

## PLAN de la partie 2

### Le gîte à ichnites du Veillon

- I. Localisation du site du Veillon
- II. Description générale des empreintes
- III. Détermination des ichnogenres (morphologie et morphométrie)
- IV. Portrait-robot des auteurs des ichnites du Veillon
  - A - Enseignements apportés par les empreintes isolées
  - B - Enseignements apportés par les pistes de pas
    - 1. Les différents types de membres chez les Amniotes quadrupèdes
    - 2. Conséquences sur la disposition des empreintes laissées sur le sol
    - 3. Ce que « disent » les pistes de pas du Veillon
- V. Les Amniotes bipèdes carnivores de l'Hettangien susceptibles d'être les auteurs des ichnites du Veillon

# Le gîte à ichnites de l'Anse de la République

## Le Veillon (85)

Âge Rhétien-Hettangien (= « Infralias ») : -208 à -199 Ma

[Retour au plan](#)

## I. Localisation du site du Veillon

[Retour au plan](#)



Site à ichnites

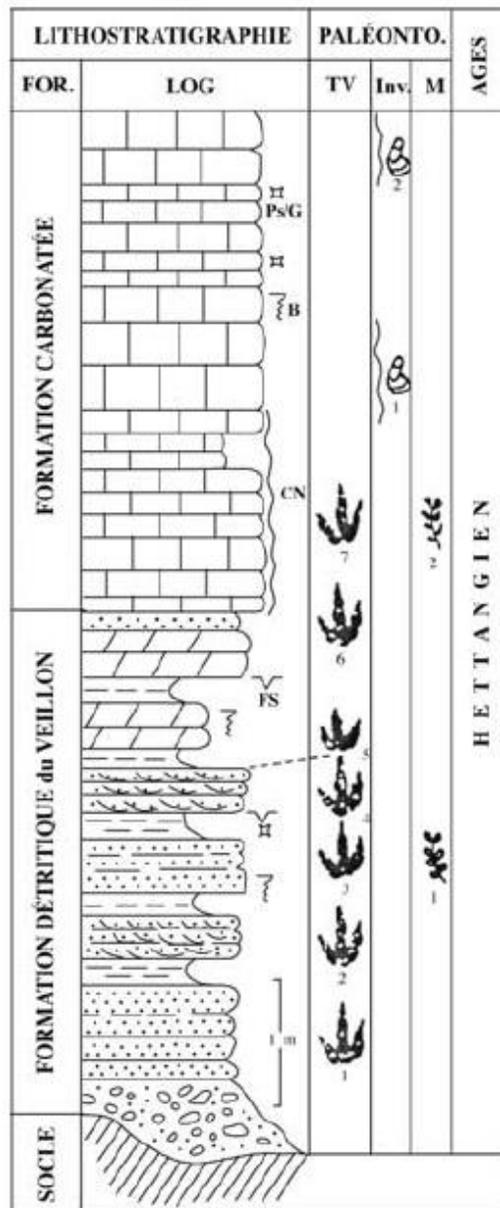
Le gîte du Veillon découvert par G. Bessonnat, fouillé et étudié par de Lapparent et Montenat (1967), affleure sur l'estran, à l'Ouest de l'embouchure du Payré dans l'Anse de la République.

La surface prospectable est d'environ 0,5 km<sup>2</sup> aux plus fortes marées.

Les couches à ichnites sont des alternances d'argiles vertes et de grès à ciment calcaire, épaisses de 5 à 6 mètres.

Sept niveaux principaux à traces ont été repérés ; en fait un nombre indéfini de lits gréseux portent des empreintes. La richesse du site est donc tout à fait exceptionnelle.

# Hettangien du Veillon



- avec dans la colonne Log :

Ps/G = pseudomorphose de NaCl / Gypse, B = bioturbation, CN = calcaire nankin, FS = fentes de dessiccation,

- avec dans la colonne TV = traces de Vertébrés

les 7 niveaux à ichnites, le niveau 5 étant appelé « niveau principal »,

- avec dans la colonne Inv = Invertébrés :

1 et 2 = Bivalves (*Gervillea hagenowi*, *Cyprina boonei*, *Arcomya* sp., *Trapezium* sp.), Gastéropodes (*Loxonema* sp., *Coelostyna* sp.), Brachiopodes (*Terebratula* cf. *punctata*, *Rhynchonella* sp.), Polypiers et Hexacoralliaires,

- avec dans la colonne M = macroflore :

1 = *Pagiophyllum peregrinum*, *P. araucarinum*, *Brachyphyllum papareli*, *B. mamillare*, *B. bessonnati*, *Hirmeriella airelensis*, *H. muensteri*  
2 = rameaux non identifiables.

## II. Description générale des empreintes

[Retour au plan](#)

- ❑ Empreintes en creux ou en relief (contre-empreintes) sur substrat vaseux ou sableux.
  
- ❑ La grande majorité des empreintes (90% des ichnites) sont à trois doigts bien nets avec :
  - le doigt médian III le plus long ; l'un des deux doigts latéraux, le II, le plus court et le IV semblant « passer » sous les deux autres,
  - de beaux coussinets digitaux que l'on pourrait mettre en correspondance avec les phalanges : il y en aurait ainsi 3 pour le doigt médian ([diapositives 68 à 76](#)),
  - et tous terminés par une griffe (= ongle recourbé).
  
- ❑ Souvent absence de paume (ou de plante du pied) et de talon.
  
- ❑ Aucune trace de queue imprimée sur le sol.

### III. Détermination des ichnogenres (morphologie et morphométrie)

[Retour au plan](#)

Les empreintes tridactyles observées sur le platier de l'Anse de La République n'ont pas toutes la même forme, la même taille...

Pour les décrire et faciliter leur comparaison, on mesure classiquement les paramètres suivants ([diapo 78](#)).

On a ainsi distingué plusieurs types d'empreintes (une dizaine au moins) bien caractéristiques auxquels on a attribué un nom de genre ou d'espèce comme on le fait pour toutes les espèces animales ou végétales (nomenclature binominale linnéenne) car on suppose en toute logique qu'elles ont été laissées par des animaux différents : on parle ainsi d'**ichnogenre** ou d'**ichnoespèce**.

**Pour les empreintes tridactyles du Veillon, il s'agit essentiellement des deux ichnogenres *Grallator* et *Eubrontes* représentés respectivement par les ichnoespèces *Grallator olonensis*, *G. variabilis*, *G. maximus* et *Eubrontes veillonensis*.**

**Ont été également identifiées d'autres ichnoespèces tridactyles comme *Saltopoides igalensis*, *Anatopus palmatus* et *Talmontopus tersi* et deux ichnoespèces tétradactyles : *Batrachopus gilberti* et une espèce à rapprocher de *Dahutherium*.**

D'autre part, le nombre d'empreintes relevées sur le site du Veillon est extrêmement élevé: plus de 1000 ! ce qui indique clairement qu'elles ont été laissées non pas par des individus isolés mais par des groupes, des troupes d'individus.

C'est ce grand nombre d'empreintes qui a permis de se livrer à des mesures morphométriques puis à des études statistiques qui ont conduit :

- à vérifier ou à réfuter l'existence d'ichnogenres déjà connus et bien définis sur d'autres sites de la même époque mais éloignés géographiquement,
- ou à en créer de nouveaux.

**Remarque :** « En 170 années de pratique, le nombre d'ichnogenres et d'ichnoespèces, parfois édifiés à partir d'empreintes isolées ou mal conservées, a malheureusement proliféré. Une des lourdes tâches de l'ichnologie moderne est de mettre de l'ordre dans cette pagaille, en supprimant des centaines de noms douteux et en ne retenant qu'un seul de ceux qui de toute évidence désignent le même type de traces. »

J. LE LŒUFF dans « Le monde des Dinosaures » - Dossier « Pour la Science » - Juillet-Septembre 2005

## Diagnose de l'ichnogenre GRALLATOR (Demathieu, 1996)

- Traces de pieds tridactyles II-IV, comprises entre quelques cm et un peu plus de 30 cm de longueur, aux doigts fins dans les petites formes devenant plus larges dans les plus grandes.
- Les orteils sont souvent bien séparés l'un de l'autre et sont munis de coussinets bien ou assez bien dessinés.
- Le dépassement de III vis à vis des II et IV diminue lorsque la taille augmente avec L/D compris entre 2,24 et 2,78.
- L'angle T (angle II-IV) peut atteindre 57°.

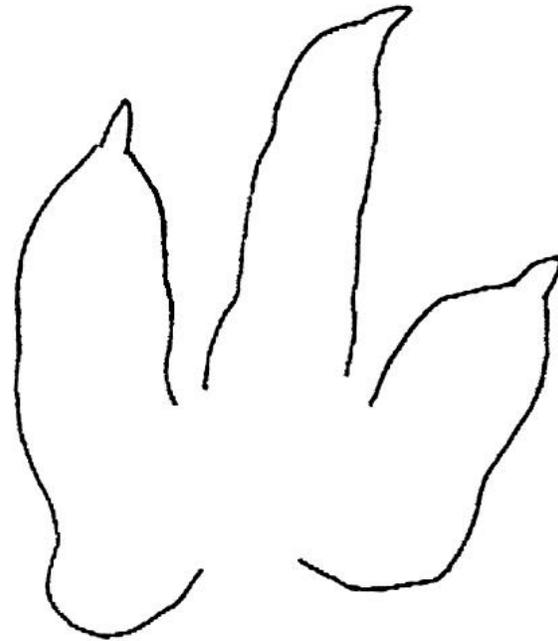
## Diagnose de l'ichnogenre EUBRONTES (Olsen, 1998)

- Large (> 25 cm long) bipedal, functionally tridactyl ichnite with a relatively short digit III, a broad pes, and a hallux which is rarely, if ever, impressed.
- Divatication of outer digits averaging 25 - 40°.

Les deux ichnogenres *Eubrontes* et *Grallator* diffèrent surtout par la longueur relative du doigt median III par rapport aux deux autres (rapport L/D plus petit chez l'ichnogenre *Grallator*) et l'angle de divergence T (plus élevé chez *Grallator*).

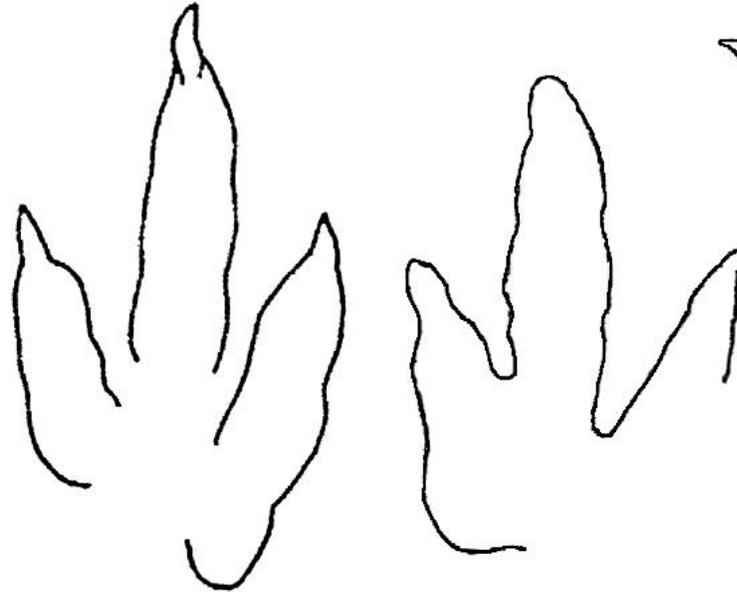
L'ichnogenre *Grallator* a une forme relativement plus gracile qu'*Eubrontes*.

*Eubrontes veillonensis*



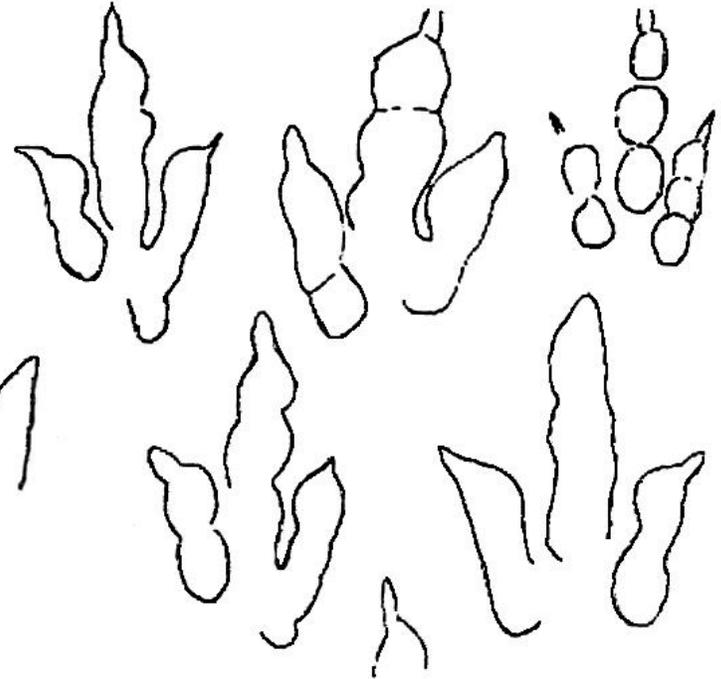
28 cm

*Grallator maximus*

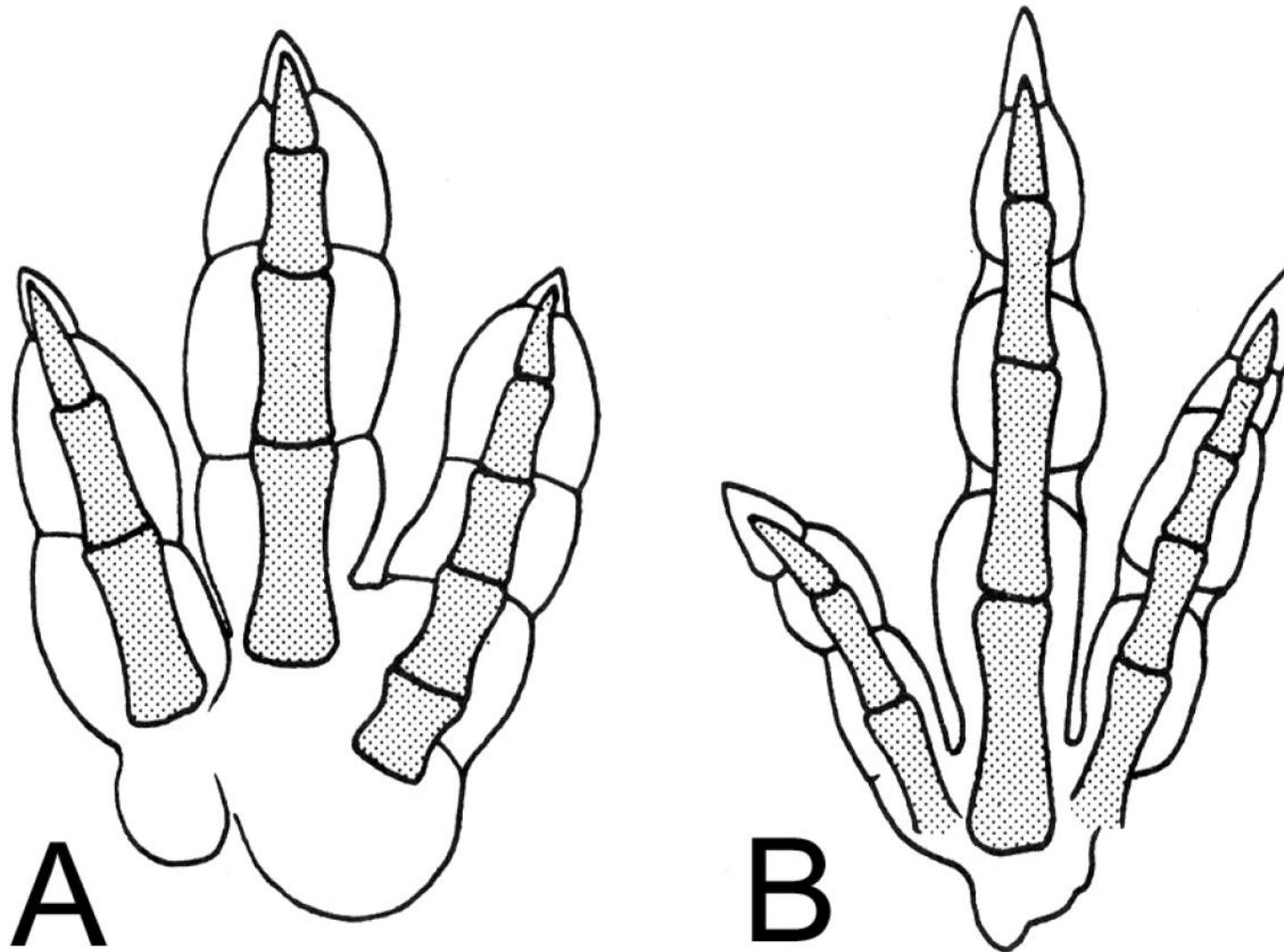


17 cm

*Grallator variabilis*



7 cm



*Eubrontes* (à gauche) et *Grallator* (à droite) suggérant une disposition possible des phalanges des doigts en fonction de leurs empreintes au sol

Echelle non respectée - D'après Thulborn (1990)

*Grallator variabilis* ([photos K et L](#) ; légende [Planche 5](#)) et ([photos A-B-C](#) ; [photos E-F](#) ; légende [Planche 6](#)) de longueur moyenne 12,5 cm pour une enjambée de 57 cm, apparaît assez polymorphe ; ses limites de variabilité ne sont pas clairement fixées, notamment avec l'ichnoespèce de grande taille *G. maximus*, par ailleurs largement représentée.

Par contre, le minuscule *G. olonensis* ([photos F-H-J](#) et [photo G](#) ; légende [Planche 5](#)) apparaît bien individualisé.

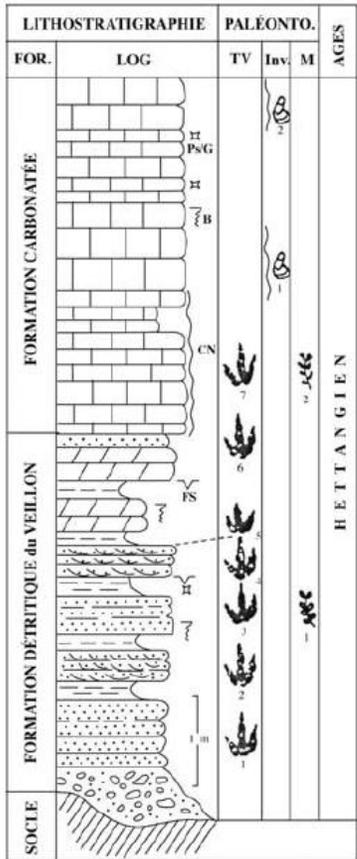
*Saltopoides igalensis* ([photo H](#) ; légende [Planche 6](#)) se singularise par l'asymétrie marquée de la trace et surtout par son enjambée très longue laissant supposer un mode « de déplacement par sauts ».

*Talmontopus tersi* ([photo L](#) ; légende [Planche 6](#)) et *Anatopus palmatus* ([photo D](#) ; légende [Planche 6](#)) ont en commun de montrer clairement l'impression d'une palmure tendue entre les doigts. *Anatopus* a été retrouvé, hors du gisement de l'estran, dans les mêmes grès, près de La Guittière.

Quant aux deux formes tétradactyles rencontrées, elles présentent toutes deux un dimorphisme accentué entre la main et le pied. La première, *Batrochopus gilberti* ([photos A-B et C](#) ; légende [Planche 5](#)) est très proche de l'ichnoespèce américaine *Batrachopus deweyia* du Lias inférieur du Connecticut. La deuxième ichnoespèce est plutôt à rapprocher de *Dahutherium* du Trias moyen de l'Ardèche ([photo E](#) ; légende [Planche 5](#)).



**A**

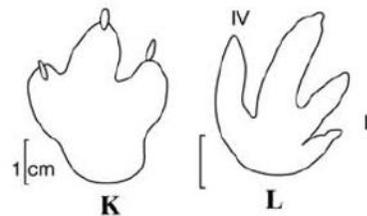
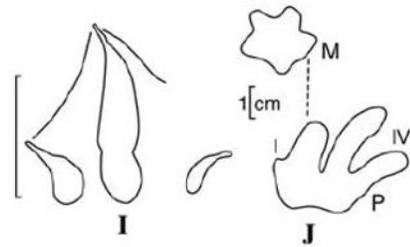
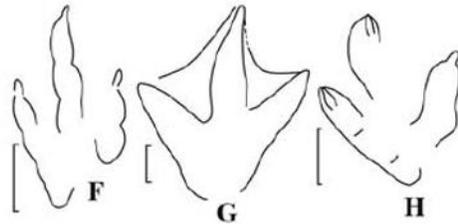
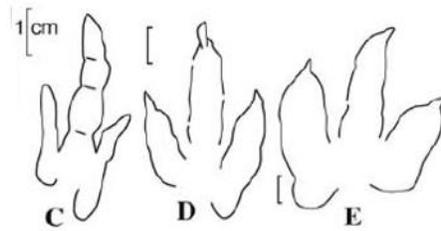


**B**

## A : Localisation du site du Veillon (V) dans l'Hettangien de la Vendée

## B : Log de l'Hettangien

avec Ps/G = pseudomorphose de NaCl / Gypse, B = bioturbation, CN = calcaire nankin, FS = fentes de dessiccation, TV = traces de Vertébrés avec les niveaux 1 à 7, le niveau 5 étant appelé « niveau principal », Inv = Invertébré avec 1 et 2 = Bivalves (*Gervillea hagenowi*, *Cyprina boonei*, *Arcomya* sp., *Trapezium* sp.), Gastéropodes (*Loxonema* sp., *Coelostyna* sp.), Brachiopodes (*Terebratula* cf. *punctata*, *Rhynchonella* sp.), Polypiers et Hexacoralliaires ; M = macroflore avec 1 = *Pagiophyllum peregrinum*, *P. araucarinum*, *Brachyphyllum papareli*, *B. mamillare*, *B. bessonnati*, *Hirmeriella airelensis*, *H. muensteri* et 2 = rameaux non identifiables ;



- C** : pied de *Grallator olonensis*, holotype ;
- D** : pied de *Grallator maximus*, holotype ;
- E** : pied de *Eubrontes veillonensis*, holotype ;
- F** : *Grallator variabilis*, holotype ;
- G** : *Talmontopus tersi*, holotype ;
- H** : pied de *Saltopoides igalensis* ;
- I** : *Anatopus palmatus*, holotype ;
- J** : *Batrachopus gilberti*, holotype ;
- K** : non nommé ;
- L** : *Dahutherium* sp.

**Dimension de la mire** : quand elle n'est pas précisée de **C** à **L** , elle est de 5 cm.

## IV. Portrait-robot des auteurs des ichnites du Veillon

[Retour au plan](#)

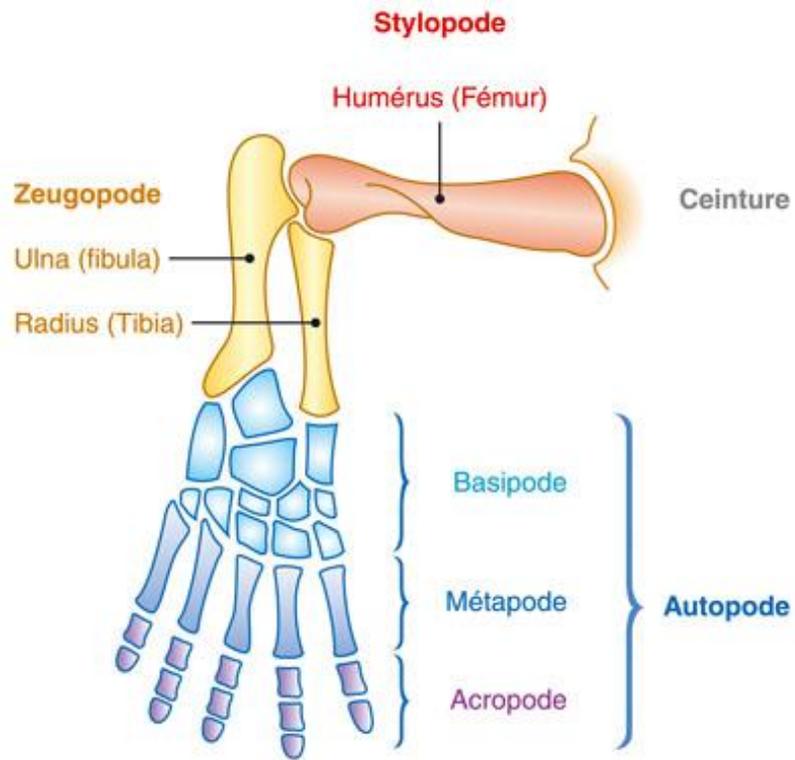
## ***A - Enseignements apportés par les empreintes isolées***

[Retour au plan](#)

1. Qui dit « doigts articulés avec phalanges » dit « pied, main » et qui dit « pied, main » dit « membre de type chiridien ».

⇒ Cela implique qu'au Veillon, on a affaire à des empreintes laissées par des **Vertébrés** qui se déplaçaient sur la terre ferme avec des membres locomoteurs (2 ou 4 ?) pourvus de doigts, par conséquent des **Vertébrés Tétrapodes**.

Tous les Vertébrés Tétrapodes possèdent en commun **deux paires de membres chirodiens** (deux membres antérieurs ou scapulaires et deux membres postérieurs ou pelviens) qui sont homologues des nageoires paires des Poissons. Le membre chirodien est divisé en trois parties : le **stylopode** (humérus pour le membre antérieur / fémur pour le membre postérieur), le **zeugopode** (radius - cubitus / tibia - péroné) et l'**autopode** (carpe - métacarpe - phalanges / tarse - métatarse - phalanges).



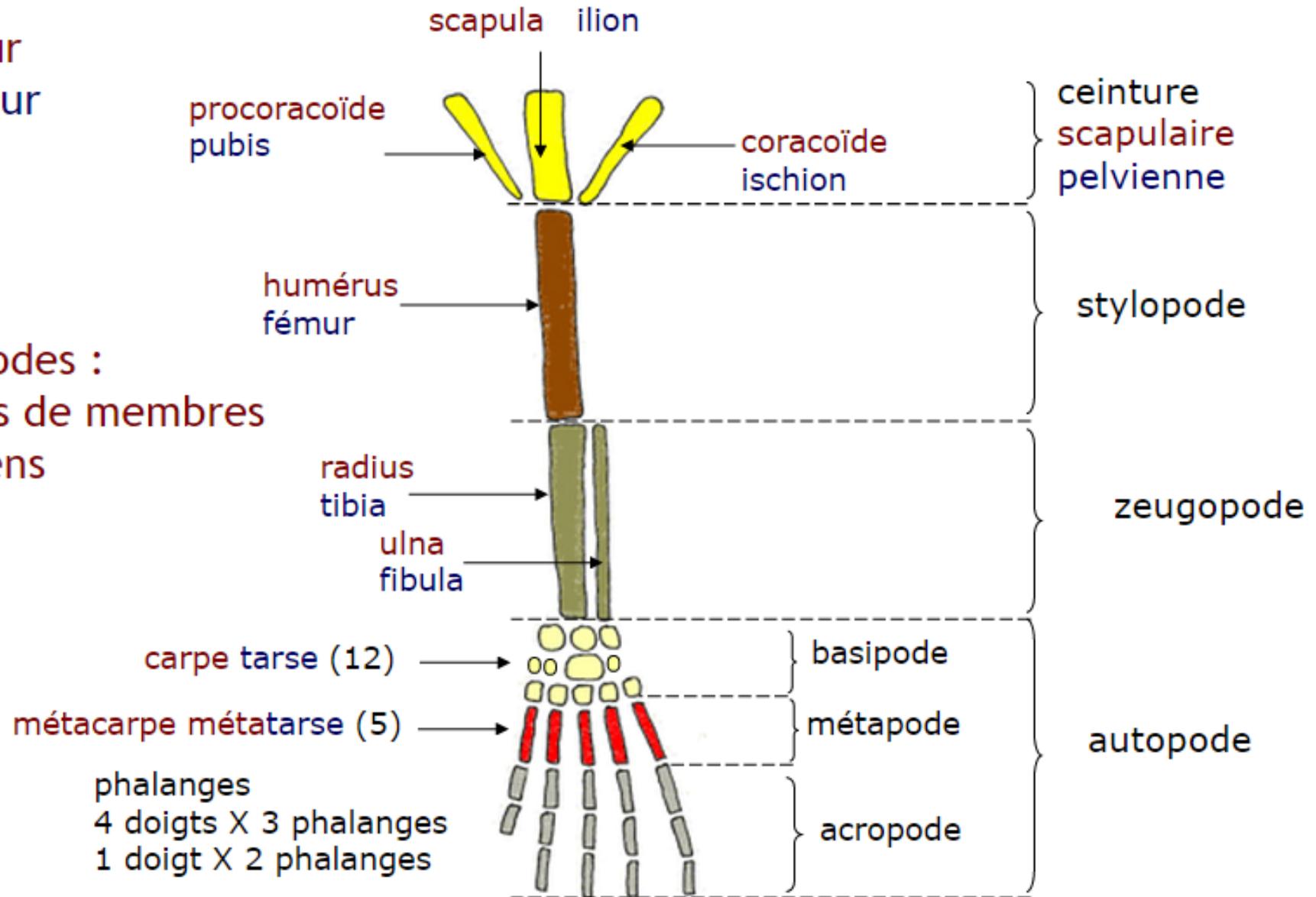
**Membre chirodien**



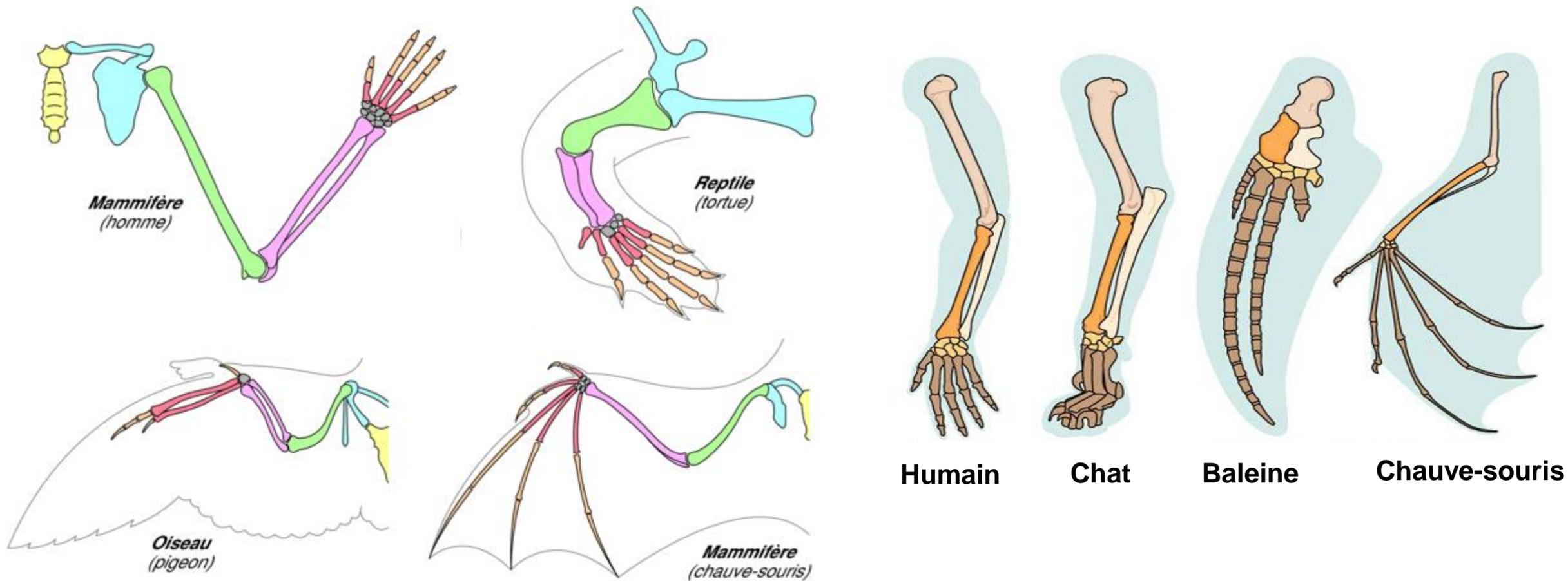
**Contre-empreinte de Chirotherium** (Musée de Lodève)

Remarque : « Chirotherium » est le nom de l'ichnogenre qui a laissé la trace ou ichnite. On suppose aujourd'hui que le véritable Vertébré Tétrapode auteur de cette trace est *Ticinosuchus* ([diapos 79 et 80](#)).

antérieur  
postérieur



Au cours de l'évolution, le schéma de base du membre chiridien a subi de très nombreuses variations en relation avec l'adaptation à divers modes de locomotion (vol, nage, saut, course, fouissage...).



Mais outre le membre chirodien, tous les Tétrapodes actuels et fossiles partagent de nombreux caractères ancestraux ou **plésiomorphies**. Ce sont des **Gnathostomes Ostéichthyens Sarcoptérygiens Rhipidistiens**.

## Vertébrés

Gnathostomes (mâchoires)

Ostéichthyens (squelette osseux)

Sarcoptérygiens (membres pairs articulés par un seul os)

Rhipidistiens (poumons alvéolés)

### Tétrapodes



Lissamphibiens



Mammifères



Chéloniens



Oiseaux



Rhynchocéphales



Crocodiliens



Squamates

2. Et qui dit « empreinte tridactyle » avec « griffes » exclut en même temps les Lissamphibiens. Les Amphibiens actuels et fossiles ont en effet des membres antérieurs à 4 doigts et des membres postérieurs à 5 doigts, tous dépourvus de griffes.

**Si donc on exclut le groupe des Lissamphibiens comme auteurs possibles des ichnites du Veillon, que nous reste-t-il comme suspects ? des Amniotes ! [\(diapo 88\)](#)**

⇒ Les empreintes du Veillon ont été faites par des **Amniotes**, c'est-à-dire des Vertébrés Tétrapodes qui ont acquis une synapomorphie supplémentaire : l'« **œuf amniotique** » qui a permis à leur ancêtre commun hypothétique, un Tétrapode, de s'affranchir complètement du milieu aquatique.

C'est grâce à cette innovation évolutive que les Amniotes ont conquis le milieu terrestre. Et ce n'est que secondairement que certains d'entre eux sont retournés dans le milieu marin (Tortues marines, Baleines, Manchots...).

Les premiers Amniotes sont apparus il y a environ 280 Ma, au Permien. A partir de cette période, ils se sont répandus et diversifiés rapidement. A l'inverse de beaucoup d'espèces d'Invertébrés marins, ils ont été peu affectés par la **crise Permo-Triasique** (- 253 Ma).

## Remarque :

Comme pour la crise K-T, de nombreuses hypothèses ont été émises pour expliquer l'origine de la crise Permo-Triasique :

- chute d'une météorite,
- volcanisme...

En ce qui concerne notre région, il ne faut surtout pas oublier la chute de [la météorite de Chassenon-Rochechouart](#).

A la limite pile-poil Trias-Jurassique, il y a 201 Ma, une grosse météorite de nature ferreuse non magnétique ou chondritique, originaire de la ceinture d'astéroïdes localisée entre Mars et Jupiter, et d'un diamètre de 1,5 km et d'un poids de 6 milliards de tonnes s'est écrasée dans la région de Rochechouart (87 - Vienne) formant un énorme cratère de 20 à 25 km de diamètre. L'impact a produit des brèches en grande quantité et un métamorphisme de choc des roches du sous-sol.

D'autres impacts ont eu lieu à la même époque (aux intervalles d'erreur près) :

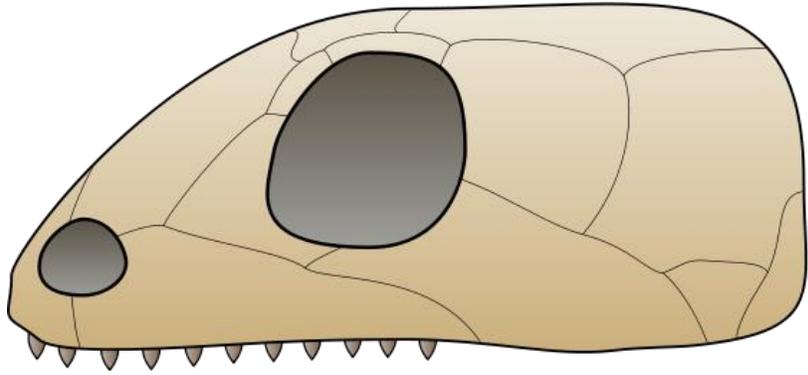
- cratère du Lac Manicouagan (214 ± 1 Ma, Ø 100 km),
- cratère du Lac Saint-Martin (219 ± 32 Ma, Ø 40 km),

tous deux situés au Canada.

**Maintenant, associer une empreinte de patte à un Amniote bien précis est pratiquement impossible, à moins de trouver son squelette à côté !**

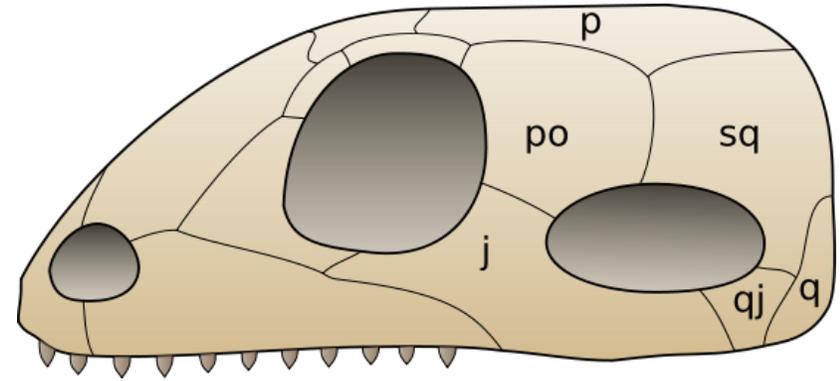
Si l'on avait eu la chance de trouver un crâne, on aurait pu de suite identifier, de par sa structure :

- un « **Anapside** ». Les Chéloniens actuels et fossiles (Tortues terrestres et marines) et les Reptiles primitifs cotylosauriens ont un **crâne dépourvu de fenêtre temporale en arrière de l'orbite**.
- un « **Synapside** ». Les Thérapside (Reptiles mammaliens) et les Mammifères ont un **crâne avec une seule fenêtre temporale située au-dessous de l'arcade formée par le squamosal et le post-orbitaire**.
- un « **Diapside** ». Les Dinosaures, Ptérosaures, Crocodiliens, Squamates (Lézards et Serpents) et Rhynchocéphales possèdent un **crâne avec deux fenêtres temporales situées de part et d'autre de l'arc squamoso-postorbitaire**.
- ou un « **Euryapside** » (ou « **Parapside** ») représenté par les Ichthyosaures et les Plésiosaures (Reptiles ne possédant qu'une seule fosse temporale de chaque côté du crâne et en position haute). La fosse temporale inférieure bordée par l'os jugal, le quadratojugal, le squamosal et le postorbitaire s'est refermée au cours de l'évolution et il ne demeure plus que la fosse temporale supérieure, bordée par le postorbitaire, le squamosal et le pariétal. Ce type « Euryapside » est considéré comme dérivé du type « Diapside ». Actuellement, les Ichthyosaures et les Plésiosaures sont donc inclus dans le clade des Diapsides.



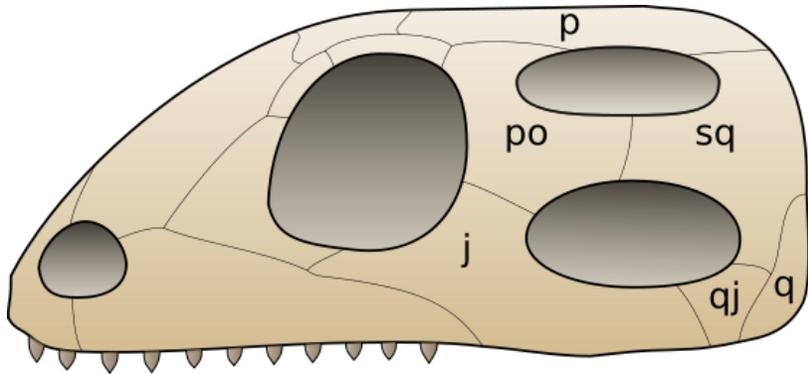
**Crâne de type anapside en vue latérale**

j : jugal, p : pariétal, po : postorbitaire,  
q : carré, qj : quadratojugal, sq : squamosal.



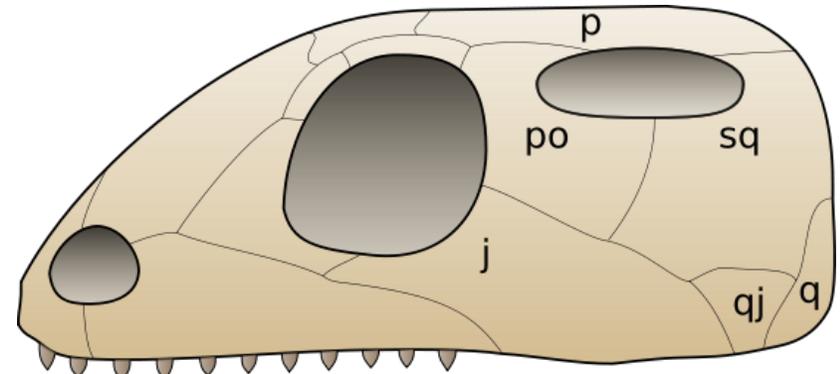
**Crâne de type synapside en vue latérale**

j : jugal, p : pariétal, po : postorbitaire,  
q : carré, qj : quadratojugal, sq : squamosal.



**Crâne de type diapside en vue latérale**

j : jugal, p : pariétal, po : postorbitaire,  
q : carré, qj : quadratojugal, sq : squamosal.



**Crâne de type euryapside en vue latérale**

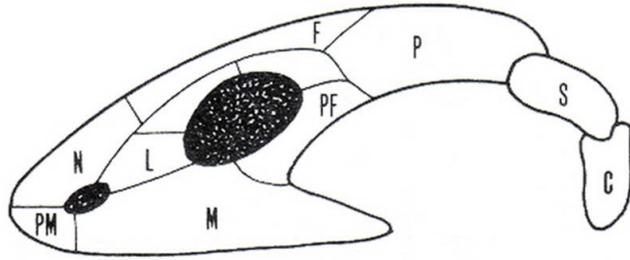
j : jugal, p : pariétal, po : postorbitaire,  
q : carré, qj : quadratojugal, sq : squamosal.

Dérivent également du type fondamental « Diapside » :

- le type « Saurien » par rupture de la barre temporale inférieure qui ouvre la fosse temporale inférieure (Lézards),
- le type « Ophidien » par rupture des deux barres supérieure et inférieure qui ouvre les deux fosses temporales (Serpents),
- et le type « Oiseau » par rupture des barres orbitaire et temporale supérieure qui font fusionner orbite et fosses temporales.

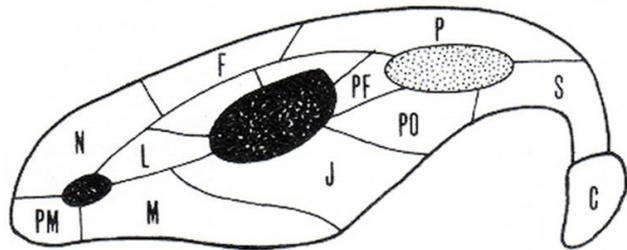
## Type ophidien

Disparition des deux barres temporales et ouverture des deux fosses temporales



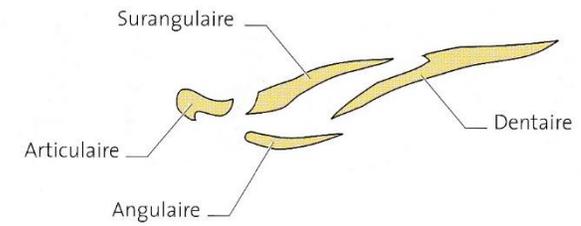
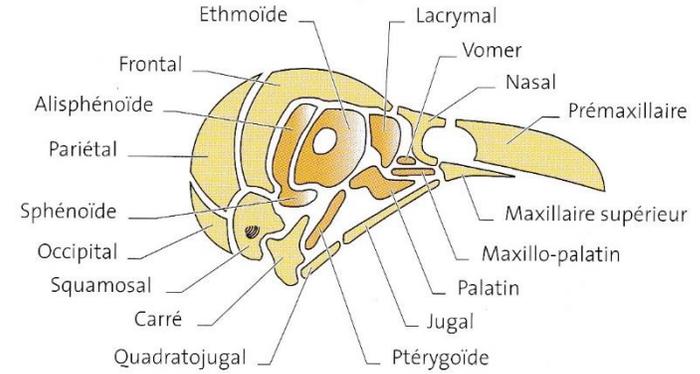
## Type saurien

Disparition de la barre temporale inférieure et ouverture de la fosse temporale inférieure



## Type oiseau

Disparition des barres orbitaire et temporale supérieure qui font fusionner orbite et fosses temporales



Malheureusement, faute de crâne et de toute autre pièce squelettique sur le site du Veillon, on est obligé de raisonner uniquement à partir des empreintes.

**Et là est tout l'intérêt de ce site.**

Non seulement on y a observé des empreintes de pattes isolées çà et là, mais aussi, de véritables pistes de pas. Ce sont elles qui vont nous permettre de poursuivre nos investigations.

F4 =  
la « Grande  
dalle »

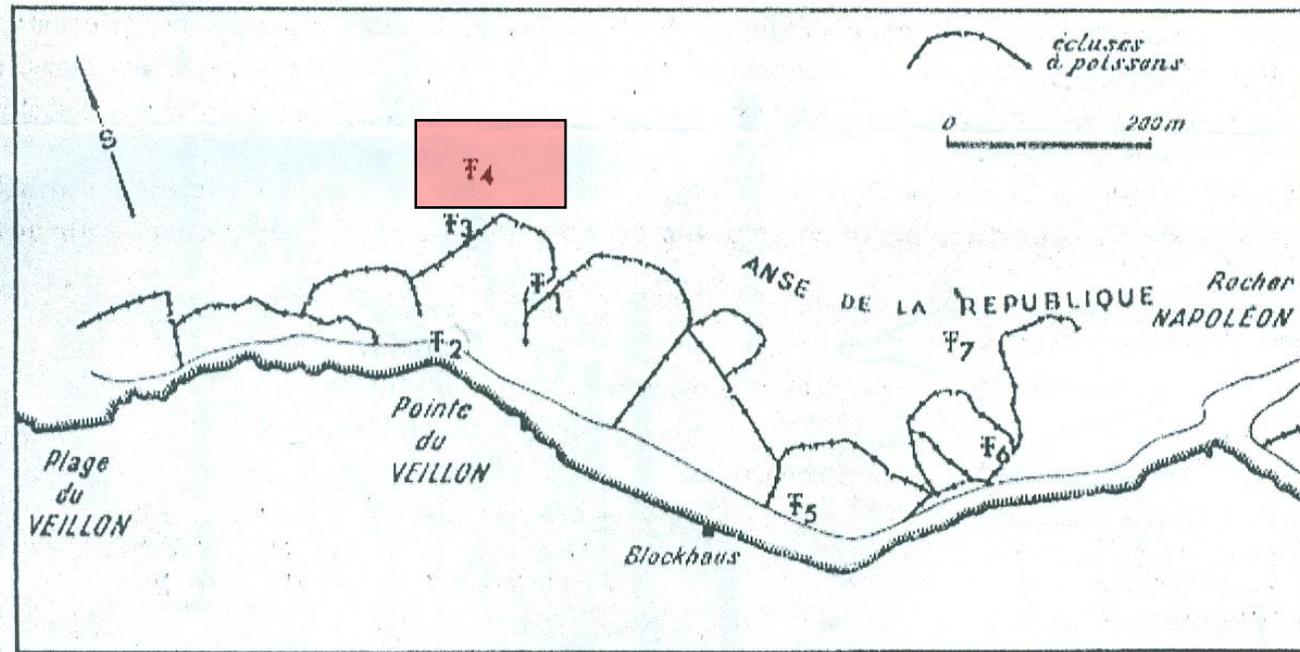
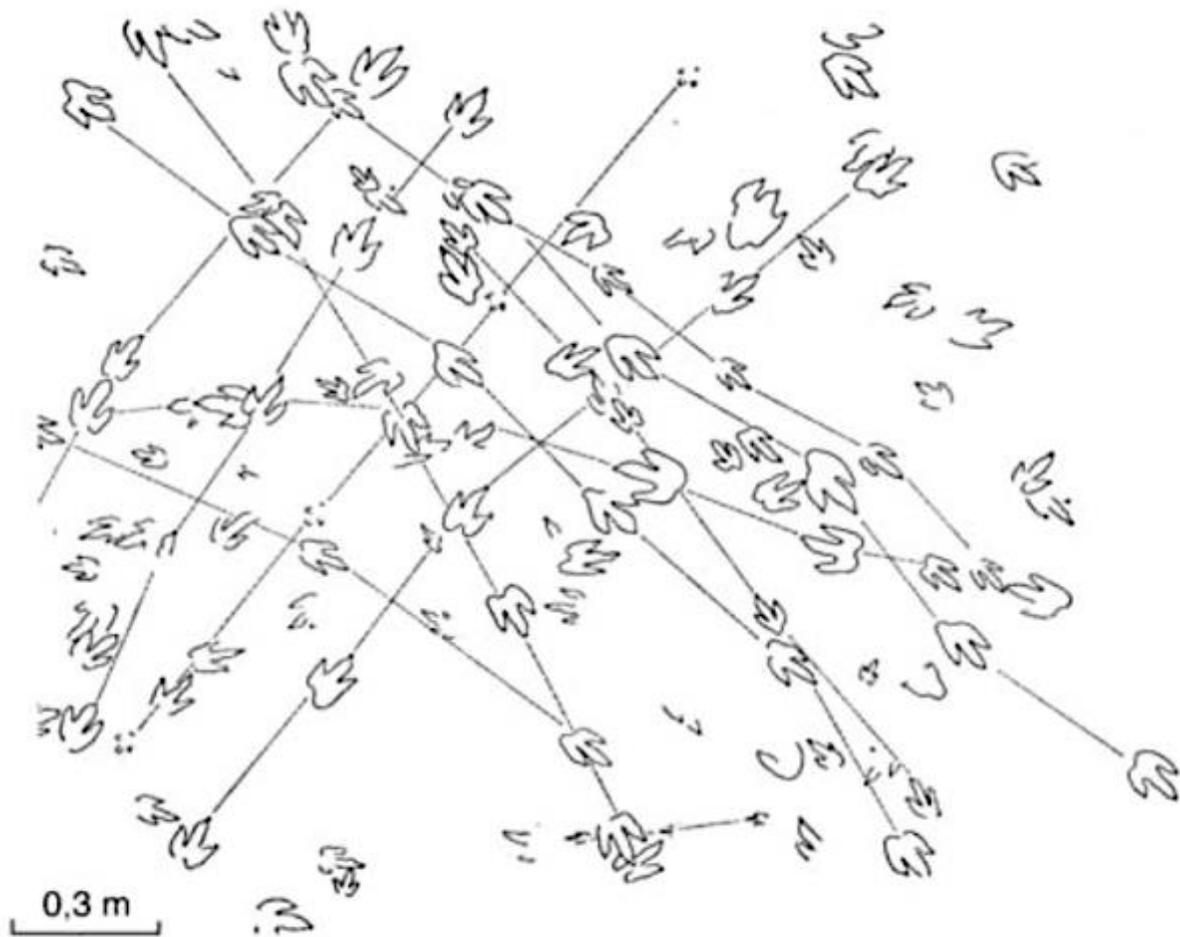


FIG. 3. — La côte du Veillon : principaux points fossilifères.  
Voir l'explication des numéros dans le texte. On n'a figuré les « écluses à poissons » qui servent de points de repères.

- F<sub>1</sub> premier gisement repéré en compagnie de M. Bessonnat : dalles à *Grallator* et *Batrachopus*.
- F<sub>2</sub> dalles calcaires à empreintes de pas dans la falaise à la pointe du Veillon (base du niveau 12 de la coupe).
- F<sub>3</sub> couches particulièrement riches en empreintes, pratiquement sur tous les feuillets. Beaux niveaux à « mud-cracks », à ripple-marks, moulages de trémies de sel et traces de gouttes de pluie.
- F<sub>4</sub> niveau gréseux ligniteux, repéré par M<sup>me</sup> Ters en avril 1965 et ensablé depuis.
- F<sub>5</sub> dalle à contre-empreintes, transportée au musée des Sables-d'Olonne.
- F<sub>6</sub> gisement de l'anse de la République. Grande dalle très riche en empreintes, dégagée en mars 1966. Par commodité, dans notre étude, nous nommerons cette surface « dalle principale ».
- F<sub>7</sub> empreintes à la surface du calcaire blanc (niveau 7 de la coupe), près de la « dalle principale ».

d'après Albert F. de Lapparent et Christian Montenat (1966)



### « La Grande dalle » (15 m<sup>2</sup>) de l'Hettangien du Veillon

Extrait de « L'ichnofaune reptilienne hettangienne du Veillon (Vendée, France) » de C. MONTENAT et G. BESSONNAT -  
LE NATURALISTE VENDÉEN N° 3, 2003 : p 41 – 45

## ***B - Enseignements apportés par les pistes de pas***

[Retour au plan](#)

Les empreintes de pas reflètent la posture adoptée par l'animal au cours de ses déplacements, posture qui est elle-même fonction de l'anatomie de ses membres locomoteurs, de leur liaison avec la colonne vertébrale (= ceintures) et de la musculature mise en jeu pour les soutenir ou les mouvoir...

**Leur étude va donc renseigner indirectement l'anatomie générale de leurs auteurs.**

Les pistes de pas permettent également d'apprécier la dimension des membres (longueur, taille), le poids de l'animal, voire sa vitesse de déplacement et à partir de là, son mode de vie, son comportement...

**Les pistes du Veillon sont des instantanés de vie, des polaroids vieux de près de 200 millions d'années.**

Prenons un exemple.

La plupart des Amniotes actuels sont quadrupèdes : Rhynchocéphales, Squamates (Lézards), Crocodiliens, Chéloniens et la grande majorité des Mammifères.

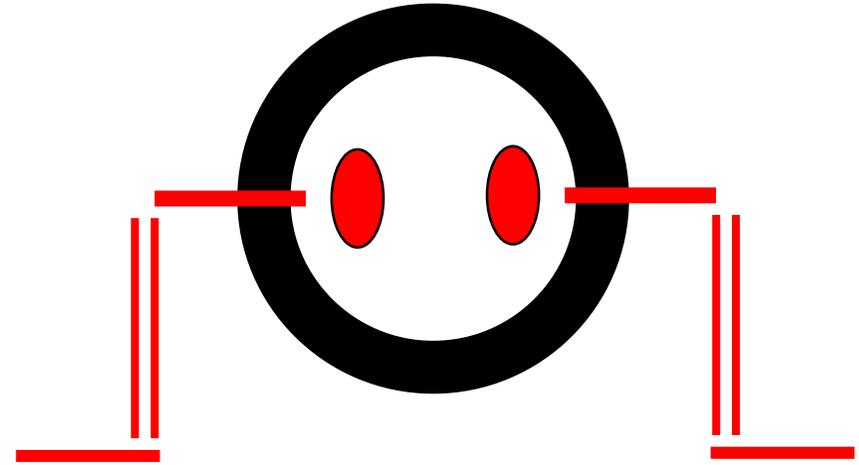
Quelques-uns seulement sont bipèdes : tous les Oiseaux et quelques Mammifères (Kangourous, Gerboises, Primates).

Et parmi les premiers, les Amniotes quadrupèdes, tous ne se déplacent pas de la même façon : certains rampent, d'autres marchent.

**Comment les empreintes peuvent-elles renseigner sur ces divers modes de locomotion ?**

## **1. Les différents types de membres chez les Amniotes quadrupèdes**

[Retour au plan](#)



Les lézards ont les pattes implantées sur le côté de corps. Elles sont de **type transversal**. Elles sont pliées en « Z » dans un plan transversal perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale (= plan sagittal) et soulèvent le corps au-dessus du sol de la hauteur du zeugopode devenu vertical. Le ventre touche encore à terre.

Une telle disposition ne permet qu'une locomotion assez lente et requiert, en plus de la musculature motrice du zeugopode qui le meut horizontalement, une importante musculature fixatrice pour assurer le soulèvement du corps : de ce fait, le stylopode est court, robuste et présente d'importantes apophyses d'insertions musculaires (crêtes, trochanters).

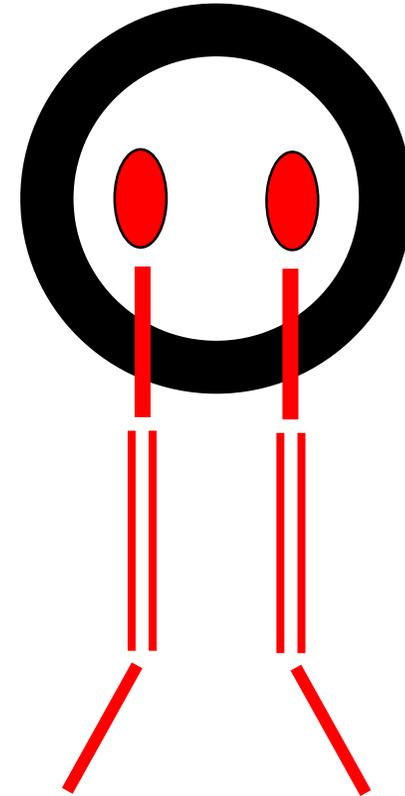
Vidéos : Marche de Lézards



<http://www.arkive.org/ocellated-lizard/timon-lepidus/video-00.html>



Chez le Lion et les Mammifères, les membres sont au contraire implantés sous le corps et droits : ils sont de type **dressé ( = érigé)** et **parasagittal**, parasagittal parce que tout le membre est dans un plan parallèle au plan sagittal et non perpendiculaire à lui comme chez le Lézard. Le corps ne touche plus du tout à terre ; il est soulevé de la hauteur du stylopode **et** du zeugopode.

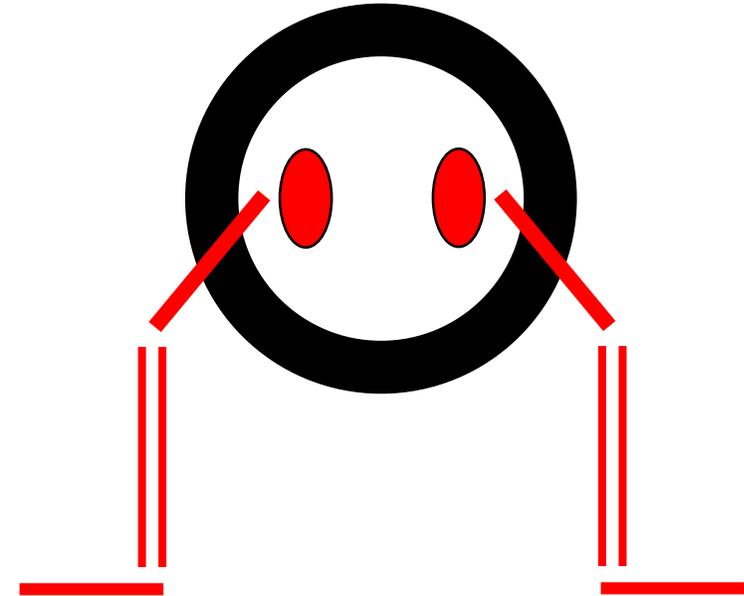


Le soulèvement du corps n'exige plus au repos qu'une faible dépense musculaire d'où l'allègement des masses musculaires et de leurs surfaces d'insertion sur les ceintures et les apophyses du stylopode. A cette légèreté et à cette plus grande disponibilité musculaire s'ajoute une meilleure utilisation des bras de leviers segmentaires qui accroît l'enjambée.

Vidéo : Marche du Lion



<https://www.youtube.com/watch?v=MjCjCjiXBZQ>



La position haute du Crocodile est à mi-chemin entre celle des Mammifères et celle des Squamates (Lézards) : la posture est dite **semi-érigée**.

C'est aussi celle des Tortues terrestres par exemple.

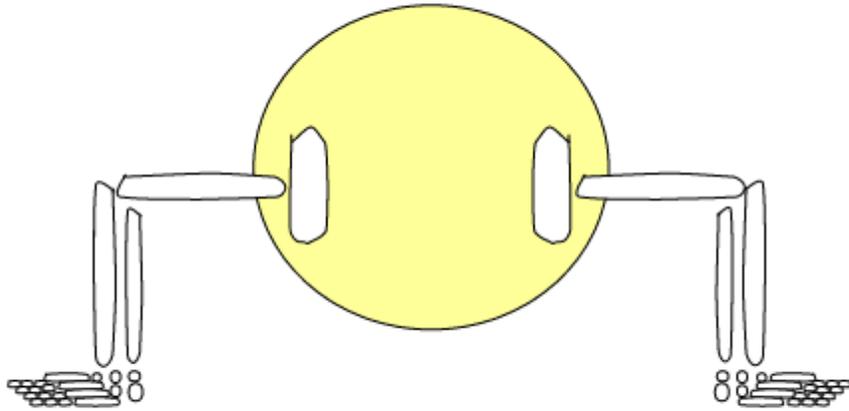
Vidéo : Marche du Crocodile



<http://www.arkive.org/american-crocodile/crocodylus-acutus/video-06.html>

**Membre de type transversal :**

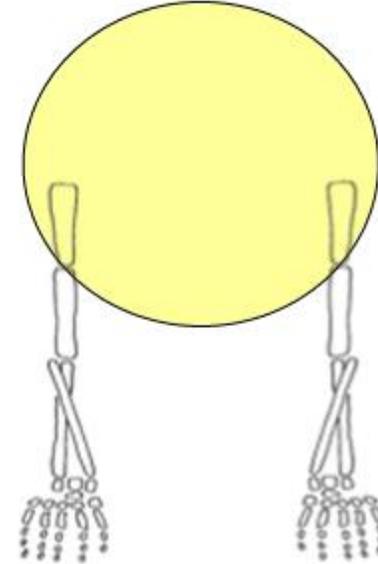
**membres situés sur les côtés du tronc**



***Lézard, Crocodile, Tortue***

**Membre de type dressé parasagittal :**

**membres situés sous le tronc**



***Mammifères, Oiseaux***

Remarquer le croisement radius-cubitus pour le membre antérieur chez les Tétrapodes à membres de type parasagittal. Ce croisement est dû au fait que lors de la transition membre transversal → membre parasagittal, il y a eu rotation des membres. Celle des membres postérieurs s'est faite vers l'avant alors que celle des membres antérieurs a eu lieu vers l'arrière ; pour amener alors le pouce en position interne, il a fallu que s'opère simultanément une véritable torsion de 180° du zeugopode.

## La transition membre transversal / membre parasagittal



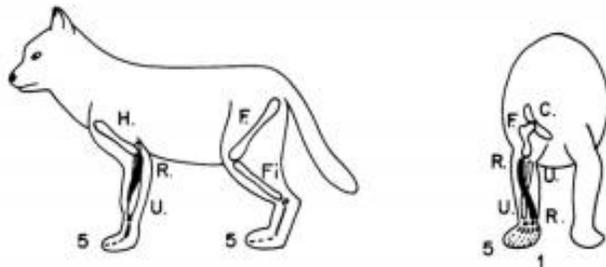
### A- Membre horizontal

Stade primitif aquatique à membres horizontaux (*Ichthyostega*).  
Le radius et le tibia sont antérieurs, l'ulna et la fibula postérieures.



### B- Membre transversal

Stade réalisé actuellement chez les Urodèles et les Reptiles. Le membre se plie en Z dans un plan transversal et soulève le corps. Radius et tibia sont antérieurs, ulna et fibula postérieures.



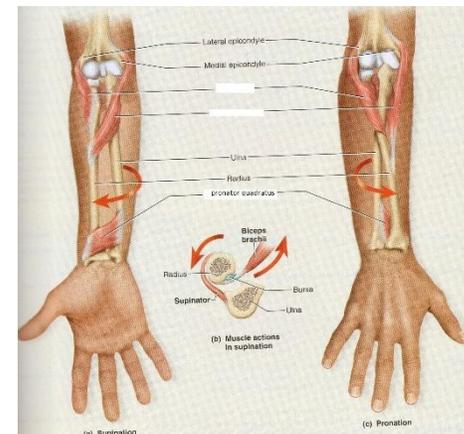
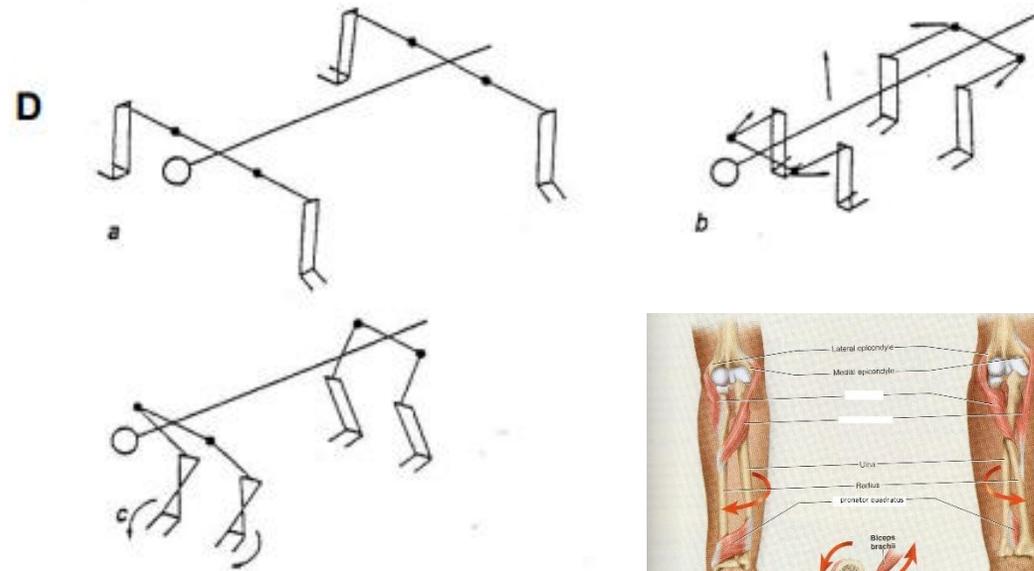
### C- Membre dressé parasagittal

Stade réalisé actuellement chez les Mammifères

**Schéma a)** : type transversal

**Schéma b)** : La rotation de 90° des membres postérieurs (à la limite stylopode-zygopode) s'est faite vers l'avant de telle sorte que le tibia et le doigt 1 (= le gros orteil) se retrouvent en position interne. Celle des membres antérieurs s'est faite vers l'arrière de telle sorte que le pouce se retrouve en position externe.

**Schéma c)** : Torsion des os du zeugopode qui annule la rotation vers l'arrière pour amener les doigts vers l'avant et le pouce en position interne. L'autopode est alors en pronation (paume dirigée vers le bas, le sol). Une rotation de l'articulation du coude peut ensuite décroiser radius et ulna et amener le pouce en position externe et l'autopode vient dans ce cas en supination (paume dirigée vers le haut).

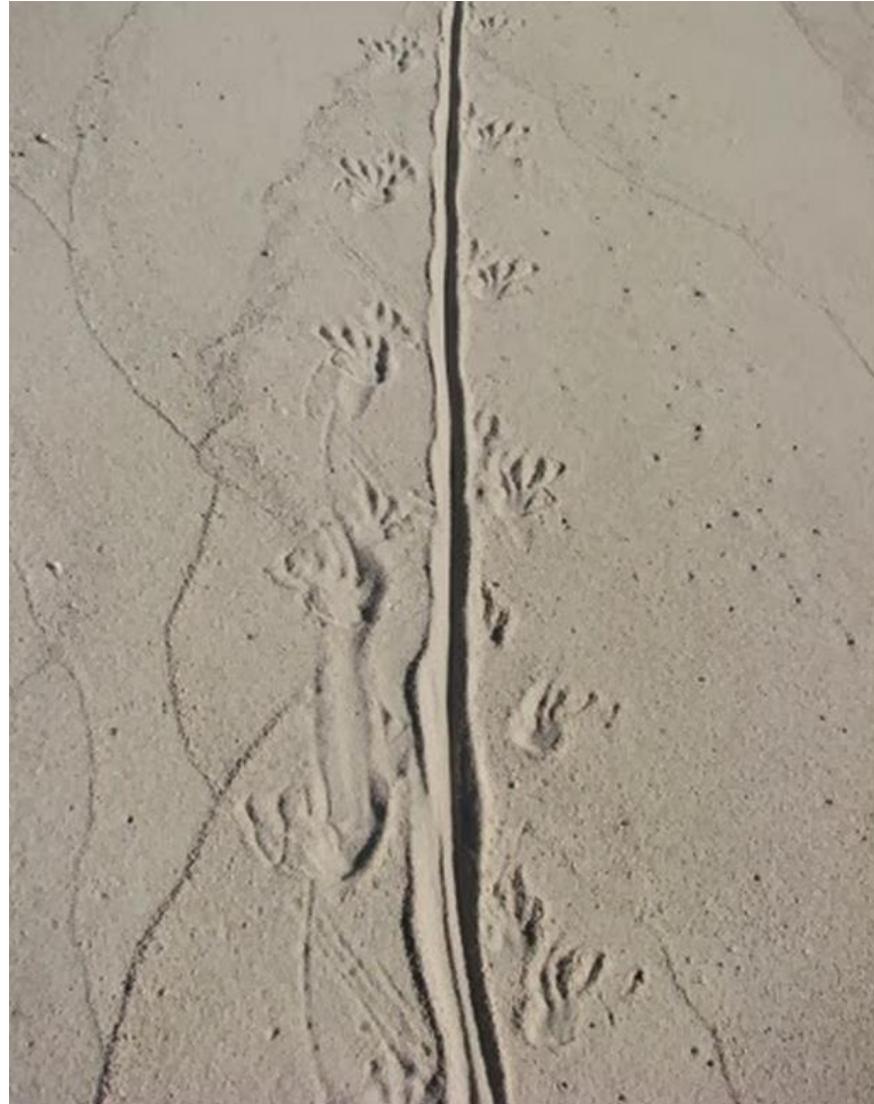


## **2. Conséquences sur la disposition des empreintes laissées sur le sol**

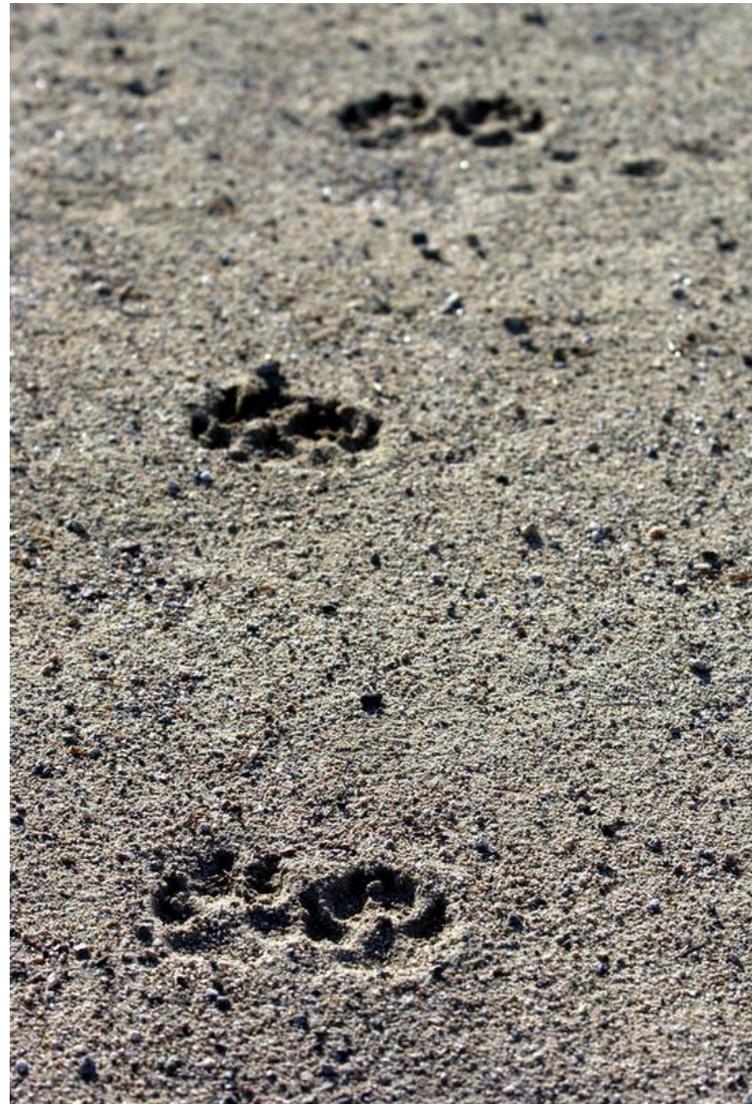
[Retour au plan](#)

Les traces que les quadrupèdes vont faire sur le sol seront en conséquence très différentes.

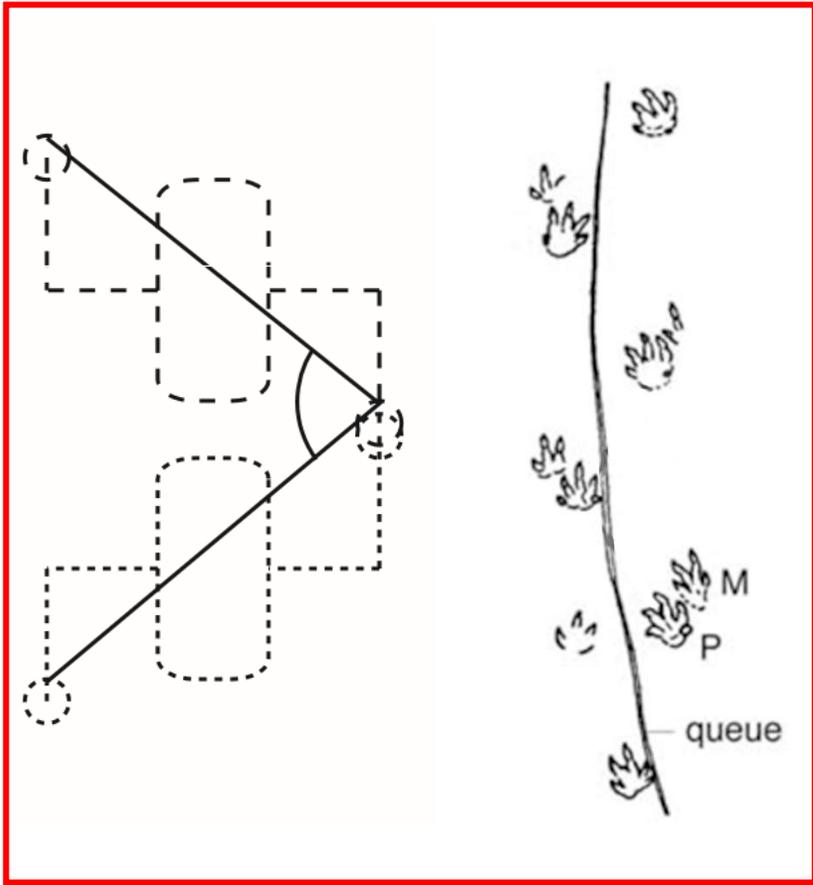
- Un Amniote semi-rampant à membres de type transversal comme le Lézard, le Varan ou l'Iguane se déplace par petits pas en ondulant son corps et ses pattes sont largement étalées de part et d'autre du tronc. Il en résulte que la piste qu'il va laisser sera constituée d'empreintes de pas proches les unes des autres et elle sera plus large que la largeur du tronc. Elle sera également marquée par la trace de la queue en position médiane, entre les empreintes des pieds, cet appendice traînant sur le sol.
- A l'inverse, un Amniote à membres de type dressé parasagittal comme le Lion ou le Loup va faire des pas plus longs ; en même temps, ses pattes se meuvent dans un plan parallèle au plan sagittal dont elles ne s'écartent pas. Sa piste sera constituée d'empreintes plus éloignées les unes des autres et elle sera étroite, d'une largeur égale à celle du tronc.



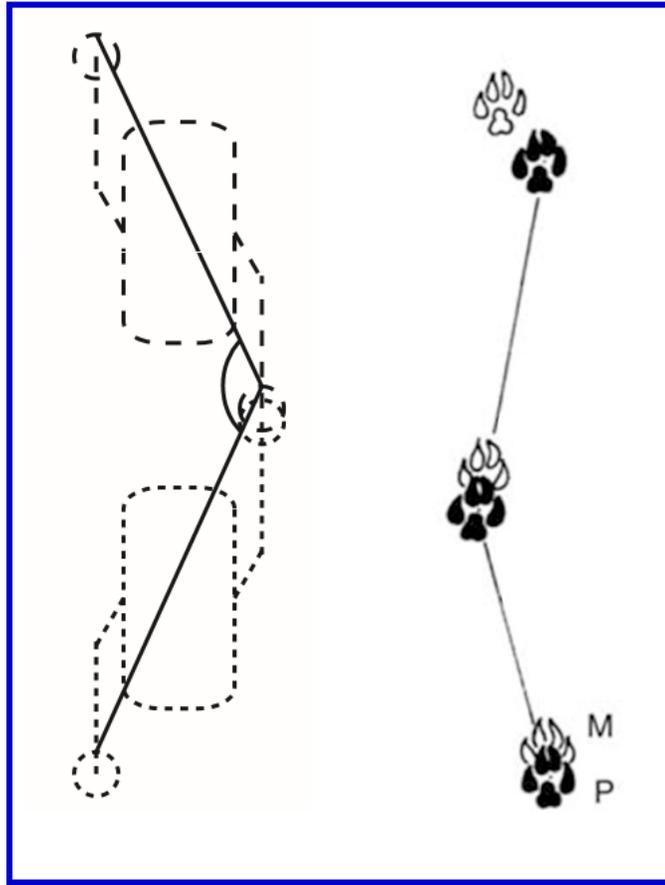
Pistes d'Iguane



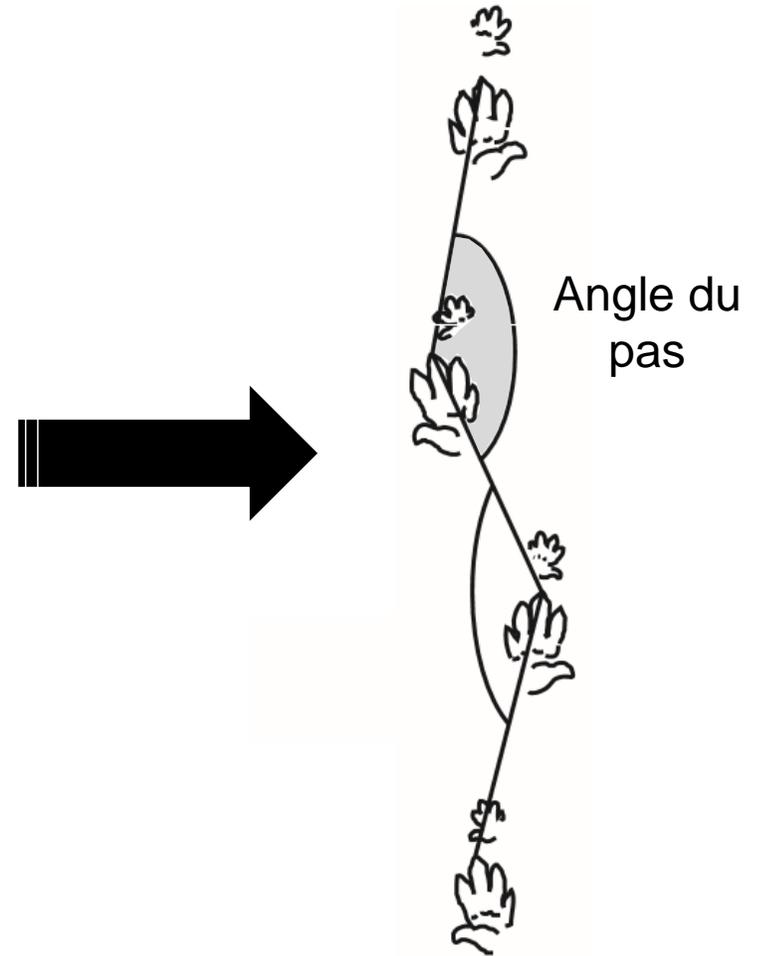
Traces et piste de Loup



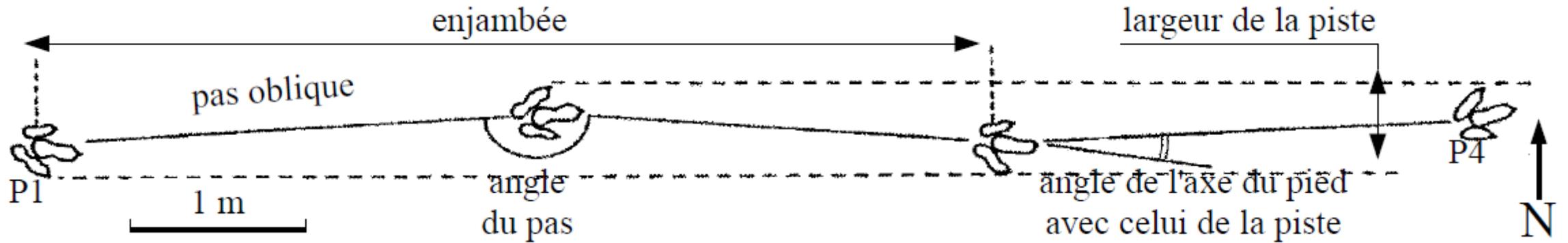
**A gauche (cadre rouge)** : diagramme représentant la piste d'un Amniote semi-rampant (Lézard, Crocodile)



**A droite (cadre bleu)** : diagramme de la piste d'un Amniote de type dressé parasagittal (Loup). L'adduction des membres retrécit la piste et allonge la foulée



On constate alors qu'une grandeur mesurable apparaît déterminante : l'**angle du pas**. L'angle du pas augmente lors du passage de la posture semi-rampante à la posture érigée du type dressé parasagittal.



### Quelques définitions :

Une piste est une succession de pas à intervalles sensiblement égaux.

Une « enjambée » mesure la distance qui sépare deux empreintes successives de la même patte (la période du mouvement).

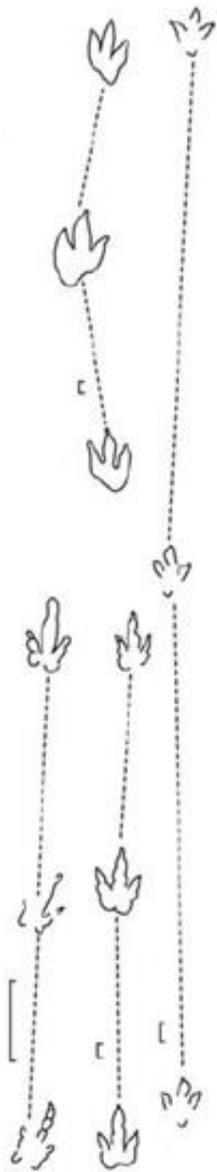
### Autres paramètres mesurables en plus de l'angle du pas :

- le rapport longueur de l'enjambée / largeur de la piste
- le rapport longueur de l'enjambée / longueur du pied

### **3. Ce que « disent » les pistes de pas du Veillon**

[Retour au plan](#)





La pièce d'un euro donne l'échelle :  
 $\phi = 23 \text{ mm}$

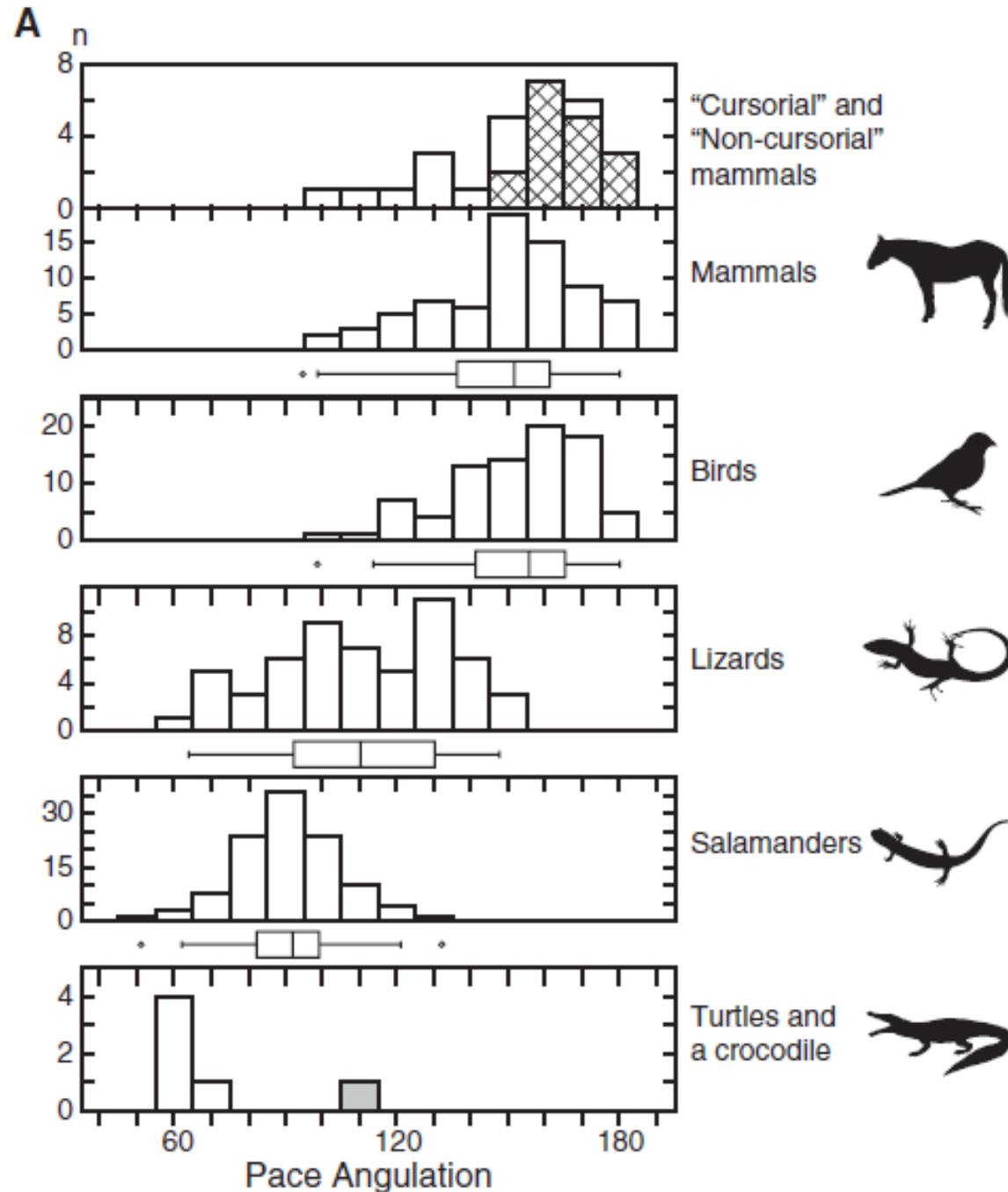
On remarque que les empreintes tridactyles du Veillon sont disposées sur une seule ligne dans le sens de la marche. L'angle du pas est voisin de  $180^\circ$  : la voie est « droite ».

**Quelques pistes isolées de la « Grande dalle » du Veillon**

## Valeurs de l'angle du pas dans différents groupes de Tétrapodes actuels

En abscisse : angle du pas en degrés

En ordonnée : nombre d'individus



« Tetrapod postural shift estimated from Permian and Triassic trackways » by T. KUBO et M.J. BENTON - Palaeontology, Vol. 52, Part 5, 2009, pp. 1029–1037

Si l'on considère l'angle du pas, la démarche des Amniotes fossiles du Veillon était donc plus ressemblante à celle des Mammifères ou des Oiseaux d'aujourd'hui qu'à celle des Reptiles (Rhynchocéphales, Squamates, Chéloniens et Crocodiliens).

**Les Amniotes du Veillon avaient par conséquent une démarche érigée et des membres de type dressé parasagittal.**

Anatomiquement, cette particularité devait être sous-tendue par le développement de leur bassin avec un sacrum beaucoup plus robuste que celui des Reptiles actuels ; les os et les muscles des membres postérieurs pouvaient ainsi disposer d'une attache plus solide leur permettant de marcher sur des pattes verticales au lieu de ramper sur le ventre.

On remarque aussi sur une même piste :

1. que les empreintes sont toujours de la même taille et de la même forme alors que très souvent, chez les quadrupèdes, l'empreinte de la patte arrière est différente de celle de la patte avant,
2. et qu'elles sont toujours bien isolées, indépendantes ; il n'y a pas d'autres empreintes à leur voisinage immédiat à la différence de ce que l'on observe aussi chez les quadrupèdes ; en effet, lorsqu'un quadrupède ramène sa patte arrière vers l'avant quand il marche, cette dernière va prendre appui très près de la patte antérieure homolatérale ([diapo 89](#)).

**Ces deux constatations suggèrent très fortement que les empreintes du Veillon ont été faites par des Amniotes bipèdes semi-digitigrades ou digitigrades, la bipédie impliquant que leurs membres postérieurs devaient être plus longs que les antérieurs.**

La possession d'ongles recourbés en griffes indique également que leur régime était très certainement carnivore.

A partir de là, des estimations de la taille et de la masse des auteurs de ces pistes à empreintes tridactyles sont possibles.

### a) Estimation de la taille

Chez les bipèdes, on estime en effet que :

1. la longueur d'une enjambée est égale à celle du tronc,
2. la longueur de l'animal fait quatre à cinq fois la longueur du tronc.

d'après « Les sites à traces de pas de vertébrés du Trias à l'Hettangien - Contenu et interprétation » par G. Gand et G. Demathieu - LE NATURALISTE VENDÉEN N° 3, 2003 : p 47-53

Des enjambées de 70, 113 et 118 cm ont été mesurées le long de quelques pistes à empreintes tridactyles de taille moyenne (20 à 26 cm) sur la « Grande dalle » du Veillon. L'ichnogenre en question devait donc avoir au minimum une longueur de l'ordre de :  $70 \times 4$  (ou  $5$ ) = 280 à 350 cm soit 3 m environ !

Pour notre part ([diapo 81](#)), nous avons mis en évidence sur le platier une portion de piste à trois empreintes de pas rigoureusement identiques et de 50 cm de longueur. L'enjambée mesurée rapidement atteignait 1,8 m environ. L'auteur de cette empreinte devait par conséquent avoir une longueur de 7 à 9 m !

## b) Estimation du poids

Chez les bipèdes, elle est donnée par l'équation :  $M = 0,16 \cdot 10^{-3} \cdot C^{2,73}$   
avec M = masse en kg et C = circonférence du fémur en mm

NB : Pour les quadrupèdes, la formule est :  $M = 0,078 \cdot 10^{-3} \cdot (C^h + C^f)^{2,3}$   
avec  $C^h$  = circonférence de l'humérus et  $C^f$  = circonférence du fémur en mm

Mais comme on n'a pas récolté de fémur au Veillon, on ne peut appliquer la première formule. En revanche, on peut espérer (!) avoir une bonne estimation de leur masse en supposant un IMC moyen de 20 à 25.

**IMC = Masse (en kg) / Taille (en m)<sup>2</sup>**

**Attention !** Cette équation de l'IMC a été établie chez l'Homme. Mais on constate qu'elle est aussi valable pour l'Autruche qui est un Dinosaurien Saurischien actuel (!) et qui, adulte, pèse environ 100 kg pour une taille de 2 m.

On a bien alors pour l'Autruche :  $IMC = 100 / 2^2 = 25$

Cette précision faite, l'ichnogenre qui avait une enjambée de 70 cm et une longueur de 3 m devait posséder une masse de :  
 $20 \text{ à } 25 = M / 3^2 \Rightarrow M = 180 \text{ à } 225 \text{ kg}$  soit 200 kg environ.

Quant à l'ichnogenre à grande enjambée (1,8 m) et de 7 à 9 m de long, il devait peser :  
 $20 \text{ à } 25 = M / 7^2 \Rightarrow M = 980 \text{ à } 1225 \text{ kg}$  soit près d'une tonne.

# Synthèse : Portrait robot

Synthèse : Portrait robot

Les empreintes tridactyles du Veillon peuvent par conséquent être attribuées à au moins deux genres d'Amniotes bipèdes carnivores :

- un ichnogenre de taille moyenne de 3 m de longueur pour un poids estimé à 200 kg
- et un ichnogenre de grande taille : 7 à 9 m de long pour un poids de l'ordre de la tonne !

Le premier aurait laissé les ichnites *Grallator maximus* et le second les ichnites *Eubrontes veillonensis*.

**NB :** Des pistes de pas à empreintes plus petites (15 à 20 cm de long) ont été également mises en évidence au Veillon.

Elles auraient été faites par une troisième ichnoespèce : *Grallator variabilis*.

## V. Les Amniotes bipèdes carnivores de l'Hettangien susceptibles d'être les auteurs des ichnites du Veillon

[Retour au plan](#)

**Dans les sédiments du Rhétien (fin du Trias) et du début de l'Hettangien, a-t-on trouvé ailleurs qu'au Veillon, en France, en Europe ou dans d'autres régions qui étaient à l'époque géographiquement proches du Veillon des squelettes entiers ou des parties de squelettes de Tétrapodes Amniotes bipèdes carnivores ?**

Cliquer sur les liens ci-dessous

- <http://rainbow.ldeo.columbia.edu/courses/v1001/lia12.html> Cours de P.E. Olsen : « DINOSAURS AND THE HISTORY OF LIFE »
- <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01006091> « Les Reptiles et Synapsides fossiles de Bourgogne » par G. Gand, R. Bourillot, B. Brigaud, J-S. Steyer et J-B. Peyrouse
- [https://www.google.fr/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&ved=0ahUKEwj3yeSFpvDMAhVEcRQKHUu3Bb0QFggcMAA&url=http%3A%2F%2Fpalaeovertebrata.com%2FArticles%2FsendFile%2F155%2Fpublished\\_article&usg=AFQjCNETpblbZbPWmNjVIAaVr\\_E0CbF5zQ&bvm=bv.122448493,d.d24](https://www.google.fr/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&ved=0ahUKEwj3yeSFpvDMAhVEcRQKHUu3Bb0QFggcMAA&url=http%3A%2F%2Fpalaeovertebrata.com%2FArticles%2FsendFile%2F155%2Fpublished_article&usg=AFQjCNETpblbZbPWmNjVIAaVr_E0CbF5zQ&bvm=bv.122448493,d.d24) « Les traces de pas de Dinosaures et autres archosaures du Lias inférieur des Grands Causses, Sud de la France » par G. Demathieu, G. Gand, J. Sciau et P. Freytet

## La réponse est donc oui !

On a découvert :

- *Liliensternus airelensis* ([diapo 90](#)) dans l'Hettangien de Normandie (carrière d'Airel),
- *Dilophosaurus* ([diapos 91 et 92](#)) semblable à *Liliensternus* mais de plus grande taille dans la Formation de Moenave en Arizona (USA) puis en Chine,
- *Coelophysis* ([diapo 93](#)) en Arizona, dans le Connecticut et le Nouveau-Mexique.

**Tous trois sont des Théropodes Coelophysoïdés carnivores.**

On a également découvert des **herbivores** de la même époque :

- *Plateosaurus* ([diapo 94](#)), un Dinosauré Saurischien Prosauropode, à Poligny (Jura) et dans la Formation de Trossingen en Allemagne,
- et un Ornithischien Thyrophore qui pourrait être un Protostegosaurien ou un *Scelidosaurus* ([diapo 95](#)).

Et pour compléter le paysage, dans les mers vivaient des Crocodylomorphes Mésosuchiens Téléosauridés qui venaient pondre sur la terre ferme, des Ichthyosaures et des Plésiosaures.

Et dans les airs planaient des Ptérosaures dont *Dimorphodon* ([diapo 98](#)).

**Remarque** : Tous ces genres de Tétrapodes Amniotes bipèdes carnivores possédaient une queue de grande taille.

Or, paradoxe, au Veillon comme sur les autres sites de la même période, les traces de queue sont plutôt rares ([diapo 99](#)).

**On peut donc supposer qu'ils se déplaçaient la queue dressée bien au-dessus du sol.**

## Répartition et contenu des gîtes ichnitifères hettango-pliensbachiens dans le Monde

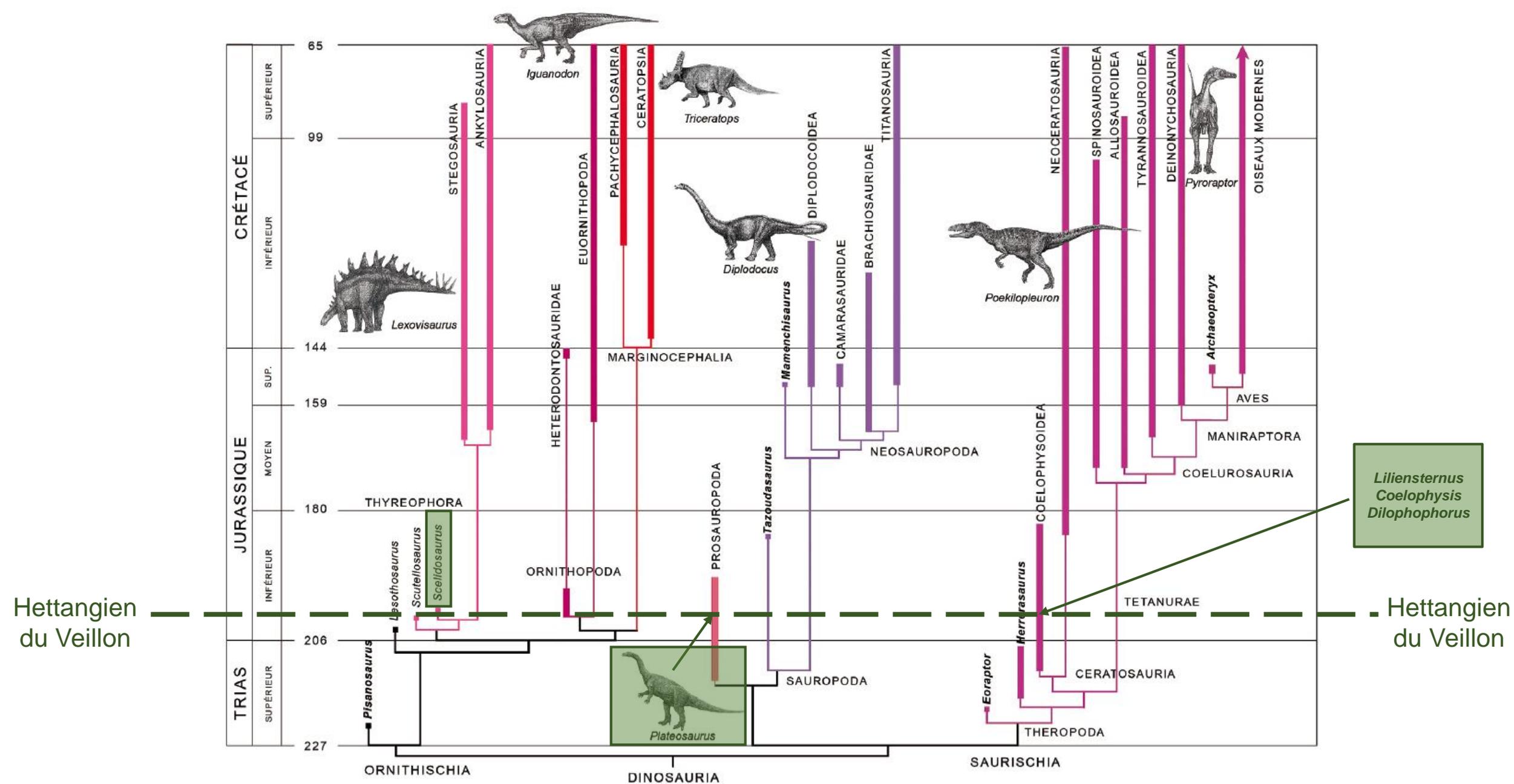
LIEUX	AGES	FORMATIONS	ICHNITES + auteurs ou références
France du Sud-Est, Sanary-sur-Mer, anse de la Crède.	Hettangien	Dolomies	"traces tridactyles de Dinosauriens bipèdes" Non décrites. Ellenberger 1965
France du Sud, Causses du Larzac, Rouge, Méjean, de Sévérac-le-Château, N de Lodève	Hettangien	Dolomies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

« Les traces de pas de Dinosaures et autres archosaures du Lias inférieur des Grands Causses, Sud de la France » par G. Demathieu, G. Gand, J. Sciau et P. Freytet

Table 1  
 Stratigraphic distribution of the main French dinosaur taxa based on diagnostic skeletal remains  
 Tableau 1  
 Répartition stratigraphique des principaux taxons ou genres et espèces de dinosaures français connus par des restes squelettiques diagnostiques

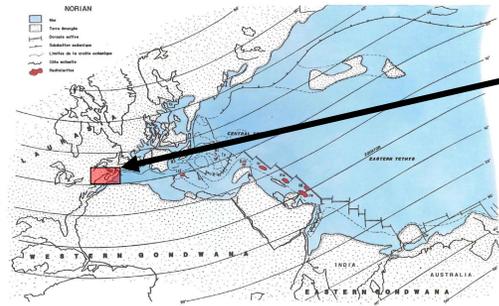
		PROSAUROPODA	SAUROPODA	THEROPODA	STEGOSAURIA	ANKYLOSAURIA	ORNITHOPODA	
CRETACEOUS	LATE	MA	<i>Ampelosaurus</i>	<i>Pyroraptor</i>		<i>Struthiosaurus</i>	<i>Pararhabdodon sp.</i>	
		CA					<i>Rhabdodon priscus</i>	
		SA						
		CO						
		TU						
	CE		<i>Iguanodon? sp.</i>					
	EARLY	AL			<i>Genusaurus</i> <i>Erectopus</i>			
		AP						<i>I. bemissartensis</i>
		BA						<i>I. bemissartensis</i>
		HA						<i>I. atherfieldensis</i>
		VA						<i>I. atherfieldensis</i>
		BE						
	JURASSIC	LATE	TI		<i>Compsognathus</i>			
KI					<i>Dacentrurus</i>			
OX			<i>"Bothriospondylus"</i>	<i>Streptospondylus</i>				
MIDDLE		CA		<i>Piveteausaurus</i>	<i>Lexovisaurus</i>			
		BA		<i>Poekilopleuron</i>				
		BA						
		AA						
EARLY		TO						
		PL						
		SI			<i>Lilienstemus</i>			
LATE	HE							
	RH							
TRIAS.	LATE	NO	<i>Plateosaurus longiceps</i> <i>P. engelhardti</i>					

« Dinosaures de France »  
 par R. Allain et X. Pereda Suberbiola -  
 C.R. Palevol 2 (2003)



Arbre phylogénétique décrivant les relations de parenté des principaux groupes de Dinosaures, Oiseaux inclus

Extrait de « L'origine dinosaurienne des Oiseaux » de R. Allain - ATALA Cultures et sciences humaines n° 15, «Pour une biologie évolutive», 2012



Vers  
Connecticut et Massachusetts  
(USA)

• Formation de Hoganas  
(Suède)

• Oued Lakdar  
(Maroc)

Le Veillon

• Holy Cross Mountains  
(Pologne)

Causses

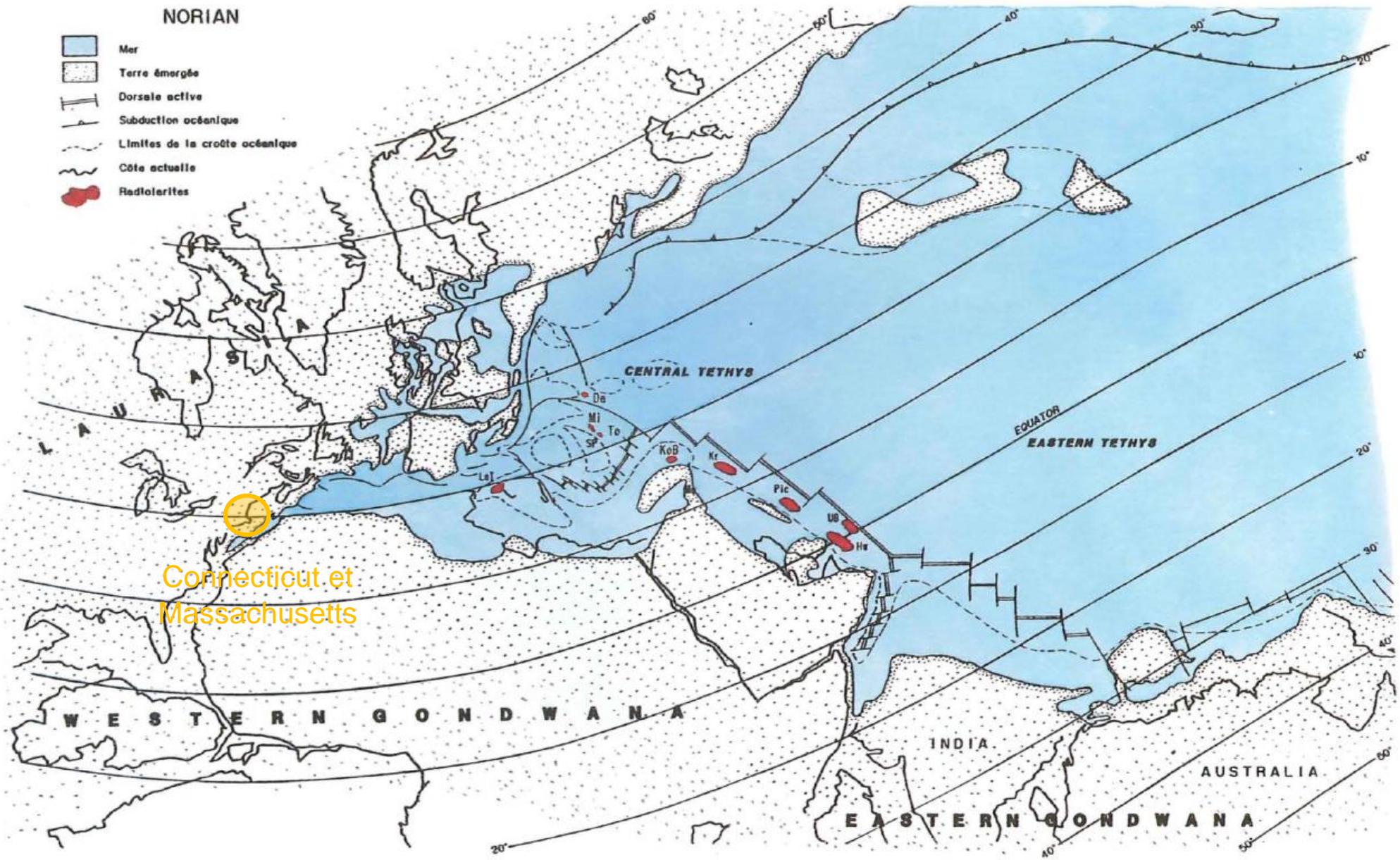
• Dolomites  
(Italie)

• Formation de Mecsek  
(Hongrie)

**Paléogéographie au Lias  
avec localisation de  
quelques gîtes  
ichnitifères hettango-  
pliensbachiens**

<http://cpgeosystems.com/europaleogeography.html>





Source :  
 Bulletin des  
 Centres de  
 recherches  
 Production-  
 Exploration Elf  
 Aquitaine  
 Nolume 18, n°1  
 (1994)

## Bilan :

Selon certains paléontologistes :

- *Cœlophysis*, ou un petit Théropode apparenté, de 3 à 4 m de long pourrait être l'auteur des empreintes *Grallator variabilis*.
- *Grallator maximus* est peut-être l'empreinte d'un *Liliensternus* en raison de la base assez large des coussinets digitométatarsiens.
- Quant aux traces de pieds aux orteils épais comme *Eubrontes*, leurs auteurs pourraient être des Dinosaures de taille impressionnante comme *Dilophosaurus*.
- *Talmontopus* serait l'ichnite d'un Ornithopode (Dinosaurien bipède herbivore) évoquant déjà les Iguanodontes du Crétacé.
- les empreintes éléphantoïdes auraient été faites par un Saurischien Prosauropode ou un Ornithischien Thyréophore « proto-stégosaurien » (?).
- Enfin, les traces de type *Batrachopus gilberti*, montrant des autopodes griffus dont les pieds sont tétradactyles I-IV et les mains pentadactyles, pourraient être attribuées à un petit Crocodilien Pseudosuchien comme *Protosuchus richardsoni*.

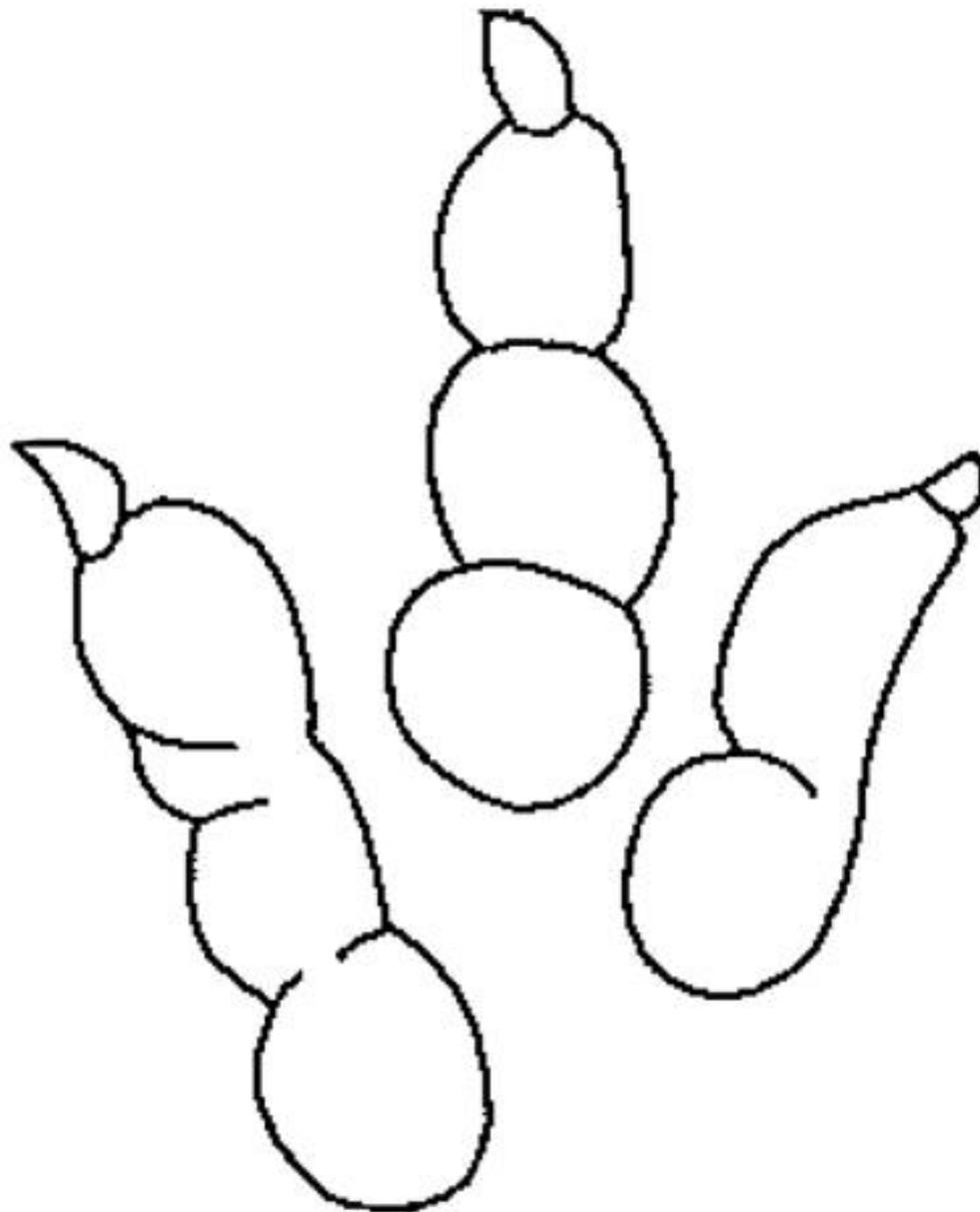
Mais les débats restent ouverts entre spécialistes !

**Remarque :** « En 170 années de pratique, le nombre d'ichnogenres et d'ichnoespèces, parfois édifiés à partir d'empreintes isolées ou mal conservées, a malheureusement proliféré. Une des lourdes tâches de l'ichnologie moderne est de mettre de l'ordre dans cette pagaille, en supprimer des centaines de noms douteux, et en ne retenant qu'un seul de ceux qui de toute évidence désignent le même type de traces. »

J. LE LŒUFF dans « Le monde des Dinosaures » - Dossier « Pour la Science » - Juillet-Septembre 2005

# Documents

**Schéma représentant  
une empreinte tridactyle type  
du Veillon**









F.114



F.119

2 cm



F.121



F.123

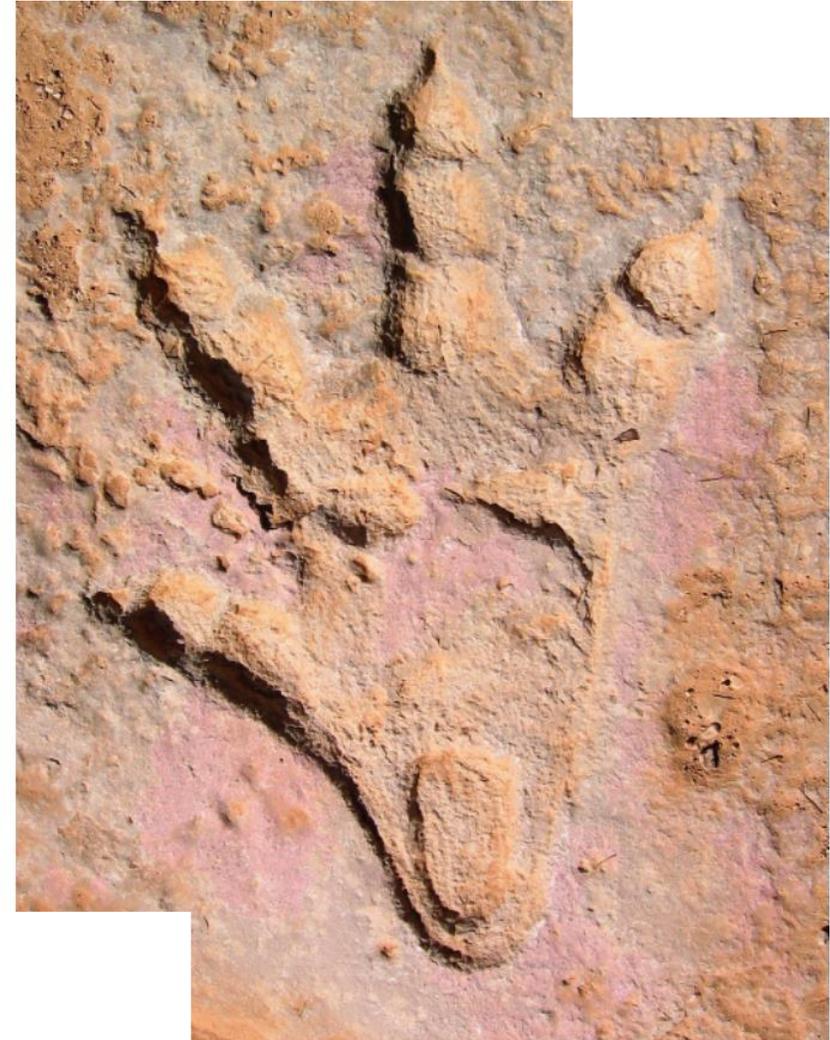
2 cm



# A titre de comparaison



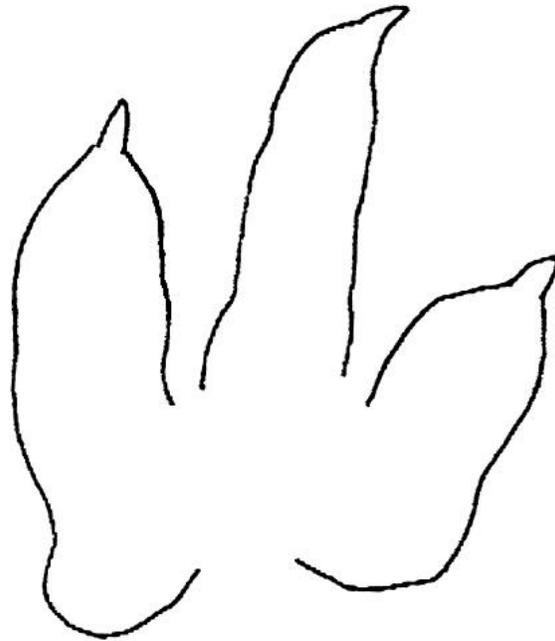
**Empreinte tridactyle de Thyreophore  
avec plante du pied et talon bien nets**



**Empreinte tétradactyle**

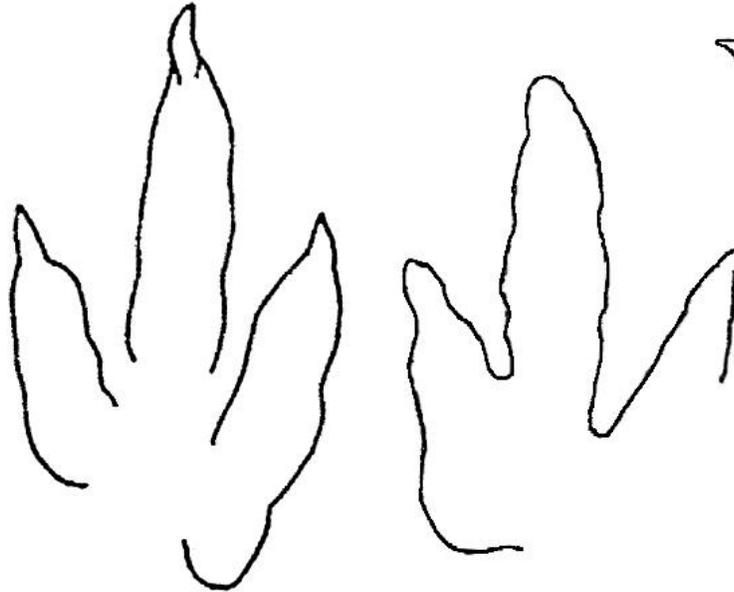


*Eubrontes veillonensis*



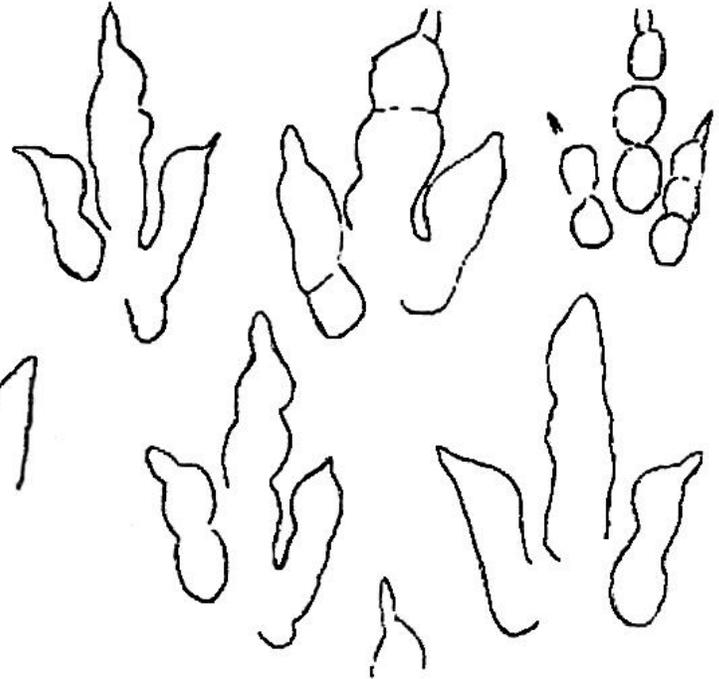
28 cm

*Grallator maximus*

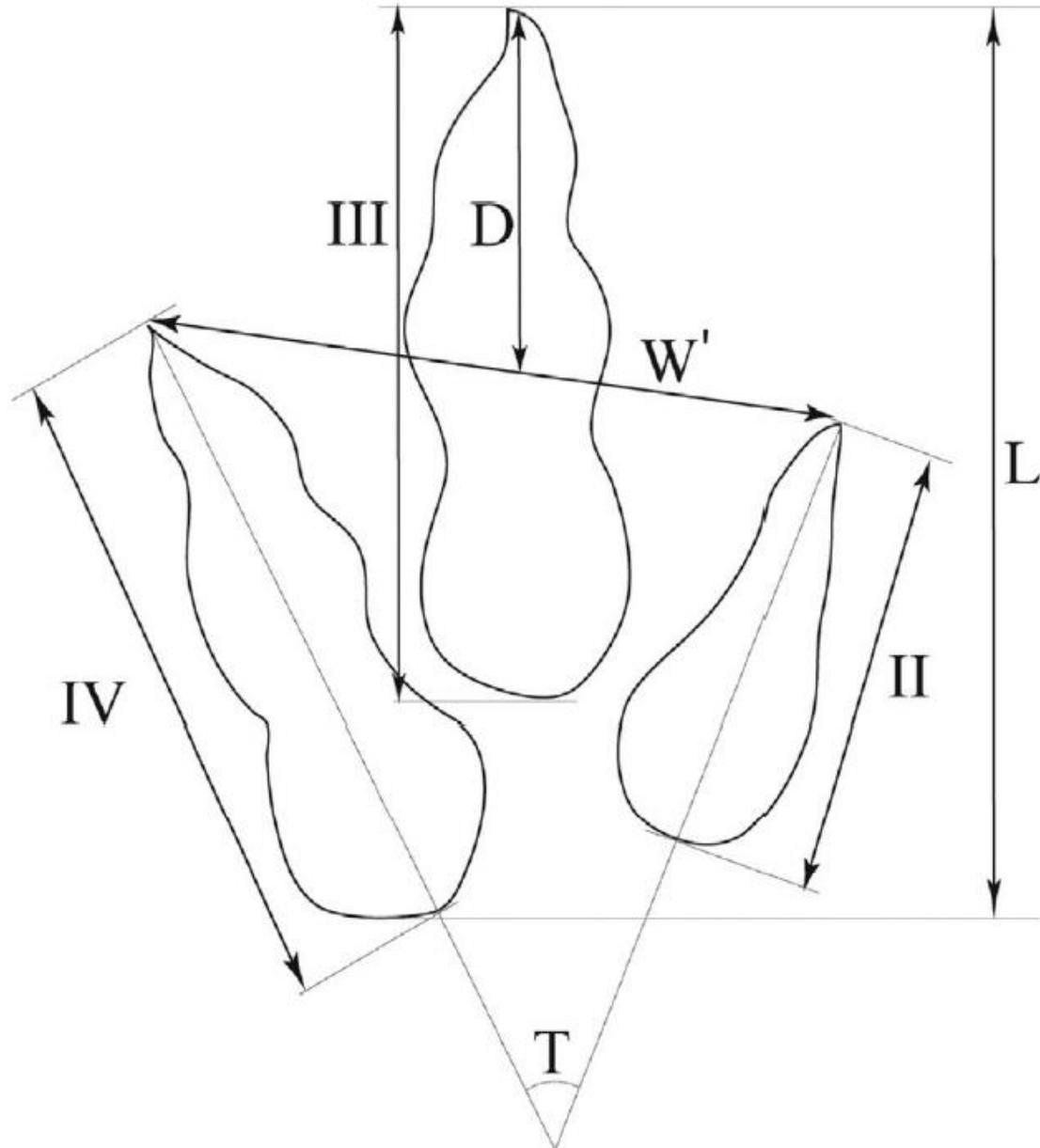


17 cm

*Grallator variabilis*



7 cm



### Caractères mesurés sur une trace tridactyle

Il s'agit :

- de la longueur de la trace **L**,
- de la largeur de la trace **W'**,
- des longueurs des trois traces digitales II, III et IV,
- du dépassement de la trace digitale III sur les deux traces latérales **D**,
- et de l'angle divergeant entre II et IV **T**.





DAMNFX © 2005 National Geographic

## Ticinosuchus

Crocodylotarsien Rausuchien du Trias

Taille : 3 m environ



**Ticinosuchus**

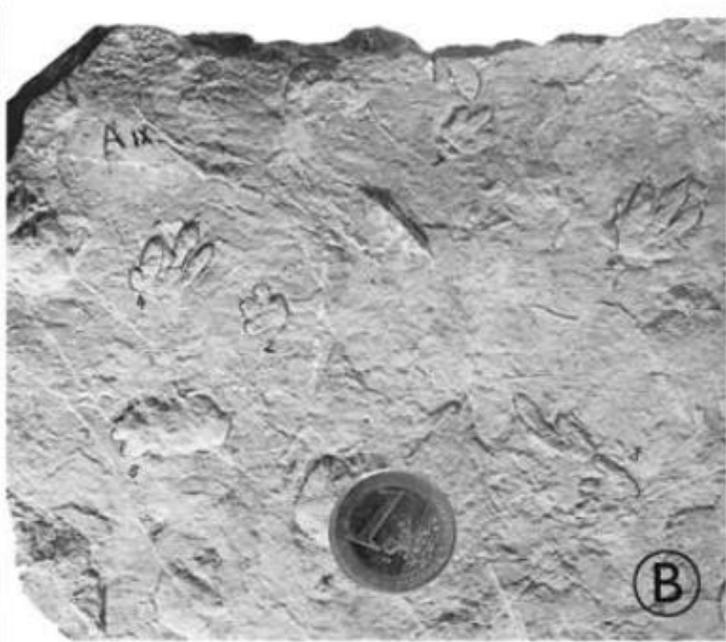


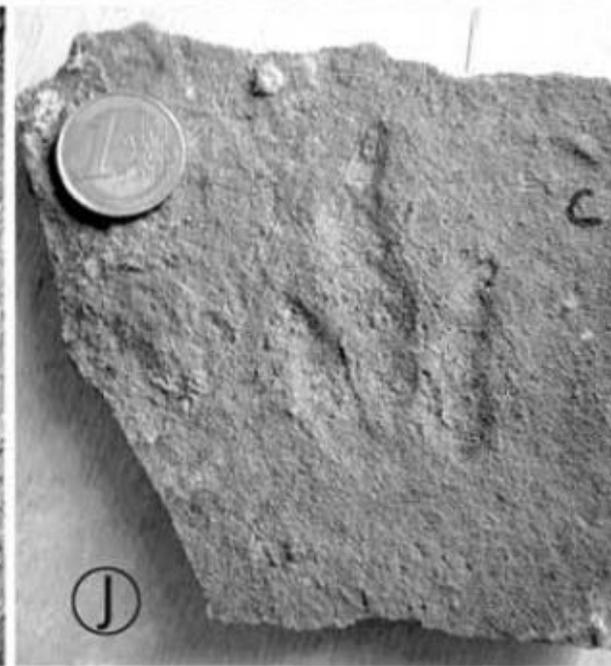


## PLANCHE 5

Traces de pas de l'Hettangien du Veillon (Vendée). **A:** *Batrachopus gilberti*, holotype, cpm; **B** et **C.** *Batrachopus gilberti*, la trace du doigt IV est irrégulièrement marquée; **D:** trace non nommée; **E:** *Dahutherium sp.*; **F-J:** *Grallator olonensis*, **F.** traces et éléments de pistes, holotype, **G.** autres traces montrant la variabilité de l'inclinaison des doigts latéraux; **H-J:** pied, l'étroitesse de l'ichnite, l'allongement et l'incurvation du doigt médian sont typiques de *G. olonensis*; **K:** *Grallator variabilis* à traces de griffes fortement marquées; **L:** autres *G. variabilis*; échelle = pièce de 1 euro = 23 mm.



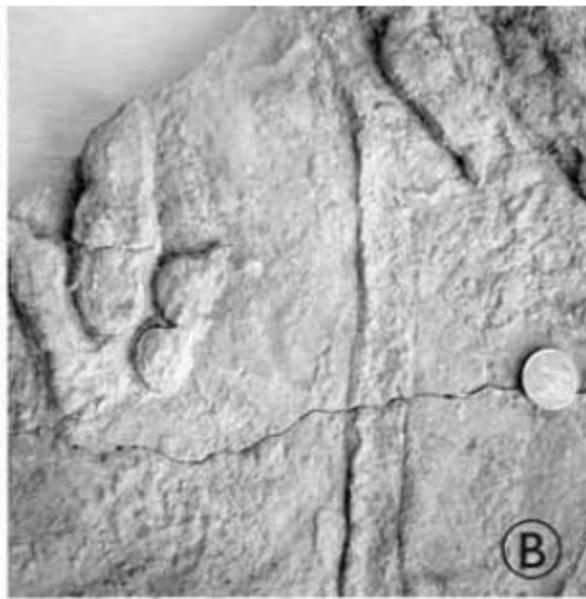


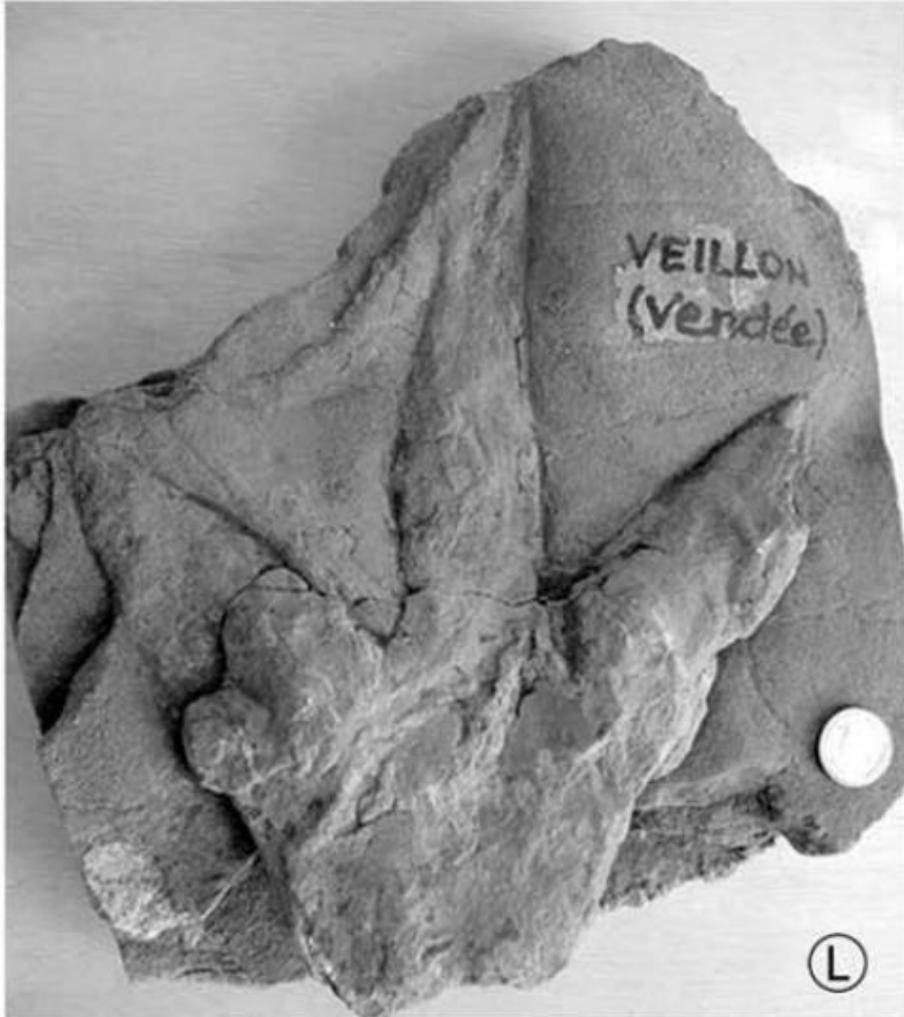


## PLANCHE 6

Traces de pas de l'Hettangien du Veillon. **A-C** et **E**: variabilité au sein de *Grallator variabilis*. **A**: Contre-empreinte moulant une trace imprimée superficiellement sur un sédiment cohérent; **B**: longue trace rectiligne exceptionnelle, peut-être imprimée par la queue d'un reptile; **C**: le matériel sableux de la contre-empreinte a moulé une trace profondément enfoncée dans une boue argileuse fluante; **E**: cf. *Grallator variabilis* imprimés sur un de premiers bancs de calcaires marins bioclastiques; **F**: déformation courante en «fleur de lis» de *G. variabilis*; **G**: empreintes et contre-empreinte *G. variabilis*, noter les pseudomorphoses de halite; **D**: *Anatopus palmatus*, pied, holotype, la trace de palmure est bien marquée; **H**. *Saltopoides igalensis*, pied, dalle principale, holotype; **J**: *Grallator maximus*, pied; **K**: *Eubrontes veillonensis*; plastotype, holotype, «dalle principale»; **L**: *Talmontopus tersi*, trace de palmure bien visible côté gauche, pied, holotype; échelle = pièce de 1 euro = 23 mm.







# Tétrapodes



Lissamphibiens

## Amniotes



Rhynchocéphales



Squamates



Mammifères



Chéloniens



Crocodiliens



Oiseaux



Une patte d'ours comporte 5 doigts avec des griffes.

L'empreinte de la **patte avant** est courte et large, la trace du talon et des griffes le plus souvent invisible.

Celle de la **patte arrière** est au contraire plus longue et moins large. Plante du pied et griffes sont bien marquées.

Elle ressemble finalement à l'empreinte d'un pied humain, l'Ours étant plantigrade comme l'Homme.

Lors d'une marche normale, l'empreinte de la patte arrière se superpose presque à celle de la patte avant.



## Liliensternus

*Liliensternus* est un dinosaure carnivore Saurischien Théropode Cératosaurien de la famille des Coelophysidés. Il mesurait 5 mètres de long et 2,5 mètres de haut pour un poids estimé entre 100 et 200 kilogrammes.

Son crâne possédait deux crêtes semblables à celle de *Dilophosaurus*. Il avait des os creux, en particulier les vertèbres cervicales, ce qui allégeait son corps et lui permettait de courir vite. Il se nourrissait de dinosaures herbivores comme *Plateosaurus* qui vivait dans le même environnement constitué de plaines inondables.

**Hauteur : 2,5 m   Longueur : 5 m   Poids : 100 à 200 kg**  
**A vécu au Trias supérieur = Norien (-205 à -202 Ma) en**  
**Allemagne (Thuringe) et en France**

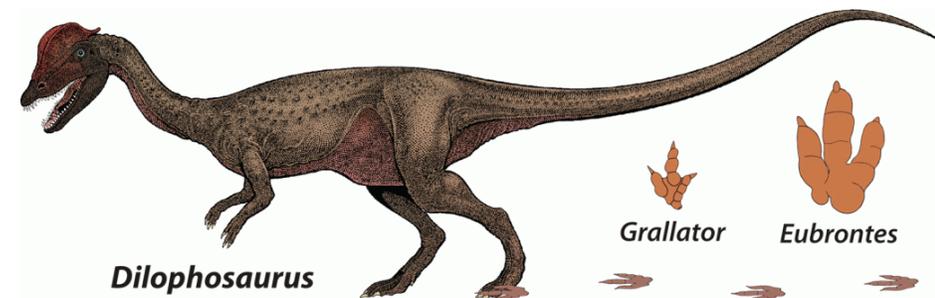
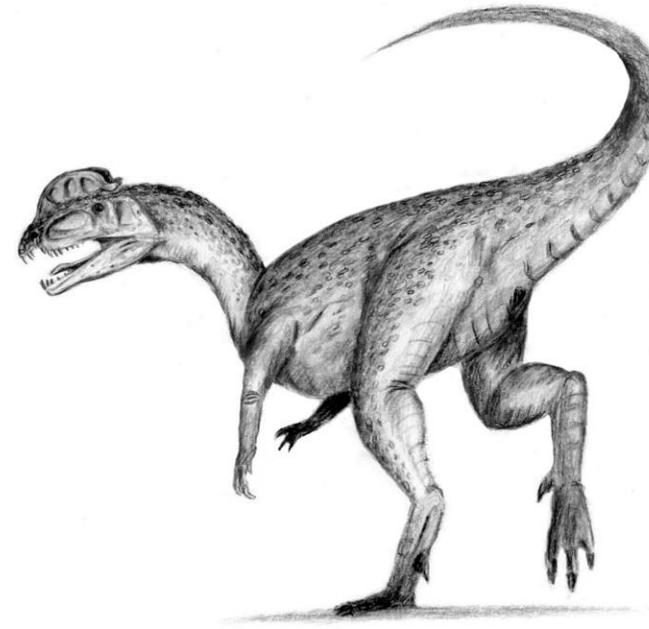


# Dilophosaurus

Il pouvait mesurer jusqu'à deux mètres cinquante de haut, six mètres de long et peser 500 kilogrammes. Son crâne possédait des articulations qui lui permettaient de plisser le nez et une paire de crêtes osseuses sur la tête (d'où son nom). Les crêtes de *Dilophosaurus* pouvaient peut-être servir d'accessoires visuels de parade. Elles étaient plus grandes chez un sexe que chez l'autre. C'est l'un des plus anciens grands Dinosaures prédateurs. Sa gueule était particulièrement étroite et souple, ses dents pourtant ne semblent pas avoir été faites pour chasser de grandes proies : étroites et pointues, elles se seraient tout de suite brisées, à ce que pensent certains chercheurs, à vouloir mordre dans un os, mais on ne peut plus soutenir la théorie qui faisait de lui un charognard. Il est très vraisemblable qu'il tuait sa victime à l'aide des griffes qu'il portait aux pattes avant et arrière. Une telle morphologie « passe partout » permettait à *Dilophosaurus* de chasser autant des proies imposantes comme *Plateosaurus* que des proies beaucoup plus petites comme des petits Mammifères et des Lézards qu'il allait chercher dans les broussailles ou les crevasses des rochers.

**Longueur : 6 m Poids : 300 à 500 kg**

**A vécu au Jurassique inférieur (-205 à -185 Ma) aux USA (Arizona) et en Chine**



<http://www.enchantedlearning.com/subjects/dinosaurs/dinos/Dilophosaurus.shtml>  
<https://fr.wikipedia.org/wiki/Dilophosaurus>

Dilophosaurus



## Cœlophysis

Il pouvait mesurer jusqu'à 3 m de longueur, 55 cm de hauteur et peser 30 kg. Sa gueule étroite et souple lui permettait de saisir de petites proies rapides. Les dents étaient incurvées vers l'arrière et la mâchoire était faite de manière que les deux parties puissent glisser l'une sur l'autre.

*Cœlophysis* chassait très probablement en meute, sur le même modèle que les loups à notre époque, ce qui lui permettait alors de s'attaquer à de plus grosses proies telles que *Placerias*, Reptile mammalien Thérapside de la même époque.

**Hauteur : 55 cm Longueur : 3 m Poids : 30 kg**  
**A vécu au Trias supérieur et Jurassique inférieur**  
**(-203 à -196 Ma) aux USA (Nouveau Mexique et Arizona)**



Troupeau de *Placerias*



<http://www.enchantedlearning.com/subjects/dinosaurs/dinos/Coelophysis.shtml>



# Plateosaurus



**Longueur : 5 à 10 m Poids : 4 tonnes**

**A vécu au Trias supérieur (Norien à Rhétien ; -210 Ma) en France, en Allemagne, en Suisse et au Groenland**

*Plateosaurus* (« Lézard plat ») est un dinosaure Saurischien Prosauropode de la famille des Platéosauridés.

Il pouvait mesurer jusqu'à sept mètres et peser quatre tonnes. Il vivait au Trias supérieur (-221 à -219 millions d'années), marchait sur ses quatre pattes mais pouvait tout aussi bien courir sur deux pattes. Des squelettes de *Plateosaurus* ont été trouvés en Allemagne, en Suisse, au Groenland et en France (Doubs, Haute-Marne, Meurthe-et-Moselle et Jura).

Comme les autres Prosauropodes, *Plateosaurus* était doté d'un grand cou, d'une petite tête et d'un corps allongé. Ses membres, forts et robustes, et sa queue, longue et lourde, étaient équipés de muscles puissants. Ses pattes postérieures étaient longues. Ses bras étaient courts, mais ses mains larges étaient capables de supporter une charge lourde.

Herbivore, il broutait les feuillages des végétaux situés à trois ou quatre mètres du sol (*Araucaria*, *Cycas*). Toutefois, le pouce et le second doigt de son pied sont prolongés par de grandes griffes, ce qui a conduit certains chercheurs à supposer que *Plateosaurus* aurait pu manger occasionnellement de la viande. *Plateosaurus* se servait peut-être également de ses griffes pour arracher les racines, ouvrir des nids d'insectes ou bien se défendre contre les attaques de grands prédateurs.

<http://www.enchantedlearning.com/subjects/dinosaurs/dinos/Plateosaurus.shtml>

<https://fr.wikipedia.org/wiki/Plat%C3%A9osaure>

<http://www.prehistoric-wildlife.com/species/p/plateosaurus.html>



## Scelidosaurus

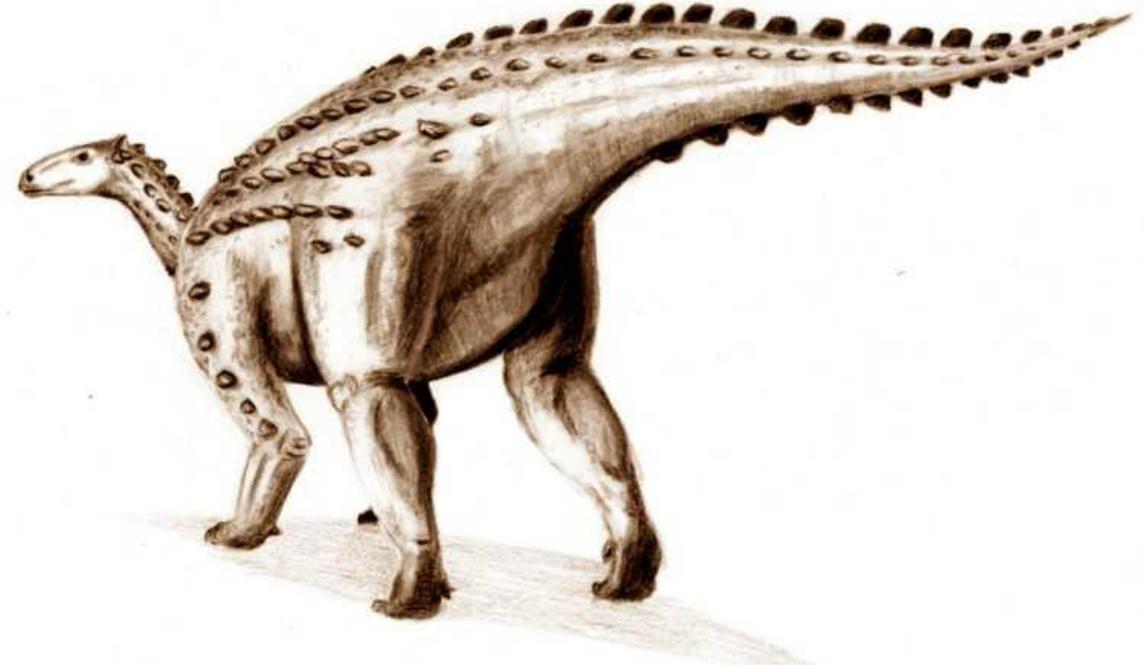
*Scelidosaurus* (« lézard à la jambe remarquable ») est un Dinosaurien Ornithischien Thyréophores herbivore quadrupède. Il a vécu au Lias, il y a environ 200 millions d'années.

Apparenté aux Ankylosaures et Stégosaures dont il serait la forme primitive, il était long de 4 m et pesait 250 kg ; son dos, son cou et sa queue étaient cuirassés par des plaques et des piquants osseux qui évoquent ceux des Ankylosaures, en moins développés. De petites écailles hexagonales remplissaient les espaces entre les plaques osseuses.

Il vivait probablement près de la mer et se nourrissait essentiellement de plantes basses qu'il tranchait facilement grâce à ses petites dents en forme de feuille qui avaient quelques grandes crénelures sur les bords. Il était cependant capable de se redresser sur son arrière-train. Sa mâchoire peu évoluée, terminée par un bec, était pourvue de dents mais ne pouvait effectuer que de simples mouvements verticaux. Il se déplaçait lentement et se protégeait sans doute des prédateurs en se plaquant contre le sol, où son dos fournissait une protection efficace.

On a retrouvé des spécimens de *Scelidosaurus* en Arizona (USA), en Angleterre (Dorset) et au Tibet.

<http://www.enchantedlearning.com/subjects/dinosaurs/dinos/Scelidosaurus.shtml>



**Taille : 4 m - 250 kg**

**A vécu au Jurassique inférieur en Amérique du Nord (Arizona, Angleterre, Tibet) et peut-être jusqu'au Jurassique supérieur en Angleterre.**



# Archeopteryx



Cliquer sur la photo ci-contre



*Archeopteryx* signifie « Aile antique ».) est un genre de disparu.

Ce Dinosaur à plumes ou Dinosaur-Oiseau, d'une longueur inférieure à 60 cm, a vécu en Bavière à la fin du Jurassique, il y a 156 à 150 Ma, dans un environnement alors insulaire.

Les découvertes des différents spécimens d'*Archéoptéryx* ont largement contribué à la construction de la théorie la plus courante de l'histoire évolutive des Oiseaux, à savoir que les Oiseaux descendent des Dinosaures Théropodes.

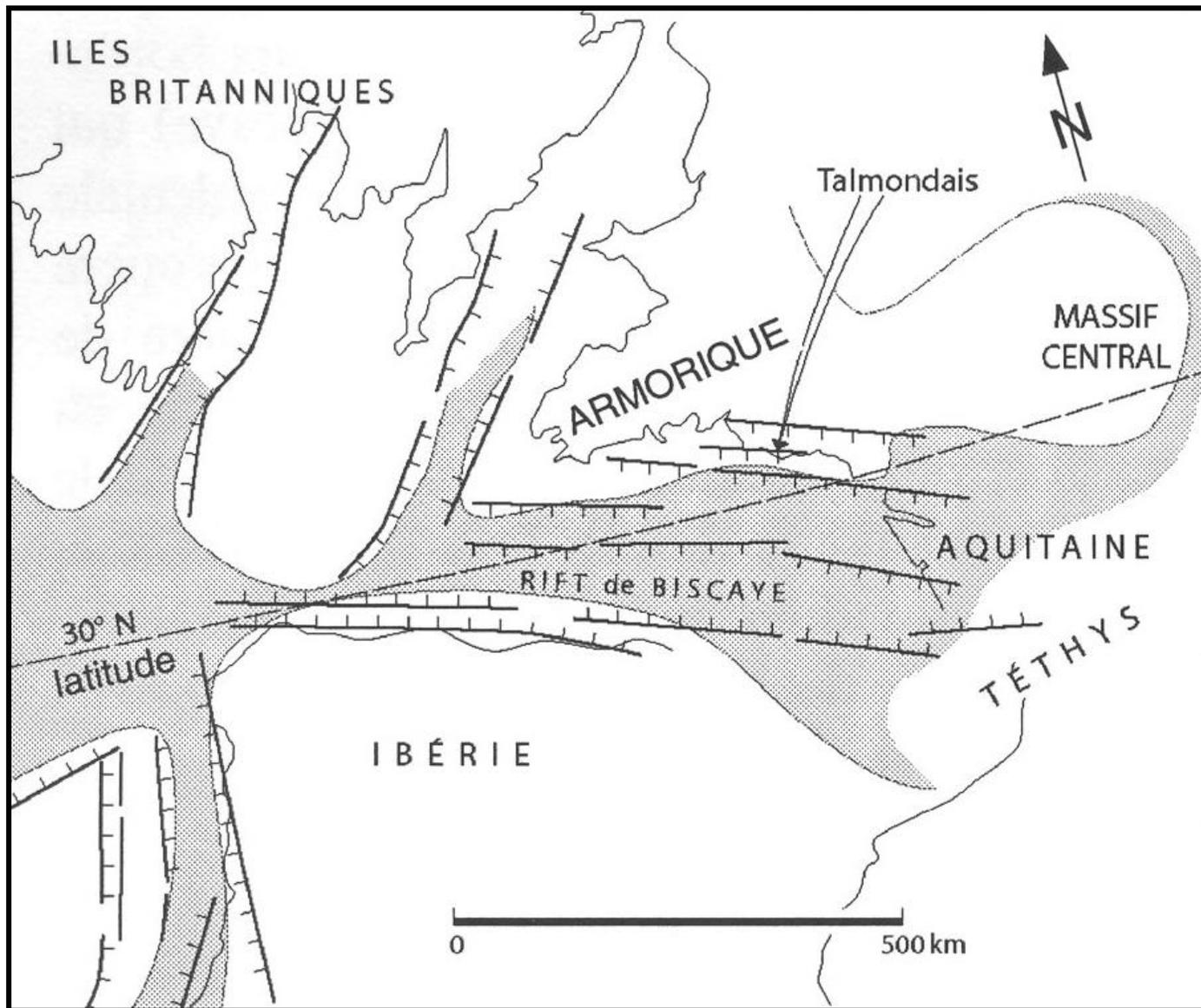
Hormis les proportions des ailes très similaires à celles des Oiseaux modernes, les squelettes d'*Archéoptéryx* ressemblent en effet de façon étonnante à ceux de petits Dinosaures bipèdes comme le Coelurosaurien *Compsognathus*, et la plupart des paléontologues pensent ainsi qu'ils dériveraient de ce type de Dinosaur Théropode, tout comme les Dromaeosauridés, les célèbres Dinosaures à griffes. La ressemblance de leurs squelettes est telle que le « premier » spécimen d'*Archeopteryx* découvert en Allemagne fut confondu avec celui de *Compsognathus* jusqu'à ce que l'on remarque ultérieurement l'empreinte des plumes.

*Archeoptéryx* possède à la fois des caractéristiques de Dinosauriens archaïques et d'Oiseaux actuels.

**De la taille d'un pigeon**

**A vécu au Jurassique supérieur en Europe et au Crétacé inférieur en Chine**





**La marge vendéenne (Talmondais) dans le cadre de l'ouverture du rift de Biscaye au Lias inférieur**





*Dimorphodon macronyx*

**Longueur : 1 m Envergure : 1,4 m**

**A vécu au Jurassique inférieur (-200 à -180 Ma)**

***Dimorphodon*** est un Ptérosaure appartenant à la famille des Dimorphodontidés et vivant au Jurassique inférieur, il y a environ 200 à 180 millions d'années.

Son nom signifie : « Deux formes de dents » du fait qu'il avait deux types de dents bien distincts dans sa bouche : longues et pointues sur le devant, courtes et plates à l'arrière, ce qui est relativement rare chez les Sauropsidés. Son bec inhabituel rappelle celui du Macareux.

*Dimorphodon* faisait environ 1 m de long pour une envergure de 1,4 m. Son crâne volumineux, long de 22 cm, avait un poids réduit grâce à de grandes cavités séparées par de minces cloisons osseuses.

Sa morphologie montre néanmoins de nombreux caractères primitifs comme une cavité crânienne très petite. Le cou était puissant et flexible.

On sait très peu de chose sur le style de vie de *Dimorphodon*. Il vivait probablement dans des régions côtières. Il a été avancé qu'il était bipède, bien que des empreintes de pas fossilisées d'autres

Ptérosaures montrent qu'ils avançaient comme des quadrupèdes. Ses dents et ses mâchoires suggèrent qu'il était piscivore comme la plupart des autres Ptérosaures, mais il a été proposé récemment qu'il chassait

peut-être des petits animaux terrestres. Aujourd'hui, on pense plutôt qu'il était un piètre voilier et qu'il pouvait grimper aux arbres.

Des restes fossiles ont été trouvés en Angleterre, dans le Dorset.



Traces  
de  
queue ?

Photos  
Fabrice  
Redois  
Université  
Angers

