriture puisqu'ils ne nous offrent rien d'autre que leurs empreintes de locomotion piétinant, parfois, quelques sols de végétation (Unités IIIA à IV), de rares rides de courant; l'ensemble étant souvent recoupé par des fissures de dessiccation. D'ailleurs, il n'y a jamais été découvert de marque de cadavre ainsi que celles de combat ou de repos.

Si on mesure les orientations des pistes de quelques grandes surfaces ichnologiques (fig. 63-67), on remarque qu'elles sont orientées dans quelques directions bien déterminées. Ces résultats, déjà mis en évidence par Gand (1986), Gand *et al.* (2000b) dans le Permien, Demathieu (1970), Courel et Demathieu (1976), Gand (1974-78) dans le Trias moyen français et par Lockley (1986, 90, 92), Lockley et Hunt (1995) dans le Trias et le Jurassique des USA, suggèrent que les surfaces piétinées étaient seulement des zones de passage.

A Salsac, Fondamente, St-Léons et à Sauclières (fig. 63, 67), les pistes sont

goupées dans deux à quatre secteurs et autour de deux directions majeures perpendiculaires entre elles. Elles sont NNE – SSW et WNW – ESE à Salsac, SW – NE et NNW- SSE à Fondamente, W – E et N – S à St –Léons et NNW – SSE et WSW – ENE à Sauclières. Les deux sens ont été utilisés par les ichnopoiètes comme il a déjà été noté dans le Trias ardéchois (Courel et Demathieu 1976) et dans celui de l'Autunois (Gand 1978).

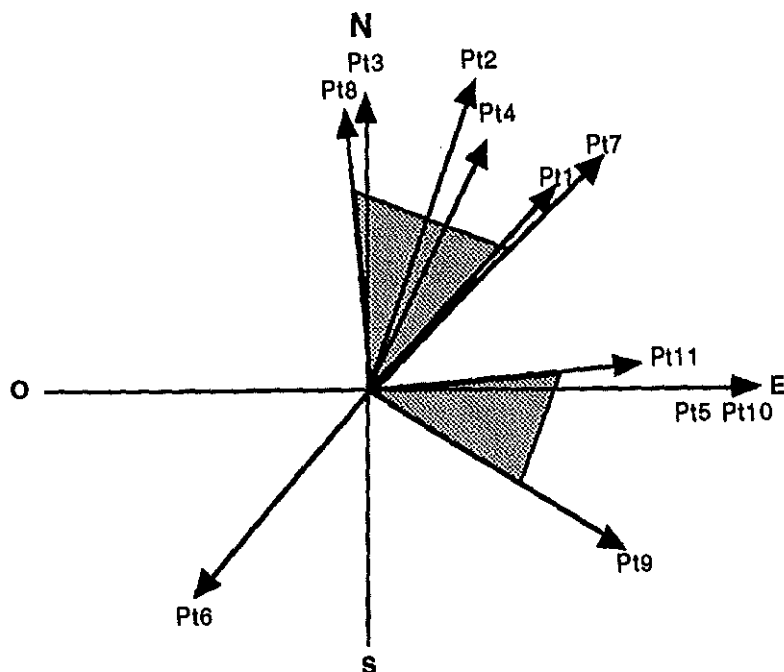


Figure 63. — Directions des pistes relevées dans le gîte F14 de Salsac. Pt3, Pt4, Pt5, Pt9 = *E. giganteus sensu* ce travail; Pt2, Pt3, Pt6, Pt7, Pt8, Pt10 et Pt 11 = *Grallator lescurei*.

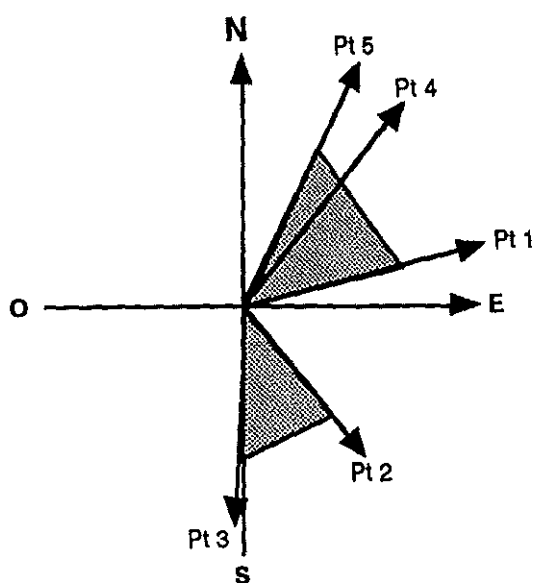


Figure 64. — Directions des pistes relevées dans le gîte F24 de Fondamente; Pt1, Pt5 = *Grallator lescurei*; Pt2, Pt4 = *Grallator minusculus*.

A Sauclières (fig. 65), les orientations des pistes mesurées sur une succession de niveaux à même ichnofaune totalisant 1, 20 m d'épaisseur, depuis l'horizon à *Batrachopus* (B) jusqu'au sommet des niveaux à *Grallator* (n° 7), ne varient pas. Ce résultat suggère une remarquable stabilité aussi bien dans les ichnopopulations qu'au niveau de la paléogéographie. Et comme il est quasiment le même à l'échelle de la série ichnitifère hettango-sinémurienne (fig. 67), on peut généraliser cette conclusion à l'intervalle de temps durant lequel se sont déposées les unités IB-IVB à empreintes de Dinosaures.

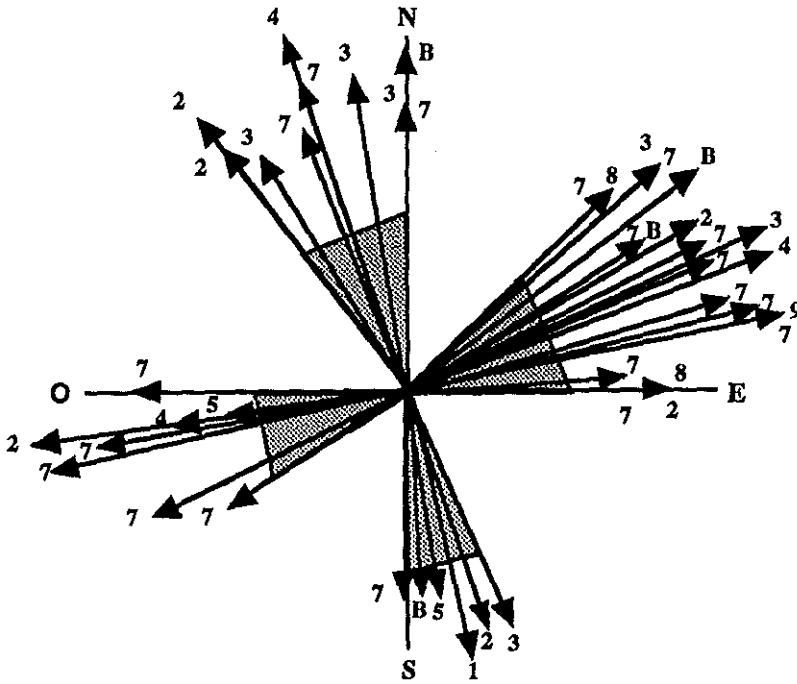


Figure 65. — Directions des pistes *Grallator variabilis*, *G. sauclierensis*, *G. minusculus* et *Dilophosauripus williamsi* relevées sur les surfaces 1-5, 1-7 et sur celle à *Batrachopus* (B) du gîte de Sauclières.

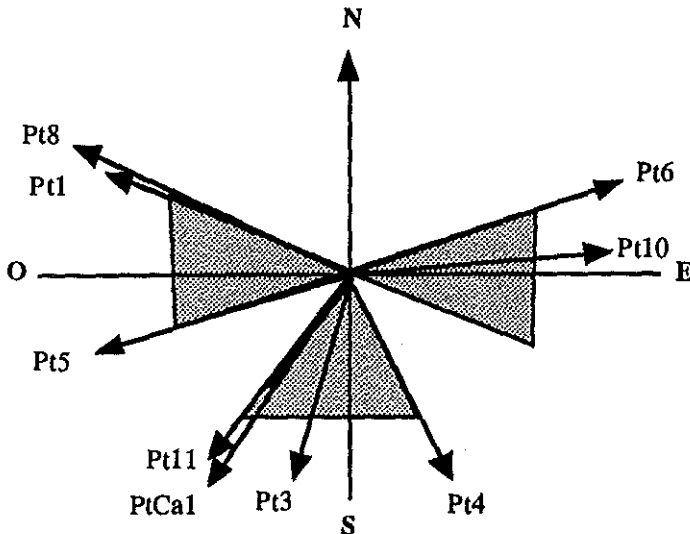


Figure 66. — Directions des pistes relevées dans le gîte de St-Léons; Pt1 = *E. giganteus sensu ce travail*; Pt3, Pt6 et Pt8 = *G. minusculus*; Pt4, Pt5 et PtCa1 = *G. lescurei*.

b2. Il reste à savoir à quoi correspondaient ces zones de passages et où elles aboutissaient ?

Les directions des pistes rassemblées sur la figure 67 correspondent aux grands axes N-S et W-E du golf caussenard au Lias inférieur et, dans une certaine mesure, elles sont assez proches aussi des fracturations hercyniennes et varisques. En combinant ces 3 observations, on peut alors imaginer que les ichnopoïètes bipèdes des traces tridactyles, toutes attribuées à des Théropodes, longeaient ou traversaient des zones de même orientation, alternativement basses et humides et légèrement surélevées dans la direction W - E. Les premières ont été évoquées plus haut à propos du paysage physique. Les secondes pourraient bien avoir été des aires de pontes protégées par une végétation. Elles devaient probablement exister dans ce "marais maritime" comme le suggère l'existence de petits *Grallator* centimétriques dans le gîte de Saucière (4 et 6 pl. 6). Sans doute, sont-elles à relier avec la mise en place de végétaux dans ce paléoenvironnement, au cours d'une "phase" régression - transgression, dont le mécanisme a été décrit par Thévenard (1994, p. 140-141), de la manière suivante : "Entre deux montées relatives du niveau marin, intervient une période de progradation et de comblement. Le résultat est l'exondation progressive des parties hautes de la plate forme et l'accumulation de calcarénites sur les pentes externes, créant des cordons littoraux et des flèches (qui) vont finir par isoler une zone centrale lagunaire abritée. La phase régressive s'achèvera avec le comblement de la lagune, le dépôt d'une boue carbonatée fine et l'installation de la végétation."

Les destinations de ces aires de passage restent actuellement énigmatiques. Dans le cas qui nous intéresse, les Théropodes les empruntaient-ils pour se rendre des aires de pontes vers les terrains de chasse ou / et vers les zones aquatiques. Toutes ces possibilités devaient probablement exister et notamment la dernière. Ellenberger (1972) l'a suggéré en décrivant des empreintes d'un dinosaure sortant de l'eau dans le Trias Supérieur d'Afrique du Sud. Si ces Reptiles paraissent avoir été physiologiquement tributaires des milieux aquatiques (Demathieu 1985), il n'a pas été possible, jusqu'ici, de montrer clairement les relations spatiales entre les aires de passage et les autres biotopes dans les Causses. C'est d'ailleurs général, quelque soit l'époque et la taille du gîte observé. Ainsi, dans le Jurassique moyen de l'Utah, le site de Moab, d'ordre kilométrique, ne contient que des pistes orientées de Dinosaures bipèdes (Lockley 1990). C'est une immense zone de passage contenant des millions de traces de pas dont on ne connaît pas le but.

c. Problème posé par l'absence (actuelle ?) des traces d'herbivores

Nous avons vu que la majorité des ichnites observées dans le "marais maritime" Hettango-Sinémurien était attribuée à des Carnivores. Bien que nous y ayons étudié un grand nombre de gîtes, il est apparemment surprenant de ne pas y avoir observé celles d'herbivores alors que des zones végétales devaient s'y développer (cf. supra). Comme les nombreux sites sont répartis dans le temps et sur une grande surface, on peut admettre les résultats significatifs et suggérer que les herbivores ne vivaient pas dans les parties du "marais" fréquentées par les Théropodes. C'est à dire près des zones de passage.

L'analyse de la répartition mondiale de leur squelette (cf. supra) et de leurs traces (tabl. E) montre qu'ils existaient pourtant bien à l'Hettangien : Thyréophores en Pologne

et en France, Prosauropodes et Ornithopodes aux USA, Sauropodes en Allemagne, Italie et en Pologne etc... Mais inféodés à des zones végétales, il faut s'attendre à ce que ces animaux aient été sédentaires puisqu'ils devaient vivre dans des endroits plus restreints et localisés, voire, peut-être, moins humides.

Ce n'était pas le cas des Théropodes dont les traces sont d'ailleurs toujours les plus fréquentes et les plus nombreuses dans les sites à empreintes (tabl. E). Et ceci, parceque plus véloces et carnivores, ils parcouraient une plus grande partie de la lagune. Mais le grand nombre de leurs ichnites ne signifie pas, pour autant, qu'ils étaient les plus nombreux car ils ont pu, au cours de leurs pérégrinations, passer plusieurs fois au même endroit.

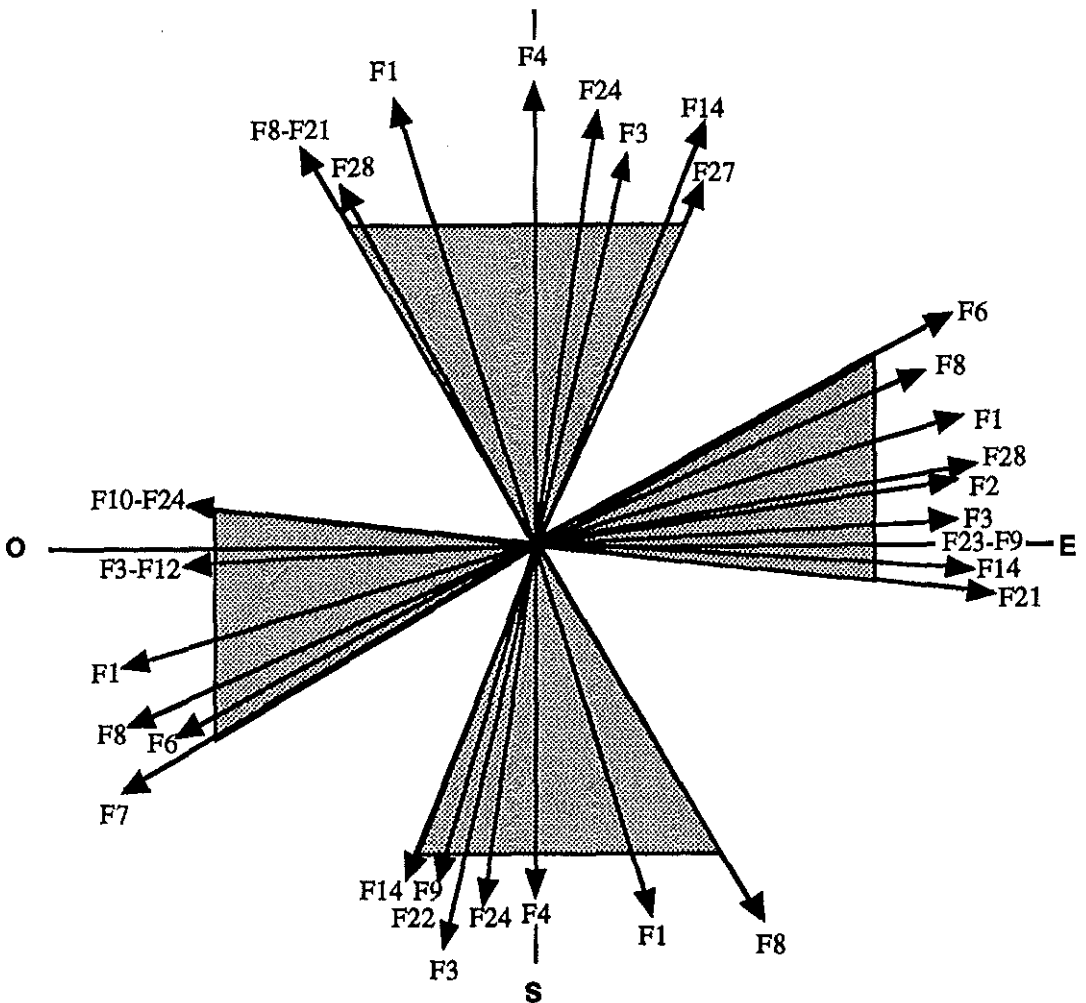


Figure 67. — Directions moyennes des pistes et des pas isolés relevées dans les gîtes caussenards. F1 = Saucières, F2 = Alzon, F3 = St-Léons, F4 = Peyre, F6 = Camprieu, F7 = St-Laurent-de-Trèves, F8 = Querbes, F9 = St-Beauzély, F10 = Puech-de-le-Croix, F12 = l'Escalette, F14 = Salsac, F21 = Barraques, F22 = Bouscayrols, F23 = Mas-de-Baby, F24 = Fondamente, F27 = Montgisty.

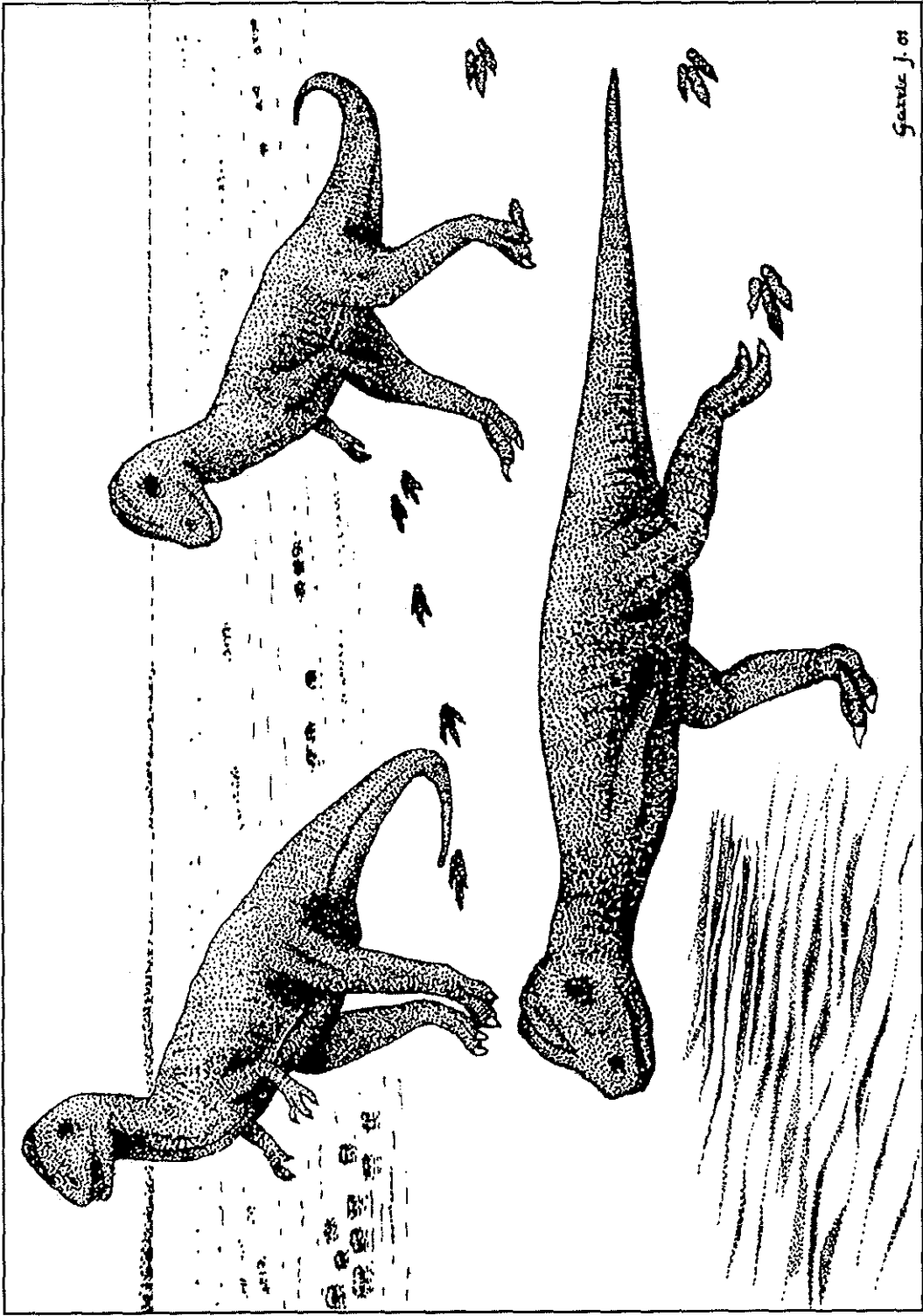


Figure 68. — Trois attitudes possibles d'un Dinosaur bipède; A : repos, B : marche, C : course.

d. Remarques sur la locomotion des Théropodes

Des angles du pas généralement proches de 180° montrent des animaux à longs membres parasagittaux. Les divers rapports de longueurs du pas sur celles du pied (tabl. 30), compris entre 4, 78, pour les plus petits Dinosaurés et 3, 45 pour les plus gros indiquent aussi qu'ils se déplaçaient aisément mais, néanmoins, plus lentement pour ceux qui ont laissé *E. giganteus*.

A partir des travaux d'Alexander (1976) et de Demathieu (1984, 1986, 1995), il est possible d'estimer leur vitesse. En utilisant la méthode du second auteur, il apparaît que les vitesses des ichnopoïètes des divers *Grallator* des Causses étaient comprises, en marche normale, entre 5 à 8 km/h, suivant leur taille et leur "humeur". Mais elles pouvaient atteindre 25 à 30 km/h qui sont celles actuelles d'un coureur à pied. Ce fut probablement le cas de l'auteur de la piste Pt 10 *G. lescurei* de Salsac (Pm/Lm = 6, 36) avec une pointe à 35 km/h pour l'animal ayant laissé Pt-10 *E. giganteus* de St-Léons puisque le rapport Pm/Lm atteint = 9, 29. Ce qui est assez considérable.

Il peut sembler étonnant qu'avec de grands membres postérieurs, ces Théropodes ne soient pas allés plus vite mais il faut considérer l'existence du moment d'inertie qui, par son importance gênait un raccourcissement de la période de balancement du membre donc un accroissement de la vitesse. N'oublions pas non plus, que si ces animaux se déplaçaient en groupe, ils le faisaient nécessairement à la même célérité.

Pendant leurs déplacements ordinaires, ils marchaient à la façon des hommes. Leur queue, si volumineuse et lourde, ondulait légèrement au rythme des pas dans le plan successivement vertical et horizontal. Quant ils couraient, la situation était tout autre. Les membres antérieurs étaient dirigés vers l'arrière et plaqués au corps alors que la queue était maintenue rigide dans son prolongement (fig. 68). Ces dispositions étaient imposées afin d'éviter la formation d'un couple mécanique, entre le corps et l'appendice caudal, qui aurait risqué de faire chuter l'animal. Dans ce cas, ses membres antérieurs trop courts n'auraient pas permis qu'ils se relèvent aisément (Farlow *et al.* 1995).

CONCLUSIONS

Sept ichnoespèces ont été distinguées dans l'Hettango-Sinémurien des Causses. A partir de leurs caractères morphologiques complétées par des données statistiques obtenues par diverses analyses (ACP, AFC, AD) et par la comparaison des intervalles de confiance de la moyenne de divers rapports de longueur, les traces dinosauroïdes ont été rangées dans des ichnoespèces – populations, plutôt bien discriminées. Il s'agit de *Dilophosauripus williamsi* WELLES, 1971, *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990, *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858), *Grallator sauclierensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992, *Grallator variabilis* LAPPARENT & MONTENAT, 1967, *Eubrontes giganteus* (HITCHCOCK, 1845) et *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. Toutes sont précisées morphométriquement à l'aide des tableaux 23-30.

Dans son ensemble, l'ichnofaune est définie par l'association *Grallator-Eubrontes-Batrachopus* qui a des affinités avec celle de l'Hettangien des bassins des

USA (Connecticut et Massachusetts) si bien étudiée par E. Hitchcock (1858), puis par Lull (1904-1953). Mais dans les Causses, les empreintes tridactyles y sont plus grandes avec un angle II-IV plus ouvert. *D. williamsi*, *Grallator minusculus* (*sensu Anchisauripus minusculus* LULL, 1904), *Eubrontes giganteus* et *Batrachopus deweyi* sont communes aux deux pays ainsi que des traces tétradactyles aviformes mentionnées aussi en Afrique du Sud.

Contrairement aux USA, dans les Causses, la présence d'ichnites d'Ornithopodes n'a pas été démontrée et celle de Prosauropodes est inconnue. Il en est de même de celle de Sauropodes, découverte en Italie et en Pologne. Ce bilan français est, sans doute provisoire, car bien que nombreux, les gîtes fossilifères représentent de minuscules surfaces par rapport à celle du paléoenvironnement hettangien qui est estimé à 3400 km².

La mention, sur les deux rives de l'Atlantique, de *Batrachopus deweyi* qui n'a pas une grande extension temporelle et géographique, suggère, qu'à l'Hettango-Sinémurien, la Laurasia n'était peut-être pas encore totalement fragmenté. Ainsi des animaux terrestres pouvaient passer d'un bord à l'autre. Ce devait être déjà le cas au Trias Supérieur car la répartition des empreintes chirothéroïdes, dans la Laurasia et le Gondwana, paraît montrer qu'il existait à cette époque des passages relativement aisés d'un continent à l'autre.

Comme il est généralement admis, les Dinosaures et les Crocodiliens ont évolué depuis les Thécodontes. Où a débuté cette évolution ? Comme il semble difficile d'admettre que ces animaux ont pu naître simultanément dans les deux continents en même temps, puisque leur transformation ultérieure a suivi les mêmes biophases, on peut avancer l'hypothèse suivante. Les Dinosaures auraient pu apparaître d'abord en Laurasia puis dans le Gondwana, étant donné la différenciation plus importante des squelettes et des ichnites dans ces deux continents. La radiation de ces grands Archosaures aurait même pu commencer dans la partie médiane de la Laurasia, devenue par la suite l'Amérique du Nord et l'Europe puisque c'est là que la diversification a été la plus tôt marquée, semble-t-il ?

Dans les Causses, le paléoenvironnement a été comparé à un marais maritime dont les contours sont restés stables pendant une grande partie de l'Hettango-Sinémurien. Périodiquement et fréquemment émergé, il était ceinturé par une flore xérophytique à Araucariées, Cycadées et Cupressacées. Microflore et traces de Crocodiliens concourent pour suggérer aussi l'existence de mangroves

Les Dinosaures bipèdes et tridactyles ont été attribués à des Théropodes, atteignant jusqu'à 9 m de longueur. Ils paraissent avoir été les Reptiles dominants d'une biocénose dont les herbivores semblent avoir été absents. Ce qui impliquerait une chaîne alimentaire assez simple comportant nécessairement des invertébrés et des poissons voire des petits dinosaures. Mais les squelettes et les carapaces de ces animaux sont inconnus actuellement ainsi que leurs traces biologiques. Il faut, sans doute, relier l'absence de ces parties d'organismes au faible taux de sédimentation et aux végétaux photosynthétiques (algues et cyanobactéries) qui ont pu aussi détruire rapidement la matière organique par oxydation. Comme, il a été montré à propos du Trias moyen de la bordure Est du Massif Central, pour l'Hettango-Sinémurien des Causses, les aires à empreintes sont aussi et exclusivement des zones de passage qui furent utilisées dans les

2 sens des 2 directions N-S, OSO-ENE pendant une grande partie de l'Hettango-Sinémurien. A priori, il ne faut donc pas s'attendre à y découvrir une faune abondante et diversifiée; les lieux d'alimentation ayant été situés ailleurs.

Très intéressants sont aussi ces petits Théropodes aux pieds tétradactyles aviformes, bon marcheurs qui ont pu être arboricoles.



Figure 69. — Une scène paléobiologique à l'Hettangien, quelque part dans le golfe caussenard; d'après un tableau de Jacques Garric; ichnopoïètes possibles de *Grallator variabilis* (1), *Batrachopus deweyi* (2), *Eubrontes giganteus* (3), *Grallator minusculus* (4 et 8), *Grallator sauclierensis* (5), *Grallator lescurei* (6 et 9), cf. *Moraesichnium* (10 et 11) et *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp. (12 et 13).

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier vivement leurs correspondants qui les ont informés de leurs découvertes paléontologiques : MM. G. Alla, M. Gaubert, de Lescure, W. Verdié, J. Angillela, D. Angillela et J - M Pouillon ainsi que les Membres de l'Association des Amis du Musée de Millau qui ont participé activement au dégagement de certaines surfaces ichnitifères.

La réalisation de cette monographie a bénéficié aussi de concours précieux dont ceux :

- du Pr. Wright qui a réalisé sur un échantillon réduit la première Analyse des Données en AD (Université de Sydney).

- du Dr. Jean-Pierre Arrondeau qui nous a fourni des informations sur la lithostratigraphie du seuil caussenard (Université de Nantes).

- du Dr. Jean Lapeyrie qui nous a montré plusieurs gîtes fossilifères de la région de Lodève et prêté sa collection.

- du Dr. Pascal Neige pour ses conseils relatifs aux Analyses des Données (UMR 5561 du CNRS Biogéosciences, Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne).

- d'Annie Bussière qui a mis au point de manière efficace les nombreux tableaux et figures dont celles relatives aux Analyses de Données, (UMR 5561 du CNRS Biogéosciences, Université de Bourgogne).

- du Dr. Emma C. Rainforth (Université Columbia, New-York, USA), du Dr. Ronan Allain (Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris) et du Dr. Gierlinski (Institut Géologique de Warszawa, Pologne) qui nous ont renseigné sur divers points bibliographiques.

- de Jacques Garric, Ingénieur-Géologue qui a réalisé, comme d'habitude, en artiste émérite un tableau reproduit en N et B dans la figure 69.

- du Pr. Martin Lockley (Université de Denver, USA) qui a revu avec une grande attention notre mémoire et nous a fait part de remarques et suggestions qui ont été intégrées dans notre travail final.

Nous les remercions tous et toutes très chaleureusement ainsi que le Dr. Henri Cappetta (Université de Montpellier II) qui a assuré avec efficacité la publication de cette monographie.

Ce travail a bénéficié du soutien de l'UMR 5561 du CNRS Biogéosciences (Centre des Sciences de la Terre = CST, Université de Bourgogne), le Dr. Bruno David en étant le Directeur.

Et pour finir

Dinosaurs
They built no cities, shaped no great empires
Knew naught of wisdom, had but few desires,
They lived each day as life itself compelled,
Marked no tomorrow for all it might have held,
Friendless in life and all alone in death
They left but dust yet men have given it breath.

W. E. Swinton

REFERENCES

- ALABOUVETTE B., AUBAGNE M., BAMBIER A., FEIST R. & PALOC H., 1982. — Notice explicative de la feuille Lodève à 1/50.000. *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source : 52 p.
- ALABOUVETTE, B., BODEUR, Y., MATTEI, J. LOPEZ, M., RANÇON, J. P. & PALOC, H. 1987. — Carte géologique de la France à 1/50000, feuille du Caylar. *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source.
- ALABOUVETTE, B., ARRONDEAU, J.P., AUBAGUE, M., BODEUR, Y., DUBOIS, P., MATTEI, J. PALOC, H. & RANÇON, J. Ph.— 1988. — Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 du Caylar, *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source : 63 p.
- ALEXANDER, R., M., N. 1976. — Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261, 5556 : 129-130.
- ANONYME 1997.— Statistica : guide de l'utilisateur. *StatSoft, Inc* : 542 p.
- ARRONDEAU, J.-P. 1982. — Etude sédimentologique du Lias inférieur carbonaté du seuil caussenard et de ses abords (Languedoc). *Thèse 3ème cycle, Inst. Sc. Nat. Univ. de Nantes* : 230 p., 128 fig., 11 pl.
- AUBAGUE, M., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., L'HOMER, A. & MICHARD, A.-G. 1979a. — La sédimentation liasique carbonatée du bassin caussenard. *In la sédimentation du Jurassique W-Européen, Publ. sp. n° 1, Assoc. Séd. fr.*, 1 : 227-234, 2 fig.
- AUBAGUE, M., LEFAVRAIS-RAYMOND, A., L'HOMER, A. & MICHARD, A.-G. 1979b.— Analyse de la la sédimentation liasique carbonatée du bassin caussenard. *In la sédimentation du Jurassique W-Européen, Publ. sp. n° 1, Assoc. Séd. fr.*, 1 : 235-245, 7 fig.
- AVANZINI, M. 1995.— Impronte di sauropodi nel Giurassico inferiore del Becco di Filadonna (Piattaforma di Trento- Italia settentrionale). *Studi Trentini Sc. Nat., Acta Geologica*, 72 : 117-122, 8 fig.
- AVANZINI, M. 1996.— Resti di vertebrati dal Giurassico inferiore della Piattaforma di Trento (Italia settentrionale). Nota preliminare. *Studi Trentini Sc. Nat., Acta Geologica*, 73 : 75-80, 3 fig.
- AVANZINI, M., FRISIA, S., VAN DEN DRIESSCHE, K. & KEPPENS, E. 1997.— A Dinosaur Tracksite in an early Liassic Tidal Flat in Northern Italy : Paeoenvironmental Reconstruction from Sedimentology and Geochemistry. *Soc. Sed. Geol., Research Reports* : 538-551, 11 fig.,
- AVANZINI, M., GIERLINSKI, G & LEONARDI, G. 2001.— First report of sitting *Anomoepus* tracks in European Lower Jurassic (Lavini di Marco Site; Nortern Italy). *Riv. It. Paleont. Str.*, 107, 1 : 131-136, 2 fig.
- AVANZINI, M., CEOLONI, P., CONTI, M. A., LEONARDI, G., MANNI, R., MARIOTTI, N., MIETTO, P. MURARO, C., NICOSIA, U., SACCHI, E., SANTI, G. & SPEZZAMONTE, M. 2001.— Permian and Triassic Tetrapod ichnofaunal units of northern Italy : their potential contribution to continental biochronology. "*Natura Bresciana*" *Ann. Mus. Civ. Sc. Nat., Brescia* : 25 : 89-107, fig. 4
- BALTZER, F., CONCHON, O., FREYTET, P. & PURSER, B. H. 1982.— Un complexe fluvio-deltaïque sursalé et son contexte : originalité du Mehran (SE de l'Iran). *Mém. Soc. géol. Fr., N. S.*, 144 : 43-52.
- BALTZER, F., KENIG, F., BOISCHARD, R., PLAZIAT, J.-C. & PURSER, B. H. 1994.— Organic matter distribution, water circulation and dolomitization beneath the Abu Dhabi Sabbkha (United Arab Emirats). *Special Publ. Intern. Ass. Sediment.*, 21 : 409-427.
- BAIRD D. 1957.— Triassic Reptile footprint faunules from milford, New Jersey. *Bull. Mus. of Comp. Zool.*, 117, 5 : 449-550, 9 fig., 2 pl. 3 tabl.
- BESSONNAT, G., LAPPARENT (de) A. F., MONTENAT, C. & TERS, M. 1965.— Découverte de nombreuses empreintes de pas de Reptiles dans le Lias Inférieur de la Côte de Vendée. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 260 : 5324-5326.

- BRUN, P. (de) & MARCELLIN, P. 1934.— Etude stratigraphique des Petits Causses des environs de Florac (Lozère). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 76 : 377-489.
- BUFFETAUT, E. 1995.— *Dinosaures de France. Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source : 144 p, 129 fig.
- CARROL, R. L. 1988. — *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman & Company, New-York, édit. : 698 p., 1700 fig.
- CASAMIQUELA, R. M., DEMATHIEU, G.R, HAUBOLD, H., LEONARDI, G. & SARJEANT, W.A.S, 1987.— *Glossary and Manual of tetrapod footprint Palaeoichnology*, Minist., min., energ., Léonardi édit., Brasilia : 75 p., 19 pl.
- CHAFETZ, H. S. & BUCZYNSKI, C. 1992.— : Bacterially induced lithification of microbial mats. *Palaos*, 7 : 277-293.
- CHAIGNEAU, A. 1965.— *Indices et Empreintes du gibier*. Crépin-Leblond et Cie édit. : 170 p., 72 fig., 22 tabl.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G., 1976.— Une ichnofaune reptilienne, Ardèche, France. *Palaeontographica*, 151: 194-216, 8 fig., 4 pl., 7 tabl.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G. 2000.— Une nouvelle ichnoespèce *Coelurosaurichnus grancieri* du Trias supérieur de l'Ardèche; France. *Geodiversitas*, 22, 1 : 35-45.
- CZERKAS, S. J. & CZERKAS S. A. 1990.— *Les Dinosaures*. Edit. Atlas, Paris : 247 p., 228 fig.
- DALLA VECCHIA, F. M. & MIETTO, P.— 1997- Impronte di Rettili terrestri nella dolomia principale (Triassico superiore) delle Prealpi Carniche (Pordenone, Friuli). *Atti Tic. Sc. Terra*, 7 : 87-107, 11 fig.
- DEMATHIEU, G., 1970.— *Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure N-E du Massif Central*. Cahiers Paléont., éd. C.N.R.S., Paris: 291 p., 76 fig., 3 tabl., 8 pl.
- DEMATHIEU, G. 1984.— Utilisation de lois de la Mécanique pour l'estimation de la vitesse de locomotion des Vertébrés tétrapodes du Passé. *Geobios*, 17, 4 : 439 – 446, 2 fig.
- DEMATHIEU, G. 1986.— Nouvelles recherches sur la vitesse des Vertébrés, auteurs des traces fossiles. *Geobios*, 19, 3 : 327 – 333, 1 fig., 1 tabl.
- DEMATHIEU, G. 1990.— Problems in discrimination of tridactyl dinosaur footprints, exemplified by the Hettangian trackways, The Causses, France. *Ichnos*, 1, pp. 97-110, 9 fig., 2 tabl.
- DEMATHIEU, G. 1993.— Empreintes de pas de Dinosaures dans les Causses (France). *Zubia, Inst. Est. Riojanos*, 5 : 229-252, 24 fig.
- DEMATHIEU, G. 1995.— Determining the speed of movement of the tetrapod vertebrates of the past by utilization of the laws of mechanics. In *Vertebrates Fossils and the Evolution of Scientific Concepts*, Gordon & Breach publ., USA : 445 – 459.
- DEMATHIEU, G. 1996.— La pertinence des statistiques dans l'ichnotaxonomie des vertébrés. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 160 (publié en 1998): 13-26, 5 fig.
- DEMATHIEU, G. & SCIAU, J. 1992.— Des pistes de dinosaures et de crocodiliens dans les dolomies de l'Hettangien du Causse du Larzac. *C. R. Acad. des Sc., Paris* : 315, II: 1561-1566, 3 fig.
- DEMATHIEU, G. & SCIAU, J. 1994.— L'ichnofaune hettangienne d'Archosauriens de Sauclières, Aveyron, France. *Bull. Soc. hist. Nat., Autun* : 151: 5-46, 18 fig., 3 tabl., 9 pl.
- DEMATHIEU, G. & SCIAU J. 1999.— De grandes empreintes de pas de Dinosaures dans l'Hettangien de Peyre (Aveyron, France). *Geobios*, 32, 4 : 609-616, 3 fig., 2 tabl.
- DOLLO, L. 1883.— Les allures des Iguanodons d'après les empreintes des pieds et de la queue. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, II : 14 p., 12 fig., 1 pl.
- ELLENBERGER, F. & FUCHS, Y. 1965.— Sur la présence de pistes de vertébrés dans le Lotharingien de la région de Séverac-le-Château (Aveyron). *C. R. sommaire Soc.géol. France* : 39-40, 1 fig.

- ELLENBERGER, F., ELLENBERGER, P. & GINSBURG, L. 1970.— Les Dinosaures du Trias et du Lias en France et en Afrique du Sud, d'après les pistes qu'ils ont laissées. *Bull. Soc. géol. France*, 7, 22 : 151-159, 3 fig.
- ELLENBERGER, P. 1965.— Découvertes de pistes de vertébrés dans le Permien, le Trias et le Lias inférieur aux abords de Toulon (Var) et d'Anduze (Gard). *C. R. Ac. des Sc. Paris*, 260, 9 : 5856-5859.
- ELLENBERGER, P. 1972.— Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias : les types de Stormberg d'Afrique du Sud, 2ème partie : le Stormbeg supérieur-I. Le biome de la zone B/1 ou niveau de Moyeni : ses biocénoses. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier : 170 p, 143 fig., 28 pl.
- ELLENBERGER, P. 1974.— Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias: les types de Stormberg d'Afrique du Sud (II ème partie : le Stormberg supérieur). *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier : 142 p., 49 pl.
- FARLOW, J. O. 1987.— Lower Cretaceous Dinosaur tracks, Paluxy River Valley, Texas, South Central. *G. S. A. Baylor University* : 70 p.
- FARLOW, J. O., SMITH, M. B. & ROBINSON, J., M. 1995.— Body mass "Strength indicator" and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*. *Jour. Vert. Pal.* : 15, 4 : 713-723, 4 fig.
- FARLOW, J., O. & CHAPMAN, R. E. 1997.— The scientific study of dinosaur footprints. In J. O. FARLOW & M. K. BRETT-SURMAN, édits, *The complete Dinosaur*. Indiana University Press : 519-553, 20 fig., 9 pl.
- FARLOW, J., O. & LOCKLEY, M., G. 1993.— An osteometric approach to the identification of the markers of early Mesozoic tridactyl dinosaur footprints. In G. LUCAS and M. MORALES (eds.) : The Nonmarine Triassic, *New Mexico Mus. Nat. Hist. & Sci. Bull.*, 3 : 123-131, 5 fig., 2 tabl.
- GALTON, P. M. 1971.— Manus movements of the coelurian dinosaur *Syntarsus* and opposability of the theropod hallux. *Publ. Nat. Museum of Southern Rhodesia*, 15, 5 : 1-8, 5 fig.
- GAND, G. 1974.— Sur les niveaux à empreintes de vertébrés triasiques des carrières de St-Sernin-du-Bois. *Bull. Soc. Hist. Nat. du Creusot*, 32, 1 : 12-22, 3 fig, 2 ph.
- GAND, G. 1975.— Sur l'interprétation paléozoologique d'un nouvel assemblage ichnologique des carrières de St-Sernin-du-Bois (Saône et Loire). *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun*, 73 : 6-23, 4 fig., 7 tabl., 1 ph.
- GAND, G. 1976.— Présentation de deux nouveaux assemblages à traces de Reptiles des Grès triasiques du Plateau d'Antully, (Autunois, France). *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun*, 79 : 15- 18, 5 fig.
- GAND, G. 1977.— Note sur un nouvel assemblage à traces de vertébrés de l'Autunois. Son interprétation géologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun*, 82 : 9-16, 4 fig.
- GAND, G. 1978.— Interprétations paléontologique et paléoécologique d'un sixième assemblage à traces de Reptiles des carrières triasiques de St-Sernin-du-Bois, (Autunois France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun*, 87 : 9-29, 7 fig., 3 pl.
- GAND, G. 1986.— Interprétations paléontologique et paléoécologique de quatre niveaux à traces de vertébrés observés dans l'Autunien du Lodèvois Hérault. *Géol. France*, 2 : 155-176, 9 fig., 8 tabl., 2 pl.
- GAND, G. 1987.— Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français Paléontologie, Stratigraphie, Paléoenvironnements. *Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, Univ. Bourgogne. Edit. C. S. T., Dijon* : 341 p., 85 fig., 105 tabl., 7 pl.
- GAND, G., GARRIC, J., DEMATHIEU, G., & ELLENBERGER, P.— 2000.— La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du Permien Supérieur du bassin de Lodève (Languedoc, France). *Palaeovertebrata*, 29, 1 : 1-82, 27 fig., 16 tabl. 8 pl.
- GAND, G., VIANEY-LIAUD, M., DEMATHIEU, G. & GARRIC, J. 2000.— Deux nouvelles traces de

- pas de Dinosaures du Trias supérieur de la bordure cévenole (La Grand-Combe, Gard, France). *Geobios*, 33, 5 : 599-624, 12 fig., 5 tabl.
- GATESY, S. M., MIDDLETON, K. M., JENKINS JR, F. A. & SHUBIN, N. H. 1999.— Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*, 399 : 141-144.
- GAUTHIER, J., A. 1986.— Saurischian monophyly and the origin of birds. In K.Padian ed. The origin of birds and the evolution of flight. *Mem. Calif. Acad. Sciences : 1-55*, figures, tabl., pl. ?.
- GÈZE, B. & PALOC, H. 1986.— Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Nant. *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source.
- GÈZE, B., PALOC, H & BAMBIER, A. 1985.— Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de Nant. *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source : 51 p.
- GIERLINSKI, G., 1990.— New dinosaur ichnotaxa from the Early Jurassic of the Holy Cross Mountains, Poland. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 85 : 137-148, 5 fig.
- GIERLINSKI, G., 1994.— Early jurassic theropod tracks with the metatarsal impression. *Przegląd Geologiczny*; 42, 4, : 280-284, 4 fig.
- GIERLINSKI, G., 1995a.— New theropod tracks from the Early Jurassic strata of Poland. *Przegląd Geologiczny*; 43, 11, : 931 – 934, 4 fig.
- GIERLINSKI, G., 1995b.— Thyreophoran affinity of *Otozoum* tracks. *Przegląd Geologiczny*; 43, 2, : 123 – 125, 5 fig.
- GIERLINSKI, G., 1996a.— Feather – like impressions in a theropod resting trace from the Lower Jurassic of Massachusetts. In *The Continental Jurassic*, Morales, ed., *Mus. northern Arizona Bull*, 60 : 179 – 184, 3 fig.
- GIERLINSKI, G., 1996b.— Avialan theropod tracks from the early jurassic strata of Poland. *Zubia*, 14 : 79 –87, 5 fig.
- GIERLINSKI, G., 1996c.— Dinosaur ichnotaxa from the Lower Jurassic of Hungary. *Geol. Quart.*, 40, 1 : 119-128, 6 fig.
- GIERLINSKI, G., 1997a.— Sauropod tracks in the Early Jurassic of Poland. *Acta Palaeont. Pol.*, 42, 4 : 533-538, 2 fig.
- GIERLINSKI, G. 1999.— Tracks of a large thyreophoran dinosaur from the East Jurassic of Poland. *Acta Palaeont. Pol.*, 44, 2 : 231-234, 1 fig.
- GIERLINSKI, G. & AHLBERG, A. 1994.— Late Triassic and Early Jurassic dinosaur footprints in the Höganäs Formation of southern Sweden. *Ichnos*, 3 : 99 – 105, 5 fig.
- GIERLINSKI, G. & SAVICKI, G. 1998.— New Sauropod tracks from the lower jurassic of Poland. *Geol. Quart.*, 42, 4, : 477-480, 2 pl.
- GIERLINSKI, G. & PIENKOWSKI, G. 1999.— Dinosaur track assemblages from the Hettangian of Poland. *Geol. Quart.*, 43, 3 : 329-346, 7 fig., 4 pl.
- GIERLINSKI, G., NIEDZWIEDZKI, G. & PIENKOWSKI, G. 2001a.— Gigantic footprint of a theropod dinosaur in the Early Jurassic of Poland. *Acta Palaeont. Pol.*, 46, 3 : 441-446, 3 fig.
- GIERLINSKI, G., GAZDZICKA, E., NIEDZWIEDZKI, G. & PIENKOWSKI, G. 2001b.— New ornithischian dinosaur footprints in the Jurassic of Poland. *Geol. Quart.*, 45, 2 : 205-210
- GUÉRANGÉ-LOZES, J., GUÉRANGÉ, B., GREBER, C., LEFAVRAIS, A., RANÇON, J. P., ASTRUC, J. G., MICHARD, A & SERVELLE, C. 1991.— Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de Camarès. *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source : 84 p.
- HAUBOLD, H. 1990.— Dinosaurier. *Niedersächsisches Landesmuseum Hannover Naturkunde-Abteilung* : 60 p. 37 fig.
- HITCHCOCK, E. 1836.— Ornithoichnology. Description of the footmarks of birds (Ornithichnites) on

- New Red Sandstones in Massachusetts. *Amer. Jour. Sci*, 29 : 307 – 340, 22 fig., 3 pl.
- HITCHCOCK, E. 1843.— Description of two five new species of fossil footmarks from Red Sandstones of the vamme of Connecticut river. Repts, 1st, 2d and 3d Meetings, *Assoc. Amer. Geolog. & Natural.* : 254 – 264, 1 pl.
- HITCHCOCK, E. 1845.— An attempt to name, classify, and describe, the animals that made the fossil footmarks of New England. Proc. 6th Ann. Meeting., *Assoc. Amer. Geolog. & Natural.*, New-Haven, Connecticut : 23 – 25.
- HITCHCOCK, E. 1847.-- Description of two new species of fossil footmarks found in Massachusetts and Connecticut, or, of the animals that made them. *Amer. Jour. Sc* : 2, 4 : 46-57, 3 fig.
- HITCHCOCK E. 1848.— An attempt to descriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and especially of New England. *Mem. Am. Acad. of Arts and Sciences*, 2, 3 : 129-256, 24 pl.
- HITCHCOCK, E., 1858.— *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its fossil footmarks.* White édit., Boston : 220 p., 60 pl.
- HITCHCOCK, E., 1865.— *Supplement to the Ichnology of New England.* Boston : 30 p.
- HUENE, F., V., 1926.— The carnivorous Saurischia in the Jura and Cretaceous formation, principally in Europe. *Revista del Museo de la Plata*, 29 : 35-167. figures, tabl., pl. ?
- HUENE, F., V., 1932.— Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Palaeontologie*, 4 : 361 p.
- ISHIGAKI, S. 1985a.— Les empreintes de Dinosaures du Jurassique inférieur du Haut Atlas Central. *Serv. Carte géol., Ministère de l'Energie et des Mines, Maroc*, Rapport inédit : 6 p, 27 fig.
- ISHIGAKI, S. 1985b.— Les empreintes de Dinosaures du Jurassique inférieur du Haut Atlas Central. *Géol. et Energ.*, 56 : 30-45.
- JENNY, J. & JOSSEN, J.— A. 1982.— Découverte de pas de Dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Pliensbachien) du Haut-Atlas (Maroc). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 294 : 223-226, 3 fig.
- KLEIN, G., D. 1994.— Pangea : Paleoclimate, Tectonics and Sedimentation during Accretion, Zenith and Breakup of a supercontinent. *The geol. Soc. of America*. Special paper, 288, 295 p., 156 fig., 13 tabl.
- KHODAYAR, M. 1992.— Evolution dynamique et structurale de la bordure méridionale des Causses (Massif Central français) : de la sédimentation mésozoïque au volcanisme plio-quadernaire. *Thèse Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand* : 338 p
- KORDOS, L. 1981.— Dinosaurian footprints from the Mecsek's Liassic. *Magy. All. Földt. Intéz. Evi Jel.* : 503-511, 4 fig..
- KUBAN, G., 1989.— Elongate Dinosaur tracks. In *Dinosaurs tracks and traces.* GILLETTE & LOCKLEY ed., *Cambridge University Press* : 57-72, 31 figures.
- LAMBERT, D. & OSTROM, J., H., 1993.— *The ultimate Dinosaur book.* Dorling Kindersley Publishing Inc, New-York : 192 p., 500 fig.
- LANGE-BADRE, B. & LAFON, J-P. 2000.— Découverte de pistes de dinosaures théropodes dans le Lias inférieur des environs de Figeac (Lot). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 330 : 379-384, 4 fig.
- LAPPARENT, A.-F (de) 1945.— Empreintes de pas de Dinosauriens du Maroc exposées dans la galerie de Paléontologie. *Bull. Muséum*, 2, 17, 3 : 269-271, 2 fig.
- LAPPARENT, A. (de) 1967.— Les dinosaures de France. *Sciences*, 51 : 4-19, 10 fig., 5 tabl.
- LAPPARENT, A (de) & MONTENAT, C. 1967a.— Les empreintes de pas de reptiles de l'Infralias du Veillon (Vendée). *Mém. Soc. Géol. Franc*, 46, 2 : 43 p., 18 fig., 12 pl.
- LAPPARENT, A. F. (de) & SADAT, N. 1975.— Une trace de pas de Dinosaur dans le Lias de l'Elbourz,

- en Iran. Conséquences de cette découverte. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 280: 161-163, 2 fig.
- LE LÆUFF, J., LOCKLEY, M., MEYER, C. & PETIT, J. P. 1999.— Discovery of a thyreophoran trackway in the Hettangien of Central France. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 328 : 215-219, 1 fig.
- LEFAVRAIS, A., LABLANCHE, G., ROUCHY, J. M., & PRIAN, J.— P. 1990.— Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Camarès. *Bur. Rech. Géol. Min., Orléans-la-Source*.
- LEONARDI, G. 1979.— Nota preliminar sobre seis pistas de Dinossauros Ornithischia da bacia do Rio do Peixe Cretaceo inferior, Em Sousa, Paraiba, Brasil. *Dept Geol., Univ. Federal do Parana, Curitiba, Parana, Brasil* : 23 p., 18 fig.
- LEONARDI, G. 1996.— Le piste di dinosauri dei Lavini Di Marco (Rovereto, TN, Italia). E alcune questioni generali sull'icnologia dei tetrapodi. *Estratto Atti. Acc. Agiati*, 7, 6B : 65-104, 23 fig.
- LEONARDI, G & AVANZINI, M. 1994.— Dinosauria in Italia . In il tempo dei Dinosauri, *Le Scienze quaderni*, 76 : 69-81, 12 fig.
- LEONARDI, G. & LANZIGER, M. 1992.— Dinosauri nel Trentino : Venticinque piste fossili nel Liassico di Rovereto (Trento, Italia). *Paleocronache* : 7 p., 5 fig.
- LILIENSTERN, R. V. 1952.— *Die Saurier Thuringens*. G. Fischer Verlag, Jena : 42 p., 6 pl.
- LOCKLEY, M. G. 1986.— A guide to Dinosaur tracksites of the Colorado Plateau and American southwest. *Geol. Dept. publication, Univ. of Colorado*, Denver : 56 p., 20 fig., 2 pl.
- LOCKLEY, M. G. 1990.— Tracking the rise of dinosaurs in eastern Utah. *Canyon Legacy*, 6 : 2-8., 8 fig.
- LOCKLEY, M. G. 1991.— Tracking Dinosaurs. *Cambridge University Press* : 238 p., 18 fig.
- LOCKLEY, M. G. 1998.— Dinosaur tracks in the public eye. In Proceedings of the international meeting on Dinosaur paleobiology. Museology Program for the Portuguese dinosaur tracksites. *Mus. Nac. Hist. nat., Univ. Lisboa* : p. 115-122.
- LOCKLEY, M. G. 2000.— Philosophical perspectives on theropod trackmorphology : blending qualities and quantities in the science of ichnology. *Gaia: Rev. Geo., Mus. Nac. Hist. Nat., Lisbon, Portugal*, 15 : 279-300; (for 1998).
- LOCKLEY, M., YOUNG, B. H. & CARPENTER, K. 1983.— Hadrosaur locomotion and herding behavior : evidence from footprints in the Mesaverde Formation, Grand Mesa Coal Field, Colorado. *Mountain Geolog.*, 20 : 5-14, 5 fig.
- LOCKLEY, M. G., CONRAD, K., PAQUETTE, M. & FARLOW, J. O. 1992.— Distribution and significance of Mesozoic vertebrate traces fossils in Dinosaur National Monument. In G.E. Plumb and H. J. Farlow eds, *Univ. of Wyoming Nat. Park Service Research Center*, 16 th Annual Report : 74-85, 4 fig.
- LOCKLEY, M. G. & HUNT, A. 1995.— *Dinosaur tracks*. Columbia Univ. Press : 338 p., 10 fig., 1 tabl.
- LOCKLEY, M. G., HUNT, A.P., MEYER, C., EMMA, C., RAINFORTH & SCHULTZ, R. J. 1998a.— A survey of fossil footprints at Glen Canyon National Recreation Area (Western USA) : A case study in documentation of trace fossil resources at a national preserve. *Ichnos*, 5 : 177-211, 25 fig.
- LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P., PAQUETTE, M., BILBEY, S-A & HAMBLIN, A. 1998b.— Dinosaur tracks from the Carmel Formation, northeastern Utah : implications for Middle Jurassic paleoecology. *Ichnos*, 5 : 255-267.
- LOCKLEY, M. & MATSUKAWA, M. 1998c.— Lower Cretaceous vertebrates tracksites of east Asia. In LUCAS, KIRKLAND, and ESTEP (eds) : Lower and Middle Cretaceous Ecosystems. *New Mexico Mus. Nat. Hist. and Sc.* : 14, 135-142, 8 fig.
- LOPEZ, M. 1992.— Dynamique du passage d'un appareil terrigène à une plate-forme carbonatée en domaine semi-aride : le Trias de Lodève, Sud de la France. *Thèse, Univ. Montpellier II* : 403 p.

- LUCAS, S. 1993.— Dinosaurs of New-Mexico. *New-Mexico Jour. Sc.*, 32 : 130 p, 68 fig.
- LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. 2000.— *Dinosaurs of New Mexico. New-Mexico Mus. Nat. Hist. and Sc.*, Albuquerque, 17 : 230 p., 147 fig., 17 tabl.
- LULL, R. S. 1904.— fossil footprints of the Jura-Trias of North America. *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, 5 : 461-557, 34 fig.,
- LULL, R. S. 1915.— *Triassic life of the Connecticut Valley*. State geological and Natural History Survey, Hartford : 24, 285 p., 126 fig., 15 pl.
- LULL, R. S. 1953.— *Triassic life of the Connecticut Valley*. State geological and Natural History Survey, Hartford : 24, 331 p., 168 fig., 12 pl.
- MARZA, P. 1995.— Caractérisation du signal eustatique haute fréquence sur une plate-forme carbonatée péritidale. Exemple du Lias des Causses, Sud-Est de la France. *Thèse, Univ. Montpellier II* : 212 p., 79 fig., 14 tabl., 4 pl.
- MATTEI, J. 1958.— Sur la découverte d'une faune exceptionnelle dans l'Hettangien de Clermont-l'Hérault (Languedoc). *C. R. Somm. Soc. géol. France*, 11 : 231-232.
- MATTEI, J. 1961.— Observations préliminaires à une étude du Lias des Causses. In Colloque sur le Lias français, *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source, 4 : 743-756, 809-818, 1 tabl.
- MÉLAS, P. 1982.— Étude sédimentologique, paléogéographique et géochimique du Lias carbonaté du Nord-Lodévois. Application à la reconnaissance et à l'interprétation d'amas métallifères. *Thèse de Doctorat, Univ. de Montpellier II* : 419 p., 132 fig., 24 tabl., 37 pl.
- MENESSIER, G. & COLLOMB, P. 1983.— Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Millau. *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source.
- MENESSIER, G. & COLLOMB, P. 1986.— Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de St-Beauzély, *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source.
- MENESSIER, G, COLLOMB, P., ASTRUC, J. G., ROCHE, J. BAMBIE, A. & GALHARAGUE, J. 1984.— Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de Millau, *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source : 32 p.
- MENESSIER, G, COLLOMB, P., ASTRUC, J. G., ROCHE, VAUTRELLE, C & GALHARAGUE, J. 1986.— Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000 de St-Beauzély, *Bur. Rech. Géol. Min.*, Orléans-la-Source : 43 p.
- MEURANT, P. 1995.— Faciès et organisation séquentielle des dépôts Sinémurien de la bordure sud de Larzac. *Mém. D.E.A, Univ. Montpellier II* : 37 p., 5 fig., 11 pl.
- MICHARD, A.-G. & COUMOUL, A. 1978.— La sédimentation liasique dans les Causses. *Bull. Bur. Rech. Géol. Min.*, 2, 2, 57-120, 32 fig.
- MONBARON, M., DEJAX, J. & DEMATHIEU, G. 1985.— Longues pistes de Dinosaures bipèdes à Adrar-n-Ouglagal (Maroc) et répartition des faunes de grands reptiles dans le domaine atlasique au cours du Mésozoïque. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 4, 7, 3 : 229-242, 6 fig., 1 tabl.
- MONOD, C. 1935.— Du musée du Désert au Mont Aigoual. Causses et Cévennes. *Rev. Club Cévenol* : 6, 1 : 273-280.
- MONTENAT C. & BESSONNAT, G. 1999.— Le gisement d'empreintes de pas de reptiles du Veillon (Vendée) : paléobiologie d'un estuaire infraliasique. *Congrès national des sociétés historiques et scientifiques*, Nantes : 337-351.
- MONTY, C. L. V. 1976.— The origin and development of crypalgal fabric. In M.R. Walter (ed), Amsterdam (Elsevier), *Stromatolites, Develop. in Sedimentology* n° 20 : 193-249.
- NOPSCA, F. 1923.— Die Familien der Reptilien. *Fortschr. Geol. Palaeont.*, Berlin, 2 : 210 p., 6 fig.
- ODIN, G. S. 1994.— Geological time scale. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 318 : 59-71.

- OLSEN, P., E. 1980a.— Triassic and Jurassic Formations of the Newark basin. *In Field Studies of New Jersey Geology and Guide to Field Trips*, ManspeizerWarren, edit., Yale University, New Haven, Connecticut : 1-39, 14 fig., 1 tabl.
- OLSEN, P., E. 1980b.— Fossil great lakes of the Newark Supergroup in New Jersey *In Field Studies of New Jersey Geology and Guide to Field Trips*, ManspeizerWarren, edit., Yale University, New Haven, Connecticut : 352-398, 51 fig.
- OLSEN, P. & GALTON, P., E. 1984.— A review of the Reptile and Amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. *Palaeont. Afr.*, 25 : 87-110, 7 fig., 1 tabl.
- OLSEN, P. & SUES, H. D. 1986.— Correlation of continental late Triassic and early Jurassic sediments, and patterns of the Triassic-Jurassic tetrapod transition. In Padian K. (ed.), *The beginning of the age of the dinosaurs*, Cambridge Univ. Press : 321-351, 14 fig., 8 tabl.
- OLSEN, P. E., SMITH, J. H. & Mc DONALD, N. G. 1998.— Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus* and *Grallator* early Jurassic, Hartford and Deerfield basins, Connecticut and Massachusetts, U.S.A. *J. Vert. Pal.*, 18, 3 : 587-601, 16 fig. 3 tabl.
- PEABODY, F. E. 1959.— Trackways of living and fossil salamanders. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 63, pp. 1-72, 9 fig. 12 pl.
- PÉREZ-LORENTE, F. 1993.— Dinosaurios plantígrados en la Rioja. *Zubia, Inst. Est. Riojanos*, 5 : 189-228, 8 fig., 17 tabl.
- PIVETEAU, J. 1955.— *Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. Traité de Paléontologie, Masson. Edit., Paris, V : 1113 p.
- PREBEN, B., PREBEN, D. & CUISIN, M. 1974.— *Guide des traces d'animaux*. Delachaux et Niestlé édit., 239 p, 356 fig.
- RAULT, M. D. & DARS, R. 1970.— Etude stratigraphique et micropaléontologique du Trias et du Jurassique de la région de Trèves (Gard). *Bull. Féd. Soc. Hist. Nat., Franche-Comté*, 72, 1, 22 p., 15 fig., 9 tabl.
- RAULT, M., D., 1967.— Etude stratigraphique et micropaléontologique de la région de Trèves (Gard). *Thèse de 3ème cycle*, Paris : 181 p.
- ROQUEFORT, C. 1934-1935.— Contribution à l'étude de l'infra-Lias inférieur des Causses cévenols. *Bull. Soc. géol. Fr.* 5, 4, 6-7 : 573-594, 1 fig.
- ROMER, A. S. 1956.— *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago press : 772 p., 248 p.
- SARJEANT, W. A. S., DELAIR, J. B. & LOCKLEY, M. 1998.— The footprints of Iguanodon : a History and Taxonomic Study. *Ichnos*, 6, 3 : 183-202 17 fig., 2 tabl., 5 pl.
- SCHULT, M. F. & FARLOW, J. O. 1992.— Vertebrates Trace Fossils. *In Trace Fossils*, The Paleontological Society, 5 : 34 - 63, 7 fig., 4 tabl.
- SCIAU, J. 1992.— Sur la piste des Dinosaures des Causses. *Assoc. Amis du Musée de Millau*, Millau, 31 p., 24 fig.
- SCIAU, J. 1998.— Dinosaures et Reptiles marins des Causses. *Assoc. Amis du Musée de Millau*, Millau: 51 p., 79 fig.
- SMITH, A., G., SMITH, D., G., & FUNNEL, B., M. 1994.— Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines, *Cambridge University Press* : 99 p., 33 fig.
- TAQUET, P. 1985.— Two new Jurassic specimen of Coelurosaurs (Dinosauria). *In the beginings of Birds*. Hecht et al. ed., Eichstatt : 229-232, 2 fig.
- THALER, L. 1962.— Empreintes de pas de Dinosaures dans la dolomie du Lias inférieur des Causses. *C. R. Som. Soc. Géol. France*, Paris : 190-192.

- THÉVENARD, F. 1994.— Plant beds : stratigraphical keys beds or relative low sea-level indicators ?
Cr. Ac. des Sc. Paris, 318 : 137-143, 3 fig.
- THULBORN, R. A., 1964.—Dinosaur Trackways in the Winton formation, Mid-cretaceous of Queensland.
Mem. Qd. Mus. 21, 2 : 413-517, 25 fig., 17 pl.
- THULBORN, R. A. 1990.— *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall : 410 p., 19 fig.
- WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMOLSKA, H. (eds.) 1990.— *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley : 733 p.
- WELLES, S., P., 1971.— Dinosaur footprints from the Kayenta formation of Northern Arizona. *Plateau*, 44 : 27-38. pages, 4 figures, 1 tabl.
- WEEMS, R. E. 1992.— A re-evaluation of the taxonomy of Newark Supergroup saurischian dinosaur tracks, using extensive statistical data from a recently exposed tracksite near Culpeper, Virginia. In *Proc. 26 th Forum on the Geology of Industrial Minerals*, Sweet ed., 119 : 113 – 127.
- WILD, R., (von). 1978.— Ein Sauropoden-Rest (Reptilia, Saurischia) aus dem Posidonienschiefer (Lias, Toarcium) von Holzmaden. *Stutt. Beitr. Naturk.*, 41 : 15 p., 4 fig. 1 tabl.

TABLEAUX

Valeurs	Valeurs propres	% Total Variance	Val. propr. cumulées	% Age cumulés
1	5,820518	83,15025	5,820518	83,15025
2	0,924014	13,20020	6,744531	96,35045

Tableau 1. — Analyse en Composantes Principales (ACP) de la population des ichnoespèces de référence de la population de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225) : *Dilophosauripus williamsi* WELLES, 1971, *Grallator lescurei* DEMATHIEU, 1990, *Grallator minusculus* (HITCHCOCK, 1858), *Grallator sauclierensis* DEMATHIEU & SCIAU, 1992, *Grallator variabilis* LAPPARENT & MONTENAT, 1967, *Eubrontes divaricatus* (HITCHCOCK, 1865) *sensu* Demathieu et Sciau 1999; Valeurs Propres (Val. Propr.).

Variables	Facteur 1	Facteur 2
II	0,977710 *	0,079445
III	0,981591 *	0,164087
IV	0,976386 *	0,088994
D	0,875538 *	0,339799
L	0,984838 *	0,138318
W	0,941642 *	0,288492
T	0,149713	0,983468 *

Tableau 2. — Analyse en Composantes Principales (ACP) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225); Poids Factoriels = valeurs des coefficients de corrélation entre chaque variable et les facteurs F1-F2; les valeurs marquées d'un astérisque indiquent une corrélation.

N 78	Wilks Lambda	Partiel Lambda	F d'exclusion [5,66]	niveau p	Tolérance	1-Tolérance [R2]
II	0,008841	0,822001	2,85837	0,021371	0,284780	0,715220
III	0,007762	0,936277	0,89840	0,487533	0,165031	0,834969
IV	0,009084	0,799956	3,30090	0,010123	0,224741	0,775259
D	0,007615	0,954264	0,63265	0,675470	0,339786	0,660214
L	0,008560	0,848990	2,34789	0,050498	0,150137	0,849863
W	0,015083	0,481806	14,19692	0,000000	0,237885	0,762115
T	0,008420	0,863012	2,09526	0,076956	0,756220	0,243780

Tableau 3. — Analyse discriminante (AD) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225). Résultats avec 7 variables de longueur (78 actives); SP1 : ichnoespèce = variable de classement (6 groupes); Lambda Wilks : test F multivarié global = 0, 00727; F approximatif = 17, 797; p < 0,0000; Wilks Lambda de la colonne 2 = F univarié de chaque variable; F d'exclusion = 5, 66, niveau p = probabilité au seuil de 5%, 1-Tolérance (R²) = valeurs permettant de déterminer les variables redondantes, le seuil doit être > à 0,01.

Variables	Racin 1	Racin 2	Racin 3	Racin 4	Racin5
II	0,51774	0,42477	0,806109	0,223221	-0,47205
III	0,02854	-0,49600	-0,714671	0,316596	-0,64806
IV	0,32102	0,93210	0,133784	-0,772324	1,58238
D	0,01602	-0,19248	-0,438993	-0,470946	0,95949
L	-0,26289	0,69997	-0,958506	1,369781	-1,01370
W	0,47951	-1,44986	0,808922	-0,863797	-0,10489
T	-0,11047	-0,06388	0,282093	1,066791	0,19131
Val. prop.	15,98044	3,61830	0,520146	0,138844	0,01360
Prop. cum.	0,78833	0,96682	0,992480	0,999329	1,00000

Tableau 4. — Analyse discriminante (AD) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225). Coefficients standardisés des variables pour les Fonctions discriminantes R1-R5; Val. Prop. = valeur propre; Prop. Cum. = valeurs propres cumulées.

Nombre de dimensions	Valeurs singulières	Valeurs propres singulières	% age Inertie	% age cumulé	Chi deux
1	0,114416*	0,013091 *	60,80802*	60,8080*	929,7347*
2	0,066278*	0,004393 *	20,40453*	81,2126*	311,9785*
3	0,048572	0,002359	10,95892	92,1715	167,5583
4	0,025707	0,000661	3,06973	95,2412	46,9352
5	0,024449	0,000598	2,77668	98,0179	42,4545
6	0,020657	0,000427	1,98212	100,0000	30,3060

Tableau 5. — Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225). Valeurs Propres et Inertie de toutes les Dimensions; Lignes x Colonnes = 78 (observations actives) x 7 (rapports de longueurs); Inertie totale = 0, 02153; Chi2 total = 1529,0; dl = 462; p = 1, 0000; les astérisques soulignent les valeurs des dimensions à retenir.

Valeurs	Valeurs propres	% Total Variance	Valeurs propres cumulées	% age cumulés
1	3,088322	44,11889	3,088322	44,11889
2	1,566255	22,37507	4,654578	66,49396
3	1,038943	14,84205	5,693521	81,33601

Tableau 6. — Analyse en Composantes Principales (ACP) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225); Valeurs Propres (Val. Propr.).

Variables	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3
III/II	0,753408 *	-0,465685	0,276890
III/IV	0,788652 *	0,352093	0,265874
IV/II	0,007692	-0,963235 *	0,021319
L/W	0,030386	-0,473277	-0,444731
III/D	-0,912908 *	0,055670	0,243070
L/III	-0,181808	0,020093	-0,917237 *
L/D	-0,912278 *	0,064791	-0,240599

Tableau 7. — Analyse en Composantes Principales (ACP) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225); Poids Factoriels = valeurs des coefficients de corrélation entre chaque rapport et les facteurs F1-F3; les valeurs marquées d'un astérisque indiquent une corrélation.

N=78	Wilks Lambda	Partiel Lambda	F d'exclusion [5,66]	niveau p	Tolérance	1-Tolérance [R2]
III/II	0,044831	0,952860	0,65303	0,660206	0,019035	0,980965
III/IV	0,044404	0,962010	0,52128	0,759291	0,019356	0,980644
IV/II	0,044453	0,960962	0,53624	0,748077	0,014219	0,985781
L/W	0,192107	0,222362	46,16278	0,000000	0,627811	0,372189
III/D	0,051551	0,828645	2,72963	0,026562	0,008820	0,991180
L/III	0,052981	0,806280	3,17149	0,012593	0,020044	0,979956
L/D	0,052933	0,807003	3,15682	0,012908	0,009589	0,990411

Tableau 8. — Analyse discriminante (AD) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225). Résultats avec 7 variables – rapports de longueur (78 actives); SP1 : ichnoespèce = variable de classement (6 groupes); Lambda Wilks : test F multivarié global = 0, 04272; F approximatif = 8, 9308; p < 0,0000.

Variables	Racin 1	Racin 2	Racin 3	Racin 4	Racin 5
III/II	1,38152	-0,33367	-1,85025	2,66884	0,384991
III/IV	-0,55317	0,87111	2,22846	-3,10679	0,383567
IV/II	-1,13170	0,68969	2,24302	-3,79954	0,299060
L/W	-1,20943	0,22887	0,09522	0,13471	-0,022925
III/D	0,69224	3,84799	6,54372	6,51401	-0,179705
L/III	1,14672	2,43612	4,83812	3,75101	-0,739681
L/D	-0,51286	-4,29354	-5,80520	-6,21062	0,980754
Val. Propres	4,56679	2,29887	0,20216	0,03701	0,022541
Prop. Cumulées	0,64074	0,96328	0,99164	0,99684	1,000000

Tableau 9. — Analyse discriminante (AD2) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225). Coefficients standardisés des variables-rapports pour les Fonctions discriminantes R1-R5; Val. Prop. = valeur propre; Prop. Cum. = valeurs propres cumulées.

Nombre de dimensions	Valeurs singulières	Val. Prop. singulières	% age Inertie	% age Cumulé	Chi Deux
1	0,105584 *	0,011148 *	60,36280 *	60,3628 *	9,548312 *
2	0,058362 *	0,003406 *	18,44310 *	78,8059 *	2,917367 *
3	0,046962	0,002205	11,94193	90,7478	1,888999
4	0,039022	0,001523	8,24496	98,9928	1,304204
5	0,013316	0,000177	0,96011	99,9529	0,151872
6	0,002950	0,000009	0,04711	100,0000	0,007452

Tableau 10. — Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de la population des ichnoespèces de référence de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 225). Valeurs Propres et Inertie de toutes les Dimensions; Lignes x Colonnes = 78 (observations actives) x 7 (rapports de longueurs); Inertie totale = 0, 01847; Chi2 total = 15, 818; dl = 462; p = 1, 0000; les astérisques soulignent les valeurs des dimensions à retenir.

Valeurs	Val. Prop.	% Total Variance	Val. Propr. cumulées	% age cumulés
1	5,738048	81,97211	5,738048	81,97211
2	1,032115	14,74449	6,770162	96,71660

Tableau 11. — Analyse en Composantes Principales (ACP) de la population de traces tridactyles de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 427) et de celle de l'Hettangien des bassins de Deerfield et de Hartford (Connecticut et Massachusets) (n = 25; mesures minimales et maximales des ichnotypes Lull 1953). Valeurs Propres (Val. Propr.).

Variables	Facteur 1	Facteur 2
II	0,981373 *	-0,051818
III	0,993691 *	-0,016950
IV	0,983047 *	-0,037607
D	0,945376 *	0,079631
L	0,991775 *	-0,034096
W	0,970277 *	0,157762
T	0,012180	0,998774 *

Tableau 12. — Analyse en Composantes Principales (ACP) de la population de traces tridactyles de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 427) et de celle de l'Hettangien des bassins de Deerfield et de Hartford (Connecticut et Massachusets) (n = 25; mesures minimales et maximales des ichnotypes Lull 1953); Poids Factoriels = valeurs des coefficients de corrélation entre chaque variable et les facteurs F1 et F2; les valeurs marquées d'un astérisque indiquent une corrélation.

Eléments stat. Caractères	Noms	n	moyenne	Ecart - type T	t calculé	t lu (5 %) et (1 %)	F calculé	F lu (5 %) et (1 %)					
									II	S	26	60,92	8,059
	N	53	57,77	6,008	III	S	26	96,96	9,977	5,42	1,96 (2,58)	2,65	1,74 (2,18)
	N	53	87,05	6,186	IV	S	26	76,80	10,564				
	N	53	68	6,318	D	S	26	55,34	7,042	5,95	1,96	1,75	1,74 (2,18)
	N	53	46,83	5,380	L	S	26	126,31	15,483				
	N	53	108,73	9,635	W	S	26	79,65	8,749	2,05	1,96	1,32	1,86
	N	53	74,86	10,147	T	S	26	37,92	6,517				
	N	53	39,77	5,696									

Tableau 13. — Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédecor) de plusieurs caractères concernant l'échantillon *G. variabilis* de Saucières = S (référence) et celui de Novis = N; Légende valable pour les tableaux 13-14 : n = effectif, moyenne en mm, t lu 5% (1%) = valeurs de t = test de Student lues aux seuils de 5% et de 1%, F. lu 5% (1%) = valeurs du rapport des variances lues aux seuils de 5% et de 1%.

Eléments stat. Caractères	Noms	n	moyenne	Ecart - type T	t calculé	t lu (5 %) et (1 %)	F calculé	f lu (5 %) et (1 %)					
									L/W	S	39	1,61	0,127
	N	52	1,46	0,158	III/II	S	39	156	0,148	1,49	1,96	1,90	1,64 (2,10)
	N	52	1,52	0,107	III/IV	S	39	1,30	0,152				
	N	52	1,29	0,069	III/D	S	37	1,80	0,202	1,85	1,96	1,75	1,65 (2,10)
	N	52	1,87	0,153	L/III	S	39	1,30	0,088				
	N	52	1,25	0,061	L/D	S	37	2,35	0,236	0,63	1,96	1,32	1,65
	N	52	2,32	0,206	T	S	39	37	6,011				
	N	52	40	5,743									

Tableau 14. — Comparaisons statistiques entre les moyennes (t. calculé = test de Student) et les variances (F calculé = test de Snédecor) de plusieurs rapports de longueurs concernant l'échantillon *G. variabilis* de Saucières = S (référence) et celui de Novis = N.

Nombre de dimensions	Valeurs singulières	Val. Propr. singulières	% age Inertie	% age cumulé	Chi Deux
1	0,142901 *	0,020421 *	73,37780 *	73,3778 *	8520,277 *
2	0,056287 *	0,003168 *	11,38442 *	84,7622 *	1321,903 *
3	0,049085	0,002409	8,65740	93,4196	1005,256
4	0,026728	0,000714	2,56695	95,9866	298,062
5	0,025351	0,000643	2,30930	98,2959	268,144
6	0,021777	0,000474	1,70413	100,0000	197,876

Tableau 15. — Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de la population de traces tridactyles de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 427) et de celle de l'Hettangien des bassins de Deerfield et de Hartford (Connecticut et Massachusets) (n = 25; mesures minimales et maximales des ichnotypes Lull 1953). Valeurs Propres et Inertie de toutes les Dimensions; Lignes x Colonnes = 452 x 7; Inertie totale = 0, 02783; Chi2 total = 11612; dl = 2706; p = 0, 0000; les astérisques soulignent les valeurs des dimensions à retenir.

N=390	Wilks Lambda	Partiel Lambda	F d'exclusion [6,377]	niveau p	Tolérance	1-Tolérance [R2]
II	0,028233	0,933995	4,44040	0,000235	0,176373	0,823627
III	0,027750	0,950274	3,28794	0,003641	0,158068	0,841932
IV	0,028089	0,938781	4,09740	0,000535	0,163937	0,836063
D	0,028347	0,930249	4,71132	0,000122	0,410839	0,589161
L	0,027476	0,959747	2,63529	0,016252	0,150712	0,849288
W	0,041643	0,633230	36,39334	0,000000	0,216666	0,783334
T	0,049749	0,530054	55,70811	0,000000	0,594367	0,405633

Tableau 16. — Analyse discriminante (AD) de la population de traces tridactyles de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 390). Résultats avec 7 variables; SP D : ichnoespèce = variable de classement (7 groupes); Lambda Wilks : test F multivarié global = 0, 02637; F approximatif = 49, 390; p < 0,0000.

Variables	Racin 1	Racin 2	Racin 3	Racin 4	Racin 5	Racin 6
II	-0,156675	0,22706	-0,920949	-0,20077	1,10286	-0,83589
III	0,407527	0,09095	-0,142984	1,13218	-0,32575	-1,88013
IV	0,087559	-0,13639	0,101750	-1,57561	-1,83094	0,46476
D	0,087381	0,28002	-0,488918	0,50422	-0,72181	0,24564
L	0,027319	-0,36577	-0,645935	0,23390	1,40084	1,54406
W	0,681794	-0,00571	1,915443	-0,15643	0,23455	0,60834
T	-0,339266	-1,03421	-0,634328	0,03016	0,08392	-0,28839
Val. Pro.	9,504926	1,04711	0,527831	0,12667	0,02254	0,00186
Prop. Cum.	0,846316	0,93955	0,986549	0,99783	0,99983	1,00000

Tableau 17. — Analyse discriminante (AD) de la population de traces tridactyles de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 390). Coefficients Standardisés des variables canoniques; Val. Prop. = valeur propre; Prop. Cum. = valeurs propres cumulées.

Variables	Racin 1	Racin 2	Racin 3	Racin 4	Racin 5	Racin 6
II	0,793140	-0,021990	-0,305413	-0,362204	0,276255	-0,183071
III	0,929829	-0,086353	-0,242779	0,015395	-0,025469	-0,226570
IV	0,823347	-0,099700	-0,302597	-0,446996	-0,133300	-0,019339
D	0,669973	-0,153082	-0,288720	0,428650	-0,287489	0,286822
L	0,865450	-0,086121	-0,389602	-0,077923	0,155108	0,213451
W	0,875774	-0,402714	0,171471	-0,024878	0,097971	0,022897
T	0,017804	-0,974965	0,010174	0,124533	-0,057245	-0,055528

Tableau 18. — Analyse discriminante (AD) de la population de traces tridactyles de l'Hettango-Sinémurien des Grands-Causse (n = 390). Valeurs des coefficients de corrélation entre les fonctions discriminantes (Racines) et les variables.

Ichnop.	G.v.		G.m.		G.s.		G.l.		G.w.		E.g.		Pf.		P.sp.	
	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2
Rapp.																
L/W	1,47	1,54	1,54	1,62	1,15	1,38	1,24	1,29	0,98	1,09	1,21	1,28	1,22	1,39	1,04	1,20
III/II	1,50	1,56	1,31	1,35	1,36	1,67	1,40	1,46	1,22	1,82	1,29	1,36	1,53	1,63	1,47	1,67
III/IV	1,25	1,30	1,07	1,11	1,22	1,32	1,18	1,23	1,03	1,50	1,05	1,09	1,17	1,23	1,09	1,25
IV/II	1,18	1,23	1,20	1,24	1,08	1,32	1,17	1,21	1,13	1,26	1,21	1,27	1,27	1,36	1,25	1,42
III/D	1,80	1,87	1,88	1,99	1,63	1,86	1,85	1,95	1,45	1,20	1,99	2,12	1,60	1,74	1,65	1,80
L/III	1,26	1,29	1,42	1,47	1,22	1,38	1,34	1,38	1,24	1,46	1,36	1,41	1,31	1,40	1,28	1,39
L/D	2,29	2,38	2,72	2,84	2,03	2,51	2,51	2,64	1,82	3,15	2,75	2,96	2,16	2,34	2,15	2,45
T	39	42	38	41	44	57	49	52	46	62	50	55	65	75	61	81
Effectif	n=98		n=54		n=8		n=109		n=9		n=51		n=30		n=10	

Tableau 19. — Valeurs des bornes B1-B2 de l'intervalle de confiance sur la moyenne au seuil 5% pour divers rapports de longueurs et l'angle T concernant les échantillons de référence des ichnospecies, notées R et celles calculées pour les autres échantillons ichnospecifics des Causse précisée C; G.v = *Grallator variabilis*, G. m = *Grallator minusculus*, G.s = *Grallator sauchierensis*, G.l = *Grallator lescurei*, D. w = *Dilophosauripus williamsi*.

Ichnop.	G.v.		G.m.		G.s.		G.l.		G.w.		E.g.		Pf.		P.sp.	
	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2	B1	B2
Rapp.																
L/W	1,47	1,54	1,54	1,62	1,15	1,38	1,24	1,29	0,98	1,09	1,21	1,28	1,22	1,39	1,04	1,20
III/II	1,50	1,56	1,31	1,35	1,36	1,67	1,40	1,46	1,22	1,82	1,29	1,36	1,53	1,63	1,47	1,67
III/IV	1,25	1,30	1,07	1,11	1,22	1,32	1,18	1,23	1,03	1,50	1,05	1,09	1,17	1,23	1,09	1,25
IV/II	1,18	1,23	1,20	1,24	1,08	1,32	1,17	1,21	1,13	1,26	1,21	1,27	1,27	1,36	1,25	1,42
III/D	1,80	1,87	1,88	1,99	1,63	1,86	1,85	1,95	1,45	1,20	1,99	2,12	1,60	1,74	1,65	1,80
L/III	1,26	1,29	1,42	1,47	1,22	1,38	1,34	1,38	1,24	1,46	1,36	1,41	1,31	1,40	1,28	1,39
L/D	2,29	2,38	2,72	2,84	2,03	2,51	2,51	2,64	1,82	3,15	2,75	2,96	2,16	2,34	2,15	2,45
T	39	42	38	41	44	57	49	52	46	62	50	55	65	75	61	81
Effectif	n=98		n=54		n=8		n=109		n=9		n=51		n=30		n=10	

Tableau 20. — Valeurs des bornes B1-B2 de l'intervalle de confiance sur la moyenne au seuil 5% pour divers rapports de longueurs et l'angle T concernant les populations ichnospecifics globales des Causse; E. g = *Eubrontes giganteus sensu* Demathieu et al., ce travail, P. f = *Ornithopus fabrei* nov. ichnos.; P. sp. = *Ornithopus* sp.

	Gm	Gv	Gl	Gs	Eg	Dw
Gm		5	6	7	4	2
Gv	5		6	2	7	2
Gl	6	6		1	5	1
Gs	7	2	1		4	1
Eg	3	7	5	4		1
Pf	8	6	5	1	5	2
Dw	2	2	1	1	1	

Tableau. 21. — Nombre de disjonctions fournies par la comparaison linéaire des intervalles de confiance pour la moyenne (seuil de 5%) des différents rapports concernant les ichnoespèces *Grallator* et *Eubrontes* des Causses; cf. légende des tabl. 19-20.

<i>Grallator variabilis</i> LAPPARENT & MONTENAT 1967 (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	98	58	7,241	13	56	59	-0,072	0,295	77
III	98	88	10,209	12	86	90	-0,017	0,069	46
IV	98	70	9,041	13	68	71	0,855	3,507	0
D	98	48	7,282	15	47	50	0,537	2,205	3
L	98	112	14,669	13	109	115	1,263	5,180	0
W	98	75	10,018	13	73	77	0,270	1,107	27
T	98	40	6,972	17	39	42	0,688	2,822	1
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	98	1,50	0,176	12	1,47	1,54	0,604	0,20	
III/II	98	1,53	0,142	9	1,50	1,56	0,727	"	
III/IV	98	1,27	0,112	9	1,25	1,30	0,730	"	
IV/II	98	1,20	0,126	10	1,18	1,23	0,695	"	
III/D	98	1,83	0,178	10	1,80	1,87	0,766	"	
L/III	98	1,28	0,087	7	1,26	1,29	0,839	"	
L/D	98	2,34	0,232	10	2,29	2,38	0,737	"	

Effectifs/gîtes: Saucières = 26; Montgisty = 2; Trébans = 2; Novis = 53; Jouvenet-Sud = 15.

Tableau 22. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Grallator variabilis*.

Légende générale valable pour tous les tableaux 21-28; caractères : L = longueur de l'empreinte et W = largeur; II, III, IV = longueurs des doigts; D = dimension libre de l'orteil III dépassant la ligne des griffes II-IV, T = angle entre les doigts II et IV; Paramètres statistiques : Moyenne, Ecart-type, Coeff. = coefficient, Borne 1 et Borne 2 = intervalle de confiance sur la moyenne au seuil 5%, test de Cramer avec Asymétrie, Var. réduite = variable réduite et Probabilité de dépasser VR en %.

<i>Grallator saucierensis</i> DEMATHIEU & SCIAU, 1992 (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	8	72	14,579	20	60	85	0,144	0,192	85
III	8	109	21,017	19	92	127	-0,397	0,527	60
IV	8	86	16,142	19	73	99	-0,457	0,608	55
D	8	63	13,781	22	52	75	-0,502	0,667	52
L	8	143	33,337	23	115	171	0,131	0,175	86
W	8	112	16,574	15	98	126	-0,404	0,537	60
T	8	51	8,031	16	44	57	0,164	0,217	83
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	8	1,26	0,138	11	1,15	1,38	0,928	0,707	
III/II	8	1,52	0,174	11	1,36	1,67	0,843	"	
III/IV	8	1,27	0,061	5	1,22	1,32	0,972	"	
IV/II	8	1,20	0,144	12	1,08	1,32	0,823	"	
III/D	8	1,74	0,141	8	1,63	1,86	0,906	"	
L/III	8	1,30	0,094	7	1,22	1,38	0,943	"	
L/D	8	2,27	0,285	13	2,03	2,51	0,799	"	

Effectifs/gîtes: Saucières = 8

Tableau 23. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Grallator saucierensis*.

<i>Grallator lescurei</i> DEMATHIEU 1990 (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	109	133	25,149	19	128	138	-0,846	3,656	0
III	109	188	29,339	16	182	193	-0,555	2,397	2
IV	109	158	31,823	20	152	164	-0,362	1,564	12
D	109	100	15,910	16	97	103	-0,164	0,707	48
L	109	255	40,694	16	248	263	-0,536	2,314	2
W	109	204	36,265	18	197	211	-0,201	0,868	40
T	109	51	7,661	15	49	52	0,391	1,689	9
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	109	1,27	0,148	12	1,24	1,29	0,784	0,18	
III/II	109	1,43	0,165	12	1,40	1,46	0,859	"	
III/IV	109	1,21	0,129	11	1,18	1,23	0,868	"	
IV/II	109	1,19	0,105	9	1,17	1,21	0,902	"	
III/D	109	1,90	0,268	14	1,85	1,95	0,600	"	
L/III	109	1,36	0,106	8	1,34	1,38	0,887	"	
L/D	109	2,57	0,334	13	2,51	2,64	0,679	"	

Effectifs/gîtes: St-Léons = 51; Camprieu = 5; Salsac = 26; Fondemente = 4; Fadarelle = 1; Engayresque = 6; Grézac = 9; La Grangette = 6; Bouscayrols = 1

Tableau 24. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Grallator lescurei*.

<i>Grallator minusculus</i> (HITCHCOCK, 1858) (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	54	154	13,927	9	150	157	-0,479	1,476	14
III	54	204	21,762	11	198	210	0,092	0,282	78
IV	54	188	21,725	12	182	193	-0,098	0,303	77
D	54	107	16,120	15	102	111	0,266	0,819	42
L	54	294	35,247	12	285	304	-0,243	0,749	46
W	54	187	25,637	14	180	194	-0,074	0,227	82
T	54	39	5,723	15	38	41	0,418	1,286	20
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	54	1,58	0,139	9	1,54	1,62	0,78	0,27	
III/II	54	1,33	0,081	6	1,31	1,35	0,81	"	
III/IV	54	1,09	0,078	7	1,07	1,11	0,80	"	
IV/II	54	1,22	0,064	5	1,20	1,24	0,91	"	
III/D	54	1,93	0,185	10	1,88	1,99	0,76	"	
L/III	54	1,44	0,088	6	1,42	1,47	0,86	"	
L/D	54	2,78	0,216	8	2,72	2,84	0,85	"	

Effectifs/gîtes: Sauclières = 7; St-Léons = 16; Camprieu = 2; St Laurent-de-Trèves = 3; Fondamente = 22; Escalette = 1; Jouvenet-Sud = 1; Viala-du Tarn = 2.

Tableau 25. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Grallator minusculus*.

<i>Dilophosauripus williamsi</i> Welles, 1971 (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	8	113	26,506	23	91	135	2,347	3,121	0
III	8	166	21,566	13	148	184	-0,801	1,065	29
IV	8	135	27,568	20	112	158	2,325	3,091	0
D	8	96	25,408	27	75	117	-1,188	1,580	12
L	8	222	19,809	9	205	238	-2,374	3,156	0
W	8	216	19,594	9	200	233	-1,655	2,200	3
T	8	54	9,426	17	46	62	-1,433	1,905	6
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	8	1,03	0,073	7	0,98	1,09	0,70	0,707	
III/II	8	1,52	0,359	24	1,22	1,82	-0,34	"	
III/IV	8	1,27	0,288	23	1,03	1,51	-0,31	"	
IV/II	8	1,20	0,080	7	1,13	1,27	0,97	"	
III/D	8	1,82	0,446	24	1,45	2,20	0,80	"	
L/III	8	1,35	0,132	10	1,24	1,46	0,63	"	
L/D	8	2,48	0,796	32	1,82	3,15	0,55	"	

Effectifs/gîtes: Sauclières = 6; Fondamente = 1; Barruques = 1.

Tableau 26. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Dilophosauripus williamsi*.

<i>Eubrontes giganteus</i> sensu Demathieu et al. ce travail (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	51	215	38,294	18	204	225	0,946	2,838	1
III	51	280	29,782	11	272	289	0,363	1,087	28
IV	51	263	37,328	14	252	273	0,580	1,738	9
D	51	137	15,075	11	133	141	0,638	1,913	6
L	51	389	54,837	14	373	404	0,332	0,996	32
W	51	314	41,117	13	302	325	1,024	3,071	1
T	51	52	7,368	14	50	55	0,552	1,655	10
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	51	1,24	0,117	9	1,21	1,28	0,780	0,27	
III/II	51	1,32	0,128	10	1,29	1,36	0,869	"	
III/IV	51	1,07	0,070	6	1,05	1,09	0,910	"	
IV/II	51	1,23	0,098	8	1,21	1,26	0,908	"	
III/D	51	2,06	0,235	11	1,99	2,12	0,328	"	
L/III	51	1,38	0,092	7	1,36	1,41	0,901	"	
L/D	51	2,84	0,330	12	2,75	2,94	0,553	"	

Effectifs/gîtes: St-Léons = 5; Peyre = 10; Puech-de-la-Croix = 1; Salac = 26; Montgisty = 4; St-Beauzely = 2; Camprieu = 3

Tableau 27. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Eubrontes giganteus* (sensu ce travail).

<i>Ornithopus</i> sp. Hitchcock 1858, (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	11	104	16,139	16	93	114	-0,791	1,197	24
III	11	162	26,578	16	144	180	0,162	0,245	82
IV	10	142	24,404	17	125	159	1,467	2,135	4
D	10	96	14,103	15	86	106	0,934	1,360	18
L	10	220	28,577	13	200	240	-0,977	1,423	16
W	10	197	17,029	9	185	209	0,858	1,249	22
T	10	71	13,953	20	61	81	0,313	0,455	66
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	10	1,12	0,111	10	1,04	1,20	0,69	0,63	
III/II	11	1,57	0,146	9	1,47	1,67	0,84	0,60	
III/IV	10	1,17	0,114	10	1,09	1,25	0,81	0,63	
IV/II	10	1,33	0,116	9	1,25	1,42	0,85	"	
III/D	10	1,73	0,109	6	1,65	1,80	0,91	"	
L/III	10	1,33	0,076	6	1,28	1,39	0,93	"	
L/D	10	2,30	0,208	9	2,15	2,45	0,79	"	

Effectifs/gîtes: Querbes = 10.

Tableau 28. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Ornithopus* sp.

<i>Ornithopus fabrei</i> nov. sp. (pistes et pieds isolés des Causses)									
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Asymétrie	Var. réduite	Probabilité (%)
Caractères									
II	30	56	17,342	31	49	62	0,718	1,682	10
III	30	87	24,678	28	78	96	0,227	0,531	60
IV	30	71	18,238	26	64	78	0,055	0,128	80
D	30	55	20,158	37	47	62	0,347	0,813	42
L	30	119	38,646	32	105	134	0,532	1,245	22
W	30	92	41,186	45	77	107	0,707	1,657	10
T	30	70	16,154	23	64	76	-0,633	1,483	14
Paramètres	Effectif	Moyenne	Ecart-type	Coeff. variation	Borne1	Borne2	Coeff. corrélation		
Caractères							calculé	lu (5%)	
L/W	30	1,37	0,273	20	1,27	1,48	0,88	0,36	
III/II	30	1,58	0,171	11	1,52	1,65	0,94	"	
III/IV	30	1,21	0,084	7	1,18	1,25	0,96	"	
IV/II	30	1,31	0,140	11	1,26	1,36	0,92	"	
III/D	30	1,65	0,235	14	1,56	1,74	0,94	"	
L/III	30	1,36	0,146	11	1,31	1,42	0,93	"	
L/D	30	2,24	0,306	14	2,12	2,35	0,92	"	
Effectifs/gîtes: Querbes = 12; Barruques = 9; Mas-de-Baby = 9.									

Tableau 29. — Paramètres des distributions de fréquences des mesures (en mm et en degrés) des caractères et des rapports des pieds *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.

Ichnosp.	Sites	N° piste	n.	Lm	Wm	n de P	Pm	n d'Enj.	Enj. m	A P/axe	angle P	Pm/Lm	
<i>Grallator minusculus</i>	Saint-Léons	Pt-3	5	337	219	4	1220	3	2423	-5 à +5	175-183	3,62	
		Pt-6	6	350	214	5	1174	4	2330	-10 à +10	170-190	3,35	
		Pt-8	4	286	170	3	1067	2	2140	-10 à +5	178-182	3,73	
	Fondamente	Pt-2	3	300	200	3	910	2	1800	0			3,03
		Pt-3	3	283	182	3	1320	2	2620	-2 à +5			4,66
		Pt-4	4	247	150	3	833	2	1655	-2 à +3			3,37
	Camprieu	Pt-2	2	305	240	6	1130	5	2262	-5 à +10			3,70
		Saint-Laurent de T.	Pt-1	3	265	200	2	960	1	1900	-5 à +5		
	Pt-2		4	230	190	3	1233	2	2435	-5 à +5			5,36
Pt-3	3		272	200	2	1315	1	2640	0			4,83	
<i>Grallator lescurei</i>	Saint-Léons	Pt-4	5	270	193	4	1157	3	2305	-5 à +5	174-186	4,29	
		Pt-5	4	252	212	3	1512	2	3005	-8 à +10	178-180	6,00	
		Pt-11	7	271	219	6	1327	5	2646	-10 à +10	175-185	4,90	
		Pt-Ca-1	4	253	222	3	1257	2	2525	-2 à +3	175-185	4,97	
	Salsac	Pt-1	6	270	214	7	1064	6	2125	-3 à +2			3,94
		Pt-2	4	265	187	3	1110	2	2215	-2 à +3			4,19
		Pt-6	4	244	181	3	997	2	1963	-10 à +10			4,09
		Pt-7	2	250	225	1	940			-5 à +5			3,76
		Pt-8	2	252	227	1	1270			-5 à +5			5,04
		Pt-10	3	258	230	2	1640	1	3270	-5 à +5			6,36
		Pt-11	3	265	223	2	990	1	1988	-5 à +5			3,74
	Engayresque	Pt-1	2	280	220	1	1040						3,71
		Pt-2	2	300	220	1	1035						3,45
	Grézac	Pt-1	2	315	270	1	1250						3,97
		Pt-2	2	270	230	1	1240						4,59
	<i>Eubrontes giganteus</i>	Peyres	Pt-1	2	510	315	1	1720			0		3,37
			Pt-2	3	400	243	2	1230	1	2290	-10 à +10	135	3,08
		Saint-Léons	Pt-1	5	348	292	4	1738	3	3463	-10 à +5	175-185	4,99
			Pt-10	4	305	295	3	2833	2	5665	-10 à +10	175-185	9,29
Salsac		Pt-3	4	450	340	3	1230	2	2445	0 à +5			2,73
		Pt-4	4	380	295	3	1213	2	2440	-5 à +10			3,19
		Pt-5	11	390	287	9	1229	8	2468	-20 à +15			3,15
		Pt-9	3	380	306	2	1280	1	2570	-10 à +10			3,37
		Camprieu	Pt-1	3	293	256	3	996	2	1985	-7 à +7		
Montglsty		Pt-1	2	360	330	1	1370			-3 à +7			3,81
<i>Ornithopus fabrei</i>		Querbes	Pt-2	3	75	60	1	450	1	880			6,00
	Pt-3		4	69	48	3	480	2	940			6,96	
	Barruques	Pt-1	2	145	143	1	900			-5 à +5			6,21
		Pt-2	3	196	166	3	1060	2	2090	-10 à +10			5,41
		Pt-3	2	138	140	1	1080						7,83
	Mas de Baby	Pt-1	2	108	63	1	500			-10 à +10			4,63
<i>Ornithopus</i> sp.	Querbes	Pt-1	3	228	192	2	710	1	1410	-5 à +5		3,11	
<i>cf. Moraesichnium</i>	Le Coutal	Pt-1	2	202	150	1	680					3,37	

Tableau 30. — Mensurations en mm et en degrés, relatives aux pistes. n = effectif en empreintes, Lm = longueur moyenne du pied, Wm = sa largeur, n de P = nombre de pas, Pm = valeur moyenne du pas oblique, n d'enj. = nombre d'enjambées, Enj. m = valeur moyenne de l'enjambée, A P/axe = angle du pied avec l'axe de la piste, Angle P = angle du pas de pied, Pm/Lm = rapport de la longueur moyenne du pas sur celle du pied; Pt-10 de Salsac et Pt-10 de Saint-Léons : pistes de dinosaures en course.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

1 = surface S5 du gîte de Sauclières (F1) avec pistes *Grallator sauclierensis* et *G. variabilis*. 2 = surface BA1 de St-Léons (F3) à *Grallator lescurei* et *G. minusculus*; mire = 10 cm.

PLANCHE 2

1 = surfaces ondulées S3 et S4 de Sauclières (F1), niveau à plaquettes. 2 = Novis (F29); 3 = détail du débit en plaquettes. 4 = surface A de St-Laurent-de-Trêves (F7) avec les pistes Pt1 et Pt 2; pour 1, 3 et 4, la mire = 10 cm; pour 2, elle vaut 50 cm.

PLANCHE 3

1 = banc B1 de Querbes (F8) avec les pistes *Ornithopus* sp. et *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp.; 2 = surface à *Ornithopus fabrei* nov. ichnosp de Barruques (F21); 3 = surface à *E. giganteus sensu* ce travail de Peyre (F4); mire = 10 cm.

PLANCHE 4

1 = la carrière de Salsac (F14),. 2 = vue de la galerie souterraine de Fondamente (F24); 3 = détail du sol de la galerie avec une piste *Grallator lescurei*; pour 1, la mire = 50 cm; pour 2-3, elle est égale à 10 cm.

PLANCHE 5

Grallator variabilis; 1-3 = Sauclières (F1); 4 = Montgisty (F27B); 5-9 = Novis avec 6 et 8 = traces montrant les traces des écailles, éch. 74, CJS, MM; mire = 1 cm.

PLANCHE 6

Grallator sauclierensis; 1-4 = Sauclières (F1), 1 = empreinte et contre-empreinte du type, MM, éch. H-S 90-006; 2 = éch. 8, 3 = éch. 9, CJS; 4 = forme juvénile, éch. 7, CJS. mire = 1 cm.

PLANCHE 7

Grallator lescurei; 1-2 = St-Léons (F3) avec 1 = P1 de Pt Ca1; 2 = trace H (Demathieu 1990); 3 = Engayresque (F13), P2 de Pt 2; 4 = Camprieu (F6B), piste Tun. 1; 5 = Salsac (F14), P8 de Pt 1; 6 = Grézac (F11), P4 de D3; 7 = Fondamente (F24), P2 de Pt 1; mire

= 5 cm.

PLANCHE 8

Grallator minusculus; 1 = Sauclières (F1), P3 de Pt P (= piste P); 2 = Jouvenet-Sud (F31A); 3 = l'Escalette (F12A); 4 = St-Laurent-de-Trèves (F7), banc A, P2 de Pt 1; 5 = St-Léons (F3), niveau BA1, P3 de Pt 3; 6 = Viala-du-Tarn (F5); 7 = Camprieu (F6B), P2 de Pt 1; 8 = Sauclières (F1), éch. H-S 90-006, CJS, MM; 9 = Fondamente (F24), P2 de Pt 3.

PLANCHE 9

Dilophosauripus williamsi; 1-2 = Sauclières (F1), 1 = disparu; 2 = éch. H-S 90-007, MM; 3 = Fondamente (F24); 4-5 = Barruques (F21A); 4 = empreinte isolée, 5 = surface de piétinement. mire = 5 cm.

PLANCHE 10

E. giganteus sensu ce travail; 1-2 = Peyre (F4); 1 = P1 de Pt 1; 2 = pied isolé; 3 = Puech-de-la-Croix (F10); 4 = Montgisty (F27A), P4 (pied isolé); 5 = St-Léons (F3), niveau BA3, P2 de Pt 1. mire = 5 cm.

PLANCHE 11

E. giganteus sensu ce travail; 1 = St-Beauzély (F9B), P1; 2-3 = Salsac (F14) avec 2 = avec P8 de Pt 5 et 3 = P24 sur le niveau B6. mire = 5 cm.

PLANCHE 12

Ornithopus sp.; 1-8 = Querbes (F8); 1 = Pt 1 sur la surface B1; 2 = pied isolé accompagné d'une trace ronde non identifiée sur la surface B2; 3-8 = surface B1 avec 3 = P1 de Pt 6; éch. 61; 4 = P2 et P7 de Pt 6, éch. 60; 5 = P13, éch. 106; 6-8 = P1 à P3 de Pt 1, éch. 59, 63 et 62. mire = 5 cm.

PLANCHE 13

Ornithopus fabrei nov ichnosp.; 1-7 = Querbes (F8); surface B1; 1-2 = P1 et P3 de Pt 2, éch. 64 et 65, CJS; 3 = P27 : pied isolé, éch. 111, CJS; 4-6 = P1-P2 de Pt 3 et P4 = holotype, éch. 66, 109 et 67, CJS; 7 = P22 : pied isolé, éch. 68, CJS; 8-10 = Mas-de-Baby (F23), 8 = P1 de Pt 1, surface S3, éch. 39, CJS; 9 = P5 sur S2, éch. 87, CJS; 10 = P3 sur S3, éch. 84, C J S. mire = 1 cm.

PLANCHE 14

Ornithopus fabrei nov ichnosp.; 1-8 = Barruques (F21B), 1-2 = P1 et P2 de Pt 1, éch. 40 et 41, CJS; 3 = P4 pied isolé, éch. 42, CJS; 4-5 = P1 et P2 de Pt 3, éch. 43 et 115, CJS; 6 = P5 pied isolé, éch. 116, CJS; 7-8 = Pt 2-P1 et P2, éch. 118 et 119, C J S. mire = 5 cm.

PLANCHE 15

Ornithopus fabrei nov ichnosp.; 1-3 = surface B1 de Querbes (F8); 1 = P2 de Pt 4, éch. 71, CJS; 2 = P20 pied isolé, éch. 69, CJS; 3 = P1 de Pt 5, éch. 70, CJS. 4-5 = cf. *Moraesichnium*, le Coutal; 4 = cf. *Moraesichnium* dalle D1 avec P2 et P1 de Pt 1-P1; *Grallator* sp : P1 à P3 de Pt 2; 5 = cf. *Moraesichnium*, Pt 1-P1 sur place, moulage au MM, CJS; 6 = Sauclières : empreintes *G. variabilis* ou *G. minusculus* ? de très jeunes dinosaures; mire = 1 cm.

PLANCHE 16

1-2 = successivement surfaces B3 et B2 du gîte de Sauclières avec des traces tétradactyles profondes aux orteils courts; 3 = du même gîte, *Batrachopus deweyi*, musée de Millau, éch. HS 90.003; mire = 5 cm.

PLANCHE 17

Carrière de la Glène, au sud de St-Léons, base de l'Unité IIIA. 1 = vue de quelques dômes stromatolithiques; 2 = l'un d'entre eux vu de dessus; 3-4 = gîte de Salsac; 3 : surface B6, piste 4 et traces isolées; 4 : surface B4 montrant les empreintes P3-P4 de la piste Pt 11; mire = 5 cm.

PLANCHE 18-20

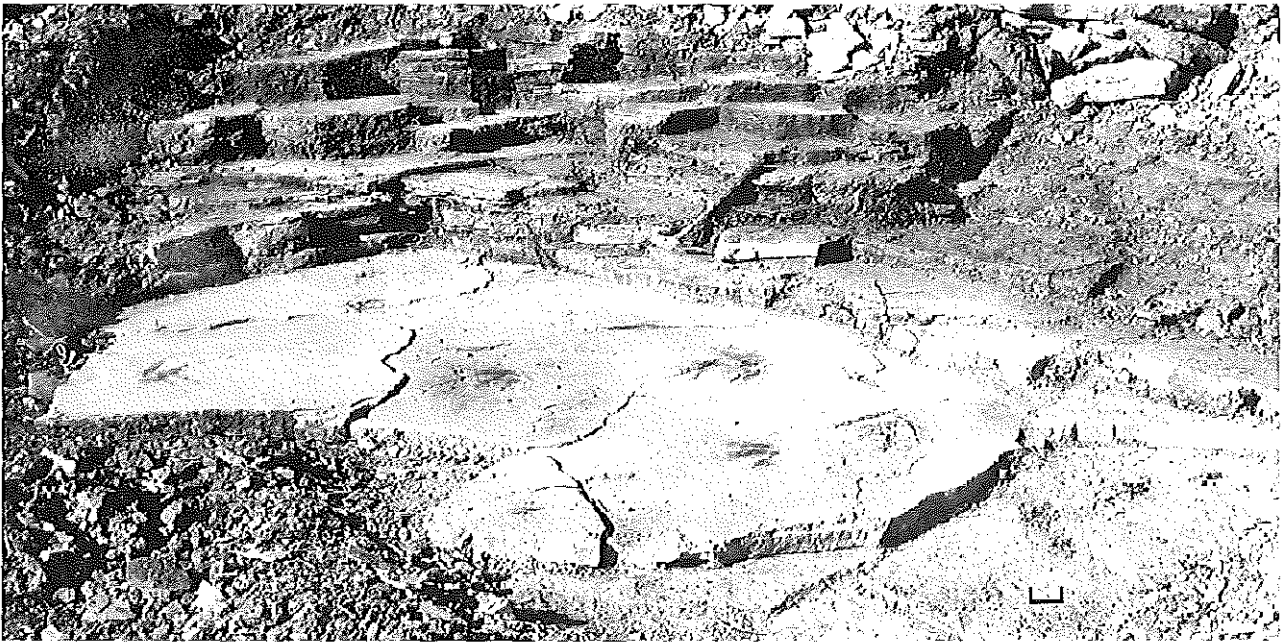
n°s 1 = photos représentant successivement des laminations à filaments, localisées dans les parties entourées a, b, c de la fig. 61B; n°s 2 = dessins interprétatifs précisés de la manière suivante : traits = filaments; en blanc = zones claires des laminations à grumeaux (micritic pellets) dans un ciment de microsparite, en pointillés = micrite sombre; gros points = alignement de pellets micritiques; barre d'échelle = 500 µm



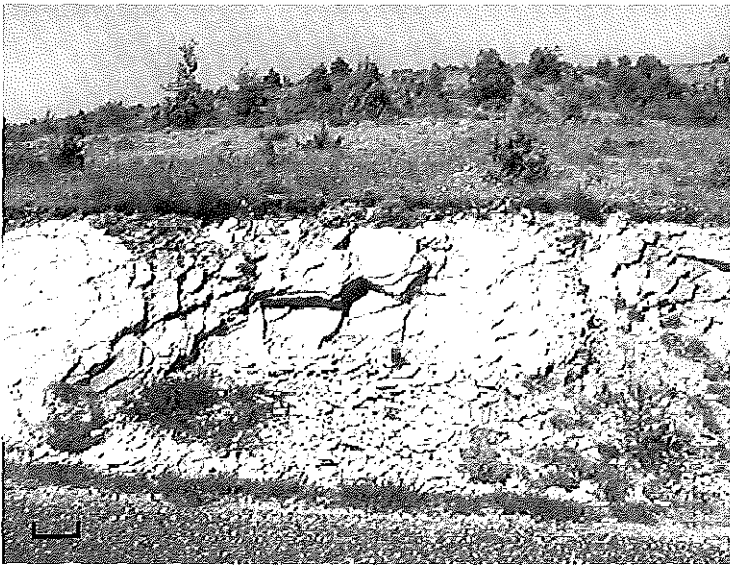
1



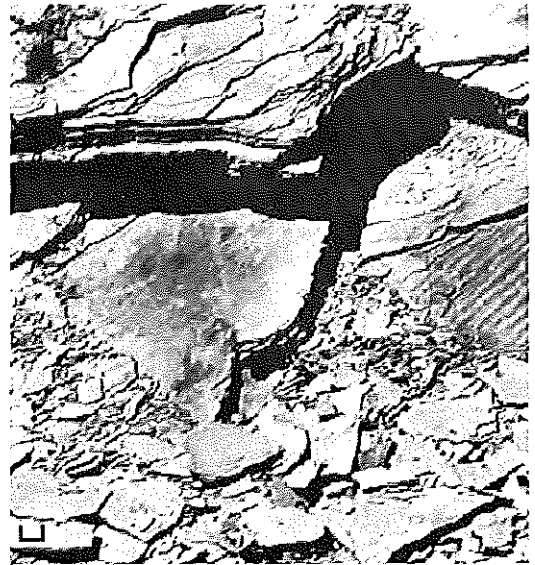
2



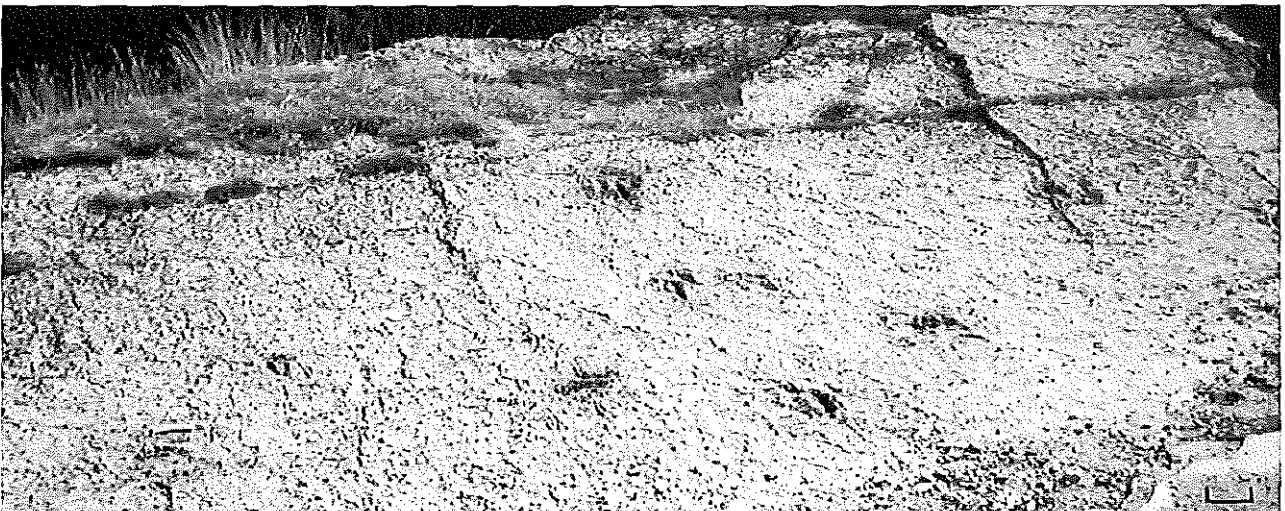
1



2



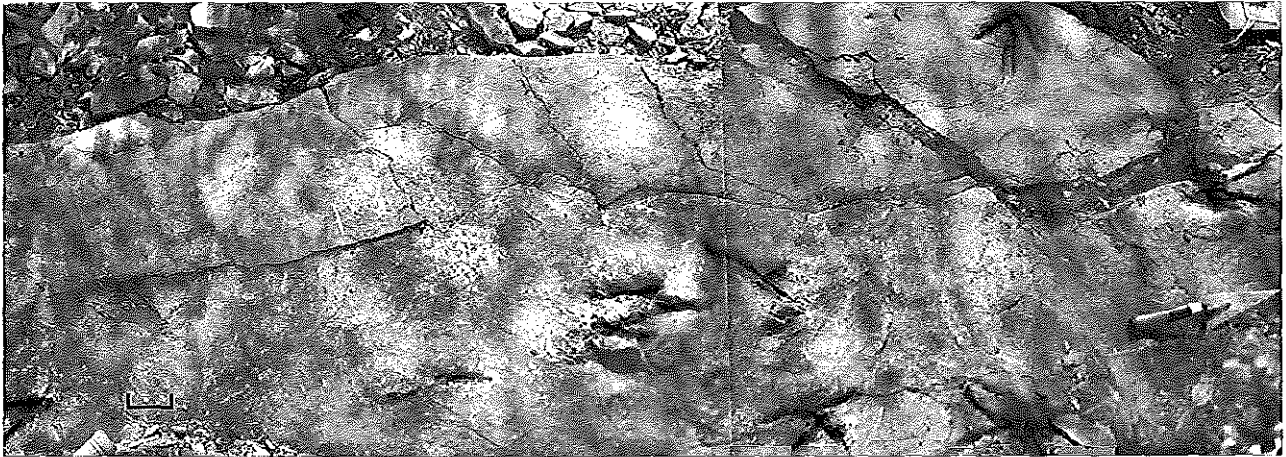
3



4



1



2



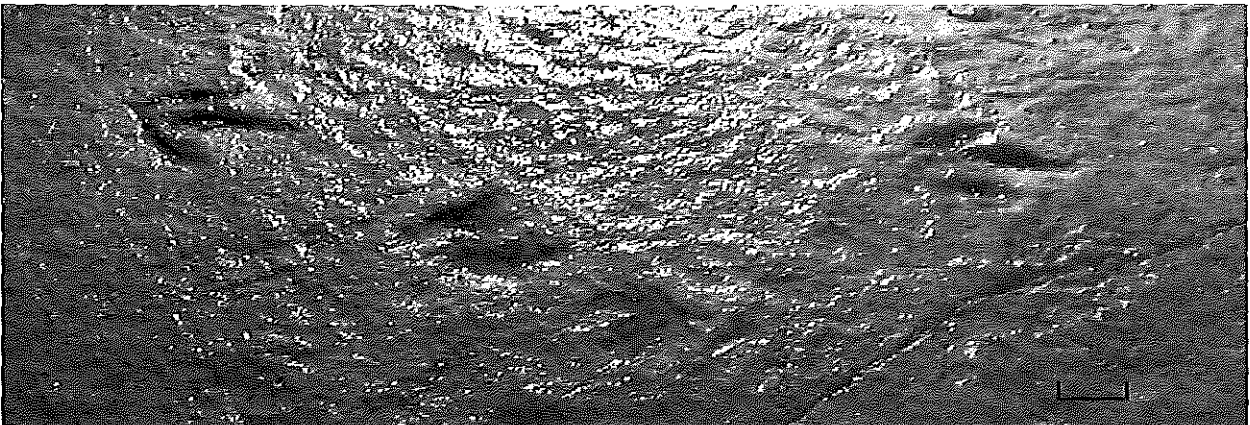
3



1



2



3



1



2



3



4



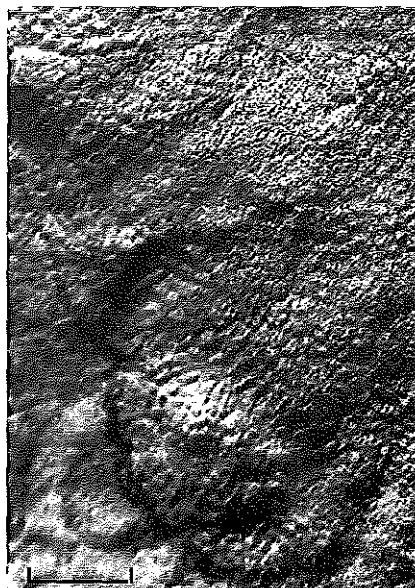
5



6



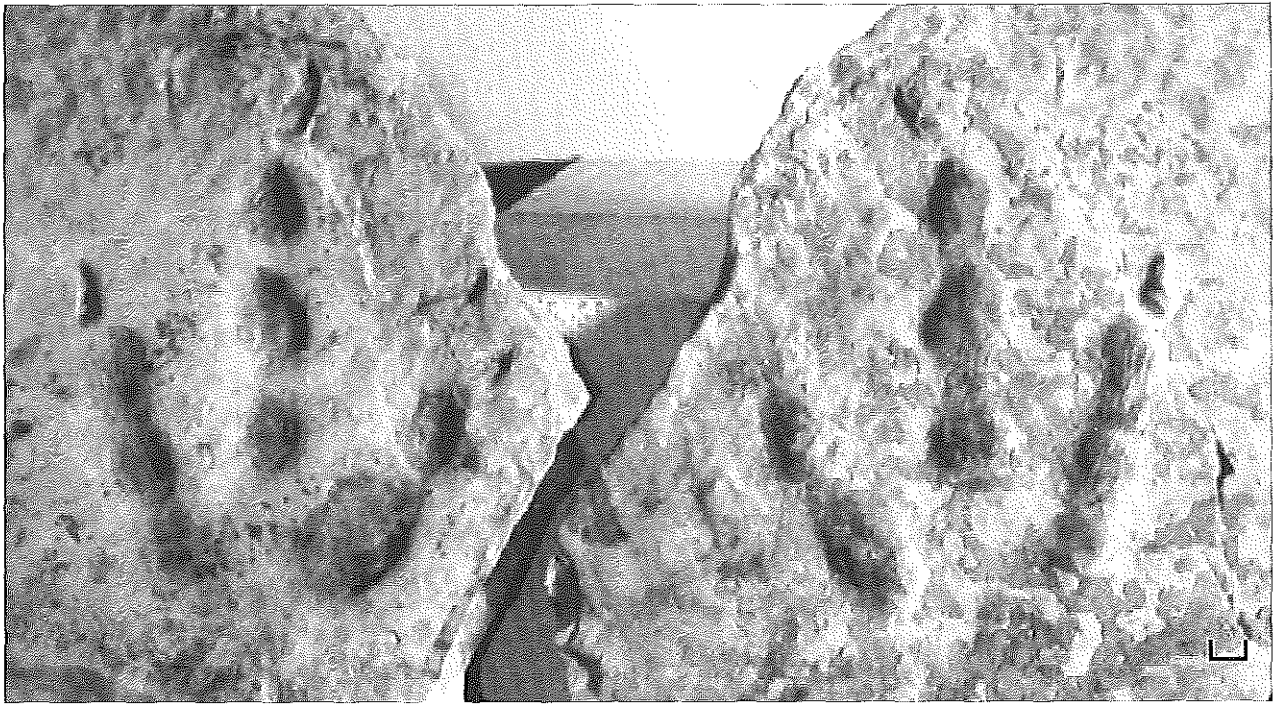
7



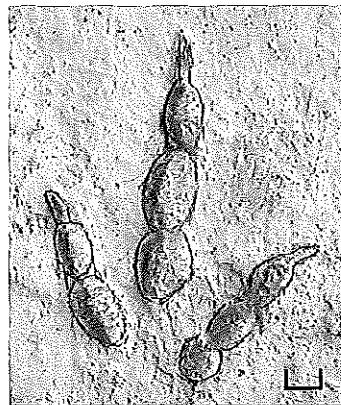
8



9

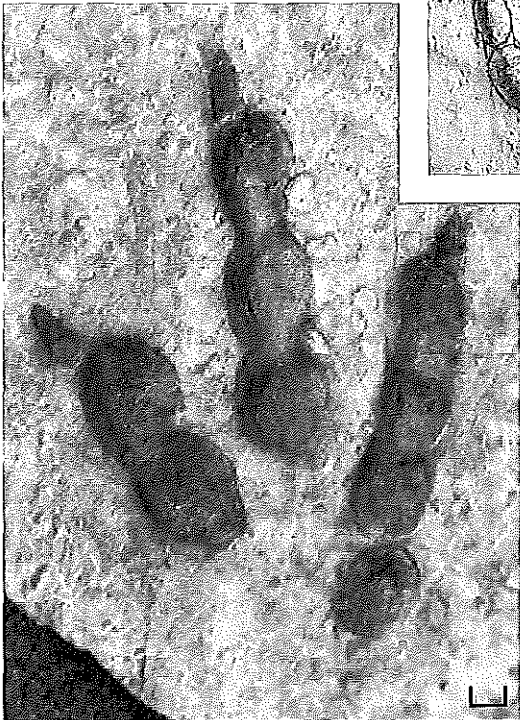


1



2

3

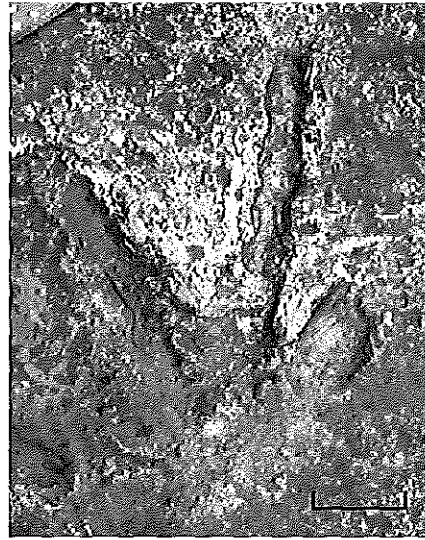


4





1



2



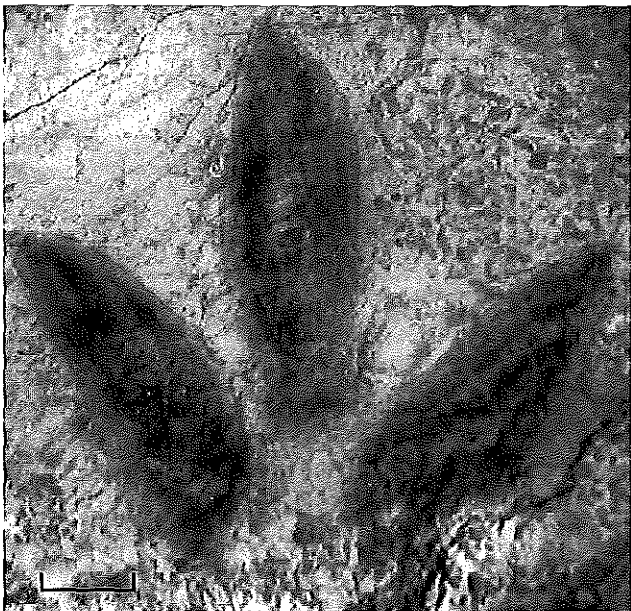
3



4



5



6



7



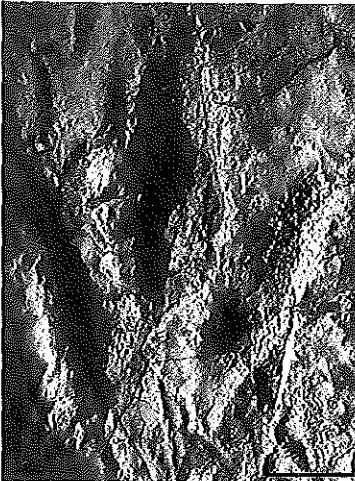
1



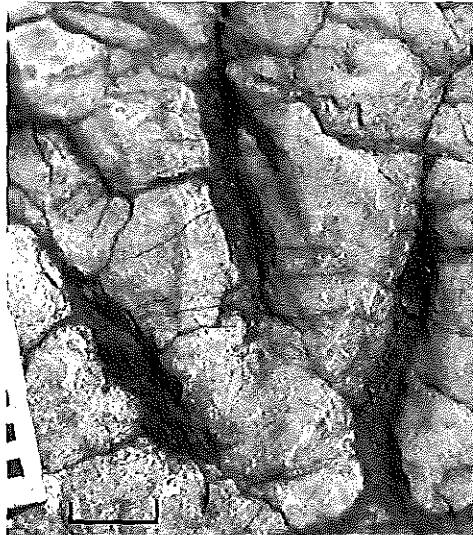
2



3



4



5



6



7



8



9



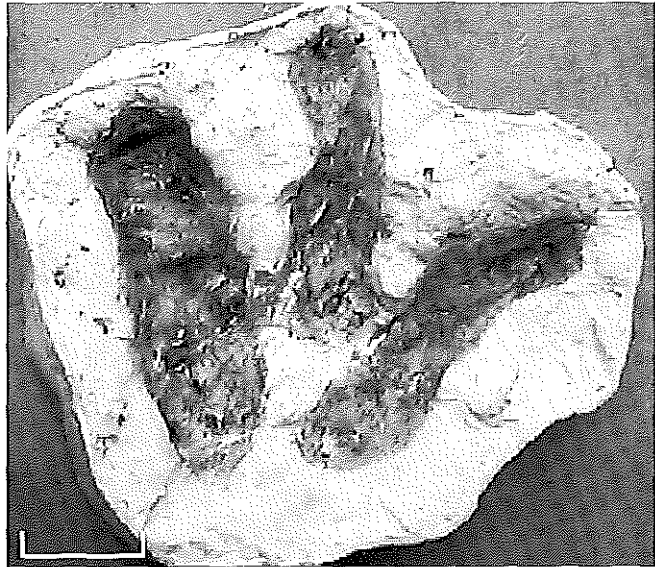
1



2



3



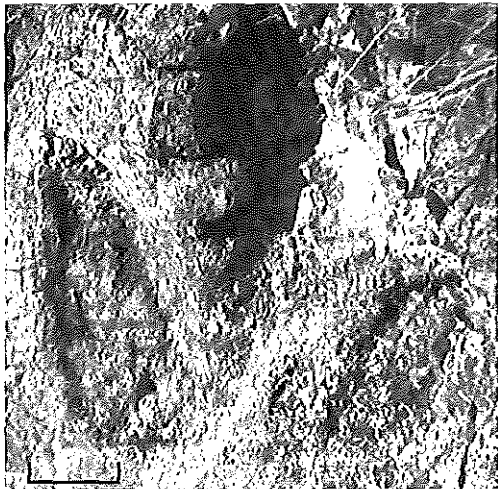
4



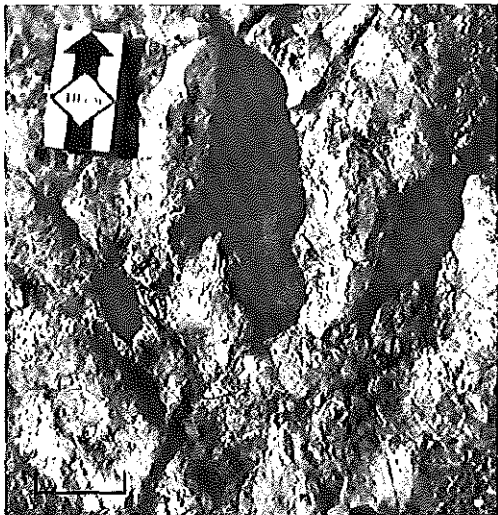
5



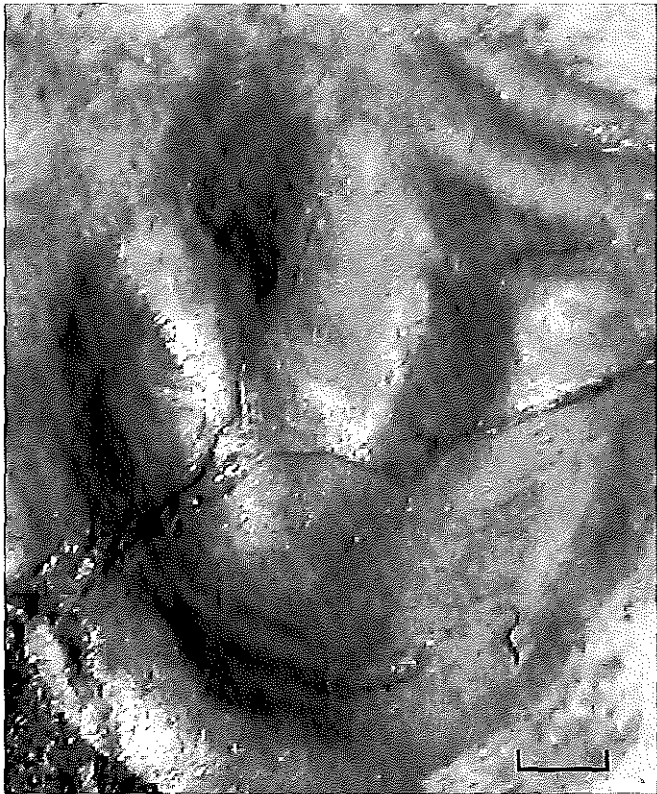
1



3



4



2



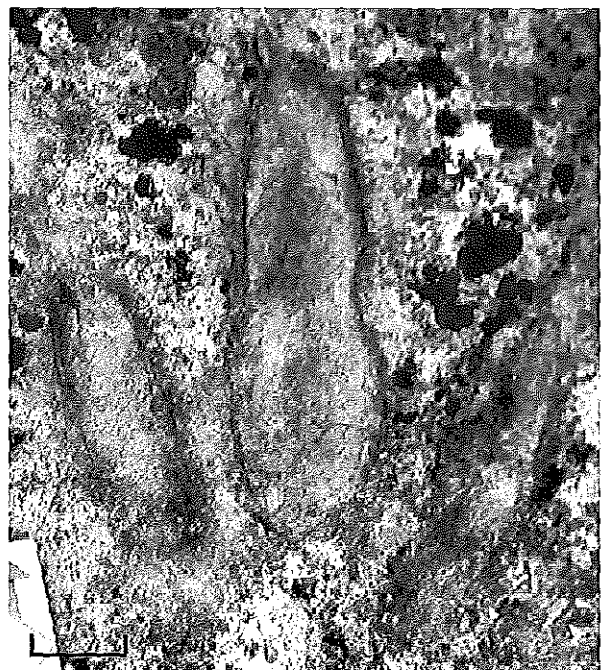
5



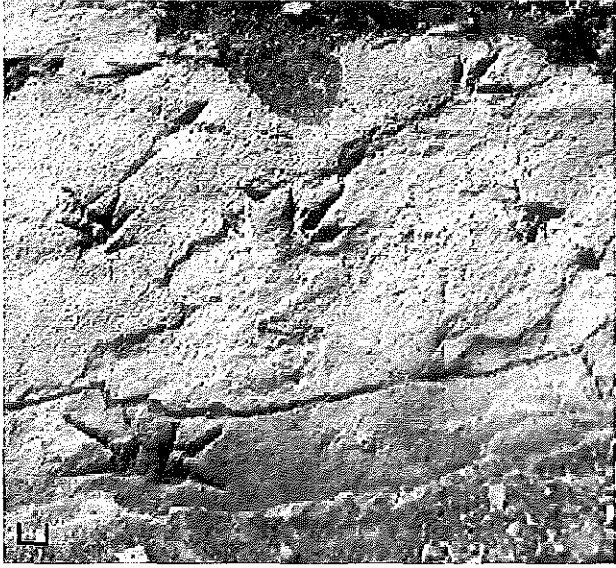
1



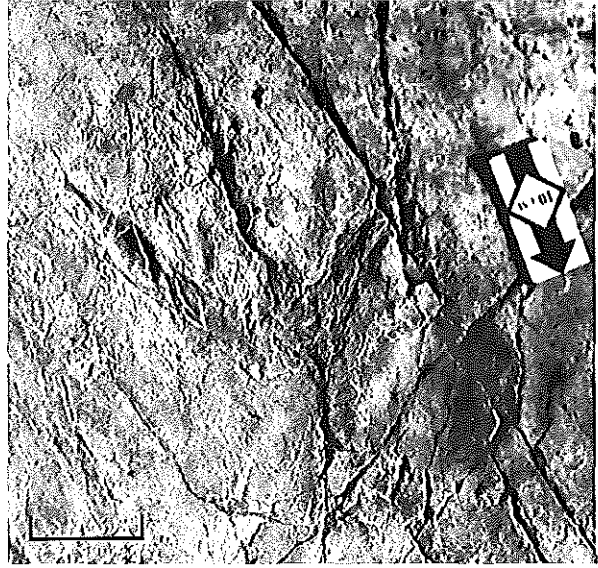
2



3



1



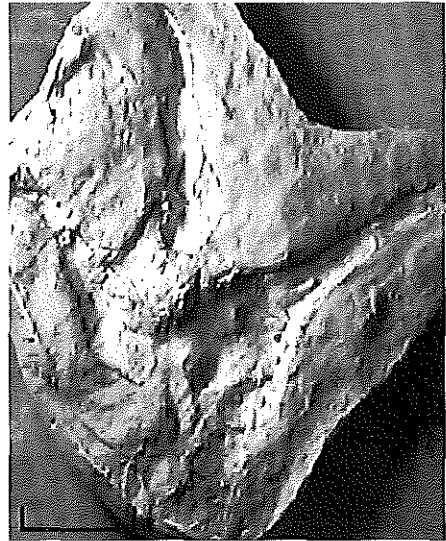
2



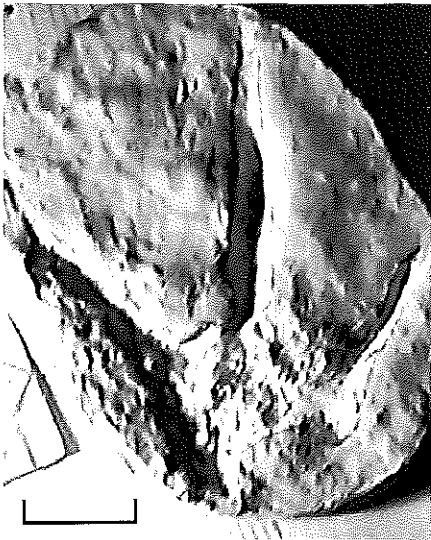
3



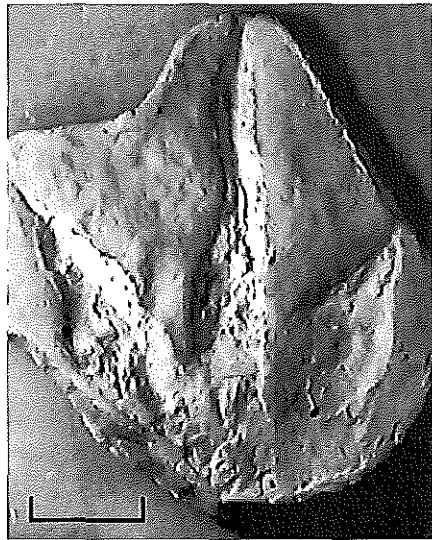
4



5



6



7



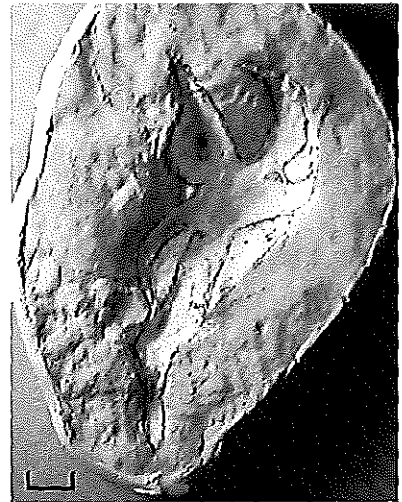
8



1



2



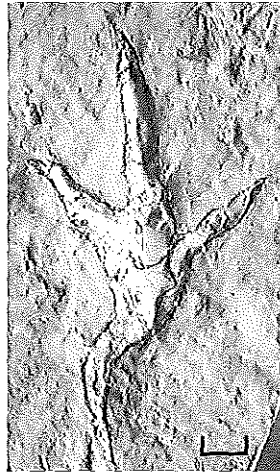
3



4



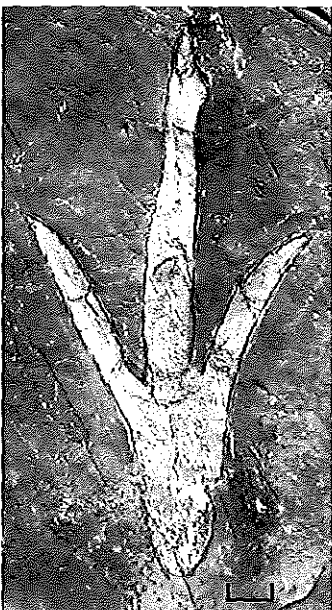
5



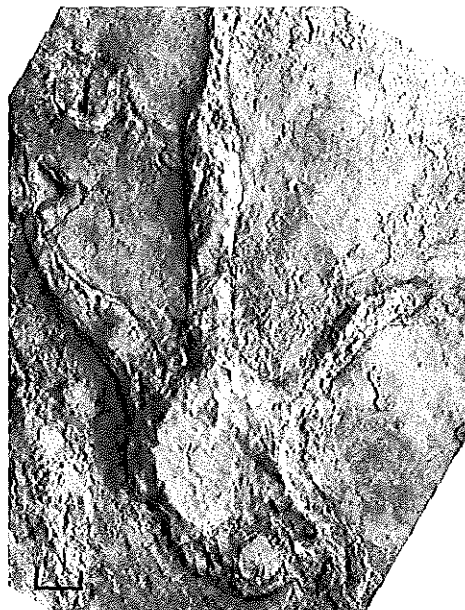
6



7



8



9



10



1



2



3



4



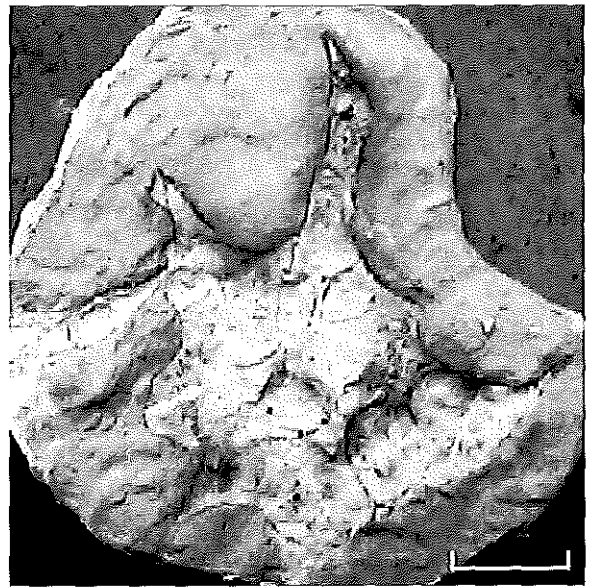
5



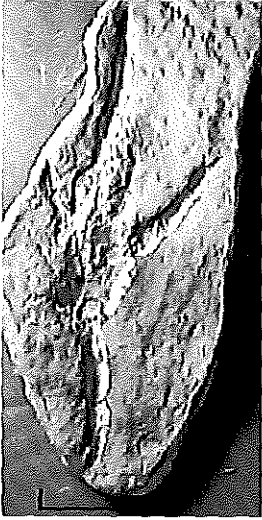
6



7



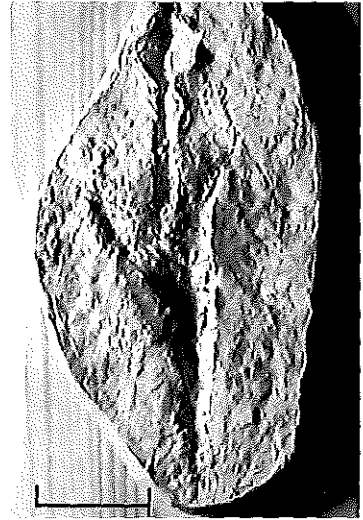
8



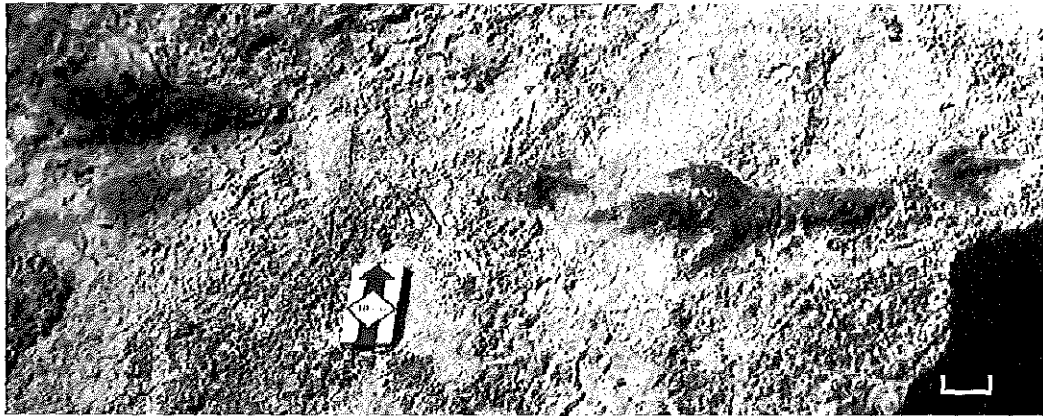
1



2



3



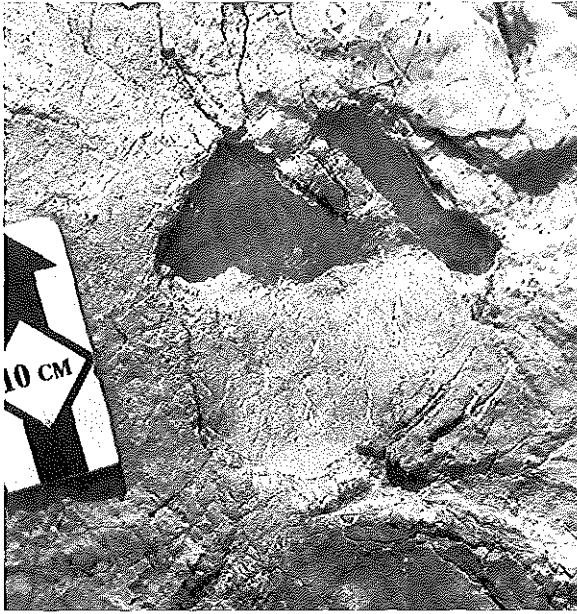
4



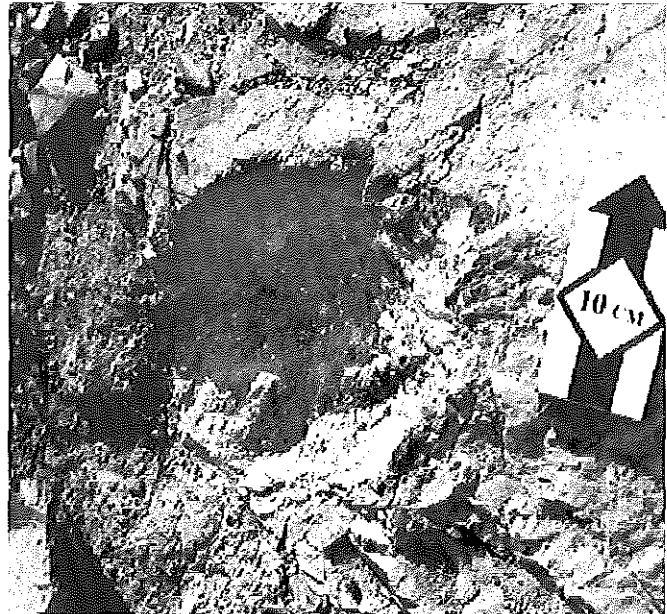
5



6



1



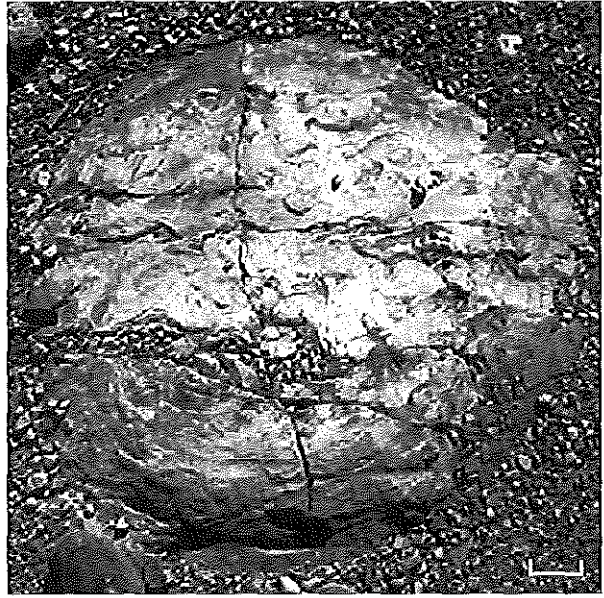
2



3



1



2



3



4

