



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 95–107



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)

Un nouveau gisement à microrestes de vertébrés continentaux et littoraux dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France)

Romain Vullo ^{a,*}, Didier Néraudeau ^a, Ronan Allain ^b, Henri Cappetta ^c

^a Laboratoire de paléontologie, Géosciences, UMR 6118, université Rennes 1, 263, av. du Général-Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

^b Laboratoire de paléontologie, UMR 8569, département « Histoire de la Terre », Muséum national d'histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

^c Laboratoire de paléontologie, UMR 5554, Institut des Sciences de l'Évolution, université Montpellier 2, « Sciences et Techniques du Languedoc », CC 064, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

Reçu le 20 octobre 2004 ; accepté le 9 novembre 2004

Disponible sur internet le 30 décembre 2004

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Le Crétacé représente une période cruciale dans l'évolution des vertébrés, avec notamment l'émergence des groupes modernes de mammifères (Métathériens et Euthériens). En Europe, les formations continentales se limitent au Crétacé basal (faciès wealdien) et terminal (Campano-Maastrichtien). Pour ce qui est de la partie moyenne du Crétacé, les faunes de vertébrés continentaux ne sont connues que très incomplètement, à travers certains assemblages formés dans des environnements paraliatiques et souvent composés de microrestes. Un gisement de ce type, récemment découvert dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (site de Fouras-Vauban, Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France), a livré une riche association et offre ainsi l'opportunité de compléter nos connaissances. Aux côtés des nombreux restes de poissons littoraux, les tétrapodes sont représentés par des chéloniens, crocodiliens, ophidiens, plésiosaures, ptérosaures et dinosaures. La présence à Fouras-Vauban de formes particulièrement typiquement gondwaniennes (le requin dulçaquicole *Tribodus* et un crocodile zyphodonte proche de *Hamadasuchus*) permet de discuter les affinités paléobiogéographiques des faunes peuplant l'archipel européen durant la partie moyenne du Crétacé et les voies de communication trans-téthysiennes entre l'Europe occidentale et l'Afrique du Nord. **Pour citer cet article : R. Vullo et al., C.R.Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

A new continental and coastal vertebrate locality in the Early Cenomanian of Fouras (Charente-Maritime, southwestern France). The Cretaceous period represents crucial times in vertebrate evolution, notably with the emergence of modern

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : romain.vullo@univ-rennes1.fr (R. Vullo).

mammal groups. In Europe, continental formations are restricted to the basal and Latest Cretaceous (Wealdian and Campano-Maastrichtian). Concerning the middle part of the Cretaceous, continental vertebrate faunas are poorly known, generally through some particular assemblages deposited in paralic environments and mostly composed of microremains. Such a deposit, recently found in the Early Cenomanian of Fouras (Fouras-Vauban locality, Charente-Maritime, southwestern France), has yielded a rich association, improving our knowledge. Beside abundant coastal fish remains, tetrapods are represented by chelonians, crocodylians, ophidians, plesiosaurs, pterosaurs, and dinosaurs. The occurrence at Fouras-Vauban of certain typical Gondwanan forms (the freshwater shark *Tribodus* and a zyphodont crocodylian close to *Hamadasuchus*) allows us to discuss about the palaeobiogeographical affinities of faunas living in the European archipelago during the Mid-Cretaceous and the trans-Tethyan ways of communication between Western Europe and North Africa. **To cite this article: R. Vullo et al., C.R.Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Vertébrés ; Sélaciens ; Crocodyliens ; Dinosaures ; Paléobiogéographie ; Cénomaniens ; Sud-Ouest de la France

Keywords: Vertebrates; Selachians; Crocodylians; Dinosaurs; Palaeobiogeography; Cenomanian; Southwestern France

Abridged English version

Introduction

Continental to margino-littoral vertebrate faunas are poorly known in the European Cretaceous, especially for the middle part of the period that is characterized by a high-stand sea level [3,18,31,32]. In France, data come mostly from Latest Cretaceous deposits [19–21,35,45,46] and remain anecdotic for the Cenomanian [11,13,16,17,43]. For this stage, material often consists of isolated elements or concentrated microremains recovered in paralic assemblages.

Intensive field prospection and screen washing led in the Cenomanian of Charente-Maritime (southwestern France) complete progressively our knowledge [52,66]. Thus, this paper presents the discovery of a new locality, Fouras-Vauban, rich in various microremains.

Geological setting

Cenomanian outcrops are well represented in the region of Rochefort (Charente-Maritime) (Fig. 1a). Early Cenomanian is here divided in two lithological units, A and B [50]. The wholly marine one (B) is itself composed of three subunits, B1, B2 and B3. The vertebrate-bearing lens of Fouras-Vauban occurs within the basal part of B2 (B2ms sensu Néraudeau et al. [50]) and just overlies the hard-ground corresponding to the sequence boundary Ce2. The amber and vertebrate-bearing deposit of Fouras-Bois Vert [52] is stratigraphically located just above, within the upper part of B2ms (Fig. 1b).

Fossiliferous sandy-clayey lens of Fouras-Vauban is about 20 m wide and a few decimetres thick. It includes numerous encrusting algae (rhodolites). The sediment shows a high oxidization and contains numerous oyster shell and limonitic wood small remains, as well as centimetric phosphatic pebbles that mostly correspond to coprolites [38].

Material and methods

Until now, a 250-kg bulk sample has been water washed through sieves (350- μ m and 1-mm meshes). All in all, more than one thousand vertebrate microremains (mainly teeth) have been identified, corresponding at least to 33 taxa.

Vertebrate fauna

Selachian remains, mainly teeth, are the most abundant elements of the assemblage (80%). Hybodont sharks are represented by *Hybodus* sp., *Tribodus* and *Polyacrodus* (Fig. 2.4). In addition to a few Orectolobiformes, neoselachian sharks are dominated by Lamniformes, notably with the large *Cretodus semiplicatus* and the very common *Carcharias amonensis* (Fig. 2.9). Batoids count at least seven species, with numerous small teeth of Sclerorhynchidae (Fig. 2.8) and *Pseudohypolophus mcnultyi*. Other forms are rarer, like *Onchopristsis dunklei* or *Hamrabatis* sp. (Fig. 2.7). This selachian association has been previously recovered in certain Cenomanian deposits of western France [43,66].

Numerous remains of osteichthyans have also been recovered. Teeth herein assigned to the genus *Encho-*

mus represent 6% of the assemblage. Pycnodontiformes, Semionotiformes and *Cylindracanthus* are clearly less common.

Turtle remains are rather rare and very fragmentary. Some of them show a decoration consisting of granulation, like Solemydidae remains coming from the neighbouring deposit of Fouras-Bois Vert [52].

Crocodylians are the most frequent group among tetrapods (10% of the whole assemblage). Within a great diversity of morphotypes, tribodont teeth could belong to *Bernissartia* (Fig. 2.10) [14,16]. Two small teeth, compressed laterally and with a smooth enamel, present serrated carinae (Fig. 2.5A–B and 2.6). They are morphologically very close to those of the *Hamadasuchus* zyphodont group [12,56], like to some indeterminate teeth from the Maastrichtian of Portugal [1,33].

The primitive snake *Simoliophis*, usually rather common in the Early Cretaceous of Charentes [26,52,61,66], and a plesiosaur (?) [27,49] have been identified but remain as trace elements.

One single tooth of pterosaur has been recovered (Fig. 2.2A–B). It is similar to certain Ornithocheiridae teeth coming from the Cenomanian of Morocco [67].

Dinosaurs are only represented by a few rare and incomplete teeth. The best specimen is an indeterminate theropod tooth (Fig. 2.1). Three other teeth, poorly preserved, indicate the presence of an ornithomimid. However, they are similar to one more complete tooth recently recovered from the deposit of Fouras-Bois Vert [52]. Its morphology lets think that it could correspond to a basal hadrosaurid, like *Protohadros* from the Cenomanian of Texas [39]. Thus, the bony remains previously discovered at Fouras-Bois Vert [52] may also be of hadrosaurian origin. If this occurrence was confirmed, it would be the earliest hadrosaurid in Western Europe and thus would involve palaeobiogeographical implications.

Palaeoenvironment

The whole selachian association is characteristic of a rather shallow marine environment [5,43], not so far from fresh or brackish water biotopes, as indicated by the presence of the hybodont *Tribodus* [28,29,48]. This interpretation is also in accordance with the ecology of other fish [34,42] and *Simoliophis* [60,62]. Solemydid turtles [44], *Bernissartia*-like [14] and zyphodont crocodylians [56], dinosaurs and pterosaurs constitute the

continental, mostly terrestrial, components of the assemblage.

The Fouras-Vauban deposit corresponds to an accumulation zone developed in a nearshore environment, with very shallow warm water (presence of rhodoliths [37]) and close to an estuary.

Palaeobiogeography

The marine fauna shares numerous similarities with Texas assemblages, in particular selachians like *Carcharias amonensis* and *Pseudohypolophus mcultyi* [23,43], and with northern Spain [5] (*Ptychotrygonoides* and *Hamrabatis*). In addition to the hadrosaur case, some taxa provide new data concerning biogeographical affinities of vertebrate faunas living in the European archipelago during the Mid-Cretaceous. Indeed, it can be noted that three forms have a Gondwanan origin and/or distribution. It concerns the freshwater hybodont *Tribodus*, the zyphodont crocodylians close to *Hamadasuchus* and the primitive snake *Simoliophis*. The Cenomanian occurrence of *Tribodus* [43,66] and zyphodont crocodylians in western France, otherwise recorded from South America and Africa [7–9,15,28–30,56,59,68], is unique within Laurasia. Without excluding vicariance, this isolated distribution could result from migrations between the eastern part of North Africa and Western Europe, via southeastern European islands, adding a collecting and deposit bias. Indeed, occurrences of Cenomanian snakes (*Simoliophis*, *Pachyophis*, and *Mesophis*) show such a biogeographical pattern [60]. Lower sea levels [36] would then have been propitious to faunal dispersions through the Mediterranean platforms (cf. [54,65]).

Conclusions

Recent prospection and screen-washing work realized in the early Late Cretaceous of northern Aquitaine Basin, herein illustrated by the discovery of Fouras-Vauban deposit, provides further information (biodiversity, biogeography) concerning Cenomanian vertebrate faunas in Europe. For this poorly documented stage, such deposits, formed in paralic environments, represent a real opportunity to increase our knowledge. They are notably important in view of mammal research, the Cenomanian constituting a poorly documented stage. Lastly, the Fouras-Vauban fauna confirms

the possibility of vertebrate exchanges between Western Europe and North Africa.

1. Introduction

Les faunes de vertébrés continentaux à margino-littoraux du Crétacé européen restent, dans leur ensemble, relativement mal connues. Ceci est particulièrement vrai pour la partie moyenne de cette période, où le registre fossile demeure très incomplet [3,18,31,32]. En effet, le haut niveau marin généralisé caractérisant le Cénomano-Turonien ne semble pas avoir été favorable à la préservation de ce type de faunes, l'Europe étant alors réduite à un vaste archipel s'étendant au nord de la Téthys [54]. En France, la plupart des données proviennent du Crétacé terminal [19–21,35,45,46] et restent anecdotiques pour ce qui est du Cénomaniens [11,13,16,17,43]. Pour cet étage, les dépôts paraliques offrent l'opportunité de découvrir en relative abondance les restes de faunes continentales et littorales.

Un travail de prospection mené activement depuis 2002 dans le Crétacé nord-aquitain, focalisé sur les terrains cénomaniens de Charente-Maritime, vient peu à peu compléter nos connaissances. C'est ainsi que deux nouveaux gisements à vertébrés, toujours en cours d'étude, ont récemment été découverts et décrits. Il s'agit d'Archingeay-Les Nouillers [66] et de Fouras-Bois Vert [52], qui ont respectivement livré des assemblages sous forme de microrestes (principalement des dents de sélaciens) et de macrorestes (os de chéloniens et de dinosaures). L'objet de cette note préliminaire est de présenter la découverte sur le site de Fouras-Vauban d'un niveau lenticulaire inédit particulièrement riche en microrestes variés.

2. Contexte géologique du site de Fouras-Vauban

Le Cénomaniens charentais est divisé, selon le découpage de Néraudeau et al. [50], en sept unités lithologiques, désignées par les lettres A à G depuis la plus ancienne (A : passage Albien–Cénomaniens) jusqu'à la plus récente (G : Cénomaniens terminal). Il affleure particulièrement bien dans la région de Rochefort, notamment sur les falaises et estrans du littoral (Fig. 1a). Le Cénomaniens basal, correspondant au sommet de l'unité A, est caractérisé par des faciès estuariens et fluviaux

[51]. Le Cénomaniens inférieur marin correspond à lui seul à l'unité B, elle-même subdivisée en trois sous-unités B1, B2 et B3. C'est à l'extrême base de la sous-unité médiane B2 (B2ms *sensu* Néraudeau et al. [50]) que se trouve la lentille argilo-sableuse découverte à Fouras-Vauban et ayant livré les microrestes de vertébrés. Ce niveau lenticulaire repose directement sur la surface durcie et perforée (toit de B1cg *sensu* Néraudeau et al. [50]) marquant le sommet de la sous-unité B1. Ce *hard ground* correspond à la limite de séquence Ce2 définie par Néraudeau et al. [50]. C'est également au sein de B2 que se situe le gisement voisin à vertébrés et à ambre de Fouras-Bois Vert [52]. Ce dernier repose cependant au-dessus des argiles de B2ms de Fouras-Vauban, juste sous les sables glauconieux de B2gl (Fig. 1b).

La lentille fossilifère de Fouras-Vauban, épaisse de quelques décimètres, s'étend latéralement sur une vingtaine de mètres. Il s'agit d'une masse argilo-sableuse englobant de nombreuses concrétions algaires encroûtantes (rhodolithes) développées à partir du *hard ground*. La fraction granulométrique allant des éléments grossiers (compris entre 0,5 et 2 mm) aux éléments graveleux (> 2 mm) est non négligeable, avec plus d'un quart du sédiment (respectivement 15,4% et 11,2%). Les grains sont anguleux à sub-anguleux, peu luisants et mal classés, caractéristiques d'un sable fluvial. Le niveau présente par endroit à sa base une forte induration, formant quelques passées gréseuses. La couleur ocre à rousse du sédiment témoigne d'une importante oxydation, marquée par la présence de nombreuses petites concrétions ferrugineuses et de bois limonitisés (*Agathoxylon*) (détermination V. Perrichot et M. Philippe). Enfin, cette couche contient d'abondants petits débris de coquilles d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Ceratostreon flabellatum*), d'échinodermes (crinoïde *Isocrinus*, astéride *Caletaster* et échinide *Temnocidaris*), ainsi que des galets phosphatés centimétriques, correspondant pour la plupart à des coprolithes (présence à l'intérieur de débris divers d'ostéichthyens : écailles, vertèbres...) [38].

3. Matériel et méthodes

À ce jour, 250 kg de sédiment ont été traités. Le lavage a principalement été effectué à l'eau, même si l'ajout d'eau oxygénée a parfois été réalisé afin de faci-

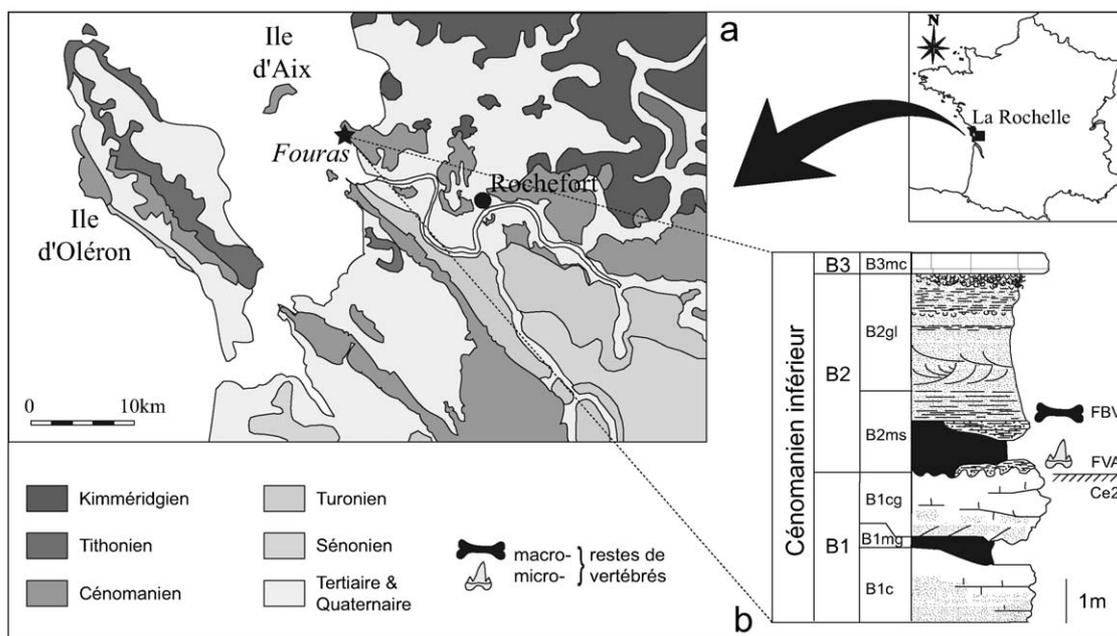


Fig. 1. Cadre géographique et géologique du gisement de Fouras-Vauban : (a) carte montrant la localisation du site de Fouras-Vauban et affleurements de la région de Rochefort ; (b) position stratigraphique de la lentille à microrestes de vertébrés de Fouras-Vauban (FVA) (base de la sous-unité B2ms, juste au-dessus du *hard ground* marquant la limite de séquence Ce2). La position du niveau à macrorestes de Fouras-Bois Vert (FBV) est rappelée.

Fig. 1. Geographical and geological settings of the Fouras-Vauban locality: (a) map showing the location of the site of Fouras-Vauban and the outcrops of the Rochefort area ; (b) stratigraphical position of the vertebrate microremain-bearing lens of Fouras-Vauban (FVA) (base of the sub-unit B2ms, just above the *hard ground* relating to the sequence boundary Ce2). The position of the vertebrate macrofossil assemblage of Fouras-Bois Vert (FBV) is reminded.

liter l'opération. Le tamisage aux mailles de 350 μm et 1 mm a permis l'obtention de deux fractions. Le tri de la fraction la plus fine, non encore achevé, se fait sous la loupe binoculaire ou avec la technique des liqueurs denses. La partie plus grossière a, quant à elle, été triée à l'œil nu. Si la grande majorité des restes a été récoltée de cette façon, quelques éléments sont également issus du ramassage de surface. Plus d'un millier de microrestes ont ainsi pu être identifiés, répartis sur au moins 33 taxons. À cela s'ajoute un nombre très important d'esquilles d'os ou d'autres fragments non identifiées.

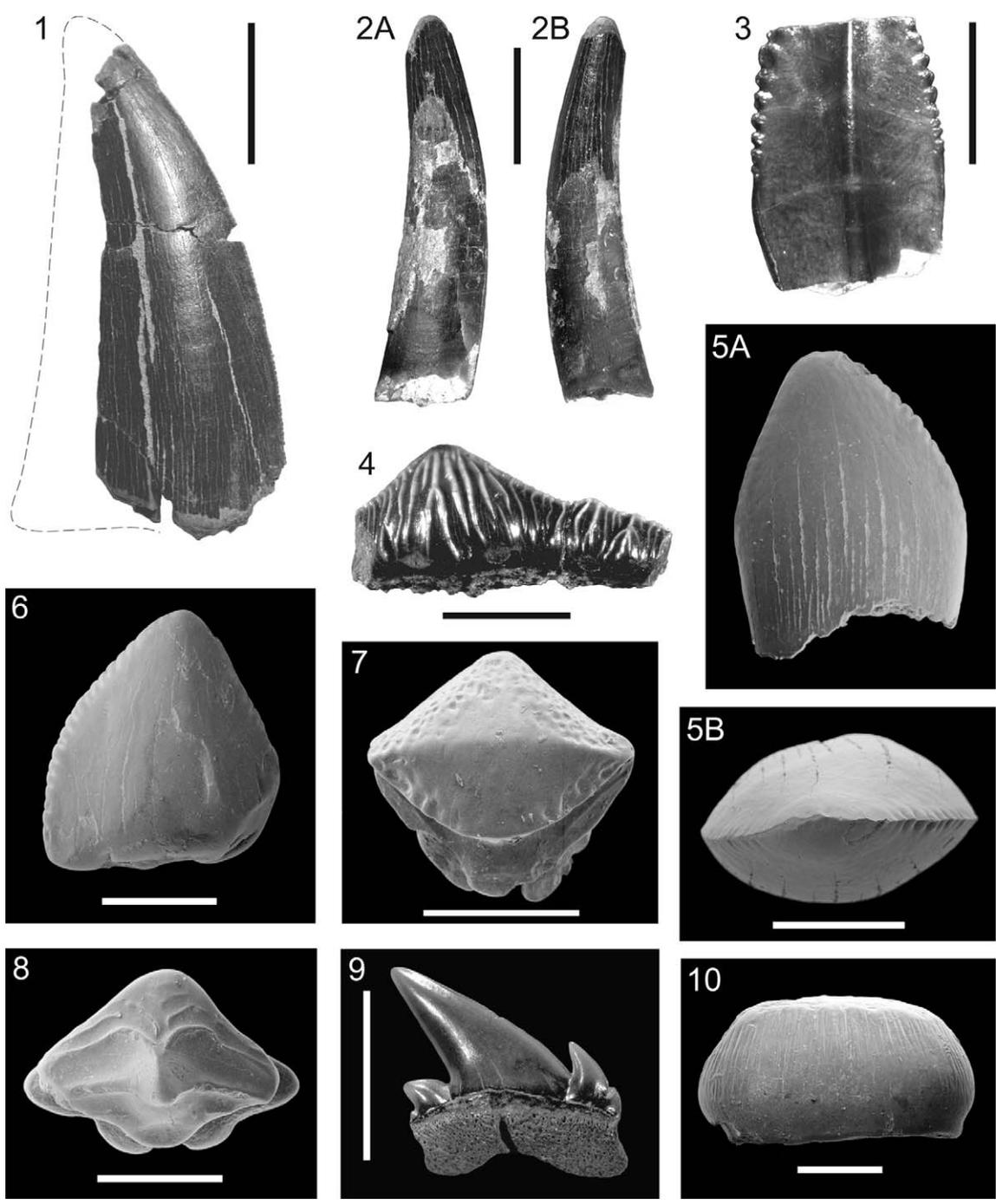
4. La faune de vertébrés

4.1. Sélaciens

Les dents de sélaciens représentent une très large majorité (près de 80%) des restes trouvés à Fouras-

Vauban. Les requins hybodontes regroupent trois genres aux écologies alimentaires différentes [22]. *Hybodus* sp. (type agrippeur) est le plus fréquent, accompagné de *Polyacrodus maiseyi* (type écraseur) (Fig. 2.4) et de *Tribodus morlati* (type broyeur). Pour ce qui est des néosélaciens, on trouve les Orectolobiiformes *Cantioscyllium* cf. *decipiens* et *Chiloscyllium* sp., ainsi que les Lamniformes *Cretodus semiplicatus*, *Carcharias amonensis* (Fig. 2.9), *Scapanorhynchus minimus*, *Cenocarcharias tenuiplicatus*, *Protolamna* sp., *Archaeolamna* sp. et *Squalicorax* sp. Cette association a déjà été reconnue dans les gisements avoisinants [43,66].

Les raies sont également bien représentées, avec au moins sept espèces. Le tri de la fraction la plus fine (entre 350 μm et 1 mm) a notamment révélé de nombreuses petites dents de *Ptychotrygon* spp., dents orales et rostrales de Sclerorhynchidae, et, dans une moindre mesure, *Hamrabortis* sp. (Fig. 2.7) et « *Rhinobatos* » sp. Tout comme les requins, les espèces de batoïdes de



plus grande taille ont déjà été signalées ou décrites dans le Cénomaniens de Charente-Maritime [43,66]. Il s'agit de *Pseudohypolophus mcultyi*, *Turoniabatis cappelletai*, *Ptychotrygonoides pouiti* (Fig. 2.8) et *Onchoprists dunklei*.

4.2. Ostéichthyens

De nombreuses dents d'Aulopiformes (6% de l'assemblage) sigmoïdales et plissées à leur base [34,42], appartenant probablement au genre *Enchodus*, ont été récoltées. Quelques dents isolées de Pycnodontiformes (incisiformes et dents broyeuses) peuvent être rapportées à un seul taxon d'assez grande taille, correspondant certainement au genre *Coelodus* [34]. Un petit Semionotiforme (*Lepidotes* ?) a également été identifié. Notons enfin la présence de rares fragments de rostrales de *Cylindracanthus cretaceus*.

4.3. Chéloniens

Seuls quelques petits fragments centimétriques de carapaces ont été découverts, montrant une surface externe granulée. Par ce caractère et par comparaison avec les fragments plus complets provenant du gisement voisin de Fouras-Bois Vert [52], ces restes peuvent être rapportés à la famille des Solemydidae. D'autres débris de carapace lisse ou légèrement vermiculée indiquent la possible présence d'un ou deux taxons supplémentaires, indéterminés.

4.4. Crocodiliens

De nombreuses dents de crocodiliens ont été récoltées (près de 10% de l'assemblage), montrant une grande diversité de morphotypes. Certaines dents postérieures globuleuses, de type tribodonte, pourraient

indiquer la présence du genre *Bernissartia* (Fig. 2.10) [14,16]. Parmi les dents plus antérieures, la différenciation et la reconnaissance de différents taxons ne sont pas aisées, du fait de l'hétérodonie caractérisant la plupart des crocodiliens. Cependant, deux petites dents, assez comprimées latéralement, à émail lisse et présentant des carènes dentelées (type zyphodonte) (Figs. 2.5A–B et Fig. 2.6), rappellent la morphologie de certaines dents de *Hamadasuchus*, genre du Cénomaniens inférieur de la formation marocaine des Kem Kem [12], ou encore d'une forme indéterminée du Maastrichtien du Deccan (Inde) [56]. Deux dents identiques ont également été décrites dans le Maastrichtien du Portugal comme appartenant à un petit dinosaure ornithopode [1] (cf. Fig. 2.9 et Fig. 2.10), mais ont été ensuite justement ré-attribuées à un crocodilien [33].

4.5. Squamates

Les squamates ne sont représentés que par une vertèbre incomplète d'ophidien attribuable à *Simoliophis rochebrunei*, espèce pourtant relativement fréquente dans les autres gisements du Cénomaniens inférieur des Charentes [26,52,61,66].

4.6. Plésiosaures

Un fragment de dent, à l'origine de grande taille et ornée de forts plis irréguliers et espacés, peut être rapporté à ce groupe de reptiles marins. Il rappelle plus particulièrement certaines dents d'Elasmosauridae, si l'on se réfère notamment à la description de dents complètes provenant du Jurassique supérieur et du Crétacé supérieur européen [27,49].

4.7. Ptérosaures

Une dent, mesurant 17 mm de long, est attribuable à un Ornithocheiridae (Fig. 2.2A et Fig. 2B). Elle rap-

Fig. 2. Restes dentaires du Cénomaniens inférieur de Fouras-Vauban (Charente-Maritime, France) : 1. Theropoda indet., vue latérale. 2. Ornithocheiridae indet. : A, vue linguale ; B, vue labiale. 3. Hadrosauridae indet., dent maxillaire, vue labiale. Spécimen provenant du gisement de Fouras-Bois Vert. 4. *Polyacrodus maiseyi*, vue labiale. 5. Crocodylia indet. : A, vue labiale ; B, vue apicale. Dent zyphodonte. 6. Crocodylia indet., vue labiale. Dent zyphodonte. 7. *Hamrabatis* sp., vue occlusale. 8. *Ptychotrygonoides pouiti*, vue occlusale. 9. *Carcharias amonensis*, vue linguale. 10. cf. *Bernissartia* sp., vue latérale. Dent tribodonte. Barres d'échelle : 1 cm (1) ; 5 mm (2A, 2B, 3, 4, 9) ; 1 mm (5A, 5B, 6, 8, 10) et 0,5 mm (7).

Fig. 2. Tooth remains from the Early Cenomanian of Fouras-Vauban (Charente-Maritime, France): 1. Theropoda indet lateral view. 2. Ornithocheiridae indet.: A, lingual view; B, labial view. 3. Hadrosauridae indet., maxillary tooth, labial view. Specimen from the deposit of Fouras-Bois Vert. 4. *Polyacrodus maiseyi*, labial view. 5. Crocodylia indet.: A, labial view; B, apical view. Zyphodont tooth. 6. Crocodylia indet., labial view. Zyphodont tooth. 7. *Hamrabatis* sp., occlusal view. 8. *Ptychotrygonoides pouiti*, occlusal view. 9. *Carcharias amonensis*, lingual view. 10. cf. *Bernissartia* sp., lateral view. Tribodont tooth. Scale bars: 1 cm (1) ; 5 mm (2A, 2B, 3, 4, 9) ; 1 mm (5A, 5B, 6, 8, 10) and 0.5 mm (7).

pelle en tout point les dents provenant du Cénomaniens marocain (Kem Kem) et figurées par Wellnhofer et Buffetaut [67]. Parmi les quatre morphotypes reconnus par ces auteurs, la dent de Fouras-Vauban se rapprocherait plutôt du morphotype III, correspondant à des dents relativement robustes, comprimées et légèrement incurvées.

4.8. Dinosauriens

Les dinosauriens sont représentés à Fouras-Vauban par quelques dents incomplètes appartenant à deux groupes différents. Le spécimen le mieux préservé est une dent de théropode de 35 mm (Fig. 2.1), relativement peu comprimée latéralement et montrant à sa base une surface légèrement chagrinée. Réduite à sa moitié antérieure, elle ne présente pas assez de caractéristiques permettant une détermination plus précise. Cependant, elle semble différente des dents de *Carcharodontosaurus* de l'Albien et du Cénomaniens d'Afrique du Nord, notamment par l'absence de pli oblique le long de la carène (cf. [4,6]). Trois dents cassées et relativement usées attestent la présence d'un ornithomime. Une dent de ce type, nettement mieux préservée, a également été découverte récemment à Fouras-Bois Vert. Cette dent plus complète (Fig. 2.3), dont les parties apicale et radiculaire ne sont néanmoins pas conservées, possède des carènes bien dentelées. Ces dentelures décroissent depuis l'apex, pour disparaître au niveau de la partie la plus large de la couronne, les carènes formant alors une sorte de bourrelet. Il pourrait s'agir d'une dent maxillaire, du fait de son allure trapue et de l'absence de courbure. Toutes les dents des deux sites de Fouras ne présentent qu'une seule crête longitudinale, très proéminente. Leur morphologie générale est très proche de certaines dents appartenant à des formes albiocénomaniennes européennes aux affinités incertaines, situées à la limite entre les derniers Iguanodontidae et les Hadrosauridae primitifs [2,17]. Parallèlement, la dent de Fouras-Bois Vert est pratiquement identique à celles présentes chez *Eolambia* (Cénomaniens basal de l'Utah) [40] et surtout *Protohadros* (Cénomaniens moyen du Texas) ([39] (cf. Fig. 13A)), deux formes contemporaines nord-américaines plus complètement connues et clairement établies comme étant des Hadrosauridae basaux. Il est enfin intéressant de noter que c'est également dans le gisement de Fouras-Bois Vert que viennent d'être décrits quelques ossements attri-

buis alors avec incertitude au genre *Iguanodon* [52]. La découverte de ces nouveaux éléments dentaires permet de préciser les affinités de l'ornithomime de Fouras et pourrait bien révéler la présence d'un Hadrosauridae basal dans le Cénomaniens inférieur des Charentes. Cela constituerait la plus ancienne occurrence certifiée de ce groupe en Europe occidentale. Tous ces restes, auxquels on peut espérer l'ajout de nouveaux spécimens, sont donc à reconsidérer et méritent donc à eux seuls une révision taxinomique et une analyse paléobiogéographique plus poussée (Allain et al., en prép.) dépassant le cadre de la présente étude.

5. Implications paléoenvironnementales et paléobiogéographiques

5.1. Paléoécologie et paléoenvironnement

D'un point de vue général, l'association de sélaciens est caractéristique d'un environnement marin peu profond [5,43]. Cependant, la relative abondance des dents d'hybodontes, en particulier *Tribodus*, indique une forte influence continentale marquant le milieu de dépôt. En effet, ce dernier genre n'a jusqu'à présent été signalé que dans des formations dulçaquicoles à saumâtres [28,29,48]. En ce qui concerne les ostéichthyens, les enchodontidés sont toujours relativement fréquents dans les assemblages margino-littoraux [34,42] mais aussi en milieu marin franc [24,25]. Les pycnodontiformes fréquentaient les zones côtières peu profondes [53], certains ayant même colonisé des environnements dulçaquicoles [55]. *Cylindracanthus* n'est quant à lui connu que dans des dépôts marins.

Les rares restes de chélonien découverts attestent la présence d'un solémydidé. Les derniers représentants de cette famille, notamment *Solemys* du Campano-Maastrichtien de France et d'Espagne, sont clairement considérés comme continentaux (terrestres ou amphibiens ?) [44]. Le biotope du squamate serpentiforme *Simoliophis* peut être rapproché de celui d'un autre ophidien primitif apparenté, *Pachyrhachis*, dont l'habitat correspondait certainement à des zones marines calmes et peu profondes [60,62]. Pour ce qui est des crocodiliens, *Bernissartia* et les formes zyphodontes du Crétacé ne sont connus que dans des formations lacustres ou fluviales [14,56]. Ces éléments, auxquels s'ajoutent les dinosauriens et les ptérosaures, forment la composante strictement continentale de l'assemblage.

Le gisement de Fouras-Vauban est caractéristique des niveaux d'accumulation rassemblant des restes d'organismes aux écologies variées. Le milieu de dépôt correspond certainement à un environnement marin côtier, peu profond, et fortement soumis à des influences continentales. En effet, l'importance des apports terrigènes grossiers, la relative fréquence et la bonne préservation générale des restes allochtones coïncident probablement avec la proximité d'un estuaire. Enfin, l'important développement des rhodolithes serait en accord, selon l'écologie de la plupart des formes actuelles et fossiles, avec un platier situé sous une très faible tranche d'eau, sous un climat de type sub-tropical à tropical [37].

5.2. Implications paléobiogéographiques

Parmi l'ensemble des taxons découverts à Fouras-Vauban, et outre le cas particulier évoqué plus haut concernant l'ornithopode, certains fournissent des indications d'ordre paléobiogéographique. En effet, l'existence de voies d'échanges fauniques trans-téthysiennes et leur identification constituent un problème majeur [57]. Les données concernant la partie moyenne du Crétacé sont très limitées. La plupart des sélaciens correspondent à des formes largement répandues au Cénomanién (régions péri-téthysiennes, Amérique du Nord), avec notamment de fortes similitudes avec les faunes du Texas (prédominance de *Carcharias amonensis* et *Pseudohypolophus mcultyi*) [23,43] et du Nord de l'Espagne (Asturies) (genres *Ptychotrygonoides* et *Hamrabatis* par exemple) [5]. Ce n'est pas le cas de *Tribodus morlati*, présente seulement dans le Cénomanién du centre-ouest de la France [23,43,66], et qui est l'unique représentant laurasiatique d'un groupe particulier d'hybodontes munis d'une denture tribodonte. En effet, cet ensemble d'origine gondwanienne est connu au Brésil de l'Aptien (Formation Santana) [7] à l'Albo-Cénomanién (formation Itapecuru) [30], ainsi que dans l'Albien et le Cénomanién d'Afrique du Nord (formations de Chenini en Tunisie [28], de Baharija en Egypte [68], des Kem Kem au Maroc [29], du Tiout en Algérie [43] et de Draa Ubari en Libye [59]). Il est étonnant de constater l'absence de ce groupe dans les dépôts sud-européens, notamment en Espagne où de riches faunes de sélaciens ont pourtant été récoltées [5, 41, Kriwet, pers. comm.].

Notons aussi l'intérêt particulier que représente la présence à Fouras-Vauban de dents de crocodiliens

zyphodontes. Comme indiqué précédemment, ces spécimens se rapprochent morphologiquement des dents de *Hamadasuchus*, décrit du Maroc. D'après Prasad et de Lapparent de Broin [56], ce genre est également présent dans l'Aptien du Cameroun et du Niger. Toujours selon cette étude, deux autres formes lui sont apparentées, *Mahajangasuchus* du Crétacé supérieur (Campanien ?) de Madagascar [8] et « *Crocodylia* indéterminé » du Maastrichtien d'Inde [56]. Il est intéressant de noter que tous ces crocodiles zyphodontes crétacés, auxquels on peut ajouter quelques formes sud-américaines et « *Baharijodon* » du Cénomanién d'Egypte, appartiennent exclusivement au domaine gondwanien [9,15]. Cependant, notons que la monophylie de cet ensemble (Trematochampsidae ?) est encore discutée [8,56]. Néanmoins, la découverte de véritables dents zyphodontes dans le Cénomanién des Charentes est inédite à l'échelle laurasiatique pour cet étage. Au Crétacé terminal, la présence de ce groupe en Europe n'est attestée que par l'existence des deux dents du Maastrichtien du Portugal mentionnées plus haut [1,33]. En effet, les différents trématochampsidés signalés dans le Campano-Maastrichtien du Sud de la France [10,64] possèdent des dents présentant une « fausse zyphodontie » (terme défini par Prasad et de Lapparent de Broin [56] pour les dentelures irrégulières formées par la rencontre des plis sur la carène).

La présence d'autres taxons, comme *Simoliophis*, accentue le cachet sud-téthysien de la faune de Fouras-Vauban. En Europe, ce genre est présent dans de nombreux gisements littoraux bordant le seuil du Poitou, ainsi qu'au Portugal [60]. On le retrouve également sur toute la marge nord-africaine [60], comme cela a pu être évoqué ci-dessus pour *Tribodus*.

La faune de Fouras-Vauban (et plus généralement du Cénomanién du Centre-Ouest de la France) présente donc de nombreuses similitudes avec celles présentes dans les dépôts contemporains des formations fluvio-deltaïques d'Afrique du Nord. L'association « *Tribodus* + *Simoliophis* », à laquelle il faut peut-être désormais joindre les crocodiles zyphodontes du groupe de *Hamadasuchus*, montre une répartition paléogéographique remarquable. La colonisation de l'archipel européen par ces formes continentales et margino-littorales a dû se produire par saltation insulaire, à travers le seuil méditerranéen (cf. [65]). La voie de communication privilégiée se situerait dans la partie orientale de la Mésogée, au niveau de l'ensemble des

plates-formes (adriatique–égéenne–taurique, apulienne, etc.) localisées au nord de la Tunisie, de la Libye et de l'Égypte (cf. [54]). En effet, des formes proches de *Simoliophis* (*Pachyophis* et *Mesophis*) sont connues dans le Cénomanién du Proche-Orient (Israël et Liban) et de Bosnie-Herzégovine [60]. Malheureusement, les données concernant les faunes de sélaciens manquent pour cette zone. Il est aussi intéressant de noter, avec précautions, la non-découverte de *Tribodus* dans la péninsule Ibérique, et ce malgré le très grand nombre de microrestes découverts dans cette région [5,41]. Ceci pourrait s'expliquer par le relatif isolement de cet ensemble paléogéographique (bassin profond entre le Maroc et l'Espagne, golfe de Gascogne entre les Charentes et les Asturies, fossé pyrénéen) [54]. Si le mode de vie marin de *Simoliophis* peut expliquer la présence de ce serpent au Portugal, l'écologie de *Tribodus* a peut-être été le facteur limitant l'empêchant de coloniser cette péninsule, sorte de cul-de-sac de l'archipel européen. Néanmoins, l'apparent isolement de la population de *Tribodus* du Centre-Ouest de la France pose un véritable problème paléobiogéographique. Il est certain que l'absence de dépôts terrigènes dans le Sud-Est européen ne nous permet pas de vérifier la véritable répartition téthysienne de ces requins. De même, l'absence de *Tribodus* dans les formations ibériques ne doit pas être considérée comme un fait acquis. Enfin, il ne faut pas exclure le phénomène de vicariance pour certains groupes. Les hypothèses proposées ci-dessus restent donc largement à vérifier, mais elles offrent une base de réflexion sur les modalités de dispersion des faunes continentales en Europe, durant cette période de haut niveau marin que constitue la partie moyenne du Crétacé [31,36].

L'histoire paléobiogéographique des vertébrés continentaux du Crétacé européen a souvent été discutée, mais ces travaux se réfèrent principalement aux faunes du Campano-Maastrichtien [10,20,47]. De nombreuses similitudes ont ainsi pu être mises en évidence avec le domaine gondwanien, notamment pour les dinosaures théropodes abélisauridés ou les crocodyliens trématochampsidés. Pour le Crétacé inférieur, il existe également des groupes communs aux deux ensembles, comme par exemple les mammifères symmérodontes spalacothéridés ou les théropodes spinosauridés [58,63]. La faune de Fouras-Vauban fournit de nouveaux éléments complémentaires, impliquant des possibilités d'échanges entre l'Afrique du Nord et l'Europe durant

le Cénomanién. Dans un contexte globalement transgressif, quelques épisodes régressifs d'ordre inférieur (dont celui coïncidant avec la discontinuité Ce2) [36] ont alors pu permettre ces mouvements fauniques à travers le seuil Méditerranéen.

6. Conclusions

Le travail de prospection et de lavage-tamissage effectué depuis quelques années dans le Cénomanién nord-aquitain démontre l'importance que revêtent ces gisements formés en milieu paralic. Ceux-ci constituent une opportunité d'accroître notre connaissance des faunes de vertébrés continentaux de la base du Crétacé supérieur en Europe. De ce fait, la découverte du nouveau site de Fouras-Vauban s'avère particulièrement prometteuse, notamment dans la perspective de recherche de restes de mammifères, dont très peu de données existent pour cette période. Outre l'abondance des microrestes relevée dans ce niveau, la bonne qualité de préservation et la diversité relativement élevée caractérisent cet assemblage. De plus, la découverte de taxons particuliers (crocodylien zyphodonte et possible dinosaure hadrosaure) dans le Cénomanién européen apporte de nouvelles données paléobiogéographiques et contribue à mieux comprendre l'histoire de ces faunes continentales de vertébrés au cours du Crétacé. Elle conforte ainsi la possibilité d'échanges entre l'Europe occidentale et l'Afrique du Nord au Cénomanién.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier V. Perrichot, P. Sissac et B. Videt pour leur participation aux différents prélèvements de sédiment, ainsi que J.-P. Billon-Bruyat et P. Taquet pour leurs remarques et critiques constructives. Cet article est une contribution au projet Eclipse du CNRS, intitulé *Interactions climat/écosystèmes de l'Aptien au Paléocène*, et ISEM n° 2004-070.

Références

- [1] M.T. Antunes, D. Sigogneau-Russell, La faune de petits dinosaures du Crétacé terminal portugais, *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 78 (1992) 49–62.

- [2] M.S. Arkhangelsky, A.O. Averianov, On the find of a primitive hadrosauroid dinosaur (Ornithischia, Hadrosauroida) in the Cretaceous of the Belgorod Region, *Paleontol. J.* 37 (2003) 58–61.
- [3] M.J. Benton, Mass extinctions among tetrapods and the quality of the fossil record, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* B325 (1989) 489–491.
- [4] M.J. Benton, S. Bouaziz, E. Buffetaut, D. Martill, M. Ouaja, M. Soussi, C. Trueman, Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 157 (2000) 227–246.
- [5] E. Bernardez, Los dientes de selaceos del Cretacico de la Depresion Central Asturiana, thèse de 3^e cycle, université d'Oviedo, Espagne, 2002, non publiée.
- [6] S. Bouaziz, E. Buffetaut, M. Ghanmi, J.-J. Jaeger, M. Martin, J.-M. Mazin, et al., Nouvelles découvertes de vertébrés fossiles dans l'Albien du Sud tunisien, *Bull. Soc. géol., France* 4 (1988) 335–339.
- [7] P.M. Brito, P.L. Ferreira, The first Hybodont Shark *Tribodus limae* nov. gen., nov. sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil), *An. Acad. brasil. Ci.* 69 (1989) 53–57.
- [8] G.A. Buckley, C.A. Brochu, An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar, *Spec. Pap. Paleontol.* 60 (1999) 149–165.
- [9] E. Buffetaut, Présence de Trematochampsidae (Crocodylia, Mesosuchia) dans le Crétacé supérieur du Brésil. Implications paléobiogéographiques, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 301 (1985) 1221–1224.
- [10] E. Buffetaut, Archosaurian reptiles with Gondwanan affinities in the Cretaceous of Europe, *Terra Nova* 1 (1989) 69–74.
- [11] E. Buffetaut, Une vertèbre de dinosaure Titanosauridé dans le Cénomanién du Mans et ses implications paléobiogéographiques, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 309 (1989) 437–443.
- [12] E. Buffetaut, A new crocodylian from the Cretaceous of southern Morocco, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 319 (1994) 1563–1568.
- [13] E. Buffetaut, A. Brignon, Une dent de Nodosauridé (Dinosauria, Ankylosauria) dans le Cénomanién de Touraine, *Géol., France* 1 (1999) 49–52.
- [14] E. Buffetaut, R.L.E. Ford, The crocodylian *Bernissartia* in the Wealden of the Isle of Wight, *Palaeontology* 22 (1979) 905–912.
- [15] E. Buffetaut, P. Taquet, Un nouveau crocodylien méso-suchien dans le Campanien de Madagascar : *Trematochampsia oblita*, n. sp., *Bull. Soc. géol. France* 21 (1979) 183–188.
- [16] E. Buffetaut, D. Pouit, Restes de dinosaures et de crocodyliens dans le Crétacé supérieur du Centre-Ouest de la France, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 319 (1994) 253–259.
- [17] E. Buffetaut, D. Pouit, P. Taquet, Une dent de Dinosaurien ornithopode remaniée dans les faluns miocènes de Doué-Douces (Maine-et-Loire), *C. R. somm. Soc. géol. France* 5 (1980) 200–202.
- [18] E. Buffetaut, H. Cappetta, M. Gayet, M. Martin, R.T.J. Moody, J.-C. Rage, et al., Les vertébrés de la partie moyenne du Crétacé en Europe, *Cretaceous Res.* 2 (1981) 275–281.
- [19] E. Buffetaut, G. Costa, J. Le Lœuff, M. Martin, L. Cavin, J.-C. Rage, et al., An Early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, southern France), *N. Jahrb. Geol. Paläontol., MH* 1 (1996) 1–16.
- [20] E. Buffetaut, J. Le Lœuff, L. Cavin, S. Duffaud, E. Gheerbrant, Y. Laurent, et al., Late Cretaceous non-marine vertebrates from southern France: a review of recent finds, *Geobios Mém. Spec.* 20 (1997) 101–108.
- [21] E. Buffetaut, J. Le Lœuff, H. Tong, S. Duffaud, L. Cavin, G. Garcia, et al., Association culturelle, archéologique et paléontologique de Cruzy, Un nouveau gisement à de vertébrés du Crétacé supérieur à Cruzy (Hérault, Sud de la France), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 328 (1999) 203–2208.
- [22] H. Cappetta, Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques, *Palaeovertebrata* 16 (1986) 57–76.
- [23] H. Cappetta, G.R. Case, Additions aux faunes de sélaciens du Crétacé du Texas (Albien supérieur–Campanien), *Palaeo Ichthyologica* 9 (1999) 5–111.
- [24] L. Cavin, Occurrence of a juvenile teleost, *Enchodus* sp., in a fish gut content from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco, *Spec. Pap. Palaeontol.* 60 (1999) 57–72.
- [25] L. Cavin, L. Boudad, S. Duffaud, L. Kabiri, J. Le Lœuff, I. Rouget, H. Tong, L'évolution paléoenvironnementale des faune de poissons du Crétacé supérieur du bassin de Tafilalt et des régions avoisinantes (Sud-Est du Maroc) : implications paléobiogéographiques, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 333 (2001) 677–683.
- [26] G. Cuny, J.-J. Jaeger, M. Mahboubi, J.-C. Rage, Les plus anciens Serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des Serpents de la partie moyenne du Crétacé, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 311 (1990) 1267–1272.
- [27] G. Cuny, E. Buffetaut, H. Cappetta, M. Martin, J.-M. Mazin, J.-M. Rose, Nouveaux restes de Vertébrés du Jurassique terminal du Boulonnais (Nord de la France), *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 180 (1991) 323–347.
- [28] G. Cuny, V. Suteethorn, E. Buffetaut, M. Ouaja, Freshwater hybodont sharks in the Aptian-Albian of Tunisia and Thailand, in: B. Ferre, M. Fouray, J. Tabouelle (Eds.), *Colloque sur le Cénomanién*, Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles d'Elbeuf, 2001, pp. 27–29.
- [29] D. Dutheil, An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous: Cenomanian) of southeastern Morocco, in: G. Arratia, H.-P. Schultze (Eds.), *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, 1999, pp. 553–563.
- [30] M.F.A. Dutra, M.C.S.L. Malabarda, Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru, Estado do Maranhão, Brasil, in: D.F. Rossetti, A.M. Góes, W. Truckenbrodt (Eds.), *O Crétáceo na Bacia São Luís-Grájuá*, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Portugal, 2001, pp. 191–208.
- [31] E. Fara, Sea-level variations and the quality of the continental fossil record, *J. Geol. Soc. Lond.* 159 (2002) 489–491.
- [32] E. Fara, M.J. Benton, The fossil record of Cretaceous tetrapods, *Palaios* 15 (2000) 161–165.

- [33] P.M. Galton, Notes on Dinosauria from the Upper Cretaceous of Portugal, *N. Jahrb. Geol. Paläontol.*, MH 2 (1996) 83–90.
- [34] M. Gayet, L.G. Marshall, T. Sempere, F.J. Meunier, H. Cappetta, J.-C. Rage, Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 169 (2001) 39–68.
- [35] E. Gheerbrant, C. Abrial, H. Cappetta, Nouveaux sites à microvertébrés continentaux du Crétacé terminal des Petites Pyrénées (Haute-Garonne et Ariège, France), *Geobios Mém. Spec.* 20 (1997) 257–269.
- [36] J.M. Hancock, Lower sea levels in the Middle Cenomanian, *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology* 2 (2003) 1–6.
- [37] H.S. Hassan, A.K. Ghosh, Early Oligocene non-geniculate coralline algal assemblage from Al Bayda formation, North-east Libya, *Curr. Sci.* 84 (2003) 582–587.
- [38] D.E. Hattin, Fossilized regurgitate from Smoky Hill Member of Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) of Kansas, USA, *Cretaceous Res.* 17 (1996) 443–450.
- [39] J.J. Head, A new species of basal hadrosaurid (Dinosauria, Ornithischia) from the Cenomanian of Texas, *J. Vertebr. Paleontol.* 18 (1998) 718–738.
- [40] J.I. Kirkland, A new hadrosaurid from the Upper Cedar Mountain Formation (Albian–Cenomanian: Cretaceous) of Eastern Utah – The oldest known hadrosaurid (Lambeosaurine?), in: S.G. Lucas, J.I. Kirkland, J.W. Estep (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems*, New Mexico Museum of Natural History and Science 14, 1998, pp. 283–295.
- [41] J. Kriwet, *Ptychotrygon geyeri* n. sp. (Chondrichthyes, Rajiformes) from the Utrillas Formation (Upper Albian) of the central Iberian Ranges (East-Spain), *Profil* 16 (1999) 337–346.
- [42] J. Kriwet, Lancetfish (Neoteleostei, Alepisauroidi) from the Early Cretaceous of Alcañete, NE Spain, *Lethaia* 36 (2003) 323–331.
- [43] O. Landemaine, Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du Sud-Ouest de la France. Quelques apports à la systématique des élasmobranches, *Soc. Amicale Géol., Amateurs, MNHN, Paris* 1 (1991) 1–45.
- [44] F. de Lapparent de Broin, X. Murelaga, Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula), *Est. Mus. Cienc. Nat. Alava* 14 (Núm. Espec. 1) (1999) 135–211.
- [45] Y. Laurent, L. Cavin, M. Bilotte, Découverte d'un gisement à vertébrés dans le Maastrichtien supérieur des Petites Pyrénées, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 328 (1999) 781–787.
- [46] Y. Laurent, M. Bilotte, J. Le Loeuff, Late Maastrichtian continental vertebrates from southwestern France: correlation with marine fauna, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 187 (2002) 121–135.
- [47] J. Le Loeuff, The Campano-Maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world; palaeobiogeographical implications, in: E. Buffetaut, W. Riegel (Eds.), *Nonmarine Cretaceous correlation (special issue)*, *Cretaceous Res.* 12 (1991) 93–114.
- [48] J.M. Mabesoone, M. Tinocoi, Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil), *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 14 (1973) S97–S118.
- [49] E.W.A. Mulder, Ein Elamosaurierzahn aus der oberen Kreide des St. Pietersberges bei Maastricht, Süd-Limburg, Niederlande *Paläont. Z.* 64 (1990) 145–151.
- [50] D. Néraudeau, J. Thierry, P. Moreau, Variation in echinoid biodiversity during the Cenomanian–Early Turonian transgressive episode in Charentes (France), *Bull. Soc. géol. France* 168 (1997) 151–161.
- [51] D. Néraudeau, V. Perrichot, J. Dejoux, E. Masure, A. Nel, M. Philippe, P. Moreau, F. Guillocheau, T. Guyot, Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable) : Archingeay (Charente-Maritime, France), *Geobios* 35 (2002) 233–240.
- [52] D. Néraudeau, R. Allain, V. Perrichot, B. Videt, F. de Lapparent de Broin, F. Guillocheau, M. Philippe, J.-C. Rage, R. Vullo, Découverte d'un dépôt paralique à bois fossile, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomaniens inférieur de Fouras (Charente-Maritime, Sud-Ouest de la France), *C. R. Palevol.* 2 (2003) 221–230.
- [53] J.R. Nurshall, Distribution and ecology of pycnodontid fish, in: G. Arratia, H.-P. Schultze (Eds.), *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoeology*, 1996, pp. 115–124.
- [54] J. Philip, J.-F. Babinot, G. Tronchetti, É. Fourcade, L.-E. Ricou, R. Guiraud, et al., Late Cenomanian Palaeoenvironments (94 to 92 Ma), in: J. Dercourt, L.-E. Ricou, B. Vrielynck (Eds.), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*, BEICIP-FRANLAB, Rueil-Malmaison, France, 1993.
- [55] F.J. Poyato-Ariza, M.R. Talbot, M.A. Fregenal-Martinez, N. Melendez, S. Wenz, First isotopic and multidisciplinary evidence for nonmarine coelacanths and pycnodontiform fishes: palaeoenvironmental implications, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 144 (1998) 65–84.
- [56] G.V.R. Prasad, F. de Lapparent de Broin, Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities, *Ann. Paléontol.* 88 (2002) 19–71.
- [57] J.-C. Rage, Gondwana, Tethys, and terrestrial Vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic, in: M.G. Audley-Charles, A. Hallam (Eds.), *Gondwana and Tethys*. *Geol. Soc. Spec. Publ.* 37 (1988) 235–273.
- [58] J.-C. Rage, Terrestrial trans-Tethyan dispersals: An overview, First European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Geological Society of Denmark, Copenhagen. On-line Series 1 (1997), www.purl.dk/net/9710-0100.
- [59] J.-C. Rage, H. Cappetta, Vertebrates from the Cenomanian, and the geological age of the Draa Ubari fauna (Lybia), *Ann. Paléontol.* 88 (2002) 79–84.
- [60] J.-C. Rage, F. Escullié, Le Cénomaniens : étage des serpents bipèdes, *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology* 1 (2003) 1–11.
- [61] H.-E. Sauvage, Sur l'existence d'un Reptile du type Ophidien dans les couches à *Ostrea columba* des Charentes, *C. R. H. Acad. Sci. Paris* 91 (1880) 671–672.
- [62] J.D. Scanlon, M.S.Y. Lee, M.W. Caldwell, R. Shine, The palaeoecology of the primitive snake *Pachyrhachis*, *Hist. Biol.* 13 (1999) 127–152.

- [63] P.C. Sereno, A.L. Beck, D.B. Dutheil, B. Gado, H.C.E. Larson, G.H. Lyon, et al., A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids, *Science* 282 (1998) 1298–1302.
- [64] D. Vasse, *Ischyrochampsia meridionalis* n.g. n.sp., un crocodylien d'affinité gondwanienne dans le Crétacé supérieur du Sud de la France, *N. Jahrb. Geol. Paläontol. MH* 8 (1995) 501–512.
- [65] B. Vrielynck, J. Dercourt, N. Cottreau, Des seuils lithosphériques dans la Téthys, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 318 (1994) 1677–1685.
- [66] R. Vullo, D. Néraudeau, B. Videt, Un faciès de type falun dans le Cénomaniens basal de Charente-Maritime (France), *Ann. Paléontol.* 89 (2003) 171–189.
- [67] P. Wellnhofer, E. Buffetaut, Pterosaurs remains from the Cretaceous of Morocco, *Paläontol. Z.* 73 (1999) 133–142.
- [68] C. Werner, Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenomanan) der Oase Bahariya, Ägypten, *Palaeo Ichthyologica* 5 (1989) 5–112.