



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE^{ED 227} :

Ecole Doctorale « Sciences de la Nature et de l'Homme : Écologie et Évolution »

Année 2016 N°attribué par la bibliothèque | | | | | | | | | |

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par

Hervé Malengro

Le 19 octobre 2018

**Évolution des sauropodomorphes basaux et
diversification des dinosaures sauropodes : apport des
faunes du Lesotho et cladistique comparée**

Sous la direction de :

Roman Allain, Maître de conférences, MNHN
Véronique Barron, Maître de conférences, MNHN

JURY :

M. Jeffrey A. Wilson Associate professor, The University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, Etats-Unis Rapporteur M. Pascal Godefroit Professeur, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgique Rapporteur Mme Cecilia Apaldetti Investigador asistente, Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentine Examineur M. Xabier Pereda Suberbiola Doctor investigador, Universidad del País Vasco, Bilbao, Espagne Examineur M. Nour-Eddine Jalil Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France Examineur M. Pascal Tassy Professeur émérite, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France Examineur M. Ronan Allain Maître de conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France Encadrant de thèse Mme Véronique Barriol Maître de conférences, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France Directeur de thèse

Le second titre de ce manuscrit est :

**« Tout ce que vous avez toujours voulu savoir sur les prosauropodes,
sans jamais oser le demander ! »**

François Battail, 2018

REMERCIEMENTS

Cinq ans que je suis arrivé au Muséum, dont trois passés à me terrer au sous-sol de la fameuse galerie de paléontologie. J'ai beau vouer beaucoup d'affection à mon sous-sol et à mon bureau, il m'est tout de même arrivé d'en sortir en des occasions diverses et variées. Cela m'a permis de côtoyer des gens de tout horizon, à l'intérieur ou à l'extérieur du laboratoire de paléontologie, dont un certain nombre m'ont été d'une aide précieuse pour mener à bien cette thèse et pouvoir terminer dans les meilleures conditions le manuscrit que voici !

Je voudrais avant tout adresser un immense merci à mes deux encadrants. Roman, qui m'a pris sous son aile (sans mauvais jeu de mots avec les théropodes) dès le master 1 et qui ne m'a jamais fait défaut depuis. Merci infiniment pour ce que tu m'as appris depuis cinq ans, pour toutes les discussions, paléontologiques ou non, pour mes premiers pas sur le terrain à la chasse aux dinosaures, et mes premières missions à l'étranger, en terres inconnues (et accessoirement, pour le bureau). Mille mercis à Véronique aussi, dont je suis très fière d'avoir été la première thésarde officielle, qui a pris son rôle à cœur et s'est appliquée à assurer une présence régulière au sous-sol, particulièrement pendant les missions de Ronan.

Un énorme merci à tout le personnel du laboratoire, particulièrement aux techniciens, qui rendent tous nos rêves paléontologiques réalité. Je pense surtout à Colas qui, à grand renfort de micro perceur et de résine, a préparé et moulé la majorité du squelette du prosauropode d'Ha Noosi, et

montré une patience à toute épreuve face à mes demandes et à celles de Ronan. Yohan, le maître des chapes, a aussi beaucoup participé à la préparation du spécimen d'Ha Noosi, en plus de reprendre et de nettoyer certains os du prosauropode de Maphutseng et de faire les chapes qui vont avec. Dans l'atelier, Hélène, Philippe et Renaud ont également donné un coup de pouce plus discret à la « thématique prosauropode », merci à vous ! Enfin, merci à Batz qui a désormais délaissé la paléontologie, mais qui a apporté une aide non négligeable en préparant les premiers éléments du squelette d'Ha Noosi lorsqu'ils sont arrivés au Muséum.

Du côté de l'atelier photo, merci à Philippe pour les toutes premières prises de vue du matériel et pour son assistance depuis lorsque je passais dans le coin avec des questions. Un grand merci à Lilian, qui mérite presque d'apparaître en coauteur de ma thèse, puisque la moitié des pages de ce manuscrit sont occupées par ses photos ! Merci d'avoir réalisé toutes ces séances (parfois laborieuses, lorsque les fossiles avaient décidé de ne pas rester en un morceau) avec une lumière parfaite et une patience indéniable, merci d'avoir fait de la magnifique photogrammétrie sur un nombre incalculable d'os et de m'avoir conseillée pour mes prises de vue en collections !

Un grand merci à Florent pour son travail sur la 3D, et particulièrement sur la rétrodéformation du crâne du spécimen d'Ha Noosi !

Je continue de monter dans les étages pour remercier Charlène et Sophie, nos deux super dessinatrices. Merci à Charlène pour son dessin trop parfait de la main du prosauropode d'Ha Noosi et pour le petit coup de pouce final sur la reconstitution. Merci beaucoup à Sophie pour tous les dessins de vertèbres et la magnifique reconstitution du crâne et du squelette complet du prosauropode d'Ha Noosi !

Je n'oublie pas le reste des membres du laboratoire, passés, présents, futurs...? Notamment Jocelyn, qui a participé aux missions qui ont permis d'extraire le prosauropode d'Ha Noosi et qui a contribué aux posters que j'ai présentés en congrès. Merci de m'avoir fourni un certain nombre d'informations d'ordre géologique, dont certaines cartes, et d'avoir réalisé une base de données comprenant plus de 300 fossiles du Lesotho, que tu as en plus étiquetés et conditionnés ! Ça m'a grandement facilité le travail. Merci également à Séverin, qui a réalisé plusieurs coupes, dont une coupe histologique du spécimen d'Ha Noosi. Merci à Angelina, Éric, Mélinée et Suzy, sans qui l'organisation et le déroulement de mes missions à l'étranger n'auraient pas été aussi sereins. Merci également à Yannick Bothuan, qui m'a gentiment transmis son travail de master sur les collections, et qui m'a renseignée sur d'éventuels contacts. Merci à Jean-Michel Barrat, qui bien que ne me connaissant pas, a gracieusement accepté de me prêter ses diapos de 1986, afin que je récupère quelques images des missions au Lesotho. Merci également à Monette, qui m'a consacré du temps alors qu'elle n'en avait pas vraiment pour me retrouver son album photo de 1982 et me permettre, là aussi, de mettre la main sur quelques jolies archives. Merci à tous les autres, Sylvie, Philippe, Vincent, Gaël, Sandrine, Alan, Damien, Sandra et j'en passe... pour les encouragements, les discussions ou les petits coups de

pouce ponctuels. Et enfin, last but not least : merci Bernard ! Un énorme merci pour tout, à commencer par la tonne d'informations que tu m'as fournie sur le Lesotho, son histoire, les missionnaires, les premières missions, etc. Merci pour toutes les diapos que tu as ressorties uniquement pour moi, et pour les histoires qui allaient avec. Je n'ai jamais mis les pieds au Lesotho (et je le déplore), mais j'ai presque l'impression de l'avoir fait grâce à toi. Merci pour tes conseils, ton soutien et ta présence lors de ma mission en Afrique du Sud, qui m'a été d'une aide précieuse.

À l'étranger justement, ma première mission m'a menée en Allemagne, où j'ai pu consulter les collections du Museum für Naturkunde grâce à Daniela Schwarz et Thomas Schossleitner. Vielen dank für ihren empfang ! Das Museum ist wunderschön, ich würde zurückkommen. Je me suis ensuite rendue en Afrique du Sud à l'ESI, anciennement BPI, à Johannesburg. I am very grateful to Bruce Rubidge, Bernhard Zipfel, Sifelani Jirah and Tandi for their welcome and their help. Also, many thanks to Blair, Jonah and Kimi, for the discussions, debates, publications and photos ! In Bloemfontein, thanks to Nthaopa, William and Masabata for their good mood and kind help in the

collections. Thanks also to Elize Butler and Trudy Peyper. Finally, in Cape Town, I am grateful to Zaituna Erasmus, who helped me to see a lot of material in few days, and to Roger Smith. Thanks to Emil, for the visit at the university and the glance at the Maphutseng material. Ma dernière visite de collections a eu lieu en Argentine. Así que, muchas gracias a Marcelo Reguero y Alejandro en La Plata, Diego, Cecilia, Ricardo, Juan, Gustavo y todo el mundo en Suan Juan, y Jaime Powell, aunque ya no esté, y Rodrigo en San Miguel de Tucumán ! Ale, a vos te debo una invitación al restaurante, y gracias para las medidas y las fotos. Cecilia, bueno... gracias para todo, especialmente las fotos, y nos vemos pronto. Diego, gracias para la ayuda con las collecciones, la música, los chistes, el mate.. No, el mate no. En Argentina, gracias también a Diego Pol, por haberme enviado su tesis, y para los proyectos.

From all around the world, I would also like to thank Jay Nair, Steve Salisbury, Rafael Royo, Hugo Martín-Abad and Matt Baron, for discussions, visits, and stuff here and there. Muito obrigado to Mario Bronzati and Pedro Mocho too, for the *Saturnalia / Camarasaurus* stuff. And for the paper and pictures of *Xixiposaurus*, どうもありがとうございます to Toru Sekiya.

Je souhaiterais également remercier les membres de mon comité de thèse, qui m'ont suivi à intervalles réguliers : Nour-Eddine, Peggy et Xabier. Nour-Eddine et Xabier se sont également sacrifiés pour faire partie de mon jury de thèse, merci. Enfin, de sincères remerciements à Jeff Wilson et Pascal Godefroit pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse et à Pascal Tassy qui, 20 ans après sa première participation à un jury de thèse traitant des prosauropodes du Lesotho, et malgré son statut de « proboscidiologue » averti, a accepté de renouveler l'expérience.

Je ne vais pas achever cette liste à rallonge sans avoir un petit mot pour mes amis de la promo «

Daubenton » ! Je pense surtout à Arnaud, Vincent et Rémi, avec qui je suis très contente d'avoir partagé mes pauses déjeuner, mes pauses tout court, et le reste. Merci aussi à mon senpai Maxime, pour les japonais, les japonais, et les japonais aussi, et à Fabrice et tous les autres doctorants avec qui j'ai causés de temps à autre.

Pour terminer, un grand merci, et le mot est faible, à ma famille qui me soutient depuis le commencement du début, et sans qui ce manuscrit n'existerait probablement pas.

INTRODUCTION

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les dinosaures ont dominé les écosystèmes mésozoïques pendant près de 165 millions d'années. Durant ce laps de temps, ils ont conquis un grand nombre de niches écologiques et leur diversité n'a cessé de croître, pour atteindre son apogée à la fin de l'ère secondaire. Le groupe des prosauropodes occupe une place à part dans cette histoire évolutive. Longtemps considérés comme le groupe frère des sauropodes, les prosauropodes sont le premier grand groupe de dinosaures à se diversifier, avant de disparaître à la fin du Jurassique inférieur. Maintenant considérés comme formant un groupe paraphylétique, ils n'en demeurent pas moins à l'origine des sauropodes et de toutes les adaptations qui les caractérisent (herbivorie, quadrupédie, gigantisme, gravipédie).

Quand Richard Owen baptise le clade des Dinosauria (Owen 1842), il n'y inclut que trois genres : *Megalosaurus* (Buckland 1824), *Iguanodon* (Mantell 1825) et *Hylaeosaurus* (Mantell 1833). Pourtant, deux prosauropodes ont déjà été nommés et partiellement décrits à cette époque : *Thecodontosaurus* découvert dans des niveaux rhétiens de la ville Bristol (Riley & Stutchbury 1836) et *Plateosaurus* découvert dans le Trias supérieur allemand à proximité de Nuremberg (Meyer 1837) (Fig.1). Si le groupe des sauropodes est rapidement identifié et nommé par Marsh (1878), celui des prosauropodes attendra le début du XX^e, et les liens de parenté qui l'unissent aux sauropodes au sein du clade Sauropodomorpha ne seront reconnus qu'un demi-siècle plus tard (Huene 1932) (Fig.1). Cette association n'a d'abord pas semblé naturelle, car beaucoup de prosauropodes ont été décrits sur la base de matériel associant des restes de vrais sauropodomorphes et de formes carnivores comme les Rausuchiens (Huene 1932 ; Galton 1973 ; Sereno 1997).

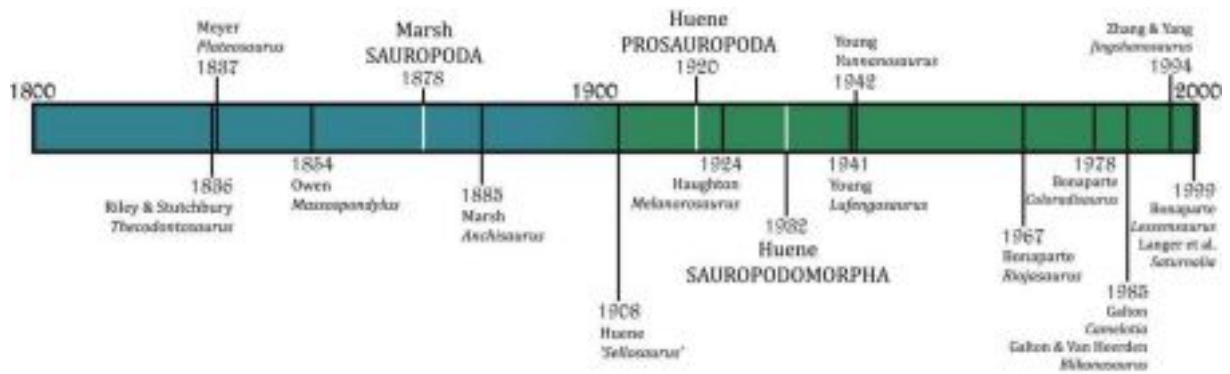


Figure 1. Frise chronologique montrant la répartition dans le temps des publications des premiers genres de prosauropodes (toujours considérés comme valides) et l'érection des trois grands clades associés, durant les XIX^e et XX^e siècles.

À partir des années 1960, les sauropodomorphes basaux sont davantage étudiés et huit nouveaux genres voient le jour entre 1967 et 2000 (Bonaparte 1967, 1978, 1999 ; Galton 1973, 1985 ; Galton & Van Heerden 1985 ; Zhang & Yang 1994 ; Langer et al. 1999 ; Fig.1). La cadence s'accélère encore au début du XXI^e siècle, avec pas moins de vingt nouveaux genres érigés depuis seulement 16 ans (Galton 2001 ; Yates & Kitching 2003 ; Leal et al. 2004 ; Galton et al. 2007 ; Kutty et al. 2007 ; Smith & Pol 2007 ; Martínez 2009 ; Martínez & Alcober 2009 ; Ezcurra 2010 ; Rowe et al. 2010 ; Sekiya 2010 ; Sertich & Loewen 2010 ; Yates et al. 2010, 2011 ; Apaldetti et al. 2011 ; Cabreira et al. 2011 ; Novas et al. 2011 ; Pol et al. 2011 ; Otero et al. 2015 ; Peyre de Fabrègues & Allain 2016). Cette activité s'explique en partie par l'organisation de nombreuses campagnes de fouilles dans les couches du Trias et du Jurassique, par des équipes réparties dans le monde entier.

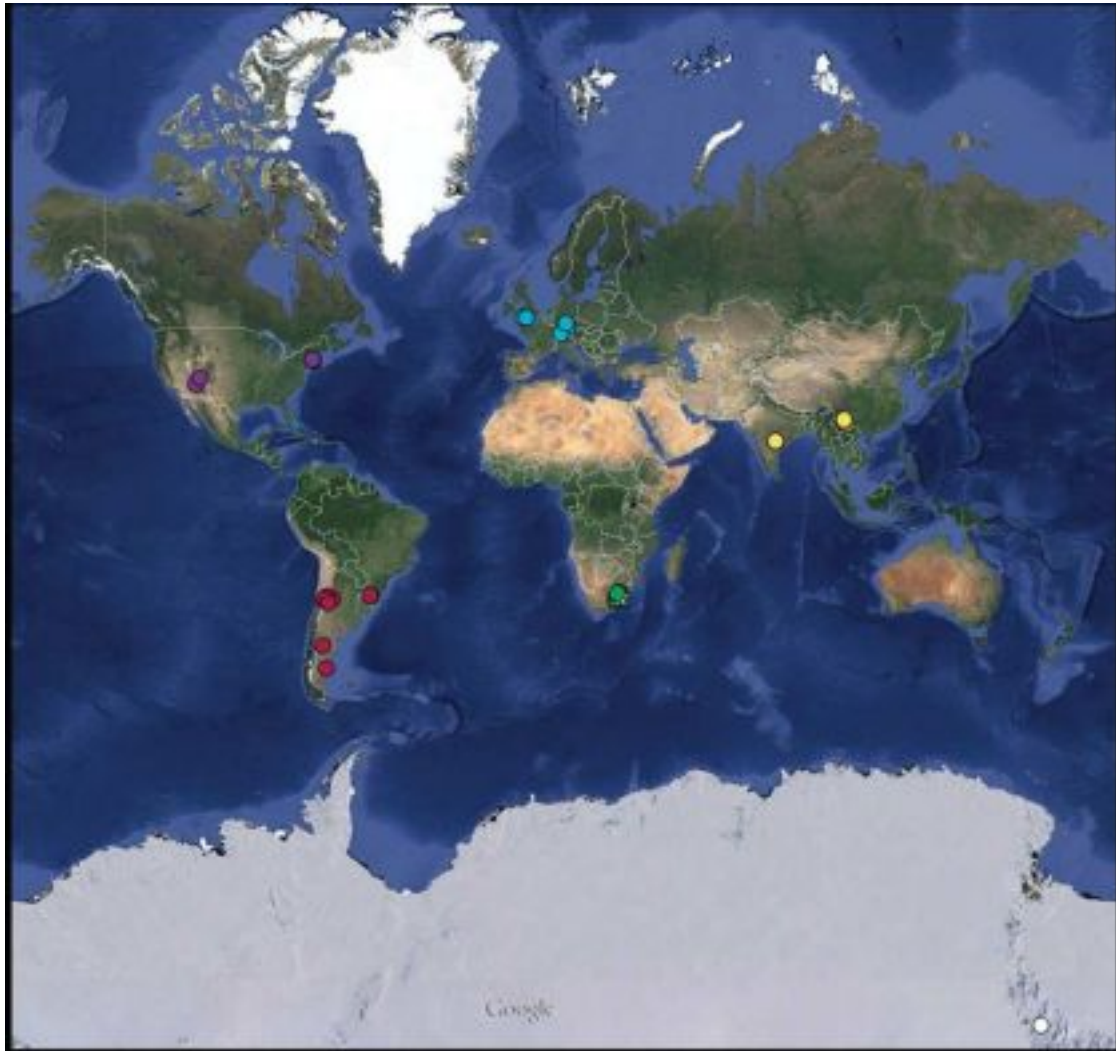


Figure 2. Répartition des localités types de la quarantaine de genres de prosauropodes connus en 2016.

Les trois zones qui ont livré le plus de fossiles de sauropodomorphes basaux à ce jour sont l'Afrique australe (Afrique du Sud et Lesotho : 13 genres), l'Argentine (10 genres) et la Chine (5 genres).

Au-delà de ces zones, des fossiles de sauropodomorphes basaux sont connus sur tous les continents, excepté l'Océanie (Fig.2). On référence actuellement une quarantaine de taxons, dont les localités types se situent en Allemagne (Meyer 1837 ; Huene 1908 ; Galton 2001), Afrique du Sud (Owen 1854 ; Van Hoepen 1920 ; Haughton 1924 ; Huene 1932 ; Galton & Van Heerden 1985 ; Yates & Kitching 2003 ; Yates et al. 2010, 2011 ; McPhee et al. 2015a ; Otero et al. 2015), Angleterre (Riley & Stutchbury 1836 ; Galton 1985 ; Yates 2003a), Antarctique (Smith & Pol 2007), Argentine (Bonaparte 1967, 1978, 1999 ; Bonaparte & Vince 1979 ; Sereno et al. 1993 ; Martínez 2009 ; Martínez & Alcober 2009 ; Ezcurra 2010 ; Apaldetti et al. 2011 ; Pol et al. 2011), au Brésil (Langer et al. 1999 ; Leal et al. 2004 ; Cabreira et al. 2011), en Chine (Young 1941, 1942 ; Bai et al. 1990 ; Zhang & Yang 1994 ; Sekiya 2010), aux États-Unis (Marsh 1885 ; Rowe et al. 2010 ; Sertich & Loewen 2010), au Lesotho

(Ellenberger & Ellenberger 1956 ; Gauffre 1993 ; Peyre de Fabrègues et al. 2014) et enfin, en Inde (Kutty et al. 2007 ; Novas et al. 2011) (Fig.2). Des campagnes de terrain et de fouilles continuent d'être menées dans la plupart de ces régions, et du nouveau matériel attend partout d'être étudié (obs. pers.).

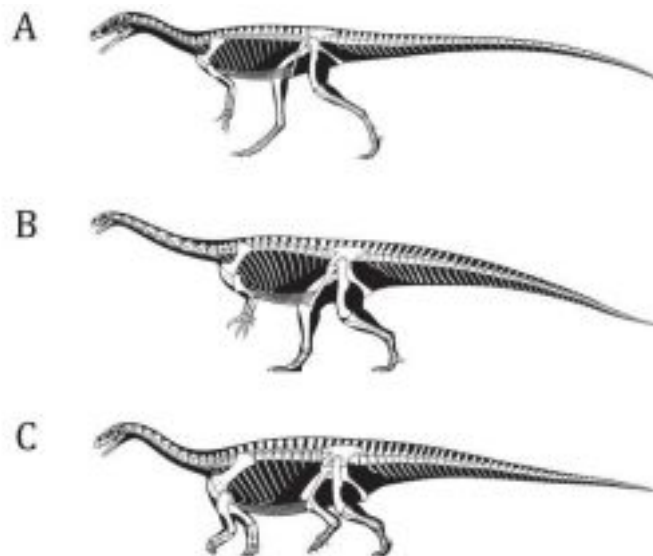


Figure 3. Illustration des trois principaux morphotypes reconnus actuellement au sein des sauropodomorphes basaux. **[A]** *Panphagia protos* (Scott Hartman 2013). **[B]** *Massospondylus carinatus* (Scott Hartman 2014). **[C]** *Melanorosaurus readi* (Scott Hartman 2014). Pas à l'échelle.

Au Trias, les premiers représentants des sauropodomorphes sont en majorité bipèdes et de petite taille (Galton & Upchurch 2004). Les plus vieux spécimens proviennent de niveaux datés du Carnien, il y a environ 230 millions d'années (Ezcurra 2010 ; Sereno et al. 2013). Ils ont une anatomie légère (Fig.3A), très proche de celle des théropodes basaux comme *Guaibasaurus* ou *Herrerasaurus* (Martínez & Alcober 2009 ; Ezcurra 2010). Des formes plus robustes apparaissent au

cours du Trias et perdurent jusqu'au Jurassique inférieur (Pliensbachien – Toarcien). Elles constituent un « noyau » de taxons (« core prosauropods ») avec une anatomie et des proportions homogènes (Fig.3B). Certains spécimens ont une morphologie encore plus robuste (Fig.3C), et sont considérés comme plus proches des sauropodes (Allain & Läng 2009). Ils sont censés représenter des formes de transition, bipèdes facultatives ou quadrupèdes obligatoires, dont certains traits anatomiques évoquent déjà les sauropodes (Yates & Kitching 2003 ; Bonnan & Yates 2007). Au début du Jurassique, les premiers sauropodes se diversifient. Ils sont quadrupèdes, soutenus par de solides membres columnaires, ce qui va entraîner une augmentation significative de la taille de certaines espèces, qui peuvent atteindre jusqu'à 40 m de long (Upchurch et al. 2004a).

La diversification rapide des formes de prosauropodes, qui est à l'origine de ces trois morphotypes et

l'apparition des premiers sauropodes rendent malaisée la compréhension de l'histoire évolutive des sauropodomorphes au Trias et au Jurassique inférieur. Elles sont indirectement responsables de nombreux conflits phylogénétiques. Les sauropodomorphes basaux, d'abord considérés comme un groupe monophylétique (Sereno 1989, 1999 ; Galton 1990 ; Gauffre 1996 ; Benton et al. 2000 ; Galton & Upchurch 2004 ; Barrett et al. 2005), ont plus récemment été décrits comme un ensemble paraphylétique (Yates 2003a, 2007a, 2007b ; Smith & Pol 2007 ; Yates et al. 2010 ; Pol et al. 2011). L'ajout de formes considérées comme plus proches des sauropodes a entraîné l'apparition d'un clade central comprenant une dizaine de genres (Yates & Kitching 2003 ; Galton & Upchurch 2004 ; Yates 2004 ; Upchurch et al. 2007), et posé le problème de la définition phylogénétique du clade Sauropoda (Allain & Läng 2009 ; Peyre de Fabrègues et al. 2015a). Plus récemment, l'ajout aux matrices de formes de saurischiens parmi les plus anciennes connues a eu des conséquences sur la base de l'arbre et posé la question de la définition du clade Sauropodomorpha (Martínez & Alcober 2009 ; Cabreira et al. 2011 ; Martínez et al. 2011 ; Sereno et al. 2013).

Le travail présenté dans les pages qui suivent est, avant tout, le résultat des missions menées par des équipes françaises au Lesotho depuis les années 1950. Il repose sur la découverte de trois spécimens de sauropodomorphes basaux, dont deux inédits, récoltés entre 1955 et 2010. Ces spécimens viennent des localités de Maphutseng (Trias supérieur), Thabana Morena (Trias supérieur) et d'Ha Noosi (Jurassique inférieur), et représentent de nouveaux genres de sauropodomorphes basaux. Ils sont ici au cœur d'une étude anatomique et systématique de ce groupe.

Cette thèse est subdivisée en deux grandes parties presque indépendantes, formées de deux chapitres chacune : la première partie est consacrée aux prosauropodes du Lesotho et la seconde aux relations phylogénétiques des sauropodomorphes. Le premier chapitre propose une remise en contexte des spécimens qui vont être décrits ensuite, en abordant les aspects géologiques, mais aussi historiques, des missions au Lesotho. Une revue complète des missions françaises menées au

Lesotho apparaît ici pour la première fois. Le deuxième chapitre comprend les descriptions anatomiques des nouveaux genres de sauropodomorphes basaux. Il se décompose en trois grandes parties, la description d'un squelette subcomplet provenant d'Ha Noosi, qui a fait l'objet de présentations de poster dans des congrès internationaux (Peyre de Fabrègues et al. 2014, 2015b), la description des restes de plusieurs individus prélevés dans le bone bed de Maphutseng (Ellenberger & Ellenberger 1956), et la redescription (Peyre de Fabrègues & Allain 2016) du matériel fragmentaire de *Melanorosaurus thabanensis* (Gauffre 1993) trouvé à Thabana Morena. Dans le troisième chapitre, la méthode de cladistique comparée (Sereno 2009) est appliquée à trois analyses phylogénétiques récentes axées sur les relations de parenté au sein des sauropodomorphes. Cette

partie a fait l'objet d'une publication (Peyre de Fabrègues et al. 2015a). Elle est suivie par la liste des caractères anatomiques issue de la fusion des trois matrices analysées. Ces caractères sont triés et examinés afin de ne conserver que ceux avec des états définis, pouvant être utilisés ultérieurement dans une analyse phylogénétique. Le quatrième et dernier chapitre propose une analyse phylogénétique préliminaire réalisée à partir des données extraites dans le chapitre précédent et basée sur un nouvel échantillonnage taxonomique incluant les taxons inédits du Lesotho.

II. MÉTHODES ET NOMENCLATURE

Tous les fossiles présentés dans cette thèse ont été préparés au MNHN par B. Le Dimet, C. Bouillet et Y. Despres. Toutes les photographies ont été réalisées au MNHN également, par L. Cazes et P. Loubry. De même pour les dessins, pour lesquels les vertèbres, ainsi que les reconstitutions, ont été faites par S. Fernandez, le dessin de la main a été réalisé par C. Letenneur et ceux du crâne par moi-même.

Sur toutes les photographies, la source de lumière se trouve en haut à gauche du cadre. Cela a été modifié dans quelques planches seulement, généralement pour rendre la planche plus lisible. C'est notamment le cas pour les figures II.111 et II.118 du chapitre II.

Les descriptions utilisent la terminologie anatomique traditionnelle plutôt que la vétérinaire pour les orientations (c'est-à-dire « antérieur » et « postérieur », plutôt que « cranial » et caudal »). Pour les descriptions de vertèbres, la terminologie établie par Wilson (1999, 2012) est utilisée pour les lames et celle pour les fosses associées également (Wilson et al. 2011). Les abréviations anatomiques (p. 19) ont été volontairement laissées dans leur version anglophone pour les lames et les fosses, afin de faciliter leur identification.

Dans l'ensemble du manuscrit, le clade Sauropodomorpha est défini de la manière suivante : « Le clade le plus inclusif comprenant *Saltasaurus loricatus* et pas *Passer domesticus*, *Triceratops horridus* » (définition « stem-based », Sereno 2007). « Prosauropodes » et « sauropodomorphes basaux » sont considérés comme des synonymes. Le mot prosauropode provient à l'origine de la dénomination du clade Prosauropoda (Huene 1920), créé afin d'englober un ensemble de taxons de sauropodomorphes basaux considérés comme étant monophylétiques. Cette monophylie n'est plus d'actualité, et le terme « prosauropodes » est ici utilisé pour désigner un ensemble paraphylétique équivalent aux « sauropodomorphes basaux ». Les sauropodomorphes basaux sont définis comme l'ensemble des sauropodomorphes n'appartenant pas au clade Sauropoda (Marsh 1878), la définition de Sauropoda utilisée étant la définition « node-based » originale de Salgado et al. (1997) : « Le plus récent ancêtre commun de *Vulcanodon karibaensis* et des Eusauropoda et tous ses descendants »

(Peyre de Fabrègues et al. 2015a). Les Eusauropoda sont définis de la manière suivante : « Le clade le moins inclusif comprenant *Shunosaurus* et *Saltasaurus* » (définition « node based », Upchurch et al. 2004a).

III. MATÉRIEL DE COMPARAISON

Ci-dessous, l'ensemble des taxons de sauropodomorphes susceptibles d'être cités dans les comparaisons accompagnant les descriptions anatomiques du chapitre II et dans les discussions du chapitre III, avec le matériel et les publications correspondants consultés. Les numéros soulignés correspondent au matériel que j'ai pu étudier lors de mes visites de collections. Les trois taxons décrits dans cette thèse sont mis en évidence en gras.

SAUROPODOMORPHES BASAUX

Aardonyx celestae BP/1/6254 ; Yates et al. 2010

Adeopapposaurus magnai PVSJ 610 ; PVSJ 568 ; PVSJ 569 ; Martínez 2009 *Anchisaurus polyzelus*
AM 41/109 ; YPM 208 ; YPM 1883 ; Galton 1976 ; Fedak & Galton 2007 ; Yates 2010

Antetonitrus ingenipes BP/1/4952 ; McPhee et al. 2014

Blikanasaurus cromptoni SAM-PK-K403 ; Galton & Van Heerden 1985, 1998 *Camelotia borealis* Galton 1998

Chromogisaurus novasi PVSJ 845 ; Ezcurra 2010 ; Martínez et al. 2013a *Coloradisaurus brevis* PVL 3967 ; PVL 5904 ; Apaldetti et al. 2013, 2014 *Efraasia minor* Galton 1984 ; Yates 2003

Eoraptor lunensis PVSJ 512 ; Sereno et al. 2013

Eucnemesaurus entaxonis McPhee et al. 2015b

Prosauropode d'Ha Noosi MNHN.F.LES400

Jingshanosaurus xinwaensis Zhang & Yang 1994

Lamplughsaura dharmaramensis Kutty et al. 2007

Leoneriasaurus taquetrensis MPEF-PV 1663 ; Pol et al. 2011

Lessemsaurus sauropoides PVL 4822 ; Pol & Powell 2007a

Leyesaurus marayensis PVSJ 706 ; Apaldetti et al. 2011

Lufengosaurus huenei IVPP V15 ; Young 1941 ; Barrett et al. 2005 MNHN.F.LES153 ; LES54 ; LES169 ; LES397 ; LES32 ; LES155

Prosauropode de Maphutseng «

Kholumolomosaurus ellenbergerorum »

; LES168 ; LES376 ; LES386 ; LES379 ; LES159 ; LES375a ; LES378 ; LES152 ; LES394 ; LES381m ; LES147 ; LES26 ; LES92 ; LES93 ; LES76 ; LES29 ; LES374 ; LES89 ; LES81 ; LES82 ; LES381c ; LES77

Massospondylus carinatus BP/1/4934 ; BP/1/5241 ; BP/1/4779 ; BP/1/5247 ; BP/1/4924 ;
BP/1/4693 ; Sues et al. 2004 ; MNHN.F.LES15

Melanorosaurus readi NM QR3314 ; NM QR1551 ; SAM-PK-3449 ; SAM-PK-3450 *Meroktenos thabanensis* MNHN.F.LES16 ; MNHN.F.LES351

Mussaurus patagonicus MLP 61-III-20-22 ; MLP 61-III-20-23 ; MLP 68-II-27-1 ; Pol & Powell 2007b ; Otero & Pol 2013

9

Pampadromaeus barberenai Cabreira et al. 2011 ; Müller et al. 2016 *Panphagia protos* PVSJ 874 ; Martínez & Alcober 2009 ; Martínez et al. 2013b

Plateosaurus longiceps MB.R.1937 ; MB.R.4402 ; MB.R.4404 ; MB.R.4416 *Pulanesaura eocollum* McPhee et al. 2015a

Riojasaurus incertus PVL 3808

Ruehleia bedheimensis MB.R.4718 ; MB.R.4430 ; Galton 2001 *Sarhsaurus aurifontanalis* MCZ 8893 ; TMM 43646-2 ; Rowe et al. 2010 *Saturnalia tupiniquim* MCP 3845-PV ; MCP 3846-PV ; Langer et al. 1999 ; Langer 2003 ; Langer et al. 2007

Sefapanosaurus zastronensis BP/1/386 ; BP/1/7409–7455 ; Otero et al. 2015 *Seitaad ruessi* Sertich & Loewen 2010

Thecodontosaurus antiquus Benton et al. 2000

Unaysaurus tolentinoi UFSM11069 ; Leal et al. 2004

Xixiposaurus suni Sekiya 2010

Yunnanosaurus huangi IVPP V20 ; IVPP V505 ; Young 1942 ; Barrett et al. 2007

SAUROPODES

Apatosaurus ajax Upchurch et al. 2004b

Camarasaurus Osborn & Mook 1921 ; Madsen et al. 1995 ; McIntosh et al. 1996

Lapparentosaurus madagascariensis MNHN.MAA.1-214 ; MNHN.MAA.300-497

Omeisaurus tianfuensis He et al. 1984, 1988

Shunosaurus lii Zhang et al. 1984 ; Zhang 1988 ; Chatterjee & Zheng 2002 *Tazoudasaurus naimi* Allain & Aquesbi 2008 ; Allain com. pers.

10

BIBLIOGRAPHIE

ALLAIN R. et AQUESBI N. 2008. « Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco ». *Geodiversitas*, volume 30 : p. 345–424.

- ALLAIN R.** et **LÄNG É.** 2009. « Origine et évolution des saurischiens ». *Comptes Rendus Palevol*, volume 8 : p. 243–256.
- APALDETTI C., MARTINEZ R.N., ALCOBER O.A.** et **POL D.** 2011. « A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina ». *PLoS ONE*, volume 6 : p. e26964.
- APALDETTI C., MARTINEZ R.N., POL D.** et **SOUTER T.** 2014. « Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Union Basin, northwestern Argentina ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 34 : p. 1113–1132.
- APALDETTI C., POL D.** et **YATES A.M.** 2013. « The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications ». *Palaeontology*, volume 56 : p. 277–301.
- BAI Z., YANG J.** et **WANG G.** 1990. « *Yimenosaurus*, a new genus of Prosauropoda from Yimen County, Yunnan province ». *Yuxiwenebo (Yuxi Culture and Scholarship)*, volume 1 : p. 14–23.
- BARRETT P.M., UPCHURCH P.** et **XIAO-LIN W.** 2005. « Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 25 : p. 806–822.
- BARRETT P.M., UPCHURCH P., ZHOU X.-D.** et **WANG X.-L.** 2007. « The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 150 : p. 319–341.
- BENTON M.J., JUUL L., STORRS G.W.** et **GALTON P.M.** 2000. « Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the upper Triassic of southwest England ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 20 : p. 77–108.
- BONAPARTE J.F.** 1967. « Dos nuevas "faunas" de reptiles triásicos de Argentina ». *Gondwana Symposium Proceedings and Papers*, volume 1 : p. 283–306.
- BONAPARTE J.F.** 1978. « *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia–Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formacion Los Colorados, Triasico Superior de La Rioja, Argentina ». *Ameghiniana*, volume 15 : p. 327–332.
- BONAPARTE J.F.** 1999. « Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha ». *Ameghiniana*, volume 36 : p. 115–187.
- BONAPARTE J.F.** et **VINCE M.** 1979. « El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos, (Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina ». *Ameghiniana*, volume 16 : p. 173–182.
- BONNAN M.F.** et **YATES A.M.** 2007. « A new description of the forelimb of the basal sauropodomorph *Melanorosaurus*: implications for the evolution of pronation, manus shape and quadrupedalism in sauropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 157–168.
- BUCKLAND W.** 1824. « Notice on *Megalosaurus* or great fossil lizard of Stonefield ». *Transactions of the Geological Society of London*, volume 21 : p. 390–397.
- CABREIRA S.F., SCHULTZ C.L., BITTENCOURT J.S., SOARES M.B., FORTIER D.C., SILVA L.R.** et **LANGER M.C.** 2011. « New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil ». *Naturwissenschaften*, volume 98 : p. 1035–1040.

CHATTERJEE S. et **ZHENG Z.** 2002. « Cranial anatomy of *Shunosaurus*, a basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of China ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 136 : p. 145–169.

ELLENBERGER F. et **ELLENBERGER P.** 1956. « Le gisement de Dinosauriens de Maphutseng ». *Compte-Rendu*

sommaire de la Société géologique de France, volume 8 : p. 99–101.

EZCURRA M.D. 2010. « A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny ». *Journal of Systematic Palaeontology*, volume 8 : p. 371–425.

FEDAK T.J. et GALTON P.M. 2007. « New information on the braincase and skull of *Anchisaurus polyzelus* (Lower Jurassic, Connecticut, USA; Saurischia: Sauropodomorpha): implications for sauropodomorph systematics ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 245–260.

GALTON P.M. 1973. « On the anatomy and relationships of *Efraasia diagnostica* (Huene) n. gen., a prosauropod dinosaur (Reptilia: Saurischia) from the Upper Triassic of Germany ». *Paläontologische Zeitschrift*, volume 47 : p. 229–255.

GALTON P.M. 1976. « Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America ». *Postilla*, volume 169 : p. 1–98.

GALTON P.M. 1984. « An early prosauropod dinosaur from the Upper Triassic of Nordwürttemberg, West Germany ». *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B*, volume 106 : p. 1–25.

GALTON P.M. 1985. « Notes on the Melanorosauridae, a family of large prosauropod dinosaurs (Saurischia: Sauropodomorpha) ». *Geobios*, volume 18 : p. 671–676.

GALTON P.M. 1990. « Basal Sauropodomorpha - Prosauropoda » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 320–344.

GALTON P.M. 1998. « Saurischian dinosaurs from the Upper Triassic of England: *Camelotia* (Prosauropoda, Melanorosaridae) and *Avalonianus* (Theropoda, ? Carnosauria) ». *Palaeontographica Abteilung A* : p. 155–172.

GALTON P.M. 2001. « Prosauropod dinosaurs from the Upper Triassic of Germany » dans Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (ed.), *Actas de las I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Junta de Castilla y León, Burgos, Spain : p. 25–92.

GALTON P.M. et UPCHURCH P. 2004. « Prosauropoda » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria*. 2^e édition, University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 232–258.

GALTON P.M. et VAN HEERDEN J. 1985. « Partial hindlimb of *Blikanasaurus cromptoni* n. gen. and n. sp., representing a new family of prosauropod dinosaurs from the upper triassic of South Africa ». *Geobios*, volume 18 : p. 509–516.

GALTON P.M. et VAN HEERDEN J. 1998. « Anatomy of the prosauropod dinosaur *Blikanasaurus cromptoni* (Upper Triassic, South Africa), with notes on the other tetrapods from the lower Elliot Formation ». *Paläontologische Zeitschrift*, volume 72 : p. 163–177.

GALTON P.M., YATES A.M. et KERMACK D. 2007. « *Pantydraco* n. gen. for *Thecodontosaurus caducus* Yates, 2003, a basal sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic or Lower Jurassic of South Wales, UK ». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, volume 243 : p. 119–125.

GAUFFRE F.-X. 1993. « The most recent Melanorosauridae (Saurischia, Prosauropoda), Lower Jurassic of Lesotho, with remarks on the prosauropod phylogeny ». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, volume 11 : p. 648–654.

GAUFFRE F.-X. 1996. *Phylogénie des dinosaures prosauropodes et étude d'un nouveau prosauropode du Trias supérieur d'Afrique australe*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France : 156 p.

HAUGHTON S.H. 1924. « Fauna and stratigraphy of the Stormberg series ». *Annals of the South African Museum*,

volume 12 : p. 323–497.

HE X., LI K., CAI K. et GAO Y. 1984. « *Omeisaurus tianfuensis*—a new species of *Omeisaurus* from Dashanpu, Zigong, Sichuan ». *Journal of Chengdu College of Geology*, volume 2 : p. 13–32.

HUENE F. von. 1908. « Die Dinosaurier der europäischen Triasformationen mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkommnisse ». *Geologische und Paläontologische Abhandlungen*, volume 1 (supplément) : p. 1–419.

HUENE F. von. 1920. « Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien ». *Zeitschrift für Induktive Abstammungs und Vererbungslehre*, volume 22 : p. 209–212.

HUENE F. von. 1932. « Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte ». *Monographien zur Geologie und Palaeontologie*, volume 4 : p. 1–361.

KUTTY T.S., CHATTERJEE S., GALTON P.M. et UPCHURCH P. 2007. « Basal sauropodomorphs (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Jurassic of India: their anatomy and relationships ». *Journal of Paleontology*, volume 81 : p. 1218–1240.

LANGER M.C. 2003. « The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil) ». *PaleoBios*, volume 23 : p. 1–30.

LANGER M.C., ABDALA F., RICHTER M. et BENTON M.J. 1999. « A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil ». *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la terre et des Planètes*, volume 329 : p. 511–517.

LANGER M.C., FRANÇA M.A.G. et STEFAN G. 2007. « The pectoral girdle and forelimb anatomy of the stem sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Upper Triassic, Brazil) ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 113–137.

LEAL L.A., AZEVEDO S.A.K., KELLNER A.W.A. et DA ROSA Á.A.S. 2004. « A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil ». *Zootaxa*, volume 690 : p. 1–24.

MADSEN J.H., MACINTOSH J.S. et BERMAN D.S. 1995. « Skull and atlas-axis complex of the Upper Jurassic sauropod *Camarasaurus* Cope (Reptilia: Saurischia) ». *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, volume 31 : p. 1–115.

MANTELL G. 1825. « Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, volume 115 : p. 179–186.

MANTELL G.A. 1833. *The geology of the south-east of England*. Longman, London : 376 p.

MARSH O.C. 1878. « Principal characters of American Jurassic dinosaurs ». *American Journal of Science*, volume 16 : p. 411–416.

MARSH O.C. 1885. « Names of extinct reptiles ». *American Journal of Science*, volume 29 : p. 169.

MARTÍNEZ R.N. 2009. « *Adeopapposaurus mognai*, gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha), with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 29 : p. 142–164.

MARTÍNEZ R.N. et ALCOBER O.A. 2009. « A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha ». *PLoS One*, volume 4 : p. e4397.

MARTÍNEZ R.N., APALDETTI C. et ABELIN D. 2013a. « Basal sauropodomorphs from the Ischigualasto Formation ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 32 : p. 51–69.

MARTÍNEZ R.N., HARO J.A. et APALDETTI C. 2013b. « Braincase of *Panphagia protos* (Dinosauria,

Sauropodomorpha) ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 32 : p. 70–82.

MARTÍNEZ R.N., SERENO P.C., ALCOBER O.A., COLOMBI C.E., RENNE P.R., MONTAÑEZ I.P. et CURRIE B.S. 2011. « A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea ». *Science*, volume 331 : p. 206–210.

McINTOSH J.S., MILLER W.E., STADTMAN K.L. et GILLETTE D.D. 1996. « The osteology of *Camarasaurus lewisi* (Jensen, 1988) ». *Brigham Young University Geology Studies*, volume 41 : p. 73–95.

McPHEE B.W., BONNAN M.F., YATES A.M., NEVELING J. et CHOINIÈRE J.N. 2015a. « A new basal sauropod from the pre-Toarcian Jurassic of South Africa: evidence of niche-partitioning at the sauropodomorph–sauropod boundary? ». *Scientific reports*, volume 5.

McPHEE B.W., CHOINIÈRE J.N., YATES A.M. et VIGLIETTI P.A. 2015b. « A second species of *Eucnemesaurus* Van Hoepen, 1920 (Dinosauria, Sauropodomorpha): new information on the diversity and evolution of the sauropodomorph fauna of South Africa's lower Elliot Formation (latest Triassic) ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 35 : p. e980504.

McPHEE B.W., YATES A.M., CHOINIÈRE J.N. et ABDALA F. 2014. « The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of Sauropoda ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 171 : p. 151–205.

MEYER H. von. 1837. « Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet. (*Plateosaurus engelhardti*) ». *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* : p. 314–316.

MÜLLER R.T., LANGER M.C., CABREIRA S.F. et DIAS-DA-SILVA S. 2016. « The femoral anatomy of *Pampadromaeus barberenai* based on a new specimen from the Upper Triassic of Brazil ». *Historical Biology*, volume 28 : p. 656–665.

NOVAS F.E., EZCURRA M.D., CHATTERJEE S. et KUTTY T.S. 2011. « New dinosaur species from the Upper Triassic upper Maleri and lower Dharmaram Formations of central India ». *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, volume 101 : p. 333–349.

OSBORN H.F. et MOOK C.C. 1921. « *Camarasaurus, Amphicoelias*, and other sauropods of Cope ». *Memoirs of the American Museum of Natural History*, volume 3 : p. 251–387.

OTERO A., KRUPANDAN E., POL D., CHINSAMY A. et CHOINIÈRE J. 2015. « A new basal sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 174 : p. 589–634.

OTERO A. et POL D. 2013. « Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha) ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 33 : p. 1138–1168.

OWEN R. 1842. « Report on British Fossil Reptiles, Part II » dans *Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science*. John Murray, London, England : p. 60–204.

OWEN R. 1854. *Descriptive catalogue of the fossil organic remains of Reptilia and Pisces contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*. Taylor & Francis, London : 212 p.

PEYRE DE FABRÈGUES C. et ALLAIN R. 2016. « New material and revision of *Melanorosaurus thabanensis*, a basal sauropodomorph from the Upper Triassic of Lesotho ». *PeerJ*, volume 4 : p. e1639.

PEYRE DE FABRÈGUES C., ALLAIN R. et BARRIEL V. 2015a. « Root causes of phylogenetic incongruence observed within basal sauropodomorph interrelationships ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 175 : p. 569–586.

PEYRE DE FABRÈGUES C., ALLAIN R., NYABELA P., FALCONNET J. et BATTAIL B. 2014. « A new large basal sauropodomorph from the Early Jurassic upper Elliot Formation of Lesotho » dans *Society of Vertebrate Paleontology*. Meeting Program & Abstracts : p. 204.

PEYRE DE FABRÈGUES C., ALLAIN R., NYABELA P., FALCONNET J. et BATTAIL B. 2015b. « A new large basal sauropodomorph from the Early Jurassic upper Elliot Formation of Lesotho » dans *2nd Young Natural Scientists' Meeting*. Abstract book : p. 35.

POL D., GARRIDO A. et CERDA I.A. 2011. « A new sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the sauropod-type sacrum ». *PLoS ONE*, volume 6 : p. e14572.

POL D. et POWELL J.E. 2007a. « New information on *Lessemsaurus sauropoides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 223–243.

POL D. et POWELL J.E. 2007b. « Skull anatomy of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Patagonia ». *Historical Biology*, volume 19 : p. 125–144.

RILEY H. et STUTCHBURY S. 1836. « A description of various fossil remains of three distinct saurian animals discovered in the autumn of 1834, in the Magnesian Conglomerate on Durdham Down, near Bristol ». *Proceedings of the Geological Society of London*, volume 2 : p. 397–399.

ROWE T.B., SUES H.-D. et REISZ R.R. 2010. « Dispersal and diversity in the earliest north american sauropodomorph dinosaurs, with a description of a new taxon ». *Proceedings of the Royal Society of London B*, volume 278 : p. 1044–1053.

SALGADO L., CORIA R.A. et CALVO J.O. 1997. « Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence ». *Ameghiniana*, volume 34 : p. 3–32.

SEKIYA T. 2010. « A new prosauropod dinosaur from the Early Jurassic Lower Lufeng Formation in Lufeng, Yunnan ». *Global Geology*, volume 29 : p. 6–15.

SERENO P.C. 1989. « Prosauropod monophyly and basal sauropodomorph phylogeny ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 9 : p. 38A.

SERENO P.C. 1997. « The origin and evolution of dinosaurs ». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, volume 25 : p. 435–489.

SERENO P.C. 1999. « Evolution of dinosaurs ». *Science*, volume 284 : p. 2137–2147.

SERENO P.C. 2007. « Basal Sauropodomorpha: historical and recent phylogenetic hypothesis, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889) ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 261–289.

SERENO P.C. 2009. « Comparative cladistics ». *Cladistics*, volume 25 : p. 624–659.

SERENO P.C., FORSTER C.A., ROGERS R.R. et MONETTA A.M. 1993. « Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria ». *Nature*, volume 361 : p. 64–66.

SERENO P.C., MARTÍNEZ R.N. et ALCOBER O.A. 2013. « Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 32 : p. 83–179.

SERTICH J.J.W. et LOEWEN M.A. 2010. « A new basal sauropodomorph dinosaur from the Lower Jurassic Navajo Sandstone of Southern Utah ». *PLoS ONE*, volume 5 : p. e9789.

SMITH N.D. et POL D. 2007. « Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica ». *Acta Paleontologica Polonica*, volume 52 : p. 657–674.

SUES H.-D., REISZ R.R., HINIC S. et RAATH M.A. 2004. « On the skull of *Massospondylus carinatus* Owen, 1854 (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Elliot and Clarens Formations (Lower Jurassic) of South Africa ». *Annals of Carnegie Museum*, volume 73 : p. 239–257.

UPCHURCH P., BARRETT P.M. et DODSON P. 2004a. « Sauropoda » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria*. 2^e édition, University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 259–322.

UPCHURCH P., BARRETT P.M. et GALTON P.M. 2007. « A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 57–90.

UPCHURCH P., TOMIDA Y. et BARRETT P.M. 2004b. « A new specimen of *Apatosaurus ajax* (Sauropoda: Diplodocidae) from the Morrison Formation of Wyoming, USA ». *National Science Museum Monographs, Tokyo*, volume 26 : p. 1–108.

VAN HOEPEN E.C.N. 1920. « Contributions to the knowledge of the reptiles of the Karroo Formation. 6. Further dinosaurian material in the Transvaal Museum ». *Annals of the Transvaal Museum*, volume 7 : p. 93–141.

WILSON J.A. 1999. « A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 19 : p. 639–653.

WILSON J.A. 2012. « New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs ». *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, volume 32 : p. 91–110.

WILSON J.A., D'EMIC M.D., IKEJIRI T., MOACDIEH E.M. et WHITLOCK J.A. 2011. « A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs ». *PLoS ONE*, volume 6 : p. e17114.

YATES A.M. 2003a. « A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs ». *Journal of Systematic Palaeontology*, volume 1 : p. 1–42.

YATES A.M. 2003b. « The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany ». *Palaeontology*, volume 46 : p. 317–337.

YATES A.M. 2004. « *Anchisaurus polyzelus* (Hitchcock): the smallest known sauropod dinosaur and the evolution of gigantism among sauropodomorph dinosaurs ». *Postilla*, volume 230 : p. 1–58.

YATES A.M. 2007a. « Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalia rex* Galton ». *Historical Biology*, volume 19 : p. 93–123.

YATES A.M. 2007b. « The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria) ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 9–55.

YATES A.M. 2010. « A revision of the problematic sauropodomorph dinosaurs from Manchester, Connecticut and the status of *Anchisaurus* Marsh ». *Palaeontology*, volume 53 : p. 739–752.

YATES A.M., BONNAN M.F., NEVELING J., CHINSAMY A. et BLACKBEARD M.G. 2010. « A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, volume 277 : p. 787–794.

YATES A.M., BONNAN M.F. et NEVELING J. 2011. « A new basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 31 : p. 610–625.

YATES A.M. et KITCHING J.W. 2003. « The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, volume 270 : p. 1753–

YOUNG C.C. 1941. « A complete osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (gen. et sp. nov.) from Lufeng, Yunnan, China ». *Palaeontologia Sinica C*, volume 7 : p. 1–53.

YOUNG C.C. 1942. « *Yunnanosaurus huangi* Young (gen. et sp. nov.), a new Prosauropoda from the Red Beds at Lufeng, Yunnan ». *Bulletin of the Geological Society of China*, volume 22 : p. 63–104.

ZHANG Y. 1988. *The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. Sauropod dinosaurs (1): Shunosaurus*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China : 89 p.

ZHANG Y. et YANG D. 1994. *A new complete osteology of Prosauropoda in Lufeng Basin, Yunnan, China*. Yunnan Publishing House of Science and Technology, Kunming : 100 p.

ZHANG Y., YANG D. et PENG G. 1984. « New materials of *Shunosaurus* from the Middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan ». *Journal of the Chengdu College of Geology*, volume 2 : p. 1–12.

ABRÉVIATIONS ANATOMIQUES

a	fsn	épine neurale	pm
ac	fsp	excroissance osseuse	po
ace ana ar	gl	pathologique épiphyse	pocdf podl poz
as	hpo iat	frontal	pp
asc	iax	fosse acromiale	ppd
bo	ic	fosse du carré	ppdl ppo
bd	j	fosse cuboïde	ppr
bpt	l	fenêtre antéorbitaire	ppu
bs	li	fenêtre infratemporelle	pra
c	angulaire	fenêtre post-temporelle	prar
ca	acromion	fenêtre supratemporelle	prcdf prdl
cap cav	acétabulum	foramen inframeckelien	prf
cc	arc neural de l'atlas	foramen magnum	prpl
ccn	articulaire	fenêtre mandibulaire externe	prpo prz
cd	astragale	foramen obturateur	ps
cdf	anneau sclérotique	fosse olécrânienne	psf
cdp cf	basioccipital	fosse poplitéale	psl
cl	bourrelet dorsal	fosse radiale	pt
cla	processus basiptérygoïdes	foramen sous narinaire	ptr
clm cm	basisphénoïde	foramen splénial	qj
cn	carré	cavité glénoïde	qv
co	centrum de l'atlas	hyposphène	rss
cof	capitulum	intercentrum de l'atlas	sa
cot	cavité pathologique	intercentrum de l'axis	scu
cr	côte cervicale	intercoronoïde	se
csa	crête cnémiale	jugal	so
ct	côte dorsale	lacrymal	sp
cu	fosse centrodiapophysaire	lame iliaque	spol
d	crête deltopectorale	ls	sq
dp	condyle fibulaire	m	tb
ec	condyle latéral	n	tf
en	concavité latérale	nex	tm
eo	cloison médiale de l'acétabulum	nh	th
ep	condyle médial	o	tpu
f	canal neural	ol	tu
fac	coracoïde	p	tub
fc	foramen du coracoïde	pad	v
fcu	tubercule du coracoïde	pal	4t
feao feit fept fest fime fm	condyle radial (latéral)	pam pbp	lame de la scapula
fme fo	crête supracétabulaire	pc	maxillaire
fol	centrum	pcdl	nasal
fp	condyle ulnaire (médial)	pil	narine externe
fr	dentaire	pis	nerf hypoglosse (nerf crânien XII)
	diapophyse	pl	orbite
	ectoptérygoïde	plo	

olécrâne	fosse postzygapophysaire	préfrontal	sillon extenseur
pariétal	centrodiapophysaire lame	lame prézygoparapophysaire	supraoccipital
processus antérodistal	postzygodiapophysaire	processus paroccipital	splénial
processus antérolatéral	postzygapophyse	prézygapophyse	lame suprapostzygapophysaire
processus antéromédial	parapophyse	parasphénoïde	squamosal
processus basiptérygoïde	processus postérodistal	fosse postspinale	tubercules basaux
processus cultriforme	lame paradiapophysaire	lame postspinale	tête fémorale
lame	processus postacétabulaire	ptérygoïde	tubérosité médiale
postérocentrodiapophysaire	processus préacétabulaire	petit trochanter	tête humérale
pédoncule iliaque	pédoncule pubien	quadratojugal	tablier pubien
pédoncule ischiatique	proatlas	quille ventrale	tubercule postzygapophysaire
palatin	préarticulaire	ride bordant l'insertion du	tuberculum
plaque obturatrice	fosse prézygapophysaire	<i>serratus superficialis</i>	vomer
prémaxillaire	centrodiapophysaire lame	surangulaire	quatrième trochanter
postorbitaire	prézygodiapophysaire	surface de contact avec l'ulna	

Main et pied

cd3 carpien distal 3

ce centrale

td3 tarsien distal 3

I, II, III, IV, V métapode ou doigt I à V

I-x phalange x du doigt I

Vertèbres

C cervicale

Ca caudale

D dorsale

S sacrée

ABRÉVIATIONS INSTITUTIONNELLES

AM Amherst College Museum, Amherst, Massachusetts, États-Unis

AMNH American Museum of Natural History, New York, New York, États-Unis **BP** Evolutionary Studies Institute,

Johannesburg, Afrique du Sud (anciennement Bernard Price Institute) **CM** Carnegie Museum of Natural History,

Pittsburgh, Pennsylvanie, États-Unis **CPSGM** Collections Paléontologiques du Service Géologique du Maroc, Rabat, Maroc

IVPP Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Pékin, Chine **MB** Museum für Naturkunde, Berlin,

Allemagne

MCP Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre, Brésil

MCZ Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, États-Unis **MLP** Museo de

La Plata, La Plata, Argentine

MNHN Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

MPEF Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentine

MPM Museo Regional Provincial 'Padre M.J. Molina', Río Gallegos, Santa Cruz, Argentine **NM QR**

National Museum, Bloemfontein, Afrique du Sud

OUMNH Oxford University Museum of Natural History, Oxford, Angleterre

PVL Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentine **PVSJ** Instituto y Museo de Ciencias

Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentine **SAM-PK** Iziko South African Museum, Cape Town,

Afrique du Sud

SMNS Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Allemagne

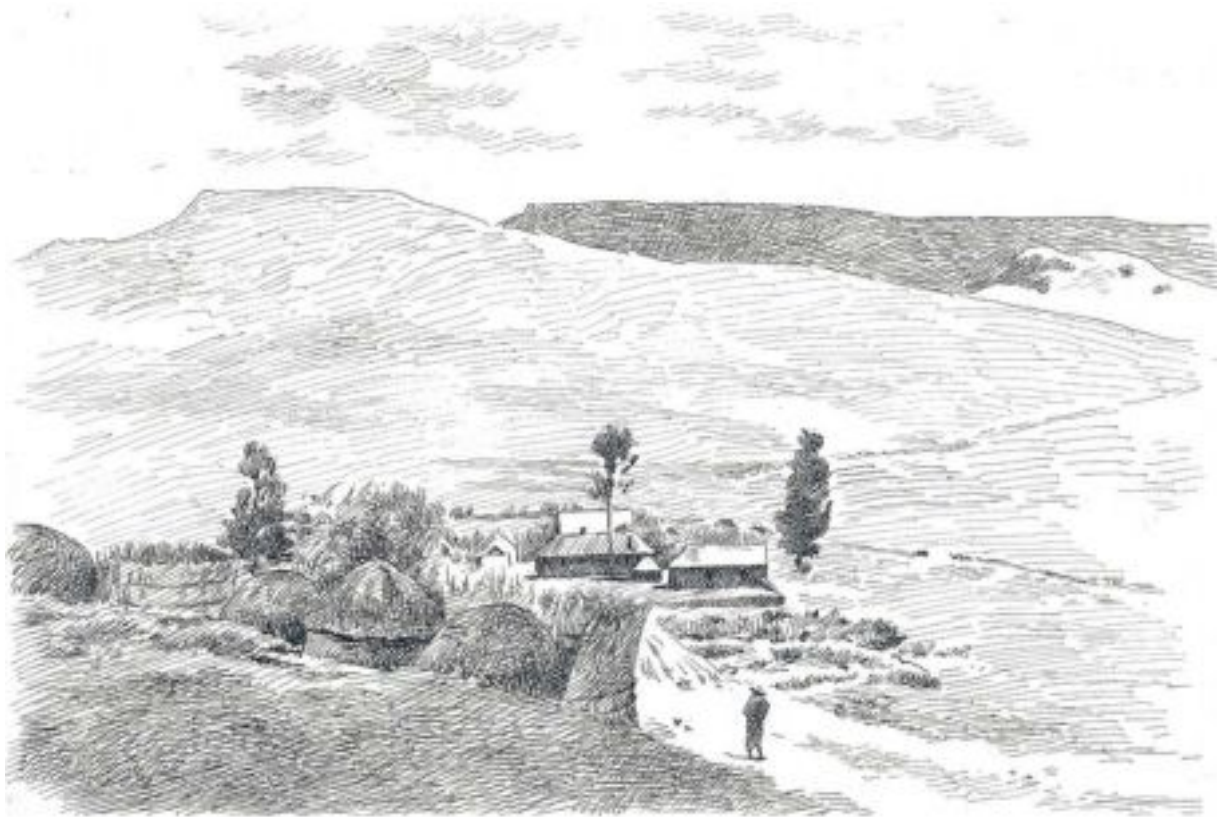
TMM Texas Memorial Museum, Austin, Texas, États-Unis

UFSM Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brésil

YPM Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven, Connecticut, États-Unis

CHAPITRE I

Contexte historique et géologique



CHAPITRE I CONTEXTE HISTORIQUE ET GÉOLOGIQUE

Illustration de la page de garde du chapitre I : Station de Cana, Lesotho par **F. Christol, 1882** (© Défap).

I. HISTORIQUE ET GÉOGRAPHIE DU LESOTHO

1. Bref aperçu historique

Le territoire du Lesotho est peuplé de chasseurs-cueilleurs, les bochimans, depuis la préhistoire. Ces derniers, relativement isolés jusqu'au XVII^e siècle, sont progressivement rejoints par des groupes d'éleveurs venant chercher refuge dans les montagnes. Au XIX^e, plusieurs ethnies s'unifient sous l'influence d'un grand chef nommé Moshoeshoe. On voit alors apparaître sur certaines cartes, à partir des années 1830, le terme « Bassoutou » (annexe 1). Au même moment, à Paris, la « Société des missions évangéliques parmi les peuples non chrétiens » décide de créer une mission africaine. Les quatre premiers missionnaires français arrivent au Cap de Bonne-Espérance en 1829. Un second groupe de trois personnes vient renforcer la mission en 1833. Le chef Moshoeshoe, ayant entendu parler de l'arrivée de ces missionnaires et désireux de les rencontrer pour qu'ils l'aident à pacifier son

pays, envoie quelques centaines de têtes de bétail au Cap afin d'employer les Français. Le troupeau n'arrivera jamais à destination, mais les Français, mis au courant de l'affaire, se dirigent alors avec un guide vers le Lesotho. C'est ainsi que, le 28 juin 1833, Eugène Casalis, Thomas Arbousset et Constant Gosselin rencontrent Moshoeshe. C'est le début d'une longue histoire franco-lesothane.

Le Lesotho étant constamment menacé par les incursions des Boers de l'État libre d'Orange (ancêtres des Afrikaners actuels, colons majoritairement d'origine hollandaise qui s'établissent en Afrique du Sud à partir de 1652), Moshoeshe se résigne à négocier avec les Britanniques en 1868. Le territoire lesothan* devient alors une Colonie de la Couronne, sous le nom de Basutoland. Moshoeshe meurt en 1870 et, un an plus tard, les Britanniques confient le territoire à la Colonie du Cap. En 1879, le Premier ministre de la Colonie du Cap ordonne le désarmement de tous les peuples indigènes. Dans leur majorité, les Basotho refusent de rendre les armes, celles-ci leur étant indispensables en cas de nouvelles attaques des Boers. Le pays se rebelle contre les autorités du Cap, qui envoient un corps expéditionnaire chargé de rétablir l'ordre. Mais ce qui ne devait être qu'une courte campagne militaire se transforme en « guerre des fusils », qui va durer deux ans. Les Britanniques de la Colonie du Cap, tenus en défaite, rappellent leurs troupes et renoncent à administrer le Basutoland. Ce dernier redevient une colonie de la Couronne britannique en 1884, gérée comme un protectorat. Cette situation dure jusqu'en 1966, date à laquelle le Royaume-Uni donne son indépendance au Basutoland, qui reprend le nom de Lesotho. Actuellement, le Lesotho est une monarchie constitutionnelle, gouvernée par le roi Letsie III, descendant direct de Moshoeshe.

* Pour plus de clarté dans le texte qui suit, voici les termes relatifs au pays du Lesotho :

lesothan(e) : qui se rapporte au Lesotho ; **sesotho** : langue de l'ethnie sotho, majoritaire au Lesotho ; **Mosotho** : personne d'ethnie sotho ; **Basotho (sans s)** : personnes (avec s !) d'ethnie sotho.

2. Géographie et paléogéographie

Le Lesotho est un pays d'Afrique australe, montagneux et peu étendu, d'environ 30 000 km² de superficie. Ce pays a deux particularités géographiques : il s'agit du pays avec l'altitude moyenne la plus élevée au monde (plus de 1 400 m), et il n'est frontalier qu'à un seul autre pays, l'Afrique du Sud, dans laquelle il est totalement enclavé (Fig.I.1A). Le Lesotho est divisé en dix districts et sa capitale, Maseru, se situe près de la frontière nord-ouest formée par la rivière Mohokare (appelée ainsi par les Basotho, elle porte aussi le nom de Caledon) (Fig.I.1B). Le territoire du Lesotho est parcouru par de nombreux cours d'eau. Le fleuve Senqu (aussi appelé Orange), qui prend sa source dans les montagnes du Drakensberg (et se dirige vers l'ouest et donc l'océan Atlantique) est le plus important de ces cours d'eau. Il forme une profonde vallée dans la partie sud du territoire.

Au début du Mésozoïque, alors que la Pangée commence à se fragmenter, l'Afrique est accolée à l'Amérique du Sud à l'ouest et à l'Antarctique et l'Inde à l'est (Scotese 2001). Cette proximité est attestée par la mise en place de la grande province ignée basaltique Karoo Ferrar il y a 183 millions

d'années, commune aux quatre continents et qui s'étend de l'Amérique du Sud à la Nouvelle Zélande. À cette époque, au Jurassique inférieur, le Lesotho, situé dans la partie sud de l'ancien supercontinent, est à proximité de deux autres masses continentales gondwaniennes : l'Amérique du Sud et l'Antarctique (Fig.I.1C).



Figure I.1. Situations géographique et paléogéographique du Lesotho. **[A]** Localisation actuelle. **[B]** Carte du Lesotho montrant la position de la capitale du pays et le découpage en districts. **[C]** Localisation au Jurassique inférieur (- 193 Ma).

II. CONTEXTE GÉOLOGIQUE

Le Supergroupe du Karoo affleure dans sept pays africains, dont l'Afrique du Sud et le Lesotho. Le bassin du Karoo *sensu stricto* (c.-à-d. le Supergroupe du Karoo, duquel on soustrait quelques affleurements indifférenciés) s'étend essentiellement sur ces deux pays (Fig.I.2A). Il couvre environ 300 000 km², soit les deux tiers du territoire de l'Afrique du Sud, ainsi que la totalité du territoire du Lesotho (Smith 1990). Ce dernier est donc exclusivement formé de roches appartenant au bassin du Karoo : les roches volcaniques du Drakensberg (basaltes et rhyolites) recouvrent la majeure partie du territoire à l'est et au centre. Les roches sédimentaires, elles, affleurent sur toute la partie ouest et nord-ouest du pays, ainsi que dans une bonne partie de la vallée de l'Orange où le fleuve, par l'intermédiaire de l'érosion, les a remises à l'affleurement (Schlüter 2008) (Figs.I.2A&3).

Le bassin du Karoo est subdivisé en cinq grands groupes, représentant 100 millions d'années (280 à

180 Ma) de sédimentation : de ces cinq, trois seulement affleurent au Lesotho. En effet, les parties les plus anciennes du Supergroupe du Karoo : les roches des Groupes de Dwyka et de l'Ecca, respectivement datées du Carbonifère supérieur et du Permien inférieur, n'affleurent pas au Lesotho (Schmitz & Rooyani 1987) (Fig.I.2A). Les niveaux stratigraphiques les plus bas qui y sont exposés appartiennent au Groupe de Beaufort et sont datés du Permien supérieur (Schmitz & Rooyani 1987 ; Rubidge 1995). Les niveaux stratigraphiques les plus récents auxquels on peut accéder au Lesotho sont les roches volcaniques datées de la fin du Jurassique inférieur du Groupe du Drakensberg (Schmitz & Rooyani 1987 ; Grab et al. 2005).

Entre le Beaufort et le Drakensberg, le Groupe du Stormberg est daté du Trias supérieur au Jurassique inférieur (Bordy et al. 2004b). La limite supérieure du Groupe du Stormberg est datée du Pliensbachien grâce aux basaltes du Drakensberg (Jones et al. 2001). Sa limite inférieure a été estimée au Carnien par Anderson & Anderson (1983), qui ont daté la Formation de Molteno à l'aide de la flore fossile (Fig.I.2B). Le Groupe du Stormberg est subdivisé en trois formations distinctes d'abord repérées par Dunn (1878) et appelées Coal Measures, Red Beds et Cave Sandstone. L'appellation Coal Measures est très rapidement remplacée par Molteno (Ellenberger et al. 1964 ; Ginsburg 1964 ; Anderson & Anderson 1970 ; Visser 1984). Quelques années plus tard, les formations sont formellement désignées sous les noms de Formation de Molteno, d'Elliot et de Clarens par le *South African Committee for Stratigraphy* (1980) (Kitching & Raath 1984).

D'abord peu renseignées, la biostratigraphie et la datation du Groupe du Stormberg ont été enrichies par les travaux des Ellenberger (Ellenberger et al. 1964 ; Ellenberger 1970), d'Anderson & Anderson (1970), puis par ceux de Kitching & Raath (1984), Olsen & Galton (1984) et, plus récemment, par ceux de Knoll (2004, 2005).

27

Figure I.2. [A] Carte géologique du bassin du Karoo en Afrique du Sud et au Lesotho (modifiée d'après Schlüter 2006 : fig. 196). **[B]** Détails des formations, de la lithologie et des biozones du Groupe du Stormberg mises en corrélation avec une échelle des temps géologiques et la mise en place de la province ignée Karoo Ferrar (© J. Falconnet).

28

Au sein du Groupe du Stormberg, au Lesotho, aucun reste osseux n'a été découvert à ce jour dans la Formation de Molteno ; seuls des restes de plantes et d'invertébrés y sont rapportés (Turner 1978 ; Anderson & Anderson 1983). Les Formations d'Elliot et de Clarens, en revanche, renferment à la fois des pistes de tétrapodes (Ellenberger et al. 1963 ; Ellenberger 1970, 1972, 1974a ; Smith et al. 2009 ; Wilson et al. 2009 ; Marsicano et al. 2014) et des restes fossiles de divers groupes, essentiellement

de sauropodomorphes basaux (Haughton 1924 ; Ellenberger et al. 1964 ; Ellenberger 1970 ; Kitching & Raath 1984). La Formation d'Elliot repose sur la Formation de Molteno, avec laquelle elle est diachrone, et est recouverte de manière conforme par la Formation de Clarens. L'Elliot est subdivisé en deux membres : un inférieur et un supérieur (Bordy et al. 2004c). L'âge de la limite entre ces deux membres n'est pas établi avec certitude (Knoll 2005 ; Bordy & Eriksson 2015), cependant l'Elliot inférieur est généralement considéré comme datant du Trias supérieur alors que l'Elliot supérieur est généralement considéré du Jurassique inférieur (Olsen & Galton 1984 ; Smith & Kitching 1997 ; Bordy et al. 2004b) (Fig.1.2B). À la suite de Stockley (1947), les Ellenberger ont intégré à plusieurs reprises le terme « Transition Beds » dans leur découpage stratigraphique (Ellenberger et al. 1964 ; Ellenberger 1970), mais cette terminologie n'est plus utilisée et ce niveau est désormais considéré comme l'équivalent du membre supérieur de la Formation d'Elliot (Bordy et al. 2004b). Des biozones ont été définies par Kitching & Raath (1984) sur la base de fossiles de sauropodomorphes basaux, qui sont les plus abondants dans les couches des Formations d'Elliot et de Clarens. Ainsi, les restes attribués au genre *Euskelosaurus* sont considérés comme typiques de l'Elliot inférieur et ceux de *Massospondylus* représentatifs de l'Elliot supérieur et de la Formation de Clarens (Fig.1.2B). Cette assertion est toujours valable, au détail près qu'*Euskelosaurus* est à l'heure actuelle considéré comme un *nomen dubium* par de nombreux auteurs et que, par conséquent, la biozone correspondante devrait être renommée (Yates 2004).

D'un point de vue sédimentologique, la Formation d'Elliot est formée de grès fins à grossiers en alternance avec des dépôts de siltites et d'argilites, sur une épaisseur variant latéralement de 28 à 480 mètres (Visser 1984 ; Smith et al. 2009 ; Bordy & Eriksson 2015). Cette Formation d'Elliot représente la plus grande durée d'enregistrement continu du Karoo, étant donné qu'elle équivaut à environ 40 millions d'années de sédimentation ininterrompue (Bordy & Eriksson 2015). La couleur rouge des grès est typique de cette Formation : c'est d'ailleurs ce qui lui a valu sa première appellation de « Red Beds ». Malgré tout, certains auteurs ont pu mettre en évidence des différences de composition ou de sédimentation des grès des membres inférieur et supérieur de l'Elliot, qui peuvent être corrélées avec les biozones définies par Kitching & Raath (1984), prouvant que l'on a bien affaire à deux unités lithostratigraphiques différentes (Bordy et al. 2004c). Knoll (2005) maintient également que les deux membres sont bien distincts d'un point de vue biostratigraphique et lithostratigraphique.

D'un point de vue paléoenvironnemental, Ellenberger écrivait déjà en 1970 : « Nous divisons le Stormberg en deux phases : une phase inférieure (phase A) relativement chaude et humide, divisée en 7 zones, et une phase supérieure (phase B) relativement chaude, mais steppique et aride, également divisée en 7 zones. » (Ellenberger 1970 : p. 343). Il plaçait alors le membre inférieur de la Formation d'Elliot dans la phase A, alors que son membre supérieur était dans la phase B. Cette

assertion n'était pas complètement fautive, étant donné que l'on considère aujourd'hui que la Formation d'Elliot est une succession de grès et d'argiles fluviatiles qui se sont accumulés dans le centre du bassin du Karoo sous des conditions climatiques de plus en plus arides. Le paléoenvironnement correspondant serait donc une plaine alluviale aride dominée par des argilites rougeâtres témoins d'inondations successives (Smith et al. 2009).

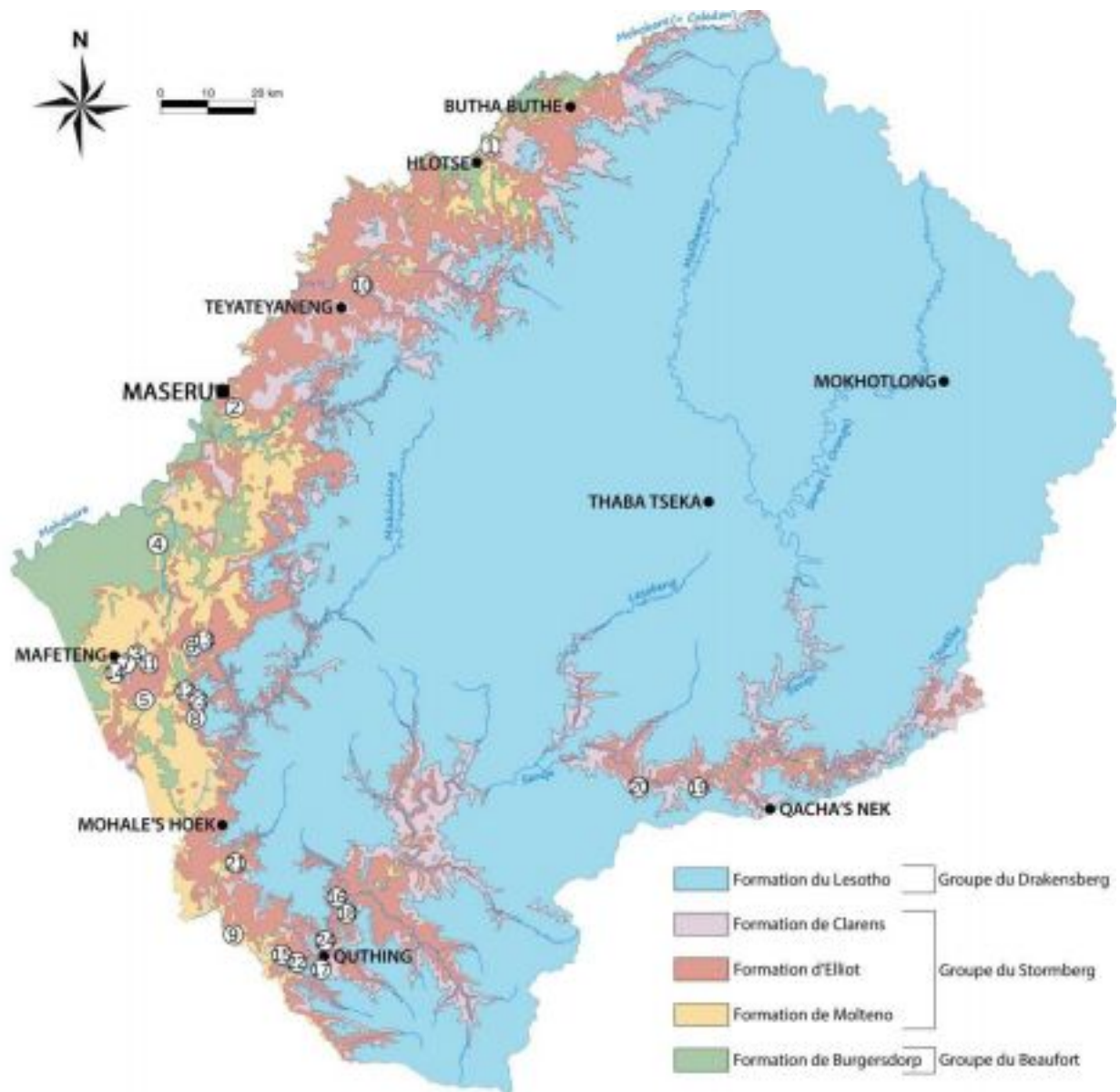


Figure I.3. Carte géologique du Lesotho (© R. Allain) où sont indiqués les 24 principaux gisements ayant livré des restes osseux.

Actuellement, on décompte au Lesotho au moins 24 gisements ayant livré des restes osseux de vertébrés (Fig.I.3). Pour la majorité d'entre eux, nous disposons de fossiles dans les collections du MNHN. La plupart se situent dans l'ouest du pays, trois dans le nord, et deux, dont celui d'Ha Noosi, dans le sud (Fig.I.3 ; Tab.I.1). Sur ces 24 gisements, neuf (numéros 1 à 9) appartiennent au membre inférieur de la Formation d'Elliot et 11 (numéros 10 à 20) à son membre supérieur. Les sites 21 à 23, Maphutseng, Masitisi et Thabana Morena, sont les trois seuls où l'on trouve à la fois des

affleurements du Trias et du Jurassique. L'âge des terrains du gisement situé à Ntho (numéro 24), dans le district de Quthing, n'a pas encore pu être établi (Tab.I.1).

Tableau I.1. Liste des principaux gisements ayant livré des restes osseux au Lesotho.

No	Gisement	Membre de la Formation d'Elliot affleurant
1	Subeng	Leribe Membre inférieur
2	Botsabelo	Maseru Membre inférieur
3	Ha Qobete	Membre inférieur
4	Qolo	Membre inférieur
5	Maboloka	Membre inférieur
		Mafeteng
6	Mahlakeng	Membre inférieur
7	Matheneng	Membre inférieur
8	Seboka	Membre inférieur
9	Morobong	Mohale's Hoek Membre inférieur
10	Ha Mosethe	Berea Membre supérieur
11	Likhoele	Membre supérieur
12	Montolivet	Membre supérieur
		Mafeteng
13	Thaba Tšoeu	Membre supérieur
14	Tsekong	Membre supérieur
15	Alwyns' Kop	Membre supérieur
16	Ha Potomane	Membre supérieur
		Quthing
17	Moyeni	Membre supérieur
18	Pokane	Membre supérieur
19	Ha Noosi	Qacha's Nek
20	Ha Ralekoala	Membre supérieur
21	Maphutseng	Mohale's Hoek Membres inférieur et supérieur
22	Masitisi	Quthing Membres inférieur et supérieur
23	Thabana Morena	Mafeteng Membres inférieur et supérieur
24	Ntho	Quthing Inconnu

III. FAUNE ASSOCIÉE

La richesse fossilifère du Lesotho n'est plus à prouver (contra Boonstra 1947). Malgré des affleurements qui s'étendent sur seulement un cinquième du territoire, les roches sédimentaires datées du Permien inférieur au Jurassique inférieur ont livré, depuis le XIX^e siècle, des milliers de fossiles de plantes, d'invertébrés et de vertébrés. La situation et l'histoire du Lesotho ont fait que la plus grande partie du matériel prélevé a souvent été étudiée par des équipes sud-africaines, anglaises ou françaises, assistées par des Basotho.

Dans le groupe des métazoaires, les invertébrés sont représentés par des crustacés et des insectes (Fig.I.4 ; Tab.I.2). Le nombre de taxons d'insectes est inconnu étant donné que ces derniers sont généralement identifiés au niveau de la famille et qu'il n'existe pas de liste exhaustive des genres connus au Lesotho à ce jour. Les dernières publications faisaient état d'au moins 333 espèces d'insectes recensées, uniquement dans la Formation de Molteno, mais pour le Lesotho et l'Afrique du Sud (Anderson & Anderson 1997).

Nous avons vu plus haut que quatre formations fossilifères sont à l'affleurement au Lesotho (Fig.I.3).

Dans le Groupe du Beaufort, seul un taxon de cynodonte est connu dans la Formation de Burgersdorp. Dans le Groupe du Stormberg, la Formation de Molteno ne contient, à ce jour, que des fossiles de plantes et d'insectes. La Formation d'Elliot comprend exclusivement des fossiles de tétrapodes, la taphocénose y est représentative d'un écosystème continental. Avec au moins 17 taxons identifiés, c'est la formation la plus riche. La Formation de Clarens, quant à elle, a livré principalement des restes d'invertébrés (Tab.I.2).

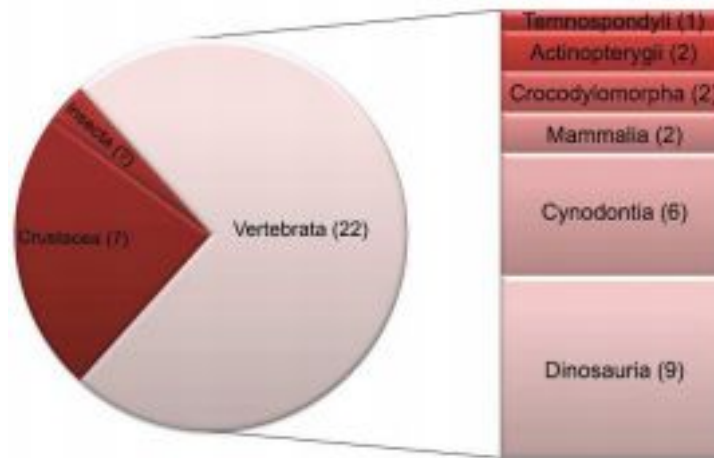


Figure I.4. Diagramme illustrant la représentation des différents taxons fossiles découverts au Lesotho, avec le détail des taxons de vertébrés.

Tableau I.2. Liste des taxons fossiles de métazoaires découverts au Lesotho, publiés entre 1884 et 2016 et présentés de manière chronostratigraphique. Ils sont accompagnés de la publication qui correspond, non pas à la création de l'espèce concernée, mais à la première fois où ce matériel a été signalé au Lesotho.

Groupe	Formations	Taxons	Sites
STORMBERG	Clarens	Crustacea <i>Asmussia loockii</i> (Tasch 1984) <i>Cornia haughtoni</i> (Tasch 1984) <i>Cyzicus (Euestheria) draperi</i> (Boonstra 1947) <i>Cyzicus (Euestheria) stockleyi</i> (Tasch 1984) <i>Cyzicus (Euestheria) thaboningensis</i> (Tasch 1987) <i>Estheria</i> sp. (Loup 1963) <i>Palaeolimnadia</i> sp. (Tasch 1987)	Thabaneng (Mafeteng) Thabaneng (Mafeteng) Cana (Berea) (Ellenberger 1970) Mofoka's Store (Maseru) Thabaneng (Mafeteng) Matelile (Mafeteng) Thabaneng (Mafeteng)
		Insecta Termitidae indet. (Bordy et al. 2004a)	?
		Actinopterygii <i>Endemichthys likhoeli</i> (Forey & Gardiner 1973) <i>Semionotus capensis</i> (Du Toit 1904)	Likhoele (Mafeteng) Leribe, Mpharane, Tetele etc. (Ellenberger 1970)
		Ornithischia <i>Lycorhinus</i> sp. (Porro et al. 2010)	Maboloka (Mohale's Hoek)
	supérieure	Temnospondyli <i>Brachyopoidea</i> indet. (Dutuit & Ginsburg 1982)	Alwyns' Kop (Quthing)
		Mammaliaformes <i>Erythrotherium parringtoni</i> (Crompton 1964) <i>Megazostrodon rudnerae</i> (Crompton & Jenkins 1968)	Tsekong (Mafeteng) Pokane (Quthing)
		Cynodontia <i>Diarthrogathus</i> sp. ? (Battail com. pers.) <i>Likhoelia ellenbergeri</i> (Ginsburg 1961) <i>Tritylodon longaevis</i> (Dwen 1884)	Thabana Morena (Mafeteng) Likhoele (Mafeteng) Thaba Tsoeu (Mafeteng)
		Crocodylomorpha <i>Lesothosuchus charigi</i> (Whetstone & Whybrow 1983) <i>Orthosuchus stormbergi</i> (Nash 1968)	Lithipeng (Mohale's Hoek) Vallée de l'Orange (Qacha's Nek)
		Sauropodomorpha <i>Massospondylus</i> sp. (Kitching & Raath 1984)	Alwyns' Kop, Ha Noosi, Likhoele, Masitisi, Montolivet etc.
		Ornithischia <i>Abriktosaurus consors</i> (Hopson 1975) <i>Fabrosaurus australis</i> (Ginsburg 1964) <i>Heterodontosaurus</i> sp. (Weishampel 1990) <i>Lesothosaurus diagnosticus</i> (Galton 1978)	Ha Noosi (Qacha's Nek) Likhoele (Mafeteng) ? (Quthing) Likhoele (Mafeteng)
inférieure		Cynodontia <i>Pattsia likhoelensis</i> (Lees & Mills 1983) <i>Scalenodontoides macrodontes</i> (Crompton & Ellenberger 1957)	Thaba ea Litau (Mafeteng) Morobong (Mohale's Hoek)
		Sauropodomorpha <i>Euskelosaurus browni</i> (Weishampel 1990) <i>Meroktenos thabaniensis</i> (Costedoat 1962)	? (Leribe) Thabana Morena (Mafeteng)
Molteno		Insecta Proparagryllacrididae indet. etc. (Anderson & Anderson 1983)	Mazenod (Maseru)
		BEAUFORT	Burgersdorp
Ornithischia Heterodontosauridae indet. (Porro et al. 2010)	Whitehill (Qacha's Nek)		

IV. DES FRANÇAIS ET DES FOSSILES

La France a une longue histoire commune avec le Lesotho. Amorcée pour des motifs religieux, elle se

teinta, au fil du temps, de dimensions ethnologique et scientifique que l'on retrouve aujourd'hui dans les écrits des missionnaires les plus curieux. Ainsi, l'objectif de cette partie n'est pas de retracer l'histoire de la paléontologie au Lesotho ; cela a déjà été fait, de manière très exhaustive d'ailleurs, par Ambrose en 2005. Les onze années qui ont passées depuis n'ont pas apporté un lot important de nouveautés, mais ont tout de même vu plusieurs publications paraître, notamment sur des restes d'un temnospondyle (Steyer & Damiani 2005) et d'un cynodonte (Battail 2006), des pistes fossiles (Smith et al. 2009 ; Wilson et al. 2009), un nouveau sauropodomorphe basal juvénile (Knoll 2010), du matériel d'ornithischien issu de plusieurs localités (Porro et al. 2010), une piste de temnospondyle (Marsicano et al. 2014) et, pour terminer, la révision de *Melanorosaurus thabanensis* (Peyre de Fabrègues & Allain 2016). Dans les paragraphes qui suivent, je m'efforcerai de retracer le lien qui s'étend de 1833 à 2016, entre les Français qui ont foulé le sol lesothan et les fossiles qu'ils y ont découverts.

Comme dit plus haut, les premiers missionnaires occidentaux viennent s'installer en Afrique australe au début du XIX^e siècle. Parmi eux se trouvent plusieurs Français, dont les premiers vont poser les pieds sur le continent africain en 1829 (annexe 2). Au Lesotho, ce sont les missionnaires qui, les premiers, vont transcrire le sesotho (qui est, comme la majorité des langues bantoues, orale avant tout) à l'écrit, par le biais de l'alphabet latin. Ils vont également laisser de nombreux documents, lettres et ouvrages, dans lesquels on peut trouver mention de la découverte de fossiles.

1. Les premiers tâtonnements

En 1833, trois missionnaires envoyés par la Société des missions évangéliques de Paris entrent en contact avec les Basotho (Casalis 1859, 1886 ; Jacottet 1912). L'un d'eux, T. Arbousset (Fig.I.5B), est le premier à signaler la présence de fossiles au Lesotho (Ambrose 2005). Dans une lettre datée de juin 1845, il parle de fossiles trouvés sur une montagne au nord-est du Lesotho (probablement très proche, voire sur la frontière actuelle) en ces termes : « Les pétrifications de poisson étaient six à sept huîtres que j'avais arrachées d'un banc de pierres où elles sont très nombreuses. Il est situé vers les sources du Calédon à 8 ou 9000 pieds au-dessus du niveau de la mer. » (Lettre non publiée AL320, archives du Défap, Paris ; Fig.I.5C). Cette information, bien que rapportée en 1845, provient très probablement du voyage d'exploration entrepris par T. Arbousset de mars à mai 1836 (Arbousset 1842, 1932 ; Ambrose 2005) (Fig.I.5A).

On ne trouve pas d'autres écrits sur d'éventuels restes fossiles par les missionnaires de la première génération. Cependant, P. Ellenberger écrira plus tard : « E. Casalis et Th. Arbousset ont remarqué il y a plus de 100 ans les remarquables dalles à grandes empreintes tridactyles fréquentes dans les grès fins du Cave Sandstone (Stormberg supérieur). » (Ellenberger 1955).

Il faut ensuite attendre les années 1880, et la deuxième génération de missionnaires, pour qu'il soit question de fossiles. Il s'agit cette fois d'une dalle à empreintes située à Morija (Fig.I.6). Elle est citée pour la première fois dans le journal lesothan *Leselinyana la Lesotho* (comprendre « la petite lumière du Lesotho », journal créé par les missionnaires) en 1885 (Ambrose 2005), mais elle fut sans doute remarquée par les missionnaires bien avant cette date. La dalle étant recouverte d'empreintes tridactyles, Hermann Dieterlen titra son article *Nonyana ea Makhuarane* (l'oiseau de Makhoarane, le nom d'origine de Morija). Morija étant une des stations protestantes principales du Lesotho, de nombreux missionnaires y sont passés au cours du temps et y ont observé la dalle. Ainsi, elle est citée dans plusieurs écrits et on peut la voir dessinée dans le livre de Frédéric Christol (Christol 1900 : p. 301), un missionnaire de la troisième génération, accompagnée du texte suivant : « Ici, au Lessouto, nous aimerions bien savoir quelque chose sur la configuration géologique, parfois si étrange, de ce pays et aussi sur les énormes empreintes pétrifiées d'oiseaux ou de lézards, qu'on voit sur les rochers de la montagne qui domine la station de Morija et qu'on rencontre, dit-on, dans

35

différents endroits du Sud africain. » (Fig.I.6A). Une photo de cette fameuse dalle à empreintes est enfin publiée en 1912, sans toutefois prendre la peine d'y associer un texte autre que la légende : « Empreintes fossiles (Morija) » (Dieterlen & Kohler 1912 : p. 34) (Fig.I.6B).

Dans son livre de 1900, F. Christol parle aussi, très ponctuellement, de « fragments de bois ou d'os pétrifiés » sans donner davantage de détails (Christol 1900 : p. 154).

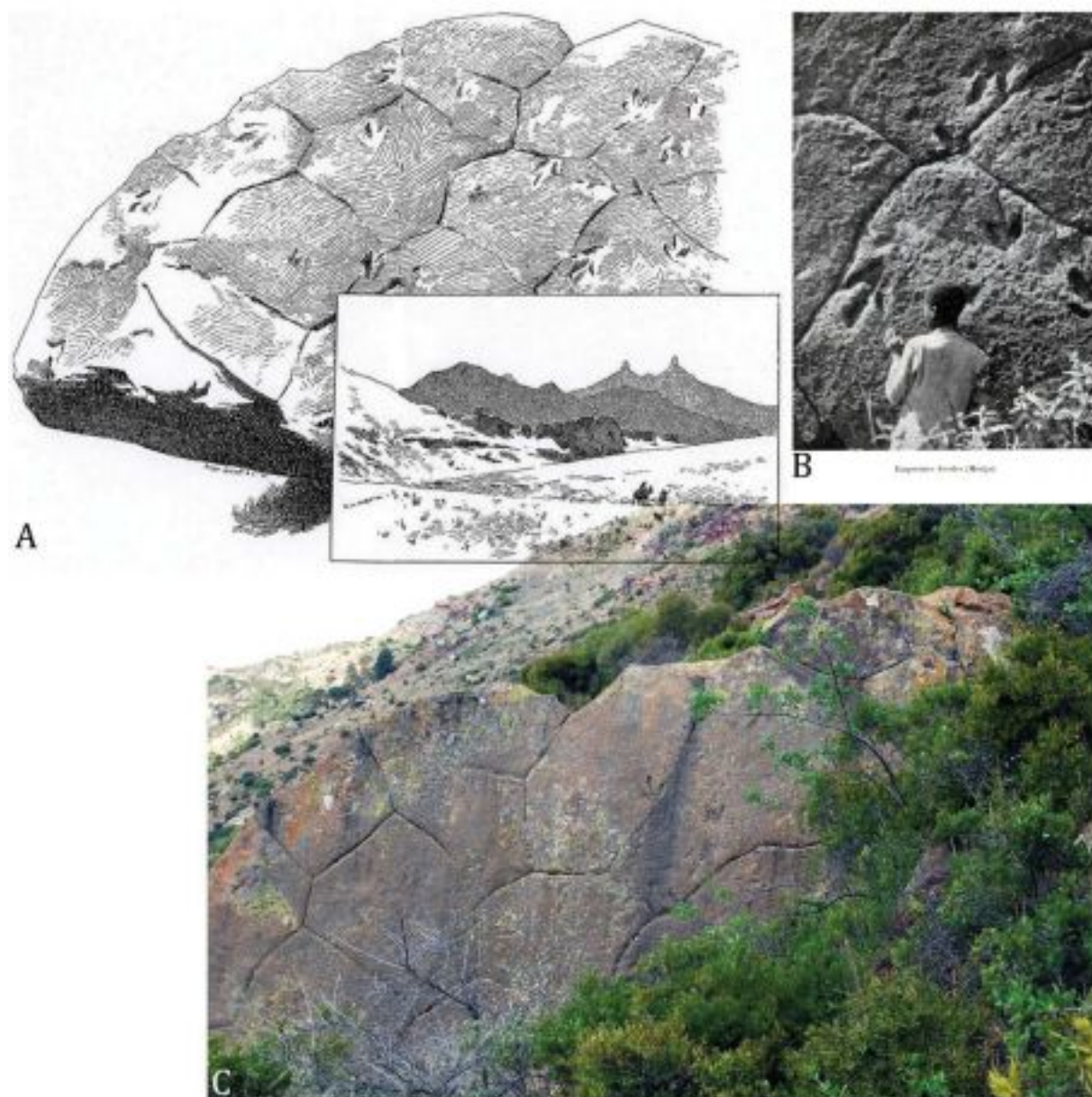


Figure I.6. Dalle à empreintes de Morija. **[A]** Dessin de Frédéric Christol, présenté dans son livre « Au Sud de l'Afrique » de 1900. **[B]** Première photo de la dalle, publiée dans le « Livre d'or de la mission du Lessouto » en 1912. **[C]** La même dalle, en 2008, entourée par la végétation (© R. Allain).

Les découvertes suivantes ont été faites par le premier Ellenberger à avoir foulé le sol du Lesotho. Il s'agit de David-Frédéric Ellenberger, appartenant à la deuxième génération de missionnaires et arrivé au Lesotho en 1861. Il n'y a pas de trace laissée par D.-F. Ellenberger lui-même à propos des découvertes qu'il a faites, mais il semblerait qu'il ait trouvé, dans les années 1890, de nombreux « poissons » fossiles dans la Formation de Clarens, sur les bords de la rivière Tele et près de la localité de Qomoqomong (sud-ouest du Lesotho, non loin de la station de Masitisi qu'il avait fondée en

1866) (Ellenberger et al. 1964 ; Ambrose 2005). La plupart de ces fossiles ont été perdus. Il semblerait cependant que certains aient été amenés à Paris bien plus tard, bien que leur localisation actuelle soit inconnue (Guffroy 1956 ; Ambrose 2005).

À la fin du XIX^e siècle, les missionnaires protestants avaient fondé 15 stations : 2 au Griqualand Est et 13 au Lesotho, disposées à intervalles à peu près réguliers du nord-est au sud-ouest du pays (Fig.I.7). La localisation de ces stations est importante, car ce sont là des points de passage et de rassemblement et, surtout, des endroits où s'établiront les prochaines générations de missionnaires. Ce sera donc dans les environs de ces missions que, naturellement, les premières prospections seront faites.

Figure I.7. Carte du Lesotho réalisée par le missionnaire F.-H. Krüger et le cartographe M. Borel en 1891. Mise en évidence d'une corrélation entre les stations des missionnaires protestants (en rouge) et l'emplacement approximatif des gisements que l'on connaît actuellement (en bleu).

37

Victor Ellenberger est né en 1879 à la station de Masitisi (Fig.I.8A). De retour au Lesotho en 1918 il fut, comme son père (D.-F. Ellenberger), pasteur et missionnaire. Il se maria avec Évangéline Christol (fille de F. Christol) avec laquelle il eut six enfants. V. Ellenberger parcourut tout le Lesotho durant sa carrière et y découvrit ainsi plusieurs gisements (Ellenberger 1955). Il s'investit beaucoup dans l'archéologie, particulièrement dans les dernières années de sa vie, et transmet sa passion à plusieurs de ses enfants. L'un d'entre eux, Paul Ellenberger, suivit les traces de son père et ses deux grands pères avant lui : après des études de théologie, il pratiqua un peu en France puis retourna au Lesotho, pour y être missionnaire (Fig.I.8).

Figure I.8. Environs de Masitisi, 1968 (© B. Battail). **[A]** Maison familiale, construite sous des couches géologiques datant du Jurassique par D.-F. Ellenberger, fin des années 1860. **[B]** Paysages proches de Masitisi. Les roches extrêmement claires caractéristiques de la Formation Clarens se repèrent facilement. Au-dessous se situe la Formation de l'Elliot. **[C]** P. Ellenberger en train de prospecter, accompagné d'un évangéliste mosotho (décembre 1968).

2. Les frères Ellenberger et les premières fouilles paléontologiques au Lesotho Paul

Ellenberger arrive au Lesotho en 1953 puis en 1955, il y organise déjà les premières véritables fouilles accompagné de son frère, François, géologue et de deux collègues sud-africains, Alfred W. Crompton (National Museum, Bloemfontein) et R. F. Ewer (Rhodes University, Grahamstown) (Tab.I.3). Les fouilles, financées par le CNRS, commencent à Maphutseng [site n°21 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], tout près de la station de Bethesda. La même année, P. Ellenberger publie une des premières notes traitant de la paléontologie du Lesotho. Il y parle déjà de Maphutseng, mais discute surtout de pistes fossiles (Ellenberger 1955). En 1955 également, un crâne fossile d'un grand cynodonte (MNHN 1955-

25) est récolté par F. Ellenberger près de Leribe.

L'année suivante, en 1956, de nouvelles fouilles sont menées par la même équipe (Tab.I.3). Très vite, les Ellenberger se rendent compte qu'ils ont affaire à un gisement très riche (Ellenberger & Ellenberger 1956a, 1956b). La première communication axée sur Maphutseng est intitulée « Le gisement de Dinosauriens de Maphutseng (Basutoland, Afrique du Sud) ». Un paragraphe attire particulièrement l'attention, puisque les auteurs, en décrivant l'affleurement, mettent très bien en avant les caractéristiques d'un bone bed : « Les os de cet amas (fémurs, tibias, os longs variés, côtes, phalanges, griffes, vertèbres, etc.) sont répartis sans ordre ni connexion, en paquets ou traînées, au sein d'un lit de 20 à 30 cm... [...] Il s'agit là d'un gisement d'une richesse inédite dans le Stormberg sud-africain. » (Ellenberger & Ellenberger 1956b : p. 100) (Fig.I.9). Au total sur ces deux premières campagnes de fouilles, ce sont environ 700 pièces, dont 450 os complets ou subcomplets, qui ont été prélevées. L'ensemble du matériel a été amené au Cap, au South African Museum (désormais appelé Iziko Museum). Aujourd'hui, ce matériel a été déplacé à l'université du Cap (University of Cape Town) où il est en cours d'étude (E. Krupandan, com. pers.).

La même année, des prospections ont également été menées à Morobong [site n°9 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1]. Elles ont conduit à la découverte de trois couches fossilifères, dont une recelait les fragments d'une mâchoire d'un nouveau genre de cynodonte appelé *Scalenodontoides* (Crompton & Ellenberger 1957). Le spécimen type (MNHN 1957-23) est actuellement déposé au Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN).

Toujours en 1956, un ensemble d'os composé de vertèbres, côtes, et os des membres antérieurs et postérieurs d'un dinosaure sauropodomorphe est extrait à Ha Mosethe [site n°10 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], non loin de la station de Cana. Ce matériel est rapporté en France et attribué à *Massospondylus* par Danièle Costedoat, étudiante alors en Diplôme d'Études Approfondies (DEA) (Costedoat 1962). Actuellement, 102 pièces rapportées à ce matériel sont répertoriées, quasiment tous les éléments du squelette post-crânien sont représentés.

Trois ans plus tard, en 1959, une autre campagne de fouilles, de nouveau financée par le CNRS, est réalisée à Maphutseng. Cette fois-ci, l'équipe est entièrement française et comprend Paul et François Ellenberger, Hélène Ellenberger (femme de F. Ellenberger), Léonard Ginsburg et Jean Fabre (Tab.I.3). Plusieurs centaines de fossiles sont extraits : quelques-uns sont déposés à Morija, le reste est transporté jusqu'au MNHN à Paris et placé en dépôt provisoire. Ce matériel a fait l'objet d'un tri par Jocelyn Falconnet en 2012 et 2013 et quasiment tous les os identifiables, soit environ 250 pièces, ont reçu un nouveau numéro.

L'été de 1959, il semblerait qu'un groupe composé au moins de F. Ellenberger, L. Ginsburg et J. Fabre prospecte et fouille sur plusieurs autres localités du Lesotho (Costedoat 1962). Tout le matériel

récolté est vraisemblablement rapporté à Paris. Il est en partie étudié dans le cadre du mémoire de DEA de Costedoat. Dans ce matériel, deux ensembles de pièces provenant de Likhoele [site n°11 ;

Fig.I.3 ; Tab.I.1] et rapportées à des dinosaures ont été identifiés, mais aucune attribution précise n'a été faite. Un de ces deux ensembles a été réétudié en 2001, et attribué au genre *Lesothosaurus* (Knoll & Battail 2001). Des fragments d'un crâne de tritylodonte et d'une mandibule de petit dinosaure ornithischien ont également été collectés à Likhoele durant cette même mission. Ils ont été publiés dans les années suivantes par Ginsburg sous les noms de *Likhoelia*, du nom du site (Ginsburg 1961, 1962) (*Likhoelia* est actuellement considéré comme un synonyme junior de *Tritylodon*, il se pourrait cependant que ce ne soit pas le cas, C. Selva com. pers.) et *Fabrosaurus*, en l'honneur de Fabre (Ginsburg 1964).

Toujours en 1959, sept pièces sont rapportées du gisement de Thabana Morena [site n°23 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1] : d'abord attribuées à *Gryponyx*, elles ont été étudiées à plusieurs reprises pour finalement être rapportées à *Meroktenos thabanensis* (Costedoat 1962 ; Gauffre 1993a, 1996 ; Peyre de Fabrègues & Allain 2016) (cf. chapitre II, partie III). De nombreux petits fragments de ce qui semble être une main, ainsi qu'un morceau de radius attribués à *Gryponyx*, sont exhumés à Mahlakeng [site n°6 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1]. Neuf sont aujourd'hui identifiés et numérotés. Un fémur, une griffe et un centrum sont récoltés à Makhube. Ils ne sont attribués à aucun taxon, et il n'a pas été possible de les localiser dans les collections du MNHN. Enfin, des vertèbres et des éléments de pied sont retrouvés à Thaba Tšoeu [site n°13 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1]. Costedoat (1962) les rapporte à *Gryponyx*. Ces fossiles n'ont également pas pu être localisés.

Il semblerait, d'après une courte note de Ellenberger & Ginsburg (1965), qu'un des fossiles les plus célèbres du Lesotho (*Tritylodon* Owen 1884) provienne également de Thaba Tšoeu. En plus du travail de Costedoat (1962), cette première série de campagnes de fouilles réalisée pendant les années 1950 va entraîner la rédaction de plusieurs autres mémoires de DEA traitant de matériel ramené du Lesotho : en 1961, un travail sur des fougères fossiles appartenant au genre *Dicroidium* est soutenu (Robardet 1961) et, en 1963, ce sont tour à tour des travaux sur des crustacés du genre *Estheria* (Loup 1963) puis sur du bois fossile de type *Rhexoxylon* qui sont rédigés (Bonnamain 1963 ; Bonnamain et al. 1963).

De retour au Lesotho en 1963, P. Ellenberger organise une nouvelle mission, de nouveau financée par le CNRS, qui a pour objectif principal de retourner à Maphutseng. L'équipe est composée de quatre personnes : P. Ellenberger, L. Ginsburg, J. Fabre et Christiane Mendrez (Tab.I.3). À côté de Maphutseng, des fouilles sont également réalisées à Masitisi [site n°22 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], à Morobong où du nouveau matériel de Cynodontia est extrait et à Montolivet [site n°12 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], d'où est exhumé du matériel attribué à *Massospondylus*. La mission aboutit ainsi à une première description des os du prosauropode de Maphutseng et à la conclusion que celui-ci appartient à

l'espèce *Euskelosaurus browni* (Ellenberger & Ginsburg 1966).

40

Figure I.9. Maphutseng, 1970 (© B. Battail). Illustration des os *in situ*. Cette photographie atteste parfaitement du statut de bone bed attribué à Maphutseng. De gauche à droite et de haut en bas on peut voir, entre autres : un fémur droit, un humérus, un ischion, un ilion, un fémur gauche et ce qui semble être une phalange.

En septembre 1970 a lieu la dernière campagne de fouilles à Maphutseng (Figs.I.9&10). Cette année là, l'équipe est composée de P. Ellenberger, L. Ginsburg (Fig.I.10), J. Fabre (Fig.I.10B) et Bernard Battail, qui participe à sa première véritable mission en territoire lesothan. De nouveaux fossiles sont extraits du bone bed et rapportés à Paris. Ce sera la dernière campagne au Lesotho organisée par P. Ellenberger (Tab.I.3). En 1970, il arrête de travailler en tant que pasteur et rentre définitivement en France, où il trouve un poste au laboratoire de paléontologie de Montpellier (Institut des Sciences de l'Évolution). Il publie à ce moment-là un article de synthèse traitant de la stratigraphie du Lesotho et répertoriant tous les fossiles, ichnofossiles et gisements découverts au cours de ses missions. Dans cette publication apparaît le premier nom d'espèce attribué au dinosaure de Maphutseng. Ellenberger écrit : « Un nouveau type d'«Euskélosauridé», peut-être plus proche des sauropodes : la «Bête de Maphutseng» ou «*Thotobolosaurus mabeatae*» (en cours d'étude), 1150 os extraits avec divers restes de mandibules et de crânes d'une marne à *Dicroidium* de cet âge, à Maphutseng. » (Ellenberger 1970 : p. 345). Après cela, aucune publication n'a décrit correctement cette nouvelle espèce. Elle est donc actuellement considérée comme un *nomen nudum*.

Durant la mission de 1970, les français se sont également rendus à Alwyns' Kop [site n°15 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], où un fragment de mandibule a été prélevé. D'abord attribué à un possible

41

mastodonsauridé par Dutuit & Ginsburg (1982), il sera démontré plus tard qu'il s'agit en réalité d'un temnospondyle brachyopoïdé (Steyer & Damiani 2005).

Figure I.10. Fouilles à Maphutseng, 1970 (© B. Battail). **[A]** Vue du site de fouilles, non loin de la station de Bethesda. Des Basotho regardent ou aident sur le chantier. Sur la droite : L. Ginsburg. **[B]** L. Ginsburg et J. Fabre sur le terrain.

42

En parallèle de cette « chasse à l'os », Paul et François Ellenberger se passionnent également pour les empreintes fossiles dès 1955 (Ellenberger 1955). Elles ne sont pas rares au Lesotho puisque, comme nous l'avons vu un peu plus haut, la dalle de Morija a été découverte dès les années 1880. Les frères Ellenberger furent les premiers à s'intéresser à la paléoichnologie au Lesotho. Au gré de leurs missions et des prospections, ils ne découvrirent pas moins de 58 dalles portant, selon eux, 170 types d'empreintes différents (Ellenberger 1973 ; Ambrose 2005). De 1955 à 1970, François et Paul publièrent ensemble, parfois aidés de coauteurs qui étaient venus sur le terrain avec eux, articles et notes de congrès (Ellenberger & Ellenberger 1956a, 1958, 1960, Ellenberger et al. 1963, 1964, 1967, 1970). De 1970 à 1974, P. Ellenberger, de retour en France, se concentra sur la classification des pistes. Ces études lui permirent de décrocher l'équivalent d'un master puis d'un doctorat de paléontologie (Ellenberger 1970, 1972, 1973, 1974a, 1974b). À cette époque-là, la plupart des études de pistes et d'empreintes déjà réalisées portaient sur des fossiles nord-américains ou européens. Les Ellenberger ont donc été des pionniers de la paléoichnologie sud-africaine. Bien qu'on puisse leur reprocher d'avoir érigé trop d'ichnotaxons (Olsen & Galton 1984), certaines de leurs contributions restent, aujourd'hui encore, des références en la matière.

Dernièrement, la dalle d'empreintes de Moyeni [site n°17 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1] a été réétudiée en détail (Smith et al. 2009 ; Wilson et al. 2009 ; Marsicano et al. 2014).

Tableau I.3. Campagnes de fouilles réalisées par les équipes françaises de 1955 à 2009, accompagnées des plus importants gisements visités et ayant livré des fossiles. En gris, les missions menées par P. Ellenberger, en rouge celles organisées par B. Battail.

		1955	1956	1959	1963	1970	1982		
Maphutseng							Mahlakeng		Ha Potomane Ha
			Ha Mosethe				Makhube	Maphutseng	Ralekoala
			Maphutseng				Maphutseng	Montolivet	Ha Sekake
			Morobong				Thaba Tšoeu	Morobong	Morobong
		Likhoele				<u>Thabana Morena</u>		Ha Noosi	<u>Thabana Morena</u>
<p>P. Ellenberger P. Ellenberger P. Ellenberger P. Ellenberger P. Ellenberger B. Battail F. Ellenberger F. Ellenberger F. Ellenberger L. Ginsburg L. Ginsburg J.-M. Barrat A.W. Crompton A.W. Crompton H. Ellenberger J. Fabre J. Fabre M. Véran R.F. Ewer R.F. Ewer L. Ginsburg C. Mendrez B. Battail N. Mafaesa J. <u>Fabre D. Ambrose</u></p>									
		1986	1997	2000	2001	2008	2009		
Ha Noosi			Thabana Morena				Thabana Morena		Ha Noosi
Ha Ntei			Pokane				Ha Ralekoala		Ha Noosi
Ha Sekake			Thabana Morena				Ha Sekake		Thabana Morena
							Thabana Morena		Ha Noosi
<p>B. Battail B. Battail B. Battail B. Battail B. Battail B. Battail J.-M. Barrat A.-C. Gallais-Sérezal F. Knoll F. Knoll R. Allain R. Allain P. Richir P. Richir J. Falconnet J. Falconnet P. Nyabela P. Nyabela M. Véran É. Läng M. Mokhitli <u>M. Moloi Ntsoele</u></p>									

En 1968, Bernard Battail séjourne en Afrique australe dans le cadre de sa thèse. Il prospecte dans le Karoo avec James W. Kitching (Bernard Price Institute, désormais appelé Evolutionary Studies Institute, Johannesburg), et se rend par ailleurs au Lesotho, où il rencontre pour la première fois P. Ellenberger. En 1970, B. Battail rejoint l'équipe qui va réaliser la dernière campagne de fouilles sur le gisement de Maphutseng. Il se passe ensuite 12 longues années avant qu'une nouvelle mission au Lesotho ne soit planifiée. Entre temps, une publication sur les faunes du Stormberg, dont certains restes découverts au Lesotho, paraît en 1978 (Battail 1978).

Figure I.11. Mission de 1982 (© M. Véran). **[A]** Fouilles à Pokane ? De gauche à droite : N. Mafaesa, J.-M. Barrat et B. Battail. **[B]** Fouilles à Ha Ralekoala. De gauche à droite : B. Battail, J.-M. Barrat et un Mosotho. **[C]** Fouilles à Ha Noosi. Au centre, M. Véran entourée de jeunes basotho. **[D]** Prospection sur le site d'Ha Potomane ? À l'arrière-plan : D. Ambrose et B. Battail, devant J.-M. Barrat et N. Mafaesa.

44

Le retour sur le sol lesothan se fait en 1982 avec une toute nouvelle équipe formée de B. Battail, Jean-Michel Barrat et Monette Véran pour le MNHN (Fig.I.11). Le financement, attribué en partie par le gouvernement du Lesotho, et en partie par le MNHN, devait servir à faire des prospections le long de la grande route devant être élargie, dans le sud du pays. La secrétaire de la commission de protection des sites et de la nature du gouvernement lesothan, Ntsema Mafaesa, faisait donc partie de l'équipe (Fig.I.11D). David Ambrose, qui travaillait alors à l'Institute of Southern African Studies à Roma, fit partie de l'équipe pour un temps également (Tab.I.3 ; Fig.I.11D). La mission consistait à suivre les routes dans une bonne partie de la région de la vallée de l'Orange (districts de Quthing et de Qacha's Nek). Elle dura deux mois, pendant lesquels l'équipe sur le terrain passa par au moins cinq localités fossilifères importantes, dont Morobong [site n°9 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1] et Ha Potomane [site n°16 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1 ; Fig.I.11D]. Le plus beau matériel ramené de cette mission-là est le squelette subcomplet d'un prosauropode juvénile venant de la localité de Ha Ralekoala [site n°20 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1 ; Fig.I.11B]. Ce dernier a été étudié bien plus tard et attribué à un nouveau genre nommé *Ignavusaurus* (Knoll 2010). Cette attribution est cependant douteuse, et il est fort probable, comme cela a déjà été proposé, que l'on ait affaire à un *Massospondylus* juvénile (Yates et al. 2011). De plus, des restes de prosauropodes et de cynodontes ont été extraits en 1982 (Battail 1997). Ils n'ont pas été étudiés, et sont toujours en dépôt au MNHN. Une communication sur la paléobiogéographie des dinosaures à la limite Trias-Jurassique, prenant en compte plusieurs genres de saurischien et d'ornithischien trouvés au Lesotho, est présentée à un colloque international en 1985 (Battail 1985).

En 1986, une nouvelle mission est organisée pour aller prospecter sur plusieurs localités. Cette

année-là, B. Battail et J.-M. Barrat sont les seuls à partir (Tab.I.3 ; Fig.I.12). La campagne d'environ un mois est particulièrement difficile du fait d'un temps pluvieux quasiment permanent (Battail com. pers.). Malgré tout, la visite de plusieurs affleurements permet de collecter des restes de prosauropodes et de cynodontes (Fig.I.12).

Figure I.12. Mission de 1986 (© J.-M. Barrat). **[A]** Arrêt sur un site non identifié avec, au loin, B. Battail. **[B]** J.-M. Barrat extrait un fossile sur le site d'Ha Noosi.

45

Quelque temps plus tard, B. Battail s'associe à deux autres auteurs pour rédiger un article sur la paléogéographie au Permien, Trias et Jurassique, où il est question de plusieurs groupes de « reptiles » fossiles trouvés au Lesotho (Blicek et al. 1988).

La mission suivante a lieu quasiment dix ans plus tard. Entre temps, au début des années 1990, un nouvel étudiant en thèse au MNHN, François-Xavier Gauffre, se lance dans l'étude des restes du prosauropode de Maphutseng. Ne pouvant être encadré par un spécialiste de dinosaures, et *a fortiori* de sauropodomorphes, il dispose au moins de l'appui de B. Battail pour tout ce qui concerne le Lesotho. Très vite, F.-X. Gauffre publie ses premiers papiers dont un sur la Formation de l'Elliot inférieure et le matériel de Maphutseng (Gauffre 1993b), et un autre sur le fémur de *Melanorosaurus thabanensis*, devenu récemment *Meroktenos thabanensis* (Gauffre 1993a, 1996 ; Peyre de Fabrègues & Allain 2016). En 1996, il termine sa thèse dans laquelle est érigée une nouvelle espèce (*Kholumolumosaurus ellenbergerorum*) pour le dinosaure de Maphutseng et d'autre matériel de prosauropode du Lesotho (Gauffre 1996 : p. 38). Dans sa thèse, Gauffre cite un papier qu'il a soumis aux Annals of the South African Museum : « *Kholumolumosaurus ellenbergerorum*, a prosauropod dinosaur from the lower Elliot Formation of Southern Africa: a reappraisal », mais jamais publié. Le nom d'espèce est donc actuellement considéré comme un *nomen nudum*.

En 1997, une autre étudiante en thèse au MNHN : Anne-Claire Gallais-Sérézal, se rend au Bernard Price Institute à Johannesburg pour y consulter du matériel de thérapsides. B. Battail l'accompagne, et ils profitent d'être en Afrique australe pour réaliser une courte mission de terrain, de 15 jours environ, au Lesotho (Tab.I.3). Ils passent la majorité de la mission dans les environs de Pokane [site n°18 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1] (près de Fort Hartley, localité type de *Megazostrodon*) en espérant trouver, peut-être, de nouveaux restes de reptiles mammaliens. Ce ne sera malheureusement pas le cas, mais un détour par Thabana Morena leur permet d'extraire un crâne de *Tritylodon* (MNHN.F.LES179), en cours d'étude par Charlène Selva, doctorante MNHN. Malheureusement, la thèse de A.-C. Gallais Sérézal n'a jamais été achevée et la mission de 1997 a simplement donné lieu à un rapport (Battail 1997).

Quelques années plus tard, en 2000, un autre étudiant en thèse au MNHN, Fabien Knoll, souhaite réaliser une campagne de fouilles en Afrique australe. Il part finalement deux ans d'affilée à la

recherche de restes de petits ornithischiens (en août 2000 et en juillet 2001) accompagné de B. Battail, qui le fait profiter de sa grande connaissance du terrain (Knoll 2002a) (Tab.I.3). Malheureusement, leurs recherches restent vaines et aucun spécimen d'ornithischien n'est exhumé. En revanche, les deux missions se soldent par la découverte de restes de prosauropodes et celle de 2000 permet même de rapporter une moitié antérieure de crâne de Trithélodontidé appartenant probablement au genre *Diarthrognathus* (Battail com. pers.). Tout le matériel issu de ces deux missions est actuellement dans les collections du MNHN. En 2001, F. Knoll et B. Battail publient un

46

papier sur des restes de *Lesothosaurus* provenant des fouilles de 1959 à Likhoele (Knoll & Battail 2001). F. Knoll rédige par la suite des articles issus de sa thèse sur deux spécimens de *Lesothosaurus* vraisemblablement trouvés près de Masitisi, l'un en 1963 (Knoll 2002b) et l'autre à une date inconnue (Knoll 2002c), avant de proposer une synthèse faisant le point sur les connaissances des faunes de tétrapodes et de la stratigraphie du Stormberg (Knoll 2004, 2005).

La dernière étude de matériel rapporté au cours des années 50 date de 2006, date à laquelle B. Battail a décrit un crâne de cynodonte, vraisemblablement récolté en 1955 près de Leribe. Il l'a rapporté au genre créé par A.W. Crompton et F. Ellenberger en 1957 *Scalenodontoides* (Crompton & Ellenberger 1957 ; Battail 2006). La majorité du matériel rapporté depuis les premières missions des Ellenberger et conservé au MNHN reste encore non étudié.

4. Les derniers développements

Les dernières missions réalisées au Lesotho, bien que toujours organisées par Bernard Battail (de concert avec Ronan Allain), sont présentées dans une partie isolée, car d'une part, elles ont été réalisées par une nouvelle équipe, et d'autre part, elles ont permis la découverte et l'extraction du spécimen d'Ha Noosi, principal sujet de cette thèse. Une mission de prospections se déroule ainsi en novembre 2008, grâce à des crédits fournis par le MNHN et par l'Ambassade de France à Pretoria. La toute nouvelle équipe se compose de deux paléontologues, B. Battail et R. Allain, un technicien, Philippe Richir, un étudiant du MNHN qui travaillait à ce moment-là sur les synapsides, Jocelyn Falconnet, ainsi que Pusetso Nyabela, conservateur au Musée de Morija (Morija Museum & Archives) (Tab.I.3). Les prospections, concentrées avant tout sur la Formation de l'Elliot pour l'interface Trias Jurassique, ont été faites dans le sud du pays, en suivant la vallée de l'Orange (district de Qacha's Nek). Divers restes de prosauropodes ont été ramenés (la majorité attribuable à *Massospondylus*) ainsi que les premiers éléments d'un squelette subcomplet de prosauropode, découverts trois jours avant la fin de la mission à Ha Noosi [site n°19 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1 ; Fig.I.13]. Ces éléments (vertèbres D13 et D14, tibia, fibula et pied gauches) ont été rapidement préparés à Paris, afin de monter des dossiers de subventions qui ont abouti à l'obtention de deux bourses nécessaires à l'extraction du reste du squelette (Programme Pluriformations du MNHN et Jurassic Foundation). Les demandes

ayant abouti et avec les autorisations du ministère du Tourisme, de l'Environnement et de la Culture du Lesotho, une autre mission, plus importante, est organisée à la fin de l'année 2009. Du 27 novembre au 15 décembre, un groupe un peu plus conséquent que l'année précédente part avec pour unique objectif de terminer d'extraire le squelette du prosauropode d'Ha Noosi (Fig.I.14).

47

Figure I.13. Fouilles à Ha Noosi, 2008 (© R. Allain). **[A]** Vue d'ensemble du site. **[B]** Affleurement visible lors de la découverte du squelette de prosauropode. De gauche à droite, on peut distinguer sur la coupe, entre autres : le pubis, une vertèbre dorsale, le fémur droit et le tibia droit. **[C]** Apparition du pied gauche à côté des fragments du membre postérieur droit. **[D]** Vue du dessus des premiers os dégagés. De gauche à droite : Le chauffeur du véhicule, P. Nyabela et P. Richir. **[E]** L'affleurement en bord de route.

48

L'équipe franco-lesothane comprend six représentants du MNHN (B. Battail, R. Allain, P. Richir, J. Falconnet, M. Véran et Émilie Läng) et trois envoyés du gouvernement lesothan (P. Nyabela, 'Mairena Mokhitli et Moses Moloji Ntsoele) (Tab.I.3). Comme R. Allain le soupçonnait en 2008, le squelette était bien en articulation, mais incomplet (Fig.I.14D) du fait de l'agrandissement de la route dans les années 1980 ayant entraîné la perte de toute la partie postérieure de l'animal (ilions, ischions, vertèbres sacrées et caudales). La vertèbre D12, laissée à l'affleurement pendant toute une année suite au prélèvement de D13 et D14, a été très endommagée. Étant donné la quantité de roche à dégager pour accéder au squelette (Fig.I.14A) et la dureté des grès, l'extraction du fossile a nécessité d'employer deux personnes supplémentaires et de louer un marteau-piqueur. Toutes les parties préservées du squelette ont ainsi pu être prélevées en une dizaine de blocs. À l'exception du crâne (Fig.I.14B) et du membre antérieur gauche immédiatement rapportés à Paris, la majorité des os, encore emprisonnés dans de gros blocs plâtrés, a été déposée au Muséum de Morija à la fin de la campagne de fouilles de 2009.

En parallèle de l'extraction du squelette sur le site principal, divers sites secondaires à proximité d'Ha Noosi ont été exploités en 2009. Cela a permis l'extraction d'un fémur isolé de prosauropode ainsi que de restes d'attribution incertaine et de deux squelettes partiels désarticulés de *Massospondylus*, qui ont également été entreposés au Muséum de Morija.

En 2013, le conditionnement du squelette du prosauropode d'Ha Noosi en vue de son transport de Morija à Paris a nécessité une mission supplémentaire de R. Allain et B. Battail au Lesotho. En 2013 également, mon mémoire de master intégrait la première description (très succincte) du membre antérieur gauche du prosauropode d'Ha Noosi (Peyre de Fabrègues 2013). Les dernières pièces du squelette sont arrivées à Paris en janvier 2014, après obtention d'un permis d'exportation temporaire de la part du ministère du Tourisme, de l'Environnement et de la Culture du Lesotho. Le dégagement de tous les os du squelette, commencé en 2009 avec le membre postérieur gauche, s'est achevé fin 2015 avec le dernier bloc de vertèbres cervicales.

49

Figure I.14. Fouilles à Ha Noosi, 2009 (© R. Allain). **[A]** L'affleurement en bord de route. **[B]** Extrémité antérieure du squelette en cours de dégagement : partie postérieure gauche du crâne et premières cervicales en articulation. **[C]** Crâne, vertèbres cervicales et ceinture pectorale gauche encore dans la gangue après prélèvement des vertèbres et des côtes dorsales, laissant apparaître des gastralias. De gauche à droite : P. Richir, J. Falconnet et É. Läng. **[D]** Vue générale du squelette du spécimen d'Ha Noosi en position taphonomique. Les premières cervicales et le crâne, trop éloignés, n'apparaissent pas sur cette photo.

50

BIBLIOGRAPHIE

AMBROSE D. 2005. *Palaeontology*. House 9 Publications, National University of Lesotho : 130 p.

ANDERSON H.M. et ANDERSON J.M. 1970. « A preliminary review of the biostratigraphy of the Uppermost Permian, Triassic and Lowermost Jurassic of Gondwanaland ». *Palaeontologia Africana*, volume 13 : p. 1–22.

ANDERSON H.M. et ANDERSON J.M. 1997. « Towards new paradigms in Permo-Triassic Karoo palaeobotany (and associated faunas) through the past 50 years ». *Palaeontologia Africana*, volume 33 : p. 11–21.

ANDERSON J.M. et ANDERSON H.M. 1983. *Palaeoflora of southern Africa*. A.A. Balkema, Rotterdam : 252 p.

ARBOUSSET T. 1842. *Relation d'un voyage d'exploration au nord-est de la colonie du cap de Bonne-Espérance, entrepris dans les mois de mars, avril et mai 1836 par MM. T. Arbusset et F. Daumas, missionnaires de la Société des Missions Évangéliques de Paris*. Maison des Missions Évangéliques, Paris : 620 p.

ARBOUSSET T. 1932. *Voyage d'exploration aux Montagnes Bleues : découverte du Mont-aux-Sources, Mars-Mai 1836*. Société des Missions Évangéliques, Paris : 253 p.

BATTAIL B. 1978. « Les reptiles thérapside dans la stratigraphie du Trias continental : les faunes d'âge Stormberg en Afrique et leurs équivalents dans le monde ». *Annales de la Société Géologique du Nord*, volume 97 : p. 343–350.

BATTAIL B. 1985. « Paléobiogéographie des dinosaures du Trias et de la base du Jurassique » dans *Les dinosaures de la Chine à la France*. Colloque International de Paléontologie, Toulouse : p. 45–64.

BATTAIL B. 1997. *Report on the fossil vertebrate remains collected at map reference 13 335 00 N / 491 000 E and described in paragraph 3.3.3 in the ERL report on Palaeontology for the LHWP Environmental Study*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 4 p.

BATTAIL B. 2006. « Late Triassic traversodontids (Synapsida: Cynodontia) in southern Africa ». *Palaeontologia Africana*, volume 41 : p. 67–80.

BLIECK A., BATTAIL B. et GRAUVOGEL-STAMM L. 1988. « Tétrapodes, plantes et Pangée : relance du débat sur les relations paléogéographiques Laurasia-Gondwanie ». *Annales de la Société Géologique du Nord*, volume 107 : p. 45–56.

BONNAMAIN S. 1963. *Étude anatomique et paléogéographique d'un nouvel échantillon de Rhexoxylon du Basutoland*. Mémoire de Diplôme d'Études Supérieures, Université de Paris, Paris, France.

BONNAMAIN S., BOUREAU E. et ELLENBERGER P. 1963. « Sur un nouvel échantillon de *Rhexoxylon africanum* Bancroft des couches du Molteno du Basutoland ». *Compte rendu sommaire de la Société Géologique de France*, volume 8 : p. 275–276.

BOONSTRA L.D. 1947. « Notes on some Stormberg fossil bones from Basutoland » dans Stockley (ed.), *Report on the geology of Basutoland*. Basutoland Government, Maseru, Lesotho : p. 94–95.

BORDY E.M., BUMBY A.J., CATUNEANU O. et ERIKSSON P.G. 2004a. « Early Jurassic termite nests from southern Africa » dans *Geoscience Africa 2004*. University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa : p. 67.

BORDY E.M. et ERIKSSON P. 2015. « Lithostratigraphy of the Elliot Formation (Karoo Supergroup), South Africa ». *South African Journal of Geology*, volume 118 : p. 311–316.

BORDY E.M., HANCOX P.J. et RUBIDGE B.S. 2004b. « A description of the sedimentology and palaeontology of the Late Triassic–Early Jurassic Elliot Formation in Lesotho ». *Palaeontologia Africana*, volume 40 : p. 43–58.

51

BORDY E.M., HANCOX P.J. et RUBIDGE B.S. 2004c. « Fluvial style variations in the Late Triassic–Early Jurassic Elliot formation, main Karoo Basin, South Africa ». *Journal of African Earth Sciences*, volume 38 : p. 383–400.

CASALIS E. 1859. *Les Bassoutos ou vingt-trois années de séjour et d'observations au sud de l'Afrique*. Librairie de C. Meyrueis, Paris : 374 p.

CASALIS E. 1886. *Mes souvenirs*. Librairie Fischbacher, Paris : 344 p.

CHRISTOL F. 1900. *Au Sud de l'Afrique*. 2^e édition, Berger-Levrault, Paris : 308 p.

COSTEDOAT D. 1962. *Étude de quelques reptiles fossiles*. Mémoire de Diplôme d'Études Supérieures, Université de Paris, Paris, France : 73 p.

CROMPTON A. et ELLENBERGER F. 1957. « On a new cynodont from the Molteno Beds and the origin of the tritylodontids ». *Annals of the South African Museum*, volume 44 : p. 1–13.

CROMPTON A.W. 1964. « A preliminary description of a new mammal from the Upper Triassic of South Africa ». *Proceedings of the Royal Society of London*, volume 142 : p. 441–452.

CROMPTON A.W. et JENKINS F.A. 1968. « Molar occlusion in Late Triassic mammals ». *Biological Reviews*, volume 43 : p. 427–458.

DIETERLEN H. et KOHLER F. 1912. « Les Bassoutos d'autrefois » dans *Livre d'or de la Mission du Lessouto : soixante-quinze ans de l'histoire d'une tribu sud-africaine, 1833-1908*. Maison des Missions Évangéliques, Paris, France : p. 23–156.

DU TOIT A.L. 1904. « Geological survey of the divisions of Aliwal North, Herschel, Barkly East and part of Wodehouse » dans *Ninth annual report of the Geological Commission*. Cape Times, Cape Town, South Africa : p. 73–181.

DUNN E.J. 1878. « Report on the Stormberg Coalfields » dans *Cape of Good Hope Parliamentary Report G4*. Saul

Solomon, Cape Town, South Africa : p. 267–302.

DUTUIT J.-M. et GINSBURG L. 1982. « Présence d'un stégocéphale géant dans le Trias du Lesotho (Afrique du Sud) ». *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Série III*, volume 294 : p. 137–140.

ELLENBERGER F. et ELLENBERGER P. 1956a. « Quelques précisions sur la série du Stormberg au Basutoland (Afrique du Sud) ». *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, volume 242 : p. 799–801.

ELLENBERGER F. et ELLENBERGER P. 1956b. « Le gisement de dinosauriens de Maphutseng (Basutoland, Afrique du Sud) ». *Compte rendu sommaire de la Société Géologique de France*, volume 8 : p. 99–101.

ELLENBERGER F. et ELLENBERGER P. 1958. « Principaux types de pistes de vertébrés dans les couches du Stormberg au Basutoland (Afrique du Sud) ». *Compte rendu sommaire de la Société Géologique de France*, volume 4 : p. 65–67.

ELLENBERGER F. et ELLENBERGER P. 1960. « Sur une nouvelle dalle à pistes de vertébrés découverte au Basutoland (Afrique du Sud) ». *Compte rendu sommaire de la Société Géologique de France*, volume 9 : p. 236–237.

ELLENBERGER F., ELLENBERGER P., FABRE J. et MENDREZ C. 1963. « Deux nouvelles dalles à pistes de vertébrés fossiles découvertes au Basutoland (Afrique du Sud) ». *Compte rendu sommaire de la Société Géologique de France*, volume 1963 : p. 315–317.

ELLENBERGER F., ELLENBERGER P., FABRE J., GINSBURG L. et MENDREZ C. 1964. « The Stormberg Series of Basutoland (South Africa) » dans Sundaram (ed.), *Proceedings of section 9. 22nd International Geological Congress*, New Delhi : p. 320–330.

52

ELLENBERGER F., ELLENBERGER P., FABRE J. et GINSBURG L. 1967. « The appearance and evolution of dinosaurs in the Trias and Lias: a comparison between South African upper Karroo and Western Europe based on vertebrate footprints » dans Amos (ed.), *Gondwana Stratigraphy*. IUGS Symposium, Buenos Aires : p. 333–354.

ELLENBERGER F., ELLENBERGER P. et GINSBURG L. 1970. « Les dinosaures du Trias et du Lias en France et en Afrique du Sud, d'après les pistes qu'ils ont laissées ». *Bulletin de la Société Géologique de France*, volume 12 : p. 151–159.

ELLENBERGER F. et GINSBURG L. 1966. « Le gisement de dinosauriens triasiques de Maphutseng (Basutoland) et l'origine des sauropodes ». *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, volume 262 : p. 444–447.

ELLENBERGER P. 1955. « Note préliminaire sur les pistes et les restes osseux de vertébrés du Basutoland (Afrique du Sud) ». *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, volume 240 : p. 889–891.

ELLENBERGER P. 1970. « Les niveaux paléontologiques de première apparition des mammifères primordiaux en Afrique du Sud et leur ichnologie : établissement de zones stratigraphiques détaillées dans le Stormberg du Lesotho (Afrique du Sud) (Trias supérieur à Jurassique) » dans Haughton (ed.), *Gondwana Stratigraphy and Palaeontology*. IUGS 2nd Symposium, Pretoria : p. 343–379.

ELLENBERGER P. 1972. « Contribution a la classification des pistes des vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud (1) Le Stormberg inférieur ». *Palaeovertebrata*, volume 5 (numéro spécial) : p. 1–104.

ELLENBERGER P. 1973. « Ichnologie comparée du Karroo supérieur et du Trias européen ». *1ère Réunion des Sciences de la Terre, Paris* : p. 182.

ELLENBERGER P. 1974a. « Contribution a la classification des pistes des vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud (2) Le Stormberg supérieur. 1. Le biome de la zone B/1 ou niveau de Moyeni : ses biocénoses. » *Palaeovertebrata*, volume 6 (numéro spécial) : p. 1–141.

ELLENBERGER P. 1974b. « Les proto-aviens du Stormberg (Trias sud-africain) et leurs pistes ». *2ème Réunion des Sciences de la Terre, Pont-à-Mousson* : p. 160.

ELLENBERGER P. et **GINSBURG L.** 1965. « Sur le lieu d'origine du type de *Tritylodon longaevus* Owen ». *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, volume 37 : p. 190–191.

FOREY P. et **GARDINER B.G.** 1973. « A new dictopygid from the Cave Sandstone of Lesotho, southern Africa », volume 15.

GALTON P.M. 1978. « Fabrosauridae, the basal family of ornithischian dinosaurs (Reptilia: Ornithopoda) ». *Paläontologische Zeitschrift*, volume 52 : p. 138–159.

GAUFFRE F.-X. 1993a. « The most recent Melanorosauridae (Saurischia, Prosauropoda), Lower Jurassic of Lesotho, with remarks on the prosauropod phylogeny ». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, volume 11 : p. 648–654.

GAUFFRE F.-X. 1993b. « Biochronostratigraphy of the lower Elliot Formation (southern Africa) and preliminary results on the Maphutseng dinosaur (Saurischia : Prosauropoda) from the same Formation of Lesotho ». *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, volume 3 : p. 147–149.

GAUFFRE F.-X. 1996. *Phylogénie des dinosaures prosauropodes et étude d'un nouveau prosauropode du Trias supérieur d'Afrique australe*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France : 156 p.

GINSBURG L. 1961. « Un nouveau tritylodonte du Trias supérieur du Basutoland (Afrique du Sud) ». *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, volume 252 : p. 3853–3854.

GINSBURG L. 1962. « *Likhoelia ellenbergeri*, tritylodonte du Trias supérieur du Basutoland (Afrique du Sud) ». *Annales de Paléontologie*, volume 48 : p. 179–193.

53

GINSBURG L. 1964. « Découverte d'un scélidosaurien (dinosaur ornithischien) dans le Trias supérieur du Basutoland ». *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, volume 258 : p. 2366–2368.

GRAB S., VAN ZYL C. et **MULDER N.** 2005. « Controls on basalt terrace formation in the eastern Lesotho highlands ». *Geomorphology*, volume 67 : p. 473–485.

GUFFROY S. 1956. « Notes paléoichthyologiques ». *Bulletin de la Société Géologique de France*, volume 6 : p. 847–854.

HAUGHTON S.H. 1924. « Fauna and stratigraphy of the Stormberg series ». *Annals of the South African Museum*, volume 12 : p. 323–497.

HOPSON J.A. 1975. « On the generic separation of the ornithischian dinosaurs *Lycorhinus* and *Heterodontosaurus* from the Stromberg Series (Upper Triassic) of South Africa ». *South African Journal of Science*, volume 71 : p. 302–305.

JACOTTET É. 1912. « Histoire de la Mission du Lessouto » dans *Livre d'or de la Mission du Lessouto : soixante quinze ans de l'histoire d'une tribu sud-africaine, 1833-1908*. Maison des Missions Évangéliques, Paris, France : p. 157–440.

JONES D.L., DUNCAN R.A., BRIDEN J.C., RANDALL D.E. et **MACNIOCAILL C.** 2001. « Age of the Batoka basalts, northern Zimbabwe, and the duration of Karoo Large Igneous Province magmatism ». *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, volume 2 : p. 2000GC000110.

KITCHING J.W. et **RAATH M.A.** 1984. « Fossils from the Elliot and Clarens Formations (Karoo sequence) of the Northeastern Cape, Orange Free State and Lesotho, and a suggested biozonation based on tetrapods ». *Palaeontologia Africana*, volume 25 : p. 111–125.

KNOLL F. 2002a. *Les Fabrosauridae Galton, 1972 (Dinosauria : Ornithischia) : répartition géographique et stratigraphique ; systématique et phylogénie*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France : 241 p.

KNOLL F. 2002b. « Nearly complete skull of *Lesothosaurus* (Dinosauria: Ornithischia) from the upper Elliot Formation (Lower Jurassic: Hettangian) of Lesotho ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 22 : p. 238–243.

KNOLL F. 2002c. « New skull of *Lesothosaurus* (Dinosauria: Ornithischia) from the upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of southern Africa ». *Geobios*, volume 35 : p. 595–603.

KNOLL F. 2004. « Review of the tetrapod fauna of the “Lower Stormberg Group” of the main Karoo Basin (southern Africa) : implication for the age of the lower Elliot Formation ». *Bulletin de la Société Géologique de France*, volume 175 : p. 73–83.

KNOLL F. 2005. « The tetrapod fauna of the Upper Elliot and Clarens formations in the main Karoo Basin (South Africa and Lesotho) ». *Bulletin de la Société Géologique de France*, volume 176, n° 1 : p. 81–91.

KNOLL F. 2010. « A primitive sauropodomorph from the upper Elliot Formation of Lesotho ». *Geological Magazine*, volume 147 : p. 814–829.

KNOLL F. et BATAIL B. 2001. « New ornithischian remains from the upper Elliot Formation (lower Jurassic) of Lesotho and stratigraphical distribution of southern african fabrosaurids ». *Geobios*, volume 34 : p. 415–421.

LEES P.M. et MILLS R. 1983. « A quasi-mammal from Lesotho ». *Acta Palaeontologica Polonica*, volume 28 : p. 171–180.

LOUP A. 1963. *Contribution à l'étude des esthéries triasiques de la Formation de Stormberg du Basutoland (Afrique du Sud)*. Mémoire de Diplôme d'Études Supérieures, Université de Paris, Paris, France.

54

MARSICANO C.A., WILSON J.A. et SMITH R.M.H. 2014. « A temnospondyl trackway from the Early Mesozoic of Western Gondwana and its implications for basal tetrapod locomotion ». *PLOS ONE*, volume 9 : p. e103255.

NASH D. 1968. « A crocodile from the Upper Triassic of Lesotho ». *Journal of Zoology*, volume 156 : p. 163–179.

OLSEN P.E. et GALTON P.M. 1984. « A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg ». *Palaeontologia Africana*, volume 25 : p. 87–110.

OWEN R. 1884. « On the skull and dentition of a Triassic mammal (*Tritylodon longaevus*, Owen) from South Africa ». *Quarterly Journal of the Geological Society*, volume 40 : p. 146–152.

PEYRE DE FABRÈGUES C. 2013. « *Comparative cladistics* », une étude de cas : la phylogénie des sauropodomorphes basaux. Mémoire de Master, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France : 30 p.

PEYRE DE FABRÈGUES C. et ALLAIN R. 2016. « New material and revision of *Melanorosaurus thabanensis*, a basal sauropodomorph from the Upper Triassic of Lesotho ». *PeerJ*, volume 4 : p. e1639.

PORRO L.B., BUTLER R.J., BARRETT P.M., MOORE-FAY S. et ABEL R.L. 2010. « New heterodontosaurid specimens from the Lower Jurassic of southern Africa and the early ornithischian dinosaur radiation ». *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, volume 101 : p. 351–366.

ROBARDET M. 1961. *Étude de quelques Dicroïdium de la flore du Molteno et du Basutoland (Afrique du Sud)*. Mémoire de Diplôme d'Études Supérieures, Université de Paris, Paris, France.

RUBIDGE B.S. 1995. « Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup) » dans *South African Committee for Stratigraphy, Biostratigraphic Series No. 1*. Council for Geoscience, Pretoria, South Africa.

SCHLÜTER T. 2006. *Geological Atlas of Africa: with notes on stratigraphy, tectonics, economic geology, geohazards and geosites of each country*. Springer, Berlin : 272 p.

SCHLÜTER T. 2008. *Geological Atlas of Africa: with notes on stratigraphy, tectonics, economic geology, geohazards, geosites and geoscientific education of each country.* Springer, Berlin, Germany : 311 p.

SCHMITZ G. et ROOYANI F. 1987. *Lesotho Geology, Geomorphology, Soils.* National University of Lesotho, Maseru : 205 p.

SCOTSE C.R. 2001. *Atlas of earth history.* PALEOMAP Project, Arlington, Texas : 52 p.

SMITH R. et KITCHING J. 1997. « Sedimentology and vertebrate taphonomy of the *Tritylodon* Acme Zone: a reworked palaeosol in the Lower Jurassic Elliot Formation, Karoo Supergroup, South Africa ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, volume 131 : p. 29–50.

SMITH R.M.H. 1990. « A review of stratigraphy and sedimentary environments of the Karoo Basin of South Africa ». *Journal of African Earth Sciences (and the Middle East)*, volume 10 : p. 117–137.

SMITH R.M.H., MARSICANO C.A. et WILSON J.A. 2009. « Sedimentology and paleoecology of a diverse Early Jurassic tetrapod tracksite in Lesotho, southern Africa ». *Palaios*, volume 24 : p. 672–684.

SOUTH AFRICAN COMMITTEE FOR STRATIGRAPHY. 1980. « Stratigraphy of South Africa ». *Handbook of geological survey, South Africa*, volume 8 : p. 1–690.

STEYER J.-S. et DAMIANI R. 2005. « A giant brachyopoid temnospondyl from the Upper Triassic or Lower Jurassic of Lesotho ». *Bulletin de la Société Géologique de France*, volume 176 : p. 243–248.

STOCKLEY G.M. 1947. *Report on the geology of Basutoland.* Basutoland Government, Maseru.

55

TASCH P. 1984. « Biostratigraphy and paleontology of some conchostracan-bearing beds in southern Africa ». *Palaeontologia Africana*, volume 25 : p. 61–85.

TASCH P. 1987. « Fossil Conchostraca of the southern Hemisphere and continental drift ». *Geological Society of America Memoirs*, volume 165 : p. 1–277.

TURNER B.R. 1978. « Trace fossils from the Upper Triassic fluviatile Molteno Formation of the Karoo (Gondwana) Supergroup, Lesotho ». *Journal of Paleontology*, volume 52 : p. 959–963.

VISSER J.N.J. 1984. « A review of the Stormberg Group and Drakensberg volcanics in southern Africa », volume 25 : p. 5–27.

WEISHAMPEL D.B. 1990. « Dinosaurian distribution » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 63–139.

WHETSTONE K.N. et WHYBROW P.J. 1983. « A “cursorial” crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa ». *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, volume 106 : p. 1–37.

WILSON J.A., MARSICANO C.A. et SMITH R.M.H. 2009. « Dynamic locomotor capabilities revealed by early dinosaur trackmakers from southern Africa ». *PLoS ONE*, volume 4 : p. e7331.

YATES A.M. 2004. « The death of a dinosaur: dismembering *Euskelosaurus* ». *Geoscience Africa* : p. 715.

YATES A.M., BONNAN M.F. et NEVELING J. 2011. « A new basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 31 : p. 610–625.

56

CHAPITRE II

prosauropodes du lesotho

Trois prosauropodes du Lesotho, dont deux inédits, sont successivement présentés dans ce chapitre : le prosauropode d'Ha Noosi, le prosauropode de Maphutseng et *Meroktenos thabanensis*. Avec *Massospondylus carinatus*, ce sont les quatre taxons de sauropodomorphes basaux dont la présence est attestée au Lesotho entre le Trias supérieur et le Jurassique inférieur (*Euskelosaurus browni* Huxley 1866 étant considéré ici comme un *nomen dubium* et *Ignavusaurus rachelis* Knoll 2010 comme synonyme junior de *Massospondylus carinatus* Owen 1854).

Dans les descriptions qui vont suivre, les comparaisons avec d'autres sauropodomorphes basaux seront systématiquement faites sur la base de matériel observé au cours de visites de collections, ou, si le matériel n'a pas pu être observé, sur la base d'une ou plusieurs publications. Les espèces choisies pour mener à bien les comparaisons ainsi que le matériel ou les publications associés sont notés dans le tableau de la partie matériel de comparaison (cf. introduction : p. 9). Dans le cas où, exceptionnellement, la comparaison se ferait avec une espèce autre que celle notée dans le tableau, cela sera précisé dans le corps du texte.

I. LE PROSAUROPODE D'HA NOOSI

1. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Dinosauria Owen 1842

Saurischia Seeley 1887

Sauropodomorpha Huene 1932

Sauropodiformes Sereno 2005

gen. nov., sp. nov.

Diagnose. Sauropodomorphe basal gracile défini par les autapomorphies suivantes : profond sillon associé à deux à trois foramens de grande taille, sur la partie dorsale du processus antérieur du maxillaire ; extrémité antérieure du jugal triradiée ; contact étendu entre le processus ventral rectangulaire du squamosal et le processus dorsal du quadratojugal ; présence d'une fosse et d'une lame postspinale sur l'axis ; présence d'épipophyses sur la D1 ; présence de tubercules postzygapophysaires sur six vertèbres dorsales.

Holotype. MNHN.F.LES400. Un squelette subcomplet dont les éléments manquants sont une partie des côtes dorsales et des gastralias, l'ensemble des vertèbres sacrées et caudales, les ilions, ischions et la majorité du membre postérieur droit (Fig.II.1).

Localité type. Ha Noosi, District de Qacha's Nek, Lesotho. Les coordonnées GPS exactes du lieu de la découverte sont : 30° 03' 51,1" S 28° 31' 52,5" E.

Horizon type. Formation de l'Elliot supérieure, Jurassique inférieur (\approx -190 Ma). **Faune associée.**

Abriotosaurus consors (Thulborn 1974 ; Sereno 2012) ; *Massospondylus carinatus* (Allain, com. pers.).

Maturité du squelette. Le squelette holotypique semble provenir d'un individu subadulte ou adulte (Hone et al. 2016). Il s'agit d'un spécimen de grande taille, dont la longueur est estimée à 6,5 m pour une hauteur de hanche à 1,5 m. En ce qui concerne la fusion ostéologique, tous les os du crâne apparaissent étroitement soudés, la suture entre les centrums et les arcs neuraux des vertèbres dorsales est très difficilement discernable et les scapulas et coracoïdes sont fusionnés également. Enfin, un rapide examen préliminaire histologique du tibia a permis d'observer de multiples lignes d'arrêt de croissance ainsi que des ostéones secondaires.

Figure II.1. Reconstitution du spécimen d'Ha Noosi montrant les éléments du squelette préservés. Échelle de 1 m.

2. CRÂNE

Préservation et déformation taphonomique

Dans l'ensemble, le crâne est très bien préservé, aucune fracture majeure n'est visible à sa surface. De la microfracturation est toutefois observable sur un grand nombre d'éléments, certains étant plus marqués que d'autres, comme les frontaux ou les pariétaux.

Le crâne de ce spécimen a subi une compression *post mortem* dorsoventrale accompagnée d'un cisaillement transversal, qui ont entraîné une déformation ou un glissement des os qui bordent les ouvertures du côté gauche du crâne, et un tassement du côté droit. Ce mouvement est particulièrement bien visible lorsque l'on regarde le crâne en vues antérieure (Fig.II.5) et postérieure

(Fig.II.17). La face dorsale est celle qui a subi le plus de déformation et de microfracturation, étant donné que le toit crânien a été complètement enfoncé. La face ventrale, à l'inverse, n'a pas subi de compression et la surface des os y est bien préservée. Sur les deux faces latérales, c'est le côté gauche qui est le plus abîmé. Celui-ci a été davantage exposé à la pression des couches sédimentaires par le mouvement de cisaillement et les os de la face gauche du crâne sont donc, de manière

générale, plus microfracturés que leurs homologues du côté droit.

Figure II.2. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale droite, spécimen original (haut) et modèle rétrodéformé (bas). Échelle de 10 cm.

Figure II.3. Dessin du crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale droite. Légendes : **a** : angulaire – **ar** : articulaire – **bo** : basioccipital – **c** : carré – **d** : dentaire – **f** : frontal – **fc** : fosse du carré – **feao** : fenêtre antéorbitaire – **feit** : fenêtre infratemporale – **fme** : fenêtre mandibulaire externe – **fsn** : foramen sous narinaire – **j** : jugal – **l** : lacrymal – **m** : maxillaire – **n** : nasal – **nex** : narine externe – **o** : orbite – **pm** : prémaxillaire – **po** : postorbitaire – **prf** : préfrontal – **prpo** : processus paroccipital – **qj** : quadratojugal – **sa** : surangulaire – **sq** : squamosal.