

Redescription de *Streptospondylus altdorfensis*, le dinosaure théropode de Cuvier, du Jurassique de Normandie

Ronan ALLAIN

Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
UMR 8569 du CNRS,
8 rue Buffon, F-75005 Paris (France)
rallain@mnhn.fr

Allain R. 2001. — Redescription de *Streptospondylus altdorfensis*, le dinosaure théropode de Cuvier, du Jurassique de Normandie. *Geodiversitas* 23 (3) : 349-367.

RÉSUMÉ

Les restes de dinosaure théropode du Callovo-Oxfordien des Vaches Noires, figurés pour la première fois par Cuvier, sont redécrits. La révision systématique indique que *Streptospondylus altdorfensis* est le nom valide auquel il faut rapporter l'ensemble de ce matériel. Quelques caractères portés par les vertèbres suggèrent l'étroite parenté existant entre *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus* du Callovien d'Angleterre : les deux genres sont rattachés au clade des Spinosauoidea. La diversité des théropodes européens à la fin du Jurassique moyen et au début du Jurassique supérieur est soulignée.

MOTS CLÉS

Dinosauria,
Theropoda,
Spinosauoidea,
Jurassique supérieur,
France,
Europe.

ABSTRACT

Redescription of Streptospondylus altdorfensis, Cuvier's theropod dinosaur from the Jurassic of Normandy.

The theropod dinosaur remains from the Callovo-Oxfordian of the Vaches Noires, figured for the first time by Cuvier, are redescribed. The systematic revision shows that *Streptospondylus altdorfensis* is the valid name to which the whole of the material should be assigned. A few vertebral features suggest the close relationships existing between *Streptospondylus* and *Eustreptospondylus* from the Callovian of England: both genus are related to Spinosauoidea. The diversity of the European theropods at the end of the Middle Jurassic and the beginning of the Late Jurassic is outlined.

KEY WORDS

Dinosauria,
Theropoda,
Spinosauoidea,
Late Jurassic,
France,
Europe.

INTRODUCTION

La majeure partie des ossements décrits ici appartient à une collection initialement constituée par l'Abbé Bachelet dans les années 1770 (Cuvier 1800a). L'ensemble du matériel, récolté dans la région d'Honfleur, comprenait du matériel crânien et postcrânien de deux téléosaures, ainsi que quelques restes postcrâniens de théropode. Il fut cédé au Muséum, sur ordre du Comte Beugnot, par C. Guersent alors professeur d'Histoire naturelle à Rouen (Cuvier 1800a). Cette collection fut ensuite rattachée par Cuvier (1812) à du matériel trouvé dans la région du Havre et décrit en 1776 par l'abbé Dicquemare. La provenance exacte de la collection Bachelet reste cependant problématique. Cuvier (1824 : 143) mentionne, sans pour autant en préciser l'origine exacte, que ces os ont été recueillis « près de Honfleur » et que « c'est seulement par les étiquettes attachées à ces os que j'ai connu le lieu de leur origine, ainsi que le nom de leur collecteur, et l'idée qu'il se faisoit que c'étoient des os de cachalots. » De la même façon, le contenu exhaustif de la collection Bachelet n'a jamais été publié, ni par son découvreur ni par Cuvier. Les vertèbres décrites ici furent en effet figurées par Cuvier avec les restes du Gavial d'Honfleur (1824 : pl. VIII ; IX), alors que l'extrémité distale du pubis, le tibia, l'astragale et le calcanéum furent associés avec les pièces du *Megalosaurus* de Buckland (1824 : pl. XXI), sans qu'il soit clairement indiqué si ce second lot appartenait originellement à la collection Bachelet. Cuvier (1824), précisant néanmoins que l'ensemble de ces pièces provient des environs d'Honfleur, laisse suggérer leur origine commune. Un examen du catalogue des collections d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, nous apprend de plus que le pubis, le tibia, l'astragale et le calcanéum auraient été trouvés aux Vaches Noires. C'est sans doute sur ces données que Piveteau (1923 : 121) s'est fondé pour regrouper l'ensemble du matériel et en préciser l'origine. Les rapports anatomiques étroits existant entre les vertèbres, l'aspect identique de la fossilisation des différents os et de la gangue qui recouvre encore partiellement ces os

vont aussi dans ce sens. À l'exception de l'extrémité distale de fémur acquise bien plus tard par le Muséum, l'ensemble du matériel décrit ci-dessous est donc considéré comme provenant des marnes des Falaises des Vaches Noires, datées du Callovien supérieur-Oxfordien inférieur. Ces restes de théropode furent les premiers à être décrits à partir de restes diagnostiques. C'est aussi le premier théropode ayant reçu un nom binomial bien qu'il soit antérieur par le nom de genre *Megalosaurus* Buckland, 1824.

ABRÉVIATIONS

MNHN Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
 OUMJ Oxford University Museum, Oxford.

SYSTÉMATIQUE

Dans la deuxième édition de *Ossements fossiles* (1824), Cuvier rapporte une partie du matériel trouvé dans la région d'Honfleur à deux espèces de gavial qu'il distingue l'une de l'autre par la longueur du museau (« Tête à museau plus allongé » et « Tête à museau plus court »). Cuvier conforte cette distinction en mettant l'accent sur la différence existant entre les deux systèmes vertébraux trouvés « en association » avec les crânes. Chacun de ces systèmes est ainsi rapporté à l'un ou l'autre des deux crânes : le « système convexe en avant » à l'espèce à museau long, et le « système concave » à l'espèce à museau court. Entre temps, Geoffroy Saint-Hilaire (1825) réunit ces deux espèces sous le nom *Steneosaurus*. Il distingue l'espèce à long museau, *S. rostromajor*, dont le spécimen-type (MNHN 8900) est le crâne figuré par Cuvier (1824 : pl. 8, figs 1 ; 2), de l'espèce à museau court, *S. rostrominor*, dont le type (MNHN 8902 ; Cuvier 1824 : pl. X, figs 1-4) est représenté par une mandibule complète. L'étude et la description de Geoffroy Saint-Hilaire ne sont basées que sur l'anatomie crânienne des deux crocodiles. Les deux noms binomiaux ainsi créés ne s'appliquent donc qu'aux deux crânes et en aucun cas aux vertèbres décrites précédemment par Cuvier que Geoffroy Saint-Hilaire (1825) n'inclut pas dans ses tra-

vaux. Von Meyer (1832) sépare quant à lui les deux crocodiles au niveau générique. Il crée ainsi les noms *Metriorhynchus geoffroyii* pour l'espèce à museau court et *Streptospondylus altdorfensis* pour celle à museau long, mais, à la différence de Geoffroy Saint-Hilaire, en y incluant l'ensemble du matériel précédemment décrit par Cuvier. Meyer perpétue l'erreur de Cuvier en incluant les vertèbres et le crâne dans le même taxon. Bien que le nom *Streptospondylus* qu'il propose fait, comme il le souligne lui-même (Meyer 1832 : 227), directement référence à la structure singulière des vertèbres, il ne définit pas pour autant de spécimen-type à l'intérieur du matériel rapporté à l'espèce. *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1832 est donc un animal composite qui inclut des vertèbres de théropode ainsi que des restes de téléosaures dont le crâne utilisé par Geoffroy Saint-Hilaire comme type de l'espèce *Steneosaurus rostromajor*. Ce crâne est en fait lui-même composé des restes de deux téléosaures différents (Eudes-Deslongchamps 1870 : 303), *Steneosaurus edwardsi* Deslongchamps, 1866 et *Metriorynchus superciliosum* Blainville, 1853 (Steel 1973). Suivant le *Code international de Nomenclature zoologique* (International Commission on Zoological Nomenclature 1999 : art. 73.1.5), une partie du matériel original ayant été exclu du type composite et transféré à d'autres taxons, *Streptospondylus altdorfensis* n'est de fait plus caractérisé que par du matériel post-crânien, et les vertèbres de théropode sont désignées ici comme lectotype de ce taxon. Le nom spécifique choisi par von Meyer fait référence aux restes crâniens de téléosaures trouvés à Altdorf (Walch 1776 ; Collini 1784) et qui, toujours selon von Meyer, appartiennent au même taxon que ceux trouvés près d'Honfleur. Bronn (1837 : 517) note que le nom spécifique *altdorfensis* est inapproprié pour le matériel normand, puisqu'il dénote une distribution qui ne s'applique pas au matériel de Cuvier. Cette condition n'est cependant pas suffisante pour rendre invalide le nom spécifique. *Streptospondylus altdorfensis* est donc bien le nom auquel il faut rapporter les vertèbres originellement décrites par Cuvier.

Cette conclusion à laquelle arrive aussi Welles (données non publiées) ne s'est pas imposée à tous. La plupart des travaux ultérieurs à ceux de von Meyer ne reconnaissent pas la validité du nom spécifique et font preuve d'une grande confusion. En 1842, Owen crée une nouvelle espèce, *Streptospondylus cuvieri*, et la compare avec les vertèbres d'Honfleur qu'il désigne sous le nom de *Streptospondylus rostromajor*. Le type de *S. cuvieri* est la moitié antérieure d'une vertèbre dorsale provenant du Bathonien inférieur de Chipping Norton. Cette vertèbre trouvée isolée et dont la description donnée par Owen n'a aucune valeur spécifique n'a jamais été figurée et a aujourd'hui disparu : *S. cuvieri* est donc considérée comme un *nomen dubium*. En 1861, Owen associe toujours les crânes et les vertèbres d'Honfleur et les place, au sein des crocodiles, dans le sous-ordre des Opisthocœlia. Il brouille encore plus les données en incluant ensuite dans ce sous-ordre du matériel composite (théropode, crocodile et sauropode) issu de différentes localités anglaises et qu'il rapporte dans son ensemble au genre *Cetiosaurus* Owen, 1842. Ce rapprochement ne l'empêche cependant pas de reconnaître la validité du genre *Streptospondylus* ; mais, sans en expliquer la raison, Owen désigne désormais le matériel de Cuvier sous l'épithète *cuvieri* et non plus *rostromajor*. Par la suite, de nombreux auteurs (Lennier 1870 ; Phillips 1871 ; Nopsca 1906 ; Huene 1926 ; Piveteau 1923) prennent le matériel déposé à Paris et décrit à l'origine par Cuvier comme type de l'espèce *Streptospondylus cuvieri*. Ces travaux sont sans fondement, puisque rien ne prouve que le matériel d'Honfleur puisse se rattacher à *S. cuvieri* qui n'est basé que sur un fragment de vertèbre perdu sans aucune valeur spécifique. Si tel était cependant le cas, *Streptospondylus cuvieri* serait alors un synonyme plus récent de *S. altdorfensis* et serait alors invalide.

Plus récemment, Walker (1964), après avoir montré que le type de *Streptospondylus cuvieri* n'était pas le matériel d'Honfleur et après avoir placé *Streptospondylus altdorfensis* en synonymie de *Steneosaurus rostromajor*, rapporta le matériel de théropode de Cuvier à une nouvelle espèce,

Eustreptospondylus divesensis, et choisit comme type de cette nouvelle espèce le crâne décrit par Piveteau en 1923. Ce faisant, il rapprochait le matériel de Normandie du squelette presque complet d'*Eustreptospondylus oxoniensis* Walker, 1964, espèce-type du genre, alors qu'il existe, comme nous le verrons, des différences entre les deux types de matériel. Il a depuis été démontré (Taquet & Welles 1977) que l'arrière-crâne décrit par Piveteau et le squelette conservé à l'Oxford University Museum appartenait à deux genres distincts, *Piveteausaurus* Taquet & Welles, 1977 et *Eustreptospondylus* Walker, 1964. De plus, rien n'indique que les vertèbres d'Honfleur sont co-spécifiques de l'arrière-crâne de *Piveteausaurus divesensis*. Les conclusions de Walker (1964) ne sont acceptables que si on considère *Streptospondylus altdorfensis* comme un synonyme de *Steneosaurus rostromajor*. Or, contrairement à ce que prétend Walker (1964), la liste bibliographique n'est pas la même pour les deux espèces. *Steneosaurus rostromajor*, à la différence de *Streptospondylus altdorfensis*, n'est basé que sur le crâne figuré par Cuvier (1822 : pl. X, figs 1-4) comme le précise Geoffroy Saint-Hilaire (1825 : 147). Il a de plus été montré ci-dessus que ce crâne pouvait être exclu du matériel-type composite et transféré à un autre taxon. C'est ce que fait Geoffroy Saint-Hilaire (1825) et ce dont ne tient pas compte Walker (1964). Les conclusions de ce dernier sont donc ici rejetées.

Super-Ordre DINOSAURIA Owen, 1842

Ordre THEROPODA Marsh, 1881

Sous-Ordre TETANURAE Gauthier, 1986

Super-Famille SPINOSAUROIDEA Stromer, 1915

Genre *Streptospondylus* Meyer, 1832

Streptospondylus altdorfensis Meyer, 1832

Streptospondylus altdorfensis Meyer, 1832 : 106, 226.

Streptospondylus rostro-major sensu Owen, 1842, *partim* [non Geoffroy Saint-Hilaire] : 88.

Streptospondylus cuvieri Owen, 1842 – Owen 1859 : 23.

Laelaps gallicus Cope, 1867 : 235.

Megalosaurus cuvieri (Owen, 1842) – Huene 1908 : 332, figs 312, 313.

Eustreptospondylus divesensis Walker, 1964, *partim* : 124.

CHRÉSONYMIE

Crocodile fossile Cuvier 1800b : 159.

Espèce inconnue de crocodile Cuvier 1808 : 95, pls 1, 2.

Espèce inconnue de crocodile Cuvier 1812 : 16, pl. 1, figs 3, 6, 10, pl. 2, figs 12, 13.

Espèce inconnue de crocodile Cuvier 1824 : 155, pl. 8, figs 12, 13, pl. 9, figs 3, 6, 10.

Espèce gigantesque de saurien Cuvier 1824 : 343, pl. 21, figs 34-39.

Streptospondylus cuvieri Owen, 1842 – Lennier 1870 : 42, pl. 8, fig. 1. — Phillips 1871 : 321, fig. 124. — Zittel 1890 : 724, fig. 627. — Nopcsa 1905 : 289. — Piveteau 1923 : 121, pl 1, fig. 4, pl. 3, figs 1-3, pl. 4, figs 1-5. — Lapparent & Lavocat 1955 : 934.

Megalosaurus cuvieri (Owen, 1842) – Huene 1932 : 222. — Swinton 1955 : 132.

Eustreptospondylus divesensis Walker, 1964 – Welles & Long 1974 : 205.

Eustreptospondylus divesensis Walker, 1964 – Welles & Long 1974 : 205.

Eustreptospondylus divesensis Walker, 1964 – Welles & Long 1974 : 205.

LECTOTYPE. — Dernière vertèbre cervicale et deux premières dorsales (MNHN 8787) ; dernière vertèbre dorsale et deux premières sacrées (MNHN 8794) ; dernière vertèbre sacrée et première vertèbre caudale (MNHN 8788) ; série de trois vertèbres dorsales (MNHN 8907) ; vertèbre dorsale (MNHN 8789) ; vertèbre dorsale antérieure (pectorale) (MNHN 8789,) ; vertèbre dorsale antérieure (pectorale) (MNHN 8793) ; extrémité distale d'un pubis gauche (MNHN 8605) ; extrémité distale d'une fibula droite (MNHN 8606) ; extrémité distale d'un tibia droit (MNHN 8607) ; astragale droit (MNHN 8608) ; calcanéum droit (MNHN 8609).

MATÉRIEL RAPPORTÉ. — Extrémité distale d'un fémur gauche (MNHN 9645).

HORIZON. — Marnes du Callovien supérieur ou Oxfordien inférieur des Falaises des Vaches Noires, Calvados, France.

DIAGNOSE. — Théropode de taille moyenne. Deux hypapophyses sur les vertèbres dorsales antérieures ; centrum des vertèbres dorsales antérieures fortement opisthocœle et aplati ventralement, vertèbres dorsales postérieures platycœles ; centrum des vertèbres dorsales moyennes et postérieures allongé ; l'extension latérale du bourrelet osseux qui surplombe le bord dorsomédial du processus ascendant de l'astragale n'atteint pas la partie médiane de l'extrémité distale du tibia ; large dépression à la base du processus ascendant de l'astragale, absence de processus postéromédial sur l'astragale.

DESCRIPTION

Vertèbres cervicale et dorsales antérieures

La série des trois vertèbres antérieures en connexion d'Honfleur est à la base du concept de « Sys-

tème convexe » de Cuvier (1824) et du nom générique *Streptospondylus* de Meyer. Bien que la position des parapophyses puisse suggérer que nous avons affaire aux deux dernières cervicales et à la première dorsale (Welles données non publiées), l'anatomie de l'extrémité proximale de la côte associée à cette série, la présence d'hypapophyses sur deux des centrams et l'absence d'épipophyses sur les deux arcs neuraux préservés suggèrent que cette série se compose en fait de la dernière vertèbre cervicale et des deux premières dorsales (Fig. 1). Seule la partie postérieure de la dernière vertèbre cervicale est conservée. Les postzygapophyses sont hautes au-dessus du centrum, surplombant le canal neural d'à peu près 50 mm. La facette articulaire de chaque postzygapophyse regarde ventro-latéralement et forme un angle de 45° avec l'horizontal. L'épine neurale longue de 32 mm à sa base n'en fait plus que 16 à son sommet. De section carrée à rectangulaire, elle culmine à 80 mm au-dessus du canal neural. Ses bords antérieur et postérieur ne sont pas tout à fait parallèles, le bord antérieur s'inclinant de quelques degrés vers l'arrière. Elle est en position reculée sur le centrum, sa marge postérieure étant située à moins d'1 cm en avant de la face articulaire postérieure du centrum.

La première vertèbre dorsale, la seconde de la série, est presque complète si l'on excepte les processus transverses partiellement cassés. Le centrum est long de 58 mm auxquels s'ajoutent les 18 mm de la face articulaire antérieure. De forme hémisphérique celle-ci est largement convexe à la différence de la face articulaire postérieure corolairement concave. Le centrum est haut de 54 mm antérieurement et, du fait de son extension postéroventrale, de 70 mm postérieurement. Les parapophyses situées 5 mm sous la suture entre le centrum et l'arc neural sont ovales verticalement. Postéro-dorsalement à chaque parapophyse, un profond pleurocoele perce la face latérale du centrum et s'étend postérieurement sur près de 35 mm. Ventralement, le centrum est relativement large et présente deux rides parallèles (hypapophyses) qui s'épaississent et divergent antérieurement. La présence de deux hypapophyses n'est connue que chez *Eustreptospondylus*, *Allosaurus* (Madsen 1976) et *Sinraptor* (Currie &

Zhao 1993) n'ayant qu'une hypapophyse ventralement. La surface du centrum est légèrement concave entre ces deux rides. L'arc neural est solidement fusionné au centrum, mais la suture reste visible et marque la limite dorsale du pleurocoele. L'arc neural est haut et envahi latéralement par trois fosses pneumatiques. La fosse infraprézygapophysiale est la plus antérieure. Haute de 26 mm, elle forme un triangle isocèle composé des lames centroprézygapophysiale antérieurement, prézygodiapophysiale dorsalement et centrodiaophysiale antérieure postérieurement (Wilson 1999). La fosse infradiapophysiale haute est délimitée antérieurement par la lame centrodiaophysiale antérieure, postérieurement par la lame centrodiaophysiale postérieure et s'ouvre ventralement sur le centrum. La fosse infrapostzygapophysiale est largement ouverte latéralement et postérieurement. Elle est délimitée antéroventralement par la lame centrodiaophysiale postérieure et antérodorsalement par la lame postzygodiaophysiale. Ces trois fosses latérales sont très profondes comparées à celles observées chez *Allosaurus* ou *Monolophosaurus* (Zhao & Currie 1993). La distance séparant les extrémités des pré- et des postzygapophyses est de 78 mm. Les prézygapophyses sont fortement courbées vers le haut et s'élèvent de 55 mm au-dessus du centrum. Antérieurement, elle s'étendent aussi loin que la convexité articulaire du centrum. Les postzygapophyses orientées postérolatéralement dépassent le niveau de la face postérieure du centrum de 12 mm. Les faces articulaires plongent médialement en formant un angle de 35° avec l'horizontal. L'épine neurale culmine à 60 mm au-dessus du canal neural. Elle est très légèrement incurvée vers l'arrière. Longue de 30 mm à sa base, elle s'effile dorsalement pour devenir aussi longue que large (12 mm) à son extrémité.

La troisième vertèbre de la série, la deuxième vertèbre dorsale, a des parapophyses qui s'étendent jusqu'à la base de l'arc neural. Les processus transverses n'ont pas été conservés. Le centrum fortement opisthocœle est long de 58 mm dorsalement et de 64 mm ventralement pour une hauteur de 70 mm antérieurement et de 68 mm postérieurement. La dépression longitudinale

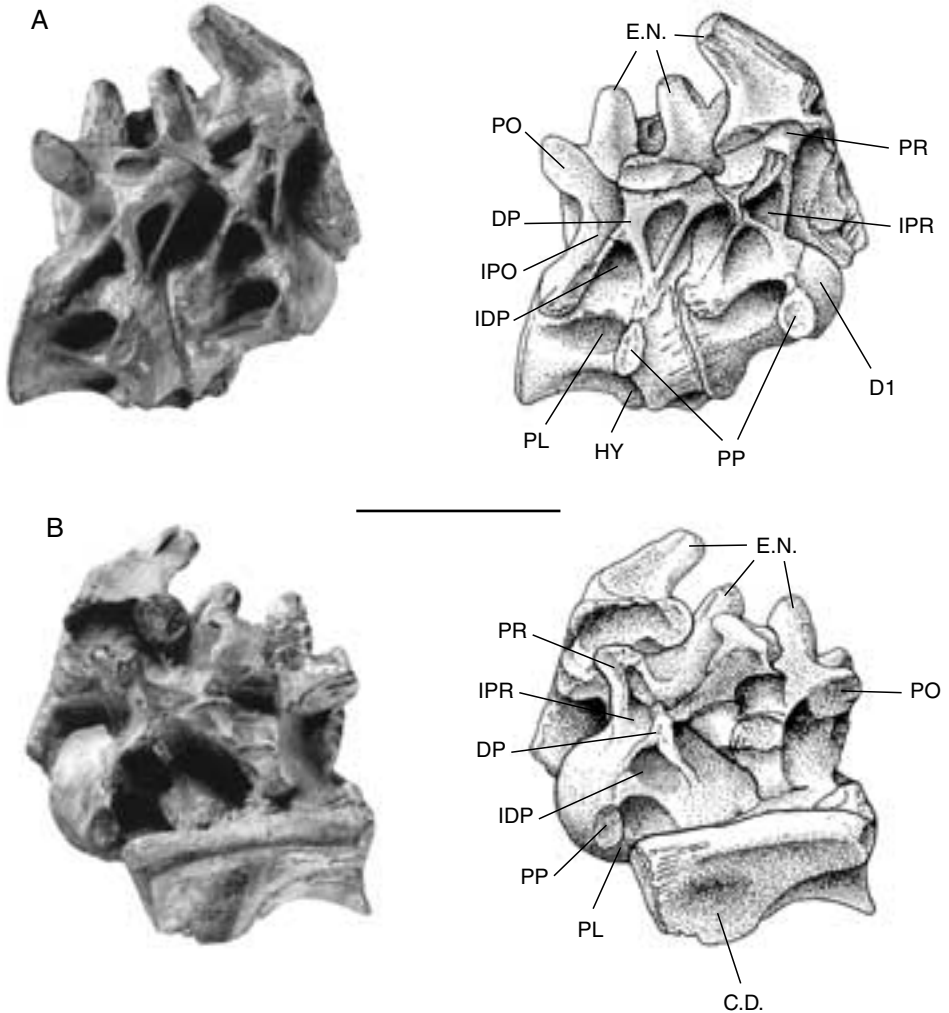


FIG. 1. — *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932 (MNHN 8787), dernière vertèbre cervicale, première vertèbre dorsale et deuxième vertèbre dorsale ; **A**, vue latérale droite ; **B**, vue latérale gauche. Abréviations: **C.D.**, côte dorsale ; **E.N.**, épine neurale ; **DP**, diapophyse ; **D1**, première vertèbre dorsale ; **HY**, hypapophyse ; **IDP**, fosse infradiapophysiale ; **IPO**, fosse infrapostzygapophysiale ; **IPR**, fosse infraprézygapophysiale ; **PL**, pleurocœle ; **PO**, postzygapophyse ; **PP**, parapophyse ; **PR**, prézygapophyse. Échelle : 9 cm.

dans laquelle se situe le pleurocœle s'étend sur près de 35 mm sur la face latérale du centrum. La concavité latéro-ventrale située entre l'hypapophyse et l'épais rebord osseux qui bordent ventralement le pleurocœle est beaucoup plus marquée que chez la dernière cervicale. De façon similaire, les deux hypapophyses situées sur la face ventrale du centrum sont beaucoup plus proéminentes et rapprochées, et divergent plus forte-

ment antérieurement. Elles constituent le point d'attache du *M. longus colli ventralis*. En vue postérieure, le centrum est haut de 64 mm pour une largeur à peu près équivalente. Le canal neural est haut de 14 mm, large de 16 mm et n'est pas creusé dans le centrum. Les prézygapophyses s'élèvent à 50 mm et les postzygapophyses à 62 mm au-dessus du centrum. La facette articulaire des postzygapophyses forme un angle de 45° avec

l'horizontal plus important que chez la dernière cervicale. L'épine neurale haute de 76 mm au-dessus du canal neural est arrondie à son sommet et très courte antéropostérieurement. Il n'y a pas d'articulation de type hyposphène-hypantrum entre les premières vertèbres dorsales.

Vertèbres dorsales

Les deux centrams isolés (MNHN 8793 et 8789₁) appartiennent indubitablement à des vertèbres dorsales antérieures. À l'image de la première dorsale, décrite précédemment, elles peuvent être définies comme pectorales du fait de la position des parapophyses à cheval sur le centrum et l'arc neural. Le premier centrum (MNHN 8793), long de 72 mm pour une hauteur de 62 mm, est légèrement opisthocœle. Ses faces ventrale et latérales sont largement concaves. Deux profondes dépressions longues de 35 mm sur 22 mm creuent antérodorsalement les faces latérales du centrum en s'approfondissant antérieurement. Si les parapophyses sont plus hautes que celles de la série-type, cette vertèbre ne semble cependant pas suivre directement cette même série. Il pourrait s'agir de la quatrième ou cinquième dorsale. Le deuxième centrum isolé (MNHN 8789₁) semble pouvoir s'articuler avec le précédent, il s'agirait donc de la cinquième ou sixième dorsale. Les parapophyses ont une position encore plus haute sur le centrum. Celui-ci, long de 74 mm pour une hauteur de 65 mm, n'a une convexité antérieure que très faiblement marquée à la limite entre l'opisthocœlie et l'amphicœlie. Les dépressions latérales sont un peu plus longues (40 mm) et plus hautes (25 mm) que chez la vertèbre précédente. Chez ces deux vertèbres la suture entre centrum et arc neural est ouverte et non pas cassée et pourrait indiquer la relative immaturité du spécimen.

Les trois vertèbres en connexion (MNHN 8907) déjà figurées par Cuvier (1812) et Piveteau (1923) ne peuvent plus être assimilées à des vertèbres pectorales du fait de l'absence de parapophyses sur les centra (Fig. 2A). Chez chacune de ces vertèbres, la suture entre centrum et arc neural est ouverte, ces derniers n'étant pas conservés. Le premier centrum est incomplet antérieure-

ment. Il est haut de 74 mm postérieurement et présente une dépression latérale marquée juste en dessous de sa suture avec l'arc neural. Les deuxième et troisième centra sont complets. Ils sont respectivement long de 90 mm et 95 mm pour une hauteur de 76 mm et 79 mm. Ces trois centra amphicœles possèdent latéralement une large dépression antérodorsale peu profonde et se caractérisent par leur face ventrale. Celle-ci est en effet largement concave comme chez les vertèbres pectorales, mais à la différence de ces dernières, la surface ventrale est ici clairement aplatie et forme un plateau large de 20 mm pour la vertèbre la plus antérieure, à 30 mm, pour la plus postérieure.

Un dernier centrum isolé de vertèbre dorsale (MNHN 8789), long de 97 mm et haut de 80 mm, vient compléter postérieurement cette série de trois vertèbres (Fig. 2B).

Vertèbres dorsales postérieures et sacrées antérieures

Une autre série de vertèbres en connexion (MNHN 8794), décrite et figurée par Cuvier (1812), Nopsca (1906) et Piveteau (1923), inclut un petit fragment des postzygapophyses de la pénultième vertèbre dorsale, la moitié de la dernière dorsale, la première vertèbre sacrée et la partie la plus antérieure de la seconde vertèbre sacrée (Fig. 3A). La section de l'hyposphène de la pénultième dorsale est inhabituelle et consiste en deux branches distinctes s'étendant jusqu'à l'hypantrum de la dernière dorsale (Nopsca 1906 : fig. 4). La moitié postérieure conservée de la dernière dorsale est haute de 96 mm au niveau de sa face articulaire. Celle-ci a une courbure sigmoïde, sa partie postérodorsale s'étendant vers l'arrière pour recouvrir le centrum de la première vertèbre sacrée. La suture entre le centrum et l'arc neural est ouverte. Ce dernier est néanmoins resté associé à son centrum, maintenu en place par 3 mm de sédiment faisant office de ciment au niveau de la suture. La fosse infraprézygapophysiale est petite et ouverte antérieurement. La fosse infradiapophysiale est de taille beaucoup plus importante que la précédente, sa base s'étendant sur presque toute la longueur de l'arc neural. La lame centrodiapophysiale antérieure est beaucoup plus épaisse

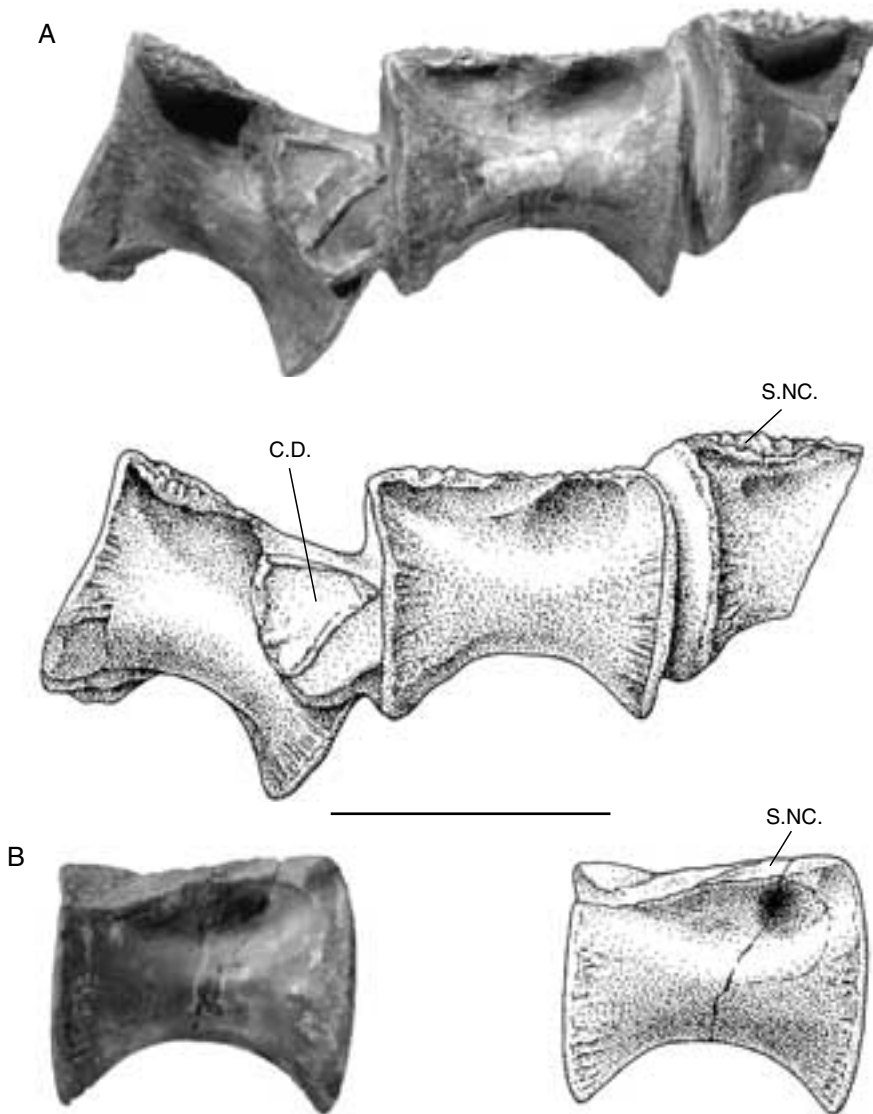


FIG. 2. — *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932 ; **A**, vertèbres dorsales (MNHN 8907), vue latérale droite ; **B**, vertèbre dorsale (MNHN 8789), vue latérale droite. Abréviations: **C.D.**, côte dorsale ; **S.NC.**, suture neurocentrale. Échelle : 9 cm.

(8 mm) que la postérieure (3 mm) qui se fond à l'arc neural au-dessus de la suture. Les deux lames se rencontrent sous la diapophyse en donnant au bord dorsal de la fosse infradiapophysiale une forme arrondie. La fosse infrapostzygapophysiale est la plus profonde des trois et s'ouvre largement vers l'arrière. Les zygapophysies sont à la même hauteur, à 57 mm au-dessus du centrum, et for-

ment avec les lames pré- et postzygadiapophysiale un plateau horizontal légèrement concave en son centre en vue latérale. Les postzygapophysies se prolongent de 18 mm en arrière du centrum. L'épine neurale est cassée. Elle est large de 7 mm et longue de 40 mm à sa base et se situe très en arrière sur le centrum. Son bord antérieur est défléchi de 50° vers l'arrière. Bien qu'elles ne

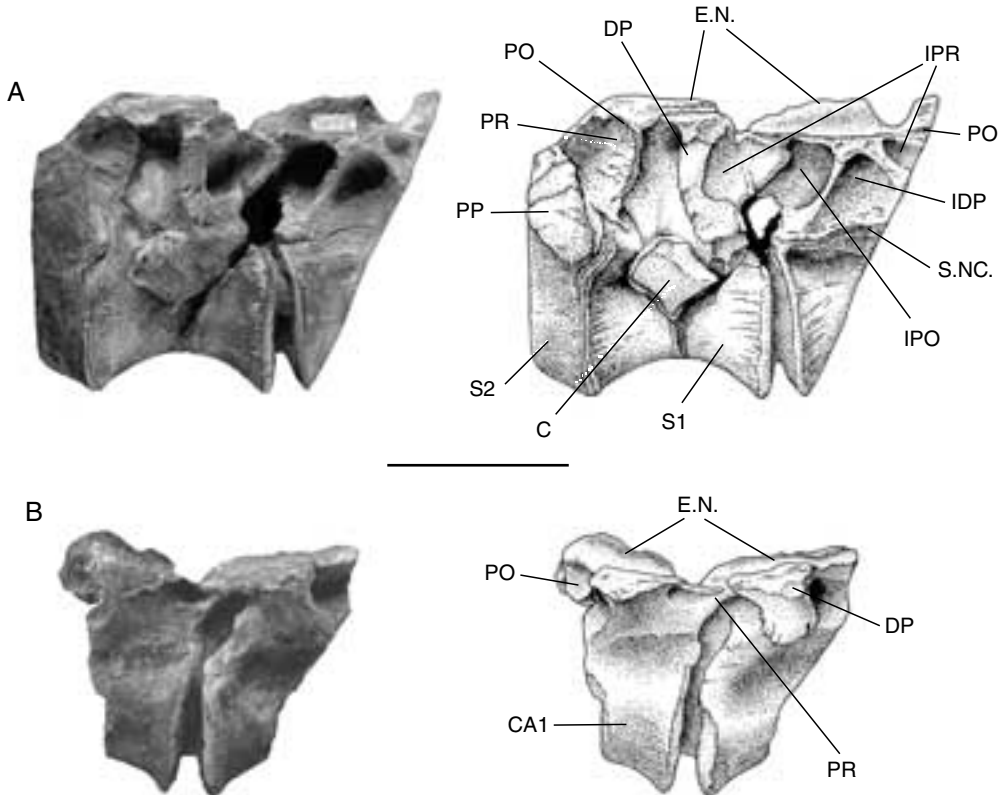


FIG. 3. — *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932 ; **A**, vertèbres dorsales et sacrées (MNHN 8794), vue latérale droite ; **B**, dernière vertèbre sacrée et première vertèbre caudale (MNHN 8788), vue latérale droite. Abréviations : **C**, côte ; **CA1**, première vertèbre caudale ; **E.N.**, épine neurale ; **DP**, diapophyse ; **IDP**, fosse infradiapophysiale ; **IPO**, fosse infrapostzygapophysiale ; **IPR**, fosse infraprézygapophysiale ; **PP**, parapophyses ; **PO**, postzygapophyse ; **PR**, prézygapophyse ; **S1**, première vertèbre sacrée ; **S2**, deuxième vertèbre sacrée ; **S.N.C.**, suture neurocentrale. Echelle : 9 cm.

soient pas complètement préservées, il existe deux lames postspinales qui devaient prendre naissance sur le bord postérieur de l'épine neurale. Le canal neural est large de 22 mm soit 6 mm de plus que chez la première dorsale et creuse la face dorsale du centrum sur 10 mm. Cette dernière vertèbre dorsale est très différente de celle rapportée à *Megalosaurus bucklandi* (OUMJ.13577). Le centrum est plus allongé chez *Streptospondylus*. La face postérieure du centrum est plate et non pas concave comme chez *Megalosaurus*. Le tiers dorsal de la face postérieure est rejetée vers l'arrière chez *Megalosaurus bucklandi* alors que c'est le tiers supérieur qui l'est chez *Streptospondylus*. La courbure sigmoïde en vue latérale est donc inversée

chez les deux genres. Le pleurocœle est plus profond et surtout beaucoup plus long chez *Megalosaurus bucklandi*. La surface ventrale est beaucoup plus aplatie et les postzygapophyses ne s'étendent pas au-delà de la longueur du centrum chez *Megalosaurus bucklandi*. Les fosses infraprézygapophysiale, infradiapophysiale et infrapostzygapophysiale sont distinctes chez *Streptospondylus*, alors que les fosses infraprézygapophysiale et infradiapophysiale sont continues chez *Streptospondylus*. La première vertèbre sacrée est complète si l'on excepte l'épine neurale. Le centrum est long de 98 mm, haut de 80 mm et largement concave ventralement. Il n'y a pas de pleurocœle sur ses faces latérales. L'arc neural est complètement

TABLEAU 1. — Mesures en mm de quelques os de *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932. Abréviations : L, longueur antéropostérieure ; I, largeur ; H, hauteur.

Diaphyse pubis (8605)	L	29
Diaphyse pubis (8605)	I	48
Pied pubis (8605)	L	104
Pied pubis (8605)	I	60
Diaphyse tibia (8607)	L	50
Diaphyse tibia (8607)	I	68
Extrémité distale tibia (8607)	I	140
Astragale (8608)	I	114
Astragale (8608)	H	87
Calcanéum (8609)	L	60
Calcanéum (8609)	H	35
Calcanéum ant. (8609)	I	19
Calcanéum post. (8609)	I	285
Fémur (9645)	I	135

fusionné au centrum, même si la suture demeure visible. La facette articulaire pour la première vertèbre sacrée est proéminente, longue de 36 mm pour une hauteur de 35 mm. Cette facette articulaire est reliée à la diapophyse par une lame osseuse épaisse de 14 mm. Cette lame, qui semble correspondre à la lame centrodiapophysiale antérieure des vertèbres dorsales, est concave antérieurement et forme le mur postérieur de la fosse infraprézygapophysiale ouverte antérolatéralement. La diapophyse est située en avant sur le centrum. La fosse infradiapophysiale est peu profonde, percée en son centre d'un petit foramen et limitée postérieurement par une ride osseuse très peu marquée (lame centrodiapophysiale postérieure). À l'image de la fosse infradiapophysiale, la fosse infrapostzygapophysiale est peu profonde et n'est presque pas visible en vue latérale. Les prézygapophysies prennent naissance au niveau des facettes articulaires destinées aux vertèbres sacrées et s'étendent à 60 mm au-dessus et à 13 mm en avant du centrum. Leurs facettes articulaires sont inclinées médialement de 45°. La base des prézygapophysies est concave antérieurement et forme la marge dorsale d'un large (20 mm) foramen intervertébral. Les postzygapophysies culminent à 78 mm au-dessus du centrum. L'épine neurale longue de 55 mm est cassée à sa base. Postérieurement, le centrum est fusionné avec celui de la deuxième vertèbre sacrée.

Seuls les 35 mm les plus antérieurs du centrum de la seconde vertèbre sacrée et la base de l'arc neural correspondant sont conservés. La face ventrale du centrum est très fortement pincée transversalement. Les parapophysies destinées à recevoir les deuxièmes côtes sacrées sont hautes de 55 mm, longues de 30 mm et orientées antéro-ventralement. L'arc neural est fusionné avec celui de la vertèbre précédente. Le canal neural a une section elliptique avec un grand axe vertical de 33 mm et un petit axe horizontal de 29 mm.

Vertèbres sacrées postérieures et première caudale

Les deux dernières vertèbres en connexion connues de *Streptospondylus altdorfensis*, décrit par Nospca (1906), sont la dernière sacrée et la première caudale (Fig. 3B). Seule la moitié postérieure du centrum et une partie un peu plus importante de l'arc neural sont conservées. Le centrum est beaucoup plus arrondi ventralement que chez les deux premières vertèbres sacrées. Il n'a pas de pleurocœle. Sa face articulaire postérieure est plus haute que large et légèrement sigmoïde en vue latérale. L'arc neural est fusionné au centrum et porte une large facette articulaire rectangulaire sur laquelle vient se placer la dernière côte sacrée. Les diapophysies sont situées juste au-dessus des facettes articulaires. Elles sont horizontales, longues antéropostérieurement de 45 mm et inclinées de près de 40° vers l'arrière. Les facettes des postzygapophysies, fortement inclinées latéralement, sont à la même hauteur que les diapophysies soit 50 mm au-dessus du centrum. L'épine neurale est cassée. Elle est longue d'au moins 70 mm et possède un profond sillon postspinal.

La première vertèbre caudale est en connexion avec la dernière sacrée mais n'est pas fusionnée avec celle-ci. Les diapophysies ont une orientation postérieure plus prononcée (50°) que celle de la dernière sacrée pour une longueur antéropostérieure équivalente. La fosse infraprézygapophysiale est largement restreinte et presque fermée en comparaison de celle des premières vertèbres sacrées. La structure spongieuse interne du centrum de la première vertèbre caudale est aussi beaucoup plus « ouverte » que celle de la dernière



FIG. 4. — *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932 ; extrémité distale du pubis gauche, vue latérale (MNHN 8605). Échelle : 3 cm.

vertèbre sacrée (Nopsca 1906 : fig. 7). Là encore de nombreux caractères permettent de différencier la première vertèbre caudale de *Streptospondylus* de celle rapportée à *Megalosaurus bucklandi* (OUMJ.13578). Il n'y a en effet pas de pleurocœle apparent sur le centrum beaucoup plus long de la première caudale de *Streptospondylus*. Les diapophyses sont plus longues antéropostérieurement et ont une orientation postérieure plus marquée que chez *Megalosaurus bucklandi*.

Pubis

L'extrémité distale du pubis gauche a tour à tour été identifiée par Cuvier (1824) comme une fibula, par Nopsca (1906), Piveteau (1923) et Huene (1926) comme un ulna, avant que Walker (1964) ne l'identifie correctement (Fig. 4). Au niveau de la cassure, la diaphyse est plus large transversalement que longue antéropostérieurement (Tableau 1). Le pied du pubis est de section triangulaire comme chez *Allosaurus* (Madsen 1976), et non pas en L inversé comme chez *Sinraptor* (Currie & Zhao 1993), *Torvosaurus* (Galton & Jensen 1979 ; Britt 1991) ou *Metriacanthosaurus* (Huene 1926 ; Walker 1964). Son extension postérieure, comparable à celle observée chez *Eustreptospondylus*, reste modeste et la projection antérieure est quasi nulle comparée à celle observée chez *Allosaurus*, *Ceratosaurus* (Gilmore 1920) et les Tyrannosauridae. Si la partie conservée de la diaphyse ne

montre médialement aucune zone de contact avec celle du pubis droit, le pied est en revanche aplati médialement sur toute sa longueur pour définir la symphyse au niveau de laquelle les deux pubis devaient entrer en contact. La ride osseuse qui prend naissance au point le plus antérieur de la face médiale du pied du pubis et qui s'étend postérieurement sur près de 40 mm semble définir une zone de co-ossification entre les deux pubis.

Tibia, astragale et calcanéum

L'extrémité distale d'un tibia droit associé avec l'astragale, le calcanéum et l'extrémité distale de la fibula furent décrits pour la première fois par Cuvier en 1824. Aucun de ces os n'est fusionné avec l'autre. L'extrémité distale du tibia est mince antéropostérieurement (Fig. 5) (Tableau 1). Sa surface antérieure est déprimée au niveau du contact avec l'astragale, le calcanéum et la fibula. Cette dépression est limitée par un bourrelet osseux qui surplombe le bord dorsomédial du processus ascendant de l'astragale. Ce bourrelet a une extension latérale très limité puisqu'il n'atteint pas la partie médiane de l'extrémité distale du tibia. Ce caractère permet de distinguer le tibia de *Streptospondylus* de celui de la plupart des autres théropodes jurassiques européens comme *Poekilopleuron* (Eudes-Deslongchamps 1837), *Megalosaurus* (Owen 1856) ou *Eustreptospondylus* chez qui le bourrelet

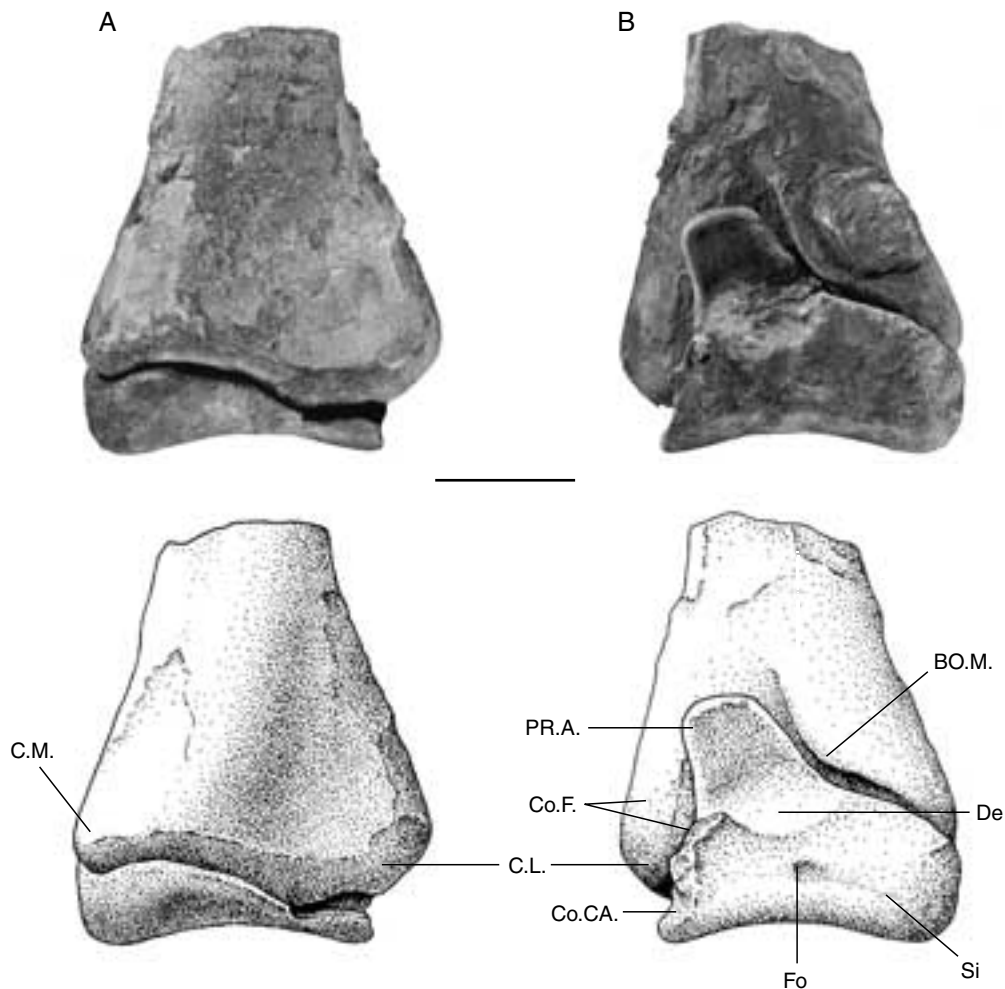


FIG. 5. — *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932 ; extrémité distale du tibia droit et astragale droit (MNHN 8607, 8608) ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure. Abréviations : **BO.M.**, bourrelet médian ; **C.L.**, condyle latéral ; **C.M.**, condyle médial ; **Co.Ca.**, aire de contact avec le calcanéum ; **Co.F.**, aire de contact avec la fibula ; **De**, dépression basale ; **Fo**, foramen ; **PR.A.**, processus ascendant de l'astragale ; **Si**, sillon antérieur. Échelle : 5 cm.

a une extension latérale beaucoup plus marquée qui rejette d'autant plus latéralement le processus ascendant de l'astragale.

L'astragale recouvre l'extrémité distale du tibia (Fig. 5). La cavité articulaire dans laquelle ce dernier vient se loger est moins profonde et étroite que celle observée chez *Sinraptor*. Elle est subdivisée en deux dépressions, la latérale située sous le processus ascendant étant la plus profonde (Fig. 6). Comme chez *Poekilopleuron*, et à la différence de ce qu'on observe chez *Allosaurus* et

Sinraptor, il n'y a pas de véritable processus sur la marge postérieure de l'astragale pour couvrir le coin postéromédial du tibia. Le contact entre astragale et fibula est restreint à une petite facette, incomplètement préservée, antérolatérale au processus ascendant. Le processus ascendant est haut d'environ 4 cm (Tableau 1). En vue antérieure, il représente la moitié de la hauteur de l'astragale ce qui est proportionnellement plus important que ce qu'on observe chez *Sinraptor*, *Eustreptospondylus* ou *Torvosaurus*. Une dépression antérieure

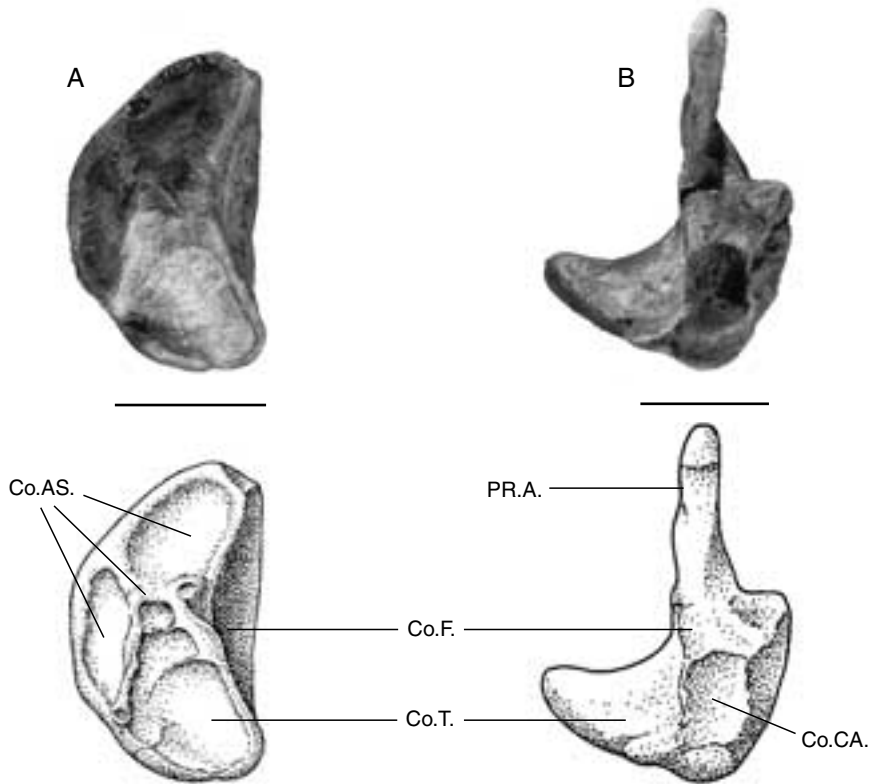


FIG. 6. — *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932 ; **A**, calcaneum droit (MNHN 8609), vue médiale ; **B**, astragale droit (MNHN 8608), vue latérale. Abréviations : **Co.AS.**, aire de contact avec l'astragale ; **Co.CA.**, aire de contact avec le calcaneum ; **Co.F.**, aire de contact avec la fibula ; **Co.T.**, aire de contact avec le tibia ; **PR.A.**, processus ascendant. Échelles : 3 cm.

marque la base du processus ascendant, comme chez *Sinraptor*. La forme du processus est similaire à celle d'*Allosaurus* plus qu'à celle de tout autre théropode. Il est en effet plus ou moins symétrique et sa partie distale est arrondie et non effilée comme chez *Poeciloleuron*, *Sinraptor*, *Eustreptospondylus* ou *Megalosaurus*. Le sillon horizontal qui court le long de la face antérieure des condyles de l'astragale est beaucoup moins marqué que chez *Allosaurus* et *Sinraptor*. Il traverse un foramen situé 35 mm sous la base du processus ascendant.

Le calcaneum est de forme plus ou moins triangulaire en vue latérale. En vue distale, contrairement à *Allosaurus*, le calcaneum est moins large antérieurement que postérieurement (Tableau 1). Il ne recouvre pas complètement la fibula qui s'articule aussi dans une moindre mesure avec l'astragale. La

face latérale du calcaneum est plane, alors que sa face dorsale, destinée à recevoir la fibula, est largement concave sur toute sa longueur. En vue médiale, la surface de l'os se subdivise en trois dépressions distinctes. La plus postérieure entre en contact avec le tibia (Fig. 6A). Les cavités ventrale et antérieure sont séparées par une petite ride osseuse beaucoup moins prononcée que chez *Allosaurus* et *Sinraptor*, l'ensemble assurant un contact étroit et inamovible entre l'astragale et le calcaneum.

Fémur

L'extrémité distale d'un fémur gauche (Fig. 7A), illustré pour la première fois par Gaudry (1890), fut donné au Muséum national d'Histoire naturelle par le petit séminaire de Beauvais et n'appartient sûrement pas à la collection Bachelet. La provenance de cette extrémité de fémur reste

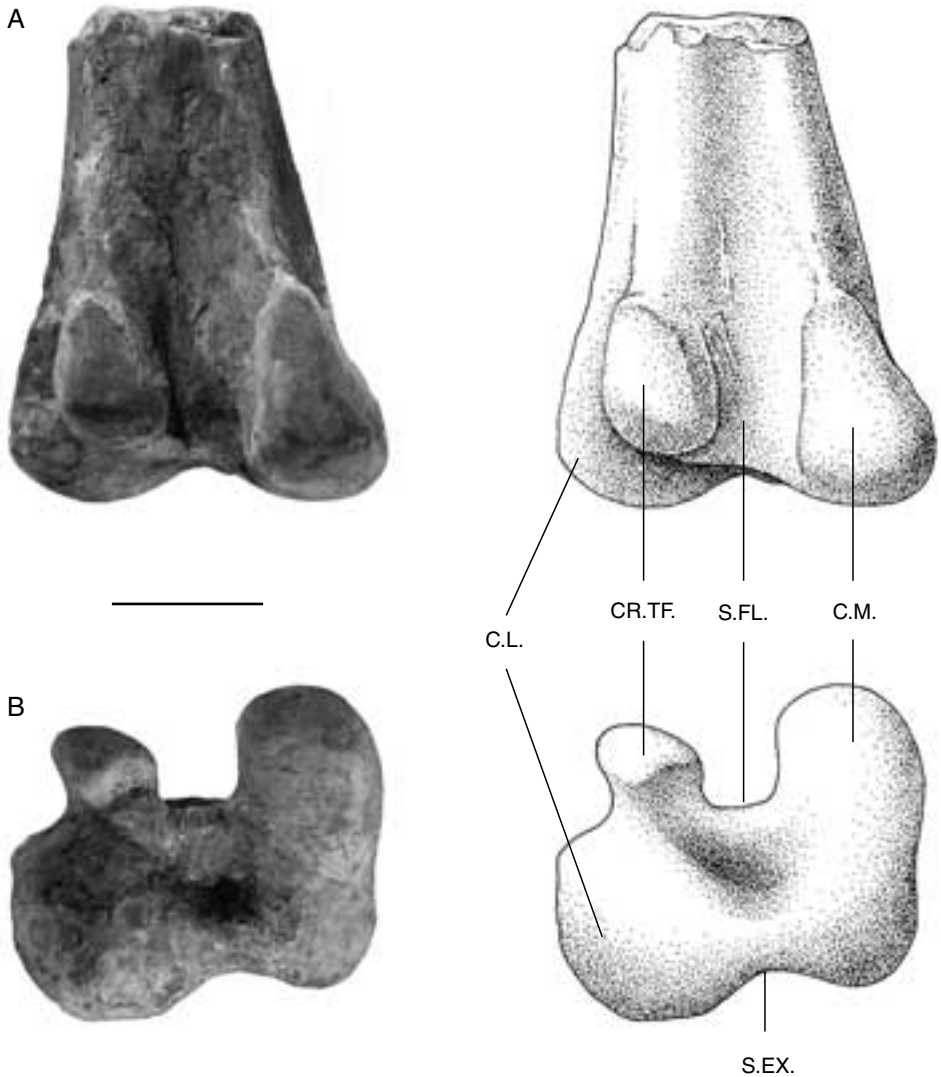


FIG. 7. — *Streptospondylus altdorfensis* Meyer, 1932 ; extrémité distale d'un fémur gauche (MNHN 9645) ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue distale. Abréviations : **C.L.**, condyle latéral ; **C.M.**, condyle médial ; **CR.TF.**, crista tibiofibularis ; **S.EX.**, sillon extenseur ; **S.FL.**, sillon fléchisseur. Échelle : 5 cm.

donc inconnue et son association avec le matériel précédemment décrit ne repose que sur la similitude existant entre la gangue encore présente sur l'os et celle conservée sur les vertèbres.

En vue distale, le condyle médial est étendu longitudinalement et étroit transversalement, alors que le condyle latéral apparaît plus arrondi (Fig. 7B). Comme chez tous les théropodes à l'exception de *Baryonyx* (Charig & Milner 1997), le

condyle médial a une extension ventrale plus prononcée que le condyle latéral. Son extension postérieure est plus importante que celle du condyle latéral contrairement à ce qu'on observe chez *Megalosaurus bucklandi* (Owen 1856). Les condyles sont séparés antérieurement par le sillon extenseur et postérieurement par un sillon fléchisseur. Le sillon extenseur n'est que légèrement concave comparé au fléchisseur, beaucoup plus

profond. Une ride osseuse peu prononcée mais néanmoins visible et destinée aux ligaments croisés court longitudinalement au fond du sillon fléchisseur. Cette ride présente chez *Megalosaurus*, *Allosaurus* ou *Sinraptor* n'a pas été observée chez *Eustreptospondylus*. Le sillon fléchisseur est bordé latéralement par la crista tibiofibularis qui prend naissance au niveau de la face postéromédiale du condyle latéral. La crista tibiofibularis est légèrement défléchie latéralement et s'étend postérieurement aussi loin que le condyle médial, pour former une dépression latérale, la trochlea fibularis, dans laquelle vient se placer l'extrémité proximale de la fibula. En vue distale, le sillon extenseur de *Megalosaurus bucklandi* apparaît plus profond et moins ouvert que celui de *Streptospondylus*.

DISCUSSION

Le Callovo-Oxfordien des Vaches Noires et des ses environs a déjà livré de nombreux restes de dinosaures théropodes (Douvillé 1885 ; Buffetaut, Penetier & Penetier 1991 ; Buffetaut & Enos 1992 ; Buffetaut 1994), dont l'arrière-crâne de *Piveteausaurus divesensis* (Piveteau 1923 ; Taquet & Welles 1977) et celui d'un second dinosaure théropode indéterminé (Knoll, Buffetaut & Bülow 1999). L'ensemble de ce matériel a le plus souvent été comparé et la plupart du temps rapporté à la famille des Megalosauridae connu dans le Bajocien et le Bathonien d'Angleterre (Buckland 1824 ; Owen 1856 ; Philips 1871 ; Waldman 1974) et de la région de Caen (Eudes-Deslongchamps 1837). Si certaines analyses phylogénétiques récentes suggèrent l'étroite parenté existant entre les genres *Megalosaurus*, *Eustreptospondylus*, *Torvosaurus* et *Afrovenator*, regroupés au sein du clade des Spinosauroida (Serenio *et al.* 1994, 1996), les affinités exactes du matériel provenant des Vaches Noires sont loin d'être résolues. La découverte de *Lourinhanosaurus antunesi* (Mateus, 1998) dans le Kimméridgien supérieur du Portugal et de *Neovenator salerii* (Hutt, Martill & Barker, 1996) dans le Barrémien de L'Île de Wight confirme la présence d'Allosauroida en Europe dès le Jurassique supérieur et pose la

question des relations existant entre le matériel de théropode des Vaches Noires avec soit les Spinosauroida, soit les Allosauroida. Un examen rapide de l'arrière-crâne des Vaches Noires (Knoll, Buffetaut & Bülow 1999) semble confirmer ses liens étroits, déjà suggérés, avec les allosauroides. L'extension ventrale des processus paroccipitaux sous le foramen magnum est un caractère qu'on ne retrouve effectivement que chez *Allosaurus* (Madsen 1976) et *Acrocanthosaurus* (Stovall & Langston, 1950). De même, la participation extrêmement réduite du supraoccipital à la marge supérieure du foramen magnum, caractère aussi présent chez *Piveteausaurus* contrairement à ce que montre la dernière figuration du crâne (Taquet & Welles 1974 : fig. 5), se retrouve chez de nombreux Allosauroida comme *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Sinraptor*, *Monolophosaurus* ou *Giganotosaurus* (Carolini & Salgado 1995). Chez les Spinosauroida comme *Eustreptospondylus* (Huene 1932) et *Baryonyx* (Charig & Milner 1997), le supraoccipital au contraire participe largement au bord supérieur du foramen magnum. *Piveteausaurus* et l'arrière-crâne des Vaches Noires sont donc considérés ici comme appartenant à deux Allosauroida différents.

Streptospondylus appartient indubitablement aux Tetanurae et présente de nombreuses synapomorphies de ce clade (Serenio *et al.* 1996 ; Holtz 2000) : vertèbres cervicales et dorsales antérieures fortement opisthocœles, présence d'un sillon extenseur dans la région antérodistale du fémur, extrémité distale du tibia étendue s'appuyant contre le calcanéum, présence d'un sillon horizontal sur les condyles de l'astragale, condyles de l'astragale orientés antéroventralement, processus ascendant de l'astragale réduit médiolatéralement. La position de *Streptospondylus* au sein des Tetanurae, parmi les Spinosauroida ou les Allosauroida est plus problématique. D'une part, *Streptospondylus* n'est connu que par une quantité restreinte de matériel postcrânien, d'autre part les relations phylogénétiques existant entre Allosauroida et Spinosauroida sont encore très débattues, la monophylie de ce dernier clade étant encore contestée (i.e. Serenio *et al.*

1994, 1996, 1998 ; Charig & Milner 1997 ; Holtz 2000).

La présence d'hypapophyses sur les premières vertèbres dorsales est selon Holtz (2000) une synapomorphie du clade des Allosauroidea (*sensu* Sereno *et al.* 1996). Si ce caractère n'est pas présent chez certains Spinosauroida comme *Torvosaurus* ou *Baryonyx*, il l'est néanmoins chez l'un d'entre eux, *Eustreptospondylus*. Les hypapophyses sont en fait largement développées et proéminentes chez *Allosaurus* et *Sinraptor*, alors qu'elles sont beaucoup plus discrètes chez *Monolophosaurus*, *Eustreptospondylus* et *Streptospondylus*. Chez ces deux derniers genres, la surface ventrale du centrum ne comporte pas une simple hypapophyse qui prolonge la carène ventrale comme chez *Allosaurus* ou *Sinraptor*, mais deux hypapophyses bien individualisées l'une de l'autre antérieurement. Ce caractère, qui montre les liens étroits existant entre *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus*, n'est présent chez aucun autre théropode. La présence d'une carène ventrale sur le centrum des vertèbres dorsales antérieures semble être une synapomorphie des Tetanuræ (Rauhut 2000). Ce caractère se retrouve par conséquent chez tous les Allosauroidea tel que *Allosaurus*, *Monolophosaurus*, *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus* (Harris 1998), mais aussi chez certains Spinosauroida comme *Torvosaurus* et *Baryonyx*. Cette carène ventrale n'est absente que chez deux Tetanuræ, *Streptospondylus* et *Eustreptospondylus*. Un dernier caractère vertébral souligne les liens étroits existant entre ces deux genres de la fin du Jurassique moyen. Alors que chez la plupart des théropodes, la longueur du centrum des vertèbres dorsales postérieures est inférieure ou égale à sa hauteur, chez les Coelophysoidea, *Eustreptospondylus* et *Streptospondylus*, le centrum est significativement plus long que haut (Rauhut 2000). La morphologie du pubis de *Streptospondylus* est similaire à celle observée chez les Spinosauroida, l'extrémité distale n'est que peu développée postérieurement et encore moins antérieurement, comme c'est le cas chez *Eustreptospondylus*, *Torvosaurus*, *Baryonyx* et *Afrovenator*. Inversement le pied du pubis montre une extension postérieure significative chez la plupart des Allosauroidea (i.e.

Allosaurus, *Acrocanthosaurus*, *Giganotosaurus*, *Sinraptor*). Enfin, comme la plupart des théropodes, *Streptospondylus* ne présente pas de processus postéromédial de l'astragale. Ce processus qui recouvre postérieurement l'extrémité distale du tibia, se retrouve chez tous les Allosauroidea dont l'astragale est connu (*Allosaurus*, *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus*). *Streptospondylus altdorfensis* apparaît donc très proche d'*Eustreptospondylus oxoniensis* du Callovien d'Angleterre, comme l'avaient déjà noté précédemment Nopsca (1906) et Walker (1964). Ce dernier genre, connu par un squelette presque complet, appartient au clade des Spinosauroida (Sereno *et al.* 1994, 1998), auquel est aussi rattaché ici *Streptospondylus*.

La diversité des théropodes européens à la fin du Jurassique moyen et au début du Jurassique supérieur semble confirmée par la présente étude, avec au moins six formes distinctes dont trois spinosauroides (*Streptospondylus*, *Eustreptospondylus*, *Metriacanthosaurus*) et trois allosauroides (*Piveteausaurus*, le spécimen des Vaches Noires et *Lourinhanosaurus*). Cette faune de théropodes diffère notablement de celle du Jurassique moyen (Bathonien) d'Europe qui n'est constituée que de taxons rattachés aux Spinosauroida et plus particulièrement à la famille des Megalosauridae. La découverte récente en Normandie d'un squelette de mégalosaure devrait permettre de préciser les relations phylogénétiques de cette famille au sein des Spinosauroida. Quoiqu'il en soit, la diversité des mégalosaures du Bajocien-Bathonien de France et d'Angleterre semble avoir été sous-estimée. Un examen des collections de l'Oxford University Museum et du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ont montré qu'au moins cinq théropodes différents (Eudes-Deslongchamps 1837 ; Owen 1856 ; Phillips 1871 ; Waldman 1974 ; obs. pers.) peuvent être identifiés. L'apparition en Europe des Allosauroidea au début du Jurassique supérieur coïnciderait ainsi avec une baisse de la diversité des Spinosauroida. Cette époque pourrait alors correspondre à une période de renouvellement faunique, avec le passage graduel d'une faune dominée par les Megalosauridae, à une faune dominée par les Allosauroidea. Toute hypothèse

sur l'origine et l'histoire paléobiogéographique des Allosauroidea européens reste cependant sujet à caution tant que la phylogénie du groupe ne sera pas mieux connue. La seule chose certaine est que l'Europe de l'Ouest a sans doute joué un rôle important dans la mise en place du plus important groupe de grands dinosaures carnivores.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce aux soutiens financiers du Programme européen TMR (projet LSF) et de la Jurassic Foundation. L'auteur rend hommage à S. P. Welles, dont les notes non publiées et envoyées en 1980 à Philippe Taquet, avec lequel il avait alors entrepris une révision du matériel de Cuvier, ont largement servi de base à ce travail. L'auteur remercie P. Taquet pour la relecture du manuscrit, A. Ohler, M. Carrano et P. Currie pour leur révision critique, C. Dupuis pour ses conseils avisés concernant la taxonomie, J.-M. Picaud pour ses critiques nomenclaturales, P. Powell pour son accueil à l'Oxford University Museum, S. Chapman et A. Milner pour l'accès aux collections du British Museum of Natural History, D. Serrette et P. Loubry pour les prises de vue photographiques, et F. Pilard pour les dessins.

RÉFÉRENCES

BRITT B. B. 1991. — Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *Brigham Young University Geology Studies* 37: 1-72.

BRONN H. G. 1837. — *Lethaea geognostica, oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen*. Stuttgart, 544 p.

BUCKLAND W. 1824. — Notice on *Megalosaurus* or great fossil lizard of Stonefield. *Transactions of the Geological Society of London* 21: 390-397.

BUFFETAUT E. 1994. — Restes de dinosaures du Callovien des Vaches Noires (Calvados) appartenant à la collection Nicolet (Houlgate). *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 31: 9-12.

BUFFETAUT E. & ENOS J. 1992. — Un nouveau fragment crânien de dinosaure théropode du Jurassique des Vaches Noires (Normandie, France): remarques

sur la diversité des théropodes jurassiques européens. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 314: 217-222.

BUFFETAUT E., PENNETIER G. & PENNETIER E. 1991. — Un fragment de mâchoire de *Megalosaurus* dans le Callovien supérieur des Vaches Noires (Calvados, France). *Revue de Paléobiologie* 10: 379-387.

CHARIG A. J. & MILNER A. C. 1997. — *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural History Museum* 53: 11-70.

COLLINI C. 1784. — Sur quelques zoolithes du Cabinet d'Histoire Naturelle de S. A. E. Palatine et de Bavière, à Mannheim. *Acta Academiae electoraliis scientiarum et elegantiarum litterarum Theodor-Palatinae* V: 61-103.

COPE E. D. 1867. — Account of extinct reptiles which approach birds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*: 234-235.

CORIA R. A. & SALGADO L. 1995. — A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226.

CURRIE P. J. & ZHAO X.-J. 1993. — A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2037-2081.

CUVIER G. 1800a. — A quantity of bones found in the rocks in the environs of Honfleur, by the late Abbé Bachelet. *Philosophical Magazine* VIII: 290.

CUVIER G. 1800b. — Sur une nouvelle espèce de crocodile fossile. *Bulletin de la Société philomatique de Paris* II: 159.

CUVIER G. 1808. — Sur les ossements fossiles de crocodiles et particulièrement sur ceux des environs du Havre et d'Honfleur, avec des remarques sur les squelettes de sauriens de la Thuringe. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle de Paris* XII: 73-110.

CUVIER G. 1812. — *Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. 1^{re} éd., Déterville, Paris, 4 vols.

CUVIER G. 1824. — *Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. 2^e éd., Dufour et D'Ocagne, Paris, 5 vols.

DICQUEMARRE J. F. 1776. — Ostéolithes. *Journal de Physique* VII: 406-414.

DOUVILLÉ H. 1885. — Sur quelques débris de sauriens de grande taille trouvés dans les marnes oxfordiennes de Dives et de Villers. *Bulletin de la Société géologique de France* 3: 441.

EUDES-DESLONGCHAMPS E. 1870. — Note sur les reptiles fossiles appartenant à la famille de téléosaures, dont les débris ont été recueillis dans les assises jurassiques de la Normandie. *Bulletin de la Société géologique de France* 27: 299-351.

EUDES-DESLONGCHAMPS J.-A. 1837. — Mémoire sur le *Poekilopleuron bucklandi*, grand saurien fossile,

- intermédiaire entre les crocodiles et les lézards. *Mémoires de la Société linnéenne de Normandie* 6: 1-114.
- GALTON P. M. & JENSEN J. A. 1979. — A new large theropod dinosaur from the Upper Jurassic of Colorado. *Brigham Young University Geology Studies* 26: 1-12.
- GAUDRY A 1890. — *Les Enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles secondaires*. Savy, Paris, 322 p.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E. 1825. — Recherches sur l'organisation des gaviaux. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 12: 97-155.
- GILMORE C. W. 1920. — Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum* 110: 1-154.
- HARRIS J. D. 1998. — A reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*, its phylogenetic status, and Paleobiogeographic implications, based on a new specimen from Texas. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 13: 1-75.
- HOLTZ T. 2000. — A new phylogeny of the Theropoda. *Gaia* 15: 5-61.
- HUENE F. VON 1908. — Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkommnisse. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen* 1: 1-419.
- HUENE F. VON 1926. — The carnivorous Saurischia in the Jura and Cretaceous formations, principally in Europe. *Revista del Museo de La Plata* 29: 35-167.
- HUENE F. VON 1932. — Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Paläontologie* 4: 1-361.
- HUTT S., MARTILL D. & BARKER M. J. 1996. — The first European allosaurid dinosaur (Lower Cretaceous, Wealden Group, England). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 10: 635-644.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. 4^e ed., International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.
- KNOLL F., BUFFETAUT E. & BÜLOW M. 1999. — A theropod braincase from the Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France): osteology and palaeoneurology. *Bulletin de la Société géologique de France* 170: 103-109.
- LAPPARENT A. F. DE & LAVOCAT R. 1955. — Dinosauriens, in PIVETEAU J. (ed.), *Traité de Paléontologie*. Tome 5. Masson & C^{ie}, Paris: 785-962.
- LENNIER G. 1870. — *Études géologiques et paléontologiques sur l'embouchure de la Seine et les falaises de la Haute-Normandie*. Le Havre, 245 p.
- MADSEN J. H. 1976. — *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological and Mineralogical Survey, Bulletin* 109: 1-163.
- MANTELL G. A. 1850. — *A Pictorial Atlas of Fossil Remains*. London, 207 p.
- MATEUS O. 1998. — *Lourinhanosaurus antunesi*, a new jurassic allosauroid (Dinosauria: Theropoda) fro Lourinhã, Portugal. *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa* 37: 111-124.
- MEYER H. VON 1832. — *Paleologica zur Geschichte der Erde*. Frankfurt am Main, 560 p.
- NOPCSA F. 1905. — Notes on British dinosaurs. Part III: Streptospondylus. *Geological Magazine* II: 289-293.
- NOPCSA F. 1906. — Zur Kenntnis des Genus *Streptospondylus*. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie* XIX: 59-83.
- OWEN R. 1842. — Report on British fossil reptiles. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 11: 60-204.
- OWEN R. 1856. — The fossil Reptilia of the Wealden Formations. Part III: *Megalosaurus bucklandi*. *Palaeontographical Society, Monographs* 9: 1-26.
- OWEN R. 1859. — The fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Supplement No. II: Crocodilia (*Streptospondylus*, etc.). *Palaeontographical Society, Monographs* 11: 20-44.
- OWEN R. 1861. — *Palaeontology or a Systematic Summary of Extinct Animals and their Geological Relations*. Adam & Charles Black, Edinburgh, 463 p.
- PHILLIPS J. 1871. — *Geology of Oxford and the Valley of the Thames*. Clarendon Press, Oxford, 529 p.
- PIVETEAU J. 1923. — L'arrière crâne d'un dinosaurien carnivore de l'Oxfordien de Dives. *Annales de Paléontologie* 12: 115-123.
- RAUHUT O. W. M. 2000. — *The Interrelationships and Evolution of Basal Theropods (Dinosauria, Saurischia)*. Unpublished Ph.D. thesis, University of Bristol, Bristol, UK, 440 p.
- SERENO P. C., WILSON J. A., LARSSON H. C. E., DUTHEIL D. B. & SUES H. D. 1994. — Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science* 266: 267-271.
- SERENO P. C., DUTHEIL D. B., IAROCHENE M., LARSSON H. C. E., LYON G. H., MAGWENE P. M., SIDOR C. A., VARICCHIO D. D. & WILSON J. A. 1996. — Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272: 986-991.
- SERENO P. C., BECK A. L., DUTHEIL D. B., GADO B., LARSSON H. C. E., LYON G. H., MARCOT J. D., RAUHUT O. W. M., SADLEIR R. W., SIDOR C. A., VARRICCHIO D. D., WILSON G. P. & WILSON J. A. 1998. — A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science* 282: 1298-1302.
- STEEL R. 1973. — Crocodylia, in KUHN O. (ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Vol. 16. Gustav Fischer, Stuttgart, 116 p.
- STOVALL J. W. & LANGSTON W. 1950. — *Acrocanthosaurus atokensis*, a new genus and species of Lower Cretaceous Theropoda from Oklahoma. *American Midland Naturalist* 43: 696-728.

- SWINTON W. E. 1955. — *Megalosaurus*, the Oxford dinosaur. *Advancement of Science* 12: 130-134.
- TAQUET P. & WELLES S. P. 1977. — Redescription du crâne de dinosaure de Dives, Normandie. *Annales de Paléontologie* 63: 191-206.
- WALCH J. E. I. 1776. — Lithographische Beobachtungen. Siebentes Stück. *Naturforscher* IX: 262-294.
- WALDMAN M. 1974. — *Megalosaurids* from the Bajocian Middle Jurassic of Dorset. *Palaeontology* 17: 325-340.
- WALKER A. D. 1964. — Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of *carnosarus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 248: 53-134.
- WELLES S. P. & LONG R. A. 1974. — The tarsus of theropod dinosaurs. *Annals of the South African Museum* 64: 191-218.
- WILSON J. A. 1999. — A nomenclature for vertebral laminae in sauropod and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 639-653.
- ZHAO X.-J. & CURRIE P. J. 1993. — A large crested theropod from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2027-2036.
- ZITTEL K. A. 1890. — *Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie*. III Band: *Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)*. R. Oldenbourg, München; Leipzig, 900 p.

Soumis le 9 novembre 2000 ;
 accepté le 10 mai 2001.