

EVOLUTION ET EXTINCTION DES REPTILES MARINS AU COURS DU MESOZOIQUE

par

Nathalie BARDET *

*Per l'agradiva terra de Provença,
Per nòstre país, Ocitània*

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	178
Introduction	179
Matériel et méthode	181
La notion de reptile marin	181
Etude systématique	182
Etude stratigraphique	183
Méthodes d'analyse	183
Systématique et phylogénie	184
Le registre fossile des reptiles marins	184
Affinités et phylogénie des reptiles marins	186
Analyses taxinomique et stratigraphique	187
Testudines (Chelonia)	187
Squamata, Lacertilia	191
Squamata, Serpentes	193
Crocodylia	194
Thalattosauria	195
Hupehsuchia	196
Helveticosauroida	197
Pachypleurosauroida	197
Sauropterygia	198
Placodontia	198

* Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, URA 1761 du CNRS, Université Pierre et Marie Curie, Case 106, 4 Place Jussieu, 75252 Paris cédex 05, France.

Mots-clés: Reptiles marins, Tortues, Lézards, Serpents, Crocodiles, Thalattosaures, Hupehsuchiens, Helveticosaures, Pachypleurosaures, Nothosaures, Placodontes, Plésiosaures, Ichthyosaures, Mésozoïque, Evolution, Extinction, Assemblages et Renouvellements fauniques.

Key-words: Marine Reptiles, Turtles, Lizards, Snakes, Crocodiles, Thalattosaurs, Hupehsuchians, Helveticosaurs, Pachypleurosauers, Nothosaurs, Placodonts, Plesiosaurs, Ichthyosaurs, Mesozoic, Evolution, Extinction, Faunal Assemblages and Turnovers.

Palaeovertebrata, Montpellier, 24 (3-4): 177-283, 13 fig.

(Reçu le 4 Juillet 1994, accepté le 12 Décembre 1994, publié le 2 Octobre 1995)

Eusauropterygia	199
Nothosauria	199
Plesiosauria	200
Ichthyopterygia	203
Analyses de diversité	205
Qualité du registre fossile	205
Diversité globale	207
Taux d'apparition et d'extinction	208
Fiabilité du registre fossile	209
Assemblages et réorganisations fauniques	210
Discussion des événements	211
Les faunes du Spathien-Ladinien	211
La crise Ladinien-Carnien	212
La réorganisation faunique du Trias supérieur	214
Les faunes du Lias	216
La réorganisation faunique du Jurassique moyen	217
Les faunes du Jurassique supérieur	218
La limite Tithonien-Berriasien	219
L'intervalle Berriasien-Cénomanién	220
La limite Cénomanién-Turonien	221
Les faunes du Santonien-Maastrichtien	223
La crise Maastrichtien-Danien	224
Stratigraphie fine du Maastrichtien	226
Les groupes qui survivent	230
Scénarios d'extinction	231
Comparaison avec d'autres groupes d'organismes	233
Conclusion et perspectives	234
Addendum	235
Remerciements	235
Références bibliographiques	236
Annexe	259

RESUME

L'interprétation du registre fossile des reptiles marins basée sur la bibliographie existante, complétée de la révision d'anciennes collections et de l'étude de nouveau matériel, permet une meilleure compréhension des écosystèmes marins du Mésozoïque. Un inventaire des reptiles marins connus du Trias inférieur jusqu'au Paléocène est présenté: 46 familles, environ 200 genres et 400 espèces ont été recensés. Cette base de données inclue des commentaires sur la systématique, les extensions stratigraphiques et la distribution géographique des taxons. Les reptiles marins regroupent une mosaïque de groupes n'ayant pas forcément de liens de parentés: ichthyosaures, thalattosaures, hupehsuchiens, pachypleurosaures, placodontes, nothosaures, plésiosaures, pliosaures mais aussi crocodiles, lézards, serpents, tortues. Les études de diversité révèlent que le registre fossile des reptiles marins est ponctué par deux extinctions en masse, situées au passage Trias moyen-supérieur et à la limite Crétacé-Tertiaire. Les limites Jurassique-Crétacé et Cénomanién-Turonien (cette dernière étant marquée par la disparition des ichthyosaures) sont des périodes potentielles de crise mais les données demeurent actuellement insuffisantes pour en tirer des conclusions. La transition Ladinien-Carnien est marquée par la disparition de 64 % des familles et affecte préférentiellement les formes inféodées au milieu côtier. Cette extinction coïncide avec une phase de régression importante. Durant le Trias supérieur, une réorganisation faunique

au sein des reptiles marins aboutit à la disparition progressive des formes littorales et à la mise en place de groupes pélagiques. Durant la crise Maastrichtien-Danien, 36 % des familles de reptiles marins s'éteignent. Les formes pélagiques de grande taille, à savoir les mosasaures et les élasmosaures, sont les plus touchées et leur extinction semble plutôt soudaine. Au contraire, les pliosaures et les tortues protostegidés s'éteignent alors qu'ils étaient déjà sur le déclin. Les survivants sont des groupes littoraux comme les crocodiles, serpents et certaines tortues qui auraient pu trouver refuge en milieu dulçaquicole. Une rupture de la chaîne alimentaire tributaire du phytoplancton est proposée comme scénario d'extinction pour les formes pélagiques.

ABSTRACT

An interpretation of the marine reptile fossil record, based on the existing literature and complemented by the review of ancient collections and the study of new material, permits a better understanding of Mesozoic marine ecosystems. An inventory of the marine reptiles known from the Lower Triassic to the Palaeocene is presented: 46 families, about 200 genera and 400 species have been recorded. This data base includes commentaries about systematics, stratigraphical ranges and geographical distribution of taxa. Marine reptiles include a mosaic of not necessarily closely related groups: ichthyosaurs, thalattosaurs, hupehsuchians, pachypleurosaurs, placodonts, nothosaurs, plesiosaurs, pliosaurs but also crocodiles, lizards, snakes, turtles. The diversity studies reveal that the fossil record of marine reptiles has been punctuated by two mass extinctions, during the Middle-Upper Triassic transition and at the Cretaceous-Tertiary boundary. The Jurassic-Cretaceous and Cenomanian-Turonian boundaries (the latter marked by the disappearance of ichthyosaurs) are potential crisis periods, but current data are not sufficient to reach conclusions. The Ladinian-Carnian transition is characterized by the disappearance of 64 % of families and affects essentially coastal forms. This extinction coincides with an important regressive phase. During the Upper Triassic, a faunal reorganisation within marine reptiles leads to the progressive disappearance of near-shore forms and to the development of pelagic groups. During the Maastrichtian-Danian crisis, 36 % of families died out. Large-sized pelagic forms such as mosasaurs and elasmosaurs were the most affected and their extinction seems to have been rather sudden. On the other hand, pliosaurs and protostegid turtles became extinct, but were already declining. The survivors were near-shore forms such as crocodiles, snakes and some turtles and they may have taken refuge in freshwater environments. A break in the food chain based on phytoplankton is proposed as an extinction scenario for pelagic forms.

INTRODUCTION

Les premiers restes de reptiles marins furent découverts dès le XVII^{ème} siècle mais ce n'est qu'au XIX^{ème} siècle qu'ils attirèrent l'attention des naturalistes et furent reconnus comme tels. Avant cette époque, les ossements fossiles appartenant à des ichthyosaures, plésiosaures, mosasaures, etc., étaient le plus souvent attribués à des poissons, crocodiles, baleines ou autres monstres "antédiluviens". Depuis, une littérature très abondante a été consacrée à ces différents reptiles marins. Néanmoins, si au fil des années les divers groupes ont bénéficié de révisions permettant d'en améliorer la compréhension systématique, aucune synthèse de l'ensemble des reptiles marins n'a jamais été effectuée. Ceci est probablement dû au fait que le terme de "reptile marin"

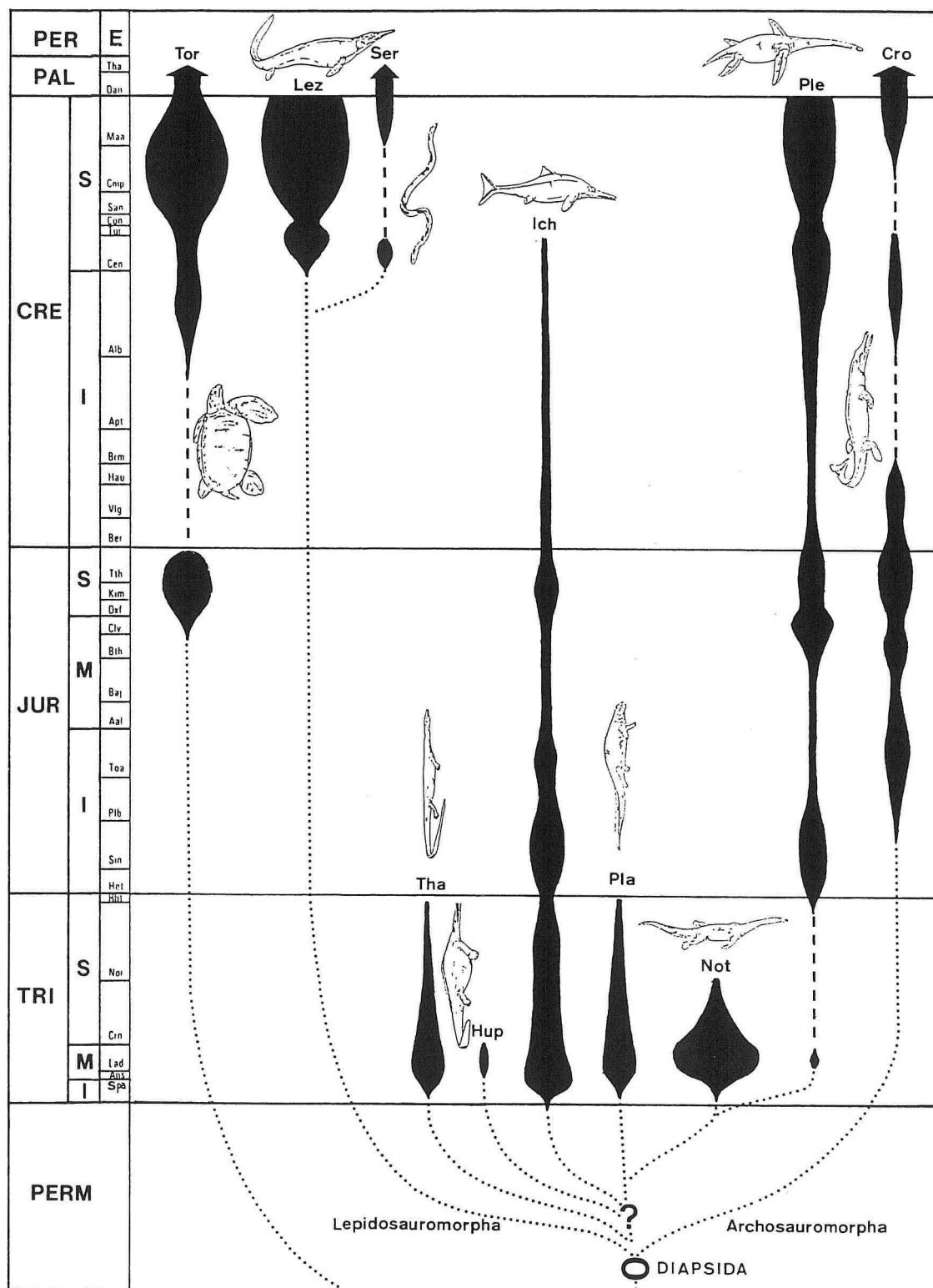


Figure 1.— Phylogénie simplifiée des reptiles marins mésozoïques.

regroupe en fait plusieurs taxons ayant peu de rapports entre eux voire pas du tout. Jusqu'à récemment, les seules bases de données les concernant étaient concentrées dans les traités de paléontologie classiques (Piveteau 1955, Huene 1956, Romer 1956, 1966, Carroll 1987) ou dans les ouvrages traitant du registre fossile (Harland *et al.* 1967, Sepkoski 1982, 1992, Benton 1993). Toutefois il n'est pas inutile de signaler que le problème majeur de ce type de compilation est le manque de finesse tant systématique (le genre ou la famille sont les niveaux taxinomiques utilisés couramment) que stratigraphique (le niveau de résolution est rarement l'étage, à l'exception de Sepkoski 1982, 1992 et Benton 1993). Ces compilations n'en demeurent pas moins les bases indispensables à l'étude de phénomènes macroévolutifs.

Dans ce travail, un inventaire de l'éventail des formes de reptiles marins connus durant le Mésozoïque a été dressé. L'objectif était de discuter les problèmes systématiques liés aux taxons de rang supérieur, de définir le plus précisément possible les taxons de rang inférieur (genres et espèces), l'ensemble étant à replacer dans un contexte spatio-temporel précis (provenance, distribution stratigraphique).

L'élaboration de cette double base de données systématique et stratigraphique a permis par la suite d'aborder les modalités d'évolution de ces divers groupes en terme de fluctuations de diversité observées au cours du temps. Ces analyses ont permis de dresser les grandes lignes de l'évolution des reptiles marins mésozoïques et de les replacer dans un contexte géologique et biologique global.

MATERIEL ET METHODE

LA NOTION DE REPTILE MARIN

Au cours de l'histoire des reptiles, plusieurs groupes à l'origine terrestre se sont adaptés de façon indépendante à un mode de vie en milieu marin. L'adaptation à ce nouvel environnement a nécessité la mise en place progressive d'un ensemble de caractères, tels qu'un corps généralement hydrodynamique, des membres souvent modifiés en palettes natatoires (polyphalangie et/ou polydactylie) et d'une physiologie parfois profondément modifiée. Ces adaptations étaient plutôt limitées chez des formes côtières, ou au contraire très poussées dans le cas de formes franchement marines. Entre ces deux pôles se situe toute une gradation de formes à inféodation au milieu marin plus ou moins marquée.

Les reptiles marins englobent donc plusieurs groupes différents, dont quelques uns seulement sont étroitement apparentés (fig. 1). En ce sens, on peut les comparer aux mammifères marins actuels qui regroupent cétacés, carnivores pinnipèdes et siréniens. Les reptiles marins ne correspondent donc pas à un groupe monophylétique mais plutôt à une entité adaptative. Plusieurs écoles de pensées divergent quant à l'utilisation de groupes non monophylétiques pour des études de macroévolution et à leur réelle signification évolutive. Van Valen (1978, 1985) considère ces groupes comme représentatifs d'un ensemble adaptatif naturel, donc des éléments réels de la biosphère. Pour Sepkoski (1984, 1987), les groupes non monophylétiques sont des échantillons

valides, pris au hasard, des processus évolutifs au niveau spécifique. De plus, il semble que les classifications cladistes reflètent très bien les processus d'évolution tant que l'échantillon reste parfait; comme ce n'est jamais le cas pour le registre fossile, ce sont au contraire les classifications traditionnelles qui rendraient le mieux compte des modalités d'évolution et d'extinction (Sepkoski & Kendrick 1993). Pour d'autres auteurs, les groupes non monophylétiques n'ont pas d'entité évolutive propre et comme leurs limites sont imposées artificiellement, leur disparition ne reflète pas directement l'extinction d'une lignée (Patterson & Smith 1987, Smith & Patterson 1987, Benton 1988, 1989b).

En ce qui concerne les reptiles marins, on constate que durant le Mésozoïque les modèles de diversité au niveau familial se corrélaient bien avec ceux des niveaux générique et spécifique. Ceci implique donc que les familles traditionnellement reconnues sont capables de refléter les modèles évolutifs des rangs taxinomiques inférieurs (Sepkoski 1987). De plus, la plupart des pics d'extinction reconnus pour les reptiles marins correspondent à des événements mis en évidence par ailleurs à partir de diverses analyses biostratigraphiques. Des données incertaines (inclusion de groupes non monophylétiques) peuvent certes biaiser, voire détruire, un modèle d'extinction mais ne peuvent en aucun cas en créer un, identique à celui obtenu avec d'autres types d'études! (Sepkoski 1987). Dans ce travail, les reptiles marins ont été considérés comme une entité adaptative naturelle (*sensu* Van Valen et Sepkoski) pour l'obtention des courbes globales de diversité puis analysés groupe par groupe pour une meilleure compréhension des divers événements qui jalonnent leur histoire.

ETUDE SYSTEMATIQUE

(Annexe)

Plusieurs démarches visant à une compilation générale des données ont été entreprises, selon le degré de connaissance du groupe. Le cas de figure le plus simple correspond à des groupes révisés récemment, où une compilation des données disponibles a été effectuée. Des révisions anciennes ou partielles ont servi de base indispensable à l'amélioration de la systématique de certains groupes. Dans ce cas, des recherches plus personnelles ont été entreprises, axées sur l'acquisition des dernières données, l'étude de spécimens délicats et la vision comparative de matériel de référence. Enfin, pour d'autres groupes, aucune compilation même ancienne n'est disponible et les données se trouvent disséminées dans un grand nombre d'articles. Dans tous les cas, le contact des spécialistes de chaque groupe a été primordial.

La sélection des ordres de reptiles marins s'est effectuée selon les critères suivants: seuls les groupes à affinités marines claires, c'est-à-dire, qui possèdent des adaptations anatomiques à la vie aquatique plus ou moins marquées, qui ont été retrouvés dans des sédiments marins et qui étaient sensés se nourrir dans ce même milieu ont été pris en compte. Certains taxons qui ont été trouvés accidentellement en milieu continental (probablement en raison de phénomènes biologiques) ont été intégrés dans ce travail car ceci ne remet pas en cause leur statut marin. Actuellement, la tortue luth qui est une forme pélagique revenant néanmoins sur la terre ferme pour pondre, illustre parfaitement ce cas particulier.

La sélection des familles est délicate car soumise à une définition souvent subjective qui varie selon les auteurs. Dans ce travail, la liste des familles a été établie d'après les révisions les plus récentes et améliorée à partir des derniers travaux phylogénétiques, de contacts avec les spécialistes et d'appréciations personnelles.

Les genres et les espèces retenus comme valides devaient répondre aux critères suivants: bonne connaissance systématique (matériel suffisant, diagnostique, accessible, suffisamment figuré et bien décrit), bonne connaissance stratigraphique (au minimum l'étage), provenance géographique claire. Les taxons mal définis systématiquement mais représentant clairement une espèce ou un genre ont été conservés et apparaissent entre guillemets dans la liste générale des taxons (Annexe). Les taxons qui ne sont pas définis finement d'un point de vue stratigraphique n'ont pas été pris en compte pour les analyses de diversité mais sont intégrés dans l'analyse systématique et stratigraphique. Les taxons non valides sont surtout représentés par du matériel non diagnostique, trop fragmentaire ou très mal défini stratigraphiquement. La multiplication des taxons à partir de matériel de ce type a engendré de grandes confusions systématiques. Par exemple, le genre *Plesiosaurus* réunit dans la littérature plus d'une centaine d'espèces, étalées sur pratiquement toute la durée du Mésozoïque!

ETUDE STRATIGRAPHIQUE

(Annexe)

L'intervalle de temps retenu comme référence est l'étage (Benton 1985c, Sepkoski & Raup 1986). Ce choix a l'avantage de concilier la précision nécessaire à la signification des phénomènes évolutifs avec l'accessibilité stratigraphique la plus répandue. L'échelle des temps utilisée est celle de Harland *et al.* (1989).

Pour chaque taxon, l'extension stratigraphique a été révisée d'après la littérature originelle et améliorée à partir d'observations personnelles. L'accent a été mis sur l'indication des formations stratigraphiques ayant livré les fossiles. En effet, ces informations sont importantes car demeurent constantes à la différence de l'âge à proprement parler des fossiles qui est toujours sujet à des réajustements stratigraphiques.

METHODES D'ANALYSE

A partir de cette double base de données, des courbes de diversité globales ont été élaborées, mettant en jeu le nombre de taxons (familles, genres et espèces) en fonction des temps géologiques (étages). Des courbes cumulées mettant simultanément en jeu tous les groupes ont également été dressées. Elles permettent de mettre en évidence non seulement les fluctuations globales de diversité mais aussi les interactions des groupes.

Une diminution du nombre de taxons "lazares" (*sensu* Jablonski 1986) a été entreprise en considérant, pour chaque étage et chaque groupe, que toute famille était au minimum représentée par un genre, lui même connu par au moins une espèce.

Les taux représentent le nombre de taxons connus durant un intervalle de temps en fonction de la durée de cet intervalle (Raup 1972). Le taux d'apparition (origination)

correspond au nombre de taxons qui apparaissent dans un étage, divisé par la durée de cet étage. Le taux de disparition (extinction) correspond au nombre de taxons qui disparaissent dans un étage divisé par la durée de cet étage. Ces deux types de taux ont été calculés pour les familles et les genres puis représentés graphiquement. La plupart des espèces ayant une extension stratigraphique limitée à l'étage, les taux d'origination et d'extinction n'ont pas été calculés pour ce niveau taxinomique.

Le calcul de taux a permis de remédier au biais liant le nombre de taxons à la durée de l'étage porteur: plus un étage est long, plus il contiendra de taxons. Les taux, qui mettent en jeu le nombre de taxons connus par million d'années, permettent de comparer chaque unité stratigraphique.

Le SCM (Simple Completeness Metric, *sensu* Paul 1982) a été calculé au niveau familial. Il correspond, pour un intervalle temporel donné (ici l'étage), au nombre de taxons qui y sont réellement connus par des fossiles, divisé par le nombre de taxons qui devraient y être présents (taxons "lazares"). Ainsi, une valeur très faible du SCM indiquera un nombre important de taxons "lazares" et un registre fossile très incomplet (et vice versa).

Ceci a permis de mettre en évidence les intervalles stratigraphiques où le registre fossile est particulièrement pauvre et donc d'attirer l'attention sur les niveaux à fouiller en priorité dans l'avenir.

SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENIE

LE REGISTRE FOSSILE DES REPTILES MARINS

L'adaptation à un mode de vie aquatique est une tendance commune dans l'histoire des amniotes. Parmi les reptiles, les pionniers en la matière sont connus dès le Permien. Il s'agit des Mesosauridae à affinités phylogénétiques floues, trouvés en Afrique du Sud et au Brésil (Carroll 1987) et des Claudosauridae de Madagascar, possibles ancêtres des Sauropterygia (Carroll 1981, Carroll & Gaskill 1985).

12 groupes de reptiles marins mésozoïques, représentés par 46 familles, environ 200 genres et 400 espèces ont été recensés dans ce travail. Certains sont seulement connus à l'état fossile: les thalattosaures, placodontes, nothosaures, pachypleurosaures, hupehsuchiens et *Helveticosaurus* sont restreints au Trias tandis que les ichthyosaures et les plésiosaures sont connus durant la majeure partie du Mésozoïque. D'autres groupes sont encore représentés de nos jours mais ne possèdent pas nécessairement des liens de parenté étroits avec les formes marines mésozoïques. Les tortues se sont adaptées à la vie marine surtout pendant le Jurassique supérieur et le Crétacé supérieur. En ce qui concerne les crocodiles, ils sont surtout représentés du Jurassique inférieur au Crétacé supérieur par plusieurs lignées différentes. Enfin, quelques familles de serpents et de lézards varanoïdes (essentiellement les mosasaures) ont colonisé le milieu marin pendant le Crétacé supérieur.

REPTILIA

ANAPSIDA <i>sensu stricto</i>	Thalattosauroidae
Testudines (Chelonia)	Claraziidae
Pleurodira	Thalattosauridae
Pelomedusides	
Bothremydidae	Hupehsuchia
Cryptodira	Nanchangosauridae
Eucryptodira	Helveticosauroidae
Plesiochelyidae	Helveticosauridae
Thalassemydidae	Pachypleurosauroidae
Chelonioidea	Pachypleurosauridae
Protostegidae	Keichousauridae
Osteopygidae	Sauropterygia
Desmatochelyidae	Placodontia
Cheloniidae	Placodontoidae
Dermochelyidae	Placodontidae
DIAPSIDA	Cyamodontoidea
Lepidosauromorpha	Cyamodontidae
Lepidosauria	Placochelyidae
Squamata	Henodontidae
Lacertilia (Sauria)	
Varanoidea	Eusauropterygia
Aigialosauridae	Nothosauria
Dolichosauridae	Nothosauridae
Mosasauridae	Simosauridae
Serpentes (Ophidia)	Corosauridae
Booidea	Plesiosauria
Palaeophidae	Pistosauroidae
Simoliophoidea	Pistosauridae
Simoliophidae	Cymatosauridae
Acrochordoidea	Plesiosauroidae
?Nigerophidae	Plesiosauridae
Archosauromorpha	Elasmosauridae
Archosauria	Cryptoclididae
Crocodylia	Pliosauroidae
Mesosuchia	Pliosauridae
Thalattosuchia	
Teleosauridae	Ichthyopterygia
Metriorhynchidae	Omphalosauridae
Tethysuchia	Euichthyopterygia
Dyrosauridae	Mixosauridae
Metamesosuchia	Shastasauridae
Pholidosauridae	Shonisauridae
Neodiapsida	Ichthyosauridae
Thalattosauria	Stenopterygidae
Askeptosauroidae	Leptopterygidae
Askeptosauridae	Platypterygidae

Tableau 1.— Classification des divers groupes de reptiles marins. Les données sont tirées principalement de Benton (1985a, 1990), Brown (1981), Buffetaut (1982), Carroll (1987), Carroll & Dong (1991), Gaffney & Meylan (1988), Mazin (1988), Rage (1984), Rieppel (1987a, 1989b, 1993a), Russell (1967), Tarlo (1960) et Welles (1962).

AFFINITES ET PHYLOGENIE DES REPTILES MARINS

(Figure 1, tableau 1)

Les Testudines (ou Chelonia) ont été classiquement considérés comme des reptiles anapsides (absence de fenêtre temporale). Actuellement, les Anapsida sont reconnus comme un assemblage paraphylétique regroupant plusieurs lignées de reptiles primitifs du Permien et du Trias ("parareptiles"), ainsi que les captorhinomorphes et les tortues (ces dernières étant des anapsides *sensu stricto*). Les tortues semblent être le groupe frère des diapsides, avec lesquels elles constituent les Sauropsida (Gauthier *et al.* 1988). D'autre part, il a été suggéré récemment que les pareiasaures du Permien seraient les plus proches parents des tortues (Lee 1993).

Tous les autres groupes de reptiles marins sont des Neodiapsida (*sensu* Benton 1985a) dont la position systématique s'inscrit au sein des Archosauromorpha (Crocodylia), des Lepidosauromorpha (Serpentes, Lacertilia et vraisemblablement Sauropterygia et Ichthyopterygia) ou demeure *incertae sedis* (Thalattosauria, Hupehsuchia, *Helveticosaurus*).

Les nothosaures, pachypleurosaures, plésiosaures, placodontes et ichthyosaures ont d'abord été réunis dans la sous-classe Euryapsida (une fenêtre temporale supérieure), même si leurs ancêtres demeureraient mystérieux (Romer 1966). Les Sauropterygia ont par ailleurs été classés parmi les neodiapsides, sur la lignée Lepidosauromorpha (Sues 1987a, Carroll & Currie 1991) et les Ichthyopterygia occuperaient la même position (Mazin 1982). D'autre part, d'après Sues (1987a), il n'existerait pas de liens de parenté clairs entre les placodontes et les sauroptérygiens ou entre les placodontes et les ichthyosaures, de même que les nothosaures représenteraient un groupe paraphylétique. Ces idées ont été reprises par Carroll & Currie (1991) qui considèrent les placodontes comme des diapsides ne pouvant être rattachés ni aux lépidosauiromorphes (pas de sternum) ni aux archosauromorphes (pas de spécialisation du pied) et qui auraient divergé des lépidosauiromorphes au niveau de *Claudiosaurus*. La possession par les sauroptérygiens et les ichthyosaures d'un type particulier de fenestration temporale ainsi que d'une implantation dentaire typiquement thécodonte a permis d'envisager deux interprétations possibles concernant les relations de parenté de ces groupes: soit ils représentent un groupe monophylétique caractérisé par l'euryapsidie et la thécodontie, soit ces caractères ont été acquis indépendamment (Mazin 1988). Pour certains auteurs, la dernière hypothèse reste la plus probable et les euryapsides n'existeraient donc pas en tant qu'entité naturelle mais plutôt en tant que stade particulier d'organisation de la fenêtre temporale (Mazin 1988), dérivé d'un stade primitif diapside (Zanon 1987). Cependant, d'après Rieppel (1989b), les Euryapsides correspondraient à un groupe monophylétique incluant les groupes frères Placodontia et Sauropterygia, reliés aux Neodiapsida. D'après Tschanz (1989), les Sauropterygia seraient un groupe monophylétique incluant les placodontes et les Eusauropterygia (nothosaures s.s. et plésiosaures). Récemment, une analyse cladistique a conforté l'idée de la paraphylie des Nothosauria et a suggéré l'existence de deux taxons bien distincts: les Pachypleurosauria et les Nothosauriformes (= Eusauropterygia + Placodontia) (Storrs 1991a). Dernièrement, Rieppel (1993a) a proposé de synonymiser le terme de Nothosauriformes avec celui de Sauropterygia, créé par Owen (1860) pour regrouper des taxons appartenant aux "nothosaures", plésiosaures et placodontes. Ainsi, les Euryapsides

représenteraient un groupe monophylétique incluant les Pachypleurosauroidea, groupe frère des Sauropterygia, ces derniers incluant les placodontes et les eusauroptérygiens (Rieppel 1993a).

ANALYSE TAXINOMIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

(Figure 2, annexe)

Dans l'analyse suivante, chaque ordre est introduit par des commentaires généraux concernant la biologie, le mode de vie et la systématique. Pour chaque famille, une extension stratigraphique révisée est proposée (fig. 2), suivie d'une discussion systématique. L'accent a été mis sur les taxons posant problèmes. Les principales références bibliographiques ainsi que les classifications qui ont été suivies sont mentionnées. Les familles considérées comme bien définies sont précédées d'un astérisque.

Testudines (Chelonia)

Les Testudines ont envahi le milieu marin plusieurs fois au cours de leur histoire et ont donné naissance à de vraies tortues marines. Au Jurassique, il existe deux familles de tortues marines littorales (Thalassemydidae et Plesiochelyidae). Au Crétacé, seule la famille Bothremydidae (pleurodires) demeure littorale tandis que les cryptodires sont représentées par des formes plutôt pélagiques (Protostegidae, Cheloniidae, Desmatochelyidae, Osteopygidae, Dermochelyidae).

L'adaptation à la vie marine se marque par une série de modifications morphologiques telles que le développement d'un palais secondaire, l'allongement antéro-postérieur de la carapace et parfois du plastron, ainsi que par un amincissement de la carapace souvent lié à l'apparition de fontanelles. Les membres sont généralement modifiés en palettes natatoires, permettant une nage de type "vol sub-aquatique".

La phylogénie des tortues demeure extrêmement complexe bien que leur monophylie ne fasse aucun doute. Récemment, une classification utilisant la méthode cladistique a été proposée (Gaffney & Meylan 1988). Cette nouvelle approche a le mérite de mettre en évidence les problèmes liés à la classification des testudines et apporte des hypothèses de travail. Néanmoins, seule une étude morphologique approfondie basée sur l'ensemble des caractères anatomiques (crâne, postcrânien, carapace) permettra d'améliorer la systématique du groupe.

• *Pleurodira incertae sedis*

Notoemys est une tortue marine provenant du Tithonien d'Argentine, classée par Wood & Freiberg (1977) parmi les Plesiochelyidae (Cryptodira). A partir de l'étude de nouveaux spécimens, Fuente & Fernandez (1989) ont proposé de l'inclure dans l'infraordre Pleurodira, au sein duquel sa position systématique demeurerait néanmoins problématique (Broin 1988). En fait, il s'agit vraisemblablement d'une nouvelle famille (Fernandez & Fuente 1993).

- *Famille Bothremyidae (CEN-EOC)

Classiquement, la sous-famille Bothremyinae, qui contient à la fois des formes marines littorales et des formes d'eau douce, a été classée au sein de la famille Pelomedusidae. Récemment, Antunes & Broin (1988) ont élevé les Bothremyinae au rang de famille, comme membre de la super-famille Pelomedusoidea. Les bothremyidés sont connues dans le registre fossile dès le Cénomani (Apertotemporalis) et vont se diversifier pendant le Crétacé supérieur, où on les retrouve au Brésil, aux États-Unis, en Israël et au Niger. Nous retiendrons ici *Apodichelys*, *Bothremys*, *Nigeremys*, *Sokotochelys* et *Taphrosphys*. Cette famille est connue jusqu'à l'Eocène.

- *Cryptodira incertae sedis*

Desmemys, provenant du Berriasien d'Allemagne, a été considéré à l'origine comme un thalassemydide (Wegner 1911) mais a par la suite été inclus dans la famille Pleurosternidae (Zangerl 1980). Le statut de cette dernière famille, alternativement classée au sein des pleurodires (Zangerl 1980), des cryptodires (Gaffney & Meylan 1988), voire parmi les *Chelonia incertae sedis* (Carroll 1987), demeure particulièrement confus. Dans l'attente d'une révision, *Desmemys* est provisoirement classé comme *Cryptodira incertae sedis*.

- *Chelonioidea incertae sedis*

Pour certains auteurs, les Toxochelyidae ne sont pas monophylétiques et il s'agirait d'un grade plutôt que d'un clade (Nessov 1986, Gaffney & Meylan 1988). D'autres au contraire considèrent cette famille comme valide (Zangerl 1953b). Ces formes ne sont connues que dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Zangerl 1953b, Nicholls 1988a) et dans le Tertiaire d'Amérique du Nord et d'Europe (Zangerl 1980). Les "toxochelyidés" *Toxochelys*, *Thinochelys*, *Porthochelys*, *Lophochelys*, *Ctenochelys*, *Prionochelys*, *Peritresius* et *Dollochelys* sont ici classés provisoirement comme *incertae sedis* au sein des Chelonioidea.

- *Famille Plesiochelyidae (CLV-TTH)

Les plesiochelyidés sont des tortues marines littorales connues dès le Callovien d'Asie centrale (Nessov 1984) et bien représentées en Europe au Jurassique supérieur (*Plesiochelys*, *Portlandemys* et *Craspedochelys*) (Gaffney 1975c, 1979, Antunes *et al.* 1988). *Tienfuchelys* du Jurassique supérieur de Chine pourrait aussi appartenir à cette famille (Young & Chow 1953) mais cette forme reste actuellement mal connue. *Neusticemys* du Tithonien d'Argentine (Fernandez & Fuente 1993) est un nouveau genre basé sur du matériel rapporté précédemment à *Eurysternum? neuquium* (Fernandez & Fuente 1988).

- Famille Thalassemydidae (KIM-TTH)

Le statut de cette famille est actuellement controversé. Selon Rieppel (1980), les Thalassemydidae sont le groupe frère des Plesiochelyidae, tandis que pour Antunes *et al.* (1988), ces deux familles seraient en fait synonymes. D'autre part, *Thalassemys moseri* montre de fortes affinités avec *Plesiochelys* et *Portlandemys*, qui sont tous

deux des plesiochelyidés (Rieppel 1980) et un réajustement générique de cette espèce s'avèrerait nécessaire. L'assemblage composé de *Eurysternum*, *Idiochelys*, *Tropidemys*, *Yaxartemys* et *Thalassemys* (à l'exception de l'espèce *T. moseri*) est provisoirement retenu ici sous le nom de Thalassemydidae. Ces formes sont connues dans le Jurassique supérieur d'Europe et d'Asie (Riabinin 1948, Antunes *et al.* 1988).

- *Famille Protostegidae (ALB-MAA)

Cette famille de grandes tortues pélagiques est particulièrement bien représentée dans les formations du Santonien et du Campanien d'Amérique du Nord (Zangerl 1953a, Baird 1984b, Nicholls *et al.* 1990). Cette famille a aussi été retrouvée en Russie (Nessov 1986) et en Nouvelle-Zélande (Wiffen 1981). *Teguliscapha* de l'Albien de Russie (Nessov 1986) est le plus ancien protostegidé connu. Durant le Maastrichtien, cette famille n'est connue que par des restes fragmentaires. Sont retenus dans cette famille les genres *Archelon* et *Protostega* pour les Protosteginae, *Chelosphargis*, *Calcarichelys* et *Teguliscapha* pour les Chelospharginae.

- Famille Osteopygidae (CMP?-EOC)

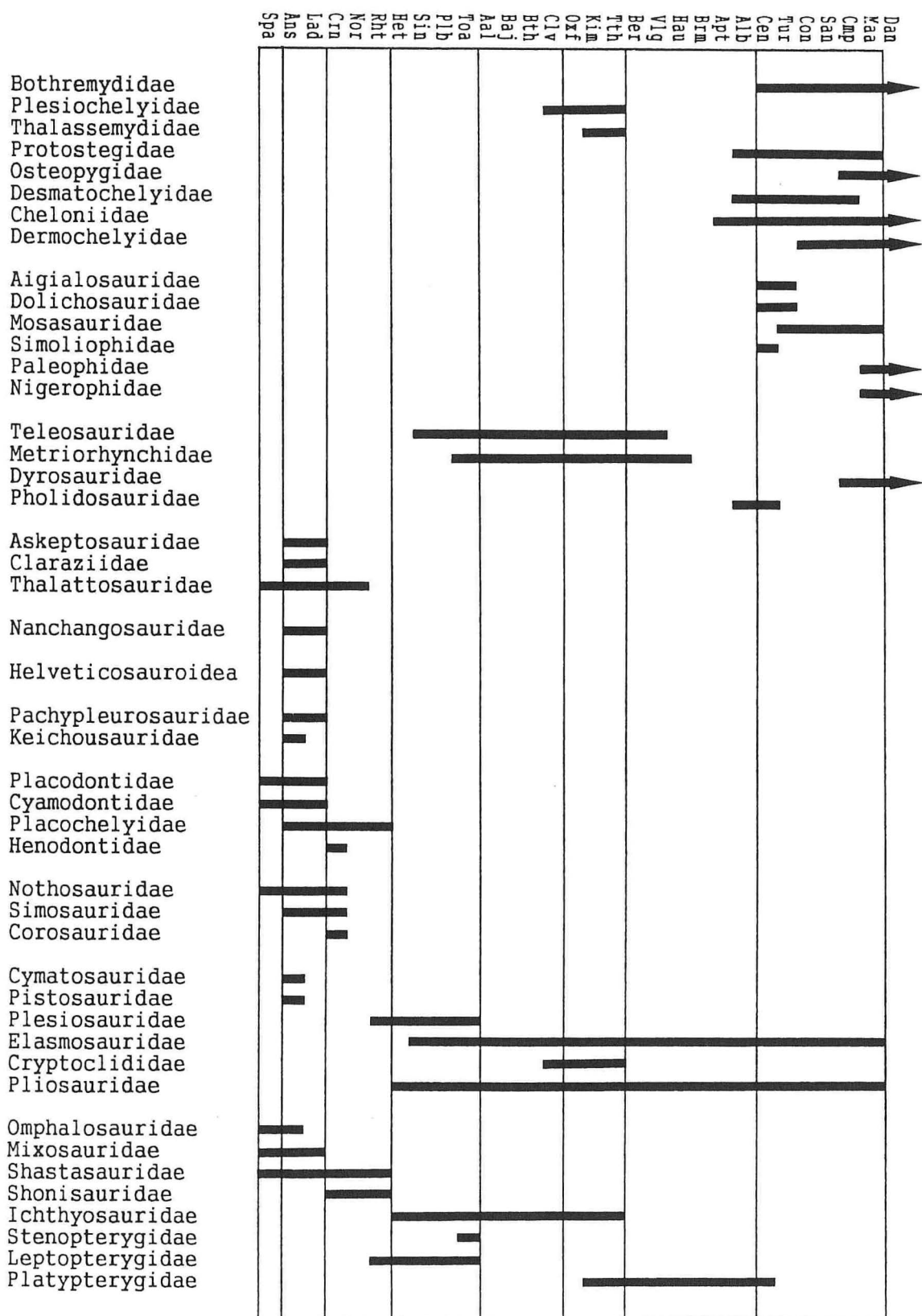
Osteopygis, antérieurement classé parmi les Toxochelyidae (Mlynarski 1976), est ici inclu dans la famille Osteopygidae (Gaffney & Meylan 1988). Ce genre est connu dans le Crétacé final d'Amérique du Nord (Foster 1980, Zangerl 1980) et du Sud (Gasparini & Biro-Bagoczky 1986). La famille est aussi connue dans l'Eocène (Gaffney & Meylan 1988).

- Famille Desmatochelyidae (ALB-CMP)

Cette famille fut à l'origine créée par Williston (1894) pour le seul genre *Desmatochelys*, puis invalidée par Zangerl & Sloan (1960) qui référèrent *Desmatochelys* à la famille Cheloniidae. Récemment, Smith (1989) a montré que *Desmatochelys*, *Rhinochelys* et *Notochelone* semblaient différents des Cheloniidae et pouvaient être inclus dans une famille à part, sur la base de caractères crâniens. Des restes de *Desmatochelys*, connu jusqu'à présent dans le Turonien des Etats-Unis (Zangerl & Sloan 1960), ont été récemment découverts dans le Cénomaniens du Kansas et le Santonien-Campanien du Canada (Nicholls 1992). *Rhinochelys*, classé habituellement parmi les Protostegidae, est connu dans les formations albiennes d'Angleterre et de France (Collins 1970). *Notochelone*, de l'Albien d'Australie, considéré parfois comme *Chelonioidea incertae sedis* (Gaffney 1981), a déjà été rapproché des Desmatochelyidae (Gaffney & Meylan 1988). Enfin, *Cratochelone*, genre provenant des mêmes niveaux, pourrait être synonyme de *Notochelone* (Gaffney 1981).

- *Famille Cheloniidae (APT-REC)

Les plus anciens restes de cheloniidés proviennent de l'Aptien de Colombie (Fuente & Goñi 1983). Par la suite, cette famille est connue dans le Crétacé supérieur, durant le Tertiaire et encore actuellement. Néanmoins, les formes du Crétacé sont considérées comme n'ayant pas de rapport direct avec les taxons plus récents (Mlynarski 1976, Zangerl 1980). Seuls *Catapleura* et *Corsochelys* du Campanien des Etats-Unis



ainsi qu'*Allopleuron*, *Glyptochelone* et *Platychelone* du Maastrichtien d'Europe sont retenus parmi les cheloniidés, suivant Zangerl (1960, 1980). Pour d'autres auteurs, *Allopleuron* ferait partie des desmatochelyidés (Moody 1993). *Allopleuron* est probablement présent aussi dans le Santonien du Pays Basque (Bardet *et al.* 1993a).

- *Famille Dermochelyidae (CON-REC)

Le premier représentant présumé de cette famille, encore présente dans la nature actuelle, est *Protosphargis* du Coniacien d'Italie (Capellini 1884). Les autres membres de cette famille ne sont connus dans le registre fossile qu'à partir de l'Eocène (Mlynarsky 1976).

Squamata, Lacertilia

Durant le Crétacé supérieur, trois familles de lézards varanoïdes se sont adaptées à un mode de vie aquatique. Les Dolichosauridae qui sont connus à la base du Crétacé supérieur en Europe, se caractérisent par un corps long muni de courtes pattes. Les Aigialosauridae sont connus par des spécimens provenant des mêmes niveaux de Croatie que les dolichosaures. Les membres sont réduits mais non modifiés en palettes natatoires et la queue est légèrement comprimée latéralement. L'importance de cette modeste radiation qui montre une spécialisation à la vie aquatique limitée réside dans les affinités qu'elle partage avec les mosasaures (DeBraga & Carroll 1993). Ces derniers sont des formes de taille souvent importante (3 à 15 m de long), bien adaptés à la vie marine: le corps long et mince terminé par une longue queue aplatie latéralement suggère une nage de type anguilliforme. Les membres sont généralement transformés en palettes natatoires (sans qu'il y ait cependant hyperphalangie). Les mosasaures ont été retrouvés dans des sédiments marins de plate-forme. La plupart des mosasaures étaient munis de dents longues et acérées et devaient s'attaquer à tout type de proies mais quelques formes possédaient une denture adaptée à un régime alimentaire durophage basée sur des proies encoquillées.

- *Famille Aigialosauridae (CEN-TUR)

Plusieurs genres provenant du Cénomanien-Turonien de Croatie (Nopcsa 1903, Langer 1961) ont été rapportés à cette famille. Même s'il paraît assez clair que les aigialosaures sont le groupe frère des mosasaures (Carroll & DeBraga 1992, DeBraga & Carroll 1993) leur systématique demeure complexe et nécessite une révision complète. En effet, *Aigialosaurus dalmaticus* et *Opetiosaurus buccichi* paraissent congénériques et peut-être même conspécifiques; de même, l'appartenance à la famille de *Carsosaurus* (= *Mesoleptos*) est discutée selon les auteurs (Carroll & DeBraga 1992, Caldwell 1992). D'autres spécimens ont été récoltés dans les mêmes gisements mais n'ont pas encore été décrits en détail (Calligaris 1988). Enfin, *Proaigialosaurus*, basé sur un crâne aujourd'hui introuvable provenant du Tithonien d'Allemagne (Kuhn 1958), n'a pas été retenu dans ce travail à cause de la faiblesse tant de la description que de la figuration originelles.

Figure 2.— Extensions stratigraphiques des familles de reptiles marins mésozoïques. Les abréviations stratigraphiques sont tirées de Harland *et al.* (1989).

- Famille Dolichosauridae (CEN-TUR)

Quatre genres basés sur des spécimens provenant des mêmes niveaux crétacés de Croatie que les aigialosaures ont été décrits (Nopcsa 1903). Actuellement, trois genres sont retenus dans cette famille: *Dolichosaurus*, *Acteosaurus* (= *Adriosaurus*) et *Pontosaurus* (Carroll 1987).

- *Famille Mosasauridae (TUR-MAA)

Les Mosasauridae représentent un groupe important au sein des écosystèmes marins du Crétacé supérieur. Les restes les plus anciens appartenant à cette famille étaient censés provenir du Cénomaniens des Etats-Unis (Thurmond 1969), mais il s'agit en fait de restes de téléostéens (Stewart 1989). Dans le Turonien, des restes fragmentaires de mosasaures ont été découverts dans la craie d'Angleterre (Woodward 1905) et aux Etats-Unis (Stewart 1989), mais des formes plus complètes sont aussi connues en Angola (Antunes 1964, Lingham-Soliar 1994b) et en Colombie (Páramo 1994). Du Coniacien jusqu'à la fin du Maastrichtien, les mosasaures sont connus par un très grand nombre de genres et d'espèces répartis au sein de trois sous-familles, trouvées sur tous les continents, y compris l'Antarctique (Gasparini & Valle 1984). Les formes provenant d'Amérique du Nord et de Nouvelle-Zélande ainsi que les taxons à denture broyeuse ont été révisés (Russell 1967, 1975, Welles & Gregg 1971) tandis que les formes européennes et africaines sont actuellement en cours d'étude (Soliar 1988, Lingham-Soliar & Nolf 1989, Bardet 1990b, Lingham-Soliar 1992).

Goronyosaurus a d'abord été rapproché des Plioplatecarpinae (Soliar 1988) mais est actuellement classé comme *incertae sedis* au sein des Mosasauridae (Lingham-Soliar 1991).

Les Mosasaurinae sont cosmopolites et connus du Santonien au Maastrichtien. Ils comprennent les genres *Mosasaurus*, *Amphekepubis*, *Leiodon*, *Plotosaurus*, *Clidastes*, *Globidens* et *Carinodens*, connus en Amérique du Nord et centrale, Europe, Afrique et Proche-Orient (Russell 1967, 1975, Lingham-Soliar 1993, 1994a). *Taniwhasaurus* et *Rikisaurus* sont présents dans le Campanien-Maastrichtien de Nouvelle-Zélande (Welles & Gregg 1971, Wiffen 1990).

Les Plioplatecarpinae sont représentés dès le Turonien par *Platecarpus* ("*Angolasaurus*") d'Angola (Antunes 1964, Lingham-Soliar 1994b) et *Yaguarasaurus* de Colombie (Páramo 1994). *Ectenosaurus*, *Selmasaurus* et *Plesiotylosaurus* ont été découverts aux Etats-Unis (Russell 1967, Wright & Shannon 1988). *Plioplatecarpus*, *Platecarpus* et *Halisaurus* sont connus en Europe, en Amérique du Nord et en Afrique (Russell 1967, Lingham-Soliar & Nolf 1989, Bardet *et al.* 1991a, Lingham-Soliar 1991, Tokaryk 1993). *Prognathodon* est représenté en Europe, aux Etats-Unis, en Nouvelle-Zélande et en Afrique (Lingham-Soliar & Nolf 1989, Lingham-Soliar 1994a). *Igdamanosaurus* d'Afrique est le seul représentant de la sous-famille à posséder une denture broyeuse (Lingham-Soliar 1991).

Les Tylosaurinae se distinguent des autres mosasaures par une taille importante (entre 10 et 15 m) et un rostre proéminent en avant des premières paires de dents. *Tylosaurus* est connu du Santonien au Maastrichtien, aux Etats-Unis et en Nouvelle-Zélande (Russell 1967, Welles & Gregg 1971). *Hainosaurus* est connu du Santonien au

Maastrichtien, en Europe (Bardet 1990b, Lingham-Soliar 1992) et au Canada (Nicholls 1988b).

Squamata, Serpentes

Durant le Mésozoïque, les familles Simoliophidae, Palaeophidae et Nigerophidae sont représentées par un ou deux genres, connus à partir de restes vertébraux. Chez ces formes, les vertèbres sont aplaties latéralement par rapport aux formes terrestres, en relation avec le mode de vie aquatique. D'autre part, plusieurs taxons adaptés à la vie aquatique et trouvés dans des sédiments d'âge Cénomaniens ont été rapprochés des serpents ou des lézards. Cependant, leur position systématique au sein de l'un ou de l'autre groupe demeure problématique. Il s'agit de *Pachyophis*, provenant de Bosnie-Herzégovine ainsi que de *Pachyrhachis* et d'*Estesius* trouvés au Moyen-Orient (Rage 1984).

- Famille Simoliophidae (CEN)

Cette famille a été établie pour la réception du seul genre monospécifique *Simoliophis*, créé par Sauvage à partir d'une vertèbre provenant du Cénomaniens de France (Rage 1984). Depuis, d'autres restes ont été découverts dans le Cénomaniens de France, du Portugal et d'Égypte (Rage 1984). *Simoliophis* se caractérise notamment par une pachyostose vertébrale retrouvée par ailleurs et en exclusivité chez d'autres squamates du Cénomaniens (*Pachyrhachis* et *Pachyophis*), ce qui pourrait impliquer le regroupement de ces trois genres dans un ensemble taxinomique cohérent, peut-être distinct des serpents (Buffrénil & Rage 1993). Le mode de vie de ces animaux, probablement sans rapport avec celui des serpents marins actuels est supposé plutôt benthique et sédentaire (Buffrénil & Rage 1993).

- *Famille Palaeophidae (MAA-EOC)

Trois genres sont rapportés à cette famille, parmi lesquels *Palaeophis*, connu par plusieurs espèces dans l'Eocène d'Afrique, d'Amérique du Nord et d'Europe (Rage 1984). Des restes rapportés à *Palaeophis sp.* ont été découverts dans le Paléocène et le Maastrichtien du Maroc, ce qui représente la plus ancienne mention de la famille (Rage & Wouters 1979). *Palaeophis* a été trouvé dans des sédiments estuariens, lagunaires et côtiers, suggérant qu'il s'agissait d'un serpent marin littoral (Rage 1983).

- Famille Nigerophidae (MAA?-EOC)

La famille Nigerophidae fut initialement fondée sur le genre monospécifique *Nigerophis*, fortement adapté à la vie aquatique et provenant du Paléocène du Niger (Rage 1975, 1983). *Indophis*, du Maastrichtien de l'Inde pourrait appartenir à cette famille (Rage & Prasad 1992). Si cela se confirme, la famille serait donc connue à la fois dans le Crétacé supérieur et le Tertiaire.

Crocodylia

L'ordre Crocodylia est représenté de nos jours par des animaux à moeurs aquatiques. Pendant le Mésozoïque, certains crocodiles se sont adaptés à une vie marine parfois très poussée. Ces crocodiles marins font tous partie du sous-ordre Mesosuchia et appartiennent aux infra-ordres Thalattosuchia (Teleosauridae et Metriorhynchidae), Tethysuchia (Dyrosauridae) et Metamesosuchia (Pholidosauridae). Des travaux synthétiques existent concernant ces groupes (Gasparini 1980, Buffetaut 1982) et des révisions sont en cours (Hua *et al.* 1993, Vignaud *et al.* 1993).

Les Teleosauridae sont de grands crocodiles fusiformes munis d'une armure dermique bien développée et de membres non transformés en palettes natatoires. Ces animaux devaient être capable de fréquenter les rivages. Les Metriorhynchidae se caractérisent par une adaptation poussée au milieu aquatique: perte de l'armure dermique augmentant la souplesse du corps, allègement des os crâniens, véritables palettes natatoires, nageoire caudale infléchie vers le bas. Leur habitat ne devait guère différer de celui des Teleosauridae, de nombreux gisements ayant livré des restes associés. Ce sont cependant des formes qui devaient préférentiellement fréquenter la haute mer. Ces animaux ont surtout été trouvés en Europe occidentale et en Amérique du Sud.

Les Tethysuchia représentent la dernière tentative de colonisation du milieu marin par les Mesosuchia. Ces crocodiles possédaient des mâchoires très longues, une queue propulsive aplatie latéralement et des membres non transformés en palettes natatoires. La plupart des restes proviennent de dépôts marins de faible profondeur mais ils semblerait que le spectre occupé s'étendait de la haute mer au rivage, en passant par les milieux d'eau douce. Les Dyrosauridae ont une répartition paléobiogéographique étendue qui englobe l'Afrique, les Amériques et l'Asie, confirmant leur capacité de dispersion, conséquence somme toute d'une bonne adaptation à la vie marine.

Enfin, les derniers représentants de la famille Pholidosauridae, connus durant l'Albien-Cénomanién, sont des crocodiles marins tandis que les formes plus anciennes sont de moeurs plus continentales.

- *Famille Teleosauridae (SIN-VLG)

Les plus anciens restes appartenant à des téléosauridés proviennent du Sinémurien du Chili (Chong & Gasparini 1972) et du Pliensbachien (Domérien) de France (Huene & Maubeuge 1954). Ce n'est qu'à partir du Toarcien que les téléosauridés apparaissent en abondance dans les couches marines avec *Platysuchus* et surtout *Steneosaurus* (Westphal 1962, Buffetaut 1982). Ce dernier est représenté par de nombreuses espèces connues du Toarcien jusqu'au Valanginien d'Europe (Westphal 1961, 1962, Rieppel 1981, Buffetaut 1982, Adams-Tresman 1987b), de Madagascar (Buffetaut *et al.* 1981) et du Maroc (Lapparent 1955). *Teleosaurus* provient du Bathonien de France et d'Angleterre. *Machimosaurus* est fréquent en Europe, de l'Oxfordien au Tithonien (Krebs 1967, Hua *et al.* 1993) mais est aussi présent dans l'Oxfordien d'Ethiopie (Bardet & Hua, sous presse). En dehors de l'Europe, du Maroc et de Madagascar, des restes indéterminés de Teleosauridae ont été décrits dans le Bajocien de l'Oregon (Buffetaut 1979), le Jurassique de Chine (Liu 1961) mais cette dernière attribution

demeure douteuse (Young 1964).

- *Famille Metriorhynchidae (TOA-HAU)

Cette famille est représentée par de nombreux spécimens trouvés essentiellement en Europe, mais aussi en Amérique du Sud et du Nord. *Pelagosaurus* est le plus ancien genre connu de la famille et provient du Toarcien d'Europe (Westphal 1961, Duffin 1979, Buffetaut 1980b). La découverte récente d'un nouveau métriorhynchidé proche de *Pelagosaurus* dans l'Aalénien de l'Oregon a permis d'améliorer l'extension géographique du groupe (Stricker & Taylor 1989). *Teleidosaurus* est connu dans le Bathonien de France (Buffetaut & Thierry 1977). *Metriorhynchus* a été décrit dans le Jurassique moyen-supérieur d'Europe et révisé récemment (Adams-Tresman 1987a). Ce genre a par ailleurs été rapporté dans le Callovien du Chili (Gasparini & Chong-Diaz 1977). *Purranisaurus*, du Tithonien d'Argentine est un métriorhynchidé proche de *Metriorhynchus* d'après Gasparini (1973) ou de *Dakosaurus* selon Buffetaut (1982) et non un sauroptérygien (Rusconi 1948). *Dakosaurus* et *Enaliosuchus* sont connus en Europe jusque dans le Crétacé inférieur (Buffetaut 1982, Sickenberg 1961) tandis que *Geosaurus* a été trouvé dans le Jurassique supérieur d'Europe et d'Argentine (Fraas 1902, Broili 1931, Gasparini & Dellape 1976).

- *Famille Dyrosauridae (CMP?-EOC)

La famille Dyrosauridae est bien diversifiée pendant le Paléogène, mais est connue dans le registre fossile dès le Crétacé final avec des formes telles que *Sokotosuchus* du Nigeria (Halstead 1975), *Hyposaurus* des Etats-Unis et du Brésil (Buffetaut 1982), et peut-être *Sulcusuchus*, découvert récemment en Patagonie (Gasparini & Spalletti 1990). *Hyposaurus* est le seul de ces trois genres à être connu aussi dans les sédiments paléogènes d'Afrique (Buffetaut 1980c). Tous ces genres font partie de la sous-famille Hyposaurinae. Des restes fragmentaires récoltés dans le Maastrichtien d'Egypte (Gemmellaro 1921) constituent la seule mention de la sous-famille Phosphatosaurinae dans le Crétacé (Buffetaut 1978). Récemment, Churcher & Russell (1992) ont mentionné la présence probable de *Dyrosaurus* (genre surtout connu dans l'Eocène d'Afrique) dans le Campanien des Etats-Unis, ce qui laisserait supposer une origine plus ancienne du groupe, comme cela a déjà été suggéré (Buffetaut *et al.* 1990).

- Famille Pholidosauridae (BTH-CEN)

La famille Pholidosauridae est connue dans le registre fossile dès le Bathonien et est représentée par des formes d'eau douce. *Teleorhinus*, de l'Albien-Cénomaniens des Etats-Unis et d'Allemagne (Buffetaut & Wellnhofer 1980), est à la fois le seul genre de la famille à s'être adapté à la vie marine et aussi le dernier représentant du groupe.

Thalattosauria (SPA-NOR)

Les Thalattosauria représentent un petit groupe de reptiles marins caractérisés par d'étranges spécialisations crâniennes. Ils sont bien connus dans l'Anisien-Ladinien du Monte San Giorgio (frontière Suisse-Italie) ainsi que dans le Carnien de Californie.

Récemment, de nouveaux spécimens ont été trouvés dans le Spathien (Nicholls & Brinkman 1990, 1993a) et le Norien (Storrs 1991b) de Colombie britannique, augmentant l'extension stratigraphique et géographique du groupe. Ces formes nageuses possédaient un corps hydrodynamique, une queue longue et aplatie et des membres raccourcis permettant encore une locomotion terrestre. La dentition hétérodonte des thalattosaures indique qu'ils devaient se nourrir dans une large mesure de poissons. Les dents postérieures broyeuses suggèrent qu'une partie du régime alimentaire devait être orientée vers des proies encoquillées ou possédant des écailles robustes.

Les thalattosaures ont été définis par Merriam (1904, 1905) mais leurs affinités au sein des reptiles sont longtemps restées floues. Les formes européennes ont récemment été révisées par Rieppel (1987a), qui classe les Thalattosauria comme *Neodiapsida incertae sedis*, ne pouvant être rapprochés ni des Lepidosauromorpha ni des Archosauromorpha (Carroll & Currie 1991). *Hanosaurus*, provenant du Trias moyen de Chine, a été rapporté aux thalattosaures (Young 1972), ce qui demeure néanmoins incertain (Storrs 1991b).

- *Incertae sedis*

Les nouveaux spécimens trouvés dans le Norien de Colombie britannique sont trop fragmentaires pour permettre une attribution systématique plus précise que l'ordre Thalattosauria (Storrs 1991b).

- Famille Askeptosauridae (ANS-LAD)

Cette famille est connue par le genre monospécifique *Askeptosaurus*, provenant de la "Grenzbitumenzone" (limite Anisien-Ladinien) du Monte San Giorgio (Rieppel 1987a).

- *Famille Claraziidae (ANS-LAD)

Cette famille inclut les genres *Clarazia* et *Hescheleria* trouvés dans les mêmes niveaux et lieux que *Askeptosaurus*. Ces deux genres ont été révisés récemment (Rieppel 1987a).

- *Famille Thalattosauridae (SPA-NOR)

Cette famille est représentée dans le Trias inférieur-moyen de Colombie britannique par les genres *Thalattosaurus*, *Paralonectes* et *Agkistrognathus* (Nicholls & Brinkman 1990, 1993a) ainsi que dans le Carnien de Californie par les genres *Thalattosaurus* et *Nectosaurus* (Merriam 1904, 1905).

Hupehsuchia (ANS-LAD)

- *Famille Nanchangosauridae (ANS-LAD)

Hupehsuchus et *Nanchangosaurus*, du Trias moyen de Chine, font partie d'un ordre de reptiles diapsides jusqu'alors inconnu (Carroll & Dong 1991). La famille Nanchangosauridae fut à l'origine créée par Wang (1959), qui rapprocha *Nanchangosaurus* des sauroptérygiens. *Hupehsuchus* quant à lui fut d'abord classé

parmi les thécodontes (Young & Dong 1972). En fait, les affinités des hupehsuchiens au sein des diapsides demeurent floues. Les deux genres montrent une combinaison unique de caractères tels que la présence de plaques dermiques dorsales, de membres transformés en palettes, d'épines neurales en deux parties et l'absence totale de dents (pouvant laisser supposer la présence de "fanons" et un type alimentaire filtreur jusqu'alors inconnu au sein des reptiles marins) (Carroll & Dong 1991).

Helveticosauroida (ANS-LAD)

- Famille Helveticosauridae (ANS-LAD)

Helveticosaurus, qui provient de la "Grenzbitumenzone" du Monte San Giorgio est le seul représentant de la famille Helveticosauridae (Peyer & Kuhn-Schwyder 1955). Certains caractères très particuliers tels que l'absence de dents broyeuses et d'ostéodermes ont amené Mazin (1988) à considérer ce taxon comme *incertae sedis* au sein des placodontes. La révision récente d'*Helveticosaurus* suggère qu'il s'agit d'un néodiapside non apparenté aux placodontes (Rieppel 1989b).

Pachypleurosauria (ANS-LAD)

Les pachypleurosaures sont des reptiles triassiques amphibies de petite taille. Ils possèdent un crâne court, robuste et faiblement fenestré. Leur corps est fuselé et les membres non transformés en palettes natatoires, ce qui devait permettre des retours occasionnels sur la terre ferme.

Jusqu'à récemment, les pachypleurosaures étaient regroupés avec les nothosaures s.s. dans l'ordre Nothosauria. Des études récentes ont montré que les Nothosauria sont un assemblage paraphylétique (Sues 1987b, Rieppel 1989a, Tschanz 1989, Storrs 1991a). En l'état actuel des connaissances, les pachypleurosaures sont considérés comme le groupe frère des Sauropterygia (Nothosauriformes de Storrs 1991a) qui regroupent placodontes, nothosaures s.s. et plésiosaures (Rieppel 1993a).

- *Famille Pachypleurosauridae (ANS-LAD)

Cette famille est connue par plusieurs genres (*Anarosaurus*, *Dactylosaurus*, *Neusticosaurus*, *Pachypleurosaurus*, *Psilotrachelosaurus* et *Serpianosaurus*) du Trias moyen d'Europe. La validité de *Pachypleurosaurus* est aujourd'hui discutée car il pourrait s'agir d'une forme juvénile de *Neusticosaurus* (Carroll & Gaskill 1985, Sander 1989a). Quant à *Psilotrachelosaurus*, il a été récemment révisé et considéré comme un taxon distinct très proche de *Serpianosaurus-Neusticosaurus* (Rieppel 1993b).

- Famille Keichousauridae (ANS-LAD)

Cette famille n'est représentée que par le genre *Keichousaurus* provenant du Trias moyen de Chine (Young 1958, 1965).

Sauropterygia (SPA-MAA)

Placodontia (SPA-RHT)

Les placodontes sont des reptiles marins à répartitions géographique et stratigraphique limitées. Ils sont connus exclusivement en domaines péri-téthysien et germanique, du sommet du Trias inférieur (Spathien) jusqu'à la fin du Trias ("Rhétien"). Ces animaux de morphologie massive sont caractérisés par un squelette dermique souvent développé, la possession d'une seule paire de fenêtres temporales et d'une batterie dentaire adaptée à un régime alimentaire durophage. Il s'agissait probablement d'animaux inféodés à un mode de vie benthique de mers peu profondes.

Signalés pour la première fois par Münster (1830), leur statut reptilien ainsi que leur position au sein de cette classe sont longtemps restés flous. Aujourd'hui encore, leur position phylogénétique diffère selon les auteurs: certains les considèrent comme des diapsides très particuliers (Sues 1987a), tandis que d'autres les incluent au sein des Sauropterygia (Storrs 1991a, Rieppel 1993a), position suivie dans ce travail.

Deux super-familles de placodontes sont connues: les Placodontoidea incluent les formes non carapacées regroupées dans la seule famille Placodontidae; les Cyamodontoidea représentent les formes carapacées, réparties au sein des trois familles Cyamodontidae, Placochelyidae et Henodontidae. Les placodontes ont fait l'objet de révisions récentes (Mazin 1989, Pinna 1990c).

- *Incertae sedis*

Protenodontosaurus provenant du Carnien d'Italie est actuellement considéré comme *incertae sedis*, de par ses caractères morphologiques intermédiaires entre les placochelyidés et les cyamodontidés (Pinna 1990a).

D'autres genres ont été rapportés à des Placodontia *incertae sedis*, à savoir *Helveticosaurus* (Peyer 1955) et *Negevodus* (Mazin 1986b). Le statut de ces deux genres a été récemment révisé, montrant qu'il ne s'agit pas de placodontes mais respectivement de reptile néodiapside (Rieppel 1989b) et d'amphibien temnospondyle (Zanon 1991).

- *Famille Placodontidae (SPA-LAD)

Le plus vieux placodontidé connu provient du Bundsandstein supérieur (équivalent du Spathien) d'Alsace (Huene 1936). Cette famille est bien représentée dans le Trias moyen d'Europe occidentale et du Moyen-Orient par les genres *Placodus* et *Paraplacodus* (Mazin 1989, Pinna 1990c).

- *Famille Cyamodontidae (SPA-LAD)

Les cyamodontidés sont connus pour la première fois dans le Spathien (Bundsandstein supérieur) d'Allemagne. A ce sujet, la description originelle d'Agassiz (1839) fait état de plusieurs dents attribuées à *Placodus impressus* qui sont en fait pour la plupart attribuables à des poissons, tandis qu'une au moins pourrait appartenir au genre *Cyamodus* (Peyer & Kuhn-Schwyder 1955). Ceci suggère que les deux lignées de

placodontes sont déjà différenciées dès le Spathien, indiquant une origine plus ancienne du groupe et montre que les cyamodontoïdes ne dérivent pas forcément des placodontoïdes (Pinna 1990b). La famille est connue par le genre *Cyamodus*, dont plusieurs espèces sont présentes dans le Muschelkalk (Trias moyen) d'Europe occidentale.

- *Famille Placochelyidae (ANS-RHT)

Les Placochelyidae sont représentés pendant le Trias moyen et supérieur. Cette famille est connue tant en Europe (*Placochelys*, *Psephoderma*, *Psephosaurus* et *Saurosphargis*) qu'au Proche-Orient et qu'en Afrique du Nord (*Psephosaurus*) (Pinna 1990c).

- Famille Henodontidae (CRN)

La famille Henodontidae ne contient que le genre monospécifique *Henodus*, provenant du Keuper inférieur (Carnien) de Bavière (Huene 1936). *Henodus* présente des caractères anatomiques uniques au sein des placodontes, tels que sa morphologie crânienne et la structure de sa carapace (Mazin 1988). C'est aussi le seul placodonte à avoir été retrouvé dans des sédiments lagunaires à forte influence continentale.

Eusauropterygia (SPA-MAA)

Nothosauria (SPA-CRN)

Les nothosaures s.s. sont des reptiles marins souvent de grande taille, possédant un crâne long et largement fenestré. Leur corps est fuselé et les membres non transformés en palettes natatoires, ce qui devait permettre des retours occasionnels sur la terre ferme. Durant le Trias moyen ce groupe est particulièrement diversifié tant en domaine germanique que téthysien.

Comme cela a déjà été mentionné, les nothosaures s.s. ont été classiquement inclus avec les pachypleurosaures parmi les Nothosauria. Cependant, les derniers travaux montrent que les Nothosauria correspondent à un assemblage paraphylétique et que les nothosaures s.s. doivent être considérés comme des Eusauropterygia (Tschanz 1989, Rieppel 1993a).

- *Incertae sedis*

Les plus anciens restes de nothosaures ont été trouvés dans le Spathien et demeurent d'attribution problématique. Il s'agit de *Kwangsisaurus* du Spathien de Chine (Young 1959, 1978) et de *Metanotothosaurus* du Spathien (Mazin 1986a) ou de l'Anisien (Onuki & Bando 1959) du Japon (Yabe & Shikama 1948).

- Famille Corosauridae (CRN?)

La famille Corosauridae est fondée sur le seul genre monospécifique *Corosaurus*, provenant de l'"Alcova limestone" du Wyoming (Case 1936, Zangerl 1963). La formation a longtemps été considérée comme d'âge Carnien. Récemment, Storrs (1991a) a proposé un âge Spathien ou Anisien basal, basé sur des analyses géochimiques et de

faunes associées. Néanmoins, les arguments invoqués restent ambigus et un âge Carnien a été maintenu dans ce travail, dans l'attente de précisions.

- *Famille Simosauridae (ANS-CRN)

Simosaurus trouvé dans le Trias moyen de France, d'Allemagne et d'Israël, ainsi que *Shingyisaurus* provenant de l'Anisien de Chine sont les seuls genres appartenant à la famille Simosauridae (Mazin 1988). Cette famille est probablement présente dans le Carnien par des restes fragmentaires (Schmidt 1987, Storrs 1991a).

- Famille Cymatosauridae (ANS)

Les Cymatosauridae sont connus par de nombreux spécimens trouvés dans l'Anisien de Silésie (Pologne) qui sont regroupés dans le genre *Cymatosaurus*. Aucune révision même ancienne de ces formes n'a été faite. Les cymatosauridés sont classés alternativement parmi les nothosaures (Carroll 1987) ou parmi les plésiosaures (Mazin 1988). Ils sont ici considérés comme des Eusauropterygia, groupe frère des nothosauridés (Storrs 1993).

- *Famille Nothosauridae (SPA?-CRN)

Cette famille est connue de manière sûre dès l'Anisien mais il se pourrait que des restes fragmentaires provenant du Spathien lui soient attribuables (Storrs 1991a). Les Nothosauridae sont connus jusque dans le Carnien par le genre *Nothosaurus* mais c'est pendant le Trias moyen qu'ils sont le plus diversifiés. Le groupe est très fréquent en Europe mais il a aussi été retrouvé en Israël, en Afrique du Nord et en Chine attestant d'une vaste distribution (Mazin 1988, Tschanz 1989). Les genres retenus ici comme valides sont *Ceresiosaurus*, *Chinchenia*, *Conchiosaurus*, *Silvestrosaurus*, *Lariosaurus*, *Nothosaurus*, *Paranothosaurus*, *Proneusticosaurus* et *Sanchiaosaurus* (Mazin 1988, Storrs 1993).

Plesiosauria (ANS-MAA)

Trois groupes distincts de Plesiosauria sont considérés dans ce travail. Les Pistosauroidea (Pistosauridae) ne sont représentés que dans le Trias. Les Plesiosauroidea (Plesiosauridae, Cryptoclididae et Elasmosauridae), connus de la fin du Trias à la fin du Crétacé, sont caractérisés par un corps trapu, une tête de petite taille, des pattes transformées en palettes natatoires et un cou plus ou moins long, pouvant atteindre des longueurs considérables chez les élasmosauridés du Crétacé supérieur. Il s'agissait probablement de nageurs lents chassant à l'affût. Enfin, chez les Pliosauroidea (Pliosauridae), représentés du début du Jurassique à la fin du Crétacé, le corps est plus hydrodynamique, le cou court, la tête proportionnellement grande et les pattes transformées également en palettes. Les pliosaures étaient de grands prédateurs rapides chassant probablement à la poursuite.

Les formes du Jurassique moyen-supérieur d'Europe (Tarlo 1960, Brown 1981) et d'Amérique du Sud (Gasparini 1985) ainsi que du Crétacé d'Amérique du Nord (Welles 1962) sont relativement bien connues, tandis que celles du Jurassique inférieur sont en cours de révision.

Des restes possibles de plésiosaures provenant du Paléocène des Etats-Unis ont été décrits récemment (Lucas & Reynolds 1993) mais les arguments demeurent faibles et ceci reste à démontrer.

- Famille Pistosauridae (ANS)

Pistosaurus, de l'Anisien d'Allemagne, est le seul représentant de la famille Pistosauridae et a été récemment révisé (Sues 1987b). Ce taxon combine à la fois des caractères "nothosauriens" et plésiosauriens, d'où sa position systématique incertaine. Il a en effet été classé alternativement parmi les nothosaures (Carroll 1987), les plésiosaures (Mazin 1988, Storrs 1993) ou enfin comme un ordre à part (Sanz 1983b). Dans ce travail, *Pistosaurus* a été considéré comme un Plesiosauria, groupe frère des Plesiosauroidea et des Pliosauroides (Storrs 1993).

- *Famille Plesiosauridae (RHT-TOA)

La famille Plesiosauridae ne contient que le genre *Plesiosaurus* (Brown 1981). Depuis la création de ce genre (Conybeare 1821), plus de cent espèces couvrant presque toute la durée du Mésozoïque lui ont été attribuées (pour un inventaire, voir Kuhn 1934b). En fait, ces espèces sont invalides pour la plupart, car fondées sur du matériel trop fragmentaire et/ou non diagnostique. Quatre espèces sont ici retenues: *P. dolichodeirus* et *P. conybearei*, du Lias inférieur d'Angleterre ainsi que *P. guilelmiimperatoris* et *P. brachypterygius* du Lias supérieur d'Allemagne. Il n'est pas improbable que des restes appartenant à cette famille soient présents dans le Rhétien de France (Bardet & Cuny 1993) et d'Angleterre (Taylor & Cruickshank 1993b).

- *Famille Elasmosauridae (SIN-MAA)

Jusqu'à présent, le plus ancien représentant des elasmosauridés était *Microcleidus* du Toarcien d'Angleterre (Brown 1981). Dans ce travail, *Eretmosaurus* du Sinémurien d'Angleterre est considéré comme le plus ancien elasmosauridé (Brown & Bardet, en prép.).

Plusieurs taxons rattachés habituellement à d'autres familles de Plesiosauria sont ici considérés comme des elasmosaures: *Plesiosaurus tournemirensis* du Toarcien de France (Sciau *et al.* 1990), *Eretmosaurus* du Sinémurien d'Angleterre (Brown 1981) de même qu'*Aristonectes* et *Morturneria*, respectivement du Maastrichtien d'Amérique du Sud (Gasparini 1985) et d'Antarctique (Chatterjee & Small 1989, Chatterjee & Creisley 1994).

Pour le Jurassique, outre *Eretmosaurus*, sont retenus comme valides les genres *Microcleidus* (Toarcien d'Angleterre) et *Muraenosaurus* (Callovien d'Angleterre et de France) (Brown 1981, Bardet *et al.* 1991d). Des restes d'elasmosauridés indéterminés ont aussi été trouvés dans le Jurassique supérieur du Wyoming (Mehl 1912) et dans le Callovien d'Argentine (Gasparini & Spalletti 1993).

Pour le Crétacé, outre *Aristonectes* et *Morturneria* ont été considérés comme valides *Brancasaurus*, du Berriasien d'Allemagne (Wegner 1914); *Alzadasaurus* décrit de l'Aptien au Campanien en Amérique du Sud (Welles 1962, Goñi & Gasparini 1983) et du Nord (Welles 1962); *Elasmosaurus*, *Hydralmosaurus*, *Styxosaurus* et

Leurospondylus du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Welles 1962); *Aphrosaurus*, *Fresnosaurus*, *Hydrotherosaurus*, *Morenosaurus* du Maastrichtien de Californie (Welles 1962); ainsi que *Mauisaurus* et *Tuarangisaurus* du Maastrichtien de Nouvelle-Zélande (Welles & Gregg 1971, Wiffen & Moisley 1986). D'autres restes plus fragmentaires ont été trouvés en Antarctique (Gasparini *et al.* 1984), en Russie (Rozhdestvenskiy 1973), au Japon (Nakaya 1989), au Maroc (Arambourg 1952), à Madagascar (Bardet & Termier 1990) et en Europe (Persson 1959, Mulder 1985, 1990, Bardet & Godefroit 1995).

- *Famille Cryptoclididae (CLV-TTH)

Une mise au point systématique et stratigraphique des Cryptoclididae est nécessaire. D'une part, comme cela a déjà été dit, *Aristonectes* et *Morturneria* (nouveau nom de *Turneria*, préoccupé, Chatterjee & Creisler 1994) ont été réattribués à des élasmosauridés (Bardet *et al.* 1991c). D'autre part, *Colymbosaurus* et *Tricleidus*, classés parmi les Elasmosauridae, seraient en fait des Cryptoclididae (Brown 1993). Enfin, *Kimmerosaurus* serait un synonyme de *Colymbosaurus* (Brown *et al.* 1986). En l'état actuel des connaissances, la famille Cryptoclididae comprendrait les genres *Cryptoclidus*, *Colymbosaurus* et *Tricleidus*, provenant du Jurassique moyen-supérieur d'Angleterre et de France (Bardet 1993, Brown 1993). Des restes fragmentaires de cryptoclididés ont par ailleurs été décrits dans le Callovien d'Argentine (Gasparini & Spalletti 1993), le Kimméridgien d'Inde (Bardet *et al.* 1991c), le Jurassique supérieur du Wyoming (Knight 1900, Mehl 1912) et du Spitzberg (Persson 1961).

- *Famille Pliosauridae (HET-MAA)

Les pliosaures du Jurassique inférieur demeurent assez mal connus et nécessiteraient une révision. Dans ce travail, les genres suivants ont été considérés comme valides: *Eurycleidus*, *Archaeonectrus* et *Macroplata* du Lias inférieur d'Angleterre ainsi que *Rhomaleosaurus* du Toarcien d'Angleterre (Andrews 1922a, Taylor 1992) et d'Allemagne (Fraas 1910). *Bishanopliosaurus*, du Toarcien de Chine, et *Plesiosaurus propinquus* du Toarcien d'Angleterre sont des formes mal connues à réviser de même que certains restes du Lias inférieur d'Allemagne (Brandes 1914) et d'Angleterre (Owen 1840).

Les pliosaures du Jurassique moyen et supérieur ont été révisés par Tarlo (1960). *Pliosaurus*, *Liopleurodon*, *Peloneustes* et *Simolestes* ont essentiellement été trouvés en Europe (Andrews 1913, Bardet 1993, Bardet *et al.* 1993b, c). Le genre *Simolestes* a aussi été retrouvé dans le Tithonien d'Inde (Bardet *et al.* 1991c) et *Liopleurodon* est quant à lui connu aussi dans le Tithonien d'Argentine (Gasparini *et al.* 1982) et de Russie (Halstead 1971). Enfin, le genre *Strongylokrotophus* a été décrit dans le Tithonien de Russie (Novozhilov 1964) mais nécessiterait une révision.

Les pliosaures du Crétacé demeurent encore mal connus et sont représentés par les genres suivants: *Peyerus* du Valanginien d'Afrique du Sud (Andrews 1911a), *Leptocleidus*, du Barrémien d'Angleterre (Andrews 1922b), *Kronosaurus* de l'Albien du Queensland (Longman 1924) et de l'Aptien de Colombie (Acosta *et al.* 1979, Hampe 1992), *Brachauchenius*, *Ceraunosaurus* et *Trinacromerum* du Cénomanien-Turonien d'Amérique du Nord (Welles 1962, Carpenter 1989), *Polyptychodon* du Cénomanien

d'Europe (Owen 1841) et d'Amérique du Nord (Welles & Slaughter 1963) et *Dolichorhynchops* du Santonien-Campanien d'Amérique du Nord (Welles 1962). Des restes fragmentaires provenant du Campanien du Manitoba (Bardack 1967) ont aussi été rapportés à *Trinacromerum* mais ces attributions demeurent discutables. Enfin, des restes fragmentaires de pliosaure ont aussi été décrits dans des sédiments du Crétacé final d'Argentine (Gasparini & Goñi 1985), du Japon (Nakaya 1989), d'Europe (Persson 1959, Renesto 1993a, Bardet & Godefroit 1995) et de Nouvelle-Zélande (Wiffen & Moaisley 1986).

Ichthyopterygia (NML-CEN)

Les ichthyosaures constituent un groupe de reptiles marins dont l'adaptation à la vie aquatique est très poussée. Connus dès le Trias inférieur (Nammalien supérieur) par des restes fragmentaires provenant du Spitzberg (Cox & Smith 1973) et de Colombie britannique (Callaway & Brinkman 1989), ils ne sont plus connus après le Cénomanién (Baird 1984a, Bardet 1992). Les formes triassiques se caractérisent par un mode de vie généralement côtier. Durant cette période, le groupe est représenté par de nombreux types morphologiques et écologiques. La propulsion s'effectue grâce à une longue queue tandis que la stabilisation est assurée déjà par des palettes natatoires. Dès le début du Trias supérieur, se mettent en place des formes plus adaptées à la vie aquatique: corps hydrodynamique, nageoire caudale propulsive, palettes natatoires directrices à hyperphalangie et hyperdactylie poussées, etc. (Mazin 1988). Au Jurassique et au Crétacé, les ichthyosaures sont tous des animaux de haute-mer au corps parfaitement hydrodynamique.

Les ichthyosaures du Trias, encore mal connus jusqu'à ces dernières années, ont été récemment révisés par plusieurs auteurs (Mazin 1982, 1988, Callaway & Massare 1989, Massare & Callaway 1989). Des révisions sont disponibles pour les ichthyosaures du Jurassique d'Europe (McGowan 1974a, 1974b, 1979, Kirton 1983, Godefroit 1994b). Les ichthyosaures du Crétacé restent mal connus (McGowan 1972, Bardet 1989) et sont en cours de révision (Bardet 1990a, Bardet *et al.* 1991b).

Les principaux problèmes qui se posent pour la classification des ichthyosaures concernent la définition des familles et des rangs taxinomiques supérieurs, dont les limites demeurent souvent imprécises. La classification de Mazin (1988) a été suivie dans ce travail. Récemment, une nouvelle classification a été proposée pour les ichthyosaures post-triassiques (Godefroit 1994b). Ce travail n'étant pas encore publié, cette classification n'a pas été utilisée pour respecter l'ordre de priorité.

• *Incertae sedis*

Sont classés comme ichthyosaures *incertae sedis* les restes fragmentaires du Smithien du Spitzberg et de Colombie britannique (Cox & Smith 1973, Callaway & Brinkman 1989); les genres du Spathien, à savoir, *Griippia* (Spitzberg et Colombie britannique), *Svalbardosaurus* (Spitzberg), *Chaohusaurus* et *Chensaurus* (Chine), *Utatusaurus* (Japon et Colombie britannique), *Thaisaurus* (Thaïlande) et enfin, *Phalarodon* du Trias moyen des Etats-Unis, de Colombie britannique et du Spitzberg (Mazin 1988, Callaway & Massare 1989, Mazin *et al.* 1991, Brinkman *et al.* 1992,

Nicholls & Brinkman 1993b).

- *Famille Omphalosauridae (SPA-ANS)

Cette famille est représentée par les genres *Omphalosaurus* (Spathien-Anisien) et *Tholodus* (Anisien). Ces deux genres se caractérisent par une dentition broyeuse et une répartition géographique étendue puisque *Omphalosaurus* est connu au Spitzberg et au Nevada tandis que *Tholodus* provient du Muschelkalk d'Allemagne (Mazin 1988, Callaway & Massare 1989, Sander & Mazin 1993). Cette famille est considérée comme le groupe frère des Euichthyopterygia (Mazin 1988).

- Euichthyopterygia *incertae sedis*

La position systématique de *Pessosaurus* de l'Anisien du Spitzberg et de Colombie britannique ainsi que d'*Himalayasaurus* et de *Tibetosaurus* du Norien du Tibet demeure floue (Mazin 1988).

- *Famille Mixosauridae (SPA-LAD)

Mixosaurus est le seul représentant de la famille. C'est un genre très commun pendant le Trias moyen et ses restes ont été découverts récemment dans le Trias inférieur de Colombie britannique (Callaway & Brinkman 1989). Les mixosauridés sont cosmopolites car ils ont été trouvés en Europe, au Spitzberg, en Amérique du Nord, en Chine et peut-être à Timor (Callaway & Massare 1989, Sander & Mazin 1993).

- *Famille Shastasauridae (SPA?-RHT)

Cette famille est connue essentiellement par des spécimens provenant du Trias moyen du Nevada, de Suisse et du Spitzberg (*Cymbospondylus*) ainsi que du Carnien de Californie (*Shastasaurus*, *Merriamia*, *Torectonemus* et *Californosaurus*) (Merriam 1902, Callaway & Brinkman 1989, Callaway & Massare 1989, Sander 1989b, 1992, Mazin & Sander 1993). Les shastasauridés sont aussi présents dans le Trias inférieur de l'Idaho (Massare & Callaway 1994) ainsi que dans le Carnien de Nouvelle-Zélande (Campbell 1965) et dans le "Rhétien" de France (Bardet & Cuny 1993), ce qui permet d'étendre la répartition stratigraphique de cette famille. Certains taxons sont de grande taille (jusqu'à 10 mètres) et montrent déjà des adaptations à un mode de vie pélagique.

- Famille Shonisauridae (CRN-NOR)

Shonisaurus est un ichthyosaure géant (jusqu'à 15 mètres) du Carnien du Nevada (Camp 1976, 1980) et du Norien de Nouvelle-Calédonie (Mazin 1985). Classé à l'origine parmi les Shastasauridae (Camp 1976, 1980), *Shonisaurus* a été inclus dans une famille à part, sur la base de caractères crâniens particuliers (Mazin 1988), mais ceci reste à confirmer.

- *Famille Ichthyosauridae (HET-TTH)

Cette famille regroupe les genres *Ichthyosaurus*, du Lias d'Angleterre (McGowan 1974b), *Ophthalmosaurus* du Callovien d'Europe (Kirton 1983) et du Tithonien d'Argentine (Gasparini 1988) et *Baptanodon* de l'Oxfordien des Etats-Unis (Baghai &

Massare 1989). Les genres *Ophthalmosaurus* et *Baptanodon* partagent des caractères très dérivés (anneau sclérotique de grande taille et perte partielle voire totale des dents) qui pourraient témoigner non pas d'une synonymie entre les deux genres, comme cela a été suggéré à plusieurs reprises, mais plutôt d'un type écologique particulier.

- Famille Stenopterygidae (TOA)

Cette famille est basée sur le genre *Stenopterygius*, provenant du Toarcien d'Allemagne (McGowan 1974a, 1979), de Belgique et du Luxembourg (Godefroit 1994a) ainsi que de France (Sander & Bucher 1993). La validité de cette famille est actuellement discutable (Godefroit 1994a).

- Famille Leptopterygidae (RHT-TOA)

La famille Leptopterygidae rassemble classiquement des formes hétérogènes connues du Rhétien jusqu'au Cénomanién. Dans ce travail, il a été choisi de regrouper sous ce nom seulement les formes du Lias d'Europe, à savoir *Leptopterygius*, *Eurhinosaurus*, *Excalibosaurus*, de part leur structure crânienne unique. En effet, ces trois genres partagent un rostre de type espadon (mâchoire inférieure réduite par rapport à la supérieure) (McGowan 1986, 1989, 1993). Quant à *Temnodontosaurus*, sa position systématique demeure floue et ce genre est provisoirement retenu parmi les leptopterygides (McGowan 1974a). Le Rhétien de France a livré des restes potentiellement attribuables aux leptopterygides (Bardet & Cuny 1993)

- Famille Platypterygidae (KIM-CEN)

Grendelius et *Nannopterygius* du Kimméridgien d'Angleterre (McGowan 1976, Kirton 1983) ainsi que le genre cosmopolite *Platypterygius* du Crétacé, sont ici considérés comme une famille à part. Il s'agit d'ichthyosaures massifs, de grande taille, possédant des caractères dentaires et crâniens particuliers. L'extension stratigraphique de *Platypterygius*, considérée comme Berriasien-Cénomanién par McGowan (1972), est réduite dans ce travail à Aptien-Cénomanién. En effet, les formes du Néocomien sont mal définies et leurs affinités avec *Platypterygius* restent à démontrer. De même, *Simbirskiasaurus* de l'Hauterivién de Russie (Otschev & Efimov 1985) nécessiterait une étude plus approfondie. Par contre, sur la base des différences morphologiques observées chez les ichthyosaures crétacés, il n'est pas exclu que plusieurs genres soient présents durant cette période (Bardet 1990a).

ANALYSES DE DIVERSITE

QUALITE DU REGISTRE FOSSILE

(Tableau 2)

La qualité du registre fossile des reptiles marins n'est pas équivalente pour tous les étages. Certains intervalles stratigraphiques comme l'Aalénien-Bathonien (Jurassique moyen) et le Berriasien-Aptien (Crétacé inférieur) ont livré très peu de restes. Ces

ETAGES	FF	FT	SCM
Spa	6	6	100
Ans	16	17	94
Lad	12	13	92
Crn	8	8	100
Nor	4	4	100
Rht	5	5	100
Het	4	4	100
Sin	6	6	100
Plb	1	6	16
Toa	7	8	87
Aal	1	5	20
Baj	0	5	0
Bth	2	5	40
Civ	7	7	100
Oxf	3	7	42
Kim	7	9	77
Tth	7	9	77
Ber	2	5	40
Vlg	3	5	60
Hau	2	4	50
Brm	0	3	0
Apt	4	4	100
Alb	5	7	71
Cen	9	11	81
Tur	8	9	88
Con	2	8	25
San	7	8	87
Cmp	9	10	90
Maa	10	11	90
Dan	3	7	43

Tableau 2.— Calcul du SCM (Simple Completeness Metric, *sensu* Paul 1982) qui correspond au nombre de familles représentées par des fossiles (FF) divisé par le nombre total de familles (FT). Les abréviations stratigraphiques sont tirées de Harland *et al.* (1989).

intervalles représentent 28 % de la durée du Mésozoïque mais ont livré seulement 8 % du nombre de genres et 5 % du nombre d'espèces. Le pourcentage de familles y est par contre plus élevé (24 %), parce que ce niveau taxinomique compte moins de taxons lazares que les rangs inférieurs.

Au contraire, certains étages tels que l'Anisien-Ladinien (Monte San Giorgio), le Toarcien (Holzmaden), le Callovien (Oxford Clay), le Tithonien (Solnhofen) et le Campanien-Maastrichtien (gisements Nord-Américains et Belgique-Hollande) montrent une diversité importante, en partie due aux effets "lagerstätten" et "monographique".

Pour estimer quantitativement le degré de perfection du registre fossile, le SCM a été calculé pour chaque étage, du Spathien au Danien (tabl. 2). Les valeurs sont comprises entre 0 % (Bajocien, Barrémien) et 100 % (Spathien, Carnien-Sinémurien,

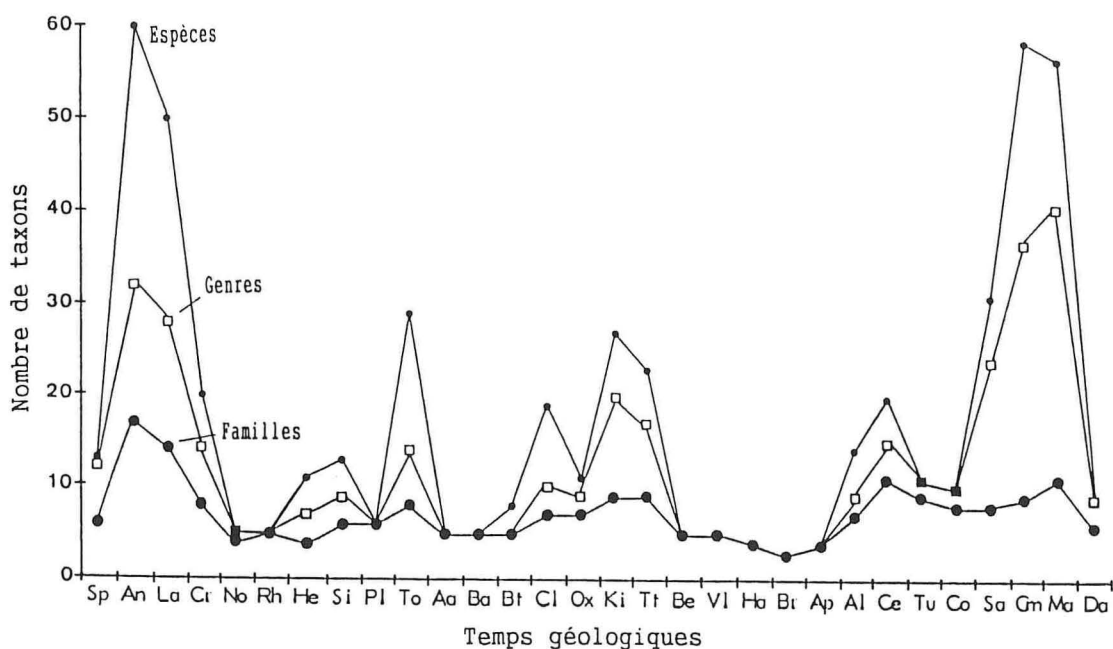


Figure 3.— Diversité globale des reptiles marins du Trias inférieur (Spathien) au Paléogène (Danien).

Callovien, Aptien). Pour la plupart des étages, la valeur du SCM est située entre 50 % et 100 % mais elle est inférieure à 50 % pour le Pliensbachien, Aalénien, Bathonien, Oxfordien, Berriasien et Coniacien.

DIVERSITE GLOBALE

(Figure 3)

Durant le Trias moyen (Anisien-Ladinien) et le Crétacé supérieur (Campanien-Maastrichtien), les reptiles marins sont particulièrement bien représentés. Ces quatre étages, qui représentent moins de 14 % de la durée totale du Mésozoïque, ont livré environ 63 % du nombre total de familles, 50 % de genres et d'espèces de reptiles marins. Plusieurs épisodes de diversification moins importants ont aussi été repérés au Toarcien, Kimméridgien-Tithonien, et Santonien.

Comme cela a déjà été dit, les reptiles marins sont très peu représentés durant les intervalles Aalénien-Bathonien et Berriasien-Aptien, témoignant d'un changement de qualité du registre fossile probablement en rapport avec le régime général des transgressions-régressions (Haubold 1990).

Deux chutes de diversité sont ici attribuées à des crises biologiques. Il s'agit des limites Ladinien/Carnien et Maastrichtien/Danien. Dans le premier cas, 64 % des familles, 83 % des genres et 98 % des espèces disparaissent. La crise Crétacé-Tertiaire est quant à elle marquée par la disparition de 36 % des familles, 88 % des genres et

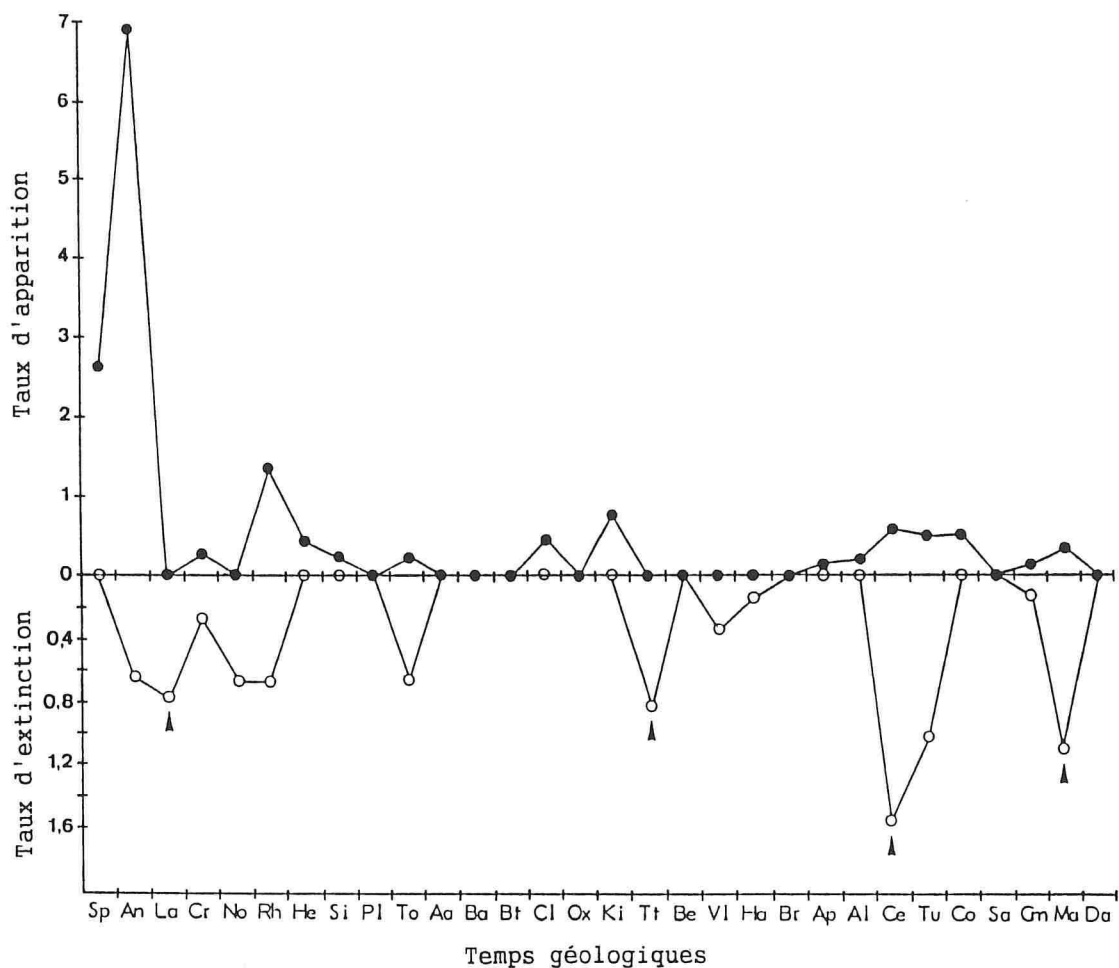


Figure 4.— Taux d'apparition et d'extinction des familles de reptiles marins du Trias inférieur (Spathien) au Paléogène (Danien).

98 % des espèces. Les courbes témoignent aussi de chutes de diversité plus modestes aux limites Carnien-Norien, Tithonien-Berriasien et Cénomanién-Turonien.

TAUX D'APPARITION ET D'EXTINCTION

(Figure 4)

Les graphiques mettant en jeu les taux d'apparition et d'extinction peuvent être corrélés globalement avec les courbes de diversité.

Au niveau familial, les taux d'extinction les plus importants se situent au Ladinien, Tithonien, Cénomanién, Turonien et Maastrichtien. Tous, à l'exception du Turonien, correspondent aux chutes de diversité précédemment mentionnées. Au niveau

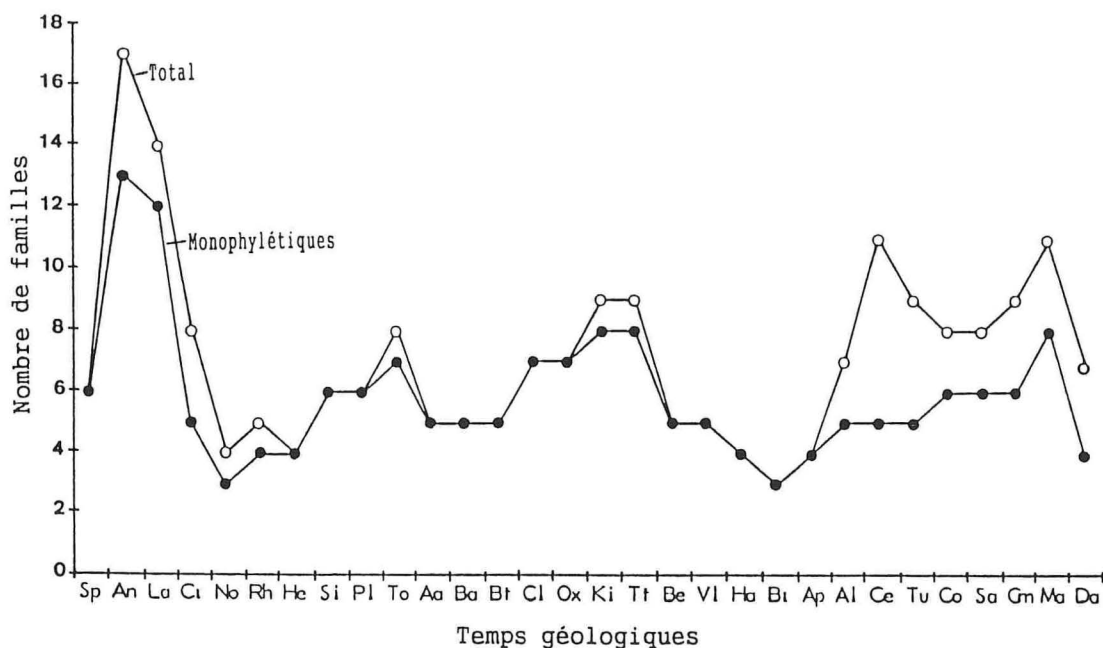


Figure 5.— Comparaison du nombre total de familles avec le nombre de familles monophylétiques de reptiles marins du Trias inférieur (Spathien) au Paléogène (Danien).

générique, les taux les plus élevés sont localisés au Spathien, Cénomaniens et Maastrichtien.

Les taux d'apparition les plus élevés pour le niveau familial se situent au Spathien, à l'Anisien et au Rhétien. Pour les genres, les taux les plus importants sont situés au Spathien, à l'Anisien, au Kimméridgien et au Santonien.

FIABILITE DU REGISTRE FOSSILE (Figures 3 et 5)

La comparaison des courbes globales de diversité pour les trois niveaux taxinomiques étudiés (fig. 3) montre que la courbe familiale est globalement corrélée aux courbes générique et spécifique: les mêmes fluctuations de diversité sont observables, la morphologie de la courbe étant d'autant plus amplifiée que le niveau taxinomique est bas. On constate donc que les familles définies sont relativement fiables dans la mesure où elles sont capables de refléter les modèles évolutifs des rangs taxinomiques inférieurs (Sepkoski 1987).

De même, une comparaison de la courbe basée sur l'ensemble des familles connues avec celle mettant seulement en jeu les familles monophylétiques (fig. 5), montre qu'il existe peu de différences entre les deux. Les intervalles où les deux courbes se superposent correspondent globalement aux périodes où le registre fossile est faible. Au contraire, les courbes ne se superposent pas durant les laps de temps où le registre

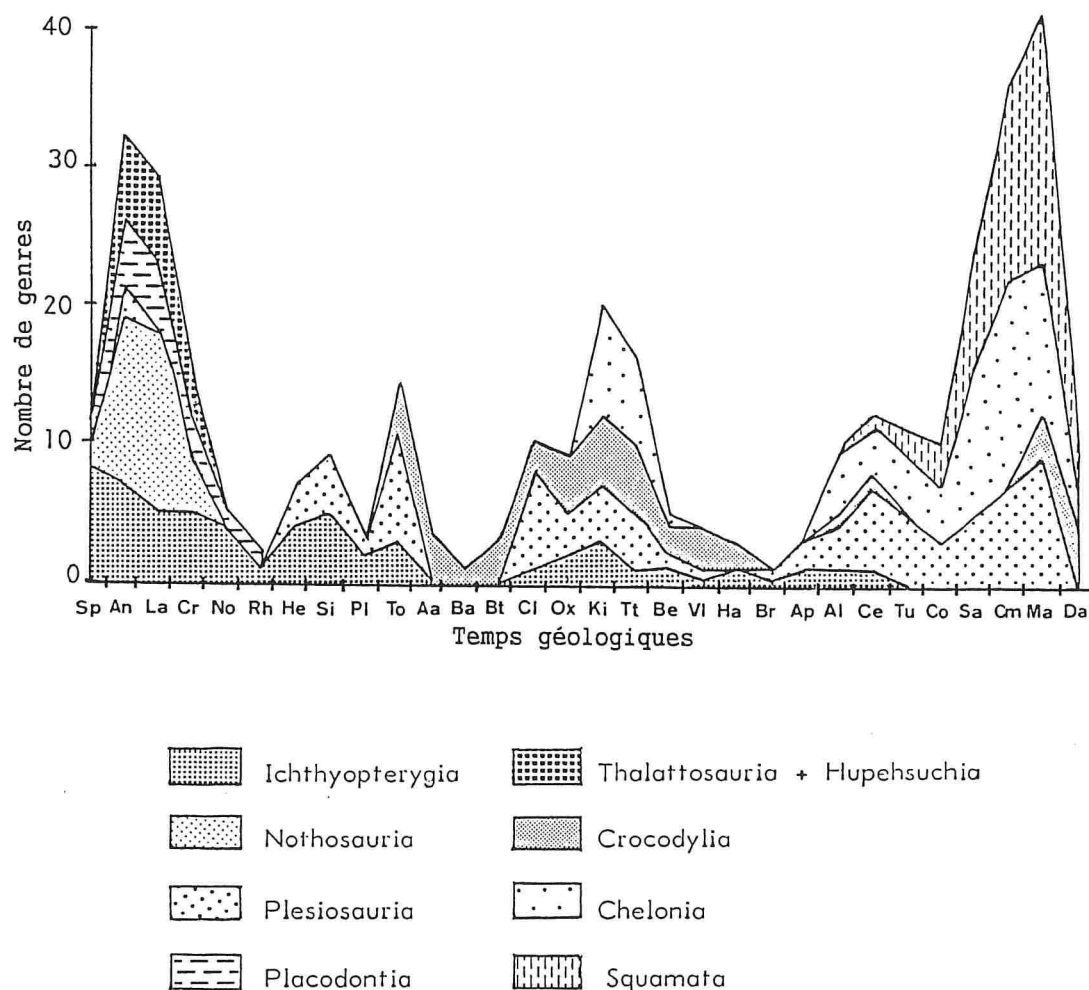


Figure 6.— Assemblages fauniques de reptiles marins mésozoïques du Trias inférieur (Spathien) au Paléogène (Danien).

fossile est mieux documenté. Les différences entre les deux courbes demeurent assez faibles pour l'ensemble du Trias, le Toarcien et le Kimmérigien-Tithonien, probablement en rapport avec le nombre important d'études récentes consacrées aux reptiles marins de ces niveaux. Par contre, les différences sont notables pour l'ensemble du Crétacé supérieur, période paradoxalement bien étudiée mais où peu de révisions synthétiques récentes sont disponibles. Un effort quant à la définition des familles de reptiles marins connues durant cet intervalle reste donc à faire.

ASSEMBLAGES ET REORGANISATIONS FAUNIQUES

(Figure 6)

L'élaboration de courbes de diversité cumulées mettant en jeu simultanément tous

les groupes de reptiles marins a permis de définir plusieurs assemblages fauniques mésozoïques, entrecoupés de périodes de réorganisations. Il faut signaler que ces modèles de diversité et de réorganisations fauniques sont en accord, pour les faunes du Jurassique et du Crétacé, avec ceux proposés par Massare (1987), à partir de l'analyse des types de prédation.

La fin du Trias inférieur (Spathien) et le Trias moyen se caractérisent par une diversité importante des reptiles marins. Les faunes sont dominées par des formes inféodées au milieu littoral tels que les "nothosaures", les ichthyosaures et les placodontes. D'autres formes originales telles que les thalattosaures et les hupehsuchiens complètent cet assemblage.

Le Trias supérieur est ici considéré comme une période de réorganisation faunique amenant à un remplacement progressif des reptiles marins côtiers par des formes plus pélagiques. A la fin du Trias, seuls les groupes qui ont développé des représentants de haute-mer subsistent.

Ainsi, le Lias est caractérisé par une faune pélagique diverse dominée par les ichthyosaures et les plésiosaures, à laquelle vient s'ajouter les thalattosuchiens vers la fin de cette période.

Le Jurassique moyen est considéré comme une période de réorganisation, causée par une compétition parmi les reptiles marins (réduction des ichthyosaures au profit des pliosaures et des crocodiles) (Massare 1987).

L'intervalle Callovien-Jurassique supérieur compte une variété notable des types de prédateurs où dominent pliosaures et crocodiles. Les tortues littorales sont aussi bien diversifiées durant cette période.

Le Crétacé inférieur est marqué par une réorganisation des faunes de reptiles marins, probablement liée à une compétition avec les requins et les grands poissons téléostéens (Massare 1987).

Le Crétacé supérieur se caractérise donc par une diminution des types de prédateurs reptiliens et un remplacement des pliosaures et des crocodiles par les mosasaures. Les élasmosaures et les tortues pélagiques complètent ces faunes.

DISCUSSION DES EVENEMENTS

LES FAUNES DU SPATHIEN-LADINIEN

(Figure 7)

Cet intervalle correspond à une grande diversification des reptiles marins qui débute au Spathien et va s'accentuer durant le Trias moyen. La diversité globale ainsi que les taux d'apparition y sont très élevés. Cette radiation, la plus importante de tout le Mésozoïque, s'exprime aussi bien en nombre de taxons qu'en nombre de types écologiques représentés. Les faunes sont essentiellement côtières et dominées par les "nothosaures", les ichthyosaures et les placodontes. Les "nothosaures" connaissent

incontestablement la radiation la plus intense étant donné que le nombre d'espèces connues au Trias moyen représente environ 1/3 du nombre total de reptiles marins connus durant ce laps de temps. Les ichthyosaures sont déjà abondants au Spathien et durant le Trias moyen ils se caractérisent presque tous par un régime alimentaire durophage et une taille modérée qui devaient les confiner au domaine littoral. Pourtant, apparaissent déjà des formes de taille plus importante telles que *Cymbospondylus*, qui devaient être capables de s'aventurer plus loin en mer. Quant aux placodontes, c'est durant le Trias moyen qu'ils sont le plus diversifiés, même si leur radiation demeure modeste. Il est intéressant de noter que les ichthyosaures sont rarement associés dans les gisements avec les nothosaures et les placodontes, ce qui laisse supposer un milieu de vie légèrement différent (Mazin 1988). Durant cette période sont aussi représentés les thalattosaures, hupehsuchiens et les premiers représentants des plésiosaures (*Pistosaurus*).

La radiation du Trias inférieur-moyen se traduit donc par la mise en place de groupes de reptiles marins pour la plupart propres au Trias et essentiellement inféodés aux milieux côtiers de la Téthys. Ces formes sont aussi retrouvées dans les domaines germanique, nord-laurasiatique et est-pacifique (Mazin 1988). Ce foisonnement est probablement à corréler avec la transgression qui marque cet intervalle temporel, dont le résultat est une augmentation significative de l'aire du domaine épicontinental, où vivaient tous ces groupes.

LA CRISE LADINIEN-CARNIEN

Le passage du Trias moyen au Trias supérieur est marqué par une extinction massive au sein des reptiles marins. Les analyses de diversité globale montrent une chute importante du nombre de taxons et des taux d'extinction familial et générique élevés. Globalement, la transition Ladinien-Carnien est caractérisée par la perte de 64 % des familles et 83 % des genres. Les familles qui disparaissent sont:

- Pachypleurosauroidea: Pachypleurosauridae, Keichousauridae
- Placodontia: Placodontidae, Cyamodontidae
- Ichthyopterygia: Mixosauridae
- Thalattosauria: Askeptosauridae, Claraziidae
- Hupehsuchia: Nanchangosauridae
- Helveticosauroidae: Helveticosauridae.

Les "nothosaures" sont les plus affectés puisque seulement 1/4 des genres connus au Ladinien persistent durant le Carnien tandis qu'aucune espèce du Ladinien n'est connue au Carnien. Parmi les placodontes, seule la famille des Placochelyidae persiste pendant le Trias supérieur. Les thalattosaures sont également touchés car les familles présentes pendant le Trias moyen ne sont plus retrouvées par la suite, à l'exception des Thalattosauridae. De même, les hupehsuchiens, cymatosauridés et pistosauridés ne sont apparemment pas connus dans le registre fossile en dehors du Trias moyen. Les ichthyosaures semblent moins affectés durant cette transition car, alors que les formes inféodées au milieu côtier disparaissent, les formes plus pélagiques telles que les Shastasauridae persistent.

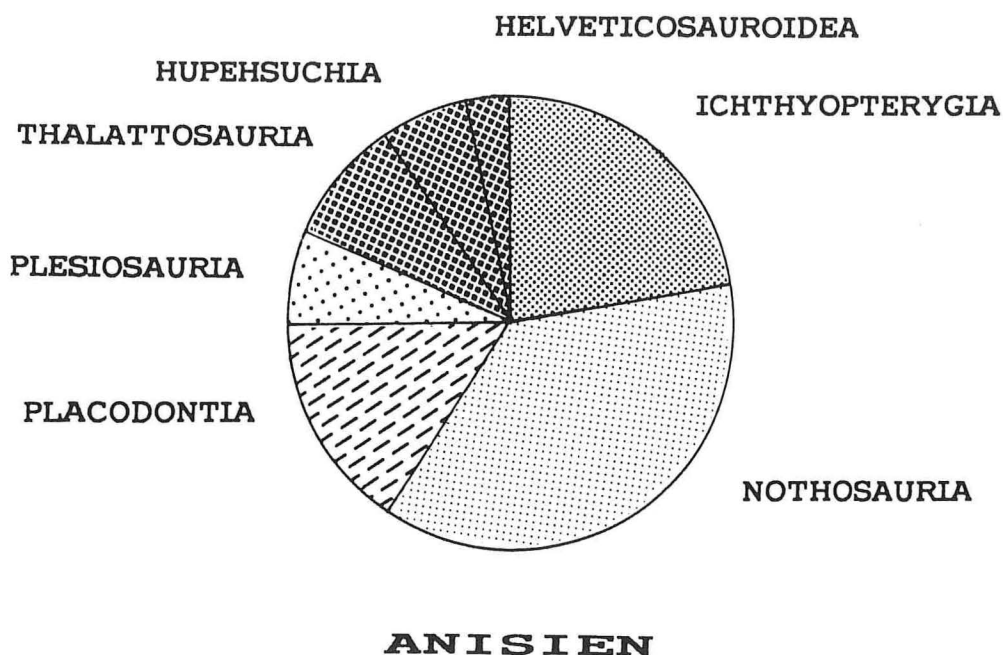


Figure 7.— Modèle de diversité des faunes de reptiles marins exprimé en pourcentage du nombre de genres à l'Anisien (Trias moyen).

La limite Ladinien-Carnien marque le début d'une importante phase de régression (Haq *et al.* 1987), qui se traduit par une restriction du domaine épicontinental, où vivaient ces groupes de reptiles marins. Cette régression pourrait avoir affecté tout particulièrement les groupes adaptés à un mode de vie côtier tels que les "nothosaures", placodontes et thalattosaures. Seules les formes déjà adaptées à un mode de vie de mer plus ouverte, tels que certains ichthyosaures, ne semblent pas avoir ressenti les effets restrictifs de la régression.

Néanmoins, plusieurs problèmes se posent quant aux modalités de cette extinction:

- les données stratigraphiques demeurent pour l'instant trop imprécises pour pouvoir caler correctement cette période de crise dans le temps. En effet, beaucoup de taxons trouvés dans le Trias germanique au siècle dernier sont connus comme provenant du "Muschelkalk supérieur" ce qui demeure vague pour les replacer dans un contexte stratigraphique précis.
- la transition Ladinien-Carnien correspond à un changement dans la qualité du registre fossile puisque cette limite marque le début d'une phase régressive. Néanmoins, il semblerait que l'ampleur des disparitions des faunes durant cet intervalle ne puisse s'expliquer simplement et uniquement par un changement de qualité du registre fossile d'autant plus que la valeur du SCM calculé au niveau familial est de 100 % au Carnien contre 92 % au Ladinien.

- une phase d'extinction a été attestée pour de nombreux autres groupes d'organismes aussi variés que les ammonites, les bivalves, les conodontes, les échinoïdes et les crinoïdes à la fin du Carnien inférieur (Benton 1991). Aucune phase d'extinction n'a pour l'instant été détectée dans le Ladinien, si ce n'est pour les arthropodes marins, pour lesquels elle a été considérée comme non significative (Sepkoski 1990). La disparition de nombreux reptiles marins entre la fin du Ladinien et le début du Carnien serait donc tout à fait originale.

En bref, les reptiles marins montrent une chute de diversité très importante durant la transition Ladinien-Carnien. Cependant, le manque de précision stratigraphique ne permet pas de caler correctement cet événement. Le fait de savoir si cette extinction intervient effectivement à la limite Ladinien-Carnien ou si elle pourrait en fait être contemporaine de celle qui affecte d'autres groupes d'organismes à la fin du Carnien inférieur demeure à tester. De même, le rôle de la régression (cause directe d'extinction ou modification de la qualité du registre fossile) dans la chute de diversité observée chez les divers groupes de reptiles marins reste à définir.

LA REORGANISATION FAUNIQUE DU TRIAS SUPERIEUR

Le Trias supérieur correspond à une période de réorganisation au sein des faunes de reptiles marins, qui se traduit par une diminution des types écologiques et un processus de remplacement progressif des formes littorales par des formes pélagiques. Ces remplacements sont complexes dans la mesure où ils ne sont pas synchrones et où tous les groupes n'adoptent pas la même stratégie de survie (Mazin 1987).

Le remplacement des formes littorales par des formes de mer ouverte est amorcé chez les ichthyosaures dès le Trias moyen avec l'apparition des Shastasauridae. Par la suite, le registre fossile permet de suivre ce phénomène pendant tout le Trias supérieur où apparaissent successivement les Shonisauridae au Carnien, les Leptopterygidae au Rhétien et enfin les Ichthyosauridae à l'Hettangien.

Au Carnien, seuls trois genres de "nothosaures" persistent et durant la transition Carnien-Norien, les familles Nothosauridae et Simosauridae disparaissent. Par la suite, les "nothosaures" ne sont plus connus que par des restes très fragmentaires, témoins de la raréfaction du groupe dès le début du Carnien. Les "nothosaures" semblent donc disparaître du registre fossile avant la fin du Trias sans s'être adaptés à un mode de vie plus pélagique, rôle assuré dès le Rhétien par les Plesiosauridae. Notons que les premiers plésiosaures, à savoir les Pistosauridae, sont présents dans le registre fossile dès le Trias moyen, ce qui implique une coexistence des "nothosaures" et des plésiosaures.

Les placodontes, qui de toute évidence ne s'adaptèrent pas à un mode de vie pélagique, ni ne migrèrent vers de nouvelles contrées, auraient dû être profondément affectés par la régression du Keuper qui causa la disparition des mers épicontinentales du Muschelkalk. Leur persistance jusqu'à la fin du Trias (Placochelyidae) pourrait s'expliquer par leur survie dans des zones refuges de plateformes côtières de la Téthys (caractérisées par des dépôts de facies alpins où les placodontes sont retrouvés) non affectées par cette régression (Pinna 1990c).

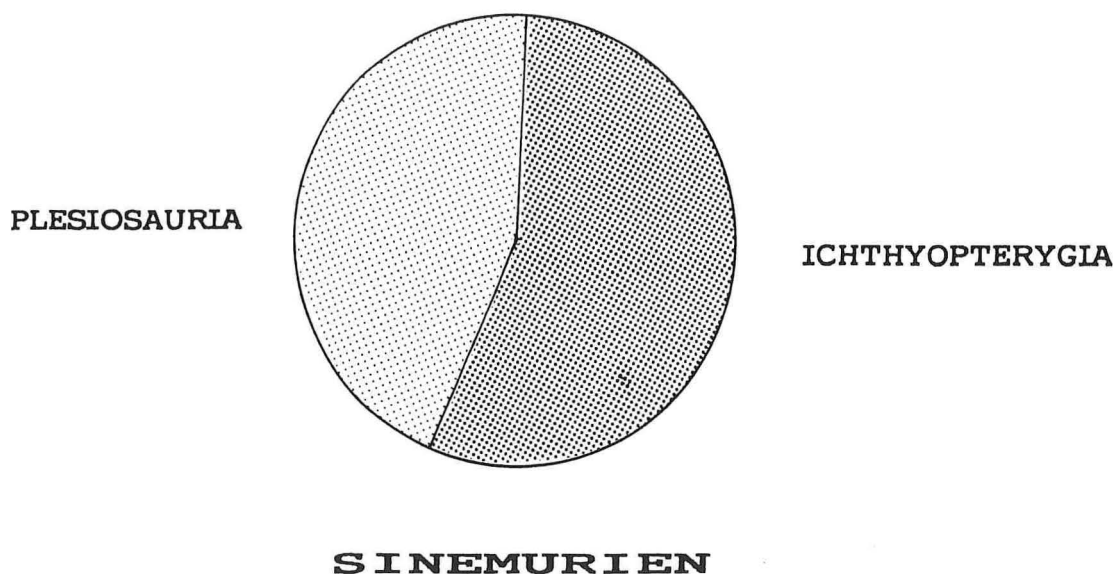


Figure 8.— Modèle de diversité des faunes de reptiles marins exprimé en pourcentage du nombre de genres au Sinémurien (Jurassique inférieur).

Comme les placodontes, les thalattosaures demeurent confinés à un milieu proche des côtes et durant le Trias supérieur on les trouve seulement en domaine est-pacifique. Bien que ce groupe ait été récemment répertorié dans le Norien (Storrs 1991b), pour l'instant aucun reste n'a encore été découvert dans le Rhétien et il se pourrait que les thalattosaures disparaissent avant la fin du Trias.

Il ne semble donc pas y avoir eu d'extinction au sein des reptiles marins durant le Trias supérieur mais une phase de réorganisation faunique. Durant le Rhétien se côtoient des groupes de reptiles marins typiquement triassiques et des formes connues dans le Jurassique. Ce mélange de faunes met bien en évidence le processus de remplacement qui se déroule pendant tout le Trias supérieur (McGowan 1991, Bardet & Cuny 1993). A la fin du Trias, seuls les groupes qui ont développé des représentants pélagiques (ichthyosaures, plésiosaures) persistent (Mazin 1987).

Ces données vont dans le sens des auteurs qui, à l'opposé des partisans d'une extinction fini-triassique de caractère catastrophique (Raup & Sepkoski 1982, 1984, 1988, Sepkoski & Raup 1986, Hallam 1981, 1990, Olsen 1986, Olsen & Sues 1986, Olsen *et al.* 1987, 1990), voient dans le Trias supérieur une période complexe de réorganisations fauniques. Pour certains, une phase d'augmentation de la pluviosité durant le Carnien moyen, liée à la dislocation de la Pangée, aurait provoqué de grandes modifications du domaine marin causant le déclin de nombreux groupes d'invertébrés; d'autre part, un retour à des conditions arides au passage Carnien-Norien pourrait être responsable des changements observables chez les vertébrés terrestres et les plantes (Johnson & Simms 1989, Simms & Ruffell 1989, 1990). De même, Benton (1986a, 1986b) a montré que le registre fossile des tétrapodes et des ammonites était ponctué par

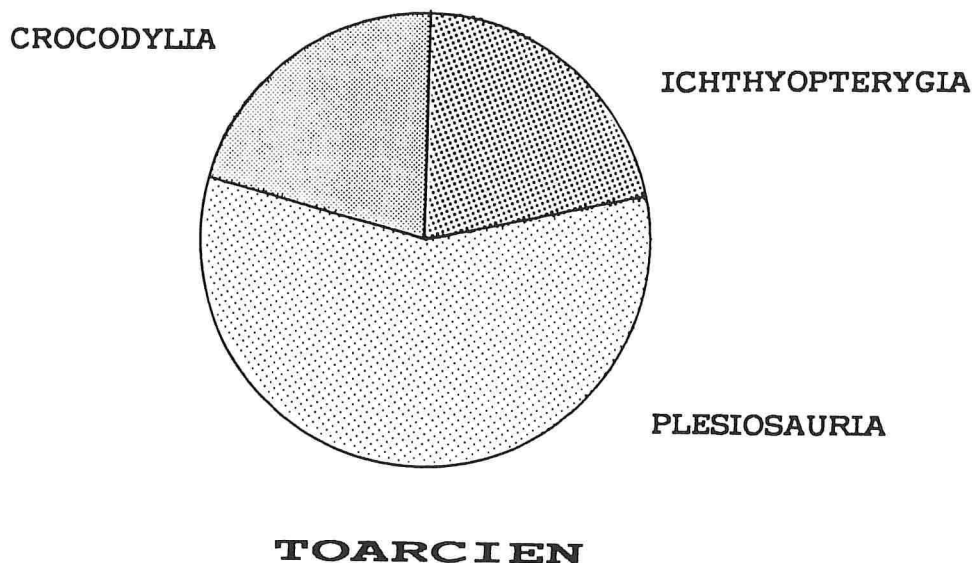


Figure 9.— Modèle de diversité des faunes de reptiles marins exprimé en pourcentage du nombre de genres au Toarcien (Jurassique inférieur).

au moins quatre périodes d'extinction durant le Trias supérieur dont la plus importante se situe à la limite Carnien-Norien. Enfin, une révision récente montre que tant au niveau des faunes que des flores il semble qu'il y ait eu durant le Trias supérieur des remplacement progressifs liés à des changements climatiques (Weems 1992). Le résultat est qu'au début du Jurassique, l'écosystème terrestre est moins diversifié que celui du Trias et montre peu de tendances à se rediversifier avant le Jurassique moyen et supérieur (Weems 1992).

LES FAUNES DU LIAS

(Figures 8, 9)

Les faunes de reptiles marins du Lias inférieur (Hettangien-Sinemurien) sont essentiellement connues grâce aux gisements anglais de Lyme Regis et de Street. La mise en place de familles typiques du Jurassique débute dès le Rhétien où apparaissent les Plesiosauridae et les Leptopterygidae, puis à l'Hettangien les Pliosauridae et les Ichthyosauridae, enfin au Sinémurien les Elasmosauridae et les Teleosauridae. Les faunes de reptiles marins du Lias inférieur (fig. 8) sont donc dominées par les ichthyosaures et les plésiosaures, représentés par plusieurs types de prédateurs (Massare 1987), tandis que les thalattosuchiens ne sont connus que par des restes très fragmentaires (Chong & Gasparini 1972).

En ce qui concerne le Lias supérieur (Toarcien), les faunes proviennent en grande partie du gisement d'Holzmaden, en Allemagne. Ces faunes (fig. 9) sont caractérisées

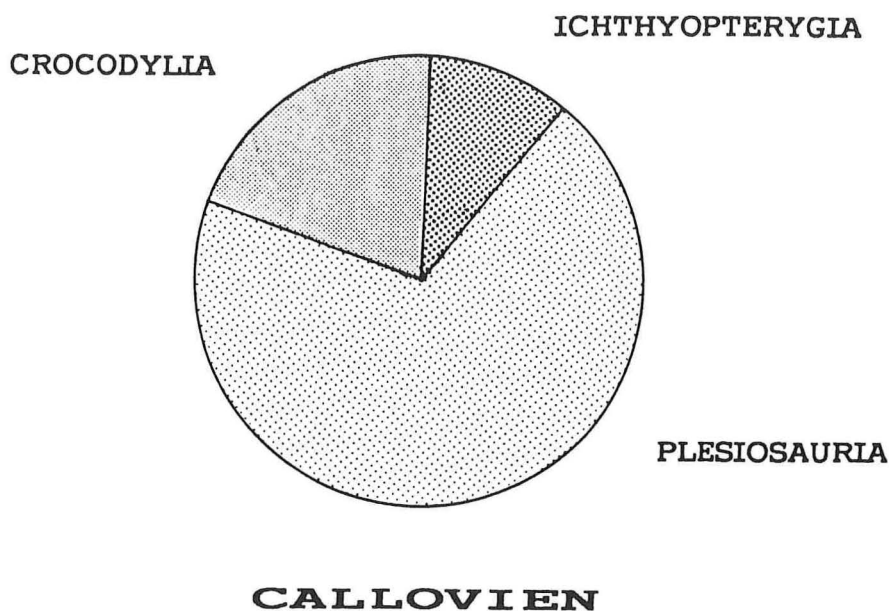


Figure 10.— Modèle de diversité des faunes de reptiles marins exprimé en pourcentage du nombre de genres au Callovien (Jurassique moyen).

par la domination des Plesiosauria, avec prédominance des plésiosaures sur les pliosaures. L'expansion des Thalattosuchia (liée à l'apparition des Metriorhynchidae) se fait au détriment des ichthyosaures. La grande différence entre la faune de Lyme Regis et d'Holzmaden réside donc dans l'addition des thalattosuchiens, qui correspondent à un nouveau type de prédation (Massare 1987).

LA REORGANISATION FAUNIQUE DU JURASSIQUE MOYEN

(Figure 10)

Durant une grande partie du Jurassique moyen, seuls les crocodiles sont représentés dans le registre fossile par des restes attribuables au niveau générique et spécifique. Le fait que ces niveaux n'aient livré que de très rares restes d'ichthyosaures et de plésiosaures indique un milieu de vie probablement différent de celui des thalattosuchiens. Par exemple, le Bathonien européen, où ont été découverts de nombreux spécimens de thalattosuchiens, est caractérisé par des sédiments de milieux lagunaire à estuarien (Duff 1975), peu fréquentés par les ichthyosaures et les plésiosaures, qui vivaient probablement dans un milieu de mer plus ouverte.

Le Callovien se caractérise en Europe par une transgression importante et des conditions de fossilisation favorables (Duff 1975, Haq *et al.* 1987), ce qui se traduit par une richesse notable des reptiles marins, qui proviennent essentiellement des Oxford Clay d'Angleterre (et équivalents). Les faunes (fig. 10) sont dominées par les Plesiosauria et les Thalattosuchia, tandis que les Ichthyopterygia sont moins diversifiés.

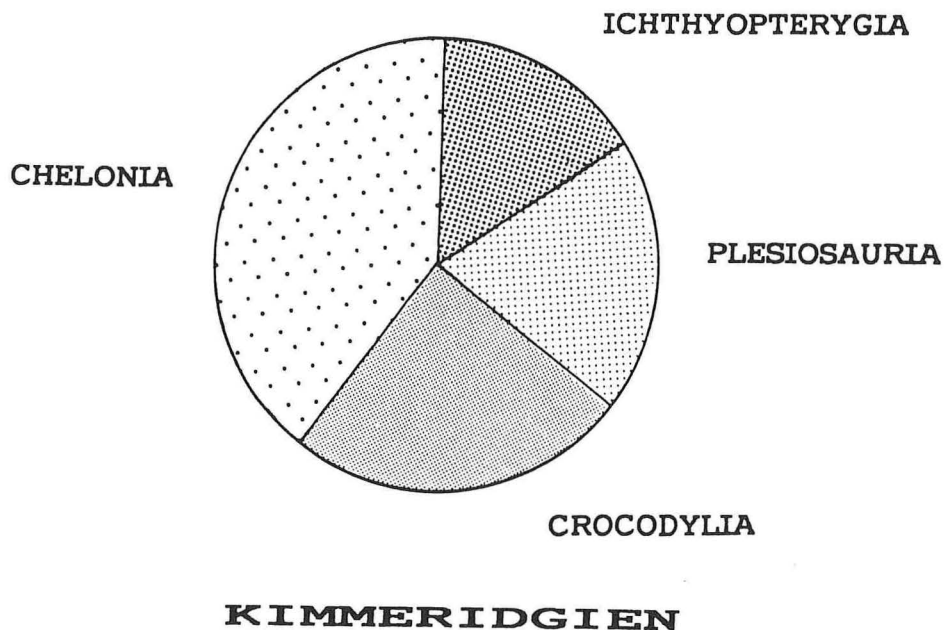


Figure 11.— Modèle de diversité des faunes de reptiles marins exprimé en pourcentage du nombre de genres au Kimméridgien (Jurassique supérieur).

Le changement le plus important se situe au sein des Plesiosauria où les pliosaures deviennent prédominants par rapport aux plésiosaures. Ainsi, la réorganisation faunique du Jurassique moyen proposée par Massare (1987) se traduit surtout par un changement du type de prédateurs et non par un changement des familles qui sont sensiblement les mêmes entre le Toarcien et le Callovien.

LES FAUNES DU JURASSIQUE SUPERIEUR

(Figure 11, tableau 3)

Plusieurs gisements connus surtout en Europe et en Amérique du Sud permettent de se faire une idée des faunes de reptiles marins, tant côtières que pélagiques, du Jurassique supérieur. Les faunes trouvées sur ces deux continents sont par ailleurs très comparables avec notamment la présence de taxons similaires (tabl. 3), attestant d'une capacité de dispersion importante et de voies de migration existantes. D'autres restes ont aussi été découverts dans diverses contrées telles que la Russie, le Spitzberg, le Wyoming et l'Inde, mais ils demeurent fragmentaires.

Les faunes pélagiques sont constituées des plésiosaures et des thalattosuchiens, prédominants par rapport aux ichthyosaures. Des tortues marines côtières caractérisent aussi cet intervalle. Différents gisements de cette époque attestent d'une différence de milieu de vie entre ces tortues et les autres groupes de reptiles marins. Ainsi, dans les calcaires lithographiques de Solnhofen (mais aussi de Cerin et de Canjuers), qui

correspondent à une lagune peu profonde entourée de récifs (Viohl 1990), les tortues sont abondantes mais les autres groupes demeurent rares. Au contraire, les niveaux marneux d'Angleterre et du Boulonnais, révélateurs d'une mer plus ouverte et plus profonde (Hallam 1978), ont livré des faunes riches en plésiosaures, crocodiles et ichthyosaures mais pauvres en tortues. Enfin, les calcaires lithographiques de la formation Vaca Muerta d'Argentine, correspondant à une aire restreinte du plateau continental ouverte sur la pleine mer (Leanza & Zeiss 1990), ont livré des restes de tous les groupes, attestant d'une zone de brassage des faunes.

LA LIMITE TITHONIEN-BERRIASIEN

Une chute de diversité globale et un taux d'extinction élevé caractérisent ce passage. Les familles qui disparaissent sont:

- Ichthyopterygia: Ichthyosauridae
- Plesiosauria: Cryptoclididae
- Testudines: Plesiochelyidae, Thalassemydidae.

Le groupe qui semble le plus affecté est celui des tortues littorales, puisque les deux familles ne sont plus connues dans le registre fossile après le Tithonien. Les thalattosuchiens sont aussi affectés mais persistent dans le Crétacé inférieur avec une diversité moindre. Les plésiosaures et les ichthyosaures subissent une restriction puisque une famille de chaque groupe disparaît.

La limite Jurassique-Crétacé marque le début d'une importante régression en Europe (Hallam 1978) d'où proviennent une grande partie des reptiles marins du Jurassique supérieur. Conséquence de cette régression, le Crétacé inférieur est surtout représenté par des facies continentaux ou par des facies téthysiens pélagiques. Il est donc normal dans les deux cas de n'y retrouver que peu de reptiles marins, puisqu'ils vivaient probablement sur le plateau épicontinental. La chute de diversité observée entre le Tithonien et le Berriasien reflèterait donc en partie un changement de qualité du

CHELONIA		
Thalassemydidae	<i>Eurysternum</i>	TTH
CROCODYLIA		
Metriorhynchidae	<i>Geosaurus</i>	TTH
	<i>Metriorhynchus</i>	CLV-TTH
PLESIOSAURIA		
Elasmosauridae	<i>Muraenosaurus</i>	CLV
Cryptoclididae	<i>Cryptoclidus</i>	CLV
Pliosauridae	<i>Liopleurodon macromerus</i>	KIM-TTH
ICHTHYOPTERYGIA		
Ichthyosauridae	<i>Ophthalmosaurus monocharactus</i>	CLV-TTH

Tableau 3.— Genres et espèces de reptiles marins communs à l'Europe (Angleterre, France, Allemagne, Suisse) et à l'Amérique du Sud (Argentine) durant le Callovien, le Kimméridgien et le Tithonien.

registre fossile, lié aux phases de transgressions-régressions (Haubold 1990), attesté par une chute de la valeur du SCM entre le Tithonien (77 %) et le Berriasien (40 %).

Par ailleurs, le Tithonien a été considéré comme une période d'extinction en masse, entrant dans le cycle de périodicité de 26 Ma (Raup & Sepkoski 1984). Cette crise est marquée par la disparition d'environ 40 % des genres d'invertébrés marins (Hallam 1978, Sepkoski 1986) et serait restreinte à l'Europe où se produit la régression. Au contraire, les faunes d'Amérique du Sud contemporaines ne montrent pas de changements et la sédimentation est continue entre le Jurassique et le Crétacé (Hallam 1986). Au niveau des vertébrés, les poissons présentent une chute de diversité significative à la fin du Tithonien qui se traduit par la disparition de 15 % des familles connues, tandis que celle observée pour les tétrapodes a été expliquée comme un changement dans la qualité du registre fossile (Benton 1985b, 1985c). La régression de la fin du Jurassique aurait donc pu affecter les communautés de reptiles marins, notamment les tortues littorales qui disparaissent tandis que les formes pélagiques en ressentiraient moins les effets et persisteraient avec moins d'effectifs. Pour l'instant, le peu de données concernant les reptiles marins du Crétacé inférieur d'Amérique du Sud ne permet pas de suivre l'évolution de ces groupes et de tester leur survie potentielle dans une zone non affectée par la régression.

Dans l'état actuel des connaissances, si la régression à la fin du Tithonien a pu affecter les communautés de reptiles marins européennes, notamment les formes littorales, il n'en reste pas moins probable que la différence de qualité du registre fossile soit responsable en partie de la chute de diversité observée.

L'INTERVALLE BERRIASIEN-CENOMANIEN

(Figure 12)

Les reptiles marins sont actuellement très mal connus dans les sédiments du Crétacé inférieur, notamment du Néocomien. A partir du Cénomanién, le registre redevient meilleur, ce qui permet de dresser un panorama faunique (fig. 12).

Pour les tortues, les familles pélagiques bien diversifiées durant le Crétacé supérieur se mettent en place progressivement dès l'Aptien (Cheloniidae) et l'Albien (Desmatochelyidae et Protostegidae). La seule famille de tortues littorales (Bothremydidae) est connue dès le Cénomanién. En ce qui concerne les crocodiles, les thalattosuchiens disparaissent du registre fossile au Valanginien (Teleosauridae) et à l'Hauterivien (Metriorhynchidae). Une tentative de colonisation du milieu marin s'effectue à nouveau à l'Albien-Cénomanién à partir des Pholidosauridae mais cette famille ne semble pas connue dans le registre fossile après le Cénomanién. Les Plesiosauroidea sont représentés de façon sporadique jusqu'à l'Aptien mais dès le Cénomanién plusieurs genres d'élasmosaures et de pliosaures sont connus. Les ichthyosaures sont mal connus durant le Crétacé de telle sorte que leur évolution est délicate à suivre. Seuls les spécimens trouvés dans l'Aptien, l'Albien et le Cénomanién permettent des attributions génériques et spécifiques. Durant l'Albien-Cénomanién, 4 espèces cosmopolites ont été reconnues et attribuées au seul genre *Platypterygius*. Enfin, une famille de serpents marins (Simoliophidae) est connue durant le Cénomanién.

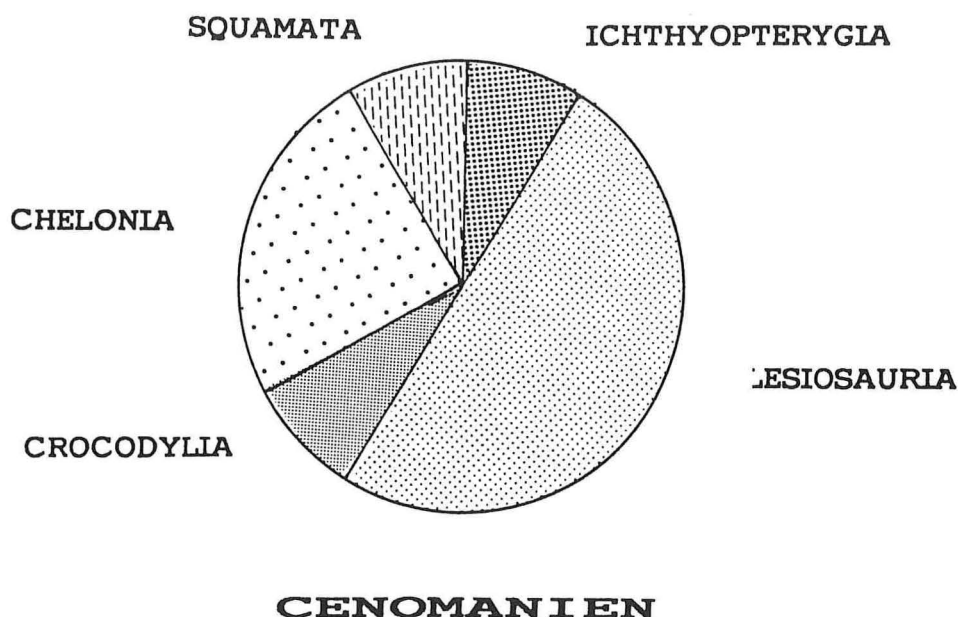


Figure 12.— Modèle de diversité des faunes de reptiles marins exprimé en pourcentage du nombre de genres au Cénomanien (Crétacé supérieur).

Une période de réorganisation faunique durant le Crétacé inférieur a récemment été proposée pour les reptiles marins (Massare 1987). Cette réorganisation se traduirait au Crétacé supérieur par une réduction des types de prédateurs reptiliens au profit des poissons téléostéens et des requins, ainsi que par un remplacement des crocodiles et des pliosaures par les mosasaures.

LA LIMITE CENOMANIEN-TURONIEN

La limite Cénomanien-Turonien est accompagnée d'une chute de diversité notable et d'un taux d'extinction élevé, qui attestent d'une crise potentielle au sein des reptiles marins. En ce qui concerne le SCM, les valeurs entre le Cénomanien et le Turonien sont comparables (81 % et 88 % respectivement). L'analyse précédente a par ailleurs montré qu'un certain nombre de familles (toutes monogénériques) ne sont apparemment pas représentées dans le registre fossile après le Cénomanien (Platypterygidae, Pholidosauridae, Simoliophidae).

La limite Cénomanien-Turonien a été considérée comme une extinction de deuxième ordre au sein des familles marines du Phanérozoïque (Raup & Sepkoski 1984, 1986). Cet événement correspond à une période de perturbations globales de l'environnement, affectant à la fois les domaines marin et continental (Kauffman 1986) et est marqué par la disparition de 10 % des familles d'organismes marins (Sepkoski 1986). En outre, l'extinction semblerait s'être effectuée par paliers (Hut *et al.* 1987), avoir affecté préférentiellement les taxons sténotopiques, adaptés à un environnement

stable (Kauffman 1986) et frappé à la fois les organismes benthiques et planctoniques, probablement en réponse à une incursion de la zone minimum d'oxygène dans les bassins épicontinentaux (Jarvis *et al.* 1988, Elder 1989). Parmi les vertébrés, la qualité du registre fossile des tétrapodes ne permet pas d'en tirer des conclusions valides (Benton 1988). Une chute de diversité a été observée pour les poissons téléostéens et holostéens (Benton 1989a) mais aucune extinction n'est décelable chez les sélaciens (Cappetta 1987). Les perturbations qui caractérisent l'intervalle Cénomanien-Turonien (OAE, refroidissement, etc.) pourraient avoir affecté les reptiles marins tout comme les invertébrés et les poissons.

Parmi les groupes de reptiles marins qui disparaissent, seuls les ichthyosaures permettent une discussion car les autres demeurent trop ponctuels ou mals définis stratigraphiquement. Classiquement, les ichthyosaures ont été considérés comme atteignant la fin du Crétacé (Russell 1977). Cette vision a été renforcée par la description de restes d'ichthyosaures dans le Campanien et le Maastrichtien d'Amérique du Nord (McGowan 1973, 1978). Pourtant, Baird (1984a) a montré que ces restes étaient en fait plésiosauriens et a suggéré que la présence d'ichthyosaures après le Cénomanien restait à démontrer. Une révision récente de l'ensemble des restes d'ichthyosaures post-cénomaniens a montré que tous étaient douteux d'un point de vue systématique ou stratigraphique et a donc permis de confirmer l'hypothèse de Baird (Bardet 1992). En effet, démontrer la survie d'ichthyosaures post-Cénomanien implique que deux conditions soient vérifiées *conjointement*: les restes ne sont pas remaniés de roches plus anciennes; les restes sont directement associés à des fossiles autochtones et recouverts par des sédiments indiquant un âge plus récent. Les restes d'ichthyosaures ne sont pas rares dans le Cénomanien inférieur mais un seul spécimen est sûrement connu dans le Cénomanien supérieur (Bardet *et al.* 1994). Ceci suggère une raréfaction des ichthyosaures durant le Cénomanien et leur extinction pourrait de ce fait être liée aux perturbations tant géologiques que biologiques qui marquent la limite Cénomanien-Turonien. Pendant longtemps, l'apparition des mosasaures a été considérée comme responsable du déclin des ichthyosaures (compétition, prédation) (Russell 1967). Néanmoins, ces deux phénomènes ne sont probablement pas liés. En effet, il n'existe aucune preuve fossile de la coexistence des mosasaures avec les ichthyosaures. De plus, ces deux groupes n'occupaient probablement pas la même niche écologique, si l'on en juge par leurs capacités de nage et leurs préférences alimentaires (Massare 1987, 1988). Durant le Cénomanien, une raréfaction des bélemnites téthysiennes a été attestée (Jeffries, com. pers.). Ces organismes auraient été très affectés durant la crise Cénomanien-Turonien (Stevens 1973, Doyle 1992), probablement en liaison avec le refroidissement qui marque cette période (Elder com. pers.). Si l'on considère, d'une part, que les bélemnites représentaient une des sources principales de nourriture pour les ichthyosaures (d'après les contenus stomacaux) et d'autre part, que les ichthyosaures du Cénomanien sont essentiellement représentés en domaine péri-téthysien, une rupture de leur chaîne alimentaire pourrait être un scénario d'extinction plausible. Le fait que les élasmosaures aient pu être des prédateurs plus opportunistes que les ichthyosaures (Massare 1988) pourrait expliquer en partie qu'ils n'aient pas été affectés. Par contre, il se pourrait que la raréfaction des pliosaures durant le Crétacé supérieur soit liée à la radiation et la concurrence des mosasaures (Massare 1987).

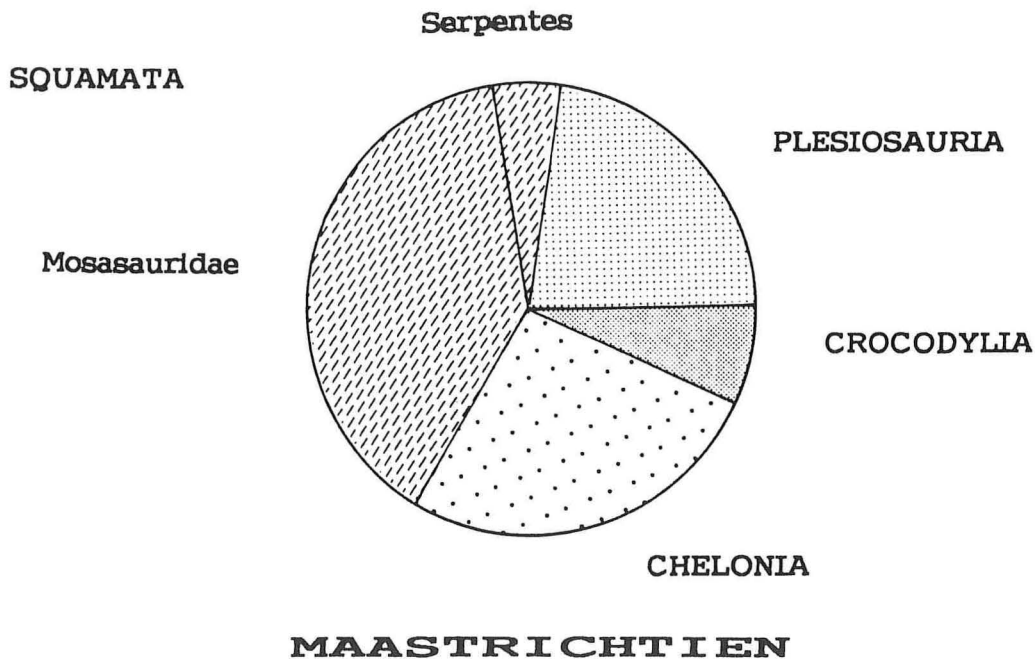


Figure 13.— Modèle de diversité des faunes de reptiles marins exprimé en pourcentage du nombre de genres au Maastrichtien (Crétacé terminal).

LES FAUNES DU SANTONIEN-MAASTRICHTIEN (Figure 13)

Cet intervalle est dominé par les mosasaures qui développent plusieurs types de prédateurs (Massare 1987). Les grandes tortues pélagiques et les élasmosaures constituent aussi une part importante de ces faunes, tandis que les pliosaures ne sont plus connus que par des restes rares et fragmentaires. Au Crétacé final, on assiste en outre à quelques tentatives de colonisation du milieu marin par les crocodiles (Dyrosauridae) et les serpents. Il est intéressant de noter que les élasmosaures ne sont que très rarement retrouvés en association dans les gisements avec les mosasaures et les tortues, ce qui suggère un milieu de vie différent.

En outre, les riches gisements d'Amérique du Nord ont permis d'effectuer des études sur les modèles de distribution des faunes de vertébrés marins (notamment les reptiles) de la "Western Interior Seaway" qui ont révélé l'utilité de ces faunes d'un point de vue paléobiogéographique (Nicholls & Russell 1990) et biostratigraphique (Carpenter 1990). Un travail similaire, en cours pour les faunes européennes, permettra de définir d'éventuelles provinces fauniques en relation avec les paléolatitudes (Bardet & Pereda, sous presse).

LA CRISE MAASTRICHTIEN-DANIEN

(Tableaux 4-9)

La limite Crétacé-Tertiaire est caractérisée par une chute de diversité globale importante et des taux d'extinction élevés. Il est intéressant de noter que si la plupart des genres et des espèces disparaissent durant la crise K/T, seulement 4 familles sur 11 ne sont plus connues après le Maastrichtien (Plesiosauria: Elasmosauridae, Pliosauridae;

Fm. Navesink (New-Jersey), Maastrichtien moyen

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Halisaurus platyspondylus</i>
		<i>Leiodon sectorius</i>
		<i>Mosasaurus conodon</i>
		<i>Mosasaurus dekayi</i>
		<i>Mosasaurus maximus</i>
		<i>Plioplatecarpus depressus</i>
		<i>Prognathodon rapax</i>
		cf. <i>Platecarpus</i> sp.
CHELONIA	Osteopygidae	<i>Osteopygis emarginatus</i>
	Chelonioidea	<i>Peritresius ornatus</i>
		<i>Prionochelys nauta</i>
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae indet.	

Fm. Tinton et Redbank (New-Jersey), Maastrichtien supérieur

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Halisaurus platyspondylus</i>
		<i>Mosasaurus maximus</i>
		<i>Mosasaurus conodon</i>
		<i>Mosasaurus dekayi</i>
		<i>Prognathodon rapax</i>
CHELONIA	Chelonioidea	<i>Peritresius ornatus</i>

Fm. Hornerstown (New-Jersey), Maastrichtien terminal

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Mosasaurus</i> sp.
		<i>Plioplatecarpus</i> sp.
CHELONIA	Bothremydidae	<i>Bothremys cooki</i>
		<i>Taphrosphys sulcatus</i>
	Osteopygidae	<i>Osteopygis emarginatus</i>
	Chelonioidea	<i>Dollochelys atlantica</i>
		<i>Peritresius</i> cf. <i>ornatus</i>
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae indet.	
CROCODYLIA	Dyrosauridae	<i>Hyposaurus rogersii</i>

Tableau 4.— Faunes de reptiles marins des formations du Maastrichtien d'Amérique du Nord. Données d'après Antunes & Broin (1988), Baird (1964, 1984a, 1986a, 1986b), Baird & Case (1966), Buffetaut (1982), Gaffney (1975b), Gaffney & Zangerl (1968), Gallagher *et al.* (1986), Parris (1974), Parris *et al.* (1986), Russell (1967), Zangerl (1980).

Testudines: Protostegidae; Squamata: Mosasauridae) tandis que 7 persistent durant le Cénozoïque, (Testudines: Bothremydidae, Cheloniidae, Dermochelyidae, Osteopygidae; Serpentes: Palaeophidae, Nigerophidae; Crocodylia: Dyrosauridae), certaines étant encore représentées dans la nature actuelle (Cheloniidae, Dermochelyidae). Sur 41 genres répertoriés durant le Maastrichtien, seulement 6 sont connus de part et d'autre de la limite K/T: il s'agit des tortues *Bothremys*, *Taphrosphys*, *Dollochelys*, *Osteopygis*, du serpent *Palaeophis* et du crocodile *Hyposaurus*. Seules deux espèces de tortues (Weems 1988) sur la soixantaine d'espèces de reptiles marins connues dans le Maastrichtien persistent dans le Danien. Au contraire, plusieurs genres et espèces nouveaux apparaissent dans le Paléocène, notamment parmi les Dyrosauridae.

Pour une meilleure compréhension de cette crise, il a été choisi de développer trois volets dans le cadre de ce travail, qui tenteront de répondre aux trois questions suivantes:

- La crise K/T relève-t-elle du catastrophisme ou du gradualisme?: Analyse stratigraphique détaillée des assemblages fauniques tout au long du Maastrichtien.
- La crise K/T est-elle sélective?: Analyse des caractéristiques des "survivants" par rapport aux "victimes".
- Quels sont les facteurs potentiels d'extinction?: Analyse des phénomènes géologiques et biologiques contemporains aptes à affecter les faunes de reptiles marins.

Fm. Severn (Maryland), Maastrichtien moyen

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Halisaurus platyspondylus</i> cf. <i>Mosasaurus conodon</i> cf. <i>Mosasaurus dekayi</i> <i>Mosasaurus maximus</i> <i>Prognathodon rapax</i>
CHELONIA	Osteopygidae	<i>Osteopygis emarginatus</i>
	Cheloniodea	<i>Peritresius ornatus</i>
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae indet.	

Fm. Moreno (Californie), Maastrichtien moyen à supérieur

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Plesiotylosaurus crassidens</i> <i>Plotosaurus bennisoni</i> <i>Plotosaurus tuckeri</i>
CHELONIA	Osteopygidae	<i>Osteopygis</i> sp.
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae	<i>Aphrosaurus furlongi</i> <i>Fresnosaurus drescheri</i> <i>Hydrotherosaurus alexandrae</i> <i>Morenosaurus stocki</i>

Tableau 5.— Faunes de reptiles marins des formations du Maastrichtien d'Amérique du Nord. Données d'après Baird (1986c), Camp (1942), Foster (1980), Russell (1967), Welles (1943, 1952, 1962).

Stratigraphie fine du Maastrichtien

(Tableaux 4-9)

Une quarantaine de genres de reptiles marins maastrichtiens sont actuellement connus. Ils proviennent essentiellement des Etats-Unis et d'Europe mais aussi de Nouvelle-Zélande, d'Amérique du Sud, d'Antarctique et d'Afrique. Comparer les faunes de reptiles marins de ces différentes contrées n'est pas chose aisée: souvent, les données paléontologiques et les précisions stratigraphiques demeurent insuffisantes, de sorte qu'il est difficile de dresser un modèle global. De même, il est rare d'avoir une série sédimentaire continue englobant à la fois tout le Maastrichtien et le Paléocène sans discontinuités, ce qui limite les comparaisons. Enfin, les sédiments du Maastrichtien terminal sont relativement rares du fait de la régression globale qui marque cette période (cf. Haq *et al.* 1987).

En Amérique du Nord, les sédiments du New-Jersey se succèdent sans discontinuité du Maastrichtien inférieur jusqu'au Paléocène (tabl. 4). La formation Navesink, située dans la partie moyenne du Maastrichtien (Brouwers & Hazel 1978, Zangerl 1980, Gallagher *et al.* 1986) a livré une très riche faune de reptiles marins, dominée par les mosasaures et les tortues. Il en est de même pour les formations Tinton et Redbank susjacentes, datées du Maastrichtien supérieur (Gallagher *et al.* 1986). La

Craie de Ciply (Belgique), Maastrichtien inférieur

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Carinodens belgicus</i> <i>Hainosaurus bernardi</i> <i>Mosasaurus lemonnieri</i> <i>Plioplatecarpus houzeaui</i> <i>Prognathodon giganteus</i> <i>Prognathodon solvayi</i> <i>Halisaurus</i> sp.
CHELONIA	Cheloniidae	<i>Allopleuron hoffmanni</i> <i>Glyptochelone suyckerbuyki</i>
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae indet.	

Tuffeau de Maastricht (Pays-Bas), Maastrichtien supérieur

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Carinodens fraasi</i> <i>Mosasaurus hoffmanni</i> <i>Plioplatecarpus marshii</i> <i>Leiodon sectorius</i>
CHELONIA	Cheloniidae	<i>Allopleuron hoffmanni</i> <i>Glyptochelone suyckerbuyki</i> <i>Platychelone emarginata</i>
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae indet.	

Tableau 6.— Faunes de reptiles marins des formations du Maastrichtien d'Europe. Données d'après Dollo (1924), Lingham-Soliar (1992, 1993), Lingham-Soliar & Nolf (1989), Mulder (1990).

Formation Hornerstown qui couronne l'ensemble de la série est d'âge Maastrichtien terminal à Paléocène (Gallagher *et al.* 1986) et est composée de sables verts glauconieux déposés près d'un rivage (Baird 1964). La faune de reptiles marins témoigne d'un mélange entre des formes littorales dominantes (tortues bothrémydés et crocodiles dyrosauridés) et des formes de mer plus ouverte (tortues chelonioïdés, mosasaures et quelques élasmosaures). Toujours dans la partie Est des Etats-Unis, la formation Severn du Maryland (tabl. 5), d'âge Maastrichtien moyen (Brouwers et Hazel 1978, Baird 1986c), correspond à des sédiments littoraux contenant à la fois des reptiles marins et des vertébrés terrestres. Les faunes sont dominées par les mosasaures et les tortues et sont comparables à celles de la Formation Navesink. Enfin, en Californie (tabl. 5), la formation Moreno du Maastrichtien moyen-supérieur (Popenoe *et al.* 1960) a livré une riche faune de reptiles marins dominée par les élasmosaures mais où les tortues et les mosasaures sont plutôt rares.

En Europe (tabl. 6), les formations les mieux connues sont la Craie de Ciply (Belgique) qui correspond au sommet du Maastrichtien inférieur (Robaszynski *et al.* 1988, Robaszynski & Christensen 1989) et le Tuffeau de Maastricht (Hollande), daté du Maastrichtien supérieur (Schulz & Schmid 1983, Bless *et al.* 1993). Les faunes de reptiles marins y sont très riches et dominées par les mosasaures et par de grandes tortues chelonioïdés tandis que les restes d'élasmosaures demeurent très rares.

La plupart des gisements maastrichtiens d'Amérique du Sud et d'Antarctique (tabl. 7) manquent actuellement de précision stratigraphique. Les restes sont généralement disséminés dans divers gisements, notamment en Argentine (Cabrera 1941, Gasparini &

Fm. Quiriquina (Chili), Maastrichtien		
CHELONIA	Osteopygidae	<i>Osteopygis</i> sp.
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae	<i>Aristonectes</i> sp.
		Elasmosauridae indet.
	Pliosauridae indet.	
	Plesiosauria indet.	
Fm. Gramane (Brésil), Maastrichtien		
SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Mosasaurus</i> sp.
		<i>Leiodon</i> sp.
		<i>Globidens</i> sp.
CROCODYLIA	Dyrosauridae	<i>Hyposaurus derbianus</i>
Fm. Lopez de Bertodano (Antarctique), Maastrichtien		
SQUAMATA	Mosasauridae indet.	
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae	<i>Morturneria seymourensis</i>
		Elasmosauridae indet.

Tableau 7.— Faunes de reptiles marins des formations du Maastrichtien d'Amérique du Sud et d'Antarctique. Données d'après Bonaparte (1978), Buffetaut (1982), Chatterjee & Small (1989), Gasparini & Goñi (1985), Gasparini & Biro-Bagoczky (1986), Gasparini & Spalletti (1990), Gasparini & Valle (1984), Gasparini *et al.* (1984).

Goñi 1985, Gasparini & Spalletti 1990), au Chili (Gasparini & Biro-Bagoczky 1986, Gasparini & Goñi 1985) et au Brésil (Bonaparte 1978, Gasparini & Spalletti 1990). En Antarctique, la Formation Lopez de Bertodano de l'île Vicecomodoro Marambio est continue du Campanien supérieur au Paléocène (Pirrie *et al.* 1992). Il s'agit de sédiments littoraux à deltaïques incluant mosasaures et élasmosaures (Gasparini & Valle 1984, Gasparini *et al.* 1984), mais aussi dinosaures, téléostéens et requins. Certains plésiosaures y ont été retrouvés très près de la limite K/T (Chatterjee & Small 1989).

En Afrique (tabl. 8), la Formation Dukamaje du Niger et du Nigeria, d'âge Maastrichtien supérieur et correspondant à des lagunes côtières ou des estuaires à émergence temporaire (Buffetaut 1982), a livré une très riche faune de mosasaures (Soliar 1988, Lingham-Soliar 1991) ainsi que des tortues bothremydides et le serpent *Palaeophis*. Les Phosphates du Maroc forment une série continue du Maastrichtien à l'Eocène (Arambourg 1952, Cappetta 1987). Parmi les reptiles marins, les mosasaures sont les éléments dominants mais on trouve aussi des élasmosaures et le serpent *Palaeophis*. Là aussi, les sédiments indiquent un milieu marin proche d'un rivage. Les Phosphates de Jordanie (tabl. 8) ont livré une faune similaire à celle du Maroc (Signeux 1959).

En Nouvelle-Zélande (tabl. 9), dans l'île du Sud, les mosasaures sont prédominants sur les élasmosaures et les pliosaures. Tous les restes ont été découverts

Fm. Dukamaje (Niger & Nigeria), Maastrichtien supérieur

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Goronyosaurus nigerensis</i>
		<i>Igdamanosaurus aegyptiacus</i>
		cf. <i>Mosasaurus hoffmanni</i>
		<i>Halisaurus</i> sp.
		<i>Plioplatecarpus</i> sp.
		? <i>Platecarpus</i> sp.
		? <i>Angolasaurus</i> sp.
		<i>Palaeophis</i> sp.
CHELONIA	Palaeophidae	
	Bothremydidae	<i>Nigeremys gigantea</i>
		<i>Sokotochelys lawanbungudui</i>
		<i>Sokotochelys umarumohammedi</i>
CROCODYLIA	Dyrosauridae	<i>Sokotosuchus ianwilsoni</i>

Fm. des Phosphates (Maroc et Jordanie), Maastrichtien

SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Igdamanosaurus aegyptiacus</i>
		<i>Leiodon anceps</i>
		<i>Mosasaurus</i> sp.
	Palaeophidae	<i>Palaeophis</i> sp.
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae indet.	

Tableau 8.— Faunes de reptiles marins des formations du Maastrichtien d'Afrique et du Proche-Orient. Données d'après Antunes & Broin (1988), Arambourg (1952), Bergounioux & Crouzel (1968), Buffetaut (1982), Lingham-Soliar (1991), Rage & Wouters (1979), Signeux (1959), Soliar (1988).

dans l'Haumurien (= Maastrichtien) et beaucoup proviennent de la Formation Laidmore, datée du Maastrichtien supérieur, voire terminal (Welles & Gregg 1971). Les sédiments de l'île du Nord sont datés du Campanien-Maastrichtien inférieur (Wiffen 1980). La faune est composée essentiellement d'élasmosaures et de mosasaures mais quelques rares restes de tortues protostegidés ont aussi été découverts.

Plusieurs réflexions peuvent être tirées de cette étude. D'une part, d'un point de vue écologique, les gisements riches en tortues et en mosasaures sont en général pauvres en plésiosaures et vice versa, ce qui indiquerait des différences de milieu de vie. D'autre part, on ne peut pas mettre en évidence de raréfaction significative des reptiles marins durant le Maastrichtien à partir des données disponibles. Dans sa réévaluation de la diversité des reptiles du Crétacé final, Sullivan (1987) a proposé un modèle d'extinction graduel. En ce qui concerne les reptiles marins, l'auteur a suggéré que l'extinction des Protostegidae, Mosasauridae, Elasmosauridae, voire même des Platypterygidae, se situait soit à la limite Campanien-Maastrichtien soit au Maastrichtien inférieur. L'analyse effectuée dans ce travail montre que les ichthyosaures (Platypterygidae) ne font pas partie des faunes de reptiles marins du Crétacé final et que les autres familles citées sont bel et bien connues dans le Maastrichtien, y compris dans sa partie supérieure. Dans les gisements du Maastrichtien supérieur, les mosasaures et les élasmosaures semblent bien représentés et rien ne permet de dire qu'ils étaient sur le

Fm. des Grés de Mau (Ile du Nord), Campanien-Maastrichtien inférieur		
SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Mosasaurus flemingi</i> <i>Mosasaurus mangahouangae</i> aff. <i>Prognathodon overtoni</i> <i>Rikisaurus tehoensis</i>
CHELONIA	Protostegidae indet.	
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae	<i>Mauisaurus haasti</i> <i>Tuarangisaurus keyesi</i> Elasmosauridae indet.
	Pliosauridae indet.	
Fm. Laidmore et Haumurien (Ile du Sud), Maastrichtien jusqu'à terminal		
SQUAMATA	Mosasauridae	<i>Mosasaurus mokoroa</i> <i>Prognathodon waiparensis</i> <i>Taniwhasaurus oweni</i> <i>Tylosaurus haumuriensis</i>
PLESIOSAURIA	Elasmosauridae	<i>Mauisaurus haasti</i> Elasmosauridae indet.
	Pliosauridae indet.	
	Plesiosauria indet.	

Tableau 9.— Faunes de reptiles marins des formations du Maastrichtien de Nouvelle-Zélande. Données d'après Welles & Gregg (1971), Wiffen (1980, 1981, 1990), Wiffen & Moisley (1986).

déclin. Enfin, le comportement de groupes actuels en voie d'extinction se traduit par une diminution de leur variété et une réduction de leur aire de répartition. Les mosasaures et les élasmosaures ne montrent rien de semblable car durant le Maastrichtien supérieur ils possèdent encore une répartition géographique très large et sont bien diversifiés. Au contraire, les pliosaures et les tortues protostegidés sont rares durant le Maastrichtien, ce qui suggère qu'ils étaient déjà sur le déclin.

Les groupes qui survivent

(Tableau 10)

Pour les crocodiles, la famille des Dyrosauridae est connue durant le Maastrichtien et connaît une importante radiation adaptative dès le Paléocène (Buffetaut 1980c). Leur succès est peut-être lié à la disparition d'autres reptiles marins, qui libéra un grand nombre de niches écologiques (Buffetaut 1980a). *Hyposaurus*, le seul genre qui passe la limite, était un dyrosauridé capable de se mouvoir à terre, ce qui ne l'empêchait pas d'être un très bon nageur, ses facultés de dispersion en témoignant. Il est connu dans les formations maastrichtiennes du Brésil, des Etats-Unis et dans le Paléocène du Maroc, du Mali et du Nigeria. La nature des sédiments indique dans tous les cas un milieu peu profond proche du littoral (Buffetaut 1982).

Concernant les tortues, les familles qui persistent sont les Bothremydidae, les Osteopygidae, les Cheloniidae et les Dermochelyidae. Les bothremydés sont représentées de part et d'autre de la limite K/T par les genres *Bothremys* et *Taphrosphys* (Antunes & Broin 1988), les osteopygidés par *Osteopygis* (Gaffney &

CROCODYLIA	Dyrosauridae	<i>Hyposaurus bequaeti</i>
		<i>Hyposaurus nopcsai</i>
		<i>Hyposaurus paucidens</i>
		<i>Hyposaurus wilsoni</i>
		<i>Atlantosuchus coupatezi</i>
		<i>Rhabdognathus compressus</i>
		<i>Rhabdognathus rarus</i>
		<i>Phosphatosaurus</i> sp.
TESTUDINES	Bothremydidae	<i>Taphrosphys ambiguus</i>
		<i>Taphrosphys congolensis</i>
		<i>Taphrosphys sulcatus</i>
	Osteopygidae	<i>Osteopygis emarginatus</i>
SERPENTES	Cheloniodea inc. sed.	<i>Dollochelys coatesi</i>
	Nigerophidae	<i>Nigerophis mirus</i>
	Palaeophidae	<i>Palaeophis</i> sp.

Tableau 10.— Genres et espèces de reptiles marins connus au Paléocène. Les genres *Taphrosphys*, *Osteopygis*, *Dollochelys*, *Hyposaurus*, *Palaeophis* sont aussi connus dans le Crétacé final. Données d'après Buffetaut (1982) (crocodiles), Antunes & Broin (1988) et Weems (1988) (tortues), Rage (1984) (serpents).

Meylan 1988, Weems 1988) et les chelonioïdés grâce à *Dollochelys* (Weems 1988). Tous ces genres ont été retrouvés dans les sables verts de la Formation Hornertown, qui indiquent un milieu marin littoral (Baird 1964). Les dermochelyidés sont connus dès le Coniacien par le genre *Protosphargis* et les Cheloniidae sont représentées durant le Maastrichtien en Europe par les genres *Allopleuron*, *Glyptochelone* et *Platychelone*. Pour ces deux familles, il existe une lacune dans le registre fossile car les formes ultérieures ne sont connues qu'à partir de l'Eocène (Zangerl 1980).

Le serpent *Palaeophis* a été trouvé dans le Maastrichtien du Maroc (Rage & Wouters 1979) et dans le Paléogène. De même, les Nigerophidae, serpents marins littoraux, pourraient être présents à la fois dans le Maastrichtien et le Tertiaire (Rage & Prasad 1992).

L'analyse des familles qui survivent à la crise K/T montre qu'il s'agit de formes adaptées à un milieu marin littoral, estuarien ou lagunaire. Ces formes pouvaient probablement se mouvoir sur la terre ferme, comme en témoignent certains bothremydidés et dyrosauridés. Le manque de données concernant les Cheloniidae et les Dermochelyidae, formes apparemment de mer plus ouverte, ne permet pas de cerner leur comportement lors de la crise K/T. En outre, la plupart des taxons qui survivent sont de taille modérée. L'examen de carapaces des tortues connues de part et d'autre de la limite K/T (*Osteopygis*, *Bothremys*, *Taphrosphys* et *Dollochelys*) montre que celles-ci sont toujours inférieures à un mètre. De même, *Palaeophis* ne devait pas être un serpent de très grande taille. Quant aux espèces maastrichtiennes d'*Hyposaurus*, il semblerait que certaines atteignaient environ deux mètres (Troxell 1925).

La crise K/T apparaît donc comme particulièrement sélective au sein des reptiles marins. En effet, la plupart des groupes pélagiques de grande taille tels que les mosasaures, élasmosaures, pliosaures et tortues protostegidés disparaissent (bien que ces deux derniers ne soient connus que par des restes fragmentaires durant le Maastrichtien). Seules les formes de taille plutôt modérée et apparemment adaptées à un mode de vie littoral semblent avoir survécu. Il est possible que ces groupes aient trouvé refuge en milieu continental et qu'ils se soient adaptés à un mode de vie dulçaquicole.

Scénarios d'extinction

La limite Crétacé-Tertiaire est marquée par une extinction massive qui affecte à la fois les organismes continentaux et marins. Les deux controverses principales à ce sujet concernent le fait de savoir si l'extinction a été soudaine ou graduelle et si elle a été provoquée par des causes terrestres ou extraterrestres (voir Hallam 1988 pour un résumé). Cette limite est caractérisée par plusieurs signatures chimiques et physiques particulières telles que des anomalies géochimiques (Iridium) (Alvarez *et al.* 1980, 1984), quartz choqués, microsphérules (Smit & Klaver 1981), spinelles (Smit & Romein 1985, Robin *et al.* 1993) et suie (Wolbach *et al.* 1985) dont la présence a amené les scientifiques à élaborer de nombreux scénarios d'extinction. Parmi les défenseurs de l'hypothèse extraterrestre, plusieurs causes ont été proposées: l'impact d'un astéroïde (Alvarez *et al.* 1980, 1984), une "pluie" de comètes (Hut *et al.* 1987), ou enfin le passage de la terre dans un nuage de poussière interstellaire (Rocchia *et al.* 1984). Parmi les causes terrestres suggérées, on trouve essentiellement une phase de

volcanisme paroxysmal (Zoller *et al.* 1983, Officer & Drake 1985), des changements climatiques (Stanley 1984) et une régression marine (Archibald & Clemens 1982, Hallam 1984).

En milieu continental, les dinosaures sont les plus affectés. Une étude détaillée de leur diversité écologique dans la Formation Hell Creek (Montana, Dakota du Sud) montre qu'il n'y a pas de preuves d'un déclin graduel durant le Maastrichtien (Sheeham *et al.* 1991). Les mammifères quant à eux enregistrent une chute de diversité des marsupiaux bien avant la fin du Crétacé (Archibald & Clemens 1982, 1984) tandis que les tortues, lézards, serpents et crocodiles (Buffetaut 1980a, 1990) montrent peu de changements. Les plantes subissent une perturbation écologique profonde mais pas une extinction majeure, qui se traduit par un déclin drastique des angiospermes et des gymnospermes au profit des fougères (Wolfe & Upchurch 1986, Saito *et al.* 1986).

En domaine marin, les invertébrés sont sévèrement affectés (voir Hallam & Perch-Nielsen 1990 pour un bilan). Les groupes les plus touchés sont les foraminifères planctoniques et les coccolithophoridés du domaine océanique (Thierstein 1982). Parmi les mollusques, les ammonites, les bélemnites et les bivalves constructeurs s'éteignent très près de la limite K/T (Kauffman 1984, 1986), bien que ces groupes aient été sur le déclin bien avant la fin du Crétacé. Les formes sténotopiques tropicales à subtropicales sont les plus affectées tandis que l'extinction des formes eurytopiques de milieu tempéré est moindre et plus tardive. L'extinction de la limite K/T peut être considérée comme sélective pour tous ces groupes dans la mesure où elle affecte les formes pélagiques plus que les formes benthiques, les groupes tropicaux plus que les tempérés, les organismes dépendant du phytoplancton ou des plantes plus que les autres (Buffetaut 1984, Sheeham & Hansen 1986, Sheeham & Fastovsky 1992), les gros organismes par rapport aux petits (Russell 1979) et les formes terrestres par rapport aux formes d'eau douce (Buffetaut 1984, Sheeham & Fastovsky 1992). Parmi les reptiles marins, la crise affecte préférentiellement les formes pélagiques de grande taille (mosasaures, plésiosaures) par rapport aux formes littorales de taille plus modérée (crocodiles dyrosauridés, serpents, tortues).

Il paraît tout d'abord important de signaler que la plupart des scénarios d'extinction invoqués n'expliquent pas à eux seuls les extinctions en masse mentionnées ci-dessus parce qu'ils sont trop simplistes (chute de température) ou trop catastrophiques (astéroïde, volcanisme) ou enfin parce que les effets suggérés sont l'inverse de ce qui se produit (régression). Par exemple, des changements climatiques importants tels qu'un refroidissement global (Savin 1982) n'expliquent pas la survie des crocodiles, pourtant très sensibles aux variations de température (Buffetaut 1980a) et la disparition d'autres reptiles tels que les dinosaures. De même, la régression de la fin du Maastrichtien ne peut être invoquée comme cause principale des extinctions puisque ce sont les formes pélagiques et non benthiques qui sont les plus affectées (Buffetaut 1987). Enfin, la chute d'un astéroïde ou un volcanisme paroxysmal ainsi que leurs conséquences présumées n'expliquent pas de façon satisfaisante la sélectivité des extinctions. Il faut bien se garder de créer une relation de cause à effet entre des phénomènes (volcanisme, astéroïde) dont on ne peut aujourd'hui nier l'évidence et les extinctions observées: ce n'est pas parce qu'on constate ces phénomènes qu'ils sont responsables de la crise biologique de la fin du Crétacé.

Proposer un scénario d'extinction pour les reptiles marins correspond à formuler une hypothèse globale rendant compte de leur disparition aussi bien que de celle d'autres membres des écosystèmes tant marins que terrestres. En domaine continental, il semblerait que la crise ait affecté préférentiellement les grands herbivores terrestres et leurs prédateurs (pour la plupart des dinosaures). Ceci suggère que les extinctions aient surtout été confinées aux membres de la chaîne trophique directement tributaires des plantes (Buffetaut 1984). Cette hypothèse pourrait aussi expliquer la survie des vertébrés d'eau douce ainsi que des petits vertébrés terrestres (mammifères, squamates) qui ne dépendent pas directement de cette chaîne pour se nourrir (Buffetaut 1984). En milieu marin, l'extinction particulièrement marquée du phytoplancton aurait pu provoquer une rupture globale de la chaîne alimentaire. Concernant les sélaciens, les formes généralistes auraient été plus à même de faire face à une restriction des ressources alimentaires que les formes spécialisées (Cappetta 1987). Les reptiles marins, étant situés au sommet de la pyramide trophique, auraient donc pu être eux aussi particulièrement affectés par cette perturbation de leurs ressources alimentaires. Cette rupture, couplée au déclin des céphalopodes, pourrait expliquer la disparition des formes pélagiques tributaires de la chaîne du phytoplancton et la survie des formes littorales plus généralistes, pouvant probablement migrer dans des zones refuges d'eau douce n'en dépendant pas. En l'état actuel des connaissances, il semblerait qu'une rupture des chaînes alimentaires soit le scénario rendant le mieux compte de la disparition de certains groupes de reptiles marins et de la survie d'autres groupes. Seule des études plus approfondies et une comparaison détaillée avec les autres membres des écosystèmes marins et continentaux permettra de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

COMPARAISON AVEC D'AUTRES GROUPES D'ORGANISMES

Plusieurs auteurs ont analysé le registre fossile d'organismes divers pour en dresser des modèles de diversité et mettre en évidence des périodes d'extinction. Les principaux résultats de ces travaux ont été comparés à ceux obtenus sur les reptiles marins afin de mettre en évidence des similitudes ou des différences dans les périodes d'extinction.

Les principaux groupes d'invertébrés marins ont révélé deux périodes d'extinction majeures à la fin du Norien (-12 % de familles) et à la fin du Maastrichtien (-11 %) ainsi que des extinctions de second ordre au Pliensbachien, Tithonien, Aptien et Cénomaniens (Raup & Sepkoski 1982, 1984, 1986, Sepkoski 1990).

Pour les tétrapodes non marins, les deux périodes d'extinctions majeures se situent à la fin du Trias (-22 % du nombre de familles) et à la fin du Maastrichtien (-14 %) (Benton 1987, 1988, 1989b).

Pour les vertébrés marins, les pics d'extinction les plus importants se situent au Norien, au Maastrichtien et dans une moindre mesure au Turonien-Coniacien (Sepkoski 1990). De façon plus détaillée, quatre pics d'extinction ont été repérés au niveau familial pour les poissons, au Carnien (-33 %), Tithonien (-15 %), Cénomaniens (-10 %) et

Maastrichtien (-8 %) (Benton 1989a). En ce qui concerne les sélaciens, l'extinction la plus importante se situe à la limite K/T où près de 45 % des genres disparaissent (Cappetta 1987).

Quant aux reptiles marins, il a pu être mis en évidence deux phases d'extinction importantes durant la transition Ladinien-Carnien (-64 % de familles) et à la fin du Maastrichtien (-36 %) ainsi que deux crises de deuxième ordre à la fin du Tithonien et du Cénomani. Les reptiles marins montrent donc à grands traits les mêmes périodes d'extinction que les autres groupes d'organismes, tant marins que continentaux. L'exception demeure la crise observée au passage Ladinien-Carnien qui apparaît comme tout à fait originale et mérite d'être approfondie dans l'avenir.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'élaboration d'une double base de données systématique et stratigraphique concernant les reptiles marins et son utilisation pour des analyses de diversité ont permis de mieux comprendre l'évolution d'une mosaïque de groupes et leurs interactions spatio-temporelles. L'interprétation du registre fossile des reptiles marins apporte ainsi un volet complémentaire à notre connaissance des écosystèmes marins du Mésozoïque, au sein desquels ils ont joué un rôle important.

La qualité du registre fossile des reptiles marins varie selon les groupes, les intervalles stratigraphiques et la provenance géographique. D'un point de vue systématique, notre connaissance demeure inégale en fonction des taxons. L'ordre le plus problématique est celui des tortues, dont seule une approche cladistique est disponible. Globalement, les principaux problèmes systématiques concernent la définition des familles (surtout pour les faunes du Crétacé supérieur) ou la validité des taxons de rang inférieur (notamment pour les faunes du Lias). Des révisions ont été entreprises ou sont en cours, permettant d'améliorer de façon significative la systématique de certains taxons, l'exemple le plus parlant étant celui des Sauropterygia triassiques. D'un point de vue stratigraphique, le Trias moyen, le Jurassique supérieur et le Crétacé supérieur sont globalement bien représentés tandis que le Jurassique moyen et le Crétacé inférieur sont faiblement documentés. Enfin, d'un point de vue géographique, les données sont surtout abondantes en Europe et en Amérique du Nord, en raison d'une tradition paléontologique ancienne. Une meilleure connaissance du registre fossile passe donc par la multiplication de fouilles dans de nouvelles contrées. De ce point de vue, les efforts effectués ces dernières années en Amérique du Sud, ayant permis la découverte de gisements riches en reptiles marins, en témoignent.

Les reptiles marins peuvent aussi être utilisés à des fins paléobiogéographiques. Ceci a déjà été démontré pour les faunes essentiellement côtières du Trias (Mazin 1988). Des études récentes montrent que l'on peut également utiliser les faunes pélagiques post-triassiques afin de définir des provinces paléobiogéographiques, probablement en rapport avec les paléolatitudes (Nicholls & Russell 1990, Bardet & Pereda, sous presse). Ce champ d'investigation mérite d'être développé dans l'avenir.

Enfin, les analyses de diversité ont montré que le registre fossile des reptiles marins présente à grands traits les mêmes fluctuations que celui des autres groupes d'organismes, tant marins que continentaux, à l'exception de la crise Ladinien-Carnien qui apparaît comme tout à fait originale. Cette crise coïncide avec une régression qui pourrait être responsable de l'extinction d'une grande partie des reptiles marins côtiers, abondants durant le Trias moyen. Durant le Trias supérieur, une réorganisation faunique aboutie à la disparition progressive des formes littorales et à la mise en place de groupes pélagiques. L'autre extinction importante se situe à la limite Crétacé-Tertiaire. Elle apparaît comme particulièrement sélective au sein des reptiles marins et affecte de manière soudaine préférentiellement les groupes pélagiques de grande taille. Les survivants sont des groupes littoraux comme les crocodiles, serpents et certaines tortues, qui auraient pu trouver refuge en milieu dulçaquicole. Une rupture de la chaîne alimentaire tributaire du phytoplancton est proposée comme scénario d'extinction. D'autres phases potentielles d'extinction, localisées à la limite Jurassique-Crétacé et Cénomanién-Turonien, méritent d'être testées plus en détail.

ADDENDUM

Ce travail est issu d'une thèse doctorale soutenue à Paris en 1992 (Mém. Univ. P. et M. Curie n° 9230, 212 p.). L'essentiel des travaux systématiques ayant été publié depuis y ont été intégrés, reflétant ainsi l'état des connaissances jusqu'aux premiers mois de 1994. Toutefois, depuis l'envoi du manuscrit, plusieurs travaux importants de systématique ont été publiés. Il paraissait donc intéressant de les mentionner dans cet addendum.

En ce qui concerne les tortues, on notera surtout la révision des Plesiochelyidae (Broin 1994) et des Protostegidae (Hooks 1994), la création des Notoemydidae (Fernandez & Fuente 1994) ainsi que l'analyse des relations de parenté au sein des Chelonioidae (Derstler 1994). Pour les mosasaures et les taxons apparentés, une analyse cladistique a été proposée (Bell 1994). Au sein des Sauropterygia, des révisions importantes sont en cours, permettant de préciser ou de clarifier peu à peu les relations de parenté au sein du groupe, notamment en ce qui concerne les Nothosauria (Rieppel 1994a-b) et les Plesiosauria du Lias (Storrs 1994a-b). Enfin, les Ichthyopterygia ont été l'objet de publications importantes telles que la révision de certaines formes triassiques (McGowan 1994), la description d'un nouveau genre dans le Bathonien d'Argentine (Fernandez 1994) et surtout la révision complète des formes du Lias européen (Godefroit 1993a-b, 1994a-b). En ce qui concerne ce dernier travail, une nouvelle phylogénie des ichthyosaures post-triassiques est proposée ainsi que de nombreux réajustements systématiques au niveau des familles Ichthyosauridae, Temnodontosauridae et Leptopterygidae.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier les membres de mon jury de thèse de doctorat dont ce mémoire est

issu: E. Buffetaut, J. Dercourt, Z. Gasparini, F. Lethiers, J.C. Rage et plus particulièrement J.M. Mazin et M.J. Benton qui ont également accepté de réviser le présent manuscrit. Je remercie aussi tous les collègues à travers le monde qui m'ont aidé grâce aux conseils et aux informations fournis. Je pense notamment à M. Bilotte, F. de Broin, D. Brown, K. Carpenter, A. Cruickshank, M. Fernandez, M. de la Fuente, Z. Gasparini, P. Godefroit, A. Kirton, G. Lachkar, J. Long, D. Martill, E. Masure, R. Moody, L. Nessov, M.E. Páramo, D. Smith, G. Storrs, M. Taylor, M. Wade et P. Wellnhofer. L'accès aux collections fossiles a été possible grâce notamment à M. Martin (Boulogne-sur-Mer), P. Bultynck (Bruxelles), D. Price & R. Rickards (Cambridge), H. Haubold (Halle), Z. Gasparini (La Plata), G. Breton (Le Havre), J. Martin & M. Taylor (Leicester), A. Milner & S. Chapman (Londres), J. Jagt (Maastricht), H. Cappetta (Montpellier), P. Wellnhofer (Münich), D. Goujet, H. Lelièvre & B. Battail (Paris), R. Wild (Stuttgart), M. Bilotte (Toulouse), F. Westphal (Tübingen) et C. Corral (Vitoria). Merci aussi à tous les paléontologues amateurs qui ont mis à ma disposition leurs spécimens, surtout G. et E. Penetier ainsi que P. Melchior et M. Hansotte. Ce travail a bénéficié de financements du CNRS, de l'Université Paris 6, du British Council, des fondations Jones Fenleigh et Singer-Polignac. Les dessins ont été réalisés par C. Briand.

Finalment, ce travail est l'aboutissement de plusieurs années de recherche durant lesquelles certains ont toujours été à mes côtés: per m'ave sempre encoraja e soustengudo dins la chausido de moun camin, teni à dedica aquéu travai à mei parent, mei reire e à Xabier.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACOSTA, C.E., HUERTAS, G. & RUIZ, P.M., 1979. — Noticia preliminar sobre el hallazgo de un presunto *Kronosaurus* (Reptilia: Dolichorhynchopidae) en el Aptiano superior de Villa de Leiva, Colombia. *Lozania*, Bogota, 28: 1-7.
- ADAMS-TRESMAN, S.M., 1987a. — The Callovian (Middle Jurassic) marine crocodile *Metriorhynchus* from central England. *Palaeontology*, London, 30 (1): 179-194.
- ADAMS-TRESMAN, S.M., 1987b. — The Callovian (Middle Jurassic) teleosaurid crocodiles from central England. *Palaeontology*, London, 30 (1): 195-206.
- AGASSIZ, L., 1839. — Recherches sur les Poissons fossiles, vol. 2. Neuchâtel: 217-222.
- ALVAREZ, L.W., ALVAREZ, W., ASARO, F. & MICHEL, H.V., 1980. — Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, Washington, 208: 1095-1108.
- ALVAREZ, W., KAUFFMAN, E.G., SURLYK, F., ALVAREZ, L.W., ASARO, F. & MICHEL, H.V., 1984. — Impact theory of mass extinctions and the invertebrate fossil record. *Science*, Washington, 223, 4641: 1135-1141.
- ANDREWS, C.W., 1911a. — Description of a new plesiosaur (*Plesiosaurus capensis*, sp. nov.) from the Uitenhage Beds of Cape Colony. *Ann. South Afr. Mus.*, Capetown, 7: 309-322.
- ANDREWS, C.W., 1911b. — A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part I. British Museum (Natural History), London, 1, 205 p.
- ANDREWS, C.W., 1913. — A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part II. British Museum (Natural History), London, 2, 206 p.
- ANDREWS, C.W., 1922a. — Note on the skeleton of a large Plesiosaur (*Rhomaleosaurus thorntoni*, sp. n.) from the Upper Lias of Northamptonshire. *Ann. & Mag. Nat. Hist.*, London, 9 (9): 407-415.
- ANDREWS, C.W., 1922b. — Description of a new plesiosaur from the Weald Clay of Berwick (Sussex). *Q. J. geol. Soc. Lond.*, London, 78: 285-298.
- ANTUNES, M.T., 1964. — O Neocretacico eo Cenozoico do litoral de Angola; 1 Estratigrafia; Répteis.

- Junta de Investigações do Ultramar, Lisboa, 257 p.
- ANTUNES, M.T. & BROIN, F. de, 1988. — Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra*, Lisboa, 9: 153-200.
- ANTUNES, M.T., BECQUART, D. & BROIN, F. de, 1988. — Découverte de "*Plesiochelys*", Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra*, Lisboa, 9: 141-152.
- ARAMBOURG, C., 1952. — Les Vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Notes & Mém. Serv. géol. Maroc*, Rabat, 92: 1-372.
- ARCHIBALD, J.D. & CLEMENS, W.A., 1982. — Late Cretaceous extinctions. *Am. Sci.*, New Haven, 70 (4): 377-385.
- ARCHIBALD, J.D. & CLEMENS, W.A., 1984. — Mammal evolution near the Cretaceous-tertiary boundary. In: W.A. BERGGREN & J.A. VAN COUVERING (Eds.), *Catastrophes and Earth History*: 339-371. Princeton University Press, Princeton.
- BAGHAI, N.L. & MASSARE, J.A., 1989. — The status of *Baptanodon* MARSH (Ichthyosauria) from the Jurassic of North America. *J. Vert. Paleont.*, Abstr., Lawrence, 9, suppl. 3: 11A.
- BAIRD, D., 1964. — A fossil sea-turtle from New Jersey. *N. J. State Mus. Invest.*, New Jersey, 1: 1-26.
- BAIRD, D., 1984a. — No ichthyosaurs in the Upper Cretaceous of New Jersey ... or Saskatchewan. *The Mosasaur*, Philadelphia, 2: 129-133.
- BAIRD, D., 1984b. — Evidence of giant protostegid sea-turtles in the Cretaceous of New Jersey. *The Mosasaur*, Philadelphia, 2: 135-140.
- BAIRD, D., 1986a. — *Halisaurus* and *Prognathodon*, two uncommon mosasaurs from the Upper Cretaceous of New Jersey. *The Mosasaur*, Philadelphia, 3: 37-45.
- BAIRD, D., 1986b. — A skull fragment of the Cretaceous cheloniid turtle *Osteopygis* from Atlantic Highlands, New Jersey. *The Mosasaur*, Philadelphia, 3: 47-52.
- BAIRD, D., 1986c. — Upper Cretaceous reptiles from the Severn Formation of Maryland. *The Mosasaur*, Philadelphia, 3: 63-85.
- BAIRD, D. & CASE, G.R., 1966. — Rare marine reptiles from the Cretaceous of New Jersey. *J. Paleont.*, Tulsa, 40 (5): 1211-1215.
- BARDACK, D., 1967. — Fossil vertebrates from the marine Cretaceous of Manitoba. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 5: 145-153.
- BARDET, N., 1989. — Un crâne d'Ichthyopterygia dans le Cénomaniens du Boulonnais. *Mém. Soc. Acad. Boul.*, Boulogne-sur-Mer, 6 (1): 1-32.
- BARDET, N., 1990a. — Dental cross-sections in Cretaceous Ichthyopterygia: systematic implications. *Géobios*, Lyon, 23 (2): 169-172.
- BARDET, N., 1990b. — Première mention du genre *Hainosaurus* (Squamata, Mosasauridae) en France. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. 2, 311: 751-756.
- BARDET, N., 1992. — Stratigraphic evidences for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova*, Oxford, 4: 649-656.
- BARDET, N., 1993. — Pliosaurus and plesiosaurs from the Middle Jurassic (Callovian) of Normandy. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 7: 1-7.
- BARDET, N. & CUNY, G., 1993. — Triassic reptile faunas from France. *Soc. Ital. Sci. Nat., Mus. Civ. Stor. Nat.*, Milano, II: 9-18.
- BARDET, N. & GODEFROIT, P., 1995. — *Plesiosaurus houzeau* DOLLO, 1909 from the Upper Campanian of Ciply (Belgium) and a review of the Upper Cretaceous plesiosaurs from Europe. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Bruxelles, 65: 179-186.

- BARDET, N. & HUA, S., sous presse. — *Simolestes nowackianus* Huene, 1938 from the Upper Jurassic of Ethiopia reinterpreted as a teleosaurid crocodile, not a pliosaur. *N. Jb. Geol. Paläont.*, Mh, Stuttgart, 1995.
- BARDET, N. & PEREDA-SUPERBIOLA, X., sous presse. — Las faunas de reptiles marinos del Cretácico final de Europa. *Rev. Esp. Paleont.*, Madrid.
- BARDET, N. & TERMIER, G., 1990. — Première description de restes de plésiosaure provenant de Madagascar (gisement de Berere, Campanien). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. 2, 310: 855-860.
- BARDET, N., BILOTTE, M., CHRISTENSEN, W.K., HANSOTTE, M., MELCHIOR, P. & RAYNAUD, C., 1991a. — Nouveaux restes et révisions de faunes exceptionnelles du Crétacé supérieur audois: les Belemnitellidae et Mosasauridae des Corbières. *Bull. Soc. Et. Sci. Aude*, Carcassonne, 91: 11-21.
- BARDET, N., CORRAL, J.C. & PEREDA-SUPERBIOLA, J., 1993a. — Primeros restos de reptiles marinos en el Cretácico superior de la Cuenca Vasco-Cantábrica. *Est. Mus. Cienc. Nat. Alava*, Vitoria, 8: 27-35.
- BARDET, N., MAZIN, J.-M., AZEMA, C., BEGOUEN, V. & MASURE, E., 1991b. — "L'ichthyosaure de Bédaille" (Ariège, France): examen palynologique de la gangue et mise au point stratigraphique. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, 162 (5): 897-903.
- BARDET, N., MAZIN, J.-M., CARIOU, E., ENAY, R. & KRISHNA, J., 1991c. — Les Plesiosauria du Jurassique supérieur de la province de Kachchh (Inde). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. 2, 313: 1343-1347.
- BARDET, N., MAZIN, J.-M. & MARTIN, M., 1993b. — Une mandibule de *Pliosaurus brachyspondylus* (Reptilia, Sauropterygia, Pliosauridae) dans le Kimméridgien du Boulonnais (France). *N. Jb. Geol. Paläont.*, Mh., Stuttgart, 7: 385-392.
- BARDET, N., PENNETIER, G. & PENNETIER, E., 1991d. — *Muraenosaurus leedsii* SEELEY (Plesiosauria, Elasmosauridae) dans le Callovien du Calvados (France). *N. Jb. Geol. Paläont.*, Mh., Stuttgart, 7: 402-408.
- BARDET, N., PENNETIER, G., PENNETIER, E. & QUEROMAIN, J., 1993c. — Présence du pliosaure *Liopleurodon ferox* SAUVAGE dans le Jurassique moyen (Callovien) de Villers-sur-Mer, Normandie. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Museum du Havre*, Le Havre, 80 (3-4): 11-14.
- BARDET, N., WELLNHOFER, P. & HERM, D., 1994. — Discovery of ichthyosaur remains (Reptilia) in the Upper Cenomanian (Upper Cretaceous) of Bavaria. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, München, 34: 213-220.
- BELL, G.L., 1994. — A phylogenetic revision of Mosasauridae and closely related taxa. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14, suppl. 3: 17A.
- BENTON, M.J., 1985a. — Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.*, London, 84: 97-164.
- BENTON, M.J., 1985b. — Patterns in the diversification of Mesozoic non-marine tetrapods and problems in historical diversity analysis. *Spec. Pap. Paleont.*, London, 33: 185-202.
- BENTON, M.J., 1985c. — Mass extinction among non-marine tetrapods. *Nature*, London, 316: 811-814.
- BENTON, M.J., 1986a. — More than one event in the late Triassic mass extinction. *Nature*, London, 321: 857-861.
- BENTON, M.J., 1986b. — The Late Triassic tetrapod extinction events. In: K. PADIAN (Ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs; Faunal Change across the Triassic-Jurassic Boundary*: 303-320. Cambridge University Press, Cambridge.
- BENTON, M.J., 1987. — Mass extinctions among families of non-marine tetrapods: the data. In: E. BUFFETAUT, J.-J. JAEGER & J.-M. MAZIN (Eds.), *Les extinctions dans l'histoire des vertébrés. Mém. Soc. géol. France*, Paris, N.S., 150: 21-32.

- BENTON, M.J., 1988. — Mass extinction in the fossil record of reptiles: paraphyly, patchiness, and periodicity (?). In: G. LARWOOD (Ed.), *Extinction and survival in the fossil record. Syst. Assoc. Spec. Vol.*, 34: 269-294. Clarendon Press, Oxford.
- BENTON, M.J., 1989a. — Patterns of evolution and extinction in vertebrates. In: K.C. ALLEN & D.E.G. BRIGGS (Eds.), *Evolution and the fossil record*: 218-241. Belhaven Press, London.
- BENTON, M.J., 1989b. — Mass extinctions among tetrapods and the quality of the fossil record. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, London, B, 325: 369-386.
- BENTON, M.J., 1990. — Vertebrate palaeontology. Biology and evolution. Harper Collins Acad., London, xii + 377 p.
- BENTON, M.J., 1991. — What really happened in the Late Triassic? *Hist. Biol.*, London, 5: 263-278.
- BENTON, M.J., 1993. — Reptilia. In: M.J. BENTON (Ed.), *The Fossil Record*. Chapman & Hall, London, 845 p.
- BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1968. — Deux tortues fossiles d'Afrique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toul.*, Toulouse, 104: 179-186.
- BLESS, M.J.M., DUSAR, M., FELDER, P.J. & SWENNEN, R., 1993. — Lithology and biostratigraphy of Upper Cretaceous-Paleocene carbonates in the Molenbeersel borehole (NE Belgium). *Geol. Mijnb.*, Haarlem, 71: 239-257.
- BONAPARTE, J.F., 1978. — El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos. *Opera Lilloana*, Tucumán, 26, 596 p.
- BRANDES, T., 1914. — Plesiosauriden aus dem Unteren Lias von Halberstadt. *Palaeontographica*, Stuttgart, 51: 41-55.
- BRINKMAN, D.B., XIJIN, Z. & NICHOLLS, E.L., 1992. — A primitive ichthyosaur from the Lower Triassic of British Columbia, Canada. *Palaeontology*, London, 35 (2): 465-474.
- BRINKMANN, R. & KRÖMMELBEIN, K., 1977. — Abriss der Geologie. Band II: Historische Geologie. F. Enke, Stuttgart.
- BROILI, F., 1931. — Weitere Beobachtungen an *Geosaurus*. *N. Jb. Min. Geol. Paläont.* Stuttgart, B, 68: 127-148.
- BROIN, F. de, 1988. — Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Stvd. Geol. Salmant.*, Salamanca, 2 (5): 103-142.
- BROIN, F. de, 1994. — Données préliminaires sur les Chéloniens du Tithonien inférieur des calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France). *Géobios*, Lyon, Mém. spéc. 16: 167-175.
- BROUWERS, E.M. & HAZEL, J.E., 1978. — Ostracoda and correlation of the Severn Formation (Navarroan; Maestrichtian) of Maryland. *Soc. Econ. Paleont. & Min., Paleont. Monogr.*, Tulsa, 1: 1-52.
- BROWN, D.S., 1981. — The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia), and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Geol., London, 35 (4): 253-347.
- BROWN, D.S., 1993. — A taxonomic reappraisal of the families Elasmosauridae and Cryptoclididae (Reptilia: Plesiosauroidea). *Revue de Paléobiologie*, Genève, 7: 9-16.
- BROWN, D.S., MILNER, A.C. & TAYLOR, M.A., 1986. — New material of the plesiosaur *Kimmerosaurus langhami* from the Kimmeridge Clay of Dorset. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Geol., London, 40 (5): 225-234.
- BUFFETAUT, E., 1978. — Les Dyrosauridae (Crocodylia, Mesosuchia) des phosphates de l'Eocène inférieur de Tunisie: *Dyrosaurus*, *Rhabdognathus*, *Phosphatosaurus*. *Géol. Médit.*, Marseille, 5 (2): 237-256.

- BUFFETAUT, E., 1979. — Jurassic marine crocodilians (Mesosuchia: Teleosauridae) from central Oregon: first record in North America. *J. Paleont.*, Tulsa, 53 (1): 210-215.
- BUFFETAUT, E., 1980a. — Détermination de la nature des événements de la transition Crétacé-Tertiaire: la contribution de l'étude des Crocodiliens. *Mém. Soc. géol. France.*, Paris, N. S., 139: 17-52.
- BUFFETAUT, E., 1980b. — Position systématique et phylogénétique du genre *Pelagosaurus* Bronn, 1841 (Crocodylia, Mesosuchia), du Toarcien d'Europe. *Géobios*, Lyon, 13 (5): 783-786.
- BUFFETAUT, E., 1980c. — Les Crocodiliens paléogènes du Tilemsi (Mali): un aperçu systématique. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Mémoire jubilaire René Lavocat: 15-35.
- BUFFETAUT, E., 1982. — Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des Crocodiliens mésosuchiens. *Mém. Soc. géol. France*, Paris, N. S., 40, 142: 1-88.
- BUFFETAUT, E., 1984. — Selective extinctions and terminal Cretaceous events. *Nature*, London, 310: 276.
- BUFFETAUT, E., 1987. — Why the Maastrichtian regression did not cause terminal Cretaceous mass extinctions. In: E. BUFFETAUT, J.-J. JAEGER & J.-M. MAZIN (Eds.), Les extinctions dans l'histoire des Vertébrés. *Mém. Soc. géol. France*, Paris, N. S., 150: 75-80.
- BUFFETAUT E., 1990. — Vertebrate extinction and survival across the Cretaceous-tertiary boundary. *Tectonophysics*, Amsterdam, 171: 227-345.
- BUFFETAUT, E. & THIERRY, J., 1977. — Les Crocodiliens fossiles du Jurassique moyen et supérieur de Bourgogne. *Géobios*, Lyon, 10 (2): 151-194.
- BUFFETAUT, E. & WELLNHOFER, P., 1980. — Der Krokodilier *Teleorhinus* OSBORN, 1904 (Mesosuchia, Pholidosauridae) im Regensburger Grünsandstein (Obercenoman). *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, München, 20: 83-94.
- BUFFETAUT, E., TERMIER, G. & TERMIER, H., 1981. — A teleosaurid (Crocodylia, Mesosuchia) from the Toarcian of Madagascar and its palaeobiogeographical significance. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 55 (3/4): 313-319.
- BUFFETAUT, E., BUSSERT, R. & BRINKMANN, W., 1990. — A new nonmarine vertebrate fauna in the Upper Cretaceous of northern Sudan. *Berliner geowiss. Abh.*, Berlin, A, 120 (1): 183-202.
- BUFFRÉNIL, V. de & RAGE, J.-C., 1993. — La "Pachyostose" vertébrale de *Simoliophis* (Reptilia, Squamata): données comparatives et considérations fonctionnelles. *Ann. Paléont.*, Paris, 79 (4): 315-335.
- CABRERA, A., 1941. — Un plesiosaurio nuevo del Cretáceo del Chubut. *Rev. Mus. La Plata, Paleont.*, La Plata, N. S., 2, 8: 113-130.
- CALDWELL, M.W., 1992. — Redescription of the pectoral girdle and front limb of *Carsosaurus marchesetti* KORNHUBER, 1893. *J. Vert. Paleont.*, Abstr., Lawrence, 12, suppl. 3: 20A.
- CALLAWAY, J.M. & BRINKMAN, D.B., 1989. — Ichthyosaurs (Reptilia, Ichthyosauria) from the Lower and Middle Triassic Sulphur Mountain Formation, Wapiti Lake area, British Columbia, Canada. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 26: 1491-1500.
- CALLAWAY, J.M. & MASSARE, J.A., 1989. — Geographic and stratigraphic distribution of the Triassic Ichthyosauria (Reptilia; Diapsida). *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 178 (1): 37-58.
- CALLIGARIS, R., 1988. — I rettili fossili degli "Strati Calcarei Ittiolitici di Comeno" e dell'isola di Lesina. *Atti Mus. civ. Stor. Nat. Trieste*, Trieste, 41 (1): 85-125.
- CAMP, C.L., 1942. — California mosasaurs. *Mem. Univ. Calif.*, Berkeley, 13: 1-68.
- CAMP, C.L., 1976. — Vorläufige Mitteilung über grosse Ichthyosaurier aus der oberen Trias von Nevada. *Sitz. öster. Akad. Wiss.*, Wien, 1, 185: 125-134.
- CAMP, C.L., 1980. — Large ichthyosaurs from the Upper Triassic of Nevada. *Palaeontographica*,

- Stuttgart, A, 170 (4-6): 139-200.
- CAMPBELL, R.L., 1965. — New Zealand Triassic Saurians. *N. Z. J. Geol. Geophys.*, Wellington, 8 (3): 505-509.
- CAPELLINI, G., 1884. — Il chelonio veronese (*Protosphargis veronensis*, Cap.) scoperto nel 1852 nel Cretaceo superiore. *Real. Accad. Lincei.*, Roma, 281, 36 p.
- CAPPETTA, H., 1987. — Extinction et renouvellements fauniques chez les Sélaciens post-jurassiques. In: E. BUFFETAUT, J.-J. JAEGER & J.-M. MAZIN (Eds.), *Les extinctions dans l'histoire des vertébrés. Mém. Soc. géol. France*, Paris, N. S., 150: 113-131.
- CARPENTER, K., 1989. — *Dolichorhynchops* = *Trinacromerum* (Reptilia: Plesiosauria). *J. Vert. Paleont.*, Abstr., Lawrence, 9, suppl. 3: 15A.
- CARPENTER, K., 1990. — Upward continuity of the Niobrara fauna with the Pierre Shale fauna. In: S.C. BENNETT (Ed.), *Niobrara Chalk Excursion Guidebook*. Society of Vertebrate Paleontology, University of Kansas Museum of Natural History and the Kansas Geological Survey: 73-81.
- CARROLL, R.L., 1981. — Plesiosaur ancestors from the Upper Permian of Madagascar. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, London, B, 293: 315-383.
- CARROLL, R.L., 1987. — Vertebrate paleontology and evolution. W. H. Freeman, New York, 698 p.
- CARROLL, R.L. & CURRIE, P.J., 1991. — The early radiation of diapsid reptiles. In: H.-P. SCHULTZE & L. TRUEB (Eds.), *Origins of the higher groups of Tetrapods*: 354-424. Cornell University Press, Ithaca - London.
- CARROLL, R.L. & DEBRAGA, M., 1992. — Aigialosaurs: mid-Cretaceous varanoid lizards. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 12 (1): 66-86.
- CARROLL, R.L. & DONG, Z.M., 1991. — *Hupehsuchus*, an enigmatic aquatic reptile from the Triassic of China, and the problem of establishing relationships. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, London, B, 331: 131-153.
- CARROLL, R.L. & GASKILL, P., 1985. — The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, London, B, 309: 343-393.
- CASE, E.C., 1936. — A nothosaur from the Triassic of Wyoming. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan*, Ann Arbor, 5: 1-34.
- CASE, G.R. & BAIRD, D., 1990. — Selachians from the Niobrara Formation of the Upper Cretaceous (Coniacian) of Carrot River, Saskatchewan, Canada. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 27: 1084-1094.
- CHATTERJEE, S. & CREISLEY, 1994. — *Alwalkeria* (Theropoda) and *Morturneria* (Plesiosauria), new names for preoccupied *Walkeria* Chatterjee, 1987 and *Turneria* Chatterjee & Small 1989. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14 (1): 142.
- CHATTERJEE, S. & SMALL, B.J., 1989. — New plesiosaurs from the Upper Cretaceous of Antarctica. In: CRAME, J.A., *Origins and Evolution of the Antarctic Biota. Geol. Soc. Spec. Publ.*, London, 47: 197-215.
- CHONG, G. & GASPARINI, Z.B. de, 1972. — Presencia de Crocodilia marinos en el Jurásico de Chile. *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, Buenos Aires, 27 (4): 406-409.
- CHURCHER, C.S. & RUSSELL, D.A., 1992. — Terrestrial vertebrates from Campanian strata in Wadi El-Gedid (Kharga and Dakhleh Oases), Western desert of Egypt. *J. Vert. Paleont.*, Abstr., Lawrence, 12, suppl. 3: 23A.
- COLLINS, J.I., 1970. — The chelonian *Rhinochelys* Seeley from the Upper Cretaceous of England and France. *Palaeontology*, London, 13 (3): 355-378.
- CONAGHAN, P.J., FLOOD, R.H., JOHNSON, B.D., JONES, J.G., McDONNELL, K.L., POWELL, C.McA., SHAW, S.E., TALENT, J.A., VEEVERS, J.J., WASS, S.Y., WILLIAMS, M.A.J., EMBLETON, B.J.J. & QUILTY, P.G., 1984. — Phanerozoic Earth history of Australia. In: J.J.

- VEEVERS (Ed.). Clarendon Press, Oxford, 418 p.
- CONYBEARE, W.D., 1821. — Notice of the discovery of a new fossil animal, forming a link between the *Ichthyosaurus* and crocodile, together with general remarks on the osteology of the *Ichthyosaurus*. *Trans. geol. Soc. Lond.*, London, 5: 559-594.
- COPE, J.C.W., GETTY, T.A., HOWARTH, M.K., MORTON, N. & TORRENS, H.S., 1980a. — A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part I: Introduction and Lower Jurassic. *Geol. Soc. Lond. Spec. Rep.*, London, 14: 1-73.
- COPE, J.C. W., DUFF, K.L., PARSONS, C.F, TORRENS, H.S, WIMBLEDON, W.A & WRIGHT, J.K., 1980b. — A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part II: Middle and Upper Jurassic. *Geol. Soc. Lond. Spec. Rep.*, London, 15: 1-109.
- COX, C.B. & SMITH, D.G., 1973. — A review of the Triassic vertebrate faunas of Svalbard. *Geol. Mag.*, Cambridge, 110 (5): 405-418.
- DEBRAGA, M. & CARROLL, R.L., 1988. — A review of the Aigialosauridae. *J. Vert. Paleont. Abstr.*, Lawrence, 8, suppl. 3: 13A.
- DEBRAGA, M. & CARROLL, R.L., 1993. — The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. *Evolutionary Biology*, New-York, 27: 245-322.
- DERSTLER, K., 1994. — Evolutionary history of sea turtles. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14, suppl. 3: 23A.
- DOLLO, L., 1889. — Première note sur les Mosasauriens de Mesvin. *Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol.*, Bruxelles, Mém, 3: 271-304.
- DOLLO, L., 1890. — Première note sur les mosasauriens de Maastricht. *Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol.*, Bruxelles, Mém., 4: 151-169.
- DOLLO, L., 1904. — Les mosasauriens de la Belgique. *Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol.*, Bruxelles, Mém., 18: 207-216.
- DOLLO, L., 1924. — *Globidens alabamensis*, mosasaurien américain retrouvé dans la Craie d'Obourg (Sénonien supérieur) du Hainaut, et les mosasauriens de la Belgique en général. *Arch. Biol.*, Liège, 34: 167-213.
- DOYLE, P., 1992. — A review of the biogeography of Cretaceous belemnites. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, Amsterdam, 92: 207-216.
- DUFF, K.L., 1975. — Palaeoecology of a bituminous shale - the Lower Oxford Clay of Central England. *Palaeontology*, London, 18 (3): 443-482.
- DUFFIN, C., 1979. — *Pelagosaurus* (Mesosuchia, Crocodilia) from the English Toarcian (Lower Jurassic). *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, Stuttgart, 8: 475-485.
- ELDER, W.P., 1989. — Molluscan extinction patterns across the Cenomanian-Turonian stage boundary in the Western Interior of the United States. *Paleobiology*, Chicago, 15 (3): 299-320.
- FERNANDEZ, M., 1994. — A new long-snouted ichthyosaur from the Early Bajocian of Neuquén Basin (Argentina). *Ameghiniana*, Buenos Aires, 31 (3): 291-297.
- FERNANDEZ, M.S. & FUENTE, M. de la, 1988. — Nueva tortuga (Cryptodira: Thalassemydidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 25 (2): 129-138.
- FERNANDEZ, M.S. & FUENTE, M. de la, 1993. — Las tortugas Casiquelidias de las calizas litográficas titonianas del areo Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 30 (3): 283-295.
- FERNANDEZ, M.S. & FUENTE, M. de la, 1994. — Redescription and phylogenetic position of *Notoemys*: the oldest Gondwanian pleurodiran turtle. *N. JB. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 193 (1): 81-105.
- FOSTER, D.E., 1980. — *Osteopygis* sp., a marine turtle from the Late Cretaceous Moreno Formation of

- California. *PaleoBios*, Berkeley, 34: 1-14.
- FRAAS, E., 1902. — Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. *Palaeontographica*, Stuttgart, 49: 1-72.
- FRAAS, E., 1910. — Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden. *Palaeontographica*, Stuttgart, 57: 105-140.
- FRAZIER, W.J. & SCHWIMMER, D.R., 1987. — Regional Stratigraphy of North America. Plenum Press, New York, 719 p.
- FUENTE, M. de la & FERNANDEZ, M.S., 1989. — *Notoemys laticentralis* Cattoy & Freiberg, 1961 from the Upper Jurassic of Argentina: a member of the Infraorder Pleurodira (Cope, 1868). *Stvd. Geol. Salmant.*, Salamanca, 3, 2: 25-32.
- FUENTE, M. de la & GOÑI, R., 1983. — Primeras tortugas cretácicas marinas de Colombia. *Geol. Norandina*, Bogota, 7: 43-48.
- GAFFNEY, E.S., 1975a. — A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, 155, 5: 387-436.
- GAFFNEY, E.S., 1975b. — A revision of the side-necked turtle *Taphrosphys sulcatus* (LEIDY) from the Cretaceous of New Jersey. *Am. Mus. Novit.*, New York, 2571: 1-24.
- GAFFNEY, E.S., 1975c. — A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. *Am. Mus. Novit.*, New York, 2574: 1-19.
- GAFFNEY, E.S., 1979. — The Jurassic turtles of North America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, 162: 91-136.
- GAFFNEY, E.S., 1981. — A revision of the fossil turtles of Australia. *Am. Mus. Novit.*, New York, 2720: 1-38.
- GAFFNEY, E.S. & MEYLAN, P.A., 1988. — A phylogeny of turtles. In: M.J. BENTON (Ed.), The phylogeny and classification of the Tetrapods, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. *Syst. Assoc. Spec. Vol.*, 35A: 157-219. Clarendon Press, Oxford.
- GAFFNEY, E.S. & ZANGERL, R., 1968. — A revision of the chelonian genus *Bothremys* (Pleurodira: Pelomedusidae). *Fieldiana, Geol.*, Chicago, 16: 193-239.
- GALLAGHER, W., PARRIS, D.C. & SPAMER, E.E., 1986. — Paleontology, biostratigraphy, and depositional environments of the Cretaceous-Tertiary transition in the New Jersey coastal plain. *The Mosasaur*, Philadelphia, 3: 1-35.
- GASPARINI, Z.B. de, 1973. — Revisión de "*Purranisaurus potens*" RUSCONI, 1948 (Crocodylia, Thalattosuchia). Los Thalattosuchia como un nuevo infraorden de los Crocodylia. *Act. V Congr. geol. Argent.*, Buenos Aires, 3: 423-431.
- GASPARINI, Z.B. de, 1978. — Consideraciones sobre los Metriorhynchidae (Crocodylia, Mesosuchia): su origen, taxonomía y distribución geográfica. *Obra Cent. Mus.*, La Plata, 5: 1-9.
- GASPARINI, Z.B. de, 1980. — South American Mesozoic crocodiles. *Mesoz. Vert. Life*, San Diego, 1: 66-72.
- GASPARINI, Z.B. de, 1985. — Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 22 (1-2): 23-34.
- GASPARINI, Z.B. de, 1988. — *Ophthalmosaurus monocharactus* APPLEBY (Reptilia, Ichthyopterygia), en las calizas litográficas titonianas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 25 (1): 3-16.
- GASPARINI, Z.B. de & BIRO-BAGOCZKY, L., 1986. — *Osteopygis* sp. (Reptilia, Testudines, Toxochelyidae), tortuga fósil de la Formación Quiriquina, Cretácico superior, sur de Chile. *Rev. Geol. Chile*, Santiago, 27: 85-90.
- GASPARINI, Z.B. de & CHONG-DIAZ, G., 1977. — *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia,

- Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 153 (3): 341-360.
- GASPARINI, Z.B. de & DELLAPE, D., 1976. — Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia de Neuquén (República Argentina). *Act. I Congr. geol. Chil.*, Santiago, 1: 1-21.
- GASPARINI, Z.B. de & GOÑI, R., 1985. — Los plesiosaurios cretácicos de América del Sur y del continente antártico. *In: VIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Col. Trab. Pal. Ser. Geol.*, Brasilia, 27 (2): 55-63.
- GASPARINI, Z.B. de & GOÑI, R., 1986. — Los ictiosaurios jurásico-cretácicos de la Argentina. *In: W. VOLKHEIMAR (Ed.), Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de America del Sur*, Mendoza, 2: 299-312.
- GASPARINI, Z.B. de, GOÑI, R. & MOLINA, O., 1982. — Un plesiosaurio (Reptilia) tithoniano en Cerro Lotena, Neuquén, Argentina. *Actas V Congr. Latinoamer. Geol.*, Argentina, 5: 33-47.
- GASPARINI, Z.B. de & SPALLETTI, L.A., 1990. — Un nuevo cocodrilo en los depósitos mareales maastrichtianos de la Patagonia noroccidental. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 27 (1/2): 141-150.
- GASPARINI, Z.B. de & SPALLETTI, L., 1993. — First callovian plesiosaurs from the neuquen Basin, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 30 (3): 245-254.
- GASPARINI, Z.B. de & VALLE, R. del, 1984. — Mosasaurios (Reptilia, Sauria) cretácicos, en el continente Antártico. *Nov. Congr. Geol. Argent.*, Bariloche, 4: 423-431.
- GASPARINI, Z.B. de, VALLE, R. del & GOÑI, R., 1984. — An *Elasmosaurus* (Reptilia, Plesiosauria) of the Upper Cretaceous in the Antarctic. *Inst. Antart. Arg. Contr.*, Buenos Aires, 305: 1-24.
- GAUDRY, A., 1892. — Les Pythonomorphes de France. *Mém. Soc. géol. France*, Paris, 10: 1-13.
- GAUTHIER, J.A., KLUGE, A.G. & ROWE, T., 1988. — The early evolution of the Amniota. *In: M.J. BENTON (Ed.), The phylogeny and classification of the Tetrapods, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Syst. Assoc. Spec. Vol.*, 35A: 103-155. Clarendon Press, Oxford.
- GEMMERALLO, M., 1921. — Rettili maastrichtiani di Egitto. *Giorn. Sci. nat. econ.*, Palermo, 32: 339-351.
- GILMORE, C.W., 1905. — Osteology of *Baptanodon* (MARSH). *Mem. Carnegie Mus.*, Pittsburgh, 2 (2): 77-129.
- GILMORE, C.W., 1906. — Notes on osteology of *Baptanodon*, with a description of a new species. *Mem. Carnegie Mus.*, Pittsburgh, 2 (9): 325-343.
- GODEFROIT, P., 1993a. — The skull of *Stenopterygius longifrons* (Owen, 1881). *Revue de Paléobiologie*, Genève, 7: 67-84.
- GODEFROIT, P., 1993b. — Les grands ichthyosaures sinémuriens d'Arlon. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Bruxelles, 63: 25-71.
- GODEFROIT, P., 1994a. — Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgo-luxembourgeois. *Mém. Expl. Cartes géologiques et minières de la Belgique*, Bruxelles, 39: 98 p.
- GODEFROIT, P., 1994b. — Les reptiles marins du Jurassique inférieur en Lorraine belgo-luxembourgeoise. Thèse de L'Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, 359 p. (Inédit).
- GODEFROIT, P. & NOLF, D., 1991. — Les vertébrés fossiles des terrains mésozoïques de Lorraine belge et les récentes fouilles de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris*, Paris, 28 (2): 3-12.
- GOÑI, R. & GASPARINI, Z.B. de, 1983. — Nuevos restos de "*Alzadasaurus colombiensis*" (Reptilia, Plesiosauria) del Cretácico temprano de Colombia. *Geol. Norandina*, Bogota, 7: 49-54.
- HAAS, G., 1975. — On the placodonts of the Wadi Ramon area Muschelkalk. *In: Problèmes actuels de*

- Paléontologie (Evolution des Vertébrés). *Coll. intern. C.N.R.S.*, Paris, 218: 451-456.
- HALLAM, A., 1978. — Eustatic cycles in the Jurassic. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, Amsterdam, 23: 1-32.
- HALLAM, A., 1981. — The end-Triassic bivalve extinction event. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, Amsterdam, 35: 1-44.
- HALLAM, A., 1984. — Pre-Quaternary sea-level changes. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, Palo Alto, 12: 205-243.
- HALLAM, A., 1986. — The Pliensbachian and Tithonian extinction events. *Nature*, London, 319: 765-768.
- HALLAM, A., 1988. — A compound scenario for the end-Cretaceous mass extinction. In: M.A. LAMOLDA, E.G. KAUFFMAN & O.H. WALLISER (Eds.), II Jornadas de Paleontología, Extinctionis phenomena, Bilbao. *Rev. Esp. paleont.*, Madrid: 92-134.
- HALLAM, A., 1990. — The end-Triassic mass extinction event. In: V.L. SHARPTON & P.D. WARD (Eds.), Global catastrophes in Earth history; An interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, Boulder, 247: 577-583.
- HALLAM, A. & PERCH-NIELSEN, K., 1990. — The biotic record of events in the marine realm at the end of the Cretaceous: calcareous, siliceous and organic-walled microfossils and macroinvertebrates. *Tectonophysics*, Amsterdam, 171: 347-357.
- HALSTEAD, L.B., 1971. — *Liopleurodon rossicus* (NOVOZHILOV), a pliosaur from the Lower Volgian of the Moscow Basin. *Palaeontology*, London, 14 (4): 566-570.
- HALSTEAD, L.B., 1975. — *Sokotosuchus ianwilsoni* n. g., n.sp., a new teleosaur crocodile from the Upper Cretaceous of Nigeria. *J. Nig. Min. geol. Metal. Soc.*, Ibadan, 11 (1/2): 101-103.
- HAMPE, O., 1992. — Ein grosswüchsiger Pliosauride (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, Frankfurt, 145: 1-32.
- HAQ, B., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R., 1987. — Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, Washington, 235: 1156-1167.
- HARLAND, W.B., HOLLAND, C.H., HOUSE, M.R., HUGHES, N.F., REYNOLDS, A.B., RUDWICK, M.J.S., SATTERTHWAITE, G.E., TARLO, L.B.H. & WILLEY, E.C., 1967. — The Fossil Record. *Geol. Soc. London*, London, 1967: 695-731.
- HARLAND, W.B., ARMSTRONG, R.L., CRAIG, L.E., COX, A.V., SMITH, A.G. & SMITH, D.G., 1989. — A geologic time scale. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2nd ed., xvi + 263 p.
- HAUBOLD, H., 1990. — Dinosaurs and fluctuating sea levels during the Mesozoic. *Hist. Biol.*, London, 4: 75-106.
- HOOKS, G.E., 1994. — Systematic revision of the Protostegidae using cladistic analysis. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14, suppl. 3: 30A.
- HUA, S., VASSE, D., BUFFETAUT, E., MARTIN, M., MAZIN, J.-M. & VADET, A., 1993. — Un squelette de *Machimosaurus mosae* Sauvage & Lienard, 1879 (Crocodylia, Thalattosuchia) dans le Kimméridgien du Boulonnais. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, sér. 2, 317: 851-856.
- HUENE, F. von, 1922. — Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 35: 1-114.
- HUENE, F. von, 1923. — Ein neuer Plesiosaurier aus dem oberen Lias Württembergs. *Jahr. Ver. f. vat. Natur.*, Württemberg, 79: 3-23.
- HUENE, F. von, 1936. — *Henodus chelyops*, ein neuer Placodontier. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 84: 99-148.
- HUENE, F. von, 1948. — *Pistosaurus*, a middle Triassic plesiosaur. *Am. J. Sci.*, New Haven, 248: 46-

- HUENE, F. von, 1956. — Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Gustav Fisher, Jena, 716 p.
- HUENE, F. von & MAUBEUGE, P.L., 1954. — Sur quelques restes de sauriens du Rhétien et du Jurassique lorrains. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, 6 sér., 4 (1/3): 105-109.
- HUT, P., ALVAREZ, W., ELDER, W.P., HANSEN, T., KAUFFMAN, E.G., KELLER, G., SHOEMAKER, E.M. & WEISSMAN, P.R., 1987. — Comet showers as a cause of mass extinctions. *Nature*, London, 329: 118-126.
- JABLONSKI, D., 1986. — Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. In: D.K. ELLIOTT (Ed.), *Dynamics of Extinction*: 183-229. John Wiley & Sons, New York.
- JARVIS, I., CARSON, G.A., COOPER, M.K.E, HART, M.B., LEARY, P.N., TOCHER, B.A., HORNE, D. & ROSENFELD, A., 1988. — Microfossil assemblages and the Cenomanian-Turonian (late Cretaceous) oceanic anoxic event. *Cretaceous Research*, London, 9: 3-103.
- JOHNSON, A.L.A. & SIMMS, M.J., 1989. — The timing and cause of Late Triassic marine invertebrate extinctions: evidence from scallops and crinoids. In: S.K. DONOVAN, *Mass extinctions: Processes and Evidence*: 174-194. Columbia University Press, New York.
- KAUFFMAN, E.G., 1984. — The fabric of Cretaceous marine. In: W.A. BERGGREN & J.A. VAN COUVERING (Eds.), *Catastrophes and Earth History*: 151-246. Princeton University Press, Princeton.
- KAUFFMAN, E.G., 1986. — High resolution event stratigraphy: regional and global Cretaceous bio-events. In: G.H. WALLISER (Ed.), *Global bio-events - A critical approach. Lect. not. Earth Sci.*, 8: 279-335. Springer Verlag, Berlin.
- KIRTON, A., 1983. — A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. Ph. D. thesis, Newcastle-upon-Tyne. (Inédit).
- KNIGHT, W.C., 1900. — Some new Jurassic vertebrates, III. *Am. J. Sci.*, New Haven, 3: 115-118.
- KREBS, B., 1967. — Der Jura-Krokodilier *Machimosaurus* H. v. MEYER. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 41 (1/2): 46-59.
- KUHN, O., 1934a. — Ichthyosauria. In: W. QUENSTEDT (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 63. W. Junk, Berlin, 75 p.
- KUHN, O., 1934b. — Sauropterygia. In: W. QUENSTEDT (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 69. W. Junk, Berlin, 127 p.
- KUHN, O., 1936. — Crocodilia. In: W. QUENSTEDT (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 75. W. Junk, Berlin, 144 p.
- KUHN, O., 1939. — Squamata, Lacertilia et Ophidia. In: W. QUENSTEDT (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 86. W. Junk, Den Haag, 89 p.
- KUHN, O., 1958. — Ein neuer Lacertilier aus dem fränkischen Lithographieschiefer. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, Stuttgart, 1958: 380-382.
- KUHN, O., 1963. — Sauria (Supplementum I). In: F. WESTPHAL (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 104. W. Junk, Gravenhage, 87 p.
- KUHN, O., 1964a. — Sauropterygia. In: F. WESTPHAL (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 106. W. Junk, Gravenhage, 72 p.
- KUHN, O., 1964b. — Testudines. In: F. WESTPHAL (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 107. W. Junk, Gravenhage, 299 p.
- KUHN, O., 1969. — Proganosauria, Bolosauria, Placodontia, Araeoscelidia, Trilophosauria, Weigeltisauria, Millerosauria, Rhynchocephalia, Protorosauria. In: O. KUHN (Ed.), *Handbuch der*

- Paläoherpetologie, 9. Gustav Fisher, Stuttgart & Portland, 74 p.
- KUHN-SCHNYDER, E. von, 1988. — Bemerkungen zur Ordnung der Thalattosauria (Reptilia). *Eclog. geol. Helv.*, Basel, 81 (3): 879-886.
- LANGER, W., 1961. — Über das Alter der Fische von Hvar-Lesina (Dalmatien). *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, Stuttgart, 1961: 329-331.
- LAPPARENT, A.F. de, 1955. — Etude paléontologique des Vertébrés du Jurassique d'El Mers (Moyen Atlas). *Notes & Mém. Serv. géol. Maroc*, Rabat, 124: 1-36.
- LEANZA, H. & ZEISS, A., 1990. — Upper Jurassic Lithographic Limestones from Argentina (Neuquén Basin): Stratigraphy and Fossils. *Facies*, Erlangen, 22: 169-186.
- LEE, M.S.Y., 1993. — The origin of the Turtle body plan: bridging a famous morphological gap. *Science*, Washington, 261: 1716-1720.
- LINGHAM-SOLIAR, T., 1991. — Mosasaurs from the Upper Cretaceous of Niger. *Palaeontology*, London, 34 (3): 653-670.
- LINGHAM-SOLIAR, T., 1992. — The Tylosaurine Mosasaurs (Reptilia, Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of Europe and Africa. *Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belgique*, Bruxelles, 62: 171-194.
- LINGHAM-SOLIAR, T., 1993. — The mosasaur *Leiodon* bares its teeth. *Modern Geology*, London, 18: 443-458.
- LINGHAM-SOLIAR, T., 1994a. — First record of mosasaurs from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Zaire. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 68 (1/2): 259-265.
- LINGHAM-SOLIAR, T., 1994b. — The mosasaur "*Angolasaurus*" *bocagei* (Reptilia: Mosasauridae) from the Turonian of Angola re-interpreted as the earliest member of the genus *Platecarpus*. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 68 (1/2): 267-282.
- LINGHAM-SOLIAR, & NOLF, D., 1989. — The mosasaur *Prognathodon* (Reptilia, Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of Belgium. *Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belgique*, Bruxelles, 59: 137-190.
- LIU, H.T., 1961. — The discovery of *Teleosaurus* in China. *Vert. PalAsiat.*, Beijing, 1: 69-70. (En Chinois).
- LONGMAN, H.A., 1924. — A new gigantic marine reptile from the Queensland Cretaceous. *Mem. Qd Mus.*, Brisbane, 8,1: 26-28.
- LUCAS, S.G. & REYNOLDS, R.E., 1993. — Putative Paleocene plesiosaurs from Cajon Pass, California, U.S.A. *Cret. Res.*, London, 14: 107-111.
- MASSARE, J.A., 1987. — Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 7 (2): 121-137.
- MASSARE, J.C., 1988. — Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology*, Chicago, 14 (2): 187-205.
- MASSARE, J.A. & CALLAWAY, J.M., 1989. — The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, New York, 102: 409-416.
- MASSARE, J.A. & CALLAWAY, J.M., 1994. — *Cymbospondylus* (Ichthyosauria: Shastasauridae) from the Lower Triassic Thaynes Formation of Southeastern Idaho. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14 (1): 139-141.
- MAZIN, J.-M., 1982. — Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Géobios*, Lyon, Mém. Spéc. 6: 85-98.
- MAZIN, J.-M., 1984. — Les Ichthyopterygia du Trias du Spitzberg. Descriptions complémentaires à partir d'un nouveau matériel. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat.*, Paris, 4 sér., 6, C, 3: 309-320.
- MAZIN, J.-M., 1985. — Les Ichthyopterygia du Trias supérieur de Nouvelle-Calédonie. Implications paléobiogéographiques. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 4 (2): 177-182.

- MAZIN, J.-M., 1986a. — About the real systematic position of the nothosaur *Metanothosaurus nipponicus* YABE, & SHIKAMA 1948. *Proc. Japan Acad.*, Tokyo, B, 62 (6): 184-186.
- MAZIN, J.-M., 1986b. — *Negevodus ramonensis* n. g., n. sp., un nouveau placodonte du Trias moyen du Negev (Israël). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. 2, 302: 927-929.
- MAZIN, J.-M., 1987. — Marine reptile groups and the Late Triassic extinctions. In: E. BUFFETAUT, J.-J. JAEGER & J.-M. MAZIN (Eds.), *Les extinctions dans l'histoire des Vertébrés. Mém. Soc. géol. France*, Paris, N.S., 150: 33-36.
- MAZIN, J.-M., 1988. — Paléobiogéographie des reptiles marins du Trias. Phylogénie, systématique, écologie et implications paléobiogéographiques. *Mém. Sci. Terre, Univ. P. et M. Curie*, Paris, 08/88, 313 p., 134 fig. (Inédit).
- MAZIN, J.-M., 1989. — La denture et la région palatine des Placodontia (Reptilia, Trias). Implications phylogénétiques. *Géobios*, Lyon, 22 (6): 725-734.
- MAZIN, J.-M. & SANDER, M., 1993. — Palaeobiogeography of the Early and Late Triassic Ichthyopterygia. *Soc. Ital. Sci. Nat., Mus. Civ. Stor. Nat.*, Milano, II: 93-108.
- MAZIN, J.-M., SUTEETHORN, V., BUFFETAUT, E., JAEGER, J.-J. & HELMCKE-INGAVAT, R., 1991. — Preliminary description of *Thaisaurus chonlakmanii* n. g., n. sp., a new ichthyopterygian (Reptilia) from the Early Triassic of Thailand. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. 2, 313: 1207-1212.
- McGOWAN, C., 1972. — The systematic of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material of North America. *Contr. Geol.*, Laramie, 11 (1): 9-29.
- McGOWAN, C., 1973. — A note on the most recent ichthyosaur known: an isolated coracoid from the Upper Campanian of Saskatchewan (Reptilia, Ichthyosauria). *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 10: 1346-1349.
- McGOWAN, C., 1974a. — A revision of the Longipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: Ichthyosauria). *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, Toronto, 97: 1-37.
- McGOWAN, C., 1974b. — A revision of the Latipinnate ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia: Ichthyosauria). *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, Toronto, 100: 1-30.
- McGOWAN, C., 1976. — The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 13: 668-683.
- McGOWAN, C., 1978. — An isolated ichthyosaur coracoid from the Maastrichtian of New Jersey. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 15: 169-171.
- McGOWAN, C., 1979. — A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 166: 93-135.
- McGOWAN, C., 1986. — A putative ancestor for the sword-fish *Eurhinosaurus*. *Nature*, London, 322: 454-456.
- McGOWAN, C., 1989. — *Leptopterygius tenuirostris* and other long-snouted ichthyosaurs from the English Lower Lias. *Palaeontology*, London, 32 (3): 409-427.
- McGOWAN, C., 1991. — An ichthyosaur forefin from the Triassic of British Columbia exemplifying Jurassic features. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 28: 1553-1560.
- McGOWAN, C., 1993. — A new species of large, long-snouted ichthyosaur from the English lower Lias. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 30: 1197-1204.
- McGOWAN, C., 1994. — A new species of *Shastasaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Triassic of British Columbia: the most complete exemplar of the genus. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14 (2): 168-179.
- MEHL, M.G., 1912. — *Muraenosaurus? reedii* sp. nov. and *Tricleidus? laramiensis* KNIGHT, American Jurassic plesiosaurs. *J. Geol.*, Chicago, 20: 344-352.

- MERRIAM, J.C., 1902. — Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada. *Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol.*, Berkeley, 3 (4): 63-108.
- MERRIAM, J.C., 1904. — A new marine reptile from the Triassic of California. *Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol.*, Berkeley, 3 (21): 419-421.
- MERRIAM, J.C., 1905. — The Thalattosauria, a group of marine reptiles from the Triassic of California. *Mem. Calif. Acad. Sci.*, Berkeley, 5 (1): 1-52.
- MLYNARSKI, M., 1976. — Testudines. In: O. KUHN (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*, 19. Gustav Fischer, Stuttgart & New York: 1-130.
- MOODY, R.T.J., 1993. — Cretaceous-Tertiary marine turtles of Northwest Europe. *Revue de Paléobiologie*, Genève, 7: 151-160.
- MOODY, R.T.J. & SUTCLIFFE, P.J.C., 1991. — The Cretaceous deposits of the Iullemmeden Basin of Niger, central West Africa. *Cret. Res.*, London, 12: 137-157.
- MULDER, E.W.A., 1985. — Plesiosauriërs in de Limburgse Krijtze. *Natuurhistorisch Maandblad*, Maastricht, 74 (5): 94-96.
- MULDER, E.W.A., 1990. — Ein Elasmosaurierzahn aus der oberen Kreide des St. Pietersberges bei Maastricht, Süd-Limburg, Niederlande. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 64 (1/2): 145-151.
- MÜNSTER, G. von, 1830. — Ueber einige ausgezeichnetefossile Fischzähne aus dem Muschelkalk bei Bayreuth. Bayreuth, 4 p.
- NACE, R.L., 1939. — A new Ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. *Am. J. Sci.*, New Haven, 237: 673-686.
- NACE, R.L., 1941. — A new Ichthyosaur from the Late Cretaceous Northeast Wyoming. *Am. J. Sci.*, New Haven, 239: 908-914.
- NAKAYA, H., 1989. — Upper Cretaceous elasmosaurid (Reptilia, Plesiosauria) from Hobetsu, Hokkaido, Northern Japan. *Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan*, Tokyo, N. S., 154: 96-116.
- NESSOV, L.A., 1984. — Data on Late Mesozoic turtles from the USSR. *Stvd. Geol. Salmant., Stvd. Palaeochel.*, Salamanca, Vol. Spec. 1: 215-223.
- NESSOV, L.A., 1986. — Some Late Mesozoic and Paleocene turtles of Soviet Middle Asia. *Stvd. Geol. Salmant., Stvd. Palaeochel.*, Salamanca, 2 (1): 7-22.
- NESSOV, L.A., IVANOV, A.O. & KHOZACKI, L.I., 1988. — Découvertes de restes d'ichthyosaures en URSS et problème du changement de faune au Crétacé moyen. *Vestnik*, 7 (1): 15-26. (En Russe).
- NICHOLLS, E.L., 1988a. — New material of *Toxochelys latiremis* Cope, and a revision the genus *Toxochelys* (Testudines, Chelonioidea). *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 8 (2): 181-187.
- NICHOLLS, E.L., 1988b. — The first record of the mosasaur *Hainosaurus* (Reptilia: Lacertilia) from North America. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 25: 1564-1570.
- NICHOLLS, E.L., 1992. — Note on the occurrence of the marine turtle *Desmatochelys* (Reptilia: Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of Vancouver Island. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 29: 377-380.
- NICHOLLS, E.L. & BRINKMAN, D.B., 1990. — New *Thalattosaurus* from the Triassic Sulphur Mountain Formation of British Columbia. *J. Vert. Paleont., Abstr.*, Lawrence, 10, suppl. 3: 36A.
- NICHOLLS, E.L. & BRINKMAN, D.B., 1993a. — New thalattosaurs (Reptilia: Diapsida) from the Triassic Sulphur Mountain Formation of Wapiti Lake, British Columbia. *J. Paleont.*, Tulsa, 67 (2): 263-278.
- NICHOLLS, E.L. & BRINKMAN, D.B., 1993b. — A new specimen of *Utatusaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Triassic Sulphur Mountain Formation of British Columbia. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 30: 486-490.

- NICHOLLS, E.L. & RUSSELL, A.P., 1990. — Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, Amsterdam, 79: 149-169.
- NICHOLLS, E.L., TOKARYK, T.T. & HILLS, L.V., 1990. — Cretaceous marine turtles from the Western Interior Seaway of Canada. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 27: 1288-1298.
- NOPCSA, F. von, 1903. — Über die Varanusartigen Lacerten Istriens. *Beit. Pal. Geol. Österr.-Ung.*, Wien, 15: 31-41.
- NOSOTTI, S. & PINNA, G., 1989. — Storia delle ricerche e degli studi sui rettili placodonti. Parte prima 1830-1902. *Mem. Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat.*, Milano, 24 (2): 31-86.
- NOSOTTI, S. & PINNA, G., 1993. — *Cyamodus kuhnschnyderi* n.sp., nouvelle espèce de Cyamodontidae (Reptilia, Placodontia) du Muschelkalk supérieur allemand. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. 2, 317: 847-850.
- NOVOZHILOV, N.I., 1964. — Order Sauropterygia. In: J.A. ORLOV (Ed.), *Osnovy paleont.*, Moscou, 12: 309-332.
- OFFICER, C.B. & DRAKE, C.L., 1985. — Terminal Cretaceous environmental events. *Science*, Washington, 227: 1161-1167.
- OLSEN, P.E., 1986. — Discovery of earliest Jurassic reptile assemblage from Nova Scotia implies catastrophic end to Triassic. *Lamont Newsl.*, Palisades, 12: 1-3.
- OLSEN, P.E. & SUES, H.-D., 1986. — Correlation of continental Late Triassic and Early Jurassic sediments, and patterns of the Triassic-Jurassic tetrapod transition. In: K. PADIAN (Ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs; Faunal Change across the Triassic-Jurassic Boundary*: 321-351. Cambridge University Press, Cambridge.
- OLSEN, P.E., SHUBIN, N.H. & ANDERS, M.H., 1987. — New Early Jurassic tetrapod assemblages constrain Triassic-Jurassic tetrapod extinction event. *Science*, Washington, 237: 1025-1029.
- OLSEN, P.E., FOWELL, S.J. & CORNET, B., 1990. — The Triassic/Jurassic boundary in continental rocks of eastern North America; A progress report. In: V.L. SHARPTON & P.D. WARD (Eds.), *Global catastrophes in Earth history; An interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality. Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, Boulder, 247: 585-593.
- ONUKE, Y. & BANDO, Y., 1959. — Le Groupe Inai du Trias inférieur et moyen (études stratigraphique et paléontologique du Trias dans le massif Kitakami, Japon du Nord-Est: 3). *Tohoku Univ., Inst. Geol. Paleont., Contr.*, Sendai, 50: 1-66. (En Japonais).
- OTSCHEV, V.A. & EFIMOV, V.M., 1985. — A new genus of ichthyosaur from the Ul'yanovsk area of the Povolzh'ye region. *Paleont. J.*, Silver Spring, 4: 87-91.
- OWEN, R., 1840. — Report on the British fossil reptiles. *Report Brit. Assoc. Adv. Sci.*, London, 1839, 9: 43-126.
- OWEN, R., 1841. — *Odontography*, 2 (atlas), H. Baillière Publisher, London: 19, pl 72.
- OWEN, R., 1860. — *Paleontology or a systematic summary of extinct animals and their geological relations*. A. & C. Black Eds, Edinburgh, xv + 420 p.
- OWEN, R., 1865. — *Monograph of the Fossil reptilia of the Liassic Formations*. *Palaeont. Soc.*, London, 3: 1-40.
- PÁRAMO, M.E., 1994. — Posición sistemática de un reptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico Superior en Yaguará (Huila). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, Bogotá, 19 (72): 63-80.
- PARRIS, D.C., 1974. — Additional records of plesiosaurs from the Cretaceous of New Jersey. *J. Paleont.*, Tulsa, 48 (1): 32-35.
- PARRIS, D.C., DETAMPLE, C. & BENTON, R.C., 1986. — Osteological notes on the fossil turtle

- ?*Dollochelys atlantica* (ZANGERL). *The Mosasaur*, Philadelphia, 3: 97-108.
- PATTERSON, C. & SMITH, A.B., 1987. — Is the periodicity of extinctions a taxonomic artefact? *Nature*, London, 330: 248-251.
- PAUL, C.R.C., 1982. — The adequacy of the fossil record. In: K.A. JOYSEY & A.E. FRIDAY (Eds.), Problems of phylogenetic reconstruction. *Syst. Assoc. Spec. Vol.*, 21: 75-117. Academic Press, London.
- PERSSON, P.O., 1959. — Reptiles from the Senonian (Upper Cretaceous) of Scania (S. Sweden). *Ark. Min. Geol.*, Stockholm, 2, 35: 431-478.
- PERSSON, P.O., 1961. — Plesiosaurs from Spitzbergen. *Norsk Polar. Arbok*, Oslo, 1961: 62-69.
- PERSSON, P.O., 1963. — A revision of the classification of the Plesiosaurs with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group. *Lunds Univ. Arssk.*, Lund, N. F., Adv. 2, 59 (1): 1-59.
- PEYER, B., 1955. — Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XVIII. *Helveticosaurus zollingeri* n. g., n. sp. *Schweiz. Palaeont. Ges. Abh.*, Basel, 72: 1-50.
- PEYER, B. & KUHN-SCHNYDER, E., 1955. — Placodontia. In: J. PIVETEAU (Ed.), *Traité de Paléontologie*, vol. 5. Masson, Paris: 459-486.
- PINNA, G., 1990a. — *Protenodontosaurus italicus* n. g., n. sp., un nuovo placodonte del Carnico italiano. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat.*, Milano, 131 (1): 5-12.
- PINNA, G., 1990b. — I rettili placodonti dei terreni triassici di Spagna. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat.*, Milano, 131 (6): 137-143.
- PINNA, G., 1990c. — Notes on stratigraphy and geographical distribution of placodonts. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat.*, Milano, 131 (7): 145-156.
- PIRRIE, D., DUANE, A.M. & RIDING, J.B., 1992. — Jurassic-Tertiary stratigraphy and palynology of the James Ross Basin: review and introduction. In: DUANE, A.M., PIRRIE, D. & RIDING, J.B., Palynology of the James Ross Island area, Antarctic Peninsula. *Antarctic Sci.*, Oxford, 4 (3): 259-266.
- PIVETEAU, J., 1955. — *Traité de Paléontologie*. V: Amphibiens, Reptiles, Oiseaux. Masson, Paris, 1113 p.
- POPENOE, W.P., IMLAY, R.W. & MURPHY, M.A., 1960. — Correlation of the Cretaceous formations of the Pacific Coast (United States and northwestern Mexico). *Bull. Geol. Soc. Am.*, New York, 71: 1491-1540.
- RAGE, J.-C., 1975. — Un serpent du Paléocène du Niger. Etude préliminaire sur l'origine des Caenophidiens (Reptilia, Serpentes). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, 281: 515-518.
- RAGE, J.-C., 1980. — Un Serpent marin nouveau de l'Eocène de Belgique. Le problème des Serpents marins du Paléogène. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, 291: 469-471.
- RAGE, J.-C., 1983. — Les serpents aquatiques de l'Eocène européen. Définition des espèces et aspects stratigraphiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4 sér., 5, C, 2: 213-241.
- RAGE, J.-C., 1984. — Serpentes. In: P. WELLNHOFER (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*, 11. Gustav Verlag, Stuttgart & New York, 80 p.
- RAGE, J.-C. & PRASAD, G.V.R., 1992. — New snakes from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Naskal, India. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 187 (1): 83-97.
- RAGE, J.-C. & WOUTERS, G., 1979. — Découverte du plus ancien palaeopheidé (Reptiles, Serpentes) dans le Maastrichtien du Maroc. *Géobios*, Lyon, 12 (2): 293-296.
- RAUP, D.M., 1972. — Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science*, Washington, 177: 1065-1071.
- RAUP, D.M. & SEPKOSKI, J.J. Jr., 1982. — Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*,

- Washington, 215: 1051-1052.
- RAUP, D.M. & SEPKOSKI, J.J. Jr., 1984. — Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proc. natn. Acad. Sci.*, Washington, 81: 801-805.
- RAUP, D.M. & SEPKOSKI, J.J. Jr., 1986. — Periodic extinction of families and genera. *Science*, Washington, 231: 833-836.
- RAUP, D.M. & SEPKOSKI, J.J. Jr., 1988. — Testing for periodicity of extinction. *Science*, Washington, 241: 94-99.
- RAWSON, P.F., CURRY, D., DILLEY, F.C., HANCOCK, J.M., KENNEDY, W.J., NEALE, J.W., WOOD, C.J. & WORSSAM, B.C., 1978. — A correlation of Cretaceous rocks in the British Isles. *Geol. Soc. Lond. Spec. Rep.*, London, 9: 1-70.
- RENESTO, S., 1993a. — A Cretaceous plesiosaur remain (Reptilia, Sauropterygia) from the Argille Varicolori of Varzi (Pavia, Lombardy, Northern Italy). *Riv. It. Paleont. Strat.*, Milano, 99 (1): 101-106.
- RENESTO, S., 1993b. — A juvenile *Lariosaurus* (Reptilia, Sauropterygia) from the Kalkschieferzone (Uppermost Ladinian) near Viggiu (Varese, Northern Italy). *Riv. It. Paleont. Strat.*, Milano, 99 (2): 199-212.
- RIABININ, A.N., 1948. — Jurassic turtle of Karatau. *Proc. Paleont. Inst.*, Moscou, 15 (1): 94-98. (En Russe).
- RIEPPPEL, O., 1980. — The skull of the Upper Jurassic cryptodire turtle *Thalassemys*, with a reconsideration of the chelonian braincase. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 171: 105-140.
- RIEPPPEL, O., 1981. — Fossile Krokodilier aus dem Schweizer Jura. *Eclogae geol. Helv.*, Basel, 74 (3): 735-751.
- RIEPPPEL, O., 1987a. — *Clarazia* and *Hescheleria*: a re-investigation of two problematical reptiles from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland). *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 195: 101-129.
- RIEPPPEL, O., 1987b. — The Pachypleurosauridae: an annotated bibliography. With comments on some lariosaurs. *Eclogae geol. Helv.*, Basel, 80 (3): 1105-1118.
- RIEPPPEL, O., 1989a. — A new Pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, London, B, 323: 1-73.
- RIEPPPEL, O., 1989b. — *Helveticosaurus zollingeri* PEYER (Reptilia, Diapsida). Skeletal paedomorphosis, functional anatomy and systematic affinities. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 208: 123-152.
- RIEPPPEL, O., 1993a. — Euryapsid relationships: a preliminary analysis. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 188 (2): 241-264.
- RIEPPPEL, O., 1993b. — Status of the Pachypleurosauroid *Psilotrachelosaurus toeplitzschii* Nopcsa (Reptilia, Sauropterygia), from the Middle Triassic of Austria. *Fieldiana, Geol.*, Chicago, 27: 1-17.
- RIEPPPEL, O., 1993c. — The status of the nothosaurian reptile *Elmosaurus lelmensis*, with comments on *Nothosaurus mirabilis*, *Palaeontology*, London, 36 (4): 967-974.
- RIEPPPEL, O., 1994a. — The braincase of *Simosaurus* and *Nothosaurus*: monophyly of the Nothosauridae (Reptilia: Sauropterygia). *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14 (1): 9-23.
- RIEPPPEL, O., 1994b. — Osteology of *Simosaurus gaillardoti* and the relationships of stern-group Sauropterygia. *Fieldiana, Geol.*, Chicago, 28: 1-85.
- ROBASZYNSKI, F. & CHRISTENSEN, W.K., 1989. — The Upper Campanian-Lower Maastrichtian chalks of the Mons Basin, Belgium: a preliminary study of belemnites and foraminifera in the Harmignies and Ciply areas. *Geol. Mijnb.*, Haarlem, 68 (4): 391-408.
- ROBASZYNSKI, F. & DUPUIS, C., 1983. — Belgique. In: C. POMEROL (Ed.), Guides géologiques

- régionaux. Masson, Paris, 204 p.
- ROBASZYNSKI, F., POELS, J. P. & MARTIN, M., 1988. — Le gisement de Craie Phosphatée de Ciply: données nouvelles. *Bull. Soc. Belg. Géol.*, Bruxelles, 97 (1): 9-24.
- ROBIN, E., FROGET, L., JEHANNO, C. & ROCCHIA, R., 1993. — Evidence for a K/T impact event in the Pacific Ocean. *Nature*, London, 363: 615-617.
- ROCCHIA, R., RENARD, M., BOCLET, D. & BONTE, P., 1984. — Essai d'évaluation de la durée de la transition Crétacé/Tertiaire par l'évolution de l'anomalie en iridium; implications dans la recherche de la cause de la crise biologique. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, 26 (6): 1193-1202.
- ROMER, A.S., 1956. — The osteology of the reptiles. Univ. Chicago Press, Chicago & London, xxi + 772 p.
- ROMER, A.S., 1966. — Vertebrate paleontology. Univ. Chicago Press, Chicago, 3è éd., 468 p.
- ROMER, A.S., 1968. — An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. *Contr. Geol.*, Laramie, 1: 27-41.
- ROZHDESTVENSKIY, A.K., 1973. — The study of Cretaceous reptiles in Russia. *Paleont. J.*, Silver Spring, 2: 206-214.
- RUSCONI, C., 1948. — Plesiosauros del Jurásico de Mendoza. *An. Soc. geol. Arg.*, Buenos Aires, 146: 327-351.
- RUSSELL, D.A., 1967. — Systematics and Morphology of American Mosasaurs (Reptilia, Sauria). *Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. Bull.*, New Haven, 23: 1-241.
- RUSSELL, D.A., 1970. — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VII. The mosasaurs. *Fieldiana, Geol. Mem.*, Chicago, 3 (7): 365-380.
- RUSSELL, D.A., 1975. — A new species of *Globidens* from South Dakota and a review of Globidentine mosasaurs. *Fieldiana, Geol.*, Chicago, 33 (13): 235-256.
- RUSSELL, D.A., 1977. — The biotic crisis at the end of the Cretaceous period. In: Cretaceous-Tertiary extinctions and possible terrestrial and extraterrestrial causes. *Syllogeus*, Ottawa, 12: 11-23.
- RUSSELL, D.A., 1979. — The enigma of the extinction of the dinosaurs. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, Palo Alto, 7: 163-182.
- SAITO, T., YAMANOI, T. & KAIHO, K., 1986. — End-Cretaceous devastation of terrestrial flora in the boreal Far East. *Nature*, London, 323: 253-255.
- SANDER, P.M., 1989a. — The Pachypleurosaurids (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with the description of a new species. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, London, B, 325: 561-670.
- SANDER, P.M., 1989b. — The large ichthyosaur *Cymbospondylus buchseri*, sp. nov., from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with a survey of the genus in Europe. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 9 (2): 163-173.
- SANDER, P.M., 1992. — *Cymbospondylus* (Shastasauridae: Ichthyosauria) from the Middle Triassic of Spitzbergen: Filling a paleobiogeographic gap. *J. Paleont.*, Tulsa, 66 (2): 332-337.
- SANDER, P.M. & BUCHER, H., 1993. — An ichthyosaur from the uppermost Toarcian of southern France. *N. J. Geol. Paläont. Mh.*, Stuttgart, 10: 631-640.
- SANDER, P.M. & MAZIN, J.-M., 1993. — The paleobiogeography of Middle Triassic ichthyosaurs: The five major faunas. *Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat.*, Milano, II: 145-152.
- SANZ, J.L., 1983a. — Los notosaurios (Reptilia, Sauropterygia) españoles. *Estud. geol.*, Madrid, 39: 193-215.
- SANZ, J.L., 1983b. — Consideraciones sobre el genero *Pistosaurus*. El Suborden Pistosauria (Reptilia, Sauropterygia). *Estud. geol.*, Madrid, 39: 451-458.

- SAVIN, S.M., 1982. — Stable isotopes in climatic reconstructions. In: *Climate in Earth History*, National Academy Press, Washington: 164-171.
- SCHMIDT, S., 1987. — Phylogenie der Sauropterygier (Diapsida; Trias - Kreide). *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 173 (3): 339-375.
- SCHULZ, M.G. & SCHMID, F., 1983. — Das Ober-Maastricht Hemmoor (N-Deutschland): Faunenzonen-Gliederung und Korrelation mit dem Ober-Maastricht von Dänemark und Limburg., *Newsl. Stratigr.*, Stuttgart, 13 (1): 21-39.
- SCIAU, J., CROCHET, J.-Y. & MATTEI, J., 1990. — Le premier squelette de plésiosaure de France sur le Causse du Larzac (Toarcien, Jurassique inférieur). *Géobios*, Lyon, 23 (1): 111-113.
- SEPKOSKI, J.J. Jr., 1982. — A compendium of fossil marine families. *Milwaukee Publ. Mus. contr. Biol. Geol.*, Milwaukee, 51: 1-125.
- SEPKOSKI, J.J. Jr., 1984. — A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, Chicago, 10 (2): 246-267.
- SEPKOSKI, J.J. Jr., 1986. — Phanerozoic overview of mass extinction. In: D.M. RAUP & D. JABLONSKI (Eds.), *Patterns and Processes in the History of Life*: 277-295. Springer Verlag, Berlin.
- SEPKOSKI, J.J. Jr., 1987. — (Reply to PATTERSON & SMITH). *Nature*, London, 330: 251-252.
- SEPKOSKI, J.J. Jr., 1990. — The taxonomic structure of periodic extinction. In: V.L. SHARPTON & P.D. WARD (Eds.), *Global catastrophes in Earth history; An interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality. Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, Boulder: 33-44.
- SEPKOSKI, J.J. Jr., 1992. — A compendium of fossil marine families, 2d ed. *Milwaukee Publ. Mus. contr. Biol. Geol.*, Milwaukee, 83: 1-156.
- SEPKOSKI, J.J. Jr. & KENDRICK, D.C., 1993. — Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa. *Paleobiology*, Chicago, 19 (2): 168-184.
- SEPKOSKI, J.J. Jr. & RAUP, D.M., 1986. — Periodicity in marine extinction events. In: D.K. ELLIOTT (Ed.), *Dynamics of extinction*: 3-36. John Wiley & Sons, New York.
- SHEEHAM, P.M. & HANSEN, T.A., 1986. — Detritus feeding as a buffer to extinction at the end of the Cretaceous. *Geology*, Boulder, 14: 868-870.
- SHEEHAM, P.M. & FASTOVSKY, D.E., 1992. — Major extinctions of land-dwelling vertebrates at the Cretaceous-Tertiary boundary, eastern Montana. *Geology*, Boulder, 20: 556-560.
- SHEEHAM, P.M., FASTOVSKY, D.E., HOFFMANN, R.G., BERGHAUS, C.B. & GABRIEL, D.L., 1991. — Sudden extinction of the Dinosaurs: Latest Cretaceous, Upper Great Plains, USA. *Science*, Washington, 254: 835-839.
- SICKENBERG, O., 1961. — Das wiederaufgefunde Typusexemplar vom Meereskrokodil aus Sachsenhausen. *Ber. naturh. Ges. Hannover*, Hannover, 106: 5-6.
- SIGNEUX, J., 1959. — Gisement des phosphates maastrichtiens de Roseifa (Jordanie), poissons et reptiles marins. *Notes & Mém. Moyen-Orient*, Paris, 7: 223-228.
- SIMMS, M.J. & RUFFELL, A.H., 1989. — Synchronicity of climatic change and extinctions in the Late Triassic. *Geology*, Boulder, 17: 265-268.
- SIMMS, M.J. & RUFFELL, A.H., 1990. — Climatic and biotic change in the late Triassic. *J. Geol. Soc.*, London, 147: 321-327.
- SLISKOVIC, T., 1970. — Die stratigraphische Lage der Schichten mit Pachyophiidae aus Seliste bei Bileca (Ostherzegowina). *Bull. Sci. Yougosl.*, Zagreb, A, 15 (11-12): 389.
- SMIT, J. & KLAVER, G., 1981. — Sanidine spherules at the Cretaceous-Tertiary boundary indicate a large impact event. *Nature*, London, 292: 47-49.
- SMIT, J. & ROMEIN, A.J.T., 1985. — A sequence of events across the Cretaceous/Tertiary boundary.

- Earth. Planet. Sci. Lett.*, Amsterdam, 74: 155-170.
- SMITH, D.T.J., 1989. — The cranial morphology of fossil and living sea turtles (Cheloniidae, Dermochelyidae and Desmatochelyidae), Ph. D. Thesis, Kingston. (Inédit).
- SMITH, A.B. & PATTERSON, C., 1987. — The influence of taxonomic method on the perception of patterns of evolution. In: HECHT M.K. & WALLACE B. *Evol. Biol.*, 23: 127-216. Plenum Press, New York & London.
- SOLIAR, T., 1988. — The mosasaur *Goryonosaurus* from the Upper Cretaceous of Sokoto State, Nigeria. *Palaeontology*, London, 31 (3): 747-762.
- STANLEY, S.M., 1984. — Temperature and biotic crises in the marine realm. *Geology*, Boulder, 12: 205-208.
- STEEL, R., 1973. — Crocodylia. In: O. KUHN (Ed.), *Handbuch der Paläoherpétologie*. 16. G. Fischer Verlag, Stuttgart & Portland, 116 p.
- STEVENS, G.R., 1973. — Cretaceous belemnites. In: A. HALLAM (Ed.), *Atlas of Paleobiogeography*, 385-401. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- STEWART, J.D., 1989. — The earliest reputed North American mosasaurs records are not mosasaurs. *J. Vert. Paleont. Abstr.*, Lawrence, 9, suppl. 3: 39A.
- STORRS, G.W., 1991a. — Anatomy and relationships of *Corosaurus alcovensis* (Diapsida: Sauropterygia) and the Triassic Alcova Limestone of Wyoming. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, New Haven, 44: 1-151.
- STORRS, G.W., 1991b. — Note on a second occurrence of thalattosaur remains (Reptilia: Neodiapsida) in British Columbia. *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, 28: 2065-2068.
- STORRS, G.W., 1993. — The systematic position of *Silvestrosaurus* and a classification of Triassic sauropterygians (Neodiapsida). *Paläont. Z.*, Stuttgart, 67 (1/2): 177-191.
- STORRS, G.W., 1994a. — Morphological characterization and taxonomic clarification of the genus *Plesiosaurus*, and its type species *P. dolichodeirus*. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14, suppl. 3: 47A.
- STORRS, G.W., 1994b. — Stratigraphic distribution of plesiosaur taxa from the Lias (Rhaetian-Toarcian) of England. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 14, suppl. 3: 47A-48A.
- STRICKER, L.S. & TAYLOR, D.G., 1989. — A new marine crocodile (Mesosuchia: Metriorhynchidae) from the Snowshoe Formation (Jurassic), Oregon. *J. Vert. Paleont., Abstr.*, Lawrence, 9, suppl. 3: 40A.
- SUES, H.D., 1987a. — On the skull of *Placodus gigas* and the relationships of the Placodontia. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 7 (2): 138-144.
- SUES, H.D., 1987b. — Postcranial skeleton of *Pistosaurus* and interrelationships of the Sauropterygia (Diapsida). *Zool. J. Linn. Soc. Lond.*, London, 90: 109-131.
- SULLIVAN, R.M., 1987. — A reassessment of reptilian diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. L. A. County*, Los Angeles, 391: 1-26.
- TARLO, L.B., 1960. — A review of the Upper Jurassic pliosaurs. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, London, 4 (5): 147-189.
- TAYLOR, M.A., 1992. — taxonomy and taphonomy of *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower Jurassic) of the Yorkshire coast. *Proc. Yorkshire Geol. Soc.*, Leeds, 49 (1): 49-55.
- TAYLOR, M.A. & CRUICKSHANK, A.R.I., 1993a. — Cranial anatomy and functional morphology of *Pliosaurus brachyspondylus* (Reptilia: Plesiosauria) from the Upper Jurassic of Westbury, Wilshire. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, London, B, 341: 399-418.
- TAYLOR, M.A. & CRUICKSHANK, A.R.I., 1993b. — A plesiosaur from the Linksfield erratic

- (Rhaetian, Upper Triassic) near Elgin, Morayshire. *Scottish J. Geol.*, Edinburgh, 29 (2): 191-196.
- THIERSTEIN, 1982. — Terminal Cretaceous plankton extinctions: a critical assessment. In: L.T. SILVER & P.H. SCHULTZ (Eds.), Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, Boulder, 190: 385-399.
- THURMOND, J.T., 1969. — Notes on mosasaurs from Texas. *Texas J. Sci.*, Lubbock, 21 (1): 69-80.
- TOKARYK, T.T., 1993. — A plioplatecarpine mosasaur from the Bearpaw shale (Upper Cretaceous) of Saskatchewan, Canada. *Mod. Geol.*, London, 18: 503-509.
- TROXELL, E.L., 1925. — *Hyposaurus*, a marine crocodilian. *Am. J. Sci.*, New Haven, 9 (54): 489-514.
- TSCHANZ, K., 1989. — *Lariosaurus buzii* n. sp. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with comments on the classification of nothosaurs. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 208: 153-179.
- VAN VALEN, L.M., 1978. — Why not to be a cladist. *Evol. Theory*, Chicago, 3: 285-299.
- VAN VALEN, L.M., 1985. — A theory of origination and extinction. *Evol. Theory*, Chicago, 7: 133-142.
- VIGNAUD, P., LANGE-BADRE, B., HANTZPERGUE, P., DUTRIEUX, M. & MAURY, G., 1993. — Découverte d'un crâne de Teleosauridae dans la zone à *Eudoxus* du Kimméridgien supérieur quercynois. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, sér. 2, 317: 1509-1514.
- VIOHL, G., 1990. — Solnhofen lithographic limestones. In: D.E.G. BRIGGS & P.R. CROWTHER (Eds.), *Palaeobiology, a synthesis*: 285-289. Blackwell, Oxford.
- WADE, M., 1984. — *Platypterygius australis*, an Australian Cretaceous ichthyosaur. *Lethaia*, Oslo, 17: 99-113.
- WADE, M., 1990. — A review of the Australian Cretaceous longipinnate ichthyosaur *Platypterygius*, (Ichthyosauria, Ichthyopterygia). *Mem. Qd. Mus.*, Brisbane, 28 (1): 115-137.
- WANG, K., 1959. — Ueber eine neue fossile Reptiliform von Provinz Hupeh, China. *Acta Paleont. Sin.*, Beijing, 7 (5): 373-378.
- WEEMS, R.E., 1988. — Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat Formations, with a discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny. *Proc. Biol. soc. Wash.*, Washington, 101: 109-145.
- WEEMS, R.E., 1992. — The "terminal Triassic catastrophic extinction event" in perspective: a review of Carboniferous through early Jurassic terrestrial vertebrate extinction patterns. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, Amsterdam, 94: 1-29.
- WEGNER, T., 1911. — *Desmemys bertelsmanni* n. g. n. sp. Ein Beitrag zur Kenntnis der Thalassemididae Rüttimeyer. *Palaeontographica*, Stuttgart, 58: 105-132.
- WEGNER, T., 1914. — *Brancasaurus brancai* n.g. n.sp., ein Elasmosauride aus dem Wealden Westfalens. In: F. SCHOENDORF *et al.*: 235-305. Bornträger, Leipzig.
- WELLES, S.P., 1943. — Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Mem. Univ. Calif.*, Berkeley, 13 (3): 125-254.
- WELLES, S.P., 1952. — A review of the North American Cretaceous elasmosaurs. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, Berkeley, 29 (3): 125-215.
- WELLES, S.P., 1962. — A new species of elasmosaur from the Aptian of Colombia and a review of the Cretaceous plesiosaurs. *Univ. Calif. Publ., Geol. Sci.*, Berkeley, 44 (1): 1-96.
- WELLES, S.P. & GREGG, D.R., 1971. — Late Cretaceous marine reptiles of New Zealand. *Rec. Canterbury Mus.*, Christchurch, 9 (1): 1-111.
- WELLES, S.P. & SLAUGHTER, B.H., 1963. — The first record of the plesiosaurian genus *Polyptichodon* (Pliosauridae) from the New World. *J. Paleont.*, Tulsa, 37 (1): 131-133.

- WESTPHAL, F., 1961. — Zur Systematik der deutschen und englischen Lias-Krokodilier. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 113 (2): 207-218.
- WESTPHAL, F., 1962. — Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, 118: 1-96.
- WIELAND, 1909. — Revision of the Protostegidae. *Am. J. Sci.*, New Haven, 4 (27): 101-130.
- WIFFEN, J., 1980. — *Moanasaurus*, a new genus of marine reptile (Family Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of North Island, New Zealand. *N. Z. J. Geol. Geophys.*, Wellington, 23: 507-528.
- WIFFEN, J., 1981. — The first Late Cretaceous turtles from New Zealand. *N. Z. J. Geol. Geophys.*, Wellington, 24: 293-299.
- WIFFEN, J., 1990. — New Mosasaurs (Reptilia; Family Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of North Island, New Zealand. *N. Z. J. Geol. Geophys.*, Wellington, 33: 67-85.
- WIFFEN, J. & MOISLEY, W.L., 1986. — Late Cretaceous reptiles (Families Elasmosauridae and Pliosauridae) from the Mangahouanga Stream, North Island, New Zealand. *N. Z. J. Geol. Geophys.*, Wellington, 29: 205-252.
- WILLISTON, S.W., 1894. — A new turtle from the Benton Cretaceous. *Kansas Univ. Quart.*, Lawrence, 3: 5-18.
- WIMAN, 1910. — Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, Uppsala, 10: 124-148.
- WOLBACH, W.S., LEWIS, R.S. & ANDERS, E., 1985. — Cretaceous extinctions: evidence for wildfires and search for meteoritic material. *Science*, Washington, 230: 167-170.
- WOLFE, J.A. & UPCHURCH, G.R., 1986. — Vegetation, climatic and floral changes at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature*, London, 324: 148-151.
- WOOD, R. & FREIBERG, M., 1977. — Redescription of *Notoemys laticentralis*, the oldest fossil turtle from South America. *Acta Geol. Lilloana*, Tucumán, 13 (6): 187-204.
- WOODWARD, A.S., 1905. — Note on some portions of mosasaurian jaws obtained by Mr. G.E. Dibley from the Middle Chalk of Cuxton, Kent. *Proc. Geol. Assoc.*, London, 19 (4): 185-187.
- WRIGHT, K.R. & SHANNON, S.W., 1988. — *Selmasaurus russelli*, a new plioplatecarpine mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from Alabama. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 8 (1): 102-107.
- YABE, H. & SHIKAMA, T., 1948. — A new Lower Triassic Nothosauria from Isihu near Yanaizu, Monô-gun, Miyagi Prefecture. *Proc. Japan Acad.*, Tokyo, 24 (10): 35-41.
- YOUNG, C.C., 1958. — On the new Pachypleurosauroidea from Keichow, South-West China. *Vert. PalAsiat.*, Beijing, 2 (2/3): 69-81.
- YOUNG, C.C., 1959. — On a new Nothosauria from the Lower Triassic Beds of Kwangsi. *Vert. PalAsiat.*, Beijing, 3 (2): 73-78.
- YOUNG, C.C., 1964. — New fossil crocodiles from China. *Vert. PalAsiat.*, Beijing, 8 (2): 189-208.
- YOUNG, C.C., 1965. — On the new nothosaurs from Hupeh and Kweichow, China. *Vert. PalAsiat.*, Beijing, 9 (4): 315-356.
- YOUNG, C.C., 1972. — A thalattosaur from Nanzhang County, Hubei Province. In: C.C., YOUNG & Z.M., DONG, On the aquatic reptiles of the Triassic of China. *Acad. Sinica, Inst. Vert. Palaeont. Palaeoanthrop.*, Beijing, Mem. 9: 17-27. (En Chinois).
- YOUNG, C.C., 1978. — *Kwangisaurus lusiensis* from Yunnan. *Vert. PalAsiat.*, Beijing, 16 (4): 22-224.
- YOUNG, C.C. & CHOW, M.C., 1953. — New fossil reptiles from Szechuan, China. *Acta Sci. Sinica*, Beijing, 2 (3): 216-243.
- YOUNG, C.C. & DONG, Z.M., 1972. — Les reptiles aquatiques du Trias de Chine. *Vert. PalAsiat.*, Beijing, Mém. 9: 1-34. (En Chinois).

- ZANGERL, R., 1953a. — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 3. The turtles of the family Protostegidae. *Fieldiana, Geol. Mem.*, Chicago, 3 (4): 57-136.
- ZANGERL, R., 1953b. — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 4. The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana, Geol. Mem.*, Chicago, 3 (4): 137-277.
- ZANGERL, R., 1960. — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 5. An advanced cheloniid sea turtle. *Fieldiana, Geol. Mem.*, 3 (5/6): 279-312.
- ZANGERL, R., 1963. — Preliminary results of a study of *Corosaurus alcovensis* Case, the only New-World nothosaur. *Contr. Geol. Univ. Wyoming*, Laramie, 2 (2): 117-124.
- ZANGERL, R., 1980. — Patterns of phylogenetic differentiation in the toxochelyid and cheloniid sea turtles. *Amer. Zool.*, Thousand Oaks, 20: 585-596.
- ZANGERL, R. & SLOAN, R.E., 1960. — A new specimen of *Desmatochelys lowi* Williston. A primitive cheloniid sea turtle from the Cretaceous of South Dakota. *Fieldiana, Geol.*, Chicago, 14: 7-40.
- ZANON, R.T., 1987. — On the phylogenetic position of Sauropterygia within Diapsida. *Am. Zool.*, Thousand Oaks, 27 (4): 309.
- ZANON, R.T., 1991. — *Negevodus ramonensis* Mazin, 1986, reinterpreted as a temnospondyl, not a placodont. *J. Vert. Paleont.*, Lawrence, 11 (4): 515-518.
- ZOLLER, W.H., PARRINGTON, J.R. & PHELAN KOTRA, J.M., 1983. — Iridium enrichment in airborne particles from Kilauea Volcano. *Science*, Washington, 222: 118-1121.

ANNEXE

ABREVIATIONS

Stratigraphie: Calc., calcaire; Fm., formation; inf., inférieur; Gr., groupe; Litho., lithographique; Mb., membre; moy., moyen; Ser., série; sup., supérieur; Z., zone; étages *sensu* Harland *et al.* (1989)

Géographie: Argentine: Me., Mendoza; Ne., Neuquén; Pa., Patagonie; Australie: Qu., Queensland; Canada: Alb., Alberta; C.B., Colombie Britannique; Ma., Manitoba; GB, Grande-Bretagne; USA, Etats Unis: Al., Alabama; Ar., Arkansas; Ca., Californie; Co., Colorado; Da. S., Dakota du Sud; Ge., Georgie; Io., Iowa; Ka., Kansas; Ma., Massachussets; Mi., Michigan; Mn., Minnesota; Mr., Maryland; Ms., Mississippi; Mo., Montana; N.-J., New Jersey; Nb., Nebraska; Ne., Nevada; Or., Orégon; Te., Texas; Tn., Tennessee; Wy., Wyoming.

Signes: *: espèce-type; les références soulignées, en gras, sont les plus significatives.

PRINCIPALES REFERENCES STRATIGRAPHIQUES

Amérique du Nord: Baird & Case (1966), Carpenter (1990), Case & Baird (1990), Frazier & Schwimmer (1987), Nicholls & Russell (1990).

Europe: Bless *et al.* (1993), Brinkmann & Krömmelbein (1977), Cartes géologiques de la France au 1/50000, Cope *et al.* (1980 a, b), Godefroit & Nolf (1991), Langer (1961), Rawson *et al.* (1978), Robaszynski & Christensen (1989), Robaszynski & Dupuis (1983), Schulz & Schmid (1983), Sliskovic (1970).

Afrique: Arambourg (1952), Moody & Sutcliffe (1991).

Amérique du Sud: Leanza & Zeiss (1990).

Australie: Conaghan *et al.* (1984).

SYSTEMATIQUE

Ordre TESTUDINES LINNAEUS 1758
Sous-ordre PLEURODIRA COPE 1868
PLEURODIRA *incertae sedis*

Notoemys CATTOI & FREIBERG 1961

**N. laticentralis* CATTOI & FREIBERG 1961

Fm. Vaca Muerta, Ne., Argentine

TTH

Tth

Famille BOTHREMYDIDAE BAUR 1891

Apertotemporalis STROMER 1934

**A. baharijensis* STROMER 1934

Couches de Baharije, Egypte

CEN

Cen

<i>Apodichelys</i> PRICE 1954		TUR
* <i>A. lucianoï</i> PRICE 1954	Ser. Apodi, Mb. sup., Brésil	Tur
<i>Bothremys</i> LEIDY 1865		CEN-MIO?
* <i>B. cooki</i> LEIDY 1865	Fm. Hornerstown, Fm. Navesink, N.-J., USA	Maa
<i>B. barberi</i> (SCHMIDT 1940)	Fm. Merchantville, Fm. Selma, Mb. Mooreville et Brownstown; Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; N.-J., Al., Ar., Ka., USA	San-Cmp
<i>B. parva</i> (HAAS 1978)	Fm. Bet-Meir, Israël	Cen
<i>Nigeremys</i> BROIN 1977		MAA
* <i>N. gigantea</i> (BERGOUNIOUX & CROUZEL 1968)	Fm. Dukamaje, Niger	Maa
<i>Sokotochelys</i> HALSTEAD 1979		MAA
<i>S. lawanbundugui</i> HALSTEAD 1979	Fm. Dukamaje, Nigeria	Maa
<i>S. umarumohammedi</i> HALSTEAD 1979	Fm. Dukamaje, Nigeria	Maa
<i>Taphrosphys</i> COPE 1869		CMP-EOC
* <i>T. sulcatus</i> (LEIDY 1856)	Fm. Hornerstown, N.-J., USA	Maa-Pal
Sous-ordre CRYPTODIRA COPE 1868 CRYPTODIRA <i>incertae sedis</i>		
<i>Desmemys</i> WEGNER 1911		BER
* <i>D. bertelsmanni</i> WEGNER 1911	Wealdien, Allemagne	Ber
Parvordre EUCRYPTODIRA GAFFNEY 1975 Super-famille CHELONIOIDEA BAUR 1893 CHELONIOIDEA <i>incertae sedis</i>		
<i>Ctenochelys</i> ZANGERL 1953		SAN-CMP
* <i>C. stenopora</i> (HAY 1905)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>C. tenuitesta</i> ZANGERL 1953	Fm. Selma, Mb. Mooreville, Al., USA	Cmp
<i>C. acris</i> ZANGERL 1953	Fm. Selma, Mb. Mooreville, Al., USA	Cmp
<i>C. procax</i> (HAY 1905)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>Dollochelys</i> ZANGERL 1971		MAA-EOC
* <i>D. atlantica</i> (ZANGERL 1953)	Fm. Hornerstown inf., N.-J., USA	Maa
<i>Lophochelys</i> ZANGERL 1953		SAN-CMP
* <i>L. natatrix</i> ZANGERL 1953	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>L. niobrarae</i> ZANGERL 1953	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA; Fm. Bearpaw, Alb., Canada	San-Cmp
<i>L. venatrix</i> ZANGERL 1953	Fm. Selma, Mb. Mooreville, Al., USA	Cmp

<i>Peritresius</i> COPE 1870		MAA
* <i>P. ornatus</i> (LEIDY 1856)	Fm. Ripley; Fm. Coon Creek Tongue; Fm. Navesink; Fm. Redbank; Fm. Severn, Ge., N.-J., Mr., USA	Maa
<i>Porthochelys</i> WILLISTON 1901		SAN-CMP
* <i>P. laticeps</i> WILLISTON 1901	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>Prionochelys</i> ZANGERL 1953		SAN-MAA
* <i>P. nauta</i> ZANGERL 1953	Fm. Marlbrook Marl, Fm. Navesink, Ar., N.-J., USA	Cmp-Maa
<i>P. galeotergum</i> ZANGERL 1953	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>P. matutina</i> ZANGERL 1953	Fm. Selma, Mb. Mooreville, Al., USA	Cmp
<i>Thinochelys</i> ZANGERL 1953		CMP
* <i>T. lapisossea</i> ZANGERL 1953	Fm. Selma, Mb. Mooreville, Al., USA	Cmp
<i>Toxochelys</i> COPE 1873		SAN-MAA
* <i>T. latimeris</i> COPE 1873	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Pierre, Mb. Sharon Springs; Fm. Ripley; Fm. Marlbrook Marl; Ka., Ar., Te., USA; Fm. Pierre, Mb. Pembina, Ma., Canada	San-Maa
<i>T. moorevillensis</i> ZANGERL 1953	Fm. Selma, Mb. Mooreville, Al., USA	Cmp

Famille PLESIOCHELYIDAE BAUR 1888

<i>Craspedochelys</i> RÜTIMEYER 1873		KIM-TTH
* <i>C. jaccardi</i> (PICTET 1860)	Schildkrötenkalke, Suisse; Fm. Camadas de Alcobaça, Portugal	Kim
<i>C. choppati</i> (SAUVAGE 1897)	Fm. Freixial, Portugal	Tth
<i>Plesiochelys</i> RÜTIMEYER 1873		KIM-TTH
* <i>P. etalloni</i> (PICTET & HUMBERT 1857)	Schildkrötenkalke, Suisse; France	Kim-Tth
<i>P. planiceps</i> (OWEN 1842)	Portland Sand, GB	Tth
<i>Portlandemys</i> GAFFNEY 1975		TTH
* <i>P. mcdowellii</i> GAFFNEY 1975	Portland Stone, GB	Tth
A réviser:		
" <i>Thalassemys</i> " <i>moseri</i> BRÄM 1965	Schildkrötenkalke, Suisse; Z. à Gravesia, France	Kim-Tth

Famille THALASSAMYDIDAE RÜTIMEYER 1873, validée ZITTEL 1889

<i>Eurysternum</i> MEYER 1839		KIM-TTH
* <i>E. wagleri</i> MEYER 1839	Calc. litho. de Bavière, Allemagne; Calc. litho. de Canjuers, France, Schildkrötenkalke, Suisse	Kim-Tth

<i>E. ignoratum</i> BRÄM 1965	Schildkrötenkalke, Suisse	Kim
<i>E. marina</i> (FRAAS 1903)	Weissjura, Allemagne	Kim
<i>Idiochelys</i> MEYER 1839		KIM-TTH
* <i>I. fitzingeri</i> MEYER 1839	Calc. litho. de Bavière, Allemagne; Calc. litho. de Cerin, France	Kim-Tth
<i>Neusticemys</i> FERNANDEZ & FUENTE 1993		TTH
* <i>N. neuquinum</i> (FERNANDEZ & FUENTE 1988)	Fm. Vaca Muerta, Ne., Argentine	Tth
<i>Thalassemys</i> RÜTIMEYER 1859		KIM
* <i>T. hugii</i> RÜTIMEYER 1859	Schildkrötenkalke, Suisse; France; GB	Kim
<i>Tropidemys</i> RÜTIMEYER 1873		KIM
* <i>T. langii</i> RÜTIMEYER 1873	Schildkrötenkalke, Suisse; Allemagne; France	Kim
<i>Yaxartemys</i> RIABININ 1948		KIM
* <i>Y. longicauda</i> RIABININ 1948	Fm. Karabastau, Kazakhstan	Kim

Famille PROTOSTEGIDAE COPE 1872
Sous-famille CHELOSPHARGINAE ZANGERL 1953

<i>Calcarichelys</i> ZANGERL 1953		SAN-CMP
* <i>C. gemma</i> ZANGERL 1953	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Selma, Mb. Mooreville, Ka., AL, USA	San-Cmp
<i>Chelosphargis</i> ZANGERL 1953		SAN-CMP
* <i>C. advena</i> (HAY 1908)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Selma, Mb. Mooreville, Ka., AL, USA	San-Cmp
<i>Teguliscapha</i> NESSOV 1986		ALB
* <i>T. rossica</i> NESSOV 1986	Sables verts, Russie	Alb

Sous-famille PROTOSTEGINAE WIELAND 1902

<i>Archelon</i> WIELAND 1896		SAN-CMP
* <i>A. ischyros</i> WIELAND 1896	Fm. Pierre, Da. S., Co., USA	San-Cmp
<i>A. copei</i> (WIELAND 1909)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>Protostega</i> COPE 1871		TUR-CMP
* <i>P. gigas</i> COPE 1871	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>P. dixie</i> ZANGERL 1953	Fm. Selma, Mb. Mooreville, AL, USA	Cmp
<i>P. eaglefordensis</i> ZANGERL 1953	Gr. Eagle Ford, Mb. Flag, Te., USA	Tur
<i>P. potens</i> HAY 1908	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp

Famille OSTEOPYGIDAE GAFFNEY & MEYLAN 1988

<i>Osteopygis</i> COPE 1868		CMP-PAL
* <i>O. emarginatus</i> COPE 1868	Fm. Navesink, Fm. Hornerstown; Fm. Severn, N.-J., Mr., USA	Maa-Pal

Famille DESMATOCHELYIDAE WILLISTON 1894

<i>Desmatochelys</i> WILLISTON 1894		CEN-CMP
* <i>D. lowii</i> WILLISTON 1894	Fm. Benton terminal, Mb. Carlile Shale, Fm. Greenhorn, Fm. Fairport, Da. S., Ne, Ka., USA; Fm. Trent River, Canada	Cen-Cmp
<i>Rhinochelys</i> SEELEY 1869		ALB
* <i>R. pulchriceps</i> (OWEN 1842)	Cambridge Greensand, GB	Alb
<i>R. cantabrigiensis</i> LYDEKKER 1889	Cambridge Greensand, GB	Alb
<i>R. elegans</i> LYDEKKER 1889	Cambridge Greensand, GB	Alb
<i>R. amaberti</i> MORET 1935	Vraconien, France	Alb
<i>Cratochelone</i> LONGMAN 1915		ALB
* <i>C. berneyi</i> LONGMAN 1915	Calc. de Toolebuc, Qu., Australie	Alb
<i>Notochelone</i> LYDEKKER 1889		ALB
* <i>N. costata</i> (OWEN 1882)	Calc. de Toolebuc et Allaru, Qu., Australie	Alb

Famille CHELONIIDAE GRAY 1825

<i>Allopleuron</i> BAUR 1888		SAN-MAA
* <i>A. hoffmanni</i> (GRAY 1831)	Tuffeau de Maastricht, Pays-Bas; Craie de Ciply, Belgique	Maa
<i>Catapleura</i> COPE 1870		CMP
* <i>C. arkansaw</i> SCHMIDT 1944	Fm. Marlbrook Marl, Ar., USA	Cmp
<i>Corsochelys</i> ZANGERL 1960		CMP
* <i>C. haliniches</i> ZANGERL 1960	Fm. Selma, Mb. Mooreville, Al., USA	Cmp
<i>Glyptochelone</i> DOLLO 1903		MAA
* <i>G. suykerbuyki</i> (UBAGHS 1879)	Craie de Ciply, Belgique; Tuffeau de Maastricht, Pays-Bas	Maa
<i>Platyachelone</i> DOLLO 1909		MAA
* <i>P. emarginata</i> DOLLO 1909	Tuffeau de Maastricht, Pays-Bas	Maa

Super-famille DERMOCHELYOIDEA WILLIAMS 1950
 Famille DERMOCHELYIDAE GRAY 1825

<i>Protosphargis</i> CAPELLINI 1884		CON
* <i>P. veronensis</i> CAPELLINI 1884	Calc. de Scaglia, Italie	Con

Principales références utilisées: Antunes & Broin (1988); Antunes *et al.* (1988); Broin (1988); Collins (1970); Fernandez & Fuente (1988, 1993); Gaffney (1975a, 1975b, 1975c, 1979); Gaffney & Meylan (1988); Gaffney & Zangerl (1968); Kuhn (1964b); Mlynarski (1976); Moody (1993); Nessov (1984); Nicholls (1988a, 1992); Nicholls & Russell (1990); Rieppel (1980); Wieland (1909); Zangerl (1953a, 1953b, 1960, 1980).

Ordre SQUAMATA OPPEL 1811
 Sous-ordre LACERTILIA (SAURIA MACCARTNEY 1802)
 Super-famille VARANOIDEA CAMP 1923
 Famille AIGIALOSAURIDAE GORJANOVIÉ-KRAMBERGER 1892

<i>Aigialosaurus</i> GORJANOVIÉ-KRAMBERGER 1892		CEN-TUR
* <i>A. dalmaticus</i> GORJANOVIÉ-KRAMBERGER 1892	Croatie	Cen-Tur
<i>Carsosaurus</i> KORNHUBER 1893		CEN-TUR
* <i>C. marchesettii</i> KORNHUBER 1893	Croatie	Cen-Tur
A réviser:		
" <i>Opetiosaurus</i> " <i>buccichi</i> KORNHUBER 1901	Croatie	Cen-Tur

Famille DOLICHOSAURIDAE GERVAIS 1852

<i>Adriosaurus</i> SEELEY 1881		CEN-TUR
* <i>A. suessi</i> SEELEY 1881	Croatie	Cen-Tur
<i>Dolichosaurus</i> OWEN 1850		CEN
* <i>D. longicollis</i> (OWEN 1842)	Lower Chalk, GB	Cen
<i>Pontosaurus</i> GORJANOVIÉ-KRAMBERGER 1892		CEN-TUR
* <i>P. lesinensis</i> (KORNHUBER 1871)	Croatie	Cen-Tur

Références: Caldwell (1992); Carroll & Debraga (1992); Debraga & Carroll (1988, 1993); Nopcsa (1903); Kuhn (1939, 1963).

Famille MOSASAURIDAE GERVAIS 1853
 MOSASAURIDAE *incertae sedis*

<i>Goryonosaurus</i> AZZAROLI <i>et al.</i> 1972		MAA
* <i>G. nigeriensis</i> (SWINTON 1930)	Fm. Dukamaje, Mb. Gypsiferous Shale, Nigeria	Maa

Sous-famille MOSASAURINAE WILLISTON 1897

<i>Amphekepubis</i> MEHL 1930		SAN
* <i>A. johnsoni</i> MEHL 1930	Fm. San Felipe, Mexique	San
<i>Carinodens</i> THURMOND 1969		CMP-MAA
* <i>C. belgicus</i> (WOODWARD 1891)	Craie de Ciply, Belgique	Maa
<i>C. fraasi</i> (DOLLO 1913)	Craie de Ciply, Belgique; Tuffeau de Maastricht, Pays-Bas; Bulgarie	Cmp-Maa
<i>Clidastes</i> COPE 1868		CON-CMP
* <i>C. iguanavus</i> COPE 1868	Fm. Marshalltown, N.-J., USA	Cmp
<i>C. liodontus</i> MERRIAM 1894	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	Con-Cmp
<i>C. propython</i> COPE 1869	Fm. Selma, Mb. Mooreville Chalk; Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Pierre inf., Mb. Sharon Springs, Al., Ka., Da. S., USA	San-Cmp
<i>C. sternbergii</i> WIMAN 1920	Fm. Selma, Mb. Mooreville Chalk; Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Al., Ka., USA	San-Cmp
<i>Globidens</i> GILMORE 1912		CMP-MAA
* <i>G. alabamaensis</i> GILMORE 1912	Fm. Selma, Mb. Mooreville Chalk; Fm. Taylor Marl inf.; Fm. Pierre inf., Al., Te., Da. S., USA	Cmp
<i>G. dakotaensis</i> RUSSELL 1975	Fm. Pierre, Mb. Sharon Springs sup.; Fm. Taylor Marl, Mb. Wolfe City; Fm. Marlbrook Marl?, Da. S., Te., Ar., USA; Craie d'Obourg, Belgique	Cmp
<i>Leiodon</i> OWEN 1840		CMP-MAA
* <i>L. anceps</i> OWEN 1840	Upper Chalk, White Limestone, GB; Craie de Meudon, France; Phosphates, Maroc et Jordanie; z. à <i>Mucronata</i> , Suède	Cmp-Maa
<i>L. compressidens</i> GAUDRY 1892	Craie de Michery, France; Craie d'Obourg, Belgique	Cmp
<i>L. mosasauroides</i> GAUDRY 1892	Marnes de Nay, France	Maa
<i>L. sectorius</i> COPE 1871	Fm. Navesink, N.-J., USA	Maa
<i>Mosasaurus</i> CONYBEARE 1822		SAN-MAA
* <i>M. hoffmanni</i> MANTELL 1829	Tuffeau de Maastricht, Pays-Bas; Tuffeau de Saint-Symphorien, Belgique; Fm. Dukamaje, Niger; Suède	Maa
<i>M. conodon</i> (COPE 1881)	Fm. Taylor Marl; Fm. Pierre sup.; Fm. Navesink; Fm. Severn; Fm. Marlbrook, Ar., Te., Da. S., N.-J., Mr, USA	Cmp-Maa
<i>M. dekayi</i> BROWN 1838	Fm. Navesink; Fm. Severn, N.-J., Mr., USA	Maa
<i>M. flemingi</i> WIFFEN 1990	Piripauen-Haumurien, Nouvelle-Zélande	Cmp-Maa
<i>M. lemonnieri</i> DOLLO 1904	Craie de Ciply, Belgique	Maa

<i>M. lonzeensis</i> DOLLO 1904	Glauconie de Loncée, Belgique	San
<i>M. mangahouangae</i> (WIFFEN 1980)	Piripauen-Haumurien, Nouvelle-Zélande	Cmp-Maa
<i>M. maximus</i> COPE 1869	Fm. Navesink, Gr. Ripley, Fm. Navarro, Fm. Severn, N.-J., Tn., Te., Mr., USA	Maa
<i>M. missouriensis</i> (HARLAN 1834)	Fm. Pierre sup., Fm. Bearpaw, Da. S., Mo., USA	Cmp-Maa
<i>M. mokoroa</i> GREGG & WELLES 1971	Haumurien, Nouvelle-Zélande	Maa
<i>Plotosaurus</i> CAMP 1951		MAA
* <i>P. bennisoni</i> (CAMP 1942)	Fm. Moreno, Ca., USA	Maa
<i>P. tuckeri</i> (CAMP 1942)	Fm. Moreno, Ca., USA	Maa
<i>Rikisaurus</i> WIFFEN 1990		CMP-MAA
* <i>R. tehoensis</i> WIFFEN 1990	Grès de Maungataniwha, Piripauen- Haumurien, Nouvelle-Zélande	Cmp-Maa
<i>Taniwhasaurus</i> HECTOR 1874		MAA
* <i>T. oweni</i> HECTOR 1874	Haumurien, Nouvelle-Zélande	Maa
Sous-famille PLIOPLATECARPINAЕ WILLISTON 1897		
<i>Ectenosaurus</i> RUSSELL 1967		SAN-CMP
* <i>E. clidastoides</i> (MERRIAM 1894)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	San-Cmp
<i>Halisaurus</i> MARSH 1869		SAN-MAA
* <i>H. platyspondylus</i> MARSH 1869	Fm. Navesink, Fm. Severn, N.-J., Mr., USA	Maa
<i>H. onchognathus</i> (MERRIAM 1894)	Fm. Niobrara, Ka., USA	San-Cmp
<i>Igdamanosaurus</i> LINGHAM-SOLIAR 1991		CMP-MAA
* <i>I. aegyptiacus</i> (ZDANSKY 1935)	Fm. Dukamaje, Niger; Phosphates, Maroc et Jordanie	Cmp-Maa
<i>Platecarpus</i> COPE 1869		TUR-MAA?
* <i>P. tympaniticus</i> COPE 1869	Fm. Eutaw sup.; Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Pierre, Mb. Sharon Springs, Ms., Ka., USA	San-Cmp
<i>P. bocagei</i> (ANTUNES 1964)	Grey Limestones, Angola	Tur
<i>P. coryphaeus</i> (COPE 1872)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill inf., Ka., USA	Con
<i>P. ictericus</i> (COPE 1871)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Pierre inf., Ka., Wy., Da. S., USA	San-Cmp
<i>P. somenensis</i> THÉVENIN 1896	Craie grise phosphatée, France; Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Pierre?, Mb. Sharon Springs?, Ka., S. Da., USA	San-Cmp
<i>Plesiotylosaurus</i> CAMP 1942		MAA
* <i>P. crassidens</i> CAMP 1942	Fm. Moreno, Ca., USA	Maa

<i>Plioplatecarpus</i> DOLLO 1882		CMP-MAA
* <i>P. marshii</i> DOLLO 1882	Tuffeau de Maastricht, Pays-Bas	Maa
<i>P. depressus</i> (COPE 1869)	Fm. Navesink, N.-J., USA	Maa
<i>P. houzeaui</i> DOLLO 1889	Craie de Ciply, Belgique	Maa
<i>P. primaevus</i> RUSSELL 1967	Fm. Pierre sup., Mb. de Grey, Da. S., USA; Canada	Cmp
? <i>P. crassartus</i> COPE 1872	Fm. Pierre inf.; Fm. Marlbrook Marl, Ka., Ar., USA	Cmp
<i>Prognathodon</i> DOLLO 1889		CMP-MAA
* <i>P. solvayi</i> DOLLO 1889	Craie de Ciply, Belgique	Maa
<i>P. giganteus</i> DOLLO 1904	Craie de Ciply, Belgique	Maa
<i>P. overtoni</i> (WILLISTON 1897)	Fm. Pierre sup., Da. S., USA; Grès de Mau, Nouvelle-Zélande	Cmp-Maa
<i>P. rapax</i> (HAY 1902)	Fm. Navesink, Fm. Severn, N.-J., Mr., USA	Maa
<i>P. waiparaensis</i> GREGG & WELLES 1971	Haumurien, Nouvelle-Zélande	Maa
<i>Selmasaurus</i> WRIGHT & SHANNON 1988		CMP
* <i>S. russelli</i> WRIGHT & SHANNON 1988	Fm. Selma, Al., USA	Cmp
<i>Yaguarasaurus</i> PÁRAMO 1994		TUR
* <i>Y. columbianus</i> PÁRAMO 1994	Fm. Villeta, Colombie	Tur

Sous-famille TYLOSAURINAE WILLISTON 1897

<i>Hainosaurus</i> DOLLO 1885		SAN-MAA
* <i>H. bernardi</i> DOLLO 1885	Craie de Ciply, Belgique	Maa
<i>H. gaudryi</i> (THÉVENIN 1896)	Craie grise phosphatée, France	San
<i>H. peminensis</i> NICHOLLS 1988	Fm. Pierre, Mb. Pembina inf., Ma., Canada	Cmp
<i>Tylosaurus</i> MARSH 1872		CON-MAA
* <i>T. proriger</i> (COPE 1869)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill; Fm. Pierre inf.; Fm. Telegraph Creek; Fm. Taylor; Ka., Co., Da. S., Mo., Te., USA	San-Cmp
<i>T. haumuriensis</i> (HECTOR 1874)	Haumurien, Nouvelle-Zélande	Maa
<i>T. nepaeolicus</i> (COPE 1874)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hill, Ka., USA	Con

Références principales: Arambourg (1952); Bardet (1990b); Camp (1942); Dollo (1889, 1890, 1904, 1924); Carpenter (1990); Gaudry (1892); Kuhn (1939, 1963); Lingham-Soliar (1991, 1992, 1993, 1994a, 1994b); Lingham-Soliar & Nolf (1989); Nicholls (1988b); Nicholls & Russell (1990); Persson (1959); Russell (1967, 1970, 1975); Soliar (1988); Welles & Gregg (1971); Wiffen (1990).

Sous-ordre SERPENTES LINNAEUS 1758
Super-famille SIMOLIOPHOIDEA NOPCSA 1925
Famille SIMOLIOPHIDAE NOPCSA 1925

<i>Simoliophis</i> SAUVAGE 1880		CEN
<i>S. rochebrunei</i> SAUVAGE 1880	France	Cen
? <i>Pachyophis</i> NOPCSA 1923		CEN
<i>P. woodwardi</i> NOPCSA 1923	Schistes à serpents, Bosnie-Herzegovine	Cen
? <i>Pachyrhachis</i> HAAS 1979		CEN
<i>P. problematicus</i> HAAS 1979	Fm. Bet-Meir, Israël	Cen

Super-famille BOOIDEA GRAY 1825
Famille PALAEOPHIDAE LYDEKKER 1888

<i>Palaeophis</i> OWEN 1841		MAA-EOC
<i>Palaeophis</i> sp.	Phosphates du Maroc	Maa-Eoc

Super-famille ACROCHORDOIDEA BONAPARTE 1838
?Famille NIGEROPHEIDAE RAGE 1975

<i>Indophis</i> RAGE & PRASAD 1992		MAA
<i>I. sanii</i> RAGE & PRASAD 1992	Intertrapps, Inde	Maa

Références: Buffrénil & Rage (1993); Rage (1980, 1983, 1984); Rage & Prasad (1992); Rage & Wouters (1979).

Ordre CROCODYLIA GMELIN 1788
Sous-ordre MESOSUCHIA HUXLEY 1875
Infra-ordre THALATTOSUCHIA FRAAS 1901
Famille TELEOSAURIDAE GEOFFROY 1831

<i>Machimosaurus</i> MEYER 1838		OXF-TTH
* <i>M. hugii</i> MEYER 1838	Portugal; Calc. litho., Suisse, Allemagne, Autriche	Oxf-Tth
<i>M. mosae</i> SAUVAGE 1878	Argiles de Chatillon, France	Kim
<i>Platysuchus</i> WESTPHAL 1961		TOA
* <i>P. multiscrobiculatus</i> (BERCKHEMER 1929)	Lias epsilon, Z. à <i>Posidonia</i> , Allemagne	Toa
<i>Steneosaurus</i> GEOFFROY 1825		TOA-VLG
* <i>S. megistorhynchus</i> EUDES-DESLONGCHAMPS 1866	Pierre de Caen, France	Bth
<i>S. baroni</i> NEWTON 1893	"Oolithe inf.", Madagascar	Bth
<i>S. bollensis</i> (JAEGER 1828)	Lias epsilon, Z. à <i>Posidonia</i> , Allemagne; Schistes de Grandcourt, Belgique	Toa

<i>S. brevior</i> BLAKE 1876	Fm. Jet Rock, GB	Toa
<i>S. deslongchampsianus</i> (LENNIER 1887)	France	Kim
<i>S. durobrivensis</i> ANDREWS 1913	Oxford Clay inf., GB	Clv
<i>S. gracilirostris</i> WESTPHAL 1961	Fm. Alum Shale, GB	Toa
<i>S. heberti</i> MOREL DE GLASVILLE 1876	Marnes de Dives, Marne à <i>coronatum</i> , Oolite ferrugineuse d'Étrochey, France	Cl-Oxf
<i>S. larteti</i> (Eudes-Deslongchamps 1866)	Calc. de Caen, Calc. de Comblanchien, France	Bth
<i>S. leedsi</i> ANDREWS 1909	Oxford Clay inf., GB; Marnes de Dives, France	Clv
<i>S. priscus</i> (SÖMMERING 1814)	Calc. litho. de Bavière, Allemagne; France	Kim-Tth
? <i>S. intermedius</i> ?	Marnes de Dives, France	Clv
<i>Teleosaurus</i> GEOFFROY 1825		BTH
* <i>T. cadomensis</i> (LAMOUROUX 1820)	Calc. de Caen, France; Fuller's Earth?, GB	Bth

Famille METRIORHYNCHIDAE FITZINGER 1843

<i>Dakosaurus</i> QUENSTEDT 1856		OXF?-HAU?
* <i>D. maximus</i> (PLIENINGER 1846)	Weissjura, Allemagne; France; Kimmeridge Clay?, GB	Kim-Tth
<i>Enaliosuchus</i> KOKEN 1883		VLG-HAU
* <i>E. macrospondylus</i> KOKEN 1883	Z. à <i>marginatus</i> , Allemagne	Hau
<i>E. schroederi</i> KUHN 1936	Z. à <i>Platylenticeras</i> , Allemagne	Vlg
<i>Geosaurus</i> CUVIER 1824		KIM-TTH
* <i>G. giganteus</i> (SÖMMERING 1816)	Calc. litho. de Nusplingen, Allemagne	Tth
<i>G. araucanensis</i> GASPARINI & DELLAPE 1976	Fm. Vaca Muerta, Ne., Argentine	Tth
<i>G. gracilis</i> (MEYER 1831)	Calc. litho. de Bavière, Allemagne	Kim-Tth
<i>G. suevicus</i> FRAAS 1901	Jura blanc sup., Suisse	Tth
<i>Metriorhynchus</i> MEYER 1830		CLV-KIM
?* <i>M. geoffroyi</i> MEYER 1832	France	Oxf
<i>M. acutus</i> LENNIER 1887	Calc. de la Hève, France	Kim
<i>M. brachyrhynchus</i> (Eudes-Deslongchamps 1868)	Marnes de Dives, France; Oxford Clay inf., GB	Clv
<i>M. casamiquelai</i> GASPARINI & CHONG 1977	Chili	Clv
<i>M. hastifer</i> (Eudes-Deslongchamps 1866)	Calc. de la Hève, France	Kim
<i>M. palpebrosus</i> (PHILLIPS 1871)	Calc. de la Hève, France; Kimmeridge Clay, GB	Kim
<i>M. superciliosus</i> (BLAINVILLE 1853)	Oxford Clay, GB; Calc. de la Hève, France	Clv-Kim
<i>Pelagosaurus</i> BRONN 1841		TOA
* <i>P. typus</i> BRONN 1841	Lias epsilon, Z. à <i>Posidonia</i> , Allemagne; Calc. de la Caine, France; Fm. Jet Rock, GB; Schistes de Grandcourt, Belgique	Toa

<i>Teleidosaurus</i> EUDES-DESLONGCHAMPS 1869		BTH
* <i>T. calvadosi</i> (EUDES-DESLONGCHAMPS 1866)	Fuller's Earth, France	Bth
<i>T. bathonicus</i> (MERCIER 1933)	Calc. de Caen, France	Bth
<i>T. gaudryi</i> COLLOT 1905	Calc. de Bourgogne, France	Bth
<i>T. joberti</i> EUDES-DESLONGCHAMPS 1869	Fuller's Earth inf., France	Bth
Nov. gen. STRICKER & TAYLOR 1989		AAL
*Nov. gen. nov. sp. STRICKER & TAYLOR 1989	Fm. Snowshoe, Mb. Weber, Or., USA	Aal
A réviser:		
<i>Purranisaurus potens</i> RUSCONI 1948	Fm. Vaca Muerta?, Me., Argentine	Tth

Infra-ordre TETHYSUCHIA BUFFETAUT 1982
Famille DYROSAURIDAE DE STEFANO 1903
Sous-famille HYPOSAURINAE BUFFETAUT 1980

<i>Hyposaurus</i> OWEN 1849		MAA-THA
* <i>H. rogersii</i> OWEN 1849	Fm. Hornerstown, N.-J., USA	Maa
<i>H. derbianus</i> COPE 1886	Fm. Gramane, Brésil	Maa
<i>Sokotosuchus</i> HALSTEAD 1975		MAA
* <i>S. ianwilsoni</i> HALSTEAD 1975	Fm. Dukamaje, Nigeria	Maa
? <i>Sulcusuchus</i> GASPARINI & SPALLETTI 1990		MAA
* <i>S. errarini</i> GASPARINI & SPALLETTI 1990	Fm. Coli Toro, Rio Negro, Argentine	Maa

Infra-ordre METAMESOSUCHIA HULKE 1878
Famille PHOLIDOSAURIDAE WILLISTON 1906

<i>Teleorhinus</i> OSBORN 1904		ALB-CEN
* <i>T. browni</i> OSBORN 1904	Fm. Thermopolis Shales, Mo., USA; Regensburger Grünsandstein, Allemagne	Alb-Cen
<i>T. mesabiensis</i> ERICKSON 1969	Fm. Coleraine, Mi., USA	Cen
<i>T. robustus</i> MOOK 1934	Fm. Thermopolis Shales, Mo., USA	Alb

Références principales: Adams-Tresman ([1987a](#), [1987b](#)); Andrews (1913); Buffetaut ([1982](#)); Buffetaut & Thierry (1977); Buffetaut & Wellnhofer (1980); Duffin (1979); Gasparini (1978, 1985); Gasparini & Spalletti (1990); Hua *et al.* (1993); Krebs (1967); Kuhn (1936); Steel ([1973](#)); Vignaud *et al.* (1993); Westphal ([1961](#), 1962).

Ordre THALATTOSAURIA MERRIAM 1904
Super-famille ASKEPTOSAUROIDEA KUHN-SCHNYDER 1971
Famille ASKEPTOSAURIDAE KUHN 1952

<i>Askeptosaurus</i> NOPCSA 1925		ANS-LAD
* <i>A. italicus</i> NOPCSA 1925	Grenzbitumenzone, Italie; Suisse	Ans/Lad

Super-famille THALATTOSAUROIDEA NOPCSA 1928
Famille CLARAZIIDAE PEYER 1936

<i>Clarazia</i> PEYER 1936		ANS-LAD
* <i>C. schinzi</i> PEYER 1936	Grenzbitumenzone, Suisse	Ans/Lad
<i>Hescheleria</i> PEYER 1936		ANS-LAD
* <i>H. ruebeli</i> PEYER 1836	Grenzbitumenzone, Suisse	Ans/Lad

Famille THALATTOSAURIDAE MERRIAM 1904

<i>Agkistrognathus</i> NICHOLLS & BRINKMAN 1993		SPA?-ANS?
* <i>A. campbelli</i> NICHOLLS & BRINKMAN 1993	Sulphur Mountain Fm., C.B., Canada	Spa?-Ans?
<i>Nectosaurus</i> MERRIAM 1905		CRN
* <i>N. haluis</i> MERRIAM 1905	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn
<i>Paralonectes</i> NICHOLLS & BRINKMAN 1993		SPA?-ANS?
* <i>P. merriami</i> NICHOLLS & BRINKMAN 1993	Sulphur Mountain Fm., C.B., Canada	Spa?-Ans?
<i>Thalattosaurus</i> MERRIAM 1904		SPA?-CRN
* <i>T. alexandrae</i> MERRIAM 1904	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn
<i>T. borealis</i> NICHOLLS & BRINKMAN 1993	Sulphur Mountain Fm., C.B., Canada	Spa?-Ans?
<i>T. perrini</i> MERRIAM 1905	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn
<i>T. shastensis</i> MERRIAM 1905	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn

Références principales: Kuhn (1969); Kuhn-Schnyder (1988); Merriam (1904, 1905); Nicholls & Brinkman (1990, 1993a); Rieppel (1987a); Storrs (1991b).

Ordre HUPEHSUCHIA CARROLL & DONG 1991
Famille NANCHANGOSAURIDAE WANG 1959

<i>Hupehsuchus</i> YOUNG & DONG 1972		ANS-LAD
* <i>H. nanchangensis</i> YOUNG & DONG 1972	Fm. Jialingjiang inf. ou Daye sup., Hupeh, Chine	Ans-Lad
<i>Nanchangosaurus</i> WANG 1959		ANS-LAD?
* <i>N. suni</i> WANG 1959	Fm. Daye, Hupeh, Chine	Ans-Lad?

Références principales: Young & Dong (1972); Carroll & Dong (1991).

Super-famille HELVETICOSAUROIDEA PEYER 1955
Famille HELVETICOSAURIDAE PEYER & KUHN-SCHNYDER 1955

<i>Helveticosaurus</i> PEYER 1943		ANS-LAD
* <i>H. zollengeri</i> PEYER 1943	Grenzbitumenzone, Suisse	Ans/Lad

Références principales: Peyer (1955); Rieppel ([1989b](#)).

Super-famille PACHYPLEUROSAUROIDEA HUENE 1956
Famille PACHYPLEUROSAURIDAE NOPCSA 1928

<i>Anarosaurus</i> DAMES 1890		ANS
* <i>A. pumilio</i> DAMES 1890	Muschelkalk inf., Allemagne	Ans
<i>A. multidentatus</i> HUENE 1958	Muschelkalk basal, Lechtaler Alpen, Autriche	Ans
<i>Dactylosaurus</i> GÜRICH 1884		ANS
* <i>D. gracilis</i> GÜRICH 1884	Muschelkalk basal, Pologne	Ans
<i>D. schroederi</i> NOPCSA 1928	Muschelkalk basal, Pologne	Ans
<i>Neusticosaurus</i> SEELEY 1882		LAD
* <i>N. pusillus</i> (FRAAS 1881)	Lettenkohle, Allemagne; Meride Limestone, Cava Inferiore, Suisse; Italie	Lad
<i>N. edwardsii</i> (CORNALIA 1854)	Meride Limestone, Alla Cascina, Suisse; Italie	Lad
<i>N. peyeri</i> SANDER 1989	Meride Limestone, Cava Superiore, Suisse	Lad
<i>Pachypleurosaurus</i> BROILI 1927		LAD
* <i>P. staudi</i> KUHN-SCHNYDER 1959	Suisse; Calc. à <i>Verrucaria</i> , Italie	Lad
<i>Psilotrachelosaurus</i> NOPCSA 1928		LAD
* <i>P. toepflichi</i> NOPCSA 1928	Muschelkalk sup., Autriche	Lad
<i>Serpianosaurus</i> RIEPPEL 1989		ANS-LAD
* <i>S. mirigiolensis</i> RIEPPEL 1989	Grenzbitumenzone, Suisse	Ans/Lad

Famille KEICHOSAURIDAE YOUNG 1965

<i>Keichosaurus</i> YOUNG 1958		ANS
* <i>K. hui</i> YOUNG 1958	Series de Kuanling, Kweichou, Chine	Ans
<i>K. yuananensis</i> YOUNG 1965	Chialingchiang Limestone, Hupeh, Chine	Ans

Références principales: Carroll & Gaskill (1985); Kuhn (1934b, 1964a); Mazin ([1988](#)); Rieppel ([1987b](#), [1989a](#), [1993a](#), [1993b](#)); Sander ([1989a](#)); Storrs ([1991a](#), [1993](#)); Tschanz (1989); Young (1959, 1965).

Ordre SAUROPTERYGIA OWEN 1860
PLACODONTIA OWEN 1859
PLACODONTIA *incertae sedis*

<i>Protenodontosaurus</i> PINNA 1990a		CRN
* <i>P. italicus</i> PINNA 1990a	Fm. Raibl, Italie	Crn

Super-famille PLACODONTOIDEA PEYER & KUHN-SCHNYDER 1955
Famille PLACODONTIDAE COPE 1871

<i>Paraplocodus</i> PEYER 1931		ANS-LAD
* <i>P. broilii</i> PEYER 1931	Grenzbitumenzzone, Suisse; Italie; Espagne; Roumanie	Ans-Lad
<i>Placodus</i> AGASSIZ 1833		SPA-LAD
* <i>P. gigas</i> AGASSIZ 1833	Hauptmuschelkalk inf., Allemagne; France	Ans-Lad
<i>P. andriani</i> MÜNSTER 1839	Hauptmuschelkalk, Allemagne; France	Ans-Lad
<i>P. antiquior</i> HUENE 1936	Muschelkalk inf., Allemagne; Pologne; Pays-Bas	Ans
<i>P. quinimolaris</i> BRAUN 1863	Obermuschelkalk, Allemagne	Ans-Lad

Super-famille CYAMODONTOIDEA PEYER & KUHN-SCHNYDER 1955
Famille CYAMODONTIDAE NOPCSA 1923

<i>Cyamodus</i> MEYER 1863		SPA-LAD
* <i>C. rostratus</i> (MÜNSTER 1830)	Muschelkalk sup., Allemagne; France; Pologne	Ans-Lad
<i>C. hildegardis</i> PEYER 1931	Grenzbitumenzzone, Suisse; Israël?	Ans-Lad
<i>C. kuhnschnyderi</i> NOSOTTI & PINNA 1993	Muschelkalk final, Allemagne	Lad
<i>C. laticeps</i> (OWEN 1858)	Muschelkalk sup., Allemagne	Ans-Lad
<i>C. muensteri</i> (AGASSIZ 1833)	Muschelkalk sup., Allemagne; France; Pologne	Ans-Lad
<i>C. tarnowitzensis</i> GÜRICH 1884	Muschelkalk inf., Pologne	Ans

Famille PLACOCHELYIDAE JAEKEL 1907

<i>Placochelys</i> JAEKEL 1902		LAD-CRN
* <i>P. placodonta</i> JAEKEL 1907	Keuper inf., Hongrie; Fms. Gorno, Raibl, Italie; Muschelkalk, Espagne; Roumanie?	Lad-Crn
<i>Psephoderma</i> MEYER 1858		NOR-RHT
* <i>P. alpinum</i> MEYER 1858	Zorzino Limestone, Riva di Solto Shales, Zu Limestone, Suisse; Mulling Hauptdolomit, Autriche; Plattenkalk Garmich-Partenkirchen, Allemagne	Nor-Rht
<i>P. raeticus</i> (SCHUBERT-KLEMPNAUER 1975)	Couches de Kössen, Allemagne	Rht
<i>P. alpissordidae</i> (BROILI 1920)	Dachsteinkalke, Allemagne	Rht
<i>P. anglicum</i> MEYER 1867	"Bonebed", GB	Rht
<i>Psephosaurus</i> FRAAS 1896		ANS-LAD
* <i>P. suevicus</i> FRAAS 1896	Lettenkohle, Allemagne; Roumanie?	Lad
<i>P. mosis</i> BROTZEN 1955	Couches à <i>Beneckeia</i> , Israël; Tunisie?	Ans

<i>P. picardi</i> BROTZEN 1955	Couches à <i>Ceratites</i> , Israël	Lad
<i>P. sinaiticus</i> HAAS 1959	Muschelkalk inf., Egypte; Tunisie?	Ans
<i>Saurosphargis</i> FRECH 1903		ANS
* <i>S. volzi</i> FRECH 1903	Wellenkalk, Pologne	Ans

Famille HENODONTIDAE HUENE 1936

<i>Henodus</i> HUENE 1936		CRN
* <i>H. chelyops</i> HUENE 1936	Gipskeuper, Allemagne	Crn

Références principales: Haas (1975); Kuhn (1969); Mazin (**1988**, 1989); Nosotti & Pinna (1989, 1993); Peyer & Kuhn-Schwyder (1955); Pinna (1990a, 1990b, **1990c**); Sues (1987a).

NOTHOSAURIA SEELEY 1882
NOTHOSAURIA *incertae sedis*

<i>Kwangsisauros</i> YOUNG 1959		SPA
* <i>K. orientalis</i> YOUNG 1959	Kwangsi, Chine	Spa
<i>K. lusiensis</i> YOUNG 1978	Fm. Falang, Hupeh, Chine	Spa
<i>Lamprosauroides</i> SCHMIDT 1927		ANS
* <i>L. goepperti</i> (MEYER 1860)	Muschelkalk inf., Pologne	Ans
<i>Metanotosaurus</i> YABE & SHIKAMA 1948		SPA
* <i>M. nipponicus</i> YABE & SHIKAMA 1948	Sér. de Inay, Mb. Onagawa, Japon	Spa
<i>Micronotosaurus</i> HAAS 1963		LAD
* <i>M. stensioei</i> HAAS 1963	Muschelkalk sup., <i>Ceratites</i> beds, Israël	Lad

Famille NOTHOSAURIDAE BAUR 1889

<i>Ceresiosaurus</i> PEYER 1929		LAD
* <i>C. calcagnii</i> PEYER 1929	Untere Meridekalke, Suisse	Lad
<i>Chinchenia</i> YOUNG 1965		LAD
* <i>C. sungi</i> YOUNG 1965	Kweichou, Chine	Lad
<i>Conchiosaurus</i> MEYER 1833		ANS
* <i>C. clavatus</i> MEYER 1833	Muschelkalk inf./moy., Allemagne	Ans
<i>Lariosaurus</i> CURIONI 1847		ANS-CRN
* <i>L. balsami</i> CURIONI 1847	Muschelkalk, Suisse; Italie; Espagne; Calc. d'Amélie, France	Lad
<i>L. valceresii</i> TINTORI & RENESTO 1990	Calc. de Meride, Kalkschieferzone, Italie	Lad

<i>Nothosaurus</i> MÜNSTER 1834		ANS-CRN
* <i>N. mirabilis</i> MÜNSTER 1834	Muschelkalk sup., Allemagne	Lad
<i>N. andriani</i> MEYER 1839	Muschelkalk sup., Allemagne	Lad
<i>N. angustifrons</i> MEYER 1844	Muschelkalk sup., Allemagne	Lad
<i>N. baruthicus</i> GEISSLER 1895	Muschelkalk moy., Allemagne	Lad
<i>N. chelydrops</i> FRAAS 1896	Lettenkohle sup., Allemagne	Lad
<i>N. crassus</i> SCHROEDER 1914	Schaumkalk, Allemagne	Ans
<i>N. cymatosauroides</i> SANZ 1983	Fm. Pedra d'Alcover, Espagne	Lad
<i>N. edingerae</i> SCHULTZE 1970	Keuper moy., Allemagne	Crn
<i>N. giganteus</i> MÜNSTER 1834	Muschelkalk sup., Allemagne	Lad
<i>N. hecki</i> (FRITSCH 1894)	Muschelkalk inf., Allemagne	Ans
<i>N. juvenilis</i> EDINGER 1921	Trochitenkalk inf., Allemagne	Lad
<i>N. procerus</i> SCHROEDER 1914	Muschelkalk inf., Allemagne	Ans
<i>N. raabi</i> SCHROEDER 1914	Muschelkalk inf., Allemagne; Pays-Bas	Ans
<i>N. tchernowi</i> HAAS 1980	Muschelkalk sup., <i>Ceratites</i> beds, Israël	Lad
<i>N. venustus</i> MÜNSTER 1834	Muschelkalk inf., Allemagne	Ans
<i>Paranothosaurus</i> PEYER 1939		ANS-LAD
* <i>P. amsleri</i> PEYER 1939	Grenzbitumenzone, Suisse	Ans/Lad
<i>Proneusticosaurus</i> VOLZ 1902		ANS
* <i>P. silesiacus</i> VOLZ 1902	Muschelkalk basal, Pologne	Ans
<i>P. fritschi</i> (HUENE 1902)	Schaumkalk, Allemagne	Ans
<i>P. madelungi</i> VOLZ 1902	Muschelkalk basal, Pologne	Ans
<i>Sanchiaosaurus</i> YOUNG 1965		ANS
* <i>S. dengi</i> YOUNG 1965	Kweichou, Chine	Ans
<i>Silvestrosaurus</i> KUHN-SCHNYDER 1990		ANS-LAD
<i>S. buzii</i> (TSCHANZ 1989)	Grenzbitumenzone, Suisse	Ans/Lad

Famille SIMOSAURIDAE NOPCSA 1928

<i>Shingyisaurus</i> YOUNG 1965		ANS
* <i>S. unexpectus</i> YOUNG 1965	Kweichou, Chine	Ans
<i>Simosaurus</i> MEYER 1842		LAD-CRN
* <i>S. gaillardoti</i> MEYER 1842	Muschelkalk sup., France; Allemagne	Lad
<i>S. guilielmi</i> MEYER 1855	Lettenkhole, Allemagne	Lad

Famille COROSAURIDAE KUHN 1961

<i>Corosaurus</i> CASE 1936		CRN?
* <i>C. alcovensis</i> CASE 1936	Fm. Crow Mountain, Mb. Alcova, Wy., USA	Crn?

Famille CYMATOSAURIDAE HUENE 1948

<i>Cymatosaurus</i> FRITSCH 1894		ANS
* <i>C. fridericianus</i> FRITSCH 1894	Unterenwellenkalk, Allemagne	Ans
<i>C. gracilis</i> SCHRAMMEN 1899	Muschelkalk inf., Pologne	Ans
<i>C. latifrons</i> (GÜRICH 1884)	Muschelkalk inf., Pologne	Ans
<i>C. latissimus</i> (GÜRICH 1891)	Muschelkalk inf., Pologne	Ans
<i>C. schafferi</i> ARTHABER 1924	Muschelkalk inf., Pologne	Ans
<i>C. silesiacus</i> SCHRAMMEN 1899	Muschelkalk inf., Pologne	Ans

Références principales: Kuhn (1934b, 1964a); Mazin (**1988**); Renesto (1993b); Rieppel (**1993a**, **1993c**); Sanz (1983a); Storrs (**1991a**, **1993**); Tschanz (1989); Young (1959, 1965).

PLESIOSAURIA OWEN 1840 (non BLAINVILLE 1835)
Super-famille PISTOSAUROIDEA (EDINGER 1935)
Famille PISTOSAURIDAE BAUR 1887

<i>Pistosaurus</i> MEYER 1839		ANS
* <i>P. longaevus</i> MEYER 1839	Hauptmuschelkalk sup., Allemagne	Ans

Références: Huene (1948); Sanz (1983b); Sues (**1987b**).

Super-famille PLESIOSAUROIDEA WELLES 1943
PLESIOSAUROIDEA *incertae sedis*

<i>Sthenarosaurus</i> WATSON 1909		TOA
* <i>S. dawkinsi</i> WATSON 1909	Fm. Alum Shale, GB	Toa

Famille PLESIOSAURIDAE GRAY 1825

<i>Plesiosaurus</i> CONYBEARE 1821		HET-TOA
* <i>P. dolichodeirus</i> CONYBEARE 1824	Blue Lias basal, GB	Het
<i>P. brachypterygius</i> HUENE 1923	Lias sup., Allemagne	Toa
<i>P. conybeari</i> SOLLAS 1881	Black Ven Marls, GB	Sin
<i>P. guilelmiimperatoris</i> DAMES 1895	Lias sup., Allemagne	Toa

Famille ELASMOSAURIDAE COPE 1869

<i>Alzadasaurus</i> WELLES 1943		APT-CMP
* <i>A. riggsi</i> WELLES 1943	Fm. Benton, Mo., USA	Tur
<i>A. colombiensis</i> WELLES 1962	Fm. Paja, Colombie	Apt
<i>A. kansasensis</i> WELLES 1952	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hills, Ka., USA	San-Cmp
<i>A. pembertoni</i> WELLES & BUMP 1949	Fm. Pierre, Mb. Sharon Springs, Da. S., USA	Cmp

<i>Aphrosaurus</i> WELLES 1943		MAA
* <i>A. furlongi</i> WELLES 1943	Fm. Moreno, Ca., USA	Maa
<i>Aristonectes</i> CABRERA 1941		MAA
* <i>A. parvidens</i> CABRERA 1941	Fm. Chubut?, Pa., Argentine	Maa
<i>Brancasaurus</i> WEGNER 1914		BER
* <i>B. brancai</i> WEGNER 1914	Wealdien, Allemagne	Ber
<i>Elasmosaurus</i> COPE 1868		TUR-CMP
* <i>E. platyurus</i> COPE 1868	Fm. Pierre, Mb. Sharon Springs, Ka., USA	Cmp
<i>E. morgani</i> WELLES 1949	Gr. Eagle Ford, Fm. Britton, Te., USA	Tur
<i>Eretmosaurus</i> SEELEY 1874		SIN
* <i>E. rugosus</i> (OWEN 1840)	Z. à <i>A. obtusum</i> , GB	Sin
<i>Fresnosaurus</i> WELLES 1943		MAA
* <i>F. drescheri</i> WELLES 1943	Fm. Moreno, Ca., USA	Maa
<i>Hydralmosaurus</i> WELLES 1943		SAN-CMP
* <i>H. serpentinus</i> (COPE 1877)	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hills, Ne., USA	San-Cmp
<i>Hydrotherosaurus</i> WELLES 1943		MAA
* <i>H. alexandrae</i> WELLES 1943	Fm. Moreno, Ca., USA	Maa
<i>Leurospondylus</i> BROWN 1913		MAA
* <i>L. ultimus</i> BROWN 1913	Fm. Horseshoe, Mb. Edmonton, Alb., Canada	Maa
<i>Mauisaurus</i> HECTOR 1874		MAA
* <i>M. haasti</i> HECTOR 1874	Haumurien, Nouvelle-Zélande	Maa
<i>Microcleidus</i> WATSON 1909		TOA
<i>M. homalospondylus</i> (OWEN 1865)	Fm. Alum Shale, GB	Toa
<i>M. macropterus</i> (SEELEY 1865)	Fm. Alum Shale inf., GB	Toa
<i>Morenosaurus</i> WELLES 1943		MAA
* <i>M. stocki</i> WELLES 1943	Fm. Moreno, Ca., USA	Maa
<i>Morturneria</i> CHATTERJEE & CREISLER 1994		MAA
<i>M. seymourensis</i> (CHATTERJEE & SMALL 1989)	Fm. Lopez de Bertodano sup., Péninsule antarctique	Maa
<i>Muraenosaurus</i> SEELEY 1874		CLV
* <i>M. leedsii</i> SEELEY 1874	Oxford Clay inf., GB; Marnes de Dives, France	Clv
<i>M. beloclis</i> SEELEY 1892	Oxford Clay inf., GB	Clv
<i>Styxosaurus</i> WELLES 1943		CMP
* <i>S. browni</i> WELLES 1943	Fm. Pierre, Mb. Sharon Springs, Da. S., USA	Cmp

<i>Thalassomedon</i> WELLES 1943		CEN
* <i>T. haningtoni</i> WELLES 1943	Fm. Benton inf., Mb. Graneros Shale, Co., USA	Cen
<i>T. nov. sp.</i> STORRS & LANGSTON (sous presse)	Gr. Eagle Ford Shale, Fm. Tarrant?, Te., USA	Cen
<i>Tuarangisaurus</i> WIFFEN & MOISLEY 1986		CMP-MAA
* <i>T. keyesi</i> WIFFEN & MOISLEY 1986	Piripauen-Haumurien, Nouvelle-Zélande	Cmp-Maa
A réviser:		
" <i>Plesiosaurus</i> " <i>tournemirensis</i> SCIAU <i>et al.</i> 1990	Z. à <i>P. aalensis</i> , France	Toa

Famille CRYPTOCLIDIDAE WILLINSTON 1925

<i>Colymbosaurus</i> SEELEY 1874		KIM-TTH
* <i>C. trochanterius</i> (OWEN 1840)	Kimmeridge Clay, Portland Stone, GB, France	Kim-Tth
<i>Cryptoclidus</i> SEELEY 1892		CLV
* <i>C. eurymerus</i> (PHILLIPS 1871)	Oxford Clay inf., GB; Marnes d'Argences, France	Clv
<i>C. richardsoni</i> (LYDEKKER 1889)	Oxford Clay inf., GB	Clv
<i>Tricleidus</i> ANDREWS 1909		CLV
* <i>T. seeleyi</i> ANDREWS 1909	Oxford Clay inf., GB; Marnes d'Argences, France	Clv

Références principales: Andrews (1911b); Brown (**1981, 1993**); Carpenter (1990); Fraas (1910); Gasparini & Goñi (1985); Huene (1923); Kuhn (1934b, 1964a); Nicholls & Russell (1990); Owen (1865); Persson (**1963**); Welles (1943, **1952, 1962**); Wiffen & Moisley (1986).

Super-famille PLIOSAUROIDEA WELLES 1943 Famille PLIOSAURIDAE SEELEY 1874

<i>Archaeonectrus</i> NOVOZHILOV 1964		SIN
* <i>A. rostratus</i> (OWEN 1865)	Blue Lias sup., GB	Sin
<i>Bishanopliosaurus</i> DONG 1980		TOA
* <i>B. youngi</i> DONG 1980	Fm. Ziliujing, Sichuan, Chine	Toa
<i>Brachauchenius</i> WILLISTON 1903		CEN?-TUR
* <i>B. lucasi</i> WILLISTON 1903	Fm. Benton, Gr. Eagle Ford, Fm. Britton sup., Ka., Te., USA	Cen?-Tur
<i>Ceraunosaurus</i> THURMOND 1968		CEN
* <i>C. brownorum</i> THURMOND 1968	Gr. Eagle Ford, Fm. Lake Waco, Te., USA	Cen
<i>Dolychorhynchops</i> WILLISTON 1902		SAN-CMP
* <i>D. osborni</i> WILLISTON 1902	Fm. Niobrara, Mb. Smoky Hills; Fm. Pierre, Mb. Sharon Springs, Ka., USA	San-Cmp

<i>Eurycleidus</i> ANDREWS 1922		HET
<i>*E. arcuatus</i> (OWEN 1840)	Blue Lias inf., GB	Het
<i>E. megacephalus</i> (STUTCHBURY 1846)	Blue Lias, GB	Het
<i>Kronosaurus</i> LONGMAN 1924		APT-ALB
<i>*K. queenslandicus</i> LONGMAN 1924	Fm. Toolebuc, Fm. Wallumbilla; Qu., Australie	Apt-Alb
<i>Leptocleidus</i> ANDREWS 1922		BRM
<i>*L. superstes</i> ANDREWS 1922	Weald Clay sup., GB	Brm
<i>Liopleurodon</i> SAUVAGE 1873		CLV-TTH
<i>*L. ferox</i> SAUVAGE 1873	Oxford Clay inf., GB; Marnes de Dives, Argiles de Coquillot, France	Clv
<i>L. macromerus</i> (PHILLIPS 1871)	Kimmeridge Clay, GB; Gr. Mendoza, Fm. Vaca Muerta, Ne., Argentine	Kim-Tth
<i>L. pachydeirus</i> (SEELEY 1869)	Oxford Clay, GB	Clv
<i>L. rossicus</i> (NOVOZHILOV 1964)	Volgien inf., Bassin de Moscou, Russie	Tth
<i>Macroplata</i> SWINTON 1930		HET
<i>*M. tenuiceps</i> SWINTON 1930	Blue Lias, GB	Het
<i>Peloneustes</i> LYDEKKER 1889		CLV
<i>*P. philarchus</i> (SEELEY 1869)	Oxford Clay inf., GB; Marnes d'Argences, France	Clv
<i>Peyerus</i> STROMER 1935		VLG
<i>*P. capensis</i> (ANDREWS 1911)	Sér. Uitenhage, Fm. Sunday sup., Afrique du Sud	Vlg
<i>Pliosaurus</i> OWEN 1841		CLV-KIM
<i>*P. brachydeirus</i> OWEN 1841	Kimmeridge Clay, GB; France?	Kim
<i>P. andrewsi</i> TARLO 1960	Oxford Clay inf., GB	Clv
<i>P. brachyspondylus</i> (OWEN 1839)	Kimmeridge Clay, GB; Calc. de Moulin- Wibert, France	Kim
<i>Polyptychodon</i> OWEN 1841		CEN-TUR
<i>*P. interruptus</i> OWEN 1841	Lower Chalk, GB, France?	Cen
<i>P. hudsoni</i> WELLES & SLAUGHTER 1963	Gr. Eagle Ford, Fm. Britton, S. Bosque, Arcadia Park, Lako Wako?, Te., USA	Cen-Tur
<i>Rhomaleosaurus</i> SEELEY 1874		TOA
<i>*R. cramptoni</i> CARTE & BAILY 1863	Fm. Alum Shale, GB	Toa
<i>R. thornstoni</i> ANDREWS 1922	Lias sup., GB	Toa
<i>R. victor</i> (FRAAS 1910)	Lias sup., Zone à <i>Posidonia</i> , Allemagne	Toa
<i>Simolestes</i> ANDREWS 1909		CLV-TTH
<i>*S. vorax</i> ANDREWS 1909	Oxford Clay inf., GB; Marnes d'Argences, France	Clv
<i>S. indicus</i> (LYDEKKER 1877)	Gr. Umia, Kachh, Inde	Tth
<i>Strongylokrotophus</i> NOVOZHILOV 1964		TTH
<i>*S. irgisensis</i> (NOVOZHILOV 1948)	Volgien inf., Bassin de Moscou, Russie	Tth

<i>Trinacromerum</i> CRAGIN 1888		ALB?-CMP?
* <i>T. bentonianum</i> CRAGIN 1888	Fm. Benton, Ka., USA	Cen-Tur
<i>T. kirki</i> RUSSELL 1935	Fm. Favel, Mb. Assiniboine; Fm. Vermilion River?, Mb. Pembina?, Ma., Canada; Gr. Taylor, Fm. Wolfe City, Te., USA	Tur-Cmp?
<i>T. willistoni</i> RIGGS 1944	Fm. Greenhorn, Mb. Hartland, Ka., USA	Cen
A réviser:		
" <i>Macroplata</i> " <i>longirostris</i> (BLAKE 1876)	Fm. Jet Rock-Alum Shale?, GB	Toa
" <i>Plesiosaurus</i> " <i>propinquus</i> BLAKE 1876	Fm. Jet Rock, GB	Toa
" <i>Plesiosaurus</i> " <i>macrocephalus</i> OWEN 1840	Blue Lias sup., GB	Sin
" <i>Simolestes</i> " <i>nowackianus</i> HUENE 1938	Fm. Calc. de Abulkassim ou de Lagagima, Ethiopie	Oxf

Références principales: Andrews (1913); Bardet *et al.* (1991c); Brown (1981); Carpenter (1989, 1990); Fraas (1910); Kuhn (1934b, 1964a); Nicholls & Russell (1990); Tarlo (1960); Taylor (1992); Taylor & Cruickshank (1993a); Welles (1962).

Ordre ICHTHYOPTERYGIA BLAINVILLE 1835 ICHTHYOSAURIA *incertae sedis*

<i>Chaohusaurus</i> YOUNG & DONG 1972		SPA
* <i>C. geishanensis</i> YOUNG & DONG 1972	Gr. Chinglung, Anhui, Chine	Spa
<i>Chensaurus</i> MAZIN <i>et al.</i> 1991		SPA
* <i>C. chaoxianensis</i> (CHEN 1985)	Anhui, Chine	Spa
<i>C. faciles</i> (CHEN 1985)	Anhui, Chine	Spa
<i>Grippia</i> WIMAN 1928		SPA
* <i>G. longirostris</i> WIMAN 1928	Fm. Sticky Keep, Spitzberg; Fm. Sulphur Mountain, C.B., Canada	Spa
<i>Phalarodon</i> MERRIAM 1910		ANS-LAD
* <i>P. fraasi</i> MERRIAM 1910	Fm. Prida, Ne., USA; Fm. Tschermak, Spitzberg; Fm. Sulphur Mountain, C.B., Canada	Ans-Lad
<i>Svalbardosaurus</i> MAZIN 1981		SPA
* <i>S. crassidens</i> MAZIN 1981	Fm. Sticky Keep, Spitzberg	Spa
<i>Thaisaurus</i> MAZIN <i>et al.</i> 1991		SPA
* <i>T. chonglakmanii</i> MAZIN <i>et al.</i> 1991	Thaïlande	Spa
<i>Utatsusaurus</i> SHIKAMA <i>et al.</i> 1978		SPA
* <i>U. hataii</i> SHIKAMA <i>et al.</i> 1978	Fm. Osawa sup., Japon	Spa

Famille OMPHALOSAURIDAE MERRIAM 1908

<i>Omphalosaurus</i> MERRIAM 1906		SPA-ANS
* <i>O. nevadanus</i> MERRIAM 1906	Fm. Prida, Ne., USA	Ans
<i>O. nettarhynchus</i> MAZIN & BUCHER 1987	Fm. Prida inf., Ne., USA	Spa

<i>O. nisseri</i> (WIMAN 1910)	Fm. Botneha, Spitzberg	Ans
<i>Tholodus</i> MEYER 1851		ANS
* <i>T. schmidi</i> MEYER 1851	Schaumkalk ou mu 2, Allemagne	Ans

EUICHTHYOPTERYGIA *incertae sedis*

<i>Pessosaurus</i> WIMAN 1910		ANS-LAD
* <i>P. polaris</i> (HULKE 1873)	Fm. Tschermak, Spitzberg	Lad
<i>Himalayasaurus</i> DONG 1972		NOR
* <i>H. tibetensis</i> DONG 1972	Gr. Langjiexue, Xizang, Tibet; Sichuan, Chine	Nor
<i>Tibetosaurus</i> WANG 1982		NOR
* <i>T. tingjiensis</i> WANG 1982	Gr. Langjiexue, Xizang, Tibet; Sichuan, Chine	Nor

Famille MIXOSAURIDAE BAUR 1887

<i>Mixosaurus</i> BAUR 1887		SPA?-LAD
* <i>M. atavus</i> (QUENSTEDT 1852)	Wellenkalk, Allemagne; Muschelkalk inf., France, Pologne?	Ans
<i>M. cornalianus</i> (BASSANI 1886)	Grenzbitumenzone, Suisse; Italie	Ans/Lad
<i>M. maotaiensis</i> YOUNG 1965	Fm. Kuanling, Kweichou, Chine	Ans
<i>M. natans</i> (MERRIAM 1908)	Fm. Prida, Ne., USA	Ans-Lad
<i>M. nordenskioldi</i> (HULKE 1873)	Fm. Tschermak, Spitzberg; Fm. Sulphur Mountain, C.B., Canada	Spa?-Lad

Famille SHASTASAURIDAE MERRIAM 1902

<i>Californosaurus</i> KUHN 1934		CRN
* <i>C. perrini</i> (MERRIAM 1902)	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn
<i>Cymbospondylus</i> LEIDY 1868		ANS-LAD
* <i>C. petrinus</i> LEIDY 1868	Fm. Prida, Ne., USA	Ans
<i>C. buchseri</i> SANDER 1989	Grenzbitumenzone, Suisse	Ans/Lad
<i>C. nevadanus</i> MERRIAM 1908	Fm. Favret, Ne., USA	Ans
<i>C. piscosus</i> LEIDY 1868	Fm. Favret, Ne., USA	Ans
<i>Merriamia</i> BOULENGER 1904		CRN
* <i>M. zitteli</i> (MERRIAM 1903)	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn
<i>Shastasaurus</i> MERRIAM 1895		ANS?-NOR
* <i>S. pacificus</i> MERRIAM 1895	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn
<i>S. alexandrae</i> MERRIAM 1902	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn
<i>S. altispinus</i> MERRIAM 1902	Hosselkus Limestone, Ca., USA; Fm. Antimonio, Mexique	Crn
<i>S. careyi</i> MERRIAM 1902	Hosselkus Limestone, Ca., USA; Nouvelle-Calédonie	Crn-Nor

<i>S. osmonti</i> MERRIAM 1902	Hosselkus Limestone, Fm. Martin Bridge, Ne., Or., USA	Crn-Nor
<i>Toretocnemus</i> MERRIAM 1902		CRN
* <i>T. californicus</i> MERRIAM 1902	Hosselkus Limestone, Ca., USA	Crn

Famille SHONISAURIDAE MAZIN 1988

<i>Shonisaurus</i> CAMP 1976		CRN-NOR
* <i>S. popularis</i> CAMP 1976	Fm. Luning, Ne., USA	Crn
<i>S. mulleri</i> CAMP 1976	Fm. Luning, Ne., USA	Crn
<i>S. silberlingi</i> CAMP 1976	Fm. Luning, Ne., USA	Crn

Famille ICHTHYOSAURIDAE BONAPARTE 1841

<i>Baptanodon</i> MARSH 1880		OXF
* <i>B. natans</i> (MARSH 1879)	Fm. Sundance, Mb. Redwater shale, Wy., USA	Oxf
<i>B. discus</i> (MARSH 1880)	Fm. Sundance, Wy., USA	Oxf
<i>B. marshi</i> KNIGHT 1903	Fm. Sundance, Wy., USA	Oxf
<i>B. reedi</i> GILMORE 1907	Fm. Sundance, Wy., USA	Oxf
<i>B. robustus</i> GILMORE 1906	Fm. Sundance, Wy., USA	Oxf
<i>Ichthyosaurus</i> DE LA BECHE & CONYBEARE 1821		HET-SIN
* <i>I. communis</i> CONYBEARE 1822	Blue Lias - Shales with Beef, GB	Het-Sin
<i>I. breviceps</i> OWEN 1881	Blue Lias sup. - Shales with Beef, GB	Het-Sin
<i>I. conybeari</i> LYDEKKER 1888	Blue Lias - Shales with Beef, GB	Het-Sin
<i>Ophthalmosaurus</i> SEELEY 1874		CLV-TTH
* <i>O. icenicus</i> SEELEY 1874	Oxford Clay, GB	Clv
<i>O. monocharactus</i> APPLEBY 1956	Oxford Clay, GB; Fm. Picun leufu-Vaca Muerta, Ne., Argentine	Clv-Tth

Famille STENOPTERYGIDAE WOODWARD 1932

<i>Stenopterygius</i> JAEKEL 1904		TOA
* <i>S. quadriscissus</i> (QUENSTEDT 1858)	Lias sup. (epsilon II3-10), Allemagne	Toa
<i>S. cuneiceps</i> MCGOWAN 1979	Lias sup. (epsilon II6-10), Allemagne	Toa
<i>S. hauffianus</i> HUENE 1922	Lias sup. (epsilon II6-10), Allemagne; GB?	Toa
<i>S. longipes</i> (WURSTEMBERGER 1876)	Lias sup.?, Allemagne?	Toa
<i>S. macrophasma</i> MCGOWAN 1979	Lias sup. (epsilon II4), Allemagne	Toa
<i>S. megacephalus</i> HUENE 1922	Lias sup. (epsilon II4-6), Allemagne	Toa
<i>S. megalorhinus</i> HUENE 1922	Lias sup. (epsilon II2-6 ou II11), Allemagne	Toa

Famille LEPTOPTERYGIDAE APPLEBY 1979

<i>Eurhinosaurus</i> ABEL 1909		HET-TOA
* <i>E. huenei</i> SWINTON 1930	Lias sup. (epsilon II4-11), Allemagne; GB?	Toa

<i>E. longirostris</i> (MANTELL 1851)	Blue Lias, Jet Rock - Alum Shale, GB; Allemagne	Het-Toa
<i>Excalibosaurus</i> MCGOWAN 1986		SIN
* <i>E. costini</i> MCGOWAN 1986	Blue Lias sup., GB	Sin
<i>Leptopterygius</i> HUENE 1922		RHT-TOA
* <i>L. tenuirostris</i> (CONYBEARE 1822)	Blue Lias, GB; France, Belgique	Rhe-Plb
<i>L. acutirostris</i> (OWEN 1840)	Fm. Jet Rock - Alum Shales, GB; Allemagne	Toa
<i>L. burgundiae</i> (GAUDRY 1892)	Lias sup. (epsilon II4 à II11 / III), France; Allemagne	Toa
<i>L. disinteger</i> HUENE 1926	Lias sup. (epsilon II6), Allemagne	Toa
<i>L. solei</i> MCGOWAN 1993	Lias inf., z. à <i>Obtusum</i> , GB	Sin
<i>Temnodontosaurus</i> LYDEKKER 1889		HET-SIN
* <i>T. platyodon</i> (CONYBEARE 1822)	Blue Lias - Shales with Beef, GB	Het-Sin
<i>T. eurycephalus</i> MCGOWAN 1974	Blue Lias sup., GB	Sin
<i>T. risor</i> MCGOWAN 1974	Blue Lias - Shales with Beef, GB	Het-Sin

Famille PLATYPTERYGIDAE

<i>Grendelius</i> MCGOWAN 1976		KIM
* <i>G. mordax</i> MCGOWAN 1976	Kimmeridge Clay, GB	Kim
<i>Nannopterygius</i> HUENE 1922		KIM
* <i>N. enthekiodon</i> (HULKE 1870)	Kimmeridge Clay, GB	Kim
<i>Platypterygius</i> HUENE 1922		APT?-CEN
* <i>P. "campylodon"</i> (CARTER 1846)	Lower Chalk, GB; Fm. Petit Blanc-Nez, France	Alb-Cen
<i>P. americanus</i> (NACE 1939)	Fm. Graneros, Mb. Mowry Shale, USA	Alb-Cen
<i>P. hercynicus</i> (KUHN 1946)	Allemagne	Apt
<i>P. kiprijanoffi</i> (ROMER 1968)	Severischen sandstone, Russie	Alb-Cen
<i>P. longmani</i> WADE 1990	Fm. Tooleduc, Allaru Mudstone, Qu, Australie	Alb
<i>P. platydactylus</i> BROILI 1907	Z. à <i>H. deshayesi</i> , Allemagne	Apt
A réviser:		
? <i>Simbirskiasaurus</i> OTSCHEV & EFIMOV 1985		HAU
*? <i>S. birjukovi</i> OTSCHEV & EFIMOV 1985	Russie	Hau
? <i>"Platypterygius" hauthali</i> (HUENE 1927)	Argentine	Ber

Références principales: Huene (1922); Kuhn (1934a). **Trias:** Callaway & Brinkman (1989); Callaway & Massare (1989); Camp (1980); Mazin (1984); Mazin (1988); Mazin *et al.* (1991); Sander (1989b); Mazin & Sander (1993); Nicholls & Brinkman (1993b); Sander & Mazin (1993); Wiman (1910). **Jurassique:** Andrews (1911b); Baghai & Massare (1989); Gasparini (1988); Gasparini & Goñi (1986); Gilmore (1905, 1906); Godefroit (1994a, 1994b); McGowan (1974a, 1974b, 1979, 1986). **Crétacé:** Bardet (1989, 1992); Gasparini & Goñi (1986); McGowan (1972); Nace (1939, 1941); Nessov *et al.* (1988); Romer (1968); Wade (1984, 1990).