

# Une nouvelle ichnoespèce *Coelurosaurichnus grancieri* du Trias supérieur de l'Ardèche, France

Louis COUREL & Georges R. DEMATHIEU

Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne et UMR 55 61,  
6, boulevard Gabriel, F-21000 Dijon (France)  
louis.courel@infonie.fr

Courel L. & Demathieu G. R. 2000. — Une nouvelle ichnoespèce *Coelurosaurichnus grancieri* du Trias supérieur de l'Ardèche, France. *Geodiversitas* 22 (1) : 35-46.

## RÉSUMÉ

Une association d'une trentaine d'empreintes de dinosaures et de quatre pistes main-pied a été collectée dans des grès triasiques de la bordure orientale du Massif central (Ardèche, France). Pour la première fois, des empreintes de vertébrés sont décrites en détail dans le Trias supérieur en France, Rhétien exclu. Le niveau à empreintes est calé dans la stratigraphie locale et daté de la base du Carnien, d'après des cortèges palynologiques qui l'encadrent dans la région étudiée. Une étude statistique a permis de reconnaître que toutes les empreintes appartiennent à une même ichnoespèce tridactyle nouvelle : *Coelurosaurichnus grancieri*. Les empreintes et pistes sont caractéristiques de petites formes de dinosaures du groupe des théropodes. Le tronc de l'animal était long d'environ 75 cm et la main n'était pas toujours imprimée sur le sol.

## ABSTRACT

*Coelurosaurichnus grancieri*, a new ichnospecies from the Upper Triassic of Ardèche, France.

An association of more than 30 dinosaur footprints and four hand-foot tracks was collected from Triassic sandstones on the eastern border of the Massif central (Payzac, Ardèche, France). Vertebrate footprints and tracks from the Upper Triassic (Rhaethian excluded) of France are described in detail for the first time. The level containing the prints is fitted into regional stratigraphy and dated to early Carnian on the evidence of palynological assemblages at the base and top of the foot-print levels in the study area. Statistical analysis indicates that all the prints belong to a single new tridactyl ichnospecies *Coelurosaurichnus grancieri*. Prints and tracks are characteristic of small dinosaurs of the theropod group. Trunk length of the animal was about 75 cm and the anterior autopod did not generally leave an imprint on the deposition surface.

## MOTS CLÉS

Ichnologie,  
étude quantitative,  
stratigraphie,  
Trias supérieur,  
Ardèche, France,  
dinosaures,  
quadrupèdes occasionnels,  
*Coelurosaurichnus grancieri*  
ichnospecies nov.

## KEY WORDS

Ichnology,  
quantitative study,  
stratigraphy,  
Upper Triassic,  
Ardèche, France,  
dinosaurs,  
occasional quadrupeds,  
*Coelurosaurichnus grancieri*  
ichnospecies nov.

## INTRODUCTION

Dans les séries triasiques continentales, essentiellement gréseuses et argilo-évaporitiques, les empreintes de vertébrés représentent l'un des rares outils biostratigraphiques fiables avec les cortèges polliniques, ces derniers étant malheureusement assez rares dans les niveaux oxydés. Sur la bordure orientale du Massif central, en Ardèche et en Languedoc, des associations de très nombreuses empreintes de vertébrés ont été datées du Trias moyen par la palynologie (Demathieu *et al.* 1984). Ces associations se sont révélées nettement différentes de celles du Trias inférieur d'Europe. Au-delà de ce premier constat, l'analyse des pourcentages relatifs parmi les formes du Trias moyen de la bordure du Massif central a montré une évolution dans les cortèges, du passage Anisien/Ladinien au Ladinien franc (Courel & Demathieu 1995). Dans ces séries du Massif central, il n'existait pourtant aucune description de forme reconnue comme caractéristique de la partie supérieure du Trias. Seule une figuration succincte avait signalé une forme de cette période provenant d'Anduze (Gard) (Ellenberger 1965). La description d'une nouvelle ichnoespèce dans le Trias supérieur de l'Ardèche vient combler cette lacune. Elle complète également nos données encore rares sur les empreintes de reptiles dinosaures du Trias supérieur dans le monde (Ellenberger 1972 ; Olsen 1980 ; Lockley *et al.* 1996).

### UN ABONDANT CORTÈGE D'EMPREINTES DE VERTÉBRÉS DANS LA BASE DU TRIAS SUPÉRIEUR EN ARDÈCHE

Sur la commune de Payzac, à six kilomètres au nord des Vans (Ardèche) (Fig. 1), quatre gisements, dont le principal est localisé en  $x = 592,70$  et  $y = 4\,923,18$ , au bord de la Salindre, ont permis à M. Max Grancier de collecter une trentaine d'empreintes de bonne qualité, actuellement entreposées à Payzac à son domicile. L'une d'entre elles est déposée au musée de la Terre ardéchoise à Privas et deux au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne, à Dijon. Un seul

type d'empreinte a été reconnu, essentiellement sous forme de contre-empreinte, à la surface de dalles de faciès très semblables. Il s'agit toujours de grès, parfois légèrement conglomératiques, à litage fruste. Ces grès se disposent en dalles d'épaisseur centimétrique à pluricentimétrique, séparées par des joints ou des lits millimétriques argilo-silteux. Des surfaces de grès fins ou moyens gris à ciment siliceux portent des pseudomorphoses de halite et des rides d'oscillation. Des ondulations centimétriques irrégulières y sont d'autre part interprétées comme des déformations diagénétiques. Des dalles plus rares, constituées de grès grossiers à conglomératiques à interlits verts ou roses, présentent un ciment légèrement dolomitique. Des terriers creusés par des fousisseurs à la surface des dalles sont plus abondants dans les faciès gris.

Les faciès gréseux à empreintes sont essentiellement continentaux, plus précisément fluvio-lagunaires (Courel & Demathieu 1976). Sur de vastes étendues à dépôts essentiellement gréseux, la sédimentation se réalisait à la limite de l'émergence et du recouvrement par des nappes d'eau épisodiquement confinées. Les vertébrés y trouvaient un milieu favorable à un développement très important et à la fossilisation de leurs traces (Demathieu *et al.* 1984).

### PLACE DES EMPREINTES DANS LA SÉRIE STRATIGRAPHIQUE

Les empreintes des gisements étudiés font partie d'un même ensemble, provenant d'un niveau stratigraphique épais de quelques mètres, dont la position est définie entre deux repères facilement reconnaissables et bien datés (Fig. 1). Les dalles qui les portent se situent à la base d'une série essentiellement gréseuse, dont l'épaisseur atteint probablement 65 m. Immédiatement au-dessus des niveaux à empreintes, une falaise, haute de 20 m, présente une série de conglomérats et de grès qui se différencient lithologiquement des dalles à empreintes par la présence de bancs d'épaisseur très variable, à ciment dolomitique et structures chenalisées, avec des granulométries très contrastées. Des conglomérats alternent avec des niveaux plus fins et des argilites silteuses en

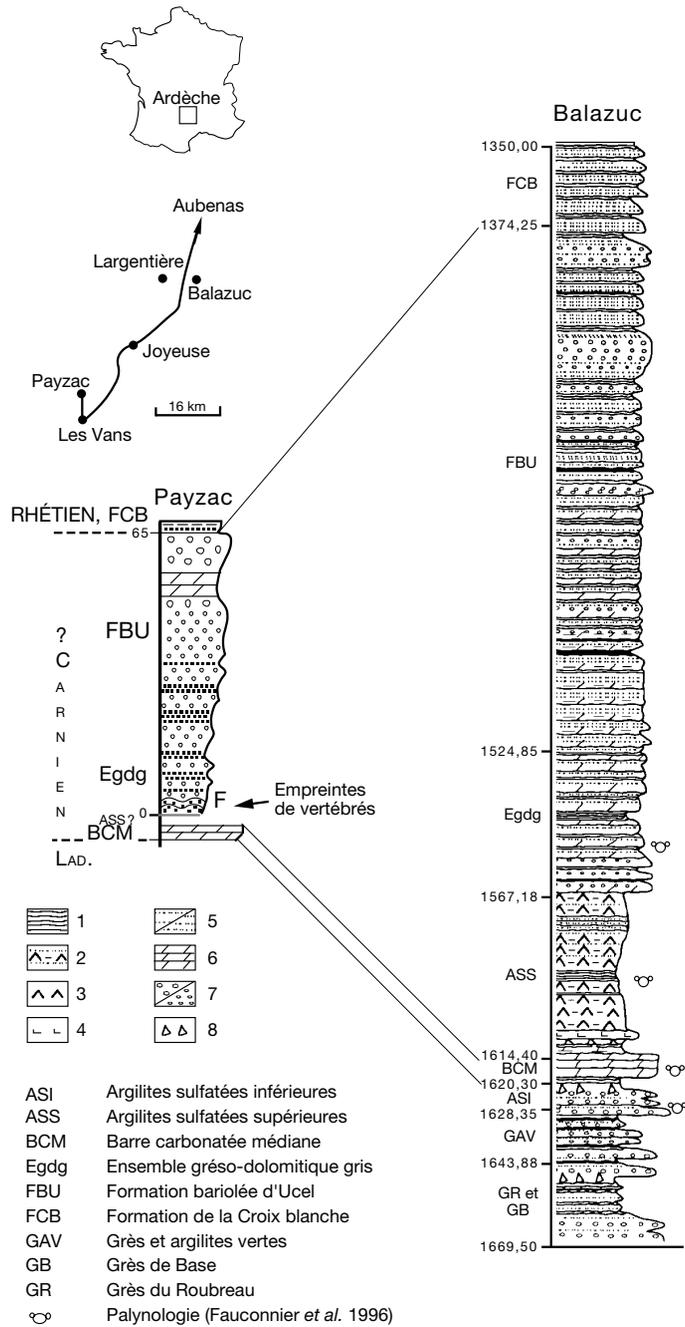


FIG. 1. — Cartes de situation ; coupe de référence du sondage de Balazuc (programme Géologie profonde de la France) et coupe de Payzac, qui a livré l'association d'empreintes ; 1, argilite silteuse ; 2, argilite sulfatée ; 3, sulfates ; 4, halite ; 5, grès à grain fin à moyen ; 6, dolomite ; 7, grès à grain moyen ou grossier à conglomérat ; 8, brèche.

lits d'épaisseur centimétrique à décimétrique, de couleur bariolée verte ou rouge. Au-dessus de la falaise, les conditions d'affleurement sont moins favorables ; les conglomérats, grès et argilites présentent un ciment dolomitique. Des encroûtements dolomitiques sont visibles sur plusieurs dizaines de mètres, dans la partie supérieure de la série détritique triasique (Spy-Anderson 1981), qui se termine par des conglomérats et grès grossiers. Immédiatement au-dessus apparaît un changement de faciès très tranché. La série majoritairement gréseuse et continentale qui a été décrite (Spy-Anderson 1981) est recouverte par un ensemble de grès fins et de siltites grises à moules de lamellibranches marins alternant avec de minces lits dolomitiques, caractéristique du Rhétien dans cette région (Elmi *et al.* 1988).

À une dizaine de mètres au-dessous des niveaux à empreintes, le niveau repère chronologique régional est celui de la Barre carbonatée médiane. Des associations palynologiques ont daté la Barre carbonatée médiane de la base du Carnien, en Ardèche, dans la région de Largentière et d'Aubenas (Gradstein 1971 ; Doubinger & Adloff 1977 ; Adloff *et al.* 1984). C'est ainsi le cas dans le sondage de Balazuc (Fauconnier *et al.* 1996). Plus au sud, dans le Gard, le même âge carnien y a été reconnu (Taugourdeau-Lantz & Lachkar 1987). Si l'on se réfère aux données lithostratigraphiques du Trias ardéchois, on peut positionner le niveau à empreintes par rapport aux formations classiques définies dans cette région (Courel *et al.* 1984) (Fig. 1). La comparaison de la série de Payzac avec celle du sondage de référence de Balazuc, effectué à l'occasion du programme de Géologie profonde de la France (Razin *et al.* 1996), permet de corréliser le niveau à empreintes avec la Formation dite de l'ensemble grésolo-dolomitique gris, qui se situe à Balazuc entre la Formation bariolée d'Ucel au-dessus et les argilites sulfatées supérieures au-dessous. Ce dernier niveau manquerait à Payzac, en position plus externe dans le bassin. D'après les associations palynologiques de la Barre carbonatée médiane et des niveaux immédiatement au-dessus (Doubinger & Adloff 1977 ; Adloff *et al.* 1984 ; Fauconnier *et al.* 1996), le niveau à empreintes se situe dans la base du Carnien. Les empreintes de Payzac apparaissent ainsi clairement plus récentes que les très nombreuses formes décrites auparavant sous la Barre

carbonatée médiane, dans les grès du Roubeau, rapportées à l'Aniso-ladinien et au Ladinien (Montenat 1968 ; Courel & Demathieu 1995).

## LES EMPREINTES DE PAS DE DINOSAURES

Les observations et les mesures portent sur trente empreintes de pieds et cinq de mains. Les dalles présentent des surfaces de dépôt bien conservées et, en plus des traces de pas, on distingue parfois des fissures de dessiccation qui ont été produites très probablement après le passage des animaux. Quelques terriers non identifiables sont également visibles.

### DESCRIPTION DES EMPREINTES (Figs 2 ; 5A, B)

#### *Les pieds*

Les empreintes relevées sont tridactyles, sans trace de hallux. La longueur moyenne est de  $98 \pm 8$  mm et la largeur de  $67 \pm 6$  mm, avec un intervalle de variation allant de 63 à 139 mm pour la longueur et de 43 à 95 mm pour la largeur. Ces empreintes sont petites pour des dinosaures. Le doigt III est le plus long ( $74,1 \pm 5$  mm en moyenne) et le II est le plus court ( $54 \pm 3$  mm). Le dépassement du III par rapport aux II et IV atteint presque la moitié de ceux-ci. Les orteils sont assez fins ; les coussinets sous-digitaux ne sont pas toujours visibles et les griffes, fines, sont plus ou moins pointues. Celle du doigt III n'exécède pas le sixième environ de sa longueur et est dirigée dans le prolongement de cet orteil. Celle du doigt IV est le plus souvent dirigée nettement vers l'extérieur de la piste. L'angle interdigital II-IV a une valeur moyenne de  $29 \pm 5$  degrés, ce qui est assez faible pour ce type d'empreintes et rappelle les valeurs moyennes trouvées pour les ichnites de l'ichnogène *Grallator* Hitchcock (1858), qui sont de l'ordre de 32 degrés. Les extrémités proximales des II et IV se rejoignent presque quelquefois et forment alors une sorte de talon incomplet.

#### *Les mains* (Fig. 2)

Les empreintes d'autopode antérieur (manus) sont très irrégulièrement présentes. Un peu plus larges que longues, cinq mains seulement ont pu être mesurées ; la longueur moyenne est de  $24 \pm 7$  mm

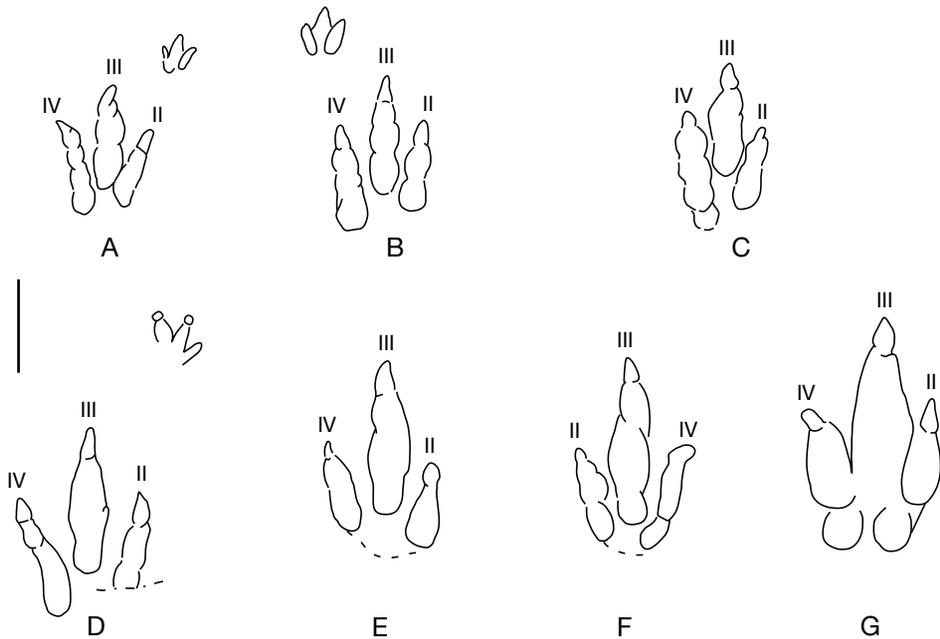


FIG. 2. — Contre-empreintes de sept pieds et de trois mains associées dans le Trias de Payzac, Ardèche. À noter : la position variable de la main par rapport au pied ; la main de la forme D présente une facture différente ; le pied de la forme G montre une forme plus empâtée, aux orteils plus larges, imprimée dans un sédiment plus humide. Échelle : 5 cm.

et la largeur de  $27 \pm 10$  mm. Elles sont tridactyles, aux doigts assez peu divergents (30 à 40 degrés), et occupent une position variable par rapport au pied (à une distance de une à cinq fois sa longueur), dans un secteur angulaire d'environ 30 à 40 degrés. Leur direction est à peu près parallèle à celle de l'orteil III mais les mains sont plus petites, dans un rapport 1/4. Le doigt médian est en général le plus long et sa direction représente à peu près l'axe de symétrie de la main. Dans le cas de la Figure 3A, le doigt interne est toutefois plus proche du médian que de l'externe et l'empreinte n'est pas symétrique. Les doigts sont assez bien dessinés, terminés par de petites griffes peu pointues, mais les coussinets sous-digitaux ne sont pas visibles.

#### Les pistes

Cinq pistes ont été observées, dont deux sur les grandes dalles (Fig. 2A). Elles présentent des voies presque droites et l'angle du pas avoisine 170 degrés, avec des pieds légèrement varus. L'angle des pieds avec l'axe de la piste varie de 5 à 10 degrés. Les pistes montrent encore que le pied a été posé bien à plat, traduisant ainsi une démarche tran-

quille. Le rapport de la longueur de l'enjambée à celle de la longueur du pied, de l'ordre de 10, varie de 9,8 à 11. Comme il a été noté plus haut, les mains n'impriment pas toujours le sol.

#### ÉTUDE STATISTIQUE

Trente séries de mesures ont été prises, ce qui constitue pour cette sorte de fossile un effectif important, permettant une analyse assez fiable (Tableaux 1 ; 2). L'ajustement à la loi normale (test de Cramer) est correct pour tous les caractères, sauf un : le dépassement du doigt III par rapport à ses voisins (D). Les variabilités sont assez élevées, 20 % en moyenne, mais cette valeur est due, au moins en partie, à la diversité d'origine de ces traces. Grâce à l'effectif assez élevé, les intervalles de confiance pour les moyennes sont plus réduits, permettant par la suite d'établir des comparaisons intéressantes avec d'autres ichnoespèces. Les rapports des mesures des caractères de longueur pris deux à deux offrent une baisse assez sensible de la variabilité, 15 % au lieu de 20 %. Ceci se comprend puisque les facteurs de croissance sont plus ou moins neutralisés par cette opération. Tous les

TABLEAU 1. — *Coelurosaurichnus grancieri*. Paramètres de distribution de fréquence des mesures de caractères des autopodes : pieds. **II, III, IV** (longueurs des orteils en mm) ; **D**, dépassement du III par rapport à ses voisins ; **L**, longueur totale de l’empreinte ; **W**, largeur de l’empreinte ; **T**, angle interdigital II-IV.

Caractère	Effectif	Moyenne	Écart-type	Variabilité %	Intervalle de confiance sur moyenne seuil de 5%	Test de Cramer		
						Asymétrie	Variable-test	Probabilité de dépasser la variable
II	30	53,9	9,707	18	50,2- 57,6	0,207	0,48	63
III	30	74,1	13,620	18,4	68,9- 79,2	0,742	1,74	8
IV	30	60,6	10,865	17,9	56,5- 64,7	-0,102	0,24	81
D	30	38,8	7,595	19,6	35,9- 41,6	1,733	4,06	≅0
L	30	97,8	18,273	18,7	91 - 104,7	0,513	1,20	23
W	30	66,7	14,353	21,5	61,3- 72,1	-0,440	1,03	31
T	28	29,3	7,896	27	26,1- 32,3	0,031	0,07	94

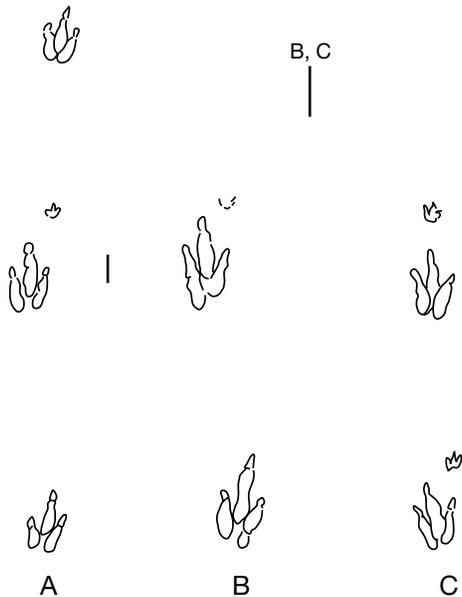


Fig. 3. — Pistes dans le Trias de Payzac, Ardèche. **A**, trois pieds formant une enjambée ; **B**, pas oblique droite-gauche ; **C**, pas oblique gauche-droite avec empreintes nettes des mains. Échelle : 5 cm.

caractères sont corrélés deux à deux ce qui conforte l’homogénéité de l’échantillon.

ESSAI D’ATTRIBUTION PALÉONTOLOGIQUE

Des voies quasi droites, des pieds légèrement varus où l’orteil III est plus grand que ses voisins. Le II égal à environ les sept dixièmes du

III et le IV aux huit dixièmes de ce dernier. Un angle interdigital II-IV assez faible de 30 degrés, des griffes étroites et peu aiguës, de taille commune pour cet ichnogène. Enfin, une main imprimant rarement nettement le sol, toujours tridactyle mais, dans le cas de la Figure 2D, il semble que les orteils imprimés soient différents de ceux des autres autopodes. La présence de la main, même occasionnelle, montre un animal qui pouvait avoir une démarche quadrupède mais sa position, à une distance non régulière et dans un secteur angulaire assez grand relativement au pied, indique que cet autopode ne jouait pas un rôle essentiel dans la locomotion. Les membres postérieurs conservent au contraire une position entre eux assez fixe lors du déplacement.

Quelle était la position de l’ichnopoiète dans la systématique ? Était-ce un thécodonte ou bien un dinosaure ? Les thécodontes étaient largement présents au Trias supérieur. Pour la plupart, c’étaient des reptiles quadrupèdes aux formes assez lourdes. La famille des ornithosuchidés présentait cependant des espèces montrant une tendance à la bipédie sans être fonctionnellement tridactyles.

Le genre *Ornithosuchus* (ou *Hesperosuchus*) représente bien cette tendance et, selon nous, c’est l’ichnogène *Sphingopus* Demathieu (1966) qui l’illustre dans le domaine des empreintes, dont l’ichnopoiète pouvait être bipède mais pentadactyle par la trace de la griffe du hallux et l’empreinte

TABLEAU 2. — *Coelurosaurichnus grancieri*. Paramètres de distribution de fréquence des rapports des mesures de caractères des autopodes (pieds) et corrélations. **II, III, IV** (longueurs des orteils en mm) ; **D**, dépassement du III par rapport à ses voisins ; **L**, longueur totale de l'empreinte ; **W**, largeur de l'empreinte ; **T**, angle interdigital II-IV.

Rapports	Effectif	Moyenne	Écart-type	Variabilité %	Intervalle de confiance sur moyenne seuil de 5 %	Corrélation	
						Coefficient observé	Coefficient théorique minimum
III/II	30	1,39	0,2157	15,5	1,30-1,48	0,618	0,349
III/IV	30	1,23	0,1222	9,9	1,18-1,28	0,818	0,349
IV/II	30	1,13	0,1596	14,1	1,07-1,20	0,717	0,349
III/D	30	1,93	0,3078	15,9	1,81-2,05	0,696	0,349
L/W	30	1,50	0,2423	16,2	1,40-1,59	0,662	0,349
L/III	30	1,32	0,9984	7,6	1,28-1,37	0,924	0,349
L/D	30	2,46	0,6122	24,9	2,23-2,69	0,582	0,349
W/T	28	2,39	0,8358	35,0	2,06-2,71	0,297	0,368

du coussinet distal du métarsien V, et parfois quadrupède.

Ici, le pied est fonctionnellement tridactyle, digigrade, sans aucun indice de l'existence d'un autre orteil ; les pistes sont quasi droites et le rapport de l'enjambée à la longueur du pied voisin de 10. Cela témoigne d'un animal à longs membres postérieurs, un dinosaure pas franchement quadrupède, à longs membres antérieurs, ce qui le distingue des dinosaures carnosaures du Jurassique et du Crétacé.

Ce dinosaure était-il un ornithopode ou un théropode ? La question se pose pour ces traces du Trias, faites apparemment par des animaux graciles et légers. Thulborn (1990) en comparant diverses données morphométriques des empreintes tridactyles de dinosaures a suggéré que l'angle interdigital (II-IV), la forme de la partie postérieure de la trace, la longueur relative du III, les griffes et le rapport de la longueur du pied à sa largeur pouvaient être des critères de distinction assez sérieux entre ces deux groupes. En suivant ces propositions, auxquelles nous adhérons, on peut conclure que ces traces ont été faites par un théropode et, plus précisément, en raison de l'aspect fin et délié de ces traces, par un coelurosaure.

Un tel animal était carnivore et les mensurations des pistes peuvent nous fournir ses dimensions approximatives. Pour ce faire, nous ne retiendrons que les mesures relatives aux deux pistes les plus grandes, dont les enjambées sont longues de

1 240 et 1 250 mm pour des pieds correspondants de 112 et de 122 mm de longueur. Il faut noter que la longueur de l'empreinte du pied ne représente pas, loin de là, la longueur totale de cet autopode qui, outre l'acropode, comprend le métapode et le basipode. Nous utiliserons les formules et la terminologie proposées (Demathieu 1970 : 30), en envisageant un angle de marche de 40 degrés (valeur la plus fréquente) et en tenant compte de la plicature du membre pendant la locomotion et de la longueur réelle du pied, qui peut être estimée à 24 cm. Le membre postérieur pouvait alors mesurer dans les 120 cm pour un tronc avoisinant 75 cm (*cf.* Demathieu 1970 : 28 *sq.*), soit un peu plus que trois fois la longueur totale estimée du pied.

#### LES DINOSAURES DU TRIAS SUPÉRIEUR

Si les traces de pas témoignent de l'existence de dinosaures dès le Trias moyen (Montenat 1968 ; Demathieu 1970 ; Demathieu & Gand 1972 ; Courel & Demathieu 1976 ; Haubold 1971, 1986), les squelettes de dinosaures, eux, ne sont connus qu'à partir du Trias supérieur avec des animaux déjà de grande taille, comme par exemple *Plateosaurus* Meyer (1837) (prosauropode), *Technosaurus* Chatterjee (1978) (ornithischien) et *Coelophys* Colbert (1972, 1989) (théropode), dinosaures déjà spécialisés, qui montrent que ce groupe avait déjà un long passé au Trias supérieur.

## ICHOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Ichnogénre *Coelurosaurichnus* Huene (1941)

ICHOESPECE TYPE. — *Coelurosaurichnus toscanus* Huene (1941).

Ichnoespèce *Coelurosaurichnus grancieri* n. sp.

HOLOTYPE. — Couple main-pied, trace de pied, collection de l'Université de Bourgogne à Dijon, numéro 2-7.

HYPODIGME. — Les empreintes décrites et mesurées proviennent de deux grandes dalles supportant des pistes et d'une trentaine d'autres de plus petite taille avec seulement un pied ou un couple main-pied. Une étude statistique a montré que toutes les empreintes sont morphologiquement semblables et ne diffèrent que par la taille.

DIAGNOSE. — Pied tridactyle comprenant les orteils II, III, IV peu divergents, assez fins, terminés par des griffes assez minces et peu pointues, coussinets interdigitaux occasionnellement visibles, coussinets digito-métatarsiens se rapprochant dans leur partie proximale, qui donnent une forme en V à l'empreinte. Main tridactyle aux doigts assez divergents, angle interdigital II-IV de l'ordre de 30 à 40 degrés, souvent bien dessinés, terminés par des petites griffes pointues. Sa position par rapport au pied est variable dans un secteur de 30 à 40 degrés à l'avant de celui-ci et sa distance également variable de une à deux fois la longueur du pied.

### DISCUSSION

L'ichnogénre *Coelurosaurichnus* a été créé par von Huene en 1941, mais sans diagnose précise, pour des empreintes tridactyles à l'orteil III très proéminent, trouvées dans le Verrucano de Toscane, *Coelurosaurichnus toscanus* Huene, 1941 (Fig. 4A). Onze ichnoespèces ont été incluses dans cet ichnogénre, principalement en Allemagne, dont *C. schlauerbachensis* Weiss, 1943, *C. moeni* Beurlen, 1950, *C. kehli* Beurlen, 1950 (Fig. 4C), *C. ziegelangernensis* Kuhn, 1958 (Fig. 4D), *C. sassendorfensis* Kuhn, 1958, *C. kronbergeri* Rehnelt (1959) et *C. metzneri* Heller (1952) dont le pied, tridactyle, est accompagné d'une main aux doigts latéraux à peu près égaux entre eux. Ces traces proviennent toutes de Franconie.

En France, il y a deux représentants de cet ichnogénre : *C. perriauxi* Demathieu & Gand, 1972 et

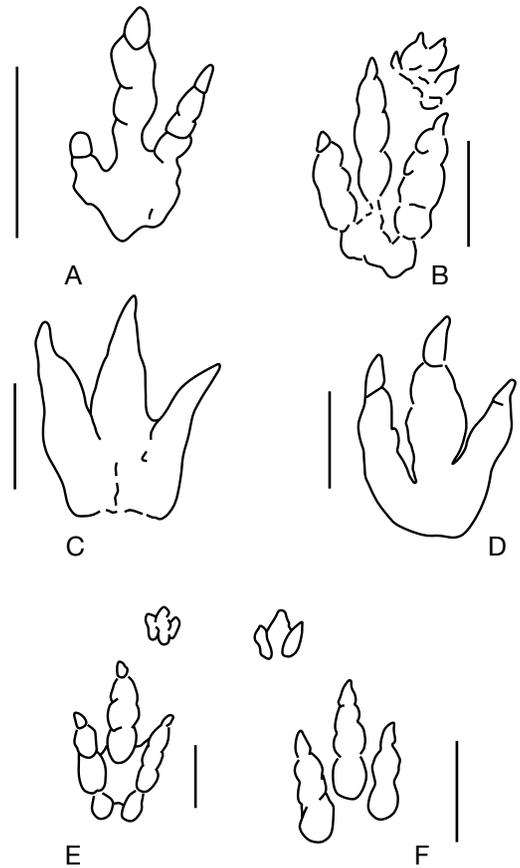


FIG. 4. — A, *Coelurosaurichnus toscanus* Huene, 1941, Trias sup., Verrucano, Italie ; B, *C. perriauxi* Demathieu & Gand, 1973, Ladinien, Bourgogne, France ; C, *C. moeni* Beurlen, 1950, Keuper, Franconie, Allemagne ; D, *C. ziegelangernensis* Kuhn, 1958, Keuper, Franconie, Allemagne ; E, *Atreipus milfordensis* Olsen & Baird, 1986, Trias sup., Nouvelle-Angleterre, États-Unis ; F, *C. grancieri* Courel & Demathieu, ichnospecies nov., Trias sup., Ardèche, France. Échelles : 5 cm.

*C. largentierensis* Courel & Demathieu, 1976. *Coelurosaurichnus perriauxi* Demathieu & Gand, 1972 (Fig. 4B), réétudié en 1981 après de nouvelles découvertes montrant l'existence de la main (deux mains pour 30 pieds) (Demathieu & Gand 1981), a été l'objet d'une nouvelle diagnose abrégée de l'ichnogénre proposée par Demathieu (1985). L'empreinte de la main a, du point de vue paléontologique, une grande importance, mais sa présence, irrégulière, rend son utilisation délicate dans la systématique ichnologique.

Olsen & Baird ont créé en 1986 le nouvel ichnogénre *Atreipus* pour des empreintes de dinosaures

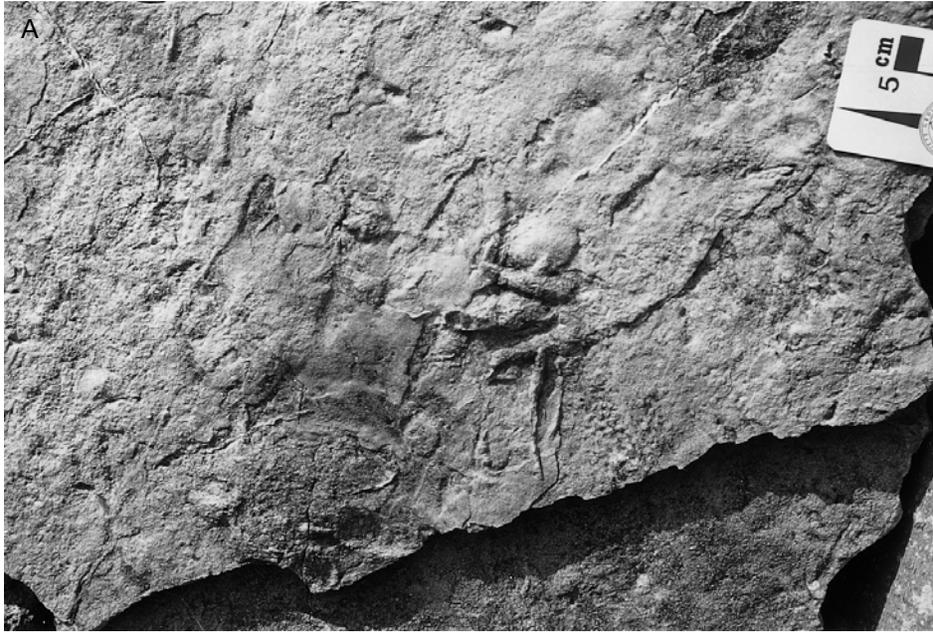


FIG. 5. — **A**, *Coelurosaurichnus grancieri* (Chazalet, Ardèche, France). Empreinte d'un couple pied-main ; **B**, *Coelurosaurichnus grancieri* (Chazalet, Ardèche, France). Empreintes de deux couples pied-main associés dans un pas et fentes de dessiccation.

aux pieds tridactyles associées à des empreintes d'autopodes antérieurs. Ils ont alors donné le nom d'*Atreipus milfordensis* (Fig. 4E) aux traces d'*Anchisauripus milfordensis* Bock (1952), quand la présence de mains a été remarquée. Cet élément n'avait pas été observé auparavant, ce qui montre que la présence des mains dans cette catégorie d'empreintes n'est pas constante. Pour ces animaux, en effet, les membres antérieurs ne jouaient pas un rôle essentiel dans la locomotion mais ils étaient assez longs, toutefois, pour que la main puisse imprimer le sol au moins occasionnellement.

Si les pieds d'*Atreipus* offrent de grandes analogies avec ceux de *Grallator* (*Grallator* = *Anchisauripus* d'après Olsen 1980), les mains, tridactyles sauf dans le cas d'*A. acadianus* où elles sont tétradactyles, présentent des doigts beaucoup moins divergents que dans les traces étudiées ici.

Les impressions des mains de *Coelurosaurichnus grancieri* (Fig. 4F) (cinq mains pour 30 pieds) montrent que les doigts imprimés ne semblent pas toujours les mêmes : II, III, IV pour 2A, 2B et I, II III pour 2D.

La grande ressemblance morphologique entre *Coelurisaurichnus* Huene, 1941 et *Atreipus* Olsen & Baird, 1986, peut conduire à inférer que ces deux noms d'ichnogénère pourraient même être mis en synonymie en respectant la règle de priorité. Mais, ce qui fait de notre remarque une hypothèse et non une démonstration, c'est l'absence de données quantitatives communiquées concernant *Atreipus*. Cela rend une comparaison avec *Coelurosaurichnus* impossible.

## CONCLUSION

L'appartenance des matériels cités et décrits au même ensemble stratigraphique du Trias supérieur suggère une corrélation possible entre les couches de l'Ardèche, de Franconie et celles de la Nouvelle-Angleterre (États-Unis), bien que le nombre de fossiles mis en comparaison soit faible. Cette observation est renforcée toutefois par une comparaison entre l'ichnofaune hettangienne de l'Aveyron (Demathieu 1990, Demathieu & Sciau 1992, 1995) ou celle du Veillon, Vendée (Lapparent & Montenat 1967)

avec celle de la Nouvelle-Angleterre. En effet, quelques ichnoespèces appartiennent à ces deux régions. Ce sont *Coelurosaurichnus/Atreipus*, *Grallator/Anchisauripus*, *Eubrontes*, *Doliphosauripus*, *Batrachopus/Dabutherium*.

Si ces corrélations existent et correspondent à des identités de faune, elles pourraient montrer, si cela restait à faire, que l'Amérique du Nord et l'Europe de l'Ouest appartenaient, au Trias supérieur et à l'Hettangien, à un même continent ou à deux continents très voisins.

La description détaillée de formes nouvelles de la bordure orientale du Massif central français, complétée par une étude statistique portant sur plus de 30 empreintes et quatre pistes, conduit à décrire la nouvelle ichnoespèce *Coelurosaurichnus grancieri*.

Cette découverte est importante pour la connaissance des premiers dinosaures en France. La position du niveau à empreintes dans la série triasique ardéchoise est bien calée et les empreintes sont ainsi datées de la base du Carnien par des cortèges palynologiques. Cette datation servira de référence biostratigraphique dans les séries détritiques continentales du Trias, généralement peu fossilifères.

## RÉFÉRENCES

- Adloff M. C., Doubinger J. & Taugourdeau J. 1984. — Palynologie, in Debrand-Passard S. (éd.), Synthèse géologique du Sud-Est de la France, *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières* 125 : 68.
- Bock W. 1952. — Triassic reptilian tracks and trends of locomotive evolution. *Journal of Paleontology* 26: 395-433.
- Chatterjee S. 1978. — A new ornithischien dinosaur from Triassic of North America. *Naturwissenschaften* 71: 630-631.
- Colbert E. H. 1989. — The Triassic dinosaur *Coelophysus*. *Museum of Northern Arizona Bulletin* 57, 160 p.
- Courel L. & Demathieu G. R. 1976. — Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les grès triasiques de Largentière (Ardèche, France). *Palaeontographica* 151: 194-216.
- Courel L., Adloff J., Appia C., Aubague M., Barfety J. C., Baud A., Bouquet G., Busson G., Contini D., Demathieu G., Doubinger J., Dubois P., Durand M., Elmi S., Finelle J. C., Glintzboeckel C., Goguel

- J., Grauvogel-Stamm L., Lemoine M., Lienhardt M. J., Megard-Galli J., Macquar J. C., Recroix F., Rees G. K., Ricour J., Taugourdeau J., Thibieroz J. & Zaninetti L. 1984. — Trias, in Debrand-Passard S. (éd.), Synthèse géologique du Sud-Est de la France, *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières* 125 : 61-118.
- Courel L. & Demathieu G. 1995. — Tentative stratigraphic correlation using ichnological data from continental sandstone series and marine faunas in the Middle Triassic of Europe. *Albertiana* 15: 83-91.
- Demathieu G. 1970. — Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure nord-est du Massif central. *Cahiers de Paléontologie*, 219 p.
- Demathieu G. R. 1985. — Trace fossil assemblages in Middle Triassic marginal marine deposits. Eastern border of the Massif central, France, in Curran H. A. (ed.), Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments, *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, sp. pub.*, Tulsa 35: 53-65.
- 1990. — Problems in discrimination of tridactyl dinosaur footprints, exemplified by the Hettangian trackways, the Causses, France. *Ichnos* 1, 2: 97-110.
- Demathieu G. R. & Gand G. 1972. — *Coelurosaurichnus perriauxi*, empreinte dinosauroïde nouvelle du plateau d'Anthully. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun* 62 : 2-18.
- 1981. — Palichnologie : interprétation palé-écologique de traces d'origine biologique et mécanique observées dans la carrière triasique de Pont d'Argent (Saône-et-Loire, France) ; conclusions générales à l'étude du gisement fossilifère. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun* 98 : 3-32 et 99: 19-34.
- Demathieu G. R. & Sciau J. 1992. — Des pistes de dinosaures et de crocodiliens dans les dolomies de l'Hettangien du Causse du Larzac. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 315, II : 1561-1566.
- 1995. — L'ichnofaune hettangienne d'Archosauriens de Sauclières, Aveyron, France. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun* 151: 5-46.
- Demathieu G., Courel L. & Durand M. 1984. — Paléichnologie des vertébrés, in Debrand-Passard S. (éd.), Synthèse géologique du Sud-Est de la France, *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières* 125 : 63-64.
- Doubinger J. & Adloff M. C. 1977. — Études palynologiques dans le Trias de la bordure sud-est du Massif central français (Bassin de Largentière, Ardèche). *Sciences géologiques Bulletin* 30, 1 : 59-74.
- Ellenberger P. 1965. — Découvertes de pistes de vertébrés dans le Permien, le Trias et le Lias inférieur aux abords de Toulon (Var) et d'Anduze (Gard). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 260, 9 : 5856-5859.
- 1972. — Contribution à la classification des pistes de vertébrés du Trias : les types de Stormberg d'Afrique du Sud. *Paleovertebrata, Mémoire extraordinaire*, Montpellier, 170 p.
- Elmi S., Brouder P., Berger G., Gras H., Busnardo R., Berard P., & Vautrelle C. 1988. — *Notice explicative, Carte géologique France (1/50 000), feuille Bessèges (888)*. Bureau de Recherches géologiques et minières, Orléans, 115 p.
- Fauconnier D., Courtinat B., Gardin S., Lachkar G. & Rauscher R. 1996. — Biostratigraphy of Jurassic and Triassic successions in the Balazuc-1 borehole (GPF programme). Stratigraphy setting inferred from dinoflagellate cysts, pollen, spores and calcareous nannofossils. *Marine and Petroleum Geology* 13, 6: 707-724.
- Gall J. C. 1976. — *Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléoécologie*. Doin éd., Paris : 1 228 p.
- Gradstein F. M. 1971. — The age of beds in the Lettenkohle facies in South-East France (a palynological approach). *Pollen Spores* 13: 169-171.
- Haubold H. 1971. — Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. *Paläontologische Abhandlungen A, IV*, 3: 395-548.
- 1986. — Archosaur footprints at the terrestrial Triassic-Jurassic transition: 189-200, in Padian K. (ed.), *The Beginning of the Age of the Dinosaurs*, Cambridge University Press.
- Heller F. 1952. — Reptil-Fährten Funde aus dem Ansbacher Sandstein des Mittleren Keuper in Franken. *Geologische Blätter Nord-Osten Bayern* 2: 129-141.
- Hitchcock E. 1858. — *Ichnology of New England. A report on the Sandstone Connecticut valley, especially its fossil footmarks*. W. White ed., Boston, 220 p.
- Huene F. von 1941. — Die Tetrapoden Fährten im toskanischen Verrucano und ihre Bedeutung. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paleontologie* 86: 1-34.
- Kuhn O. 1958. — Zwei neue Arten von *Coelurosaurichnus* aus dem Keuper Frankens. *Jahrbuch für Geologie und Paleontologie Monatshefte* : 437-440.
- Lapparent A.-F. & Montenat Ch. 1967. — Les empreintes de pas de Reptiles de l'Infralias du Veillon. *Mémoire de la Société géologique de France* 107, 44 p.
- Lockley M., King M., Howe S. & Sharp Y. 1996. — Dinosaur tracks and other archosaur footprints from the Triassic of South Wales. *Ichnos* 5, 1: 23-41.
- Meyer H. von 1855. — *Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die*

- Saurier aus bunten Sandstein und Keuper*. Frankfurt am Main, 167 p.
- Montenat C. 1968. — Empreintes de pas de reptiles dans le Trias moyen du plateau du Daüs près d'Aubenas (Ardèche). *Bulletin scientifique de Bourgogne* 25 : 369-389.
- Olsen P. E. 1980. — Triassic and Jurassic formations of the Newark basin: 2-30, in Manspeizer W. (ed.), *Field studies of New Jersey Geology*.
- Olsen P. & Baird D. 1986. — The ichnogenus *Atreipus* and its significance for Triassic biostratigraphy: 61-87, in Padian K. (ed.), *The Beginning of the Age of the Dinosaurs*. Cambridge University Press.
- Razin P., Bonijoly D., Le Strat P., Courel L., Poli E., Dromart G. & Elmi S. 1996. — Stratigraphic record of the structural evolution of the western extensional margin of the Subalpine Basin during the Triassic and Jurassic, Ardèche, France. *Marine and Petroleum Geology* 13, 6: 625-652.
- Spy-Anderson F. L. 1981. — Dolocrètes et nodules dolomitiques, résultant de la dolomitisation directe, en milieu continental, de sédiments terrigènes de la « Formation bariolée supérieure » (Keuper) de la région des Vans (Ardèche, sud-est de la France). *Bulletin du Bureau de Recherches géologiques et minières* 2, I, 3 : 195-205.
- Taugourdeau-Lantz J. & Lachkar G. 1987. — Biomarqueurs palynologiques du Trias et Lias basal. *Documents du Bureau de Recherches géologiques et minières* 123 : 107-113.
- Thulborn T. 1990. — *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall, London, 410 p.

*Soumis pour publication le 20 février 1998 ;  
accepté le 1<sup>er</sup> février 1999.*