



**HAL**  
open science

**Les pistes d'archosauriens : *Kayentapus ubacensis* nov. isp. (théropodes) et crocodylomorphes du Bathonien des Grands-Causse (France). Conséquences paléo-biologiques, environnementales et géographiques.**

Georges Gand, Emmanuel Fara, Christophe Durllet, Jean-David Moreau, Gwénaél Caravaca, Louis Baret, Daniel André, Raymond Lefillatre, Alain Passet, Michel Wiénin, et al.

► **To cite this version:**

Georges Gand, Emmanuel Fara, Christophe Durllet, Jean-David Moreau, Gwénaél Caravaca, et al.. Les pistes d'archosauriens : *Kayentapus ubacensis* nov. isp. (théropodes) et crocodylomorphes du Bathonien des Grands-Causse (France). Conséquences paléo-biologiques, environnementales et géographiques.. *Annales de Paléontologie*, 2018, 104 (3), pp.183-216. 10.1016/j.annpal.2018.06.002 . hal-01864615

**HAL Id: hal-01864615**

**<https://hal.science/hal-01864615>**

Submitted on 26 Feb 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

**Les pistes d'archosauriens : *Kayentapus ubacensis* nov. isp. (théropodes) et crocodylomorphes du Bathonien des Grands-Causse (France). Conséquences paléobiologiques, environnementales et géographiques**

**Archosaurian trackways: *Kayentapus ubacensis* nov. isp. (theropods) and crocodylomorphs from the Bathonian of the Grands-Causse (France). Palaeobiological, environmental and geographical implications**

Gand Georges<sup>1</sup>, Fara Emmanuel<sup>1</sup>, Durllet Christophe<sup>1</sup>, Moreau Jean-David<sup>1</sup>, Caravaca Gwénaél<sup>1</sup>, Baret Louis<sup>2,3</sup>, André Daniel<sup>2</sup>, Lefillatre Raymond<sup>2</sup>, Passet Alain<sup>2</sup>, Wiénin Michel<sup>2</sup>, Gély Jean-Paul<sup>4</sup>

1 : Biogéosciences (UMR- CNRS/uB 6282), Université de Bourgogne-Franche- Comté, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon.

2 : Spéléo-Club de l'Engarenne (Gard et Lozère).

3 : Association Paléontologique des Hauts Plateaux du Languedoc (APHPL), 14 chemin des Ecureuils, 48000 Mende (Lozère)

4 : Le Capelan, Meyrueis (Lozère)

**Mots-clés :** ichnites, *Kayentapus ubacensis*, nov. isp., théropodes, crocodylomorphes, Bathonien, France.

**Résumé.** Deux sites à traces de pas tridactyles II-IV de théropodes et de « probables » sauropodes des Grands Causse, sommairement décrits en 2006, sont ici réétudiés. Il s'agit des sites du Capelan (commune de Meyrueis, Lozère) et de la Garène (commune de La Roque-Sainte-Marguerite, Aveyron), tous deux d'âge Bathonien. En 2012, l'un d'entre eux (Le Capelan) a fait l'objet d'une fouille et d'un agrandissement, permettant la découverte de nombreuses traces. Dans le site du Capelan, 102 épireliefs concaves, compris entre 11 et 36 cm de longueur, appartiennent à, au moins, 21 pistes ; la plus longue étant visible sur 37 mètres. Dans l'ensemble, ces empreintes sont presque aussi longues que larges avec un angle moyen II-IV dépassant un peu 70°. Les plus grandes d'entre elles, égales ou supérieures à 24 cm de longueur, ont été comparées, statistiquement avec différents ichnotaxons du Jurassique moyen et supérieur et pour lesquels une synthèse est proposée. Il en ressort que les traces caussenardes, celles du Capelan et de la Garène, peuvent être groupées dans l'ichnogenre *Kayentapus*. Elles correspondent à une nouvelle ichnoespèce *K. ubacensis* nov. isp. qui est attribuée à de grands théropodes Tetanuræ, probablement des mégalosauridés. Au Capelan, il faut leur ajouter quelques traces de nages dues à des crocodylomorphes. L'examen des supposées traces de sauropodes révèle qu'il s'agit de cupules d'érosion ainsi que de concavités indiquant l'emplacement de troncs d'arbres. L'analyse sédimentologique indique un environnement paralique calme, comprenant des lagunes et baies d'eau douce à saumâtre. Elles sont séparées de lagons dysoxiques par des flèches littorales, finement calcarénitiques et par des « tidal flats » (estran, vasières), propices au développement de tapis microbiens qui ont permis une bonne préservation des empreintes. Malgré la présence avérée de « mangroves », la principale interface à traces de pas du Capelan était un espace relativement ouvert où des théropodes, de tailles différentes, se sont déplacés dans toutes les directions avec, toutefois, une majorité de piste dirigée vers le nord. La paléogéographie pour le Bathonien inférieur et moyen confirme une zone côtière à faible relief, bordant à l'ouest le seuil cévenol alors probablement émergé.

**Key-words:** ichnites, *Kayentapus ubacensis*, nov. isp., theropods, crocodylomorphs, Early Bathonian, France.

**Abstract.** Two tracksites yielding tridactyl footprints II-IV of theropods as well as supposedly sauropod tracks from the Causse Basin, briefly described in 2006 are reinvestigated. They are the Capelan tracksite (Meyrueis, Lozère) and the Garène tracksite (La Roque-Sainte-Marguerite, Aveyron), both Bathonian in age. In 2012, one of them (Le Capelan) was excavated and enlarged, allowing the discovery of numerous new tracks. In the Capelan tracksite, 102 concave epireliefs, 11 to 36 cm long, represent at least 21 trackways; the longest being visible along 37 meters. Footprints are

almost as long as wide and show a large divarication angle II-IV (up to 70°). The largest of them (more than 24 cm long) were statistically compared with different Middle and Upper Jurassic ichnotaxa for which a synthesis is proposed. Tracks from the Causses Basin as well as those from the Capelan and the Garène tracksites can be ascribed to the ichnogenus *Kayentapus*. We propose a new ichnospecies *K. ubacensis* nov. isp. Whose trackmakers were tetanurian theropods, probably megalosaurids. At the Capelan, some marks are tentatively interpreted as swim tracks of crocodylomorphs. The supposedly sauropod tracks are here reinterpreted and considered as erosion cups and as concavities indicating the location of tree trunks. The sedimentological analysis indicates a paralic environment including lagoons and freshwater to brackish bays. They were separated from dysoxic lagoons by calcarenitic coastal barrier spits, and by tidal flats where microbial mats contributed to the good preservation of trackways. Despite the presence of « mangroves », the main track-bearing surface from the Capelan was quite open and visited by megalosaurid dinosaurs of various size, moving in all directions but preferably to the North. The regional palaeogeography of the early-middle Bathonian is in accordance with a coastal area with low relief, bordering the “Seuil Cévenol” which was probably emerged.

## 1. Introduction

A l'échelle mondiale, les restes squelettiques de dinosaures sont relativement rares dans les dépôts du Jurassique moyen (Rauhut et López-Arbarello, 2008), bien que de nouvelles découvertes viennent régulièrement combler cette lacune (Salgado et al., 2017). Par contre le contenu du registre ichnologique de cette même période, d'abord faible il y a une vingtaine d'années (Lockley et Meyer, 2000 ; Kvale et al., 2001 ; D'Orazi Porchetti et al., 2016), s'est beaucoup enrichi comme l'attestent les travaux de Xing et al., 2013a, b ; 2014, 2015 et Wings et al., 2007. En France, dans le Bathonien, la découverte de traces de pas de dinosaures a été assez longtemps limitée aux 2 sites brièvement présentés *in* Sciau et al. (2006), jusqu'à cette nouvelle observation survenue, assez récemment, dans le Causse de Sauveterre par Moreau, 2017. Mais c'est encore peu, par rapport à ceux, beaucoup plus nombreux de l'Hettangien-Sinemurien des Causses qui furent mentionnés ou décrits, successivement par Monod (1935), Thaler (1962), Fuchs (1964), Ellenberger et Fuchs (1965), Ellenberger (1988), Demathieu (1990, 1993), Demathieu et Sciau (1995, 1999), Demathieu et al. (2002), Sciau (2003), Gand et al. (2007), Moreau (2010, 2011), Moreau et al. (2012b, 2012c, 2014, 2017, 2018).

Cette richesse ichnologique du Lias contraste, néanmoins, fortement avec l'absence de restes squelettiques de dinosaures de même âge, à la différence du Bathonien dans lequel ces restes biologiques sont représentés par des dents isolées de théropodes et d'ornithischiens indéterminés (Kriwet et al., 1997 ; Knoll et López-Antoñanzas, 2014). C'est d'ailleurs aussi dans les niveaux de la base de cet étage que furent trouvées leurs traces de pas dans les gorges de la Dourbie et de la Jonte. Réduit d'abord à quelques empreintes, ce corpus ichnologique du Dogger restait mal connu. C'est pourquoi le site de la Jonte fut agrandi avec pour résultat la découverte d'un assez grand nombre d'empreintes de pas nouvelles qui, avec les plus anciennes, font l'objet de ce travail. Après être décrites biométriquement, elles sont comparées avec les ichnites du Jurassique moyen et supérieur de diverses régions des USA, d'Europe et de la Chine afin d'établir leur ichnotaxinomie. A l'issue de cette étude, nous proposons la création d'une nouvelle ichnoespèce pour le Bathonien. Son attribution paléozoologique est ensuite discutée ainsi que le paléoenvironnement dans lequel ces *Kayentapus ubacensis* nov. isp. ont été faits.

## 2. Localisation et âge des niveaux à traces de pas

### 2.1. Localisation

Les empreintes tridactyles décrites dans cette étude se situent au cœur du Bassin des Causses, au sud du Massif Central français (Fig. 1A). Elles appartiennent à deux sites de fond de vallée, séparés, l'un de l'autre, d'environ 15 kilomètres à vol d'oiseau.

*Le site du Capelan* (44°11'34.94"N - 3°24'16.59"E), le plus riche en empreintes tridactyles, est situé à 2,5 kilomètres en aval du village de Meyrueis, près de Capelan, dans le lit de la Jonte (Fig. 1 A, secteur 1) (Brouder et al., 1977 ; Gèze et al., 1977). Sa principale surface à ichnites n'est exondée qu'en période d'étiage prononcé, souvent à la fin de l'été et au début de l'automne. Elle fut

découverte, en 2005, par Solène Ferrari puis authentifiée par les spéléologues André (1988) et Wiénin (1988).

Le second site, dit de la Garène (44°05'50,99"N ; 3°16'84"E), fut trouvé en 2005 par Jacques Sciau (Sciau et al., 2006). Cette localité correspond à plusieurs niveaux qui affleurent dans le lit du torrent de la Garène, qui rejoint la Dourbie à la hauteur du hameau de Jouque-Merles (commune de La Roque-Sainte-Marguerite ; Fig. 1A, secteur 2) ; Gèze et al. (1985) ; Gèze et Paloc (1986).

## 2. 2. Lithostratigraphie et âge des niveaux à empreintes tridactyles

D'un point de vue lithostratigraphique, les deux sites appartiennent à la formation bathonienne des Calcaires à Stipites (FCS) qui s'étend sur une large partie des Grands Causses (Charcosset et al., 1996, 2000 ; Cizak et al., 1999, 2000 ; Charcosset, 2000). Les stipites sont des fines couches charbonneuses qui s'intercalent avec des lamines argileuses et surtout avec des bancs de calcaires micritiques d'épaisseur pluri-décimétriques. Les plus épaisses des couches charbonneuses (rarement plus de 50 centimètres d'épaisseur, pour une extension kilométrique à infra-kilométrique), sont situées à l'extrême base de la formation et furent exploitées dans des petites concessions (Rouire, 1946). Dans les Gorges du Tarn et dans les Gorges de la Dourbie, on peut voir ces charbons en maints endroits, à l'entrée d'anciennes galeries (Saint-Rome-de-Dolan, Bombes, Fig. 1 H-I ; Saint-Sulpice-Trévezel...) et le long des routes dont celle allant de Sainte-Marguerite à Montméjean (Fig. 1 G) et de Cantobre à Trèves (Fig. 1 F). Les sites à traces de pas tridactyles de Capelan et de la Garène s'inscrivent dans la moitié inférieure de la FCS, mais toujours au-dessus de ses niveaux basaux qui contiennent les couches charbonneuses les plus épaisses. Les surfaces à ichnites tridactyles sont conservées au sein et aux toits de bancs de calcaires laminés, alternativement micritiques, peloïdaux, micro-bioclastiques et cyanobactériens, mis en place dans un environnement de dépôt qui est analysé au chapitre 5. 1 du présent article.

**Site du Capelan.** Dans ce secteur, la FCS a une épaisseur qui approche 140 mètres. Elle repose sur le membre des Calcaires Oolithiques Blancs (COB) dont le toit se situe stratigraphiquement à environ 50 mètres sous le site à empreintes de Capelan. Sur la base d'études stratigraphiques antérieures, et sur la base de fossiles que nous avons collectés, un âge Bathonien inférieur peut être proposé pour les dépôts de ce site. Cette datation se fonde sur les six éléments qui suivent :

- Les COB reposent sur des dépôts calcaires et dolomitiques qui ont régionalement livré des brachiopodes et une ammonite de la zone à *Humphriesianum* de la fin du Bajocien inférieur (Cizak et al. 1999).

- La base et la partie médiane des COB ont livré des brachiopodes du Bajocien supérieur (Charcosset et al., 1996 ; Cizak et al., 1999).

- A une dizaine de kilomètres au NW du site de Capelan, il existe un vaste épanchement basaltique synsédimentaire (Roux et Senaud, 1981 ; Bellon et al., 1986), qui est scellé par la partie supérieure des COB. Cette coulée basaltique a été datée par Ar40/Ar39 de 168,0 +/- 0,4 M (Dromart et al., 2005), ce qui correspond approximativement à la limite Bajocien-Bathonien (Gradstein, 2012).

- Non loin de cette coulée, nous avons récolté le brachiopode *Ivanoviella ardescica* au sommet des COB, ce qui permet de l'attribuer au Bathonien basal, tout comme cela avait été également établi, plus au sud (Charcosset, 1998).

- Sur le site de Capelan, mais à une vingtaine de mètres au-dessus du principal niveau à empreintes tridactyles, nous avons récolté une ammonite du genre *Gracilisprintes* sp. dont l'extension biostratigraphique couvre l'intervalle Bajocien terminal – base du Bathonien moyen (détermination de Jacques Thierry).

- Toujours dans ce secteur de Meyrueis, la partie médiane de la FCS, à plus de 30 mètres au-dessus des niveaux des traces tridactyles) a livré une faune de brachiopodes et de foraminifères benthiques indiquant le Bathonien moyen (Charcosset, 1998 ; Andreu et al., 1999 ; Cizak et al. 1999 ; Charcosset et al., 2000).

**Site de de la Garène.** Dans la vallée de la Dourbie, près de Bombes, la FCS a une épaisseur avoisinant 120 m. Sa base est bien visible à l'entrée d'une ancienne galerie de mine de charbon, 500 m en amont de ce hameau, (Fig. 1 H, I). A quelques kilomètres plus au NE, au niveau de Jouque-Merles et de la confluence avec le torrent de la Garène, proche du site à empreintes, l'épaisseur de la FCS

semble plus proche de 100 m. Les 7 niveaux à traces de pas tridactyles Fi1-Fi7 du site (Fig. 2A) sont situés dans les 20 premiers mètres de la FCS, bien que cette base ne soit ici pas visible du fait de failles et d'affleurements discontinus. Aucune ammonite ni aucun brachiopode n'ont été collectés dans le cadre de la présente étude. Cependant, par comparaison et corrélation avec le site de Capelan, un âge Bathonien inférieur est également proposé. Les synthèses stratigraphiques régionales (Charcosset, 2000 ; Charcosset et al. 1996, 2000 ; Ciszak et al., 1999, 2000) sont compatibles avec cette proposition, sans toutefois exclure la possibilité du début du Bathonien moyen.

### 3. Etudes biométrique et paléontologique des ichnites

#### 3. 1. Matériel et méthodes d'études

En tenant compte du site de Gayrand, observé dans la falaise de la rive gauche (Moreau et al., 2012a), en partie détruit par une crue de la Jonte, c'est aujourd'hui, environ 120 traces de pieds fonctionnellement tridactyles d'animaux bipèdes qui ont été répertoriées dans le lit de rivières. Elles sont réparties à la surface de plusieurs dalles calcaires et correspondent à des épireliefs concaves qui ont été diversement usés par l'écoulement de l'eau.

Beaucoup d'empreintes sont ainsi réduites au seul contour externe et lorsque les coussinets digitaux sont visibles, ils ne sont généralement pas assez complets pour mesurer les traces des orteils avec certitude. Leurs dimensions biologiques restent donc difficiles à connaître. Autre conséquence, il est impossible, de localiser les points homologues inter-phalanges qui permettraient d'aborder une étude morphométrique de type TPS ou Procrustes. En raison d'une grande variabilité morphologique, visible à l'œil nu, l'étude des contours par une des méthodes de Fourier est apparue aussi également inemployable. Pour ces diverses raisons, nous n'avons mesuré que les caractères L (= longueur totale de la trace), W (= dimension de l'écartement entre les orteils II et IV. Nous avons vérifié que sa valeur est très proche de l = largeur mesurée par d'autres auteurs), D (= dimension de la partie distale du doigt III, dépassant le segment II-IV), comme il est précisé sur le schéma A1s (Fig. 7). L'angle II-IV ou T est lu après avoir déterminé les axes de ces derniers orteils qui ne convergent pas toujours, sur le bord distal postérieur de la trace. Dans le cas de mesures difficiles, dues souvent à la courbure digitale, la schématisation de squelette pédieux aide à définir l'orientation de ces axes.

En définitive, ces ichnites seront étudiées morphologiquement puis biométriquement lorsque l'effectif est suffisant. Nous utiliserons alors les paramètres statistiques suivants, pour chaque caractère choisi (dimensions et rapports) : n (= effectif), m (= moyenne), e-t (= écart-type), k% (= coefficient de variation), b1-b2 (borne 1 - borne 2, 95%), vm-vM (= valeurs minimum et maximum). Les dimensions indiquées sont en cm et en degrés pour les angles. Toutes ces données sont précisées dans les tableaux 1-3. Les numéros des colonnes 1 à 25 désignent les échantillons de traces de pas qui sont utilisées dans notre étude. Ils sont précisés dans le texte et dans la légende des tableaux.

Les échantillons statistiques seront comparés à partir des rapports L/W, L-D/D et de T, aux niveaux des moyennes et des variances avec les tests t et F, après avoir vérifié que les séries de mesures concernées s'adaptent ou non à la loi normale. Les tests utilisés sont ceux du logiciel Statistica : Kolmogorov-Smirnov (K-S) et son dérivé le test de Lilliefors (L) ainsi que celui de Shapiro-Wilks (S-W), plus couramment utilisé. Tous les calculs ont été réalisés avec la gamme logicielle Statistica (StatSoft, Inc, 1997). Le tableau 4 représente le bilan des comparaisons statistiques des moyennes des rapports L/W, L-D/D et T, entre des couples d'ichnoespèces, en précisant la non-significativité (NS) ou la significativité non (S) de leurs différences, par rapport au seuil p 5%. Dans le premier cas N-S, les valeurs de p ont été précisées dans le texte lorsque  $p > 0,05$  et dans le second (S) par  $p < 0,01$ .

La répartition des points-empreintes des ichnoespèces étudiées est illustrée dans plusieurs graphes L/W, L-D/D et T/ f(L). Ils sont rassemblés dans la figure 11 A-J.

Les données numériques, relevées sur les pistes, telles que les dimensions de l'enjambée, la valeur de l'angle du pas, permettront en outre d'aborder l'orientation des membres postérieurs ainsi que la vitesse de déplacement de certains animaux. Tous ces caractères ont été définis, de manière similaire, par plusieurs ichnologues (Demathieu, 1970 ; Haubold, 1971 ; Gand, 1987 ; Gand et al., 2007).

#### 3. 2. Traces de pas tridactyles du torrent de la Garène (Jouque-Merles)

Sciau et al. (2006) identifièrent 4 pistes, notées Pt1 à Pt4. Les 3 premières furent observées sur «la surface fossilifère n° 3», nommée ici Fi5. Elle est localisée au sommet d'un banc calcaire finement laminé dans lequel on observe aussi des rides de courant (Fig. 2 A-E, G). Les 2 autres pistes Pt1 et Pt2 qui ont été réétudiées par Caravaca (2012) avec les sigles G1 et G2 (Fig. 2 F, H ; Fig. 3 G), comportent des empreintes, aussi longues que larges avec  $L = 30$  cm pour P1 et P2 de la piste G2 (Fig. 3 E-F; H 5-6) et  $L = 25$  cm pour G1 (Fig. 3 C-D ; H 3-4). Pour chacune d'entre elles, l'angle II-IV est grand, voisin de  $80^\circ$  ; valeur qui suggéra leur appartenance à *Dilophosauripus* Welles (1971). La trace P3 fut attribuée à la piste Pt1 (= G1), par Sciau et al. 2006 et à G2 (= Pt2) in Caravaca (2012). Dans un cas comme dans l'autre, l'angle du pas est faible ( $149-145^\circ$ ).

La piste Pt3 n'a pas été retrouvée, au cours de notre étude de janvier 2012. Sciau l'a dit composée de 3 pas, distants de 96 cm chacun. Les empreintes de pieds II-IV digitigrades sont plus longues ( $L = 30$  cm) que larges ( $l = 18$  cm). Elles furent rapprochées de *Grallator minusculus* Hitchcock (1858), présent dans la Fm Dolomitique hettangienne des Grands-Causses (Demathieu et al., 2002)

La piste Pt4 du niveau 6 *sensu* Sciau et al. (2006) est peu visible car presque effacée par le flot du torrent. Elle est située sur la surface Fi7, au-dessus du banc calcaire repère n° 17 (Fig. 2A, C-D ; 3, I-K). On y remarque 2 pas, longs de 108 cm. Avec un éclairage favorable, la trace P1 apparaît assez nettement. Elle est également presque aussi longue que large ( $L \times l = 25 \times 22$  cm). L'angle du pas est proche de  $180^\circ$ .

Avant d'arriver sur la surface Fi7, on escalade le ressaut n° 2 au milieu duquel apparaît, en coupe, un joint ondulé JO qui sépare 2 bancs calcaires (Fig. 2 A, C-D). L'interface Fi6 du niveau inférieur, (Fig. 3, I-J), montre une structure circulaire bordée par un anneau en relief de 90 cm de diamètre, (Fig. 3J, BR) qui est analogue au bourrelet de refoulement qui entoure les traces d'autopodes de sauropodes. La présence de telles empreintes reste à prouver par le dégagement de cette surface, peu accessible.

Trois autres niveaux à traces de pas tridactyles ont été aussi repérés en-dessous de Fi5. Du bas vers le haut, c'est d'abord Fi1 qui est localisé à la limite entre le niveau à plaquettes P65 et le banc calcaire repère n° 11 (Fig. 2A). On y distingue un pas P1-P2, long de 94 cm, (Fig. 2 I), peu visible en raison de l'usure mécanique d'origine torrentielle. Les empreintes de pied sont aussi longues que larges ( $L = 15$  cm) et montrent un angle II-IV très grand, voisin de  $115^\circ$  pour P2 (Fig. 3, A-B ; H 1-2).

Les surfaces Fi2 et Fi3 sont situées, de part et d'autre, du niveau à plaquettes P62 (Fig. 2 A-B). Quelques empreintes tridactyles y furent découvertes par Marc Bécaud au sommet de lits calcaires. Elles n'ont pas été retrouvées par les auteurs en 2012. Fi4 est un niveau justifié par l'existence d'une seule empreinte, observable dans le banc calcaire qui surmonte P62.

### **3. 3. Traces de pas tridactyles de la Jonte (site du Capelan)**

#### **3. 3. 1. Données de 2006 et de 2010**

Nous avons représenté sur la figure 4 A, l'endroit précis où ont été découvertes, par Solène Ferrari, les grandes traces de pas tridactyles, longues d'une trentaine de cm. On y voit seulement les 4 empreintes de pied (P36-P33), d'une piste (dite P dans notre étude) qui en montrait seulement 8, orientées dans la même direction que celle du lit de la Jonte. Au niveau de l'empreinte P30 (Fig. 6), celle-ci a été piétinée par un animal se dirigeant vers le nord-ouest. Il a laissé la piste B (Fig. 6), qui est représentée par 7 ichnites consécutives, très usées. Ces 2 pistes P et B se prolongent, comme toutes les autres, sous un banc calcaire, décimétrique, dont la surface CE est maculée de nombreuses cupules d'érosion (Fig. 4 G et 5A). Ces dernières structures furent attribuées à des sauropodes (Sciau et al., 2006 : 7-8). Au cours de leurs expertises, les auteurs nommèrent *Eubrontes*, les grandes empreintes des pistes P et B et découvrirent aussi sur le « niveau 3 » (= Fi1 ici), une petite empreinte tridactyle de 15 cm de longueur, similaire aux *Grallator* de l'Hettangien-Sinémurien régional (Demathieu et al., 2002). Quelques années après, en 2009, de fortes crues enlevant une petite partie de ce niveau, permettaient aux paléontologistes caussenards Louis Baret et Jean-David Moreau de reconnaître quelques autres *Grallator* déformés sur cette même surface 3, nommée depuis 2006, OC1 in Caravaca (2012) et Fi1 dans ce travail.

#### **3. 3. 2. Données de 2012 et 2013**

##### **a-Le dégagement de la piste P**

En raison de l'usure mécanique des 2 grandes pistes « historiques », P et B, recouvertes depuis fort longtemps par la rivière durant une grande partie de l'année, l'un de nous (GG), entreprit des démarches auprès des personnes concernées pour dégager d'autres empreintes de la piste P. C'est au cours d'une réunion préparatoire, en avril 2012, que Michel Wiénin découvrit aussi une grande trace tridactyle, sur un bloc éboulé, provenant d'un niveau non repéré de la falaise de la rive gauche de la Jonte. Après cette rencontre avec les représentants des organismes concernés et les autorisations, le travail de dégagement fut effectué par des spéléologues sous la direction de Daniel André (Fig. 5 C), le 12 septembre 2012, à la faveur d'une période d'étiage prononcé (Fig. 5 A, B, D). A l'issue de ce travail, un carroyage permit d'établir un premier montage photographique qui reste très utile pour repérer toutes les empreintes qui ont été observées dans ce site agrandi. Une nouvelle mission fut néanmoins nécessaire, en septembre 2013, pour produire un plan d'ensemble des pistes (Fig. 6), qui soit plus fidèle que le précédent. Les figures 5 F, H-J montrent les acteurs de ces nouveaux levés.

### ***b-Vue d'ensemble des pistes observées sur la surface Fil***

Les figures 4 A et 5, A-B, K montrent plusieurs vues partielles du site à ichnites qui est entièrement schématisé sur la figure 6. Hormis les traces de pieds P1 à P28 de la piste P et celles qui leurs étaient proches (piste A et X1-21), la majorité des autres formant les pistes C à K ont été mises à jour au cours d'un étiage exceptionnel, puisqu'elles sont situées dans une zone du lit de la rivière qui est toujours inondée. Quelques-unes d'entre elles avaient été néanmoins aperçues par des membres de l'Association Paléontologique des Hauts Plateaux du Languedoc (APHPL) dont Guillaume Bessière, Joachim Jeanneau et Vincent Trincal, à travers le flot déformant de la Jonte. L'assèchement relatif de cette zone, en septembre 2012, fut l'occasion de lever ces traces, fort usées, réduites à quelques empreintes digitales incomplètes, dans la piste K.

Après un nettoyage, les dimensions de la surface Fil étaient, en 2013, de 36 m pour la longueur et de 6 m 50 pour la largeur, dans la partie sud-ouest, réduite à 2 m à l'est, au niveau de la trace P37. Sur cette bande d'environ 140 m<sup>2</sup>, nous avons distingué 21 pistes, surtout orientées vers le nord pour 66,64 % avec 38,08 % vers le nord-est et 28,56% vers le nord-ouest. Les autres directions ont été aussi suivies vers le sud, 33,68 %, comprenant, 19,4 % vers le sud-est et 14,28% vers le sud-ouest. Il s'agit donc d'une zone de passage, apparemment sans obstacle physique et biologique (végétaux) qui a été empruntée par des animaux, dans toutes les directions. Nous n'en voyons qu'une petite partie qui a été dégagée naturellement par l'érosion de la Jonte et par nos travaux de 2012.

## **3. 3. 3. Description des traces de pieds ; comparaison avec les autres ichnotaxons du Bathonien**

### ***a-Morphologie***

102 empreintes représentées surtout par des épireliefs concaves ont été relevées sur la surface Fil. Elles ont été faites sur un niveau calcaire de faciès F4 (Fig. 4), sillonné par un dense réseau de fentes de dessiccation (Fig. 5, A, D), totalement érodé, dans les parties est et nord-ouest du site. Elles ont été, généralement, recouvertes par des sédiments calcaires de même nature (F4) (Fig. 4 A). Dans les 2 cas, il en est résulté des hyporeliefs convexes naturels (notés Hyp), dont quelques-uns sont restés, partiellement ou complètement, dans les épireliefs concaves au cours de l'agrandissement de la piste P, évoqué plus haut. Ces couples d'empreintes masquées par leur contre-empreinte Hyp sont illustrés par les images Fig. 4, E ; Fig. 5 D et plusieurs autres sont aussi visibles sur les figures 9-10.

Toutes ces ichnites sont tridactyles et constituent des images, plus ou moins fidèles de la plante des pieds puisque leur morphologie dépend initialement de la nature sédimentaire du substrat (boue calcaire, plus ou riches en cyanobactéries), de son hygrométrie et de l'allure des ichnopodites. Mais en raison de leur érosion mécanique par la rivière Jonte, celles des pistes B-D, J, L, K E-G, K-L sont réduites au seul contour, dans bien des cas.

Les traces montrant le plus de détails anatomiques sont celles des pistes A et P. L'empreinte A1 (Fig. 7, A1 et A1s) indique, à cet égard, clairement la présence des griffes et des coussinets digitaux. Il y en a clairement 2 pour l'orteil II, 3 pour III et 3, voire 4 pour IV. Les 3 autres dits : digito-métatarsiens (= d-m) n'y sont pas distinctement représentés, dans la grande majorité des cas. Les traces des coussinets semblent fusionnées pour former un talon concave dans sa partie distale. Avec un orteil IV légèrement plus grand que le II, ces 2 derniers, sont assez écartés du doigt III, avec une valeur, un

peu plus forte pour le IV. Il en résulte une empreinte de pied qui a une symétrie, presque bilatérale. Ce qui n'est plus le cas lorsque le d-m de l'orteil II n'est pas imprimé (Fig. 7, B3, X20 ; P 25, fig. 8 et 10),

#### ***b-Biométrie (tableaux 1-4)***

Les longueurs des ichnites de Capelan sont comprises entre 11 et 36 cm. Nous y avons distingué 3 sous-ensembles d'empreintes. Les plus grandes sont comprises entre 25 et 36 cm de longueur et regroupent les pistes P, E, G, F, A, C et 9 empreintes isolées dites X. Dans ce sous-ensemble dit PECX,  $n = 62$ ,  $mL = 30$  cm,  $vm-vM = 25-36$  cm avec, pour la piste P :  $n = 29$ ,  $mL = 31,1$  cm ;  $vm-vM = 25-36$  cm et pour la piste C :  $n = 6$ ,  $mL = 26,2$  cm ;  $vm-vM = 25-28$  cm.

Les valeurs de l'angle II-IV (= T) sont comprises entre  $60^\circ$  et  $73^\circ$  ( $m = 69^\circ$ ) pour les trois traces de la piste A. Elles sont à comparer avec celles de la piste P avec  $n = 16$ ,  $m = 67^\circ$ ,  $vm-vM = 52-80^\circ$  avec  $k\% = 11$  et avec le sous-ensemble PECX dans lequel,  $n = 46$ ,  $m = 73^\circ$ ,  $vm-vM = 50-97^\circ$  avec  $k\% = 13,36\%$ . Un tel écart, de plus de  $47^\circ$ , pose le problème de la fiabilité de quelques mesures extrêmes. Mais elles doivent être exceptionnelles car les valeurs de T (b1-b2 au seuil 95 %) sont comprises entre  $70$  et  $75^\circ$

Les empreintes de dimensions moyennes forment le *second sous-ensemble DIJ*, avec L compris entre 17 et 22 cm. Il correspond à 11 traces isolées dites X et à celles des pistes D ( $n = 5$ ,  $mL = 19,6$  cm ;  $vm-vM = 17-21$  cm), I ( $n = 3$ ,  $mL = 19,7$  cm,  $vm-vM = 19-21$  cm) ; J ( $n = 4$ ,  $mL = 20$  cm,  $vm-vM = 19-22$  cm).

Les plus petites sont X6a, b et X8 dont L est compris entre 11 et 13 cm. Ces dernières ont été regroupées dans le second sous-ensemble dit DIJ dont  $11 < L < 22$  cm et  $43^\circ < T < 96^\circ$  avec  $k\% = 12\%$  mais bornée entre  $66$  et  $76^\circ$  au seul 95%. Ces petites et moyennes traces formeront le **groupe DIJX**

#### ***c-recherche des groupes d'empreintes du site du Capelan.***

**= au sein du sous-ensemble PECX (= pistes P, E, G, F, A, C + traces X dont L = et > à 24 cm**

Après diverses vérifications statistiques, il s'avère que pour L/W, l'échantillon PAGFX satisfait aux 3 tests de normalité K-S, L, S-W. Il sera donc retenu pour les comparaisons avec  $n = 46$  ;  $m = 1,06$  ;  $b1-b2 = 1,03-1,1$  ;  $vm-vM = 0,87-1,33$  ;  $e-t = 0,1102$  ;  $k\% = 10,4$ .

Pour L-D/D, la combinaison PAGFX est aussi la meilleure mais avec 2 tests positifs : K-S et L. Les autres : P, PEC, PECX, le sont seulement avec K-S. **PAGFX** sera donc choisi avec  $n = 45$  ;  $m = 1,72$  ;  $b1-b2 = 1,60-1,84$  ;  $vm-vM = 1-3,37$  ;  $e-t = 0,4006$  ;  $k\% = 23,2$ .

L'angle T avec les combinaisons PEC, PECX et PAGFX est positif pour les 3 tests avec des valeurs de moyennes et de bornes très proches l'une de l'autre. Par souci d'homogénéisation, nous choisissons les données statistiques du dernier échantillon avec  $n = 36$  ;  $m = 73^\circ$  ;  $b1-b2 = 69-76^\circ$  ;  $vm-vM = 52-87^\circ$ ,  $e-t = 10,43$  ;  $k\% = 14$

**= au sein du groupe DIJX (pistes D, I, J, traces X) ;  $n = 26$  ;  $m L = 19$  cm ;  $vm-vM = 11-22$  cm)**

Bien que plus petites, certaines empreintes de ce dernier groupe sont morphologiquement semblables à celles de l'ensemble PAGFX mais avec l'orteil III qui paraît se prolonger, un peu plus en avant que dans le groupe PAGFX (X12-X20, 7). Elles se différencient assez nettement des ichnoespèces *Grallator* de l'Hettangien des USA, plus étroites et, dont l'orteil central, se projette beaucoup plus distalement (Lull., 1953 ; Olsen et al., 1998).

Les rapports L/W, L-D/D et T de DIJX sont distribués normalement d'après les 3 tests KS, L, SW (Tabl. 1-3 ; 18)

#### ***d-Comparaison des grandes traces du groupe PAGFX avec :***

**= les traces du groupe DIJX**

Les comparaisons entre les variances et les moyennes de PAGFX et DIJX sont significatives entre L/W et L-D/D ( $p < 0,01$ ) mais pas entre les angles T ( $p = 0,49$ ). On voit aussi que les intervalles b1-b2 de ce dernier caractère sont très proches (Fig. 11 ; Tabl. 1-2 ; 1, 18).

**= les traces *Eubrontes Hitchcock, 1845 des USA***

Lull a successivement redécrit cet ichnogenre en 1904, 1915 et 1953. Dans cette dernière version (1953 : 178), il précise qu'il rassemble les plus grandes et plus abondantes empreintes de théropodes bipèdes montrant des traces de griffes acérées à émoussées prolongeant de larges doigts aux coussinets bien définis. A une possible exception près, le hallux ou orteil I n'a pas imprimé le sol. Les 5 ichnoespèces, *E. giganteus* (Hitchcock, 1845), *E. approximatus* (Hitchcock, 1865), *E. platypus* (Lull, 1904), *E. divaricatus* (Hitchcock, 1865), *E. tuberatus* (Hitchcock, 1858), sont décrites avec des dimensions qui permettent d'avoir une série de 7 mesures qui a été comparée avec celle de PAGFX (Tabl. 1-4 ; 2, 1). Pour les 3 caractères concernés : L/W, L-D/D et T, les différences entre les moyennes dites t, sont toutes significatives, au seuil 5% ( $p < 0,01$ ), traduisant ainsi des populations d'ichnites différentes. En ajoutant les dimensions mesurées sur quelques autres traces de la collection d'Hitchcock, observées par GG dans le Muséum d'Amherst (inédit) et celles de Rainforth (2005), vues au même endroit, avec  $n = 14$  (Tabl. 1-4 ; 3, 1), les différences restent significatives ( $p < 0,01$ ). L'ajout de ces données a, néanmoins, rendu l'échantillon plus hétérogène pour la série L-D/D qui ne satisfait plus qu'au seul test K-S. Mais à l'issue de cette comparaison, il apparaît clairement que les empreintes de PAGFX ne sont pas des *Eubrontes*, bien que les morphologies digitales soient semblables dans chacun des cas.

Olsen (1980 a, b) réétudia les sites du « Newark Supergroup » de la vallée du Connecticut (USA) dans lesquels Hitchcock (1836-1865) avait récolté un grand nombre de traces de pas, actuellement conservées au collège d'Amherst dans le Pratt Museum. Dans son second article, à partir des ichnogenres *Grallator*, *Anchisauripus*, *Eubrontes*, récoltés dans la « Towaco Formation », d'âge Hettangien, il montra qu'il y avait un ralentissement régulier de la croissance de l'orteil III au cours du vieillissement des animaux, suggéré à partir de son graphe  $D = f(L-D)$ . D'où sa proposition « *It is reasonable to synonymize the junior names Eubrontes and Anchisauripus with the senior name Grallator* ». Mais, une vingtaine d'années après, à l'issue de la révision des empreintes de la collection Hitchcock, Olsen et al. (1998), revenaient sur cette dernière décision et redéfinissaient les 3 ichnogenres de Lull (1904-1953), en donnant la diagnose suivante pour *Eubrontes* : « *Large >25 cm long bipedal, functionally tridactyl ichnite with relatively short digit III, a broad pes, and a hallux which is rarely, if ever, impressed. Divarication of outer digits averaging (25-40°)* ». L'holotype est *Eubrontes giganteus*, Hitchcock, 1845, spécimen n° AC 15/3 qui remplace le n° 45/8, choisi par Lull (1904-1953)

Dans leur tableau de mesures, le caractère W, utilisé ici, n'est pas mesuré. Il est remplacé par T dont quelques valeurs sont indiquées :  $32^\circ$  pour leur type, *E. giganteus* et 5 autres pour *Eubrontes* isp. Avec  $n = 6$ , la moyenne est égale à  $35^\circ$  ;  $b1-b2 = 32-38^\circ$  ;  $e-t = 3, 3714$ . Ce qui, comparé à la moyenne de  $73^\circ$  qui est celle de PAGFX, constitue une forte différence, reconnue significative ( $p < 0,01$ ), par notre comparaison statistique.

#### = **Les traces *Eubrontes* du Trias supérieur et du Jurassique français**

Gand et al. (2007) ont présenté un inventaire détaillé des traces de pas, observées dans le Mésozoïque français. L'ichnogenre *Eubrontes* y a été trouvé dans le Trias supérieur et le Lias, en relative abondance dans celui des Causses (Demathieu, 1993 ; Demathieu et Sciau, 1999 ; Demathieu et al., 2002 ; Moreau et al., 2012c, 2014, 2018). Ces ichnites proviennent de nombreux sites de la Formation Dolomitique d'âge Hettango-Sinemurien et, non pas, « of likely Raetian age » comme l'écrivent Lucas et al. (2006).

Dans le graphe Facteur 2 (valeur de T) / Facteur 1 (Tailles) de l'ACP in Demathieu et al. (2002 : 66), l'ensemble constitué par les points-empreintes des *Eubrontes* caussenards contiennent la totalité des ichnoespèces décrites par Lull (1904-1953). Cet ensemble caussenard diffère de l'ichnogenre *Eubrontes*, *sensu* Lull 1953 par des traces plus grandes et par la valeur de l'angle T qui atteint  $73^\circ$ .

La comparaison statistique entre les empreintes PAGFX du Bathonien et ces *Eubrontes* des Causses (Fig. 11 ; Tabl. 1-4 ; 1, 4) montre que ces 2 ichnopopulations sont significativement différentes pour les caractères L/W et T avec  $p < 0,01$  mais pas pour L-D/D avec  $p = 0,15$ . Autrement dit, les empreintes du Bathonien sont nettement plus larges que les *Eubrontes sensu* Demathieu et al. (2002) ;  $73^\circ$  contre  $53^\circ$ , en moyenne.

Les *Eubrontes* mentionnées dans le Sinémurien de Figeac par Lange-Badré et Lafon (2000) et dans le Tithonien du Quercy par Mazin et al. (2000), Lange-Badré et al. (2000), l'ont été sur des

ressemblances morphologiques avec l'ichnogenre de Lull (1953). Dans chacun des cas, l'absence de mesures, ne permet pas de discuter de la pertinence de ces déterminations.

= ***Les traces Grallator minusculus (Hitchcock, 1858) et Grallator lescurei (Demathieu, 1990) du Lias français***

Ces deux dernières ichnoespèces correspondent à des empreintes tridactyles II-IV, d'une longueur moyenne de 30 cm. Elles ont été observées dans la Formation Dolomitique de l'Hettango-Sinemurien des Causses (Demathieu et al., 2002). Les moyennes des 2 caractères L/W et T diffèrent de manière significative ( $p < 0,01$ ) entre ces deux dernières et les traces de PAGFX. Il en est de même pour L-D/D, concernant *G. lescurei* avec  $p < 0,01$ ). Mais avec  $p = 0,66$ , l'inverse est constaté entre les échantillons PAGFX et *G. minusculus* (Fig. 11 ; Tabl. 1-3 ; 1, 5, 6).

= ***Les traces Dilophosauripus williamsi et Kayentapus hopii, Welles, 1971 des USA et du Lias français.***

Ces 2 ichnogenres ont été observés dans la Formation de Kayenta de l'Arizona daté du Lias moyen (Pliensbachien) in Lockley et Hunt (1995). Les 2 holotypes sont, aux niveaux de la forme et de leurs dimensions, similaires entre eux, et avec celui d'*Eubrontes divaricatus* (Lull, 1953 : 182-183). A partir de ces observations, on peut se demander si ces 2 premiers ichnotaxons ne sont pas des synonymes d'*E. divaricatus*. Pour le discuter, on voudra bien comparer les dimensions des caractères L, T, D, de chacun d'eux, sans oublier de tenir compte des moyennes concernant les 2 séries de mesures des ichnoespèces *Dilophosauripus williamsi* et *K. hopii*. Il y a bien entendu des différences dont l'une concerne les rapports des longueurs du pas sur le pied, successivement égaux à 3 ; 5,5 et 3,18. Celle de *Kayentapus* a été figée dans la diagnose alors qu'elle est la conséquence d'un angle du pas qui varie au cours de la locomotion comme, d'ailleurs, la morphologie et, en partie, les dimensions des traces de pieds.

Le rapprochement de ces ichnotaxons de la Formation de Kayenta avec *Eubrontes* n'a pas échappé à Lockley et Hunt (1995 : 119) puisqu'ils écrivent qu'ils sont «*Eubrontes-like in general appearance*». Ils notent aussi à la suite que «*the ichnogenus Dilophosauripus ...is not well preserved. Kayentapus, by contrast, is better preserved; it shows relatively slender digit impressions, pad impressions in the footprint, and wide angles of digit divarication.* ». Sans considérer *Dilophosauripus* comme *nomen nudum*, Lockley et Hunt (1995) et Lockley et al. (2011), recommandent *in fine* l'utilisation de *Kayentapus* au détriment de *Dilophosauripus* pour nommer les assez grandes à grandes traces de pas de Théropodes dont l'écartement angulaire II-IV est compris entre 60 et 72° dans l'ichnoespèce-type *K. hopii* mais entre 62 et 87° à l'échelle de la piste (Welles, 1971 : 35). Dans leur redescription de *Kayentapus*, Lockley et al. (2011) présentent tous les schémas des différents paratypes de la piste qui ont servi à définir *K. hopii*. On remarque ainsi que la marque du coussinet digito-métatarsien IV n'est pas toujours présente. Et, plutôt que de comparer les diverses traces *K. hopii* avec le seul holotype *Eubrontes giganteus sensu* Olsen et al. (1998), il aurait été beaucoup plus avisé d'y ajouter les diverses ichnoespèces, schématisées par Lull (1953) et par Rainforth (2005). On aurait alors constaté que la définition de l'ichnogenre *Eubrontes* ne peut pas correspondre à la seule représentation de l'holotype *sensu* Olsen et al. (1998) ; à moins de se ranger au seul argument typologiste et de faire fi de l'existence de la grande variabilité morphologique et morphométrique qui caractérise les traces de pas.

La similarité biométrique entre les ichnotaxons *Dilophosauripus* et *Kayentapus* est clairement démontrée en comparant, successivement, pour chacune d'entre elles, les valeurs des rapports L/W (1,19 et 1,19 ;  $p = 1,00$ ) ; L-D/D (1,58 et 1,88 ;  $p = 0,27$ ) et T (65° et 68° ;  $p = 0,62$ ), déterminées à partir des séries de mesures de Welles (1971), puisqu'il n'y a aucune différence significative. C'est la raison pour laquelle nous avons choisi le premier binôme *D. williamsi* pour nommer les nombreuses traces tridactyles observées dans les formations du Lias inférieur des Causses (e.g. Demathieu et al., 2002 ; Moreau, 2010, 2011 ; Moreau et al., 2012b, 2012c, 2014). Mais en se référant à Lockley et Hunt (1995), il conviendrait de choisir le second ichnogenre *Kayentapus* dont les traces sont beaucoup

plus informatives que celles de *Dilophosauripus* ; argument qui a fait consensus (Lockley et al., 2011). La comparaison des traces *K. hopii* avec celles de l'échantillon PAGFX du Capelan montre des similarités morphologiques entre les 2 ichnopathologies. Elles sont également patentes au niveau biométrique puisqu'il n'y a pas de différence significative entre les moyennes des caractères L-D/D ( $p = 0,46$ ) et T avec  $p = 0,19$ . Par contre, elle est faiblement significative, avec  $p = 0,03$ , entre les rapports L/W : 1,06 contre 1,19 (Fig. 11 ; Tabl. 1-4 ; 1, 8). Cette différence est corrélative d'un écartement des orteils II-IV, un peu plus faible pour *K. hopii* ; vérifiée par la valeur de T.

= **Les traces *Megalosauripus* du Jurassique moyen et supérieur des USA, Europe et Asie.**

De grandes traces tridactyles, de 30 à 45 cm de longueur, rapportées à cet ichnogène ont été mentionnées, près de Moab (USA, Utah), entre les « Entrade Sandstone » et la base de la Formation de Summerville, dans un « megatracksite », daté du Jurassique moyen (Lockley et Hunt, 1995). Quelques unes d'entre-elles, représentées in Lockley et al. (1996a), montrent des orteils assez larges aux coussinets bien dessinés avec la marque du seul coussinet digito-métatarsien IV, formant souvent le talon étroit de la trace. Avec ces mêmes caractères, d'autres traces, parfois déjà décrites, furent observées, non seulement aux USA mais aussi en Europe et en Asie. Toutes furent révisées et rassemblées dans l'ichnogène *Megalosauripus* (Lockley et al., 1996b ; 1998). Leur répartition stratigraphique est d'abord comprise entre l'Oxfordien terminal et le Kimméridgien en 1996, puis devient plus grande dans leur étude de 1998 puisque les auteurs précisent aux pages 333-334, que des « ...trackways resembling *Megalosauripus*, as defined herein, are emerging from the late Middle Jurassic of Portugal (de Santos, 1998) and England (Lockley et Meyer, 1999\*) ». L'intervalle va donc du « ...a late Middle Jurassic to early late Jurassic range... ». \* La date 2000 est indiquée sur le livre.

En se basant sur les schémas de l'holotype et des paratypes in Lockley et Hunt (1995) et Lockley et al. (1998), nous avons calculé L/W, L-D/D et mesuré T. La comparaison des 2 séries de mesures pour chacun des caractères indique des différences significatives avec  $p < 0,01$  dans chacun des cas, entre les ichnites de PAGFX et *Megalosauripus* (Fig. 11 ; Tabl. 1-4 ; 9). Elles sont la conséquence de morphologies différentes aux niveaux du talon plus allongé et d'un angle T plus petit ( $73^\circ$  contre  $42^\circ$ ) dans la seconde ichnoespèce. L'angle du pas y est aussi beaucoup plus variable, compris entre  $120$  et  $175^\circ$ , valeur différente dans l'échantillon PAGFX ( $140-179^\circ$  pour la piste P ;  $m = 167^\circ$ ).

Lockley et al. (1998) ont donné 2 tableaux de mesures concernant la longueur et la largeur des *Megalosauripus* de divers sites des USA (Bull Canyon, Moab, Westwater) et du Turkménistan (Khodja-Pil Ata). En utilisant le rapport Longueur/largeur (L/l), nous avons comparé ces 2 séries entre-elles et chacune d'elles avec la série L/l des traces figurées in Lockley et al. (1995, 1998). Précisons d'abord que chacun de ces 3 échantillons suit la loi normale (tests K-S, Lil, S-W positifs). On constate ensuite que les 2 premiers cités : USA ( $n = 35$  ;  $e-t = 0,1313$ ) et Turkménistan ( $n = 22$  ;  $e-t = 0,074$ ), diffèrent significativement ( $p = 0,003$ ), respectivement avec une moyenne de 1,32 contre 1,22. Il pourrait donc s'agir de 2 ichnoespèces différentes. Par contre, la moyenne de L/l de l'échantillon figuré ne diffère pas de celle de celui des USA (1,35-1,32 ;  $p = 0,59$ ) mais c'est le contraire avec celui d'Asie (1,35-1,22 ;  $p = 0,006$ ).

= **Dans le Jurassique de l'Oxfordshire (Angleterre)**, Day et al. (2004) ont étudié plusieurs pistes de sauropodes et de théropodes, d'un même niveau calcaire du Bathonien, observé dans la carrière d'Ardley, ouverte dans la Formation de White Limestone. Les 2 pistes de Théropodes, totalisant 100 traces de pieds tridactyles furent seulement rapprochées de *Megalosauripus sensu* Lockley et al. (1998), par les descripteurs Day et al. (2004). Mais cette attribution ichnogénérique fut confirmée par Lockley et al. (1998). Ce qui leur permit d'étendre la répartition stratigraphique de *Megalosauripus* au Jurassique moyen.

Ces ichnites anglaises sont grandes avec, pour certaines d'entre elles, des longueurs moyennes comprises entre 66 et 72 cm pour une largeur qui est située entre 47 et 51 cm. Mais comme les auteurs excluent dans leurs mesures les griffes et la pointe du talon et n'ont pas fourni de séries de mesures des caractères envisagés, il nous est impossible, en l'état, de comparer ces échantillons avec celui du Bathonien de Capelan : PAGFX. Disons que les quelques photos de leur article (pp 325-326) rappellent les proportions de certaines empreintes du Bathonien de Capelan. Mais précisons aussi que

l'angle du pas des pistes françaises varie beaucoup moins que pour les anglaises ; variation importante qui caractérise *Megalosauripus*, d'après Lockley et al. (1998).

= Une grande trace de pied tridactyle II-IV (L x l = 61 x 49 cm ; T = 70°), aux orteils larges et griffus, fut attribuée à *Megalosauripus* et aussi à *Eubrontes*. Elle fut trouvée dans la Formation de Scalby du Bathonien du Yorkshire anglais (White et al., 2006).

= **Les morphotypes « A, B, C » = cf. *Grallator*, *Eubrontes*, *Megalosauripus* du Jurassique moyen anglais (Oxfordshire)**

Après avoir décrit plusieurs pistes de sauropodes dans la Formation de Saltwick, d'âge Aalénien, du Bassin de Cleveland (Yorkshire anglais), Romano et al. (1999), Romano et Whyte (2003), Whyte et al. (2007) inventorièrent « 29 different morphotypes...which possibly represent at least 15 ichnotaxa » dans cette dernière formation et celle de Scalby, d'âge Bajocien-Bathonien. Les traces de leur groupe B, subdivisé en de nombreux sous-groupes furent rapprochés de *Grallator*, d'*Eubrontes* et de *Megalosauripus* pour la plus grande, évoquée plus haut. Quelques unes des empreintes, aux orteils II-IV bien écartés, figurées à la page 201 de leurs articles de 2003 et p. 124 de 2007, rappellent certaines morphologies caussenardes, vues sur le site de Capelan. Mais l'absence de séries de mesures ne permet pas de discuter, plus précisément, des possibles affinités des ichnites du Bathonien français avec celles du Yorkshire.

= **Les traces *Grallator*, *Anchisauripus* et *Eubrontes* du Jurassique moyen d'Ecosse  
- Les attributions ichnogénériques entre 1998-2005**

Clark et al. (2004) ont établi l'historique des découvertes successives qui furent faites, d'abord en 1982, dans les diverses formations du Bathonien de l'île de Skye (Ecosse) (Andrews et Hudson, 1984). D'autres traces de théropodes bipèdes furent trouvées ensuite, dans cette île et attribuées aux ichnogènes *Grallator* et *Eubrontes* (Clark et Barco Rodriguez, 1998 ; Clark, 2001).

Celles observées dans 2 niveaux de la partie supérieure de la Formation de Duntulm (Du), près de An Corran, ont été étudiées par Clark et al. (2004) avec quelques autres provenant des formations, immédiatement sous-jacentes, dites de Valtos Sandstones (VS) et de Lealt Shale (LS). Elles constituent ainsi plusieurs échantillons de traces, bien distingués, dans le temps et dans l'espace, mais dont le caractère D (dimension de la projection de III), utilisé dans ce travail, n'a pas été intégré dans leur article. Celles du niveau A de la Formation de Duntulm appartiennent probablement à la même piste. Elles sont comprises entre 32 et 53 cm de longueur avec un angle II-IV (T), voisin de 52°. A partir des graphes  $LIII/EIII = f(T)$  avec L = longueur de la trace, E = épaisseur, III = orteil III et  $LIII/L = f(T)$  in figures 7 et 8 de Clark et al., (2004), les empreintes du niveau A et B de la formation de Duntulm, furent comparées avec celles de la Formation de LS et de VS ; cette dernière ayant livré les « petites traces », attribuées à *Grallator* et les « grandes » à *Eubrontes* par Clark et Barco Rodriguez (1998) et Clark (2001). De cette comparaison, Clark et al. (2004 : 20) conclurent que les empreintes du niveau A étaient proches des *Eubrontes* de la Formation VS et d'*Eubrontes giganteus* des USA, voire, avec aussi *Megalosauripus sensu* Lockley et al. (1996b, 1998). Mais en définitive, ils précisèrent que « it is more likely that they present a form of *Gigandipus*...despite the lack of a digit I impression » qui caractérise, en effet, cet ichnogène *sensu* Lull (1953).

Provenant de 2 autres sites, aussi du Bathonien de l'île de Skye et plus précisément, de la Formation de Kilmaluag, sus-jacente à la Formation de Duntulm, Clark et al. (2005) décrivent de nouvelles empreintes, comprises entre 2 et 22 cm de longueur. A partir des caractères L/W et de la valeur de l'angle  $\alpha$  (mesuré à partir de l'extrémité distale de l'orteil III), ils les comparèrent ensuite avec les ichnoespèces de *Grallator*, *Anchisauripus*, *Eubrontes sensu sensu* Lull (1953), représentées in Haubold (1971, fig 43-44), et avec celles de ces mêmes ichnogènes, redéfinies par Olsen et al. (1998). Pour ceci, ils utilisèrent successivement le graphe 1 :  $W/L = f(\alpha)$  avec W = largeur de la trace (in leur fig. 10) et les 2 « boîtes à moustaches » intégrant l'angle  $\alpha$  (graphe 2) et W/L (graphe 3) (in fig. 11). Un quatrième graphe  $W/L = f(\alpha)$ , (fig. 12) fut réalisé en ajoutant aux ichnoespèces précédentes de *Grallator*, celles décrites in de Lapparent et Montenat (1967). Il est à noter que l'étude sur les traces de pas de théropodes des Causses de Demathieu et al. (2002) fut ignorée.

Au terme de leur étude, Clark et al. (2005) conclurent que les empreintes de la Formation de Kilmaluag contenaient, de manière diverse, *Grallator/Anchisauripus/Eubrontes* selon que l'on considérait l'angle  $\alpha$  ou le rapport W/L, tout en soulignant qu'il était difficile d'utiliser ces ichnotaxa,

peu discriminés entre eux. Ainsi écrivent-ils qu'à partir de l'angle  $\alpha$ , *Anchisauripus* et *Grallator* sont presque indistinguables. Ce qui est différent entre *Grallator* et *Eubrontes*. En conséquence, ils remarquent aussi que la révision des ichnogénres *sensu* Lull (1904-1953), par Olsen et al. (1998) était peu utile puisqu'elle n'avait pas abouti à mieux discriminer ces derniers. Nous partageons, en partie, ce point de vue et c'est pourquoi nous avons adopté *in* Demathieu et al. (2002), la démarche de de Lapparent et Montenat (1967). Celle-ci amène à ne pas utiliser « *Anchisauripus* » *sensu* Lull (1953) pour nommer les traces de pas de théropodes du Lias français, de mêmes dimensions, surtout parce qu'elles n'ont jamais montré la marque du hallux dans les sites ichnologiques français. Ces traces tridactyles furent donc logiquement rangées dans l'ichnogénre *Grallator*, caractérisé, en première approximation, par l'existence de 3 doigts plus ou moins minces, contrairement aux plus grandes, placées dans l'ichnogénre *Eubrontes sensu* Lull (1904-1953), aux orteils larges et massifs dont le doigt central III se projette moins distalement que celui des *Grallator*.

Les empreintes de la Formation Kilmaluag ne dépassant pas 24 cm de longueur ont été comparées avec notre échantillon DIJX de Capelan dans le § 3.3.4 b

#### **– Comparaison entre les traces écossaises du Bathonien et celles du Bajocien de Shell du Wyoming (USA)**

Clark et Brett-Surman (2008) ont utilisé la méthode des points-homologues pour essayer de discriminer les séries d'empreintes de pas de théropodes qui ont été trouvées dans diverses formations d'Ecosse (cf. supra) et du Wyoming (Kvale et al., 2001). Au terme de leur analyse, ils distinguent 4 groupes distincts de traces qui auraient pu être laissées par « *four different types of dinosaur* ». Cette très intéressante contribution ne permet pas de se rattacher à l'ichnotaxonomie, puisque aucun ichnotaxon n'a été utilisé.

#### **- Comparaisons statistiques des grandes traces ( $L > 24$ cm) écossaises avec les *Eubrontes* des USA, des Causses et les grandes traces PAGFX de Capelan**

En se référant aux diagnoses d'*Eubrontes sensu* Lull (1953) et Olsen et al. (1998), ces grandes traces débutent à partir des longueurs voisines de 25 cm. Nous avons ainsi comparé les séries de mesures des traces écossaises n° 1 à 15, du niveau A de la formation de Duntulm pour l'angle T (Clark et al. 2004) et L/W, n° 1 à 9 *in* Clark et al. (2005) (Tabl. 1-3 ; 10), avec les séries d'*Eubrontes*, précisées dans ces mêmes tableaux par les numéros 2, 3 et 4, auxquelles nous avons ajouté celle obtenue à partir du tableau 2 d'Olsen et al. (1998), évoquée plus haut.

Pour L/W, avec successivement  $p = 0,44$  et  $0,46$ , il n'y a pas de différence significative entre les traces écossaises (Tabl. 1-4, 10) et les *Eubrontes* des USA n° 2 et 3, mentionnés dans les tableaux 1-4. C'est le contraire avec les *Eubrontes* des Causses ( $P < 0,01$ ) (Tabl. 1-4 ; 10, 4). Pour T, il n'y a pas de différence significative entre la série écossaise et les *Eubrontes* n° 4 (Causses),  $52^\circ$  contre  $53^\circ$  ( $p = 0,68$ ). Avec  $p < 0,01$ , elle l'est, par contre, avec ceux des n° 2-3 des USA (Tabl. 1-3 ; 10, 4, 3, 2) ainsi qu'avec les *Eubrontes* d'Olsen et al. (1998) :  $52-35^\circ$  ( $p < 0,01$ ).

Compte tenu de nos données respectives qui ne permettent que de comparer les caractères L/W et T, il n'est pas possible d'aller plus loin dans notre analyse. Nous voyons simplement que les grandes traces du niveau A de Duntulm diffèrent nettement de l'échantillon statistique d'*Eubrontes* des USA par l'écartement des orteils II-IV mais comme les différences entre les rapports L/W ne sont pas significatives, cela suggère que l'orteil III se projette plus distalement dans l'échantillon des grandes traces écossaises que dans celui des USA. Mais si on considère un échantillon plus grand, en intégrant ou non celui des USA, cette différence s'affaïsse au niveau de T.

La comparaison des moyennes de L/W et de T entre les grandes traces bathoniennes, écossaises du niveau A de la formation de Duntulm et celles de la série PAGFX du Capelan, indique que les différences sont significatives avec respectivement les moyennes : 1,51 et 1,06 pour L/W ( $p < 0,01$ ), et  $52$  et  $73^\circ$  ( $p < 0,01$ ) pour l'écart angulaire (Tabl. 1 ; 10, 1 ; 3, 10 ; 2, 1). Les empreintes du Bathonien français diffèrent donc par la plus faible projection de l'orteil III et un écartement des doigts II et IV beaucoup plus grand.

**= les traces de théropodes de la Péninsule ibérique  
- Le Jurassique d'Espagne.**

Elles ne sont pas connues dans le Jurassique moyen. Par contre, elles abondent dans le Crétacé inférieur (Pérez-Lorente., 2003), le Jurassique supérieur où elles ont été observées avec celles de Sauropodes, d'Ornithopodes, de Ptérosaures et de Crocodiles dans le Kimméridgien des Asturies (Lires et al., 2001; Garcia-Ramos et al., 2002; Lockley et al., 2007; Avanzini et al., 2012). Des ichnites de Théropodes ont été aussi découvertes dans plusieurs sites de la Province de Teruel (Pérez-Lorente et Romero-Molina, 2001; Cobos et al., 2014) et de Valencia (Santisteban et al., 2003). Celle signalée *in* de Lapparent et al. (1965) n'est pas une empreinte de Dinosauré d'après Gámez, J. A., Belinchón, M. (2013).

En raison d'une série de mesures de L et W (tableau 2) *in* Cobos et al. (2014), nous avons comparé le rapport L/W de l'échantillon PAGFX de Capelan avec celui d'*Iberosauripus grandis* Cobos et al. (2014), provenant de la Province de Teruel (Formation de Villar del Arzobispo ; Kimméridgien-Berriasien). Avec  $m = 1,27$  (Tabl. 1 ; 22), ce dernier ichnotaxon diffère significativement ( $p < 0,01$ ) de PAGFX mais pas de *Megalosauripus* pour  $L/W = 1,27$  contre 1,39 avec  $p = 0,0904$  (Tabl. 1 ; 9, 22). Mais, bien que le nombre de mesures de T soit faible ( $n = 3$ ), *Iberosauripus* diffère de *Megalosauripus* par un angle T plus grand :  $80^\circ$  contre  $42^\circ$ .

#### **- Le Jurassique du Portugal**

De Lapparent et al. (1951) y signalèrent, au toit d'une couche de lignite, d'âge « lusitanien » de grandes traces de Théropodes tétradactyles I-IV qui furent nommées *Eutynichnium lusitanicum sensu* Nopsca (1923) par de Lapparent et Zbyszewski (1957) ; ichnotaxon amendé par Lockley et al. (1998c). Par l'existence de la trace du hallux, ces ichnites se séparent clairement des grandes empreintes tridactyles du Capelan.

Récemment, Razzolini et al. (2016) présentèrent celles qui ont été observées dans le site de Vale de Meios, daté du Bathonien. 711 traces de pas de théropodes bipèdes furent répertoriées, réparties dans plus de 80 pistes. Les empreintes sont très majoritairement tridactyles II-IV avec quelques-unes, montrant en plus, la trace du hallux. Les longueurs sont comprises entre 22 cm et plus de 80 cm. Toutes ont été rangées dans l'ichnogenre *Megalosauripus*

Trois pistes VM1 à VM3 ont été plus spécialement étudiées et mesurées. Pour les traces de pied, les dimensions concernant L et W sont fournies par les auteurs. Par contre, les valeurs du rapport  $ATI/w$ , équivalent de  $D/W$  pour nous, ne sont précisées que par 3 moyennes des bornes  $vm-Vm$ .

Après avoir vérifié que les valeurs de L/W et L/l étaient très proches, nous avons donc comparé, les moyennes des rapports L/W de chacune des pistes VM1, VM2, VM3 avec l'échantillon PAGFX de Capelan (Tabl. 1 ; 1, 23-25). Les différences sont toutes significatives avec  $p < 0,01$ . Elles le sont aussi en comparant les moyennes de VM1 et VM2 avec celles de *Megalosauripus* ( $p < 0,01$ ). Par contre, avec  $p = 1,00$ , celles de VM3 ne le sont pas (Tabl. 1 ; 9, 23-25).

En considérant la totalité des traces de ces 3 pistes VM1-VM3, l'échantillon global obtenu à les caractères suivants pour L/W :  $n = 76$ ,  $m = 1,32$ ,  $e-t = 0,3355$ . La comparaison de sa moyenne avec celle de PAGFX et de *Megalosauripus* (Tabl. 1 ; 1, 9) suggère que ces traces de pas portugaises sont attribuables à *Megalosauripus* puisque  $p = 0,59$ . Elles diffèrent nettement de celles de PAGFX avec  $p < 0,01$ .

#### **= les traces de théropodes *Changpeipus* de Xinjiang du Jurassique moyen (« Early-Middle Jurassic ») de la Chine (Formation Sanjianfang, Bassin de Turpan)**

Elles furent d'abord étudiées par Wings et al. (2007) qui distinguèrent 2 morphotypes A et B dans le site de Shanshan. Le premier est constitué de grandes et larges empreintes tridactyles (longueur comprise entre 26,3 et 46,5 cm ; moyenne de l'angle  $T = 77^\circ$ ), dont les coussinets des phalanges sont, successivement 2, 4, 3 pour les orteils II, III, IV. Ces ichnites sont similaires à *Changpeipus* et à *Megalosauripus*. Le second morphotype correspond à des empreintes plus graciles et plus allongées que les précédentes avec une longueur comprise entre 19,7 et 36 cm et un angle T égale à  $73^\circ$ . Elles furent rapprochées de *Grallator*, *Eubrontes* et *Anchisauripus*. Dans leur conclusion, les auteurs, à la page 127, soulignaient l'impossibilité de les attribuer à un ichnogenre précis, «...due to the preliminary status of our field work and the confusing ichnotaxonomic state of theropod dinosaur footprints » et aussi parce que la majorité des traces de pas sont isolées.

Ce site fossilifère fut réétudié par Xing et al. (2014). Ils rejetèrent l'existence des 2 morphotypes distingués par Wings et al. (2007) et nommèrent *Changpeipus carbonicus* toutes les empreintes en attribuant leurs différences morphologiques à la nature du substrat (« soft, wet, and slippery... ») qui fut piétiné. La totalité des empreintes de ce site, dont les longueurs sont comprises entre 12, 2 et 47 cm, est donc mono-ichnospcifique.

Le site comprend deux parties dont la première a pu être divisée en 3 sections distinctes nommées A, B, C. Xing et al. (2014) y distinguèrent les morphotypes A et B (sic!) qui correspondent à des empreintes des sections A et B que ces auteurs ont précisé et schématisé. Au terme de leur étude, Xing et al. (2014) conclurent à la page 246 que ces 2 ensembles appartenaient probablement au même ichnotaxon et, à la page 251 que; «*Although Changpeipus is similar to Eubrontes, the most significant difference lies in the larger metatarsophalangeal pad and the wider digit divarification angle II-IV, which is 50-65° for Changpeipus ...and notably larger than 25-40° observed for Eubrontes (Olsen et al. 1998).*

Effectivement, après notre comparaison, les 2 morphotypes A et B, réduits aux traces choisies par les auteurs (p 244-245), avec successivement, de A vers B, des valeurs de L/W = 1,54 contre 0,96 et pour T, de 53° contre 80° (Tabl. 1, 3 ; 13-14), différent de manière significative (p<0,01)

Afin d'unifier nos comparaisons avec les traces PAGFX de Capelan, nous avons choisi de considérer seulement les traces *Changpeipus* à partir des longueurs de 24 cm. On constate que les moyennes entre :

- les 2 morphotypes A et B chinois sont aussi significativement différents, entre eux (p<0,01), mais avec, successivement, des ordres de valeurs inverses pour L/W : 1,12 contre 1,44 et T = 74° contre 58° (Tabl. 1, 3 ; 11-12 ; Tabl. 4, S)

- le morphotype A et le type *Kayentapus* (USA) ne sont pas différents significativement pour L/W = 1,12 contre 1,19 (p = 0,60) (Tabl. 1 ; 11, 8); T = 74° contre 68° (p = 0,36) (Tabl. 2 ; 8 et 3 ; 11 ; Tabl. 4, NS)

- Il en est de même du morphotype B et de *Kayentapus* (USA) qui ne diffèrent pas pour L/W = 1,44 contre 1,19 (p = 0,13) (Tabl. 1 ; 8 et 3 ; 12) ni pour T = 58° contre 68° (p = 0,32) (Tabl. 2 ; 8 et 3 ; 12) ; (Tabl. 4 ; NS et S)

- Ces morphotypes A et B, comparées successivement avec l'échantillon PAGFX, ne sont pas différents dans le premier cas, pour L/W = 1,12 contre 1,06 (p = 0,24) (Tabl. 1 ; 11, 1) et pour T = 74° contre 73° (p = 0,82) (Tabl.1 : 11, 1 et 3 ; 11). C'est le contraire entre le morphotype B et PAGFX avec L/W = 1,44 contre 1,06 (p<0,01) (Tabl. 1 ; 12, 1) et T = 58° contre 73° (p<0,01) (Tabl. 2 ; 1 et 3 ; 12)

- le morphotype A et la série du type *Megalosauripus* sont significativement différents, avec L/W = 1,12 contre 1,39 (p = 0,026) (Tabl. 1 ; 11, 9) et T = 74° contre 42° (p<0,01) (Tabl. 1 ; 9 et 3 ; 2).

En conclusion, l'échantillon de traces du morphotype A dont L > à 24 cm sont plutôt, des *Kayentapus* pour les caractères L/W et T. Celles de Capelan leur sont aussi similaires.

#### **= Les traces de théropodes *Chongqingpus nanasensis* de Chongqing du Jurassique supérieur de Chine (Formation Shangshaximiao, Bassin de Sichuan)**

Ce binôme fut créé par Yang et Yang (1987) pour nommer des traces de pieds de théropodes principalement tridactyles II-IV montrant la présence de l'empreinte de la griffe de l'orteil I dans certaines d'entre elles, notamment l'holotype. Xing et al. (2013a) ont revu ces ichnites, les ont redessinées, réinterprétées et mesurées afin de juger de la validité de ce taxon *C. nanasensis* que Lockley et al. (2013) recommandaient de synonymiser avec *Kayentapus*. Au terme de leur analyse, Xing et al. (2013a) adoptèrent ce dernier taxon pour nommer ces empreintes du Sichuan alors qu'il est totalement dépourvu de la trace du hallux. Pour consolider leur décision, ils évoquèrent son existence dans les diagnoses d'*Eubrontes sensu* Lull (1904-1953) et d'Olsen et al. (1998) ; auteurs qui parlent successivement, pour les premiers de « *No indication of a hallux claw with one possible exception* » (in Lull 1953 : 179) et pour les seconds de «... *a broad pes, and a hallux rarely, if ever, impressed* » (Olsen et al. 1998 : 590). Sa rareté est si grande que l'un des rédacteurs de cet article (GG) n'a pas rencontré cette trace de l'orteil I dans les empreintes *Eubrontes* de la collection d'Hitchcock à Amherst (USA) ni d'ailleurs, plus tard, dans les nombreux *Eubrontes* du Lias des Causses (Demathieu et al., 2002). Il en est de même de Moreau et al. (2012c ; 2014 ; 2018) qui ont identifié aussi cet ichnogène dans cette même série géologique.

A l'issue de cette analyse, il nous semble donc que *Chongqingpus* soit un taxon valide. Les comparaisons biométriques de ce dernier avec quelques autres ont fourni aussi les données suivantes :

- *Chongqingpus* et *Kayentapus* ont été comparés aux niveaux des moyennes des rapports de L/W et de l'angle T, calculées à partir de chacune des 2 séries de mesures de *Chongqingpus*. Celles-ci ont été obtenues, successivement, à partir des figures 4 (p 115) et 6 (p 118) in Xing et al. (2013b) (n = 10) (données n° 1) et en utilisant les dimensions des « *best-preserved ...tracks* » (tabl. 1 : 122) (n = 4) (données n°2). Les dimensions (données n° 3) des caractères de l'holotype *Kayentapus* USA ont été lues dans le tableau 1, p 34-35 in Welles (1971) (n = 4). Dans les 2 comparaisons de données, n° 1 avec n° 3 et n° 2 avec n° 3, les valeurs de L/W sont les mêmes : 1,39 et 1,19 et diffèrent significativement ( $p < 0,01$ ), entre les 2 taxa (Tabl. 1 ; 15 a, 8).

Il en est de même avec l'angle T, considéré dans le même ordre. T = 50° pour 1 avec n = 10, diffère de 3 avec T = 68° et n = 9 avec  $p < 0,01$ ; comme pour T = 56° de 2, avec n = 4, vis-à-vis de 3 ; (Tabl. 2 ; 8 et 3 ; 15a).

Nous remarquons aussi qu'en comparant la série 1 de *Chongqingpus* (n = 10) avec *Megalosauripus sensu* Lockley et al., 1998, à partir de L/W avec p = 1 et T avec p = 0,011, la différence n'existe qu'au niveau de T = 50° contre 42° (Tabl. 2 ; 9 et 3 ; 15a) ; L/W ayant la même valeur dans chacun des cas = 1,39 (Tabl. 1 ; 15a, 9).

Pour ces 2 caractères, il existe aussi une complète différence ( $p < 0,01$ ) entre *Chongqingpus* (n = 10) et les traces PAGFX de Capelan (Tabl. 1-4 ; 15a, 1).

En résumé, à partir des caractères L/W et T, *Chongqingpus* diffère de *Kayentapus* et des traces PAGFX du Bathonien français. Elle se rapproche de *Megalosauripus* si on considère L/W mais s'en écarte par la valeur moyenne de T, plus grande dans le taxon chinois.

#### **= Les traces de théropodes *Kayentapus* du Jurassique moyen de la région de Panxi (Sud-Ouest) de la Chine**

Xing et al. (2013b) y ont observé, près de Shansong, 40 traces tridactyles II-IV, aux orteils réduits au contour, comprises entre 22 et 36 cm de longueur. L'angle T est, en moyenne, égale à 83°. A partir de ces données, les auteurs les ont rassemblées dans l'ichnogenre *Kayentapus*. Ils se basent ensuite sur l'âge liasique du type *Kayentapus* des USA pour suggérer un âge Jurassique inférieur à moyen pour le site à empreintes de la Formation de Xincun qui les contient.

La comparaison entre les moyennes des séries de mesures de ces *Kayentapus* et du type des USA, montre que ces 2 échantillons diffèrent, de manière significative ( $p < 0,01$ ) pour l'angle T (83° contre 68°) (Tabl. 2 ; 8 et 3 ; 16) mais c'est le contraire avec p = 0,21 pour L/W (1,19 contre 1,08). Les bornes au seuil 95% du type étant, pour L/W = 1,03-1,35 et pour T = 61-75° (Tabl. 1 ; 8, 16). On voit donc que l'angle T des empreintes chinoises est trop élevé pour qu'elles soient incluses dans l'ichnogenre *Kayentapus*, tel qu'il a été défini par Welles (1971).

La comparaison des « *Kayentapus* » *sensu* Xing et al. (2013b), avec l'échantillon PAFGX du Capelan, montre des résultats analogues aux précédents. Il n'y a pas de différence significative concernant L/W (1,08 contre 1,06 ; p = 0,61) (Tabl. 1 ; 16, 1). C'est le contraire pour l'angle T (83° contre 73° ; p = 0,0116) (Tabl. 2 ; 1 et 3 : 16). A noter, pour la première fois une possible similitude de parenté biométrique entre les traces du Bathonien des Causses et celles de la Formation du Jurassique moyen de Chine.

#### **= Les traces de théropodes « *Kayentapus-Eubrontes* » du Jurassique moyen de la région de Zizhou (Province de Shaanxi, bassin d'Ordos, Chine)**

Xing et al. (2015) ont d'abord étudié des traces tridactyles II-IV, comprises entre 18 et 41 cm de longueur, provenant de divers sites de la Formation de Yanan. Ils ont proposé de les ranger dans les ichnogenres *Kayentapus* ou *Eubrontes*. A partir de leurs caractères morphologiques et biométriques, nous avons constaté qu'il n'y a pas de différences significatives entre les moyennes des angles T (p = 0,20), et le rapport L/W (p = 0,27). Les valeurs sont successivement les suivantes, entre l'échantillon de la Formation de Yanan (L= et > à 24 cm) et celui de l'holotype *Kayentapus hopii* (Welles, 1971): T = 69° (n = 10) contre 68° (n = 9) (Tabl. 2 ; 8 et 3 ; 17); L/W = 1,39 (n = 12) contre 1,19 (n = 4) (Tabl. 1 ; 17, 8°). Par contre, entre ces *Kayentapus* chinois et les empreintes de Capelan (L =, > à 24 cm = échantillon PAGFX), les moyennes de T (69° contre 73°) sont proches avec p = 0,27) (Tabl. 2 ; 1 et 3 ; 17) ; mais diffèrent significativement ( $p < 0,01$ ) pour L/W (1,39 contre 1,06) (Tabl. 1 ; 1, 17). Ce qui est

logique, puisque cette même différence existait déjà entre PAGFX et l'échantillon type *Kayentapus hopii* (cf. supra).

**= les traces de théropodes du Jurassique moyen du Maroc**

Les pistes de théropodes et de sauroïdes y sont nombreuses dans le Jurassique moyen et supérieur (Boutakiout et al., 2008a,b ; 2009 ; Nouri 2007). Dans le Bajocien de Msemrir du Haut Atlas, les premiers auteurs ont décrit plusieurs centaines d'empreintes laissées par des théropodes, à démarche surtout digitigrade mais occasionnellement plantigrade. Les dimensions moyennes de 6 pistes IFG1-IFG6 concernant la longueur et la largeur indique que le rapport L/l est compris entre 0,96 et 1,26, mais seulement entre 0,96 et 1,00 pour IFG2-IFG6. Ce qui fournit 1,03 pour la moyenne générale. La partie tridactyle est donc quasiment aussi large que longue, caractéristique qui est aussi celle de *Kayentapus* et des traces PAGFX du Bathonien des Causses. L'absence d'illustrations et de mesures détaillées in Boutakiout et al. (2008b), notamment pour les caractères D, W, rend impossible une comparaison statistique plus complète.

**3. 3. 4. Ichnotaxonomie**

**a-Grandes traces du groupe PAGFX :**

**= attribuées à l'ichnogénère *Kayentapus* (Welles, 1971) ; Lockley et al. (2011)**

Par ordre de priorité, c'est à l'ichnoespèce *Eubrontes divaricatus* (Hitchcock, 1865, Lull, 1953) qu'il faudrait attribuer les traces PAGFX mais l'illustration, réduite à l'holotype et le manque de mesures ne permettent pas d'obtenir une comparaison statistique. Ce qui n'est pas le cas avec les 2 ichnogénères monospécifiques *Dilophosauripus* et *Kayentapus* (Welles, 1971) dont les 2 holotypes sont d'ailleurs, biométriquement tout à fait similaires à *E. divaricatus* (cf. supra). A la suite de la révision de Lockley et al. (2011), nous acceptons d'utiliser *Kayentapus* au détriment de *Dilophosauripus* ; non pas *sensu* Gierliński, (1996) qui avait ajouté la trace du hallux dans sa diagnose générique, mais en se basant sur les données de Welles (1971), complétées par une illustration, des différentes traces in Lockley et al. (2011).

**- diagnose de *Kayentapus* par Lockley et al., 2011**

En raison du caractère monospécifique de cet ichnogénère, Welles (1971) n'a pas formulé de diagnose de *Kayentapus* qui est donc celle de son unique ichnoespèce *K. hopii*. C'est d'ailleurs cette dernière qui a été reprise, en grande partie in Lockley et al. (2011), Xing et al. (2013a : 51 ; 2013b : 39 ; 2015 : 3).

Si on se réfère à ces deux derniers articles, on lit pratiquement la même définition de *Kayentapus* : ichnogénère qui nomme des grandes traces de pieds tridactyles II-IV de théropodes bipèdes, plutôt graciles, sans la trace de l'orteil I ou hallux, longues en moyenne de 35 cm. Il y a la présence du coussinet digito-métatarsien IV qui est bien séparé des autres empreintes digitales dans la trace de pied. L'angle T compris entre 60 et 75°.

Nous y ajoutons les données statistiques obtenues à partir des deux pistes de cinq traces consécutives définissant l'holotype *K. hopii* et de 4 autres dites de «référence» : moyenne de L ( mL) = 35 cm, b1-b2 = 33-36 cm ; mW = 29 cm, b1-b2 = 27-30 cm ; mD = 12 cm, b1-b2 = 11-13 cm ; mT = 68°, b1-b2 = 61-75 ° ; écart-total = 62-87° dans l'échantillon total avec n = 9.

**- remarques concernant cette dernière diagnose**

Comme nous l'avons rappelé plus haut, la présence du seul coussinet digito-métatarsien IV n'est pas caractéristique de l'holotype de *Kayentapus* puisqu'il n'est représenté que dans 2 traces sur 5 dans la piste dessinée in Lockley et al. (2011 : 332). Dans l'échantillon *Kayentapus* du Capelan, ce dernier aspect existe mais il est minoritaire dans les empreintes et, notamment, dans celles de la longue piste P, dans lesquelles les coussinets digito-métatarsiens, souvent indistincts, sont rassemblés en un talon. (Fig. 6, 8-10). Les doigts sont aussi larges ; largeur qui dépend beaucoup de la nature et de la qualité hydrique du substrat.

Le caractère diagnostique de *Kayentapus* est surtout la grande valeur angulaire de l'angle T (angle II-IV) qui est comprise entre 50 et 90° dans les traces du Bathonien des Causses et de la faible projection du doigt III. Il en résulte des ichnites dont la valeur du rapport L/W est seulement un peu supérieure à 1.

**- répartition stratigraphique.**

Observé d'abord dans le *Jurassique inférieur* des USA par Welles (1971), cet ichnogène a été mentionné par (Lockley et al., 2011), dans le Trias supérieur de Pologne et de Virginie (USA), dans le Jurassique inférieur de Hongrie, d'Italie, du Lesotho (Sciscio et al., 2017), de la Suisse, de l'Italie, des USA (Arizona, Massachusetts, Utah), et de la Chine (Province de Yunnan). Les traces concernées pour la France sont *Grallator lescurei* Demathieu, 1990. Elles n'appartiennent pas au Trias mais à l'Hettangien inférieur et infirmons cette attribution à *Kayentapus* à partir de la comparaison des caractères L/W, L-D/D et T (cf. supra).

Pour le *Jurassique moyen et supérieur* de Chine, avec la même méthode, en utilisant L/W et T, nous avons conclu que le morphotype A *Changpeipus* de Xinjiang (Xing et al., 2014) ainsi que les traces « *Kayentapus-Eubrantes* » de Zizhou (Xing et al., 2015) pouvaient être rangées dans l'ichnogène *Kayentapus*. Par contre, celles de Panxi (Xing et al., 2013b) se séparent de cet ichnogène par la seule mais forte valeur moyenne de T. Les empreintes *Chongqingpus nanasensis* de Chongqing attribuées par Xing et al. (2013a) à *Kayentapus* en diffèrent par L/W et T. En résumé, *Kayentapus* existe bien en Chine dans le Jurassique moyen.

*Jurassique moyen (Bathonien moyen des Causses)*. Les grandes traces de pas (épireliefs concaves) mentionnées par Sciau et al. (2006) dans le site du Capelan, en aval de Meyrueis (lit de la Jonte), à la base de la Formation de calcaires à Stipites et celles décrites par Moreau et al. (2012a), au Gayrand, un peu plus en aval du site précédent, appartiennent à l'ichnogène *Kayentapus*. On ajoutera celles du Capelan observées en 2012 et appartenant aux pistes P, A, E, F, G, C (Fig. 6-10) ainsi que les quelques ichnites dites X, citées ci-dessous *in* PAGFX. Les empreintes des surfaces Fi5 et Fi7 du torrent de la Garène sont rangés aussi dans cet ichnogène (Fig. 3). Toutes sont restées *in situ*.

**= attribuées à l'ichnoespèce *Kayentapus ubacensis nov. isp.***

- **Derivatio nominis** : Du nom du lieu « le Camp d'Ubac », où sont localisées les traces de pas. Il est situé près du Capelan, en aval de Meyrueis (Aveyron).

- **Holotype** : traces A1 de la piste A (épirelief concave laissé sur place (A1-A1, Fig.7) et hyporelief convexe sur la dalle C19 (A1h, Fig. 7). Les moulages de ces deux spécimens (plastotypes) portent respectivement les n° UBGD279203A et UBGD279203B, Collections de l'Université de Bourgogne.

- **Hypodigme** : **échantillon PAGFX de référence du Capelan** = épireliefs des pistes P, A, G, F et X isolés (n° 4-5, 7a, 7b, 10, 15a, 15b, 16, 19), laissés *in situ* (Fig. 7-10), auxquels s'ajoutent les épireliefs des sites Fi1, Fi 5 et Fi7, décrits ici (Fig. 2, 3).

- **Diagnose** : grandes traces de pieds tridactyles dont la longueur est au moins égale à 24 cm. Elles sont, un peu plus longues (L) que larges (W) avec, pour l'échantillon PAGFX de référence :  $n = 48$  ;  $mL = 30,56 \text{ cm}$  ;  $vm-vM = 25-36 \text{ cm}$  ;  $L/W : n = 46$  ;  $m = 1,06$  ;  $b1-b2 = 1,03-1,1$  ;  $e-t = 0,1102$  ;  $k\% = 10$ . Les orteils II, III, IV montrent des coussinets peu marqués et indistincts dans la partie proximale de la trace où ils sont rassemblés en un talon. On note l'existence d'une symétrie presque bilatérale passant par l'axe du doigt III. L'angle II-IV = T est grand avec les caractéristiques suivantes pour PAGFX :  $n = 36$  ;  $m = 73$ ,  $b1-b2 = 69-76^\circ$  ;  $vm-vM = 52-87^\circ$ ,  $e-t = 10,43$  ;  $k\% = 14$  ; L'orteil III se projette plus distalement que ses voisins mais faiblement avec L-D/D :  $n = 45$  ;  $m = 1,72$  ;  $b1-b2 = 1,60-1,84$  ;  $e-t = 0,4006$  ;  $k\% = 23$ .

L'angle du pas des pistes est compris entre 140 et 179°

- **Description, analyse et comparaisons statistiques** (cf. les § 3. 3)

- **Répartition stratigraphique.** *Kayentapus ubacensis isp. nov.* a été trouvée à la base de la Formation des Calcaires à Stipites, dans la partie Bt1 (Fig. 1, B). Le niveau de référence affleure dans la rivière «la Jonte» dit Fi1, représenté sur les figures 4 à 6.

**b-les traces du groupe DIJX, ( $n = 26$  ;  $m = 19 \text{ cm}$  ;  $b1-b2 = 11-22 \text{ cm}$ )**

Les comparaisons entre les moyennes de DIJX et celles de *Grallator variabilis* (de Lapparent et Montenat, 1967), *G. minusculus* (Hitchcock, 1858), *G. lescurei* (Demathieu, 1990), de l'Hettangien des Causses (Demathieu et al., 2002), indiquent des différences significatives entre les valeurs des

caractères L/W, L-D/D et T avec  $p < 0,03$ . Avec *G. Sauclierensis* (Demathieu & Sciau, 1992), la différence ne concerne que T avec  $p < 0,01$  (Tabl. 1-3 ; 18, 19-20,5-6).

Avec les traces de la Formation de Kilmaluag dont L est compris entre 7,3 et 22 cm, rapprochées par Clark et al. (2005) de *Grallator* et *Anchisauripus sensu* Lull, la comparaison avec DIJX montre qu'il y a des différences significatives ( $p < 0,01$ ), entre les moyennes de L/W, de 1,53 contre 1,21 et de T, de 57° contre 71° (Tabl. 1 et 3 ; 21-18). Les empreintes de DIJX sont donc nettement plus larges avec un orteil central III plus court. Ce ne sont pas les caractères des *Grallator*, comme on peut le remarquer sur les photos et schémas de certaines d'entre-elles qui peuvent être aussi rapprochées de *Kayentapus* (Fig. 7, X18b à X 20 ; Fig. 8, X18b à X6b ; sauf X12).

### 3. 3. 5. Attribution paléozoologique de *Kayentapus ubacensis nov. isp.*

**a-Piste P :** longue piste de 35 pas consécutifs dont la longueur est en moyenne égale à 98 cm, peu variable avec  $k\% = 5$ . Celle de l'enjambée est le double de celle du pas : 197 cm en arrondissant. A partir de la figure 6, nous avons aussi mesuré les angles du pas. Ils sont compris entre 140° (P11-P13) et 179° (P27-P29). La moyenne est de 166,5° avec  $k\% = 6,5$ . Au 13<sup>ème</sup> pas (P14), cette valeur est de 157°, celle des 11 pas suivants, entre P14 et 25, vaut 169° et la dernière, de P25 à P36 atteint 175°. Si on se base sur ces résultats, on voit que l'animal s'est déplacé un peu plus vite à partir de P24.

La valeur de l'angle du pas de l'animal bipède ayant laissé la piste P indique que ses membres inférieurs étaient bien redressés. C'était donc un bon marcheur, possiblement massif si on se réfère à ses traces de pieds qui suggèrent un acropode solide aux orteils assez larges dont la structure osseuse, "déduite, est celle d'un théropode (cf. le § 3.3.3).

La dimension de son tronc (distance gléno-acétabulaire) devait être au moins égale à celle de son pas qui est de 98 cm avec  $k\% = 5$ . A partir des caractères de sa piste, il est impossible d'en dire plus, à moins de le rapprocher des fossiles qui ont été trouvés dans les formations géologiques du Jurassique moyen français. Ceux-ci sont connus depuis le 18<sup>ème</sup> siècle, dans différentes régions de France (voire références in Knoll et López-Antoñanzas, 2014). Dans le département qui nous concerne directement, l'Aveyron, la présence de théropodes est prouvée par leurs dents récoltées dans la Formation à stipites de Gardies, commune de Revens (Knoll et López-Antoñanzas, 2014), d'âge Bathonien moyen.

Justifié par ce même âge pour les traces *Kayentapus ubacensis nov. isp.*, nous avons rapproché leurs auteurs de la reconstitution de *Poekilopleuron bucklandii*, trouvé dans la Pierre de Caen (Calvados), du Bathonien moyen (Eudes-Deslongchamps, 1838). Dans cette hypothèse, en partant des mêmes proportions, en se basant sur la dimension de l'acropode issue de celle de la trace de pied, c'est-à-dire 31 cm, nous avons calculé que l'ichnopoïète de la piste P pouvait atteindre environ 6 m de longueur ; dimension qui est aussi indiquée par Paul (2010 : 86) pour *Megalosaurus bucklandi* dont la masse corporelle est estimée à 700 kg. Dans ce cas de figure, la longueur du membre inférieur du Théropode de la piste P atteignait 2 m, celles de la hauteur de la hanche (h) : 1,70 m et du tronc (distance gléno-acétabulaire) : 1,34 m ; donc un peu plus grande que celle du pas, voisin d'1 mètre.

**b-Pistes A, E, F et G :** en se référant aux moyennes des longueurs des traces de pieds, successivement de 30,6 ; 30,7 ; 30,7 et 31,8 cm, les ichnopoïètes devaient avoir la même taille que celui de la piste P, dans la mesure où ils étaient de même espèce.

**c-La piste C** a été laissée par un animal plus petit, d'environ 5 m de longueur.

Toutes ces ichnites *Kayentapus ubacensis nov. isp.* auraient pu être laissées par des théropodes représentant des Tetanurae appartenant probablement à des mégalosauridés.

### 3. 3. 6. Estimation des vitesses de déplacement

#### a-Méthodes utilisées

Plusieurs auteurs ont proposé de déterminer la vitesse de locomotion  $v$  en mètres/secondes (:  $v$  [m/s]) d'un animal à partir de la valeur calculée de la distance séparant l'acétabulum du sol (ou hauteur =  $h$ ). Il faut ajouter la dimension de l'enjambée  $SL$  en mètres (m) qui est mesurée sur la piste et celle, bien connue, de l'accélération gravitationnelle de la terre (g).

- Alexander (1976) établit d'abord cette équation qui est basée sur le nombre de Froude (utilisé dans la mécanique des fluides) avec  $v = 0,25g^{0.5} * SL^{1.67} * h^{-1.17}$ .

- Thulborn (1989, 1990) modifia cette dernière équation en admettant que la hauteur  $h$  devrait être calculée à partir de  $h = 4,5 * L$ , dans le cas des petits dinosaures bipèdes dont la longueur  $L$  de

l'acropode est inférieur à 25 cm ou de  $h = 4,9 * L$ , lorsque ces animaux sont plus grands avec  $L > 25$  cm)

- Thulborn et Wade (1984), suggèrent ensuite d'utiliser le rapport  $SL/h$  pour déterminer le mode de locomotion : la marche avec  $SL/h < 2,0$ , le trot si  $2,0 < SL/h < 2,9$ , ou la course avec  $SL/h > 2,9$ .

- Demathieu (1984 : 440), critiquant ces précédentes propositions dont « les résultats proposés sont mal définis et présentent des erreurs. » élabore une méthode de calcul qui est basée sur « la théorie du pendule composé ». Elle est développée in Demathieu (1984, 1986). A partir de la longueur de l'enjambée (E) et du demi angle de marche  $\Theta$ , tous deux mesurés sur la piste, l'auteur calcule la longueur apparente du membre (h) et la vitesse v de locomotion. Ses équations et ses résultats sont précisées in Demathieu (1986 : 329, 331).

### ***b-Résultats (Tableau 5)***

Ils concernent les pistes les mieux conservées A, G, et P. L'utilisation de la méthode de Thulborn (1989, 1990) montrent que les valeurs calculées de h des ichnopoïètes concernés sont très proches et comprises entre (1,52 et 1,57 m). Ceci, parce que les valeurs moyennes des longueurs L de leurs traces sont quasi identiques (0,31-0,32 m). En se référant ensuite à la méthode de Thulborn et Wade (1984), les valeurs calculées du rapport  $SL/h$  étant inférieures à 2 (1,30-1,67), indiquent aussi que ces mêmes ichnopoïètes marchaient.

La longueur moyenne de l'enjambée des 3 pistes A, G, P, variant de 1,97 à 2,62 m, la méthode d'Alexander (1976) a permis de calculer les vitesses de locomotion, allant 5,36 km/h, pour la piste P, à 8,31 km/h pour la piste G. Celle de Demathieu (1986) conduit à des valeurs plus faibles et plus étalées.

### ***3. 4. Autres sites inédits à traces de pas tridactyles dans le Bathonien du Bassin des Causses :***

#### ***3. 4. 1. Dans le Bathonien de la grotte de la Clujade (commune de la Malène, Lozère)***

En 2012, l'un de nous (MW) a remarqué au plafond, à quelques centaines de mètres de l'entrée, une marque tridactyle qui paraît dinosauroïde (Petit 2017 ; Fig. 12 A). Les « traces digitales » sont bien marquées et montrent les coussinets, les griffes ainsi que l'emplacement du bourrelet entourant cette ichnite ; en creux puisqu'il s'agit d'un hyporelief d'une trentaine de cm de longueur.

#### ***3. 4. 2. Dans le Bajocien inférieur de Salles-la-Source (Aveyron)***

Gand et al. (2007) ont mentionné dans le sommet de la falaise de Salles-la-Source une trace *Grallator* (Gr), toujours visible actuellement à la surface d'une dalle ayant des fentes de dessiccation ; dans le dernier virage de la route menant à Cornelach (44°26'22"N ; 2°30'59,97" ; Fig. 12 B-C). Son inventeur, Alain Michelin, en a observé d'autres depuis, à une centaine de mètres, plus à l'ouest, dans un niveau similaire, que l'un de nous (GG) a examiné au-dessus du hameau de Saint-Laurent. Mais comme aucune empreinte tridactyle et piste n'y sont actuellement identifiables, nous considérons ces objets seulement comme des indices.

La partie sommitale de cette falaise bajocienne est organisée comme certaines parties de la formation des calcaires à stipites du Bathonien inférieur, avec la présence de rides de courant et de fentes de dessiccation. Ce sont les raisons pour lesquelles nous avons attribué, primitivement, ces calcaires à cette formation. Mais les travaux de Ciszak et al. (1999) prouvent qu'ils appartiennent bien au sommet du Bajocien supérieur.

### ***3. 5. Traces de nage de possibles Crocodiles***

Elles ont été observées entre les traces P27 et P12 de la piste P, sur la même surface. Ce sont de possibles empreintes d'éraflures digitales qui auraient pu être laissées lors de la nage par des animaux. Elles sont constituées de 2 à 5 structures longilignes, droites ou courbées, parallèles entre elles, de largeur centimétrique. Leur plus grande longueur atteint une trentaine de cm (Fig. 12 D-J). Aucune ne peut être associée à une piste.

De telles morphologies rappellent celles qui ont été mentionnées dans le Jurassique moyen (Aalénien-Bajocien) du Yorkshire par Whyte et Romano, (2001a, b) et Romano et Whyte (2003, 2010). Les leurs, attribuées à des crocodiliens ou à des stégosaures. Pour ces derniers, en raison de leur

association physique avec les traces de pas *Deltapodus* (Whyte et al., 2007 : 125, fig. 10 ; Romano et Whyte., 2015).

Dans notre cas, le nombre de doigts fonctionnels étant supérieur à trois dans plusieurs traces (Fig. 12 E), nous a orienté plutôt vers des crocodylomorphes. Régionalement, ce sont d'ailleurs les vertébrés qui sont le plus mentionnés, par leurs restes dentaires (famille des atoposauridés), par les auteurs qui ont étudié les sites aveyronnais à « bones-beds » de la Formation des Calcaires à Stipites (Kriwet et al., 1997 ; Knoll et al., 2013, 2014, Knoll & López-Antoñanzas, 2014). Hormis les dents, rappelons qu'un squelette incomplet d'un de ces animaux fut découvert par Salvayre dans cette Formation à Stipites. Il est toujours inédit (coll. du laboratoire de Géologie de Montpellier II). Bien qu'assez communs par leurs squelettes (Buffetaut et Thierry, 1977 ; Gand et al., 2012 ; Young et al., 2015 ; Tennant., 2016 ; Swartz., 2017), ces crocodylomorphes sont aussi connus par leurs traces de pas, dans le Jurassique d'Europe (de Lapparent et Montenat, 1967 ; Fuentes Vidarte et Meidije Calvo, 1999 ; Popa, 1999 ; Montenat et Bessonnat, 2003 ; Avanzini et al., 2007, 2010a, 2010b ; Mateus et Milàn, 2010), mais néanmoins assez rares dans les Causses. Des pistes de protosuchidés (*Batrachopus*) ont été observées dans la carrière de Sinémurien de Sauclières, en Aveyron, près de Fangarine (commune des Plans), dans l'Hérault (Sciau, 1992 ; Demathieu et Sciau, 1995, Demathieu et al., 2002), puis dans l'Hettangien près du hameau du Serre, en Lozère (Moreau et al., 2017).

Enfin, il est à noter que des traces de pas de crocodiles ont été aussi identifiées dans le Bathonien du Maroc (Hadri et al., 2015).

#### 4. Interprétation des cuvettes ou cupules circulaires et ovales

Elles ont été abondamment illustrées *in* Sciau et al. (2006). Pour cette raison, seulement quelques-unes d'entre elles, parmi les plus typiques, seront représentées dans ce travail (Fig. 13, D-E, I). Hormis celles de la Verrière qui étaient recouvertes par les alluvions, toutes les autres ont été observées dans les sites de Bombes, St-Sulpice, la Garène et le Capelan, en janvier 2012. Nous les avons rangées dans trois groupes

**4. 1. Le premier** groupe rassemble celles qui sont des cavités déci- ou pluri-décimétriques, dans leur plus grande dimension. Elles sont rencontrées seulement dans le lit des cours d'eau, ne sont reliées par aucune périodicité et y sont, généralement peu profondes et ovoïdes, pour les plus petites, acquérant des formes sélénoïdes et en forme de « 8 » par la superposition de deux d'entre-elles et, celles de pseudo traces de pieds tridactyles et sauropoïdes pour les plus grandes. Ces caractères sont bien développés dans les cuvettes de la rive droite du Trèvezel, à la base de la falaise à entroques du Bajocien, près de Saint-Sulpice, où on les rencontre sur trois niveaux. Elles y sont remplies de galets.

En coupe, dans leur longueur qui est orientée aussi comme celle du courant, elles sont dissymétriques avec un bord amont abrupt, sub-vertical passant par une pente douce au bord aval. Une telle géométrie suggère que ces structures durent d'abord être des cupules apparues sur les surfaces calcaires qui se sont agrandies, ensuite progressivement par les mouvements rotatifs et abrasifs des galets qui y furent piégés. Leur morphologie actuelle est donc d'origine mécanique.

**4. 2. Le second groupe** est aussi représenté par des cavités plutôt circulaires, de mêmes tailles que les précédentes mais pouvant être encore plus grandes. Elles sont aussi plus profondes et peuvent recouper plusieurs bancs calcaires d'épaisseur pluri-décimétrique. Le plus bel exemple est celui qui est observé sur la surface du banc calcaire repère n° 21 qui est illustré sur les figures 13 D-E mais il y en a plusieurs autres, en amont du lit de ce torrent de Garène, comme celles des surfaces de n20 et de n60, séparées par un mètre d'épaisseur (Fig. 13, I).

On remarque sur le banc 21 de la figure 13 E de nombreux trous arrondis, verticaux et profonds, dont les diamètres varient du simple au quadruple. On constate aussi qu'il n'y a aucune répétitivité qui puisse évoquer une piste de sauropode. En coupe, ce banc aux limites inférieure et supérieure «perturbées» est aussi traversé par des fissures charbonneuses qui doivent représenter l'emplacement de racines. De fait, ce banc est encadré par les deux niveaux P5 et P15 dont ce dernier contient des restes de racines. Elles pourraient avoir perforé le niveau calcaire n43 (Fig. 13 B-D) dont la surface est maculée de nombreuses cupules milli-à centimétriques (Fig. 13 F). Ces empreintes de racines charbonneuses ont été observées dans ce calcaire n43, caractérisé par une micrite bioturbée par les végétaux. Ces structures circulaires sont donc associées à des sols végétalisés. Elles représentent probablement les emplacements de troncs d'arbres, pour certains de grande taille, installés dans ce

milieu humide de type mangrove, déjà évoquée dans cette Formation à stipites par Philippe et al. (1998).

**4. 3. Le troisième groupe** a été observé dans les gîtes de Verrières et de Montméjean, où il existe aussi des surfaces calcaires parsemées par de grandes cuvettes plutôt circulaires dont le profil en coupe est semi-lenticulaire (Sciau et al., 2006 : 9, 22), comme celui qui est illustré par les figures 13 G pour la Garène et 13 J pour la Verrière. Dans ce dernier site, il a pu être établi que ces 2 aspects correspondaient au même type de structure, qui pourrait être liée à un phénomène de compaction, affectant ponctuellement dans le temps et dans l'espace certaines couches de sédiments calcaires partiellement indurées, qui se déforment sous l'effet de la masse des dépôts sus-jacents.

Dans le site à traces de pas du Capelan, les cupules d'origine mécanique ainsi que quelques trous, circulaires ou ovalisés, indiquant l'emplacement de troncs, sont aussi nettement visibles. L'un d'eux est rempli par une substance charbonneuse (Fig. 4 F).

## 5. Interprétations paléoenvironnementales et paléogéographiques

### 5. 1. Site du Capelan

Une analyse sédimentologique détaillée a été réalisée pour le site du Capelan, le long d'une coupe verticale de 4,5 mètres de puissance, englobant la principale surface à traces de pas. La combinaison de l'étude des observations de terrain avec celle des lames minces permet de distinguer 5 types de lithofaciès, F1 à F5, caractérisés par leurs textures, leurs allochems et leurs structures sédimentaires. La description de ces lithofaciès est donnée dans la figure 14 et, en partie, illustrée par les clichés de lames minces de la figure 15. Leur agencement vertical permet de distinguer 6 unités lithologiques superposées, chaque unité montrant des lithofaciès homogènes, tant d'un point de vue descriptif que d'un point de vue interprétatif (Fig. 4, 14).

**Unité 1.** Cette unité, dont seul le sommet est ici détaillé, est formée de bancs calcaires d'épaisseur décimétrique où alternent les lithofaciès F1 et F2.

Caractérisés par l'absence d'indicateurs de milieu marin franc, ces deux lithofaciès indiquent un milieu calme, alternativement palustre (F1, avec microbialites, fentes de dessiccation et fenestrées) et plutôt lacustre (F2, avec des restes de poissons, de végétaux flottés et de matière organique diffuse dans les niveaux les plus dysoxiques). A ce jour, aucune empreinte de vertébré n'y a été observée, peut-être parce que les conditions d'affleurement n'offrent que très peu de surfaces de bancs dégagées.

**Unité 2.** Cette unité, épaisse de 1.5 mètres, est plus homogène, montrant un empilement de lamines microbialitiques encadrant de fins dépôts de mudstones, wackestones et packstones à pelloïdes, ostracodes et à rares foraminifères miliolidés (lithofaciès F3).

Les indices d'émersion y sont nombreux, avec des copeaux de dessiccation, des fentes de dessiccation et des fenestrées, indiquant un environnement fréquemment exondé mais sous influence marine au moins occasionnelle (miliolidés). Un milieu de type platier tidal est donc proposé. La partie supérieure de cette unité comporte au moins trois niveaux à empreintes de pas (Fig. 4, 14). Malheureusement, il s'agit ici d'empreintes isolées, vues essentiellement en sections verticales. Le sommet des bancs n'y est visible que sur des surfaces très limitées, laissant toutefois entrevoir des fractions d'empreintes tridactyles.

**Unité 3.** Cette unité, épaisse en moyenne de 25 centimètres, est formée par trois bancs principaux qui forment de grandes dalles dans le lit de la rivière. Les deux derniers de ces bancs sont majoritairement constitués de packstone-grainstone fins (lithofaciès F4) contenant des pelloïdes, des intraclastes micritiques, des ooïdes, des ostracodes, des petits quartzs détritiques, des débris usés de bivalves, de gastéropodes, de foraminifères benthiques et d'algues vertes (Dasycladaceae). De très nettes fentes de dessiccation (Fig. 4, 5A, 15) affectent le sommet du deuxième banc qui correspond à la surface F11 comportant les nombreuses traces tridactyles. Le fin packstone-grainstone qui supporte la surface F11 est très affecté par les phénomènes de compaction mécanique et de micro-stylolisation. Ceci démontre l'absence de cimentation avant le piétinement par les théropodes et l'action de la charge lithostatique qui a considérablement réduit l'épaisseur du banc, diminuant ainsi la profondeur des traces de pas qui s'y trouvent.

L'ensemble de ces caractéristiques sédimentologiques indique un milieu d'interface, à la fois proche de la mer (algues vertes, ooïdes, foraminifères ...) et d'une lagune. Ce milieu pouvait être temporairement assez agité pour permettre le vannage temporaire des particules fines et donc le dépôt de fins grainstones. Les fentes de dessiccations de la surface F11 indiquent l'existence d'au moins un épisode émerusif de courte durée, peu érosif, sans cimentation précoce, sans influence pédologique ou karstique. L'ensemble est donc interprété comme un cordon sablonneux émerusif à sub-émersif, à très faible relief, correspondant peut-être à une flèche littorale séparant une lagune d'un lagon. Entre les deuxièmes et troisièmes bancs, les traces de pas de la surface F11 sont scellées par quelques centimètres de lamines microbialitiques du lithofaciès F3. Par leur formation rapide les tapis microbiens ont permis une bonne préservation des empreintes. Ce processus taphonomique, commun sur les substrats calcaires à empreintes d'animaux terrestres, est par exemple décrit pour les sites à traces de pas de dinosaures de l'Oxfordien du Jura (Cariou et al., 2014).

Il est à noter que le banc supérieur de l'unité 3 ne comporte ni traces de pas, ni fentes de dessiccation. Il montre néanmoins des cupules d'érosion actuelles (formées pendant les crues de la rivière) et est perturbé par de grosses traces de racines (à remplissages argilo organiques) issues d'arbres contemporains de l'unité sus-jacente.

**Unité 4.** Epaisse d'environ d'un mètre, elle montre une prédominance de calcaires argileux gris (lithofaciès F2), finement laminés, souvent riches en matière organique diffuse, en débris charbonneux, en ostracodes et en très petits quartz, et contenant localement des écailles de poissons. Les traces de racines, à diamètre infra-millimétrique à décimétrique y sont nombreuses, avec un remplissage parfois charbonneux. Un banc calcaire gris clair, très noduleux, s'intercale au sein des calcaires argileux. Il est constitué par des calcaires micritiques bioturbés (textures mudstones, wackestone-packstone) à ostracodes et pelloïdes, avec de nombreux birds eyes, copeaux de dessiccation et traces de racines (lithofaciès F1).

Le milieu de dépôt de cette unité 4 est clairement lacustre (lithofaciès F2) à palustre (lithofaciès F1), permettant à certaines périodes le développement d'arbres dans des marais dysoxiques. L'absence de faune marine franche plaide pour des eaux douces à saumâtres. Aucune trace de pas n'y a été observée.

**Unité 5.** Elle correspond à une épaisse dalle calcaire formée par des packstones et des wackestones bioturbés (lithofaciès F5) contenant des ostracodes, des pelloïdes, des gastéropodes et divers lamellibranches, parfois peu brisés (Huitres, *Perna*, *Inoceramidae* ...). Elle contient aussi, en plus faible proportion des foraminifères benthiques, notamment des *Milliolidae*.

Ces caractéristiques suggèrent un milieu marin calme, de type lagon, bien oxygéné, ouvert sur le large, avec des faunes supportant éventuellement de légères variations de salinité. Aucun indice d'émersion ni aucune trace de pas n'y ont été décelés.

**Unité 6.** Elle est très similaire à l'unité 2, principalement formée par des calcaires à lamines microbiennes (lithofaciès F3 principalement) avec fentes de dessiccation et fenestrées.

La fréquence des microbialites et des indices d'exondation évoque un milieu calme de platier intertidal à supratidal, faiblement ouvert sur le large vu l'absence de faune marine franche. Malgré l'omniprésence des tapis microbiens et des fentes de dessiccation, aucune surface à traces de pas n'y a été observée, peut-être du fait de l'affleurement uniquement en coupe de cette unité.

## 5. 2. Paléoenvironnements au début du Bathonien

L'interprétation paléoenvironnementale détaillée qui vient d'être dressée pour le site de Capelan est en parfait accord avec les études antérieures portant sur la Formation des Calcaires à Stipites des Grands Causses. Dans son article sur les lignites du Larzac du Bathonien, Rouire (1928) rappelle les récoltes paléontologiques de Bleicher (1872) et de Gourret (1884) qui ont été faites dans ces niveaux charbonneux, dans lesquels, écrit-il page 4 : « ...le mélange des espèces marines avec celles d'eau douce ou d'eau saumâtre indique une formation d'estuaire ;... » et page 10 « ...la structure ligneuse des grands végétaux aériens.. » indique leur appartenance « ...aux familles des cycadées et des conifères. ». Plus récemment Fürsich et al. (1995) ont décrits une grande plateforme carbonatée,

subsidente et peu profonde bordée dans les secteurs plus proximaux, vers le seuil cévenol, d'une grande zone inter à supratidale à sédimentation argileuse parcourue par des chenaux et parsemée de mares hypersalines ou de zones de mangroves.

A partir de l'inventaire végétal des niveaux à stipites, Philippe et al. (1998 : 139-143) ont établi des phytocoenoses qui confirment l'existence de ces milieux humides : marécages et mangroves avec des Equisétales et des Filicales. Les Coniférales sont présents avec des espèces adaptées aux eaux saumâtres ou de milieux plus élevés, continentaux et secs. Le climat semble avoir été semi-aride à tempéré avec des saisons indiquées par les cernes de croissance des arbres.

Dans les sites à stipites, Fürsich et al. (1995), Kriwet et al. (1997) puis Knoll et al. (2013, 2014) et Knoll et López-Antoñanzas (2014) ont mentionné des invertébrés et des restes de poissons, d'amphibiens et de reptiles ainsi, qu'également ceux de végétaux dont un grain d'ambre. Parmi ces derniers, les dinosaures sont représentés par des dents de théropodes et d'ornithischiens.

Clairement, la base de la Formation des Carbonates à Stipites correspond à des dépôts paraliques et marins peu profonds qui ceinturaient la zone de haut fonds localement émergés correspondant *pro parte* l'actuel Massif Central. Les synthèses paléogéographiques, sédimentologiques et séquentielles concernant le Bathonien français (Enay et Mangold, 1980 ; Gaumet et al., 1996 ; Charcosset, 2000) n'excluent pas que pendant les périodes de bas niveau marin du Bathonien inférieur et moyen, des corridors temporairement émergés aient pu exister entre cette plateforme centrale et les terres du massif Londre-Brabant. Les théropodes qui ont laissés leur empreintes n'étaient donc peut-être pas strictement inféodés à ce «proto Massif Central», ils pouvaient utiliser les vastes platiers tidaux et les innombrables flèches littorales localement arborées qui reliaient les massifs, en particulier lors des périodes de bas niveau marin.

## 6. Conclusions

L'analyse critique des empreintes de dinosaures dans le Jurassique moyen des Grands Causses nous a permis d'identifier deux sites d'intérêt majeur dans les dépôts calcaires du Bathonien inférieur (Formation des Calcaires à Stipites). Le site du Capelan présente plus d'une centaine d'empreintes de 11 à 36 cm de longueur, appartenant à au moins 21 pistes. Ce sont essentiellement des traces de pas tridactyles II-IV, presque aussi longues que larges et qui présentent un angle moyen II-IV proche de 70°. Le site de la Garène, près de Jouque-Merles, a livré des empreintes similaires. Après une comparaison statistique avec celles du Jurassique, décrites en Europe, aux USA, en Asie et en Afrique du Nord, nous attribuons les empreintes caussenardes à l'ichnogenre *Kayentapus* Welles, 1971. Certaines d'entre elles servent à la définition de l'ichnoespèce *Kayentapus ubacensis* nov. isp. Celle-ci correspond à des grandes traces de pieds tridactyles dont la longueur est au moins égale à 24 cm, un peu plus longues que larges, avec une symétrie presque bilatérale passant par l'axe du doigt III. Les orteils II, III, IV ont des coussinets peu marqués et indistincts dans la partie proximale de la trace où ils sont rassemblés en un talon. L'angle T (II-IV) vaut en moyenne 73° et l'orteil III se projette un peu plus distalement que ses voisins. Sur les pistes, l'angle du pas est compris entre 140 et 179°. Cette nouvelle ichnoespèce est attribuable à des théropodes Tetanurae appartenant probablement aux mégalosauridés. Il s'avère donc que le Bassin des Causses représente une zone ayant un excellent potentiel favorable à l'enrichissement du registre fossile dinosaurien du Jurassique moyen.

L'analyse sédimentologique indique un environnement paralique calme, comprenant des lagunes et des baies d'eau douce à saumâtre, séparées de lagons dysoxiques par des flèches littorales finement calcarénitiques. Des « tidal flats = estran, vasières » carbonatés y sont propices au développement de tapis microbiens qui ont permis une bonne préservation des empreintes. La principale surface à traces de pas du Capelan était un espace relativement ouvert où des théropodes de tailles différentes se sont déplacés dans toutes les directions. Toutes ces informations sont cohérentes avec la paléogéographie caussenarde reconstruite pour le Bathonien inférieur et moyen et qui correspond à une zone côtière de faible relief bordant à l'ouest le seuil cévenol alors probablement émergé.

## Remerciements

Les auteurs remercient très chaleureusement MM. Jean-Paul Gély, propriétaire du site du Capelan (Meyrueis) et Jacques Raimond, propriétaire de celui du ravin de la Garène à Jouque-Merles pour leur aimable

accueil et leur autorisation d'accéder à leur propriété. D'autres autorisations nous furent ensuite nécessaires pour le Capelan, localisé dans le Parc National des Cévennes (PNC) et pour travailler dans la Jonte, rivière gérée par la DDT Biodiversité de Mende via le Syndicat Mixte Grand Site des Gorges du Tarn et de la Jonte de Sainte-Enimie. Après avoir pris contact, ces organismes nous permirent de réaliser nos études. Nous les remercions donc aussi, bien chaleureusement via leurs représentants (Richard Scherrer du PNC, Laurent Scheyer de la DDT), ainsi que tous nos collègues universitaires qui ont répondu favorablement à nos quelques demandes : Richard Ciszak (Université de Toulouse), Neil Clark (Université de Glasgow), Mike Romano (Université de Sheffield), Felix Pérez-Lorente (Université de Logroño), Laura Piñuela (Université d'Oviedo). Nous adressons aussi nos remerciements à Alain et Sylvie Michelin, géologues et naturalistes de Golinhas, pour leurs précieuses informations.

Au terme de cette longue étude, nous pensons aussi bien fort à notre collègue Jacques Thierry, Professeur Emérite de l'Université de Dijon qui nous a quitté en 2015. Spécialiste des Ammonites du Jurassique, il avait déterminé celle du site de Capelan, découverte par DC au cours de notre étude de 2013.

Cet article a été examiné par le Professeur Emerite Felix Pérez-Lorente et le Professeur Fabien Knoll (Université de Manchester). Nous les remercions beaucoup de leur lecture minutieuse et de leurs utiles et pertinentes remarques et suggestions.

## Références

- Alexander, R. McN., 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261, 129–130.
- André, D., 1988. La rivière captive du Mont Aigoual. Causses et Cévennes. *Revue Trimestrielle du club cévenol* 1, 135–139.
- Andreu, B., Charcosset, P., Ciszak, R., 1999. Ostracodes du bathonien moyen et supérieur des grands-causses, sud de la France. Associations et paléoenvironnements. *Revue de Micropaléontologie* 42, 187–211.
- Andrews, J.E., Hudson, J.D., 1984. First Jurassic dinosaur footprints from Scotland. *Scottish Journal of Geology* 20, 129–134.
- Avanzini, M., García-Ramos, J.C., Lires, J., Piñuela, L., Lockley, M.G., 2007. Crocodylomorph tracks from the Late Jurassic of Asturias (Spain). *Ichnos* 14, 143–153.
- Avanzini, M., Piñuela, L., and García-Ramos J.C., 2010a. Preservational morphotypes of *Crocodylopus* from the Late Jurassic of Asturias (Spain). In: Milàn, J., Lucas, S.G., Lockley, M.G., Spielman, J.A. (Eds.), *Crocodyle tracks and traces*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 51, 239–244.
- Avanzini, M., Piñuela, L., Ruiz-Omeñaca J. J., García-Ramos J.C., 2010b. The crocodile track *Hatcherichnus*, from the Upper Jurassic of Asturias (Spain). In: Milàn, J., Lucas, S.G., Lockley, M.G., Spielman, J.A. (Eds.), *Crocodyle tracks and traces*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 51, 89–92.
- Avanzini, M., Piñuela, L., García-Ramos, J.C., 2012. Late Jurassic footprints reveal walking kinematics of theropod dinosaurs. *Lethaia* 45, 238–252.
- Averianov, A.O., Krasnolutskii, S.A., Ivantsov, S.V., 2010. A new basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia. *Proceedings of the Zoological Institute*, 314, 42–57.
- Bellon, H., Fabre, A., Sichler B., Bonhomme M.G., 1986. Contribution to the numerical calibration of the Bajocian-Bathonian boundary: a report of <sup>40</sup>K-<sup>40</sup>Ar radiometric data from Les Vignes basaltic complex (Massif Central, France). *Chemical Geology* 59, 155–161.
- Bleicher, G., 1872. Sur l'horizon lacustre et fluvio-marin de l'Oolithe inférieure du Midi de la France. *Bulletin de la Société géologique de France* 29, 298–299.
- Brouder, P., Gèze, B., Macquar, J.-C., Paloc, H., 1977. Notice explicative de la carte géologique de la France à 1/50 000 ° de Meyrueis. Gèze, B., Paloc, H., Bambier, A., 1985. Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000° de Nant. Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans-la-Source. 29 p.
- Boutakiout, M., Hadri, H., Nouri, J., Díaz-Martínez I., Pérez-Lorente, F. 2008a. Prospecciones paleoicnológicas en el sinclinal de Iouaridène (Alto Atlas Marruecos). Cuantificación de yacimientos y de icnotas. *Geogaceta*, 45, 51-54.
- Boutakiout, M., Hadri, H., Milhi, A., Nouri, J., Díaz-Martínez I., Pérez-Lorente, F. 2008b. Icnitas terópodos y saurópodos del Bajociense en Ifgh. (Norte de Msemrir, High Central Atlas, Morocco). *Geo-Temas* 10, 1249–1251. *Geo-Temas*, 2008 : ISSN : 1567-5172.
- Boutakiout, M., Hadri, M., Nouri, J., Díaz-Martínez, I., Pérez-Lorente, F. 2009. Rastrilladas de Icnitas terópodos gigantes del Jurásico superior (sinclinal de Iouaridène, Marruecos). *Revista Española de Paleontología* 24, 31–46.
- Buffetaut, E., Thierry, J. 1977. Les crocodiliens fossiles du Jurassique Moyen et Supérieur de Bourgogne. *Geobios* 10, 151–194.

Caravaca, G., 2012. Les interfaces à traces de pas du Bathonien des Causses : identification ichnologique et interprétations paléoenvironnementales. In: Mémoire de Master 1 (UMR Biogéosciences) de Université de Bourgogne, 30 p. (inédit).

Cariou, E., Olivier, N., Pittet, B., Mazin, J.-M., Hantzpergue, P., 2014. Dinosaur track record on a shallow carbonate-dominated ramp (Loulle section, Late Jurassic, French Jura). *Facies* 60, 229–253.

Charcosset, P., 1998. Reconstitution d'un segment de la marge ouest-téthysienne du Bathonien dans les Grands-Causse et le Bas-Languedoc : analyse séquentielle à divers ordres et dynamique de bassin. *Strata* 2, 311.

Charcosset, P., 2000. Synthèse paléogéographique et dynamique du bassin caussenard (Sud de la France) au cours du Bathonien (Jurassique moyen). *Eclogae Geologicae Helveticae* 93, 53–64.

Charcosset, P., Ciszak, R., Peybernès, B., Garcia, J.-P., 1996. Modalités séquentielles de la transgression bathonienne sur le "Seuil cévenol" (Grands Causses). *Comptes Rendus Académie des Sciences de Paris* 323, 419–426

Charcosset, P., Combes, P.-J., Peybernès, B., Ciszak, R., Lopez, M., 2000. Pedogenetic and karstic features at the boundaries of Bathonian sequences in the Grands Causses area (Southern France): Stratigraphic implications. *Journal of Sedimentology Research* 70, 255–264.

Ciszak, R., Peybernès, B., Thierry, J., Faure, P., 1999. Synthèse en termes de stratigraphie séquentielle du Dogger et de la base du Malm dans les Grands Causses. *Géologie de la France* 4, 45–58.

Ciszak, R., Peybernès, B., Fauré, P., Thierry, J., 2000. Géométrie et enchainement des séquences de dépôt aléno-bajociennes dans les grands Causses (France). *Strata* 10, 61–63.

Clark, N.D.L., 2001. Dinosaur tracks, helicopters and broken bones. *The Geological Curator* 7, 163–166.

Clark, N.D.L., Barco Rodríguez, J.L., 1998. The first dinosaur trackway from the Valtos Sandstone Formation (Bathonian, Jurassic) of the Isle of Skye, Scotland, UK. *Geogaceta* 24, 79–82.

Clark, N.D.L., Booth, P., Booth, C., Ross, D.A., 2004. Dinosaur Footprints from the Duntulm Formation (Bathonian, Jurassic) of the Isle of Skye, Scotland, UK. *Scottish Journal of Geology* 40, 13–21.

Clark, N.D.L., Ross, D.A., Booth, P., 2005. Dinosaur tracks from the Kilmaluag Formation (Bathonian, Middle Jurassic) of Score Bay, Isle of Skye, Scotland, U.K. *Ichnos* 12, 93–104.

Clark, N.D.L., Brett-Surman, M.K., 2008. A comparison between dinosaur footprints from the Middle Jurassic of the Isle of Skye, Scotland, UK, and Shell, Wyoming, USA. *Scottish Journal of Geology* 44, 139–150.

Cobos, A., Lockley, M.G., Gascó, F., Royo-Torres, R., Alcalá, L., 2014. Megatheropods as apex predators in the typically *Jurassic* ecosystems of the Villar del Arzobispo Formation (Iberian Range, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 399, 31–41.

Day, J.J., Norman, D.B., Gale, A.S., Upchurch, P., Powell, H.P., 2004. A Middle Jurassic dinosaur trackway site from Oxfordshire, UK. *Palaeontology* 47, 319–348.

Demathieu, G.R., 1970. Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif Central. *Cahiers de Paléontologie, C.N.R.S.* (Ed.), Paris, 291 p.

Demathieu, G. R., 1984. Utilisation de lois de la Mécanique pour l'estimation de la vitesse de locomotion des Vertébrés tétrapodes du Passé. *Geobios* 17, 439–446.

Demathieu, G.R., 1986. Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios* 19, 327–333.

Demathieu, G.R., 1990. Problems in discrimination of tridactyl dinosaur footprints, exemplified by the Hettangian trackways, The Causses, France. *Ichnos* 1, 97–110.

Demathieu, G., 1993 Empreintes de pas de dinosaures dans les Causses (France). *Zubía (Monogr)* 5, 229–252.

Demathieu, G.R., Gand, G., Sciau, J., Freytet, P., 2002. Les traces de Dinosaures et autres Archosaures du Lias inférieur des Grands Causses, Sud de la France. *Palaeovertebrata* 31, 1–4.

Demathieu, G.R., Sciau, J., 1992. Des pistes de dinosaures et de crocodiliens dans les dolomies de l'Hettangien du Causse du Larzac. *Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 315, 1561–1566.

Demathieu, G. R., Sciau, J., 1995. L'ichnofaune hettangienne d'Archosauriens de Sauclières, Aveyron, France. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun* 151, 5–46.

Demathieu, G.R., Sciau, J., 1999. De grandes empreintes de pas de dinosaures dans l'Hettangien de Peyre (Aveyron, France). *Geobios* 32, 609–616.

D'Orazi Porchetti, S., Bernardi, M., Cinquegraneli, A., Faria dos Santos, V., Marty, D., Massimo Petti, F., Sá Caetano P., Wagensommer, A., 2016. A review of the dinosaur track record from Jurassic and Cretaceous shallow marine carbonate depositional environments. In: Falkingham, P.L., Marty, D., Richter, A., (Eds.), *Dinosaur tracks, the next steps. Life of the Past*, Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis, 380–390.

- Dromart, G., Rapaille, C., Rousseau, M., Bertrand, H., Feraud, G., Garcia, J.-P., Gaumet, F., 2005. Incertitudes temporelles dans le calcul des taux d'accumulations sédimentaires : Exemples des plates-formes carbonatées du Jurassique moyen. *Congrès Français de Sédimentologie*, Publ. ASF, 51, 354.
- Ellenberger, P., 1988. La découverte des pistes de dinosauriens de Camprieu. *Causses et Cévennes*, 7: 139-140.
- Ellenberger, F. et Fuchs, Y. 1965. Sur la présence de pistes de vertébrés dans le Lotharingien de la région de Séverac-le-Château (Aveyron). *C. R. sommaire S. G. F.*, 39-40, 1 fig.
- Enay, M., Mangold, C., 1980. Synthèse paléogéographique du Jurassique français. Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon, Hors série 5, 210p.
- Eudes-Deslongchamps, J.-A., 1838. Mémoire sur le *Poekilopleuron bucklandii*, grand saurien fossile intermédiaire entre les crocodiles et les lézards. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie* 6, 37–146.
- Fuchs, Y., 1964. Contribution à l'étude géologique et métallogénique de la couverture sédimentaire du dôme de Vimenet (Aveyron). In: Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université de Nancy, Sc.de la Terre, 9, 3, 235–291.
- Fuentes Vidarte, C., Mejjide Calvo, M., 1999. Primeras huellas de crocodrilo en el Weald de Cameros (Sria, Espana) nueva familia Crocodylopodidae: Nuevo icnogénero: *Crocodylopodus* nueva icnoespecie: *C. mejjidei*: Actas de las jornadas internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno. Sala de los infantes (Burgos, España). *Collectivo Arqueológico- Paleontológico de Salas*, 329–338.
- Fürsich, F.T., Freytag, S., Röhl, J., Schmid, A., 1995. Palaeoecology of benthic associations in salinity-controlled marginal marine environments: Examples from the Lower Bathonian (Jurassic) of the Causses (southern France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 113, 135–172.
- Gand, G., 1987. Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français Paléontologie, Stratigraphie, Paléoenvironnements. In: Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Bourgogne, 341 p. (inédit).
- Gand, G., Bourillot, R., Brigaud, B., Steyer, J.-S., Peyrouse, J.-B., 2012. Les Amphibiens fossiles de Bourgogne, (Temnospondyles et Lissamphibiens). *Revue Scientifique Bourgogne-Nature*, Hors Série 11 Saint-Brisson, Nièvre, 47–69.
- Gand, G., Demathieu, G., Montenat, C., 2007. Les traces de pas d'Amphibiens, de Dinosaures et autres Reptiles du Mésozoïque français: Inventaire et interprétations. *Palaeovertebrata* 35, 1–149 p.
- García-Ramos, J.C., Lires, J., Piñuela, L., 2002. Dinosaurios, Rutas por el Jurásico de Asturias. *La Voz de Asturias*, Lugones, 204 p.
- Gaumet, F., Garcia, J.-P., Dromart, G., Sambet, G., 1996. Contrôle stratigraphique des faciès, géométries et profils de dépôt de la plate-forme carbonatée bourguignonne au Bathonien-Callovien. *Bulletin de la Société géologique de France* 167, 409–421.
- Gèze, B., Macquar, J. C., Michaud, J. G., Rey, M. et Brouder, P., 1977. Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Meyrueis, n° 910. Bureau de Recherches Géologiques et Minières., Orléans-la-Source.
- Gèze, B., Paloc, H., Bambier, A., 1985. Notice explicative de la carte géologique à 1/50 000<sup>e</sup> de Nant. Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans-la-Source. 51 p
- Gèze, B. et Paloc, H., 1986. Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille de Nant. Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans-la-Source.
- Gierliński, G., 1996. Dinosaur ichnotaxa from the Lower Jurassic of Hungary. *Geological Quarterly* 40, 119–128.
- Gourret, P., 1884. Constitution géologique du Larzac et des Causses méridionaux. *Annales des Sciences géologiques* 16, 229 p.
- Gradstein, F. M., 2012. The geologic time scale 2012. Amsterdam ; Boston: Elsevier, 2 volumes, xviii, 1144 pages.
- Hadri, M., Boutakiout, M., Gómez, F., Pérez-Lorente, F., 2015. Crocodyliform footprints from « les couches rouges » of the Middle Jurassic of Mdemrir, High Atlas, Morocco. *Geogaceta* 58, 39–42.
- Haubold, H., 1971. Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. In *handbuch der Paläoherpetologie*, Kuhn édit., Stuttgart, 18, 123 p.
- Hitchcock, E., 1845. An attempt to name, classify, and describe, the animals that made the fossil footmarks of New England. *Proceedings of the 6<sup>th</sup> Annual Meeting, Association of American Geologists and Naturalists*, New-Haven, Connecticut 6, 23–25.
- Hitchcock, E., 1858. *Ichnology of New-England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its fossil footmarks.* W. White, Boston, 232 p.
- Hitchcock, E., 1865. *Supplement to the Ichnology of New-England.* Wright and Potter, Boston, 220 p.
- Knoll, F., Cuny, G., Mojon, P.-O., López-Antoñanzas, R., Huguét, D., 2013. A new vertebrate, ostracod, and charophyte-bearing locality in the Middle Jurassic of the Grands Causses (southern France). *Proceedings of the Geologists' Association* 124, 525–529.
- Knoll, F., López-Antoñanzas, R., 2014. The vertebrate fauna from the “stipite” layers of the Grands Causses (Middle Jurassic, France). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 1–6.

- Knoll, F., Cuny, G., Mojon, P.-O., López-Antoñanzas, R. 2014. New palaeontological data from the organic-rich layers of the Bathonian of the Grands Causses (France). *Proceedings of the Geologists Association* 125, 312–316.
- Kriwet, J., Rauhut, O. W. M., Gloy, U. 1997. Microvertebrate remains (Pisces, Archosauria) from the Middle Jurassic (Bathonian) of southern of France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 206, 1–28.
- Kvale, E.P., Johnson, G.D., Mickelson, D.L., Keller, K., Furer, L.C., Archer, A.W., 2001. Middle Jurassic (Bajocian and Bathonian) dinosaur megatracksites, Bighorn Basin, Wyoming, USA. *Palaios* 16, 233–254.
- Lambert, D., Ostrom, J. H., 1993. *The ultimate dinosaur book*. Dorling Kindersley Publishing; Inc. 95 Madison Avenue, New-York, NY 10016, 192 p.
- Lange-Badré, B. et Lafon, J-P. 2000. Découverte de pistes de dinosaures théropodes dans le Lias inférieur des environs de Figeac (Lot). *Comptes Rendus Académie des Sciences de la Terre et des Planètes*, Paris, 330, 379-384.
- Lapparent, (de), A. F., Montenat, C., 1967. Les empreintes des pas des reptiles de l’Infralias du Veillon (Vendée). *Bulletin de la Société géologique de France* 107, 1–41.
- Lapparent, (de), A.F., Zbyszewski, G., Moitinho de Almeida, F., da Veiga Ferreira, O., 1951. Empreintes de pas de Dinosauriens dans le Jurassique du Cap Mondego (Portugal). *Extrait du Comptes Rendus Sommaires de la Société géologique de France* 14, 251–252
- Lapparent (de), A.F., Zbyszewski, G., 1957. Les Dinosauriens du Portugal. *Memoires des Services Géologiques du Portugal* 2, 1–63.
- Lires, F., Piñuela, L., García-Ramos, J.C., 2001. Nuevos datos y reinterpretación del yacimiento jurásica de icnitas de dinosaurio de la playa de la Griega (Colunga, Asturias). In: Meléndez, G., Herrera, Z., Delvene, G., Azanza, G. (Eds.), *Los fósiles y la paleogeografía*. Univ de Zagora, pp. 342–347.
- Lockley, M.G., Gierliński, G.G., Lucas, S.G., 2011. *Kayentapus* revisited notes on the type material and the importance of this theropod footprint ichnogenus. *New Mexico Museum of Natural History and Science* 53, 330–336.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., 1995. *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States*. Columbia University Press, New York (338 p.).
- Lockley, M. G., Hunt, A.P., Lucas, S.G., 1996a. Vertebrate track assemblages from the Jurassic Summerville Formation and correlative deposits. In: Michael M., (Ed.), *The continental Jurassic*. Museum of Northern Arizona Bulletin 60, pp. 249–254.
- Lockley, M.G., Li, J.J., Li, R.H., Matsukawa, M., Harris, J.D., Xing, L.D., 2013. A review of the tetrapod track record in China, with special reference to type ichnospecies: implications for ichnotaxonomy and paleobiology. *Acta Geologica Sinica* 87, 1-20.
- Lockley, M. G., Lires, J., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Avanzini, M., 2007. Shrinking the world’s largest dinosaur tracks: observations on the ichnotaxonomy of *Gigantosauropus asturiensis* and *Hispanosauropus hauboldi* from the Upper Jurassic of Asturias. Spain. *Ichnos* 14, 247–255.
- Lockley, M.G., Meyer, C.A., 2000. *Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe*. Columbia University, New-York, 323 p.
- Lockley, M.G., Meyer, C.A., Santos (dos) V-F., 1996b. *Megalosauripus*, *Megalosaropus* and the concept of Megalosaur footprints. In: Michael Morales, (Ed.), *The Continental Jurassic*. Museum of Northern Bulletin 60, 113–118.
- Lockley, M.G., Meyer, C.A., Santos (dos), V-F., 1998. *Megalosauripus* and the problematic concept of Megalosaur footprints. *Gaia* 15, 313–337.
- Lucas, S.G., Klein, H., Lockley, M.G., Spielmann, J., Gierliński, G., Hunt, A.P., Tanner, L., 2006. Triassic-Jurassic stratigraphic distribution of the Theropod footprint ichnogenus *Eubrontes*. In Harris et al., (Eds.), *The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition*. New Mexico Museum of Natural History and Science 37, 86–94.
- 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, 285 p.
- Lull, R.S., 1953. *Triassic life of the Connecticut Valley*, State geological and Natural History Survey, Hartford, 24, 331 p.
- Mateus, O., Milàn, J., 2010. First records of crocodile and pterosaur tracks in the Upper Jurassic of Portugal. In: Milàn, J., Lucas, S.G., Lockley, M.G., Spielman, J.A. (Eds.), *Crocodile tracks and traces*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 51, 83–88
- Mazin, J-M., Billon-Bruyat, J-P., Hantzpergue, P. et Lafaurie, G. 2000. Domination reptilienne dans l’écosystème littoral de Crayssac (Tithonien inférieur, Quercy, Lot). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 96, 71-81

- Monod, C., 1935. Du musée du Désert au Mont Aigoual, à l'Aven Armand et aux Gorges du Tarn par la corniche des Cévennes. *Causses et Cévennes. Revue du Club Cévenol* 6, 273–280.
- Montenat, C., Bessonnat, G., 2003. L'ichnofaune reptilienne hettangienne du Veillon (Vendée, France). *Le Naturaliste vendéen* 3, 41–45.
- Moreau, J.-D., 2010. Nouvelles découvertes d'empreintes de théropodes dans l'Hettangien du Déroit de Rodez: Approches sédimentologique et ichnologique. In: *Mémoire de Master 1 (UMR Biogéosciences) de Université de Bourgogne*, 38 p. (inédit).
- Moreau, J.-D., 2011. Nouvelles découvertes d'empreintes de Dinosaures en Lozère. Analyse biométrique des traces et synthèse paléoenvironnementale de l'Hettangien. *Association Paléontologique des Hauts Plateaux du Languedoc, Mende, Lozère*, 34 p.
- Moreau, J.-D., 2017. Des empreintes de dinosaures dans le Bathonien du Causse de Sauveterre. *Bulletin de la Société des Lettres, Sciences, et Arts de la Lozère* 44, 75–81.
- Moreau, J.-D., Baret, L., Gand, G., Fara, E., Durllet, C., Caravaca, G. 2012a. Découverte d'un nouveau site à traces de pas de Dinosaures dans le Bathonien des Causses (Le Gayrand, Gorges de la Jonte, Lozère, France). *Ichnologie dinosaurienne du Jurassique de Meyrueis. Association Paléontologique des Hauts Plateaux du Languedoc, Mende*, 13–19.
- Moreau, J.-D., Baret, L., Trincal, V., André, D., 2012b. Empreintes dinosauroïdes de l'Hettangien de Gatuzières (Lozère, France). *Ichnologie dinosaurienne du Jurassique de Meyrueis. Association Paléontologique des Hauts Plateaux du Languedoc, Mende, Lozère*, 5–11.
- Moreau, J.-D., Gand, G., Fara, E., Michelin, A. 2012c. Biometric and morphometric approaches on Lower Hettangian footprints from the Rodez Strait (Aveyron, France). *Comptes rendus Palevol* 11, 231–239.
- Moreau, J.-D., Trincal, V., Gand, G., Néraudeau, D., Bessière, G., Bourel, B. 2014. Deux nouveaux sites à traces de pas dinosauroïdes dans la Formation Dolomitique de l'Hettangien de Lozère, Languedoc-Roussillon, France. *Annales de Paléontologie* 100, 361–369.
- Moreau, J.-D., Fara, E., Néraudeau, D., Gand, G., 2017. New Hettangian tracks from the Causses Basin (Lozère, southern France) complement the poor fossil record of earliest Jurassic crocodylomorphs in Europe. *Historical Biology*. DOI: 10.1080/08912963.2017.1370587
- Moreau, J.-D., Trincal V., André, A., Baret, L., Jacquet, A., Wienin, M., 2018. Underground dinosaur tracksite inside a karst of southern France: Early Jurassic tridactyl traces from the Dolomitic Formation of the Malaval Cave (Lozère). *International Journal of Speleology* 47, 29–42.
- Nopsca, F., 1923. *Die Familien der Reptilien. Fortschritte der Geologie und Paläontologie*, Berlin 2, 210 p.
- Nouri, J. 2007. La palichnologie des empreintes de pas de dinosauriens imprimées dans les couches du Jurassique du Haut-Atlas, Maroc. Thèse de doctorat, Université de Rabat, 240 p.
- Olsen, P.E., 1980a. Triassic and Jurassic Formations of the Newark Basin. In: *Field Studies of New Jersey Geology and Guide to Field Trips*, Manspeizer Warren (Ed.), Yale Univ., New Haven, Connecticut, pp. 1-39.
- Olsen, P.E., 1980b. Fossil great lakes of the Newark Supergroup in New Jersey. In: *Field Studies of New Jersey Geology and Guide to Field Trips*, Manspeizer Warren (Ed.), Yale Univ., New Haven, Connecticut, pp. 352-398.
- Olsen, P.E., Smith, J.B., 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, 586–601.
- Paul, G.S., 2010. *The Princeton field guide to Dinosaurs*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 320 p.
- Pérez-Lorente, F., Romero-Molina, M.M., 2001. Nuevas icnitas de dinosaurios terópodos y saurópodos en Galve y Miravete de la Sierra (Teruel, España). *Geogaceta* 30, 115–118.
- Pérez-Lorente, F., coord. 2003. *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Instituto de Estudios Riojanos. *Ciencias de la Tierra* 26, 444 p.
- Petit, C., 2017. Grotte de la Clujade. *Bulletin du Comité Départemental de spéléologie de Lozère* 3, 145–188.
- Philippe, M., Thévenard, F., Barale, G., Guignard, G., Ferry, S., 1998. Middle Bathonian floras and phytocoenoses of France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143, 135–158.
- Popa, M.E., 1999. First find of Mesozoic tetrapod tracks in Romania. *Acta Palaeontologica Romaniaae* 2, 387–390.
- Rainforth, E.C., 2005. *Ichnotaxonomy of the fossil footprints of the Connecticut Valley (Early Jurassic, Newark Supergroup, Connecticut and Massachusetts)*. Columbia University, New York, 1074 p.
- Rauhut, O. W. M., et López-Arbarello, A. 2008. Archosaur evolution during the Jurassic: A Southern perspective. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63 (4): 557-585.
- Razzolini, N.L., Oms, O., Castanera, D., Vila, B., dos Santos, V. F., Galobart, À., 2016. Ichnological evidence of Megalosaurid dinosaurs crossing Middle Jurassic Tidal Flats. *Scientific Reports*

6, 31494.

Romano, M., Whyte, M.A., 2003. Jurassic dinosaur tracks and trackways of the Cleveland Basin, Yorkshire: preservation, diversity and distribution. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 54, 185–215.

Romano, M., Whyte, M.A., 2010. Crocodylian and other non-dinosaurian tracks and trackways from the Ravenscar Group (Middle Jurassic) of the Cleveland Basin, Yorkshire, UK. In: Milàn, J., Lucas, S.G., Lockley, M.G., Spielman, J.A. (Eds.), *Crocodyle tracks and traces*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 51, 69–79.

Romano, M., Whyte, M.A., 2015. Could stegosaurs swim ? Suggestive evidence from the Middle Jurassic tracksite of the Cleveland Basin, Yorkshire, UK. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 60, 227–233.

Romano, M., Whyte, M.A., Manning, P. L., 1999. New sauropod dinosaur prints from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of the Cleveland Basin, Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 52, 361–369.

Rouire, L. 1928. Lignites du Larzac, Société des Lettres Sciences et Arts de l'Aveyron, 22: 1-18.

Rouire, L., 1946. Lignites du Larzac. Deuxième partie. Mines et Concessions 26, 317–367.

Roux, J., Senaud, G., 1981. L'anomalie magnétique des Vignes (Gorges du Tarn, Massif Central français). Mise en évidence de l'extension d'un épanchement volcanique jurassique. *Bulletin de la société géologique de France* 23, 45–50.

Salgado, L., Canudo, J. I., Garrido, A. C., Moreno Azanzas, M., Martinez, L. C. A., Coria, R. A. et Gasca, J. M. 2017. A new primitive Neornithischian dinosaur from the Jurassic of Patagonia with gut contents. *Sci. Rep.* 7, 42778; doi: 10.1038/srep42778.

Santisteban, C., Gaete, R., Galobart, A., Suñer, M., 2003. Rastros de Dinosaurios en el Jurásico terminal (facies Purbeck) de Corcolilla (Los Serranos, Valencia). In: Pérez-Lorente, F., coord., *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Instituto de Estudios Riojanos. Ciencias de la Tierra, 26, pp. 33–40.

Santos (dos), V.F., 1998. Dinosaur Tracksites in Portugal: the Jurassic-Cretaceous record. In: Galopim de Carvalho, A.M. et al. (Eds.). *Museum Nacional de Historia Natural, Lisbon*, pp. 7-16.

Sciau, J., 1992. Sur la piste des Dinosauriens des Causses. *Association des Amis du Musée de Millau*, 31 p.

Sciau, J., 2003. Dans les pas des dinosaures des Causses. *Inventaire des sites à empreintes*. Millau. *Association des Amis du Musée de Millau* 107 p.

Sciau, J., Bécaud, M., Gand, G., 2006. Présence de Dinosauriens Théropodes et probablement d'Ornithomimes et de Sauropodes dans le marais maritime Bajocien-Bathonien des Causses. *Association des Amis du Musée de Millau*, 32 p.

Schwarz, D., Raddatz, M. et Wings, O. *Knoetschkesuchus langenbergensis* gen. nov. sp. nov., a new atoposaurid crocodyliform from the Upper Jurassic Langenberg Quarry (Lower Saxony, northwestern Germany), and its relationships to *Theriosuchus*. *PLoS ONE* 12(2): e0160617. doi:10.1371/journal.pone.0160617

Sciscio, L., Bordy, E. M., Abrahams, M., Knoll, F., McPhee, B. W. The first megatheropod tracks from the Lower Jurassic, upper Elliot Formation, Karoo Basin, Lesotho. Editor : William Oki Wong, Institute of Botany, *PLoS ONE* 12 (10): e0185941. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185941>.

StatSoft, Inc. 1997. Tulsa, (OK.): Statistica, Data Analysis Software System et guide de l'utilisateur, 542 p.

Tennant, J. P., Mannion, P. D. et Upchurch, P. 2016. Evolutionary relationships and systematics of Atoposauridae (Crocodylomorpha: Neosuchia): implications for the rise of Eusuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177, 854–936.

Thaler, L., 1962. Empreintes de pas de Dinosauriens dans les dolomies du Lias inférieur des Causses. *Compte Rendu Sommaire de la Société Géologique de France Paris* 7, 190–192.

Thulborn, T., 1989. The gaits of dinosaurs. In: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (Eds.), *Dinosaur tracks and traces*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 39–50.

Thulborn, T., 1990. *Dinosaur tracks*. Chapman & Hall, London, 410 p.

Thulborn, T., Wade, M. 1984. Dinosaur trackways in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 21, 413-517.

Welles, S.P., 1971. Dinosaur footprints from the Kayenta Formation of northern Arizona. *Plateau* 44, 27–38.

Whyte, M. A., Romano, M., 2001a. A dinosaur ichnocoenosis from the Middle Jurassic of Yorkshire. *Ichnos* 8, 223-234.

Whyte, M.A., Romano, M., 2001b. Probable stegosaurian dinosaur tracks from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of Yorkshire, England. *Proceedings of the Geologists Association* 112, 45–54.

Whyte, M.A., Romano, M., Elvidge, J., 2007. Reconstruction of Middle Jurassic Dinosaur-Dominated Communities from the Vertebrate Ichnofauna of the Cleveland Basin of Yorkshire, UK.

Ichnos 14, 117–129.

Whyte, M.A., Romano, M., Hudson, J.G., Watts, W., 2006. Discovery of the largest theropod dinosaur track known from the Middle Jurassic of Yorkshire. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 56, 77–80.

Wiénin, M., 1988. Bramabiau, cent ans après Martel. Causses et Cévennes. *Revue Trimestrielle du club cévenol* 1, 133–135.

Wings, O., Shellhorn, R., Mallison, H., Thuy, B., Wu, W., Sun, G., 2007. The first dinosaur tracksite from Xinjiang, NW China (Middle Jurassic Sanjianfang Formation, Turpan Basin)- A preliminary report. *Global Geology* 10, 113–129.

Xing, L.-D., Klein, H., Lockley, M.G., Wetzel Li, Z.-D., Li, J.-J., Gierliński, G.D., Zhang, J.-P., Matsukawa, M., Divay, J.D., Zhou, L., 2014. *Changpeipus* (theropod) tracks from the Middle Jurassic of the Turpan Basin, Xinjiang, Northwest China: review, new discoveries, ichnotaxonomy, preservation and paleoecology. *Vertebrata Palasiatica* 4, 233–259.

Xing, L.-D., Lockley, M.G., Chen, W., Gierliński, G.D., Li, J.-J., Persons IV, W.-S., Matsukawa, M., Ye, Y., Gingras, M.K., Wang, C.-W., 2013a. Two theropod track assemblages from the Jurassic of Chongqing, China, and the Jurassic Stratigraphy of Sichuan Basin. *Vertebrata Palasiatica* 4, 1–9.

Xing, L.-D., Lockley, M.G., Li, Z.-D., Klein, H., Zhang, J.-P., Gierliński, G., D., Ye, Y., Scott Persons IV, W., Zhou, L., 2013b. Middle Jurassic theropod trackways from the Panxi region, Southwest China and a consideration of their geologic age. *Palaeoworld* 22, 36–41.

Xing, L.-D., Lockley, M.G., Tang, Y., Klein, H., Zang J., Scott Persons IV, W., Dai, H., Ye, Y., 2015. Theropod and Ornithischian footprints from the Middle Jurassic Yanan Formation of Zizhou County, Shaanxi, China. *Ichnos* 22, 1–11.

Yang, X. L., Yang, D. H. 1987. *Dinosaur footprints from Mesozoic of Sichuan Basin*, Sichuan Science and Technology Publications, Chengdu, 1-30.

Young, M. T., Tennant, J. P., Brusatte, S. L., Challands, T. J., Fraser, N. C., Neil, N. C., Clark, D. L. et Ross, D. A. 2015. The first definitive Middle Jurassic atoposaurid (Crocodylomorpha, Neosuchia), and a discussion on the genus *Theriosuchus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176, 443–462.

L/W	1 PAGFX	2 Eu, USA, Lull 1953	3 Eu, USA, L53,G,R05	4 Eu, Fr, Dem 2002	5 Gm, Fr, Dem 2002	6 Gl, Fr, Dem 2002	7 Dil. USA, Wel. 1971	8 Kay. USA, Wel. 1971	9 Megalo. USA, E-A, Fig, Loc. 95-98
K-S	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lill	+	+	+	-	-	-	+	+	+
S-W	+	+	+	-	-	-	+	+	+
n	46	7	14	53	49	118	4	4	7
m	1,06	1,59	1,57	1,23	1,57	1,29	1,19	1,19	1,39
b1-b2	1,03-1,1	1,34-1,85	1,45-1,68	1,20-1,27	1,53-1,62	1,26-1,32	1,14-1,25	1,03-1,35	1,24-1,55
e-t	0,1102	0,2786	0,2019	0,1211	0,1496	0,1676	0,033	0,1026	0,1702
k%	10	17	13	10	9	12	3	9	12

L/W	10 Eu, Ec, Clark et al 2005	11 Chang. A, L>24 cm Chine, Xing 2014	12 Chang. B, L>24 cm, Chine, Xing 2014	13 Chang. A, 29,9-47cm, Chine, Xing 2014	14 Chang. B, 12,2-31,5 cm, Chine, Xing 2014	15a Chong. Chine, Xing 2013	16 Kay. Chine, Xing 2013	17 Kay. Chine, Xing 2015
K-S	+	+	+	+	+	+	+	+
Lill	+	+	+	+	+	+	+	+
S-W	+	+	+	+	+	+	+	+
n	9	9	25	9	9	10	12	12
m	1,51	1,12	1,44	1,54	0,96	1,39	1,08	1,39
b1-b2	1,38-1,63	0,94-1,31	1,31-1,57	1,40-1,68	0,79-1,14	1,32-1,47	0,98-1,18	1,24-1,53
e-t	0,1599	0,2436	0,3151	0,1818	0,2271	0,1048	0,1531	0,2259
k%	11	22	22	12	24	7,5	14	16

L/W	18 DIIX	19 Gv, Fr, Dem 2002	20 Gs, Dem 2002	21 G-A ?, Ec, Clark 2005	22 Iberos. Esp, Cobos 2014	23 Mega, Port. VM1, Raz. 2016	24 Mega, Port. VM2, Raz. 2016	25 Mega, Port. VM3, Raz. 2016
K-S	+	+	+	+	+	+	+	+
Lill	+	+	+	-	+	-	+	-
S-W	+	-	+	-	+	-	+	-
n	26	89	16	38	7	23	26	27
m	1,21	1,52	1,30	1,53	1,27	1,24	1,31	1,39
b1-b2	1,14-1,29	1,48-1,56	1,23-1,36	1,43-1,63	1,25-1,30	1,15-1,34	1,24-1,38	1,20-1,59
e-t	0,1902	0,1753	0,1284	0,3030	0,0276	0,0463	0,0335	0,2430
k%	15	12	16	20	2	4	3	17

**Tableau 1**

L-D/D	1 PAGFX	2 Eu, USA, Lull 1953	3 Eu, USA, L53,G,R05	4 Eu, Fr, Dem 2002	5 Gm, Fr, Dem 2002	6 Gl, Fr, Dem 2002	7 Dil. USA, Wel. 1971	8 Kay. USA, Wel. 1971	9 Megalo. USA, E-A, Fig, Loc. 95-98
K-S	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lill	-	+	-	+	+	+	+	+	+
S-W	-	+	-	+	+	+	+	-	+
n	45	7	14	53	49	118	4	4	7
m	1,72	2,48	2,64	1,83	1,75	1,56	1,58	1,87	2,96
b1-b2	1,60-1,84	2,10-2,87	2,13-3,16	1,73-1,93	1,68-1,82	1,50-1,61	0,84-2,31	1,66-2,08	2,26-3,66
e-t	0,4006	0,4187	0,8929	0,3497	0,2405	0,3199	0,4624	0,1338	0,7561
k%	23	17	33	19		12	29	7	25

L-D/D	18 DIJX	19 Gv	20 Gs	L/I	26 Me-USA Lockey et al. 1998	27 Me-TURK Lockley et al 1998	D/W	PAGFX
K-S	+	+	+		+	+		+
Lill	+	+	+		+	+		-
S-W	+	+	+		+	+		-
n	26	89	16		35	22		43
m	1, 15	1,32	1,31		1,32	1,22		0,40
b1-b2	1,04-1,25	1,28-1,37	1,16-1,46		1,27-1,36	1,19-1,25		0,38-0,41
e-t	0,2565	0,2114	0,2883		0,1313	0,0744		0,0539
k%	22	16	22		10	6		14

T	1 PAGFX	2 Eu, USA, Lull 1953	3 Eu, USA, L53,G,R05	4 Eu, Fr, Dem 2002	5 Gm, Fr, Dem 2002	6 Gl, Fr, Dem 2002	7 Dil. USA, Wel. 1971	8 Kay. USA, Wel. 1971	9 Megalo. USA, E-A, Fig, Loc. 95-98
K-S	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lill	+	+	+	-	+	-	+	+	+
S-W	+	+	+	-	-	-	+	-	+
n	36	7	14	53	49	118	4	9	7
m	73	39	41	53	41	50	65	68	42
b1-b2	69-76	27-51	35-47	51-56	38-43	48-51	46-84	61-75	37-47
e-t	10, 43	12,87	10, 17	7,89	7, 36	8,52	11,87	8,74	5,61
k%	14	33	25	15	18	12	18	13	13

Tableau 2

T	10 Eu, Ec, Clark et al 2005	11 Chang. A, L>24 cm Chine, Xing 2014	12 Chang. B, L>24 cm, Chine, Xing 2014	13 Chang. A, 30-47cm, Chine, Xing 2014	14 Chang. B, 12,5-31,5 cm, Chine, Xing 2014	15a Chong. Chine, Xing 2013	16 Kay. Chine, Xing 2013	17 Kay. Chine, Xing 2015
K-S	+	+	+	+	+	+	+	+
Lill	+	+	+	+	+	+	+	+
S-W	+	+	+	+	-	+	+	+
n	11	9	26	10	9	10	11	10
m	52	74	58	53	80	50	83	69
b1-b2	49-56	61-87	53-63	48-58	71-87	46-54	74-91	63-75
e-t	5,48	16,85	12,29	6,85	10,36	5,55	12,93	8,21
k%	11	23	21	13	13	12	16	12

T	18 DIJX	19 Gv	20 Gs	21, G-A ?
K-S	+	+	+	+
Lill	+	-	+	+
S-W	+	+	+	+
n	24	89	16	29
m	71	39	51	57
b1-b2	66-76	38-41	47-55	54-60
e-t	11,59	6,09	7,37	6,94
k%	16	6	14	12

Tableau 3

Comparaisons m et F		1 PAGFX	10	11	12	15a	15b	16	17	22	23	24	25
---------------------	--	---------	----	----	----	-----	-----	----	----	----	----	----	----

<b>1 PAGFX</b>	L/W		S	NS	S	S		NS	S	S	S	S	S	S
	L-D/D													
	T		S	NS	S	S		S	NS					
<b>2 Eu, USA, Lull 1953</b>	L/W	S	NS											
	L-D/D	S												
	T	S	S											
<b>3 Eu, USA, L53, G, R05</b>	L/W	S	NS											
	L-D/D	S												
	T	S	S											
<b>4 Eu, Fr, Dem. 2002</b>	L/W	S	S											
	L-D/D	NS												
	T	S	NS											
<b>5 Gm, Fr, Dem 2002</b>	L/W	S												
	L-D/D	NS												
	T													
<b>6 Gl, Fr, Dem 2002</b>	L/W	S												
	L-D/D	S												
	T	S												
<b>7 Dil. USA, Wel. 1971</b>	L/W	S												
	L-D/D	NS												
	T	NS												
<b>8 Kay. USA, Wel. 1971</b>	L/W	S		NS	NS	S	S	NS	NS					
	L-D/D	NS												
	T	NS		NS	S	S	S	S	NS					
<b>9 Megalo. USA, EA, fig, Loc. 95-98</b>	L/W	S		S		NS				NS	NS	NS	NS	
	L-D/D	S												
	T	S		S		S								
<b>10 Eu, Ec. Clark et al 2005</b>	L/W	S												
	T	S												
<b>11 Chang. A, Chine, Xing 2014</b>	L/W	NS			S									
	T	NS			S									
<b>12 Chang. B, Chine, Xing 2014</b>	L/W	S		S										
	T	S		S										
<b>15a Chong. Chine, Xing 2015 (n = 10)</b>	L/W	S												
	T	S												
<b>16 Kay. Chine, Xing 2013</b>	L/W	NS												
	T	S												
<b>17 Kay-Eu, Xing 2015</b>	L/W	S												
	T	NS												

Tableau 4

Piste	Moy. L [m]	Moy. SL [m]	h [m] <i>sensu</i> Thulborn (1989, 1990)	SL/h <i>sensu</i> Thulborn & Wade (1984)	v1 [km/h] <i>sensu</i> Alexander (1976)	v2 [km/h] <i>sensu</i> Demathieu (1986)
A	0,31	2,26	1,52	1,49	6,74	3,84-6,46
G	0,32	2,62	1,57	1,67	8,31	4,09-6,74
P	0,31	1,97	1,52	1,30	5,36	3,71-5,87

**Tableau 5**

## Légendes

**Tableau 1.** Résultats statistiques pour le rapport L/W concernant divers échantillons de traces de pas de théropodes du Jurassique. Colonnes **1** : PAGFX = *Kayentapus ubacensis* nov. isp. ; **2** : *Eubrontes* (Eu), Lull (1953) ; **3** : *Eubrontes*, Lull 1953 = L53, G = Gand inédit, 2005 (R05) = Rainforth (2005) ; **4** : *Eubrontes* (Demathieu et al., 2002) ; **5** : *Grallator minusculus* (Gm), Demathieu et al. (2002) ; **6**. *Grallator lescurei* (Gl), Demathieu et al. (2002) ; **7** : *Dilophosauripus williamsi* (Dil.) Welles (Wel) 1971 ; **8** : *Kayentapus hopii* (Kay), Wel. = Welles (1971) ; **9** : *Megalosauropus* (Megal), USA, Europe-Asie (E-A), d'après les figures (fig.), Lockley (Loc.) (1995-1998) ; **10** : *Eubrontes* (Eu), Ecosse (Ec) (Clark et al. 2005) ; **11-14** : *Changpeipus* (Chang.), Chine, bassin de Turpan (Xing et al., 2014) ; **15a** : *Chongqingpus* (Chong.), n = 10, Chine, bassin de Sichuan (Xing et al. 2013b) ; **16** : *Kayentapus*, Chine, Panxi, (Xing et al., 2013a) ; **17** : *Kayentapus-Eubrontes*, Chine, Zizhou (Xing et al. 2015) ; **18** : cf. *Kayentapus*, éch. DIJX de Capelan ; **19-20** successivement *Grallator variabilis* (= Gv) et *Grallator sauclierensis* (= Gs) in Demathieu et al. (2002) ; **21** : cf. *Grallator-Anchisauripus* ?, Ecosse, Fm de Kilmaluag, Ecosse (Clark et al., 2005) : tabl. 1 ; **22** : *Iberosauripus grandis*, Espagne (Cobos et al., 2014) ; **23-25** : pistes VM1-VM3 *Megalosauripus* isp. (Mega), Bathonien, Portugal (Port.), Razzolini et al., 2016 (Raz.) ; **KS à S-W** : tests de normalité + : positif, - : négatif ; n à k% = valeurs calculées (cf. le § 3. 1).

**Table 1.** Statistic results for the L/W ratio for diverse theropod tracks from the Jurassic. Columns **1**: PAGFX = *Kayentapus ubacensis* nov. isp.; **2**: *Eubrontes* (Eu), Lull (1953); **3**: *Eubrontes*, Lull 1953 = L53, G = Gand inédit, 2005 (R05) = Rainforth (2005); **4**: *Eubrontes* (Demathieu et al., 2002); **5**: *Grallator minusculus* (Gm), Demathieu et al. (2002); **6**. *Grallator lescurei* (Gl), Demathieu et al. (2002); **7**: *Dilophosauripus williamsi* (Dil.) Welles (Wel) 1971; **8**: *Kayentapus hopii* (Kay), Wel. = Welles (1971); **9**: *Megalosauropus* (Megal), USA, Europe-Asia (E-A), after figures (fig.), Lockley (Loc.) (1995-1998); **10**: *Eubrontes* (Eu), Scotland (Ec) (Clark et al. 2015); **11-14**: *Changpeipus* (Chang.), China, Turpan Basin (Xing et al., 2014); **15a**: *Chongqingpus* (Chong.), n = 10, China, Sichuan basin (Xing et al. 2013b); **16**: *Kayentapus*, China, Panxi, (Xing et al., 2013a); **17**: *Kayentapus-Eubrontes*, China, Zizhou (Xing et al. 2015); **18**: cf. *Kayentapus*, sample DIJX from Capelan; **19-20** *Grallator variabilis* (= Gv) and *Grallator sauclierensis* (= Gs), respectively, in Demathieu et al. (2002); **21**: cf. *Grallator-Anchisauripus*?, Scotland, Kilmaluag Fm, Scotland (Clark et al., 2005): tabl. 1; **22**: *Iberosauripus grandis*, Spain (Cobos et al., 2014); **23-25**: trackways VM1-VM3 *Megalosauripus* isp. (Mega), Bathonian, Portugal (Port.), Razzolini et al. 2016 (Raz.); **KS to S-W**: normality test +: positive, -: negative; n to k% = calculated values (cf. § 3. 1).

**Tableau 2.** Résultats statistiques pour les rapports L-D/D, L/I, D/W et T concernant divers échantillons de traces de pas de théropodes du Jurassique ; échantillons 1 à 20 : mêmes légendes que pour les tabl. 1 ; 26-27 : *Megalosauripus sensu* Lockley et al. (1998), successivement pour l'Amérique du Nord et le Turkménistan.

**Table 2.** Statistic results for the L-D/D, L/I, D/W ratios as well as T, for diverse theropod tracks from the Jurassic; samples 1 to 20: same caption than table 1; 26-27: *Megalosauripus sensu* Lockley et al. (1998), from Northern America Turkmenistan.

**Tableau 3.** Résultats statistiques pour T (angle II-IV) concernant divers échantillons de traces de pas de théropodes du Jurassique ; échantillons 10 à 21 : mêmes légendes que pour les tabl. 1-2.

**Table 3.** Statistic results for T (II-IV angle) for diverse theropod tracks from the Jurassic; samples 10 to 21: same caption than tables 1-2.

**Tableau 4. Comparaisons statistiques croisées de m et F pour les rapports L/W, L-D/D et T, entre PAGFX** (*Kayentapus ubacensis* nov. isp.) et d'autres ichnogènes, précisés par les n° 1 à 25, légendés in tabl. 1-2; **15b** : échantillon, n= 4 de *Chongqingpus*, Xing (2013b) ; **S** et **NS** : indique, respectivement des différences significatives et non significatives au seuil de probabilité de 5%.

**Table 4. Statistic comparisons of m and F for the L/W, L-D/D ratios as well as T, between PAGFX** (*Kayentapus ubacensis* nov. isp.) and other ichnogenera (n° 1 to 25), captioned in tables 1-2; **15b** : sample, n= 4 of *Chongqingpus*, Xing (2013b) ; **S** and **NS**: significant and non significant differences, respectively (threshold, 5%).

**Tableau 5.** Valeurs moyennes mesurées de la longueur de l'empreinte du pied (*Moy. L*) et de l'enjambée (*Moy. SL*) ; valeurs calculées de la hauteur de l'acétabulum (h), du rapport (SL/h) et de la vitesse de locomotion (v) pour les pistes A, G et P. v1 et v2, valeurs estimées à partir des méthodes de Alexander (1976) and Demathieu (1986).

**Table 5.** Average of measured values for the footprint length (*Moy. L*) and the stride (*Moy. SL*); calculated values for the acetabulum height (h), the SL/h ratio and the speed (v) of trackways A, G and P. v1 et v2, estimated values following Alexander (1976) and Demathieu (1986) methods, respectively.

## Légendes des figures

**Figure 1. A** : Localisation des sites à traces de pas de Dinosaures dans les Grands Causses ; **1** : Capelan, torrent de la Jonte près de Meyrueis ; **2** : torrent de la Garène, près de Jouque-Merles ; **B** : Série synthétique du Jurassique des Grands Causses, dans la région de Millau ; d'après Charcosset (2000) ; **C** : La série Jurassique du Causse Noir, rive gauche du Tarn, vue de la D107bis, entre Rivière-sur-Tarn et Aguessac : To = marnes du Toarcien, Aa = calcaires de l'Aalénien, BI = marnes du Bajocien inférieur, BS = Dolomie I/Calcaire à Entroques ; FCS = Formation des Calcaires à Stipites, FD = Formation de la Dolomie II (environ 70 m d'épaisseur) du Bathonien moyen et supérieur; **D** : Le Bathonien vu de la D41, un peu au-dessus de Jouque-Merles, FCS indique la falaise qui débute sur **E** avec n74 = dernier niveau de calcaire micritique, accessible du ressaut 9 (74 cm d'épaisseur) ; **F-G** : St = couche de stipites débutant la FCS près de Verrières (**F**) et entre la Roque-Ste-

Marguerite et Montméjean (**G**) ; **H-I** : Entrée d'une mine de « charbon » et « couche principale » à stipites, en amont de Bombes, mires de F-G et I, environ 50 cm.

**Figure 1. A** : Location of dinosaur tracksites in the Causses Basin; **I**: Capelan in the Jonte torrent, near Meyrueis; **2**: Garène torrent, near Jouque-Merles; **B**: Synthetic lithostratigraphic section of the Jurassic from the Causses Basin, near Millau; modified after Charcosset (2000); **C**: Jurassique cliffs from the Causse Noir; left bank of the Tarn, view from the D107bis road, between Rivière-sur-Tarn and Aguessac: To = Toarcian marls, Aa = Aalenian limestone, BI = Early Bajocian marls, BS = Dolomite I/Limestone with crinoids; FCS = « Calcaires à Stipites » Formation, FD = « Dolomie II » Formation (about 70 m thick), Middle and Late Bathonian; **D**: Bathonian cliffs view from the D41 road, near Jouque-Merles, FCS indicates the cliff which star in **E** with n74 = last bed of micritic limestone, accessible from "ressaut 9" (74 cm thick); **F-G**: St = stipites layer at the base of the FCS near Verrières (**F**) between Roque-Ste-Marguerite and Montméjean (**G**); **H-I**: Entrance of a coal mine and main layer with stipites near the roof, upstream from Bombes. Scale bars, F-G and I = about 50 cm.

**Figure 2. A** : Partie inférieure du log levé dans le torrent de la Garène (Sciau et al. 2006) ; numéros en italique = repères indiqués en rouge sur les bancs calcaires; P suivi d'un nombre indique les couches de calcaires en plaquettes contenant des débris végétaux (lignite, stipites ou charbon) ; Fi1-Fi7 = surfaces à traces de pas tridactyles ; **B** : log textural levé de P65 au banc 17 précisant la succession des différents faciès pétrographiques : F2 = laminite stromatolitique, F3 = calcaire grainstone, F4 = stipites, F6 = calcaire bioturbé à débris charbonneux avec F6A = micrite, F6B = laminite ; 1 : échelle en cm, 2 : épaisseur en cm, 3 : faciès, 4 : lithologie, 5 : log ; **C-D** : couches de stipites P et banc repère n°17 ; JO = joint ondulé ; localisation des surfaces à ichnites de Fi5-Fi7 dans la falaise de la rive gauche ; **E-G** : successivement, vues amont et aval de la surface Fi5 ; **F, H** : les empreintes P1 et P2 des pistes G1 et G2 de Fi5 ; **I** : P1 et P2 de la surface Fi1, située au-dessus du banc n°11.

**Figure 2. A**: Lower part of the lithostratigraphic section from La Garène torrent (Sciau et al. 2006); numbers in italic = red marks of the limestone beds; P following by a number indicates limestone beds containing plant remains (lignite, stipites ou charcoal); Fi1-Fi7 = surfaces bearing tridactyl footprints; **B**: textural log from P65 to bed 17 specifying succession of different lithofacies: F2 = stromatolitic laminites, F3 = grainstone limestone, F4 = stipites, F6 = bioturbated limestones with coaly remains with F6A = micrite, F6B = laminite; 1: scale in cm, 2: thickness in cm, 3: facies, 4: lithology, 5: log; **C-D**: stipites P and benchmark layer n°17; JO = corrugated surface ; location of surfaces bearing tracks Fi5-Fi7 in the cliff of the left bank; **E-G**: upstream and downstream views of the Fi5, successively; **F, H**: footprints P1 and P2 of the trackway G1 and G2 from Fi5; **I**: P1 and P2 from Fi1, located above bed n°11.

**Figure 3. A-B** (photos), **H2-1** (schémas correspondants) de P1-P2, de la surface Fi1 ; **C-D, H4-3** : P1-P2 de la piste G1 ; **E-F, H6-5** : P1-P2 de la piste G2, surface Fi5 ; **I** : surfaces Fi6 et Fi7 dans le ressaut 2 ; **J** : Fi6 avec grandes structures entourées d'un bourrelet (BR) ; **K** : Fi7 avec piste de 2 pas, montrant P2-P3 très usés ; **L-M** : trace P1 ; barres d'échelle de **H, L** = 5 cm.

**Figure 3. A-B** (photos), **H2-1** (correspondant schedules) : footprints P1-P2 from the surface Fi1 ; **C-D, H4-3**: P1-P2 from the trackway G1; **E-F, H6-5**: P1-P2 from the trackway G2, surface Fi5; **I**: surfaces Fi6 and Fi7 in the « ressaut 2 »; **J**: Fi6 large structure with a rim (BR); **K**: Fi7 showing trackway with 2 steps (P2-P3) heavily worn; **L-M**: track P1; scale bars of H, L = 5 cm.

**Figure 4. A-B** : localisation des surfaces à traces de pas Fi1, Fi2 et Fi3 dans la lithostratigraphie U2-U6, F1-F5, détaillés in fig. 14; P33-P36, dernières traces *Kayentapus ubacensis* nov. isp., de la piste P, seulement visibles en 2005; CE : surface F4 à cupule/cuvettes d'érosion, bien visibles en **G** ; LS : lamines microbialitiques grandies in **B** ; **C** : U4 = unité 4 à traces charbonneuses (Ch) ; **E** : trace de pied = épirelief X16 contenant une partie de la contre-empreinte (hyporelief = Hyp) ; **F** : orifice notant l'emplacement d'un tronc d'arbre transformé en charbon (Ch).

**Figure 4. A-B** : location of surfaces bearing tracks Fi1, Fi2 and Fi3 in the lithostratigraphy U2-U6, F1-F5, detailed in fig. 14; P33-P36, last tracks *Kayentapus ubacensis* nov. isp. of the trackway P, only visible in 2005; CE: surface F4 with erosional cups, well visible in **G**; LS: microbialitic lamines in **B**; **C**: U4 = unit 4 with coaly traces (Ch); **E**: footprint = epirelief X16 containing part of the counterprint (hyporelief = Hyp); **F**: concavity corresponding to the location of a tree trunk showing coaly traces (Ch).

**Figure 5. A-B** : successivement, vue aval et amont, après le dégagement de la piste P par les spéléologues (in C) ; **A** : cf. fig. 4 pour les légendes ; **B, K** : pistes de la surface Fi1, détaillées in fig. 6 ; **D** : découverte de la trace A1e, choisie comme holotype de *Kayentapus ubacensis* nov. isp., schématisé in **F, G** ; **E** : paratype P22, TC : trace crocodyloïde ? ; **H-J** : lever photographique et prises de mesures ; AP = Alain Passet, CD = Christophe Durllet, DA = Daniel André, EF = Emmanuel Fara, GC = Gwénaél Caravaca, GG = Georges Gand, LB = Louis Baret et RL = Raymond Leffilatre.

**Figure 5. A-B**: downstream and upstream views respectively, after excavation of trackway P by speleologists (in C); **A**: cf. fig. 4 for captions; **B, K**: trackway of the surface Fi1, detailed in fig. 6; **D**: discovery of the trace A1e, chosen as holotype of *Kayentapus ubacensis* nov. isp., drawn in **F, G**; **E**: paratype P22, TC: crocodyloid trace?; **H-J**: taking pictures and measurements; AP = Alain Passet, CD = Christophe Durllet, DA = Daniel André, EF = Emmanuel Fara, GC = Gwénaél Caravaca, GG = Georges Gand, LB = Louis Baret, and RL = Raymond Leffilatre.

**Figure 6.** Plan du site à traces de pas de théropodes (épirelief concaves), relevées sur la surface Fi1 de Capelan, histogramme polaire montrant la distribution des différentes orientations (N = 21 pistes) ; CE : surface à cupules d'érosion.

**Figure 6.** Map of the Capelan tracksite and locations of Theropod trackways (concave epireliefs) on Fil surface, histogram showing the distribution of different orientations ( $N = 21$  trackways); CE : erosional cups.

**Figure 7.** Schémas des pistes A, E-G et photos d'autres ichnites (pes), généralement isolées (X), localisées ou non (NL) sur la fig. 6; toutes sont des épireliefs concaves sauf mention différente = hyporelief convexe, noté = hyp; Les traces représentées par des photos sont à la même échelle = 5 cm; A1 : holotype, laissé *in situ*, successivement vu de nuit, de jour et schématisé; A1h : moulage naturel (hyp) de A1 (coll. Biogéosciences, Dijon); B3, piste B; C1, C2, piste C, successivement, vue de jour (J) et de nuit (N); D5 : piste D; I2 : piste I; X5 : près de P12; X6b1 et X6b2 (hyp), près de P14; X12 : NL; X15a (N) : près de P23; X15b : NL; NL 1, 2 (J et N), non localisées; X18a-X18b (près de I 3) forment un pas; X20 près de P27; C : localisations de quelques ichnites vues sur la surface de passage Fil et de cupules d'érosion sur le niveau CE.

**Figure 7.** Sketchs of the trackways A, E-G and photographs of other footprints, mainly isolated (X), located or not located (NL); all are concave epireliefs except tracks with the label hyp (convexe hyporelief); all tracks in photo are presented at the same scale (scale bar = 5 cm) and are located on fig. 6; A1: holotype, remained in situ, successively by night view and day view; A1h: natural cast (hyp.) of A1 (coll. Biogéosciences, Dijon); B3, trackway B; C1, C2, trackway C, successively, day view (J) and night view (N); D5: trackway D; I2: trackway I; X5: near P12; X6b1 and X6b2 (hyp.), near P14; X12: NL; X15a (N): near P23; X15b: NL; NL 1, 2 (J and N), not located; X18a-X18b (near I 3) forms a step; X20 near P27; C: localisations of some ichnites on the surface Fil and erosion cups on the CE surface.

**Figure 8.** Schémas d'ichnites les plus informatives, représentées à la même échelle (mire = 5 cm, indiquée sous X18a); Pistes A (A1h-A3), C (C1-C2), D (D5), I (I2), traces isolées et localisées (X), non localisées (NL) (cf. photos correspondantes sur la fig. 7). Pour comparaison, les dessins des traces, observées dans la falaise de la rive gauche de la Jonte (P1G-IG2), au niveau de Gayrand, en aval du site de Capelan, ont été ajoutés; (cf. Moreau et al. 2012a).

**Figure 8.** Sketchs of the most informative ichnites (scale bar = 5 cm); Trackways A (A1h-A3), C (C1-C2), D (D5), I (I2), isolated and located footprints (X), not located (NL) (cf. photographs of fig. 7). For comparison, footprints from Gayrand (P1G-IG2), downstream from Capelan tracksites (cf. Moreau et al. 2012a).

**Figure 9.** Empreintes de pas P2 à P20 présentées à la même échelle; (1<sup>er</sup> partie de la piste P). Succession de traces de pieds (épireliefs) dont certaines contiennent des parties d'hyporeliefs (Hyp); chiffres pairs (P2, P4...) et impairs (P3, P5...), successivement traces du pied droit puis gauche; II = n° de l'orteil II; N : photo prise de nuit; P12h = hyporelief concave. Barres d'échelle = 5 cm.

**Figure 9.** Footprints P2 à P20 seen at the same scale (1<sup>st</sup> part of Trackway P). Succession of footprints (epireliefs), some of them contain parts of hyporeliefs (Hyp); even numbers (P2, P4...) and odd numbers (P3, P5...), traces of right and left pes successively; II = n° of digit II; N: photos taken by night; P12h = concave hyporelief. Scale bars = 5 cm.

**Figure 10.** Empreintes de pas P21 à P34 présentées à la même échelle (2<sup>nd</sup> partie de la piste P); Mêmes légendes que pour la fig. 9; cup. = orteils cupulisés; A : zone ouest montrant les premières traces dégagées de la piste P avec la silhouette possible de leur ichnopoète : un Mégalosauve carnivore de 6 m de longueur, d'après Lambert et Ostrom (1993). Hyp = parties d'hyporeliefs. Barres d'échelle = 5 cm

**Figure 10.** Footprints P21 to P34 seen at the same scale (2<sup>nd</sup> part of Trackway P). Same caption than fig. 9; cup. = eroded trace of digit; A : western area showing the first cleared footprints of Trackway P with trackmaker : a 6 m long and carnivorous Megalosauve in Lambert et Ostrom (1993). Hyp = parts of hyporeliefs. Scale bars = 5 cm.

**Figure 11. A-J :** répartitions des points-traces de pieds de théropodes dans des graphes X/Y (X avec valeurs de L/W, LW : L/l, L-D/D, T ; Y : valeurs de L). Echantillons concernés : EuC = *Eubrontes*, Gm = *Grallator minusculus*, Gl = *G. lescurei*, Gs = *G. sauclerensis*, Gv = *G. variabilis*, tous de l'Hettango-Sinemurien des Causses; PAGFX = *Kayentapus ubacensis* nov. isp., Bathonien des Causses; DIJX : cf. *Kayentapus*, même provenance; Mega. et ME-USA = *Megalosauve* des USA, Lockley et al. (1996b, 1998); Kayen = *Kayentapus hopii* Welles, 1971.

**Figure 11. A-J:** distribution of points-footprints of Théropodes in X/Y graphs (X, values of L/W, LW/L/l, L-D/D, T; Y, values of L). Samples: EuC = *Eubrontes*, Gm = *Grallator minusculus*, Gl = *G. lescurei*, Gs = *G. sauclerensis*, Gv = *G. variabilis*, all from the Hettangian-Sinemurian of the Causses area; PAGFX = *Kayentapus ubacensis* nov. isp., Bathonian from the Causses area; DIJX: cf. *Kayentapus*, same origin; Mega. and ME-USA = *Megalosauve* from USA, Lockley et al. (1996b, 1998); Kayen = *Kayentapus hopii* Welles, 1971.

**Figure 12. A :** hyporelief convexe d'une probable trace de pied dinosauroïde de la Grotte de La Clujade, II-IV : numéros des doigts, B = trace du bourrelet; B : falaise bajocienne de Salles-la-Source, constituée de la Dolomie I (Do I) et d'un membre calcaire (Ca); C : probable *Grallator* (Gr) sur une surface à fentes de dessiccation (FD) de Ca; D-J : Traces d'éraflures digitales, probablement de nage (ED). D. hyporeliefs convexes; E-J : épireliefs concaves; D-F, I : vues de jour; G-J : vues de nuit; I et H = même empreinte, localisé près de P23 ainsi que F; FD : fentes de dessiccation; barres d'échelle = 5 cm pour D-J.

**Figure 12. A:** convexe hyporelief of a probable dinosaurid footprint from La Clujade Cave, II-IV: numbers of fingers, B = trace of rim; B: bajocian cliffs from Salles-la-Source, composed of Dolomite I (Do I) and a limestone member (Ca); C: probable *Grallator* (Gr) on a surface with mud tracks (FD) of Ca; D-J: scratch traces of digits, probably of swim (ED). D. convexe hyporeliefs; E-J: concave epireliefs; D-F, I: day view; G-J: night view; I et H = same tracks, located near P23 and F; FD: mud cracks; scale-bar = 5 cm pour D-J.

**Figure 13.** **A** : partie supérieure du log de la fig. 2A; **B** (même légende que pour B de la fig. 2) et **C** : coupe détaillée entre les bancs de calcaire massif n70 et n43 avec 21 et n29 de même faciès F1 = micrite massive alternant avec P46 = niveau marneux gris à *Mytilus* avec nodules calcaires (faciès F4); fig. **H** et P5, P15 = faciès à stipites); **D-E** : surface du banc 21 à trous circulaires (= emplacements de troncs); **F** : agrandissement de la surface du banc n43, maculé de petites cupules; **G, J** : figures de compaction affectant un niveau calcaire à surface ondulée (base du ressaut 8 de la Garène) et le banc n° 8 du site de Verrière (Sciau et al., 2006 : 10); **I** : niveaux n20 et n60 à emplacements de troncs, vus du sommet du ressaut 9.

**Figure 13.** **A**: upper part of the section from the fig. 2A; **B** (same legend that B fig. 2A) and **C**: detailed section between limestone beds n70 and n43 with 21 and n29 both ascribed to facies F1 = massif micrite alternating with P46 = grey marly layer with *Mytilus* and limestone nodules (facies F4; fig. **H**) and P5, P15 = « stipites » facies); **D-E**: surface of the bed 21 with circular holes (= marks of trunks); **F**: surface of bed n43, covered of small cups; **G, J**: compaction figures in a limestone layer showing corrugated surface (base of the rise 8 of the Garène) and bed n° 8 of the Verrière tracksite (Sciau et al., 2006: 10); **I**: layers n20 and n60 and marks of trunks (view from the top of the rise 9).

**Figure 14.** Coupe lithostratigraphique du site de Capelan, et position de la surface Fi1 à traces de pas *Kayentapus ubacensis* nov. isp.

**Figure 14.** Lithostratigraphic section of the Capelan tracksite, and location of the surface Fi1 bearing *Kayentapus ubacensis* nov. isp.

**Figure 15.** Exemples de microfaciès du site de Capelan observés en lames minces; **A** : alternance de mudstone et de micro-wackestone à ostracodes et pelloïdes du lithofaciès F1; **B** : micro-wackestone à pelloïdes, ostracodes, petits débris ligneux et écailles de poissons du lithofaciès F2 (lumière polarisée analysée); **C** : lamines microbialitiques du lithofaciès F3. La partie supérieure du cliché montre des lamines brisées, peut-être du fait de phénomènes de dessiccations synsédimentaires; **D** : Packstone : grainstone à pelloïdes, intraclastes, dasycladales, bivalves et ostracodes du lithofaciès F4, formant le substratum de la surface à empreintes Fi1.

**Figure 15.** Examples of microfacies from the Capelan tracksite in thin sections; **A**: alternating mudstone and micro-wackestone with ostracods and peloids, lithofacies F1; **B**: micro-wackestone with peloids, ostracods, tiny ligneous debris and fish scales, lithofacies F2 (polarized light analyzed); **C**: microbialitic lamines, lithofacies F3. Upper part of the picture shows broken lamines, maybe because of synsedimentary desiccation phenomena; **D**: Packstone: grainstone with peloids, intraclasts, dasyclads, bivalves and ostracods lithofacies F4 (forming substratum of the surface (Fi1) bearing footprints).

FIGURE 1

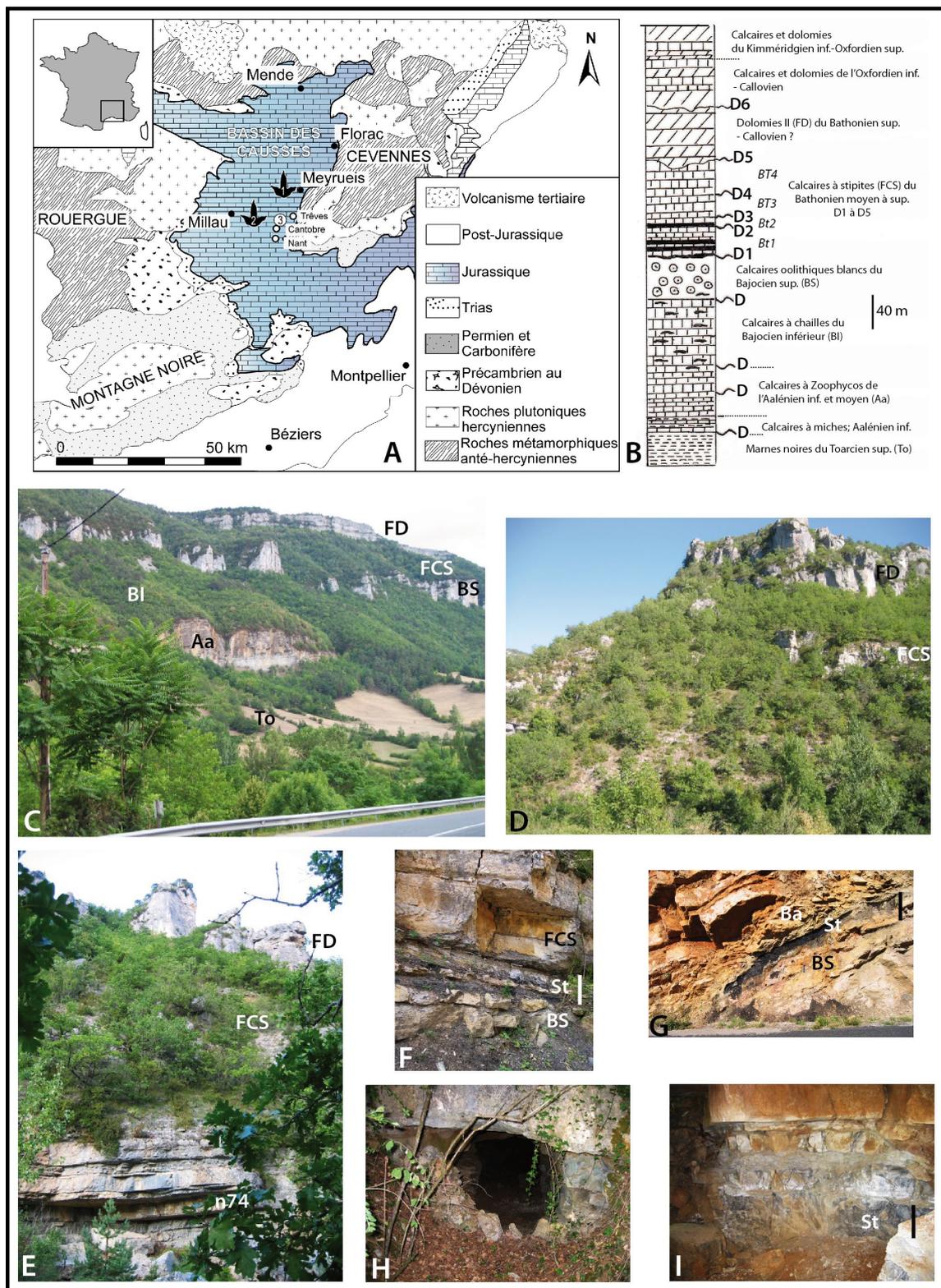


FIGURE 2

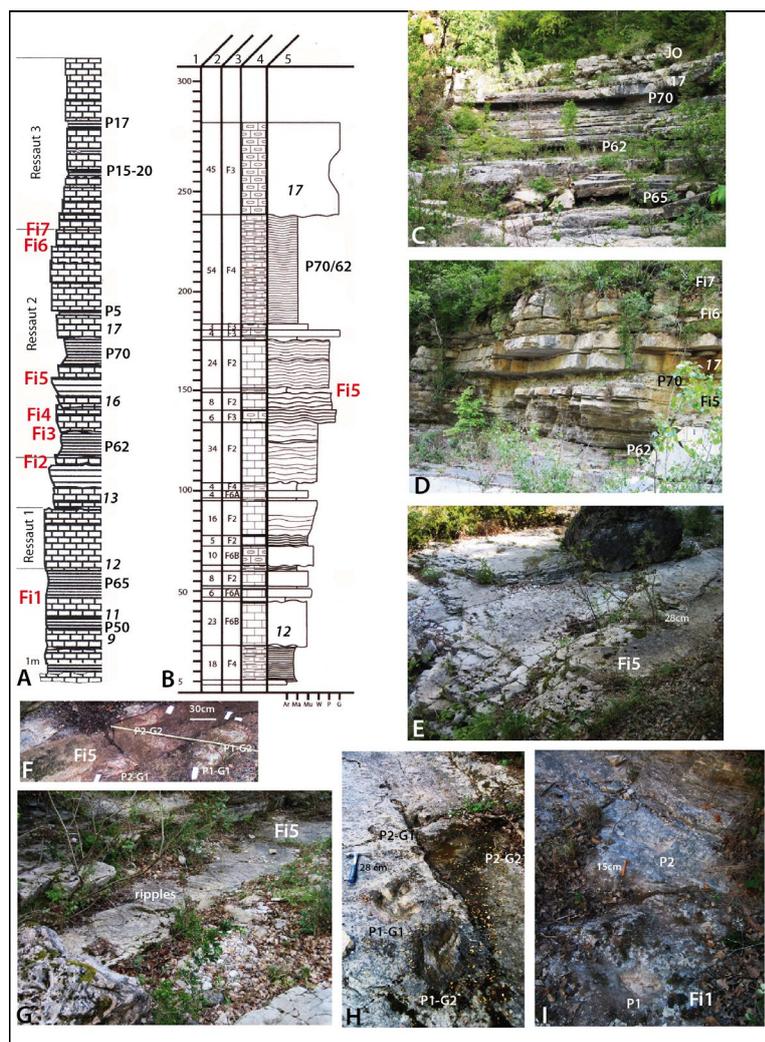


FIGURE 3

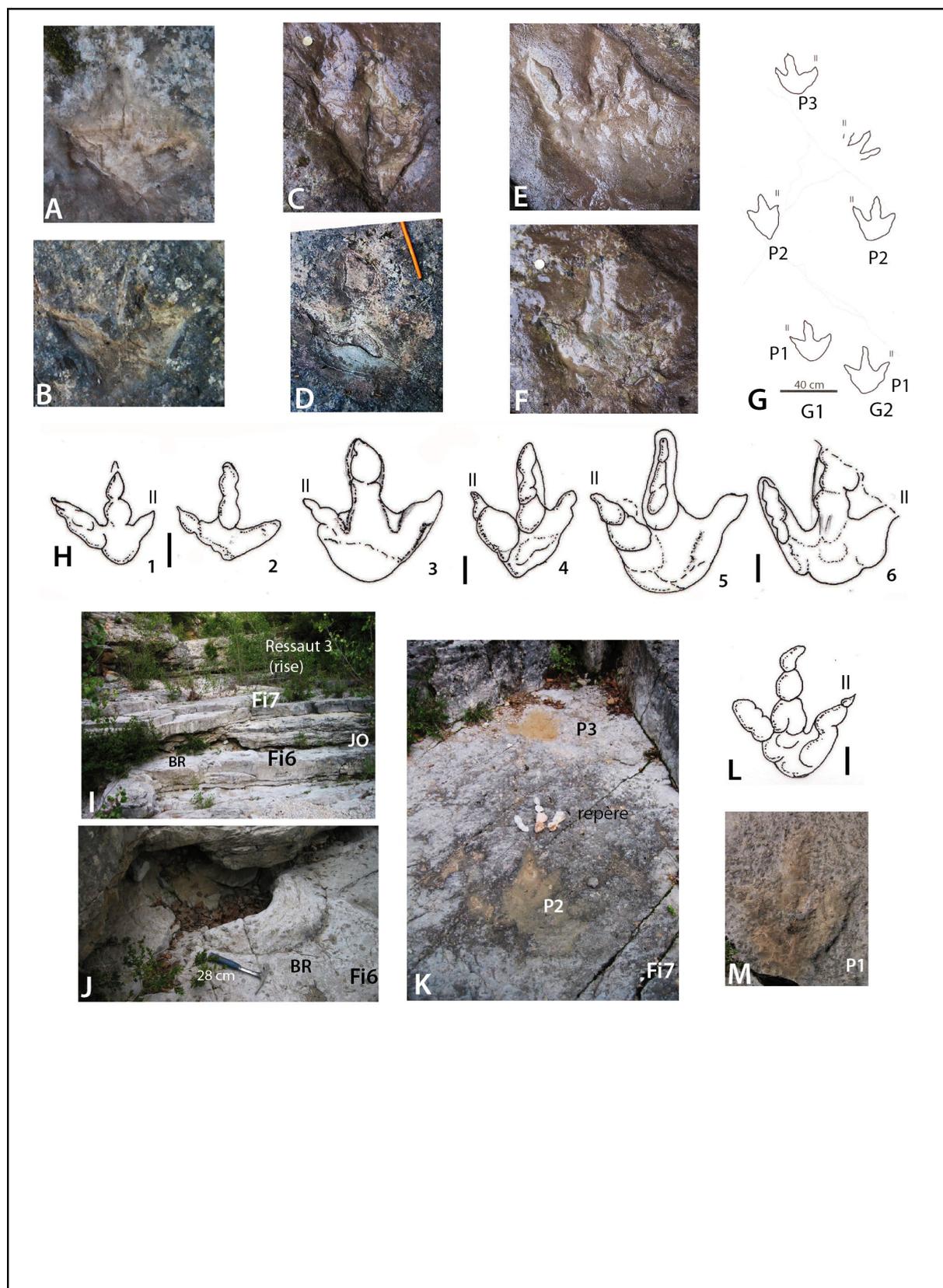


FIGURE 4

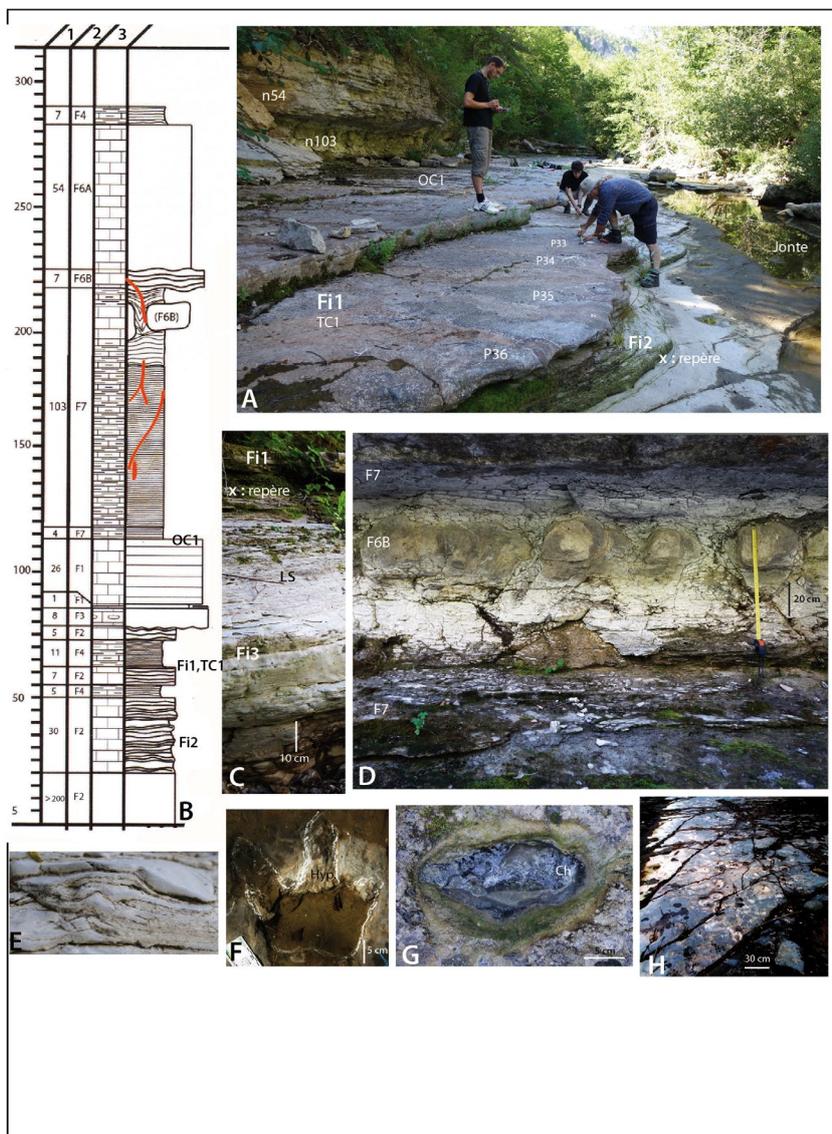


FIGURE 5



FIGURE 6

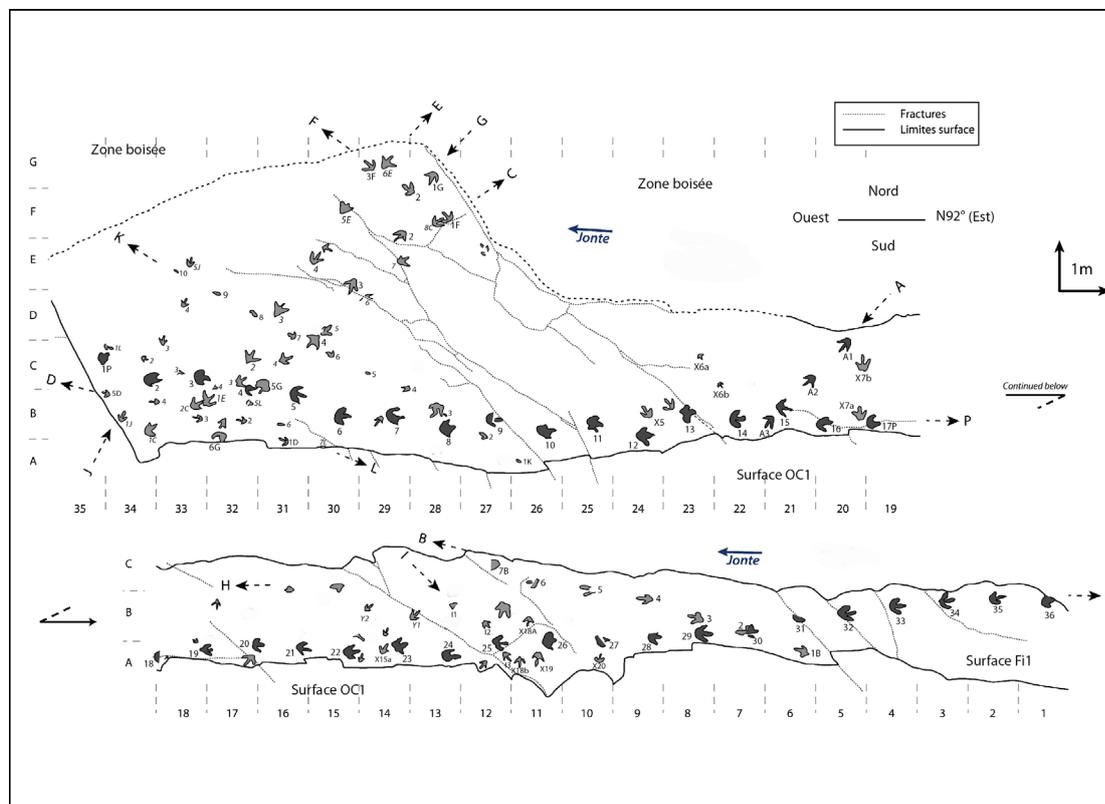


FIGURE 7

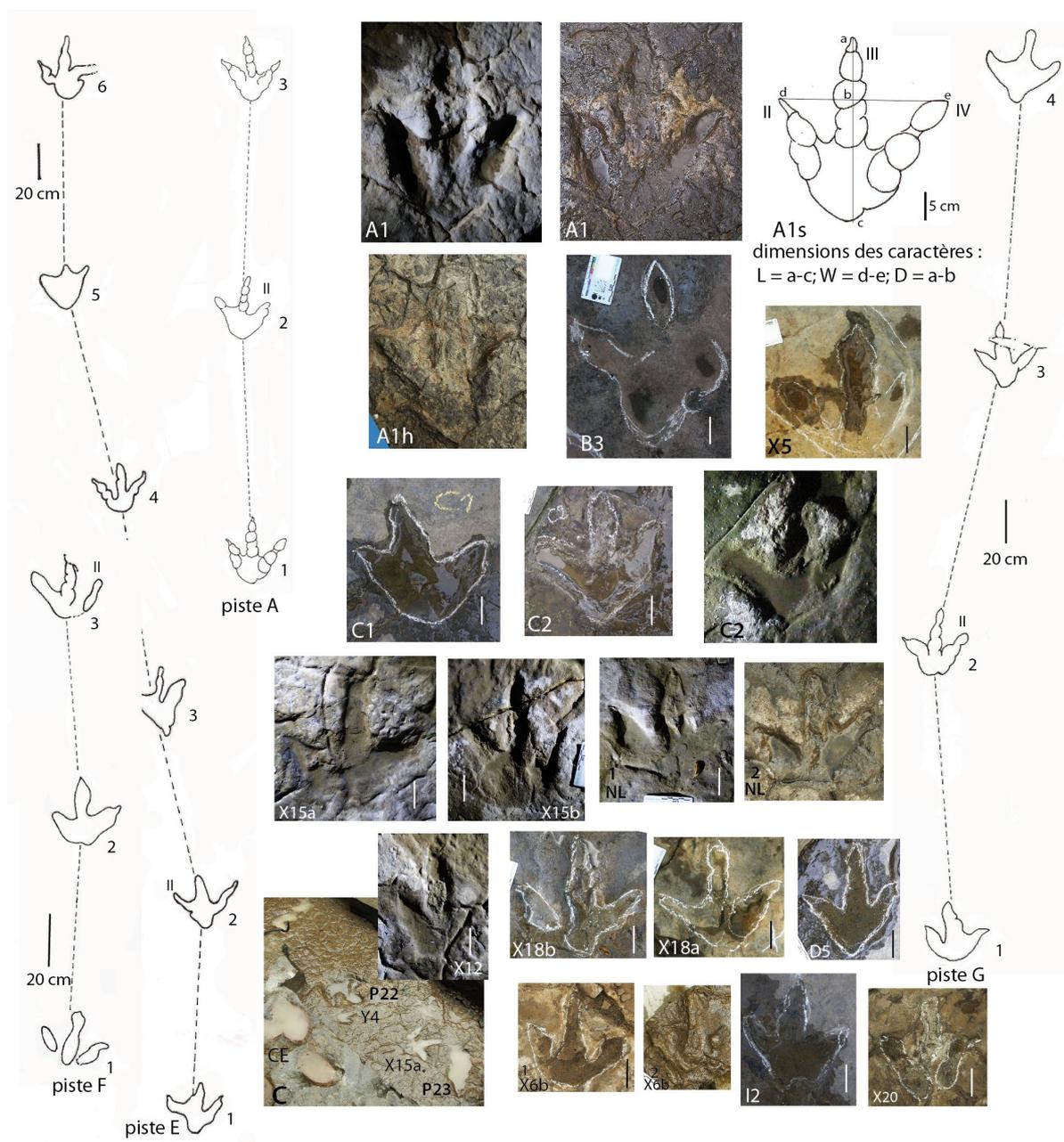


FIGURE 8

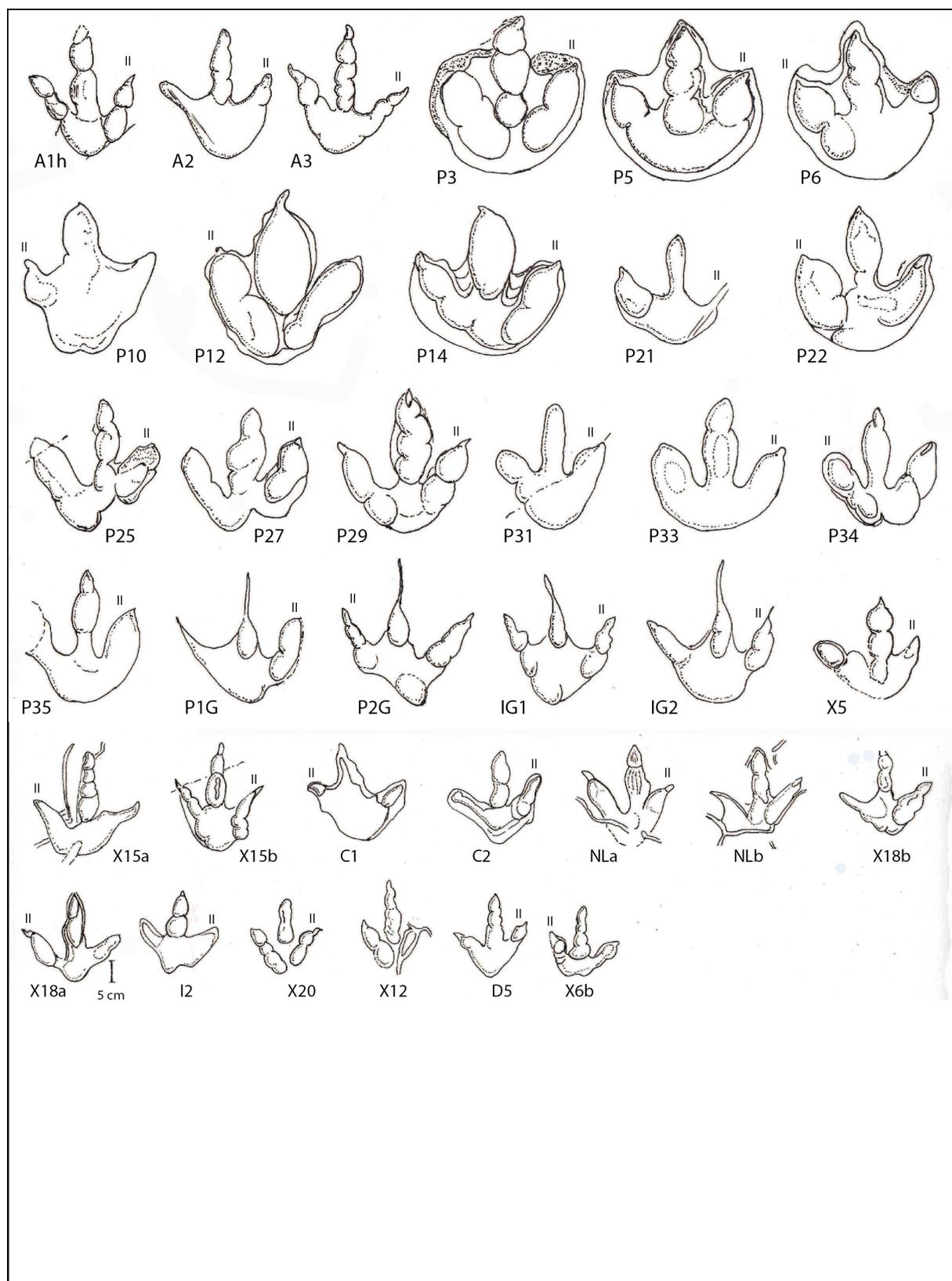


FIGURE 9

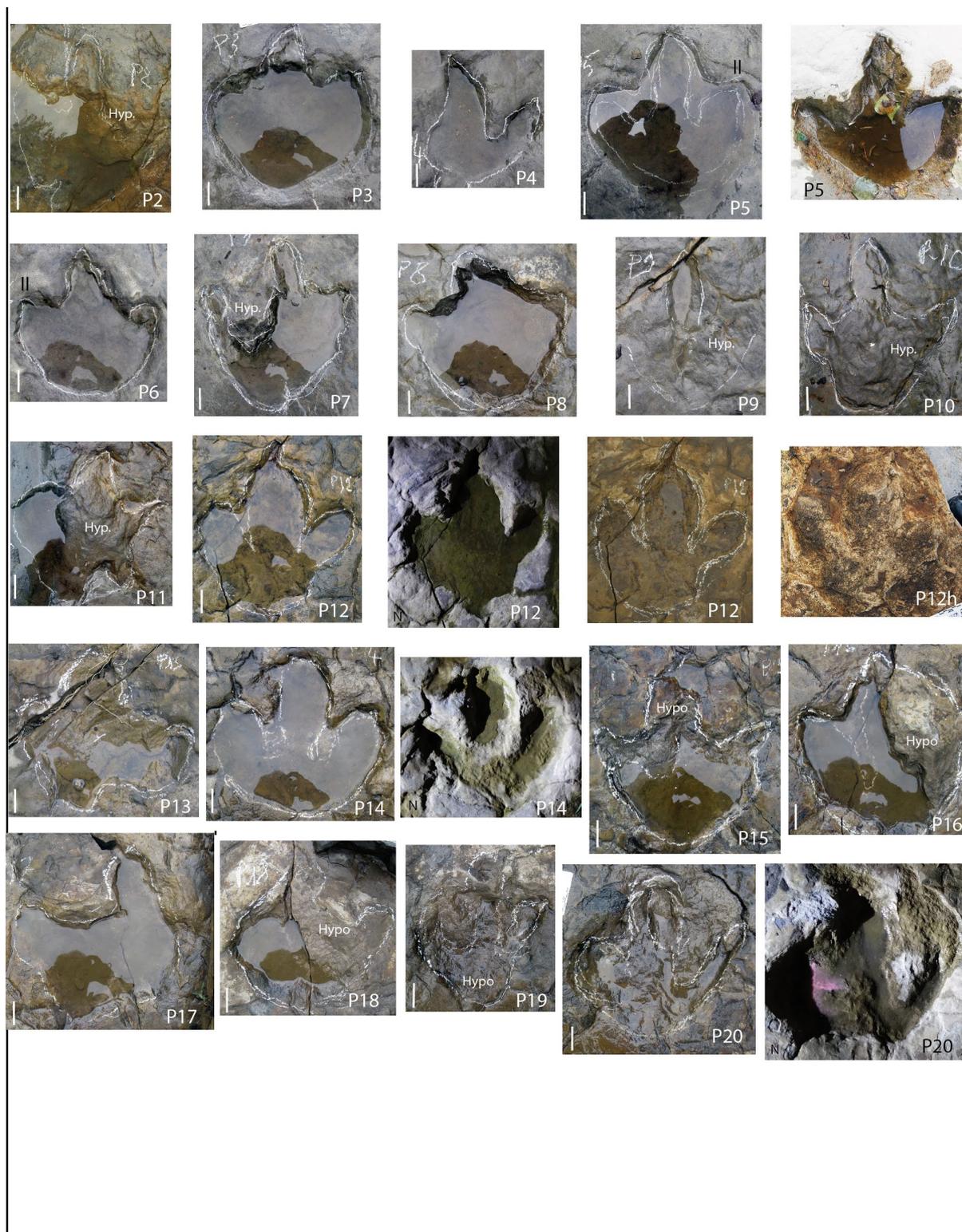


FIGURE 10

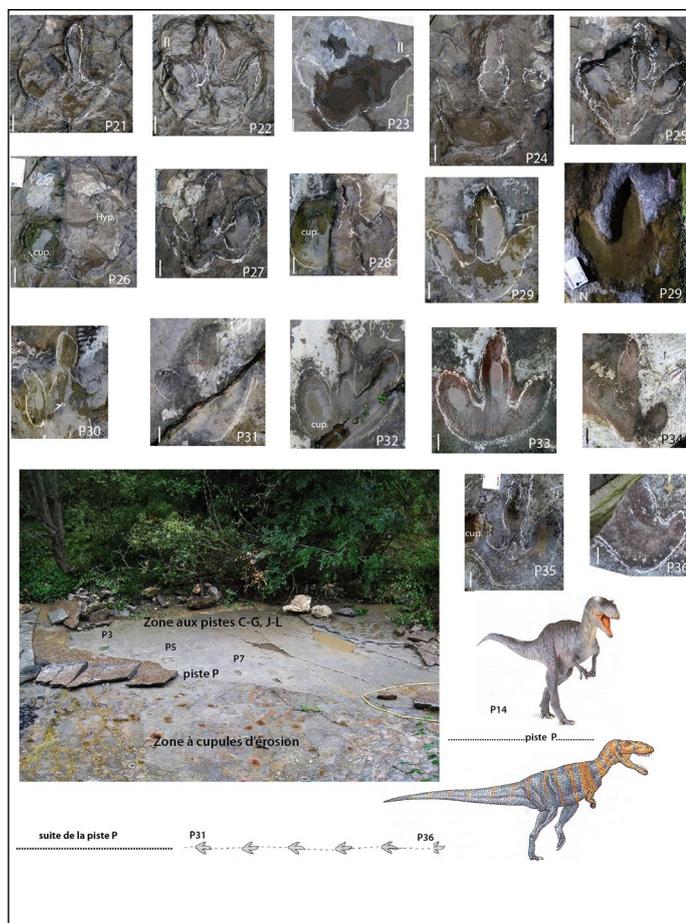


FIGURE 11

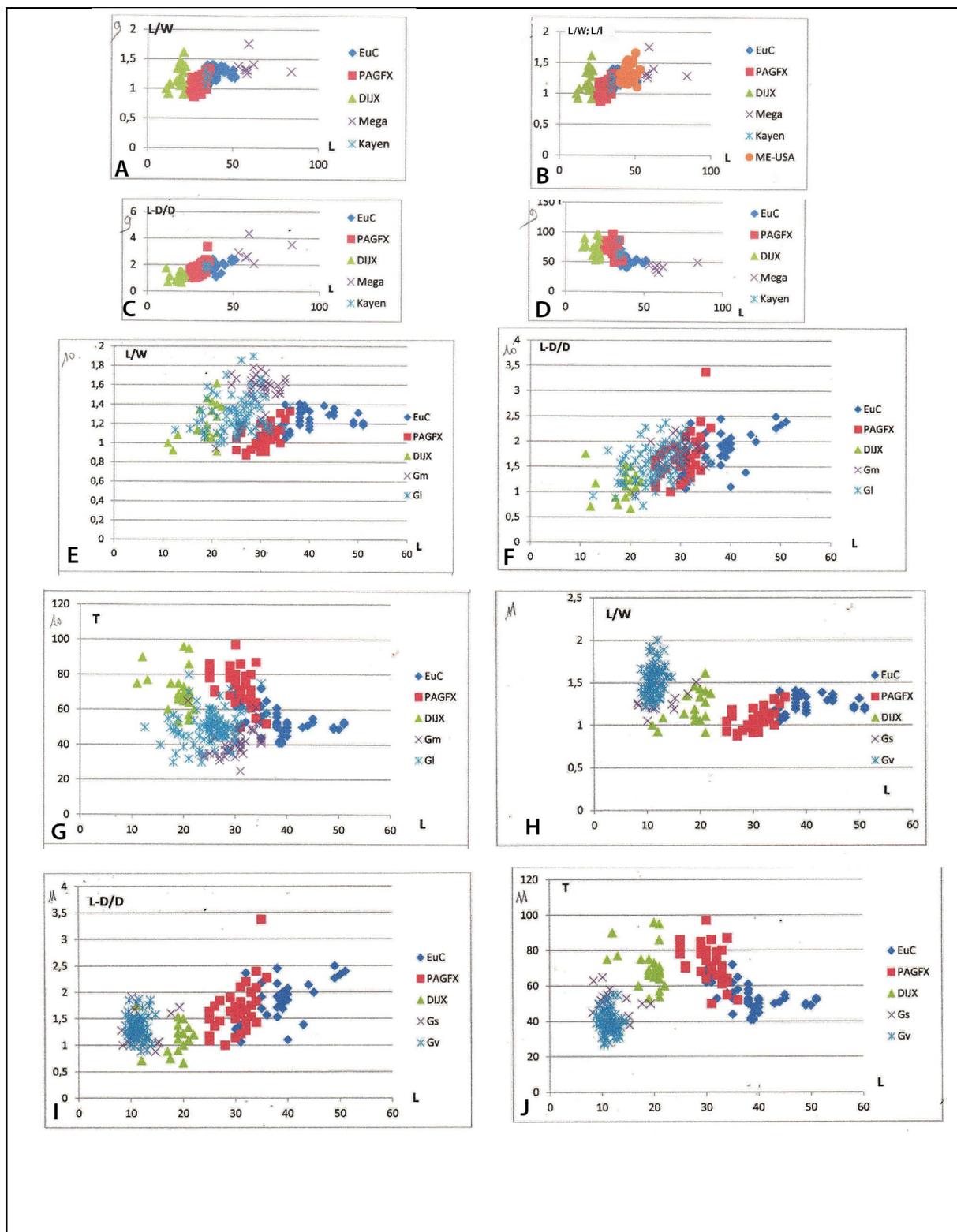


FIGURE 12



FIGURE 13

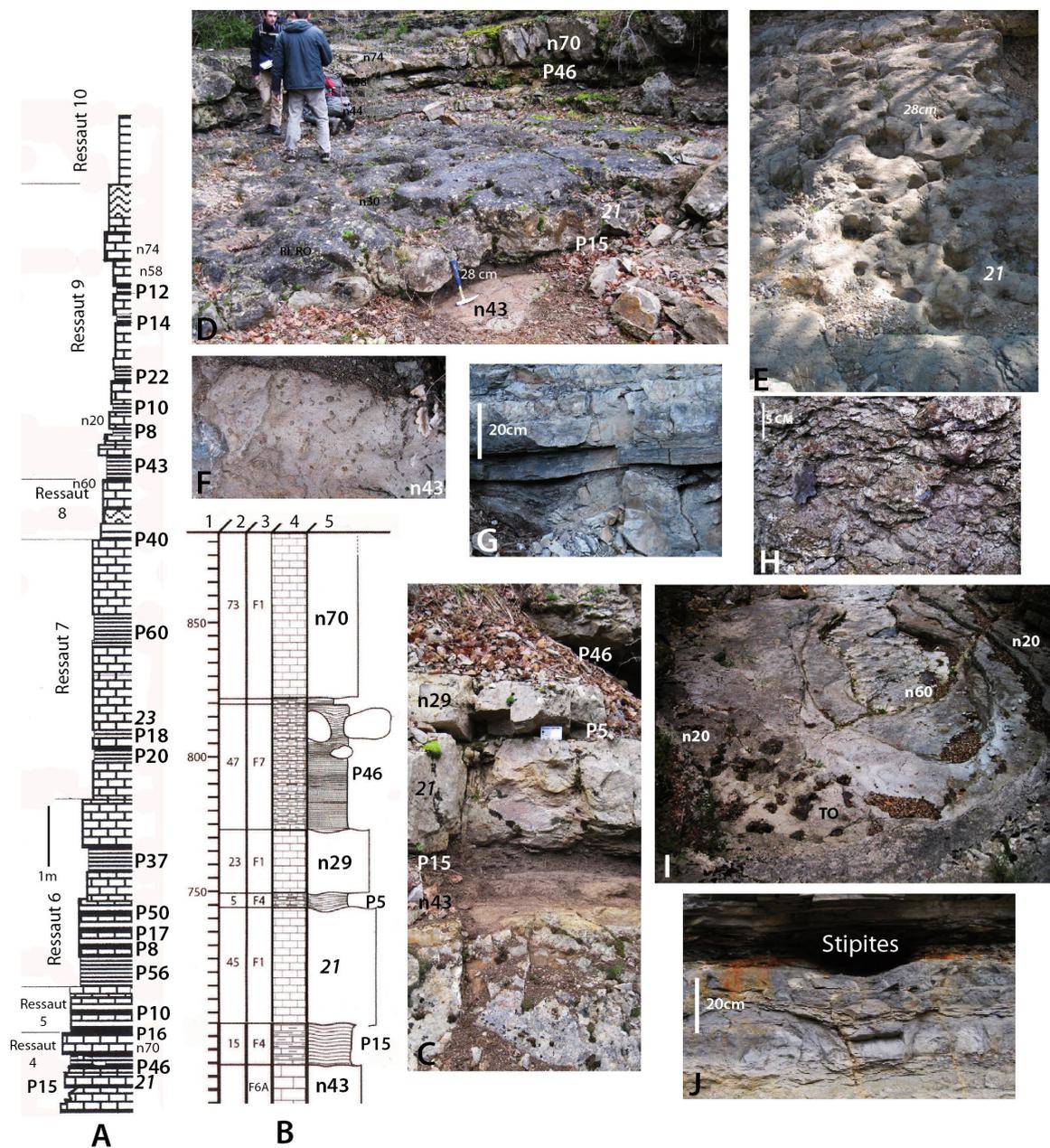


FIGURE 14

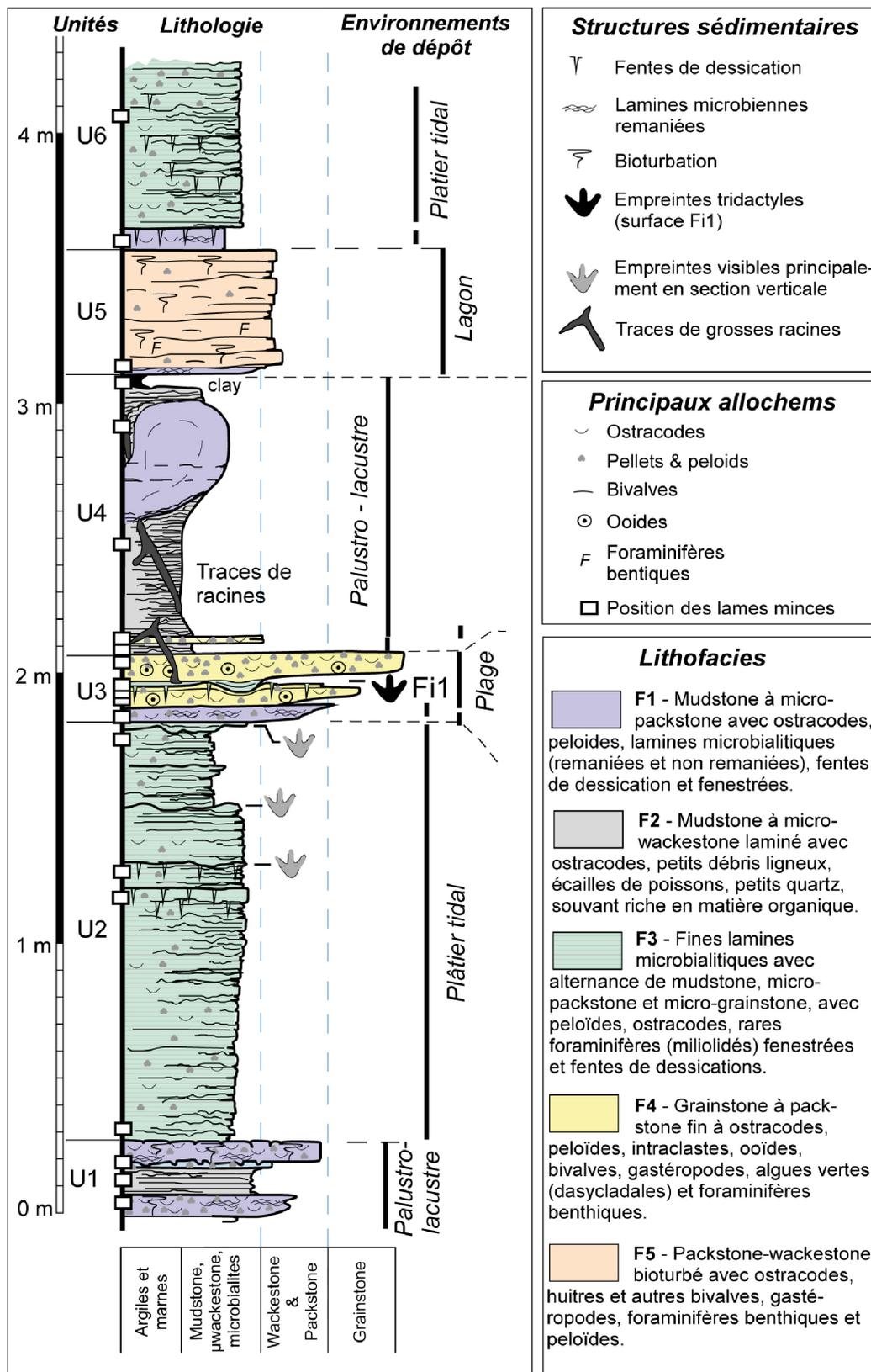


FIGURE 15

