

## Évolution Origine et évolution des saurischiens

Ronan Allain\*, Émilie Läng

CNRS UMR 5143, USM 203, département histoire de la Terre, Muséum national d'histoire naturelle,  
case postale 38, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

Reçu le 22 septembre 2008 ; accepté après révision le 25 septembre 2008

Disponible sur Internet le 23 janvier 2009

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

### Résumé

Nos connaissances sur la diversité et l'évolution des dinosaures saurischiens non-aviens se sont considérablement élargies durant la dernière décennie, du fait essentiellement de la découverte et de la description de 176 nouveaux genres, provenant pour près de la moitié d'entre eux d'Asie. On en sait maintenant, par exemple, beaucoup plus sur la diversité des saurischiens au Crétacé inférieur. L'usage généralisé de la cladistique permet de mieux appréhender l'histoire des saurischiens, même si de nombreuses controverses subsistent (monophylie des prosauropodes et des cératosaures, relations phylogénétiques des titanosaures et des coelurosaures) et si de nouveaux problèmes épistémologiques sont apparus avec l'usage de définitions phylogénétiques concurrentes. L'histoire évolutive des saurischiens est intimement liée à deux des cinq grandes extinctions de masse, qui ont ponctuées l'histoire du vivant : les crises Trias–Jurassique et Crétacé–Tertiaire. Elle ne peut, cependant, être réduite à ces deux seuls événements, puisqu'elle commence 25 millions d'années avant la première, et qu'une troisième crise de moindre ampleur, celle du Pliensbachien–Toarcien pourrait avoir eu un impact non négligeable sur la diversification des grandes lignées de saurischiens.

**Pour citer cet article :** R. Allain, É. Läng, C. R. Palevol 8 (2009).

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**Saurischian origins and evolution.** We propose here a short synthesis of the saurischian evolutionary history. Our knowledge of the diversity and evolution of the saurischian non-avian dinosaurs has increased during the past decade. The generalized use of cladistics has led to various phylogenetic hypotheses, some of them in agreement on the evolution of saurischians, even if some controversy remains. The saurischian evolution is closely linked to two of the five great mass extinctions, which punctuated life history, but probably also to a third, less important, extinction event at the end of the Early Jurassic. **To cite this article:** R. Allain, É. Läng, C. R. Palevol 8 (2009).

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Saurischia ; Sauropodomorpha ; Theropoda ; Mésozoïque ; Origine ; Évolution ; Biodiversité

**Keywords:** Saurischia; Sauropodomorpha; Theropoda; Mesozoic; Origin; Evolution; Biodiversity

\* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : [rallain@mnhn.fr](mailto:rallain@mnhn.fr) (R. Allain), [lang@mnhn.fr](mailto:lang@mnhn.fr) (É. Läng).

## Abridged English version

Our knowledge of the diversity and evolution of the saurischian non-avian dinosaurs has increased during the past decade, thanks to new discoveries and to the description of 176 new genera (85 sauropodomorphs and 91 theropods), nearly half of them coming from Asia (see the Supplementary Material). The Early Cretaceous diversity of saurischians, for example, is better known than ten years ago, mainly because of the discovery of the dinosaurs from the Liaoning Province in China. The generalized use of cladistics led to various phylogenetic hypotheses, some of them in agreement on the evolution of saurischians, even if some controversy remains concerning the monophyly of prosauropods and ceratosaurs or the phylogenetic relationships of titanosaurs or coelosaurs (Fig. 1). New epistemological problems also arose from the phylogenetic taxonomy and the use of concurrent phylogenetic definitions, as illustrated by the basal sauropods. The saurischians first appear at the beginning of the Late Triassic and lived alongside crurotarsans until the end of the Triassic. They split quickly between the carnivorous Theropoda and the herbivorous Sauropodomorpha. The sauropods are known from the Late Triassic, but remain rare in the fossil record until the end of the Early Jurassic and the Middle Jurassic and the diversification of the Gravisauria. The latter coincides with the diversification of the tetanuran and neoceratosaurian theropods (Fig. 1).

The saurischian evolution is closely linked to two of the five great mass extinctions which punctuated life history: the Triassic-Jurassic and the Cretaceous-Tertiary extinction events. However, it cannot be reduced to these single events. First, because it begins 25 million years before the Triassic-Jurassic boundary, and then because a smaller extinction event in the Early Jurassic might have played a large part in shaping the Middle Jurassic to Early Cretaceous saurischian faunas.

### 1. Introduction

Les termes Saurischia et Ornithischia ont été introduits pour la première fois par Harry Govier Seeley, en 1887, pour différencier deux ordres, selon lui, bien distincts, de reptiles réunis auparavant par Owen (1842) dans un groupe baptisé Dinosauria. La monophylie des dinosaures, aussi bien que celle des ornithischiens et des saurischiens, est maintenant reconnue par tous. Les saurischiens, avec près de 10 000 oiseaux pour les représenter dans la nature actuelle, sont l'un des groupes de vertébrés qui a connu l'histoire évolutive la plus extraordinaire qui soit, avec des formes allant du brachiosaure

au colibri en passant par l'allosaure. Environ deux tiers des espèces de dinosaures non aviens connues à l'heure actuelle appartiennent au groupe des saurischiens [106] et avec un registre fossile quasi continu du début du Trias supérieur (Carnien) au Crétacé terminal (Maastrichtien), on a maintenant un bon aperçu de l'histoire évolutive de ce clade de dinosaure, même si de nombreux points de cette histoire restent encore à préciser et si de nouvelles controverses et problématiques sont apparues au cours de ces dix dernières années.

Pas moins de 176 nouvelles espèces de saurischiens ont été décrites durant la dernière décennie (1997–2007), parmi lesquelles 85 sauropodomorphes et 91 théropodes. Les distributions géographique, stratigraphique et systématique de ces 176 nouvelles espèces (voir les [informations supplémentaires](#), en version électronique) sont, comme on peut s'y attendre, très hétérogènes du fait du caractère contingent de la découverte de nouveaux fossiles (hasard des découvertes, disponibilité et superficie des affleurements, accessibilité à certaines zones géographiques, processus de fossilisation, moyens de terrain mis en œuvre sont autant d'éléments à prendre en compte). Il est important de noter le poids considérable tenu par le *Lagerstätte* du Crétacé inférieur de la Formation de Yixian et de celle de Jiufotang dans la Province de Liaoning en Chine qui ont livré, entre autres, les célèbres dinosaures à plumes. Ainsi, les coelosaures non aviens (17 au total) de ce biote chinois constituent, à eux seuls, près de 20 % des découvertes de théropodes de ces dix dernières années. Derrière la Chine qui a livré plus d'un quart des saurischiens découverts durant cette décennie, on trouve l'Argentine où certaines des nouvelles espèces décrites sont, cependant, représentées par du matériel fragmentaire. Il est aussi surprenant de noter que l'Amérique du Nord est le continent qui a livré le moins de saurischiens entre 1997 et 2007. Cette baisse des découvertes de nouveaux taxons est sans doute liée au fait que les célèbres gisements de dinosaures du Jurassique supérieur et du Crétacé supérieur des États-Unis et du Canada sont exploités depuis plus de 150 ans, et même surexploités si on se réfère à la fameuse « guerre des os » qui opposa les deux paléontologues Marsh et Cope. Il sera scientifiquement intéressant dans les prochaines années de regarder si ces gisements sont oui ou non en cours « d'épuisement taxonomique ». Plus de 80 % des théropodes et plus de 55 % des sauropodomorphes découverts ces dix dernières années datent du Crétacé. En revanche, nos connaissances sur les faunes de dinosaures du Jurassique inférieur et moyen n'ont que peu progressé, même si d'importants spécimens ont été découverts ou décrits. D'un point de vue systématique, ce sont les Titanosauria (36 % des décou-

vertes) chez les sauropodomorphes, et les Coelurosauria (75 % des découvertes dont 19 % pour les seuls Dromaeosauridae) chez les théropodes, qui tirent le mieux leur épingle du jeu, avec, cependant, des bénéfices très divers quant à la compréhension de l'histoire de ces groupes.

### 1.1. La forêt qui cache l'arbre

Les saurischiens ont fait l'objet de très nombreuses analyses cladistiques, depuis les travaux pionniers de Gauthier en 1986, pour déterminer leurs relations évolutives. Un grand nombre des descriptions de nouveaux taxons de saurischien s'est accompagné, durant cette décennie, d'une analyse cladistique. Si chaque nouvelle analyse cladistique doit être considérée indépendamment de celles effectuées antérieurement, par le simple fait qu'elle renferme un nouveau taxon et/ou quelques nouveaux caractères, il n'en demeure pas moins que certaines matrices de caractères ont servi et serviront encore de référence aux analyses phylogénétiques de nombreux auteurs, aussi bien chez les saurischiens basaux [55,81] que chez les sauropodomorphes [38,100,103,104,108,111,124,126] et les théropodes [5,24,43,45,72,79,96,98,99]. La multiplication des analyses cladistiques a entraîné l'émergence de phylogénies présentant parfois une forte incongruence, mais qui nous renseignent cependant sur certains aspects de l'histoire évolutive des saurischiens. L'arbre phylogénétique présenté ici (Fig. 1) et qui sera discuté dans la suite de cet article se veut le plus consensuel possible par rapport à l'ensemble de ces travaux et présente donc quelques polytomies qui mettent en exergue les incertitudes concernant les relations de parenté de quelques clades de dinosaures. Ainsi, à l'image des mammifères [61], la phylogénie des taxons supragénériques de saurischiens est loin d'être complètement résolue, comme on pouvait le penser à la fin des années 1990 [81], et la monophylie ou la paraphylie de certains groupes comme les Ceratosauria ou les Prosauropoda devra être confirmée dans les années à venir.

## 2. Relations phylogénétiques et diversité des saurischiens au Mésozoïque

### 2.1. Les origines

Les plus anciens saurischiens avérés connus datent du début du Trias supérieur (Carnien) et proviennent tous d'Amérique du Sud. Certains taxons incomplets et basés sur du matériel dont l'association est douteuse, comme *Alwalkeria* d'Inde et *Chindesaurus* des États-

Unis, possèdent cependant des caractères qui suggèrent des affinités avec les saurischiens [54]. La description en 1999 de deux nouveaux saurischiens primitifs *Guaibasaurus candelariensis* [16] et *Saturnalia tupiniquim* [56] a relancé le débat sur l'origine des sauropodomorphes et des théropodes. La position taxinomique de ces taxons incomplets est, en effet, encore sujette à controverse, tout comme l'est celle des deux saurischiens du Carnien les plus complets : *Herrerasaurus* [86] et *Eoraptor* [90]. Ces deux dinosaures bipèdes de la Formation Ischigualasto d'Argentine sont considérés par certains comme des théropodes primitifs [81,85] et par d'autres comme des saurischiens basaux [55]. Cette incertitude est imputable, comme c'est souvent le cas, à la différence des caractères utilisés ou de leur codage dans les analyses cladistiques concurrentes [85] : un « retour aux caractères » sera donc nécessaire pour en savoir plus sur les relations de parenté des premiers saurischiens. Quoi qu'il en soit, la monophylie des saurischiens n'est pas remise en question et est supportée par de nombreux caractères, comme la présence de fosses nasales étendues et d'un foramen subnasal sur les prémaxillaires, l'existence d'épipophyses sur les vertèbres cervicales postérieures et d'une articulation de type hyposphène/hypantrum sur les vertèbres dorsales, l'absence du carpien distal V, ou la longueur de la main correspondant à plus de 40 % de la longueur humérus + radius. Les différents taxons mentionnés ci-dessus illustrent parfaitement la radiation originale des saurischiens au Carnien et leur évolution relativement rapide puisque, dès la fin de cette période, les deux grands clades de saurischiens que sont les Theropoda et les Sauropodomorpha vont s'individualiser, comme l'atteste la présence du coelophysoïde *Camposaurus* en Arizona et du sauropodomorphe *Euskelosaurus* en Afrique australe [23,38,99].

### 2.2. Diversité des sauropodomorphes

Les Sauropodomorpha constituent, avec les ornithischiens, un des deux groupes majeurs de dinosaures herbivores. Toutes les phylogénies s'accordent sur le fait que *Saturnalia* qui était bipède et ne dépassait pas les 1,5 m de longueur, est le représentant le plus basal des Sauropodomorpha [55,56,104,122] (Fig. 1), même si, étrangement, certains auteurs ne l'incluent pas dans ce clade [54,55]. Ce dernier n'est soutenu que par quelques apomorphies telles qu'un crâne moitié moins long que le fémur ou qu'une extrémité distale de l'humérus développée transversalement [55,122], mais il faut noter qu'aucun reste crânien de *Saturnalia*, à l'exception de l'empreinte d'un dentaire, n'est connu à ce jour [56].

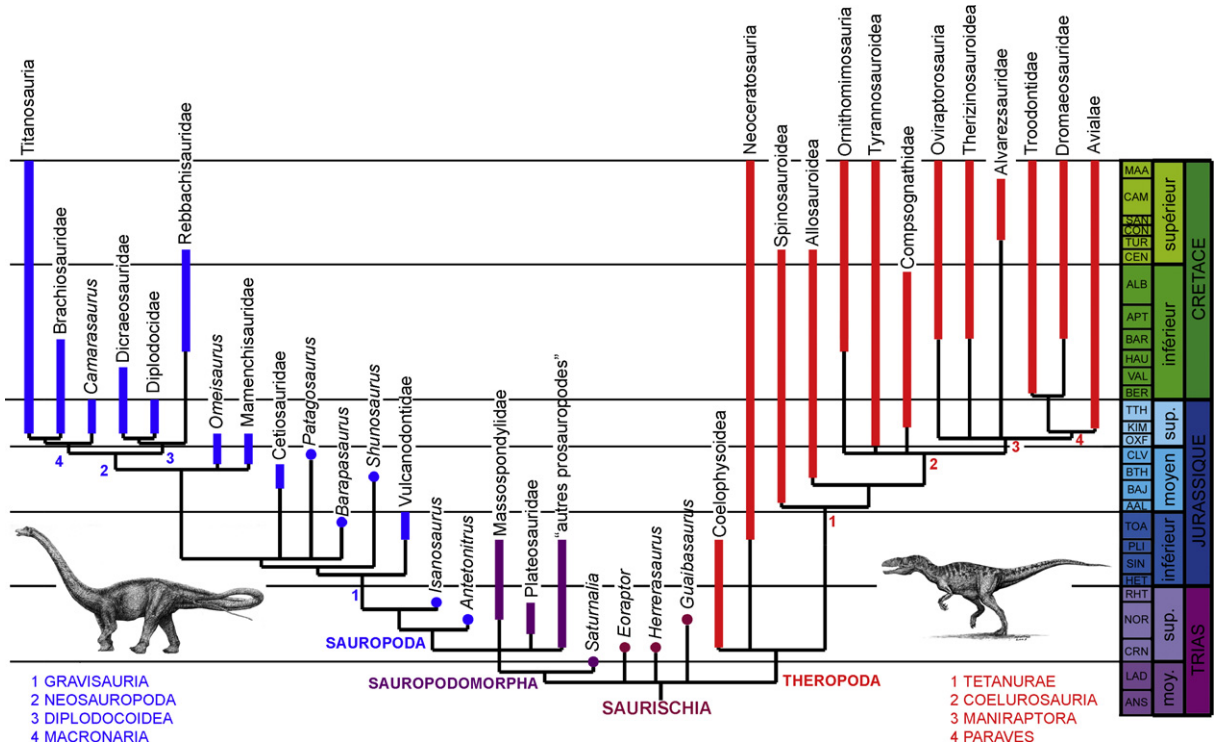


Fig. 1. Phylogénie consensuelle des saurischiens, basée sur des analyses cladistiques récentes (voir texte).  
 Fig. 1. Consensual saurischian phylogeny based on recent cladistic analyses (see text).

2.2.1. *Sauropodomorphes basaux, prosauropodes et sauropodes du Trias*

Jusqu'à très récemment, les sauropodomorphes étaient subdivisés en deux sous-groupes monophylétiques : les prosauropodes connus du Trias supérieur au Jurassique inférieur et les sauropodes connus eux aussi dès le Trias mais ne s'éteignant qu'à la fin du Crétacé [10,38,81,103,109]. Les découvertes de nouveaux sauropodomorphes du Trias supérieur ou du Jurassique inférieur, tels que *Gongxianosaurus* [42], *Lessemsaurus* [15], *Isanosaurus* [21], *Ruehleia* [36], *Antetonitrus* [126], *Pantyraco* [39,122], *Unaysaurus* [58], *Tazoudasaurus* [4,6], *Lamplughsaura* [51], *Pradhania* [51] ou *Glacialisaurus* [95], et la description de nouveau matériel de taxon déjà connu comme *Melanorosaurus* [17,125] ont remis en cause cette dichotomie traditionnelle [38,81]. La plupart des auteurs sont aujourd'hui d'accord pour reconnaître que les prosauropodes, au sens traditionnel du terme, forment un groupe paraphylétique [84,104,122,124,126], c'est-à-dire une suite de sauropodomorphes basaux parmi lesquels certains taxons sont plus étroitement apparentés que d'autres au groupe monophylétique des sauropodes [124]. Ainsi, des taxons comme *Saturnalia*, *Thecodontosaurus* et

*Efraasia* sont considérés comme étant parmi les sauropodomorphes les plus primitifs, alors qu'au contraire des taxons comme *Jingshanosaurus*, *Melanorosaurus*, *Lessemsaurus* et *Camelotia* seraient eux plus étroitement apparentés aux sauropodes. Entre ces deux extrêmes, il a été suggéré que certains sauropodomorphes incluant entre autres les genres *Plateosaurus*, *Coloradisaurus*, *Riojasaurus*, *Lufengosaurus*, *Massospondylus* et *Yunnanosaurus* pourraient former un noyau de prosauropodes qui serait lui monophylétique, et permettrait de conserver le nom Prosauropoda [84,104]. Neuf caractères soutiennent cette hypothèse dans une analyse cladistique récente [104] et les prosauropodes seraient ainsi caractérisés, entre autres, par la présence d'une ouverture postpariétale entre le pariétal et le supraoccipital, par un métacarpien V présentant une extrémité proximale étendue et comportant une double surface articulaire et par la torsion d'environ 60° entre les axes longs des extrémités proximale et distale de la première phalange du doigt I de la main.

La paraphylie des prosauropodes et l'incertitude entourant les relations de parenté des sauropodomorphes basaux sont à l'origine d'un problème épistémologique : celui de la définition du taxon Sauropoda. Il y a

encore dix ans, *Vulcanodon*, du Jurassique inférieur du Zimbabwe [29,71], était considéré comme le plus ancien sauropode connu [81]. Aujourd'hui, certains taxons autrefois rattachés au groupe des prosauropodes, tels que *Melanorosaurus* et *Jingshanosaurus*, sont considérés comme des sauropodes par certains auteurs [104], mais comme de simples sauropodomorphes basaux par d'autres [84,124]. Ainsi, aucun auteur ne s'accorde aujourd'hui pour définir ce qu'est un sauropode. La taxinomie phylogénétique s'est largement imposée ces dernières années dans le monde de la paléontologie des dinosaures [34,80,106] et elle est une source de débats permanents quant aux définitions phylogénétiques qu'il faut employer [67,83]. Une révision des tenants et des aboutissants de la taxinomie phylogénétique ne rentre pas dans le cadre de cet article, mais on peut noter que la stabilité du contenu taxinomique des deux clades qui nous intéressent ici, à savoir les Sauropoda et les Prosauropoda, a été mise à mal ces dernières années et que les définitions phylogénétiques du taxon Sauropoda se sont multipliées. Si l'incertitude entourant les relations de parenté des sauropodomorphes basaux est largement responsable de cette situation, il n'en demeure pas moins qu'à l'heure actuelle trois définitions des sauropodes sont utilisées dans la littérature scientifique [84,111,124] et ne sont pas pour favoriser la communication. Dans la première de ces définitions, le clade des Sauropoda inclut tous les sauropodomorphes plus proches de *Saltasaurus loricatus* que de *Plateosaurus engelhardti* [80,111]. Cette définition a été proposée, alors que les prosauropodes étaient considérés comme un groupe monophylétique et a été largement reprise et acceptée par la plupart des chercheurs [10,81,103,109,111]. La paraphylie d'une partie des prosauropodes ayant été suggérée [122,126], certains auteurs ont continué à utiliser cette définition [104,109,122,126] avec l'intention louable de promouvoir une certaine stabilité dans les définitions phylogénétiques. En agissant de la sorte, de nombreux taxons tels que *Jingshanosaurus*, *Camelotia*, *Anchisaurus*, *Melanorosaurus* ou *Lessemsaurus*, considérés auparavant comme des prosauropodes, doivent être incorporés dans le clade des Sauropoda [104,126]. Cette rupture avec le contenu taxinomique traditionnel du groupe des sauropodes a conduit certains auteurs à proposer de nouvelles définitions « collant » mieux à la tradition [84,95,124] et qui renvoient à l'image populaire qui est faite des sauropodes, celle de gigantesques dinosaures quadrupèdes au long cou et à la longue queue. Les sauropodes sont ainsi définis, soit comme « le clade le plus inclusif qui inclut *Saltasaurus loricatus* mais ni *Jingshanosaurus xinwaensis*, ni *Mussaurus patagonicus* » [84], soit comme « le clade le plus inclusif

qui inclut *S. loricatus* mais pas *Melanorosaurus readi* » [95,124]. Quitte à choisir, notre préférence va à cette dernière définition, car *Melanorosaurus* qui est longtemps resté un taxon énigmatique, est maintenant connu par un matériel plus abondant décrit en détail, et incluant un crâne présentant de fortes « affinités » avec le crâne de *Plateosaurus* et un membre antérieur qui n'était pas dévolu exclusivement au support du poids de ce dinosaure [17,125]. Ce choix reste cependant subjectif, et le contenu du clade Sauropoda ne fera pas l'unanimité, tant que ce problème de définition n'aura pas été résolu. Là encore, si l'intention est louable de préserver le contenu « historique » du clade Sauropoda, le problème se pose de savoir si, dans la définition de ce clade, son contenu traditionnel a la préséance sur la définition phylogénétique originelle qui lui a été donnée. L'une des solutions pourrait peut-être consister à donner une définition phylogénétique basée sur une ou plusieurs apomorphies clairement définies (la quadrupédie obligatoire, par exemple), bien que ce genre de définition ne soit pas non plus exempt de problème [80,82].

Malgré ce problème de définition, trois taxons du Trias : *Isanosaurus* du Rhétien de Thaïlande [21], et *Blikanosaurus* [37] et *Antetonitrus* [126] du Norien d'Afrique du Sud sont considérés comme étant les plus vieux sauropodes connus [103,126], même si les affinités phylogénétiques des deux genres sud-africains demeurent problématiques [110] : *Antetonitrus*, par exemple, n'étant pas un quadrupède obligatoire [126]. Ces trois taxons suggèrent cependant que la radiation initiale des sauropodes a bien lieu au Trias supérieur et que ces derniers vont évoluer à côté d'autres sauropodomorphes, jusqu'à la fin du Jurassique inférieur. Les restes crâniens de ces taxons étant inconnus, la monophylie des sauropodes n'est, à l'heure actuelle, soutenue que par des caractères observables au niveau du squelette postcrânien [4], tels qu'un rapport de longueur entre humérus et fémur supérieur à 0,60, une diaphyse du fémur elliptique transversalement en section, un processus postéroventral de l'extrémité distale du tibia réduit transversalement, un métatarsien I plus large que les métatarsiens II à IV ou une phalange unguéale I du pied beaucoup plus développée que celle des autres doigts.

### 2.2.2. La radiation des Gravisauria

Le clade des Gravisauria qui regroupe les eusauropodes et les vulcanodontidés a été récemment créé, d'une part, parce qu'il est commun à toutes les analyses phylogénétiques récentes et que son contenu est stable et, d'autre part, parce que la radiation adaptative des Gravisauria à la fin du Jurassique inférieur et au début du Jurassique moyen est sans doute la plus importante

qu'aient connue les sauropodes [4]. C'est, en effet, à cette époque que les sauropodes deviennent abondants dans le registre fossile [107].

Même si les relations de parenté de nombreux taxons d'eusauroïdes basaux sont très mal résolues (*Shunosaurus*, *Barapasaurus*, *Patagosaurus*, «Cetiosauridae»...), c'est aussi au cours de cette période que se diversifient de nombreuses «lignées» de sauropodes, tels que les Omeisauridae, les Diplodocoidea et les Macronaria (Fig. 1). Les Omeisauridae, classiquement composés d'*Omeisaurus* et de *Mamenchisaurus*, sont endémiques à la Chine, où ils sont connus jusqu'au Jurassique supérieur [110]. Les Diplodocoidea, eux, se répartissent en deux groupes, les Rebbachisauridae et les Flagellicaudata (dicraeosauridés et diplodocidés qui possèdent une longue queue en forme de fouet [41]), et se distinguent principalement par des caractères crâniens, comme un museau au contour rectangulaire en vue dorsale, des couronnes dentaires à section transversale cylindrique, qui ne se recouvrent pas, et un renouvellement dentaire important, puisqu'il y a quatre dents de remplacement par alvéole dentaire. Les plus anciens diplodocoïdes seraient *Cetiosaurus glymptonensis* et *Cetiosauriscus stewarti* [40,101,103], respectivement du Bathonien et du Callovien d'Angleterre. Alors que les Flagellicaudata sont abondants au Jurassique supérieur et au début du Crétacé inférieur, les Rebbachisauridae ne sont connus actuellement que durant le Crétacé inférieur et au Cénomaniens. Il faut donc admettre l'existence d'une longue lignée fantôme des Rebbachisauridae, allant du début du Crétacé inférieur au Jurassique moyen, pour expliquer les phylogénies actuelles (Fig. 1) [92]. Il est aussi intéressant de noter qu'en plus d'avoir une répartition stratigraphique similaire à celle des théropodes du groupe des Spinosauridae (cf. ci-dessous), les Rebbachisauridae ont aussi la même répartition géographique et ne sont connus qu'en Europe, en Afrique et en Amérique du Sud [92].

L'autre groupe de néosauroïdes, les Macronaria, se singularise par des centra de vertèbres dorsales postérieures opisthocoèles, par un métacarpe long (proportionnellement au radius) et un métacarpien I plus long que le métacarpien IV, et par un contact étendu entre le pubis et l'ischion [103,108]. Classiquement, *Camarasaurus* se positionne en macronarien le plus basal et en groupe frère des Titanosauriformes qui se scindent en deux groupes : les Brachiosauridae et les Titanosauria. *Atlasaurus imelakei* du Bathonien du Haut Atlas marocain est le plus vieux représentant des Macronaria [64].

La radiation des gravisauriens au Jurassique moyen correspond également à la mise en place de certaines des innovations-clés chez les sauropodes :

- l'élongation du cou par suite de l'allongement des vertèbres cervicales et/ou du passage de dix à 13, voire 16, vertèbres cervicales par incorporation de vertèbres dorsales dans la série cervicale et duplication de vertèbres cervicales [111]. Il semblerait que seul le groupe des dicraeosauridés montre un raccourcissement du cou qui pourrait refléter une adaptation particulière à une niche écologique différente de celle de ses congénères au long cou [73] ;
- des spécialisations dentaires liées à l'herbivorie [10,22] : présence de facettes d'usure sur les dents qui suggère une occlusion précise des dents chez tous les Gravisauria, élargissement du museau et raccourcissement des rangées dentaires qui atteindra son maximum chez les diplodocoïdes [87,111]. Les dents des gravisauriens du Jurassique inférieur et moyen, mais aussi de certaines formes du Jurassique supérieur ont une large couronne recouverte par de l'émail plissé et sont spatulées. Chez les Diplodocoidea et chez un sous-groupe de titanosaures, les dents sont en revanche cylindriques, mais présentent des facettes d'usure différentes (usure à angle obtus chez les Diplodocoidea qui présentent donc des facettes subcirculaires et usure à angle aigu chez les titanosaures qui ont des facettes elliptiques) [22,92]. Ces différentes morphologies dentaires suggèrent la mise en place de différents styles de mastication dès le Jurassique supérieur, donc bien avant l'apparition des angiospermes au Crétacé moyen [111] ;
- une modification du crâne, avec notamment une rétraction des narines : chez les prosauropodes traditionnels, les narines sont de taille réduite comparée à celle de l'orbite et sont positionnées latéralement, en position terminale à l'avant du museau. En revanche, chez les Gravisauria, elles s'élargissent pour devenir aussi grandes, voire plus, que les orbites et sont en position plus reculée. Le cas extrême de rétraction est acquis indépendamment par les Titanosauria et les Diplodocoidea qui possèdent des narines sans barre internasale, positionnées au-dessus des orbites [111] ;
- la morphologie de la main : chez les Gravisauria basaux, les métacarpiens sont assemblés de manière à former un large arc de cercle, accompagné d'une posture subonguligrade inclinée [4]. Cette morphologie en arc de cercle est portée à l'extrême dès le Jurassique moyen, avec la mise en place d'un métacarpe tubulaire où les métacarpiens forment un arc d'au moins 270° en vue proximale, accompagné d'une posture digitigrade, avec des phalanges quasi perpendiculaires aux métacarpiens [53,64]. Cette posture digitigrade de la main pourrait cependant être apparue dès le Trias, comme le suggèrent certaines empreintes

de sauropodomorphes découvertes dans la Formation Portozuelo d'Argentine [63,110]. Par ailleurs, la réduction progressive du nombre de carpiens ossifiés chez les sauropodes (trois carpiens pour les formes basales et deux ou moins chez les formes dérivées) a longtemps été utilisée à des fins phylogénétiques, mais l'évolution de la structure du poignet semble en réalité plus complexe [53].

### 2.2.3. La radiation tardive des Titanosauria

Les Titanosauria forment un clade remarquable par bien des aspects. Ils n'apparaissent dans le registre fossile qu'à la fin du Jurassique supérieur, puisque *Janenschia robusta* du Tithonien de la Formation Tendaguru en Tanzanie est considéré comme le plus ancien titanosaure [33,103], mais sont connus jusqu'à la fin du Crétacé. Du Turonien au Maastrichtien, ce sont d'ailleurs les derniers et seuls représentants du groupe des sauropodes, ce qui ne les empêche pas d'être extrêmement diversifiés, avec une vingtaine de genres répertoriés dans cet intervalle de temps. Ils sont aussi remarquables par le fait qu'ils appartiennent au seul groupe de dinosaures présent sur tous les continents au Crétacé supérieur.

Longtemps apparentés aux diplodocoïdes, avec lesquels ils partagent de nombreux caractères convergents (dents cylindriques, narines rétractées au-dessus des orbites), les Titanosauria forment bien un groupe distinct de sauropode [76,77], caractérisé par des centra de vertèbres caudales antérieures procoeles, par un processus olécrânien proéminent sur l'ulna, ou par la présence d'ostéodermes [33]. Une autre particularité des titanosaures, visible sur leur squelette mais aussi sur les empreintes qu'ils ont laissées, est l'écartement plus prononcé de leurs pattes arrière par rapport aux autres sauropodes. En effet, si chez les autres groupes de sauropodes, la tête du fémur et son extrémité distale sont quasiment perpendiculaires à l'axe long du fémur, celles-ci sont défléchies sur le fémur des titanosaures, qui présente, de plus, une section de la diaphyse très excentrique [112]. Ce type de morphologie permet de mieux résister aux forces de contraintes médiolatérales et implique une posture des pattes arrière plus écartée, avec un fémur incliné dorsomédialement en vue antérieure.

### 2.3. Diversité des théropodes

Les théropodes sont connus comme le groupe des dinosaures carnivores, même si le régime alimentaire de certains coelurosauriens est loin de faire l'unanimité [106]. À l'image de leurs ancêtres saurischiens, les théropodes sont tous bipèdes. Le clade des Neotheropoda qui inclut tous les théropodes, à l'exception d'*Eoraptor* et des

herrerosauridés dont les relations phylogénétiques sont comme nous l'avons vu controversées, est soutenu par une multitude de synapomorphies [43,72,81], comme la perte du cinquième doigt de la main, la présence d'une crête destinée à la fibula sur l'extrémité proximale du tibia ou celle d'au moins quatre vertèbres au niveau du sacrum.

#### 2.3.1. Coelophysoïdes et cératosaures

À l'image des sauropodomorphes, les théropodes ne sont que très peu diversifiés durant le Trias et le début du Jurassique inférieur et, à l'heure actuelle, ne sont représentés essentiellement que par les Coelophysoidea, un groupe de prédateurs relativement petits ne dépassant pas les 4 m de longueur. Si la monophylie des coelophysoïdes n'a jamais été contestée et est soutenue par de nombreux caractères [5,72,81,99], les relations de parenté de ce groupe et sa composition sont tout aussi controversées que celles des prosauropodes (Fig. 1). Trois scénarios différents sont envisagés, sans qu'aucun n'ait vraiment pris le pas sur l'autre. Le premier scénario, qu'on pourrait qualifier de traditionnel, envisage des relations de parentés étroites entre les Coelophysoidea et les Neoceratosauria (un groupe composé de *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus* et des Abelisauroides), qui formeraient ainsi le groupe monophylétique des Ceratosauria [5,74,81,99]. Le deuxième scénario exclut les Coelophysoidea du clade des Ceratosauria qui sont, dans ce cas, plus étroitement apparentés aux Tetanurae [25,89]. Quant au troisième et dernier scénario, il reconnaît lui aussi les liens de parenté étroits existant entre Ceratosauria (duquel sont exclus les coelophysoïdes) et Tetanurae, mais contrairement à l'hypothèse précédente, il exclut plusieurs taxons présentant une crête nasale, comme *Dilophosaurus*, du groupe des Coelophysoidea [72,96,123]. Cette dernière hypothèse fait suite à la description récente de deux nouveaux taxons importants du Jurassique inférieur : *Cryolophosaurus ellioti* de la Formation Hanson d'Antarctique [96] et *Dracovenator regenti* de la Formation Elliot supérieure d'Afrique australe [123]. L'ensemble des taxons et des caractères utilisés dans ces différentes analyses devront être pris en compte lors d'une prochaine révision, afin d'aboutir à un consensus sur les relations de parenté des théropodes basaux.

D'un point de vue du registre fossile, le groupe des Coelophysoidea (en y incluant les taxons apparentés à *Dilophosaurus*) est connu depuis le Carnien supérieur jusqu'au Pliensbachien/Toarcien. C'est de cette même époque que date le plus ancien représentant du groupe des Neoceratosauria, *Berberosaurus liassicus*, découvert récemment dans le Haut Atlas marocain [5]. Jusqu'à la

fin du Crétacé inférieur, les néoceratosaures sont très rares dans les archives terrestres et ce n'est qu'à partir de la fin du Cénomaniens, qu'on assiste à la radiation des Abelisauroides, un groupe d'une quinzaine de genres répartis en deux familles : celle des Noasauridae qui regroupe des théropodes de petite taille et celle des Abelisauridés qui se compose de grands prédateurs au museau court [24]. Les Abelisauroides ont une répartition géographique exclusivement gondwanienne et européenne et sont inconnus en Amérique du Nord et en Asie.

### 2.3.2. La radiation des Tetanurae

Comme chez les sauropodes, la fin du Jurassique inférieur et le Jurassique moyen sont marqués par la diversification des théropodes et, plus particulièrement, par celle des Tetanurae (Fig. 1). Ce clade est soutenu par de nombreux caractères dérivés et se subdivise lui-même en trois groupes, les Spinosauroides, les Carnosauria et les Coelurosauria, dont les premiers représentants apparaissent tous au Jurassique moyen (Bajocien–Bathonien) [3,45,60,72,81,96,105].

Les spinosauroides sont représentés à cette époque par plusieurs taxons européens rattachés à la famille des Megalosauridae qui présentent déjà un crâne relativement allongé [2,3]. Ce caractère prend toute son ampleur chez les Spinosauridae, le groupe frère des Megalosauridae, qui arborent un museau rappelant celui des crocodiles et qui étaient sans doute préférentiellement piscivores [27,93,97]. Les Spinosauridae ne sont connus qu'à partir du Barrémien, l'âge d'*Afrovenator* le plus jeune Megalosauridae connu [91], et semblent disparaître à la fin du Cénomaniens.

*Monolophosaurus jiangi* du Jurassique moyen est considéré par certains comme le plus vieil Allosauroides [45,72], un groupe de dinosaures carnivores de grande taille, présent sur tous les continents au Jurassique supérieur. Les affinités phylogénétiques de ce Tetanurae qui possède une grande crête nasale demeurent cependant controversées, tout comme l'est la phylogénie des Allosauroides. Les relations de parenté entre *Allosaurus*, *Sinraptor* et les Carcharodontosauridae sont loin d'être consensuelles, et le rattachement à ce clade de certains taxons comme *Acrocanthosaurus* et *Neovenator* reste problématique [20,24,30,32,45,72,96]. Les Carcharodontosauridae regroupent certains des plus grands dinosaures carnivores connus à ce jour. Florissant à la fin du Crétacé inférieur, ce groupe, à l'image des Spinosauridae, semble s'éteindre vers la fin du Cénomaniens [20].

L'histoire évolutive des coelurosauures commence, elle aussi, au Bathonien, comme l'atteste la présence du plus ancien d'entre eux, *Proceratosaurus bradleyi*,

découvert en Angleterre il y a près d'un siècle [113]. Cependant, à la différence des Allosauroides et des Spinosauroides, la diversification des coelurosauures ne semble être effective qu'au Jurassique supérieur, époque à laquelle apparaissent dans le registre fossile les premiers représentants de certaines grandes lignées de coelurosauures (Fig. 1).

### 2.3.3. La grande parade des coelurosauures

Le groupe des Coelurosauria, soutenu lui aussi par de très nombreuses synapomorphies [45,72,79,81], se caractérise avant tout par la diversité de formes et de tailles des différents sous-groupes qui le composent (Fig. 1). La présence de plumes ou de proto-plumes est avérée chez tous les groupes de coelurosauures [28]. C'est à ce clade qu'appartiennent les oiseaux (voir Padian et de Ricqlès, dans ce volume) dont le plus ancien représentant, le très célèbre *Archaeopteryx*, provient des calcaires lithographiques de Solnhofen en Bavière (Tithonien). Ces mêmes calcaires ont aussi livré les restes du petit *Compsognathus* qui a donné son nom à l'un des groupes les plus primitifs de coelurosauures auxquels ont été rattachés de nombreux taxons [70]. Les Tyrannosauroides sont maintenant connus dès le début du Jurassique supérieur (Oxfordien), grâce à la découverte de *Guanlong wucaii* en Chine [121] et on sait qu'au moins certains d'entre eux possédaient des proto-plumes [119]. Le plus célèbre des dinosaures, *Tyrannosaurus rex*, continue toujours à fasciner les paléontologues [57] et le squelette le plus complet de ce taxon a fait l'objet d'une description ostéologique détaillée [18]. Les Ornithomimosauria constituent le troisième clade de coelurosauures non maniraptorien. Ils ne sont connus qu'à partir du milieu du Crétacé inférieur (Barrémien) [48,69]. Des récentes études suggèrent que ces théropodes aux allures d'autruche possédaient un bec kératineux et devaient être suspensivores et/ou herbivores [9,65].

Les Maniraptora forment le clade le plus dérivé de coelurosauures qui inclut traditionnellement, en plus des oiseaux, les Oviraptorosauria, les Therizinosauroides, les Alvarezsauridae et les Deinonychosauria [43,62,72,79,115]. Les plus vieux oviraptorosaures datent du Barrémien et ont été découverts dans la Province du Liaoning, en Chine [47,117]. Caractérisés par leur mandibule édentée et la morphologie inhabituelle de leur crâne, on a longtemps cru que les représentants de ce groupe ne dépassaient pas la cinquantaine de kilos et les 2 m de longueur avant la mise au jour de *Gigantoraptor erlianensis*, un oviraptorosaure du Crétacé supérieur de Mongolie intérieure qui pesait 1400 kg pour 8 m de longueur [118]. Malgré quelques découvertes récentes [49,116,127], les Therizinosauroides demeurent des



théropodes énigmatiques qui se caractérisent par un long cou et un crâne relativement allongé. Leur prémaxillaire et la partie la plus antérieure du dentaire sont dépourvus de dents et il est probable que ces théropodes étaient herbivores [49]. Ils ne sont connus qu'en Asie et en Amérique du Nord où ils sont présents du Barrémien jusqu'au Maastrichtien. Le clade des Deinonychosauria est le groupe frère des oiseaux et est subdivisé en deux sous-groupes : les Troodontidae et les Dromaeosauridae (Fig. 1). Tous les deinonychosaures sont des prédateurs de taille relativement modeste, même si les plus grands d'entre eux peuvent atteindre les 6 m de long [98] et tous possèdent une large griffe en forme de faucille au bout du doigt II du pied. Pas moins de six nouveaux dromaeosaures et trois troodontidés, dont la plupart présentent des plumes, ont été découverts dans le Crétacé inférieur de la Province de Liaoning en Chine [114,120]. Le plus extraordinaire de ces deinonychosaures est, sans aucun doute, *Microraptor gui*, un petit dromaeosaure dont les pattes antérieures, mais aussi postérieures sont couvertes de plumes asymétriques [120]. Ce théropode à quatre ailes devait être capable d'effectuer des vols planés et représente un stade intermédiaire vers le vol actif développé chez les oiseaux. Les nombreux caractères qui unissent les oiseaux et les deinonychosaures n'empêcheront cependant pas ces derniers de disparaître, comme tous les dinosaures non aviens, à la fin du Crétacé supérieur.

### 3. Radiation, diversification et extinction chez les saurischiens

#### 3.1. La radiation initiale du Trias

On a longtemps pensé que les dinosaures s'étaient imposés face aux autres vertébrés continentaux, et plus particulièrement aux thérapside et aux archosaures crurotarsiens, à la suite d'une longue période de compétition [8,26]. On sait maintenant que leur radiation à la fin du Trias n'est qu'un effet du caractère contingent de l'évolution cher à Darwin, et que les dinosaures ont, en fait, bénéficié, à l'image des mammifères thériens au début du Cénozoïque, d'une extinction de masse survenue à la fin du Trias, pour s'imposer de façon opportuniste dans des écosystèmes inoccupés au début du Jurassique [11,14,19,46,66]. Les événements qui rythment l'évolution des vertébrés continentaux à la fin du Trias font encore, toutefois, l'objet de débats. Pour certains, la fin du Trias est marquée par deux épisodes d'extinctions distincts : une extinction à la limite Carnien–Norian, qui aurait conduit à la disparition de nombreux taxons dont les rynchosaures, les dicynodontes et les chiniquodontidés (un groupe de

cynodontes) et une extinction à la limite Trias–Jurassique qui aurait, elle, provoqué la disparition de nombreux groupes de crurotarsiens (phytosaures, aetosaures, rauisuchiens) [12,13,19]. L'extinction qui marque la limite entre le Carnien et le Norien n'est cependant pas reconnue par de nombreux auteurs [35,46,66] et la découverte de nouvelles faunes du Norien incluant des taxons (dont des dicynodontes et des chiniquodontidés) qui n'étaient connus auparavant qu'au Trias moyen ou au Carnien [46,59,94], ne milite pas en faveur de cette hypothèse. On sait aussi que l'apparition des dinosaures à la fin du Carnien ne coïncide ni avec la disparition ou le déclin des dinosauremorfes basaux [46], ni avec ceux de l'autre grand groupe d'archosaures, les crurotarsiens [19], et que tous ces groupes vont évoluer les uns à côté des autres jusqu'à l'extinction qui marque la limite entre le Trias et le Jurassique.

#### 3.2. Mèche phylogénétique et explosion Jurassique

La domination des dinosaures sur les écosystèmes continentaux ne s'est donc pas faite du jour au lendemain, comme on le pense trop souvent. Si la radiation initiale des dinosaures à la fin du Trias marque la séparation des saurischiens en deux grandes lignées, théropodes carnivores, d'un côté, et sauropodomorphes herbivores, de l'autre, il faut attendre près de 40 Ma, et le Jurassique moyen, pour voir exploser la diversité de ces lignées dans le registre fossile [4,107]. Du Trias supérieur (Norien) au Jurassique inférieur (Pliensbachien), les faunes de saurischiens ne sont que très peu diversifiées et sont dominées par de petits théropodes, les coelophysoïdes, et des sauropodomorphes primitifs plus ou moins étroitement apparentés aux prosauropodes, si on accepte l'existence d'un tel groupe monophylétique [84] (Fig. 1). Les sauropodes (sensu Yates, 2006) ne sont ainsi représentés que par trois taxons au Trias supérieur et par au mieux trois ou quatre taxons pour la période s'étendant de l'Hettangien au Pliensbachien, trois d'entre eux pouvant tout aussi bien dater du Toarcien [4], alors que les Neoceratosauria et les Tetanuræ ne sont pas présents dans le registre fossile avant le Toarcien pour les premiers et le Bajocien pour les deuxièmes [4,5,72]. Entre la fin du Jurassique inférieur (Toarcien) et celle du Jurassique moyen, la situation va complètement s'inverser et on assiste à la plus grande radiation de l'histoire des dinosaures. Les coelophysoïdes et les sauropodomorphes basaux disparaissent ainsi complètement des archives fossiles, alors que de très nombreux groupes, apparus au cours de la période précédente mais jusqu'à discrets, prennent une place prépondérante dans ces mêmes archives : c'est à cette époque que sont recensés

les premiers Gravisauria, les premiers Abelisauroida, les premiers Spinosauroida, les premiers Allosauroida et les premiers Coelurosauria, mais aussi les premiers représentants du « *crown-group* » des mammifères [4,61] (Allain et al. en prép.). Il a été récemment suggéré que cette formidable radiation puisse être liée à l'épisode d'extinction de masse qui intervient aux alentours de la limite Pliensbachien–Toarcien [4], épisode pendant lequel se mettent en place en Afrique australe plus de 2,5 millions de kilomètres cube de basaltes [31,68].

La diversification morphologique des saurischien va s'accroître et se poursuivre au cours du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur. On assiste à une augmentation générale de la taille des dinosaures dans toutes les lignées, y compris chez les Paraves, la lignée des oiseaux [98]. Chez les sauropodes, les groupes qui possèdent des dents à large couronne vont peu à peu être supplantés par ceux à couronnes étroites (Rebbachisauridae, Titanosauria). Certaines spécialisations semblent plus marquées chez les saurischien du Crétacé (longirostrie des Spinosaures, batterie dentaire des rebbachisauridés, perte des dents dentaires chez les oviraptorosaures) que chez ceux du Jurassique qui semblent être plus généralistes.

### 3.3. *Tectonique des plaques, vicariance et dispersion*

De la fin du Jurassique supérieur à celle du Crétacé inférieur, les saurischien semblent atteindre leur maximum de diversité, puisque la plupart des grandes lignées sont présentes dans les archives fossiles (Fig. 1). C'est aussi, à partir de cette période que les faunes de dinosaures, jusque-là assez uniformément réparties, commencent à présenter un provincialisme plus marqué [44,72,102]. La fragmentation de la Pangée a probablement joué un rôle majeur dans l'évolution des saurischien par l'intermédiaire du processus de vicariance, c'est-à-dire la naissance de plusieurs espèces à la suite de la fragmentation de l'aire de répartition de leur espèce mère [102]. Ainsi, l'isolement de l'Asie des autres continents, pendant les Jurassiques moyen et supérieur, va conduire à l'apparition d'une faune asiatique endémique [75,102]. De la même façon, c'est sans doute l'apparition de barrières géographiques entre continents du Nord et continents du Sud, qui est responsable de la diversification des Tyrannosauroida en Asie et en Amérique du Nord, où ils joueront pendant le Crétacé supérieur le rôle de superprédateur, alors qu'en Afrique, en Amérique du Sud, en Inde et à Madagascar, ce rôle sera tenu par les Abelisauroida. Corollairement au processus de vicariance, les relations phylogénétiques et la

distribution géographique de certains taxons devraient donc refléter la succession d'événements qui ont conduit à la fragmentation d'un continent. C'est ce principe qui a été utilisé pour tester, grâce aux Abelisauridae, le modèle paléogéographique, selon lequel l'Afrique se serait, la première, désolidarisée des autres blocs continentaux qui constituaient, jusqu'au Crétacé inférieur, le Gondwana (Amérique du Sud, Madagascar, Inde et Antarctique) [50,78]. Même si ce scénario est plausible, au vu de l'état de nos connaissances des archives fossiles au Crétacé supérieur en Afrique, il pourrait être remis en cause par de nouvelles découvertes [5,52,89]. Par ailleurs, d'autres scénarios tout aussi convaincants et invoquant des phénomènes de dispersions transcontinentales seraient à même de rendre compte de la distribution des Abelisauridae au Crétacé supérieur [81,88,89]. On ne peut alors que s'interroger sur l'utilité des dinosaures en paléobiogéographie [52]. Des changements de faune de dinosaures importants interviennent dès le début du Crétacé supérieur et, plus particulièrement, à la fin du Cénomani. C'est à cette période que différents groupes, comme les Rebbachisauridae, les Carcharodontosauridae ou les Spinosauridae, semblent disparaître définitivement du registre fossile sans aucune explication et que débute l'âge d'or de nombreux groupes de coelurosaures mais aussi des titanosaures et d'autres groupes de dinosaures ornithischien (cératopsien et hadrosaures). Cet âge d'or sera cependant de courte durée, puisque tous les saurischien, à l'exception des oiseaux, disparaissent quelques temps après, il y a 65 Ma, suite à une conjonction de causes néfastes [1,7].

### Remerciements

Les auteurs remercient P. Taquet (MNHN, Paris) de les avoir invités à collaborer à ce volume dédié à Darwin.

### Annexe A. Matériel complémentaire

Le matériel complémentaire accompagnant la version en ligne de cet article est disponible sur [doi:10.1016/j.crpv.2008.09.013](https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.09.013).

### Références

- [1] T. Adatte, Évolution de la biosphère et extinctions en masse, conjonctions des causes : exemple de la limite Crétacé–Tertiaire (KT), Bull. Société Neuchâteloise Sciences Naturelles 126 (2003) 5–27.
- [2] R. Allain, The phylogenetic relationships of Megalosauridae within basal tetanurine theropods, J. Vert. Paleontology 22 (2002) 31A.

- [3] R. Allain, Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the Middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae, *J. Vert. Paleontology* 22 (2002) 548–563.
- [4] R. Allain, N. Aquesbi, Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco, *Geodiversitas* 30 (2008) 345–424.
- [5] R. Allain, R. Tykoski, N. Aquesbi, N.-E. Jalil, M. Monbaron, D. Russell, P. Taquet, An abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of the High Atlas Mountains, Morocco, and the radiation of ceratosaurs, *J. Vert. Paleontology* 27 (2007) 610–624.
- [6] R. Allain, N. Aquesbi, J. Dejax, C. Meyer, M. Monbaron, C. Montenat, P. Richir, M. Rochdy, D.A. Russell, P. Taquet, A basal sauropod dinosaur from the Early Jurassic of Morocco, *C. R. Palevol.* 3 (2004) 199–208.
- [7] J.D. Archibald, D.E. Fastovsky, Dinosaur extinction, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., University of California Press, Berkeley, California, 2004, pp. 672–684.
- [8] R.T. Bakker, Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs, *Nature* 238 (1972) 81–85.
- [9] P.M. Barrett, The diet of ostrich dinosaurs (Theropoda: Ornithomimosauria), *Palaeontology* 48 (2005) 347–358.
- [10] P.M. Barrett, P. Upchurch, Sauropodomorph diversity through time: macroevolutionary and paleoecological implications, in: K.A. Curry Rogers, J.A. Wilson (Eds.), *The sauropods evolution and paleobiology*, University of California Press, Berkeley, 2005, pp. 125–156.
- [11] M.J. Benton, Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model, *Q. Rev. Biol.* 58 (1983) 29–55.
- [12] M.J. Benton, What really happened in the Late triassic? *Historical Biol.* 5 (1991) 263–278.
- [13] M.J. Benton, Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: testing the pattern, in: N.C. Fraser, H.D. Sues (Eds.), *In the shadow of the dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994, pp. 366–397.
- [14] M.J. Benton, Origin and relationships of Dinosauria, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., California University Press, Berkeley, 2004, pp. 7–19.
- [15] J.F. Bonaparte, Evolucion de las vértebras presacras en Sauropodomorpha, *Ameghiniana* 36 (1999) 115–187.
- [16] J.F. Bonaparte, J. Ferigolo, A.M. Ribeiro, A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil, in: Y. Tomida, T.H. Rich, P. Vickers-Rich (Eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan dinosaur symposium*, National Science Museum Monograph No.15, Tokyo, 1999, pp. 89–109.
- [17] M.F. Bonnan, A.M. Yates, 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 Paleontology* 77 (2007) 157–168.
- [18] C.A. Brochu, Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull, *Society Vert. Paleontology Memoir* 7 (2003) 1–138.
- [19] S.L. Brusatte, M.J. Benton, M. Ruta, G.T. Lloyd, Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs, *Science* 321 (2008) 1485–1487.
- [20] S.L. Brusatte, R.B. Benson, T.D. Carr, T.E. Williamson, P.C. Sereno, The systematic utility of theropod enamel wrinkles, *J. Vert. Paleontology* 27 (2007) 1052–1056.
- [21] E. Buffetaut, V. Suteethorn, G. Cuny, H. Tong, J. Le Loeuff, S. Khansubha, S. Jongatchariyakui, The earliest known sauropod dinosaur, *Nature* 407 (2000) 72–74.
- [22] J.O. Calvo, Jaw mechanics in sauropod dinosaurs, *Gaia* 10 (1994) 183–193.
- [23] M.T. Carrano, S.D. Sampson, A review of coelophysoids (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Europe, with comments on the late history of the Coelophisoidea, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2004 (2004) 537–558.
- [24] M.T. Carrano, S.D. Sampson, The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda), *J. Syst. Palaeontology* 6 (2008) 183–236.
- [25] M.T. Carrano, S.D. Sampson, C.A. Forster, The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar, *J. Vert. Paleontology* 22 (2002) 510–534.
- [26] A.J. Charig, Competition between therapsids and archosaurs during the Triassic Period: a review and synthesis of current theories, *Symposia Zoolog. Soc. Lond.* 52 (1984) 597–628.
- [27] A.J. Charig, A.C. Milner, *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey, *Bull. Natural History Museum* 53 (1997) 11–70.
- [28] L.M. Chiappe (Ed.), *Glorified dinosaurs: the origin and early evolution of birds*, John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA, 2007.
- [29] M.R. Cooper, A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda, *Palaeontologica Africana* 25 (1984) 203–231.
- [30] R.A. Coria, P.J. Currie, A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina, *Geodiversitas* 28 (2006) 71–118.
- [31] V.E. Courtillot, P.R. Renne, On the ages of flood basalt events, *C. R. Geoscience* 335 (2003) 113–140.
- [32] P.J. Currie, K. Carpenter, A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA, *Geodiversitas* 22 (2000) 207–246.
- [33] K.A. Curry Rogers, Titanosauria: a phylogenetic overview, in: K.A. Curry Rogers, J.A. Wilson (Eds.), *The sauropods evolution and paleobiology*, University of California Press, Berkeley, 2005, pp. 50–103.
- [34] K. De Queiroz, J.A. Gauthier, Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names, *Syst. Zool.* 39 (1990) 307–322.
- [35] N.C. Fraser, H.-D. Sues, Comments on Benton's "Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods", in: N.C. Fraser, H.-D. Sues (Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994, pp. 398–400.
- [36] P.M. Galton, Prosauropod dinosaurs from the Upper Triassic of Germany, in: C.A.-P.d. Salas (Ed.), *Actas de las I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, Salas de los Infantes (Burgos, España), 2001, pp. 25–92.
- [37] P.M. Galton, J. van Heerden, 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* 18 (1985) 509–516.

- [38] P.M. Galton, P. Upchurch, Prosauropoda, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., California University press, 2004, pp. 232–258.
- [39] P.M. Galton, A.M. Yates, D. Kermack, *Pantyraco* 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* 243 (2007) 119–125.
- [40] J.D. Harris, The significance of *Suuwassea emilieae* (Dinosauria: Sauropoda) for flagellicaudatan intrarelationships and evolution, *Journal of Systematic Palaeontology* 4 (2006) 185–198.
- [41] J.D. Harris, P. Dodson, A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Formation of Montana, USA, *Acta Palaeontologica Polonica* 49 (2004) 197–210.
- [42] X. He, C. Wang, S. Liu, F. Zhou, T. Liu, K. Cai, B. Dai, A new species of sauropod from the Early Jurassic of Gongxian County, Sichuan, *Acta Geologica Sichuan* 18 (1998) 1–7.
- [43] T.R. Holtz, A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs, *Gaia* 15 (1998) 5–61.
- [44] T.R. Holtz, R.E. Chapman, M.C. Lamanna, Mesozoic biogeography of Dinosauria, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., University of California Press, 2004, pp. 627–642.
- [45] T.R. Holtz, R.E. Molnar, P.J. Currie, Basal Tetanurae, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., University of California Press, Berkeley, 2004, pp. 71–110.
- [46] R.B. Irmis, S.J. Nesbitt, K. Padian, N.D. Smith, A.H. Turner, D. Woody, A. Downs, A Late Triassic dinosauromorph assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs, *Science* 317 (2007) 358–361.
- [47] Q. Ji, P.J. Currie, M.A. Norell, S.-A. Ji, Two feathered dinosaurs from northeastern China, *Nature* 393 (1998) 753–761.
- [48] Q. Ji, M.A. Norell, P.J. Makovicky, K.-Q. Gao, S.-A. Ji, C. Yuan, An early ostrich dinosaur and implications for ornithomimosaur phylogeny, *American Museum Novitates* 3420 (2003) 1–19.
- [49] J.I. Kirkland, L.E. Zanno, S.D. Sampson, J.M. Clark, D.D. DeBlieux, A primitive therizinosauroid dinosaur from the Early Cretaceous of Utah, *Nature* 435 (2005) 84–87.
- [50] D.W. Krause, S.D. Sampson, M.T. Carrano, P.M. O'Connor, Overview of the history of discovery, taxonomy, phylogeny, and biogeography of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar, *Society Vert. Paleontology Memoir* 8 (2007) 1–20.
- [51] T.S. Kuttu, S. Chatterjee, P.M. Galton, P. Upchurch, Basal sauropodomorphs (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Jurassic of India: their anatomy and relationships, *J. Paleontology* 81 (2007) 1218–1240.
- [52] M.C. Lamanna, R.D. Martinez, J.B. Smith, A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the early Late Cretaceous of Patagonia, *J. Vert. Paleontology* 22 (2002) 58–69.
- [53] E. Lang, F. Goussard, Redescription of the wrist and manus of *Bothriospondylus madagascariensis*: new data on carpus morphology in Sauropoda, *Geodiversitas* 29 (2007) 549–560.
- [54] M.C. Langer, Basal Saurischia, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., University of California Press, 2004, pp. 25–46.
- [55] M.C. Langer, M.J. Benton, Early dinosaurs: a phylogenetic study, *J. Syst. Palaeontology* 4 (2006) 309–358.
- [56] M.C. Langer, F. Abdala, M. Richter, M.J. Benton, A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila* 329 (1999) 511–517.
- [57] P. Larson, K. Carpenter (Eds.), *Tyrannosaurus rex*, the Tyrant King, Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis, 2008.
- [58] L.A. Leal, S.A.K. Azevedo, A.W.A. Kellner, A.A.S. Da Rosa, A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Parana Basin, Brazil, *Zootaxa* 690 (2004) 1–24.
- [59] T.M. Lehman, S. Chatterjee, Depositional setting and vertebrate biostratigraphy of the Triassic Dockum Group of Texas, *J. Earth Systems Sci.* 114 (2005) 325–351.
- [60] J.A. Long, R.E. Molnar, A new Jurassic theropod dinosaur from western Australia, *Rec. West. Aust. Museum* 19 (1998) 121–129.
- [61] Z.-X. Luo, Transformation and diversification in early mammal evolution, *Nature* 450 (2007) 1011–1019.
- [62] P.J. Makovicky, S. Apesteguía, F.L. Agnolin, The earliest dromaeosaurid theropod from South America, *Nature* 437 (2005) 1007–1011.
- [63] C.A. Marsicano, S.P. Barredo, A Triassic tetrapod footprint assemblage from southern South America: palaeobiogeographical and evolutionary implications, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 203 (2004) 313–335.
- [64] M. Monbaron, D.A. Russell, P. Taquet, *Atlasaurus imelakei*, n.g., n.sp., a brachiosaurid-like sauropod from the Middle Jurassic of Morocco, *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. Ila* 329 (1999) 519–526.
- [65] M.A. Norell, P.J. Makovicky, P.J. Currie, The beaks of ostrich dinosaurs, *Nature* 412 (2001) 873–874.
- [66] P.E. Olsen, D.V. Kent, H.-D. Sues, C. Koeberl, H. Huber, A. Montanari, E.C. Rainforth, S.J. Fowell, M.J. Szajna, B.W. Hartline, Ascent of dinosaurs linked to an iridium anomaly at the Triassic–Jurassic boundary, *Science* 296 (2002) 1305–1307.
- [67] K. Padian, J.R. Hutchinson, T.R.J. Holtz, Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda), *J. Vert. Paleontology* 19 (1999) 69–80.
- [68] J. Palfy, P. Smith, Synchrony between Early Jurassic extinction, oceanic anoxic event, and the Karoo–Ferrar flood basalt volcanism, *Geology* 28 (2000) 747–750.
- [69] B.P. Pérez-Moreno, J.L. Sanz, A.D. Buscalioni, J.J. Moratalla, F. Ortega, D. Rasskin-Gutman, A unique multitoothed ornithomimosaur dinosaur from the Lower Cretaceous of Spain, *Nature* 370 (1994) 363–367.
- [70] K. Peyer, A reevaluation of the French *Compsognathus* of the Tithonian of southeastern France and its phylogenetic relationship with other compsognathids and coelurosaurs in general, *Muséum national d’histoire naturelle, Paris*, 2004, p. 413 (unpublished Ph.D Thesis).
- [71] M.A. Raath, Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia: Saurischia) from near the Trias–Jurassic boundary, *Arnoldia* 5 (1972) 1–37.
- [72] O.W.M. Rauhut, The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs, *Special Papers in Paleontology* 69 (2003) 1–215.
- [73] O.W.M. Rauhut, K. Remes, R. Fechner, G. Cladera, P. Puerta, Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia, *Nature* 435 (2005) 672–679.
- [74] T. Rowe, J. Gauthier, Ceratosauria, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, 1990, pp. 259–268.

- [75] D.A. Russell, The role of Central Asia in dinosaurian biogeography, *Can. J. Earth Sciences* 30 (1993) 2002–2012.
- [76] L. Salgado, J.O. Calvo, Evolution of titanosaurid sauropods II: The cranial evidence, *Ameghiniana* 34 (1997) 33–48.
- [77] L. Salgado, R.A. Coria, J.O. Calvo, Evolution of titanosaurid sauropods I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence, *Ameghiniana* 34 (1997) 3–32.
- [78] S.D. Sampson, L.M. Witmer, C.A. Forster, P.M. Krause, D.W. O'Connor, P. Dodson, F. Ravoavy, Predatory dinosaur remains from Madagascar: implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana, *Science* 280 (1998) 1048–1051.
- [79] P. Senter, A new look at the phylogeny of Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda), *J. Syst. Palaeontology* 5 (2007) 429–4636.
- [80] P.C. Sereno, A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 210 (1998) 41–83.
- [81] P.C. Sereno, The evolution of Dinosaurs, *Science* 284 (1999) 2137–2147.
- [82] P.C. Sereno, Definitions in phylogenetic taxonomy: critique and rationale, *Syst. Biol.* 48 (1999) 329–351.
- [83] P.C. Sereno, A rationale for dinosaurian taxonomy, *J. Vert. Paleontology* 19 (1999) 788–790.
- [84] P.C. Sereno, Basal Sauropodomorpha: historical and recent phylogenetic hypotheses, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889), *Special Papers in Palaeontology* 77 (2007) 261–289.
- [85] P.C. Sereno, The phylogenetic relationships of early dinosaurs: a comparative report, *Historical Biol.* 19 (2007) 145–155.
- [86] P.C. Sereno, F.E. Novas, The complete skull and skeleton of an early dinosaur, *Science* 258 (1992) 1137–1140.
- [87] P.C. Sereno, J.A. Wilson, Structure and evolution of a sauropod tooth battery, in: K.A. Curry Rogers, J.A. Wilson (Eds.), *The Sauropods Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, 2005, pp. 157–177.
- [88] P.C. Sereno, S.L. Brusatte, Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger, *Acta Palaeontologica Polonica* 53 (2008) 15–46.
- [89] P.C. Sereno, J.A. Wilson, J.L. Conrad, New dinosaurs link southern land masses in the Mid-Cretaceous, *Proc. R. Soc. Lond. B* 271 (2004) 1325–1330.
- [90] P.C. Sereno, C.A. Forster, R.R. Rogers, A.M. Monetta, Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria, *Nature* 361 (1993) 64–66.
- [91] P.C. Sereno, J.A. Wilson, H.C.E. Larsson, D.B. Dutheil, H.D. Sues, Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara, *Science* 265 (1994) 267–271.
- [92] P.C. Sereno, J.A. Wilson, L.M. Witmer, J.A. Whitlock, A. Maga, I. Oumarou, T.A. Rowe, Structural extremes in a Cretaceous dinosaur, *PLoS One* 2 (2007) e1230.
- [93] P.C. Sereno, A.L. Beck, D.B. Dutheil, B. Gado, H.C.E. Larsson, G.H. Lyon, J.D. Marcot, O.W.M. Rauhut, R.W. Sadleir, C.A. Sidor, D.J. Varricchio, G.P. Wilson, J.A. Wilson, A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of Spinosaurids, *Science* 282 (1998) 1298–1302.
- [94] D. Sigogneau-Russell, G. Hahn, Late Triassic microvertebrates from central Europe, in: N.C. Fraser, H.-D. Sues (Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994, p. 197213.
- [95] N.D. Smith, D. Pol, Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica, *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (2007) 657–674.
- [96] N.D. Smith, P.J. Makovicky, W.R. Hammer, P.J. Currie, Osteology of *Cryolophosaurus ellioti* (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Antarctica and implications for early theropod evolution, *Zool. J. Linnean Soc.* 151 (2007) 377–421.
- [97] H.D. Sues, E. Frey, D.M. Martill, D.M. Scott, *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil, *J. Vert. Paleontology* 22 (2002) 535–547.
- [98] A.H. Turner, D. Pol, J.A. Clarke, G.M. Erickson, M.A. Norell, A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight, *Science* 317 (2007) 1378–1381.
- [99] R.S. Tykoski, T. Rowe, Ceratosauria, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., University of California Press, 2004, pp. 47–70.
- [100] P. Upchurch, The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs, *Zool. J. Linnean Society* 124 (1998) 43–103.
- [101] P. Upchurch, J. Martin, The anatomy and taxonomy of *Cetiosaurus* (Saurischia Sauropoda) from the Middle Jurassic of England, *J. Vert. Paleontology* 23 (2003) 208–231.
- [102] P. Upchurch, C.A. Hunn, D.B. Norman, An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events, *Proc. R. Soc. Lond. B* 269 (2002) 613–621.
- [103] P. Upchurch, P.M. Barrett, P. Dodson, Sauropoda, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., University of California Press, Berkeley, California, 2004, pp. 259–322.
- [104] P. Upchurch, P.M. Barrett, P.M. Galton, A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs, *Special Papers in Palaeontology* 77 (2007) 57–90.
- [105] M. Waldman, Megalosaurids from the Bajocian (Middle Jurassic) of Dorset, *Palaeontology* 17 (1974) 325–339.
- [106] D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska, *The Dinosauria*, second ed., University of California press, Berkeley, 2004.
- [107] D.B. Weishampel, P.M. Barrett, R.A. Coria, J. Le Loeuff, X. Xing, Z. Xijin, A. Sahni, E. Gomani, C.R. Noto, Dinosaur distribution, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, second ed., University of California Press, 2004, pp. 517–606.
- [108] J.A. Wilson, Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis, *Zool. J. Linnean Society* 136 (2002) 217–276.
- [109] J.A. Wilson, Overview of sauropod phylogeny and evolution, in: K.A. Curry Rogers, J.A. Wilson (Eds.), *The Sauropods Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, 2005, pp. 15–49.
- [110] J.A. Wilson, Integrating ichnofossil and body fossil records to estimate locomotor posture and spatiotemporal distribution of early sauropod dinosaurs: a stratocladistic approach, *Paleobiology* 31 (2005) 400–423.
- [111] J.A. Wilson, P.C. Sereno, Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs, *Memoirs Soc. Vert. Paleontology* 18 (1998) 1–68.
- [112] J.A. Wilson, M.T. Carrano, Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion, *Paleobiology* 25 (1999) 252–267.
- [113] A.S. Woodward, On a skull of *Megalosaurus*, from the great Oolite of Minchinhampton (Gloucestershire), *Q. J. Geological Soc. Lond.* 66 (1910) 111–115.
- [114] X. Xu, M.A. Norell, A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture, *Nature* 431 (2004) 838–841.

- [115] X. Xu, F. Zhang, A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus, *Naturwissenschaften* 92 (2005) 173–177.
- [116] X. Xu, Z.-L. Tang, X.-L. Wang, A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China, *Nature* 399 (1999) 350–354.
- [117] X. Xu, Y.-N. Cheng, X.-L. Wang, C.-H. Chang, An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China, *Nature* 419 (2002) 291.
- [118] X. Xu, Q. Tan, J. Wang, X. Zhao, L. Tan, A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China, *Nature* 447 (2007) 844–847.
- [119] X. Xu, M.A. Norell, X. Kuang, X. Wang, Q. Zhao, C. Jia, Basal tyrannosauroids from the China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids, *Nature* 431 (2004) 680–684.
- [120] X. Xu, Z. Zhou, X. Wang, X. Kuang, F. Zhang, X. Du, Four-winged dinosaurs from China, *Nature* 421 (2005) 335–340.
- [121] X. Xu, J.M. Clark, C.A. Forster, M.A. Norell, G.M. Erickson, D.A. Eberth, C. Jia, Q. Zhao, A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China, *Nature* 439 (2006) 715–718.
- [122] A.M. Yates, A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs, *J. Syst. Palaeontology* 1 (2003) 1–42.
- [123] A.M. Yates, A new theropod dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and its implications for the early evolution of theropods, *Palaeontologia Africana* 41 (2005) 105–122.
- [124] A.M. Yates, Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalialia rex* Galton, *Historical Biol.* 2006 (2006) 1–31, i First article.
- [125] A.M. Yates, The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria), *Special Papers in Palaeontology* 77 (2007) 9–55.
- [126] A.M. Yates, J.W. Kitching, The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion, *Proc. R. Soc. Lond. B* 270 (2003) 1753–1758.
- [127] X.-H. Zhang, X. Xu, X.-J. Zhao, P.C. Sereno, X.-W. Kuang, L. Tan, A long-necked therizinosauroid dinosaur from the Upper Cretaceous Iren Dabasu Formation of Nei Mongol, People's Republic of China, *Vertebrata Palasiatica* 39 (2001) 283–290.