

Articles originaux

Les pistes dinosauroïdes du Trias moyen français : interprétation et réévaluation de la nomenclature

The French Middle Triassic Dinosauroid trackways: palaeontological result and nomenclatural re-evaluation

Georges Gand *, Georges Demathieu

UMR 5561 du CNRS Biogéosciences, Centre des Sciences de la Terre, Université de Bourgogne, 6, boulevard Gabriel, Dijon 21000, France

Reçu le 1 juillet 2003 ; accepté le 6 octobre 2004

Disponible sur internet le 05 octobre 2005

Résumé

De nombreuses traces de pieds dinosauroïdes, associées parfois avec la main, ont été récoltées depuis 1960 dans les diverses formations gréseuses de la base du Trias de la bordure orientale du Massif Central. Les niveaux à ichnites, datés par les données palynologiques, micropaléontologiques et palichnologiques sont compris dans l'intervalle Anisien-Ladinien inférieur. L'interprétation paléontologique de ces empreintes conduit à évoquer des Reptiles bipèdes, digitigrades, aux membres postérieurs parasagittaux, ayant des mains pentadactyles et des pieds fonctionnellement tridactyles II–IV, dont l'architecture osseuse est celle des Dinosaures Cératosaures du Trias supérieur. Les squelettes des premiers Dinosauria, déjà bien diversifiés, sont connus au Ladinien sommital et au Carnien inférieur. Ceux de leurs ancêtres, les Dinosauriformes, le sont au Ladinien. Et, pour cette raison, les traces dinosauroïdes anisoladiniennes sont rapportées à ces animaux qui sont donc apparus plus tôt, à l'Anisien voire à l'Olénékien supérieur. Les quelques traces de main chirothéroïde témoignent de leur origine « pseudosuchienne » ; les transformations du pied de ces Crurotarsi ayant été caractérisées par une réduction des orteils latéraux I, V et par l'acquisition d'une articulation mésotarsale. Les empreintes dinosauroïdes du Trias moyen français ont été rangées dans les ichnoespèces *Coelurosaurichnus perriauxi* et *Anchisauripus bibractensis*. L'analyse discriminante réalisée uniquement à partir des traces de pied de ces ichnoespèces, de celles du Trias supérieur et de l'Hettangien, montre que les ichnotaxons français diffèrent de manière significative de *Grallator* sensu Lull, 1953 mais aussi des ichnoespèces de *Coelurosaurichnus* de Franconie. *C. perriauxi* et *A. bibractensis* sont donc bien originales. Et il n'y avait pas lieu, pour les auteurs, de reconsidérer leur nomenclature jusqu'à maintenant. Cependant, à la suite de l'évolution du concept de *Grallator* Hitchcock, 1858 qui regroupe actuellement une grande partie des traces de pieds dinosauroïdes fonctionnellement tridactyles (II–IV), on peut se demander s'il n'y a pas avantage à les inclure dans cet ichnoggenre ou dans *Atreipus*, lorsque la trace de la main est présente.

© 2005 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Numerous dinosauroid footprints which showing sometimes manus imprint mark were gathered, since 1960, from the lower sandstones Triassic formations of the eastern border of the Massif Central (France). Tracks bearing levels are dated from palynological, micropalaeontological and palichnological data. They belong to the period upper Anisian-lower Ladinian. The paleontological results show bipedal digitigrade reptiles with erected, long hind limbs, having also pentadactyl mani and (II–IV) tridactyl feet. The osteological feet inferred structure is like that of Ceratosauria of Late Triassic age. The skeletons of first Dinosauria, diversified already well, are known in summit Ladinian and lower Carnien and those of their ancestors, Dinosauriformes, in Ladinian. And, for this reason, the aniso-ladinian dinosauroid footprints are ascribed to these last animals which thus appeared earlier, to Anisan even to late Olenekian. The chirotheroid hands show a “pseudosuchian” origin which possibly took place during the late Olenekian; feet modifications of these Crurotarsi being characterized by I and V digits reduction and a meso-tarsal joint. The Anisian-Ladinian dinosauroid footprints are ascribed to the ichnospecies *Coelurosaurichnus perriauxi* and *Anchisauripus bibractensis*. The discriminant analysis computed from these latter ichnospecies, and others from the German Triassic,

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : georges.gand@wanadoo.fr (G. Gand).

French and USA Hettangian indicate that *C. perriauxi* and *A. bibractensis* can not be included into *Grallator* sensu Lull, 1953 or *Coelurosaurichnus* of Franconie. By this way, these taxa are well original and till now, there was no reason to change their nomenclature. Nevertheless because the numerous changes of *Grallator* which gathers now, most of dinosauroid footprints, it could be possible to include them into *Grallator* for the feet and into *Atreipus* when the manus trace is connected with the foot.

© 2005 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Traces dinosauroïdes tridactyles ; *Coelurosaurichnus* ; *Anchisauripus* ; *Grallator* ; *Atreipus* ; Anisien supérieur-Ladinien inférieur ; Dinosauriformes

Keywords: II-IV tridactyl dinosauroid footprints; *Coelurosaurichnus*; *Anchisauripus*; *Grallator*; *Atreipus*; Upper Anisian-Lower Ladinian; Dinosauriforma

1. Introduction

Dans le Trias français, les plus vieilles traces dinosauroïdes sensu Nopsca, 1923, ont été trouvées en 1960 par Georges et Germaine Demathieu. Elles l'ont été d'abord dans le Mont d'Or Lyonnais puis dans l'Autunois. Il s'agissait alors de quelques empreintes de pieds tridactyles isolées qui furent décrites sous les noms d'*Anchisauripus bibractensis* Demathieu, 1971 et de *Coelurosaurichnus* sp. (Demathieu, 1970, 1971).

À partir de 1969, l'exploitation, par Georges Gand, d'un gîte ichnitifère de l'Autunois - la carrière de la Pissoire - permit d'extraire de grandes surfaces à empreintes et de découvrir de nombreuses pistes de bipèdes tridactyles qui furent rapportées aux ichnogenres précédents (Gand, 1971 ; Demathieu et Gand, 1972a, 1972b). Par la suite, les recherches menées en Bourgogne dans plusieurs autres sites (Gand, 1971, 1979d ; Gand et al., 1973, 1976a, 1976b ; Demathieu et Gand, 1981a, 1981b, 1986) mais aussi en Ardèche (Demathieu et Samama, 1968 ; Montenat, 1968 ; Courel et Demathieu, 1976) en firent découvrir d'autres. Toutes ces traces dinosauroïdes sont associées à celles de « Pseudosuchiens » = Crurotarsi et de Lépidosauriens formant ensemble une palichnofaune caractéristique du Trias moyen.

En se fondant sur les données palynologiques, micropaléontologiques et ichnologiques, les niveaux à empreintes de pas de vertébrés de la Formation des Grès inférieurs ont été datés du Trias moyen. Ce qui permet de considérer actuellement les traces dinosauroïdes triasiques françaises comme les plus anciennes. D'où leur grand intérêt paléontologique dans la mesure où elles permettent de discuter de l'origine des dinosaures.

Leur comparaison morphométrique avec des empreintes tridactyles plus jeunes, françaises et allemandes, permettra aussi de rediscuter les questions de nomenclature.

2. Pistes et traces dinosauroïdes du Trias moyen

2.1. Localisation

Ces empreintes ont été récoltées dans diverses formations de la base du Trias dites « Grès inférieurs » (Figs. 1 et 2). En Bourgogne et dans le Lyonnais, ces Grès ont été exploités, au 19^e siècle et dans la première moitié du 20^e siècle, dans de



Fig. 1. Localisation des gîtes à traces dinosauroïdes du Trias moyen en France : Encadré 2 : Bourgogne et Lyonnais avec A = Auxois, Au = Autunois, CC = Côte Châlonnaise et Charolais, M = Mâconnais, L = Mt d'Or Lyonnais ; Encadré 3 : A + G = Ardèche et Gard.

Fig. 1. Localisation of middle Triassic dinosauroid footprints in France.

nombreuses carrières « d'arkoses » ouvertes pour la fabrication des pavés. Ce sont les gîtes ichnologiques (Courel, 1970 ; Demathieu, 1970 ; Gand, 1971, 1979d). Plus au sud, en Ardèche, des galeries de mines de galène argentifère (Largentière) et des affleurements naturels ont fourni aussi un grand nombre d'empreintes (Demathieu et Samama, 1968 ; Courel et Demathieu, 1976).

La majorité d'entre elles correspondent à des hyporeliefs convexes. Elles sont observées dans des séquences élémentaires, associées à des pseudomorphoses de NaCl, des fentes de dessiccation, des rides et à d'autres ichnotaxa attribués pour certains à des Crurotarsi (*Synaptichnium* Nopsca, 1923 ; *Chirotherium* Kaup, 1835 ; *Isochirotherium* Haubold, 1971 ; *Brachychirotherium* Beurlen, 1950 et *Sphingopus* Demathieu, 1966 : Figs. 4 et 5), pour d'autres, à des Lépidosauriens (*Rhynchosauroïdes* Maidwell, 1911), des Dinosauromorpha (*Rotodactylus* Peabody, 1948 : Fig. 3), à de petits Cotylosauriens (*Circapalmichnus* Gand, 1977a ; *Procolophonichnium* Nopsca, 1923) et à de petits microvertébrés indéterminés (*Minutipes* Demathieu, 1970 ; *Longipes*, *Furcapes*, *Paraophidichnium* : tous trois de Demathieu, 1977) (Dema-

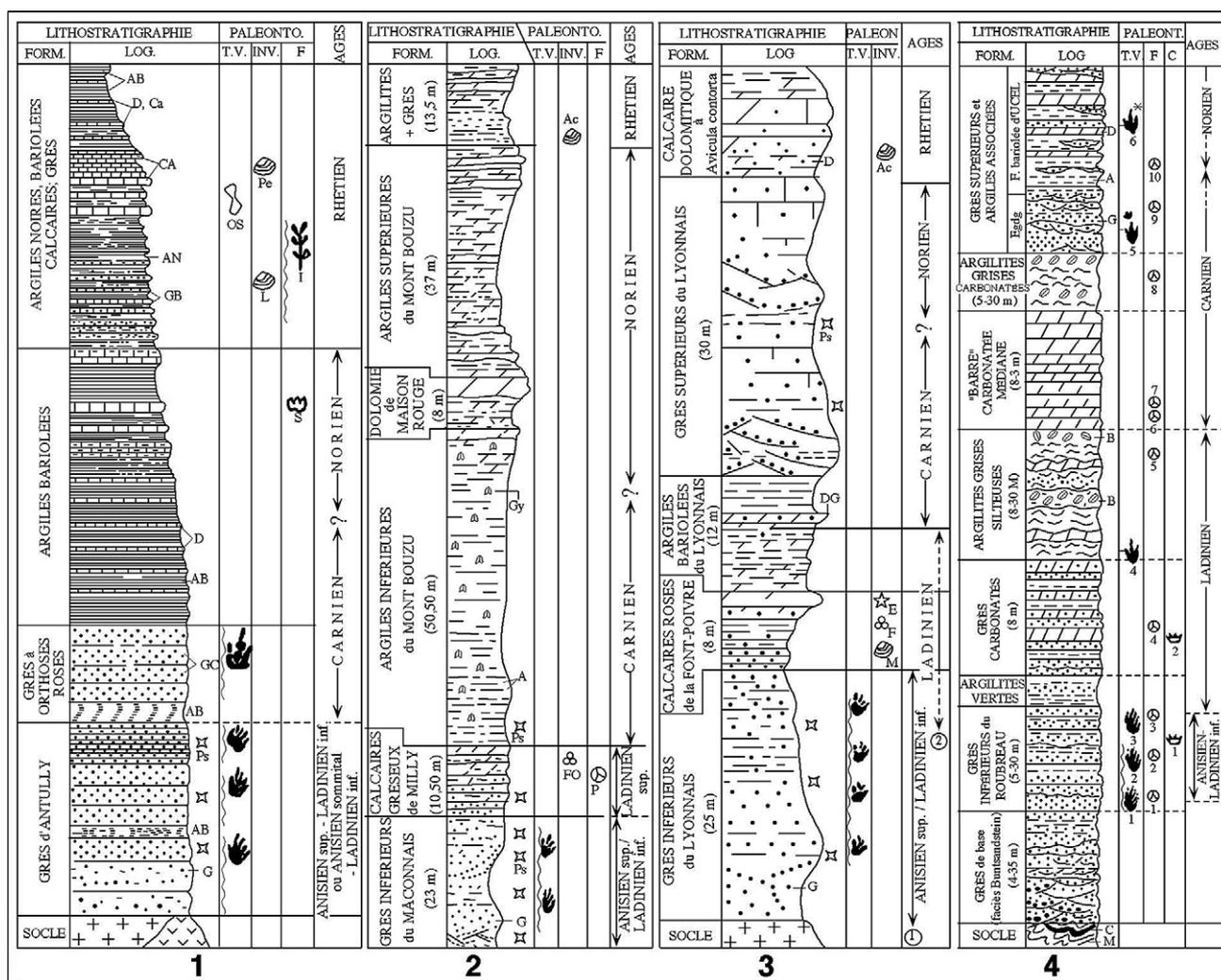


Fig. 2. Répartition verticale et âge des traces dinosauroïdes de la Formation des Grès inférieurs du Trias de la bordure orientale du Massif Central. 1 = Autunois, Plateau d'Antully in Gand (1979a); 2 = Mâconnais, log d'après le sondage MA10; 3 = Mont d'Or Lyonnais, 2 et 3 in Courel (1970, 1973); Courel et al. (1984), un peu modifié; 4 = Ardèche, de Crussol aux Vans; d'après Finelle (1981); Courel et al. (1984, 1998); Gand et al. (2000); FORM. = Formation avec Egdg = Ensemble grésodolomitique gris; lithologie avec A = argilites, AB = argilites bariolées, AN = argilites noires, B = brèches, D = dolomie, CA = calcaire, G = Grès, GC = grès conglomératiques, GB = grès blonds, Ps = pseudomorphoses de NaCl; Gy = Gypse; Paléontologie avec Pe = *Pellatia*, Ac = *Avicula contorta*, T.V = traces de vertébrés, INV = invertébrés, M = flore, C = conodontes, FO = foraminifères et P = microflore.

Fig. 2. Dinosauroid footprints vertical range from oriental triassic "Grès inférieurs F" of Massif Central.

thieu, 1966, 1970, 1971, 1977; Demathieu et Gand, 1974; Gand, 1974c, 1977a, 1977b, 1979b). L'ensemble constitue une palichnofaune caractéristique des formations des « Grès inférieurs » dites du Mâconnais en Bourgogne, du Lyonnais (NW de Lyon) et du Roubreau, en Ardèche. Elles ont été mises en place au cours de la transgression du Trias moyen sur le socle paléozoïque de la bordure orientale du Massif Central (Courel, 1970, 1973; Courel et al., 1984).

2.2. Âges des ichnogîtes

2.2.1. En Bourgogne

2.2.1.1. Dans la Côte-de-Beaune, le Châlonnais et le Mâconnais (Fig. 2(2)). La Formation des Grès inférieurs est sous-jacente à la Formation des Calcaires gréseux de Milly qui a été datée du Ladinien par une riche micro-

faune à débris de Bivalves, Gastropodes, Entroques, Bryozoaires, à dents de Poissons et à Foraminifères dont *Ophtalmidium chialingchiangense* Ho, 1959 (Fig. 2(2), FO, P) (Courel, 1970, 1973; Courel et al., 1984 : 78–79). Mais comme la partie sommitale de cette formation carbonatée contient aussi une association palynologique du Ladinien supérieur (Adloff et Doubringer, 1979), ces Grès inférieurs sont donc antérieurs au Ladinien supérieur.

« D'après les empreintes de reptiles, les Grès inférieurs du Mâconnais se situent dans la partie supérieure de l'Anisien ou/et la base du Ladinien » d'après Courel in Courel et al. (1984 : 79). Ils sont datés de l'Anisien supérieur au Ladinien inférieur par Demathieu in Courel et al. (1984 : 64) et par Courel et Durand in Courel et al. (1984 : 70).

2.2.1.2. Dans le Charollais et l'Autunois. La carrière des Brosses-Thillots (Mont-Saint-Vincent, Nord-Charollais), cel-

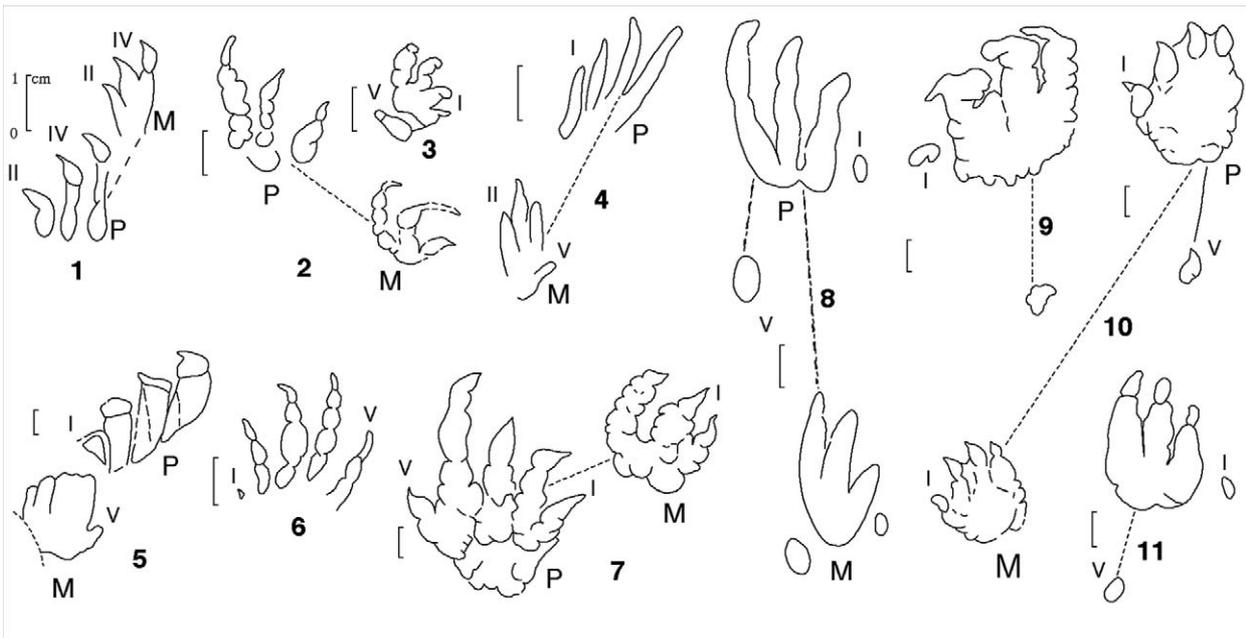


Fig. 3. 1 = *Rhynchosauroïdes petri* Demathieu, 1966, Chasselay, Mont d'Or Lyonnais, (Demathieu, 1970) ; 2 = *R. triangulus* Gand, 1977b (Autunois, la Pissoire, niveau EF2) ; 3 = *R. sphaerodactylus* Demathieu, 1971, Chasselay ; 4 = *Rhynchosauroïdes lutevensis* Demathieu, 1984, Formation inférieure, Lodévois ; 5 = *Rhynchosauroïdes majus* Demathieu, 1970, Chasselay ; 6 = *R. virgiliae* Demathieu, Ramos et Sopena, 1978, Pont d'Argent, Autunois (Demathieu et Gand, 1981a, 1981b) ; 7 = *Rhynchosauroïdes maximus* Gand, 1974c, les Brosses-Thillots, Charollais ; 8 = *Rotodactylus bessieri* Demathieu, 1984, Formation inférieure, Lodévois ; 9 = *Rotodactylus lucasi* Demathieu et Gand, 1973, pied, la Pissoire ; 10 = couple P-M *Rotodactylus velox* Demathieu et Gand, 1974, la Pissoire ; 11 = *Rotodactylus rati* Demathieu, 1971, pied, Pont d'Argent ; 1-11 = holotypes ; P = pied, M = main ; pige = 1 cm.

les du Plateau d'Antully, dans l'Autunois, (La Pissoire, Pont d'Argent notamment ; Fig. 2(1)) qui ont fourni le plus grand nombre de traces dinosauroïdes sont plus difficiles à dater car microflore et microfaune n'y ont pas été trouvées.

Dans ces régions, localisées à l'ouest du Mâconnais, les Formations des Grès inférieurs du Mâconnais et des Calcaires gréseux de Milly sont réduites en épaisseur et n'y sont plus clairement distinguables. Dans le secteur du Mont-Saint-Vincent, elles ont été regroupées sous le vocable de « Grès fin à pseudomorphoses de sel gemme et empreintes de reptiles » (Courel, 1970 : 32 ; Courel, 1973 : 19) et dans l'Autunois, sous celui de « Grès d'Antully » ou « Grès fin à empreintes de Reptiles et pseudomorphoses de sel gemme » (Courel, 1970 : 47–51 ; Courel, 1973 : 24).

En se fondant sur l'association palichnologique récoltée dans ces formations, plus riche en traces dinosauroïdes que dans les gîtes plus orientaux (Mâconnais, Châlonnais), Demathieu a daté celle de l'Autunois, les Grès d'Antully, du sommet de l'Anisien supérieur au Ladinien inférieur compris (in Courel et al., 1984 : 64).

2.2.2. Dans le Lyonnais (Fig. 2(3))

Les Grès inférieurs du Lyonnais sont sous-jacents aux « Calcaires roses de la Font-Poivre » qui ont livré une faune à dents de Vertébrés, de Lamellibranches (*Myophoria*), de Gastropodes, de Brachiopodes et une microfaune du Ladinien (Courel, 1970, 1973 ; Courel in Courel et al., 1984 : 81). En se fondant sur l'association à traces de pas de vertébrés, ces Grès inférieurs ont le même âge que ceux du Mâconnais (Courel et al., 1984 : 64 et 81 ; cf. supra).

2.2.3. En Ardèche

En Ardèche, la Formation des Grès inférieurs du Roubreau sensu Finelle (1981) (= Grès à empreintes in Courel et al., 1984, = Grès du Roubreau in Razin et al., 1996 ; Courel et al., 1998) a livré dans les environs de Largentière et de Daüs, plusieurs niveaux à traces de vertébrés qui sont localisés dans les parties inférieure et moyenne de cette formation (Fig. 2(4)) (Demathieu et Samama, 1968 ; Montenat, 1968 ; Courel et Demathieu, 1976, 2000 ; Courel et al., 1980 ; Finelle, 1981).

À partir de données palynologiques, des niveaux précisés par des numéros dans la colonne F de la Fig. 2(4), ont été datés, en 2, de l'Anisien-Ladinien (Doubinger et Adloff, 1977) et, de 1 à 3, de l'Anisien au Ladinien inférieur compris (Fauconnier et al., 1996). Les Conodontes (Fig. 2(4), colonne C) précèdent la base du Ladinien (Hirsh in Courel et al., 1998).

En croisant ces diverses datations, les Grès inférieurs du Roubreau se sont donc déposés durant l'Anisien et le sommet du Ladinien inférieur. Ils surmontent la Formation des Grès de base à faciès Buntsandstein qui n'a pas été datée dans ce département (Fig. 2(4)) ni d'ailleurs, plus au sud, dans le Gard, où elle est connue sous le nom de « Formation inférieure » (Perrissol, 1990).

Précisons aussi, qu'à partir de données palynologiques (Fig. 2(4)), les niveaux 7 et 8 ont été datés du Carnien (Fauconnier et al., 1996). Les n° 5, du Ladinien supérieur, n° 6 de la limite Ladinien-Carnien et le n° 7 ont été rangés dans le Carnien inférieur, d'après Doubinger et Adloff (1977) ; n° 4 pas été daté.

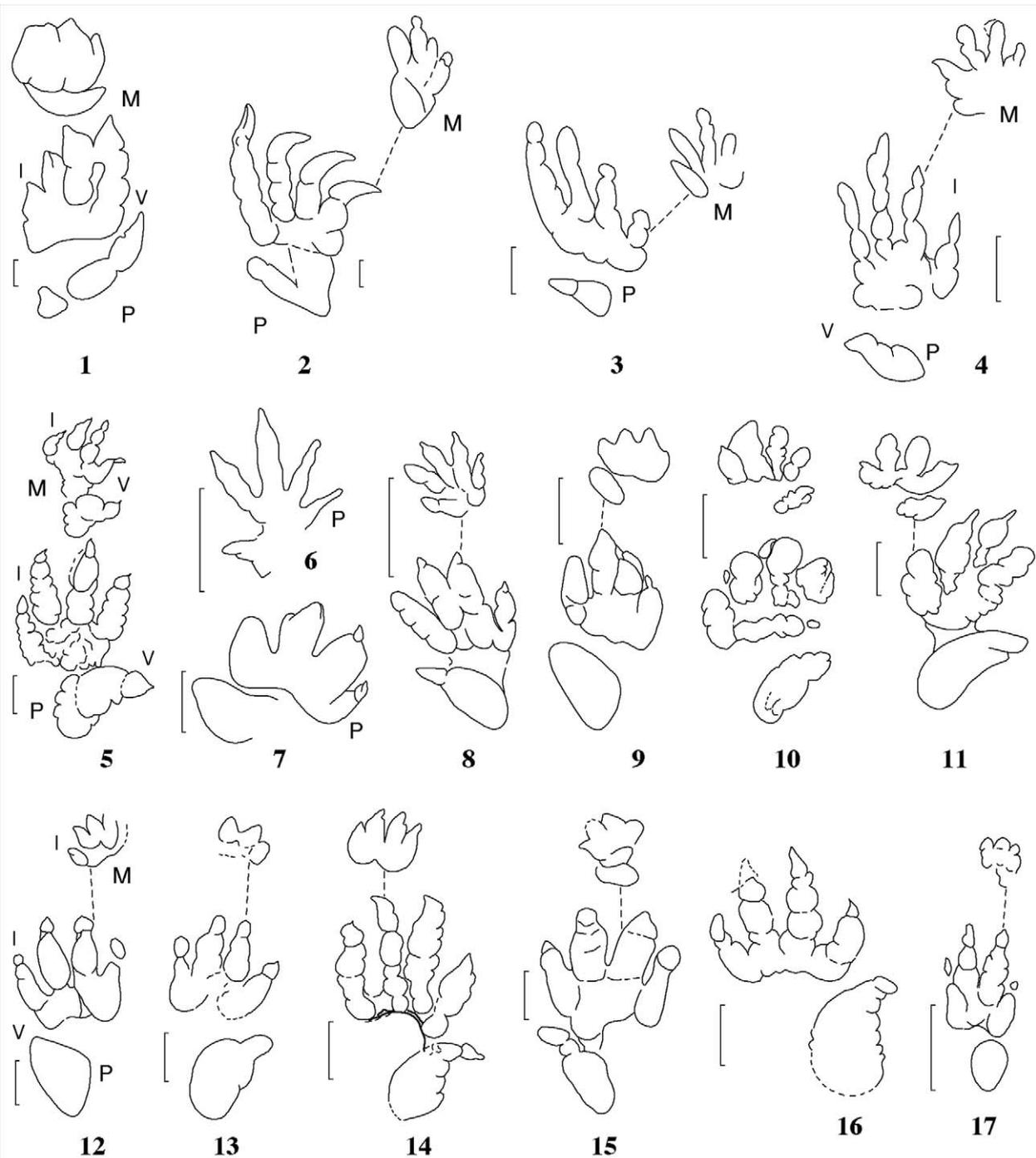
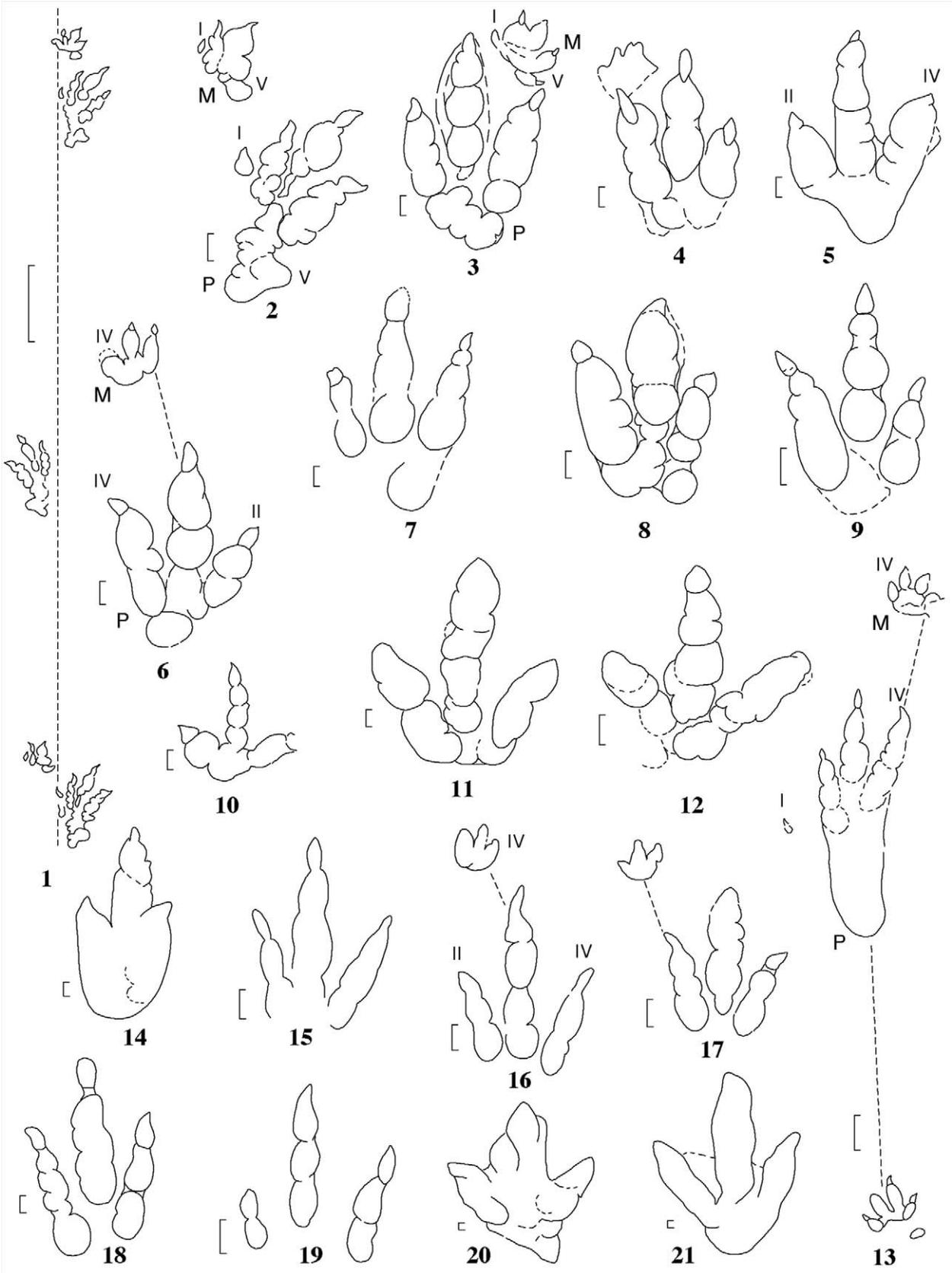


Fig. 4. Ichneospèces-types de *Synaptichnium*, *Chirotherium*, *Brachychirotherium* et *Isochirotherium* ; 1. *Synaptichnium priscum*, Demathieu, 1970, Chasselay ; 2. *S. argantobrivense* Demathieu et Gand, 1981b, Pont d'Argent ; 3. *S. cameronensis* Peabody, 1948, Pont d'Argent (Demathieu et Gand, 1981b) ; 4. *S. diabloense* Peabody, 1948, carrière de Saint-Vérand, Mâconnais (Demathieu et Gand, 1986) ; 5. *Chirotherium barthi* Kaup, 1835, les Brosses-Thillots (Gand, 1975b) ; 6. *C. méditerranéum* Demathieu et Durand, 1991, Carnoulès près d'Alès, Ensemble des Argiles noires inférieures (Perrissol, 1990) = E. des Argiles silteuses, grès à moulages (Courel et al., 1984) ; 7. *Brachychirotherium tintanti* Demathieu, 1971, Chasselay ; 8. *B. gallicum* (Demathieu, 1984), Formation inférieure, Lodévois ; 9. *B. circaparvum*, Demathieu, 1971, Chasselay ; 10. *B. pachydactylum* Demathieu et Gand, 1973, la Pissoire ; 11. *B. lorteti* Lortet, 1892, les Brosses-Thillots (Gand, 1974a). 12. *Isochirotherium coureli* Demathieu, 1970, Chasselay ; 13. *I. felenci* Courel et Demathieu, 1976, F. Grès du Roubreau, Ardèche ; 14. *I. circademathieui* Gand, 1979b, Cullès-les-Roches ; 15. *I. demathieui* Haubold, 1970, Chasselay (Demathieu, 1970) ; 16. *I. comblei* Gand, 1979b, la Pissoire ; 17. *I. delicatum* Courel et Demathieu, 1976, Pont d'Argent (Gand, 1979a) ; mire = 1 cm pour 1–4 ; = 5 cm pour 5–17 ; P = pied, M = main.



2.3. Description

2.3.1. Présentation

Les traces dinosauroïdes ont été décrites par Demathieu (1970) pour le Lyonnais ; par Demathieu (1970, 1971) ; Demathieu et Gand (1972a, 1972b, 1981a, 1981b) ; Gand (1971, 1975a, 1976, 1978b, 1979c, 1979d) ; Gand et al. (1976b) pour l'Autunois ; Gand (1973, 1974a) ; Gand et al. (1973) pour le Nord-Charollais ; Gand (1977a) ; Gand (1978a) pour le Châlonnais ; Demathieu et Gand (1986) pour le Mâconnais ; Gand et al. (1976a) pour l'Auxois et Courel et Demathieu (1976) pour l'Ardèche. C'est au total plusieurs centaines d'empreintes qui ont été recueillies, la plupart d'entre elles provenant des carrières de la Pissière et de Pont d'Argent du Plateau d'Antully dans l'Autunois.

En se fondant sur leurs caractères morphologiques, complétés souvent par une étude statistique lorsque le nombre d'échantillons le permettait, plusieurs ichnoespèces ont été distinguées. Il s'agit d'*Anchisauripus bibractensis*, *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu et Gand, 1972a ; *Coelurosaurichnus sabinensis* Gand et al., 1976a ; *Coelurosaurichnus palyssii* Gand, 1976 et *Coelurosaurichnus largentierensis* Courel et Demathieu, 1976. Ces traces dinosauroïdes sont associées à d'autres ichnoespèces, schématisées sur les Figs. 3 et 4, parmi lesquelles on a toujours rencontré *Sphingopus ferox*, *Chirotherium barthi*, *Brachychirotherium circaparvum*, Demathieu, 1971 et *B. tintanti* Demathieu, 1971.

Afin de tenir compte de nouvelles découvertes d'empreintes survenues après la description des ichnotypes *C. perriauxi* et *A. bibractensis*, les échantillons ont été remesurés en utilisant la méthode de Lull (1953). Il en résulte les Tableaux 1 et 2 qui contiennent les paramètres statistiques de chacun d'eux.

Dans le texte, les abréviations suivantes seront utilisées : L = longueur, l = largeur, P = pied, M = main, E = longueur de l'enjambée, CPM = longueur du couple pied–main. On se reportera aussi à la légende du Tableau 1.

Après le calcul des paramètres classiques, moyenne, écart-type, etc., nous avons utilisé le test de Cramer fondé sur l'asymétrie pour apprécier la distribution de chaque caractère (Van der Waerden, 1967 ; Courel et Demathieu, 1976 ; Gand, 1987). Celui-ci suit d'autant mieux la loi normale que la probabilité de dépasser la variable réduite (= VR) est supérieure au seuil 5 % ; soit VR = 1,96. Pour comparer les échantillons, le test du rapport des variances dit de Fisher ou de Snédecor et celui de Student pour les moyennes, explicités in Monjallon (1968) et in Moroney (1970) seront utilisés.

2.3.2. *Anchisauripus bibractensis* Demathieu, 1971

2.3.2.1. *Les traces d'autopodes* (Fig. 5(9) ; 6(1–3, 6–26) ; 7(12–21, 45–47) ; 8(7, 9, 11, 12) ; 9(11, 13, 14)). Cette ichnoespèce est représentée par des empreintes de pieds tridactyles aux doigts plutôt fins et bien séparés, comportant des coussinets généralement bien dessinés. Les orteils II, III et IV en montrent toujours successivement 2, 3 et 3, mais pour IV, le coussinet digitométatarsien peut exister. C'est néanmoins rare.

En se référant au Tableau 1(2) de mesures de l'échantillon de référence constitué de traces issues de niveaux bien calés dans la stratigraphie du Trias de l'Autunois (carrières de la Pissière et de Pont d'Argent), on voit qu'*A. bibractensis* correspond à de petites empreintes dont la longueur est inférieure au décimètre. L'angle II–IV est faible et la dimension de l'orteil IV est presque égale à celle du III. Il en résulte que III dépasse peu les doigts latéraux (caractère D ; L/D = 2,77) contrairement à ce qui est noté chez des empreintes de même taille *Grallator* sensu Lull (1953) ; Olsen et al., (1998). On remarquera aussi que les coefficients de variabilité des rapports sont remarquablement faibles sauf pour L/D. L'ichnopolopulation est, par ailleurs, homogène puisque P % > 5. Les caractères sont corrélés deux à deux.

Nous attribuons à cette ichnoespèce deux empreintes de mains, associées à une trace de pied plantigrade qui peut-être rangée dans cette ichnopolopulation à partir de l'Analyse Discriminante (Fig. 5(13)). Dans cette hémipiste, découverte dans le Châlonnais (Gand, 1978a), l'une des deux empreintes d'autopodes antérieurs, nettement plus petite que celle du pied, a un aspect typiquement chirothéroïde. Elle est ainsi paraxonienne, pentadactyle, possédant des doigts courts et larges, munis de fines griffes sauf pour V.

2.3.2.2. *Les pistes*. Elles ont été étudiées in Gand (1971) ; Demathieu et Gand, (1972b, 1981a) ; Gand (1979d). Les plus longues appartiennent à une surface qui a été extraite de la carrière de la Pissière (niveau BF2) avoisinant environ 16 m² (Gand, 1971, 1974b, 1979d).

Les principales caractéristiques de ces pistes, dans lesquelles il n'y a que les traces de pied, sont les suivantes. L'angle du pas vaut en moyenne 175° dans un intervalle 173–178° ; E/P = 13,3, valeur comprise entre 13 et 14. L'orientation O du pied avec l'axe de la piste égale à 1,70° avec 0° < O < –3,3° (Fig. 6(1–3)).

Fig. 5. 1–15. Traces *Sphingopus*, *Coelurosaurichnus*, *Anchisauripus*, *Grallator* de la Formation des Grès inférieurs (Trias moyen). 1, 2. *Sphingopus ferox* Demathieu, 1966 avec 1 = piste, 2 = couple PM, niveau BF2, la Pissière, Autunois (Gand, 1971, 1979d) ; 3–6. *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu et Gand, 1972a, 1972b, 3, 4, 6 = CPM, Pt d'Argent et 5 = holotype, la Pissière (Autunois) ; 7. *C. largentierensis* Courel et Demathieu, 1976, holotype, Largentière ; 8. *C. palyssii* Gand, 1976 ; 9. *Anchisauripus bibractensis* Demathieu, 1971, holotype, Pt d'Argent ; 10, 11, 14. Non nommé, Formation des Grès à Orthose rose (Autunois) (Gand, 1979c) ; 12. *C. sabinensis* Gand et al., 1976a, Sainte-Sabine, Auxois ; 13. cf. *Anchisauripus*, Cullès-les-Roches, Côte-Châlonnaise (Gand, 1978a) ; 15. *Grallator* sp., Ardèche, (Montenat, 1968) ; 16–21. Traces dinosauroïdes du Trias supérieur ; 16, 17. *C. granieri* Courel et Demathieu, 2000, Payzac, Ardèche ; 19. *Grallator andeolensis* Gand et al., 2000, la Grand-Combe, Gard ; 20, 21. *Eubrontes* sp. Cruéjols, Aveyron (Gand et al., 2005) ; mire = 10 cm pour 1 et 1 cm pour 2–21.

Fig. 5. 1–15. *Sphingopus*, *Coelurosaurichnus*, *Anchisauripus*, *Grallator* footprints from Grès inférieurs Formation (Middle Triassic) ; 16–21. Dinosauroid footprints from Upper Triassic.

Tableau 1

Paramètres des distributions de fréquences des mesures, en mm et en degrés, des caractères et des rapports des pieds. **1** = *Coelurosaurichnus perriauxi*, **2** = *Anchisauripus bibractensis*, **3** = *C. grancieri*, **4** = *Grallator* sp. ; Légende générale valable pour les tableaux : caractères : II, III, IV = longueurs des doigts ; D = dimension libre de l'orteil III dépassant la ligne des griffes II–IV ; L = longueur de l'empreinte et W = largeur ; T = angle entre les doigts II et IV ; Paramètres statistiques : N = effectif, M = moyenne, B1 et B2 = Borne 1 et Borne 2 = intervalle de confiance sur la moyenne au seuil 5 %, E-T = Ecart-type, C-V = coefficient de variation ; test de Cramer avec Asymétrie (AS), VR = variable réduite et P % = probabilité de dépasser VR en pourcentage ; CC = coefficient de corrélation calculé ; CL = coefficient lu

Frequency distributions parameters for characters and ratios; measurements in mm and angles in degrees; Statistical parameters indicated in tables: number, mean in mm, standard deviation, coefficient of variability, confidence interval for the mean at 5% level (= Bornes 1 and 2); Cramer's Test with asymmetry (AS), VR = test variable and P = probability in % to exceed VR. Characters and ratio: L = footprint length, l = its width; II, III, IV: digits lengths II–IV; D = length of III free part; T = angle between II–IV digits.

Paramètres Variables	N	M	B 1	B 2	E - T	C - V	AS	V - R	P %		
II	54	42,02	40,41	43,62	5,884	14	-0,097	0,30	77		
III	54	61,13	59,26	63,00	6,860	11	-0,508	1,56	12		
IV	54	62,18	59,51	64,85	9,783	16	0,219	0,68	49		
D	54	28,48	27,23	29,73	4,592	16	-0,197	0,61	54		
L	54	82,46	79,84	85,08	9,600	12	-0,048	0,15	88		
W	54	62,83	61,17	64,49	6,090	10	-0,194	0,60	55		
T	54	41,52	38,79	44,24	9,975	24	-0,186	0,57	57		
III/II	54	1,47	1,42	1,53	0,204	14	CC = 0,40	CL = 0,27			
III/IV	54	1,00	0,96	1,04	0,159	16	CC = 0,30				
IV/II	54	1,50	1,43	1,57	0,257	17	CC = 0,30				
L/W	54	1,32	1,28	1,36	0,149	11	CC = 0,47				
III/D	54	2,19	2,08	2,30	0,411	19	CC = 0,44				
L/III	54	1,35	1,32	1,39	0,137	10	CC = 0,60				
1 L/D	54	2,95	2,82	3,08	0,473	16	CC = 0,49				
II	34	30,97	28,68	33,25	6,548	21	0,641			1,59	11
III	34	47,85	45,84	49,86	5,753	12	0,447			1,11	27
IV	34	45,62	42,80	48,43	8,072	18	0,655			1,63	10
D	34	22,88	21,97	21,79	2,603	11	-0,521	1,29	20		
L	34	62,94	59,74	66,14	9,178	15	0,176	0,44	66		
W	34	44,03	41,57	46,49	7,043	16	0,161	0,40	69		
T	34	30,15	27,58	32,71	7,341	24	0,055	0,14	89		
III/II	34	1,58	1,51	1,65	0,211	13	CC = 0,80	CL < 0,33			
III/IV	34	1,06	1,02	1,11	0,123	12	CC = 0,74				
IV/II	34	1,49	1,43	1,54	0,157	11	CC = 0,85				
L/W	34	1,44	1,39	1,49	0,150	10	CC = 0,77				
III/D	34	2,10	2,02	2,19	0,246	12	CC = 0,53				
L/III	34	1,32	1,27	1,36	0,129	10	CC = 0,76				
2 L/D	34	2,77	2,62	2,93	0,442	16	CC = 0,37				
II	52	41,27	38,41	44,12	10,254	25	0,214			0,65	52
III	52	62,50	59,02	65,98	12,489	20	0,211	0,34	74		
IV	52	56,40	52,47	60,34	14,140	25	-0,067	0,20	84		
D	52	31,94	30,47	33,41	5,274	17	-0,176	0,53	60		
L	52	84,67	80,06	89,28	16,554	20	-0,171	0,52	61		
W	52	58,27	54,20	62,34	14,611	25	0,486	1,47	14		
T	52	31,69	29,98	33,40	6,150	19	0,906	2,74	1		
III/II	52	1,55	1,48	1,61	0,227	15	CC = 0,80	CL = 0,27			
III/IV	52	1,13	1,09	1,18	0,156	14	CC = 0,83				
IV/II	52	1,38	1,32	1,43	0,189	14	CC = 0,83				
L/W	52	1,49	1,42	1,55	0,231	16	CC = 0,73				
III/D	52	1,96	1,89	2,03	0,258	13	CC = 0,77				
L/III	52	1,36	1,33	1,39	0,099	7	CC = 0,93				
3 L/D	52	2,66	2,56	2,75	0,343	13	CC = 0,76				
II	16	54,62	50,94	58,30	6,908	13	0,246			0,44	66
III	16	84,19	80,16	88,21	7,556	9	-0,636			1,13	26
IV	16	72,75	67,93	77,57	9,052	12	0,906			1,61	11
D	16	39,81	36,57	43,05	6,080	15	0,253	0,45	66		
L	16	110,37	104,62	116,13	10,800	10	-0,194	0,34	74		
W	16	75,69	73,21	78,16	4,644	6	0,282	0,50	62		
T	16	29,37	25,64	33,11	7,004	24	-0,238	0,42	68		
III/II	16	1,56	1,44	1,67	0,216	14	CC = 0,21	CL = 0,5			
III/IV	16	1,17	1,10	1,24	0,133	11	CC = 0,44				
IV/II	16	1,34	1,24	1,45	0,193	14	CC = 0,35				
L/W	16	1,46	1,39	1,53	0,130	9	CC = 0,45				
III/D	16	2,14	2,01	2,27	0,235	11	CC = 0,68				
L/III	16	1,31	1,27	1,35	0,075	6	CC = 0,81				
4 L/D	16	2,81	2,63	2,99	0,340	12	CC = 0,59				

Tableau 2

Paramètres des distributions de fréquences des mesures, en millimètre et en degrés, des caractères et des rapports des pieds. **1** = *Coelurosaurichnus* de France ; **2** = *Grallator variabilis*.

Frequency distributions parameters for characters and ratios; measurements in mm and angles in degrees.

Paramètres Variables	N	M	B 1	B 2	E - T	C - V	AS	V - R	P %
II	12	57,58	49,70	65,46	12,398	22	-0,500	0,78	44
III	12	72,17	64,08	80,25	12,727	18	-0,390	0,61	54
IV	12	62,92	54,97	70,86	12,508	20	-0,586	0,92	36
D	12	35,33	31,50	39,17	6,035	17	0,961	1,5	14
L	12	93,67	82,63	104,70	17,364	19	0,387	0,61	54
W	12	61,25	52,88	69,62	13,178	22	0,638	1	32
T	12	36,58	32,27	40,90	6,788	19	0,437	0,7	48
III/II	12	1,27	1,19	1,35	0,131	10	CC = 0,90	CL = 0,57	
III/IV	12	1,15	1,10	1,21	0,082	7	CC = 0,95		
IV/II	12	1,10	1,03	1,17	0,107	10	CC = 0,91		
L/W	12	1,55	1,40	1,71	0,249	16	CC = 0,71		
III/D	12	2,06	1,86	2,26	0,314	15	CC = 0,64		
L/III	12	1,30	1,24	1,36	0,093	7	CC = 0,92		
1 L/D	12	2,66	2,43	2,89	0,362	14	CC = 0,73		
II	67	58,72	56,90	60,53	7,424	13	-0,047	0,16	87
III	67	89,28	86,74	91,83	10,433	12	0,332	1,13	26
IV	67	71,22	68,89	73,55	9,560	13	0,936	3,2	0,5
D	67	49,30	47,39	51,21	7,832	16	0,426	1,45	15
L	67	115,00	111,17	118,83	15,705	14	1,295	4,42	0
W	67	75,51	72,91	78,10	10,641	14	0,219	0,75	4,46
T	67	39,34	37,71	40,98	6,694	17	0,415	1,42	16
III/II	67	1,53	1,49	1,57	0,150	10	CC = 0,71	0,19 < CL < 0,27	
III/IV	67	1,26	1,23	1,29	0,123	10	CC = 0,69		
IV/II	67	1,22	1,18	1,25	0,141	12	CC = 0,65		
L/W	67	1,53	1,49	1,57	0,166	11	CC = 0,67		
III/D	67	1,83	1,79	1,87	0,169	19	CC = 0,81		
L/III	67	1,29	1,27	1,31	0,090	7	CC = 0,84		
2 L/D	67	2,35	2,29	2,41	0,234	10	CC = 0,74		

2.3.3. *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu et Gand, 1972a, 1972b

2.3.3.1. *Les traces d'autopodes* (Fig. 5(3–6) ; 6(4, 5, 27–49) ; 7(1–7, 22–44) ; 8(1–5, 10) ; 9(2–7) ; *Tableau 1(1)*). Cette ichnoespèce regroupe, essentiellement, des traces de pied II–IV qui ont été surtout observées dans l'Autunois. Elles sont, un peu plus grandes (L moyen = 82,46 mm) que dans *A. bibractensis*. Les orteils y sont aussi plus larges et moins déliés avec des coussinets moins nettement dessinés. Le coussinet digitométatarsien IV est plus fréquent que dans *A. bibractensis*. Les dimensions des orteils III et IV sont subégales. Avec L/D = 2,95, III dépasse peu les doigts latéraux.

Dans la Formation des Grès inférieurs, la plus grande longueur de *C. perriauxi* ne dépasse pas 109 mm, excepté dans le Nord-Charollais où quelques-unes d'entre elles atteignent 142 mm (Fig. 8)

La trace de la main est très rarement associée à celle du pied. Nous l'avons notée dans 4 % des cas et seulement dans la carrière de Pont d'Argent (Autunois) (Figs. 5 et 9(3–5)). Lorsqu'elle est complète (Fig. 5(3–6) et 7(37)), elle est aussi d'aspect chirothéroïde, pentadactyle avec des doigts courts et larges, peu griffus. I est assez réduit, II et III sont subégaux et V est petit mais plus long que I.

Dans un autre cas, elle est aussi tétradactyle mais par absence du V (Fig. 7(37)). Dans deux autres cas, elle apparaît tridactyle avec IV nettement moins long que I–II. Cette der-

nière morphologie est aussi et régulièrement observée chez *Coelurosaurichnus grancieri* Courel et Demathieu, 2000.

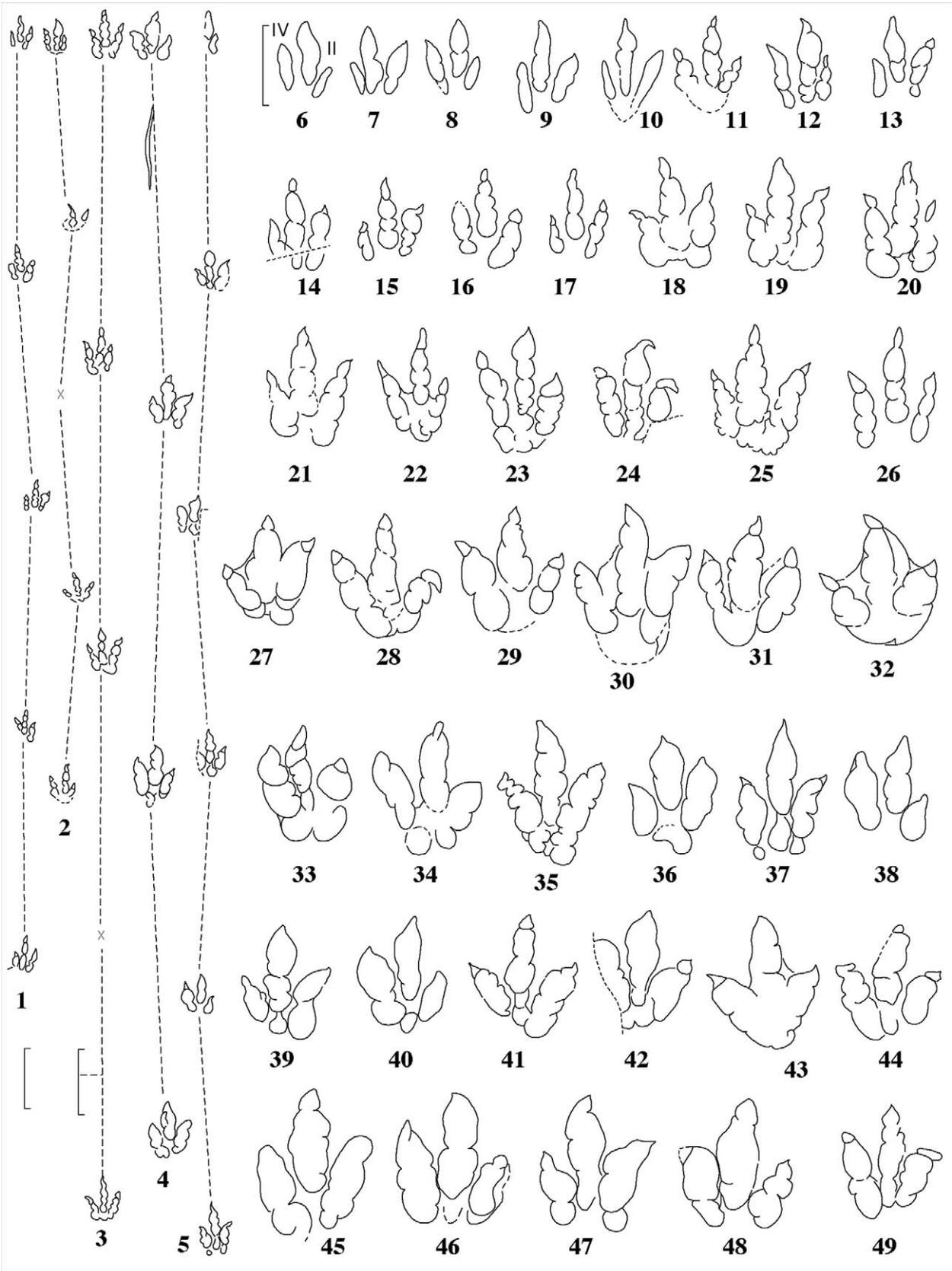
2.3.3.2. *Les pistes*. Les plus nombreuses et complètes proviennent aussi de la carrière de la Pissoire (Gand, 1974b). Elles ont été surtout observées sur les niveaux AF1 (Gand, 1978b) et BF2 (Gand, 1971, 1979d ; Demathieu et Gand, 1972b).

L'angle du pas vaut en moyenne 173° compris entre 161 et 180° ; le rapport longueur du pied/longueur de l'enjambée (L/E) est égal à 11,9 dans un intervalle 8,5–14,66 avec $n = 12$ et l'axe du pied/axe de la piste est égal à $-4,5$ (intervalle $-7,5$; $+10$ °).

2.3.4. *Coelurosaurichnus sabinensis* Gand et al., 1976a, *Coelurosaurichnus palyssii* Gand, 1976 et *Coelurosaurichnus largentierensis* Courel et Demathieu, 1976

Les deux premières ichnoespèces correspondent à quelques traces de pied tridactyle II–IV, la troisième à deux pistes observées au toit d'une galerie de mines de Largentière (Ardèche).

La valeur de l'angle T discrimine clairement (Fig. 10(1)) *C. sabinensis* des autres ichnoespèces (Fig. 9(9, 12)). Ce n'est pas le cas de *C. palyssii* (Fig. 9(8)) et de *C. largentierensis* qui ont été fondées en utilisant la clé de détermination proposée par Baird (1957).



2.4. Interprétation

Les données précédentes relatives aux pistes et aux traces de pied *Coelurosaurichnus perriauxi* et *Anchisauripus bibractensis* concourent à évoquer des reptiles bipèdes quasi permanents aux pieds fonctionnellement tridactyles et ayant des membres postérieurs allongés et bien redressés. En se fondant sur l'orientation de leurs pieds par rapport à l'axe de la piste, Demathieu et Gand, (1972b) évoquèrent pour les auteurs de *C. perriauxi* des animaux à démarche assez lourde, peut-être à aspect de Carnosaurien et, pour ceux d'*A. bibractensis*, des reptiles plus légers et mobiles. Les tailles des premiers furent estimées entre 2,50 et 3 m de longueur et celles des seconds, entre 1,40 et 2,50 m (Demathieu et Gand, 1972b, 1981a ; Gand, 1975a, 1979d).

Toutes les structures osseuses pédieuses déduites des traces les mieux conservées aboutissent à la même organisation de l'acropode qui était fonctionnellement tridactyle II–IV avec II légèrement inférieur à IV, ce dernier étant moins grand que III. Du II au IV, la formule phalangienne de chaque orteil était respectivement 3, 4 et 5. C'est en somme une formule banale et typique qui est courante chez les Dinosauriens bipèdes du Trias supérieur : les Cératosauriens (ex. « Coelurosauriens ») tels ces *Coelophys* Cope, 1889 des États-Unis, du Mexique et d'Afrique du Sud, plus jeunes que les *Procompsognathus triassicus* Fraas, 1913 et *Halticosaurus liliens-terni* Huene 1908, tous deux du Keuper (Norien) allemand (Wurtemberg et Thuringe) (Piveteau, 1955 ; Steel, 1970 ; Haubold, 1989). Pour cette raison, les auteurs de *Coelurosaurichnus perriauxi* et d'*Anchisauripus bibractensis* furent rapprochés, sinon attribués régulièrement à des « Coelurosauriens » par Demathieu et Gand (1972b, 1981a, 1986) ; Gand (1975a, 1979d) ; Demathieu (1985, 1989) avec, néanmoins, la possibilité que les premiers puissent être aussi des Paléopodes sensu Colbert (1964) (Demathieu et Gand, 1972b). Mais comme il existe un décalage temporel important entre les Cératosauriens du Trias supérieur (Norien) et les traces dinosauroïdes anisoladiniennes françaises, il est vraisemblable que ces animaux n'ont pas pu être les auteurs de ces ichnites. Les découvertes de reptiles survenues dans le Trias moyen d'Argentine et du Brésil ont permis progressivement d'y voir plus clair et de mieux appréhender l'origine des Dinosauriens.

Dans la Formation de los Chañares d'Argentine, datée du Ladinien ont été ainsi trouvés des « Thécodontes » (Bonaparte, 1993), groupe artificiel (Serenio, 1991) qui contient actuellement les Crurotarsi Serenio et Arcucci, 1990 ainsi que les Dinosauromorpha Benton, 1985. Ce dernier phylum com-

prend *Lagerpeton* Romer, 1971 ; Serenio et Arcucci, 1993 ainsi que des Dinosauriformes Novas, 1992 (Novas, 1996) dans lesquels, ce dernier auteur, distingue *Marasuchus*, Serenio et Arcucci, 1994 (= *Lagosuchus talempayensis*), *Pseudolagosuchus* et les Dinosauria. Les dinosauriens primitifs sont représentés par *Staurikosaurus* Colbert, 1970 de la Formation de Santa-Maria du Brésil (Carnien basal ou Ladinien supérieur-Carnien inférieur), *Herrerasaurus* Reig, 1963 et *Eoraptor* Serenio et al., 1993, de la Formation d'Ischigualasto (Argentine) d'âge Carnien moyen (Carroll, 1988 ; Haubold, 1989 ; Norman, 1991 ; Bonaparte, 1993 ; Cuny, 1993). *Staurikosaurus* semble être le plus ancien reste de dinosauriens. Et bien qu'il lui manque les membres antérieurs et les pieds, à partir des caractères des autres parties du squelette, il est considéré comme un animal bipède à os creux, vélocé, ayant des affinités avec *Herrerasaurus* attribué à un théropode.

Actuellement, il semble admis que les Dinosauriformes, apparus à la fin du Ladinien (Bonaparte, 1982) constituent le groupe souche des Dinosauria (Serenio et Arcucci, 1994 ; Novas, 1996). Ce dernier groupe est représenté par plusieurs squelettes incomplets de petits animaux, longs d'une trentaine de centimètres qui partagent plusieurs synapomorphies avec les Dinosauria aux niveaux du crâne, de la colonne vertébrale, de l'acétabulum et des membres ; le tarse présentant une articulation mésotarsale.

D'après les reconstitutions in Carroll (1988 : 272), le pied est pentadactyle mais avec une masse tridactyle II–IV dinosauroïde prédominante. Ces animaux avaient aussi des mains pentadactyles dont les doigts IV et V étaient très réduits (in Carroll, 1988) comme ils le sont également chez *Eoraptor* (Cuny, 1993). Ces Reptiles à longs membres postérieurs, adaptés à la course et à la prédation étaient des quadrupèdes occasionnellement bipèdes pour Bonaparte (1978), Carroll (1988) ou plutôt exclusivement des bipèdes pour Bonaparte (1993 : 30).

En se fondant sur les caractères précédents et sur leur âge, ces reptiles ont-ils pu être les auteurs d'*Anchisauripus bibractensis* et de *Coelurosaurichnus perriauxi* ? C'est anatomiquement et chronologiquement possible bien que les traces dinosauroïdes françaises soient plus anciennes (cf. supra). Néanmoins, si c'était le cas, ces Dinosauriformes seraient apparus à l'Anisien et auraient été nettement plus grands et plus diversifiés que ne le laissent penser les squelettes connus. La découverte d'une trace dinosauroïde tridactyle II–IV dans l'Anisien de la « Valle di Non », en Italie (Avanzini, 2002) conforte cette hypothèse.

La trace de la main pentadactyle, de structure chirothéroïde, associée à quelques empreintes de pieds *Anchisauri-*

Fig. 6. *Anchisauripus bibractensis* et *Coelurosaurichnus perriauxi* de la carrière de la Pissoire (Autunois), Formation des Grès d'Antully ; *Anchisauripus bibractensis* Demathieu, 1971 : 1–3, 6–26 ; niveau BF2, 1, 13–17 = piste M ; 2, 9–12 = piste B ; 6–8 = piste A, 26 = isolé ; niveau CF2, 3, 18–21 = piste ; niveau AF1, 22 ; niveau EF1, 23, 24 ; EF4, 25 ; *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu et Gand, 1972a, 1972b : 4, 5, 27–49 ; niveau AF1, 27–29 = piste A ; 30, 31 = piste B ; 32, 33 = piste D ; 34 = piste F ; niveau BF2, 35 = piste E ; 5, 36–40 = piste O ; 41–44 = piste X ; 4, 45–48 = piste Y1 ; 49 = piste Y3 ; mire = 10 cm pour 1–5 et = 5 cm pour 6–49 ; collection Gand, Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun.

Fig. 6. *Anchisauripus bibractensis* and *Coelurosaurichnus perriauxi* footprints coming from successive down-up AF1-EF4 levels in the Pissoire quarry, Antully Plateau, Autunois, Grès d'Antully F.

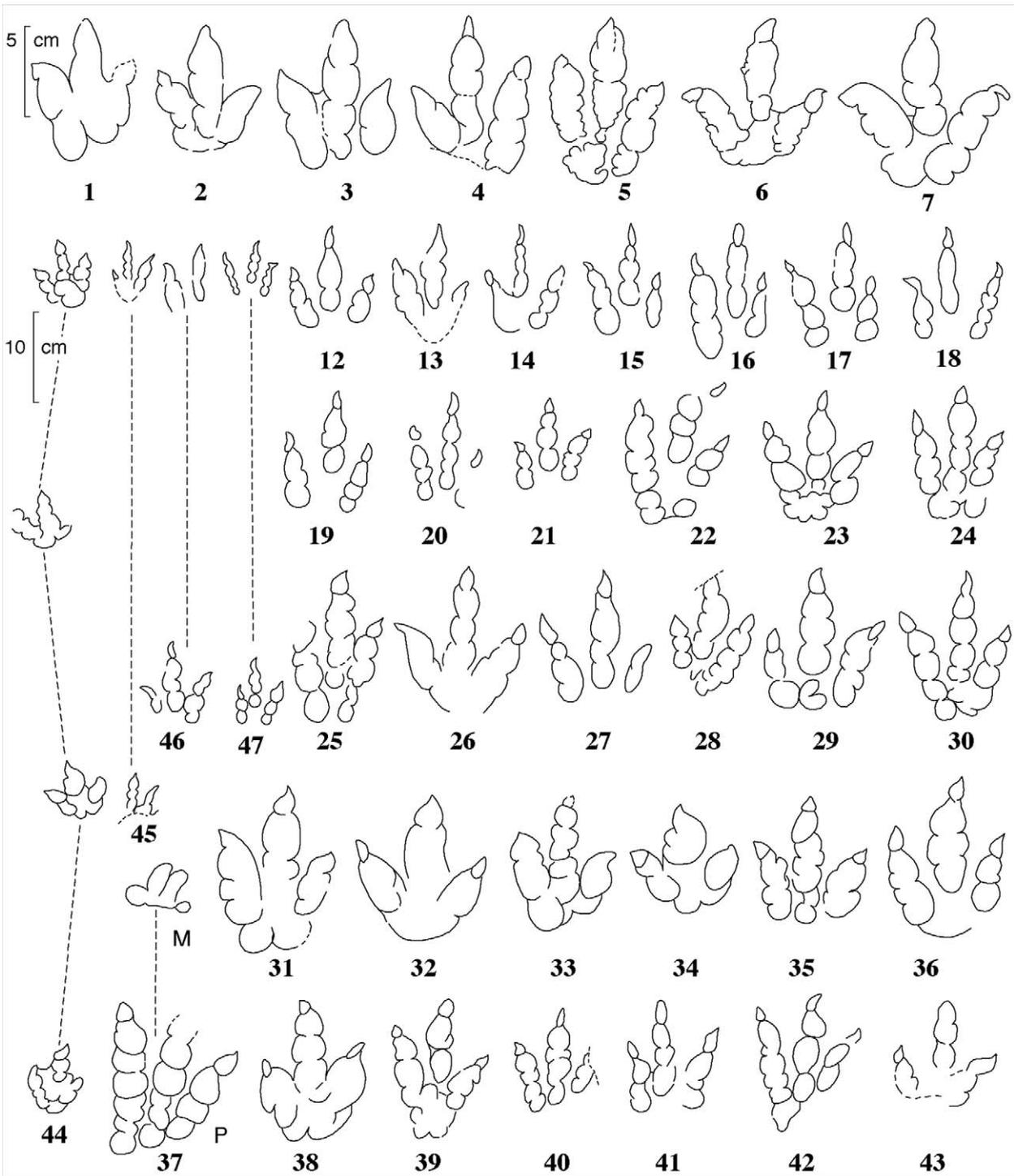


Fig. 7. 1–7. *Coelurosaurichnus perriauxi*, carrière de la Pissoire (Autunois) suite : niveau BF2, 1, 2 = piste Y3 ; 3 = piste Y2 ; niveau EF1, 4 ; niveau EF3, 5 ; 6 isolé ; 7 = carrière des Grolliers, isolé ; 12–47. *Coelurosaurichnus perriauxi* et *Anchisauripus bibractensis* de la carrière de Pont d'Argent (Autunois) (Demathieu et Gand, 1981a, 1981b) ; 12–21, 45–47. *Anchisauripus bibractensis* ; 22–44. *Coelurosaurichnus perriauxi* ; mire = 10 cm pour 44–47, = 5 cm pour 1–43 ; collection Gand, Museum d'Histoire Naturelle d'Autun.

Fig. 7. *Anchisauripus bibractensis* and *Coelurosaurichnus perriauxi* footprints coming from la Pissoire, les Grolliers, Pont d'Argent quarries, Antully Plateau, Autunois, Grès d'Antully F.

pus bibractensis et *Coelurosaurichnus perriauxi* (Fig. 5) montrent que leurs ichtnopoïètes ont pu avoir une origine ornithosuchienne qu'il est possible de préciser lorsqu'on les compare avec *Sphingopus ferox*. Cette ichnite qui leur est

contemporaine est représentée par des empreintes de pied et de main pentadactyles, aux doigts I et V réduits, suggérant l'existence d'une articulation crurotarsale. Elle a été attribuée à des Ornithosuchiens (Demathieu, 1967, 1970) princi-

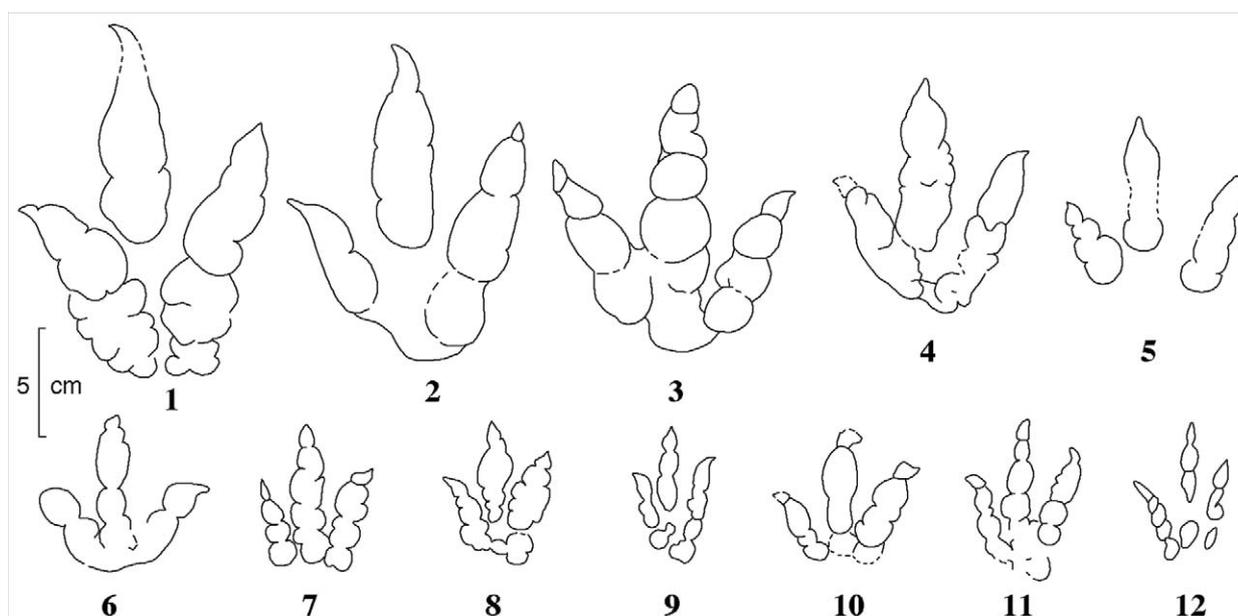


Fig. 8. *Coelurosaurichnus perriauxi*, *C. sabinensis* et *Anchisauripus bibractensis* du Charolais (carrière des Brosses-Thillots = BT ; Gand, 1974a, 1975b), du Mâconnais et du Châlonnais (carrière de Cullès-les-Roches = CR et de St-Vérand = SV ; Gand, 1977a, 1978a ; Demathieu et Gand, 1986) : *C. perriauxi* : 1–5, 10 ; BT ; *C. sabinensis* Gand et al., 1976a : 6, BT ; *A. bibractensis* : 7, 9, 11, 12 ; cf *A. bibractensis* : 8, BT ; collection Gand, Museum d'Histoire Naturelle d'Autun.

Fig. 8. *Coelurosaurichnus perriauxi*, *C. sabinensis* and *Anchisauripus bibractensis* from Grès inférieurs Formation of Charolais and Mâconnais.

palement bipèdes, aux membres bien redressés (Gand, 1971, 1979d) dont pourraient être issus les auteurs d'*Anchisauripus bibractensis* et de *Coelurosaurichnus perriauxi*. Leur émergence aurait pu se faire à l'Anisien inférieur voire durant l'Olénékien supérieur. Elle a été caractérisée par une forte réduction des doigts latéraux et par l'acquisition d'une articulation pédieuse mésotarsale qui ont donné une grande vélocité à des Reptiles qui devaient être « dinosauriformes ».

Une telle hypothèse « ornithosuchienne » est différente de celle de Haubold et Klein (2000) qui considèrent les auteurs des traces dinosauroïdes allemandes du Ladinien-Carnien issus de Dinosauromorpha comme *Lagerpeton* Romer, 1971.

3. Réévaluation de la nomenclature

3.1. Comparaisons morphométriques

3.1.1. Les ichnites concernées

Le choix des ichnoespèces a été dicté par la nature des caractères qui est utilisée par les palichnologues et par l'existence de séries de mesures ou/et de données statistiques ; assez rares dans la littérature.

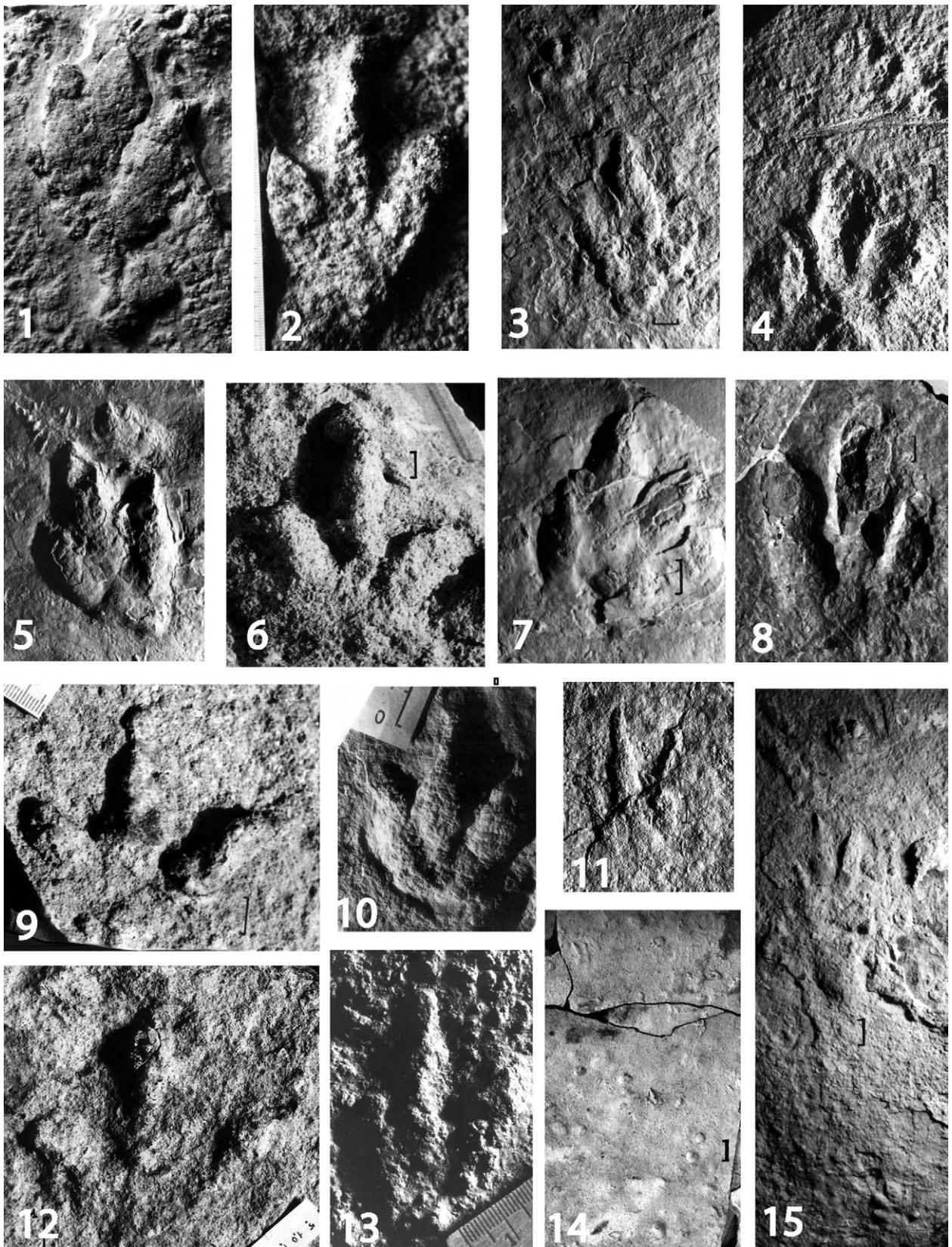
La méthode de mesurage suivie dans cette étude est celle de Lull (1953). Les comparaisons morphométriques concerneront :

- *Anchisauripus bibractensis* Demathieu, 1971 ; *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu et Gand, 1972a, 1972b ; *C. palysii* Gand, 1976 ; *C. sabinensis* Gand et al., 1976a et *Coelurosaurichnus largentierensis* Courel et Demathieu, 1976 (Fig. 5) (Trias moyen français) ;

- les diverses ichnoespèces de *Grallator* (Hitchcock, 1858) Lull, 1904 de l'Hettangien du bassin d'Hartford (Massachusetts, USA) ;
- *Grallator variabilis* de Lapparent et Montenat, 1967 du Sinémurien des Causses (France) in Demathieu et al. (2002) ;
- les ichnoespèces de *Coelurosaurichnus* de Franconie mesurées par GD au Geologisches Institut of Erlangen. Il s'agit de *C. metzneri* Heller, 1952 (Steigerwald F., Ansbacher Sandstein, Carnien moyen), de *C. ziegelangermensis* Kuhn, 1958 (Formation semionotensanstein, Carnien), de *C. kehli* Beurlen, 1950 (Formation Coburger Sandstein, Carnien supérieur) et de quelques *Coelurosaurichnus* sp. Toutes ces ichnoespèces correspondent à des traces de pied sauf *C. metzneri* qui est un couple Pied–Main ;
- *Coelurosaurichnus grancieri* Courel et Demathieu, 2000 et *Grallator* sp. qui ont été trouvés par Max Grancier dans les environs de Payzac, au SW de Largentière (Ardèche, France). D'après Courel et Demathieu (2000), les niveaux fossilifères sont localisés dans le tiers inférieur de l'Ensemble grésodolomitique gris (Egdg), compris entre « la Barre carbonatée médiane » et la Formation bariolée d'Ucel (Fig. 2(4)). Leur âge est Carnien inférieur d'après les associations palynologiques provenant des horizons notés sur la Fig. 2 (4) (Doubinger et Adloff, 1977 ; Fauconnier et al., 1996).

3.1.2. Étude statistique : analyse discriminante (AD) ; tests *t* de Student et *F* de Snédecor

3.1.2.1. Méthodes utilisées. L'AD a été réalisée avec le logiciel Statistica (Anonyme, 1997). Elle a concerné, successive-



ment, les variables-caractères (données brutes = L, W, I, II, III, D, T) et certains de leurs rapports. Nous avons indiqué sur les graphiques R1/R2, les meilleurs caractères, ou rapports, discriminants, dans un ordre décroissant et précisé les valeurs propres en pourcentage de chaque racine.

L'AD a été aussi complétée, selon les ichnoespèces, par le test de Student (comparaison des moyennes) et par celui de Snédecor (comparaison des variances).

3.1.2.2. Analyse des graphiques R1/R2 et des Tableaux 3 et 4 ; discussion nomenclaturale. L'analyse de la Fig. 10(1, 2) montre d'abord que les ichnoespèces sont mieux discriminées par les données brutes que par leurs rapports puisque la valeur de ces derniers minimise beaucoup les effets de l'allométrie de croissance ou de taille. Il en résulte aussi que *C. sabinensis* et *Anchisauripus* sensu Lull, 1953 forment deux groupes nettement séparés entre eux et des deux autres : celui à *A. bibractensis* et à *C. perriauxi* et l'autre, à *Grallator* (G + Gv) contenant les *Coelurosaurchnus* de Franconie (Aal). Ces deux derniers groupes ou nuages sont plutôt bien discriminés puisque les valeurs de classification sont de 85 % pour *C. perriauxi* et 93 % pour *G. variabilis*.

C. perriauxi et *A. bibractensis* semblent beaucoup s'interpénétrer mais la valeur de classification de 78 % pour la seconde ichnoespèce suggère que ces deux ichnopopulations sont séparées de manière significative. Cette interprétation est confortée par les résultats des tests de comparaison entre les moyennes et les variances puisque pour tous les rapports considérés, t calculé est supérieur à t lu au seuil de 5 % (Tableau 3(1)).

L'AD obtenue à partir des rapports, pour les raisons indiquées plus haut, montre que les différences entre les quatre groupes de traces sont un peu atténuées mais celles-ci restent significatives, notamment entre le nuage *Grallator* (G + Gv) et celui constitué par *C. perriauxi* et *A. bibractensis* (Fig. 10(2)). La valeur de classification de cette dernière ichnoespèce est faible : 49 % mais les différences entre *C. perriauxi* et *A. bibractensis* restent significatives, pour plusieurs rapports (III/II, L/W) et le caractère T, au niveau des moyennes et des variances (Tableau 3(2)). Ces diverses analyses statistiques confortent donc la validation de ces deux ichnoespèces qui diffèrent aussi par des caractères morphologiques (Demathieu, 1971, 1985 ; Demathieu et Gand, 1972a, 1972b).

3.1.3. Conséquences nomenclurales

Si on se réfère aux résultats précédents, donc en se fondant sur les seules considérations morphométriques des tra-

ces de pied, il apparaît que les diverses ichnoespèces de *Coelurosaurchnus* de Franconie peuvent être rangées dans l'ichnogenre *Grallator* sensu Lull, 1953 et de Lapparent et Montenat, 1967 (nuage G + Gv, Fig. 10). Mais comme ce n'est pas le cas de la grande majorité des spécimens de *C. perriauxi* et d'*A. bibractensis*, il nous a semblé logique de conserver ces binômes. Néanmoins, on va voir que de nouvelles observations concernant les ichnogenres *Anchisauripus* (Olsen et al., 1998) et *Coelurosaurchnus* (Leonardi et Lockey, 1995) amènent à reconsidérer leur utilisation.

3.1.3.1. *Anchisauripus*. *Anchisauripus* a été défini successivement et, de la même manière, par Lull (1904, 1915, 1953) comme un ichnogenre qui regroupe des traces de pieds dinosauroïdes à masse tridactyle II–IV dominante avec l'empreinte régulière de la griffe du hallux (orteil I). Mais devant sa fréquente absence et les difficultés qu'il y a à distinguer certaines ichnoespèces d'*Anchisauripus* et de *Grallator*, Baird (1957 : 470–471) imagina de les discriminer à partir de « characters...which reflect the bony structure ». Ceci en se fondant sur les positions relatives des coussinets digitaux, les longueurs relatives des orteils qui diffèrent nettement entre *Anchisauripus*, *Grallator* et *Eubrontes* sensu Lull, 1953. Ses nouvelles diagnoses permirent de distinguer assez facilement des traces de longueur proche et de les attribuer à partir d'une clé de détermination à *Anchisauripus* sensu Baird, 1957 ou à *Grallator* sensu Lull, 1953, selon le cas.

C'est cette méthode qui conduisit GD à attribuer une partie des traces dinosauroïdes du Trias moyen français (cf. supra) dans l'ichnogenre *Anchisauripus* (Demathieu, 1971). Alors pourquoi les avoir ensuite rangées dans *Grallator* avec le trinôme *Grallator* (*Anchisauripus*) *bibractensis* (Demathieu, 1989 : 203 ; Courel et Demathieu, 1995 : 88) ? Cela en raison de la présence très irrégulière (voire absente) du hallux chez *Anchisauripus* et aussi à la suite des observations d'Olsen (1980) qui suggéra de ne conserver que l'ichnogenre *Grallator* (« senior name ») après avoir remarqué que certains caractères de *Grallator*, d'*Anchisauripus* et d'*Eubrontes*, sensu Lull, 1953, étaient liés par une allométrie de croissance. Olsen et Galton (1984) ont suivi cette suggestion pour y inclure les 16 ichnogenres définis par Ellenberger (1972, 1974) à partir des ichnites dinosauroïdes du Trias supérieur d'Afrique du Sud.

Le concept simplificateur d'Olsen (1980) semble avoir été accueilli favorablement mais il est juste de préciser qu'il avait été précédé par la démarche de Lapparent et Montenat (1967) qui généralisèrent l'emploi de *Grallator* pour nommer des

Fig. 9. **1** = pied *Sphingopus ferox*, niveau BF2, la Pissoire ; **2–7** : *Coelurosaurchnus perriauxi* avec **2** = holotype, pied, niveau AF1, la Pissoire, **3, 4, 5** = couples PM, Pag 15, Pag 52, Pag 50 de Pont d'Argent, **6** = pied, GL1, les Grolliers ; **7** = pied, Pag 56, Pont d'Argent ; **8** : *Coelurosaurchnus palissy*, holotype, Rg2, Repas ; **9, 12** : *Coelurosaurchnus sabinensis*, **9** = holotype, pied, St Sg1, Sainte-Sabine ; **12** = pied, BT4, les Brosses-Thillots ; **10** : *Coelurosaurchnus* sp. avec écailles, SVg1, Saint-Vérand ; **11, 13, 14** : *Anchisauripus bibractensis*, pied avec **11** = Cp5, Cullès-les-Roches, **13** = niveau BF2, la Pissoire, **14** = piste, niveau CF2, la Pissoire ; **15** : cf. *Anchisauripus*, Cg3, couples PM, Cullès-les-Roches ; mire = 1 cm ; collection Gand conservée au Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun.

Fig. 9. *Sphingopus ferox*, *Coelurosaurchnus perriauxi*, *C. palissy*, *C. sabinensis*, *Anchisauripus bibractensis* from Grès inférieurs Formation and Grès d'Antully F of Burgundy; scale bar = 1 cm; Gand's collection stored in Autun Natural History Museum.

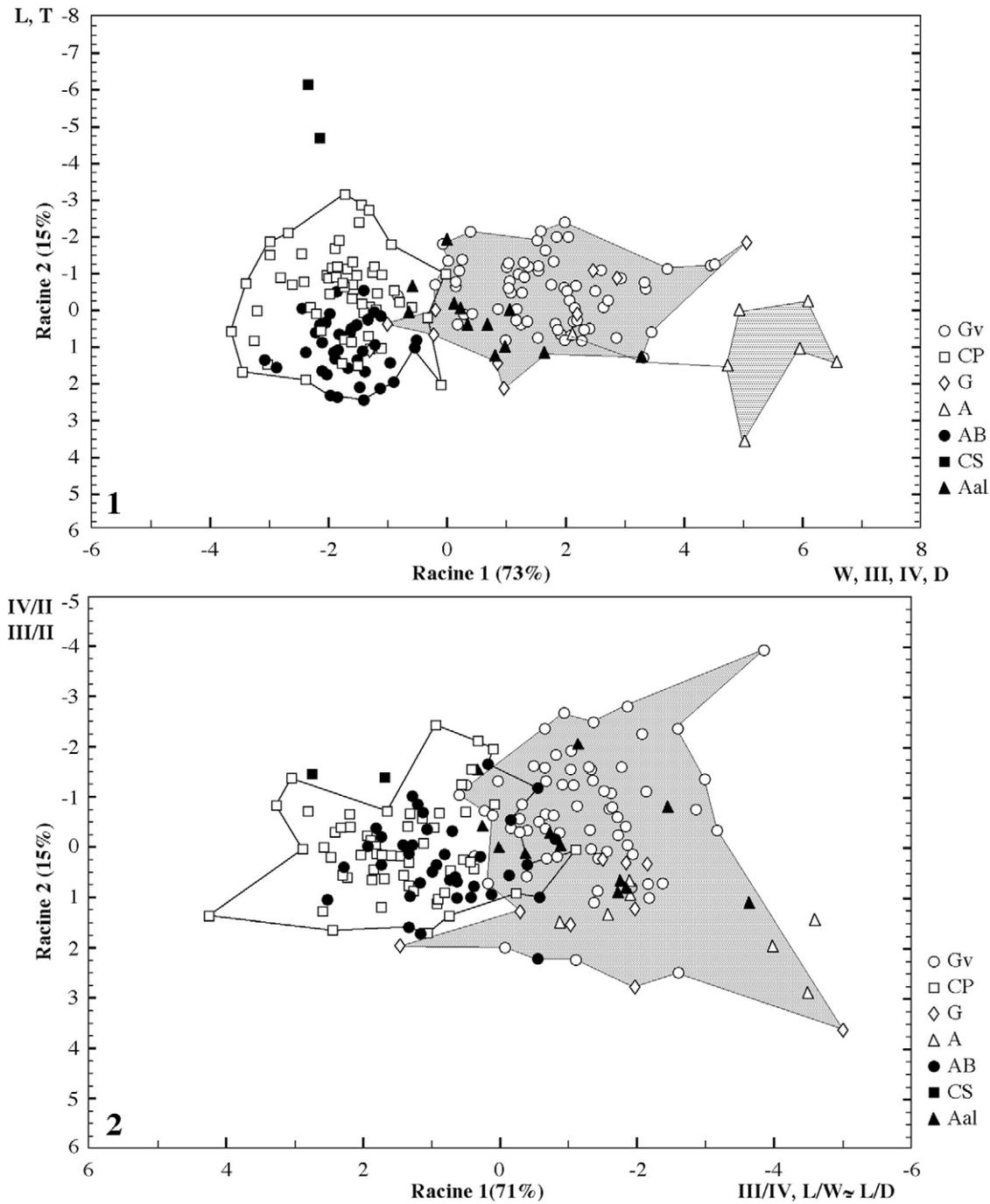


Fig. 10. Analyse discriminante concernant les ichnopopulations *Coelurosaurichnus perriauxi* (CP), *C. sabinensis* (CS), *Anchisauripus bibractensis* (AB) de la Formation des Grès inférieurs (Trias moyen), les diverses ichnoespèces de *Coelurosaurichnus* de Franconie (Aal), de *Grallator* (G) et d'*Anchisauripus* (A) sensu Lull (1953) et *Grallator variabilis* (Gv) ; **1, 2** : successivement analyse des dimensions des caractères puis de leurs rapports.
Fig. 10. Discriminant analysis of several ichnospecies mentioned above from characters-dimensions and their ratio.

traces tridactyles II–IV atteignant une trentaine de centimètres de longueur. Et c’est ainsi que progressivement le concept de *Grallator Hitchcock*, 1858 sensu Lull, 1904, 1953 s’est beaucoup modifié avec *Grallator* sensu Baird (1957) ; *Grallator* sensu de Lapparent et Montenat (1967) ; *Grallator* (*Anchisauripus* et *Eubrontes*) sensu Olsen (1980), sensu Olsen et Galton (1984) ; *Grallator* (*Anchisauripus*) sensu Demathieu (1989) ; *Grallator* (*Eubrontes*) sensu Weems (1992) ;

Grallator (*Anchisauripus* et *Eubrontes*) sensu Gierlinski (1994) ; *Grallator* sensu Olsen et al. (1998).

Devant cet imbroglio, en partie dû au manque de mesures, à l’hétérogénéité des méthodes de mesurage et à l’absence de traitements statistiques des données, la tendance générale subjective est actuellement à la simplification. C’est-à-dire à l’utilisation de *Grallator* pour nommer des traces de pied tridactyle II–IV, petites à moyennes, aux doigts plutôt assez fins ou

Tableau 3

Comparaisons statistiques entre les moyennes (t calculé = test de Student) et les rapports des variances (F calculé = test de Snédecor) des caractères (1) et des rapports pédieux (2) de *Coelurosaurichnus perriauxi* (CP) et d'*Anchisauripus bibractensis* (AB) ; t lu 5 % (1 %) = valeurs de t = test de Student lues aux seuils de 5 % et de 1 %, F lu 5 % (1 %) = valeurs du rapport des variances lues aux seuils de 5 % et de 1 %

Statistical comparisons between means (« t calculé » = Student's test) and variances ratios (« F calculé » = Snédecor's test) for several characters and ratios concerning ichnospecies mentioned.

Eléments stat. Caractères	Noms	n	moyenne	Ecart - type T	t calculé	t lu (5 %) et (1 %)	F calculé	F lu (5 %) et (1 %)
II	CP	54	42,02	5,884	8,21	1,96	1,25	1,66
	AB	34	30,97	6,548				
III	CP	54	61,13	6,859	9,37	1,96	1,40	1,73 (2,18)
	AB	34	47,85	5,753				
IV	CP	54	62,18	9,782	8,25	1,96	1,45	1,73
	AB	34	45,62	8,071				
D	CP	54	28,48	4,591	6,48	1,96	3,08	1,73 (2,18)
	AB	34	22,88	2,602				
L	CP	54	82,46	9,600	9,44	1,96	1,08	1,73
	AB	34	62,94	9,178				
W	CP	54	62,83	6,089	13,26	1,96	1,35	1,66
	AB	34	44,03	7,043				
T	CP	54	41,51	9,974	5,73	1,96	1,83	1,75 (2,18)
	AB	34	30,14	7,340				

1

Eléments stat. Caractères	Noms	n	moyenne	Ecart - type T	t calculé	t lu (5 %) et (1 %)	F calculé	F lu (5 %) et (1 %)
III/II	CP	54	1,47	0,204	2,43	1,96 (2,58)	1,07	1,66
	AB	34	1,58	0,210				
III/IV	CP	54	1,00	0,158	1,88	1,96 (2,58)	1,64	1,73
	AB	34	1,06	0,123				
IV/II	CP	54	1,50	0,257	0,20	1,96 (2,58)	2,66	1,73 (2,18)
	AB	34	1,49	0,156				
L/W	CP	54	1,32	0,149	3,66	1,96 (2,58)	1,07	1,66
	AB	34	1,44	0,150				
III/D	CP	54	2,19	0,411	1,15	1,96 (2,58)	2,75	1,73 (2,18)
	AB	34	2,10	0,246				
L/III	CP	54	1,35	0,137	1,02	1,96 (2,58)	1,20	1,73
	AB	34	1,32	0,129				
L/D	CP	54	2,95	0,473	1,78	1,96 (2,58)	1,13	1,73
	AB	34	2,77	0,442				
T	CP	54	41,51	9,975	5,73	1,96 (2,58)	1,83	1,73 (2,18)
	AB	34	30,14	7,341				

2

pas trop larges !, dont l'angle II–IV est peu ouvert ; l'angle du pas étant proche de 180°. *Eubrontes* est réservé à de grandes empreintes dinosauroïdes aux doigts larges et épais. Vu sous cet angle, les traces de pieds *Coelurosaurichnus perriauxi*, *C. grancieri*, *Anchisauripus bibractensis* pourraient être rangées dans *Grallator*. C'est ce qui a été fait pour *A. bibractensis*.

3.1.3.2. Reste le cas de *Coelurosaurichnus* qui a été établi par Huene (1941) à partir de l'espèce-type *C. toscanus*. Elle est représentée par une seule empreinte figurée par un schéma qui suggère une trace de pied dinosauroïde. Cet ichnogène a

Tableau 4

Comparaisons statistiques entre les moyennes (t calculé = test de Student) et les rapports des variances (F calculé = test de Snédecor) des rapports pédieux (1) de *Coelurosaurichnus grancieri* (Cg) et de *Grallator* sp., niveau F1, Payzac (GP) ; (2) de *C. grancieri* et de *C. perriauxi* (CP)

Statistical comparisons between means (« t calculé » = Student's test) and variances ratios (« F calculé » = Snédecor's test) for several ratios concerning ichnospecies mentioned.

Eléments stat. Caractères	Noms	n	moyenne	Ecart - type T	t calculé	t lu (5 %) et (1 %)	F calculé	F lu (5 %) et (1 %)
III/II	Cg	52	1,55	0,227	0,15	1,96 (2,58)	1,06	2,18
	GP	16	1,56	0,216				
III/IV	Cg	52	1,13	0,156	0,93	1,96 (2,58)	1,31	2,18
	GP	16	1,17	0,133				
IV/II	Cg	52	1,38	0,189	0,55	1,96 (2,58)	1,09	1,87
	GP	16	1,35	0,193				
III/D	Cg	52	1,96	0,258	2,49	1,96 (2,58)	1,15	2,18
	GP	16	2,14	0,234				
L/D	Cg	52	2,66	0,343	1,43	1,96 (2,58)	1,03	1,87
	GP	16	2,80	0,340				

1

Eléments stat. Caractères	Noms	n	moyenne	Ecart - type T	t calculé	t lu (5 %) et (1 %)	F calculé	F lu (5 %) et (1 %)
III/II	Cg	52	1,55	0,227	1,91	1,96	1,24	1,60 (195)
	CP	54	1,47	0,204				
III/IV	Cg	52	1,13	0,156	4,25	1,96	1,03	1,60
	CP	54	1,00	0,158				
IV/II	Cg	52	1,38	0,189	2,73	1,96	1,85	1,60
	CP	54	1,50	0,257				
III/D	Cg	52	1,96	0,258	3,43	1,96	2,53	1,60
	CP	54	2,19	0,410				
L/D	Cg	52	2,66	0,343	3,60	1,96	1,90	1,60
	CP	54	2,95	0,473				
T	Cg	52	32	6,150	5,57	1,96	2,63	1,60
	CP	54	41	9,975				

2

été ensuite utilisé pour nommer de nombreuses ichnospecies. Kuhn (1963 : 86–87) en inventoriait dix auxquelles il faut ajouter celles de la bordure triasique du Massif Central (cf. supra) dont *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu et Gand, 1972a, 1972b. Et c'est ainsi que devant la stabilité et l'usage fréquent de cet ichnogène, précisé par une courte diagnose in Demathieu (1985 : 57), il nous a semblé logique de continuer de l'utiliser pour nommer les traces dinosauroïdes bourguignonnes de notre travail. Mais, en rattachant à *C. perriauxi*, les taxa *C. palyssii* et *C. largentierensis* que nous jugeons synonymes de l'ichnospecies précédente puisqu'ils sont contenus morphométriquement dans le nuage *C. perriauxi* (Fig. 10).

Dans les critiques de notre contribution, Umberto Nicosia (Université de Rome) affirme que *Coelurosaurichnus* « is invalid not because it lacks in type species but due to the only specimen of the type species (*C. toscanus*) is most probably nothing and thus it is a *nomen vanum* ». Il considère aussi que « Subsequent addition of many ichnospecies can not be considered validation of an invalid taxon » ; « Changes in

Coelurosaurichnus diagnosis by Demathieu (1985) can not be considered a formal revision ».

Par son refus d'utiliser *Coelurosaurichnus*, U. Nicosia rejoint ainsi la proposition de Leonardi et Lockley (1995) qui ont préconisé d'abandonner l'usage de *Coelurosaurichnus*. Mais il n'approuve pas les auteurs précédents pour leur suggestion de le synonymiser avec *Grallator Hitchcock, 1858* car U. Nicosia nous précise « I believe that to invalidate *Coelurosaurichnus* as done by Leonardi et Lockley, without examining the position of the many species (more than 17) included was a mistake, but this real problem can not be solved maintaining an already invalidated ichnotaxon. Thus the author's suggestion can not be applied. Moreover an opinion of the international zoological comity needs a formal question to must be posed ». Et U. Nicosia de nous dire qu'une thèse est en cours sur la révision de *Coelurosaurichnus*.

Pour ce qui nous concerne, nous rappelons (cf. supra) qu'à la suite de notre AD (Fig. 10) nous venons de proposer de ranger in *Grallator* plusieurs ichnoespèces de *Coelurosaurichnus* de Franconie, rejoignant ainsi les déterminations de Haubold et Klein (2000). Ce qui ne nous autorise pas à rejeter, pour autant, *Coelurosaurichnus* dont l'invalidation actuelle est évidente pour certains mais non établie pour les auteurs de ce travail. Tout dépend de la lecture qui est faite du code de nomenclature.

De toute manière, comme nous l'avons précisé dans le paragraphe précédent, le concept de *Grallator* a été tant remanié à la suite de plusieurs synonymies et diagnoses que cet ichnogénre regroupe actuellement la grande majorité des traces de pied dinosauroïdes fonctionnellement tridactyles II–IV. Morphométriquement, *C. perriauxi* pourrait ainsi en faire partie si on se fonde sur les résultats de l'AD puisque les points-empreintes de cette ichnoespèce sont mélangés avec ceux d'*A. bibractensis* (Fig. 10) qui a été rangé dans cet ichnogénre (Demathieu, 1989).

3.2. Remarques sur *Atreipus Olsen et Baird, 1986*

En 1986, Olsen et Baird ont décrit l'ichnogénre *Atreipus* de la manière suivante « Habitually quadrupedal ichnites; pes tulip-shaped with digit three longest; manus small, digitigrad tridactyl or tetradactyl ». En plus des anciennes ichnoespèces américaines *A. Anchisauripus milfordensis Baird, 1957*; *Grallator sulcatus Baird, 1957* et une nouvelle *Atreipus acadianus Olsen et Baird, 1986*, toutes du « late Carnian to early Norian », les auteurs ont ajouté « l'exception européenne » *Coelurosaurichnus metzneri Heller, 1952*. Mais dans leur travail, *C. perriauxi* pourtant figuré par quelques couples pied-main in Demathieu et Gand, (1981a), redéfini par Demathieu (1985), est purement et simplement oublié ! En comparant les traces de main des diverses ichnoespèces d'*Atreipus* avec celles de *C. perriauxi*, c'est Thulborn (1993) qui signalera ces mains bourguignonnes, tout en suggérant de les ranger dans *Atreipus*. Ce qui paraît correct puisque la trace de pied *C. metzneri* est incluse dans le nuage *Grallator Hitchcock, 1858* sensu Lull, 1904, 1953 (G, Fig. 10), ichnogénre qui a priorité sur *Coelurosaurichnus*.

Mais, outre ces quelques couples pied-main du Trias Moyen, en France, il en existe un grand nombre d'autres dans le Trias supérieur ardéchois de Payzac dont l'âge et l'origine géographique sont précisés plus haut. Le matériel paléontologique a été recueilli dans trois niveaux compris dans un intervalle d'1 m. Le plus ancien, le niveau F1, a fourni une grande dalle de plusieurs mètres carrés (n° 18 A–C) sur laquelle n'existent que des traces de pieds tridactyles II–IV, aux doigts fins dont les coussinets bien marqués sont souvent séparés. L'angle II–IV est faible (29°). L'orteil III dépasse assez nettement ses voisins (L/D = 2,8) (Fig. 12(13–22) ; Tableau 1(4)) et, pour cette raison, nous les avons appelées *Grallator*.

Sur les deux autres niveaux E et F2, on rencontre majoritairement *Coelurosaurichnus grancieri* : empreintes de pieds tridactyles II–IV associées à celles de la main. Elles sont exclusives sur E (Fig. 11(3–40)) et accompagnées de quelques *Grallator* sensu Lull sur F2 (Fig. 12(9–12)).

Une trentaine des premières ichnites du niveau E ont servi à définir *C. grancieri* (Courel et Demathieu, 2000) mais comme le matériel alors disponible par ces auteurs s'est beaucoup enrichi depuis leur étude, nous avons mesuré un nouvel échantillon de cette ichnoespèce provenant seulement du niveau E (Tableau 1(3)). Il apparaît ainsi que les pieds *C. grancieri* sont un peu plus petits que ceux des *Grallator* du niveau F (85 mm de L contre 110 mm en moyenne) mais les valeurs de l'angle II–IV, les rapports de longueur digitales III/II, III/IV et IV/II, L/D sont très proches. À tel point, que les tests de Student et de Snédecor, calculés au seuil 5 %, ne sont pas significatifs entre ces deux ichnopopulations. Seul III/D l'est pour les moyennes (t calculé = 2,49 pour t lu = 1,96 au seuil 5 % (Tableau 4(1)) avec une valeur plus élevée pour *Grallator* du niveau F1 que pour *C. grancieri*.

L'AD permet de préciser ce qui précède (Fig. 13(1, 2)). Pour les données brutes, la majorité des points-*Grallator* du niveau F1 sont contenus dans le nuage *Grallator* (G + Gv) et ceux de *C. grancieri* sont surtout des *A. bibractensis*. Mais lorsqu'on considère les rapports, les *Grallator* de Payzac sont un peu plus des *A. bibractensis* que des *Grallator* (G + Gv) alors que les *C. grancieri* sont à la fois des *A. bibractensis*/*C. perriauxi* et des *Grallator* (G + Gv). En définitive, compte tenu du trinôme *Grallator (Anchisauripus) bibractensis* adopté par (Demathieu, 1989), toutes ces traces de pied ardéchoises peuvent être considérées comme des *Grallator* sensu lato.

Mais *Coelurosaurichnus grancieri* apparaît surtout caractérisé par l'existence de la main : tridactyle II–IV, petite avec LP/LM = 4, aux doigts larges, courts et peu griffus avec IV < III ~ II et présente dans 66 % des cas, si on considère les traces de pied individuellement et dans 82 % des cas si on les observe seulement dans les pistes. Comme les diagnoses successives de *Grallator* (cf. supra) ne concernent que les empreintes de pieds, l'emploi d'*Atreipus* est nécessaire pour nommer ces couples pied-main avec l'inconvénient d'être amené à utiliser le couple *Grallator/Atreipus* pour les pistes

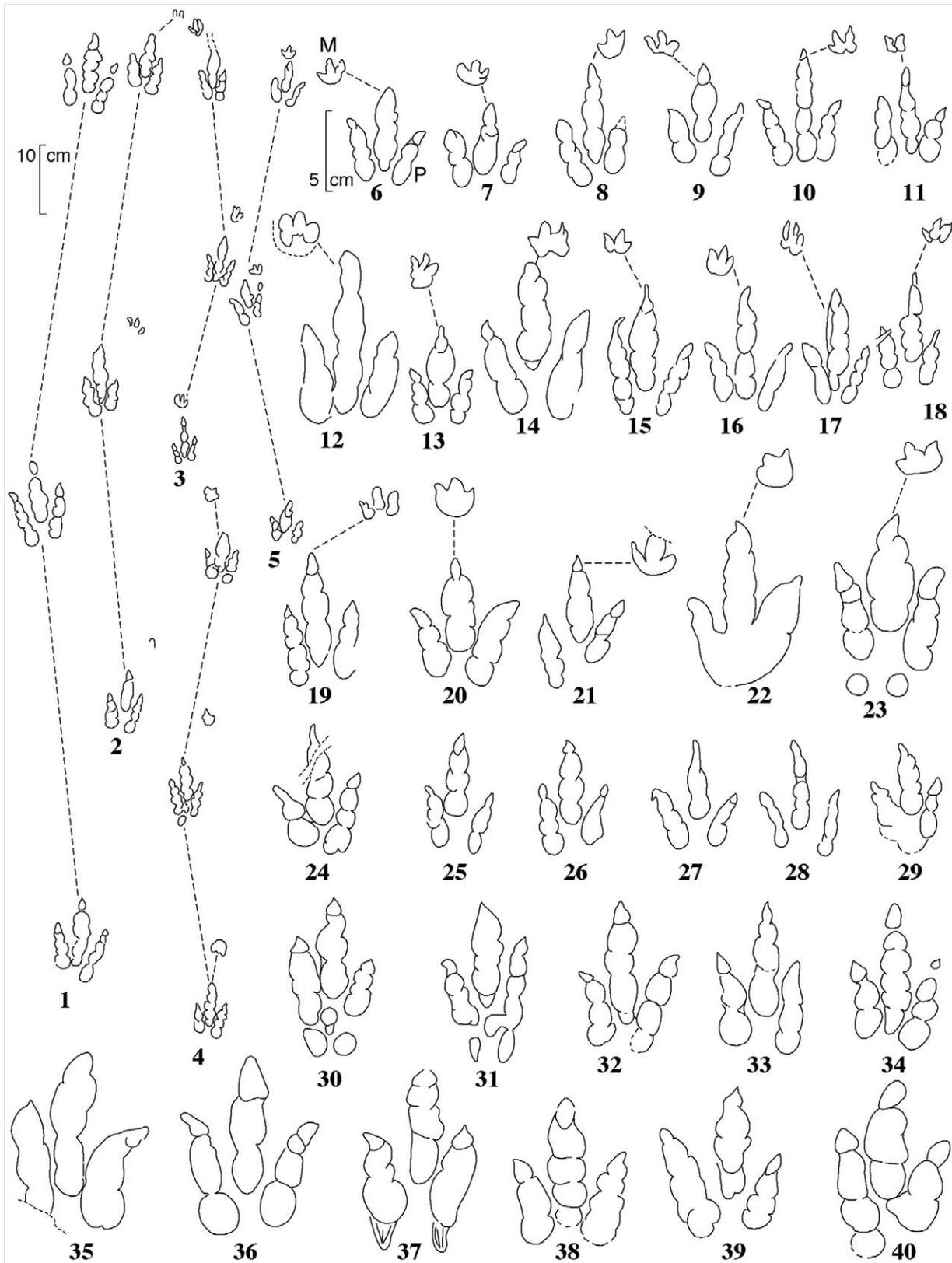


Fig. 11. Traces dinosauroïdes de l'Ensemble gréseux dolomitique gris (Egdg), figure 2(4), Carnien inférieur ; *Grallator* sp. : 1 = piste A, niveau F1, la Salindre, Payzac, Ardèche ; *Coelurosaurichnus grancieri* Courel et Demathieu, 2000 : niveau E, la Salindre, 2 = piste A, GR15, 3, 4 = pistes GR6, 5 = piste GR1, 6–40 = sur dalles SalEGR1, 3–5, 7–10, 12–15, 17, 19–23, 36–37 ; mire = 10 cm pour 1–5 et = 5 cm pour 6–40.

Fig. 11. Dinosauroid footprints from "Ensemble gréseux dolomitique gris" (lower Carnian, Payzac, Ardèche); 1 = *Grallator* sp., 2–40 = *Coelurosaurichnus grancieri*.

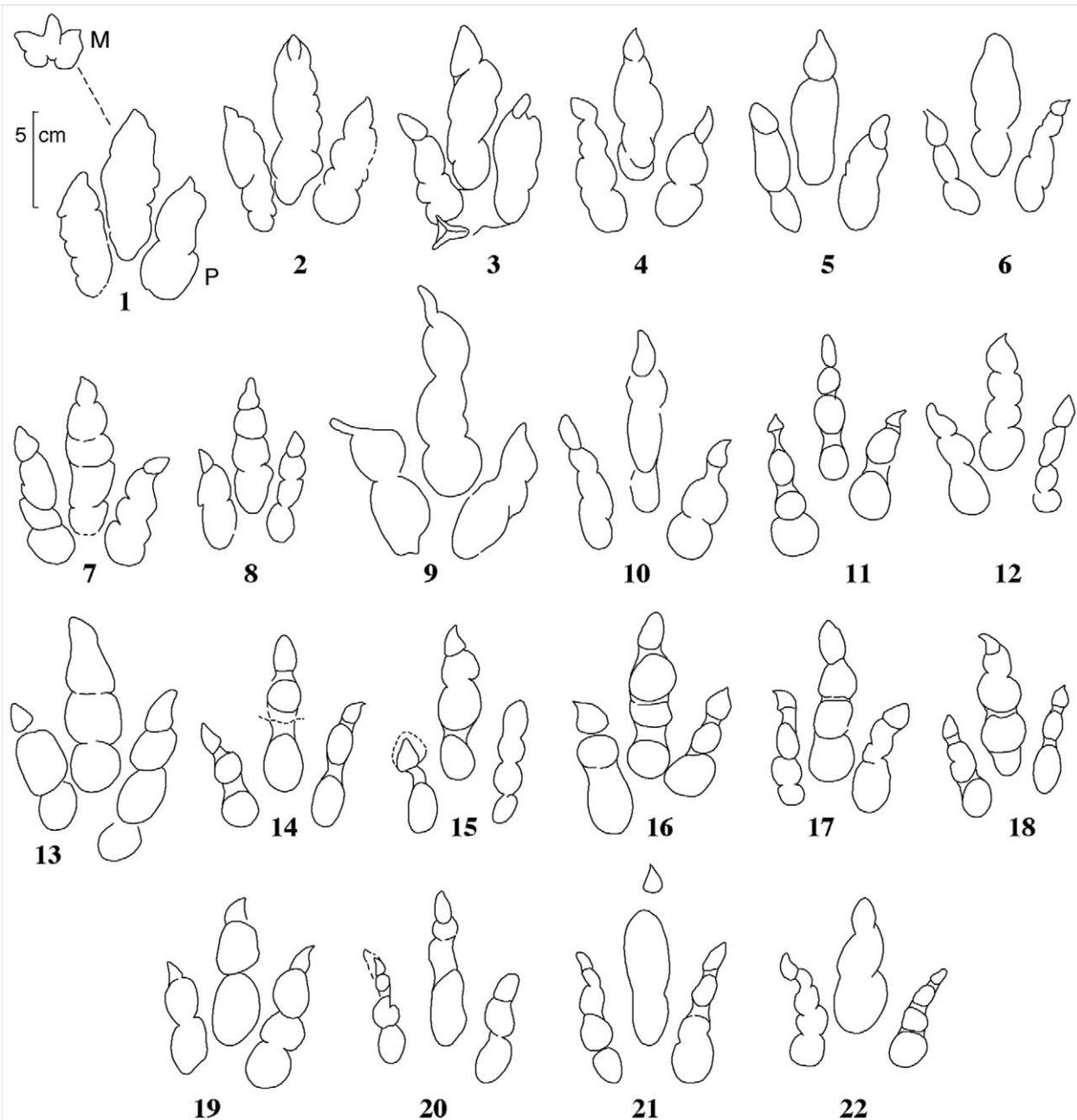


Fig. 12. Traces dinosauroïdes de l'Ensemble gréseux dolomitique gris (Egdg) (suite) ; *Coelurosaurchnus grancieri*, niveau F2, la Salindre, 1–8, sur dalles SaIFGR 26–28, 33–34, 37 ; *Grallator* sp., niveau F2, 9–12 sur dalles SaIFGR 27, 30–32 ; niveau F1, 13–22 sur dalles 18 A–C.

Fig. 12. Dinosauroid footprints from "Ensemble gréseux dolomitique gris" (following).

selon que l'empreinte de la main est présente ou non. Ce biais pourrait être facilement levé si on précisait son existence possible dans une nouvelle diagnose du genre *Grallator* qui de fait et à la suite des nombreuses synonymies regroupe maintenant la grande majorité des traces de pieds dinosauroïdes.

Quoi qu'il en soit, d'ores et déjà, l'usage d'*Atreipus* pour nommer les couples pied–main de *C. grancieri* et de *C. perriauxi* impose que sa répartition verticale (Carnien–Norien d'après Lockley et Hunt, 1995), comprenne en plus, la période Anisien supérieur–Ladinien inférieur.

4. Suggestion phylogénétique (Fig. 14)

Coelurosaurchnus grancieri partage des caractères morphométriques avec les groupes *C. perriauxi/A. bibractensis* du Trias moyen et *Grallator* de l'Hettangien et du Sinémurien pris comme référence. Ceci est plus net pour les rapports que pour les données brutes (Fig. 13).

Une telle constatation n'est pas sans suggérer une filiation possible entre les auteurs de ces empreintes. En somme, à partir des résultats de l'AD, il semble logique de déduire, à titre d'hypothèse, que les ichnopoïètes de *C. grancieri* pour-

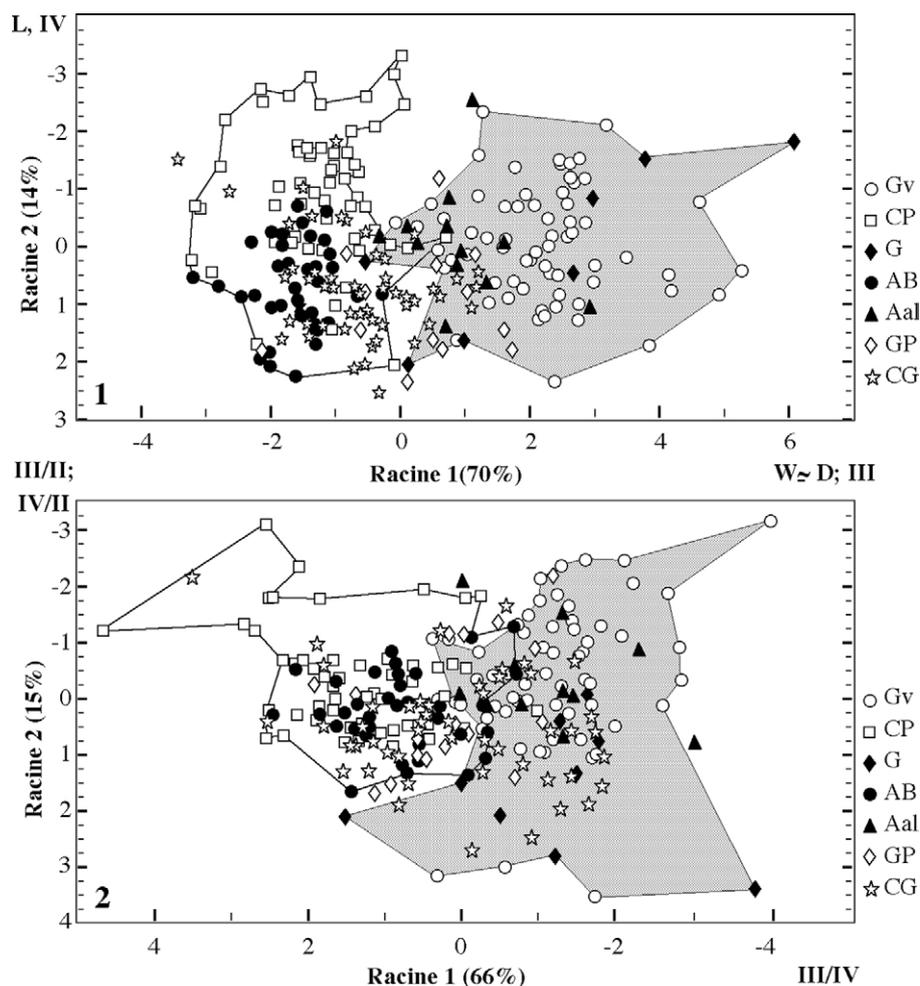


Fig. 13. Analyse discriminante concernant les ichnopopulations *Coelurosaurichnus perriauxi* (CP), *Anchisauripus bibractensis* (AB) de la Formation des Grès inférieurs (Trias moyen), les diverses ichnoespèces de *Coelurosaurichnus* de Franconie (Aal), de *Grallator* (G) sensu Lull (1953), *Grallator variabilis* (Gv), *Coelurosaurichnus grancieri* (CG) et *Grallator* sp. (GP); 1, 2 : successivement analyse des dimensions des caractères puis de leurs rapports.

Fig. 13. Discriminant analysis of several ichnospecies mentioned above from characters-dimensions and their ratio.

raient être issus des Dinosauriformes qui ont laissé *C. perriauxi* et *A. bibractensis*. Cette évolution aurait été caractérisée, pour ce que nous pouvons en apercevoir à partir des traces, par un allongement progressif de l'orteil III et par la régression généralisée des doigts I et V.

Y'a-t-il eu aussi retour à la quadrupédie puisque les auteurs de *C. perriauxi* et *A. bibractensis* sont essentiellement des bipèdes. La fréquence des empreintes de main *C. grancieri* semble l'indiquer. Mais lorsqu'on examine la position de la main dans les couples pied-main, on s'aperçoit qu'elle est fort variable relativement au pied. Comme elle est, par ailleurs, très petite, Courel et Demathieu (2000) ont pensé, avec juste raison, qu'elle ne devait pas jouer un rôle prépondérant dans la locomotion. La quadrupédie de ces reptiles aurait donc pu être occasionnelle et dépendre beaucoup des conditions environnementales.

Comme nous l'avons précisé plus haut, en dessous du niveau F2 à *C. grancieri*, il en existe aussi un autre à *Grallator* sp., sans trace de la main, dont l'extension horizontale mériterait d'être confirmée. Si tel était le cas, cet ichnogène témoignerait de l'existence de reptiles exclusivement bipè-

des dès le Carnien basal. Étaient-ils déjà des Dinosauria ? C'est tout à fait possible si on se réfère aux documents ostéologiques du Ladinien supérieur et du Carnien qui sont attribués à ces animaux (Bonaparte, 1993 ; Cuny, 1993 ; Sereno et Arcucci, 1994).

Dans le reste du Trias supérieur français (Formation bario-lée d'Ucel sensu Courel et al., 1998) (Fig. 2(4)), les traces dinosauroïdes sont prépondérantes et deviennent de plus en plus grandes et nombreuses à partir du Norien inférieur, passant d'une dizaine de centimètres de longueur, à la base du Carnien, à 20–30 cm au Norien moyen (Ellenberger et al., 1970 ; Gand et al., 2000), pour atteindre 50 cm au Rhétien (Gand et al., 2005). Leurs auteurs semblent donc s'être rapidement développés à partir du Norien inférieur au détriment des Crurotarsi dont les traces n'ont pas été trouvées en France ; contrairement à d'autres régions des USA (Lockley et Hunt, 1995).

Un tel bilan palichnologique recoupe les grandes lignes de celui qui a été établi à partir des données ostéologiques (Cuny, 1993). Il précise qu'à la fin du Carnien, la faune ne

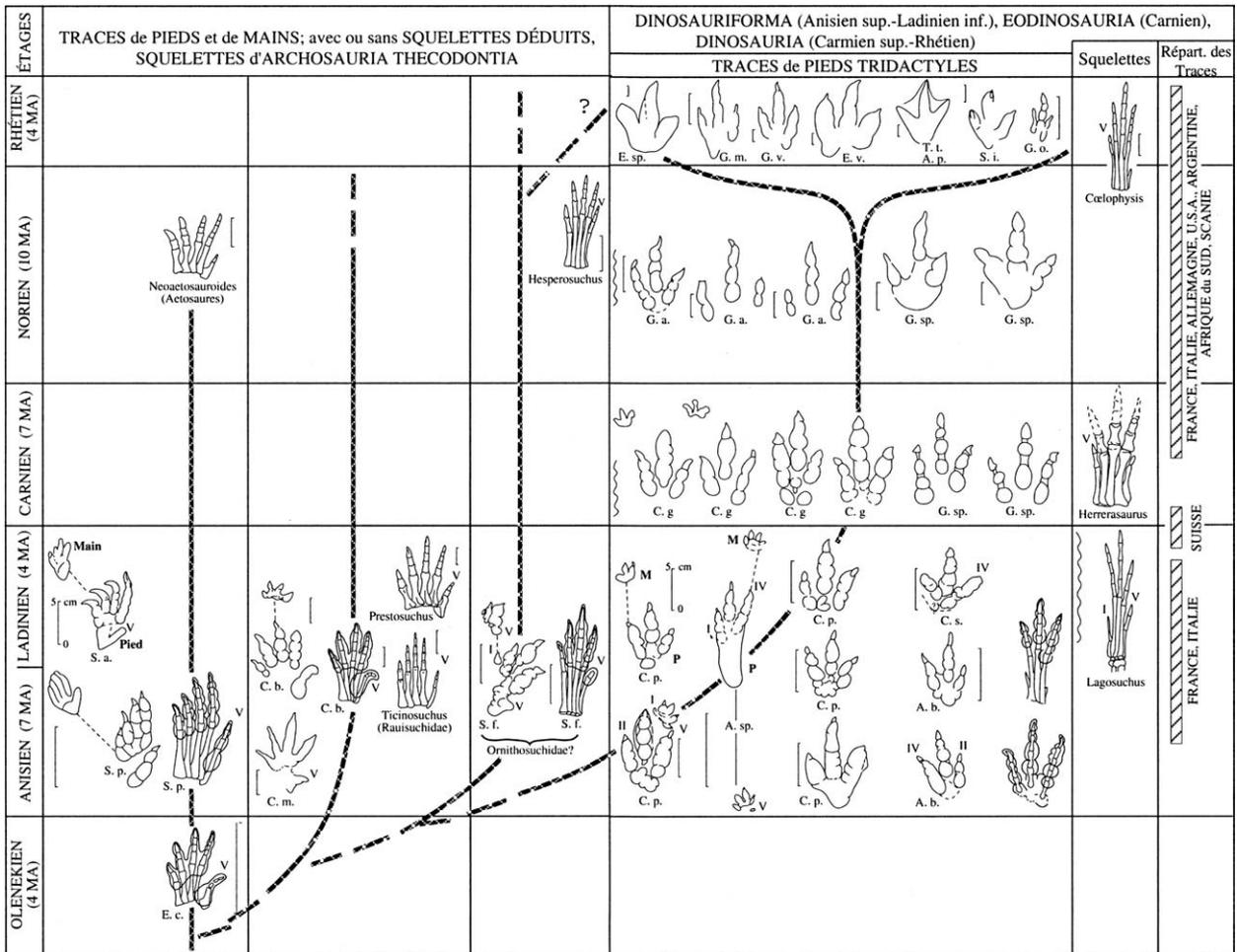


Fig. 14. Phylogénèse possible des ichnopoiètes (Dinosauriformes) des traces dinosauroïdes du Trias moyen français. Comparaisons avec les traces du Trias supérieur français (Rhétien et/ou Hettangien) et avec divers squelettes ; abréviations : S. a = *Synaptichnium argantobrivense*, S. p = *S. priscum*, E. c = *Euparkeria capensis*, C. b = *Chirotherium barthi*, C. m = *C. mediterraneum*, S. p = *Sphingopus ferox*, C. p = *Coelurosaurichnus perriauxi*, C. s = *C. sabinensis*, A. sp = *Anchisauripus* sp., A. b = *A. bibractensis*, C. g = *C. grancieri*, G. sp = *Grallator* sp, G. a = *Grallator andeolensis*, E. v = *Eubrontes veillonensis*, E. sp = *Eubrontes*, G. m = *G. minusculus*, G. v = *G. variabilis*, A. p = *Anatopus palmatus*, S. i = *Saltopoides igalensis* = G. o = *G. olonensis*.

Fig. 14. Possible trackmakers (Dinosauriforma) phylogenesis of french middle triassic footprints. Comparisons with french upper triassic footprints.

comportait que 2 % de Dinosauria et 80 % au Norien terminal, dix millions d'années plus tard.

5. Conclusions

Dans la formation des Grès inférieurs de la bordure orientale du Massif Central, datée de l'Anisien supérieur-Ladinien inférieur, il a été récolté de nombreuses traces dinosauroïdes. Leur interprétation conduit à évoquer des reptiles bipèdes digitigrades aux membres postérieurs parasagittaux, ayant des mains pentadactyles et des pieds tridactyles II-IV dont l'architecture osseuse est semblable à celle des Dinosauria Théropodes. Comme les squelettes de ces animaux n'apparaissent que dans le sommet du Ladinien supérieur ou/et dans le Carnien inférieur, les empreintes anisoladiniennes ont été attribuées à leurs ancêtres probables, les Dinosauriformes, dont on retrouve des squelettes dans le Ladinien d'Amérique du Sud.

Les mains chirothéroïdes des auteurs des ichnites françaises témoignent d'une origine « pseudosuchienne » qui peut

remonter à l'Oléniénien supérieur ; les transformations du pied ayant été caractérisées par une réduction des orteils latéraux (I, V) et par l'acquisition d'une articulation mésotarsale.

La grande majorité des empreintes dinosauroïdes du Trias moyen français (pieds tridactyles II-IV parfois associés à celles de mains), a été rangée dans les ichnoespèces *Coelurosaurichnus perriauxi* et *Anchisauripus bibractensis*. L'analyse discriminante réalisée uniquement à partir des traces de pied de ces ichnoespèces, de celles du Trias supérieur et de l'Hettangien montre que les ichnotaxons français diffèrent de manière significative de *Grallator* sensu Lull, 1953 mais aussi des ichnoespèces de *Coelurosaurichnus* de Franconie dont certaines montrent aussi la main, épisodiquement.

Coelurosaurichnus perriauxi et *Anchisauripus bibractensis* sont donc bien originales et nous pourrions continuer de ranger certaines d'entre elles dans l'ichnogenre *Coelurosaurichnus* si Leonardi et Lockley (1995) n'avaient pas proposé d'invalider *Coelurosaurichnus* en raison d'un ichnotype très mal conservé ; cas, d'ailleurs général pour beaucoup d'autres. Ce problème nomenclatural est complexe et ne concerne fina-

lement et en partie que *C. perriauxi* puisque dans une conception élargie de *Grallator*, il est de fait possible, actuellement, de ranger la majorité des traces de pieds dinosauroïdes tridactyles II–IV dans ce dernier ichnogenre. **Haubold et Klein (2000)** l'ont déjà fait pour les *Coelurosaurichnus* de France mais en utilisant le couple *Grallator/Atreipus*. Ce qui est, sans doute logique, mais peu parcimonieux puisqu'il faut deux ichnogenres pour nommer les empreintes de pied d'une piste selon que celui-ci est, associé ou non, à la main.

Les résultats de l'analyse discriminante de ce travail suggèrent qu'il soit possible aussi d'inclure *C. largentierensis* dans le groupe *Grallator/Atreipus* et, à un moindre degré, *C. perriauxi*. Quant à *Anchisauripus bibractensis*, une synonymie déjà ancienne, attribue cette ichnoespèce à *Grallator*.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier le Pr. émérite Louis Courel de l'Université de Bourgogne pour ses remarques et suggestions et Annie Bussière qui a mis au point de manière efficace les nombreux tableaux et figures (UMR 5561 du CNRS Biogéosciences, Université de Bourgogne). Nous sommes aussi reconnaissants à Gilles Cuny de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris-VI) et Rollan Allain du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris de leurs informations et aux deux critiques : le Pr. Nicosia de l'Université de Rome et un collègue Anonyme d'avoir lu très attentivement notre contribution.

La réalisation de ce travail a bénéficié du soutien de l'UMR 5561 du CNRS, Bruno David en étant le Directeur.

Références

- Adloff, M.C., Doubinger, J., 1979. Étude palynologique dans le Mésozoïque de base de la bordure NE du Massif Central français. 7^e réunion annuelle des Sciences de la terre, Lyon 1979. Société géologique de France, 1.
- Anonyme, 1997. Statistica guide de l'utilisateur. StatSoft, Inc.
- Avanzini, M., 2002. Dinosauromorph tracks from the Middle Triassic (Anisian) of the Southern Alps (Valle di Non-Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 41, 37–40.
- Baird, D., 1957. Triassic Reptile footprint faunules from Milford, New Jersey. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 117, 449–550.
- Benton, M.J., 1985. Classification and Phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 84, 97–164.
- Beurlen, K., 1950. Neue Fährtenfunde aus der Fränkischen Trias. *Neues Jahrbuch Monatshefte*, 308–320.
- Bonaparte, J., 1978. El Mesozoico de America del Sur y sus Tetrapods. *Opera Lilloana* 26, 1–596.
- Bonaparte, J., 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2, 362–371.
- Bonaparte, J., 1993. Les Dinosauriens d'Amérique du Sud. In: Buffetaut, E. (Ed.), *les Dinosauriens. Dossiers pour la Science*, Paris, pp. 37–43.
- Carroll, R.L., 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman W.H. and Company, New-York.
- Colbert, E.H., 1964. Relationships of the Saurischian Dinosaur. *American Museum Novitates* 2181, 1–24.
- Colbert, E.H., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates* 2405, 1–39.
- Cope, E.D., 1889. On a new genus of Triassic Dinosauria. *American Naturalist* 23, 626.
- Courel, L., 1973. Modalités de la transgression mésozoïque : Trias et Rhétien de la bordure nord et est du Massif Central français. *Mémoire de la Société géologique de France* 52, 118, 1–152.
- Courel, L., 1970. Trias et Rhétien de la bordure nord et est du Massif Central français. Modalités de la transgression mésozoïque. Thèse de Doctorat d'État, Université de Dijon.
- Courel, L., Adloff, J., Appia, C., Aubague, M., Barfety, J.C., Baud, A., Bouquet, G., Busson, G., Contini, D., Demathieu, G., Doubinger, J., Dubois, P., Durand, M., Elmi, S., Finelle, J.C., Glinzboeckel, C., Goguel, J., Grauvogel-Stamm, L., Lemoine, M., Lienhardt, M.J., Megard-Galli, J., Macquar, J.C., Recroix, F., Rees, G.K., Ricour, J., Taugourdeau, J., Thibieroz, J., Zaninetti, L., 1984. Trias, descriptions régionales. In: Debrand-Passard, S., Courbouleix, S., Lienhardt, M.J. (Eds.), *Synthèse géologique du Sud-Est de la France : stratigraphie et paléogéographie*. *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 126, pp. 69–118.
- Courel, L., Demathieu, G., 1976. Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les Grès triasiques de Largentière Ardèche, France. *Palaeontographica A* 151, 194–216.
- Courel, L., Demathieu, G., 1995. Tentative stratigraphic correlation using ichnological data from continental Sandstone series and Marine faunas in the Middle Triassic of Europe. *Albertiana* 15: 83–91.
- Courel, L., Demathieu, G., 2000. Une nouvelle ichnoespèce *Coelurosaurichnus grancieri* du Trias supérieur de l'Ardèche, France. *Geodiversitas* 22, 35–45.
- Courel, L., Finelle, J.C., Rey, M., 1980. Données nouvelles sur le Trias cévenol : chronologie, sédimentologie, implications métallogéniques. *Chronique de la Recherche Minière* 457, 29–44.
- Courel, L., Poli, E., Vannier, F., Le Strat, P., Baud, A., Jacquin, T., 1998. Sequence stratigraphy along a triassic transect on the Western peritethyan margin in Ardèche (SE France basin): correlations with subalpine and germanic realms. In: SEPM. *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins* 60, pp. 691–700.
- Cuny, G., 1993. Les premiers Dinosauriens. In: Buffetaut, E. (Ed.), *les Dinosauriens. Dossiers pour la Science*, Paris, pp. 42–43.
- Demathieu, G., 1966. *Rhynchosauroïdes petri* et *Sphingopus ferox*. Nouvelles empreintes de Reptiles des grès triasiques de la bordure nord-est du Massif Central. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 263, 483–486.
- Demathieu, G., 1967. Nouvelles empreintes de vertébrés triasiques dans l'Autunois. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun* 44, 11–15.
- Demathieu, G., 1970. Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. *Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique. Cahiers de Paléontologie*, Paris, 1–291.
- Demathieu, G., 1971. Cinq nouvelles espèces d'empreintes de Reptiles du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 272, 812–814.
- Demathieu, G., 1977. Des Microvertébrés dans le Trias Moyen du Lyonnais et du Mâconnais révélés par leurs empreintes ; signification paléocologique. *Geobios* 10, 351–367.
- Demathieu, G., 1984. Une ichnofaune du Trias moyen du bassin de Lodève (Hérault, France). *Annales de Paléontologie* 70, 247–273.
- Demathieu, G., 1985. Trace fossil assemblages in Middle Triassic marginal marine deposits. Eastern border of the Massif central, France. In: Curran, H.A. (Ed.), *Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments*, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, special publication, Tulsa 35, pp. 53–65.
- Demathieu, G., 1989. Appearance of the first Dinosaur Tracks in the French Middle Triassic and their probable significance. In: Gillette, D.D., Lockley, M. (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, pp. 201–207.
- Demathieu, G., Durand, M., 1991. Les traces de pas de Tétrapodes dans le Trias détritique du Var et des Alpes-Maritimes (France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle sér. 4*, 13 (1–2), 115–133.

- Demathieu, G., Gand, G., 1972a. *Coelurosaurichnus perriauxi* : empreintes dinosauroïdes nouvelle du Trias du Plateau d'Antully. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 62, 2–3.
- Demathieu, G., Gand, G., 1972b. Les pistes dinosauroïdes du Trias moyen du Plateau d'Antully et leur signification paléozoologique. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 62, 4–18.
- Demathieu, G., Gand, G., 1973. Deux espèces ichnologiques nouvelles des Grès à empreintes du Trias du Plateau d'Antully. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 67, 11–26.
- Demathieu, G., Gand, G., 1974. Une nouvelle espèce du genre *Rotodactylus* découverte dans les Grès du Trias moyen du Plateau d'Antully : *Rotodactylus velox*. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 72, 9–23.
- Demathieu, G., Gand, G., 1981a. Palichnologie : interprétation paléocologique de traces d'origine biologique et mécanique observées dans la carrière triasique de Pont d'Argent, (Saône et Loire, France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 98, 3–22.
- Demathieu, G., Gand, G., 1981b. Palichnologie : interprétation paléocologique de traces d'origine biologique et mécanique observées dans la carrière triasique de Pont d'Argent, (Saône et Loire, France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 99, 19–34.
- Demathieu, G., Gand, G., 1986. Palichnologie : interprétation paléocologique de traces d'origine biologique et biologique observées dans la carrière triasique de Saint-Vérand (Saône et Loire, France). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 119, 7–30.
- Demathieu, G., Gand, G., Sciau, J., Freydet, P., 2002. Les traces de Dinosaures et autres Archosaures du Lias inférieur des Grands Causses, Sud de la France. *Palaeovertebrata* 31, 1–143.
- Demathieu, G., Ramos, A., Sopena, A., 1978. Fauna Icnologica del Triasico del extremo noroccidental de la Cordillera Iberica (Prov. de Guadalajara). *Estudios geológicos* 34, 175–186.
- Demathieu, G., Samama, J.C., 1968. Les empreintes de pas fossiles des grès triasiques de la mine de Largentière. Bulletin Scientifique de Bourgogne, 348–367.
- Doubinger, J., Adloff, M.C., 1977. Études palynologiques dans la bordure du sud-est du Massif Central français (bassin de Largentière, Ardèche). *Sciences Géologiques* 30, 59–74.
- Ellenberger, P., 1972. Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias : les types de Stormberg d'Afrique du Sud, 2e partie : le Stormberg supérieur - I. Le biome de la zone B/1 ou niveau de Moyeni : ses biocénoses. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, 1–170.
- Ellenberger, P., 1974. Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias : les types de Stormberg d'Afrique du Sud. *Palaeovertebrata*, Mémoire extraordinaire, 1–142.
- Ellenberger, F., Ellenberger, P., Ginsburg, L., 1970. Les Dinosaures du Trias et du Lias en France et en Afrique du Sud d'après les pistes qu'ils ont laissées. Bulletin de la Société géologique de France 7 (22), 151–159.
- Fauconnier, D., Courtinat, B., Gardin, S., Lachkar, G., Rauscher, R., 1996. Biostratigraphy of Jurassic and Triassic successions in the Balazuc-1 borehole (Gpf programme). Stratigraphy setting inferred from dinoflagellate cysts, pollen, spores and calcareous nannofossils. *Marine and Petroleum Geology* 13, 707–724.
- Finell, J.C., 1981. Contribution à l'étude du Trias de la bordure cévenole. Stratigraphie, Sédimentologie. Thèse de 3^e cycle, Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, Dijon (inédit).
- Gand, G., 1971. Découvertes de documents ichnologiques nouveaux dans les carrières de la Pissière (Plateau d'Antully, Saône et Loire). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 58, 3–14.
- Gand, G., 1973. Les empreintes dinosauroïdes des Grès triasiques de la carrière des Brosses-Thillot (Mont-Saint-Vincent, Saône et Loire). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 65, 1–8.
- Gand, G., 1974a. Les traces de vertébrés triasiques de l'Autunois et du Nord Charollais. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 69, 7–24.
- Gand, G., 1974b. Sur les niveaux à empreintes de vertébrés triasiques des carrières de St-Sernin-du-Bois. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot 32, 12–22.
- Gand, G., 1974c. Une nouvelle espèce ichnologique des Grès à empreintes du Trias moyen : *Rhynchosaurioides maximus*. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 70, 10–16.
- Gand, G., 1975a. Sur l'interprétation paléozoologique d'un nouvel assemblage ichnologique des carrières de St-Sernin-du-Bois (Saône-et-Loire). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 73, 6–23.
- Gand, G., 1975b. Note sur les traces de Vertébrés récoltées dans quelques gisements triasiques du Charollais. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot 33, 34–43.
- Gand, G., 1976. *Coelurosaurichnus palissy* : une nouvelle trace dinosauroïde des Grès à Empreintes du Plateau d'Antully (Saône et Loire, France). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 79, 11–14.
- Gand, G., 1977a. Sur le matériel ichnologique récolté dans le Muschelkalk de Culles-les-Roches (Saône et Loire). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot 35, 9–28.
- Gand, G., 1977b. Note sur un nouvel assemblage à traces de vertébrés de l'Autunois. Son interprétation géologique. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 82, 9–16.
- Gand, G., 1978a. Sur le matériel ichnologique récolté dans le Muschelkalk de Culles-les-Roches (Saône et Loire). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot 35, 21–44.
- Gand, G., 1978b. Interprétations paléontologique et paléocologique d'un sixième assemblage à traces de Reptiles des carrières triasiques de St-Sernin-du-Bois, (Autunois France). Conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 87, 9–29.
- Gand, G., 1979a. Le Trias du Plateau d'Antully (Autunois, France). Excursion géologique du 4 juin 1978. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot 36, 17–26.
- Gand, G., 1979b. Description de deux nouvelles traces d'*Isochirotherium* observées dans les Grès du Trias moyen de Bourgogne. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot 37, 13–25.
- Gand, G., 1979c. Première découverte de traces de Reptiles dans les Grès à orthoses roses sus-jacents aux Grès à pavés du Plateau d'Antully, Saône et Loire, France. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 89, 17–25.
- Gand, G., 1979d. Note sur quelques nouvelles pistes de Reptiles observées dans le Trias moyen du Plateau d'Antully, (Saône et Loire, France). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 92, 7–20.
- Gand, G., 1987. Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français : paléontologie, stratigraphie, paléoenvironnements. Thèse de Doctorat d'État es Sciences Naturelles, Université de Bourgogne. Édition du Centre des Sciences de la Terre, Dijon.
- Gand, G., Demathieu, G., Grancier, M., Sciau, J., 2005. Les traces dinosauroïdes du Trias supérieur français : discrimination, interprétation et comparaison. Bulletin de la Société géologique de France 176 (1), 67–77.
- Gand, G., Pellier, F., Pellier, J.F., 1973. Notes préliminaires sur les empreintes chirothéroïdes des Grès triasiques de la carrière des Brosses-Thillot (Mont-Saint-Vincent, Saône-et-Loire). Bulletin de la Société Histoire Naturelle d'Autun 66, 1–2.
- Gand, G., Pellier, F., Pellier, J.F., 1976a. *Coelurosaurichnus sabinensis* : trace triasique nouvelle de la bordure N-E du Massif Central. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 79, 19–22.
- Gand, G., Pellier, F., Pellier, J.-F., 1976b. Sur quelques traces ornithoïdes récoltées dans le Trias moyen de Bourgogne. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot 34, 24–33.
- Gand, G., Vianey-Liaud, M., Demathieu, G., Garric, J., 2000. Deux nouvelles traces de pas de Dinosaures du Trias supérieur de la bordure cévenole (La Grand-Combe, Gard, France). *Geobios* 33, 599–624.
- Gierlinski, G., 1994. Early jurassic theropod tracks with the metatarsal impression. *Przeglad Geologiczny* 42, 280–284.
- Haubold, H., 1970. Versuch einer Revision der Amphibien Fährten des Karbon und Perm. *Freiberger Forschungshefte C* 260, 83–109.
- Haubold, H., 1971. *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*. In: Kuhn, O. (Ed.), *Handbuch der Paläoherpétologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 18, pp. 1–123.

- Haubold, H., 1989. Die Dinosaurier. A. Ziemsen Verlag, Leipzig.
- Haubold, H., Klein, H., 2000. Die dinosauroiden Fährten *Parachirotherium*, *Atreipus*, *Grallator* aus dem unteren Mittelkeuper (Obere Trias: Ladin, Karn?Nor) in Franken. Hallesches Jahrbuch Geowissenschaften B22, 59–85.
- Heller, F., 1952. Reptil-Fährten Funde aus dem Ansbacher Sandstein des Mittleren Keuper in Franken. Geologische Blätter Nord-Osten Bayern 2, 129–141.
- Hitchcock, E., 1858. Ichnology of New-England. A report on the Sandstone of the Connecticut Valley, especially its fossil footmarks. White, W. (Ed.), Boston, 1–232.
- Ho, Y., 1959. Triassic Foraminifera from the Chialingkiang limestone of south Szechuan. Acta Paleontologica Sinica 7, 387–418.
- Huene von, F., 1908. Die Dinosaurier der europäischer Triasformation. Iena, Verlag G. Fischer.
- Huene von, F., 1941. Die Tetrapoden Fährten im toskanischen Verrucano und ihre Bedeutung. Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paleontologie 86, 1–34.
- Kaup, J.J., 1835. Thier-Fährten von Hidelburghausen: *Chirotherium* oder *Chirosaurus*. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaöntologie, 327–328.
- Kuhn, O., 1958. Zwei neue Arten von *Coelurosaurichnus* aus dem Keuper Frankens. Jahrbuch für Geologie und Paleontologie Monatshefte, 437–440.
- Kuhn, O., 1963. Fossilium Catalogus, I: Animalia. Ichnia Tetrapodorum. Editions Wesphal. F.
- Lapparent de, A.-F., Montenat, C., 1967. Les empreintes de pas de Reptiles de l'Infralias du Veillon. Mémoire de la Société géologique de France 107, 1–44.
- Leonardi, G., Lockley, M.G., 1995. A proposal to abandon the ichnogenus *Coelurosaurichnus* Huene, 1941-a junior synonym of *Grallator* Hitchcock, 1858. Journal of Vertebrate Paleontology 15, 40A.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., 1995. Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States. Columbia University Press, 1–335.
- Lortet, L., 1892. Les Reptiles fossiles du bassin du Rhône. Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 5, 1–139.
- Lull, R.S., 1904. Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. Memory of Boston Society Natural History 5, 461–557.
- Lull, R.S., 1915. Triassic life of the Connecticut Valley. State geological and Natural History Survey. Hartford 24, 1–285.
- Lull, R.S., 1953. Triassic life of the Connecticut Valley. State geological and Natural History Survey. Hartford 24, 1–331.
- Maidwell, F.T., 1911. Note on footprints from the Keuper of Runcorn Hill. Liverpool Geological Society Proceedings 11, 140–152.
- Monjallon, A., 1968. Éléments de statistique mathématique. Vuibert, Paris.
- Montenat, C., 1968. Empreintes de pas de reptiles dans le Trias moyen du plateau du Daüs près d'Aubenas (Ardèche). Bulletin Scientifique de Bourgogne 25, 369–389.
- Moroney, M.J., 1970. Comprendre la Statistique. Marabout Université, Paris.
- Nopsca, F., 1923. Die Familien der Reptilien. Fortschritte der Geologie und Paläontologie, Berlin 2, 1–210.
- Norman, D., 1991. Le monde préhistorique des Dinosauriens. Éditions PML.
- Novas, F.E., 1992. Phylogenetic relationships of basal dinosaurs, the Herrerasauridae. Palaeontology 35, 51–62.
- Novas, F.E., 1996. Dinosaur Monophyly. Journal of Vertebrate Paleontology 16, 723–741.
- Olsen, P., 1980. Fossil great lakes of the Newark Supergroup. In: Manspeizer, W. (Ed.), Field Studies of New Jersey Geology and Guide to Field Trip. Yale University, New Haven, pp. 352–398.
- Olsen, P., Baird, D., 1986. The ichnogenus *Atreipus* and its significance for Triassic biostratigraphy. In: Padian, K. (Ed.), the beginning of the age of the dinosaurs. Cambridge University Press, pp. 61–87.
- Olsen, P., Galton, P.E., 1984. A review of the Reptile and Amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. Palaeontologia Africana 25, 87–110.
- Olsen, P.E., Smith, J.H., Mc Donald, N.G., 1998. Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus* and *Grallator* early jurassic, Hartford and Deerfield basins, Connecticut and Massachusetts, USA. Journal of Vertebrate Paleontology 18, 587–601.
- Peabody, F.E., 1948. Reptile and Amphibian trackways from the lower Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah. Université of California Press, Berkeley, 1–420.
- Perrissol, M., 1990. Sédimentologie et métallogénie du Trias et du Lias carbonaté de la bordure cévenole. Thèse de doctorat d'État es Sciences, Université de Montpellier-2 (inédit).
- Piveteau, J., 1955. Amphibiens, Reptiles, Oiseaux. Traité de Paléontologie. Masson, Paris 5, 1–1113.
- Razin, P., Bonijoly, D., Le Strat, P., Courel, L., Poli, E., Dromart, G., Elmi, S., 1996. Stratigraphic record of the structural evolution of the western extensional margin of the Subalpine Basin during the Triassic and Jurassic, Ardèche, France. Marine and Petroleum Geology 13, 625–652.
- Romer, A.S., 1971. The Chanares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. Breviora 378, 1–10.
- Sereno, P.C., 1991. Basal archosaurs: Phylogenetic relationships and functional implications. Journal of Vertebrate Paleontology 11, 1–53.
- Sereno, P.C., Arcucci, B.A., 1990. "Thecodonts", "ornithosuchians" and ankles "types": a review of the evidence and alternative archosaur phylogeny. Journal of Vertebrate Paleontology 10, 42A.
- Sereno, P.C., Arcucci, A.B., 1993. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. Journal of Vertebrate Paleontology 13, 385–399.
- Sereno, P.C., Arcucci, A.B., 1994. Dinosaurian precursors from the middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. Journal of Vertebrate Paleontology 14, 1: 53–73.
- Sereno, P.C., Forster, C.A., Rogers, R.R., Monetta, A.M., 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. Nature 361, 64–66.
- Reig, O.A., 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriasico superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). Ameghiniana 3, 3–20.
- Steel, R., 1970. Saurischia. In: Kuhn, O. (Ed.), Encyclopedia of Paleoherpology. Fischer. G. Verlag, Iéna 14. pp. 1–87.
- Thulborn, R.A., 1993. A tale of three fingers: ichnological evidence revealing the homologies of manual digits in Theropods Dinosaur. In: Lucas, S.G., Morales, M. (Eds.), The nonmarine Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Sciences 3. pp. 461–463.
- Weems, R.E., 1992. A re-evaluation of the taxonomy of Newark Supergroup Saurischian dinosaur tracks, using extensive statistical data from a recently exposed tracksite near Culpeper, Virginia. In: Sweet, P. (Ed.), 26th Forum on the Geology of Industrial Minerals. Virginia Division of Mineral Resources Publication 119, pp. 113–127.
- Van der Waerden, 1967. Statistique Mathématique. Dunod, Paris.