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

Claire Peyre de Fabrègues

▶ **To cite this version:**

Claire Peyre de Fabrègues. Evolution des sauropodomorphes basaux et diversification des dinosaures sauropodes : apport des faunes du Lesotho et cladistique comparée. Paléontologie. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2016. Français. NNT : 2016MNHN0013 . tel-01894002

HAL Id: tel-01894002
https://theses.hal.science/tel-01894002

Submitted on 12 Oct 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ED 227 : Ecole Doctorale « Sciences de la Nature et de l'Homme : Écologie et Évolution »

Année 2016

N°attribué par la bibliothèque
|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Paléontologie

Présentée et soutenue publiquement par

Claire Peyre de Fabrègues

Le 11 octobre 2016

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

---

Sous la direction de :

Ronan Allain, Maître de conférences, MNHN

Véronique Barriel, Maître de conférences, MNHN

JURY :

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

Le second titre de ce manuscrit est :

« **Tout ce que vous avez toujours voulu savoir sur les prosauropodes,**

sans jamais oser le demander ! »

Bernard Battail, 2016

REMERCIEMENTS

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

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

Un énorme merci à tout le personnel du laboratoire, particulièrement aux techniciens, qui rendent tous nos rêves paléontologiques réalité. Je pense surtout à Colas qui, à grand renfort de micro percuteur et de résine, a préparé et moulé la majorité du squelette du prosauropode d'Ha Noosi, et montré une patience à toute épreuve face à mes demandes et à celles de Ronan. Yohan, le maître des chapes, a aussi beaucoup participé à la préparation du spécimen d'Ha Noosi, en plus de reprendre et de nettoyer certains os du prosauropode de Maphutseng et de faire les chapes qui vont avec. Dans l'atelier, Hélène, Philippe et Renaud ont également donné un coup de pouce plus discret à la « thématique prosauropode », merci à vous ! Enfin, merci à Batz qui a désormais délaissé la paléontologie, mais qui a apporté une aide non négligeable en préparant les premiers éléments du squelette d'Ha Noosi lorsqu'ils sont arrivés au Muséum.

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

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

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

Je n'oublie pas le reste des membres du laboratoire, passés, présents, futurs…? Notamment Jocelyn, qui a participé aux missions qui ont permis d'extraire le prosauropode d'Ha Noosi et qui a contribué aux posters que j'ai présentés en congrès. Merci de m'avoir fourni un certain nombre d'informations d'ordre géologique, dont certaines cartes, et d'avoir réalisé une base de données comprenant plus de 300 fossiles du Lesotho, que tu as en plus étiquetés et conditionnés ! Ça m'a grandement facilité le travail. Merci également à Séverin, qui a réalisé plusieurs coupes, dont une coupe histologique du spécimen d'Ha Noosi. Merci à Angelina, Éric, Mélinée et Suzy, sans qui l'organisation et le déroulement de mes missions à l'étranger n'auraient pas été aussi sereins. Merci également à Yannick Bothuan, qui m'a gentiment transmis son travail de master sur les collections, et qui m'a renseignée sur d'éventuels contacts. Merci à Jean-Michel Barrat, qui bien que ne me connaissant pas, a gracieusement accepté de me prêter ses diapos de 1986, afin que je récupère quelques images des missions au Lesotho. Merci également à Monette, qui m'a consacrée du temps alors qu'elle n'en avait pas vraiment pour me retrouver son album photo de 1982 et me permettre, là aussi, de mettre la main sur quelques jolies archives. Merci à tous les autres, Sylvie, Philippe, Vincent, Gaël, Sandrine, Alan, Damien, Sandra et j'en passe… pour les encouragements, les discussions ou les petits coups de pouce ponctuels. Et enfin, last but not least : merci Bernard ! Un énorme merci pour tout, à commencer par la tonne d'informations que tu m'as fournie sur le Lesotho, son histoire, les missionnaires, les premières missions, etc. Merci pour toutes les diapos que tu as ressorties uniquement pour moi, et pour les histoires qui allaient avec. Je n'ai jamais mis les pieds au Lesotho (et je le déplore), mais j'ai presque l'impression de l'avoir fait grâce à toi. Merci pour tes conseils, ton soutien et ta présence lors de ma mission en Afrique du Sud, qui m'a été d'une aide précieuse.

À l'étranger justement, ma première mission m'a menée en Allemagne, où j'ai pu consulter les collections du Museum für Naturkunde grâce à Daniela Schwarz et Thomas Schossleitner. Vielen dank für ihren empfang ! Das Museum ist wunderschön, ich würde zurückkommen.

Je me suis ensuite rendue en Afrique du Sud à l'ESI, anciennement BPI, à Johannesburg. I am very grateful to Bruce Rubidge, Bernhard Zipfel, Sifelani Jirah and Tandi for their welcome and their help. Also, many thanks to Blair, Jonah and Kimi, for the discussions, debates, publications and photos ! In Bloemfontein, thanks to Nthaopa, William and Masabata for their good mood and kind help in the

collections. Thanks also to Elize Butler and Trudy Peyper. Finally, in Cape Town, I am grateful to Zaituna Erasmus, who helped me to see a lot of material in few days, and to Roger Smith. Thanks to Emil, for the visit at the university and the glance at the Maphutseng material.
Ma dernière visite de collections a eu lieu en Argentine. Así que, muchas gracias a Marcelo Reguero y Alejandro en La Plata, Diego, Cecilia, Ricardo, Juan, Gustavo y todo el mundo en Suan Juan, y Jaime Powell, aunque ya no esté, y Rodrigo en San Miguel de Tucumán ! Ale, a vos te debo una invitación al restaurante, y gracias para las medidas y las fotos. Cecilia, bueno… gracias para todo, especialmente las fotos, y nos vemos pronto. Diego, gracias para la ayuda con las collecciones, la música, los chistes, el mate.. No, el mate no. En Argentina, gracias también a Diego Pol, por haberme enviado su tesis, y para los proyectos.
From all around the world, I would also like to thank Jay Nair, Steve Salisbury, Rafael Royo, Hugo Martín-Abad and Matt Baron, for discussions, visits, and stuff here and there. Muito obrigado to Mario Bronzati and Pedro Mocho too, for the *Saturnalia* / *Camarasaurus* stuff. And for the paper and pictures of *Xixiposaurus,* どうもありがとうございます to Toru Sekiya.

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

Je ne vais pas achever cette liste à rallonge sans avoir un petit mot pour mes amis de la promo « Daubenton » ! Je pense surtout à Arnaud, Vincent et Rémi, avec qui je suis très contente d'avoir partagé mes pauses déjeuner, mes pauses tout court, et le reste. Merci aussi à mon senpai Maxime, pour les japonais, les japonais, et les japonais aussi, et à Fabrice et tous les autres doctorants avec qui j'ai causés de temps à autre.

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

TABLE DES MATIÈRES

Introduction

I. Introduction générale 3

II. Méthodes et nomenclature 8

III. Matériel de comparaison 9

Bibliographie 11

Abréviations anatomiques 18

Abréviations institutionnelles 19

Chapitre I : Contexte historique et géologique

I. Historique et géographie du Lesotho 25

1. Bref aperçu historique 25
2. Géographie et paléogéographie 26

II. Contexte géologique 27

III. Faune associée 32

IV. Des français et des fossiles 34

1. Les premiers tâtonnements 34
2. Les frères Ellenberger et les premières fouilles paléontologiques au Lesotho 38
3. Bernard Battail et la suite des missions françaises 44
4. Les derniers développements 47

Bibliographie 51

Chapitre II : Prosauropodes du Lesotho

I. Le prosauropode d'Ha Noosi 61

1. Paléontologie systématique 61
2. Crâne 62

Préservation et déformation taphonomique 62

Rétrodéformation 69
Ouvertures 71
Toit crânien 79
Palais 98
Boîte crânienne 104
Mandibule 112
Dentition 120
3. Appareil hyobranchial 123
4. Squelette axial 125
Vertèbres cervicales 126
Vertèbres dorsales 151
Gastralia 186
5. Squelette appendiculaire 187
Ceinture pectorale 187
Membre antérieur 196
Ceinture pelvienne 216
Membre postérieur 220
6. Reconstitution 238
II. Le prosauropode de Maphutseng 239
1. Paléontologie systématique 239
2. Crâne 240
Postorbitaire 240
3. Squelette axial 242
Vertèbre cervicale 242
Vertèbres dorsales 245
Vertèbre sacrée 251
Vertèbres caudales 254
4. Squelette appendiculaire 260

Ceinture pectorale 260
Membre antérieur 263
Ceinture pelvienne 273
Membre postérieur 281
III. *Meroktenos thabanensis* 294
1. Introduction 295
2. Material & Methods 296
Geological overview and the stratigraphic origin of *Melanorosaurus thabanensis* 296
The taxonomic status of *Melanorosaurus* 298
Systematic palaeontology 299
3. Description 302
Cervical vertebra 302
Dorsal? neural arch 302
Right ulna 303
Right? radius 304
Right ilium 304
Left pubis 306
Right femur 308
Right metatarsal II 312
4. Comparisons 313
Comparison with Triassic basal sauropodomorphs from Southern Africa 313
Comparison with Triassic basal sauropodomorphs from Southern America 315
5. Results 318
Phylogenetic analysis 318
6. Discussion 319
7. Conclusions 320
Acknowledgements 321
Bibliographie 322

Chapitre III : Cladistique comparée

I. Cladistique comparée 335

1. Introduction 336

2. Material and methods 337

Analyses compared 337

Comparative cladistics method 338

Data similarity indices 339

3. Comparative analysis 341

Shared taxonomic scope 341

Data characterisation after reduction of the taxonomic scope 344

Comparative cladistics 348

4. Discussion 350

Data comparison 350

Phylogenetic definition 353

5. Conclusions 354

Acknowledgements 355

II. Discussion des caractères morphologiques 356

Crâne 359

Cervicales 407

Transition cervico-dorsale 416

Dorsales 417

Sacrées 426

Caudales 429

Sternum 434

Scapula 434

Coracoïde 438

Humérus 439

Radius 444
Ulna 445
Main 447
Bassin 461
Ilion 461
Pubis 469
Ischion 474
Fémur 478
Tibia 485
Fibula 489
Astragale 490
Calcanéum 492
Pied 494
III. Analyses avec échantillonnage taxonomique réduit 512
Bibliographie 516

Chapitre IV : Phylogénie

I. Matrice taxons / caractères 527
1. Échantillonnage taxonomique 527
2. Nouvelle liste de caractères 532
Caractères 1 à 50 532
Caractères 51 à 100 538
Caractères 101 à 150 545
Caractères 151 à 200 552
Caractères 201 à 250 559
Caractères 251 à 300 566
Caractères 301 à 308 573
II. Analyses phylogénétiques 575

1. Choix des extragroupes et traitement des caractères 575
2. Analyse phylogénétique finale 579
Répartition des caractères aux nœuds 582
Plateosauridae, Massospondylidae et autres clades de sauropodomorphes basaux retrouvés dans les analyses précédentes 586
Les relations des prosauropodes du Lesotho 588
3. Perspectives 589
Bibliographie 591

Conclusion

Conclusion 603
Bibliographie 606

INTRODUCTION

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

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

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

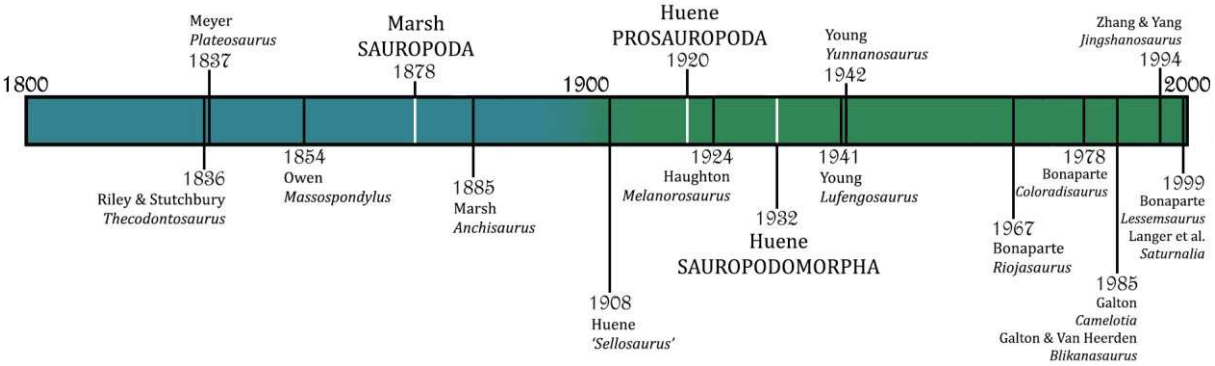


Figure 1. Frise chronologique montrant la répartition dans le temps des publications des premiers genres de prosauropodes (toujours considérés comme valides) et l'érection des trois grands clades associés, durant les XIXe et XXe siècles.

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

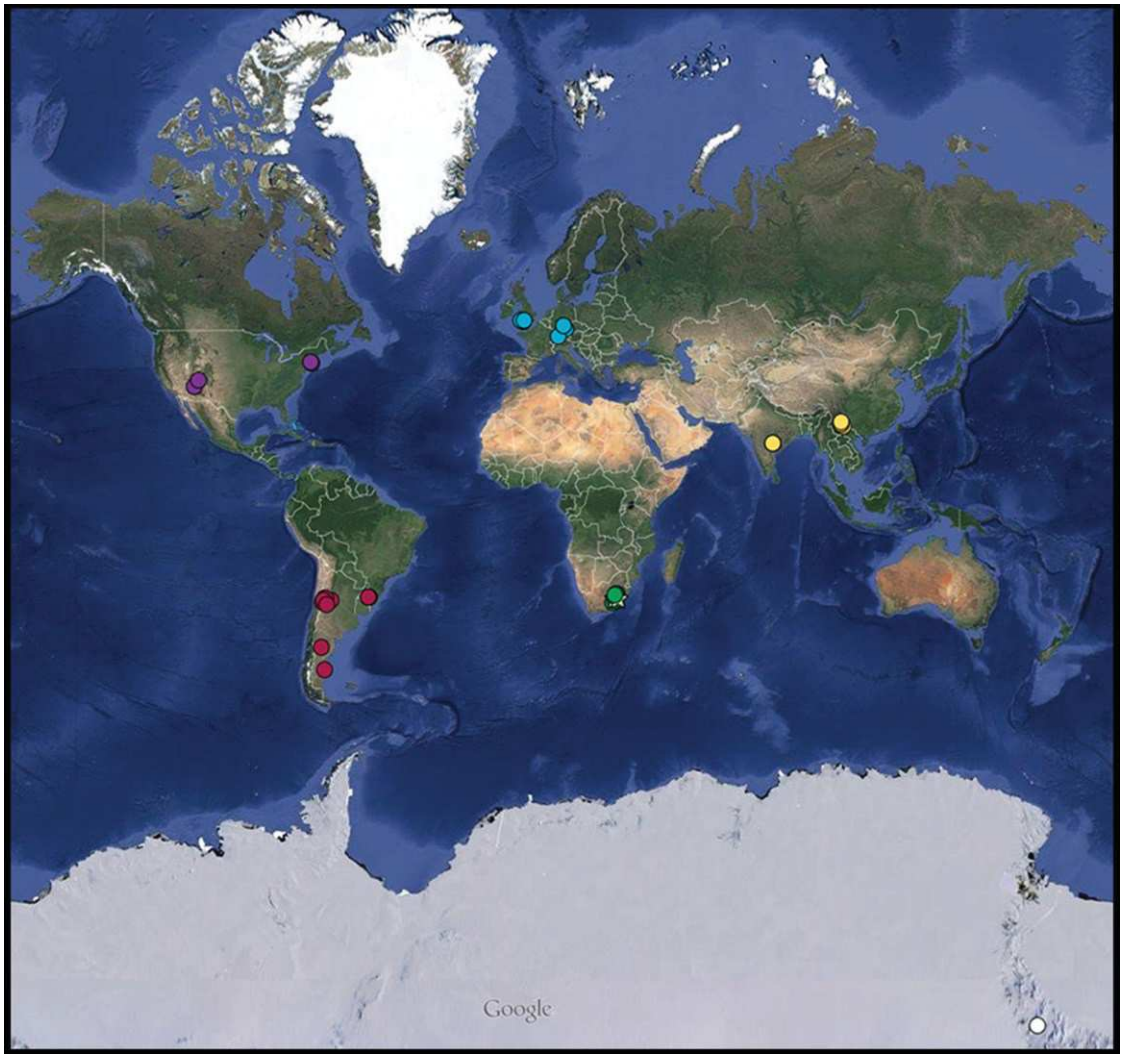


Figure 2. Répartition des localités types de la quarantaine de genres de prosauropodes connus en 2016.

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

Au-delà de ces zones, des fossiles de sauropodomorphes basaux sont connus sur tous les continents, excepté l'Océanie (Fig.2). On référence actuellement une quarantaine de taxons, dont les localités types se situent en Allemagne (Meyer 1837 ; Huene 1908 ; Galton 2001), Afrique du Sud (Owen 1854 ; Van Hoepen 1920 ; Haughton 1924 ; Huene 1932 ; Galton & Van Heerden 1985 ; Yates & Kitching 2003 ; Yates et al. 2010, 2011 ; McPhee et al. 2015a ; Otero et al. 2015), Angleterre (Riley & Stutchbury 1836 ; Galton 1985 ; Yates 2003a), Antarctique (Smith & Pol 2007), Argentine (Bonaparte 1967, 1978, 1999 ; Bonaparte & Vince 1979 ; Sereno et al. 1993 ; Martínez 2009 ; Martínez & Alcober 2009 ; Ezcurra 2010 ; Apaldetti et al. 2011 ; Pol et al. 2011), au Brésil (Langer et al. 1999 ; Leal et al. 2004 ; Cabreira et al. 2011), en Chine (Young 1941, 1942 ; Bai et al. 1990 ; Zhang & Yang 1994 ; Sekiya 2010), aux États-Unis (Marsh 1885 ; Rowe et al. 2010 ; Sertich & Loewen 2010), au Lesotho (Ellenberger & Ellenberger 1956 ; Gauffre 1993 ; Peyre de Fabrègues et al. 2014) et enfin, en Inde (Kutty et al. 2007 ; Novas et al. 2011) (Fig.2). Des campagnes de terrain et de fouilles continuent d'être menées dans la plupart de ces régions, et du nouveau matériel attend partout d'être étudié (obs. pers.).

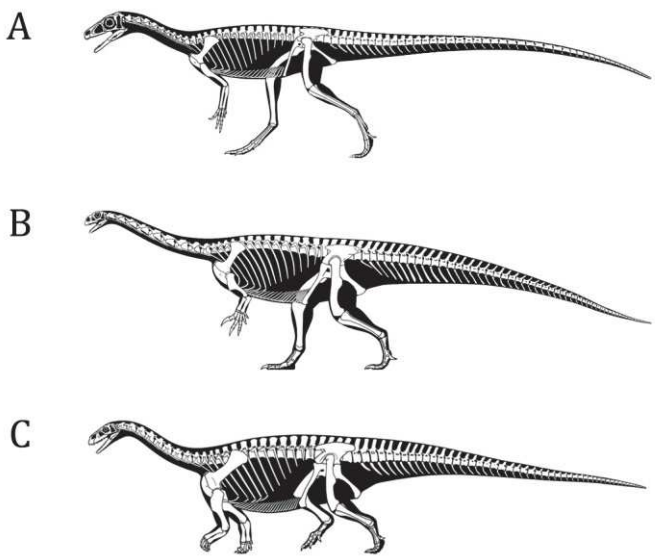


Figure 3. Illustration des trois principaux morphotypes reconnus actuellement au sein des sauropodomorphes basaux. **[A]** *Panphagia protos* (Scott Hartman 2013). **[B]** *Massospondylus carinatus* (Scott Hartman 2014). **[C]** *Melanorosaurus readi* (Scott Hartman 2014). Pas à l'échelle.

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

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

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

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

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

Lesotho apparaît ici pour la première fois. Le deuxième chapitre comprend les descriptions anatomiques des nouveaux genres de sauropodomorphes basaux. Il se décompose en trois grandes parties, la description d'un squelette subcomplet provenant d'Ha Noosi, qui a fait l'objet de présentations de poster dans des congrès internationaux (Peyre de Fabrègues et al. 2014, 2015b), la description des restes de plusieurs individus prélevés dans le bone bed de Maphutseng (Ellenberger & Ellenberger 1956), et la redescription (Peyre de Fabrègues & Allain 2016) du matériel fragmentaire de *Melanorosaurus thabanensis* (Gauffre 1993) trouvé à Thabana Morena. Dans le troisième chapitre, la méthode de cladistique comparée (Sereno 2009) est appliquée à trois analyses phylogénétiques récentes axées sur les relations de parenté au sein des sauropodomorphes. Cette partie a fait l'objet d'une publication (Peyre de Fabrègues et al. 2015a). Elle est suivie par la liste des caractères anatomiques issue de la fusion des trois matrices analysées. Ces caractères sont triés et examinés afin de ne conserver que ceux avec des états définis, pouvant être utilisés ultérieurement dans une analyse phylogénétique. Le quatrième et dernier chapitre propose une analyse phylogénétique préliminaire réalisée à partir des données extraites dans le chapitre précédent et basée sur un nouvel échantillonnage taxonomique incluant les taxons inédits du Lesotho.

II. MÉTHODES ET NOMENCLATURE

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

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

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

Dans l'ensemble du manuscrit, le clade Sauropodomorpha est défini de la manière suivante : « Le clade le plus inclusif comprenant *Saltasaurus loricatus* et pas *Passer domesticus*, *Triceratops horridus* » (définition « stem-based », Sereno 2007). « Prosauropodes » et « sauropodomorphes basaux » sont considérés comme des synonymes. Le mot prosauropode provient à l'origine de la dénomination du clade Prosauropoda (Huene 1920), créé afin d'englober un ensemble de taxons de sauropodomorphes basaux considérés comme étant monophylétiques. Cette monophylie n'est plus d'actualité, et le terme « prosauropodes » est ici utilisé pour désigner un ensemble paraphylétique équivalent aux « sauropodomorphes basaux ». Les sauropodomorphes basaux sont définis comme l'ensemble des sauropodomorphes n'appartenant pas au clade Sauropoda (Marsh 1878), la définition de Sauropoda utilisée étant la définition « node-based » originale de Salgado et al. (1997) : « Le plus récent ancêtre commun de *Vulcanodon karibaensis* et des Eusauropoda et tous ses descendants » (Peyre de Fabrègues et al. 2015a). Les Eusauropoda sont définis de la manière suivante : « Le clade le moins inclusif comprenant *Shunosaurus* et *Saltasaurus* » (définition « node-based », Upchurch et al. 2004a).

III. MATÉRIEL DE COMPARAISON

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

SAUROPODOMORPHES BASAUX

Aardonyx celestae	BP/1/6254 ; Yates et al. 2010
Adeopapposaurus mognai	PVSJ 610 ; PVSJ 568 ; PVSJ 569 ; Martínez 2009
Anchisaurus polyzelus	AM 41/109 ; YPM 208 ; YPM 1883 ; Galton 1976 ; Fedak & Galton 2007 ; Yates 2010
Antetonitrus ingenipes	BP/1/4952 ; McPhee et al. 2014
Blikanasaurus cromptoni	SAM-PK-K403 ; Galton & Van Heerden 1985, 1998
Camelotia borealis	Galton 1998
Chromogisaurus novasi	PVSJ 845 ; Ezcurra 2010 ; Martínez et al. 2013a
Coloradisaurus brevis	PVL 3967 ; PVL 5904 ; Apaldetti et al. 2013, 2014
Efraasia minor	Galton 1984 ; Yates 2003
Eoraptor lunensis	PVSJ 512 ; Sereno et al. 2013
Eucnemesaurus entaxonis	McPhee et al. 2015b
Prosauropode d'Ha Noosi	MNHN.F.LES400
Jingshanosaurus xinwaensis	Zhang & Yang 1994
Lamplughsaura dharmaramensis	Kutty et al. 2007
Leonerasaurus taquetrensis	MPEF-PV 1663 ; Pol et al. 2011
Lessemsaurus sauropoides	PVL 4822 ; Pol & Powell 2007a
Leyesaurus marayensis	PVSJ 706 ; Apaldetti et al. 2011
Lufengosaurus huenei	IVPP V15 ; Young 1941 ; Barrett et al. 2005
Prosauropode de Maphutseng « *Kholumolumosaurus ellenbergerorum* »	MNHN.F.LES153 ; LES54 ; LES169 ; LES397 ; LES32 ; LES155 ; LES168 ; LES376 ; LES386 ; LES379 ; LES159 ; LES147 ; LES26 ; LES92 ; LES93 ; LES76 ; LES29 ; LES375a ; LES378 ; LES152 ; LES394 ; LES381m ; LES374 ; LES89 ; LES81 ; LES82 ; LES381c ; LES77
Massospondylus carinatus	BP/1/4934 ; BP/1/5241 ; BP/1/4779 ; BP/1/5247 ; BP/1/4924 ; BP/1/4693 ; Sues et al. 2004 ; MNHN.F.LES15
Melanorosaurus readi	NM QR3314 ; NM QR1551 ; SAM-PK-3449 ; SAM-PK-3450
Meroktenos thabanensis	MNHN.F.LES16 ; MNHN.F.LES351
Mussaurus patagonicus	MLP 61-III-20-22 ; MLP 61-III-20-23 ; MLP 68-II-27-1 ; Pol & Powell 2007b ; Otero & Pol 2013

Pampadromaeus barberenai	Cabreira et al. 2011 ; Müller et al. 2016
Panphagia protos	PVSJ 874 ; Martínez & Alcober 2009 ; Martínez et al. 2013b
Plateosaurus longiceps	MB.R.1937 ; MB.R.4402 ; MB.R.4404 ; MB.R.4416
Pulanesaura eocollum	McPhee et al. 2015a
Riojasaurus incertus	PVL 3808
Ruehleia bedheimensis	MB.R.4718 ; MB.R.4430 ; Galton 2001
Sarahsaurus aurifontanalis	MCZ 8893 ; TMM 43646-2 ; Rowe et al. 2010
Saturnalia tupiniquim	MCP 3845-PV ; MCP 3846-PV ; Langer et al. 1999 ; Langer 2003 ; Langer et al. 2007
Sefapanosaurus zastronensis	BP/1/386 ; BP/1/7409–7455 ; Otero et al. 2015
Seitaad ruessi	Sertich & Loewen 2010
Thecodontosaurus antiquus	Benton et al. 2000
Unaysaurus tolentinoi	UFSM11069 ; Leal et al. 2004
Xixiposaurus suni	Sekiya 2010
Yunnanosaurus huangi	IVPP V20 ; IVPP V505 ; Young 1942 ; Barrett et al. 2007

SAUROPODES

Apatosaurus ajax	Upchurch et al. 2004b
Camarasaurus	Osborn & Mook 1921 ; Madsen et al. 1995 ; McIntosh et al. 1996
Lapparentosaurus madagascariensis	MNHN.MAA.1-214 ; MNHN.MAA.300-497
Omeisaurus tianfuensis	He et al. 1984, 1988
Shunosaurus lii	Zhang et al. 1984 ; Zhang 1988 ; Chatterjee & Zheng 2002
Tazoudasaurus naimi	Allain & Aquesbi 2008 ; Allain com. pers.

BIBLIOGRAPHIE

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

ALLAIN R. et **LÄNG É. 2009**. « Origine et évolution des saurischiens ». *Comptes Rendus Palevol*, volume 8 : p. 243–256.

APALDETTI C., **MARTINEZ R.N.**, **ALCOBER O.A.** et **POL D. 2011**. « A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina ». *PLoS ONE*, volume 6 : p. e26964.

APALDETTI C., **MARTINEZ R.N.**, **POL D.** et **SOUTER T. 2014**. « Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Union Basin, northwestern Argentina ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 34 : p. 1113–1132.

APALDETTI C., **POL D.** et **YATES A.M. 2013**. « The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications ». *Palaeontology*, volume 56 : p. 277–301.

BAI Z., **YANG J.** et **WANG G. 1990**. « *Yimenosaurus*, a new genus of Prosauropoda from Yimen County, Yunnan province ». *Yuxiwenebo (Yuxi Culture and Scholarship)*, volume 1 : p. 14–23.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.** et **XIAO-LIN W. 2005**. « Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 25 : p. 806–822.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.**, **ZHOU X.-D.** et **WANG X.-L. 2007**. « The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 150 : p. 319–341.

BENTON M.J., **JUUL L.**, **STORRS G.W.** et **GALTON P.M. 2000**. « Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the upper Triassic of southwest England ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 20 : p. 77–108.

BONAPARTE J.F. 1967. « Dos nuevas "faunas" de reptiles triásicos de Argentina ». *Gondwana Symposium Proceedings and Papers*, volume 1 : p. 283–306.

BONAPARTE J.F. 1978. « *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia–Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formacion Los Colorados, Triasico Superior de La Rioja, Argentina ». *Ameghiniana*, volume 15 : p. 327–332.

BONAPARTE J.F. 1999. « Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha ». *Ameghiniana*, volume 36 : p. 115–187.

BONAPARTE J.F. et **VINCE M. 1979**. « El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos,(Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina ». *Ameghiniana*, volume 16 : p. 173–182.

BONNAN M.F. et **YATES A.M. 2007**. « A new description of the forelimb of the basal sauropodomorph *Melanorosaurus*: implications for the evolution of pronation, manus shape and quadrupedalism in sauropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 157–168.

BUCKLAND W. 1824. « Notice on *Megalosaurus* or great fossil lizard of Stonefield ». *Transactions of the Geological Society of London*, volume 21 : p. 390–397.

CABREIRA S.F., **SCHULTZ C.L.**, **BITTENCOURT J.S.**, **SOARES M.B.**, **FORTIER D.C.**, **SILVA L.R.** et **LANGER M.C. 2011**. « New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil ». *Naturwissenschaften*, volume 98 : p. 1035–1040.

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

ELLENBERGER F. et **ELLENBERGER P. 1956**. « Le gisement de Dinosauriens de Maphutseng ». *Compte-Rendu sommaire de la Société géologique de France*, volume 8 : p. 99–101.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

MARTÍNEZ R.N., **HARO J.A.** et **APALDETTI C. 2013b**. « Braincase of *Panphagia protos* (Dinosauria, Sauropodomorpha) ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 32 : p. 70–82.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

YATES A.M. et **KITCHING J.W. 2003**. « The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, volume 270 : p. 1753–1758.

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

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

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

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

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

ABRÉVIATIONS ANATOMIQUES

a	angulaire
ac	acromion
ace	acétabulum
ana	arc neural de l'atlas
ar	articulaire
as	astragale
asc	anneau sclérotique
bo	basioccipital
bd	bourrelet dorsal
bpt	processus basiptérygoïdes
bs	basisphénoïde
c	carré
ca	centrum de l'atlas
cap	capitulum
cav	cavité pathologique
cc	côte cervicale
ccn	crête cnémiale
cd	côte dorsale
cdf	fosse centrodiapophysaire
cdp	crête deltopectorale
cf	condyle fibulaire
cl	condyle latéral
cla	concavité latérale
clm	cloison médiale de l'acétabulum
cm	condyle médial
cn	canal neural
co	coracoïde
cof	foramen du coracoïde
cot	tubercule du coracoïde
cr	condyle radial (latéral)
csa	crête supracétabulaire
ct	centrum
cu	condyle ulnaire (médial)
d	dentaire
dp	diapophyse
ec	ectoptérygoïde
en	épine neurale
eo	excroissance osseuse pathologique
ep	épipophyse
f	frontal
fac	fosse acromiale
fc	fosse du carré
fcu	fosse cuboïde
feao	fenêtre antéorbitaire
feit	fenêtre infratemporale
fept	fenêtre post-temporale
fest	fenêtre supratemporale
fime	foramen inframeckelien
fm	foramen magnum
fme	fenêtre mandibulaire externe
fo	foramen obturateur
fol	fosse olécrânienne
fp	fosse poplitéale
fr	fosse radiale
fsn	foramen sous narinaire
fsp	foramen splénial
gl	cavité glénoïde
hpo	hyposphène
iat	intercentrum de l'atlas
iax	intercentrum de l'axis
ic	intercoronoïde
j	jugal
l	lacrymal
li	lame iliaque
ls	lame de la scapula
m	maxillaire
n	nasal
nex	narine externe
nh	nerf hypoglosse (nerf crânien XII)
o	orbite
ol	olécrâne
p	pariétal
pad	processus antérodistal
pal	processus antérolatéral
pam	processus antéromédial
pbp	processus basiptérygoïde
pc	processus cultriforme
pcdl	lame postérocentrodiapophysaire
pil	pédoncule iliaque
pis	pédoncule ischiatique
pl	palatin
plo	plaque obturatrice
pm	prémaxillaire
po	postorbitaire
pocdf	fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire
podl	lame postzygodiapophysaire
poz	postzygapophyse
pp	parapophyse
ppd	processus postérodistal
ppdl	lame paradiapophysaire
ppo	processus postacétabulaire
ppr	processus préacétabulaire
ppu	pédoncule pubien
pra	proatlas
prar	préarticulaire
prcdf	fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire
prdl	lame prézygodiapophysaire
prf	préfrontal
prpl	lame prézygoparapophysaire
prpo	processus paroccipital
prz	prézygapophyse
ps	parasphénoïde
psf	fosse postspinale
psl	lame postspinale
pt	ptérygoïde
ptr	petit trochanter
qj	quadratojugal
qv	quille ventrale
rss	ride bordant l'insertion du *serratus superficialis*
sa	surangulaire
scu	surface de contact avec l'ulna
se	sillon extenseur
so	supraoccipital
sp	splénial
spol	lame suprapostzygapophysaire
sq	squamosal
tb	tubercules basaux
tf	tête fémorale
tm	tubérosité médiale
th	tête humérale
tpu	tablier pubien
tu	tubercule postzygapophysaire
tub	tuberculum
v	vomer
4t	quatrième trochanter

Main et pied

cd3	carpien distal 3
ce	centrale
td3	tarsien distal 3
I,II, III, IV, V	métapode ou doigt I à V
I-x	phalange x du doigt I

Vertèbres

C	cervicale
Ca	caudale
D	dorsale
S	sacrée

ABRÉVIATIONS INSTITUTIONNELLES

AM	Amherst College Museum, Amherst, Massachusetts, États-Unis
AMNH	American Museum of Natural History, New York, New York, États-Unis
BP	Evolutionary Studies Institute, Johannesburg, Afrique du Sud (anciennement Bernard Price Institute)
CM	Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvanie, États-Unis
CPSGM	Collections Paléontologiques du Service Géologique du Maroc, Rabat, Maroc
IVPP	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Pékin, Chine
MB	Museum für Naturkunde, Berlin, Allemagne
MCP	Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre, Brésil
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, États-Unis
MLP	Museo de La Plata, La Plata, Argentine
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
MPEF	Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentine
MPM	Museo Regional Provincial 'Padre M.J. Molina', Río Gallegos, Santa Cruz, Argentine
NM QR	National Museum, Bloemfontein, Afrique du Sud
OUMNH	Oxford University Museum of Natural History, Oxford, Angleterre
PVL	Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentine
PVSJ	Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentine
SAM-PK	Iziko South African Museum, Cape Town, Afrique du Sud
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Allemagne
TMM	Texas Memorial Museum, Austin, Texas, États-Unis
UFSM	Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brésil
YPM	Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven, Connecticut, États-Unis

CHAPITRE I

CONTEXTE HISTORIQUE ET GEOLOGIQUE

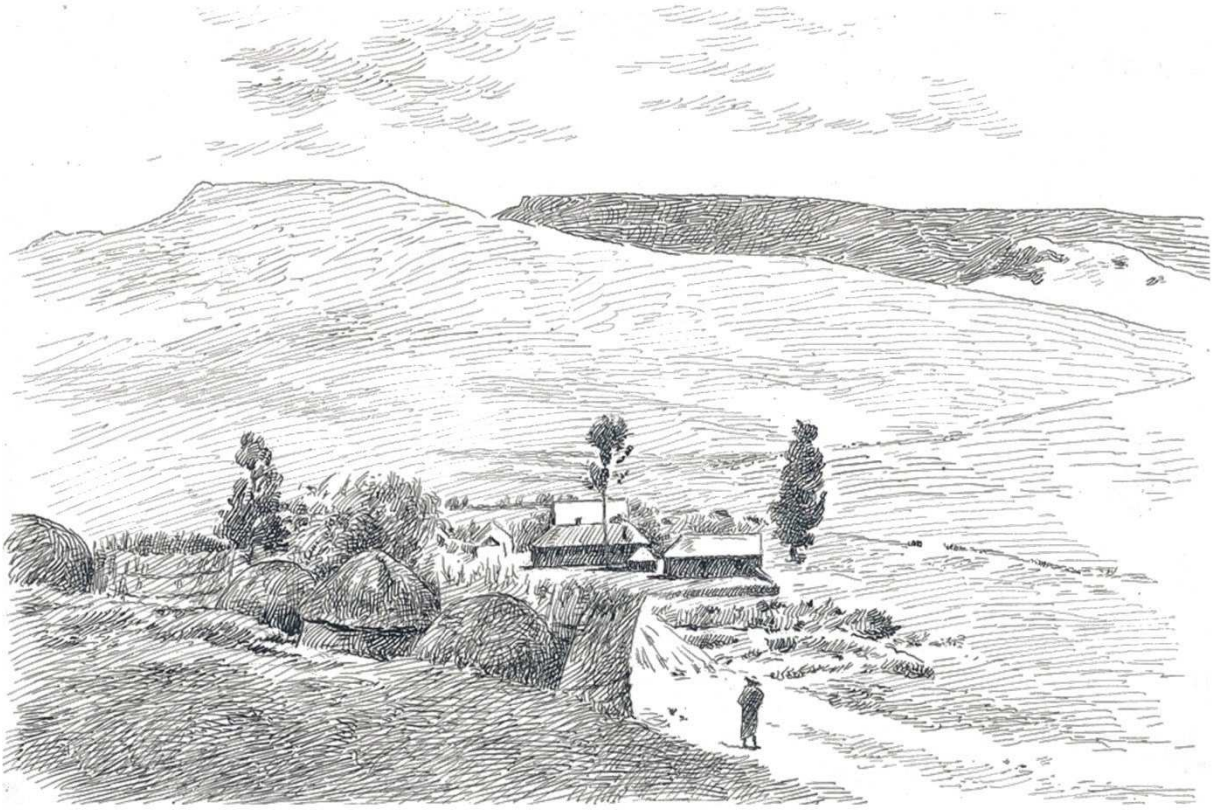


Illustration de la page de garde du chapitre I : Station de Cana, Lesotho par **F. Christol, 1882** (© Défap).

I. HISTORIQUE ET GÉOGRAPHIE DU LESOTHO

1. Bref aperçu historique

Le territoire du Lesotho est peuplé de chasseurs-cueilleurs, les bochimans, depuis la préhistoire. Ces derniers, relativement isolés jusqu'au XVIIe siècle, sont progressivement rejoints par des groupes d'éleveurs venant chercher refuge dans les montagnes. Au XIXe, plusieurs ethnies s'unifient sous l'influence d'un grand chef nommé Moshoeshoe. On voit alors apparaître sur certaines cartes, à partir des années 1830, le terme « Bassoutou » (annexe 1). Au même moment, à Paris, la « Société des missions évangéliques parmi les peuples non chrétiens » décide de créer une mission africaine. Les quatre premiers missionnaires français arrivent au Cap de Bonne-Espérance en 1829. Un second groupe de trois personnes vient renforcer la mission en 1833. Le chef Moshoeshoe, ayant entendu parler de l'arrivée de ces missionnaires et désireux de les rencontrer pour qu'ils l'aident à pacifier son pays, envoie quelques centaines de têtes de bétail au Cap afin d'employer les Français. Le troupeau n'arrivera jamais à destination, mais les Français, mis au courant de l'affaire, se dirigent alors avec un guide vers le Lesotho. C'est ainsi que, le 28 juin 1833, Eugène Casalis, Thomas Arbousset et Constant Gossellin rencontrent Moshoeshoe. C'est le début d'une longue histoire franco-lesothane.

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

[*] Pour plus de clarté dans le texte qui suit, voici les termes relatifs au pays du Lesotho :
lesothan(e) : qui se rapporte au Lesotho ; **sesotho** : langue de l'ethnie sotho, majoritaire au Lesotho ; **Mosotho** : personne d'ethnie sotho ; **Basotho (sans s)** : personnes (avec s !) d'ethnie sotho.

2. Géographie et paléogéographie

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

Au début du Mésozoïque, alors que la Pangée commence à se fragmenter, l'Afrique est accolée à l'Amérique du Sud à l'ouest et à l'Antarctique et l'Inde à l'est (Scotese 2001). Cette proximité est attestée par la mise en place de la grande province ignée basaltique Karoo Ferrar il y a 183 millions d'années, commune aux quatre continents et qui s'étend de l'Amérique du Sud à la Nouvelle-Zélande. À cette époque, au Jurassique inférieur, le Lesotho, situé dans la partie sud de l'ancien supercontinent, est à proximité de deux autres masses continentales gondwaniennes : l'Amérique du Sud et l'Antarctique (Fig.I.1C).

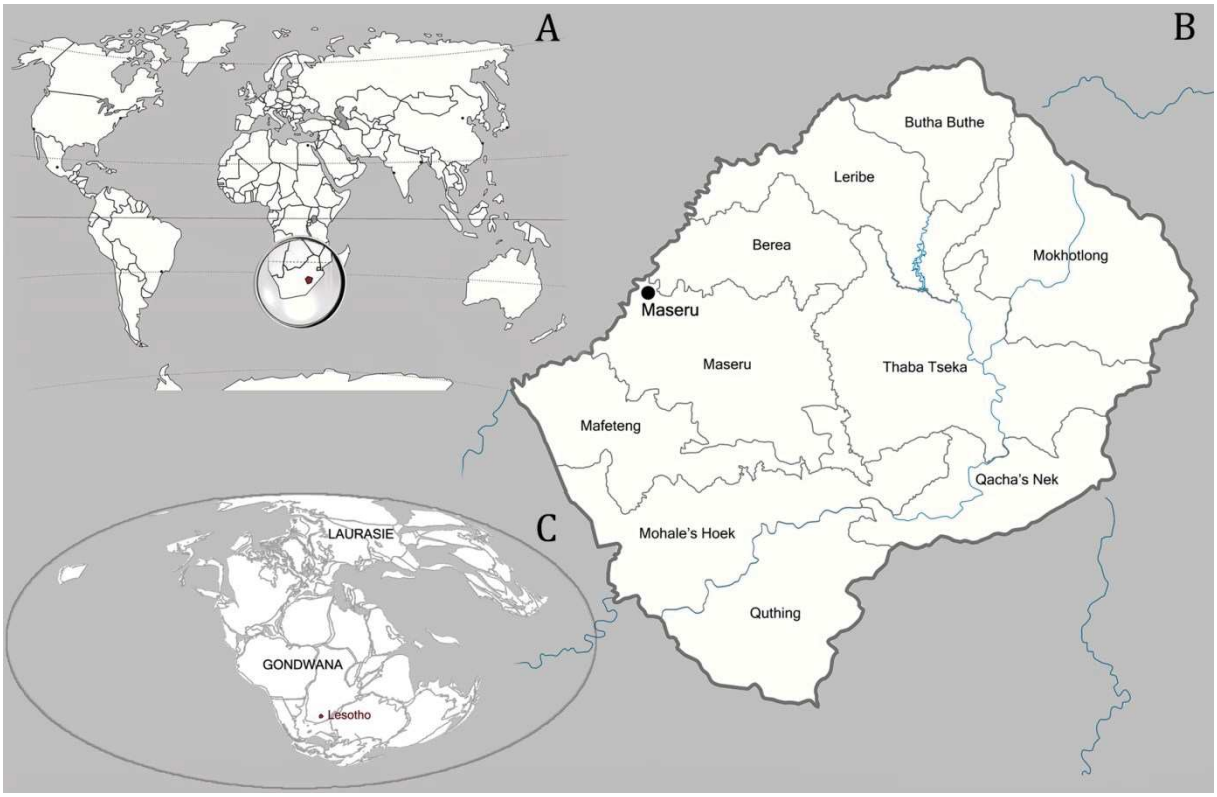


Figure I.1. Situations géographique et paléogéographique du Lesotho. **[A]** Localisation actuelle. **[B]** Carte du Lesotho montrant la position de la capitale du pays et le découpage en districts. **[C]** Localisation au Jurassique inférieur (– 193 Ma).

II. CONTEXTE GÉOLOGIQUE

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

Le bassin du Karoo est subdivisé en cinq grands groupes, représentant 100 millions d'années (280 à 180 Ma) de sédimentation : de ces cinq, trois seulement affleurent au Lesotho. En effet, les parties les plus anciennes du Supergroupe du Karoo : les roches des Groupes de Dwyka et de l'Ecca, respectivement datées du Carbonifère supérieur et du Permien inférieur, n'affleurent pas au Lesotho (Schmitz & Rooyani 1987) (Fig.I.2A). Les niveaux stratigraphiques les plus bas qui y sont exposés appartiennent au Groupe de Beaufort et sont datés du Permien supérieur (Schmitz & Rooyani 1987 ; Rubidge 1995). Les niveaux stratigraphiques les plus récents auxquels on peut accéder au Lesotho sont les roches volcaniques datées de la fin du Jurassique inférieur du Groupe du Drakensberg (Schmitz & Rooyani 1987 ; Grab et al. 2005).

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

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

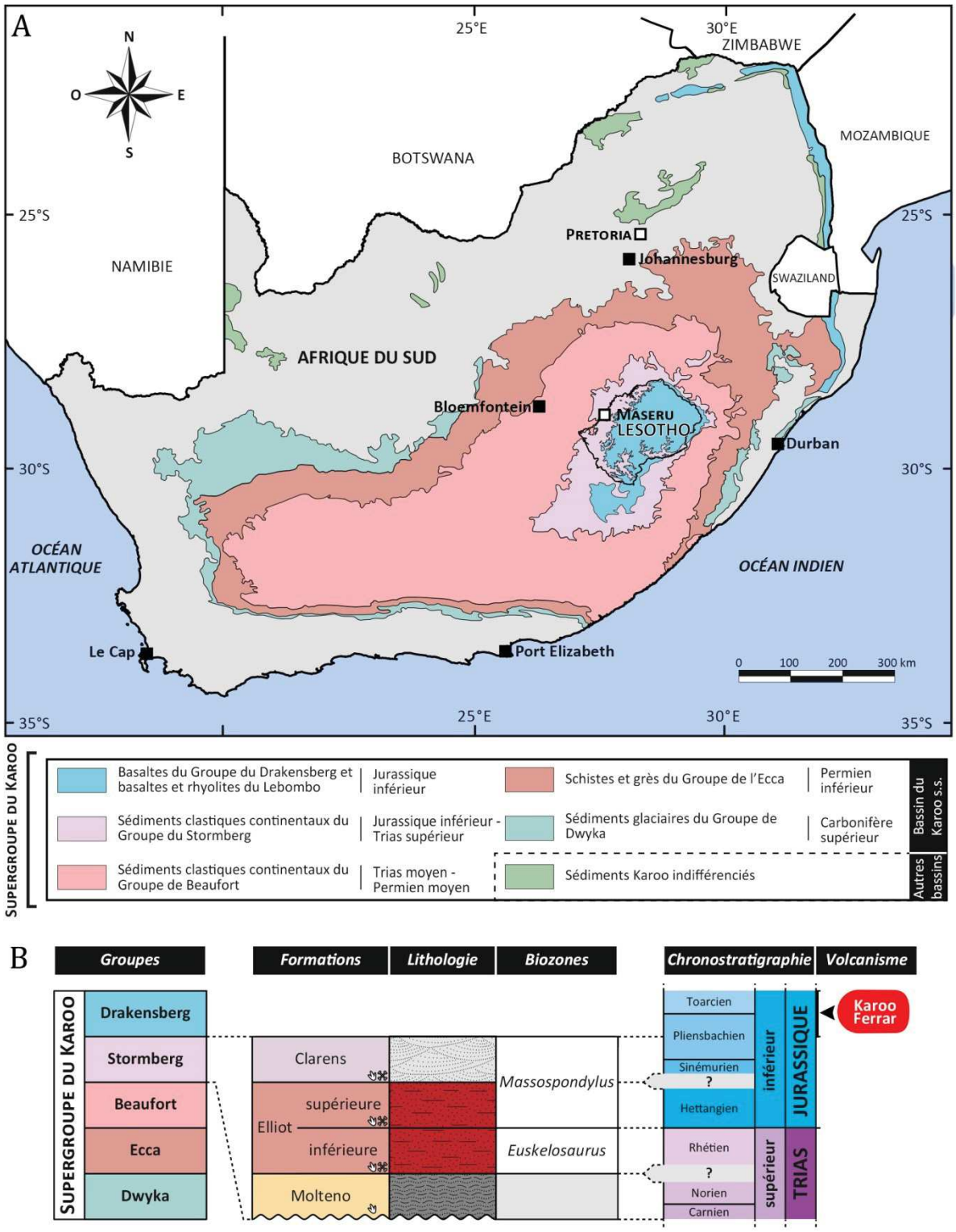


Figure I.2. **[A]** Carte géologique du bassin du Karoo en Afrique du Sud et au Lesotho (modifiée d'après Schlüter 2006 : fig. 196). **[B]** Détails des formations, de la lithologie et des biozones du Groupe du Stormberg mises en corrélation avec une échelle des temps géologiques et la mise en place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

Au sein du Groupe du Stormberg, au Lesotho, aucun reste osseux n'a été découvert à ce jour dans la Formation de Molteno ; seuls des restes de plantes et d'invertébrés y sont rapportés (Turner 1978 ; Anderson & Anderson 1983). Les Formations d'Elliot et de Clarens, en revanche, renferment à la fois des pistes de tétrapodes (Ellenberger et al. 1963 ; Ellenberger 1970, 1972, 1974a ; Smith et al. 2009 ; Wilson et al. 2009 ; Marsicano et al. 2014) et des restes fossiles de divers groupes, essentiellement de sauropodomorphes basaux (Haughton 1924 ; Ellenberger et al. 1964 ; Ellenberger 1970 ; Kitching & Raath 1984). La Formation d'Elliot repose sur la Formation de Molteno, avec laquelle elle est diachrone, et est recouverte de manière conforme par la Formation de Clarens. L'Elliot est subdivisé en deux membres : un inférieur et un supérieur (Bordy et al. 2004c). L'âge de la limite entre ces deux membres n'est pas établi avec certitude (Knoll 2005 ; Bordy & Eriksson 2015), cependant l'Elliot inférieur est généralement considéré comme datant du Trias supérieur alors que l'Elliot supérieur est généralement considéré du Jurassique inférieur (Olsen & Galton 1984 ; Smith & Kitching 1997 ; Bordy et al. 2004b) (Fig.I.2B). À la suite de Stockley (1947), les Ellenberger ont intégré à plusieurs reprises le terme « Transition Beds » dans leur découpage stratigraphique (Ellenberger et al. 1964 ; Ellenberger 1970), mais cette terminologie n'est plus utilisée et ce niveau est désormais considéré comme l'équivalent du membre supérieur de la Formation d'Elliot (Bordy et al. 2004b). Des biozones ont été définies par Kitching & Raath (1984) sur la base de fossiles de sauropodomorphes basaux, qui sont les plus abondants dans les couches des Formations d'Elliot et de Clarens. Ainsi, les restes attribués au genre *Euskelosaurus* sont considérés comme typiques de l'Elliot inférieur et ceux de *Massospondylus* représentatifs de l'Elliot supérieur et de la Formation de Clarens (Fig.I.2B). Cette assertion est toujours valable, au détail près qu'*Euskelosaurus* est à l'heure actuelle considéré comme un *nomen dubium* par de nombreux auteurs et que, par conséquent, la biozone correspondante devrait être renommée (Yates 2004).

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

D'un point de vue paléoenvironnemental, Ellenberger écrivait déjà en 1970 : « Nous divisons le Stormberg en deux phases : une phase inférieure (phase A) relativement chaude et humide, divisée en 7 zones, et une phase supérieure (phase B) relativement chaude, mais steppique et aride, également divisée en 7 zones. » (Ellenberger 1970 : p. 343). Il plaçait alors le membre inférieur de la Formation d'Elliot dans la phase A, alors que son membre supérieur était dans la phase B. Cette assertion n'était pas complètement fausse, étant donné que l'on considère aujourd'hui que la Formation d'Elliot est une succession de grès et d'argiles fluviatiles qui se sont accumulés dans le centre du bassin du Karoo sous des conditions climatiques de plus en plus arides. Le paléoenvironnement correspondant serait donc une plaine alluviale aride dominée par des argilites rougeâtres témoins d'inondations successives (Smith et al. 2009).

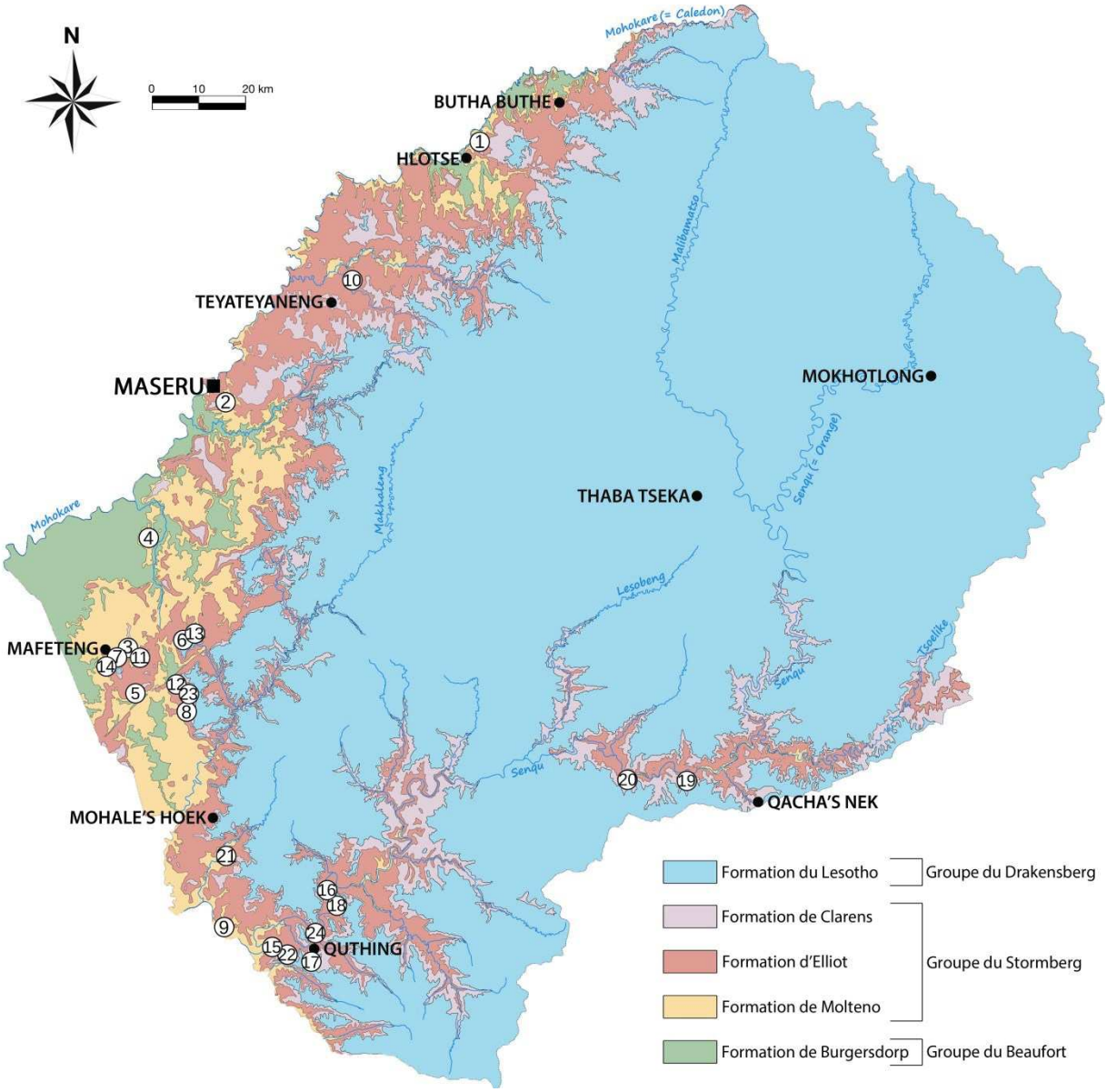


Figure I.3. Carte géologique du Lesotho (© R. Allain) où sont indiqués les 24 principaux gisements ayant livré des restes osseux.

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

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

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

III. FAUNE ASSOCIÉE

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

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

Nous avons vu plus haut que quatre formations fossilifères sont à l'affleurement au Lesotho (Fig.I.3). Dans le Groupe du Beaufort, seul un taxon de cynodonte est connu dans la Formation de Burgersdorp. Dans le Groupe du Stormberg, la Formation de Molteno ne contient, à ce jour, que des fossiles de plantes et d'insectes. La Formation d'Elliot comprend exclusivement des fossiles de tétrapodes, la taphocénose y est représentative d'un écosystème continental. Avec au moins 17 taxons identifiés, c'est la formation la plus riche. La Formation de Clarens, quant à elle, a livré principalement des restes d'invertébrés (Tab.I.2).

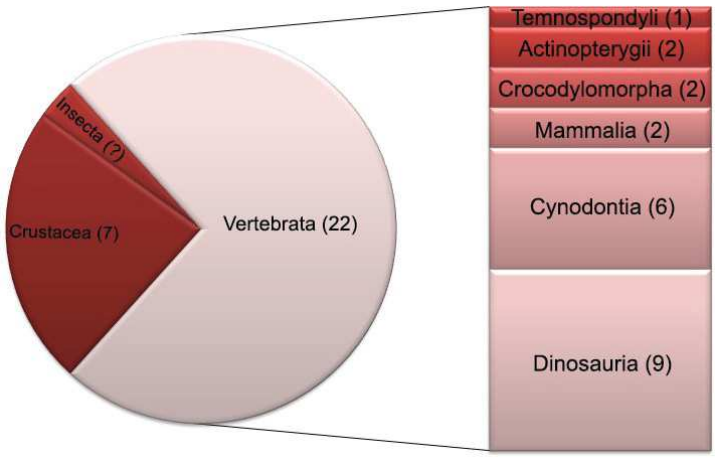


Figure I.4. Diagramme illustrant la représentation des différents taxons fossiles découverts au Lesotho, avec le détail des taxons de vertébrés.

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

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

IV. DES FRANÇAIS ET DES FOSSILES

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

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

1. Les premiers tâtonnements

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

Figure I.5. **[A]** Première édition du livre de Thomas Arbousset relatant son voyage d'exploration réalisé avec F. Daumas en 1836, publiée en 1842. **[B]** Thomas Arbousset en 1833 (© Défap). **[C]** Lettre rédigée par Thomas Arbousset en 1845, contenant la première mention de fossiles au Lesotho (© Défap).

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

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

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

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

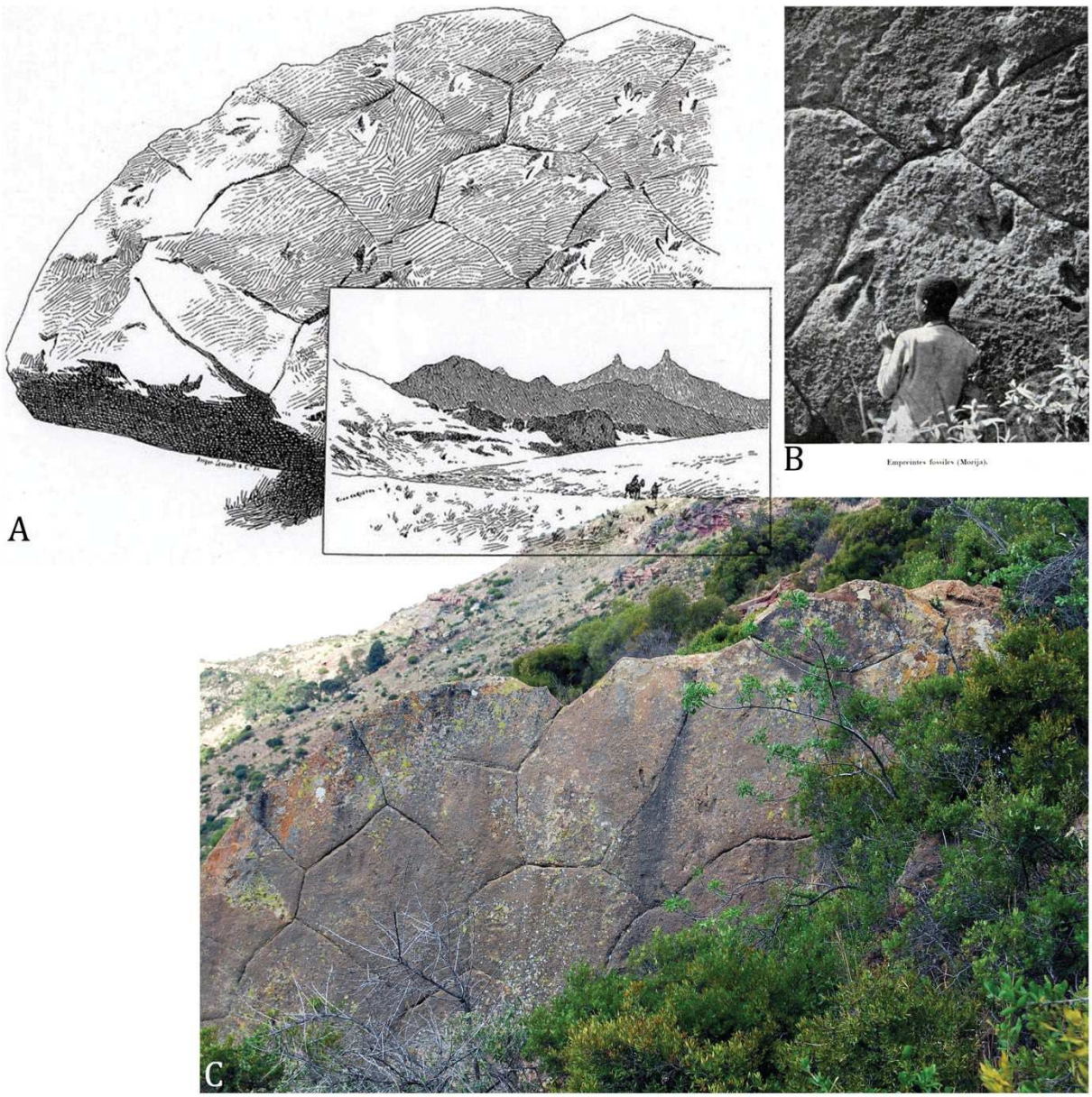


Figure I.6. Dalle à empreintes de Morija. **[A]** Dessin de Frédéric Christol, présenté dans son livre « Au Sud de l'Afrique » de 1900. **[B]** Première photo de la dalle, publiée dans le « Livre d'or de la mission du Lessouto » en 1912. **[C]** La même dalle, en 2008, entourée par la végétation (© R.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

Les découvertes suivantes ont été faites par le premier Ellenberger à avoir foulé le sol du Lesotho. Il s'agit de David-Frédéric Ellenberger, appartenant à la deuxième génération de missionnaires et arrivé au Lesotho en 1861. Il n'y a pas de trace laissée par D.-F. Ellenberger lui-même à propos des découvertes qu'il a faites, mais il semblerait qu'il ait trouvé, dans les années 1890, de nombreux « poissons » fossiles dans la Formation de Clarens, sur les bords de la rivière Tele et près de la localité de Qomoqomong (sud-ouest du Lesotho, non loin de la station de Masitisi qu'il avait fondée en 1866) (Ellenberger et al. 1964 ; Ambrose 2005). La plupart de ces fossiles ont été perdus. Il semblerait cependant que certains aient été amenés à Paris bien plus tard, bien que leur localisation actuelle soit inconnue (Guffroy 1956 ; Ambrose 2005).

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

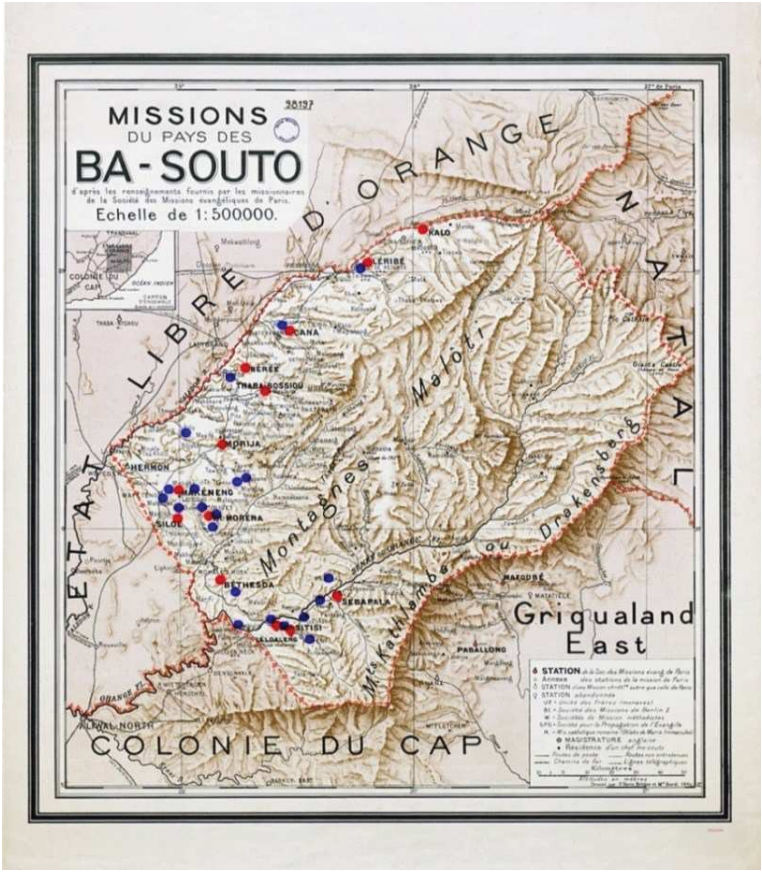


Figure I.7. Carte du Lesotho réalisée par le missionnaire F.-H. Krüger et le cartographe M. Borel en 1891. Mise en évidence d'une corrélation entre les stations des missionnaires protestants (en rouge) et l'emplacement approximatif des gisements que l'on connaît actuellement (en bleu).

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

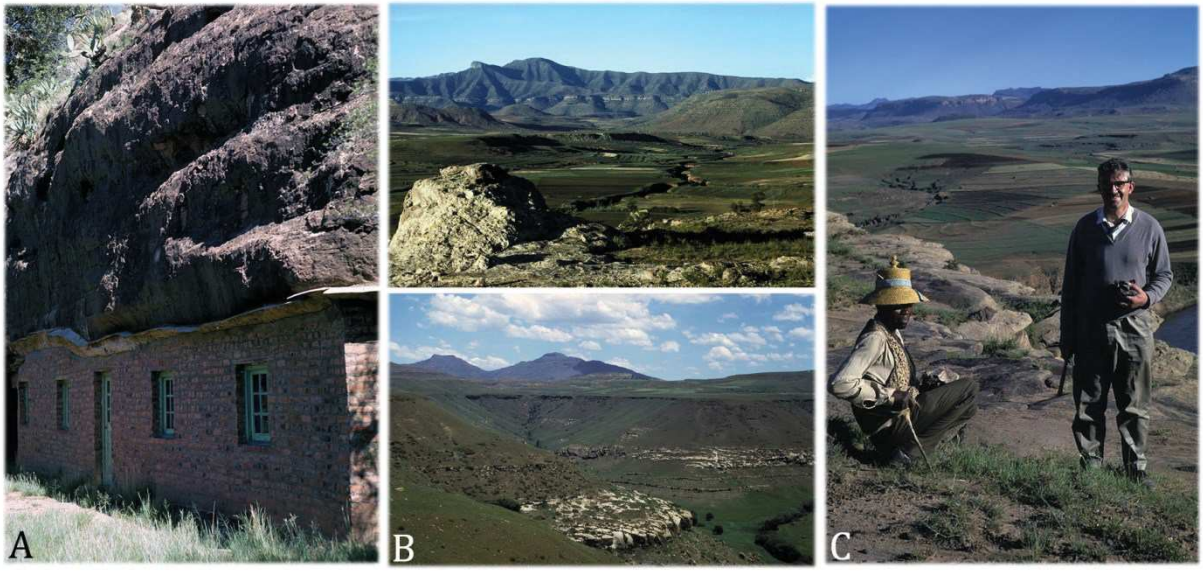


Figure I.8. Environs de Masitisi, 1968 (© B. Battail). **[A]** Maison familiale, construite sous des couches géologiques datant du Jurassique par D.-F. Ellenberger, fin des années 1860. **[B]** Paysages proches de Masitisi. Les roches extrêmement claires caractéristiques de la Formation Clarens se repèrent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

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

Paul Ellenberger arrive au Lesotho en 1953 puis en 1955, il y organise déjà les premières véritables fouilles accompagné de son frère, François, géologue et de deux collègues sud-africains, Alfred W. Crompton (National Museum, Bloemfontein) et R. F. Ewer (Rhodes University, Grahamstown) (Tab.I.3). Les fouilles, financées par le CNRS, commencent à Maphutseng [site n°21 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], tout près de la station de Bethesda. La même année, P. Ellenberger publie une des premières notes traitant de la paléontologie du Lesotho. Il y parle déjà de Maphutseng, mais discute surtout de pistes fossiles (Ellenberger 1955). En 1955 également, un crâne fossile d'un grand cynodonte (MNHN 1955-25) est récolté par F. Ellenberger près de Leribe.

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

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

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

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

L'été de 1959, il semblerait qu'un groupe composé au moins de F. Ellenberger, L. Ginsburg et J. Fabre prospecte et fouille sur plusieurs autres localités du Lesotho (Costedoat 1962). Tout le matériel récolté est vraisemblablement rapporté à Paris. Il est en partie étudié dans le cadre du mémoire de DEA de Costedoat. Dans ce matériel, deux ensembles de pièces provenant de Likhoele [site n°11 ;

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

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

Il semblerait, d'après une courte note de Ellenberger & Ginsburg (1965), qu'un des fossiles les plus célèbres du Lesotho (*Tritylodon* Owen 1884) provienne également de Thaba Tšoeu.

En plus du travail de Costedoat (1962), cette première série de campagnes de fouilles réalisée pendant les années 1950 va entraîner la rédaction de plusieurs autres mémoires de DEA traitant de matériel ramené du Lesotho : en 1961, un travail sur des fougères fossiles appartenant au genre *Dicroidium* est soutenu (Robardet 1961) et, en 1963, ce sont tour à tour des travaux sur des crustacés du genre *Estheria* (Loup 1963) puis sur du bois fossile de type *Rhexoxylon* qui sont rédigés (Bonnamain 1963 ; Bonnamain et al. 1963).

De retour au Lesotho en 1963, P. Ellenberger organise une nouvelle mission, de nouveau financée par le CNRS, qui a pour objectif principal de retourner à Maphutseng. L'équipe est composée de quatre personnes : P. Ellenberger, L. Ginsburg, J. Fabre et Christiane Mendrez (Tab.I.3). À côté de Maphutseng, des fouilles sont également réalisées à Masitisi [site n°22 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], à Morobong où du nouveau matériel de Cynodontia est extrait et à Montolivet [site n°12 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1], d'où est exhumé du matériel attribué à *Massospondylus*. La mission aboutit ainsi à une première description des os du prosauropode de Maphutseng et à la conclusion que celui-ci appartient à l'espèce *Euskelosaurus browni* (Ellenberger & Ginsburg 1966).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3. Bernard Battail et la suite des missions françaises

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

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

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

En 1986, une nouvelle mission est organisée pour aller prospecter sur plusieurs localités. Cette année-là, B. Battail et J.-M. Barrat sont les seuls à partir (Tab.I.3 ; Fig.I.12). La campagne d'environ un mois est particulièrement difficile du fait d'un temps pluvieux quasiment permanent (Battail com. pers.). Malgré tout, la visite de plusieurs affleurements permet de collecter des restes de prosauropodes et de cynodontes (Fig.I.12).

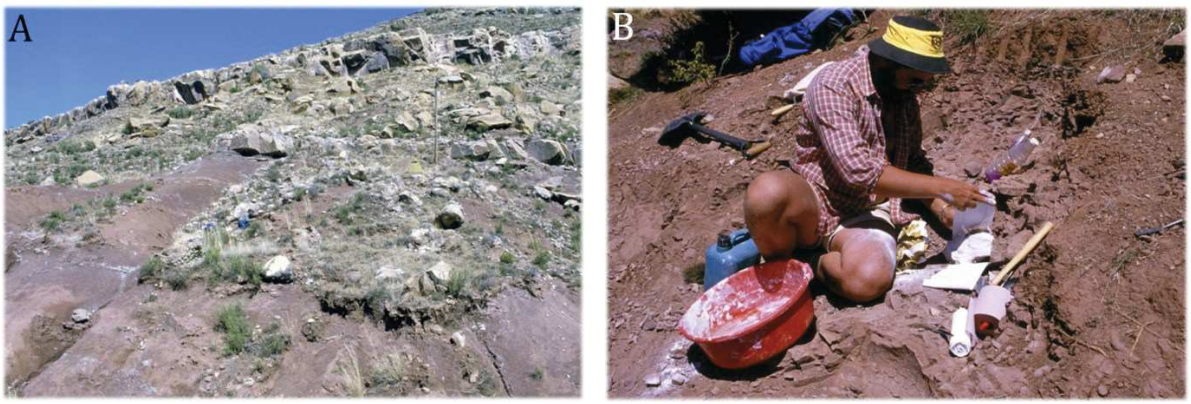


Figure I.12. Mission de 1986 (© J.-M. Barrat). **[A]** Arrêt sur un site non identifié avec, au loin, B. Battail. **[B]** J.-M. Barrat extrait un fossile sur le site d'Ha Noosi.

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

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

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

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

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

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

4. Les derniers développements

Les dernières missions réalisées au Lesotho, bien que toujours organisées par Bernard Battail (de concert avec Ronan Allain), sont présentées dans une partie isolée, car d'une part, elles ont été réalisées par une nouvelle équipe, et d'autre part, elles ont permis la découverte et l'extraction du spécimen d'Ha Noosi, principal sujet de cette thèse. Une mission de prospections se déroule ainsi en novembre 2008, grâce à des crédits fournis par le MNHN et par l'Ambassade de France à Pretoria. La toute nouvelle équipe se compose de deux paléontologues, B. Battail et R. Allain, un technicien, Philippe Richir, un étudiant du MNHN qui travaillait à ce moment-là sur les synapsides, Jocelyn Falconnet, ainsi que Pusetso Nyabela, conservateur au Musée de Morija (Morija Museum & Archives) (Tab.I.3). Les prospections, concentrées avant tout sur la Formation de l'Elliot pour l'interface Trias-Jurassique, ont été faites dans le sud du pays, en suivant la vallée de l'Orange (district de Qacha's Nek). Divers restes de prosauropodes ont été ramenés (la majorité attribuable à *Massospondylus*) ainsi que les premiers éléments d'un squelette subcomplet de prosauropode, découverts trois jours avant la fin de la mission à Ha Noosi [site n°19 ; Fig.I.3 ; Tab.I.1 ; Fig.I.13]. Ces éléments (vertèbres D13 et D14, tibia, fibula et pied gauches) ont été rapidement préparés à Paris, afin de monter des dossiers de subventions qui ont abouti à l'obtention de deux bourses nécessaires à l'extraction du reste du squelette (Programme Pluriformations du MNHN et Jurassic Foundation). Les demandes ayant abouti et avec les autorisations du ministère du Tourisme, de l'Environnement et de la Culture du Lesotho, une autre mission, plus importante, est organisée à la fin de l'année 2009. Du 27 novembre au 15 décembre, un groupe un peu plus conséquent que l'année précédente part avec pour unique objectif de terminer d'extraire le squelette du prosauropode d'Ha Noosi (Fig.I.14).

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

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

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

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

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

BIBLIOGRAPHIE

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

DUNN E.J. 1878. « Report on the Stormberg Coalfields » dans *Cape of Good Hope Parlimentary Report G4.* Saul Solomon, Cape Town, South Africa : p. 267–302.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

CHAPITRE II

PROSAUROPODES DU LESOTHO

Illustration de la page de garde du chapitre II : Reconstitution du prosauropode d'Ha Noosi par **Mazan, 2013**.

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

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

I. LE PROSAUROPODE D'HA NOOSI

1. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Dinosauria Owen 1842

Saurischia Seeley 1887

Sauropodomorpha Huene 1932

Sauropodiformes Sereno 2005

gen. nov., sp. nov.

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

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

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

Horizon type. Formation de l'Elliot supérieure, Jurassique inférieur (≈ -190 Ma).

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

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

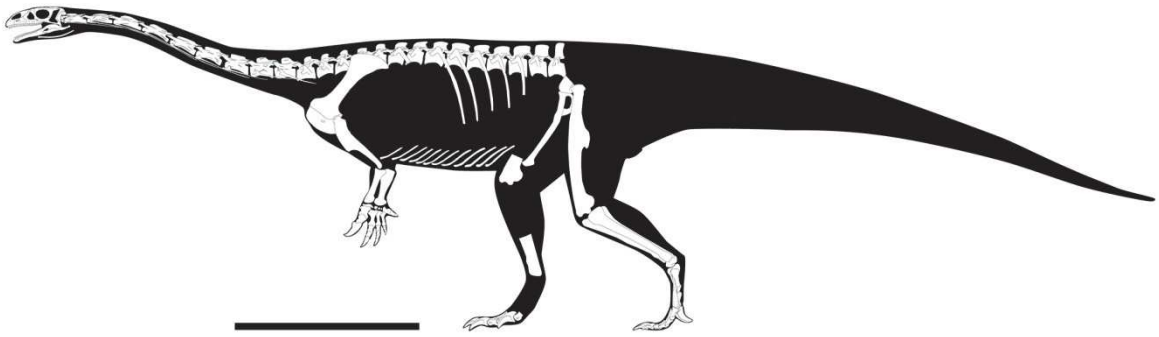


Figure II.1. Reconstitution du spécimen d'Ha Noosi montrant les éléments du squelette préservés. Échelle de 1 m.

2. CRÂNE

Préservation et déformation taphonomique

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

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

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

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

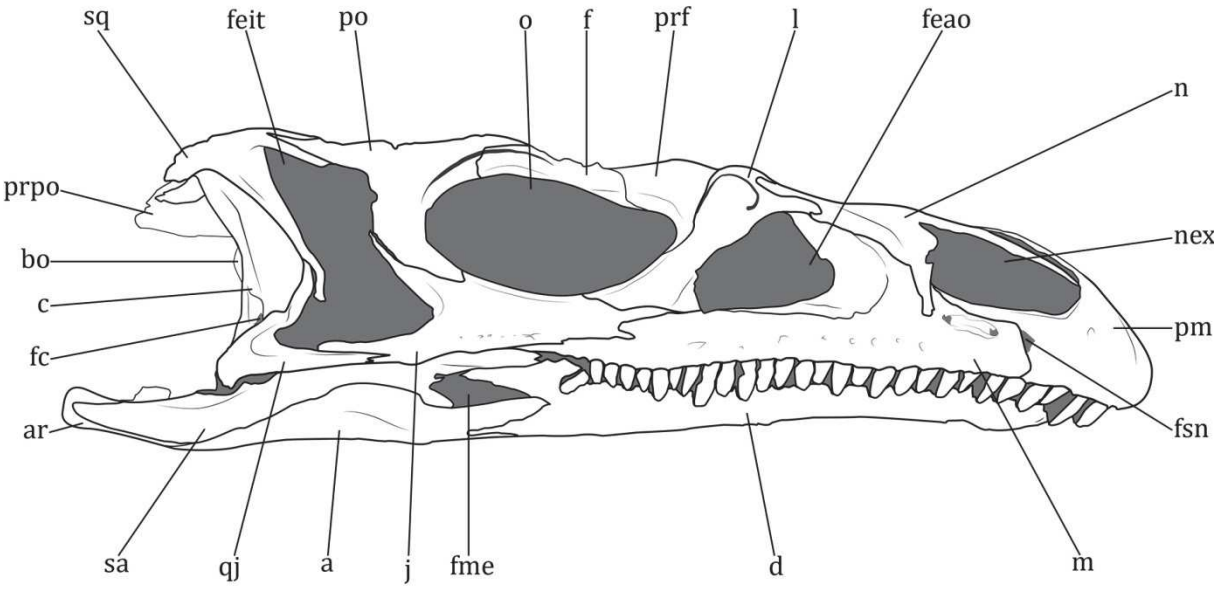


Figure II.3. Dessin du crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale droite. Légendes : **a** : angulaire – **ar** : articulaire – **bo** : basioccipital – **c** : carré – **d** : dentaire – **f** : frontal – **fc** : fosse du carré – **feao** : fenêtre antéorbitaire – **feit** : fenêtre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

Figure II.4. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche, spécimen original (haut) et modèle rétrodéformé (bas). Échelle de 10 cm.

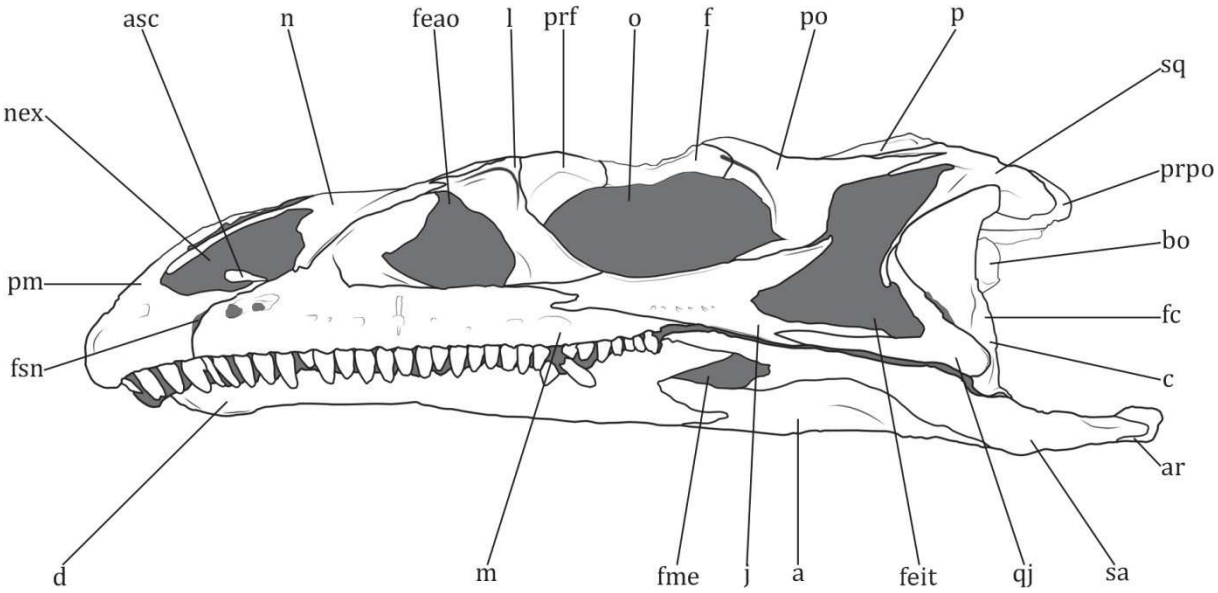


Figure II.5. Dessin du crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. Légendes : **a** : angulaire – **ar** : articulaire – **asc** : anneau sclérotique – **bo** : basioccipital – **c** : carré – **d** : dentaire – **f** : frontal – **fc** : fosse du carré – **feao** : fenêtre antéorbitaire – **feit** : fenêtre infratemporale – **fme** : fenêtre mandibulaire externe – **fsn** : foramen sous narinaire – **j** : jugal – **l** : lacrymal – **m** : maxillaire – **n** : nasal – **nex** : narine externe – **o** : orbite – **p** : pariétal – **pm** : prémaxillaire – **po** : postorbitaire – **prf** : préfrontal – **prpo** : processus paroccipital – **qj** : quadratojugal – **sa** : surangulaire – **sq** : squamosal.

Figure II.5. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue antérieure, spécimen original (haut) et modèle rétrodéformé (bas). Échelle de 10 cm.

Rétrodéformation

Le crâne tel qu'il a été trouvé est long de 32 cm en vue dorsale, pour une hauteur maximale de 9,5 du côté gauche et de 10 cm du côté droit (Tab.II.1). Parmi les sauropodomorphes basaux, il s'agit du premier spécimen à présenter un crâne aussi aplati dorsoventralement. Le rapport longueur / hauteur indique en effet un ratio supérieur à 3 alors que la majorité des autres spécimens se situe sous la barre des 2,5. Parmi les spécimens que j'ai pu étudier au cours de mes visites de collections, il est intéressant de noter que certains, comme ici, ont subi une compression dorsoventrale (cas de *Melanorosaurus*) alors que d'autres (cas de *Massospondylus* ou de *Plateosaurus*) sont plutôt aplatis transversalement. Cela reflète en général la position du crâne sur le gisement et, par extension, celle de la tête de l'animal à sa mort. Le crâne du spécimen d'Ha Noosi a été trouvé à l'horizontale alors que, par exemple, un crâne de *Plateosaurus* a été découvert écrasé transversalement, ce qui laisse supposer que l'animal devait être couché sur une face latérale (Sander 1992, Figs. 3 & 17).

En vue dorsale, le crâne du spécimen d'Ha Noosi est triangulaire (Fig.II.7). Sa largeur maximale est de 14,2 cm.

Le crâne a été modélisé en 3D grâce à la photogrammétrie. Un modèle 3D de très bonne résolution a été réalisé par L. Cazes grâce à 74 photos traitées par le logiciel Agisoft PhotoScan. En utilisant l'objet 3D, le crâne a été rétrodéformé afin de corriger au maximum les déformations subies lors de sa fossilisation, et de se rapprocher le plus possible de sa forme originale. La manipulation a été faite par F. Goussard, en utilisant Cinema4D (Maxon, release R17).

Pour rétrodéformer le spécimen, nous avons procédé en quatre étapes : d'abord, nous avons eu recours à une inclinaison pour contrer le cisaillement et retrouver une partie de la symétrie du crâne (selon le plan sagittal) en vue antérieure. Ensuite, nous avons appliqué un étirement postérodorsal d'une valeur de 1 cm sur l'ensemble du crâne. Cela a permis de corriger une partie des déformations et des glissements, notamment au niveau du nasal et du postorbitaire, en raccourcissant et en rehaussant l'ensemble du fossile en vue latérale. Nous avons ensuite appliqué un redressement sur les carrés et l'arrière-crâne en vue postérieure. Cela, en complément de la première étape, a permis de rétablir complètement la symétrie sur le plan sagittal, notamment en s'assurant que les deux barres des carrés étaient bien verticales. Pour terminer, une surélévation a été appliquée au toit crânien enfoncé. Pour contrôler cette dernière étape et l'ensemble de la rétrodéformation, nous avons pris la forme de l'orbite, qui doit normalement être circulaire, comme référence (Fig.II.6).

Après ces quatre manipulations, nous obtenons un nouveau modèle du crâne du spécimen d'Ha Noosi. Celui-ci est normalement beaucoup plus proche de la réalité, en forme et en proportions, que le modèle de départ étant donné que la rétrodéformation visait à redresser les barres des postorbitaires, retrouver le contact logique entre les os, et une orbite subcirculaire (Figs.II.9&10).

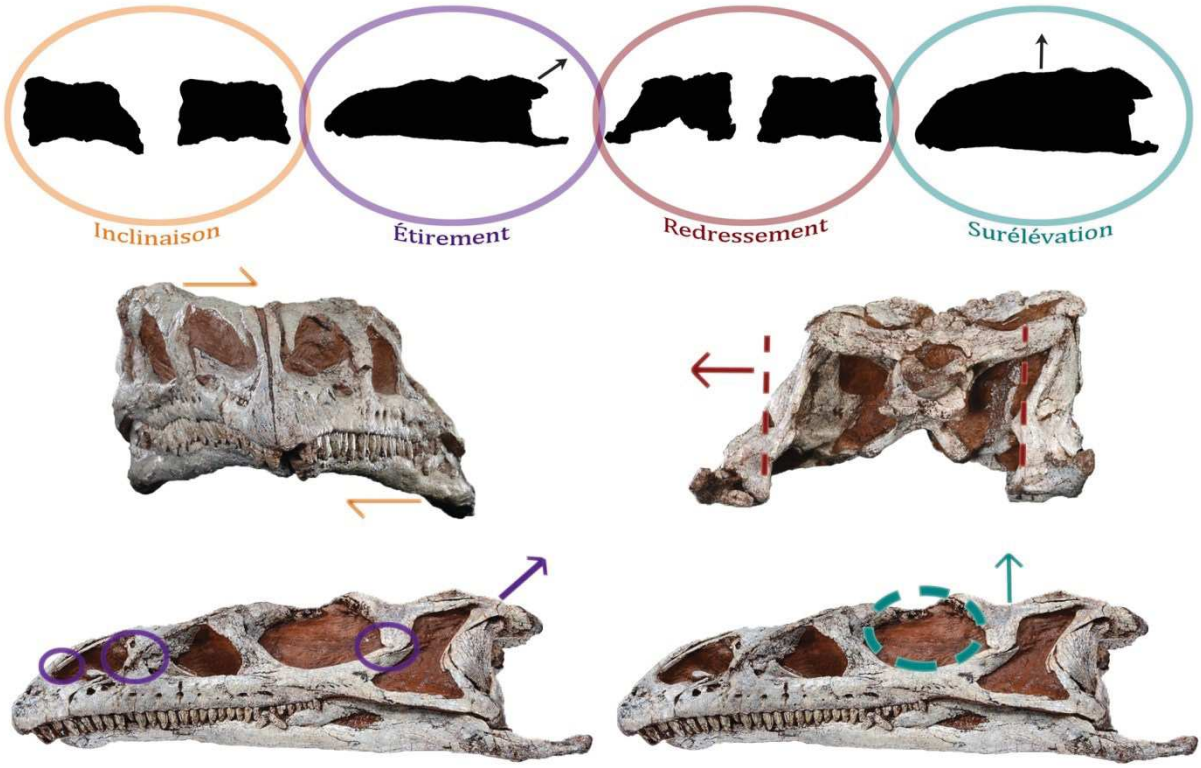


Figure II.6. Schéma représentant les quatre étapes principales de la rétrodéformation appliquée au crâne du spécimen.

En comparaison avec la hauteur perdue au niveau des centrums des cervicales, estimée à 18% en moyenne (Tab.II.3), la rétrodéformation du crâne semble coïncider. En effet, avant et après rétrodéformation, le crâne a gagné en moyenne 17% en hauteur (Tab.II.1). La correction ne peut bien entendu pas être parfaite et n'a pas été maximisée. Elle est sans doute légèrement en deçà de la réalité, mais peut être utile pour évaluer des proportions et donc coder certains caractères de manière plus juste. C'est donc en se basant sur ce nouveau modèle que la forme générale du crâne et de ses ouvertures va être décrite.

Le crâne du spécimen d'Ha Noosi est légèrement subtriangulaire en vue latérale, avec la partie antérieure du prémaxillaire orientée ventralement (Figs.II.2&4). En vue dorsale, le modèle rétrodéformé reste très triangulaire, la partie postérieure du crâne étant très large transversalement, particulièrement sur sa partie ventrale (Fig.II.9). En vue postérieure le crâne est subrectangulaire, sa largeur transverse étant supérieure à sa hauteur (Figs.II.18).

Tableau II.1. Mesures (mm) prises sur le crâne, la mandibule et les ouvertures sur le spécimen original d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400), puis sur le modèle rétrodéformé.

	ORIGINAL		RÉTRODÉFORMÉ	
	Gauche	Droite	Gauche	Droite
CRÂNE				
Longueur	320		331	
Hauteur au niveau du postorbitaire	72	66	78	85
Hauteur squamosal – carré	95	100	116	122
Largeur maximale	142		125	
MANDIBULE				
Longueur	332	332	309	316
Hauteur au niveau du surangulaire	37	?	?	?
Longueur du dentaire	200	213	184	195
OUVERTURES				
Longueur de la narine	60	60	51	55
Hauteur de la narine	30	23	36	37
Longueur de la fenêtre antéorbitaire externe	63	65	60	62
Hauteur de la fenêtre antéorbitaire externe	33	35	41	41
Longueur de la fosse antéorbitaire au niveau de la concavité	17	17	18	17
Longueur de la fenêtre antéorbitaire interne	46	48	41	45
Longueur de l'orbite	76	79	68	76
Hauteur de l'orbite	32	40	46	52
Longueur de la fenêtre infratemporale	53	51	53	50
Hauteur de la fenêtre infratemporale	59	60	66	74
Longueur de la fenêtre supratemporale	54	53	60	55
Longueur de la fenêtre mandibulaire	32	33	30	31

Ouvertures

Narine.

La narine externe est grande proportionnellement au crâne, comme chez les autres sauropodomorphes basaux (Galton & Upchurch 2004). Elle apparaît ovale, légèrement triangulaire, le sommet principal du triangle se situant dans son coin antéroventral (Figs.II.2&4). On retrouve une forme similaire chez *Lufengosaurus* et *Melanorosaurus*. *Coloradisaurus* et *Massospondylus* ont également des narines subtriangulaires.

La narine du spécimen d'Ha Noosi est étendue antéropostérieurement. Sa hauteur maximale représente environ 70% de sa longueur maximale, laquelle équivaut à 80% de la longueur antéropostérieure de l'orbite (Tab.II.1). Parmi les taxons cités précédemment, *Melanorosaurus* est le seul, malgré sa mauvaise préservation, à présenter un allongement un peu similaire. Chez *Coloradisaurus* et *Massospondylus*, les narines sont nettement plus hautes.

Le bord antérieur de la narine se situe au niveau de la moitié postérieure du prémaxillaire. C'est l'état que l'on retrouve chez les sauropodes et la majorité des sauropodomorphes basaux, exception faite de *Aardonyx*, *Eoraptor* et *Mussaurus*. Le bord postérieur de la narine, quant à lui, est situé au-dessus

du processus antérieur du maxillaire, en avant du bord antérieur de la fenêtre antéorbitaire externe. Ces conditions se retrouvent chez tous les sauropodomorphes basaux, sauf *Jingshanosaurus*, chez qui le bord postérieur de la narine est au même niveau que le bord antérieur de la fenêtre antéorbitaire.
Le spécimen d'Ha Noosi possède une fosse périnarinaire visible, mais peu profonde comme chez tous les sauropodomorphes basaux. En effet, la fosse périnarinaire se creuse et ne devient bien marquée que chez certains groupes de sauropodes (Upchurch et al. 2004).

Fenêtre antéorbitaire externe.

Entre la narine et l'orbite se trouve la fenêtre antéorbitaire externe, qui se décompose en fosse antéorbitaire et fenêtre antéorbitaire interne. La fosse antéorbitaire est présente chez tous les sauropodomorphes basaux alors qu'on ne la trouve plus chez les Sauropoda (Galton & Upchurch 2004 ; Upchurch et al. 2004).
La fenêtre antéorbitaire externe est pentagonale, avec des angles arrondis. Cette forme est proche de ce que l'on observe chez *Leyesaurus*, *Plateosaurus*, ou encore *Melanorosaurus*. À l'inverse, certains spécimens tels que *Riojasaurus* (ULR 56) ont une fenêtre très circulaire. Sur le spécimen d'Ha Noosi, la longueur antéropostérieure maximale de la fenêtre équivaut à approximativement 85% du diamètre longitudinal de l'orbite (Tab.II.1). En vue latérale, son bord ventral est parallèle à la rangée dentaire (Figs.II.2&4).
La fosse antéorbitaire est délimitée par une arête nette sur le tiers ventral du processus ascendant du maxillaire. Cette délimitation bien marquée s'estompe et n'est plus visible sur les deux tiers les plus distaux du processus. Cette morphologie s'oppose à ce qui est observé chez *Lamplughsaura*, *Leyesaurus* ou encore *Plateosaurus*, chez lesquels l'arête du processus ascendant du maxillaire délimitant la fosse antéorbitaire est très nette sur toute la longueur de ce dernier. Sur le spécimen d'Ha Noosi, la fosse antéorbitaire est de taille réduite par rapport à l'ensemble de la fenêtre antéorbitaire externe. Il s'agit du cas le plus commun chez les sauropodomorphes basaux (Galton & Upchurch 2004). Antérieurement, la fosse a une forme de demi-lune, le bord postérieur du processus ascendant du maxillaire étant fortement concave postérieurement. Ceci est observé chez plusieurs autres spécimens de sauropodomorphes basaux, dont *Adeopapposaurus*, *Anchisaurus*, *Leyesaurus*, *Massospondylus* et *Xixiposaurus*. Ventralement, la cloison médiale de la fosse occupe la moitié antérieure de la fenêtre antéorbitaire externe. Sur la moitié postérieure, le maxillaire ne porte plus de fosse. La fosse antéorbitaire réapparaît cependant sur le lacrymal, formant une petite dépression triangulaire sur le premier quart de sa branche ventrale (Figs.II.2&4). Chez tous les sauropodomorphes basaux à l'exception d'*Eoraptor* et *Pampadromaeus*, la partie lacrymale de la fosse antéorbitaire occupe moins de la moitié de la hauteur de l'os.

La fenêtre antéorbitaire interne est triangulaire, à peine plus longue que haute. Des fenêtres triangulaires sont aussi observables chez *Jingshanosaurus*, *Massospondylus* et *Mussaurus* (MPM-PV 1813/4), mais elles sont dans ces trois cas plus hautes que longues. Les cas les plus proches du spécimen d'Ha Noosi semblent être *Adeopapposaurus* et *Leyesaurus*, bien que la déformation des crânes ne permette pas d'en juger avec certitude.

Orbite.

Les marges antérieure et postérieure de l'orbite sont formées, respectivement, par le préfrontal et le lacrymal antérieurement et le postorbitaire postérieurement. En vue dorsale, le bord ventral de l'orbite est très légèrement convexe latéralement alors que son bord dorsal est fortement concave (Fig.II.9). L'orbite du spécimen a servi de référence au cours de la rétrodéformation. Ovale sur le fossile tel qu'il a été trouvé, elle a servi de point de repère pour juger de la justesse des contraintes appliquées, en posant l'hypothèse de base qu'elle devait être circulaire. Et pour cause, il s'agit de l'unique condition connue chez les sauropodomorphes basaux, étant donné que tous les spécimens, à l'exception de *Jingshanosaurus* qui a un crâne très modifié, présentent une orbite circulaire.

Sur le spécimen d'Ha Noosi, les anneaux sclérotiques ne sont pas en place. Une plaque a été préservée du côté gauche du crâne. Cette dernière, d'environ 1,5 cm sur 1,5 cm, se trouve posée sur le processus postérolatéral du prémaxillaire, sur le bord ventral de la narine externe.

Fenêtres temporales.

La fenêtre infratemporale est l'ouverture la plus postérieure sur le crâne en vue latérale. Son coin antéroventral s'étend légèrement sous l'orbite. Le bord ventral de la fenêtre est orienté très légèrement postéroventralement. Cette disposition se retrouve chez d'autres sauropodomorphes basaux tels que *Adeopapposaurus*, *Lufengosaurus*, *Massospondylus* ou *Riojasaurus*. Chez certains genres, en revanche, l'inclinaison du bord ventral de la fenêtre est nettement plus marquée ventralement. C'est par exemple le cas de *Coloradisaurus* ou de *Plateosaurus*.

Sur le spécimen original, la fenêtre infratemporale a une forme de sablier alors que, sur le spécimen rétrodéformé, le bord antérieur se redresse et ne présente plus qu'une légère concavité. Les angles postérodorsal et postéroventral de la fenêtre sont aigus dans tous les cas, l'angle antérodorsal mesure un peu plus de 90° dans les deux cas également. En revanche, le coin antéroventral de la fenêtre qui présente un angle plutôt aigu avant rétrodéformation mesure environ 90° après celle-ci (Figs.II.2&4). La hauteur de la fenêtre infratemporale équivaut à environ 80% de la hauteur du crâne au même niveau. La fenêtre est bordée ventralement par le jugal et le quadratojugal et dorsalement par le squamosal et le postorbitaire. Ces derniers forment également le bord latéral des fenêtres supratemporales.

Figure II.7. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. Échelle de 10 cm.

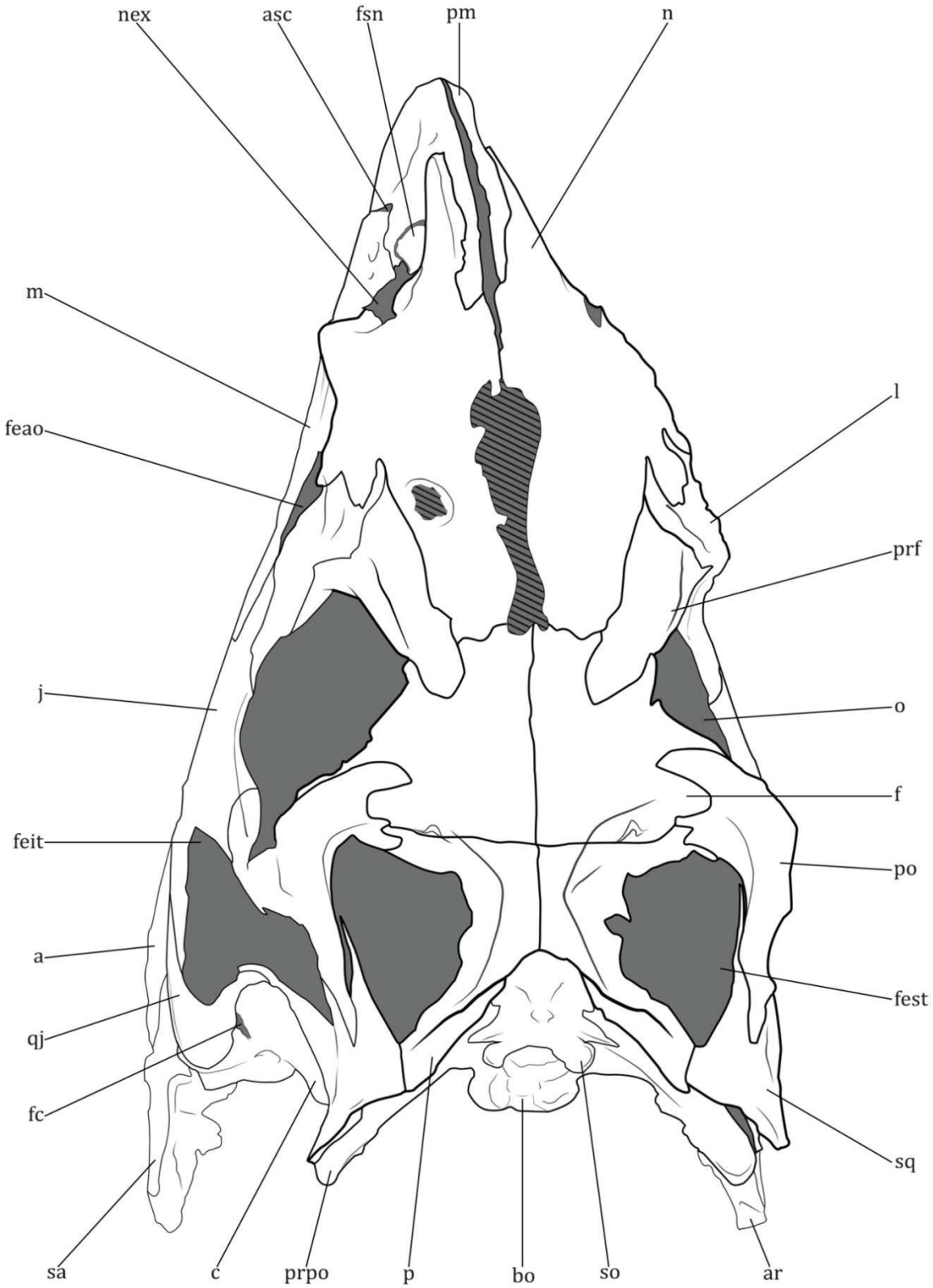


Figure II.8. Dessin du crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. Légendes : **a** : angulaire – **ar** : articulaire – **asc** : anneau sclérotique – **bo** : basioccipital – **c** : carré – **d** : dentaire – **f** : frontal – **fc** : fosse du carré – **feao** : fenêtre antéorbitaire – **feit** : fenêtre infratemporale – **fest** : fenêtre supra-temporale – **fme** : fenêtre mandibulaire externe – **fsn** : foramen sous narinaire – **j** : jugal – **l** : lacrymal – **m** : maxillaire – **n** : nasal – **nex** : narine externe – **o** : orbite – **p** : pariétal – **pm** : prémaxillaire – **po** : postorbitaire – **prf** : préfrontal – **prpo** : processus paroccipital – **qj** : quadratojugal – **sa** : surangulaire – **so** : supraoccipital – **sq** : squamosal.

Figure II.9. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) rétrodéformé en vue dorsale. Échelle de 10 cm.

Figure II.10. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) rétrodéformé en vue ventrale. Échelle de 10 cm.

Les fenêtres supratemporales sont semi-circulaires (ou triangulaires avec des sommets arrondis) et bien enfoncées dans le toit crânien, comme chez la plupart des sauropodomorphes basaux. Les quelques taxons à faire exception sont *Massospondylus*, qui présente des fenêtres ovales et *Coloradisaurus* et *Yimenosaurus* (Bai et al. 1990) qui ont des fenêtres supratemporales circulaires, c'est-à-dire bordées par une marge latérale convexe alors qu'elle est habituellement rectiligne. Les fosses supratemporales s'étendent sur la partie postérieure des frontaux et la partie médiale des pariétaux (Fig.II.9).

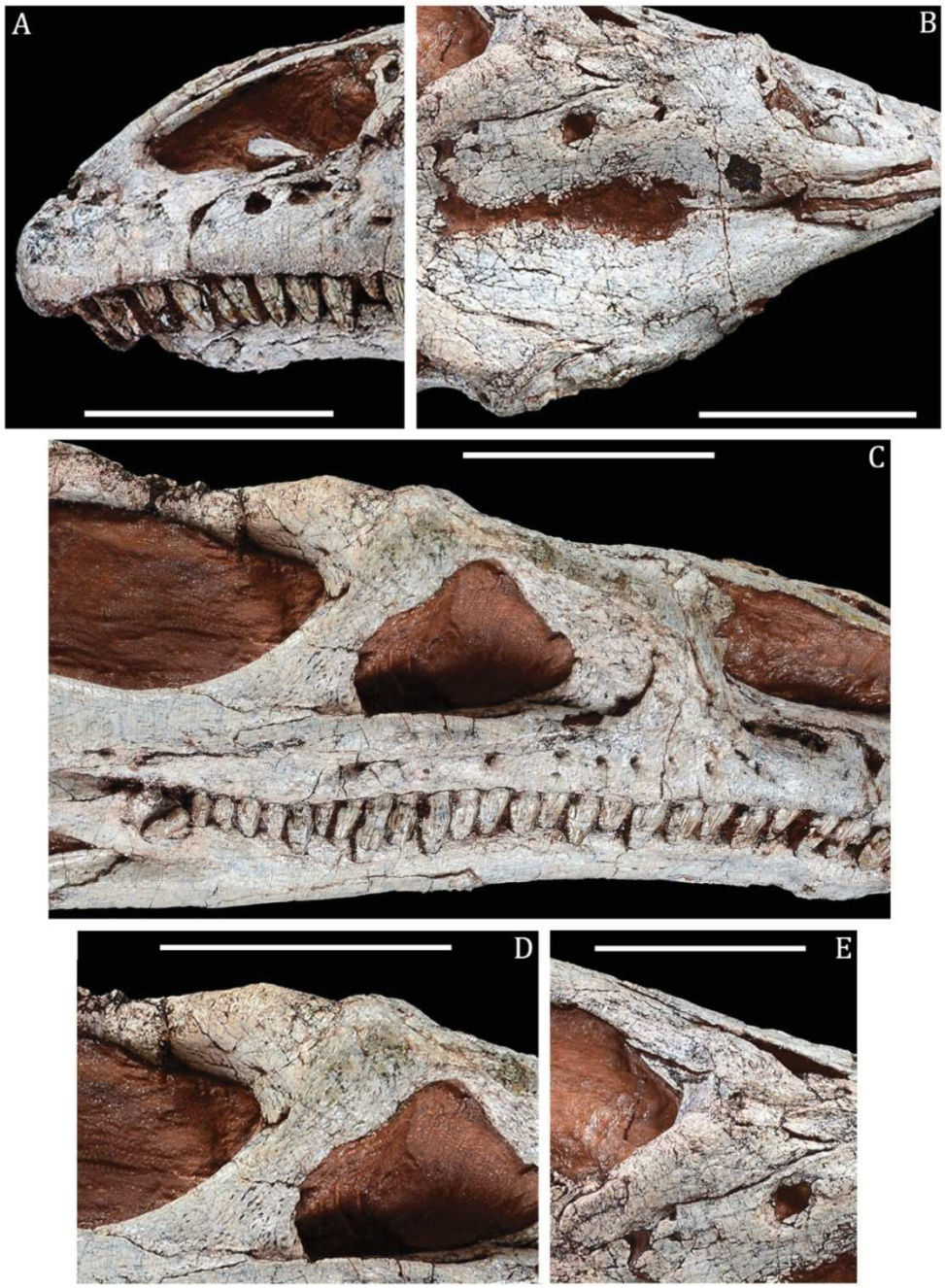


Figure II.11. Vues rapprochées de différents os du toit crânien du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Prémaxillaire gauche. **[B]** Nasaux. **[C]** Maxillaire droit. **[D]** Lacrymal droit. **[E]** Préfrontal gauche. Échelles de 5 cm.

Toit crânien

Prémaxillaire.

Les deux prémaxillaires sont complets. Leurs faces latérales sont un peu enfoncées, particulièrement à l'avant (Figs.II.2&4). Les deux processus dorsaux, normalement en contact, sont séparés par de la matrice (Fig.II.7).

Le prémaxillaire consiste en un corps principal subrectangulaire et en deux processus qui partent vers l'arrière : un dorsal et un postérolatéral (Fig.II.11A).

Un foramen nourricier (de l'ordre de quelques millimètres de diamètre) est visible sur chaque prémaxillaire, sur la partie latérale de l'os, à la base du processus dorsal. Ce type de foramen ne s'observe pas chez beaucoup d'autres sauropodomorphes basaux. *Massospondylus* n'en a pas, mais on peut distinguer quelque chose d'analogue chez *Adeopapposaurus* et *Unaysaurus*. Chez *Plateosaurus*, un foramen similaire a été observé, mais cela n'a pas été signalé dans la description de Galton (1985a). Sur le spécimen d'Ha Noosi, la surface abîmée de l'os sur les prémaxillaires ne permet pas d'affirmer avec certitude qu'il y avait davantage de foramens, comme c'est le cas chez *Adeopapposaurus*.

Sous les narines externes, le corps principal du prémaxillaire est subrectangulaire, c'est-à-dire plus long que haut en vue latérale. Le bord antérieur du prémaxillaire est convexe, son extrémité distale est orientée ventralement par rapport à la rangée dentaire. Ce caractère se retrouve chez d'autres sauropodomorphes basaux de manière plus ou moins marquée, mais jamais aussi prononcée que sur le spécimen d'Ha Noosi. *Plateosaurus* et *Unaysaurus* présentent aussi cette orientation ventrale de l'extrémité du prémaxillaire. À l'inverse, *Aardonyx*, *Massospondylus* ou *Riojasaurus* ont un prémaxillaire très rectiligne.

Le processus dorsal du prémaxillaire mesure environ 60 mm de long (le long de sa courbure) et est orienté postérodorsalement sur toute sa longueur, suivant un angle de 40° environ par rapport à la rangée dentaire du prémaxillaire. Chez quelques taxons comme *Aardonyx*, *Lamplughsaura* ou *Massospondylus*, cet angle est nettement plus élevé, particulièrement chez *Aardonyx* où il avoisine les 80°. En vue dorsale, le processus dorsal du prémaxillaire du spécimen d'Ha Noosi s'élargit transversalement distalement. En vue latérale, on observe un aplatissement dorsoventral distal. La forme du processus dorsal est assez homogène d'un taxon à l'autre.

Le processus postérolatéral du prémaxillaire est une lame très fine dorsoventralement (< 1 mm) qui forme le bord ventral de la narine extérieure. Le processus est complet du côté droit du crâne et sa partie dorsale forme une surface plane qui participe à la fosse narinaire. Ce processus postérolatéral est large à sa base et se rétrécit distalement. En vue latérale gauche, il recouvre en grande partie le processus antérieur du maxillaire et s'arrête à 5 mm du coin postéroventral de la narine externe. En

vue latérale droite, le maxillaire sépare le prémaxillaire du nasal sur quelques millimètres. Le côté droit étant le moins abîmé, on peut estimer qu'il n'y a pas de contact entre le processus postérolatéral du prémaxillaire et le processus antéroventral du nasal. Chez les prosauropodes, le contact prémaxillaire-nasal sous la narine est très rare, on le retrouve uniquement chez *Efraasia*, *Eoraptor* et *Plateosaurus*.

Le processus postéromédial du prémaxillaire n'est pas visible sur ce spécimen.

Le foramen sous narinaire est plus grand que le foramen antérieur. Il forme une encoche dans le prémaxillaire, située sur la suture avec le maxillaire. Sur l'axe dorsoventral du corps principal du prémaxillaire, le foramen sous narinaire est à égale distance du bord ventral de la narine externe et de la rangée dentaire.

Sur le spécimen d'Ha Noosi, le prémaxillaire porte cinq dents. Quatre, écrasées vers l'arrière, sont visibles du côté gauche du crâne car la première alvéole du prémaxillaire est vide. Du côté droit, les cinq dents sont en place et un peu décalées postérieurement. Le spécimen d'Ha Noosi est un des rares prosauropodes à avoir cinq dents avec *Melanorosaurus* et *Plateosaurus*. Tous les autres taxons dont le prémaxillaire est connu ont quatre dents sur celui-ci. Des deux côtés, les dents sont de taille à peu près égale et la première alvéole est quasiment au contact de la suture des deux prémaxillaires. Malgré la présence de foramens au-dessus des dents 1 et 2, on ne peut inférer la présence d'un bec ou d'une gaine kératineux (Sereno 2007), en se basant sur la seule observation du prémaxillaire.

Maxillaire.

Les deux maxillaires sont complets. Le maxillaire droit n'a subi quasiment aucune déformation mis à part un aplatissement dorsoventral. Il présente une petite fissure verticale au niveau de son processus dorsal (Figs.II.2&11C). Le maxillaire gauche est un peu plus abîmé que le droit, notamment sur sa partie antérieure en contact avec la narine. Son processus dorsal est en partie dissimulé par un glissement du nasal (Fig.II.4).

Le maxillaire fait 175 mm de longueur maximale du côté gauche, 180 du côté droit. En vue latérale, c'est un os allongé que nous décomposons ici en quatre parties : un processus antérieur allongé qui s'articule avec le prémaxillaire, un processus dorsal recourbé vers l'arrière qui entre en contact avec le nasal et le lacrymal, un corps central situé sous la fenêtre antéorbitaire et un processus postérieur qui entre en contact avec le jugal (Fig.II.11C).

Le processus antérieur du maxillaire est subrectangulaire, plus long antéropostérieurement que haut dorsoventralement. Quatre taxons présentent un processus plus haut que long : *Eoraptor*, *Melanorosaurus* et *Pampadromaeus*. Les bords dorsal et ventral du processus antérieur sont quasiment parallèles. Il s'agit là de la disposition la plus courante chez les sauropodomorphes basaux,

les seuls taxons ne présentant pas des bords parallèles étant des taxons basaux tels qu'*Eoraptor* ou *Efraasia*. La partie dorsale du processus antérieur du maxillaire est presque horizontale, elle participe à la fosse périnarinaire et est en partie recouverte par le processus postérolatéral du prémaxillaire. Du côté gauche, trois foramens neurovasculaires de grande taille (environ 5 mm de diamètre pour le plus grand) se trouvent sur la partie dorsale du processus antérieur, juste au-dessous la fosse narinaire, où se situe généralement le foramen maxillaire antérieur (Wilson & Sereno 1998 : fig. 5A). Du côté droit, deux foramens sont visibles au même niveau. Des deux côtés, les foramens sont situés dans un sillon d'environ 25 mm de long qui court le long de la marge dorsale du processus antérieur, juste en dessous de la fosse narinaire. Ce sillon, associé à des foramens de grande taille, ne se retrouve chez aucun autre taxon. Au même endroit, on observe également ce qui semble être un sillon chez *Sarahsaurus* et *Adeopapposaurus*, mais sans la présence d'un ou plusieurs foramens de grande taille plus antérieurement. Cette structure pourrait être homologue au sillon que l'on observe autour du foramen maxillaire antérieur chez certains sauropodes (Tschopp et al. 2015 : fig. 5, caractère 8). Un autre sillon connu chez les prosauropodes, principalement chez *Plateosaurus*, encadre les foramens présents sur le plancher de la fenêtre antéorbitaire (Wilson & Sereno 1998 : p. 46). Il est également présent sur le spécimen d'Ha Noosi.

Le processus antéromédial du maxillaire n'est pas visible sur ce spécimen.

Le bord dorsal de la partie antérieure du maxillaire présente un point d'inflexion situé au niveau du coin postéroventral de la narine qui démarque le processus antérieur du processus dorsal.

Le processus dorsal du maxillaire est recouvert dorsalement par le nasal, sauf à son extrémité distale, où il est surplombé par le lacrymal sur 1 cm. Du côté gauche du crâne, le nasal a glissé et dissimule donc une partie du maxillaire. En revanche du côté droit, le nasal est en place et recouvre le processus dorsal du maxillaire sur la zone antérieure où ils s'articulent. Plus postérieurement, le nasal se projette légèrement latéralement et surplombe le maxillaire jusqu'à son contact avec le lacrymal. La longueur antéropostérieure de la base du processus dorsal du maxillaire correspond à environ 15% de sa longueur totale. Le premier tiers du processus est orienté suivant un angle de 70° environ par rapport à la rangée dentaire. Les deux tiers suivants sont orientés très postérieurement, l'angle par rapport à la rangée dentaire atteignant environ 25° après le point d'inflexion. Plus de la moitié de la surface latérale du processus dorsal correspond à la lame médiale qui forme la fosse antéorbitaire. La lame est très large antéropostérieurement comme c'est le cas notamment chez *Melanorosaurus*, *Plateosaurus* ou *Unaysaurus*, et au contraire de ce qui est observé chez *Adeopapposaurus*, *Anchisaurus* ou *Xixiposaurus*. En vue latérale, la lame médiale a une forme de croissant avec une concavité postérieure marquée. Cette concavité très marquée est aussi visible chez *Adeopapposaurus*, *Anchisaurus* et *Lufengosaurus* et, dans une moindre mesure, *Eoraptor* ou *Massospondylus*. À l'inverse, des genres comme *Melanorosaurus*, *Plateosaurus*, *Unaysaurus* ou

Xixiposaurus ont le bord postérieur de la fosse antéorbitaire toujours concave, mais de manière bien moins accentuée.

La lame latérale s'individualise à mi-hauteur du processus dorsal du maxillaire. Elle se poursuit antéroventralement puis ventralement et délimite ainsi antérieurement la fosse antéorbitaire. Elle se poursuit ensuite beaucoup plus discrètement sur le bord antéroventral de la fosse antéorbitaire avant d'être de nouveau bien marquée postéroventralement sur les trois derniers quarts de celle-ci.

Le plancher de la fenêtre antéorbitaire (visible du côté gauche du crâne) comprend un sillon dont il a déjà été question plus haut et une fine lame qui borde ce sillon médialement. Ce sillon d'environ 30 mm de long et dans lequel on distingue un à deux foramens, est normalement relié à un canal dans le maxillaire où débouchent tous les foramens neurovasculaires visibles sur les faces latérales des maxillaires. Il est également connu chez un spécimen de *Plateosaurus* (AMNH 6810) (Wilson & Sereno 1998), mais n'a pas été observé sur le spécimen étudié à Berlin (MB.R.1937). On retrouve une structure identique chez certains ornithischiens basaux tels que *Lesothosaurus* (Norman et al. 2004). La lame qui borde le sillon médialement part de la fosse antéorbitaire. En vue dorsale, elle a une épaisseur transverse à peu près constante. Elle n'est pas visible en vue latérale, car dissimulée par le corps central du maxillaire.

En vue latérale, le corps central du maxillaire est subrectangulaire : la rangée de foramens neurovasculaires qu'il porte est parallèle au bord ventral de la fosse antéorbitaire. Cette rangée s'aligne à égale distance des bordures dorsale et ventrale du corps central du maxillaire. Les foramens portés par le processus antérieur du maxillaire dont il a été question plus haut ne sont pas considérés ici car, du fait de leur position et de leur absence chez la plupart des autres taxons de sauropodomorphes basaux, ils semblent relever d'une autre structure, ou tout du moins déboucher dans un autre canal que les foramens de la rangée dont on parle ici. Des deux côtés du crâne, la rangée compte sept foramens. Les six premiers font 2 à 3 mm de diamètre sur le maxillaire droit, et plutôt 3 à 4 mm sur le gauche. Des deux côtés du crâne, on observe également deux foramens plus petits, placés ventralement à la rangée. Le nombre de foramens de la rangée principale est variable selon les taxons, parfois même selon les spécimens, on en compte par exemple six ou huit chez *Adeopapposaurus*, six ou sept chez *Massospondylus* et cinq chez *Sarahsaurus*. Sur le spécimen d'Ha Noosi, des deux côtés du crâne, le foramen le plus antérieur sur le corps central du maxillaire est situé sous son processus dorsal, au niveau de la bordure postérieure de la narine. Le foramen le plus postérieur se trouve sous le lacrymal du côté gauche, et au niveau du coin postéroventral de la fenêtre antéorbitaire du côté droit. Des deux côtés, tous les foramens de la rangée semblent s'ouvrir antérieurement. Malgré la compression dorsoventrale du crâne, le plus grand foramen de chaque rangée reste le plus postérieur, comme c'est le cas chez tous les sauropodomorphes basaux (Wilson & Sereno 1998).

Sur la partie postérieure du corps central du maxillaire, juste au-dessus du foramen le plus postérieur, le spécimen d'Ha Noosi présente un bourrelet visible des deux côtés du crâne, particulièrement du côté droit. Le seul équivalent connu semble être une arête longitudinale postérieure qui était, jusqu'à présent, propre à *Lufengosaurus* (Barrett et al. 2005).

Le processus postérieur du maxillaire est subtriangulaire en vue latérale. Il entre en contact avec le jugal, qu'il recouvre en partie, non pas par l'intermédiaire d'une suture rectiligne orientée antérodorsalement à postéroventralement comme c'est le cas chez tous les autres taxons, mais via une suture en forme de Z. Des deux côtés, le maxillaire dispose donc d'un processus postérieur bifide. Sa première branche, la plus dorsale, est encerclée dorsalement et ventralement par le jugal. Elle mesure environ 30 mm et s'arrête sous le premier quart de l'orbite. La seconde branche borde ventralement le jugal. Elle s'étend sur environ 70 mm et s'arrête sous la deuxième moitié de l'orbite.

Il y a 27 alvéoles dentaires sur le maxillaire. Le maxillaire gauche porte 26 dents au total, la 19e est sortie de son alvéole et est préservée sur le dentaire. À côté de celle-ci, un fragment qui semble provenir d'une autre dent est visible également (Fig.II.4). Le maxillaire droit porte 23 dents, la dernière étant sortie de son alvéole et placée sur le dentaire. Sur les 27 alvéoles du maxillaire droit, ce sont les dents les plus postérieures qui ne sont pas restées en place (Figs.II.2&11C). Le nombre de dents maxillaires est variable chez les prosauropodes. On en compte par exemple environ 22 chez *Massospondylus* et 29 chez *Plateosaurus*.

Nasal.

Les deux nasaux sont légèrement enfoncés dans le crâne, sans doute du fait de la pression exercée par les couches sédimentaires. Le décalage issu de la compression est bien visible au niveau de plusieurs contacts, les plus évidents étant ceux avec les maxillaires et les prémaxillaires, particulièrement du côté gauche du crâne. D'abord séparés par les deux processus dorsaux du prémaxillaire, les nasaux entrent ensuite en contact sur quelques centimètres avant d'être séparés par de la matrice sur tout le reste de leur longueur, jusqu'au contact avec les frontaux. Alors que la surface des processus antérieurs est bien conservée, la majorité de la surface dorsale des nasaux est microfracturée. Une petite fissure, dans la continuité de celle déjà décrite sur le maxillaire droit, parcourt les nasaux transversalement et s'interrompt sur le nasal gauche. Sur ce dernier, on observe deux perforations, dont une très circulaire qui semble d'origine biologique. La seconde a été faite au cours du dégagement du spécimen sur le terrain (Figs.II.7&11B). Le processus latéral du nasal gauche est cassé et a glissé sur le processus dorsal du maxillaire (Fig.II.4).

Médialement, les nasaux présentent une concavité et ne sont pas en contact sur environ 70 mm. Cette concavité longitudinale est décrite chez *Massospondylus* (Sues et al. 2004) et

Melanorosaurus (Yates 2007a), et elle est aussi observée chez *Efraasia*, *Plateosaurus* et *Xixiposaurus*. Chaque os nasal est en contact avec le prémaxillaire antérieurement, le maxillaire latéralement et le lacrymal, le préfrontal puis le frontal postérieurement.

Sur le spécimen d'Ha Noosi en vue dorsale, le nasal est allongé, environ trois fois plus long que large (Fig.II.7). Il représente environ la moitié de la longueur totale antéropostérieure du toit crânien. Chez la plupart des autres sauropodomorphes basaux à l'exception de *Plateosaurus*, le nasal fait moins de la moitié de la longueur du crâne.

En vue latérale, la surface dorsale du nasal présente une légère concavité postérieurement à la narine (Figs.II.2&4). Cet état de caractère s'observe également chez *Coloradisaurus*, *Eoraptor*, *Lufengosaurus*, *Massospondylus* et *Plateosaurus*. Latéralement, le nasal participe au bord dorsal de la fosse antéorbitaire surplombant celle-ci, mais ne dissimulant pas pour autant le contact maxillaire-lacrymal en vue latérale. C'est aussi le cas chez *Adeopapposaurus, Lufengosaurus, Melanorosaurus, Mussaurus, Sarahsaurus* et *Xixiposaurus*. Chez *Massospondylus* et *Plateosaurus*, par exemple, le nasal dissimule le contact maxillaire-lacrymal.

Antérieurement, le processus antérieur du nasal forme la bordure dorsale de la narine externe. En vue dorsale, il est subtriangulaire et recouvert médialement par le processus dorsal du prémaxillaire. En vue latérale, le processus antérieur forme une fine lame dont l'épaisseur dorsoventrale va en diminuant antérieurement. Il est séparé dorsalement du prémaxillaire par une mince inclusion de matrice. Le processus latéral du nasal est subtriangulaire en vue latérale et recouvre en partie le processus dorsal du maxillaire. Ce processus forme la marge postérieure de la narine externe, sans pour autant entrer en contact avec le prémaxillaire, le corps principal du maxillaire faisant la jonction entre les deux. Sur le spécimen d'Ha Noosi, les processus antérieur et latéral du nasal ont une largeur maximale à leur base à peu près égale. Le processus postérolatéral est visible en vue latérale comme en vue dorsale. Il est court et recouvre en partie le lacrymal antérieurement. En vue dorsale, le processus postérolatéral du nasal a une forme subovale. Postérieurement, le nasal ne présente pas de convexité marquée, la suture avec le frontal est rectiligne.

Lacrymal.

Les deux lacrymaux sont complets. Alors que le droit présente une surface osseuse relativement lisse (Figs.II.2&11D), le lacrymal gauche est microfracturé. Ce dernier possède également une petite cavité sur sa surface dorsale, près de la suture avec le préfrontal, qui doit être apparue *post mortem* (Fig.II.4).

Le lacrymal est en forme de L inversé du fait de sa branche nasale développée antérieurement. Il mesure environ 45 mm de hauteur maximale (65 à 70 en suivant l'axe principal de l'os), pour une

longueur antéropostérieure maximale de 41 mm. C'est un os relativement long si l'on considère son axe principal et il équivaut à environ 75% de la hauteur antéorbitaire du crâne. Il est situé entre la fenêtre antéorbitaire antérieurement et l'orbite postérieurement. La partie dorsale du lacrymal entre en contact avec le maxillaire et le nasal antérieurement et avec le préfrontal postérieurement. La partie ventrale de l'os s'articule avec le jugal et, dans une moindre mesure, avec le maxillaire (Fig.II.11D).

En vue antérieure, la surface latérale de l'os est légèrement sinusoïdale, sa partie dorsale est convexe et sa partie ventrale apparaît concave (Fig.II.5). En vue latérale, la branche ventrale du lacrymal apparaît concave antérieurement et postérieurement. L'extrémité ventrale du lacrymal est située plus postérieurement que son extrémité dorsale, la branche ventrale forme ainsi un angle de 45° avec la rangée dentaire. L'extrémité ventrale de l'os est allongée antéropostérieurement, alors que la largeur minimale du lacrymal en vue latérale est de 10 mm environ, elle passe à 40 mm environ au niveau de l'articulation avec le jugal. Seule la partie la plus antérieure de l'extrémité ventrale du lacrymal entre en contact ventralement avec le maxillaire sur environ 5 mm. C'est également dans cette zone antéroventrale que le lacrymal participe à la fosse antéorbitaire sur une surface subtriangulaire de 10 mm de long pour 13 mm de haut.

En vue de trois quarts, l'épaisseur transverse du lacrymal est bien visible et est à peu près équivalente à la largeur antéropostérieure minimale de l'os.

Dorsalement, la branche nasale du lacrymal se projette vers l'avant. Du fait de cette projection, le lacrymal encadre la fenêtre antéorbitaire postérodorsalement. La branche nasale, même si elle est allongée, équivaut à moins de la moitié de la branche ventrale. Latéralement, une lame reliant la branche ventrale à la branche nasale dissimule le coin postérodorsal de la fenêtre antéorbitaire.

Contrairement à ce qui est observé chez la plupart des sauropodomorphes basaux à l'exception de *Melanorosaurus*, la branche nasale du lacrymal est bifide distalement en vue dorsale. Le processus postérolatéral du nasal s'emboîte entre les deux pointes du lacrymal sur 20 mm environ. Chez *Melanorosaurus*, cet emboîtement est moins profond et visible seulement en vue latérale. Le spécimen d'Ha Noosi est le seul sauropodomorphe basal à présenter un tel caractère avec, contrairement à *Melanorosaurus*, une pointe médiale très développée.

Postéromédialement, le lacrymal est longé par le préfrontal sur quasiment toute sa hauteur.

Préfrontal.

La surface osseuse des deux préfrontaux est bien préservée. La partie la plus abîmée de ces os est le processus postérieur qui s'introduit dans les frontaux et qui est un peu plus fracturé que le reste de l'os, du fait de sa fine épaisseur (Figs.II.7&11E).

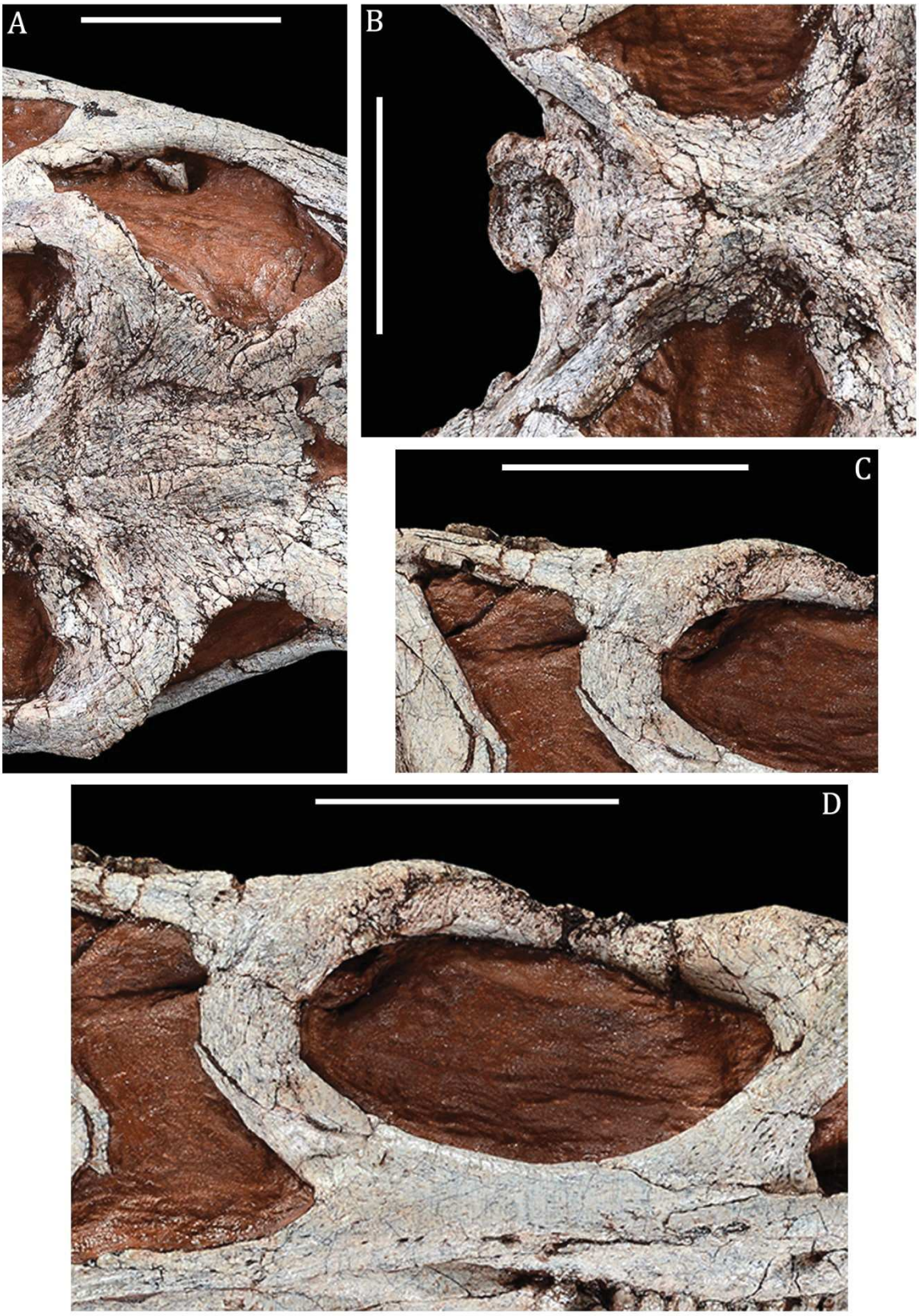


Figure II.12. Vues rapprochées de différents os du toit crânien du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Frontaux. **[B]** Pariétaux. **[C]** Postorbitaire droit. **[D]** Jugal droit. Échelles de 5 cm.

Le préfrontal fait approximativement 55 mm de long, soit environ 85% de la longueur du frontal et 79% du diamètre antéropostérieur de l'orbite. Le spécimen d'Ha Noosi et *Massospondylus* sont les sauropodomorphes basaux qui présentent les valeurs les plus élevées pour le rapport préfrontal-orbite. Tous les autres taxons ont des valeurs allant de 62 à 75%. La largeur transverse maximale du préfrontal est de 20 mm, soit 20% de la largeur du crâne au même niveau. En vue dorsale, le préfrontal a une forme subtriangulaire (Fig.II.11E).

Dorsalement, la surface antérolatérale du préfrontal s'articule avec le lacrymal en le recouvrant partiellement. La surface postérolatérale du préfrontal forme le bord antérodorsal de l'orbite et son bord postérieur est en contact avec le frontal. En vue latérale, cette surface a une forme subtriangulaire et une texture légèrement rugueuse (Figs.II.2&4).

En vue dorsale, le bord médial du préfrontal est oblique par rapport au plan sagittal. Il s'agit de l'état de caractère que l'on retrouve le plus souvent au sein des prosauropodes. Certains genres, tels que *Coloradisaurus*, *Melanorosaurus*, *Plateosaurus* ou *Yunnanosaurus* ont un bord médial parallèle au plan sagittal. Sur le spécimen d'Ha Noosi, la surface médiale du préfrontal entre en contact avec le nasal jusqu'à l'extrémité postérieure de celui-ci. Postérieurement elle s'insère dans le frontal. Ce processus postérieur en forme de languette recouvre le frontal sur environ 1,5 cm. En vue latérale, le frontal s'insère sous le préfrontal.

La surface dorsale du préfrontal est très légèrement convexe transversalement et longitudinalement. Sa marge postéroventrale est concave en vue latérale étant donné qu'elle délimite l'orbite.

Le processus ventral du préfrontal, en plus de participer au bord antérieur de l'orbite, s'étend le long du bord postéromédial du lacrymal. De ce fait, il est très peu visible en vue latérale. Son extrémité distale, très effilée, se poursuit quasiment jusqu'à l'extrémité ventrale du lacrymal. Cette disposition se retrouve, de manière plus ou moins marquée, chez l'ensemble des sauropodomorphes basaux. À l'inverse, les sauropodes ne présentent pas d'extension ventrale du préfrontal.

Frontal.

Les frontaux sont relativement plats, mais tout comme les nasaux, légèrement enfoncés du fait de la compression dorsoventrale subie par le fossile. Ce sont les os, avec les pariétaux, les plus abîmés du crâne : ils sont très microfracturés et de nombreuses stries sont visibles sur leur surface dorsale (Figs.II.7&12A). Cela s'explique probablement par le fait que frontaux et pariétaux forment le toit crânien, la partie la plus haute et la plus exposée du crâne, et donc la plus susceptible de subir les effets d'une compression dorsoventale des couches sédimentaires.

Les frontaux font environ 65 mm de largeur maximale, pour 60 mm de long. Ils sont étroitement soudés entre eux et la suture interfrontale est rectiligne (Fig.II.12A).

Le frontal partage des sutures avec le nasal et le préfrontal antérieurement, le pariétal postérieurement et le postorbitaire latéralement. En vue latérale, le frontal est visible sous le postorbitaire, formant la marge dorsale de l'orbite sur environ 20 mm (Figs.II.2&4). Au total, il participe à environ 60% de la marge dorsale de la fosse orbitaire, ce qui correspond aux valeurs les plus souvent observées chez les sauropodomorphes basaux (la plupart des taxons se situent entre 48 et 74%). Le seul taxon à se démarquer est *Adeopapposaurus* (87%).

En vue dorsale, le frontal s'évase postérieurement car le bord latéral de l'os se projette de plus en plus latéralement le long du bord dorsal de l'orbite. Le bord antérieur des frontaux est droit sur sa partie médiale et a une forme de V sur sa partie latérale du fait de l'insertion, de part et d'autre, des préfrontaux. Contrairement à ce qui est observé chez d'autres taxons comme *Melanorosaurus* ou *Plateosaurus*, le frontal ne s'immisce pas entre le nasal et le préfrontal sur le spécimen d'Ha Noosi. La suture postérieure des frontaux avec les pariétaux est rectiligne. Postérolatéralement, leur suture avec les postorbitaires est sinusoïdale.

Sur ce spécimen, le frontal ne participe pas à la fenêtre supratemporale, comme c'est le cas chez tous les sauropodomorphes. En revanche, le frontal forme la partie antérieure de la fosse supratemporale. C'est ce qui est le plus souvent observé chez les sauropodomorphes basaux, exception faite de *Coloradisaurus*, *Leyesaurus*, *Xixiposaurus* et *Yunnanosaurus*, pour lesquels le frontal est si avancé qu'il ne participe même pas à la fosse. Sur le spécimen d'Ha Noosi, une dépression accompagnée d'un petit foramen est visible dans le coin postérolatéral du frontal. Elle est bordée antérieurement par une fine lamine qui délimite la fosse supratemporale. Cette structure, pas toujours présente chez les sauropodomorphes basaux, se retrouve presque à l'identique chez *Plateosaurus*.

Pariétal.

Les pariétaux sont complets, mais sont également très microfracturés. Le pariétal droit est le plus abîmé des deux : deux dépressions sont visibles sur sa partie médiale, et l'extrémité distale de sa crête nucale est cassée (Figs.II.7&12B).

La paire de pariétaux non fusionnés, bordée de part et d'autre par les fenêtres supratemporales, surplombe la boîte crânienne. Ils sont plus longs que larges et représentent environ 25% de la longueur maximale du crâne. Chaque pariétal a une forme semi-circulaire en vue dorsale, et leur ligne de suture médiane est rectiligne (Fig.II.12B). La surface des pariétaux n'est pas plane, leur point le plus dorsal est visible en vue latérale. Aucun foramen pariétal n'est visible.

Le pariétal entre en contact antérieurement avec le frontal, antérolatéralement avec le postorbitaire, postérolatéralement avec le squamoasal et postérieurement avec le processus paroccipital et le supraoccipital.

Le processus antérolatéral du pariétal se suture, sur tout son bord antérieur, avec le frontal. Il entre en contact avec le postorbitaire latéralement, mais via une zone beaucoup plus restreinte. Ce processus, légèrement incliné antérodorsalement à postéroventralement, forme la cloison antérieure de la fosse supratemporale. Derrière celle-ci, le pariétal présente une constriction médiane avant de s'évaser à nouveau postérieurement.

La fine lame délimitant la fosse supratemporale apparue sur le frontal est ininterrompue au niveau de la suture avec le pariétal, et se prolonge sur le corps principal de ce dernier. Elle forme le bord médial, puis postérieur de la fosse.

La surface du pariétal formant la fosse supratemporale, peu inclinée sur sa partie antérieure, acquiert une inclinaison de plus en plus marquée vers la partie postérieure de l'os. Elle est quasiment verticale (suivant un angle proche de 90° par rapport au plan horizontal du crâne) sur le processus postérolatéral du pariétal. La crête ainsi formée s'étend sur toute la longueur du processus, jusqu'à l'extrémité postérieure du pariétal. Large de deux à trois millimètres seulement, elle fait environ un centimètre de haut.

La crête nucale du pariétal forme la cloison postérieure de la fosse supratemporale. Sa face antérieure est légèrement concave. En vue dorsale, la crête est droite, subrectangulaire et entre en contact avec le squamosal postérolatéralement. Elle est orientée suivant un angle de 45° environ par rapport à l'axe longitudinal du crâne. En vue latérale ou en vue postérieure, elle a une forme d'aile. En vue postérieure, la crête surplombe le supraoccipital sur environ un quart de sa longueur. Sur les trois quarts les plus latéraux, le contact se fait ventralement avec le processus paroccipital (Fig.II.18).

Sur le spécimen d'Ha Noosi, on ne distingue pas de fenêtre postpariétale comme c'est le cas chez certains taxons tels que *Anchisaurus*, *Coloradisaurus* ou *Sarahsaurus*. En revanche, de fines fenêtres postemporales peuvent être observées.

Jugal.

Les jugaux sont complets et très bien préservés d'un côté et de l'autre. Le jugal droit reste le mieux conservé des deux (Figs.II.2&12D), la surface osseuse du jugal gauche étant un peu plus usée et même complètement arrachée sur un petit patch d'à peine 1 cm sur 1 sur la partie postérieure de l'os (Fig.II.4).

Le jugal est un os relativement plat transversalement et allongé antéropostérieurement (sa longueur maximale représente environ 10 fois sa hauteur minimale). En vue latérale, il représente environ 35%

de la longueur totale du crâne et forme la majeure partie du bord ventral de l'orbite. Le jugal, triradié chez tous les sauropodomorphes basaux, présente une particularité sur son extrémité antérieure chez le spécimen d'Ha Noosi. Antérieurement, le jugal entre en contact avec le maxillaire sur sa partie ventrale et avec le lacrymal sur sa partie dorsale. Postérodorsalement, il est accolé au postorbitaire et postéroventralement, au quadratojugal (Figs.II.2&4).

Le processus antérieur du jugal s'étend du dessous de l'orbite jusqu'à la fenêtre antéorbitaire, qu'il contacte en un point seulement. Il parcourt en revanche toute la longueur de la partie lacrymale de la fosse antéorbitaire. L'extrémité antérieure du jugal est bifide sur le spécimen d'Ha Noosi. Cette morphologie, observée des deux côtés du crâne, est unique au sein des sauropodomorphes basaux, il s'agit d'une autapomorphie. La dichotomie du processus antérieur du jugal se fait au-dessous du bord ventral du lacrymal. La branche la plus dorsale est la plus allongée, elle s'étend jusqu'au coin postéroventral de la fenêtre antéorbitaire. La branche ventrale, elle, est beaucoup plus courte, faisant environ 25% de la longueur de la branche dorsale. Les deux branches ont des extrémités effilées. La partie plus postérieure du processus antérieur puis le corps principal du jugal s'élargissent dorsoventralement, postérieurement. Sur la partie ventrale du corps principal du jugal se trouvent cinq petits foramens.

L'extrémité postérieure du jugal est en forme de V. Les deux processus postérieurs forment un angle de 80° environ. Le processus postérodorsal du jugal est allongé et effilé. Il entre en contact avec le processus ventral du postorbitaire le long de la marge ventrale de ce dernier. Le processus postérodorsal du jugal forme la moitié ventrale du bord antérieur de la fenêtre infratemporale. Le processus postéroventral du jugal est effilé et s'articule avec la surface dorsale du processus jugal du quadratojugal. Ce caractère est très intéressant, car le contact entre le jugal et le quadratojugal ne se fait pas de la même manière chez tous les sauropodomorphes basaux. Ainsi, le spécimen d'Ha Noosi présente le même état que *Massospondylus*, tandis que *Lufengosaurus* et *Xixiposaurus* ont le jugal qui s'articule sur la surface ventrale du quadratojugal et que celui de *Plateosaurus* ou *Yunnanosaurus* est recouvert latéralement par le quadratojugal. Sur le spécimen d'Ha Noosi, le processus postéroventral du jugal s'étend sur les trois quarts antérieurs de la marge ventrale de la fenêtre infratemporale. La longueur de ce processus est variable selon les taxons, chez *Plateosaurus* ou *Sarahsaurus* le processus équivaut également aux trois quarts du bord de la fenêtre. Chez *Massospondylus* il apparaît un peu plus court et chez *Adeopapposaurus* encore davantage.

Postorbitaire.

Les postorbitaires sont tous les deux complets et leur surface osseuse est légèrement microfracturée (Figs.II.2&4). Sur les postorbitaires, les processus postérieurs et ventraux sont très exposés à la

déformation, car ils sont situés entre deux fenêtres et n'ont donc pas d'appui. Le postorbitaire gauche a son processus ventral complètement plié qui témoigne de la pression qui s'est exercée sur le crâne, et particulièrement de ce côté-là (Fig.II.4).

Le postorbitaire est un os robuste et triradié, situé entre l'orbite, la fenêtre infratemporale et la fenêtre supratemporale. Sa hauteur équivaut à environ 70% de sa longueur, après rétrodéformation. Les trois processus du postorbitaire sont à peu près équivalents en longueur, même si l'antérieur est un peu plus court antéropostérieurement du fait de la courbure qu'il présente. En vue latérale, le bord dorsal de l'os reliant les processus antérieur et postérieur est légèrement concave (Fig.II.12C). Cet état de caractère s'observe aussi chez certains taxons tels que *Coloradisaurus*, *Melanorosaurus* ou *Sarahsaurus*. À l'inverse, d'autres sauropodomorphes basaux comme *Anchisaurus*, *Massospondylus* ou *Xixiposaurus* présentent une concavité très marquée, presque équivalente à une marche, de la marge dorsale du postorbitaire.

Ventralement, le postorbitaire est en contact avec le jugal. Antérieurement, il l'est avec le frontal et le pariétal et postérieurement, il s'insère dans le squamosal.

Le processus antérieur du postorbitaire est recourbé médialement et posé sur la facette d'articulation du frontal. Son extrémité, qui pointe médialement, est divisée en deux branches. En vue dorsale, la plus antérieure est la plus longue, elle va en s'affinant légèrement et son extrémité est pointue. La branche la plus postérieure est plus courte, avec une extrémité plus large et bifide qui entre en contact avec le frontal et le pariétal. La partie postérodorsale du processus antérieur du postorbitaire participe à la fosse supratemporale.

Le bord antérieur du postorbitaire forme, avec son processus ventral, la marge postérodorsale de l'orbite. Il est relativement épais et rugueux, surtout sur sa partie la plus dorsale.

Le processus ventral délimite également la moitié dorsale du bord antérieur de la fenêtre infratemporale. En vue latérale, ce processus est recourbé vers l'avant, comme chez de nombreux autres sauropodomorphes basaux. Quelques genres comme *Anchisaurus*, *Coloradisaurus* ou *Jignshanosaurus* présentent un processus ventral relativement rectiligne. Chez le spécimen qui nous intéresse ici, le processus s'affine de sa base vers son extrémité, cette dernière étant effilée. Le processus ventral est fin transversalement et recouvre en partie le processus postérodorsal du jugal latéralement.

Le processus postérieur du postorbitaire est fin et triangulaire (le grand axe étant dirigé antéropostérieurement) aussi bien en vue latérale qu'en vue dorsale (Figs.II.12C&7). Il délimite la moitié antérieure du bord dorsal de la fenêtre infratemporale. Contrairement aux deux autres processus, il est rectiligne en vues latérale et dorsale. Chez quelques sauropodomorphes basaux, le processus postérieur n'est pas rectiligne en vue dorsale, mais concave. C'est par exemple le cas de *Melanorosaurus*, *Xixiposaurus* ou *Yunnanosaurus*. Sur le spécimen d'Ha Noosi, l'extrémité très fine

du processus s'insère dans une encoche sur le squamosal et borde latéralement le processus antérieur de ce dernier. Le bord dorsal du processus postérieur du postorbitaire se situe environ au même niveau que le pariétal.

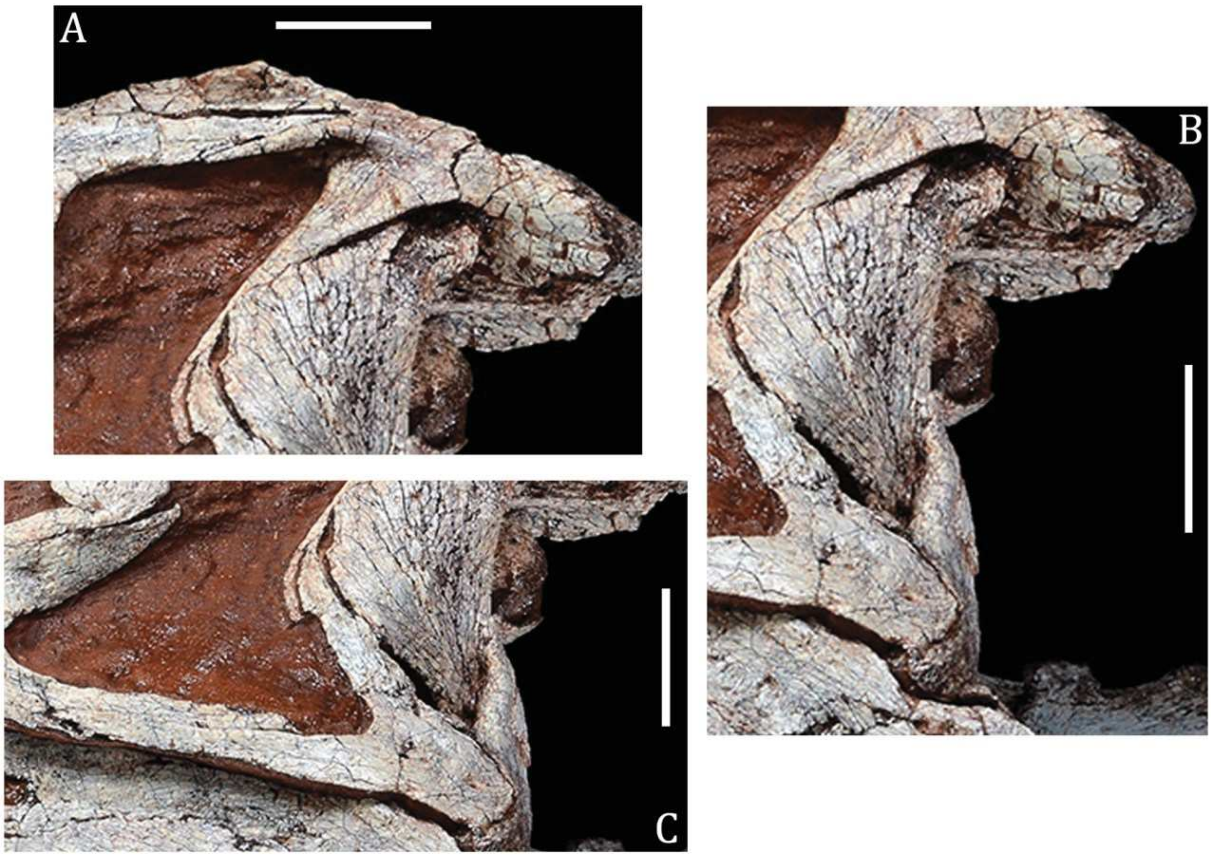


Figure II.13. Vues rapprochées de différents os du toit crânien du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Squamosal gauche. **[B]** Carré gauche. **[C]** Quadratojugal gauche. Échelles de 2 cm.

Squamosal.

Les os squamosaux sont tous les deux complets et relativement bien préservés. Ils présentent cependant un certain nombre de fissures (Figs.II.2&4).

Le squamosal forme le coin postérodorsal du toit crânien. Il est de forme assez complexe et entre en contact antérieurement avec le postorbitaire et le pariétal, et postérieurement avec le carré et le processus paroccipital. La surface dorsale du squamosal est légèrement convexe en vue latérale. Elle se situe à un niveau un peu plus bas sur le toit crânien que la lame du processus postérieur du pariétal (Fig.II.13A).

Le processus médial du squamosal n'est pas vraiment visible en vue dorsale, le processus postérieur du pariétal étant articulé dessus (Fig.II.7). On devine cependant qu'il borde une partie de la fosse supratemporale postérieurement.

Le processus antérieur du squamosal est en contact avec le processus postérieur du postorbitaire. En vue dorsale, sa base est assez épaisse transversalement. Il s'affine antérieurement même si, en vue latérale, son extrémité est dissimulée par le postorbitaire. Le processus antérieur est rectiligne et orienté légèrement ventralement en vue latérale. Il borde la partie postérieure de la marge latérale de la fenêtre supratemporale. Il forme également la moitié postérieure du bord dorsal de la fenêtre infratemporale, le squamosal formant ainsi l'angle postérodorsal de cette dernière avec son processus ventral.

Le processus ventral du squamosal est très allongé, il représente plus de 75% de la hauteur totale du squamosal. Il est orienté légèrement antéroventralement et est donc oblique en vue latérale. Si l'on s'intéresse à la longueur du processus par rapport à la largeur de sa base, la valeur obtenue pour le spécimen d'Ha Noosi est au centre de la distribution des valeurs connues chez les sauropodomorphes basaux. Les taxons présentant des processus courts relativement à leur base sont, entre autres, *Mussaurus*, *Sarahsaurus* et *Lufengosaurus*. À l'inverse, *Efraasia*, *Coloradisaurus*, *Anchisaurus* et *Saturnalia* sont les taxons qui ont les processus ventraux du squamosal les plus graciles par rapport à leur base. Chez le spécimen D'Ha Noosi, le processus ventral du squamosal forme, antérieurement, la plus grande partie du bord postérieur de la fenêtre infratemporale. Postérieurement, il est accolé au carré. Comme les autres processus, le ventral va en s'affinant distalement. Son extrémité distale est rectangulaire et se recourbe ventralement pour recouvrir la face antérieure du processus dorsal du quadratojugal. Cette morphologie n'est observée chez aucun autre taxon de sauropodomorphe basal, il s'agit d'une autapomorphie du spécimen d'Ha Noosi. En effet, chez de nombreux genres comme *Adeopapposaurus*, *Massospondylus*, *Melanorosaurus* ou *Plateosaurus*, l'extrémité distale du processus ventral du squamosal est pointue et s'interrompt dorsalement au quadratojugal, en contact avec l'extrémité du processus dorsal de ce dernier.

Le processus postérieur du squamosal est court, effilé, et dirigé légèrement ventralement pour recouvrir le cotyle du carré. Sa surface ventrale est donc concave pour loger la tête de ce dernier. Le processus postérieur longe latéralement le processus paroccipital. En vue latérale, il diverge du processus ventral du squamosal via un angle de 40° environ.

Quadratojugal.

Les quadratojugaux sont complets et bien préservés. Le droit, bien qu'un peu déformé, a une surface osseuse peu altérée (Fig.II.2). Le quadratojugal gauche présente plusieurs fissures et quelques petites dépressions (Figs.II.4&13C).

Le quadratojugal forme le coin postéroventral de la fosse infratemporale et donc du crâne. C'est un os assez fin qui a une forme de V en vue latérale. Antérieurement, il entre en contact avec le jugal, postérieurement avec le carré et dorsalement avec le squamosal.

Le coin postéroventral du quadratojugal présente un processus qui se projette postéroventralement et dont l'extrémité est subrectangulaire en vue latérale.

Le processus antérieur du quadratojugal se suture le long du bord ventrolatéral du jugal. Il est rectiligne et subtriangulaire, avec une extrémité effilée. Cela se retrouve chez tous les sauropodomorphes basaux alors que, chez les sauropodes, l'extrémité se développe dorsoventralement. Le processus antérieur est légèrement plus long que le processus dorsal. Chez certains taxons comme *Riojasaurus*, *Unaysaurus* ou *Yunnanosaurus*, le processus antérieur est à peu près équivalent en longueur au processus dorsal.

Le processus dorsal du quadratojugal a une épaisseur constante sur toute sa longueur, mis à part sur son extrémité distale qui est plus fine. Il longe le carré antérieurement et se situe entre ce dernier et le processus ventral du squamosal sur son dernier tiers. Cette position du quadratojugal se retrouve seulement sur le crâne de *Yunnanosaurus* figuré par Barrett et al. (2007). Seulement, lorsque l'on observe le crâne on se rend compte qu'ils ont commis une erreur sur le dessin du quadratojugal, en englobant une partie du carré avec celui-ci. En réalité, le quadratojugal du côté droit du crâne de *Yunnanosaurus* entre en contact avec le squamosal uniquement en un point, dorsalement. La localisation de l'extrémité distale du processus dorsal du quadratojugal chez le spécimen d'Ha Noosi peut donc être considérée comme une autapomorphie. Étant concave postérieurement et convexe antérieurement, le processus apparaît légèrement recourbé en vue latérale.

L'angle de divergence entre les deux processus du quadratojugal est de 50° environ, il ne varie quasiment pas après rétrodéformation du crâne. Des angles de cet ordre-là se retrouvent chez la plupart des autres taxons de sauropodomorphes basaux, mais les valeurs peuvent être très variables d'un spécimen à l'autre au sein d'un même genre (par exemple *Plateosaurus*). Chez certains taxons comme *Adeopapposaurus*, *Melanorosaurus*, *Riojasaurus* ou *Unaysaurus*, l'angle est plus proche de 80°. *Coloradisaurus* est le seul taxon à présenter des processus quasiment parallèles.

Carré.

Les carrés sont complets et bien préservés. Là encore, le carré gauche présente plus d'altérations que le droit, principalement des fissures et des microfractures (Figs.II.4&13B). En revanche, le foramen du carré est bien moins visible à droite qu'à gauche, étant donné que le carré droit a été tassé et son foramen réduit (Fig.II.2). Des deux côtés, la surface articulaire de la tête du carré est usée.

Le carré est un os robuste très étendu dorsoventralement puisqu'il forme 90% de la hauteur maximale du crâne. En vue latérale, il a une forme de croissant avec une concavité postérieure. En vue postérieure, il est très allongé, environ trois fois plus haut que large (Fig.II.18). Le carré est en contact avec le squamosal dorsalement, le quadratojugal latéralement et le ptérygoïde médialement.
Le carré est orienté postéromédialement à antérolatéralement par rapport au reste du crâne. À l'avant, son aile antérolatérale forme une grande lame semi-circulaire, avec un bord antérieur fortement convexe. Elle entre en contact avec le processus ventral du squamosal sur ses deux tiers dorsaux et avec le processus dorsal du quadratojugal sur son tiers ventral.
Sur son bord postéromédial, le carré porte une arête de 5 mm d'épaisseur, assez droite et orientée dorsoventralement. Elle part du point où le ptérygoïde entre en contact avec le carré et s'étend quasiment jusqu'à la tête de ce dernier. L'arête est très marquée sur sa partie la plus ventrale, où elle mesure 9 à 4 mm d'épaisseur (transversalement). Plus dorsalement, les bordures de l'arête se fondent peu à peu dans le corps du carré et ne sont plus visibles au niveau de la tête de l'os.
Le processus antéromédial du carré s'articule médialement avec le processus postérieur du ptérygoïde. Il équivaut à environ 65% de la hauteur totale de l'os et semble être à peu près aussi développé antérieurement que son homologue latéral. Malgré tout, la forme et l'extension antérieure exacte de ce processus restent peu visibles, dissimulées par l'aile du ptérygoïde.
Le foramen du carré est situé à la base de l'aile antérolatérale, sur la suture avec le quadratojugal. C'est la position que l'on retrouve le plus souvent chez les sauropodomorphes basaux, mis à part chez *Panphagia* et *Plateosaurus*, qui ont le foramen sur l'aile antérolatérale du carré, complètement entouré par celui-ci. Chez les sauropodes, le foramen se situe sur la suture carré-squamosal. Du côté droit du crâne du spécimen d'Ha Noosi, où il semble être le mieux préservé, le foramen du carré est subovale et mesure seulement quelques millimètres de long. En position directement postérieure à celui-ci, une fosse comprenant un foramen est visible des deux côtés, contre l'arête postéromédiale.
La tête du carré n'est pas visible, car insérée dans le squamosal.
La surface articulaire distale du carré est subtriangulaire en vue postérieure. Les condyles sont visibles du côté gauche en vue postérieure. Sur ce spécimen, ils sont encore articulés à la mandibule. Ils semblent cependant robustes et, en vue postérieure, le condyle médial, qui est le plus grand des deux, se projette plus ventralement que le condyle latéral (Fig.II.18). C'est ce qui est observé chez tous les autres sauropodomorphes basaux, à l'exception d'*Eoraptor*.

Figure II.14. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. Échelle de 10 cm.

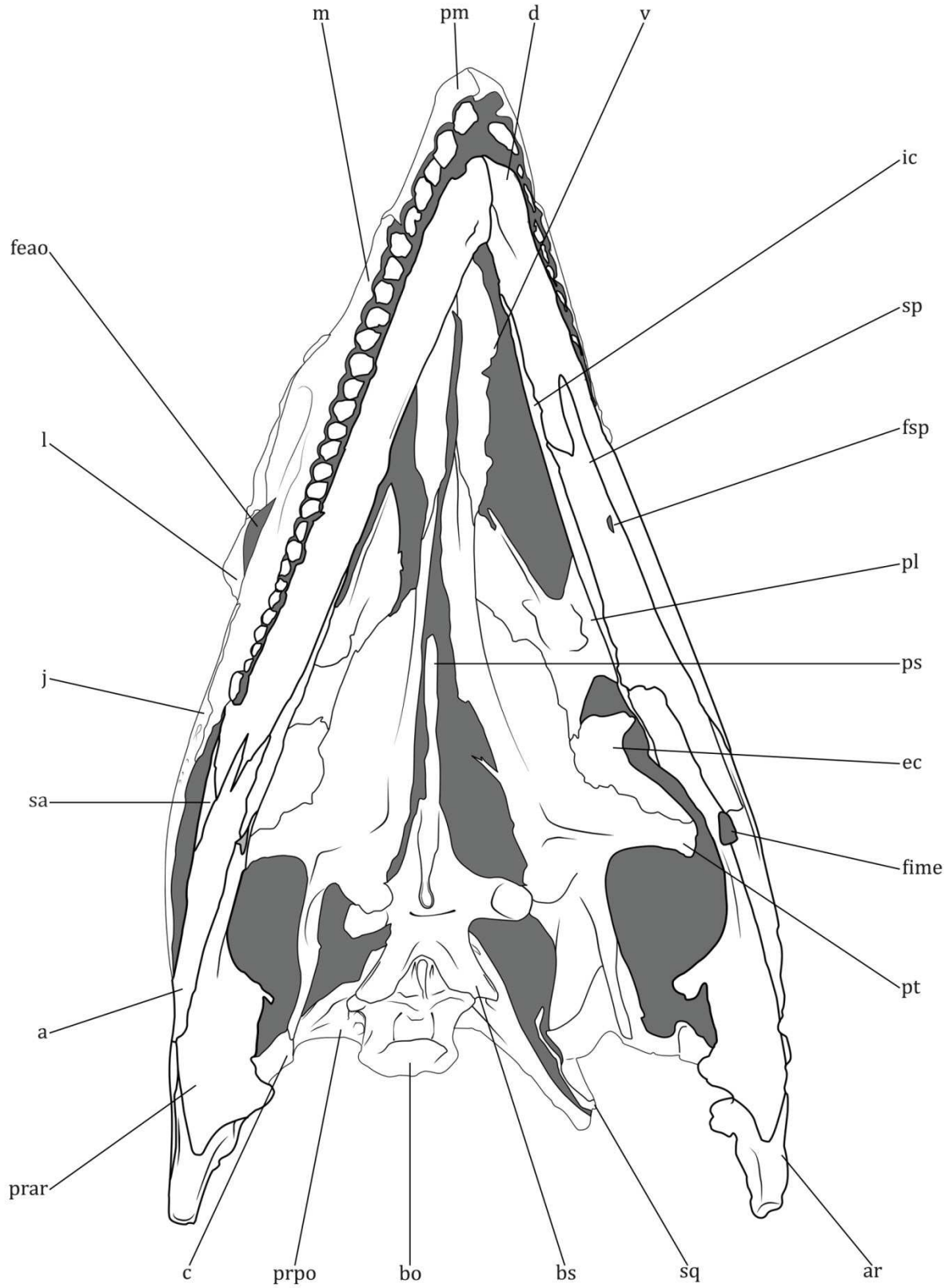


Figure II.15. Dessin du crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. Légendes : **a** : angulaire – **ar** : articulaire – **bo** : basioccipital – **bs** : basisphénoïde – **c** : carré – **d** : dentaire – **ec** : ectoptérygoïde – **feao** : fenêtre antéorbitaire – **fime** : foramen infra-meckelien – **fsp** : foramen splénial – **ic** : intercoronoïde – **j** : jugal – **l** : lacrymal – **m** : maxillaire – **pl** : palatin – **pm** : prémaxillaire – **prar** : préarticulaire – **prpo** : processus paroccipital – **ps** : parasphénoïde – **pt** : ptérygoïde – **sa** : surangulaire – **sp** : splénial – **sq** : squamosal – **v** : vomer.

Figure II.16. Vues rapprochées des os du palais du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vomers. **[B]** Palatin droit. **[C]** Ectoptérygoïde droit. **[D]** Ptérygoïde droit. Échelles de 5 cm.

Palais

Vomer.

Les vomers, même s'ils ne sont pas visibles dans leur intégralité, semblent complets. Leur surface osseuse est un peu usée, mais globalement bien préservée. Deux petites fissures traversent les

vomers de part en part. Le vomer gauche présente quelques petites perforations sur sa surface médiale (Figs.II.14&16A).

Les vomers forment la partie la plus antérieure du palais. Ce sont des os pairs qui apparaissent suturés sur leur partie la plus antérieure et qui sont séparés ensuite par une fine bande de matrice du fait de la taphonomie (Fig.II.16A).

Le contact antérieur du vomer avec le prémaxillaire n'est pas visible à cause de la matrice et de la mandibule en place. Postérieurement, la face médiale du vomer se suture avec le ptérygoïde et le palatin, bien que ce dernier contact soit dissimulé par la matrice.

Le vomer est assez fin transversalement, sa largeur maximale est d'environ 1 cm. La longueur visible de l'os est de 90 mm. La longueur estimée, en tenant compte de l'extension du prémaxillaire, est d'environ 120 mm, soit 38% de la longueur maximale du crâne. On retrouve la même valeur chez *Melanorosaurus*, et une valeur proche chez *Plateosaurus* (SMNS 13200). Il s'agit des genres de sauropodomorphes basaux qui ont les vomers les plus allongés. À l'inverse, *Adeopapposaurus* présente des vomers relativement courts, équivalents à environ 17% de la longueur maximale du crâne.

La surface ventrale du vomer est plate antérieurement et devient peu à peu convexe dorsalement. Postérieurement, le vomer s'affine pour aboutir à une fine lame. Ainsi, l'extrémité postérieure du vomer n'a plus de composante transverse, seulement une facette au contact du ptérygoïde située dans le plan sagittal du crâne.

Palatin.

Les palatins sont tous deux complets et bien préservés. Le palatin gauche est un peu plus abîmé que le droit. Des microfractures sont visibles sur une partie des os (Figs.II.14&16B).

Les palatins ne sont pas connectés entre eux, ils forment les parties antérolatérales du palais. Le palatin est un os relativement fin dorsoventralement, étendu antéropostérieurement et de forme complexe, avec un réseau de lames plus ou moins allongées s'étendant à partir du corps principal. Le palatin entre en contact avec le vomer antérieurement. Médialement, il est accolé au ptérygoïde. Latéralement, la mandibule cache les contacts avec le crâne des deux côtés, mais le palatin entre normalement en contact avec le maxillaire. Postérieurement, un contact très ponctuel se fait avec l'ectoptérygoïde. Celui-ci se retrouve chez d'autres genres comme *Massospondylus*, *Melanorosaurus* ou *Mussaurus*. Chez d'autres en revanche, le contact palatin-ectoptérygoïde est absent. C'est le cas, entre autres, chez *Eoraptor*, *Lamplughsaura* et *Plateosaurus*.

Le processus latéral du palatin est court transversalement mais présente une extrémité étendue antéropostérieurement par rapport à sa base. C'est cette fine lame d'os qui va aller s'appuyer sur le

maxillaire. Au centre de l'os, un tubercule, bordé par deux petites fosses (une postérieure et une médiale), est visible à la base du processus. On observe une structure identique chez *Adeopapposaurus*, *Massospondylus* et *Plateosaurus*. Ce tubercule central semble être absent chez *Melanorosaurus*. À partir de celui-ci, deux lamines s'étendent vers l'extrémité antérieure du palatin sur le spécimen d'Ha Noosi. La plus courte est visible sur environ 2 cm, elle est dirigée antéromédialement. La seconde mesure un peu plus de 4 cm, elle est dirigée antérieurement et semble se poursuivre sur environ 1 cm supplémentaire, dans la matrice. Cette seconde lamine forme la bordure latérale du processus antérieur du palatin. Ce dernier est plat, subtriangulaire (son axe long étant antéropostérieur) et orienté dorsalement sur toute sa longueur. Au niveau de ce processus, la suture antérieure avec le vomer n'est pas visible par manque de dégagement.

Le processus postérieur du palatin est une lame d'os sans aspérités marquées. Il est assez court antéropostérieurement et apparaît subtriangulaire en vue ventrale. Sa partie médiale est partiellement recouverte par le ptérygoïde, ce qui entraîne l'éloignement de la suture palatin-ptérygoïde de la ligne médiale du crâne.

Ectoptérygoïde.

Les ectoptérygoïdes semblent complets, même s'ils ne sont pas entièrement visibles. L'ectoptérygoïde droit présente une dépression assez profonde en vue ventrale, qui n'a toutefois pas perforé l'os (Fig.II.16C).

L'ectoptérygoïde est moins déformé du côté gauche du crâne. C'est un os en forme de croissant, assez court par rapport à la longueur totale du crâne (15%). Sa surface ventrale est assez plate, bien que la partie postérieure soit située plus ventralement que la partie antérieure de l'os. Antéromédialement, l'ectoptérygoïde est recouvert par le palatin sur une surface très réduite. Médialement, il est accolé au ptérygoïde sur la majorité de sa longueur (Figs.II.14&16C).

La partie antérolatérale de l'ectoptérygoïde s'enfonce dans la matrice, de telle sorte que son extrémité n'est pas visible. Elle semble cependant aller en s'affinant.

Postérieurement au processus antérieur, la largeur transverse de l'os est maximale. Ce n'est pas toujours le cas, par exemple chez *Adeopapposaurus* la largeur maximale de l'ectoptérygoïde se trouve sur sa partie la plus postérieure. Sur le spécimen d'Ha Noosi, le contact médial avec le ptérygoïde est étendu. C'est aussi le cas chez *Adeopapposaurus*, *Massospondylus* et *Plateosaurus*, mais ce n'est pas le cas chez *Lamplughsaura*. Sur le spécimen d'Ha Noosi, le bord médial de l'ectoptérygoïde est semi-circulaire comme chez *Plateosaurus* et à l'opposé de ce qui est observé chez *Adeopapposaurus* et *Massospondylus*, où le bord forme un angle.

Le processus postérolatéral de l'ectoptérygoïde est fin et allongé, il représente plus de la moitié de la longueur antéropostérieure visible de l'os. Il s'affine distalement et son extrémité est légèrement arrondie. Cet allongement est aussi observé chez *Plateosaurus* (AMNH 6810).

Ptérygoïde.

Les ptérygoïdes sont peut-être les os du palais les plus abîmés, du fait de leur position très ventrale et de leur fragilité. Ils sont tous les deux complets (Figs.II.14&16D). Sur le ptérygoïde gauche, la surface osseuse a été décollée à trois endroits différents, sur de petites surfaces. Sur le ptérygoïde droit, la lame médiale est écrasée postérieurement et, du côté latéral, une partie de la surface osseuse s'est décollée au cours de la préparation du fossile (Fig.II.16D). Les ailes des deux ptérygoïdes sont légèrement microfracturées.

Le ptérygoïde est un os de grande taille, complexe et très allongé antéropostérieurement puisqu'il s'étend sur un peu plus de 50% de la longueur totale du crâne. Il est composé de plusieurs parties principales : une lame verticale antérieure qui entre en contact avec le vomer et le palatin ; une longue surface centrale étendue transversalement qui s'articule avec le palatin antérieurement puis avec l'ectoptérygoïde latéralement ; un processus latéral qui est en contact avec le reste de l'ectoptérygoïde ; un processus médial qui s'articule avec le basiptérygoïde et enfin, postérieurement, une grande surface osseuse verticale qui a une suture commune avec le carré.

La lame antérieure du ptérygoïde est allongée, rectiligne, et se projette antérodorsalement. Sur sa partie ventrale, son épaisseur transverse est de 3 mm. La hauteur dorsoventrale de la lame n'est pas mesurable. Une lame verticale ventromédiale borde la lame antérieure et se poursuit postérieurement à celle-ci sur 3 à 4 cm, le long du bord médial de la surface centrale du ptérygoïde. Petit à petit, la crête ventrale va en diminuant postérieurement et disparaît du bord médial quelques centimètres avant l'articulation avec le basiptérygoïde.

La surface centrale du ptérygoïde est orientée antérodorsalement, son extrémité antérieure étant située plus dorsalement que son extrémité postérieure en vue latérale. Cette zone est subtriangulaire en vue ventrale, sa surface ventrale est relativement plate mais présente des foramens très peu profonds sur sa partie postérieure, particulièrement visibles du côté gauche. Postérieurement, la surface centrale du ptérygoïde se projette sous la forme d'une aile latérale délimitée postérieurement par une crête de quelques millimètres de haut.

L'articulation du ptérygoïde avec le basiptérygoïde ne se fait pas par le biais d'un crochet, mais via une surface assez plate dorsoventralement et hémisphérique en vue ventrale. Du côté droit du crâne, le ptérygoïde repose ventralement sur le basiptérygoïde, recouvrant la partie antéroventrale

de la surface articulaire de ce dernier. Cela est probablement dû à la taphonomie et à la compression subie par le crâne.

La partie postérieure du ptérygoïde présente une grande aile osseuse verticale. Elle est en contact avec le processus antéromédial du carré sur toute sa surface latérale. En vue ventrale, seule une lame est visible du côté droit du crâne, une plus grande partie de cette surface se distingue du côté gauche. En vue médiale, la lame du côté gauche du crâne est la seule entièrement visible. Elle a une forme de V, sa marge postérieure étant fortement concave. Le bord dorsal de la surface est légèrement concave, et son extrémité postérieure remonte plus haut dorsalement que son extrémité antérieure. Le bord ventral est relativement plat. Médialement, une petite ride part en ligne droite du coin postérodorsal de l'aile et disparaît après avoir parcouru les trois quarts de la longueur de la surface environ. Un bourrelet, plus marqué cette fois-ci, est visible à partir du coin postéroventral de la surface osseuse. Il court le long de la marge ventrale de la surface. Aux trois quarts du bord ventral, il forme une petite crête orientée dorsalement, puis disparaît.

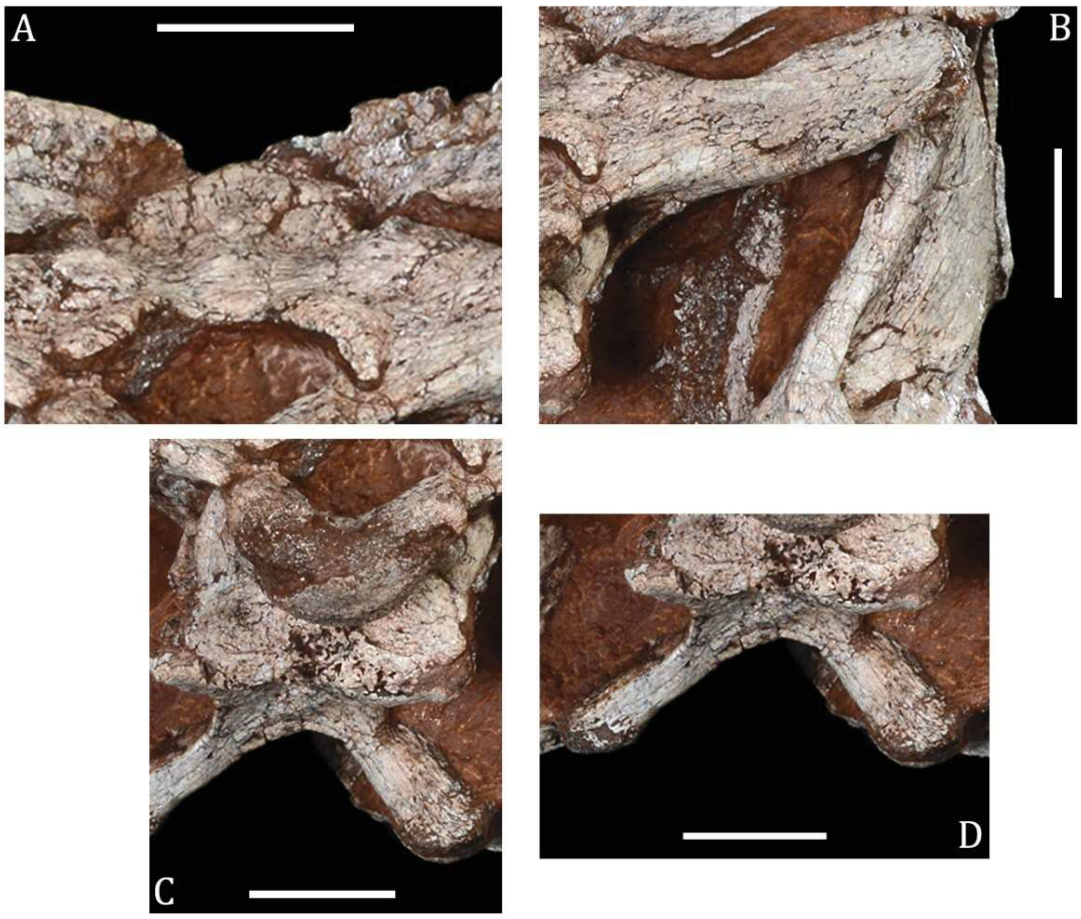


Figure II.17. Vues rapprochées des os les plus visibles de la boîte crânienne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Supraoccipital. **[B]** Complexe exoccipital-opisthotique droit. **[C]** Basioccipital. **[D]** Basisphénoïde. Échelles de 2 cm.

Figure II.18. Crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue postérieure, spécimen original (haut) et modèle rétrodéformé (bas). Échelle de 10 cm.

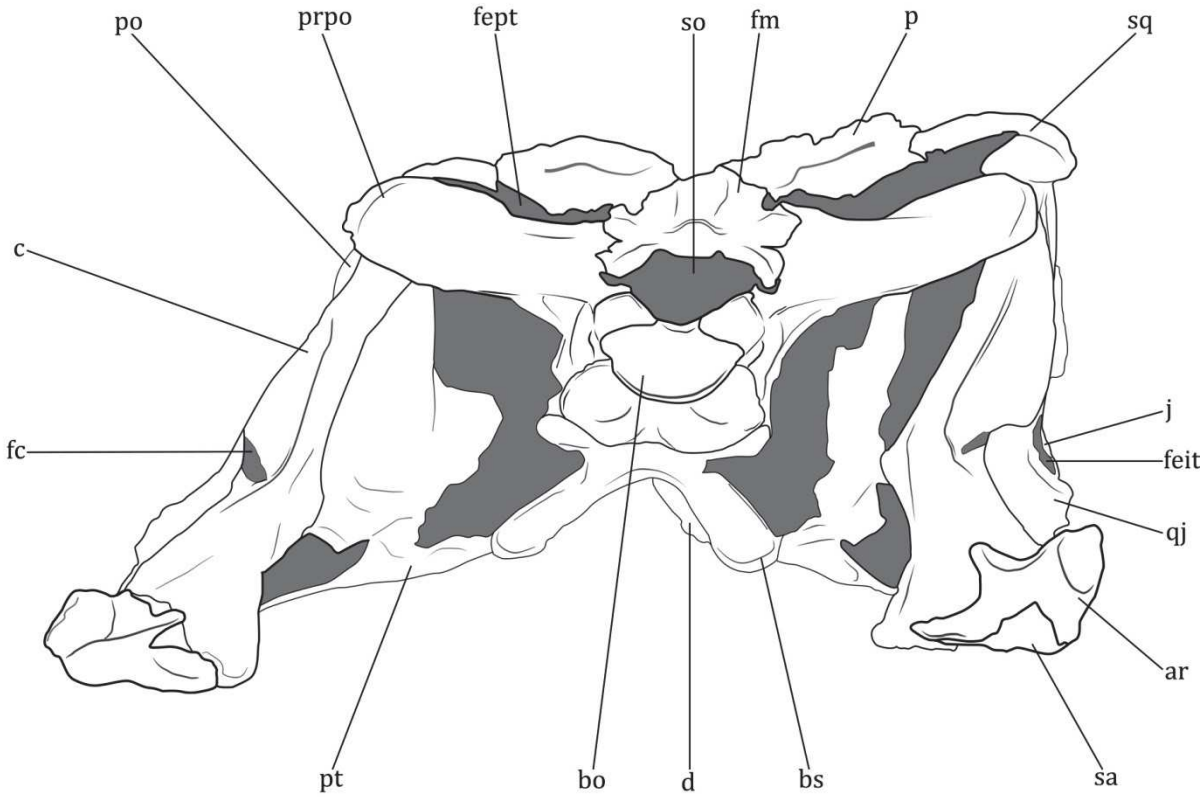


Figure II.19. Dessin du crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue postérieure. Légendes : **ar** : articulaire – **bo** : basioccipital – **bs** : basisphénoïde – **c** : carré – **d** : dentaire – **fc** : fosse du carré – **feit** : fenêtre infratemporale – **fept** : fenêtre post-temporale – **fm** : foramen magnum – **j** : jugal – **p** : pariétal – **po** : postorbitaire – **prpo** : processus paroccipital – **pt** : ptérygoïde – **qj** : quadratojugal – **sa** : surangulaire – **so** : supraoccipital – **sq** : squamosal.

Boîte crânienne

Supraoccipital.

Le supraoccipital est relativement bien préservé. Il présente des microfissures sur sa partie la plus dorsale. C'est un os impair qui, en vue latérale, est incliné d'environ 45° antérieurement par rapport à la verticale. Cette inclinaison est sans doute accentuée par la compression subie par le crâne (Figs.II.17A&18). L'inclinaison assez marquée du supraoccipital se retrouve chez quelques autres taxons de sauropodomorphes basaux : *Coloradisaurus*, *Lufengosaurus*, *Sarahsaurus* et *Xixiposaurus*. Étonnamment, tous les autres taxons (dont *Adeopapposaurus*, *Massospondylus* ou *Plateosaurus*) présentent un supraoccipital avec une inclinaison très faible.

Dorsalement et latérodorsalement, le supraoccipital entre en contact avec le pariétal. Latéralement, il s'articule avec le complexe exoccipital-opisthotique (processus paroccipitaux) et borde médialement les fenêtres post-temporales. Ventralement, il délimite le foramen magnum. La participation du supraoccipital au foramen magnum est très importante chez le spécimen d'Ha Noosi, tout comme chez *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Lamplughsaura* ou *Plateosaurus*.

Certains taxons comme *Jingshanosaurus*, *Massospondylus* ou *Riojasaurus* ont le supraoccipital qui borde le foramen magnum sur une zone très réduite. Chez la plupart des autres taxons sa participation est intermédiaire (Fig.II.20).

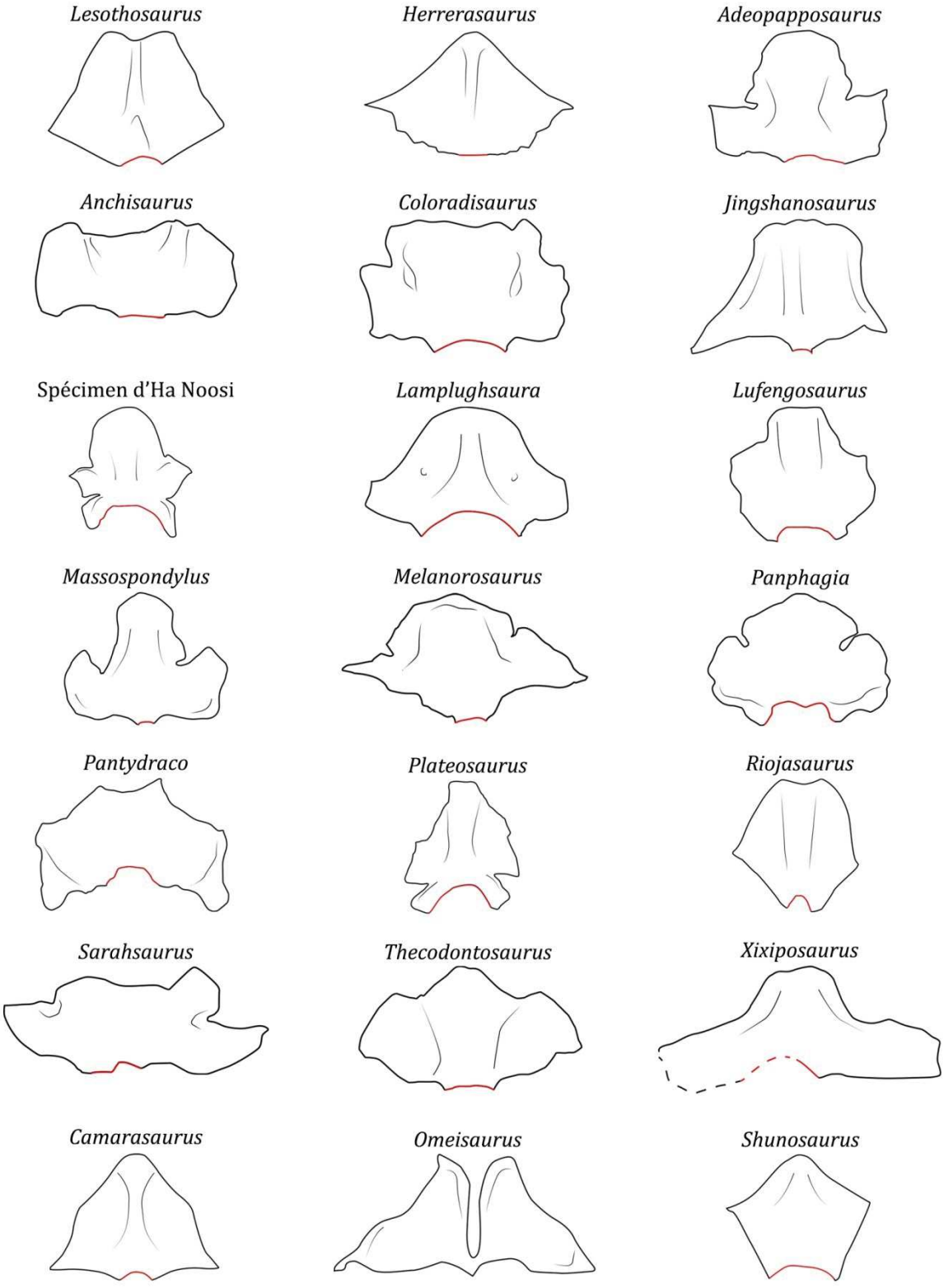


Figure II.20. Contours des suppraoccipitaux d'un ornithischien, un théropode, 16 prosauropodes et trois sauropodes en vue postérieure, afin de mettre en évidence la grande disparité de forme observée.

Le supraoccipital du spécimen d'Ha Noosi est presque aussi haut dorsoventralement (en suivant son inclinaison) que large transversalement. Sur le spécimen rétrodéformé, si l'on considère le supraoccipital en vue postérieure, il est même légèrement plus haut que large (Fig.II.18). Cela est peu commun et se retrouve uniquement chez *Plateosaurus*, dont le supraoccipital a une forme subtriangulaire qui diffère énormément de celle du supraoccipital d'Ha Noosi. À l'inverse, *Anchisaurus* et *Sarahsaurus* sont les formes chez lesquelles on observe un supraoccipital nettement plus large que haut. Il est intéressant de noter qu'il y a presque autant de formes du supraoccipital que de taxons chez les sauropodomorphes basaux (Fig.II.20). En vue postérieure, les fenêtres post-temporales sont visibles, de part et d'autre du supraoccipital, à mi-hauteur de celui-ci. Elles sont beaucoup plus longues transversalement que hautes dorsoventralement, probablement du fait de la taphonomie, et s'ouvrent postérieurement. Ces fenêtres ne sont pas visibles en vue dorsale car dissimulées par les processus postérolatéraux des pariétaux. En vue dorsale, le supraoccipital porte deux concavités symétriques de part et d'autre d'une éminence qui devait servir d'attache aux ligaments de la nuque. Deux courts processus latéraux sont bien distincts du corps central de l'os en vue dorsale. Ils sont subtriangulaires, orientés latéralement et recouvrent la base des processus paroccipitaux. La partie ventrale du supraoccipital présente une texture rugueuse, probablement liée aux attaches ligamentaires.

Dorsalement au supraoccipital, aucune ouverture n'est observable, l'os étant étroitement soudé aux pariétaux. Chez certains taxons, une fontanelle (ou fenêtre post-pariétale) est observable à cet endroit-là. C'est notamment le cas chez *Coloradisaurus*, *Mussaurus*, *Riojasaurus* et, dans une moindre mesure, chez *Massospondylus*. Aucun foramen pour l'insertion de la veine cérébrale moyenne n'est visible à la surface de l'os. Celle-ci devait probablement passer entre le supraoccipital et le pariétal sur le spécimen d'Ha Noosi.

Processus paroccipital (complexe exoccipital-opisthotique).

Les processus paroccipitaux sont complets et relativement bien préservés. Le gauche a une surface osseuse moins bien préservée, avec quelques fissures qui la parcourent. Son extrémité distale est cassée dorsalement. Comme chez tous les sauropodomorphes, l'exoccipital est fusionné avec l'opisthotique, la suture entre les deux os n'est pas visible. Ensemble, ils forment le processus paroccipital, une languette osseuse allongée qui se projette postérolatéralement (Figs.II.17B&18).

L'exoccipital forme le bord latéral du foramen magnum. Ventromédialement, le processus entre en contact avec le basioccipital pour former la partie la plus dorsolatérale du condyle occipital. Médialement, il est suturé avec le supraoccipital et antérolatéralement il vient s'appuyer sur le

squamosal. Dorsalement, le processus paroccipital délimite le bord ventral de la fenêtre post-temporale.

La surface ventrale du processus porte deux foramens, particulièrement visibles du côté droit de la boîte crânienne. Ils sont en position dorsolatérale par rapport au condyle occipital et servaient au passage des ramifications du nerf hypoglosse (nerf crânien XII). Antérolatéralement à ces deux foramens, une fente correspondant à la fissure métotique est visible mais les foramens pour les nerfs crâniens IX à XI situés au fond de celle-ci ne sont pas distinguables. En vue dorsale, le processus paroccipital est orienté postérieurement, comme chez tous les sauropodomorphes basaux. La surface postérieure du processus paroccipital est légèrement concave. En vue postérieure, les processus paroccipitaux sont dirigés légèrement dorsalement. On retrouve une orientation horizontale à légèrement dorsale chez *Lamplughsaura*, *Lufengosaurus*, *Sarahsaurus*, *Thecodontosaurus* et *Xixiposaurus*. Chez la majorité des autres taxons, le processus est dirigé ventralement. Sur le spécimen d'Ha Noosi, l'extrémité distale du processus paroccipital est arrondie et en contact avec la surface postéromédiale du processus postérieur du squamosal. La hauteur du processus varie le long de son axe principal : sa hauteur minimale se situe dans son premier tiers et sa hauteur maximale se trouve à son extrémité distale.

Un bourrelet prend naissance à l'endroit où le processus paroccipital est en contact avec les processus latéraux subtriangulaires du supraoccipital. Il est situé dans la partie dorsomédiale du processus et est orienté parallèlement à l'axe d'allongement du processus paroccipital. Très bien défini médialement, le bourrelet perd peu à peu en hauteur pour se fondre complètement dans la surface postérieure de la moitié distale de l'os.

Basioccipital.

Le basioccipital est un os impair situé à l'arrière de la boîte crânienne, qui forme une partie du condyle occipital et participe aux tubercules basaux. Il est complet et bien préservé (Figs.II.17C&18). Seule la surface osseuse du condyle a été arrachée lors de la préparation du fossile, quand l'atlas et l'axis ont été désolidarisés du crâne.

En vue ventrale, le basioccipital entre en contact antérieurement avec le basisphénoïde (Fig.II.14). En vue postérieure, il se suture dorsolatéralement avec le processus paroccipital. Le bord dorsal libre du condyle participe à la marge ventrale du foramen magnum.

Le basioccipital s'étend antérieurement au condyle occipital, en formant une surface relativement horizontale. L'os plonge ensuite ventralement sous la forme d'une cloison verticale. Celle-ci est relativement plane mais possède deux petites concavités de part et d'autre de l'os. En vue postérieure, la cloison verticale a des bords latéraux arrondis et une marge ventrale convexe

également, avec une concavité médiane. Celle-ci délimite les tubercules basaux du basioccipital, qui correspondent aux parties latéroventrales de l'os visibles en vue postérieure.

Les tubercules basaux sont formés d'une partie issue du basioccipital et d'une composante basisphénoïde, qui encadre ici latéralement la composante basioccipitale (Fig.II.21). Cette disposition n'est pas la plus courante chez les sauropodomorphes, mais on la retrouve chez *Coloradisaurus*, *Plateosaurus* et *Sarahsaurus*. Chez la majorité des autres sauropodomorphes basaux, comme chez les sauropodes, la composante basisphénoïde des tubercules basaux est strictement antérieure au basioccipital, elle n'est donc pas visible en vue postérieure. En vue ventrale, le basioccipital s'insère entre les tubercules basaux du basisphénoïde. Sa surface est très rugueuse et comprend une fosse médiane entourée de petits foramens. Cette fosse est bordée par le basisphénoïde postérieurement et par le basioccipital sur ses autres bords. On retrouve cette structure chez *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Massospondylus*, *Plateosaurus* et *Riojasaurus*. Les formes les plus basales de sauropodomorphes, telles qu'*Efraasia* ou *Saturnalia* n'ont pas cette fosse, qui est remplacée par une surface ventrale lisse. D'autres formes comme *Anchisaurus*, *Lamplughsaura* ou *Melanorosaurus* ont, elles, une fosse plus creusée, complètement ouverte postérieurement.

Basisphénoïde.

Le basisphénoïde est un os impair qui forme le plancher postéroventral de la boîte crânienne. C'est un os relativement court antéropostérieurement et développé dorsoventralement (Figs.II.17D&18). En vue ventrale, il a une forme étoilée avec une partie qui se projette antérieurement, deux branches (les processus basiptérygoïdes) orientées latéralement et deux branches orientées postérolatéralement (Figs.II.14&21). L'os est complet et très bien préservé. Sa surface osseuse est lisse, elle est simplement usée à l'extrémité des deux processus basiptérygoïdes. Toute la partie dorsale de l'os est emprisonnée dans la matrice.

Antérieurement, le basisphénoïde est seulement en contact avec le parasphénoïde. Latéralement, il s'articule avec le ptérygoïde puis, plus dorsalement, avec l'opisthotique et le prootique. Postérieurement, il entre en contact avec le basioccipital au niveau des tubercules basaux. La suture entre les os n'est pas très nette, mais le basioccipital s'insère dans l'échancrure postérieure du basisphénoïde.

En vue ventrale, la partie antérieure du basisphénoïde, en avant des processus basiptérygoïdes, a une forme subtriangulaire. Elle est formée de deux processus latéraux, séparés antérieurement par le parasphénoïde. Plus postérieurement, les deux processus délimitent une fosse relativement profonde à la base des processus basiptérygoïdes (Fig.II.21). On retrouve celle-ci chez

Adeopapposaurus, *Plateosaurus* et *Sarahsaurus*, entre autres. Elle est absente chez des formes comme *Saturnalia* ou *Thecodontosaurus*.

Les structures les plus ventrales du basisphénoïde sont les processus basiptérygoïdes, qui se projettent bien plus ventralement que les tubercules basaux en vue latérale. *Coloradisaurus*, en revanche, possède des processus basiptérygoïdes quasiment dans l'alignement ventral des tubercules basaux. Les processus basiptérygoïdes sont disposés antérieurement aux tubercules basaux sur le spécimen d'Ha Noosi comme chez la majorité des sauropodomorphes basaux. Chez certains sauropodes comme *Camarasaurus*, la distance entre les processus et les tubercules basaux est réduite. Sur le spécimen d'Ha Noosi, les processus basiptérygoïdes sont robustes et allongés. On observe cette conformation chez *Adeopapposaurus* et *Sarahsaurus* également, contrairement à *Coloradisaurus* dont les processus sont, proportionnellement, très courts. Même si la mesure ne peut pas être prise avec précision sur le spécimen d'Ha Noosi, les processus basiptérygoïdes semblent représenter environ 30% de la hauteur totale de la boîte crânienne. On retrouve des valeurs similaires chez *Adeopapposaurus*, *Lamplughsaura*, *Plateosaurus* et *Sarahsaurus*. Certains taxons comme *Coloradisaurus* ou *Saturnalia* ont des valeurs plus proches de 20%. À l'inverse, *Efraasia* est le seul taxon à avoir des processus basiptérygoïdes très développés qui font 60% de la hauteur de la boîte crânienne. Comme souvent chez les sauropodomorphes basaux, les processus basiptérygoïdes divergent l'un de l'autre suivant un angle de 90° environ. Les surfaces articulaires distales sont subrectangulaires en vue postérieure, avec des angles émoussés. En vue ventrale, les surfaces articulaires sont quadrangulaires. Une crête, dirigée transversalement, relie les deux processus entre eux. Une crête similaire est observable chez *Adeopapposaurus*, *Anchisaurus*, *Efraasia*, *Plateosaurus* et *Riojasaurus*.

La partie postérieure du basisphénoïde, à l'arrière des processus basiptérygoïdes, dispose d'une surface ventrale légèrement concave qui regarde posteroventralement, la dépression basisphénoïde (Sereno et al. 2013 : p. 112). Les marges latérales de cette partie du basisphénoïde s'évasent postérieurement en vue ventrale en se dirigeant vers les processus tubéreux. Ces derniers, séparés par le basioccipital médialement, sont subrectangulaires en vue ventrale.

En vue ventrale, le bord postéroventral de la boîte crânienne, formé par le basisphénoïde latéralement et le basioccipital médialement, est droit et transverse chez la majorité des prosauropodes. Chez certains taxons et particulièrement chez les sauropodes, ce même bord est fortement concave.

Prootique.

Le prootique est partiellement visible du côté gauche du crâne après dégagement. La partie visible de l'os est bien conservée. Elle s'étend sur la partie dorsolatérale de la boîte crânienne. Postérieurement et médialement, le prootique est en contact avec l'opisthotique, antérolatéralement il touche le pariétal et latéralement il entre en contact avec une extrémité du squamosal.

L'axe principal du prootique est oblique en vue dorsale, son extrémité postérieure étant projetée postérolatéralement par rapport à sa partie antérieure visible. En vue dorsale, l'os a une forme de longue baguette. En vue latérale, la suture ventrale avec l'opisthotique est visible et le prootique a une hauteur dorsoventrale constante. Plus antérieurement, le prootique gagne normalement en hauteur, mais cette partie de l'os n'est pas visible sur le spécimen d'Ha Noosi. La surface plane visible de l'os est dirigée dorsolatéralement.

Parasphénoïde.

Le parasphénoïde est un os impair, positionné antéroventralement dans la boîte crânienne. Même s'il est complet sur le spécimen d'Ha Noosi, il n'est observable qu'en vue ventrale, et seul son processus cultriforme, qui est en contact postérieurement avec le basisphénoïde, est visible. Le processus cultriforme n'est pas très bien préservé et une partie de sa surface ventrale est érodée (Figs.II.14&21).

Le parasphénoïde est long, le processus cultriforme visible ici formant déjà plus de la moitié de la longueur de la boîte crânienne. Il se projette antérieurement, sous forme d'une fine baguette dont la largeur transverse ne varie pas ou peu (Fig.II.21).

La surface ventrale du processus cultriforme n'est pas creusée d'un long sillon comme c'est parfois le cas comme, par exemple, chez *Coloradisaurus*. Sur le spécimen d'Ha Noosi, elle est convexe transversalement sur toute la longueur du processus. Latéralement, une zone réduite du parasphénoïde a pu être dégagée. Elle permet d'observer que la hauteur maximale du processus cultriforme est subégale à sa largeur maximale. C'est le cas le plus souvent retrouvé chez les sauropodomorphes basaux. En revanche, chez *Plateosaurus*, *Saturnalia* et *Thecodontosaurus* la hauteur du processus est nettement supérieure à sa largeur maximale. C'est aussi le cas chez les sauropodes. Le processus cultriforme du parasphénoïde est situé, sur l'axe dorsoventral, approximativement au même niveau que les tubercules basaux mais plus ventralement que le condyle occipital.

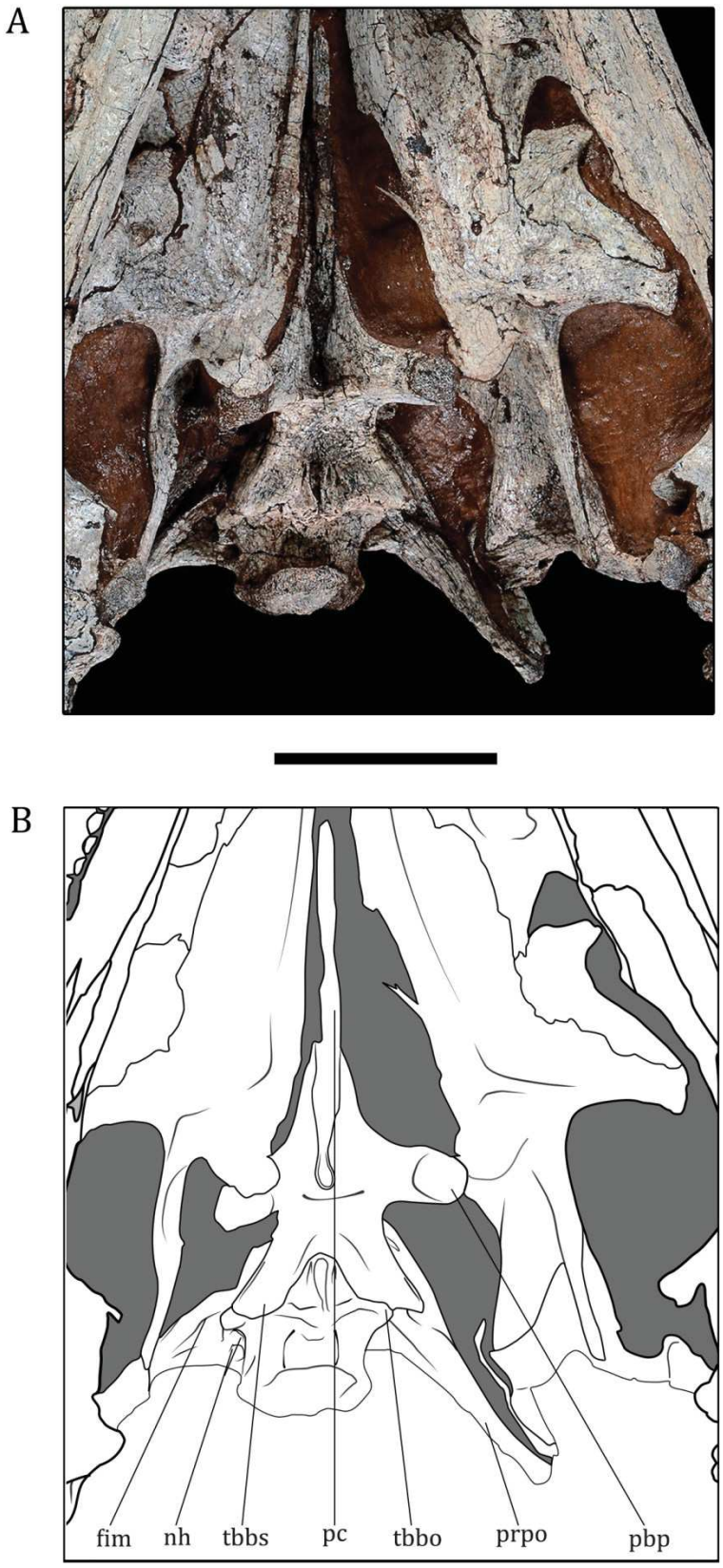


Figure II.21. Détail des structures visibles sur la boîte crânienne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 5 cm. Légendes : **fim** : fissure métotique – **nh** : nerf hypoglosse (nerf crânien XII) – **pbp** : processus basiptérygoïde – **pc** : processus cultriforme – **prpo** : processus paroccipital – **tbbo** : tubercule basal du basioccipital – **tbbs** : tubercule basal du basisphénoïde.

Mandibule

La mandibule est partiellement encastrée dans le crâne du spécimen, rendant sa marge dorsale impossible à observer en vue latérale. En vue médiale en revanche, une partie du bord dorsal est visible grâce au travail de dégagement réalisé sur le côté gauche du crâne.

Les deux branches de la mandibule sont bien conservées, celle de gauche a néanmoins une zone articulaire bien plus abîmée que celle de droite. Les deux côtés sont encore en contact avec le crâne, bien que les condyles aient été déplacés hors de leur cavité articulaire. Même si la mandibule est partiellement occultée, on devine que l'articulation de la mâchoire est basse. Elle l'est chez tous les sauropodomorphes, mais de manière plus ou moins marquée. Chez certains taxons comme *Lufengosaurus*, *Massospondylus* ou *Riojasaurus*, elle est au même niveau que le point le plus bas du bord dorsal du dentaire. La symphyse est en forme de V, comme chez la grande majorité des sauropodomorphes basaux et par opposition à la forme en U fréquemment observée chez les sauropodes. L'angle de divergence des deux branches à la symphyse est de 40° environ (Fig.II.14).

La fenêtre mandibulaire externe est présente sur ce spécimen, comme chez tous les sauropodomorphes basaux. Sa disparition se fait sans doute graduellement étant donné qu'on l'observe encore chez certains sauropodes comme *Shunosaurus* (sous forme réduite), mais qu'elle est absente chez les formes plus dérivées comme *Camarasaurus* ou *Omeisaurus*. Sur le spécimen d'Ha Noosi, la fenêtre mandibulaire externe est en forme de losange et occupe environ 10% de la longueur antéropostérieure de la mandibule (Figs.II.2&4). On retrouve des proportions similaires chez *Eoraptor* (10%), *Massospondyus* (14%) et *Plateosaurus* (12%). *Pampadromaeus* (28%) est le seul prosauropode à avoir une très grande fenêtre. À l'inverse, *Mussaurus* (7%) et *Riojasaurus* (7%) sont un peu en dessous de la valeur de notre spécimen.

Dentaire.

Les dentaires sont complets et bien préservés. Des deux côtés, les dents de la mâchoire supérieure recouvrent latéralement la partie dorsale des dentaires (Figs.II.2&4). Les dents de la mâchoire inférieure sont présentes, mais très peu visibles du fait de cet encastrement. Le dentaire droit présente seulement quelques fissures et est cassé en deux points sur sa surface ventrale (Fig.II.22A). Le dentaire gauche est un peu plus abîmé. Latéralement, l'os est enfoncé à divers endroits, particulièrement sur sa partie antérieure (Fig.II.4).

Le dentaire est un os subrectangulaire, très allongé antéropostérieurement et qui forme environ 65% de la longueur totale de la mandibule. Il s'agit de l'os le plus long de la mandibule et, sur le spécimen d'Ha Noosi, sa hauteur est égale à 12% de sa longueur. C'est l'ordre de grandeur que l'on retrouve chez les saurischiens basaux et beaucoup de sauropodomorphes basaux, à quelques exceptions près.

En effet, certains taxons comme *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Massospondylus* ou *Mussaurus* présentent un dentaire avec une hauteur plus importante, proportionnellement à sa longueur. Chez les sauropodes, cet état de caractère s'accentue étant donné que les dentaires sont beaucoup plus hauts.

En vue latérale, le dentaire est en contact avec l'angulaire postéroventralement et le surangulaire postérodorsalement. Médialement, il est recouvert sur les trois quarts de sa longueur par le splénial.

Les marges ventrale et dorsale du dentaire sont subparallèles sur la partie antérieure de l'os et divergent progressivement postérieurement. La hauteur maximale du dentaire se trouve à son extrémité postérieure.

La région antérieure du dentaire droit, qui est mieux préservée que celle du gauche, possède un petit renflement latéral à environ 1 cm de la symphyse. En vue latérale, le bord ventral du dentaire présente une orientation ventrale sur son extrémité antérieure. On retrouve cette morphologie chez *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Lamplughsaura*, *Massospondylus*, *Mussaurus*, *Pantydraco*, *Plateosaurus* et *Unaysaurus*. Sur le spécimen d'Ha Noosi, aucune expansion dorsoventrale n'est visible sur la partie antérieure de l'os. En vue ventrale, la symphyse entre les deux dentaires s'étend antéropostérieurement sur plus de 300 mm. Latéralement à celle-ci, le dentaire présente une surface légèrement chagrinée. Quelques foramens sont visibles immédiatement à l'arrière de la symphyse. Le plus gros est le foramen le plus antérieur, qui est très proche de la symphyse. Il est suivi de 2 foramens de plus petite taille, alignés antéropostérieurement. Deux autres petits foramens sont accolés à la symphyse et alignés dorsoventralement. Sur la face latérale de l'os, aucun sillon parcouru par une rangée de foramens, comme on en connaît chez *Eoraptor* ou *Panphagia*, n'est visible. La région postérieure du dentaire est bien plus fine transversalement que son extrémité antérieure. Elle présente une surface plane ainsi qu'une petite concavité à son extrémité, probablement due à la présence de la fenêtre mandibulaire. L'extrémité postérieure du dentaire est divisée en deux processus, aussi bien conservés du côté droit que du côté gauche. À partir de leur point de divergence, le processus ventral apparaît un peu plus court que le processus dorsal. Le processus ventral est subtriangulaire et est en contact avec l'articulaire postérieurement. Le processus dorsal est subtriangulaire également, son bord ventral forme la marge antérodorsale de la fenêtre mandibulaire et son bord dorsal est en contact avec le surangulaire.

La position de la première alvéole du dentaire n'est pas visible. En vue médiale, les dents de la mandibule sont observables uniquement sur le dentaire gauche. La rangée y est presque complète, mais les couronnes les plus antérieures et les plus postérieures n'ont pas pu être dégagées. La rangée de dents inférieures occupe presque toute la longueur du dentaire et les alvéoles y sont très peu visibles en vue médiale. On décompte au total 18 dents, dont certaines très bien préservées sur lesquelles les denticules sont bien visibles. En prenant en considération les espaces entre certaines

dents, et la longueur du dentaire, nous pouvons supposer que la rangée dentaire était composée de 23 dents environ.

Surangulaire.

Les surangulaires sont complets mais, la mandibule étant encastrée dans le crâne, leur partie dorsale se trouve partiellement dissimulée (Figs.II.2&4). Le surangulaire gauche est le seul à avoir été dégagé entièrement. L'os présente de la microfracturation à certains endroits et quelques fissures sur sa partie dorsale. Les parties les plus abîmées du surangulaire gauche sont les extrémités antérieures de ses branches postérodorsale et ventrodorsale. Le surangulaire droit est beaucoup mieux préservé. Sa surface osseuse est lisse et peu abîmée (Fig.II.22B).

Le surangulaire forme toute la partie postérodorsale de la mandibule en vue latérale. Antéropostérieurement, il occupe 45% de la longueur de la mandibule. C'est donc un os allongé, dont l'extrémité antérieure est haute et bifide et l'extrémité postérieure basse et formée d'une seule branche (Fig.II.22B).

La branche antérodorsale du surangulaire est en contact avec le dentaire et délimite la fenêtre mandibulaire externe postérodorsalement. La branche antéroventrale du surangulaire borde cette même fenêtre postéroventralement. Ventralement, l'os est accolé à l'angulaire et, plus postérieurement, entre en contact avec l'articulaire.

La surface latérale du surangulaire est concave à convexe. En vue latérale, la marge dorsale de l'os n'est malheureusement pas visible car elle est recouverte, à gauche comme à droite, par la partie postérieure du jugal et le processus antérieur du quadratojugal. Il n'est ainsi pas possible d'attester de la présence d'un foramen surangulaire. Une partie de la marge dorsale du surangulaire ainsi qu'une partie de sa face médiale sont cependant visibles du côté gauche du crâne. Le bord dorsal de l'os est fortement convexe et le processus coronoïde du surangulaire est développé, comme c'est aussi le cas chez *Coloradisaurus* ou *Plateosaurus*. La marge ventrale du surangulaire est concave dans sa région antérieure et convexe dans sa région postérieure. La surface médiale du surangulaire qui entre en contact avec le préarticulaire ventralement, est fortement concave. En vues ventrale et médiale, le foramen inframeckelien est visible au niveau de la suture où le surangulaire est en contact avec le préarticulaire et le splénial.

Angulaire.

Les angulaires sont plutôt bien préservés. Le gauche présente quelques microfissures et, sur sa partie postérieure, la surface osseuse est extrêmement abîmée. Deux petites perforations sont également visibles sur la partie ventrale de l'os (Fig.II.4). Du côté droit, l'angulaire est mieux préservé. On voit

trois petites fissures dorsoventrales sur sa partie antérieure et, comme du côté gauche, la surface osseuse de la partie postérieure de l'os est décollée (Figs.II.2&22C). L'angulaire se situe postéroventralement à la mandibule, sous le surangulaire. Il représente environ 30% de la longueur totale de la mandibule. C'est un os transversalement fin et antéropostérieurement allongé, qui s'observe uniquement sur les faces latérales des mandibules. Antérieurement, il est en contact avec le dentaire et forme la marge ventrale de la fenêtre mandibulaire externe. Dorsalement, il se suture avec le surangulaire et ventralement, il est en contact avec le splénial et le préarticulaire.

L'extrémité antérieure de l'angulaire est approximativement au même niveau que l'extrémité du processus antérodorsal du surangulaire. La face latérale de l'angulaire est plate sur sa partie antérieure et légèrement convexe dorsoventralement sur sa partie postérieure. En vue latérale, la marge dorsale sigmoïde de l'os recouvre latéralement le surangulaire, en arrière de la fenêtre mandibulaire externe. La hauteur de l'angulaire va en décroissant postérieurement. Ainsi, sa hauteur postérieure équivaut à la moitié de sa hauteur antérieure. En vue ventrale, la marge médiale de l'angulaire apparaît droite et borde latéralement le foramen inframeckelien (Fig.II.14).

Splénial.

Les spléniaux sont complets mais assez mal préservés d'un côté comme de l'autre. Il s'agit des seuls os du crâne pour lesquels le côté gauche présente une meilleure préservation. Le splénial étant un os extrêmement fin, les surfaces osseuses sont très usées à gauche et à droite. Sur le splénial gauche, on observe deux trous, au travers desquels on aperçoit le dentaire. Le bord ventral de l'os est très bien conservé, en revanche le bord dorsal, plus fin, est en partie érodé (Figs.II.14&22F). Le splénial droit a conservé des bords ventral et dorsal visibles, en revanche sa surface est beaucoup plus érodée que celle du côté gauche. L'os est également enfoncé par endroits.

Le splénial est un os laminaire qui recouvre le dentaire médialement. Il forme environ 40% de la longueur de la mandibule. Cela équivaut à peu près aux proportions observées chez *Adeopapposaurus*, mais diffère de celles connues chez *Plateosaurus* qui a, proportionnellement à sa mandibule, un splénial plus court. En hauteur, le splénial recouvre environ 85% de la face médiale de la mandibule.

Le splénial est en contact avec le dentaire sur toute sa surface latérale. Il se suture également avec l'intercoronoïde dorsalement et le préarticulaire postérieurement. Il entre aussi en contact avec l'angulaire postéroventralement, sur une zone réduite, au niveau du foramen inframeckelien.

Le foramen splénial est situé sur la partie antéroventrale de l'os, en position un peu plus postérieure que ce qui est observé chez *Adeopapposaurus*. Il n'est visible que sur le splénial gauche, le droit étant trop abîmé. Sur le spécimen d'Ha Noosi, comme chez la grande majorité des sauropodomorphes

basaux, le foramen est enfermé dans le splénial (Fig.II.22F). Chez certaines formes basales comme *Eoraptor* ou *Panphagia*, le foramen splénial est absent.

La région antérieure du splénial est divisée en deux processus orientés parallèlement aux marges dorsale et ventrale de la mandibule. Les deux processus ont une hauteur dorsoventrale réduite et constante, et font approximativement la même longueur. Le processus ventral du splénial longe le bord ventral du dentaire. Le processus dorsal est bordé dorsalement par l'intercoronoïde. Il est intéressant de noter qu'une extrémité bifide du splénial est aussi connue chez *Adeopapposaurus* et *Coloradisaurus*, bien que chez ces taxons la longueur des processus ne soit pas égale, mais que *Plateosaurus* présente un splénial avec une extrémité antérieure unique. La région postérieure du splénial s'étend sur sa partie ventrale uniquement, formant un processus postéroventral. Ce dernier longe le dentaire sur sa partie la plus antérieure, puis l'angulaire plus postérieurement. À son extrémité postérieure, le processus forme une partie du bord antérieur du foramen inframeckelien sur quelques millimètres. On observe la même disposition sur les mandibules d'*Adeopapposaurus* et *Plateosaurus*. Dorsalement, le processus est en contact avec le préarticulaire. La hauteur dorsoventrale du processus postéroventral du splénial est divisée de moitié entre la partie antérieure et la partie postérieure de celui-ci.

Coronoïde.

La présence d'un coronoïde sur ce spécimen ne peut pas être déterminée avec certitude. Du côté droit du crâne, les os du palais et la matrice dissimulent le coin postérodorsal de la mandibule où le coronoïde devrait se trouver. Du côté gauche la situation est un peu similaire, mais comme le palatin et le ptérygoïde sont un peu plus éloignés de la mandibule, une petite portion de ce qui pourrait être identifié comme le coronoïde est visible. Cela dit, plusieurs cassures se trouvent sur cette même portion, et rien ne permet d'affirmer que ce n'est pas simplement la partie dorsale du préarticulaire.

Intercoronoïde.

Les intercoronoïdes sont visibles des deux côtés. Ils sont relativement bien préservés et semblent complets, bien que leur contour et leur suture avec les autres os ne soient pas aisément identifiables. L'intercoronoïde est une fine lame d'os allongée antéropostérieurement. Il est très bien visible du côté droit du crâne, mais beaucoup moins du côté gauche où, du fait de nombreuses fissures, les délimitations de l'os sont très difficiles à observer. Malgré cela, une bonne partie de l'extrémité postérieure de l'os, dissimulée par de la matrice du côté droit, n'est observable que du côté gauche.

L'intercoronoïde est en contact avec le dentaire sur toute sa face latérale, avec le splénial ventralement et avec le préarticulaire postérieurement.

L'intercoronoïde débute au niveau de la cinquième ou sixième dent du dentaire. C'est un os fin dorsoventralement et relativement allongé antéropostérieurement, s'étendant sur 45% de la longueur de la mandibule du côté droit. Antérieurement, l'intercoronoïde a une hauteur dorsoventrale de 4 mm. Sa région antérieure est fine avec une extrémité arrondie. L'os s'épaissit postérieurement, pour atteindre une hauteur de 7 mm au milieu du splénial. L'extrémité postérieure n'est pas entièrement visible, même du côté gauche du crâne. Elle devrait normalement entrer en contact avec le coronoïde (Galton 1985a : fig. 5).

Préarticulaire.

Le préarticulaire est un os de forme complexe qui s'étend antéropostérieurement sur la partie postérieure de la mandibule. Il est visible en vues ventrale et médiale uniquement (Fig.II.14).

Les préarticulaires sont tous les deux complets. Ce sont les os dont la différence de préservation d'un côté à l'autre est la plus marquante. La partie postérieure du préarticulaire gauche est extrêmement mal conservée. Elle est très microfissurée, et sa surface osseuse n'est presque plus visible. De ce fait, le bord postérieur de l'os ne se devine pas, ou très mal. Toute la partie antérieure de l'os, qui se trouve sur la face médiale de la mandibule gauche, présente une très bonne préservation. Le préarticulaire droit a une conservation plus homogène mais est moins bien préservé antérieurement. Sa partie postérieure en revanche est presque complète. Elle possède une surface osseuse plutôt lisse et un bord bien distinguable (Fig.II.22D).

Le préarticulaire est en contact avec l'intercoronoïde antérieurement et avec le splénial antéroventralement. Il se suture également avec l'angulaire ventralement et avec l'articulaire postérieurement. L'extrémité de son processus antérieur recouvre le dentaire médialement. Le préarticulaire est également en contact avec le surangulaire en temps normal, mais celui-ci est dissimulé par la matrice chez le spécimen d'Ha Noosi.

L'extrémité antérieure du préarticulaire, mieux préservée du côté gauche du crâne, est en forme de languette et regarde latéralement. Sa bordure dorsale est droite et sa bordure ventrale est légèrement convexe ventralement et orientée antérodorsalement à postéroventralement. La partie centrale du préarticulaire est très réduite dorsoventralement par rapport au reste de l'os. Elle s'étend sur approximativement 3 cm et forme la marge dorsale du foramen inframeckelien, qui est en partie inséré dans l'os. Dorsalement à ce foramen, le préarticulaire porte une petite crête qui se projette postérieurement. Cette crête crée une surface subhorizontale de moins d'1 cm de long sur la face ventrale du préarticulaire. La région postérieure du préarticulaire a subi une torsion par rapport au reste de l'os. Elle est dans le plan horizontal alors que toute la partie antérieure de l'os se trouve, au contraire, dans le plan vertical.

Articulaire.

L'articulaire permet l'articulation de la mandibule sur le crâne par l'intermédiaire du carré. Les articulaires sont complets (Figs.II.2&4). La surface osseuse de l'articulaire gauche n'est presque pas visible. Comme le préarticulaire, l'os est très microfissuré, particulièrement sur sa partie ventrale. Le processus médial est érodé et légèrement cassé à sa base. L'extrémité postérieure de l'articulaire gauche n'est pas complète (Figs.II.4&14). Elle est en revanche complète sur l'articulaire droit, dont la surface osseuse, bien que très usée, reste bien préservée. Du côté droit, le processus médial est complet et bien défini (Fig.II.2E). Avec le dentaire, c'est le seul os de la mandibule à être visible dans toutes les vues.

L'articulaire est un os réduit antéropostérieurement, robuste et irrégulier. Latéralement, l'articulaire est en contact avec le surangulaire. Médialement et ventralement, il est en contact avec le préarticulaire. L'articulaire a une forme subtriangulaire en vues ventrale et dorsale. Il se décompose en deux parties : sa partie antérieure comprend la cavité glénoïde et sa partie postérieure est formée par le processus rétroarticulaire.

En vue latérale, la cavité glénoïde est située au-dessous de la marge alvéolaire du dentaire, comme c'est le cas chez presque tous les sauropodomorphes basaux, à l'exception de Lamplughsaura. Cependant, la marge alvéolaire n'est pas un référentiel idéal pour juger de la hauteur de l'articulation étant donné que c'est presque toujours le point le plus dorsal de la mandibule. Si l'on considère le point le plus bas du bord dorsal du dentaire, une différence est observable en fonction des taxons. Chez le spécimen d'Ha Noosi, comme chez *Coloradisaurus*, *Melanorosaurus*, *Plateosaurus* ou *Sarahsaurus*, la cavité glénoïde reste nettement plus basse que le point en question. En revanche, chez *Adeopapposaurus*, *Eoraptor*, *Leyesaurus*, *Massospondylus* ou *Riojasaurus*, ces deux points de référence sont quasiment alignés en vue latérale. En vue ventrale, la cavité glénoïde est bordée médialement par un processus pyramidal (Apaldetti et al. 2014 : fig. 7, « mpp »). Cette structure se retrouve uniquement chez *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus* et *Plateosaurus*.

Le bord ventral de l'articulaire, visible du côté droit du crâne en vue latérale, est rectiligne.

Le processus rétroarticulaire est la partie la plus fine de l'articulaire transversalement. Il est assez allongé antéropostérieurement et sa longueur est nettement supérieure à la hauteur de la mandibule sous la cavité glénoïde. On retrouve également cet état de caractère chez *Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Lufengosaurus*, *Melanorosaurus* et *Plateosaurus*. À l'inverse, *Eoraptor*, *Massospondylus* ou *Pampadromaeus* ont un processus rétroarticulaire dont la longueur est égale à la hauteur de la mandibule sous la cavité glénoïde. Chez le spécimen d'Ha Noosi, le processus rétroarticulaire s'affine postérieurement en vue dorsale, comme chez tous les sauropodomorphes basaux. Chez les sauropodes, sa largeur est relativement stable. Sur la partie postéromédiale du processus rétroarticulaire, un processus carré comparable à celui visible chez *Coloradisaurus*

(Apaldetti et al. 2014 : fig. 7, « tmp ») est observable. Long de moins d'un cm, il forme un angle d'environ 45 ° avec l'articulaire en vue postérieure. Il est visible dans toutes les vues et est observable sur les articulaires gauche et droit. Chez *Coloradisaurus*, cette structure avait été présentée comme étant potentiellement pathologique, du fait de son absence chez tous les autres taxons de sauropodomorphes basaux, de l'impossibilité de vérifier sa présence sur l'articulaire gauche qui n'était pas préservé et de la présence d'une autre excroissance osseuse sur l'angulaire droit de *Coloradisaurus* considérée, elle, comme pathologique (Apaldetti et al. 2014, p.1126). L'observation de ce processus sur les deux articulaires du crâne du spécimen d'Ha Noosi permet de réfuter l'hypothèse d'une excroissance pathologique. Ce processus médial était présenté comme une autapomorphie de *Coloradisaurus*, c'est désormais un caractère partagé par *Coloradisaurus* et le spécimen d'Ha Noosi.

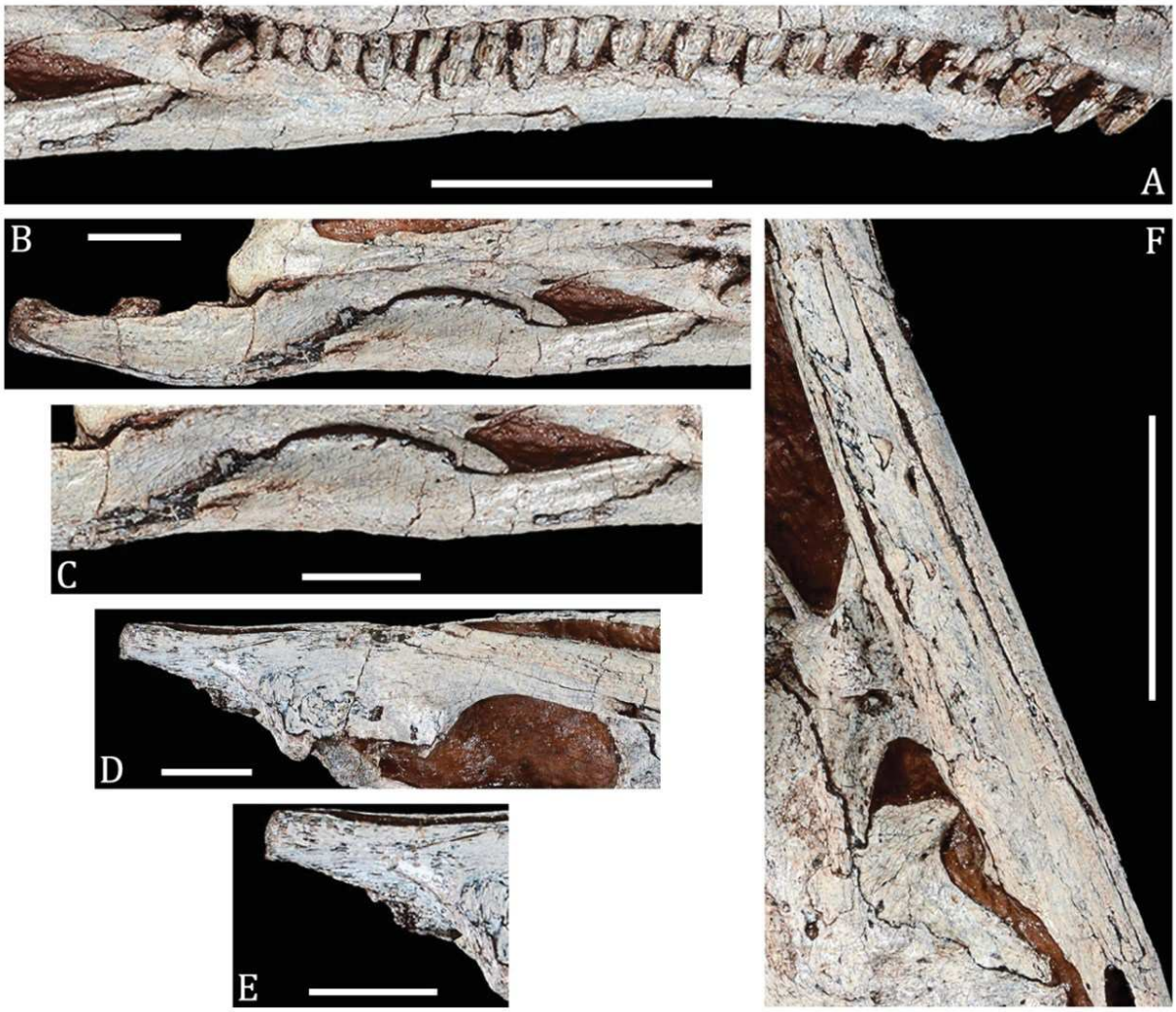


Figure II.22. Vues rapprochées des os de la mandibule. **[A]** Dentaire droit. **[B]** Surangulaire droit. **[C]** Angulaire droit. **[D]** Préarticulaire droit. **[E]** Articulaire droit. **[F]** Splénial gauche. Échelle de **[A]** et **[F]** de 5 cm. Échelle de **[B]** à **[E]** de 2 cm.

Dentition

La dentition est relativement homodonte : toutes les dents sont folidontes et droites, compressées labiolingualement et lenticulaires en coupe transversale (Hendrickx et al. 2015). Leur face labiale est légèrement plus convexe que la face linguale (Fig.II.23). On note une forme plus spatulée de la couronne accompagnée d'une concavité linguale marquée chez *Lamplughsaura*, *Leonerasaurus* et *Yunnanosaurus* uniquement. On trouve également des dents spatulées chez certains sauropodes comme *Camarasaurus* ou *Omeisaurus*. Malgré une forme identique, les dents les plus mésiales des mâchoires sont les plus grandes, et les plus distales sont les plus petites.

La surface de l'émail est lisse. On retrouve cette texture lisse chez *Adeopapposaurus*, *Eoraptor*, *Leyesaurus*, *Massospondylus* et *Plateosaurus*, entre autres. D'autres taxons présentent plutôt un émail chagriné comme *Aardonyx*, *Anchisaurus*, *Coloradisaurus*, *Jingshanosaurus* ou *Leonerasaurus*,. Notons tout de même que ces taxons présentent un émail moins chagriné que celui observé chez certains sauropodes.

La racine des dents est de forme cylindrique et semble dépasser, en hauteur, la taille de la couronne. Une constriction est visible à la base de la couronne, suivie par l'élargissement mésiodistal maximal de celle-ci puis d'un affinement graduel jusqu'à l'extrémité apicale de la dent. La constriction basale de la couronne est considérée comme un caractère synapomorphique des sauropodomorphes (Gauthier 1986 ; Pol & Powell 2007a : p. 138). La partie la plus large mésiodistalement de la couronne se situe à la base de celle-ci chez le spécimen d'Ha Noosi, comme chez la majorité des sauropodomorphes basaux, à l'exception de *Jingshanosaurus*, *Lamplughsaura*, *Leonerasaurus*, *Plateosaurus* et *Yunnanosaurus*, chez qui la largeur maximale se trouve à mi-hauteur des couronnes.

Les carènes mésiale et distale des dents sont dentelées. C'est le cas de presque tous les sauropodomorphes basaux, mis à part *Lamplughsaura* chez qui seule la carène mésiale porte des denticules et *Jingshanosaurus* et *Yunnanosaurus*, chez qui les denticules sont complètement absents. Chez le spécimen d'Ha Noosi, les denticules sont présents sur la moitié apicale des couronnes. C'est aussi le cas chez *Coloradisaurus*, *Leyesaurus*, *Massospondylus* et *Mussaurus*. D'autres genres comme *Eoraptor*, *Melanorosaurus* ou *Thecodontosaurus* ont des denticules sur plus de la moitié de la couronne. Sur le spécimen d'Ha Noosi, les denticules mésiaux et distaux sont de tailles identiques, ils ont des extrémités distales pointues et sont orientés à 45° environ par rapport à l'axe apicobasal de la dent. Cette orientation se retrouve chez tous les autres prosauropodes, mis à part chez *Eoraptor*, où les denticules sont orientés plutôt à 90°.

En vue latérale, les couronnes ne se recouvrent pas mais le bord distal de chaque dent est tout de même en contact avec le bord mésial de la suivante (Fig.II.23). L'axe apicobasal des couronnes est

droit, comme chez la majorité des sauropodomorphes basaux. Seuls *Eoraptor*, *Pampadromaeus* et *Panphagia* ont des couronnes dont l'axe apicobasal est recourbé distalement.

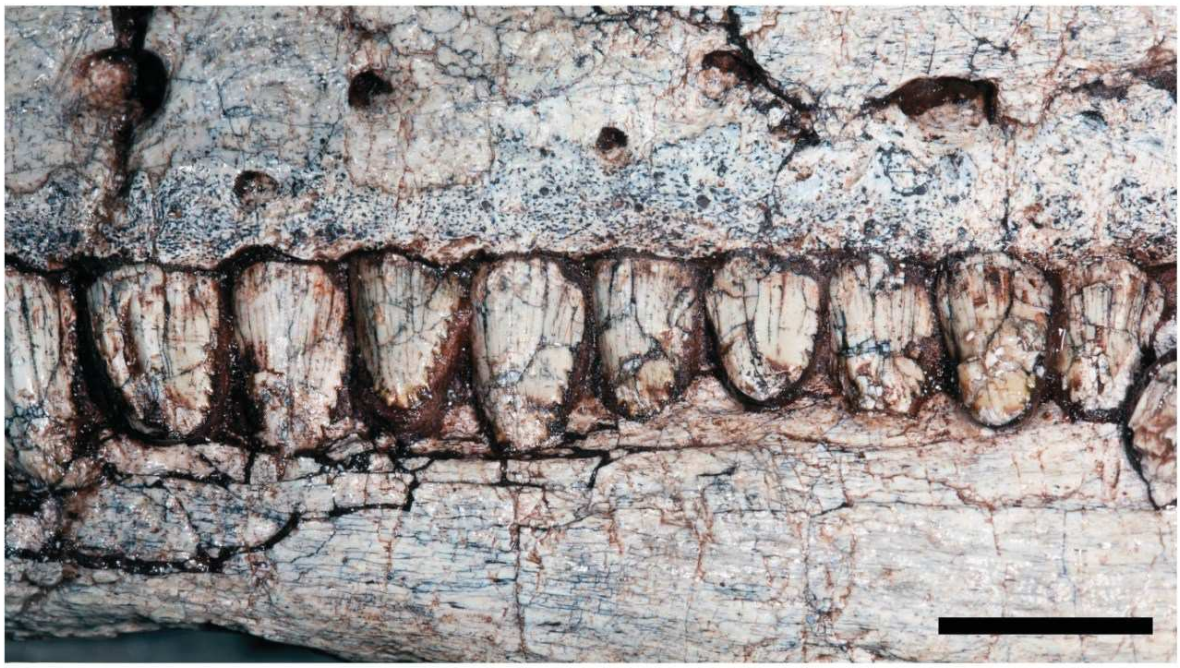


Figure II.23. Détail des dents du maxillaire gauche du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Dents maxillaires 10 à 18 (de gauche à droite). Échelle de 1 cm.

Dents prémaxillaires.

Le prémaxillaire porte cinq dents, comme chez *Aardonyx* et *Plateosaurus* (Figs.II.2&4). La présence de cinq dents prémaxillaires avait d'ailleurs été présenté comme une autapomorphie d'*Aardonyx* par Yates et al. (2010 : p. 788). La plupart des autres sauropodomorphes basaux dont *Eoraptor*, *Massospondylus* et *Melanorosaurus* portent quatre dents prémaxillaires. Sur le spécimen d'Ha Noosi, ces dents ne sont visibles qu'en vue latérale du fait de l'encastrement de la mandibule dans le crâne. Les couronnes sont un peu plus longues que celles portées par le maxillaire et font, toutes les cinq, à peu près 14 mm de long. Au lieu d'être strictement vertical, leur axe apicobasal est doté d'une légère composante postérieure. Du côté gauche, la cinquième dent semble brisée et est presque entièrement dissimulée par la précédente (Fig.II.11A). Sur le prémaxillaire droit, le bord mésial de la cinquième dent est partiellement recouvert par le bord distal de la quatrième (Fig.II.2). Les denticules sont mal préservés sur les dents prémaxillaires et ne sont presque pas discernables. Il est donc impossible de déterminer leur nombre sur chaque face, même approximativement. Aucune facette d'usure liée à l'occlusion n'est visible sur les dents prémaxillaires.

Dents maxillaires.

Le maxillaire compte 27 dents ou alvéoles. Comme sur le prémaxillaire, la rangée dentaire n'est observable qu'en vue latérale. Les dents les plus antérieures sont les plus grandes, elles font approximativement les mêmes dimensions que les dents prémaxillaires. Leur taille décroît en allant vers l'extrémité postérieure du maxillaire. À titre d'exemple, la couronne la plus antérieure du maxillaire gauche mesure 12 mm, la plus postérieure 5 mm. L'axe apicobasal des premières dents maxillaires (1 à 5) a une légère composante postérieure, tout comme les dents prémaxillaires, mais le reste de la rangée a une couronne bien verticale (Figs.II.2&4). *Anchisaurus* (Yates 2004a : p. 9) et *Mussaurus* (Pol & Powell 2007a : p. 139) sont les seuls prosauropodes chez lesquels les dents maxillaires se projettent légèrement vers l'extérieur.

Contrairement à ce qui est observé chez *Adeopapposaurus* ou *Massospondylus*, la face labiale des dents n'est pas orientée légèrement antérieurement mais strictement latéralement.

Les denticules sont présents sur les bords mésial et distal, ils sont très peu visibles sur les premières dents maxillaires mais apparaissent très clairement à partir de la sixième environ. Les dents 6 à 20 sont celles sur lesquelles les denticules sont les plus visibles. Sur cette portion, ils occupent environ la moitié apicale de la couronne et sont orientés suivant un angle de 45 ° environ par rapport à l'axe apicobasal de la dent. Du côté gauche du crâne, la douzième dent maxillaire comporte six denticules sur chaque bord (Fig.II.23). Il semblerait que ce nombre soit stable sur toutes les dents maxillaires sauf les plus postérieures qui, du fait de leur taille réduite, n'en ont que quatre ou cinq.

Sur le maxillaire gauche, la cinquième dent était en train de se renouveler au moment de la mort de l'animal. Seule la partie la plus apicale de la couronne est visible (Fig.II.4). Certaines dents maxillaires, particulièrement du côté gauche, présentent de légères striations sur la partie centrale de leur couronne. Aucune facette d'usure n'est visible sur la face labiale des dents maxillaires.

Dents dentaires.

Le dentaire gauche porte 18 dents préservées et visibles. En réalité, il devait disposer d'une vingtaine d'alvéoles et de dents. Il s'agit là de la morphologie classique des sauropodomorphes basaux étant donné que tous, mis à part *Anchisaurus*, disposent de plus de 18 dents dentaires. Les seules dents dentaires observables sur le spécimen d'Ha Noosi sont celles portées par le dentaire gauche qui ne sont visibles qu'en vue médiale, du fait de l'encastrement de la mandibule dans le crâne. Ce dernier empêche d'observer la localisation de la première dent du dentaire par rapport à la symphyse.

Les faces linguales des dents dentaires sont plates sur leurs bords mésial et distal et légèrement convexes sur le centre, mais moins que les faces labiales des dents prémaxillaires et maxillaires. Deux sillons longitudinaux (mésial et distal) délimitent le centre de la dent légèrement renflé. Les dents

apparaissent toutes verticales et côte à côte, mais sans recouvrement notable. *Leonerasaurus* constitue le seul sauropodomorphe basal dont les dents sur le dentaire sont légèrement projetées vers l'extérieur (Pol et al. 2011 : p. 5). Cet état de caractère est poussé à l'extrême chez certains taxons de sauropodes (particulièrement de Diplodocoidae) comme *Apatosaurus* (Tschopp et al. 2015 : p. 237). Les dents dentaires, comme les maxillaires, décroissent en taille postérieurement. Ainsi, la septième dent visible mesure 12 mm alors que la dernière fait 4 mm. Dans la rangée dentaire, plusieurs dents semblent être partiellement sorties. Elles devaient être en cours de renouvellement à la mort de l'animal.

Les denticules sont, là aussi, présents sur les bords mésial et distal des dents et orientés selon un angle de 45° degrés environ par rapport à l'axe apicobasal. Ils semblent plus aiguisés que sur les dents maxillaires, probablement du fait d'une meilleure conservation étant donné que la mâchoire a été en partie protégée par le crâne la recouvrant. Comme sur les dents maxillaires, on compte six denticules sur chaque face des dents dentaires. Aucune facette d'usure n'est visible sur la face linguale des dents dentaires.

Il n'y a pas de différence notable entre les deux dentaires et les maxillaires, si ce n'est que ces dernières semblent avoir des extrémités apicales plus arrondies. Plus qu'à une réelle différence anatomique, cela est probablement dû à des différences de conservation.

3. APPAREIL HYOBRANCHIAL

Deux cératobranchiaux ont été conservés sur le spécimen d'Ha Noosi, dans la région postérieure du crâne (Fig.II.24). Les éléments hyoïdiens étant fragiles, parfois uniquement cartilagineux et toujours non articulés avec le reste du squelette, ils ne sont que rarement retrouvés. Au sein des saurischiens, les seuls éléments de l'appareil hyobranchial à avoir été trouvés fossilisés sont des cératobranchiaux (Hill et al. 2015). À ce jour, ils ont été retrouvés chez un certain nombre de sauropodomorphes, dont les sauropodomorphes basaux *Adeopapposaurus* (aucun numéro de cératobranchiaux précisé) (Martínez 2009 : p. 152), *Anchisaurus* (cératobranchiaux 1) (Galton 1976 : p. 35), *Jingshanosaurus* (« hyoïdes ») (Zhang & Yang 1994 : p. 83), *Leyesaurus* (aucun numéro de cératobranchiaux précisé) (Apaldetti et al. 2011 : p. 9), *Massospondylus* (cératobranchiaux 1) (Sues et al. 2004 : p. 254), *Melanorosaurus* (cératohyaux) (Yates 2007a : p. 26), *Plateosaurus* (cératobranchiaux 1) (Galton 1985a : p. 129) et *Yunnanosaurus* (aucun numéro de cératobranchiaux précisé) (Barrett et al. 2007 : p. 334). Chez les sauropodes, des os hyoïdes ont été décrits chez *Camarasaurus* (Gilmore 1925 : p. 367), *Europasaurus* (Marpmann et al. 2015 : p. 254), *Giraffatitan* (Janensch 1935 : p. 183) et *Omeisaurus* (Dong et al. 1983 : p. 39). D'après Hill et al. (2015

: p. 12), les éléments observés chez *Anchisaurus*, *Camarasaurus*, *Europasaurus* et *Omeisaurus* sont très probablement des cératobranchiaux 2, même s'ils n'ont pas été décrits comme tels.

Sur le spécimen d'Ha Noosi, l'extrémité antérieure des cératobranchiaux se trouvait au-dessous de la boîte crânienne, au niveau des processus basiptérygoïdes du basisphénoïde. Ils se projetaient postérieurement, suivant l'axe antéropostérieur du crâne, jusque sous l'axis (Fig.II.24). Sachant que les cératobranchiaux 1 sont en position plus antérieure lorsqu'ils sont conservés chez les dinosaures (Hill et al. 2015, Figs.4 & 10) et que les éléments conservés ici ressemblent beaucoup aux cératobranchiaux 2 de *Pinacosaurus* (Hill et al. 2015 : fig. 3), nous identifions les cératobranchiaux préservés sur le spécimen d'Ha Noosi comme des cératobranchiaux 2.

Figure II.24. Position taphonomique des cératobranchiaux 2 par rapport au crâne du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Légende : **cb2** : cératobranchial 2.

Pour permettre l'accès à la boîte crânienne et au complexe atlas-axis du spécimen, les cératobranchiaux ont été retirés du bloc du crâne et préparés.

Les deux cératobranchiaux sont fins et allongés (Fig.II.25). Leur section transverse est ovale et ils ont un diamètre à peu près constant. L'extrémité proximale des os apparaît très légèrement évasée en vue dorsale. En vue latérale, elle s'étend également dorsoventralement. En vue proximale, elle apparaît subtriangulaire (Fig.II.25E). L'extrémité distale, au contraire, présente un léger aplatissement dorsoventral. Le cératobranchial droit mesure 190 mm de long, le gauche 183 mm et les deux ont l'extrémité distale cassée, leur longueur maximale devait donc dépasser 200 mm. Les cératobranchiaux sont relativement droits en vue latérale. En vues dorsale et ventrale, ils sont recourbés et, étonnamment, ne sont pas disposés de manière symétrique. En effet, le cératobranchial droit présente une concavité latérale et une convexité médiale, alors que le gauche est convexe latéralement et concave médialement (Figs.II.24&25). Si l'on se fie à la disposition des

éléments sur un appareil hyobranchial complet (Hill et al. 2015 : fig. 4), la partie concave de l'os est normalement latérale, le cératobranchial 2 gauche aurait donc bougé au cours de la fossilisation du spécimen.

Figure II.25. Cératobranchiaux 2 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Cératobranchial gauche en vue dorsale. **[B]** Cératobranchial gauche en vue ventrale. **[C]** Cératobranchial droit en vue dorsale. **[D]** Cératobranchial droit en vue ventrale. **[E]** Cératobranchial droit en vue proximale. Échelle de **[A]** à **[D]** de 10 cm. Échelle de **[E]** de 1 cm.

4. SQUELETTE AXIAL

L'ensemble du squelette axial du spécimen d'Ha Noosi a été trouvé en articulation. Il comporte une série cervicale complète, suivie de la série dorsale complète pour un total de 24 vertèbres présacrées. La différenciation entre les côtes cervicales et dorsales est très claire, ce qui facilite l'identification de la C10 et de la D1 qui ont une morphologie très proche (Fig.II.43). Les vertèbres sacrées et les vertèbres caudales sont toutes manquantes.

Le squelette ayant subi une compression dorsoventrale, toutes les vertèbres décrites dans les lignes qui suivent ont des dimensions altérées par rapport à la réalité, particulièrement au niveau du centrum. Cela est à prendre en compte pour l'utilisation des mesures prises sur le spécimen lors du codage de certains caractères. La déformation est plus ou moins visible selon les pièces mais peut être estimée à l'aide des mesures de hauteur et de largeur prises sur les centrums. La hauteur supposée réelle des faces articulaires des centrums a été estimée à l'aide de la moyenne largeur-hauteur. La comparaison de cette moyenne avec la hauteur mesurée permet d'avoir une idée de l'impact de la compression sur les fossiles. On constate ainsi que les vertèbres ont perdu de 8% à 31%

de leur hauteur d'origine (Tabs.II.3&7). Cette moyenne est également prise en compte dans l'aEI, représentant le rapport d'allongement, sur un centrum donné (Chure et al. 2010).

Vertèbres cervicales

Au total, la série cervicale compte dix vertèbres. C'est le nombre de vertèbres également observé chez *Massospondylus* et *Plateosaurus* et le plus répandu chez les sauropodomorphes basaux. *Eoraptor* fait exception à la règle avec neuf cervicales, ainsi qu'*Adeopapposaurus* qui est le seul taxon à en posséder onze. Chez les sauropodes, le nombre de cervicales est plus élevé, pouvant aller de 12 (*Camarasaurus*) à 17 (*Omeisaurus*), selon les genres (Upchurch et al. 2004 ; Taylor & Wedel 2013).

Les proatlas, atlas et axis du spécimen, suivis de toute la série cervicale, étaient en articulation avec le crâne (Fig.II.26). Le complexe proatlas, atlas et axis a été désolidarisé du crâne afin de pouvoir l'étudier. Les trois éléments ont néanmoins été laissés en articulation. Pratiquement toutes les côtes cervicales ont été préservées en articulation.

En moyenne, la compression a réduit la hauteur des cervicales de 18% (Tab.II.3).

Tableau II.2. Estimation de l'impact de la compression dorsoventrale sur les centrums des vertèbres cervicales du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). La moyenne de la hauteur et de la largeur (mm) et la hauteur mesurée (mm) sont prises sur la même face articulaire du centrum (si les mesures sont disponibles pour la face antérieure et la postérieure, on choisit les plus hautes). Moyenne largeur-hauteur = ((largeur de la face articulaire + hauteur de la face articulaire) / 2) (Chure et al. 2010).

	Moyenne largeur-hauteur	Hauteur mesurée	Différence de hauteur
Axis	29	20	31%
C3	31,5	26	17%
C4	35	27	23%
C5	43,5	35	20%
C6	49	40	18%
C7	53	47	11%
C8	61	51	16%
C9	60,5	53	12%
C10	67,5	59	13%
Moyenne de la perte de hauteur due à la compression sur les cervicales			**18%**

Proatlas et atlas.

Le proatlas est un élément pair qui précède l'atlas. Sur ce spécimen, il est encore articulé à ce dernier. Le proatlas droit est en place, alors que le proatlas gauche a un peu bougé. Le proatlas est en contact avec l'arc neural de l'atlas médiodorsalement et avec l'intercentrum de l'atlas médioventralement. La partie antérolatérale du proatlas s'articule sur le crâne au bord du foramen

magnum, au niveau de la partie ventrale du supraoccipital et du bord médial du processus paroccipital (Fig.II.26).

En vue dorsale, le proatlas est allongé antéropostérieurement et triangulaire (Fig.II.27). Sa partie antérieure forme une fine languette qui s'oriente antérieurement avec une légère composante médiale. L'extrémité de cette partie est effilée. Sa partie postérieure est courte et bien plus développée transversalement que l'antérieure. Le bord latéral du proatlas est légèrement convexe en vue dorsale, son bord médial est concave. En vue latérale, le proatlas est rhomboédrique avec un axe long oblique, suivant une orientation antérodorsale à postéroventrale (Fig.II.29). Il est très similaire à celui de *Leyesaurus*, mais plus allongé antéropostérieurement que celui d'*Adeopapposaurus* (hauteur < à 50% de sa longueur chez *Leyesaurus* et le spécimen d'Ha Noosi, > 60% chez *Adeopapposaurus*) (Tab.II.4). Les bords dorsal et ventral sont plats, les bords antérieur et postérieur sont très légèrement concaves. La surface dorsale est partiellement visible en vue latérale et elle apparaît plane. Les coins antérodorsal et postéroventral sont pointus, les coins antéroventral et postérodorsal, en revanche, sont beaucoup plus arrondis.

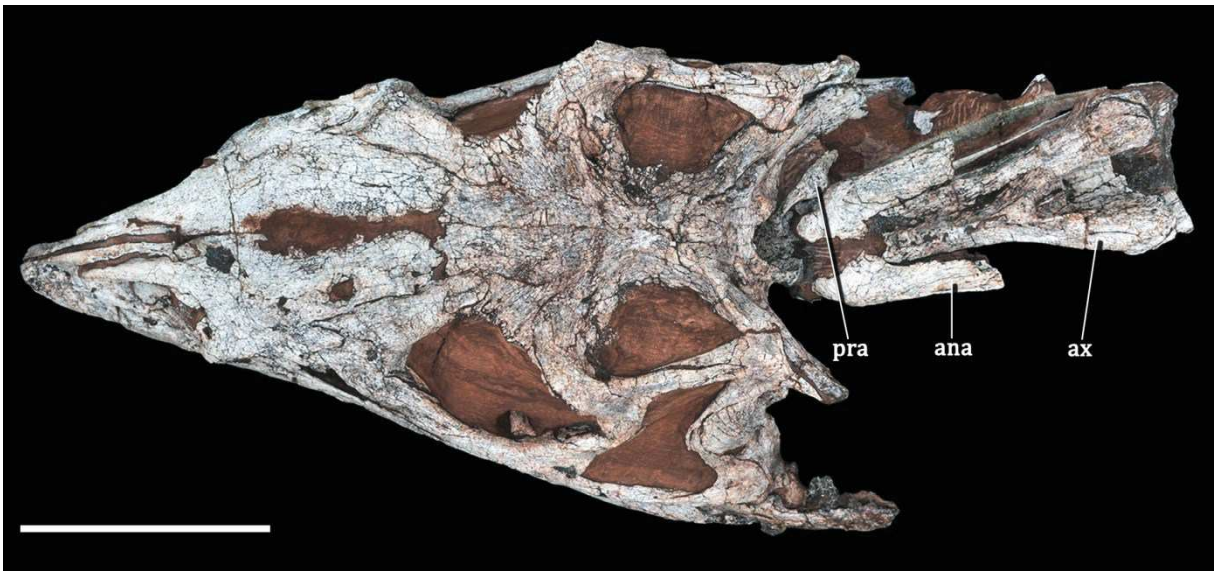


Figure II.26. Position taphonomique du complexe formé par le proatlas, l'atlas et l'axis sur le spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400), avant qu'il ne soit désolidarisé du crâne. Échelle de 10 cm. Légendes : **ana** : arc neural de l'atlas – **ax** : axis – **pra** : proatlas.

L'atlas est composé d'un intercentrum, d'un centrum et de deux arcs neuraux. Toutes les parties sont préservées sur le spécimen d'Ha Noosi et sont articulées entre elles et sur l'axis. Dans l'ensemble, les os formant l'atlas présentent une bonne préservation. Seuls les arcs neuraux présentent quelques fissures en surface et des bords postérieurs abîmés (Figs.II.27-29).

L'intercentrum est un élément impair, il s'agit de la partie la plus antérieure de l'atlas. Il est subrectangulaire, plus allongé transversalement qu'antéropostérieurement (Tab.II.4). Il est très similaire aux intercentrums connus chez *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus* ou *Jingshanosaurus*. L'intercentrum est en contact avec le crâne antérieurement, le centrum de l'atlas postérieurement, l'arc neural de l'atlas dorsalement et le proatlas latéralement. En vue antérieure, le bord dorsal de l'intercentrum est concave et forme le bord ventral du canal neural. Il est bordé, de part et d'autre, des arcs neuraux de l'atlas. Ses bords latéraux et ventral sont convexes. La surface antérieure de l'intercentrum est fortement concave afin de s'articuler avec le condyle occipital du crâne. En vue dorsale, l'intercentrum est peu visible car en grande partie recouvert par les arcs neuraux de l'atlas (Fig.II.27). En vue latérale droite, l'intercentrum est partiellement dissimulé par le proatlas et l'arc neural droit de l'atlas. En vue latérale gauche, sa partie dorsale est également recouverte par l'arc neural gauche, mais, le proatlas étant déplacé, on distingue un peu mieux l'os (Fig.II.29). Le bord antérieur de l'intercentrum apparaît concave et son bord postérieur convexe. Ventralement, l'os présente deux excroissances symétriques qui confèrent une forme triangulaire à son bord ventral en vue latérale (Fig.II.28). Ces excroissances, séparées par une concavité, interviennent très probablement dans l'articulation avec l'intercentrum de l'axis. En vue ventrale, l'intercentrum est entièrement visible. Son bord antérieur est doté d'une partie centrale droite entourée par deux parties latérales qui se dirigent postérieurement, à la manière de la bordure d'un hexagone. Ses bords latéraux et postérieur sont relativement plats. La crête formée par l'excroissance ventrale est bien visible en vue ventrale, du fait d'une nette différence de texture de l'os entre sa face antérieure et sa face postérieure.

Le centrum (ou odontoïde) de l'atlas est un élément impair. Il ne peut malheureusement pas être décrit sur le spécimen d'Ha Noosi car, du fait de sa localisation entre l'intercentrum de l'atlas et l'axis, il se situe dans le complexe formé par ces deux os et n'est pas observable. Chez *Adeopapposaurus* et *Leyesaurus*, le centrum de l'atlas a une largeur transverse égale à environ 80% de la largeur transverse de son intercentrum. Chez *Jingshanosaurus* en revanche, il est nettement plus réduit.

L'arc neural est l'élément le plus étendu antéropostérieurement de l'atlas. Il équivaut à plus de trois fois la longueur antéropostérieure de l'intercentrum de l'atlas (Tab.II.4). Là aussi, il est très proche en morphologie de ce qui est observé chez *Leyesaurus* et *Adeopapposaurus*. Chez ce dernier cependant, l'arc neural est proportionnellement plus court antéropostérieurement et plus haut dorsoventralement. Chez *Jingshanosaurus*, l'arc neural est très réduit antéropostérieurement.

Sur le spécimen d'Ha Noosi l'arc neural de l'atlas est en contact avec le proatlas latéralement. Ventralement, il s'attache à l'intercentrum de l'atlas. Postéromédialement, il borde la partie antérieure de l'axis. Les arcs neuraux sont légèrement décalés par rapport au crâne (Fig.II.26). Ils

étaient probablement en contact avec le basioccipital et la base du processus paroccipital, comme chez *Adeopapposaurus*. En vue dorsale, l'arc neural a une forme d'aile. La prézygapophyse en forme de languette se projette antérieurement (Fig.II.27). Médialement, elle est prolongée par un bord légèrement concave qui délimite le canal neural. La partie postérieure de l'arc neural apparaît subrectangulaire avec une petite pointe postérolatérale. Le bord latéral de l'arc neural est délimité par une petite crête qui apparaît nettement en vue dorsale. Sur l'extrémité la plus antérieure de la crête, au niveau du premier quart de l'arc neural, celle-ci se déplace médialement. Elle délimite ainsi une fosse visible sur toute la partie postérieure de la surface dorsale de l'os. Cette fosse est également observable chez d'autres genres de sauropodomorphes basaux, comme *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus* ou *Massospondylus*. Le bord postéromédial de l'arc neural est plus complet du côté droit. Il comporte une concavité postérieure, qui délimite la postzygapophyse postérieurement.

En vue latérale, la partie antérieure de l'arc neural équivaut à environ un quart de la longueur de celui-ci. Elle est haute dorsoventralement et bilobée. Le lobe le plus dorsal est le plus fin dorsoventralement, forme la prézygapophyse et délimite le canal neural latéralement. Le lobe le plus ventral est plus gros et arrondi. Il entre en contact avec l'intercentrum de l'atlas médialement. Le bord dorsal du lobe supérieur et le bord ventral du lobe inférieur sont convexes. Postérieurement à cette partie bilobée, la hauteur dorsoventrale de l'arc neural se réduit de moitié et va en décroissant jusqu'à son extrémité postérieure, conférant un aspect effilé à celle-ci. Les bords dorsal et ventral de la partie postérieure de l'arc neural sont rectilignes (Fig.II.29).

Tableau II.3. Mesures (mm) prises sur le proatlas et l'atlas du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur antéropostérieure maximale – **H** : hauteur dorsoventrale maximale – **l** : largeur transverse maximale – **-** : non applicable.

	L	H	L
Proatlas	38	18	-
Atlas - intercentrum	22	28	36
Atlas - arc neural	72	20	25

Axis.

L'axis est composé d'un intercentrum, d'un centrum et d'un arc neural (Figs.II.27-29).

L'intercentrum de l'axis est antéroventral au centrum et n'est ici visible qu'en vue ventrale (Fig.II.28). Il s'agit d'un élément peu développé antéropostérieurement, de la même largeur transverse que le centrum de l'axis. Il est complètement fusionné au centrum de l'axis mais la suture entre les deux éléments est encore visible en vue ventrale. Intercentrum et centrum sont aussi accolés chez *Adeopapposaurus*, même si leur degré de fusion semble moins important. Cette observation est

peut-être liée directement à l'ontogénie, auquel cas le spécimen examiné d'*Adeopapposaurus* représenterait un individu moins mature que le spécimen d'Ha Noosi. Chez *Lufengosaurus*, l'intercentrum de l'axis est décrit comme ayant son bord postérieur bien séparé du centrum de ce dernier, mais la description n'établit pas clairement si les deux éléments sont désolidarisés (Young 1941 : p. 13). Chez *Plateosaurus* (MB.R.4404.16), l'intercentrum, accolé au centrum, est entièrement entouré de colle. Les faces latérales et ventrale ne sont donc pas visibles et il n'est pas possible d'établir si les deux éléments étaient fusionnés à l'origine.

Sur le spécimen d'Ha Noosi, la partie centrale du bord antérieur de l'intercentrum se projette vers l'avant en vue ventrale. Cette projection correspond à la partie qui s'articule avec la face ventrale de l'intercentrum de l'atlas. Un écart de quelques millimètres entre l'intercentrum de l'atlas et l'intercentrum de l'axis en vue ventrale permet d'observer une petite partie de la face antérieure de ce dernier. Celle-ci apparaît légèrement concave.

Le centrum de l'axis tel qu'il est préservé est environ cinq fois plus long que haut (Tab.II.5) et, en calculant son aEI, on obtient une valeur de 3,59. Il reste malgré tout un des axis les plus allongés antéropostérieurement que l'on connaisse chez les sauropodomorphes basaux, qui ont souvent des longueurs équivalentes à deux à quatre fois leur hauteur. Il est proche en proportion de ce qui est observé chez *Leyesaurus*, dont l'axis est plus de quatre fois plus long que haut (Apaldetti et al. 2011 : p. 10). L'axis du spécimen d'Ha Noosi est la vertèbre cervicale la plus courte de toute la série.

La face antérieure du centrum de l'axis est fusionnée avec l'intercentrum.

En vue ventrale, la face ventrale du centrum est peu visible du fait de la présence des côtes axiales et de celles de l'atlas, qui ont été laissées en position taphonomique (Fig.II.28). On devine malgré tout une très légère quille ventrale, aussi présente chez *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus* et *Unaysaurus*.

En vue latérale, la partie postérieure du centrum se projette plus ventralement que sa partie antérieure. Aucune diapophyse n'est présente sur la face latérale, en revanche les parapophyses sont visibles de chaque côté, avec l'extrémité proximale des côtes encore en articulation, même si la côte axiale droite a été déplacée médialement. La parapophyse du côté gauche du centrum est la plus visible, elle a une position antéroventrale. Elle est projetée latéralement par rapport au reste du centrum, sa projection étant sans doute accentuée par la compression dorsoventrale (Fig.II.29).

L'arc neural de l'axis est la partie la mieux préservée. En hauteur (en prenant en compte l'épine neurale), il fait 1,6 fois la hauteur du centrum compressé mais 1,1 fois celle de la hauteur estimée du centrum à l'aide de la moyenne largeur-hauteur vue précédemment. Il reste cependant très bas par rapport à ce qui est observé chez *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus*, *Plateosaurus*, *Sarahsaurus* ou *Unaysaurus*.

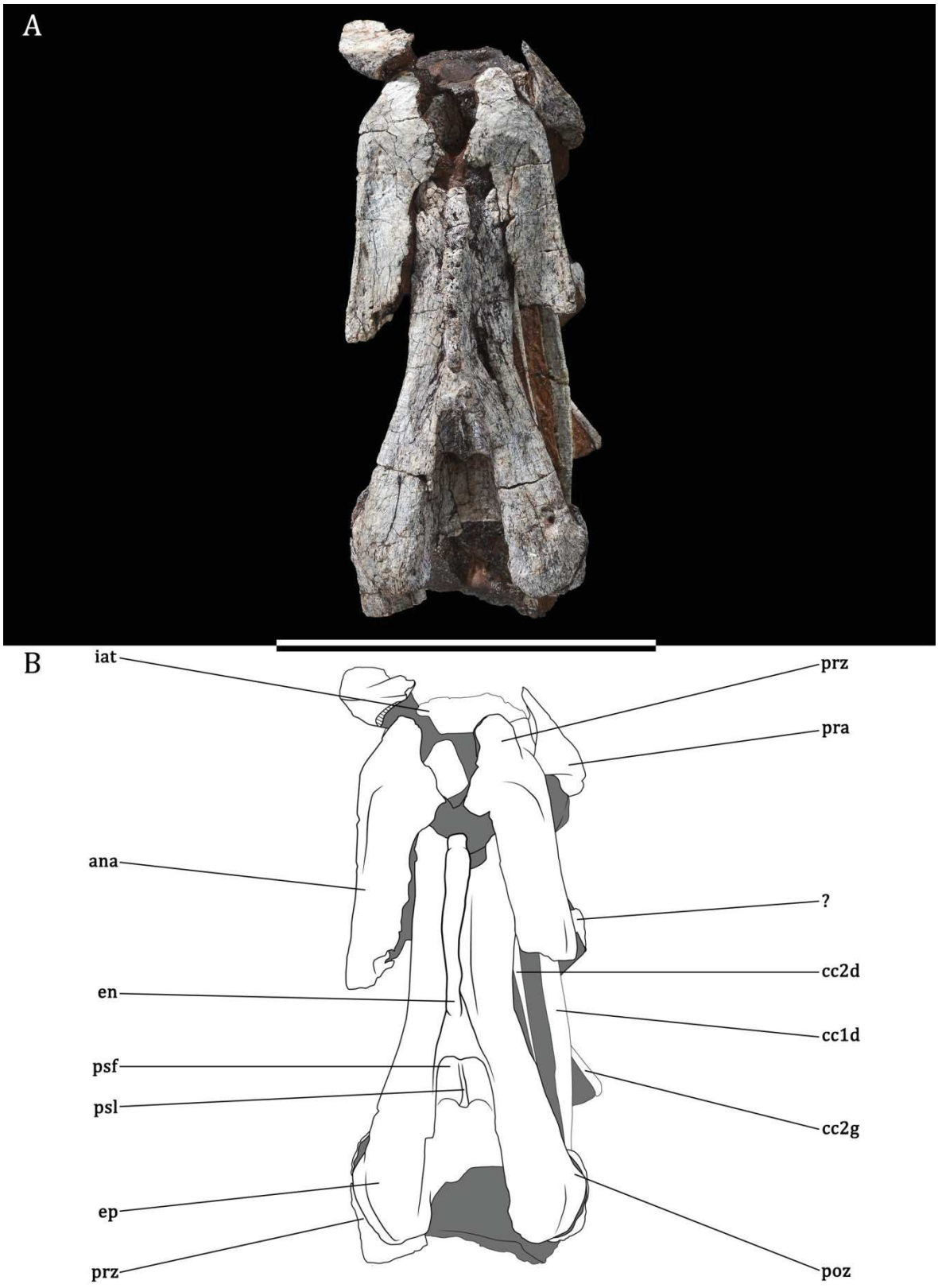


Figure II.27. Proatlas, atlas et axis du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ana** : arc neural de l'atlas – **cc1d** : côte cervicale 1 (de l'atlas) droite – **cc2d/g** : côte cervicale 2 (de l'axis) droite ou gauche – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **iat** : intercentrum de l'atlas – **poz** : postzygapophyse – **pra** : proatlas – **prz** : prézygapophyse – **psf** : fosse postspinale – **psl** : lame postspinale – **?** : fragment d'os non identifié.

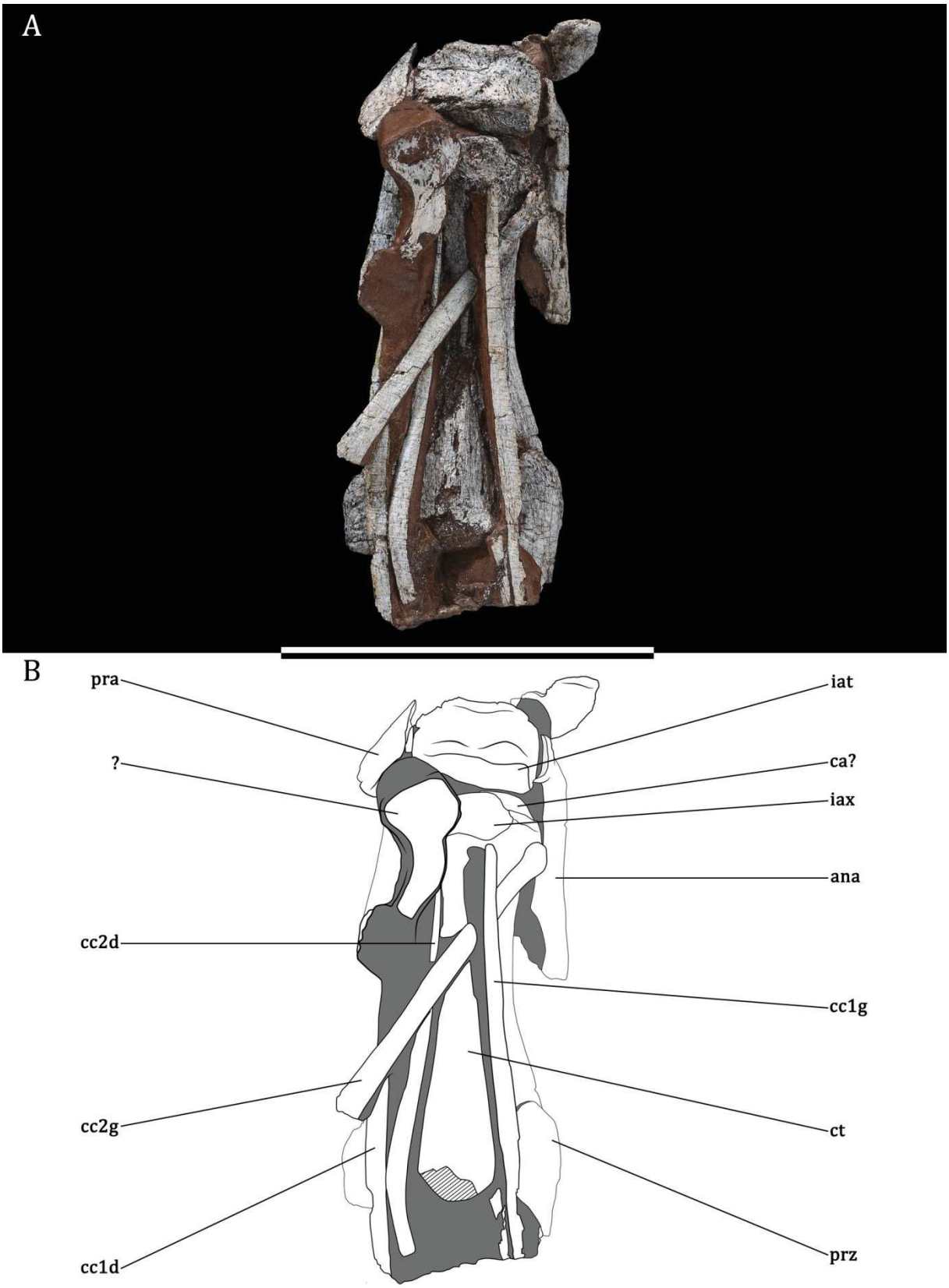


Figure II.28. Proatlas, atlas et axis du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ana** : arc neural de l'atlas – **ca?** : centrum de l'atlas? – **cc1d/g** : côte cervicale 1 (de l'atlas) droite ou gauche – **cc2d/g** : côte cervicale 2 (de l'axis) droite ou gauche – **ct** : centrum – **iat** : intercentrum de l'atlas – **iax** : intercentrum de l'axis – **pra** : proatlas – **prz** : prézygapophyse – **?** : fragment d'os non identifié.

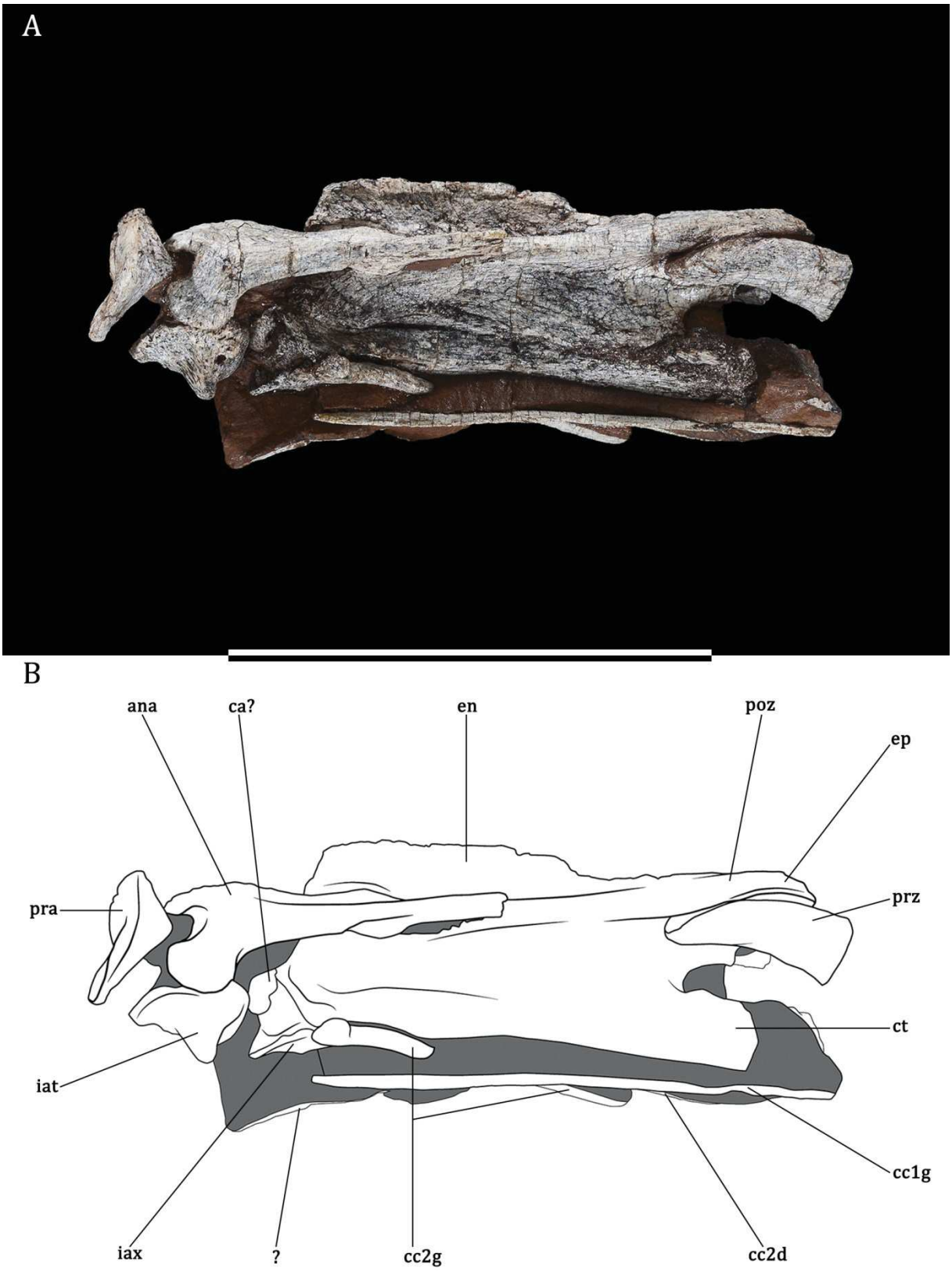


Figure II.29. Proatlas, atlas et axis du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ana** : arc neural de l'atlas – **ca?** : centrum de l'atlas? – **cc1g** : côte cervicale 1 (de l'atlas) gauche – **cc2d/g** : côte cervicale 2 (de l'axis) droite ou gauche – **ct** : centrum – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **iat** : intercentrum de l'atlas – **iax** : intercentrum de l'axis – **poz** : postzygapophyse – **pra** : proatlas – **prz** : prézygapophyse – **?** : fragment d'os non identifié.

Les prézygapophyses ne sont pas visibles car elles sont recouvertes par l'arc neural de l'atlas. En vue dorsale, la partie centrale de l'arc neural est la partie la moins étendue transversalement, elle représente 40% de la largeur de l'arc neural au niveau des postzygapophyses. Ces dernières sont allongées et reliées médialement entre elles par une fine lame intrapostzygapophysaire qui forme le toit du canal neural. En vue latérale, les postzygapophyses s'étendent au-delà du bord postérieur du centrum (Fig.II.29). Les surfaces ventrales articulaires des postzygapophyses sont plates à légèrement concaves, allongées antéropostérieurement et dirigées ventralement à ventrolatéralement. Les surfaces dorsales des postzygapophyses portent des épipophyses robustes, basses, dont le bord postérolatéral est bien délimité. Médialement, le bord des épipophyses est marqué et se confond avec la lame spinopostzygapophysaire.

L'épine neurale est étroite et équivaut, en longueur, à environ 50% de l'axis. En vue dorsale, elle est en forme de Y (Fig.II.27), comme chez *Adeopapposaurus*. La largeur transverse minimale au sommet de l'épine neurale se situe aux trois quarts de sa longueur environ. L'extrémité antérieure de l'épine est légèrement étendue par rapport à cette largeur minimale. Sur l'extrémité postérieure, la largeur transverse de l'épine va en s'élargissant et mesure le triple de la largeur minimale. L'extrémité antérieure de l'épine neurale ne s'étend pas plus antérieurement que les prézygapophyses. En vue latérale, le bord antérieur est rectiligne et légèrement dirigé postérieurement. Le bord dorsal de l'épine neurale est rectiligne.

Postérieurement à l'épine neurale, une fosse postspinale surplombe la paroi dorsale du canal neural. Celle-ci débute au niveau de la base de l'épine neurale et s'étend postérieurement sur environ 1 cm, suivant un angle de 40° environ par rapport à la verticale. Son bord postérieur est donc plus ventral que son bord antérieur. Le bord postérieur de la fosse postspinale se situe quelques millimètres au-dessus de la paroi du canal neural. La surface dorsale de la fosse est légèrement concave. La fosse postspinale est recoupée en son centre par une lame postspinale, qui part aussi du bord postérieur de l'épine, s'étend sur toute la longueur de la fosse et dépasse légèrement le bord postérieur de cette dernière. Cette lame d'à peine un millimètre d'épaisseur semble être cassée dorsalement, il est donc probable qu'elle ait été plus haute à l'origine. La présence d'une fosse et d'une lame postspinales sur l'axis est considérée comme une autapomorphie du spécimen d'Ha Noosi.

Cervicales 3 à 10.

Les cervicales ont été séparées en 4 blocs lors de leur extraction (Figs.II.30-41). Les centrums sont amphicoeles. Les sections transverses des vertèbres C4, C7 et C8 permettent d'observer que l'intérieur des centrums n'est pas du tout pneumatisé, tout comme chez *Adeopapposaurus* ou *Saturnalia* et, plus généralement, chez tous les sauropodomorphes basaux (Rauhut 2003). Leurs

surfaces latérales sont relativement planes, sans pleurocoeles comme chez les sauropodes. De même, les arcs neuraux ne portent pas de lames développées preuves d'une forte pneumatisation.

Les hauteurs totales des vertèbres qui ont pu être mesurées montrent que les cervicales gagnent en hauteur sur toute la série. Les vertèbres C3 à C6 sont très basses et très allongées. Une augmentation s'observe ensuite jusqu'à la fin de la série. Ainsi, on passe d'une hauteur de 30 mm pour la C3, à 59 mm pour la C10 (Tab.II.5).

Les centrums des vertèbres cervicales C3 à C10 sont plus allongés que celui de l'axis. Le centrum de la C3 est 1,3 fois plus long que celui de l'axis. La longueur des centrums va en augmentant jusqu'à la C5, elle stagne de la C5 à la C7 et diminue ensuite de la C8 à la C10. L'aEI des centrums varie de 4,54 sur la C3 à 1,63 sur la C10. Les centrums sont approximativement 1,2 fois plus larges que hauts sur leur face postérieure. Ces deux rapports sont donnés avec la compression prise en compte et ont été calculés avec les hauteurs estimées (Tab.II.3) des centrums plutôt qu'avec leurs valeurs mesurées (Tab.II.5).

La face ventrale de tous les centrums présente une constriction médiane marquée. Une fine crête ventrale, déjà visible sur l'axis, est discernable sur la partie centrale des C3 et C4. Elle s'étend sur la partie antérieure des vertèbres à partir de la C5 et devient une véritable quille ventrale sur la C6. Présente jusqu'à la C10, elle occupe les trois quarts antérieurs des vertèbres et ne s'étend jamais jusqu'au bord postérieur de celles-ci. Sur la dernière cervicale, la quille ventrale atteint environ 15 mm de long. Cette situation diffère de ce qui est observé chez *Plateosaurus* ou *Riojasaurus*, dont les cervicales C1 à C9 ont une surface ventrale plane. D'autres taxons, comme *Massospondylus*, ont une quille qui parcourt toute la longueur de la vertèbre alors que, chez *Leyesaurus*, elle occupe seulement la moitié antérieure. Le spécimen d'Ha Noosi semble être le seul taxon dont les quilles s'étendent d'abord sur le centre puis sur les trois quarts antérieurs de la surface ventrale des cervicales. Une très légère hypapophyse se distingue sur les cervicales C7 et C8. Elle devient très bien marquée chez C9 et C10.

En vue latérale, le bord ventral des vertèbres est légèrement concave longitudinalement sur les cervicales antérieures et fortement concave sur les cervicales postérieures. Les faces latérales des vertèbres sont légèrement creusées. Antéroventralement, elles portent la parapophyse. Sur les cervicales, la parapophyse est peu étendue dorsoventralement. Sur les vertèbres C9 et C10, elle se déplace en position plus dorsale. C'est aussi le cas sur les C10 et C11 d'*Adeopapposaurus* ou sur la C10 de *Plateosaurus*.

En vue latérale, la diapophyse se devine à partir de la C3, mais ne s'individualise pas, rendant la lame antérocentrodiapophysaire visible à partir de la C5 seulement. La lame postérocentrodiapophysaire, quant à elle, apparaît sur la C6. Les deux lames sont ensuite visibles jusqu'à la C10. La diapophyse est située sur l'arc neural pour toutes les cervicales. Elle a une forme subtriangulaire sur les vertèbres C5

à C9 et devient subrectangulaire sur C10. La lame prézygodiapophysaire est absente des neuf premières cervicales, elle n'est apparente que sur la C10 (Fig.II.41). Cette même lame apparaît également sur la dernière cervicale d'*Adeopapposaurus*, mais dès la C6 chez *Plateosaurus* et *Ruehleia*, la C8 chez *Mussaurus* et sur la C9 chez *Massospondylus*. La lame postzygodiapophysaire apparaît sur la dernière cervicale chez le spécimen d'Ha Noosi, *Adeopapposaurus* et *Massospondylus*. Chez *Plateosaurus* et *Ruehleia*, on l'observe dès la C9.

Sur les cervicales 3 et 4, la parapophyse et la diapophyse sont en contact. La lame paradiapophysaire n'est pas visible sur la série cervicale, la parapophyse et la diapophyse étant encore trop proches.

En vue dorsale, les bords latéraux des arcs neuraux sont concaves. Les prézygapophyses et postzygapophyses d'une même vertèbre sont environ à la même distance de son axe longitudinal.

Les prézygapophyses des vertèbres cervicales sont allongées, elles se projettent antérolatéralement en vue dorsale. Elles présentent des surfaces dorsales articulaires plates qui, d'abord strictement horizontales, s'orientent de plus en plus médialement à partir de la C5. La lame intraprézygapophysaire n'est pas présente sur la C3 et n'a pas pu être observée sur les autres vertèbres cervicales. Aucune lame centroprézygapophysaire n'est observable jusqu'à la C9, celle-ci semble apparaître sur la C10. Les vertèbres cervicales ne présentent aucune lame spinoprézygapophysaire.

Les postzygapophyses se projettent postérolatéralement en vue dorsale, avec une légère composante dorsale en vue latérale. Elles sont allongées et reliées entre elles par une fine lame intrapostzygapophysaire, qui borde dorsalement le canal neural. En vue latérale, les postzygapophyses s'étendent au-delà du bord postérieur du centrum. La lame centropostzygapophysaire est visible à partir de la C8, mais il n'est pas possible d'affirmer que c'est sur cette vertèbre qu'elle apparaît étant donné que les faces postérieures des précédentes sont en partie dissimulées. Les surfaces articulaires des postzygapophyses sont plates à légèrement concaves. Elles sont orientées strictement ventralement sur les premières cervicales et acquièrent une composante latérale au fil de la série. Les surfaces dorsales des postzygapophyses portent des épipophyses robustes, qui gagnent en hauteur le long de la série.

On distingue des épipophyses sur toutes les cervicales. Celles-ci s'étendent sur pratiquement toute la longueur des postzygapophyses, comme chez la majorité des sauropodomorphes basaux, à l'exception de *Leyesaurus* et *Massospondylus*, chez qui elles occupent seulement deux tiers de cette longueur. Le bord postérolatéral des épipophyses est bien délimité sur toutes les cervicales. En revanche, leur bord postéromédial se confond avec celui de la postzygapophyse sur les C3 et C4. Il gagne cependant en définition à partir de la C5 et devient très net sur toute sa longueur à partir de la C7. Ce bord fusionne avec la lame spinopostzygapophysaire que l'on considère ici présente et ininterrompue à partir de la C6.

Les épines neurales sont toutes plus longues que larges en vue dorsale. Sur les cervicales antérieures, l'épine neurale est très étroite transversalement et très allongée antéropostérieurement. Au fil de la série, elle gagne en hauteur et se raccourcit proportionnellement à la longueur de la vertèbre. La largeur de l'extrémité distale des épines va également en s'élargissant sur toute la série, mais cet élargissement devient réellement significatif sur C9 et C10. L'épine neurale de C10 est la seule à être subtriangulaire en vue dorsale. Ainsi, le rapport de la largeur distale de l'épine neurale sur sa longueur maximale est de 3% pour C3, 12% pour C7 et 65% pour C10.

Les parties distales des épines neurales sont incomplètes sur les cervicales les plus antérieures. À partir de la C6, les bords préservés apparaissent droits en vue latérale, comme c'est généralement le cas chez les sauropodomorphes basaux. Toutes les épines neurales, excepté celle de la C10, ont un coin antérodorsal qui se projette vers l'avant. Les épines neurales de C3 à C5 ont, quant à elles, un bord postérieur fortement convexe, qui se projette postérieurement au-dessus de la fosse postspinale. C'est sur la vertèbre C3 que cette épine est la plus proéminente étant donné qu'elle se projette sur une distance de 1 cm (Fig.II.30). Ce caractère n'est pas fréquent chez les sauropodomorphes basaux, mais il semblerait qu'il soit partagé avec *Yunnanosaurus*. Aucune lame préspinaire ou postspinaire n'est observée sur les cervicales (Tab.II.7).

Tableau II.4. Mesures (mm) des vertèbres cervicales du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur ventrale maximale – **lant** : largeur antérieure – **lmed** : largeur médiale – **lpost** : largeur postérieure – **hant** : hauteur antérieure – **hpost** : hauteur postérieure – **Han** : hauteur maximale arc neural – **Hepn** : hauteur maximale épine neurale – **Lepn** : longueur maximale de l'épine neurale – **lepn** : largeur maximale de l'épine neurale à son sommet – **lprz** : largeur des prézygapophyses – **H** : hauteur totale – **im** : structure conservée mais impossible à mesurer à cause de la matrice – ***** : structure nettement déformée.

	CENTRUM						ARC NEURAL					VERTÈBRE
	L	lant	lmed	lpost	hant	hpost	Han	Hepn	Lepn	lepn	lprz	H
Axis	104	40	im	38*	im	20*	32	12	58	8	im	32
C3	143	39	im	37	20*	26	30	10	104	3	65	30
C4	152	im	22	43	23*	27	40	15	102	6	74	40
C5	153	≈43	24	≈52	30*	35	im	20	112	8	75	im
C6	152	≈49	27	≈58	34	40	im	24	109	10	79	im
C7	151	≈59	31	im	47	41	52	30	100	12	79	52
C8	141	≈65	38	71	im	51	49	31	85	13	79	49
C9	127	≈68	35	77	53	im	55	33	62	20	80	55
C10	110	≈76	36	91*	59	58*	59	37	48	31	81	59

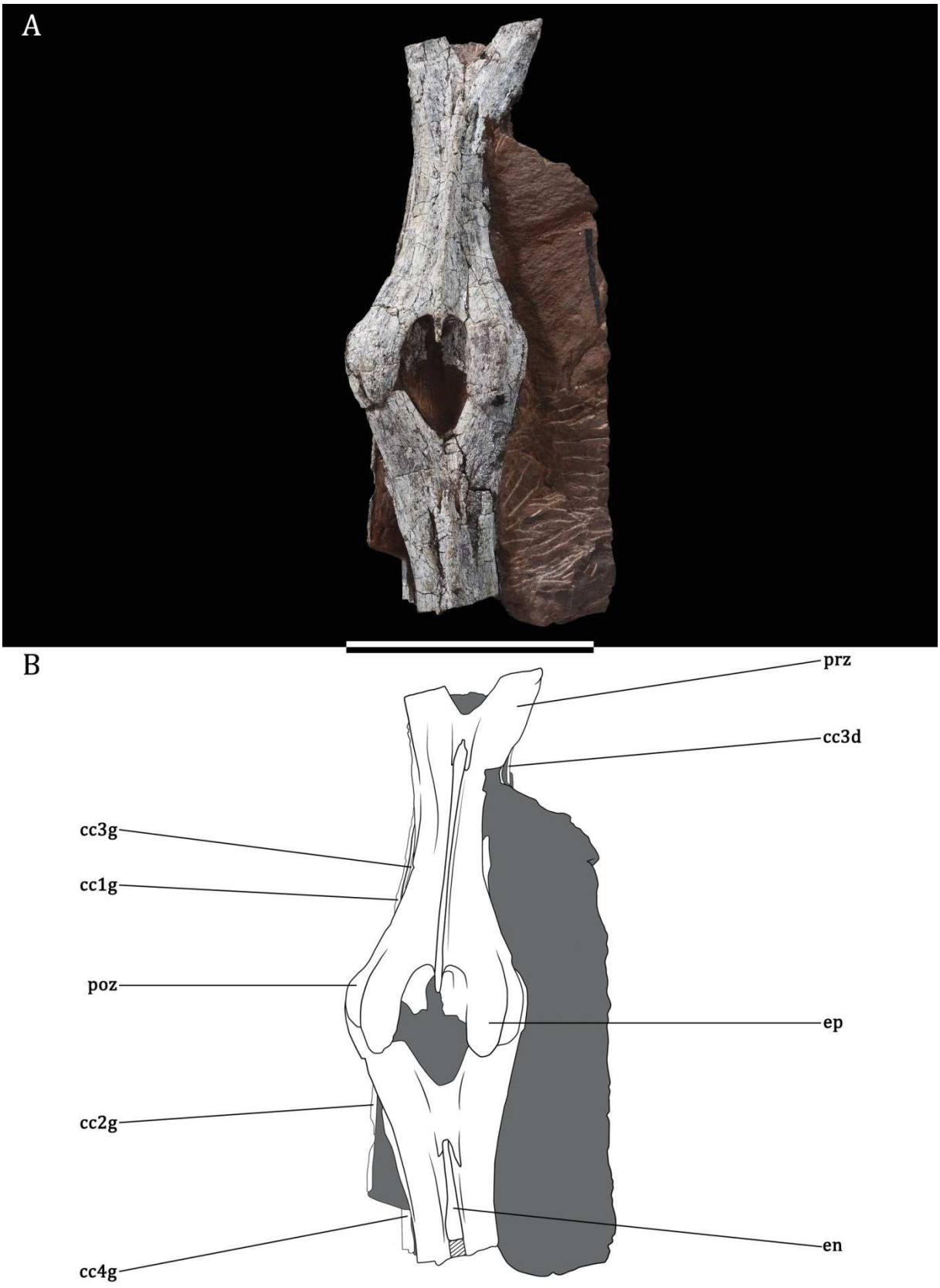


Figure II.30. Vertèbres cervicales 3 et 4 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

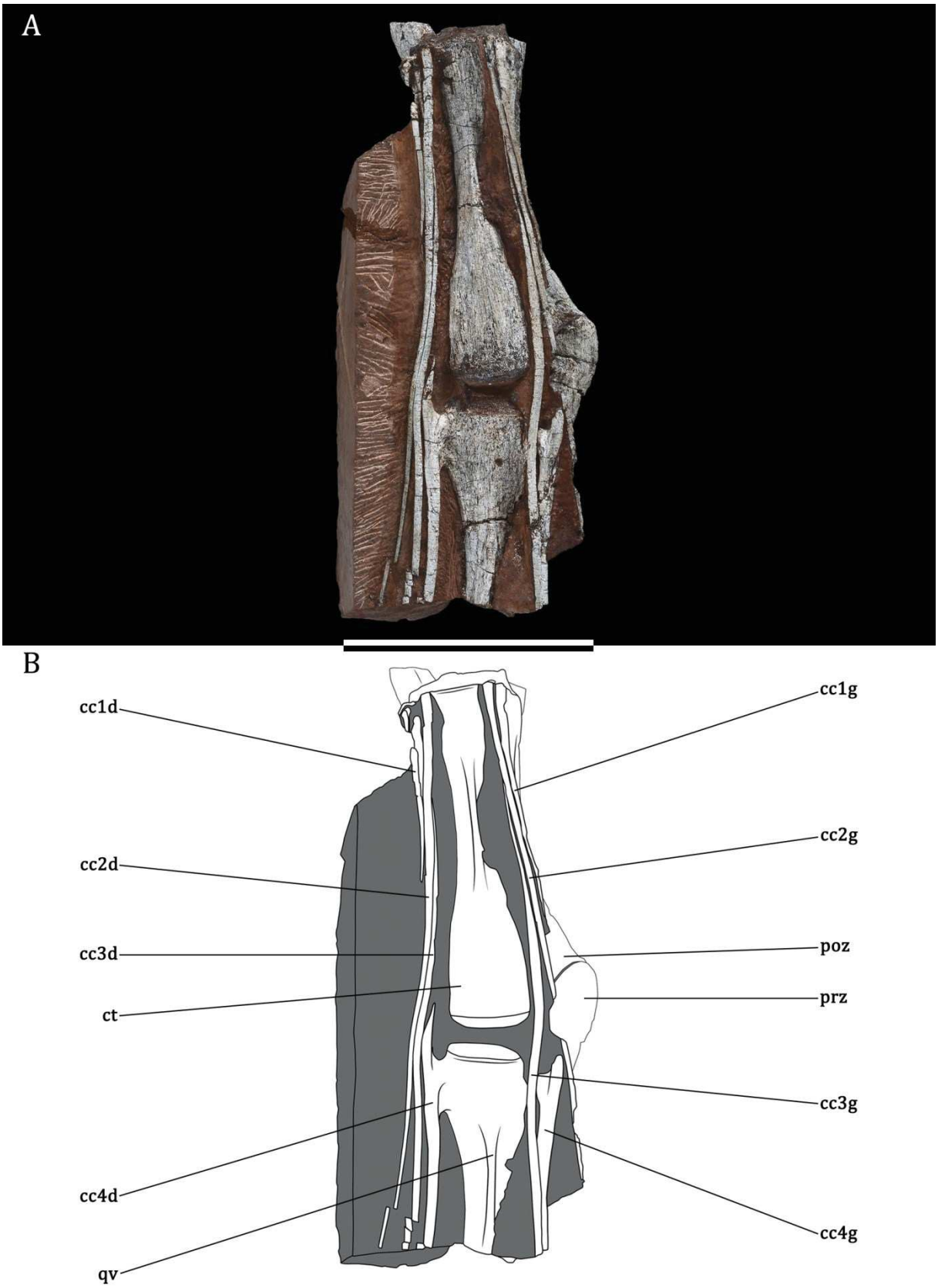


Figure II.31. Vertèbres cervicales 3 et 4 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse – **qv** : quille ventrale.

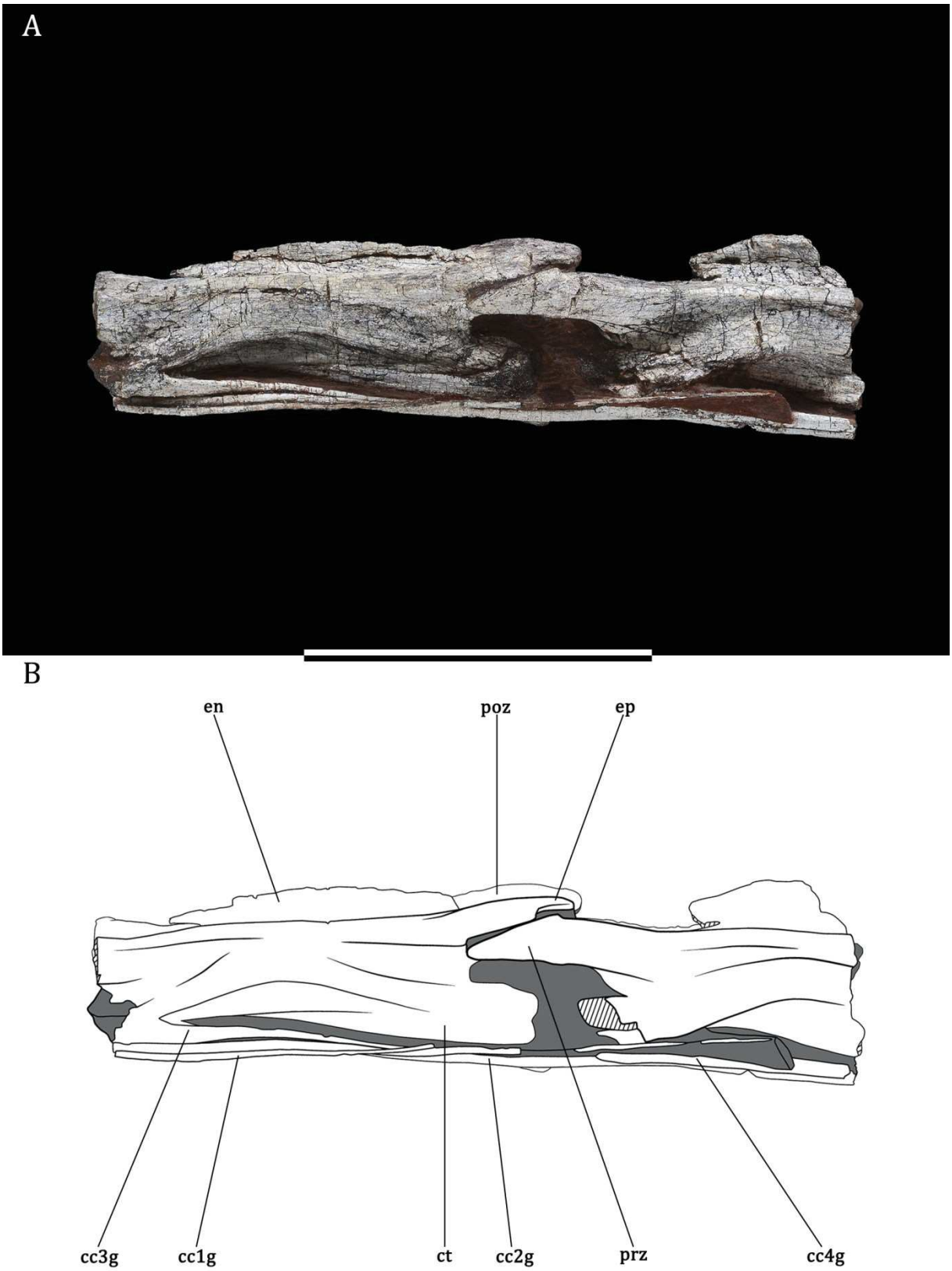


Figure II.32. Vertèbres cervicales 3 et 4 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

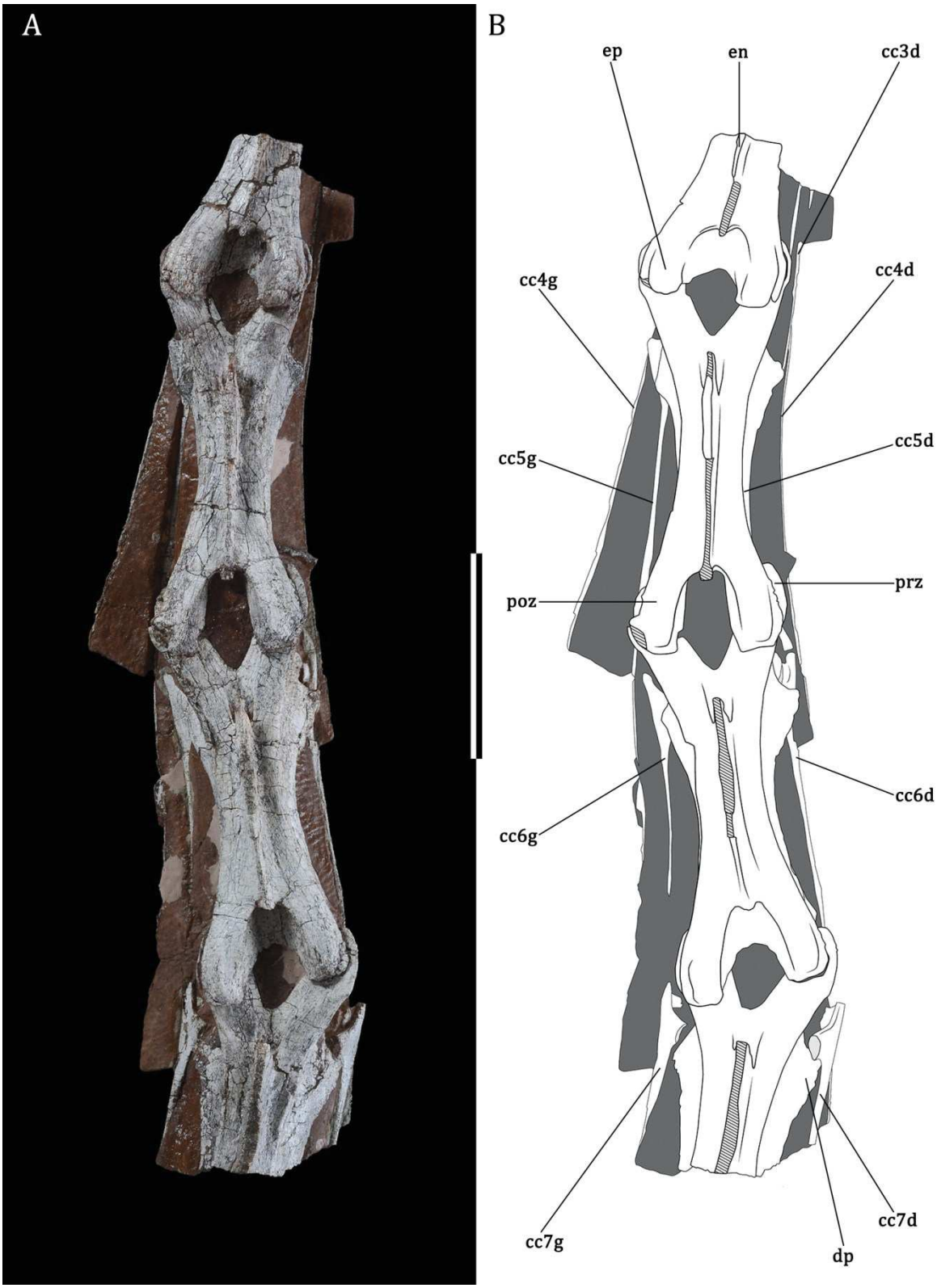


Figure II.33. Vertèbres cervicales 4 à 7 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

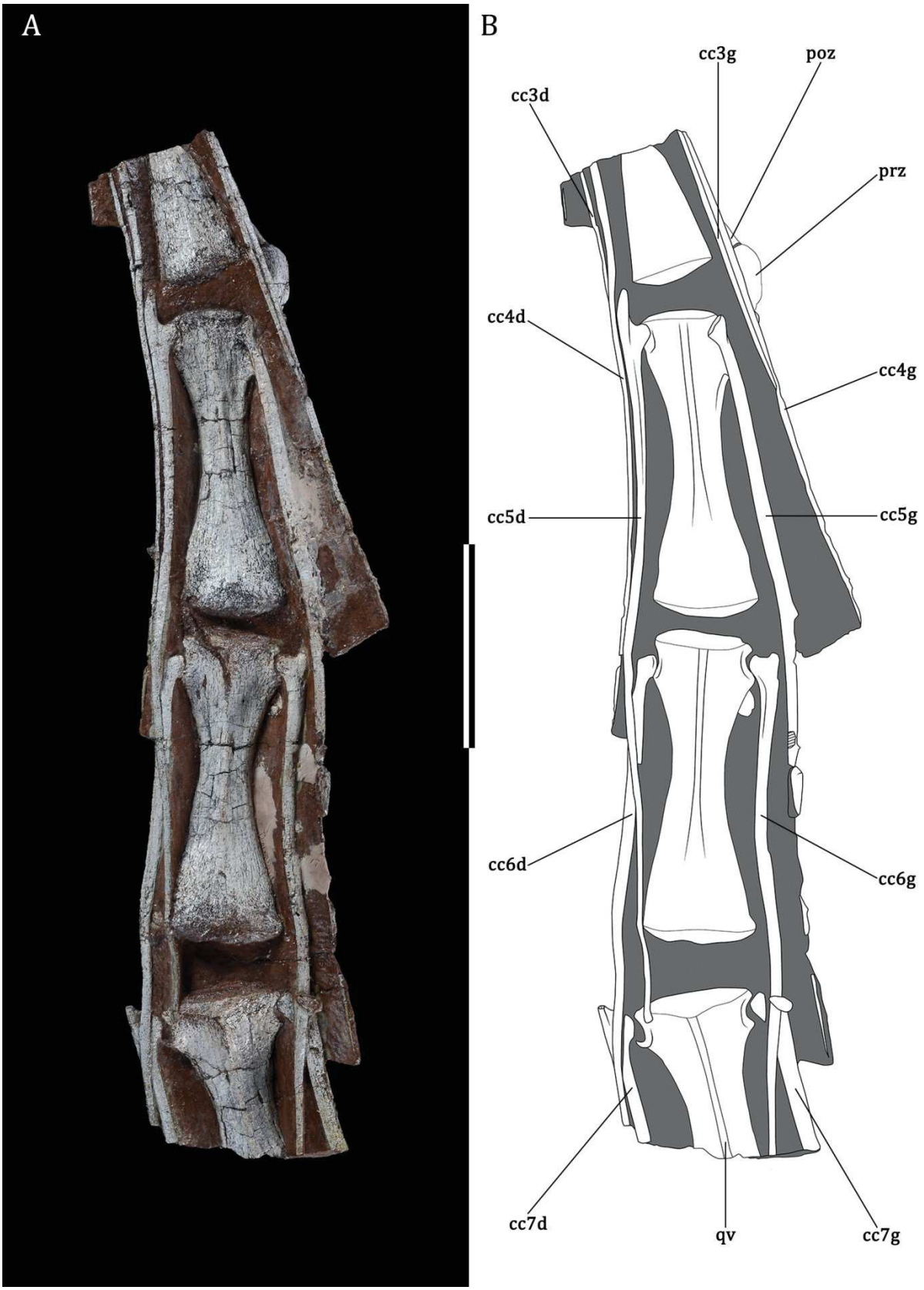


Figure II.34. Vertèbres cervicales 4 à 7 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse – **qv** : quille ventrale.

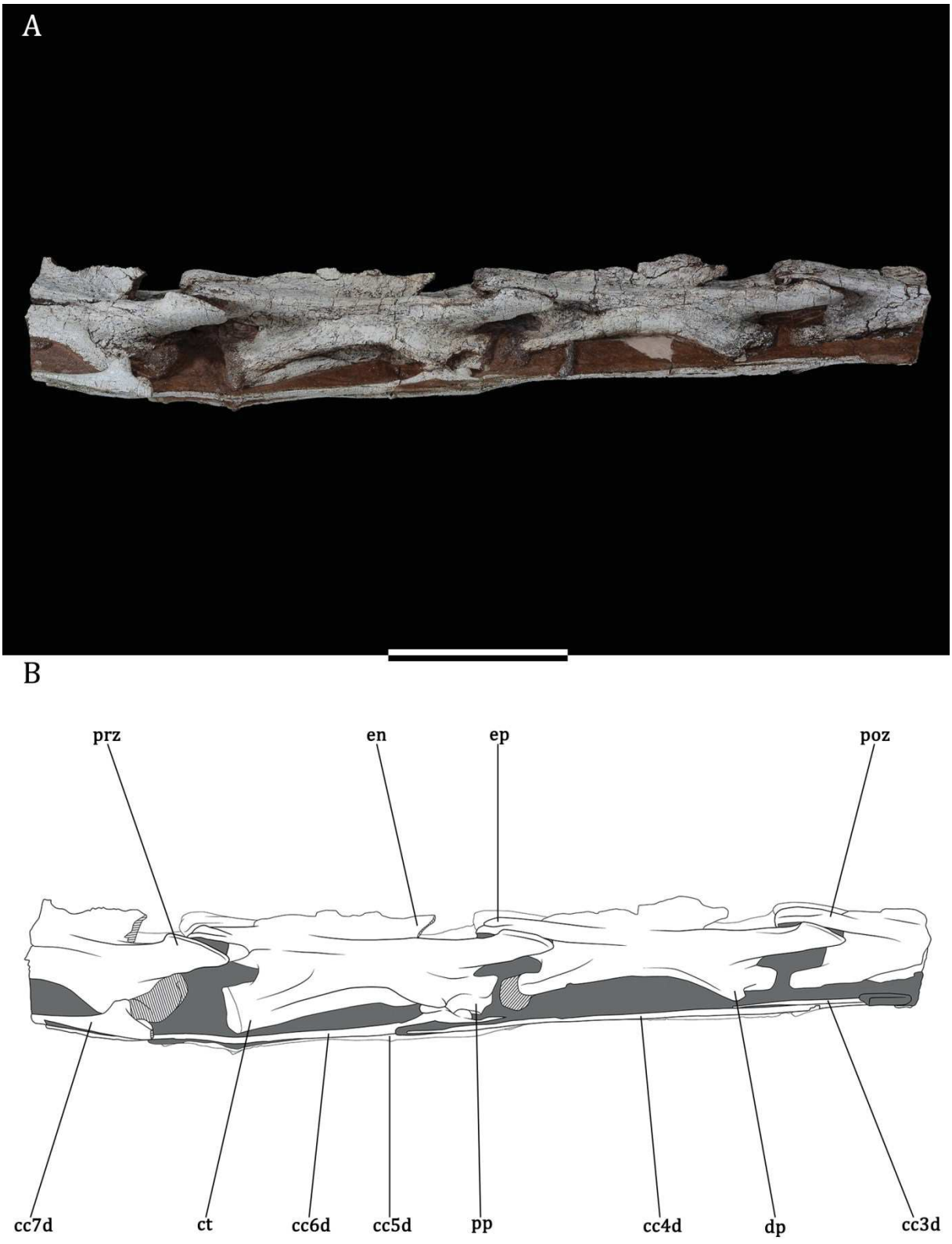


Figure II.35. Vertèbres cervicales 4 à 7 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale droite. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **prz** : prézygapophyse.

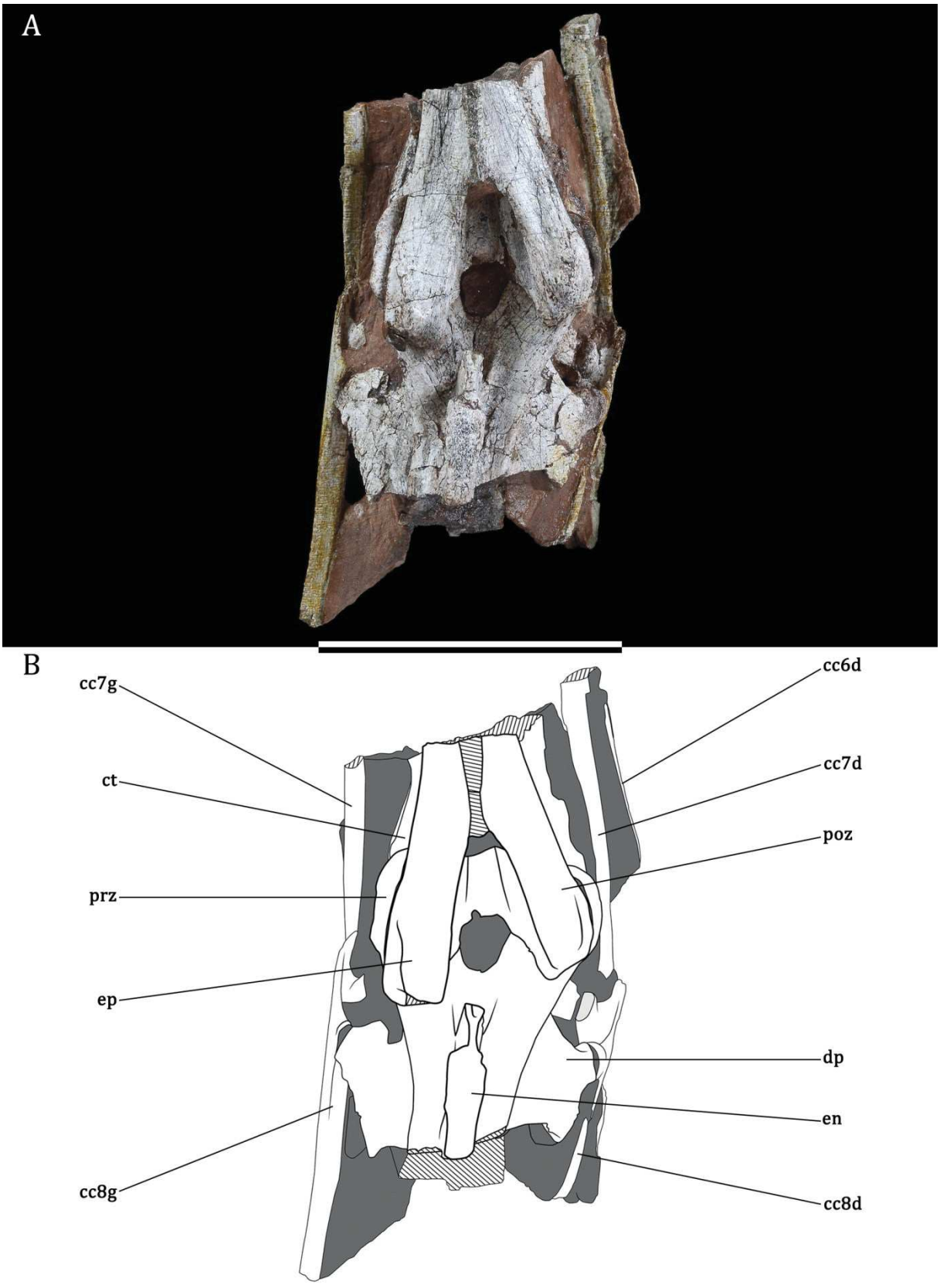


Figure II.36. Vertèbres cervicales 7 et 8 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

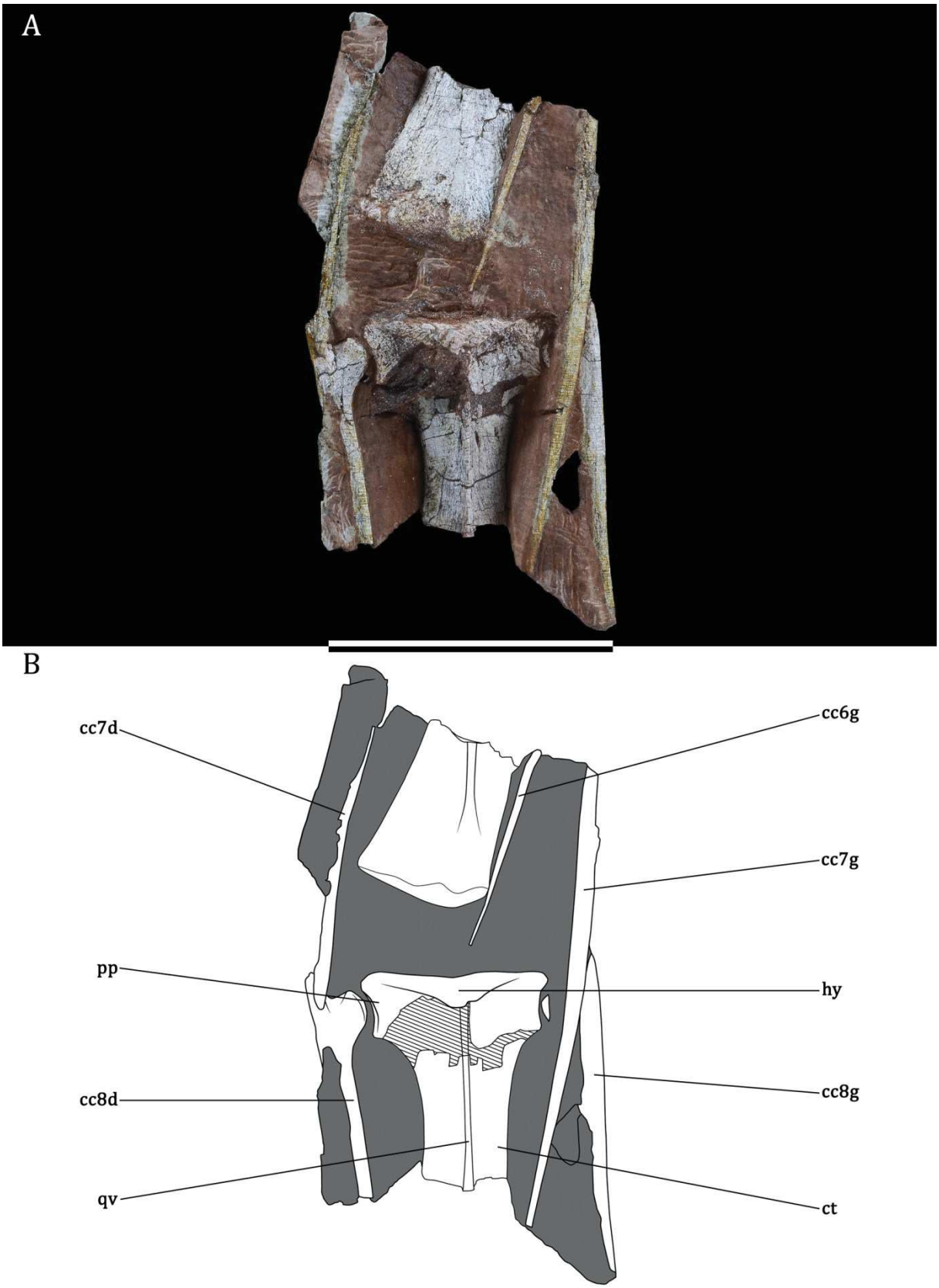


Figure II.37. Vertèbres cervicales 7 et 8 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **hy** : hypapophyse – **pp** : parapophyse – **qv** : quille ventrale.

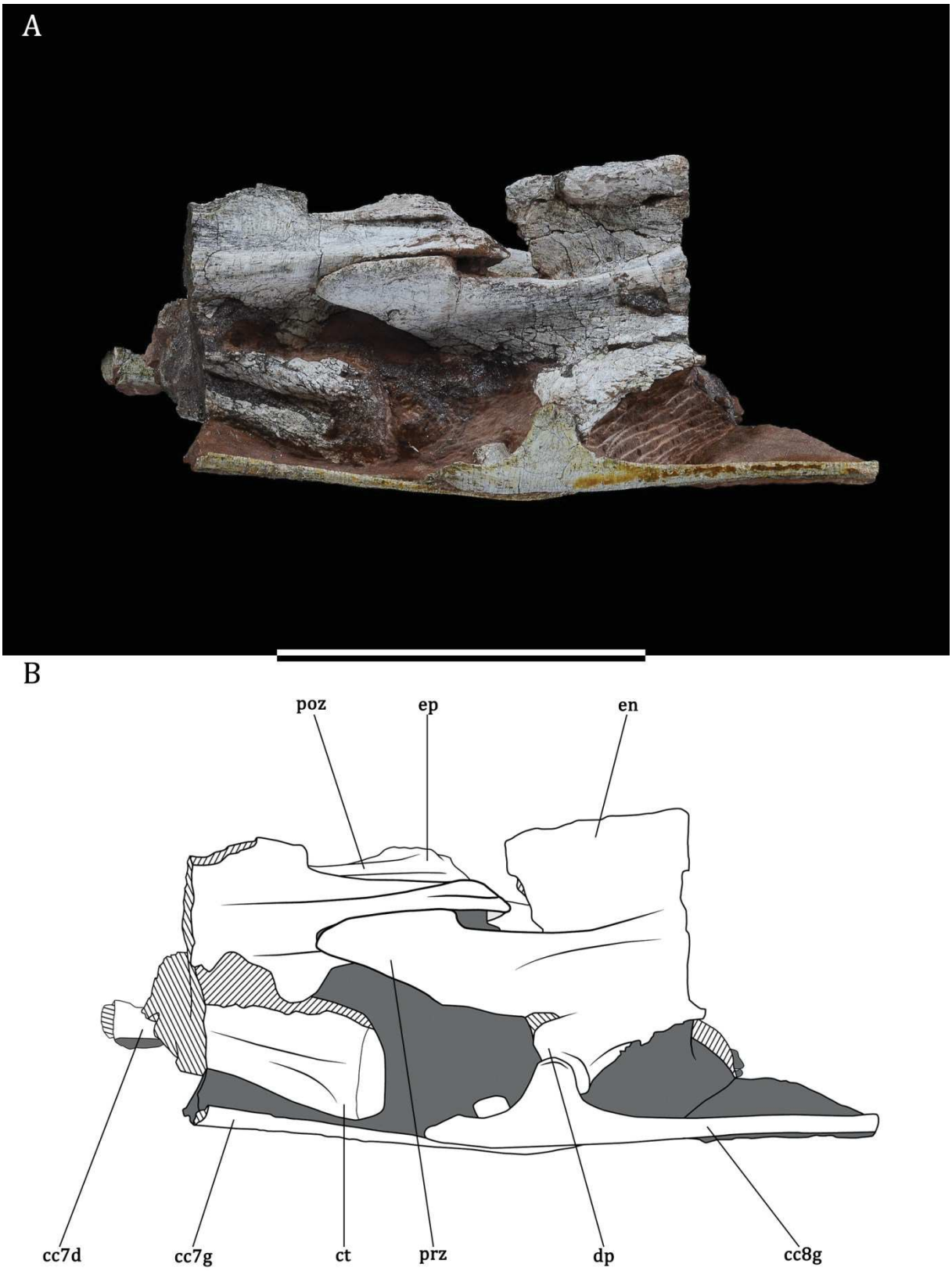


Figure II.38. Vertèbres cervicales 7 et 8 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

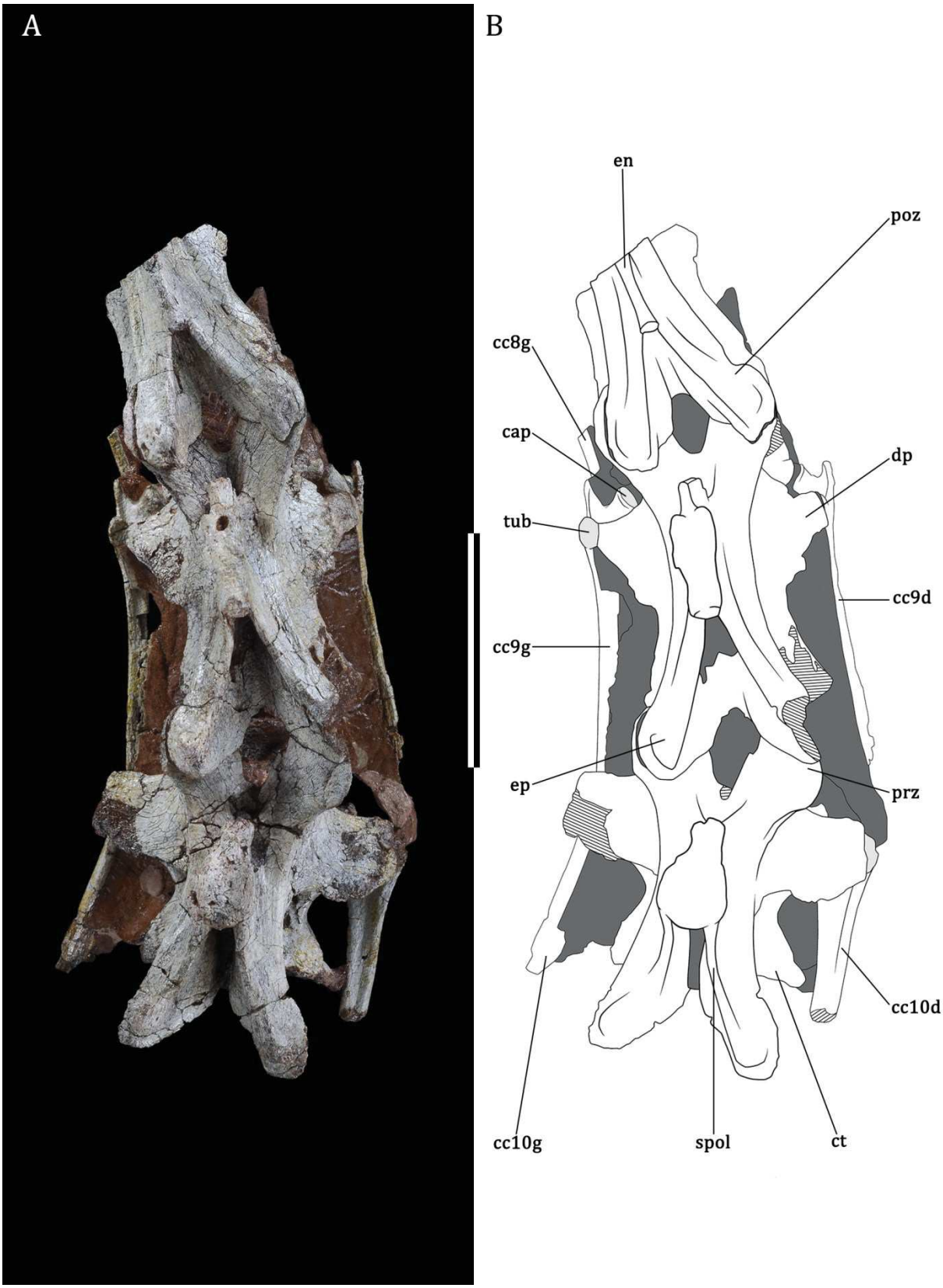


Figure II.39. Vertèbres cervicales 8 à 10 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cap** : capitulum – **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse – **spol** : lame spinopostzygapophysaire – **tub** : tuberculum.

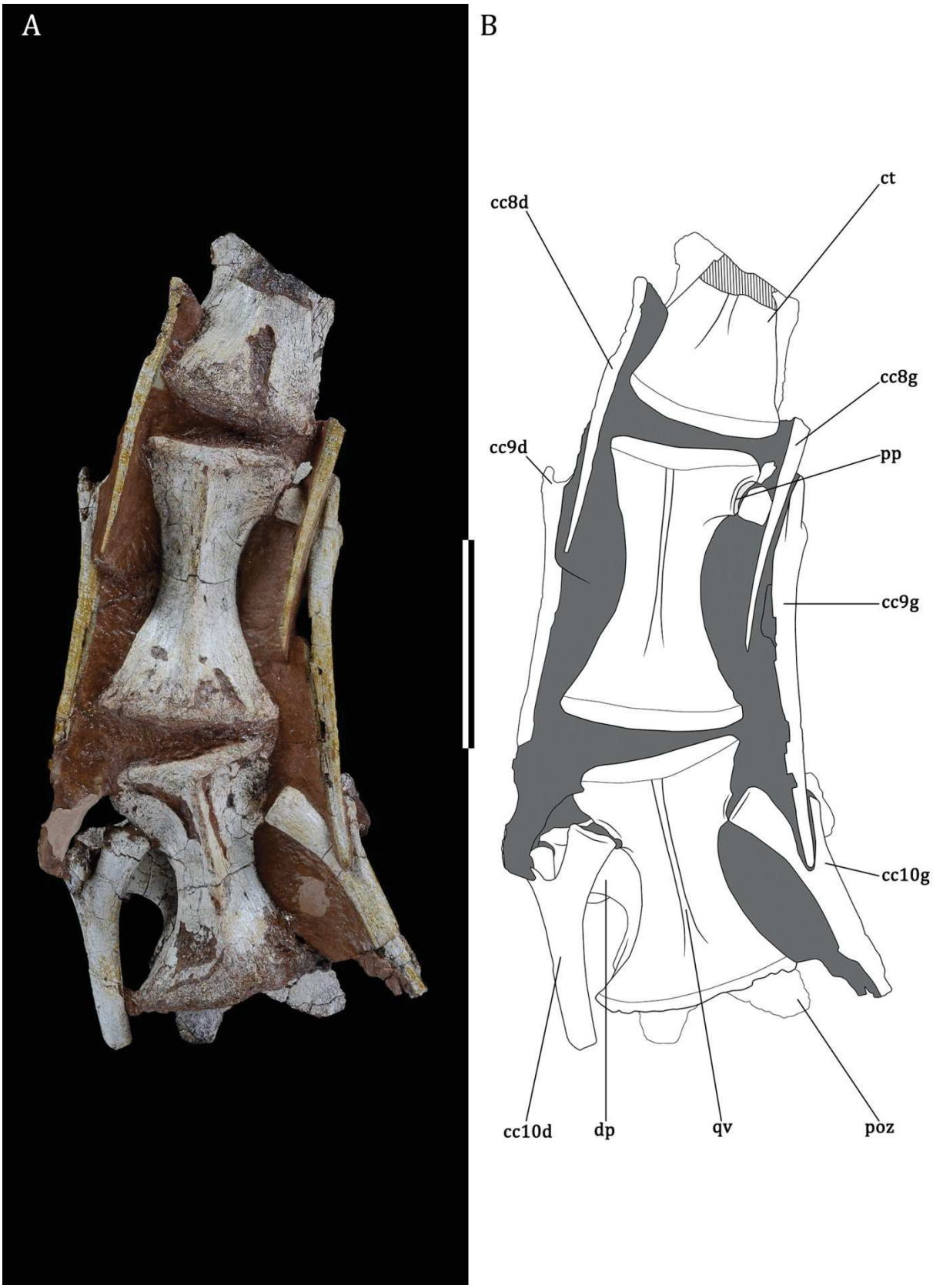


Figure II.40. Vertèbres cervicales 8 à 10 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **hy** : hypapophyse – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **qv** : quille ventrale.

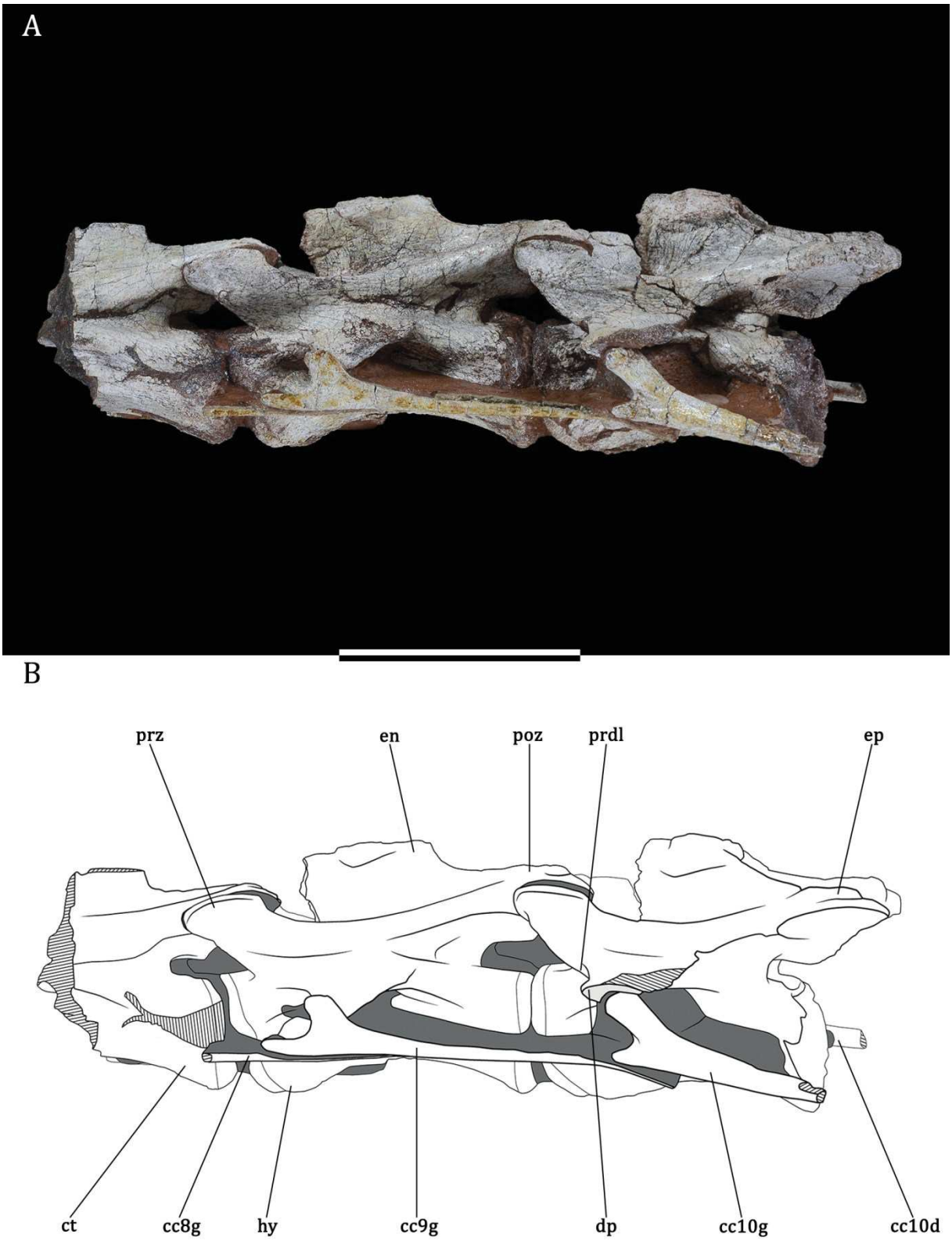


Figure II.41. Vertèbres cervicales 8 à 10 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **ccXd/g** : côte cervicale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **hy** : hypapophyse – **poz** : postzygapophyse – **prdl** : lame prézygodiapophysaire – **prz** : prézygapophyse.

Côtes cervicales.

Toutes les côtes cervicales sont orientées parallèlement à l'axe longitudinal des vertèbres et chaque côte borde latéralement la côte de la vertèbre suivante (Fig.II.42). Comme chez les autres sauropodomorphes, les côtes cervicales sont fines, présentent une courbure peu marquée et sont allongées. Antéropostérieurement, les côtes de l'atlas s'étendent jusqu'à la moitié de la C3 environ et celles de l'axis jusqu'à la moitié de la C4. Les côtes cervicales de la C3 à la C5 s'étendent également sur plus de deux vertèbres de long (Fig.II.42). Les côtes de la C6 et de la C7 sont un peu raccourcies et longent les deux vertèbres suivantes. Un net raccourcissement se fait à partir de la C8, les côtes des trois dernières cervicales faisant environ la longueur d'un centrum et demi (Figs.II.39-41).

Les côtes de l'atlas et de l'axis n'ont pas de têtes différenciées. En vue latérale, l'extrémité antérieure des côtes post-axiales a une forme subtriangulaire sur les cervicales 3 à 7 et une forme en U sur C9 et C10. Le processus capitulaire est bien développé et se projette antérieurement, de manière parallèle à l'axe longitudinal de la vertèbre, sur toutes les cervicales. Ce processus est très bien visible sur les cervicales 4 à 9, où l'on distingue que son extrémité antérieure arrondie. Le tuberculum ne présente pas de processus développé sur les cervicales les plus antérieures. Un processus tuberculaire bien visible apparaît sur la C7, mais reste tout de même moins développé que le processus capitulaire. La C10 est la seule vertèbre où le processus tuberculaire est égal, voire supérieur, en longueur au processus capitulaire.

La diaphyse des côtes est haute de 1 à 2 mm sur les cervicales antérieures. Elle s'élargit rapidement à partir de la C6, là où elle commence à perdre en longueur. Les côtes de la C10 ont une diaphyse d'approximativement 10 mm. La diaphyse des côtes post-axiales antérieures est circulaire en coupe transversale. Elle est ovale (l'axe long étant transversal) à partir de la C6.

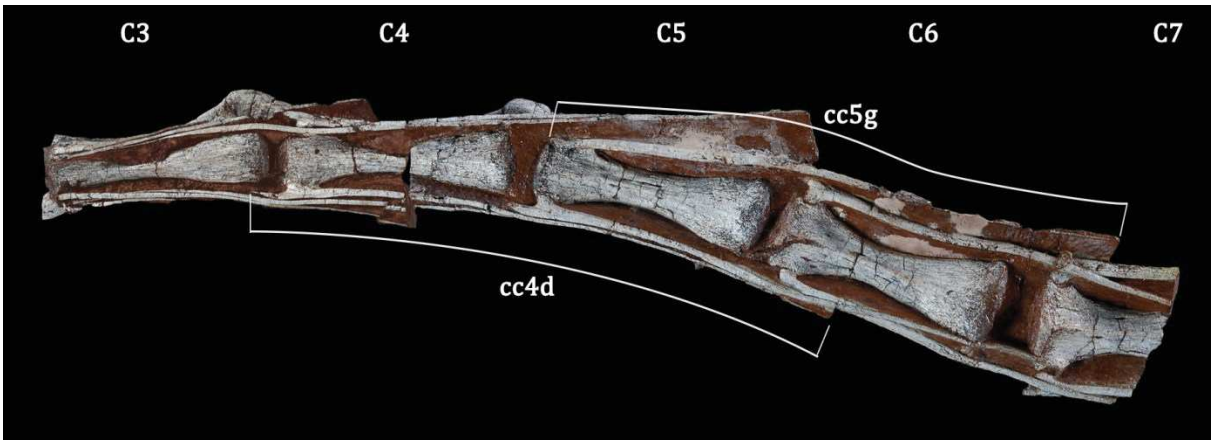


Figure II.42. Blocs contenant les cervicales 3 à 7 mis bout à bout en vue ventrale afin de mettre en évidence l'extension des côtes cervicales. Légendes : **cc4d** : côte cervicale 4 droite – **cc5g** : côte cervicale 5 gauche.

Vertèbres dorsales

Au total, la série dorsale compte 14 vertèbres. C'est le nombre de vertèbres observé chez *Jingshanosaurus*, *Lufengosaurus* et *Massospondylus*. *Adeopapposaurus* en a 13 alors que *Eoraptor*, *Plateosaurus* et *Ruehleia* en ont 15. Les sauropodes ont généralement 10 à 13 vertèbres dorsales (Wilson & Sereno 1998 ; Upchurch et al. 2004).

Sur le spécimen d'Ha Noosi, pratiquement toutes les côtes dorsales ont été préservées.

En moyenne, la compression a eu visiblement moins d'impact que sur les vertèbres cervicales et n'a réduit la hauteur des centrums des dorsales que de 13% en moyenne (Tab.II.5).

Tableau II.5. Estimation de l'impact de la compression dorsoventrale sur les centrums des vertèbres dorsales du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). La moyenne de la hauteur et de la largeur (mm) et la hauteur mesurée (mm) sont prises sur la même face articulaire du centrum (si les mesures sont disponibles pour la face antérieure et la postérieure, on choisit les plus hautes). Moyenne largeur-hauteur = ((largeur de la face articulaire + hauteur de la face articulaire) / 2) (Chure et al. 2010).

	Moyenne largeur-hauteur	Hauteur mesurée	Différence de hauteur
D1	73,5	62	16%
D2	71	63	11%
D3	69	59	14%
D4	66	57	14%
D5	68,5	62	9%
D6	73	67	8%
D7	74	65	12%
D8	77	65	16%
D9	82	67	18%
D10	85,5	70	18%
D11	91,5	75	18%
D12	96	85	11%
D13	104	90	13%
D14	111,5	100	10%
Moyenne de la perte de hauteur due à la compression sur les dorsales			**13%**

Dorsales 1 à 14.

Au niveau de la transition cervicodorsale, la forme du centrum, de l'épine neurale et des processus transverses est très similaire entre la C10 et la D1. Une quille ventrale est présente sur les centrums et les épines neurales ont une largeur à peu près équivalente (31 mm sur la C10 pour 35 sur la D1). La limite entre la série cervicale et la série dorsale n'est donc pas évidente sur la base des seules vertèbres. En revanche, la taille et la forme des côtes articulées aux vertèbres sont très modifiées entre la C10 et la D1. Elles permettent de faire clairement la distinction entre la dernière cervicale et la première dorsale (Fig.II.43).

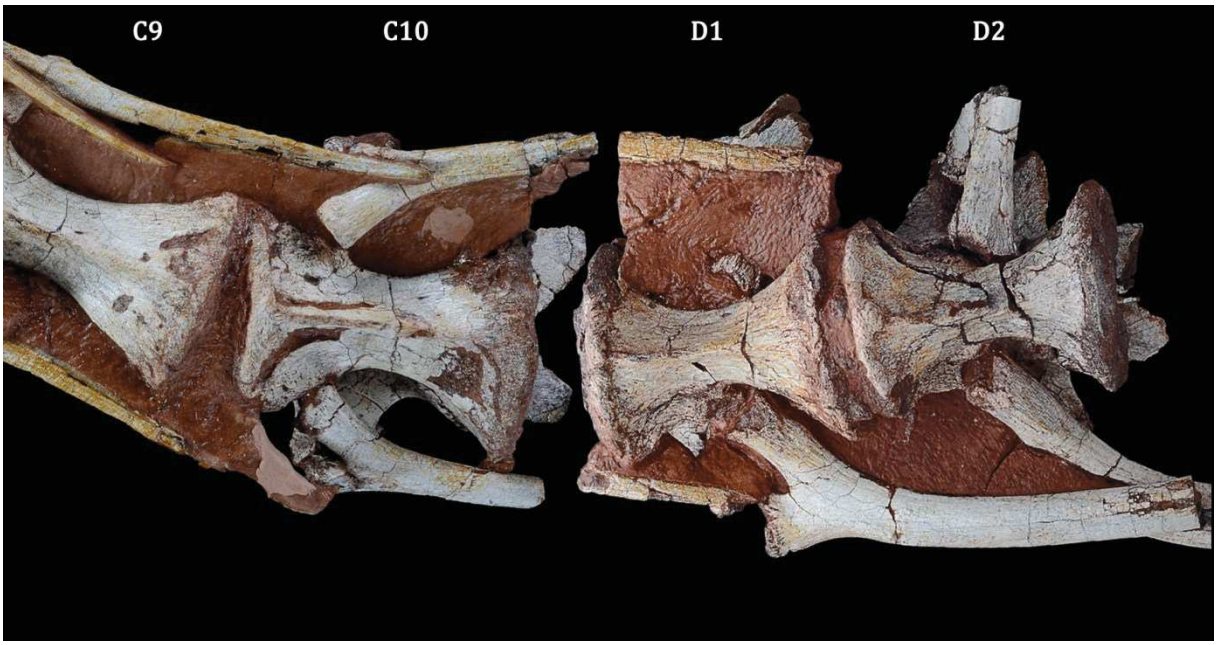


Figure II.43. Blocs contenant les cervicales 9 et 10 et les dorsales 1 et 2 remis bout à bout afin de mettre en évidence l'élargissement et l'allongement des côtes entre la dernière cervicale et la première dorsale.

Les dorsales 1 à 13 ont été séparées en 6 blocs lors de leur extraction (Figs.II.44-66). Dans l'ensemble, la série dorsale est très bien préservée. Certaines vertèbres avaient le centrum fracturé en un ou plusieurs morceaux et beaucoup avaient la partie distale de l'épine neurale cassée. Quasiment tous les morceaux cassés ont été retrouvés dans les blocs extraits ou dans les fragments d'os ramassés sur le terrain. Ainsi, tous les centrums ont pu être recollés et toutes les épines neurales reconstituées, à l'exception de celles des vertèbres D12 à D14. D13 et D14 sont les dorsales les plus abîmées, sans doute parce qu'elles étaient les plus proches de la surface d'affleurement. Leurs centrums sont complets, mais leurs arcs neuraux ne le sont pas. Lors de la découverte du spécimen, D14 était à l'affleurement juste au-dessus du pubis. La vertèbre D12 est la plus incomplète de la série : une partie de son arc neural et de son centrum a été érodée. Cela s'explique par le fait qu'elle a été laissée à l'affleurement pendant un an, de fin 2008 à fin 2009, après que les D13 et D14 aient été enlevées lors de la première mission (cf. chapitre I, partie IV.4).

La forme de l'arc neural et le degré de fusion des côtes avec les processus transverses sur la D14 suggèrent qu'il s'agit de la dorsale précédant le sacrum et que le spécimen d'Ha Noosi ne possédait que 14 vertèbres dorsales, comme *Jingshanosaurus*, *Lufengosaurus* et *Massospondylus*.

Les vertèbres dorsales antérieures sont globalement plus basses que les postérieures. D4 est l'élément le plus bas de la série, alors que D14 est la vertèbre la plus haute. Une augmentation de hauteur continue se fait entre la D8 et la D14. La hauteur de la D12 est malheureusement inconnue,

mais les D13 et D14 se démarquent clairement du reste de la série par leur hauteur, avec 38 et 64 mm supplémentaires, respectivement (Tab.II.6).

Les surfaces articulaires du centrum des vertèbres dorsales sont amphicoeles, comme chez tous les sauropodomorphes basaux. Elles sont opisthocoeles sur les dorsales antérieures des sauropodes. La surface latérale des centrums est marquée par de légères dépressions. Les centrums des vertèbres dorsales sont plus courts que ceux des vertèbres cervicales. La longueur des centrums ne varie pas énormément le long de la série dorsale. La longueur minimale est de 94 mm (D13), la maximale de 110 mm (D10 - D11). Les centrums de la première et de la dernière dorsale font pratiquement la même longueur, en revanche la D14 est nettement plus large et plus haute que la D1. Ainsi, l'allongement des centrums (rapport de la longueur ventrale du centrum sur sa hauteur antérieure estimée) varie de 1,43 pour la D1 à 0,99 pour la D14. Comme pour les vertèbres cervicales, une fois la hauteur estimée prise en compte, le centrum est approximativement 1,2 fois plus large que haut.

Les centrums ont tous une constriction médiane marquée en vue ventrale. La première dorsale porte une légère hypapophyse et une quille ventrale bien définie qui occupe les trois quarts antérieurs du centrum. Cette quille ventrale est également présente sur D2 et D3, mais de manière moins marquée. De la D4 à la D8, une fine crête longitudinale reste visible sur la face ventrale du centrum, mais elle n'occupe plus que le centre de celui-ci. Sur D7 et D8, elle mesure un peu moins de 30 mm de long. Cette situation diffère de ce qui est observé chez *Massospondylus, Plateosaurus* ou *Ruehleia*, dont les centrums ont une surface ventrale plane dès la D4. *Adeopapposaurus* est le seul taxon dont seule la première dorsale porte une quille ventrale. En vue latérale, la marge ventrale des vertèbres dorsales est de plus en plus concave le long de la série.

La parapophyse migre tout au long de la série dorsale (Fig.II.67). Elle passe sur l'arc neural postérieurement à la treizième vertèbre présacrée, c'est-à-dire à la D3. Chez quelques genres comme *Eoraptor*, *Lamplughsaura* ou *Saturnalia*, la parapophyse est déjà sur l'arc neural antérieurement à la D3. Elle est grande et de forme ovale, son axe long étant généralement oblique par rapport à l'axe longitudinal des vertèbres. De D1 à D4, la parapophyse se trouve sur la suture neurocentrale, un peu antérieurement à l'axe médian de la vertèbre. Elle gagne en diamètre sur ces premières vertèbres dorsales. De D5 à D7, la parapophyse se trouve toujours sur la suture neurocentrale, mais à une position plus antérodorsale que sur les vertèbres précédentes. À partir de la D8, elle passe sur la partie antéroventrale de l'arc neural. La parapophyse atteint sa position la plus antérieure entre la D9 et la D12. Postérieurement à la D12, la parapophyse se déplace postérodorsalement pour atteindre le même niveau que la diapophyse. Sur la D13, elle est encore visible en vue ventrale, mais a déjà commencé à fusionner avec la diapophyse. Sur la D14, la fusion est totale, la parapophyse et la diapophyse sont confondues. Aucune lame antérocentroparapophysaire n'est visible sur la série dorsale, contrairement à ce que l'on observe chez *Antetonitrus*, *Lufengosaurus* ou *Ruehleia*. Une

lame prézygoparapophysaire est visible sur D5 et, dans une moindre mesure, sur D6. Elle est absente du reste de la série.

Le canal neural des dorsales est subovale (l'axe long étant transverse), mais au vu de la compression dorsoventrale subie par les vertèbres, il devait être subcirculaire à l'origine (Fig.II.63).

L'arc neural équivaut à environ 50% de la hauteur totale de la vertèbre sur toute la série dorsale (Tab.II.6). Chez *Eoraptor*, *Plateosaurus* ou *Ruehleia*, cette valeur est plus proche de 60% et chez *Lessemsaurus* elle avoisine 70%. À l'inverse, chez *Mussaurus*, l'arc neural est plus réduit et équivaut à 40% de la vertèbre. La hauteur de la suture neurocentrale aux faces d'articulation zygapophysaires est inférieure à la hauteur du centrum chez le spécimen d'Ha Noosi, comme chez presque tous les sauropodomorphes basaux. Certaines formes plus massives, comme *Lessemsaurus* et le prosauropode de Maphutseng, font cependant figure d'exception. La surface antérieure de l'arc neural est formée de larges piliers centroprézygapophysaires. L'arc neural des dorsales porte des lames plus saillantes que celui des cervicales, mais qui restent peu développées en comparaison des fines lames osseuses observées chez les sauropodes.

Sur l'arc neural, les processus transverses sont bien développés et sont portés par l'arc neural sur toute la série dorsale. En vues antérieure et postérieure, ils sont principalement horizontaux, comme chez tous les sauropodomorphes basaux et à la différence des processus dirigés dorsolatéralement de certains sauropodes (*Camarasaurus* ou *Shunosaurus*). En vue dorsale, les processus transverses se projettent latéralement avec une légère composante postérieure qui s'accentue à partir de la D4. Les D5 et D6 sont celles dont les processus ont la composante postérieure la plus marquée. Ils se redressent ensuite à partir de la D7 et présentent un axe d'allongement principal strictement latéral à partir de la D10. Les processus transverses sont subrectangulaires sur toutes les vertèbres, mais plus longs antéropostérieurement que larges transversalement de la D1 à la D3 et, à partir de la D4, plus larges transversalement que longs antéropostérieurement. Les diapophyses sont subovales en vue latérale. Les diapophyses sont portées, latéralement et ventralement, par un système de quatre lames (prdl, ppdl, pcdl, podl) jusqu'à la D6 puis trois (ppdl, pcdl, podl) de la D8 à la D14 (Tab.II.8). Ces lames délimitent trois fosses sur les dorsales 1 à 6 : la fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire antérieurement, la fosse centrodiapophysaire au centre et la fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire postérieurement (Fig.II.49). Cette dernière fosse est simple comme chez tous les prosauropodes et certains sauropodes, alors qu'elle est divisée par une lame accessoire chez certains Neosauropoda comme *Apatosaurus* ou *Camarasaurus*. Antérieurement à la diapophyse, la lame prézygodiapophysaire, présente de la D1 à la D6, délimite la fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire qui disparaît ensuite sur les dorsales moyennes. L'arc neural de la D7 étant cassé, la présence de la lame prézygodiapophysaire est incertaine, mais très probable. Elle disparaît, en revanche, sur la D8 du fait de la position dorsale de la parapophyse qui empêche

l'individualisation de la lame, absente jusqu'à la fin de la série. L'apparition et la disparition de la lame prézygodiapophysaire varient en fonction du taxon considéré. Chez *Adeopapposaurus*, la lame prézygodiapophysaire disparaît sur la D7, chez *Massospondylus* sur la D12, chez *Plateosaurus* sur la D9, alors que chez *Ruehleia* elle disparaît sur la D8, mais réapparaît sur la D13. Antéroventralement à la diapophyse, la lame antérocentrodiapophysaire est visible sur la D1 uniquement. Elle disparaît sur la D2, au profit de la lame paradiapophysaire. Ce « remplacement » ne se fait pas toujours sur la même vertèbre, selon les taxons. Chez *Massospondylus*, *Plateosaurus* ou *Ruehleia* par exemple, la lame antérocentrodiapophysaire est aussi présente sur la D2. Chez *Adeopapposaurus*, elle est déjà absente de la D1. La lame paradiapophysaire, relativement allongée sur la D2, se raccourcit au fil de la série du fait de la migration de la parapophyse. Sur D11, qui est la dernière vertèbre où on la distingue, elle se confond avec le bord antérieur du processus transverse. Sur D13 et D14, la parapophyse et la diapophyse sont fusionnées, la lame paradiapophysaire n'est donc plus visible. Postéroventralement, la diapophyse est portée par la lame postérocentrodiapophysaire, qui est présente sur toute la série dorsale, comme chez tous les sauropodomorphes basaux. Relativement courte sur les dorsales antérieures et moyennes, elle est très allongée sur les D13 et D14. Postérieurement à la diapophyse, la lame postzygodiapophysaire est présente sur toutes les vertèbres dorsales jusqu'à la D13. Il n'est pas possible d'attester de sa présence sur la D14 du fait de la mauvaise conservation de la partie postérieure de l'arc neural. La lame postzygodiapophysaire est présente sur toutes les dorsales de *Massospondylus* et *Plateosaurus*, mais elle est absente sur la D15 de *Riojasaurus*.

En vue dorsale, les prézygapophyses et postzygapophyses d'une vertèbre donnée sont disposées à égale distance de son axe médian.

Les prézygapophyses des vertèbres dorsales se projettent antérieurement, elles sont relativement courtes sur les premières dorsales et s'allongent plus postérieurement dans la série. Elles présentent des surfaces articulaires plates qui sont orientées strictement dorsalement. Les prézygapophyses ne sont pas reliées entre elles par une lame intraprézygapophysaire. Une lame centroprézygapophysaire est visible sur les trois premières dorsales. Il n'est pas possible d'attester ou non de sa présence sur la D4, mais elle disparaît ensuite jusqu'à la fin de la série dorsale. Les premières vertèbres dorsales ne présentent pas de lames spinoprézygapophysaires, qui n'apparaissent qu'à partir de la D6 et sont présentes jusqu'à la D14. Ces lames ont une extension antéropostérieure limitée. Certains genres tels qu'*Aardonyx*, *Lufengosaurus* ou *Massospondylus* n'ont pas de lames spinoprézygapophysaires sur les vertèbres dorsales.

Les postzygapophyses des vertèbres dorsales se projettent postérolatéralement en vue dorsale et légèrement dorsalement en vue latérale. Elles sont relativement courtes et arrondies en vue dorsale. Les surfaces articulaires des postzygapophyses sont plates à légèrement concaves. Elles sont

orientées strictement ventralement sur toutes les vertèbres dorsales. La longueur des postzygapophyses varie énormément entre la D1 et la D2. La D1, qui ressemble beaucoup aux cervicales, possède des postzygapophyses étendues antéropostérieurement. Elles sont nettement plus courtes sur la D2 et gardent ensuite une longueur à peu près constante sur la série dorsale. Aucune lame intrapostzygapopysaire n'est visible sur les vertèbres dorsales. En vue latérale, les postzygapophyses s'étendent au-delà du bord postérieur du centrum. En vue postérieure, la lame centropostzygapophysaire est présente jusqu'à la D11. Sa présence sur la D12 ne peut pas être vérifiée du fait des manques sur l'arc neural. Elle est ensuite absente sur les deux dernières dorsales. Des lames spinopostzygapophysaires sont présentes sur les dorsales 1 à 11. Leur présence sur la D12 ne peut pas être vérifiée pour les raisons déjà citées et elles sont absentes sur D13 et D14. Ces lames ne sont pas toujours observées chez les prosauropodes, même sur les dorsales les plus antérieures. Ainsi, les vertèbres dorsales de *Coloradisaurus*, *Eoraptor* ou *Melanorosaurus* n'ont pas de lames spinopostzygapophysaires. La surface dorsale des postzygapophyses de D1 porte encore des épipophyses (Fig.II.44). Elles sont bien délimitées et, cela n'ayant pas été reporté chez d'autres genres, nous considérons ce caractère comme une autapomorphie du spécimen d'Ha Noosi. Elles disparaissent ensuite sur la D2 et les dorsales qui suivent. En revanche, la surface dorsale des postzygapophyses possède de petits tubercules, se présentant sous la forme de petites excroissances osseuses subcirculaires. Ces tubercules, que nous appellerons tubercules postzygapophysaires, ne sont présents que sur certaines vertèbres dorsales, mais de manière régulière et, chaque fois, sur les deux postzygapophyses d'une même vertèbre. On les observe ainsi de D2 à D4 puis de D8 à D10, soit sur six vertèbres dorsales au total. Ils sont absents de la D1, qui porte les épipophyses, de la D5 à D7 et de la D11 à D13. Il est impossible de vérifier leur présence sur la D14 dont les postzygapophyses sont cassées. Ces tubercules postzygapophysaires forment comme une petite excroissance qui dépasse dorsalement de quelques millimètres. On les devine en vue dorsale et ils sont bien visibles en vue latérale. Il n'y a pas d'équivalent visible sur les vertèbres cervicales. C'est la première fois que des structures de la sorte sont observées sur des vertèbres dorsales de sauropodomorphe et aucun équivalent n'a été trouvé dans la littérature. Les tubercules postzygapophysaires sont donc considérés comme une autapomorphie du spécimen d'Ha Noosi.

Ventralement aux postzygapophyses, l'articulation hyposphène-hypantrum est présente sur toute la série dorsale, comme chez tous les saurischiens (Gauthier 1986). L'hyposphène est développé dorsoventralement, mais reste moins haut que le canal neural. On distingue l'hyposphène de la D12 encore articulé avec l'hypantrum de la D13 sur la vue antérieure de celle-ci (Fig.II.63).

Les épines neurales des vertèbres dorsales sont toutes plus longues que larges en vue dorsale. Sur les dorsales antérieures (D1 à D4), les épines sont très globuleuses et ont une forme de goutte (la partie postérieure étant la plus large) en vue dorsale. Ce sont les épines qui, dans la série dorsale, ont la

plus importante largeur distale transverse. Sur D5, l'épine neurale est ovale en vue dorsale. Sur D6, la largeur transverse de l'épine neurale est réduite quasiment de moitié par rapport à D5 (Tab.II.6). Sur D7 à D11, les épines neurales sont transversalement fines et plus subrectangulaires qu'ovales. En vue antérieure, les épines neurales des vertèbres dorsales antérieures apparaissent subtriangulaires. À partir de D5, l'épine neurale ne présente plus d'expansion distale marquée et à partir de D7, cette même expansion est nulle et les épines neurales sont subrectangulaires en vue antérieure. L'épine neurale commence à s'étendre antéropostérieurement à partir de D5. D9 et D10 sont les dorsales avec les épines neurales les plus longues. Les épines neurales gagnent en hauteur sur toute la série dorsale, la D14 possède l'épine la plus haute. Sur les dorsales moyennes (D6 à D10), la hauteur de l'épine neurale est inférieure à la longueur de sa base comme chez de nombreux sauropodomorphes basaux. Chez *Aardonyx*, *Antetonitrus*, *Lessemsaurus* et *Melanorosaurus*, la hauteur est supérieure à la longueur. Sur D13 et D14 on observe, bien que les épines soient partiellement cassées, qu'elles sont plus courtes antéropostérieurement et plus hautes que celles des dorsales précédentes. À l'inverse de ce qui est observé sur les épines neurales des cervicales, l'expansion distale des épines neurales des dorsales décroît sur la majorité de la série dorsale (Tab.II.6). La largeur distale de l'épine neurale représente 81% de sa longueur maximale sur D2, 12% sur D11 et 54% sur D14.

Presque toutes les extrémités distales des épines neurales sont complètes, excepté celles de D12 et D13. Les bords des dorsales D1 à D5 sont droits en vue latérale. Leur bord antérieur est vertical alors que leur bord postérieur est oblique, avec le coin postérodorsal qui se projette postérieurement. Sur la D6 en vue latérale, les bords antérieur et postérieur de l'épine neurale sont concaves. Sur les dorsales 7 à 11, le bord antérieur est droit et vertical et le bord postérieur est concave. Enfin, sur la D14, le bord antérieur est droit et le bord postérieur, bien que pas complètement préservé, semble légèrement oblique. Toutes les épines neurales complètes ont un coin postérodorsal qui se projette vers l'arrière. C'est sur la D7 que cette projection est la plus importante. Aucune lame préspinale ou postspinale n'est observée sur les vertèbres dorsales.

Tableau II.6. Mesures (mm) des vertèbres dorsales du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur ventrale maximale – **lant** : largeur antérieure – **lmed** : largeur médiale – **lpost** : largeur postérieure – **hant** : hauteur antérieure – **hpost** : hauteur postérieure – **Han** : hauteur maximale arc neural – **Hepn** : hauteur maximale épine neurale – **Lepn** : longueur maximale de l'épine neurale – **lepn** : largeur maximale de l'épine neurale à son sommet – **lprz** : largeur des prézygapophyses – **H** : hauteur totale – **im** : structure conservée mais impossible à mesurer à cause de la matrice – ***** : structure nettement déformée – **?** : structure cassée.

	CENTRUM						ARC NEURAL					VERTÈBRE
	L	lant	lmed	lpost	hant	hpost	Han	Hepn	Lepn	lepn	lprz	H
D1	103	86*	32	85*	58*	62*	66	29	47	35	91	128
D2	99	79*	30	81*	63*	53*	62	25	42	34	77	125
D3	95	77*	31	79*	58*	59*	67	29	46	35	61	126
D4	96	74*	28	75*	56*	57*	63	29	44	?	58	120
D5	96	75*	28	81*	62*	56*	70	30	58	29	58	132
D6	95	81*	30	79*	65*	67*	68	35	74	18	58	135
D7	102	im	33	83*	63*	65*	67	38	85	15	55	132
D8	104	83*	37	89*	64*	65*	67	38	86	16	55	132
D9	109	90*	40	97*	≈69*	67*	67	40	≈95	12	55	136
D10	110	97*	43	101*	65*	70*	73	40	95	14	60	143
D11	110	104*	47	108*	72*	75*	70	41	≈93	11	60	145
D12	100	107*	52	108*	85*	?	?	45	?	?	59	?
D13	94	118*	57	113*	90*	83*	93	55	?	≈15	56	183
D14	101	120*	65	123	85*	100*	109	67	≈52	28	58	209

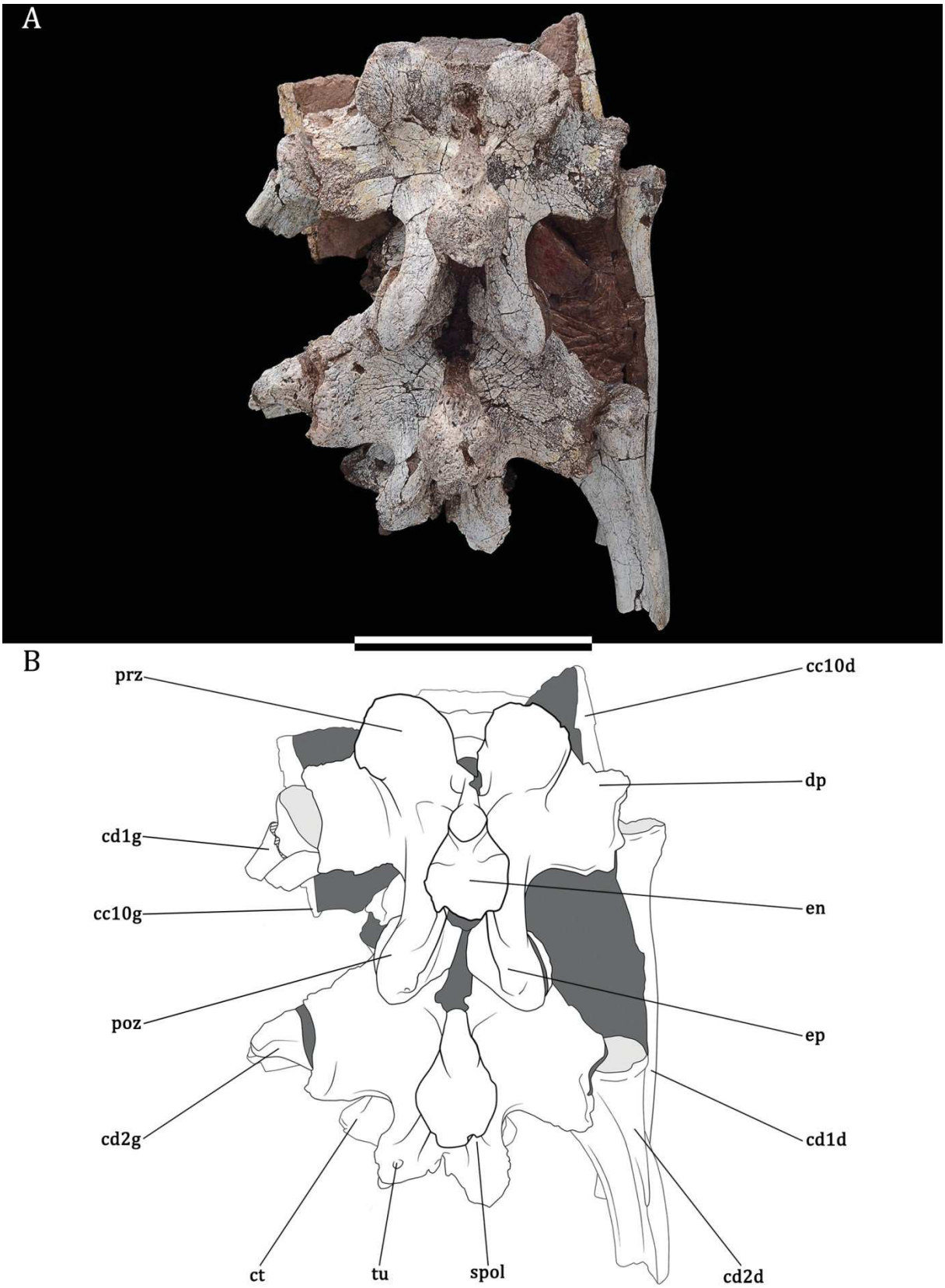


Figure II.44. Vertèbres dorsales 1 et 2 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cc10d/g** : côte cervicale 10 droite ou gauche – **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **ep** : épipophyse – **prz** : prézygapophyse – **spol** : lame spinopostzygapophysaire – **tu** : tubercule postzygapophysaire.

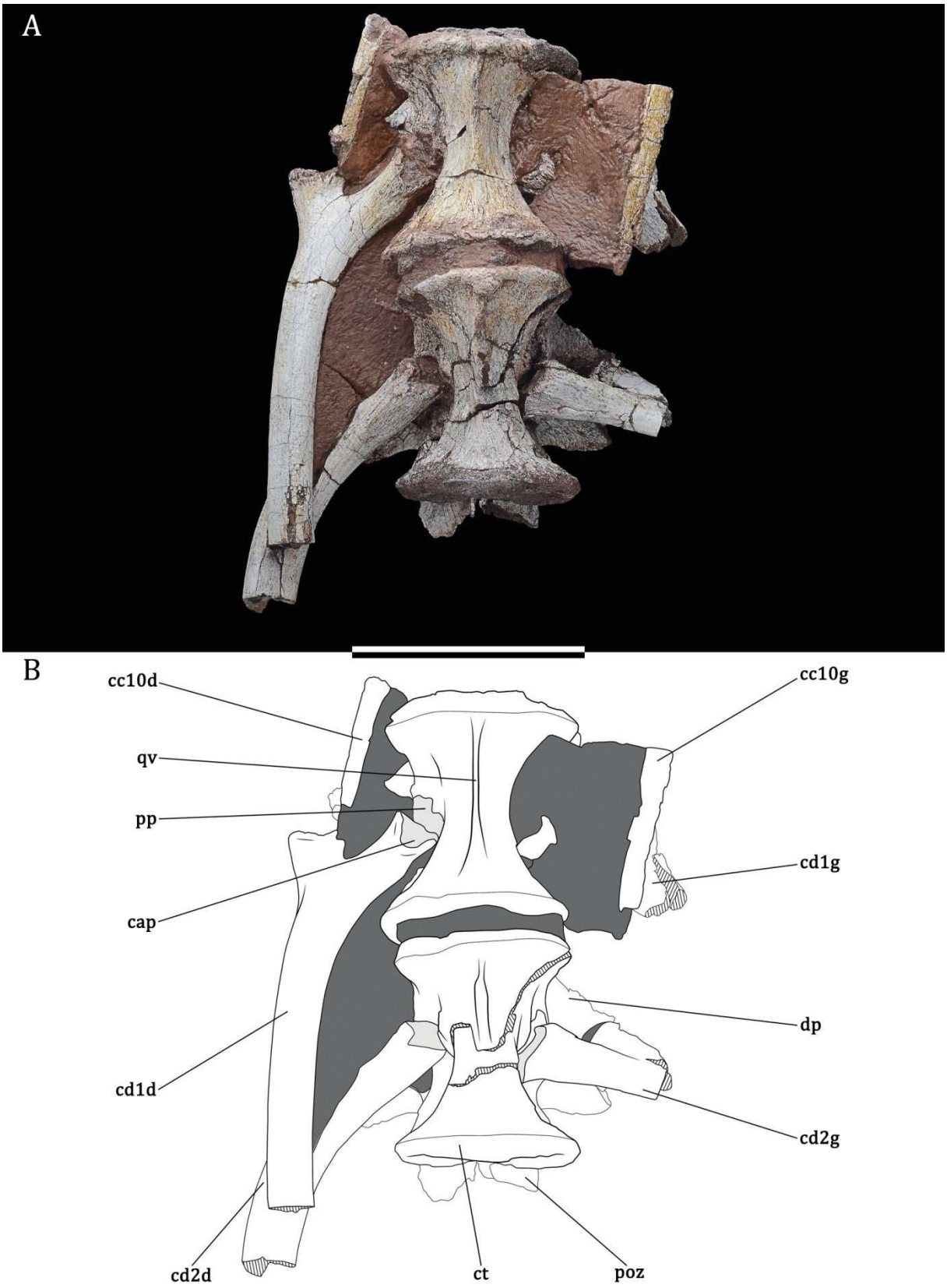


Figure II.45. Vertèbres dorsales 1 et 2 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cap** : capitulum – **cc10d/g** : côte cervicale 10 droite ou gauche – **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **qv** : quille ventrale.

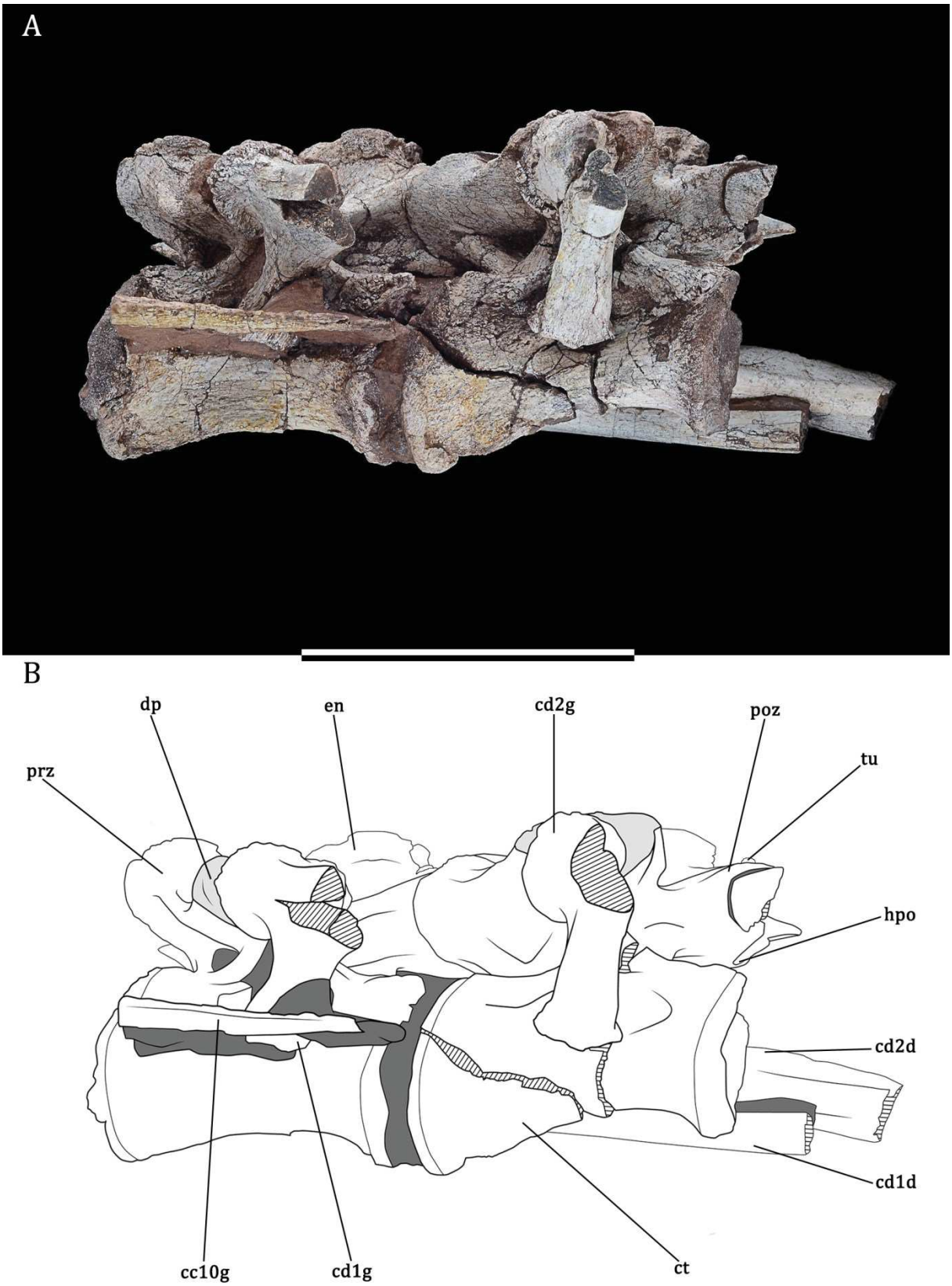


Figure II.46. Vertèbres dorsales 1 et 2 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cc10g** : côte cervicale 10 gauche – **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **hpo** : hyposphène – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse – **tu** : tubercule spinopostzygapophysaire.

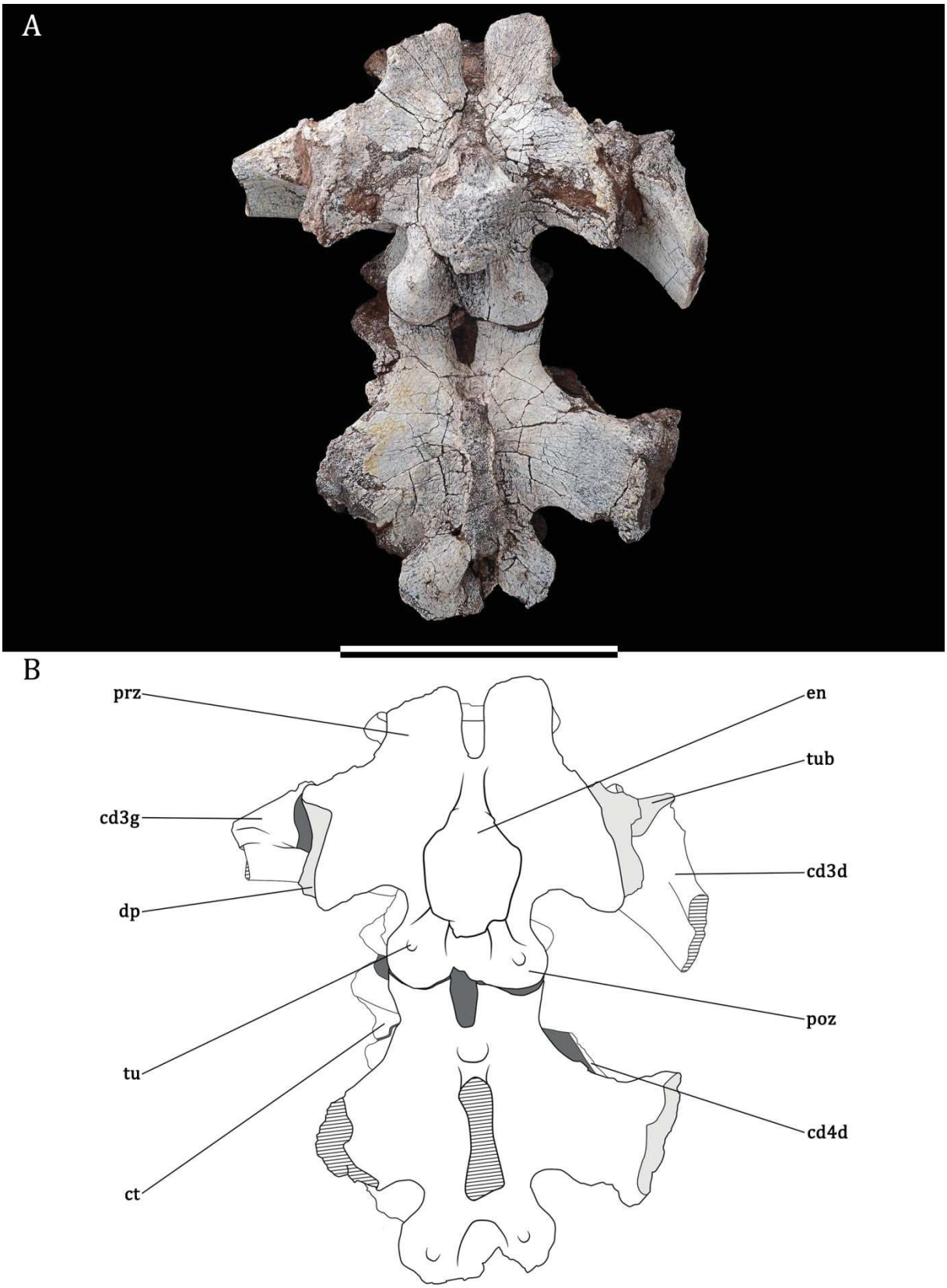


Figure II.47. Vertèbres dorsales 3 et 4 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **prz** : prézygapophyse – **poz** : postzygapophyse – **tu** : tubercule postzygapophysaire – **tub** : tuberculum.

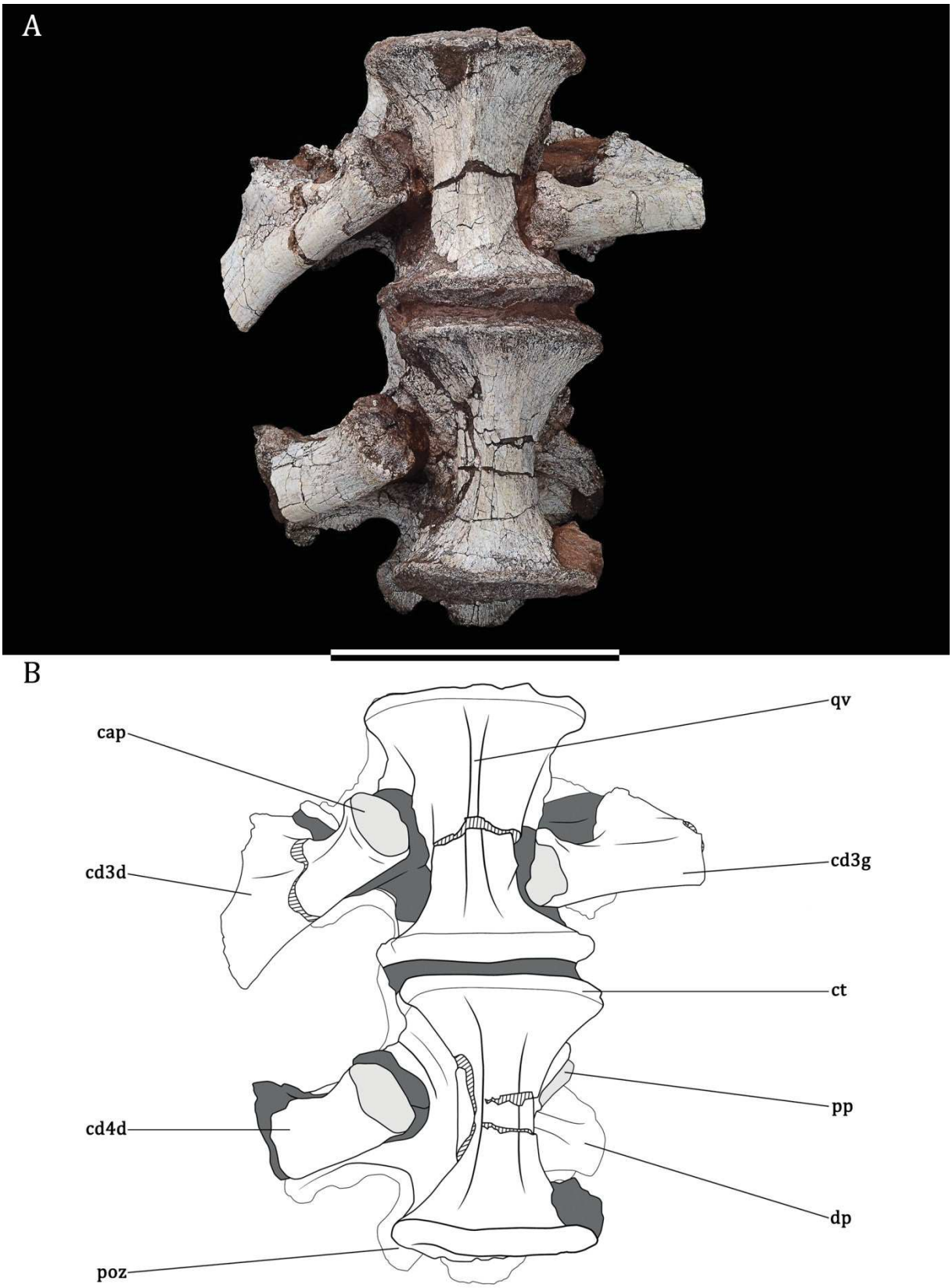


Figure II.48. Vertèbres dorsales 3 et 4 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cap** : capitulum – **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **qv** : quille ventrale.

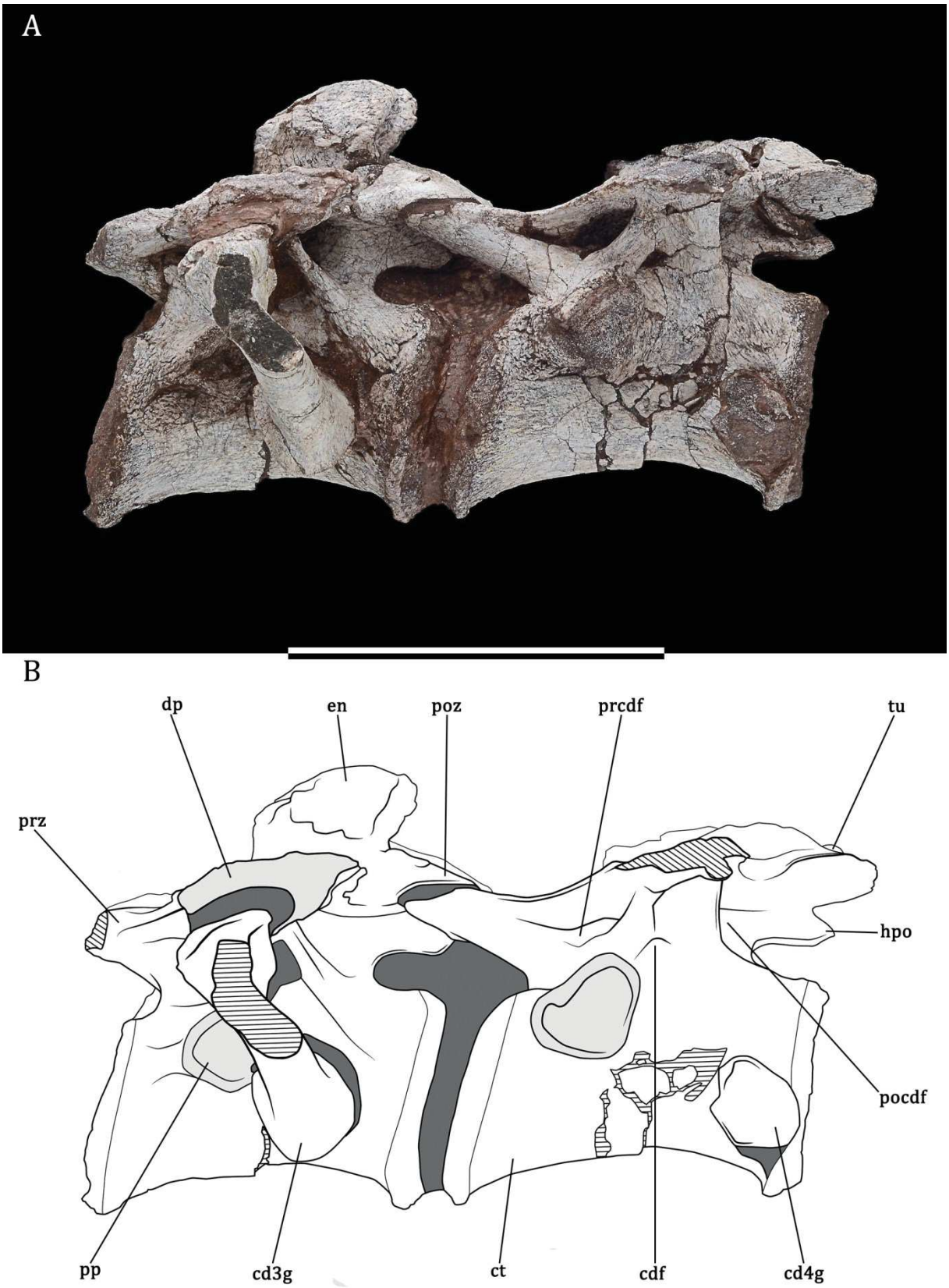


Figure II.49. Vertèbres dorsales 3 et 4 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd3g** : côte dorsale 3 gauche – **cd4g** : côte dorsale 4 gauche – **cdf** : fosse centrodiapophysaire – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **hpo** : hyposphène – **pocdf** : fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **prcdf** : fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire – **prz** : prézygapophyse – **tu** : tubercule spinopostzygapophysaire.

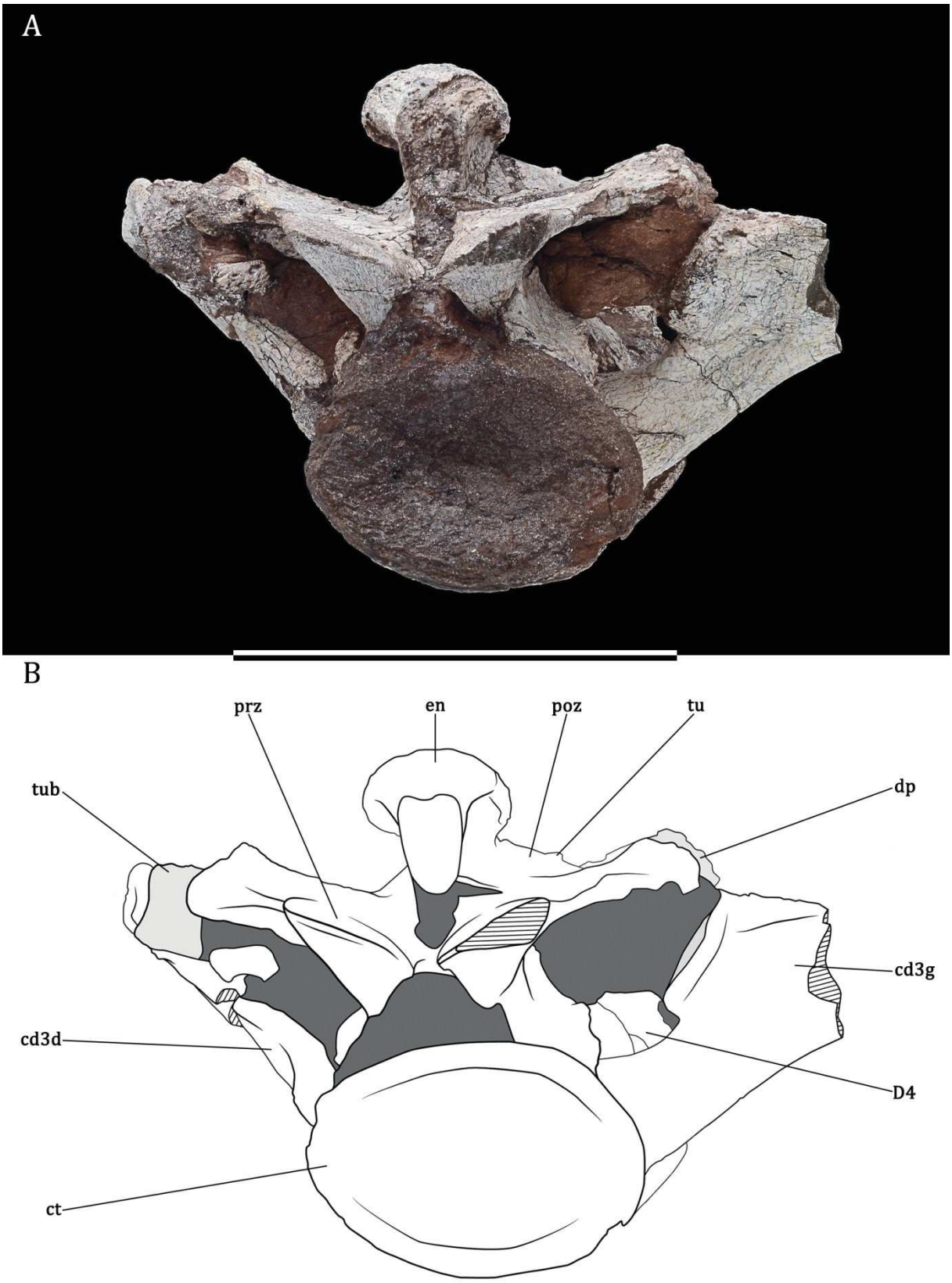


Figure II.50. Vertèbre dorsale 3 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue antérieure. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd3d/g** : côte dorsale 3 droite ou gauche – **ct** : centrum – D4 : dorsale 4 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse – **tu** : tubercule spinopostzygapophysaire – **tub** : tuberculum.

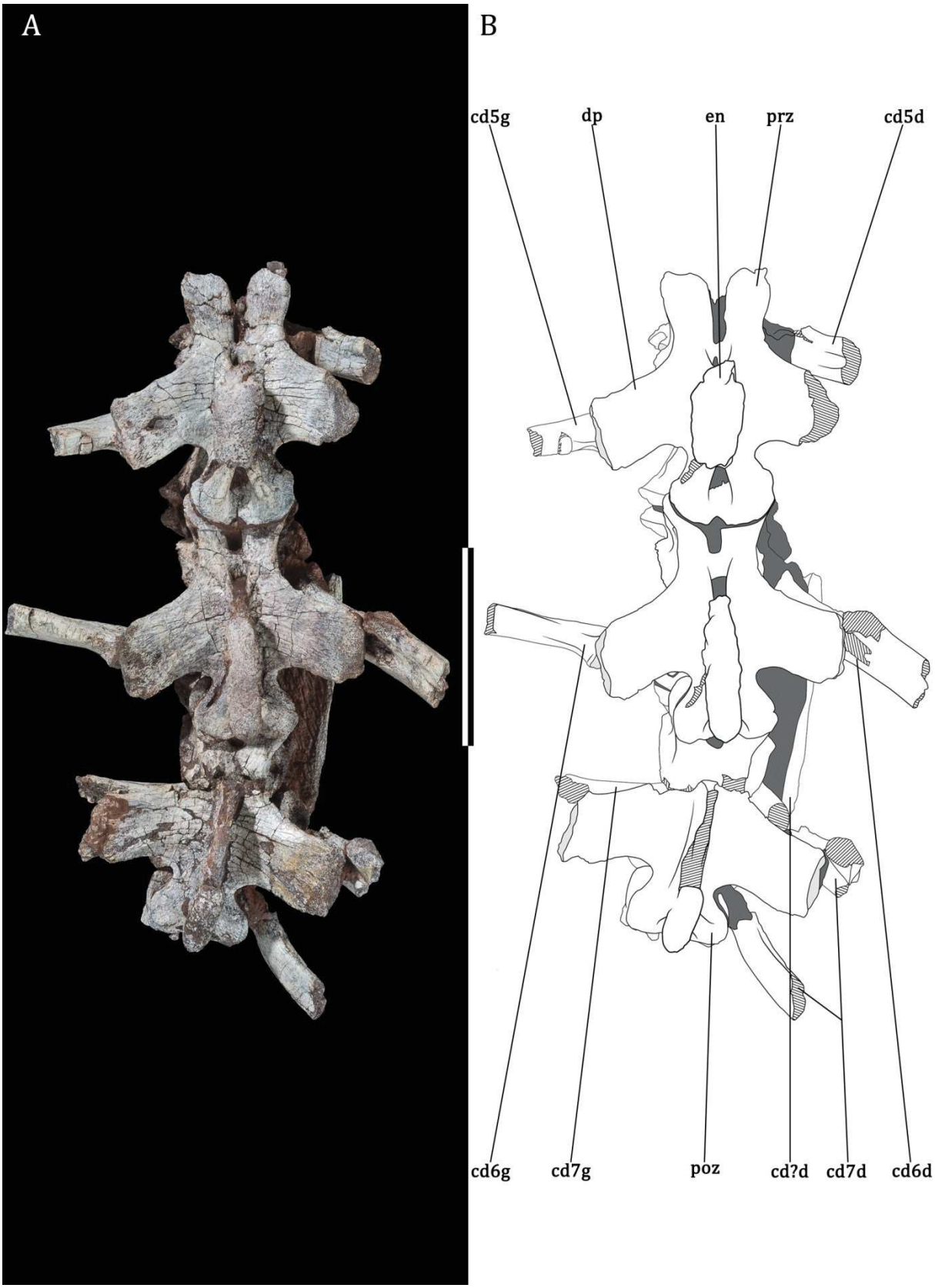


Figure II.51. Vertèbres dorsales 5, 6 et 7 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **prz** : prézygapophyse – **poz** : postzygapophyse.

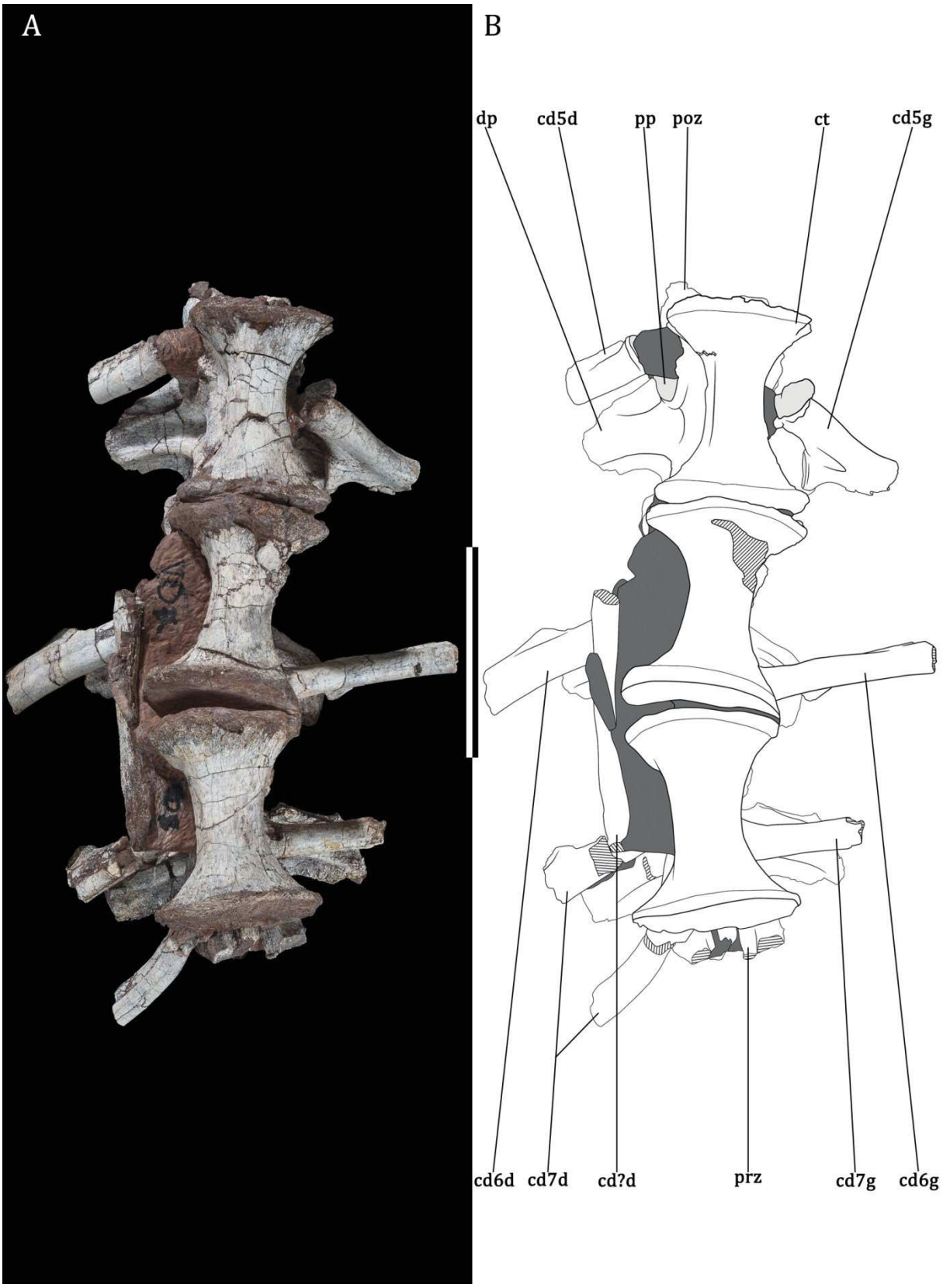


Figure II.52. Vertèbres dorsales 5, 6 et 7 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **prz** : prézygapophyse.

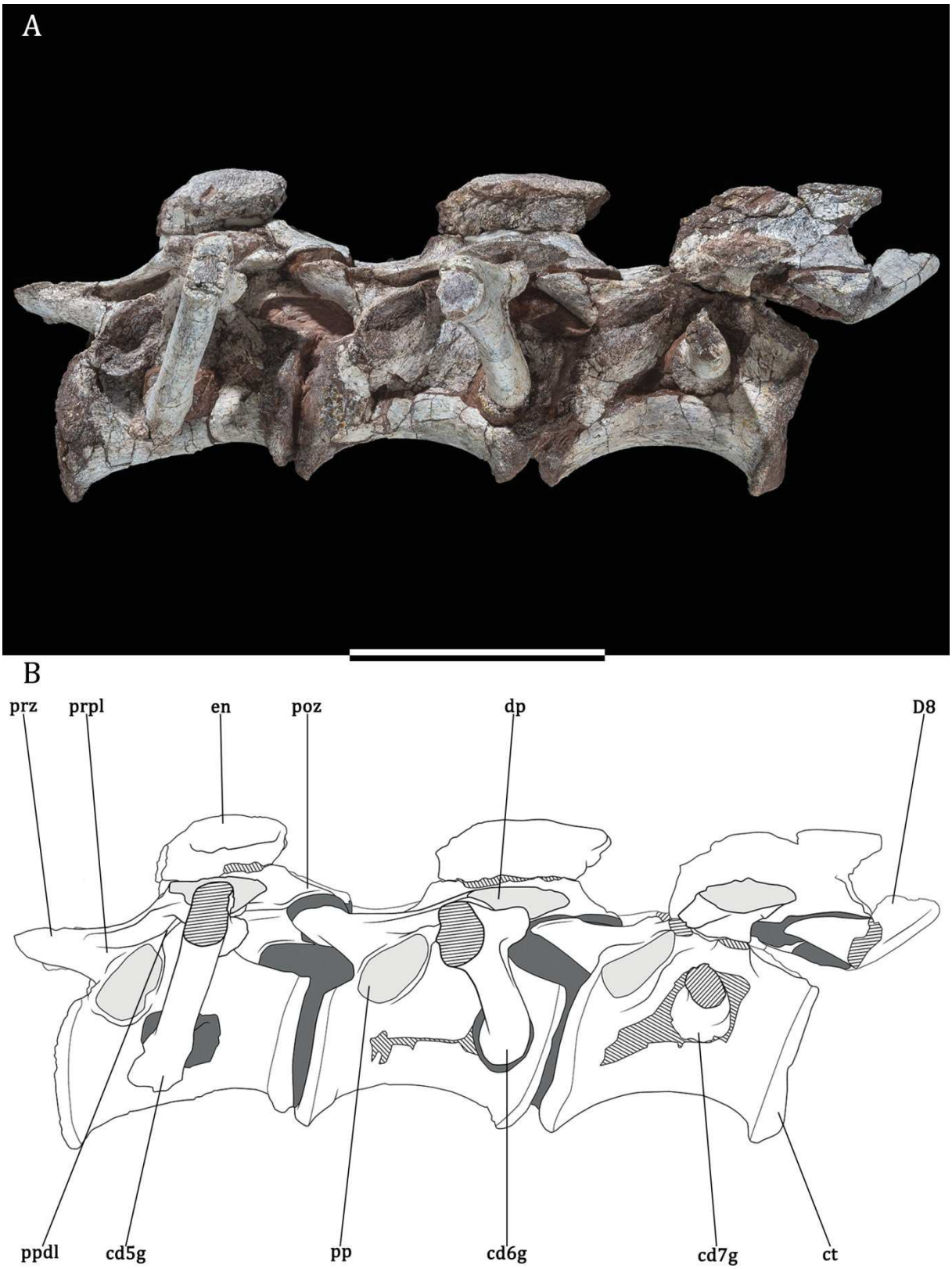


Figure II.53. Vertèbres dorsales 5, 6 et 7 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cdXd/g** : côte dorsale droite ou gauche numérotée en fonction de la vertèbre à laquelle elle appartient – **ct** : centrum – **D8** : dorsale 8 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **ppdl** : lame paradiapophysaire – **prpl** : lame prézygoparapophysaire – **prz** : prézygapophyse.

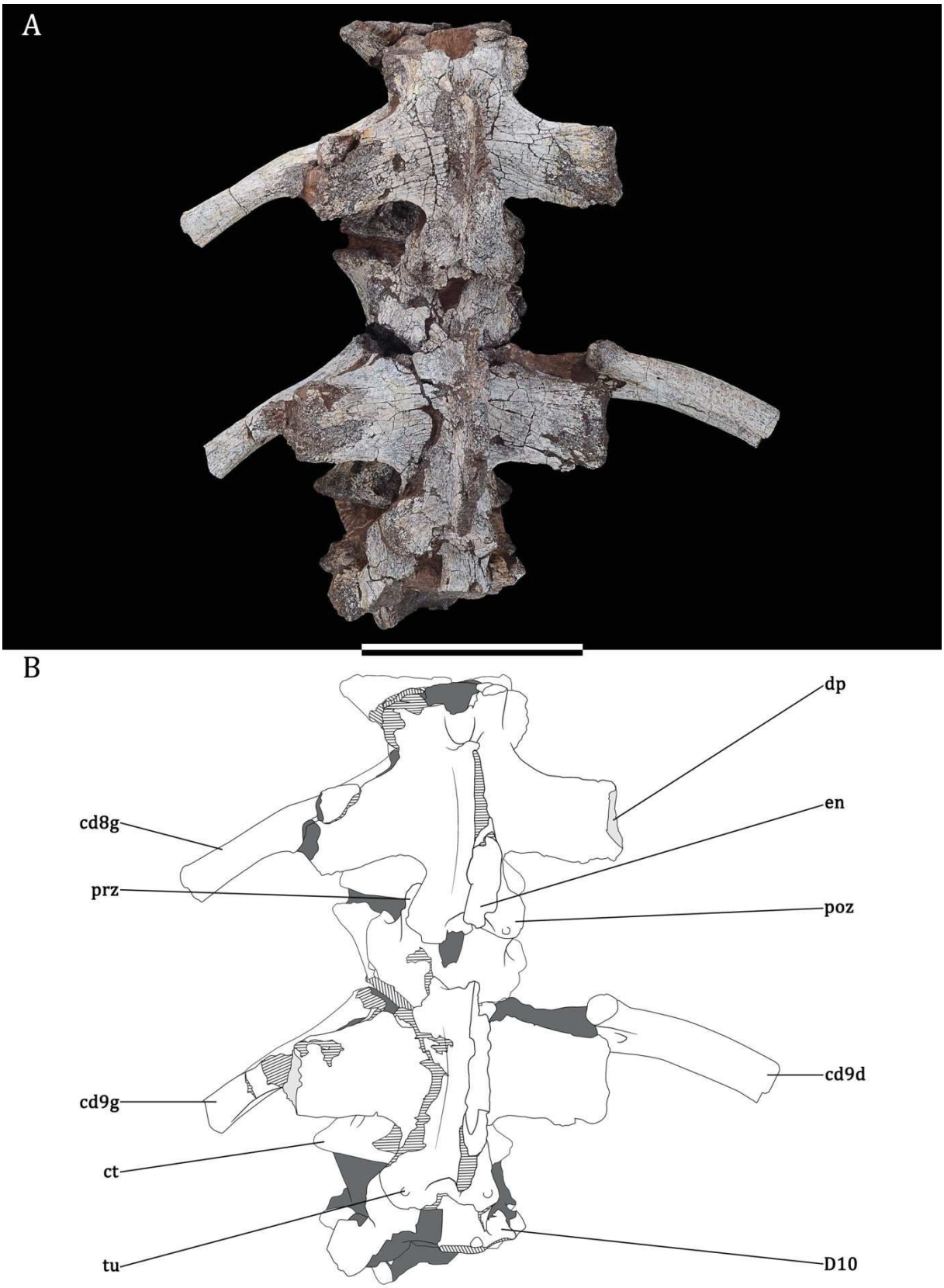


Figure II.54. Vertèbres dorsales 8 et 9 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd8g** : côte dorsale 8 gauche – **cd9d/g** : côte dorsale 9 droite ou gauche – **ct** : centrum – **D10** : dorsale 10 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse – **tu** : tubercule spinopostzygapophysaire.

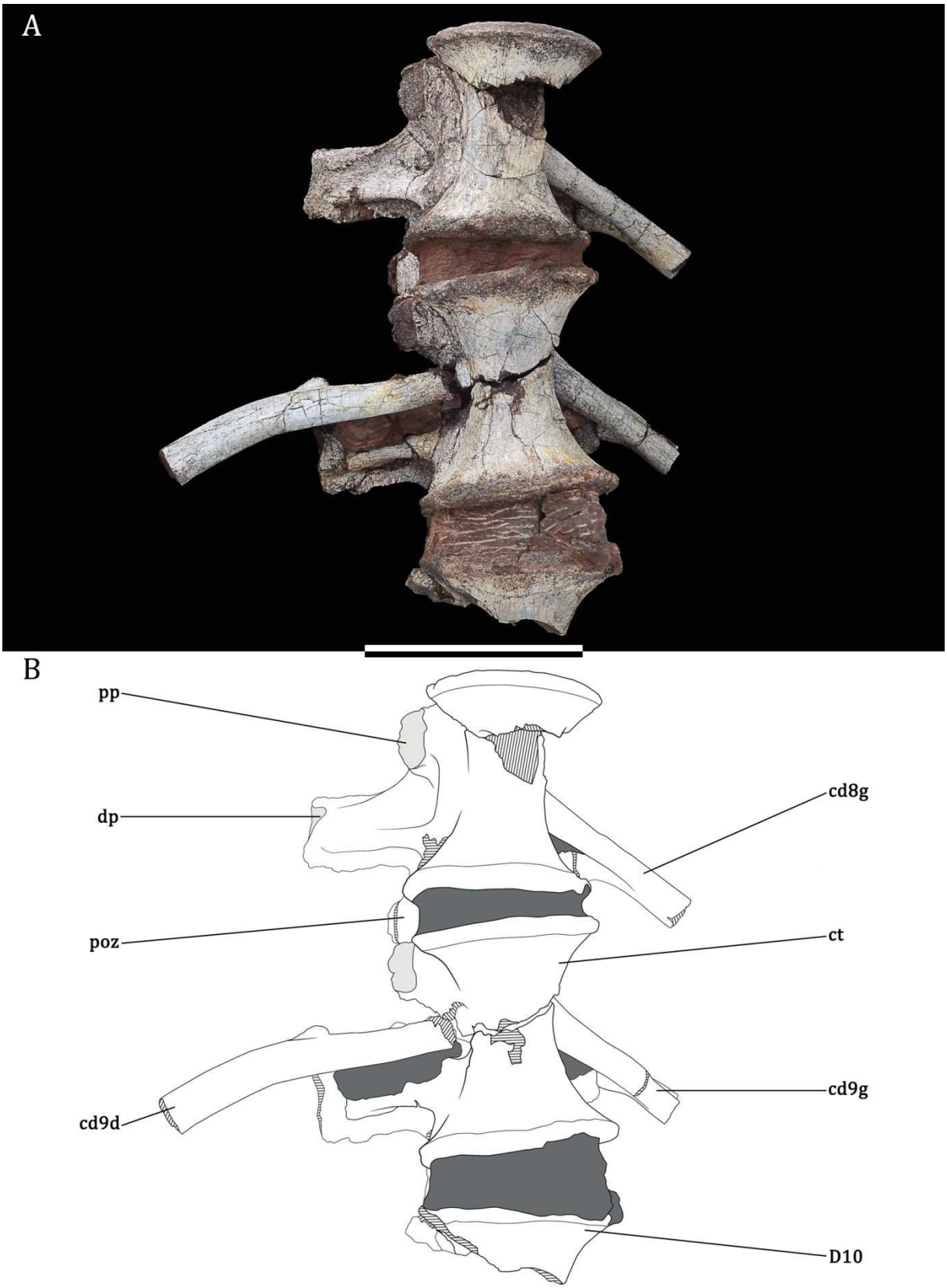


Figure II.55. Vertèbres dorsales 8 et 9 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd8g** : côte dorsale 8 gauche – **cd9d/g** : côte dorsale 9 droite ou gauche – **ct** : centrum – **D10** : dorsale 10 – **dp** : diapophyse – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse.

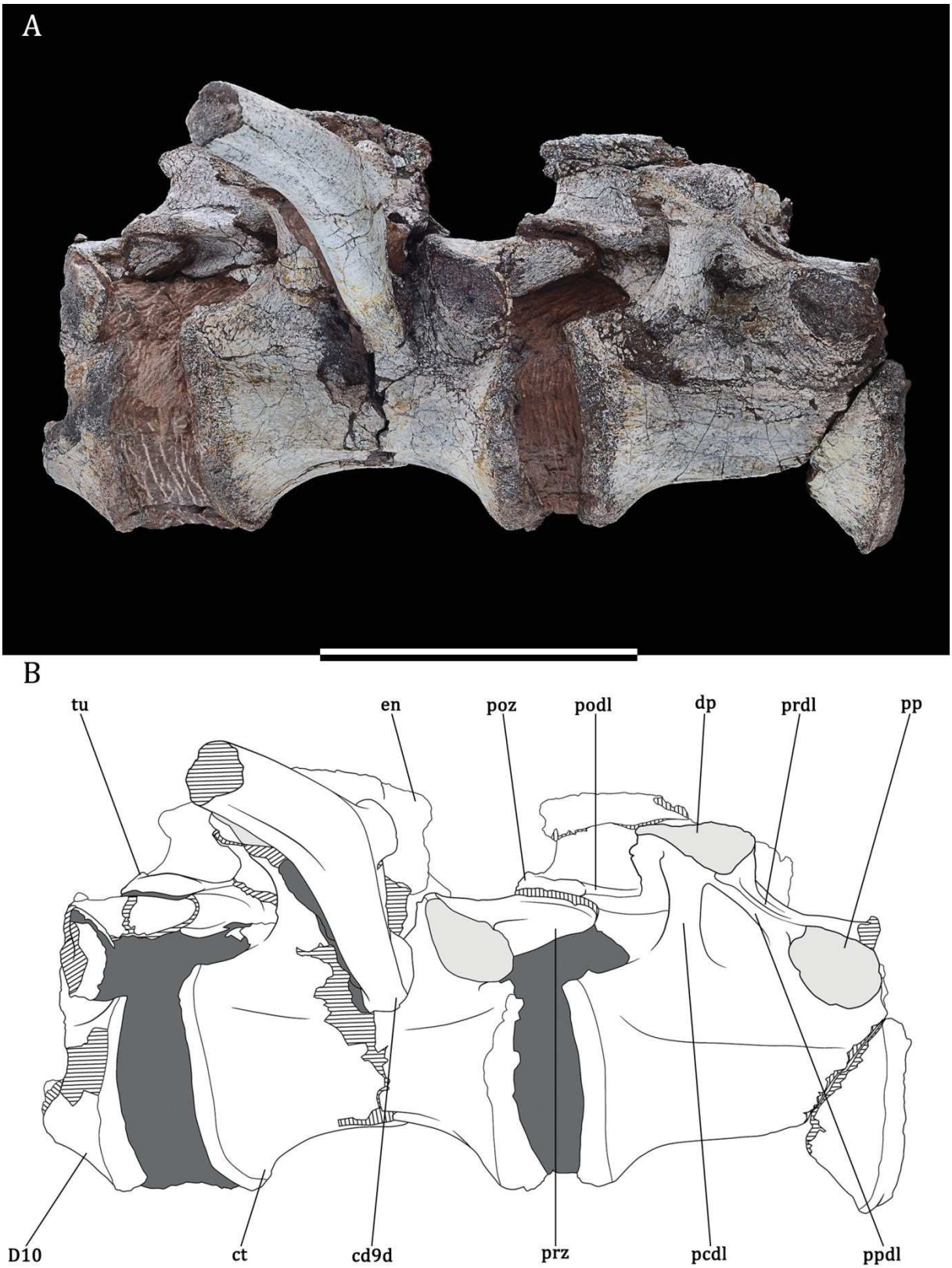


Figure II.56. Vertèbres dorsales 8 et 9 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale droite. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd9d** : côte dorsale 9 droite – **ct** : centrum – **D10** : dorsale 10 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **pcdl** : lame postérocentrodiapophysaire – **podl** : lame postzygodiapophysaire – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **ppdl** : lame paradiapophysaire – **prdl** : lame prézygodiapophysaire – **prz** : prézygapophyse – **tu** : tubercule spinopostzygapophysaire.

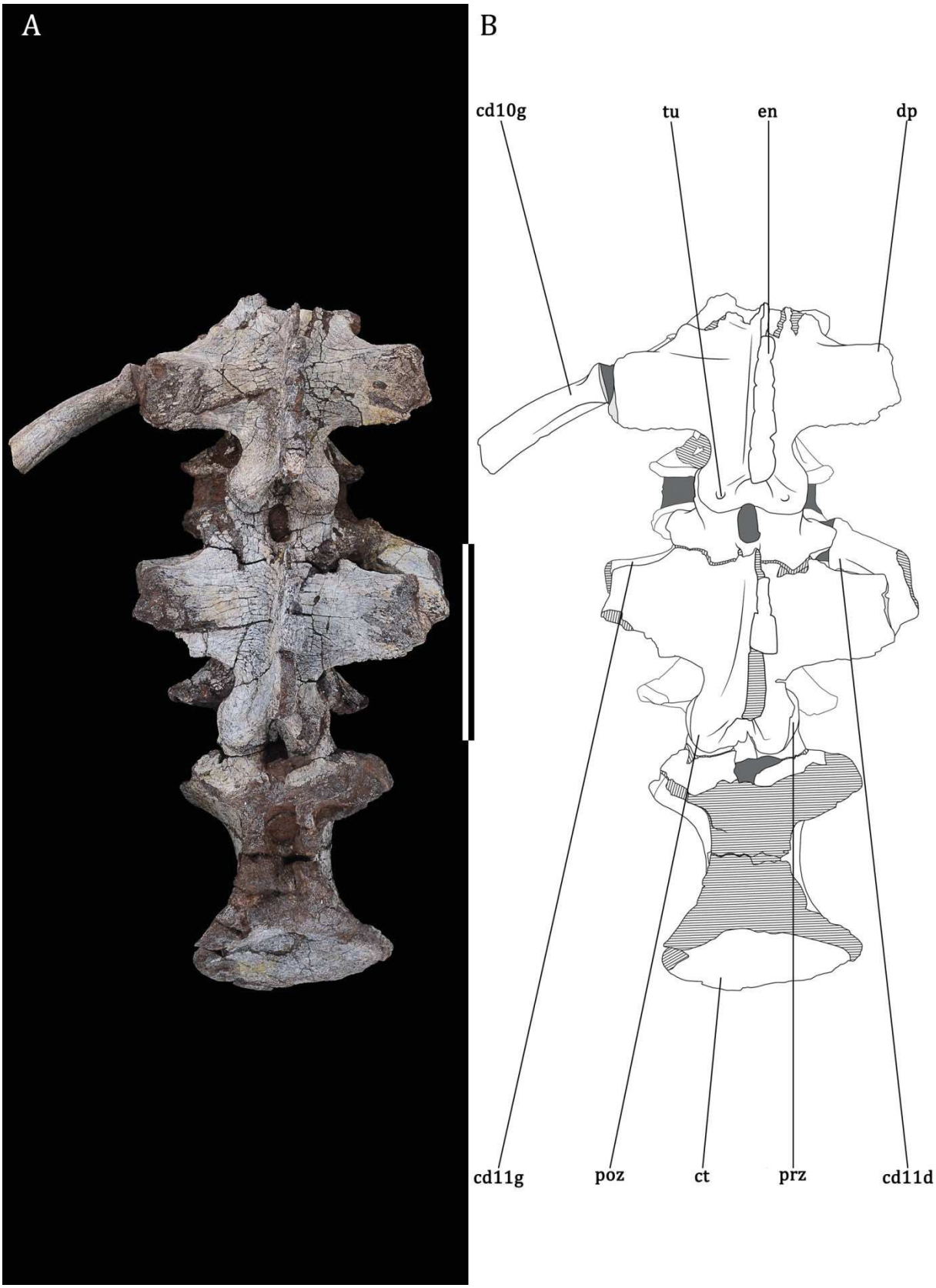


Figure II.57. Vertèbres dorsales 10, 11 et 12 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd10g** : côte dorsale 10 gauche – **cd11d/g** : côte dorsale 11 droite ou gauche – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse – **tu** : tubercule spinopostzygapophysaire.

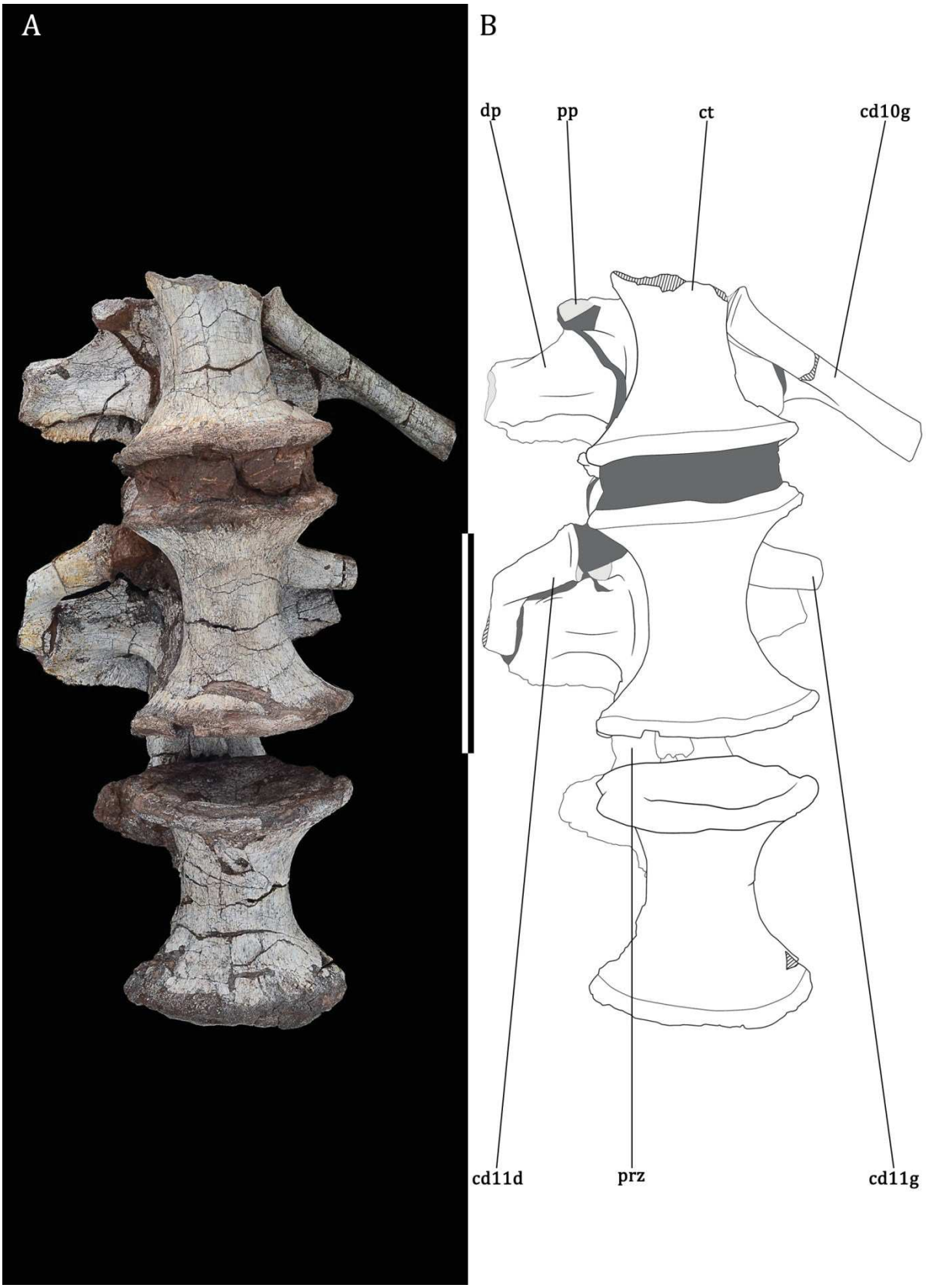


Figure II.58. Vertèbres dorsales 10, 11 et 12 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd10g** : côte dorsale 10 gauche – **cd11d/g** : côte dorsale 11 droite ou gauche – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **pp** : parapophyse – **prz** : prézygapophyse.

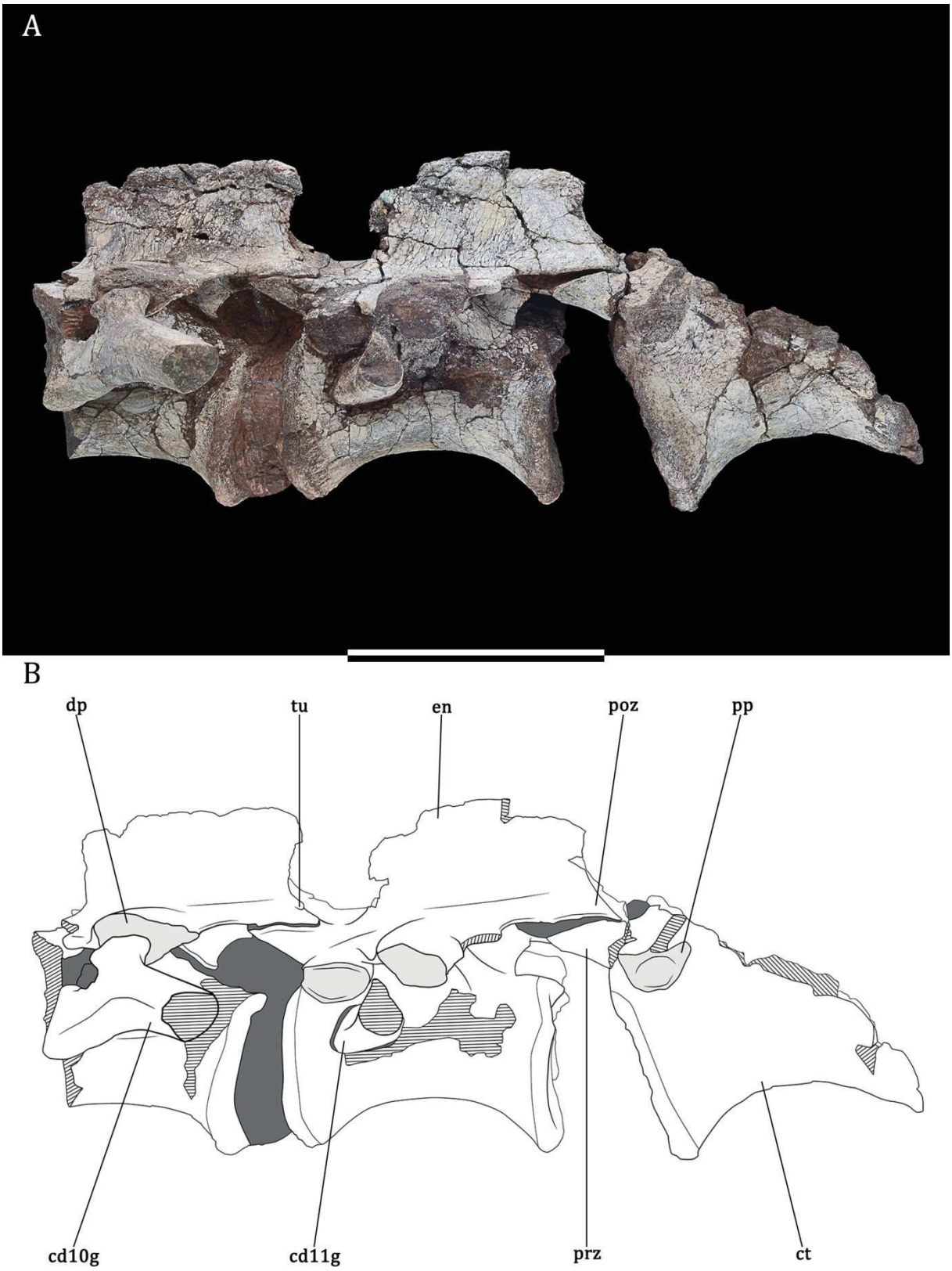


Figure II.59. Vertèbres dorsales 10, 11 et 12 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd10g** : côte dorsale 10 gauche – **cd11g** : côte dorsale 11 gauche – **ct** : centrum – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **prz** : prézygapophyse – **tu** : tubercule spinopostzygapophysaire.

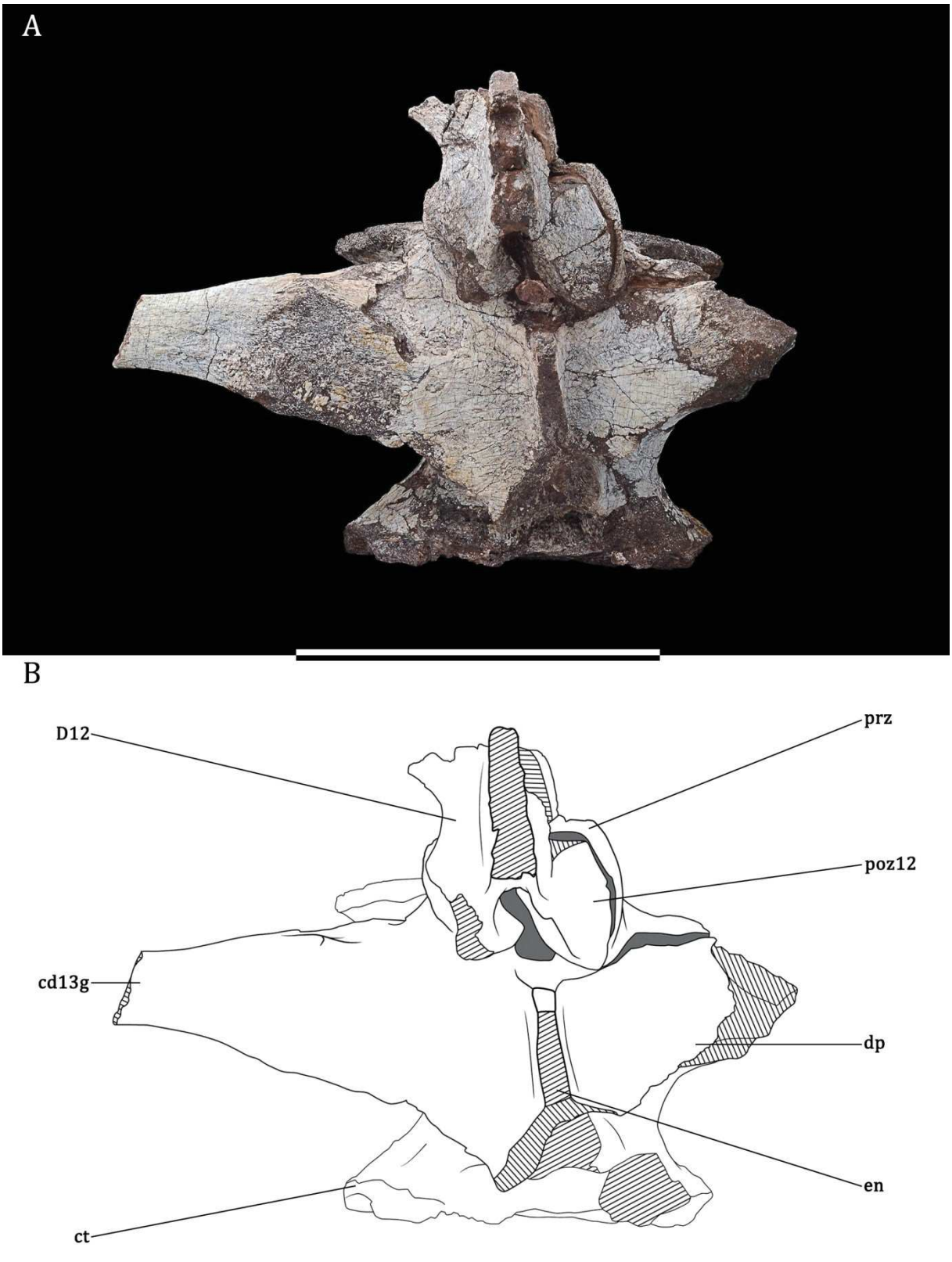


Figure II.60. Vertèbre dorsale 13 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd13g** : côte dorsale 13 gauche – **ct** : centrum – **D12** : dorsale 12 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz12** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

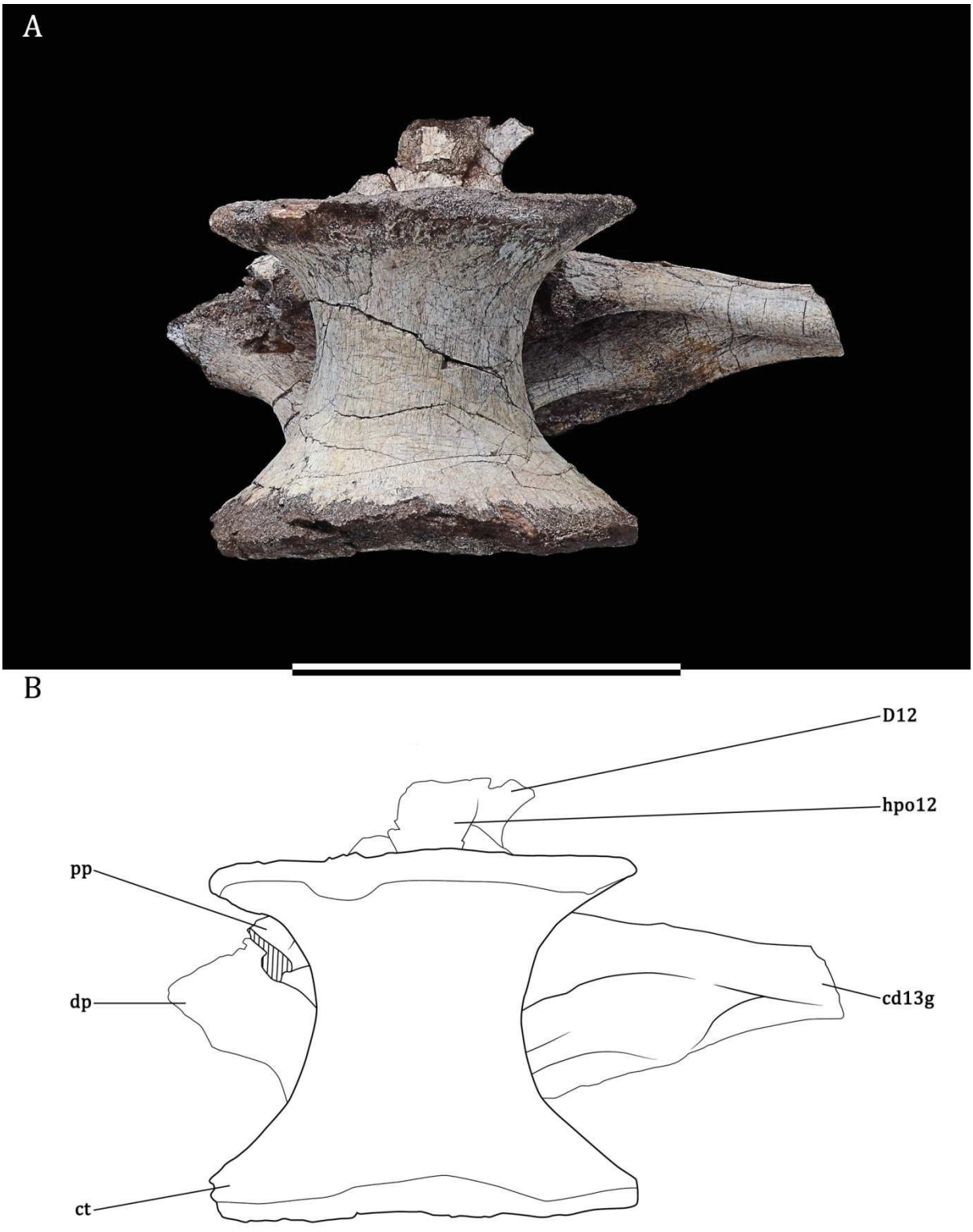


Figure II.61. Vertèbre dorsale 13 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd13g** : côte dorsale 13 gauche – **ct** : centrum – **D12** : dorsale 12 – **dp** : diapophyse – **pp** : parapophyse – **hpo12** : hyposphène.

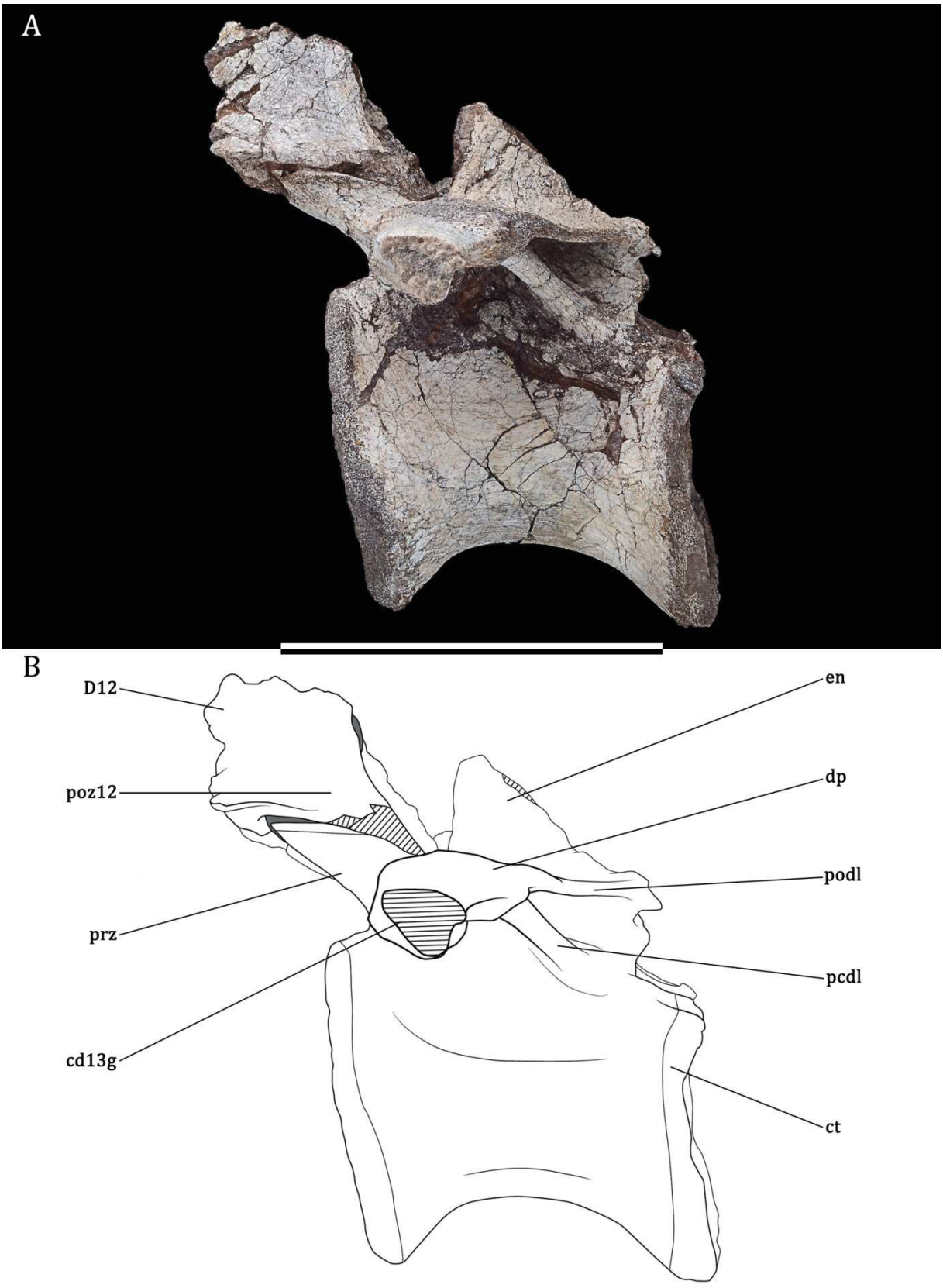


Figure II.62. Vertèbre dorsale 13 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd13g** : côte dorsale 13 gauche – **ct** : centrum – **D12** : dorsale 12 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **pcdl** : lame postérocentrodiapophysaire – **podl** : lame postzygodiapophysaire – **poz12** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

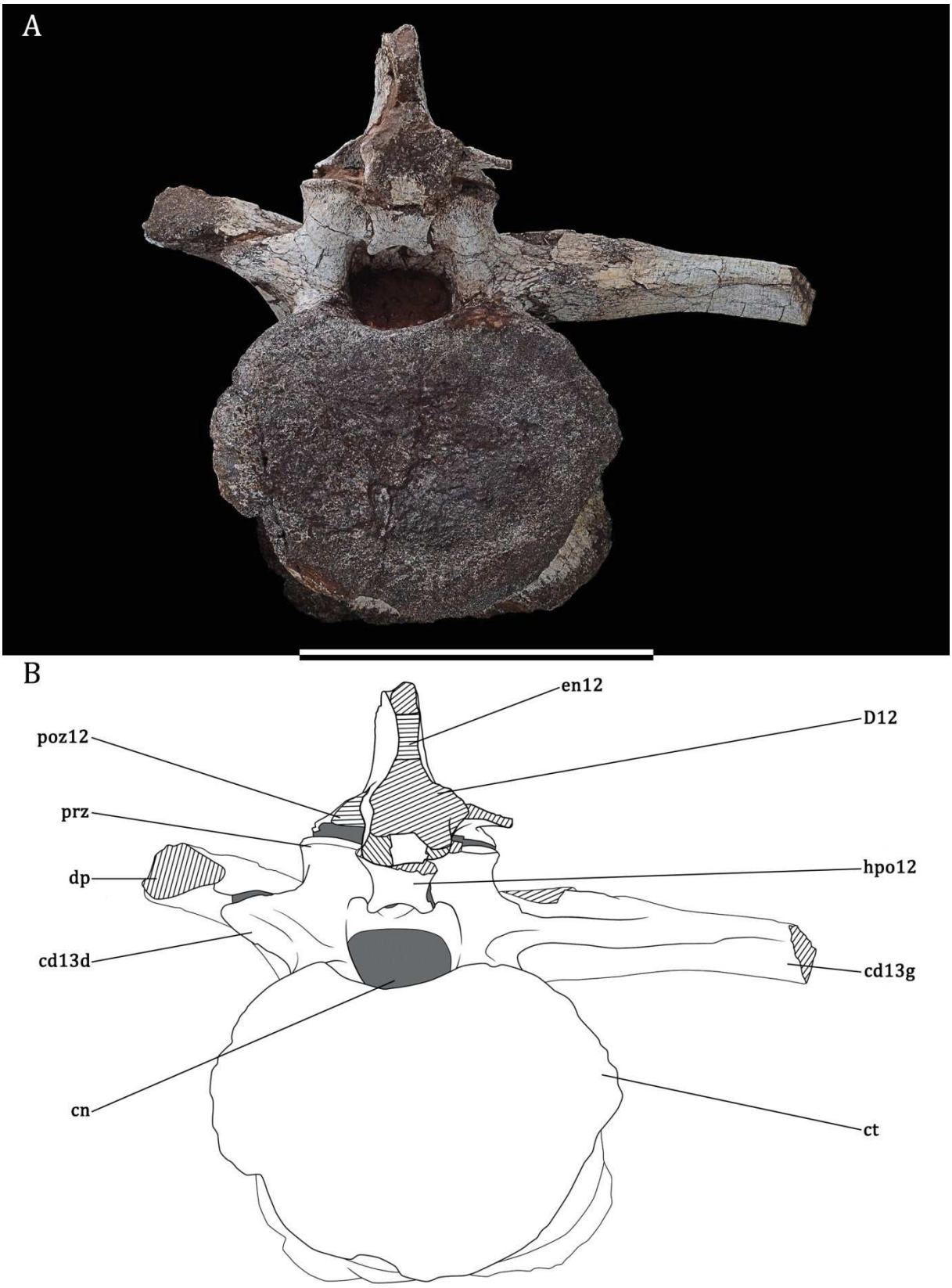


Figure II.63. Vertèbre dorsale 13 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue antérieure. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd13g** : côte dorsale 13 gauche – **cn** : canal neural – **ct** : centrum – **D12** : dorsale 12 – **dp** : diapophyse – **en12** : épine neurale – **hpo12** : hyposphène – **poz12** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **prz** : prézygapophyse.

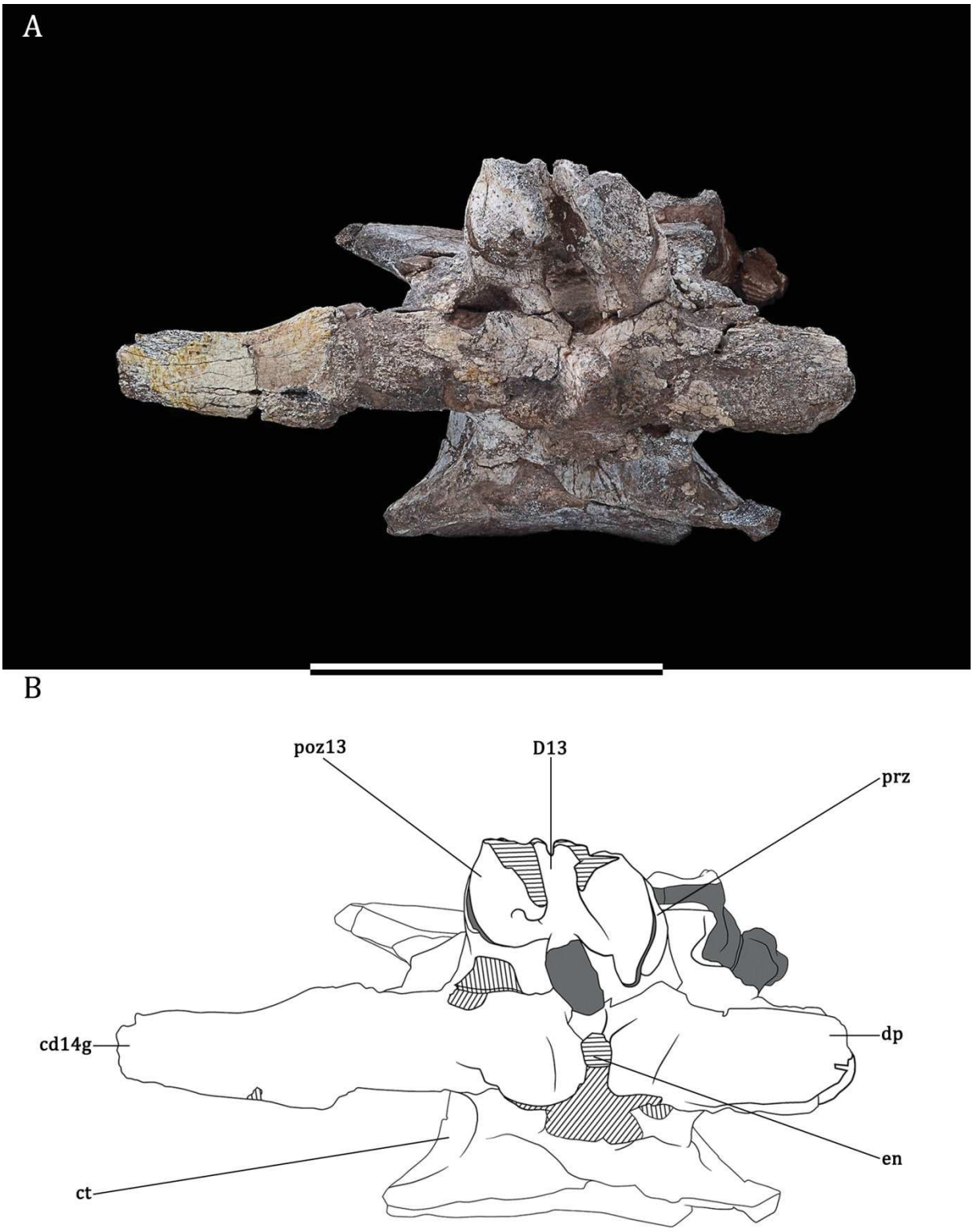


Figure II.64. Vertèbre dorsale 14 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd14g** : côte dorsale 14 gauche – **ct** : centrum – **D13** : dorsale 13 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz13** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

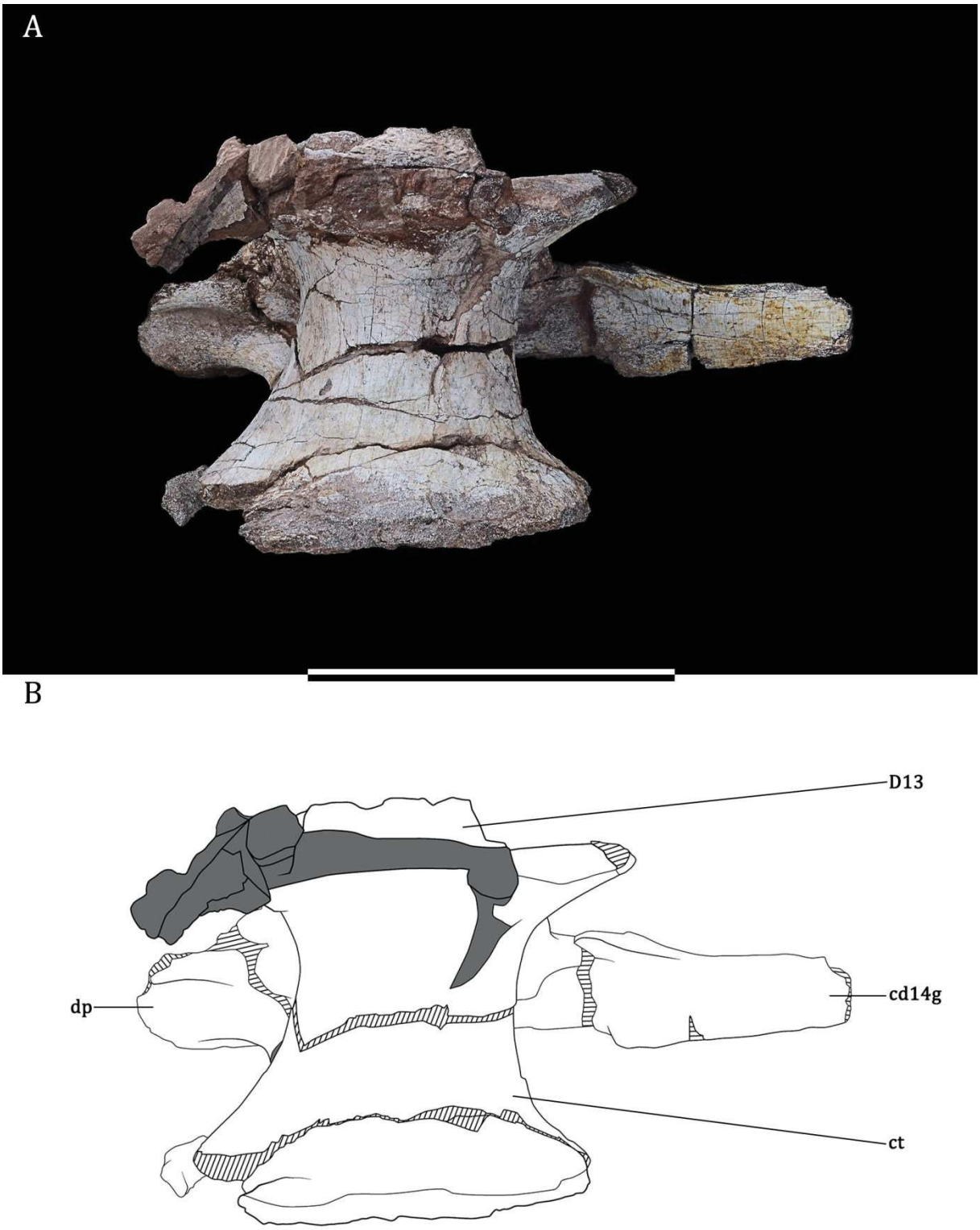


Figure II.65. Vertèbre dorsale 14 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue ventrale. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd14g** : côte dorsale 14 gauche – **ct** : centrum – **D13** : dorsale 13 – **dp** : diapophyse.

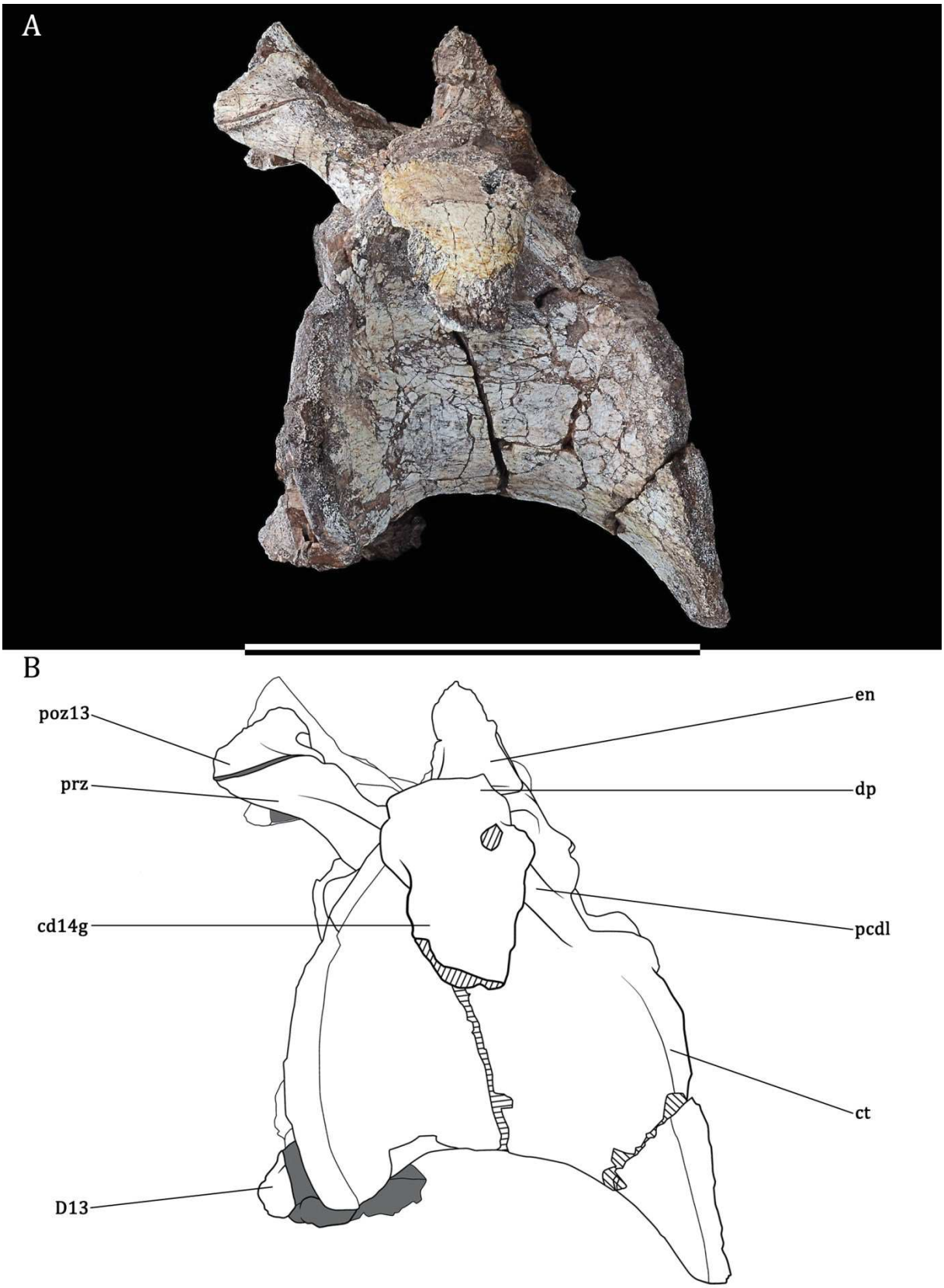


Figure II.66. Vertèbre dorsale 14 du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue latérale gauche. **[A]** Photo. **[B]** Dessin interprétatif. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd14g** : côte dorsale 14 gauche – **ct** : centrum – **D13** : dorsale 13 – **dp** : diapophyse – **en** : épine neurale – **pcdl** : lame postérocentrodiapophysaire – **poz13** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

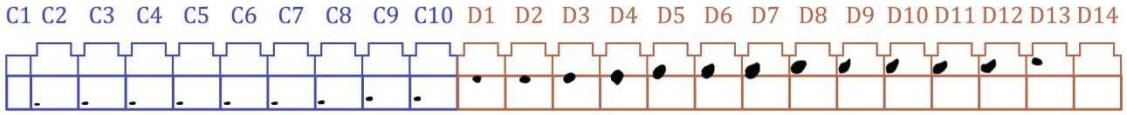


Figure II.67. Représentation schématique des 24 vertèbres présacrées du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400), montrant la migration de la parapophyse ainsi que l'évolution de sa taille et de sa forme.

Tableau II.7. Répartition des lames sur les vertèbres présacrées du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **acdl** : lame antérocentrodiapophysaire – **pcdl** : lame postérocentrodiapophysaire – **prdl** : lame prézygodiapophysaire – **podl** : lame postzygodiapophysaire – **ppdl** : lame paradiapophysaire – **cprl** : lame centroprézygapophysaire – **sprl** : lame spinoprézygapophysaire – **tprl** : lame intraprézygapophysaire – **cpol** : lame centropostzygapophysaire – **spol** : lame spinopostzygapophysaire – **tpol** : lame intrapostzygapophysaire – **acpl** : lame antérocentroparapophysaire – **prpl** : lame prézygoparapophysaire – **prsl** : lame préspinale – **posl** : lame postspinale – **-** : non applicable.

	acdl	pcdl	prdl	podl	ppdl	cprl	sprl	tprl	cpol	spol	tpol	acpl	prpl	prsl	posl
Axis	-	-	-	-	0	?	0	?	0	1	1	-	-	0	1
C3	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	-	-	0	0
C4	0	?	0	0	0	?	0	?	?	0	1	-	-	?	0
C5	1	1	0	0	?	?	0	?	?	0	?	-	-	?	0
C6	1	1	0	0	0	?	0	?	?	1	1	-	-	?	0
C7	1	1	0	0	?	?	0	?	?	1	1	-	-	?	?
C8	1	1	0	0	?	?	0	?	1	1	1	-	-	0	0
C9	1	1	0	0	?	?	0	?	1	1	1	-	-	0	0
C10	1	1	1	1	0	1	0	?	1	1	1	-	-	0	0
D1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
D2	-	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
D3	-	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
D4	-	1	1	1	1	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0
D5	-	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	?
D6	-	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	?	?
D7	-	?	?	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	?	?
D8	-	1	0	1	1	0	?	0	?	1	0	0	0	?	0
D9	-	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
D10	-	1	0	1	?	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
D11	-	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
D12	-	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	0	0	0	?
D13	-	1	0	1	-	0	?	?	0	0	0	0	0	0	?
D14	-	1	0	?	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?

Côtes dorsales.

La majorité des côtes dorsales du spécimen d'Ha Noosi est préservée, le plus gros manque se situant dans la partie antérieure gauche de la cage thoracique, où les sept premières côtes sont manquantes. Cela s'explique en partie par le fait que les côtes, contrairement à la majorité des autres os du squelette, sont représentées par un grand nombre de petits éléments. Sur le terrain, elles ont été prélevées dans de multiples blocs (contenant ou non d'autres ossements), qu'il a fallu

remettre bout à bout au cours de la préparation du fossile. De ce fait, certains fragments de côtes n'ont pas encore pu être identifiés et d'autres restent introuvables. La plupart des côtes retrouvées (6 du côté gauche, 11 du côté droit) sont bien préservées. Toutes ont leur extrémité distale cassée, sur une longueur plus ou moins importante (Figs.II.68&69).

Le première côte dorsale est très différente de la dernière côte cervicale. Sa largeur transverse et sa longueur sont bien plus importantes, le capitulum et le tuberculum sont aussi plus développés, avec des faces d'articulation très étendues (Fig.II.43).

Presque toutes les extrémités proximales des côtes dorsales sont préservées en articulation sur les vertèbres, à l'exception de la quatrième côté gauche, de la septième, la huitième à droite et la dixième à droite, et des deux côtes de la D12. Les côtes ont bougé, le capitulum et le tuberculum sont donc rarement en contact direct avec leur surface d'articulation correspondante sur la vertèbre (en gris clair sur les dessins) (Figs.II.44-66).

Sur D1 et D2, les premières côtes du côté droit sont orientées parallèlement à l'axe longitudinal des vertèbres. Sur D3, la côte gauche est dirigée strictement latéralement alors que celle du côté droit se projette postérieurement comme sur D1 et D2. À partir de D4, les côtes se projettent strictement latéralement. De D8 à D11, elles sont dirigées latéralement avec une légère composante postérieure. Sur D13 et D14, les côtes sont orientées strictement latéralement. Sur D13, le capitulum et le tuberculum commencent à fusionner en un seul et même élément. La fusion est complète sur D14.

Le processus capitulaire est bien développé sur toute la série, mais raccourci sur les dorsales les plus postérieures du fait de la position plus dorsale de la parapophyse. Il se trouve dans l'alignement de la côte, donc dissimulé par celle-ci en vue latérale, jusqu'à la D10, puis se décale légèrement antérieurement. Le processus tuberculaire est peu développé sur les vertèbres dorsales, il se situe également dans l'axe de la côte, mais sa facette d'articulation est dirigée légèrement postérieurement. Le contour de la surface articulaire du tuberculum et du capitulum est ovale à subcirculaire. Leur surface articulaire est plate avec, parfois, une légère concavité. Le diamètre des côtes dorsales diminue le long d'une seule et même côte (Figs.II.68&69). Sur la face postérieure des côtes, un sillon, qui prend naissance sur leur extrémité proximale entre le capitulum et le tuberculum, s'étend distalement. D'une hauteur dorsoventrale de plus d'1 cm sur l'extrémité proximale des côtes les plus antérieures, il perd en hauteur le long de la diaphyse avant de se fondre dans celle-ci et de disparaître entre la moitié et les trois quarts de la longueur de l'os. Ce sillon est très marqué sur les côtes 1 à 5. Il s'estompe à partir de la sixième côte dorsale et n'est presque plus visible, ou seulement entre le tuberculum et le capitulum, à partir de la 10. La face antérieure des côtes est convexe en vue dorsale. Proximalement, la coupe transversale de la diaphyse est de forme ovale (l'axe long étant dorsoventral) sur les côtes 1 à 5. Plus postérieurement, sur les côtes 6 à 11, elle est circulaire. Sur D13 et D14, la diaphyse a une coupe transversale ovale, avec l'axe long orienté

antéropostérieurement. Sur les côtes antérieures, la diaphyse a une épaisseur antéropostérieure inférieure à sa hauteur dorsoventrale (18 et 29 mm, respectivement) sur sa partie proximale. Plus postérieurement, la diaphyse des côtes devient circulaire (20 mm d'épaisseur pour 20 mm de haut). Sur D13 et D14, l'épaisseur de la diaphyse augmente considérablement et les côtes s'aplatissent dorsoventralement (25 mm d'épaisseur pour 9 mm de haut), préfigurant les côtes sacrées. Les côtes de la D14, qui sont sans doute les dernières présacrées, sont fusionnées à la vertèbre.

Aucune côte dorsale n'a été entièrement préservée sur le spécimen d'Ha Noosi donc il est impossible de comparer directement les longueurs, mais ce sont généralement les côtes du centre de la cage thoracique qui sont les plus allongées. Ici, la côte dorsale la plus complète et donc la plus longue est la cinquième côte du côté droit qui mesure 75 cm de long (Fig.II.69). Les côtes 13 et 14, quasiment complètes, sont nettement plus courtes que les autres.

Figure II.68. Côtes dorsales gauches du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue postérieure et numérotées en fonction de la vertèbre à laquelle elles se rattachent. L'extrémité proximale des côtes est sur la droite de la figure, l'extrémité distale sur la gauche. Échelle de 20 cm.

Figure II.69. Côtes dorsales droites du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue postérieure et numérotées en fonction de la vertèbre à laquelle elles se rattachent. L'extrémité proximale des côtes est sur la gauche de la figure, l'extrémité distale sur la droite. Échelle de 20 cm.

Gastralia

Une partie du panier abdominal a été préservée sur le flanc gauche et sous les vertèbres dorsales du spécimen d'Ha Noosi, au niveau des vertèbres dorsales 9 à 12. Peu de prosauropodes ont été retrouvés avec un panier abdominal complet. Parmi ceux-ci on peut citer, notamment, *Plateosaurus* (SMNS 12950) et *Seitaad*. Sur le spécimen d'Ha Noosi, les gastralia sont incomplètes, mais bien préservées. Elles présentent quelques fractures dues à leur séparation en plusieurs blocs sur le terrain. La partie du panier abdominal la plus complète est celle qui se trouvait sous le spécimen.

Les gastralia sont des éléments pairs, dont une rangée est généralement composée de quatre éléments (deux gastralia médiales et deux latérales) chez les prosauropodes. Le nombre de rangées de gastralia chez ces derniers est estimé à 16 (Claessens 2004). Les gastralias du spécimen d'Ha Noosi retrouvées sous les vertèbres dorsales se composent de quatre éléments médiaux du côté droit et cinq du côté gauche. Deux petits fragments sont également visibles sur la partie la plus postérieure du bloc (Fig.II.70). Tous les éléments sont disposés de manière symétrique par rapport à l'axe médian. Les gastralia sont allongées, fines, avec une section transverse compressée dorsoventralement et elliptique, qui fait 155 mm d'épaisseur. Les éléments les plus antérieurs sont les plus longs, la gastralia la plus antérieure du côté droit est conservée sur 295 mm de long. Les gastralia sont recourbées et, en vue dorsale, elles apparaissent légèrement sigmoïdes. On observe une fusion pathologique des deux éléments les plus antérieurs du côté gauche. La première paire d'éléments ne semble pas être en place, les paires suivantes se rejoignent médialement suivant un angle d'environ 90°. Les deux paires de gastralia les plus postérieures portent une gouttière marquée sur leur face dorsale. Le contact médian se fait par superposition (Fig.II.70).

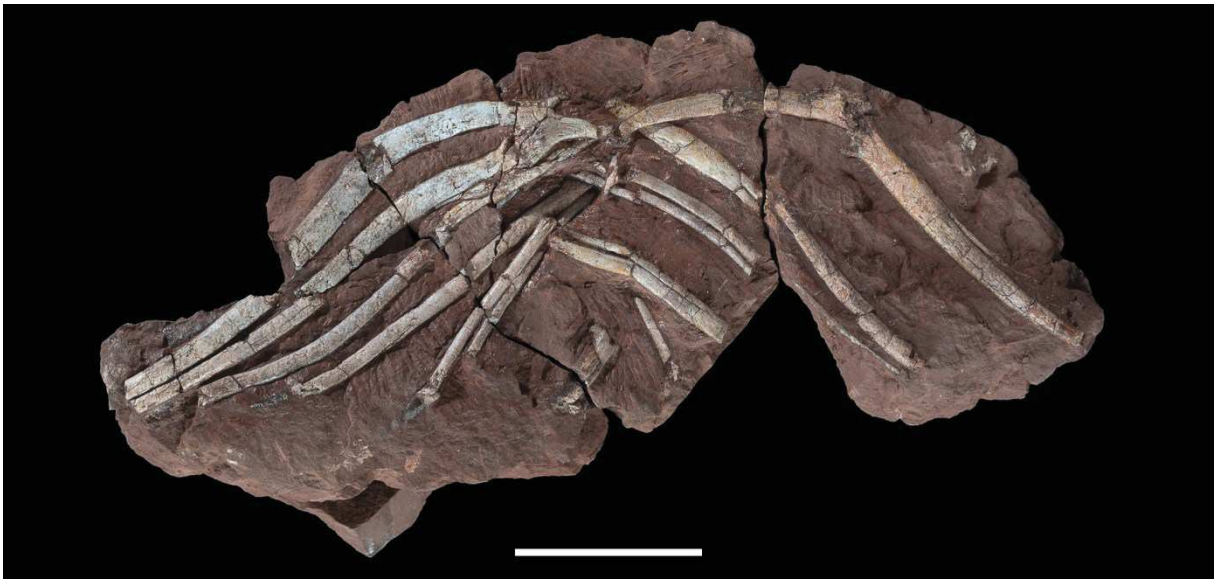


Figure II.70. Gastralia du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. Le bloc a été trouvé sous les dorsales 9 à 12 du spécimen. Échelle de 10 cm.

5. SQUELETTE APPENDICULAIRE

Ceinture pectorale

Scapula.

Par commodité, la scapula va être décrite avec son axe long disposé verticalement. Suivant cette orientation, la surface de contact avec le coracoïde est ventrale, l'acromion est sur la partie antérieure de la scapula et la cavité glénoïde est du côté postérieur. Nous supposons qu'*in vivo*, la scapula était orientée de manière oblique par rapport à l'axe longitudinal de l'animal, avec la surface de contact avec le coracoïde dirigée antéroventralement.

Les deux scapulas du spécimen d'Ha Noosi sont complètes et ont été fossilisées en articulation avec le coracoïde. La scapula gauche a subi de la déformation due à la taphonomie alors que la droite est très bien préservée. La surface osseuse des os est très bien conservée. La partie distale des scapulas est celle dont la surface osseuse est la plus abîmée. Dans les deux cas, le haut de la lame a été fissuré au cours de la fossilisation mais, fort heureusement, aucun morceau n'a été perdu (Fig.II.71).

La scapula est fine et allongée, avec ses extrémités distale et proximale évasées par rapport au reste de l'os. Cela est contraire à ce qui est observé chez un bon nombre de taxons tels que *Coloradisaurus*, *Lufengosaurus*, *Mussaurus*, *Melanorosaurus* (NM QR1551) ou *Plateosaurus* (Moser 2003) où l'extrémité distale de la scapula est nettement moins développée antéropostérieurement que son extrémité proximale. En longueur, elle équivaut à 1,4 fois la longueur de l'humérus (Tabs.II.8&10).

La partie distale de la lame de la scapula est en forme d'éventail, fortement développée antéropostérieurement, mais étroite transversalement. Son extension antéropostérieure équivaut à 45% environ de la longueur de la scapula. Par rapport à l'extension antéropostérieure de l'extrémité proximale de la scapula, elle a une largeur à peu près équivalente. Ce n'est pas le cas chez tous les prosauropodes, étant donné que chez *Coloradisaurus*, *Eoraptor* ou *Sarahsaurus*, l'extrémité distale de la scapula est nettement moins développée antéropostérieurement que l'extrémité proximale. Le cas inverse existe aussi, mais de façon moins marquée, chez *Lessemsaurus*. En vue postérieure, c'est la partie la plus fine de la scapula transversalement (Figs.II.71B&E). Le coin postérodorsal de la scapula se projette au-delà de son bord postéroventral alors que le coin antérodorsal ne dépasse pas l'angle antéroventral de la scapula. Cette morphologie est proche de ce qui est observé chez *Adeopapposaurus* et *Unaysaurus*. Chez d'autres genres tels que *Coloradisaurus*, *Massospondylus* ou *Mussaurus*, les angles antérodorsal et postérodorsal de la scapula présentent à peu près le même degré de projection et ne se projettent pas au-delà des angles antéroventral et postéroventral, respectivement.

La lame de la scapula est étendue dorsoventralement, elle représente environ 75% de la longueur totale de l'os. En vue postérieure, le bord latéral de la lame est convexe et son bord médial est concave (Figs.II.71B&E). En vue latérale, les bords antérieur et postérieur de la partie centrale de la lame sont droits et parallèles (Figs.II.71A&D). Cette morphologie se retrouve notamment chez *Adeopapposaurus*, *Antetonitrus* ou *Melanorosaurus*. D'autres genres, comme *Lessemsaurus*, *Riojasaurus* ou *Sarahsaurus* ont les bords de la lame de la scapula courbés en vue latérale. Antéropostérieurement, la lame est peu allongée, elle représente environ 30% de l'extension antéropostérieure maximale de la scapula et 15% de la longueur dorsoventrale de l'os. Chez *Mussaurus*, cette dernière valeur est de 11% car la lame est très fine. À l'inverse, *Antetonitrus* a une lame plus étendue et un rapport de 22%. Transversalement, la lame a une épaisseur de 30 mm, soit environ 60% de l'épaisseur transverse maximale de la scapula au niveau de la cavité glénoïde. En section transverse, la lame est en forme de « D » aplati transversalement. Il n'y a pas de surface plane faisant la transition entre ses faces latérale et médiale, mais une arête. La surface latérale de la lame est complètement lisse alors que sa surface médiale porte une ride très basse sur sa partie postéroventrale (Figs.II.71C&F). Cette dernière délimite normalement la zone d'attachement du muscle *serratus superficialis* (Remes 2008 : p. 244). On observe une structure similaire chez *Antetonitrus* ou *Melanorosaurus* (NM QR1551). Cette ride est aussi présente chez *Adeopapposaurus*, *Mussaurus* et *Unaysaurus*, mais chez ces taxons elle est plus marquée et plus étendue dorsoventralement.

La partie proximale de la scapula est aussi étendue antéropostérieurement que sa partie distale. Elle représente 43% de la longueur de l'os. En vue latérale, elle est subrectangulaire, bien plus allongée antéropostérieurement que haute dorsoventralement et porte une fosse acromiale qui occupe approximativement les deux tiers de sa surface latérale antéropostérieurement. La fosse acromiale fait environ 60 mm de haut, elle est peu profonde et est délimitée par une ride légèrement marquée antérodorsalement. La partie proximale de la scapula porte l'acromion antérieurement et la cavité glénoïde postérieurement. L'acromion est relativement développé, mais bien moins que ce qui peut être observé chez *Eoraptor*, *Mussaurus* ou *Plateosaurus*. Son extension antéropostérieure (en prenant comme limite postérieure le bord antérieur de la lame de la scapula) représente 86% de l'extension antéropostérieure de la lame tandis qu'elle est de 60% chez *Adeopapposaurus* et 173% chez *Pampadromaeus*. La hauteur du bord antérieur de l'acromion équivaut à environ 15% de la longueur totale de la scapula (Tab.II.8). Son bord dorsal se fond avec le bord antérieur de la scapula sans angle marqué, suivant une légère courbe. Ce bord forme un angle de 40° environ avec l'axe principal de la scapula. Chez la majorité des sauropodomorphes basaux, le bord dorsal de l'acromion forme un angle de 40° à 70° avec l'axe principal, le spécimen d'Ha Noosi se trouve donc dans les valeurs les plus basses. On trouve cependant *Jingshanosaurus* et *Antetonitrus* au-dessous

(respectivement 31° et 37°) et *Lufengosaurus* (62°) ou *Massospondylus* (80°) bien au-dessus. Le bord antérieur de l'acromion est très légèrement convexe en vue latérale (Fig.II.71D). Il porte, chez certains taxons, une facette d'articulation destinée à accueillir la clavicule (Yates & Vasconcelos 2005 ; Remes 2008). Chez le spécimen d'Ha Noosi, aucune facette arrondie n'est visible, mais il est possible, au vu de l'épaisseur et de la texture du bord antérieur de l'acromion, qu'un contact se soit fait dans cette zone. En vue antérieure, la marge antérieure de l'acromion est droite, dans l'alignement de la lame de la scapula. Ce n'est pas le cas chez *Adeopapposaurus* notamment, dont la partie la plus ventrale de l'acromion est déviée latéralement en vue antérieure. La partie ventrale de l'acromion est très fine transversalement. Plus postérieurement, l'épaisseur de l'os est multipliée par sept au niveau de la cavité glénoïde. La cavité glénoïde se situe sur le bord postérieur de la partie proximale de la scapula et présente une texture légèrement rugueuse. Il s'agit de la partie la plus épaisse de l'os (Tab.II.8). En vue postérieure, la cavité glénoïde apparaît subovale (son axe long étant dorsoventral sur la scapula la moins déformée). Elle est plus haute dorsoventralement que la cavité glénoïde du coracoïde et est orientée postéroventralement.

Ventralement, la scapula est en contact avec le coracoïde le long d'une suture sigmoïde. En vue latérale en effet, antéroventralement à la cavité glénoïde, la partie proximale de la scapula s'étend ventralement sous la forme d'une petite projection arrondie. Cette structure n'est pas évidente à voir en vue latérale du fait de la surface osseuse abîmée qui se trouve antérieurement à celle-ci et qui masque la suture avec le coracoïde (Fig.II.71D). Elle n'est visible qu'en vue latérale car, en vue médiale, le contact entre la scapula et le coracoïde ne suit pas la même trajectoire, mais reste sigmoïde tout de même (Fig.II.71F). La même excroissance est visible en vue latérale chez *Antetonitrus*, *Lufengosaurus*, *Melanorosaurus* (NM QR1551) et *Mussaurus*. Au niveau de la suture avec le coracoïde, la scapula présente un aspect rugueux, particulièrement du côté médial où une petite éminence et de petits foramens parcourent la partie postérieure du contact.

Tableau II.8. Mesures (mm) des scapulas du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale prise le long de la courbure – **L-** : longueur dorsoventrale maximale prise en ligne droite – **ldl** : largeur antéropostérieure de l'extrémité distale de la lame – **ll** : largeur antéropostérieure minimale de la lame – **el** : épaisseur transverse de la lame – **lp** : largeur antéropostérieure de l'extrémité proximale – **Hamx** : hauteur dorsoventrale maximale de l'acromion prise au niveau du point de divergence avec le bord antérieur de la lame – **Hamn** : hauteur dorsoventrale minimale de l'acromion prise à son extrémité distale – **la** : largeur antéropostérieure de l'acromion prise jusqu'au niveau du bord antérieur de la lame – **ea** : épaisseur transverse de l'acromion prise sur son bord antérieur – **ecg** : épaisseur transverse de la cavité glénoïde – ***** : structure nettement déformée.

			LAME				ACROMION				
	L	L-	ldl	ll	el	lp	Hamx	Hamn	la	ea	ecg
Scapula gauche	525	480*	205	80	28	210*	120*	50*	85*	12	78*
Scapula droite	500	460	205	70	30	200	140	70	60	8	52

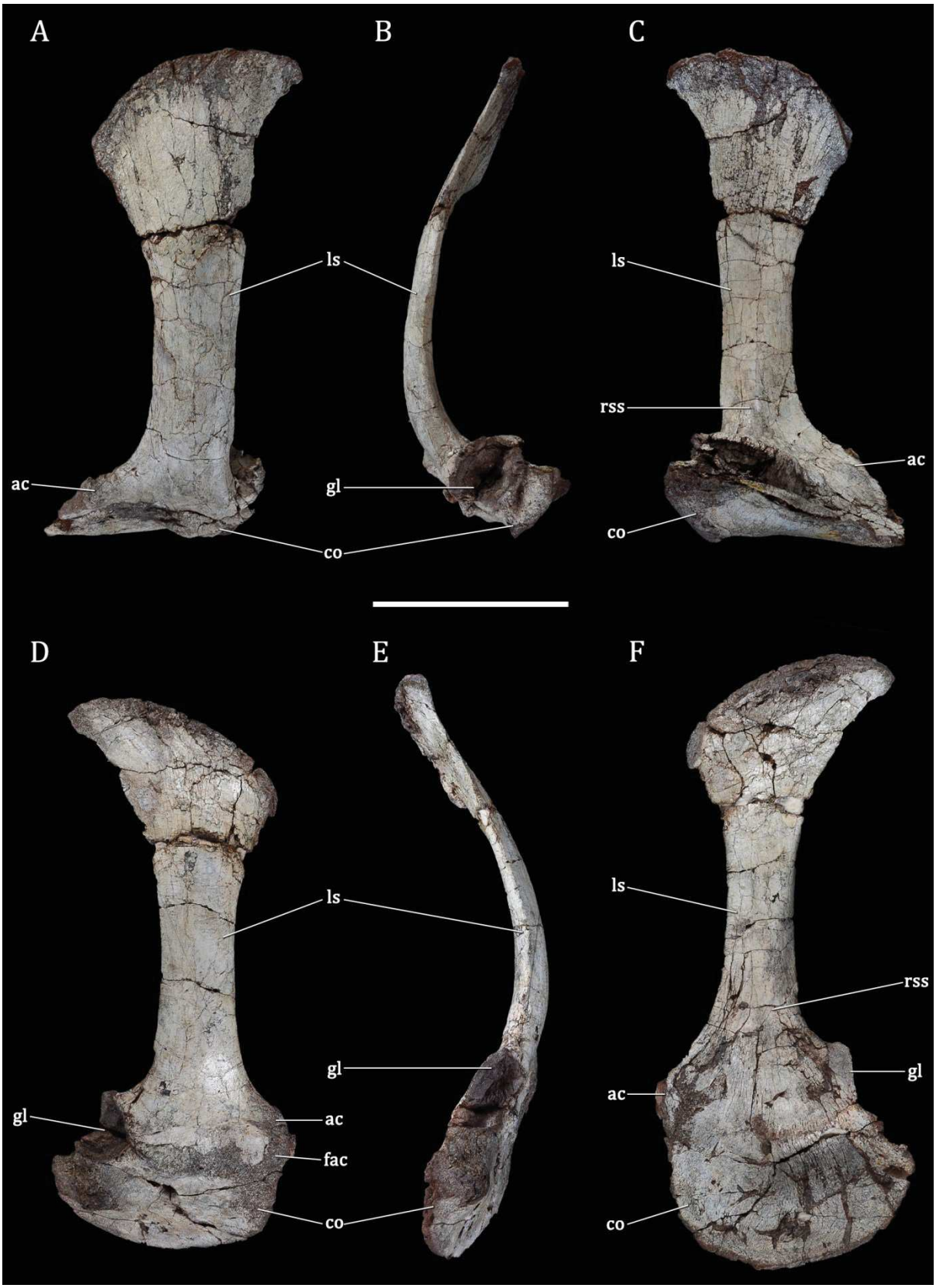


Figure II.71. Scapulocoracoïdes gauche **[A-C]** et droit **[D-F]** du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** & **[D]** Vues latérales. **[B] & [E]** Vues postérieures. **[C] & [F]** Vues médiales. Échelle de 20 cm. Légendes : **ac** : acromion – **co** : coracoïde – **fac** : fosse acromiale – **gl** : cavité glénoïde – **ls** : lame de la scapula – **rss** : ride bordant la zone d'attachement du muscle *serratus superficialis*.

Coracoïde.

Pour plus de clarté dans la description, le coracoïde est disposé suivant la même orientation que la scapula, c'est-à-dire avec son axe long horizontal et perpendiculaire à l'axe long de la scapula. Suivant cette orientation, la surface de contact avec la scapula est dorsale et la cavité glénoïde est postérodorsale. Nous supposons qu'*in vivo*, le coracoïde était orienté de manière oblique par rapport à l'axe longitudinal de l'animal, avec la surface de contact avec la scapula dirigée postérodorsalement.

Les deux coracoïdes sont complets, en revanche le gauche est extrêmement déformé et son bord ventral est fracturé et en contact avec la face médiale de l'os. Le coracoïde droit est très bien préservé, il n'a pas du tout subi de déformation et permet donc de se rendre compte de l'effet de la compression dorsoventrale sur le côté gauche (Fig.II.72).

Le coracoïde est de forme ovale en vue latérale, avec un axe long orienté antéropostérieurement. C'est un os simple, qui forme une plaque rattachée à la scapula dorsalement et dont la morphologie varie très peu d'un taxon à l'autre. La seule différence notable concerne les proportions, certains coracoïdes étant plus courts antéropostérieurement relativement à leur hauteur que d'autres. Le coracoïde du spécimen d'Ha Noosi est très étendu antéropostérieurement et a un rapport d'allongement de 53% (Tab.II.9). C'est un des ratios les plus faibles rapporté chez les sauropodomorphes basaux. *Eoraptor* a en effet un ratio de 59%, *Massospondylus* de 63% alors qu'*Adeopapposaurus* et *Riojasaurus* ont des coracoïdes plus massifs avec un ratio de 71%. La partie du coracoïde la plus fine transversalement se trouve sur le bord antérieur de celui-ci. À l'inverse, la partie la plus épaisse transversalement est, là aussi, la cavité glénoïde (Tab.II.9).

La surface latérale du coracoïde est plane et porte le foramen et le tubercule coracoïdes (Fig.II.72C). Le foramen est circulaire, comme c'est toujours le cas chez les sauropodomorphes basaux. Il se situe au centre de l'axe antéropostérieur de l'os et sur la partie dorsale de celui-ci, 25 mm sous la suture avec la scapula. C'est la localisation que l'on retrouve le plus souvent chez les prosauropodes. Le tubercule du coracoïde est arrondi et se projette latéralement. Cette structure se retrouve chez tous les sauropodomorphes basaux, mais est absente chez les sauropodes. Il est bien développé, très rugueux et se situe sur la partie postérieure du coracoïde. Son développement est proche de ce qui est observé chez *Coloradisaurus*, *Lufengosaurus* ou *Sarahsaurus*, mais bien en dessous du tubercule très proéminent de *Riojasaurus*. La partie dorsale de la face latérale du coracoïde ne porte pas de fosse supracoracoïde légère comme chez *Adeopapposaurus* ou marquée comme chez *Eoraptor*. Elle apparaît simplement plane sur sa partie antérieure et forme un petit bourrelet rugueux sur sa partie postérieure, qui est partagé entre le coracoïde et la scapula.

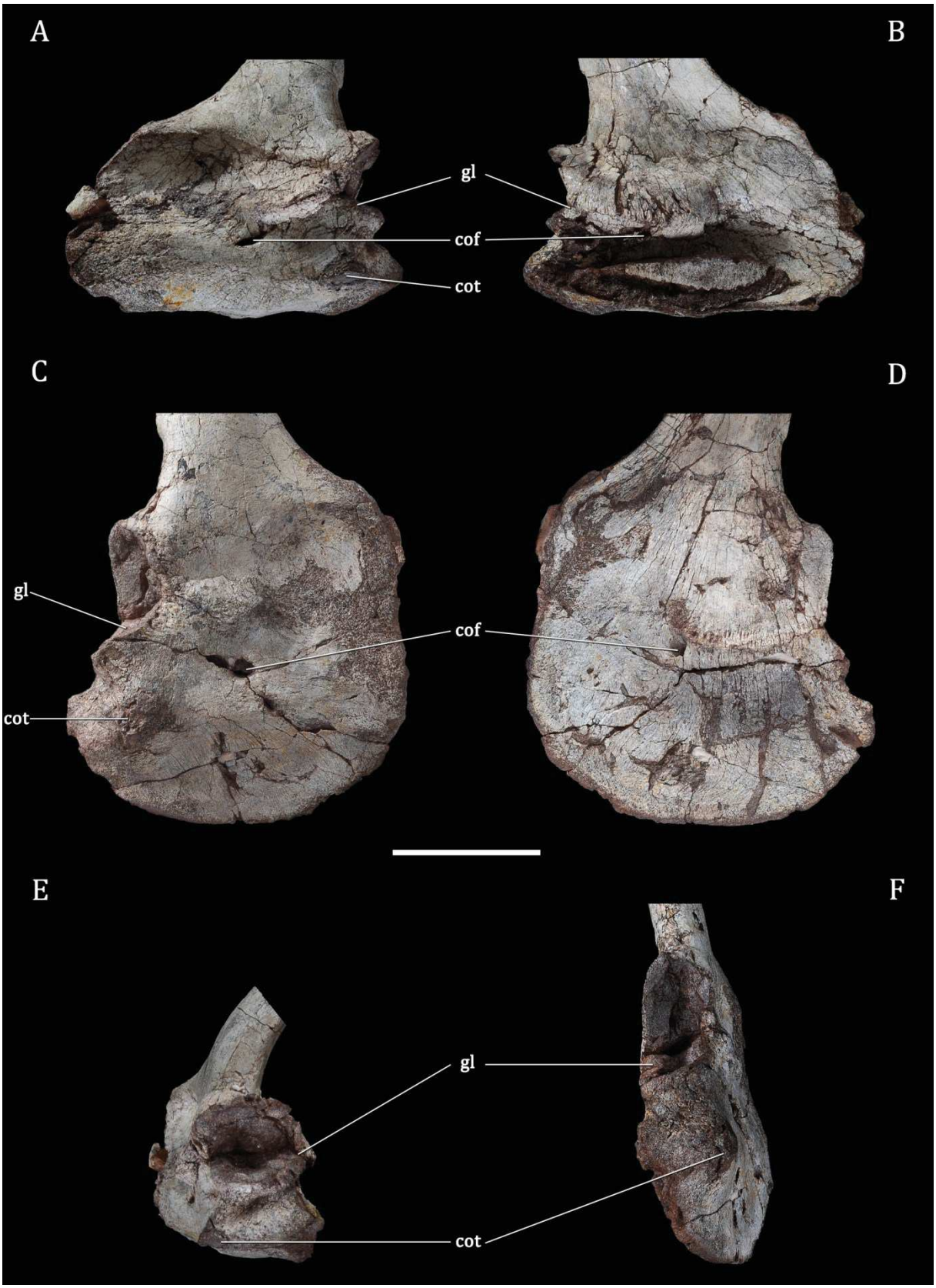


Figure II.72. Vue rapprochée des coracoïdes gauche **[A, B, E]** et droit **[C, D, F]** du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** & **[C]** Vues latérales. **[B] & [D]** Vues médiales. **[E] & [F]** Vues postérieures. Échelle de 10 cm. Légendes : **cof** : foramen du coracoïde – **cot** : tubercule du coracoïde – **gl** : cavité glénoïde.

Sur la face postérieure du coracoïde se trouve la cavité glénoïde (Fig.II.72E&F). Elle est orientée postérodorsalement selon un angle de 135° environ par rapport à la cavité glénoïde de la scapula. La hauteur dorsoventrale de la cavité glénoïde du coracoïde équivaut à pratiquement la moitié de celle de la scapula. Les deux cavités ont la même épaisseur transverse (Tabs.II.8&9). La face postérodorsale de la cavité glénoïde est légèrement concave. La cavité glénoïde délimite ventralement une surface postérieure concave bordée antérieurement par le tubercule coracoïde. Cette surface est présente chez presque tous les genres de sauropodomorphes basaux connus, exception faite de *Pantydraco*. Elle est orientée postérolatéralement et n'est pas visible en vue médiale. Cette orientation se retrouve notamment chez *Adeopapposaurus*, mais pas chez *Sarahsaurus*, chez qui elle est dirigée strictement postérieurement.

La surface médiale du coracoïde est plane antérieurement et concave postérieurement. En vue médiale, on retrouve le foramen coracoïde quasiment accolé à la suture avec la scapula. Contrairement à son ouverture strictement latérale sur la face latérale de l'os, le foramen s'ouvre antérodorsalement du côté médial. Postérieurement au foramen, la ligne de contact entre la scapula et le coracoïde se situe sur une éminence dont les bordures sont rugueuses et parcourues de petits foramens dirigés dorsoventralement (Fig.II.72D). Cette éminence est observée chez la grande majorité des sauropodomorphes basaux, mais n'est pas toujours accompagnée de perforations.

Tableau II.9. Mesures (mm) des coracoïdes du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur antéropostérieure maximale – **H** : hauteur dorsoventrale maximale – **H/L** : rapport d'allongement (hauteur / longueur) – **em** : épaisseur transverse minimale prise sur le bord antérieur – **ecg** : épaisseur transverse de la cavité glénoïde – ***** : structure nettement déformée.

	L	H	H/L	em	ecg
Coracoïde gauche	240*	?	?	10*	69*
Coracoïde droit	245	130	53%	7	50

Clavicule.

Les premières descriptions de clavicules chez des sauropodomorphes basaux remontent aux années 1990, chez les genres *Massospondylus* et *Plateosaurus* (Bryant & Russell 1993 ; Yates & Vasconcelos 2005). Plus récemment, deux autres prosauropodes, *Adeopapposaurus* (Martínez 2009 : p. 157) et *Sarahsaurus* (Rowe et al. 2010 : p. 1049), ont été retrouvés avec des clavicules préservées. Le spécimen d'Ha Noosi est donc le cinquième taxon de sauropodomorphe basal à avoir une clavicule clairement identifiée.

Les clavicules sont des éléments pairs mais, même si tout l'avant du squelette du spécimen d'Ha Noosi est complet, une seule clavicule a été retrouvée *in situ*. Elle se trouvait à l'arrière du coracoïde

gauche. La clavicule est très bien préservée, seules ses extrémités distale et médiale sont cassées. Du fait de sa position sur le côté gauche de l'animal et dans l'attente d'autres éléments de comparaison, la clavicule préservée est identifiée comme une clavicule gauche. Pour la décrire, nous proposons une orientation cohérente avec la position taphonomique observée chez *Massospondylus* (Yates & Vasconcelos 2005 : fig. 1) et *Sarahsaurus* (Marsh 2013 : fig. 1.23) et avec l'orientation suggérée de la clavicule droite d'*Adeopapposaurus* (Martínez 2009 : fig. 18H).

La clavicule est un os allongé et de petite taille (190 mm) comparée au reste de la ceinture pectorale. En vue dorsale, l'axe principal de la clavicule est légèrement courbé, son bord antérieur est convexe alors que son bord postérieur est droit à concave. Les deux tiers latéraux de l'os sont nettement plus épais antéropostérieurement que son tiers médial. Cette différence d'épaisseur se retrouve sur la clavicule d'*Adeopapposaurus*. Elle s'explique en partie par la présence d'une crête osseuse qui se projette postérieurement. L'extrémité latérale de la clavicule est effilée en vue dorsale. L'extrémité médiale, jusqu'à sa cassure, a une épaisseur constante. Les faces antérieure et postérieure de l'os se rejoignent au niveau d'une arête visible sur presque toute la longueur de la clavicule, mis à part les quelques centimètres qui précèdent son extrémité distale (Fig.II.73B).

En vue antérieure, la clavicule a un bord dorsal rectiligne et un bord ventral convexe. Sur sa partie centrale, elle est deux fois plus large qu'en vue dorsale (31 et 16 mm, respectivement). Latéralement et médialement, l'os s'affine. L'extrémité latérale est effilée et émoussée et l'extrémité médiale cassée semble suivre le même schéma (Fig.II.73A).

Figure II.73. Clavicule gauche du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue dorsale. **[C]** Vue postérieure. Échelle de 10 cm. Les flèches sont dirigées vers le bord dorsal de la clavicule pour **[A] & [C]** et vers son bord antérieur pour **[B]**.

En vue postérieure, la clavicule présente le même profil qu'en vue antérieure. En suivant l'axe principal de l'os, on aperçoit un net changement de texture d'une surface osseuse lisse médialement à une texture plus rugueuse parsemée de petites perforations latéralement. Cette modification de texture coïncide avec la crête osseuse citée plus haut qui se situe entre le premier et le deuxième tiers de la clavicule (Fig.II.73C). Une structure qui semble homologue, décrite comme une facette d'articulation, est observée chez *Sarahsaurus* (Marsh 2013 : fig. 1.22). À en juger par la disposition des clavicules chez ce dernier et chez *Massospondylus*, cette crête correspond à la zone d'attachement de la clavicule sur l'acromion de la scapula (Remes 2008 : fig. 7-3). Dans ce contexte, la texture rugueuse de la surface osseuse de la clavicule s'explique sans doute par la présence de cette articulation, qui devait être complétée par du cartilage et des insertions ligamentaires.

Sternum.

Le sternum est formé de deux plaques sternales chez les sauropodomorphes basaux. Alors que les formes les plus primitives telles que *Thecodontosaurus* semblent ne pas avoir de sternum ossifié, les formes de plus grande taille comme *Massospondylus* ou *Plateosaurus* en ont bien un (Remes 2008 : p. 229). Plus grandes que les clavicules, les plaques sternales sont plus fréquemment retrouvées en association avec des squelettes subcomplets ou complets. Ainsi, le spécimen d'Ha Noosi monte à une dizaine le nombre de taxons de prosauropodes chez lesquels des plaques sternales, co-ossifiées ou non, ont été retrouvées.

Les plaques sternales ont été trouvées désarticulées et en plusieurs fragments dans des blocs isolés. La plaque sternale gauche est complète, la droite a deux extrémités incomplètes. La surface osseuse, comme sur le reste du squelette, est plutôt bien préservée, mais malgré tout, les plaques font partie des os les plus fissurés (Fig.II.74).

Pour le besoin de la description, nous orientons ici le sternum à l'horizontale avec les surfaces des plaques sternales dirigées strictement dorsalement et ventralement. *In vivo*, ces mêmes surfaces étaient sans doute orientées, respectivement, postérodorsalement et antéroventralement.

Les plaques sternales sont des os laminaires de 210 mm de long avec une forme assez caractéristique. Chez le spécimen d'Ha Noosi elles ont une forme très anguleuse que l'on retrouve un peu chez *Seitaad*, mais qui diffère de ce qui est observé chez *Adeopapposaurus*, *Jingshanosaurus* ou *Sarahsaurus* dont les plaques sont bien plus ovales. Cela pourrait être dû à la taphonomie, mais sur la plaque sternale gauche, tous les bords de l'os ont l'air relativement complets. En vue dorsale, le bord latéral de la plaque sternale est convexe et ses extrémités antérieure et postérieure le sont également. Le bord médial, en revanche, se compose de trois arêtes dont deux sont obliques et une est droite. L'arête la plus antérieure est la plus longue, elle suit une trajectoire antérolatérale à

postéromédiale. Elle forme un angle avec l'arête la plus courte du bord médial, qui est droite et qui correspond normalement à la zone de contact entre les deux plaques sternales. La troisième arête fait environ la moitié de la longueur de la première et s'oriente dans le sens inverse, c'est-à-dire antéromédialement à postérolatéralement (Fig.II.74A). La surface dorsale des plaques sternales est très légèrement concave, leur surface ventrale est très légèrement convexe. Dorsoventralement, la zone la plus fine (3 mm) de la plaque sternale se situe sur son bord postérolatéral, la plus épaisse (20 mm) à son extrémité antérieure. En vue ventrale, la partie la plus antérieure de la plaque sternale porte en effet un petit tubercule haut de quelques millimètres, qui devait servir à des attaches ligamentaires (Fig.II.74B). Une arête longitudinale a été décrite sur la plaque sternale de *Sarahsaurus* (Rowe et al. 2010 : p. 1049), mais aucune structure de ce type n'est observée ici, que ce soit sur la face dorsale ou sur la face ventrale.

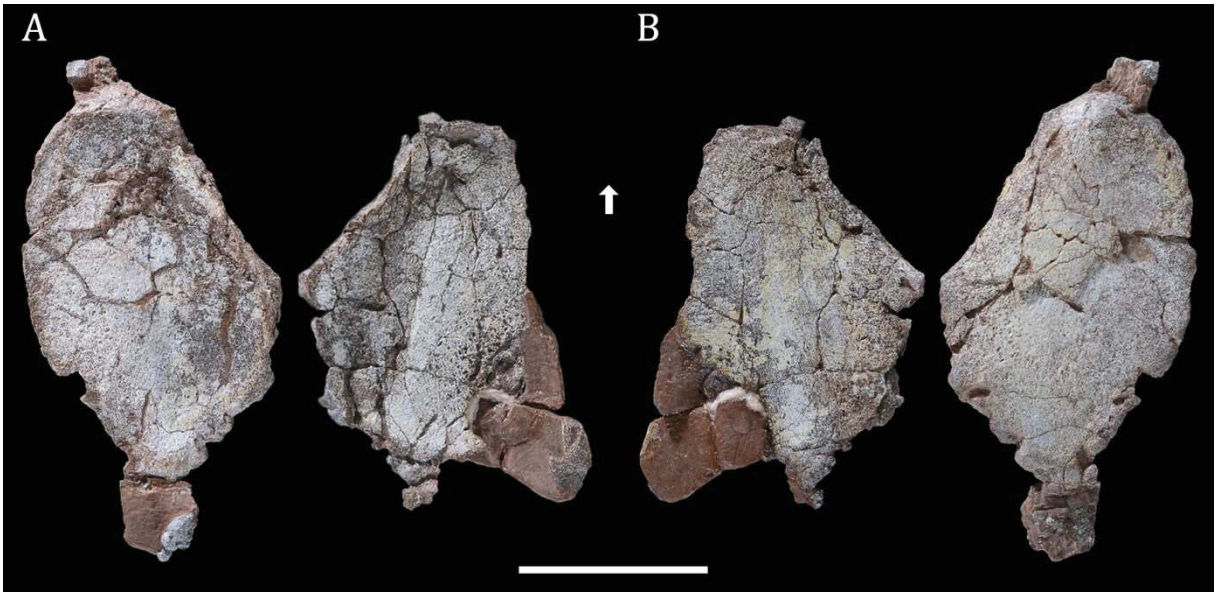


Figure II.74. Sternum du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue dorsale. **[B]** Vue ventrale. Échelle de 10 cm. La flèche indique le bord antérieur des os.

Membre antérieur

Chez le spécimen d'Ha Noosi, la longueur maximale du membre antérieur, c'est-à-dire le total des longueurs de l'humérus, l'ulna et du doigt II de la main, équivaut à 45% de la longueur maximale du membre postérieur (fémur, tibia et doigt III du pied). On retrouve des proportions similaires chez *Adeopapposaurus*, *Eoraptor*, *Jingshanosaurus* ou encore *Yunnanosaurus*. La majorité des sauropodomorphes basaux ont un membre antérieur qui représente 40 à 60% du membre postérieur. Certains genres ont malgré tout des ratios nettement plus proches de ce que l'on trouve habituellement chez les sauropodes, comme *Antetonitrus* (87%) ou *Lamplughsaura* (74%).

Humérus.

Les deux humérus ont été retrouvés complets. Ils sont tous les deux très bien préservés même s'ils ont subi un peu de déformation. Tous deux présentent de nombreuses fissures, particulièrement à la base de la crête deltopectorale. L'humérus gauche semble avoir été davantage compressé antéropostérieurement. L'humérus droit a été davantage fracturé que le gauche, sa crête deltopectorale est cassée, mais complète malgré tout et légèrement décalée à sa base (Fig.II.75).

Les humérus gauche et droit mesurent respectivement 370 et 400 mm de long (Tab.II.10). L'humérus gauche équivaut à 53% de la longueur du fémur gauche. C'est une des valeurs les plus faibles au sein des sauropodomorphes, proche de ce qui est observé chez *Eoraptor*, *Jingshanosaurus* et *Sarahsaurus*. Le rapport le plus élevé est trouvé chez *Antetonitrus* (92%), alors même que certains sauropodes tels que *Camarasaurus* (76%) et *Omeisaurus* (82%) ont des valeurs inférieures.

Chez le spécimen d'Ha Noosi, l'humérus a une forme relativement robuste avec une crête deltopectorale bien définie qui se projette antérieurement (Fig.II.75). Les extrémités proximale et distale sont étendues transversalement, la proximale l'étant nettement plus que la distale sur l'humérus gauche (Tab.II.10). En vues antérieure et postérieure, l'humérus a donc une forme en sablier. Les deux humérus présentent une torsion de la diaphyse d'environ 10°, ce qui est relativement faible par rapport aux 25° observés, notamment, chez *Coloradisaurus*. Ainsi, en vue proximale, les extrémités proximale et distale semblent presque alignées.

La tête de l'humérus est formée d'un bourrelet qui s'articule dans la cavité glénoïde, et dont la surface osseuse est nettement plus rugueuse que le reste de la surface proximale de l'os. Ce bourrelet est légèrement plus épais antéropostérieurement que la partie proximale de l'humérus située juste au-dessous. La partie la plus épaisse de la tête humérale se situe sur l'axe transverse de son extrémité proximale. Chez certains taxons comme *Lessemsaurus* ou *Riojasaurus*, elle est extrêmement développée et forme une projection postérieure. Vers la tubérosité médiale, l'épaisseur diminue légèrement en vue proximale. Latéralement, la diminution d'épaisseur est plus importante vers la crête deltopectorale. Toujours en vue proximale, les bords antérieur et postérieur de la tête de l'humérus sont sigmoïdes. En effet, les deux tiers latéraux de l'os ont un bord antérieur concave et un bord postérieur convexe, alors que le tiers médial a un bord antérieur légèrement convexe et un bord postérieur légèrement concave (Figs.II.75E&G).

La surface antérieure de la partie proximale de l'humérus est très légèrement concave, particulièrement à son centre. La tête de l'humérus est robuste et a un bord dorsal convexe en vue antérieure. Cette morphologie diffère de ce qui est observé chez certaines formes basales comme *Eoraptor* ou *Saturnalia*, chez lesquels le bord dorsal de l'humérus est droit. La surface postérieure de la partie proximale de l'humérus est convexe sous la tête humérale et devient concave latéralement

en allant vers la crête deltopectorale et médialement vers la tubérosité médiale. En vue postérieure, la convexité de la surface postérieure s'accroît en approchant de la diaphyse.

La crête deltopectorale s'élève sur le bord latéral de l'humérus. Elle est proéminente, comme chez pratiquement tous les sauropodomorphes basaux. Seul *Leonerasaurus* présente une crête deltopectorale très basse, plus représentative de la morphologie des sauropodes. L'axe principal de la crête deltopectorale est orienté strictement dorsoventralement. Elle s'étend distalement sur environ 50% de la longueur totale de l'os. Chez les prosauropodes, pratiquement tous les genres ont un ratio situé entre 40 et 60%. *Xixiposaurus* (38%) est le taxon chez lequel la crête deltopectorale est la plus courte et *Massospondylus* (57%), *Riojasaurus* (56%) et *Ruehleia* (57%) ceux pour lesquels la crête deltopectorale s'étend le plus distalement. Le bord distal de la crête deltopectorale est formé d'un bourrelet rugueux un peu plus large transversalement que le reste de la structure. En vue antérieure, celui-ci est sigmoïde, comme chez *Lessemsaurus* ou *Lufengosaurus*. En effet, la partie la plus dorsale de la crête deltopectorale a un bord latéral convexe et un bord médial concave alors que sa partie plus ventrale est rectiligne et disposée plus médialement (Figs.II.75A&I). Chez la majorité des genres, notamment *Massospondylus*, *Ruehleia* ou le prosauropode de Maphutseng, la crête deltopectorale apparaît rectiligne. En vue latérale, la marge distale de la crête deltopectorale est convexe. Dorsalement, la crête deltopectorale émerge au niveau de la tête de l'humérus et se projette plus antérieurement distalement sur la diaphyse. Le coin ventral de la crête forme un angle d'environ 90°.

La diaphyse de l'humérus est relativement courte et fine. Sa largeur transverse équivaut à environ 30% de l'extension transverse de l'extrémité proximale et à environ 40% de celle de l'extrémité distale. Certains genres comme *Lessemsaurus* et *Riojasaurus* ont des ratios plus bas (24 et 28% et 29 et 33%, respectivement), représentatifs d'une diaphyse extrêmement fine par rapport à l'extension des extrémités de leur humérus. En vue antérieure, les bords médial et latéral de la diaphyse sont tous deux concaves. En vue latérale, ses bords antérieur et postérieur sont droits. La section transverse de la diaphyse est subovale.

La largeur transverse de l'extrémité distale de l'humérus représente 38% de sa longueur totale. Cette valeur se situe habituellement entre 30% et 40% pour la majorité des prosauropodes. En vue antérieure, le bord distal de l'humérus est légèrement concave. La surface antérieure de l'extrémité distale est concave du fait de la présence d'une fosse cuboïde bien définie, mais peu profonde (Figs.II.75A&I). C'est ce que l'on retrouve chez la grande majorité des sauropodomorphes basaux, avec parfois une fosse encore plus légère comme chez *Anchisaurus* ou *Mussaurus*, voire pratiquement absente comme c'est le cas chez *Lamplughsaura*. La surface postérieure porte une fosse olécrânienne visible malgré l'érosion des condyles sur les deux humérus (Figs.II.75C&K).

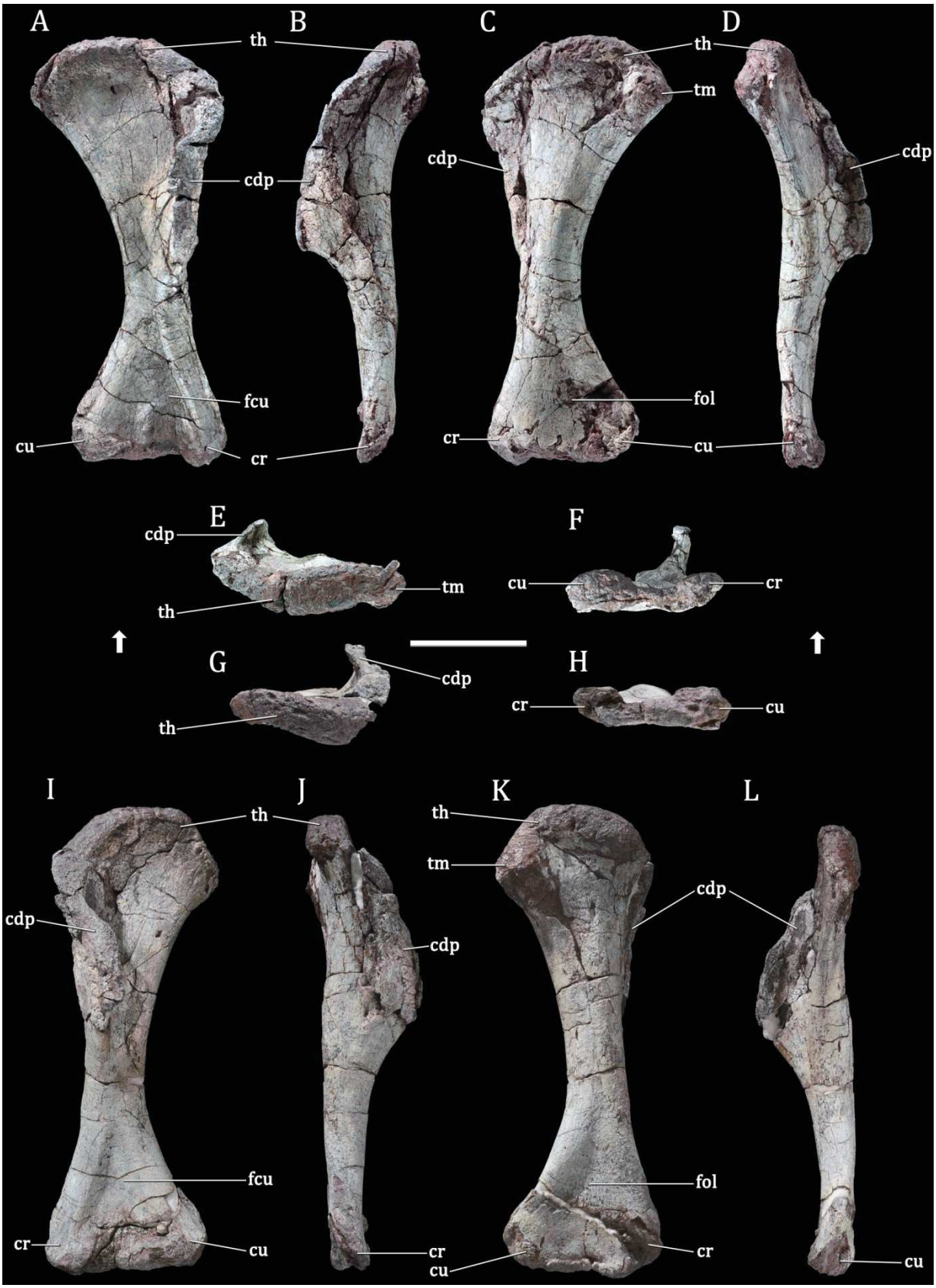


Figure II.75. Humérus gauche **[A-F]** et droit **[G-L]** du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** & **[I]** Vues antérieures. **[B] & [J]** Vues latérales. **[C] & [K]** Vues postérieures. **[D] & [L]** Vues médiales. **[E] & [G]** Vues proximales. **[F] & [H]** Vues distales. Échelle de 10 cm. Les flèches indiquent la face antérieure des os pour **[E-H]**. Légendes : **cdp** : crête deltopectorale – **cr** : condyle radial (latéral) – **cu** : condyle ulnaire (médial) – **fcu** : fosse cuboïde – **fol** : fosse olécrânienne – **tm** : tubérosité médiale – **th** : tête humérale.

De part et d'autre de ces fosses se trouvent les condyles distaux peu développés. Ils sont très plats et semblent avoir été compressés antéropostérieurement sur les deux humérus. Malgré tout, le condyle ulnaire (médial) semble un plus développé transversalement que le condyle radial (latéral). Sur son bord postéromédial, le condyle ulnaire semble porter une surface plane, dite entépicondylaire. Cette surface s'observe chez un grand nombre de sauropodomorphes basaux, mais elle est absente chez *Antetonitrus*, *Eoraptor* ou *Leonerasaurus*. Chez les sauropodes, la fosse cuboïde ainsi que les condyles individualisés sont tous deux absents (Upchurch et al. 2004).

Tableau II.10. Mesures (mm) des humérus du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale – **Lcdp** : longueur dorsoventrale de la crête deltopectorale (prise à partir du bord proximal de l'humérus) – **l** : largeur transverse – **e** : épaisseur antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise sous la crête deltopectorale) – ***** : structure nettement déformée.

			PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL	
	L	Lcdp	l	e	l	e	C	l	e
Humérus gauche	370	180	180	41	56	41	158	140	38*
Humérus droit	400	195	145*	41	52	43	154	141	38*

Ulna.

Les deux ulnas du spécimen d'Ha Noosi sont préservées. Alors que l'ulna gauche est complète et très bien conservée, la droite est incomplète et présente des extrémités proximale et distale très abîmées. Sur l'ulna gauche, la surface osseuse est très bien préservée, les extrémités sont complètes et ont conservé une texture rugueuse liée à la présence de cartilage articulaire. La diaphyse de l'os est parcourue de trois fissures et la zone postérolatérale de sa partie proximale est un peu enfoncée (Figs.II.76A-F). La partie de l'ulna droite la mieux préservée est sa diaphyse. À cet endroit-là, la surface osseuse est bien préservée et n'est pas fissurée comme sur l'ulna gauche. La partie proximale de l'os est complètement écrasée, particulièrement sur la face médiale, et la surface articulaire proximale n'est pas du tout préservée. La partie distale de l'os est incomplète et présente une surface osseuse très altérée sur sa face médiale et entièrement érodée sur sa face latérale. La zone articulaire distale n'est pas du tout préservée (Figs.II.76G&H).

Pour orienter l'ulna, nous nous appuyons sur son extrémité distale, ainsi que sur les deux processus situés sur la partie proximale de l'os. L'axe long (antéropostérieur) de l'extrémité distale est placé suivant une ligne droite et, de même que dans les travaux de Yates et al. (2010, SI fig.S4) et Mallison (2010 : fig. 5), la fosse radiale est dirigée antérieurement à antérolatéralement. Les deux processus l'entourant se projettent antérolatéralement et antéromédialement.

Figure II.76. Ulnas gauche **[A-F]** et droit **[G-H]** du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** & **[G]** Vues antéromédiales. **[B]** & **[H]** Vues latérales. **[C]** Vue postérolatérale. **[D]** Vue postéromédiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 5 cm. Les flèches indiquent la face antérieure de l'os pour **[E-F]**. Légendes : **fr** : fosse radiale –**ol** : olécrâne – **pal** : processus antérolatéral – **pam** : processus antéromédial.

La longueur maximale de l'ulna gauche est de 215 mm, la droite complète devait être un peu plus longue (Tab.II.11). Le ratio de la longueur de l'ulna sur celle de l'humérus est de 58%, valeur égale ou très proche de ce qui est mesuré chez deux spécimens attribués à *Melanorosaurus* (NM QR3314 et NM QR1551, 59 et 58%, respectivement) et *Massospondylus* (SAM-PK-K 3394, 58%). C'est un peu moins que le rapport obtenu pour *Plateosaurus* (SMNS G1932, 63%). L'ulna est un os robuste avec des extrémités proximale et distale étendues antéropostérieurement, la proximale l'étant nettement plus que la distale. Cette différence d'extension donne à l'ulna une forme subtriangulaire en vue latérale ou médiale. En vue antérieure ou postérieure, elle est relativement fine avec des extrémités évasées. Les axes principaux des extrémités proximale et distale ne sont pas parallèles entre eux et forment un angle d'environ 40° (Fig.II.76). L'ulna du spécimen d'Ha Noosi est très similaire, en forme générale, à ce qui peut être observé chez les autres sauropodomorphes basaux. Cela dit, son extrémité proximale est très différente de ce que l'on peut observer chez les autres genres. Elle est très étendue antéropostérieurement et son extension représente environ 45% de la longueur totale de l'ulna (Tab.II.11).

En vue proximale, l'extrémité de l'ulna a une forme ovoïde à triradiée (Fig.II.76E) plutôt qu'une forme subtriangulaire comme chez *Aardonyx*, *Antetonitrus*, *Melanorosaurus* (NM QR1551) ou *Plateosaurus* (MB.R.4430.173.1). Elle est très différente de celle des sauropodes, qui ont généralement un processus antérolatéral très développé et, de ce fait, une fosse radiale très marquée qui, le plus souvent, donnent à l'extrémité proximale de l'ulna une forme de « V » (Bonnan 2003). La forme la plus proche est observée sur une ulna isolée appartenant au syntype de *Melanorosaurus* (SAM-PK-3449). Dans ce même syntype, une autre ulna présente une forme complètement différente, soit du fait de la taphonomie, soit, plus vraisemblablement, au vu de l'absence de déformation, parce qu'il ne s'agit finalement pas du même taxon. Cette question ne va pas être traitée ici en détail, mais elle aide à mettre en évidence la très forte diversité des ulnas de prosauropodes, particulièrement au niveau de leur extrémité proximale (Fig.II.77). Deux publications ont utilisé la forme de l'extrémité proximale des ulnas de sauropodomorphes corrélée à leur phylogénie, mais seulement quatre à cinq taxons de prosauropodes étaient intégrés et le résultat avait simplement servi à discuter de la morphologie de *Melanorosaurus* et, plus tard, d'*Aardonyx* (Bonnan & Yates 2007 ; Yates et al. 2010) relativement aux sauropodes. Les informations liées à l'extrémité proximale de l'ulna gagneraient à être davantage prises en compte dans les comparaisons et les caractères anatomiques de sauropodomorphes basaux. La forme de la surface proximale de l'ulna gauche chez le spécimen d'Ha Noosi a sans doute été un peu altérée par la taphonomie. Malheureusement, l'absence de cette même surface sur l'ulna droite empêche de mesurer précisément l'impact de celle-ci. En vue proximale, la fosse radiale est dirigée antérolatéralement. Elle est peu profonde et encadrée médialement par le processus antéromédial et latéralement par le processus antérolatéral

(Fig.II.76E). La profondeur de la fosse est très faible chez la plupart des sauropodomorphes basaux, *Sefapanosaurus* est le seul à présenter une fosse radiale relativement profonde. Le processus antéromédial a une longueur supérieure à celle du processus antérolatéral, comme c'est le cas chez tous les prosauropodes. Chez les sauropodes, les processus ont une longueur à peu près équivalente (Fig.II.77).

Le processus antéromédial du spécimen d'Ha Noosi a une forme ovale, il est très développé, son bord postéromédial est convexe et son bord antérolatéral est concave. Une morphologie similaire est présente chez de nombreux sauropodomorphes basaux, mais chez *Aardonyx* ou *Melanorosaurus* (NM QR1551), le développement est moins marqué. Le processus antérolatéral est subtriangulaire en vue proximale. Ses bords antéromédial et postérolatéral sont concaves. Cette forme avec deux marges concaves est unique au sein des prosauropodes, cette morphologie n'est cependant pas considérée comme une autapomorphie du fait de l'importante déformation subie par le spécimen. Le processus antérolatéral présente un développement à peu près équivalent à ce qui est observé chez *Antetonitrus* ou *Plateosaurus*, mais moindre que celui observé chez *Aardonyx*, certains spécimens de *Melanorosaurus* (NM QR3314 et SAM-PK-3449) ou *Sefapanosaurus* (Fig.II.77).

Postérieurement au processus antérolatéral, la partie la plus postérieure de la surface articulaire proximale située en arrière de l'olécrâne se projette légèrement latéralement. Sa marge médiale est légèrement convexe. Son extension correspond environ aux deux tiers de celle du processus antéromédial. Elle prend fin, antérieurement, au niveau de l'olécrâne où elle rejoint le bord postéromédial du processus antéromédial de l'os. En vue proximale, la marge postéromédiale de l'ulna est sigmoïde. Elle présente en effet une concavité marquée au niveau de l'olécrâne, mais est convexe antérieurement et postérieurement à cette concavité (Fig.II.E). Quelques autres taxons comme *Antetonitrus*, *Melanorosaurus* (SAM-PK-3449 et NM QR3314) et *Sefapanosaurus* présentent eux aussi une marge postéromédiale concave, mais pas la forme sigmoïde observée sur le spécimen d'Ha Noosi.

L'olécrâne est situé sur le bord postéromédial de l'extrémité proximale de l'ulna. Chez le spécimen d'Ha Noosi, il est très peu développé, mais reste néanmoins visible, comme chez la grande majorité des sauropodomorphes basaux. En vue latérale, il a une forme légèrement arrondie (Fig.II.76B). Chez *Eoraptor*, l'olécrâne est pratiquement absent. À l'inverse, chez *Saturnalia*, il est extrêmement développé comme chez certains théropodes et *Herrerasaurus*.

La diaphyse de l'ulna est robuste par rapport à sa longueur. En section transverse, elle est fortement elliptique. À mi-diaphyse, son extension antéropostérieure équivaut à près de 40% de l'extension de l'extrémité proximale et à environ 55% de celle de l'extrémité distale (Tab.II.11). En vues latérale et médiale, les marges antérieure et postérieure de la diaphyse sont concaves.

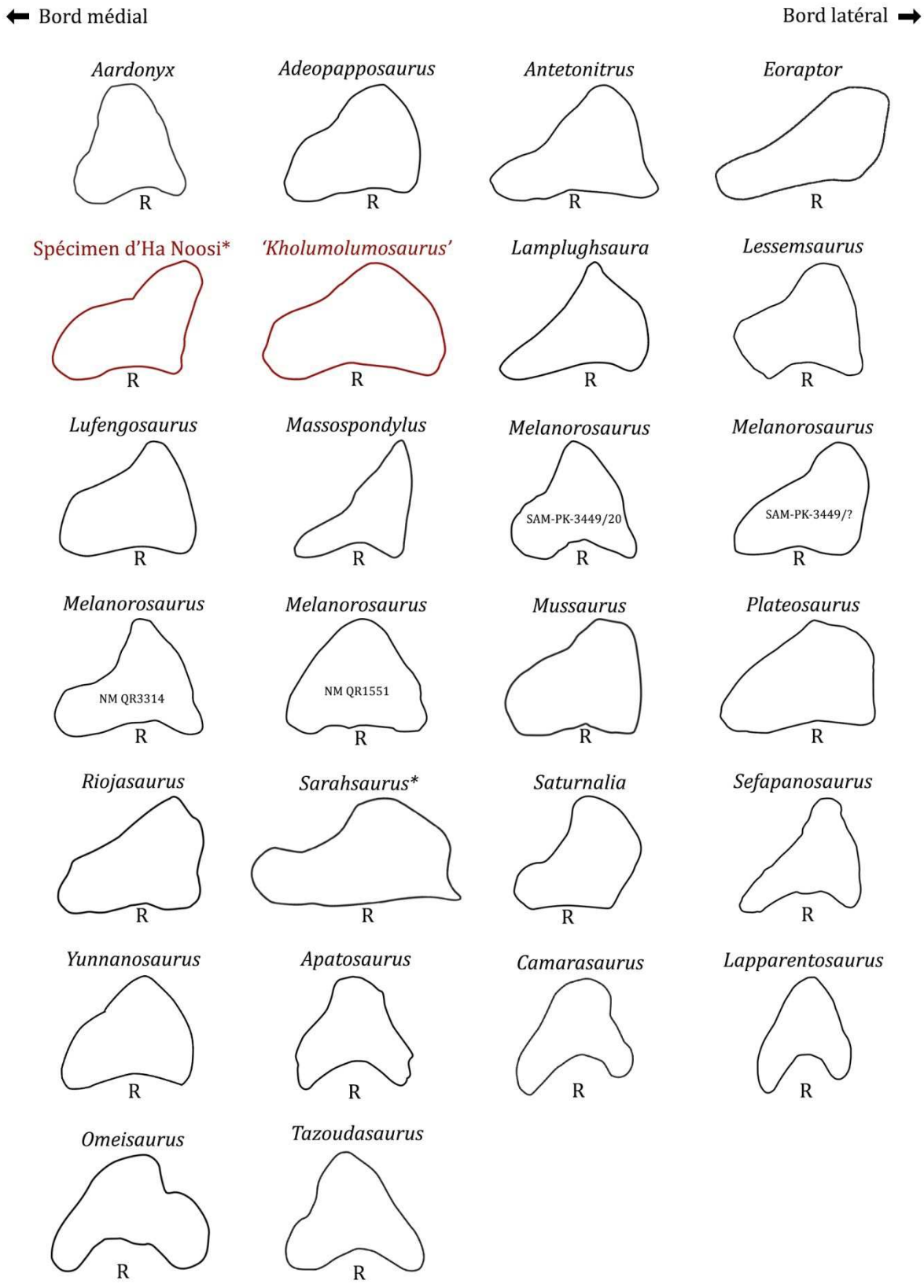


Figure II.77. Contours des extrémités proximales des ulnas de 21 spécimens de prosauropodes et 5 sauropodes représentées de manière schématique et orientés de la même manière, afin de mettre en évidence la grande disparité de forme trouvée chez les prosauropodes. Abréviations : **R** : radius – ***** : spécimen nettement déformé.

La diaphyse va en s'affinant distalement, elle passe d'approximativement 80 mm de long sous l'extrémité proximale de l'os à environ 30 mm au-dessus son extrémité distale. En vues antérieure et postérieure, le bord latéral de l'ulna est convexe et son bord médial est concave. Un tubercule ovale est visible sur la face latérale du processus antéromédial, à 2 cm environ du bord dorsal de la fosse radiale. Il intervenait probablement dans le contact avec le radius. La surface médiale de la diaphyse est concave antéropostérieurement sur la moitié proximale de l'ulna et légèrement convexe sur sa moitié distale. La surface latérale de la diaphyse est convexe antéropostérieurement sur toute sa longueur. Sur cette surface, on distingue une fine crête, qui délimite sans doute une surface d'attachement, présente sur les deux ulnas, mais particulièrement bien visible du côté droit. Elle est peu marquée sur la partie proximale, mais semble former le prolongement, sur la diaphyse, du processus antérolatéral. Elle est très bien visible au centre de la surface latérale de l'ulna. La crête décrit un arc de cercle en se dirigeant vers le bord antérieur de l'ulna, avant de se fondre dans l'extrémité distale, à l'endroit où s'articule le radius (Figs.II.76B&H).

L'extrémité distale de l'ulna est évasée antéropostérieurement et transversalement par rapport à la diaphyse. L'extension antéropostérieure distale représente environ 30% de la longueur de l'os (Tab.II.11). La surface d'articulation avec le carpe est simple et fortement convexe dans toutes les directions. Sur la face antérieure de l'os, la projection osseuse qui reçoit le radius est incomplète. On la distingue néanmoins très bien en vues médiale et latérale. En vue distale, la surface articulaire est ovoïde. Son bord médial est droit, son bord antérieur est droit à légèrement concave et son bord latéral est concave (Fig.II.76F).

Tableau II.11. Mesures (mm) des ulnas du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale – **U/H** : ratio de la longueur (L) de l'humérus sur la longueur (L) de l'ulna – **l** : largeur transverse maximale – **e** : extension antéropostérieure maximale – **?** : structure cassée.

			PROXIMAL		DIAPHYSE		DISTAL	
	L	U/H	l	e	l	e	L	e
Ulna gauche	215	58%	54	94	37	38	41	68
Ulna droite	≈218	≈55%	?	?	37	40	?	?

Radius.

Les deux radius du spécimen d'Ha Noosi ont été retrouvés. Le radius gauche est complet et très bien préservé. Le droit, en revanche, est incomplet et présente des extrémités très abîmées, comme c'était déjà le cas sur l'ulna droit. La surface osseuse du radius gauche est bien conservée, sa diaphyse est parcourue de six fractures, mais aucun fragment important ne manque. À l'extrémité proximale du radius gauche, sur sa surface antérieure, l'os est un peu enfoncé sur une zone de

quelques centimètres (Figs.II.). Le radius droit a une diaphyse très bien préservée malgré deux fractures. La surface osseuse est bien conservée, mais, comme sur l'ulna droit, les extrémités de l'os sont incomplètes et la surface osseuse sur ces zones-là est soit très abîmée, soit complètement absente. Les zones articulaires proximale et distale ne sont pas du tout préservées (Figs.II.). La comparaison avec le radius gauche permet néanmoins d'affirmer que l'élément droit est pratiquement complet (Tab.II.).

Le radius est un os de construction légère et de morphologie simple (Fig.II.). Il est un peu plus court que l'ulna, avec lequel il s'articule postérieurement et représente 54% de la longueur de l'humérus (Tabs.II.11&12). Cette valeur est très proche de ce qui est obtenu chez *Antetonitrus* (55%), *Lufengosaurus* (57%), *Massospondylus* (57%) ou *Sarahsaurus* (57%). Avec 74%, *Eoraptor* est le sauropodomorphe basal avec le radius le plus long proportionnellement à son humérus.

L'extrémité proximale du radius est étendue transversalement. Elle n'est cependant pas évasée antéropostérieurement car elle présente la même largeur que la diaphyse en vues latérale et médiale (Figs.II. & Tab.II.12). En vue proximale, l'extrémité est subrectangulaire avec une largeur transverse environ deux fois plus longue que son extension antéropostérieure (Tab.II.). Les bordures antérieure et postérieure de l'extrémité sont droites à légèrement concaves, tandis que les bords médial et latéral sont droits à légèrement convexes. La partie latérale de la surface articulaire est légèrement plus courte antéropostérieurement que sa partie médiale. Un foramen de 8 mm de diamètre d'origine taphonomique perce la surface articulaire. En vue antérieure, la partie latérale de l'extrémité proximale a un bord dorsal fortement convexe. Plus médialement, le bord devient légèrement concave, délimitant ainsi la surface qui accueille le condyle radial de l'humérus.

La diaphyse du radius est elliptique en section transverse, la largeur transverse à mi-diaphyse étant supérieure à son extension antéropostérieure. Elle équivaut à environ 50% de l'extension transverse de l'extrémité proximale de l'os et à environ 60% de celle de l'extrémité distale (Tab.II.). En vues antérieure et postérieure, la diaphyse est droite, avec des bords latéral et médial subparallèles. Alors que la diaphyse du radius gauche est très droite en vues latérale et médiale, celle du radius droit apparaît légèrement plus courbée, avec un bord antérieur légèrement convexe et un bord postérieur concave. Sur le radius droit, la zone postérolatérale de la diaphyse porte une petite excroissance située quelques centimètres au-dessus de l'extrémité distale de l'os. Celle-ci n'étant pas présente sur le radius gauche et l'os la bordant postérieurement étant rugueux et troué de petits foramens, nous interprétons cette structure comme pathologique (Fig.II.). Le coin postérolatéral du radius gauche porte un tubercule à l'extrémité distale de la diaphyse (Fig.II.). Celui-ci dépasse de pratiquement 1 cm et est normalement proche, une fois en articulation, de la zone rugueuse mise en évidence sur la partie antérodistale de l'ulna.

Figure II.78. Radius gauche **[A-F]** et droit **[G-H]** du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** & **[G]** Vues antérieures. **[B]** & **[H]** Vues latérales. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 5 cm. Les flèches indiquent la face antérieure de l'os pour **[E-F]**. Légendes : **scu** : surface de contact avec l'ulna.

L'extrémité distale du radius est légèrement étendue antéropostérieurement et transversalement par rapport à la diaphyse. Son bord médial s'étend plus ventralement que son bord latéral, la surface articulaire distale du radius est donc oblique, quelle que soit la vue dans laquelle on l'observe (Fig.II.). La surface articulaire distale est plane à légèrement convexe. En vue distale, le condyle a une forme subcirculaire, son extension antéropostérieure est pratiquement équivalente à sa largeur transverse. Les quatre marges de la surface articulaire semblent droites à légèrement convexes, même si le coin antérolatéral est abîmé (Tab.II.). La surface articulaire distale du radius s'associe au radiale.

Tableau II.12. Mesures (mm) des radius du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale – **R/H** : ratio de la longueur (L) de l'humérus sur la longueur (L) du radius – **l** : largeur transverse maximale – **e** : extension antéropostérieure maximale – **?** : structure cassée.

			PROXIMAL		DIAPHYSE		DISTAL	
	L	R/H	l	e	l	e	l	e
Radius gauche	198	54%	68	32	32	25	53	54
Radius droit	≈195	≈49%	?	?	33	27	?	?

Main.

Les mains du spécimen d'Ha Noosi ont toutes les deux été préservées en articulation. La main gauche est la plus complète et la moins déformée. Les extrémités proximales des métacarpiens de la main gauche sont les seules zones où de la déformation est visible. La surface osseuse est relativement bien conservée. *In situ*, la main a été retrouvée sous le radius et l'ulna, posée sur sa face dorsale. Tous les carpiens n'étaient pas en place. La main du spécimen d'Ha Noosi a été préservée avec six carpiens, cinq métacarpiens et 13 phalanges (Figs.II.80&81).

Le carpe du spécimen d'Ha Noosi comporte six carpiens ossifiés en connexion partielle, certains n'étant plus dans leur position initiale. De nombreux sauropodomorphes basaux ont été décrits avec trois à quatre carpiens en place, dont *Adeopapposaurus*, *Massospondylus*, *Sarahsaurus* et *Seitaad*. Sur ces spécimens, les carpiens ont été identifiés, sur la base du travail de Broom (1911), en tant que carpiens distaux 1 à 3 (Sereno 2007 : fig. 10 ; Marsh 2013 : p. 99) et intermedium, lorsqu'il y avait un quatrième élément (Martínez 2009 : p. 158 ; Sertich & Loewen 2010 : fig. 7) (Fig.II.79A). Ici, nous avons choisi d'identifier les carpiens sur la base des éléments du carpe connus chez *Plateosaurus* et *Massospondylus*, et réinterprétés à partir d'une compilation de données fossiles (Läng & Goussard 2007 : fig. 5B ; Goussard 2009 : fig. 12) (Fig.II.79B).

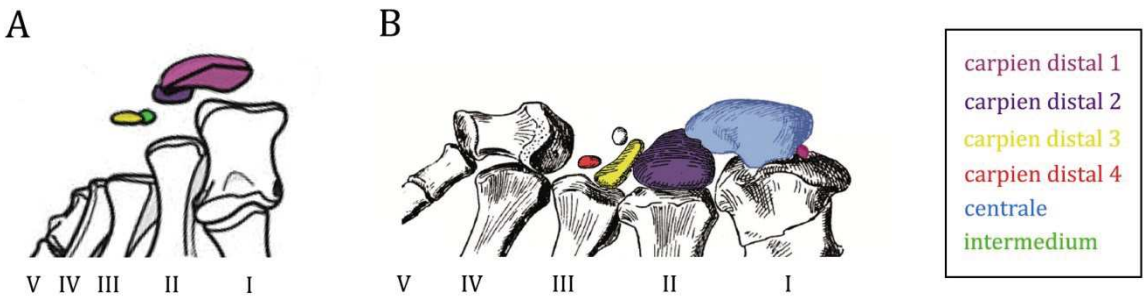


Figure II.79. Interprétations des éléments du carpe chez les prosauropodes. **[A]** Carpe d'*Adeopapposaurus*, modifié d'après Martínez 2009 (Fig.19). **[B]** Carpe de *Plateosaurus*, modifié d'après Goussard 2009 (Fig.12).

L'élément le plus massif (65 mm de long) est identifié comme le centrale. Il est en position médiale, contre le métacarpien I, et surplombe légèrement le métacarpien II. La surface distale du centrale est légèrement convexe médialement et légèrement concave latéralement. Sa surface proximale est convexe. Distalement au centrale, un carpien anguleux de 34 mm de long a été conservé dans l'angle ventromédial du métacarpien II. Son positionnement et sa taille intermédiaire permettent de l'identifier en tant que carpien distal 2. La forme du carpien distal 2 est très proche de celle que l'on observe chez *Plateosaurus*. Deux carpiens de taille réduite ont été préservés latéralement aux deux éléments précédents. Le premier, relativement anguleux, fait 22 mm de long. Il se trouve à cheval entre les extrémités proximales des métacarpiens III et IV, ce qui permet de l'identifier comme un carpien distal 3. Ce dernier se trouve au même endroit chez *Massospondylus* et *Plateosaurus*. Celui de *Massospondylus* a une forme relativement proche, alors que le carpien distal 3 de *Plateosaurus* a une forme plus fine et allongée. Le second est immédiatement latéral au carpien distal 3 et se trouve dans la zone proximoventrale du matécarpien IV. Il est circulaire et mesure 15 mm de diamètre. Aucun équivalent ne se retrouve chez *Massospondylus* ou *Plateosaurus* si on ne considère que la taille et la forme de l'élément. D'après sa position, nous l'identifions néanmoins comme un carpien distal 4, même si chez *Plateosaurus,* ce dernier est nettement moins massif (Huene 1932 : fig. 12). Deux carpiens de petite taille ont été retrouvés entre les doigts III et IV. Leur déplacement *post mortem* ne permet pas de les identifier formellement, mais, en suivant l'interprétation de Goussard (2009), l'un d'eux pourrait être le carpien distal 1 et le second pourrait correspondre au carpien distal 5 déplacé ou à un ulnare peu ossifié et déplacé (Fig.II.80).

La main du spécimen d'Ha Noosi a une morphologie assez gracile en comparaison de celle de *Lufengosaurus* ou *Yunnanosaurus*. Ses proportions se rapprochent de celles observées chez *Plateosaurus. Anchisaurus* et *Thecodontosaurus* ont des doigts encore plus fins que ceux du spécimen d'Ha Noosi. La main de ce dernier est une main de type « prosauropode bipède », plus proche de celles des genres cités ci-dessus que de celle des spécimens semblables à *Melanorosaurus* (NM

QR3314), sans doute bipèdes facultatifs, dont les métacarpiens et les phalanges sont plus courts et plus trapus (Bonnan & Yates 2007).

Figure II.80. Moulage de la main gauche articulée du spécimen d'Ha Noosi en vue ventrale, avec les six carpiens préservés mis en évidence en rouge. Échelle de 5 cm. Légendes : **cd** : carpien distal – **ce** : centrale.

Le métacarpe du spécimen d'Ha Noosi apparaît légèrement arqué, avec une concavité proximale en vue dorsale, forme typique du métacarpe des prosauropodes (Figs.II.80-82). Le métacarpien I est un peu plus long que large (Tab.II.13). Son bord proximolatéral recouvre en partie la surface articulaire du métacarpien II lorsque les doigts sont en connexion. La marge proximale du métacarpien I est droite et ses bords médial et latéral sont fortement concaves en vue dorsale. En vue médiale, la surface articulaire proximale du métacarpien I apparaît légèrement concave (Fig.II.83B). En vue proximale, elle est subtriangulaire (Fig.II.83A). L'extrémité distale du métacarpien I est partiellement dissimulée par sa connexion avec la première phalange. On observe néanmoins qu'elle a subi une torsion par rapport à l'extrémité proximale de l'os et que son condyle latéral se projette plus antérieurement que le médial. La surface articulaire distale est dirigée médialement.

Le métacarpien II est l'élément le plus allongé du métacarpe, sa largeur transverse proximale équivaut à 67% de sa longueur (Tab.II.13). En vue dorsale, le métacarpien II est cintré et sa largeur proximale (maximale) est 2,7 fois plus étendue que sa largeur minimale et 1,4 fois supérieure à sa

largeur distale. Les bords médial et latéral du métacarpien II sont donc fortement concaves en vue dorsale. L'extrémité proximale de l'os recouvre le métacarpien III au niveau de son coin ventrolatéral. En vue médiale, la marge proximale du métacarpien II est très légèrement convexe (Fig.II.83B). En vue proximale, la surface articulaire proximale est rhomboédrique (Fig.II.83A). L'extrémité distale du métacarpien II porte deux condyles séparés par une légère concavité en vue dorsale, fortement convexes en vue médiale, pour permettre l'articulation avec la phalange II-1.

Le métacarpien III est à peine plus court que le second. Le ratio de la longueur du métacarpien II sur celle du III est de 102%, valeur très proche de celles des autres prosauropodes, qui sont comprises entre 95% (*Eoraptor*) et 111% (*Adeopapposaurus*). Le ratio de la longueur du métacarpien III sur celle de l'humérus est de 24% (Tabs.II.10&13), comme chez *Adeopapposaurus, Massospondylus* et *Mussaurus*. Chez *Melanorosaurus* (NM QR3314) il est de 16% et, chez *Plateosaurus*, de 21%. Le métacarpien III est un élément fin en comparaison des deux premiers métacarpiens. Son extrémité proximale est évasée transversalement, elle représente 56% de la longueur de l'os et 2,8 fois sa largeur minimale. En vue dorsale, les bords médial et latéral de l'os sont concaves. La surface ventrolatérale de la partie proximale du métacarpien III est en contact avec la surface dorsomédiale du métacarpien IV. En vue médiale, le bord proximal du métacarpien III est convexe (Fig.II.83B). En vue proximale, la surface articulaire proximale est subrectangulaire (Fig.II.83A). L'extrémité distale du métacarpien III est moins développée dorsoventralement que celle du métacarpien II.

Le métacarpien IV est plus court que le métacarpien III, mais aussi fin que ce dernier. Les extrémités proximale et distale sont moins développées transversalement que sur les métacarpiens précédents, mais la proximale reste toujours plus étendue que la distale. Transversalement, l'extrémité proximale représente 48% de la longueur de l'os et équivaut à 2,6 fois sa largeur minimale (Tab.II.13). En vue dorsale, les bords médial et latéral du métacarpien IV sont légèrement concaves. En vue médiale, la marge proximale de l'os est convexe et, en vue proximale, elle apparaît subtriangulaire (Fig.II.83). Les métacarpiens II à IV portent une petite crête dorsale sur la zone proximomédiane de l'os. Elle est bien marquée sur le métacarpien II, puis s'émousse et s'arrondit sur le métacarpien IV. Elle définit les facettes dorsomédiales sur lesquelles s'articulent les autres métacarpiens. Les fosses collatérales ligamentaires sont bien marquées sur les métacarpiens I à IV, particulièrement du côté latéral.

Le métacarpien du doigt V est le plus court de tous et celui dont la morphologie est la plus singulière. Il est presque aussi long que large proximalement, sa largeur proximale représentant 92% de sa longueur (Tab.II.13). C'est un os très robuste et arrondi, qui présente des bords latéral et médial concaves en vue dorsale. Sa morphologie est proche de celle observée chez *Massospondylus* ou *Mussaurus*, mais nettement plus robuste que le métacarpien V d'*Adeopapposaurus* ou *Plateosaurus*. La surface articulaire proximale du métacarpien V est plane, large et, en vue proximale, circulaire (Fig.II.83A).

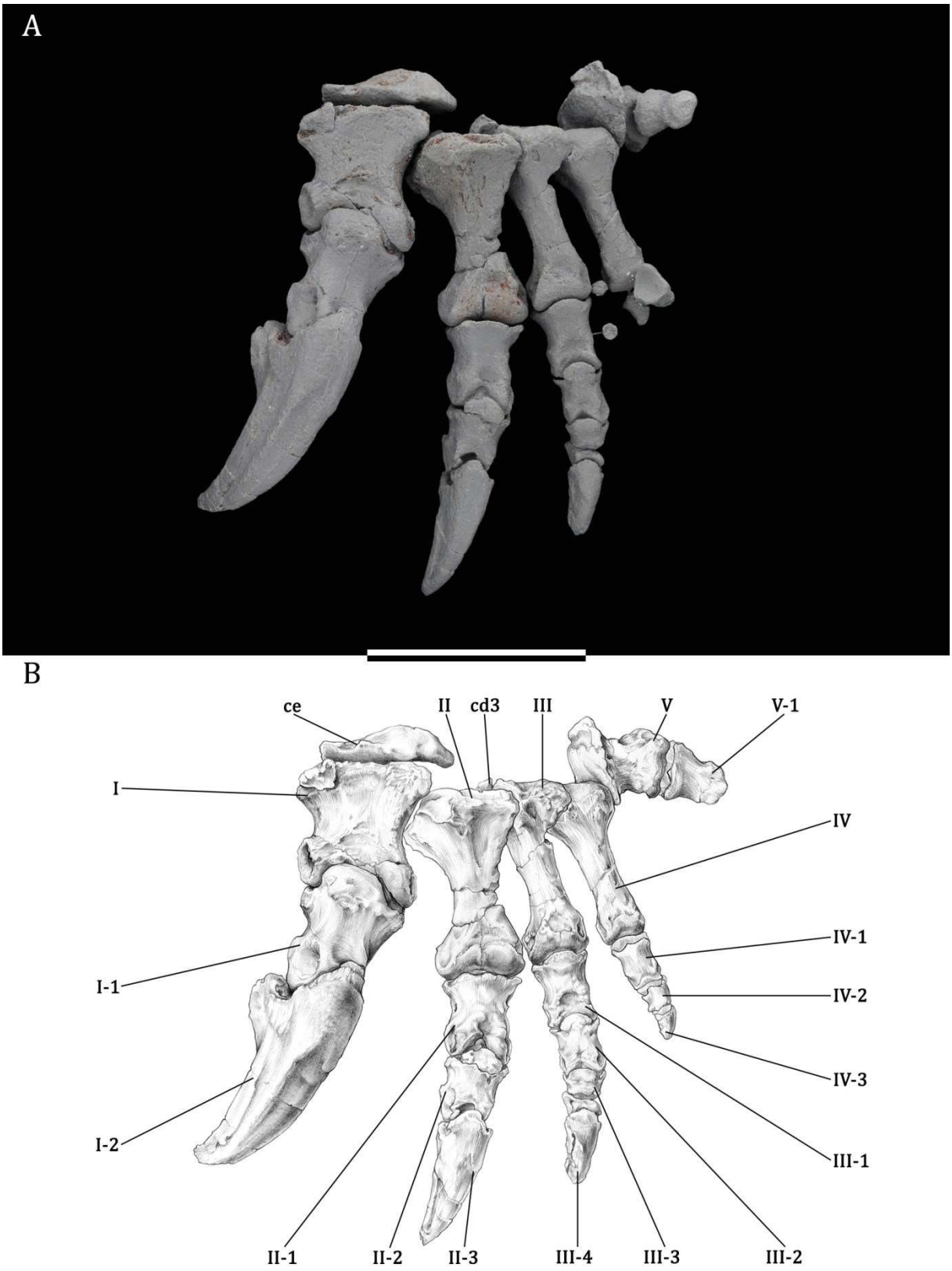


Figure II.81. Main gauche articulée du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. **[A]** Photo du moulage montrant la disposition des éléments *in situ*. **[B]** Dessin interprétatif avec tous les éléments remis à leur place d'origine. Échelle de 10 cm. Légendes : **cd3** : carpien distal 3 – **ce** : centrale – **I-V** : métacarpiens I à V – **I-x** : phalange x du doigt I.

En articulant le métacarpien V avec le reste de la main, la partie médiale de ce dernier entre en contact avec le coin proximolatéral du métacarpien IV et le métacarpien V s'oriente avec son axe long transversal. C'est cela, notamment, qui induit la disposition arquée du métacarpe. Cette disposition n'a jamais été discutée dans la littérature et est sans doute imputée par certains auteurs à la taphonomie, mais le fait de l'observer sur les deux mains du spécimen d'Ha Noosi rend cette hypothèse peu probable. Cette orientation transverse du métacarpien V se retrouve notamment chez certains spécimens de *Massospondylus* (BP/1/4934), *Plateosaurus* (Fig.II.B) et *Sarahsaurus*. Chez d'autres spécimens de *Massospondylus* (SAM-PK-3357), comme chez *Adeopapposaurus*, *Mussaurus* et la majorité des sauropodomorphes basaux, le métacarpien V se trouve dans l'alignement des autres métacarpiens.

Seules 13 phalanges sont conservées (Fig.II.81B). La phalange unguéale du doigt V est manquante, mais l'on suppose qu'elle était présente, comme c'est la cas chez tous les sauropodomorphes basaux chez lesquels on connaît une main complète. La formule phalangienne de la main du spécimen d'Ha Noosi serait donc 2-3-4-3-(2). Une phalange unguéale, considérée comme la griffe du doigt IV, a été retrouvée déplacée sur la partie ventrale du doigt III (Fig.II.80). Les formules phalangiennes d'*Adeopapposaurus* et de *Massospondylus* sont identiques à celle proposée pour le spécimen d'Ha Noosi. Chez *Plateosaurus* (*P. engelhardti*, MB.R.4430.173.1) en revanche, le doigt IV comporte quatre phalanges et le doigt V trois.

Des fosses collatérales sont visibles sur toutes les phalanges des doigts I à III. Elles sont davantage marquées du côté médial. Leur profondeur est importante sur les premières phalanges de chaque doigt, puis elle va en diminuant sur les phalanges les plus distales. Toutes les phalanges des doigts I à IV portent un processus proximodorsal intercondylaire plus ou moins développé, mis à part les phalanges IV-1 et V-1. Le processus proximoventral est également bien développé sur toutes les phalanges, exception faite des phalanges III-1, IV-1, IV-3 et V-1 (Fig.II.83B).

Le premier doigt du spécimen d'Ha Noosi présente une hypertrophie commune aux prosauropodes. Elle est plus marquée que chez *Thecodontosaurus* et *Anchisaurus* et proche de ce qui est observé chez *Lufengosaurus*, *Massospondylus* ou *Plateosaurus*. La phalange I-1 est articulée sur le métacarpien I. Elle est moins large médiolatéralement que ce dernier, mais pratiquement de même longueur. Elle est nettement plus grande que les premières phalanges des autres doigts de la main (Tab.II.13). La partie proximale de la phalange porte un processus ventral intercondylaire très développé, qui est considéré comme une caractéristique de la main des sauropodomorphes basaux (Sereno 2007). L'axe transverse de la phalange I-1 a subi une torsion légèrement inférieure à 45° dans le sens horaire en vue proximale. Cela correspond à la valeur généralement observée chez les prosauropodes (Galton & Upchurch 2004). En vue médiale, ses marges dorsale et ventrale sont concaves et ses condyles distaux bien développés (Fig.II.83B). La griffe du pollex constitue l'élément

le plus imposant de la main. Elle est très recourbée, pointue et, en articulation, sa face médiale est orientée dorsomédialement du fait de la torsion de la phalange I-1. Le sillon nourricier est bien visible des deux côtés de la griffe. Les phalanges non unguéales des doigts II à IV sont très semblables et s'étendent de 46 à 19 mm de long (Tab.II.13). En vue médiale, leur extrémité proximale est légèrement plus étendue dorsoventralement que leur extrémité distale. Leur marge dorsale est droite à très légèrement concave alors que leur marge ventrale est fortement concave. Le ginglymus s'étend davantage ventralement que dorsalement (Fig.II.83B). Sur la face dorsale des phalanges, une fosse se trouve entre les deux condyles distaux. La phalange II-1 représente la moitié de la longueur du métacarpien II. Elle est légèrement plus large que la diaphyse de ce dernier. La phalange II-2 est plus petite que la II-1. *In situ*, elle était fracturée en deux, la partie proximodorsale étant restée connectée avec la phalange précédente. La griffe II est moins recourbée que la I, mais sa morphologie reste tout de même très similaire. Sa longueur représente 78% de la longueur de la griffe du doigt I. Le doigt II, bien que proche en taille du doigt III, reste le plus long de la main, comme chez tous les sauropodomorphes basaux (Galton & Cluver 1976 : fig. 7). Les trois phalanges non unguéales du doigt III (III-1 à III-3) ont des surfaces proximales articulaires très concaves. La phalange III-1 est la plus grosse, elle représente 40% de la longueur du métacarpien III. La taille des phalanges va ensuite en diminuant, tant longitudinalement que transversalement, jusqu'à la phalange III-3. Cette dernière est fracturée en deux morceaux. Les processus dorsaux intercondylaires sont particulièrement visibles sur les phalanges III-2 et III-3. La griffe du doigt III, bien qu'incomplète, apparaît moins recourbée que les deux griffes précédentes. La trace du sillon nourricier est visible sur ses deux faces. Les phalanges du doigt IV sont les seules à ne pas être restées en articulation *in situ* (Fig.II.81A). La première phalange a été déplacée de son articulation avec le métacarpien vers une position un peu plus latérale, son axe long disposé dorsoventralement plutôt que proximodistalement. La phalange IV-1 fait environ le tiers du métacarpien IV. La phalange IV-2 a été retrouvée entre le métacarpien IV et la phalange IV-1, c'est la plus petite phalange non unguéale de la main (Tab.II.13). Les phalanges IV-1 et IV-2 ne portent pas de fosses ligamentaires. La griffe du doigt IV s'était déplacée médialement sous le doigt III. Elle est de petite taille, conique, et paraît vestigiale en comparaison des griffes I à III. Sa surface articulaire proximale est plane et circulaire. La première phalange du doigt V a été trouvée articulée au métacarpien V, mais au lieu d'être placée dans la continuité de ce dernier, elle a été déplacée sur sa face dorsale, son axe long disposé de manière perpendiculaire à l'axe long du métacarpien (Fig.II.81A). La phalange V-1 est courte, à peine plus longue que large et sa longueur représente 57% de la longueur du métacarpien V (Tab.II.13). Elle est cintrée, ses bords dorsal, ventral et latéral et médial sont donc concaves. Sa surface articulaire proximale est concave également. Son extrémité proximale est plus étendue transversalement et

dorsoventralement que son extrémité distale. L'extrémité distale de la phalange V-1 est arrondie et dénuée de fosses ligamentaires (Fig.II.83B).

Figure II.82. Main droite articulée du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. Échelle de 10 cm.

Tableau II.13. Mesures (mm) des éléments des mains du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur – **lp** : largeur proximale transverse – **-** : non applicable – **?** : structure cassée ou absente – ***** : structure nettement déformée.

Main		Métacarpien		Phalange 1	Phalange 2	Phalange 3	Griffe	Doigt articulé
		L	lp	L	L	L	L	
Gauche	Doigt I	71	60	66	-	-	95	200
	Doigt II	92	62*	46	41	-	74	212
	Doigt III	90	50*	37	33	28	>38	>201
	Doigt IV	82	39	26	19	-	16	130
	Doigt V	49	45	28	-	-	?	?
Droite	Doigt I	70	55	64	-	-	90	210
	Doigt II	91	>40	44	35	-	60	195
	Doigt III	84?	?	36	33	30	>44	≈185
	Doigt IV	>70	?	27	19	-	17	>120
	Doigt V	>34*	?	27*	-	-	?	?

Figure II.83. Doigts de la main gauche du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue proximale. **[B]** Vue médiale. Échelle de 5 cm.

Ceinture pelvienne

Ilion.

Un fragment d'ilion du spécimen d'Ha Noosi a été retrouvé parmi les débris ramassés sur le terrain. À en juger par les dimensions et la forme générale du fragment, il s'agit du pédoncule pubien de l'ilion gauche. La partie articulaire distale du pédoncule est complète, mais le pédoncule est cassé proximalement à sa base. Dans l'ensemble, le fragment n'est pas bien préservé, mais la surface osseuse est tout de même visible. De nombreuses fissures parcourent le pédoncule et l'os est un peu enfoncé par endroits.

La longueur maximale du pédoncule est de 120 mm. Sa surface postérieure est fortement concave transversalement. Corollairement, sa surface antérieure est fortement convexe et, en vue distale, son extrémité est subtriangulaire. La majorité des pédoncules pubiens de prosauropodes ont cette morphologie. Chez certains comme *Meroktenos* ou le spécimen de Maphutseng, la surface

postérieure présente cependant une concavité moins marquée. En vue distale, l'extension antéropostérieure du pédoncule pubien représente environ 85% de sa largeur transverse. Le bord antérolatéral est convexe, alors que le bord antéromédial est relativement droit et le bord postérieur fortement concave. La partie médiale du pédoncule est triangulaire et se projette postérieurement en donnant sa forte concavité au bord postérieur. Cette projection et cette concavité se retrouvent également chez le prosauropode de Maphutseng.

Pubis.

Pour les besoins de la description, le pubis va être figuré et décrit avec son axe long disposé horizontalement. Suivant cette orientation, les surfaces planes du tablier pubien sont dirigées strictement dorsalement et ventralement et le pédoncule iliaque est orienté postérieurement. *In vivo*, le pubis était orienté de manière oblique par rapport à l'axe longitudinal de l'animal, avec la surface dorsale du tablier pubien dirigée antérodorsalement.

Les pubis du spécimen d'Ha Noosi ont été retrouvés à l'affleurement, d'où l'absence de toute la partie postérieure du bassin. Les os étaient très exposés, ils ont donc été prélevés en multiples fragments, qui ont été recollés par la suite. Malgré cela, les deux pubis sont subcomplets et se complètent l'un l'autre. La seule zone du pubis à ne pas avoir été entièrement conservée d'un côté ou de l'autre est le bord proximomédial de l'os où se trouvent l'acétabulum et le pédoncule ischiatique. Le reste de la partie proximale est partiellement conservé sur le pubis gauche. Du même côté, la bordure médiale du tablier pubien est abîmée et un fragment d'une dizaine de centimètres est manquant. Le pubis droit a été préservé avec le tablier pubien pratiquement complet, mais à partir du foramen obturateur, toute la partie proximale de l'os est absente. Sur les deux pubis, la surface osseuse est bien conservée. Sur la partie proximodorsale du tablier du pubis gauche, deux stries, semblables à des traces de racines, sont creusées dans l'os. Sur la partie distale du pubis gauche, la surface dorsale est enfoncée. Les pubis ont été conservés avec un contact au niveau de leurs extrémités distales, qui sont légèrement décalées (Figs.II.84A&E).

Les deux pubis se complétant, il est possible d'estimer la longueur totale de l'os à 500 mm environ. On estime la largeur maximale des deux pubis conjoints à 335 mm environ, soit 67% de leur longueur totale. Des ratios proches sont trouvés chez *Jingshanosaurus* (61%) et *Lessemsaurus* (63%). En vue dorsale, le pubis apparaît subrectangulaire avec une marge latérale concave (Fig.II.84A), contrairement à la marge latérale rectiligne observée chez *Meroktenos* et le prosauropode de Maphutseng. Celui d'Ha Noosi, de par sa courbure, se rapproche davantage de ce qui est connu chez *Coloradisaurus* ou *Yunnanosaurus*.

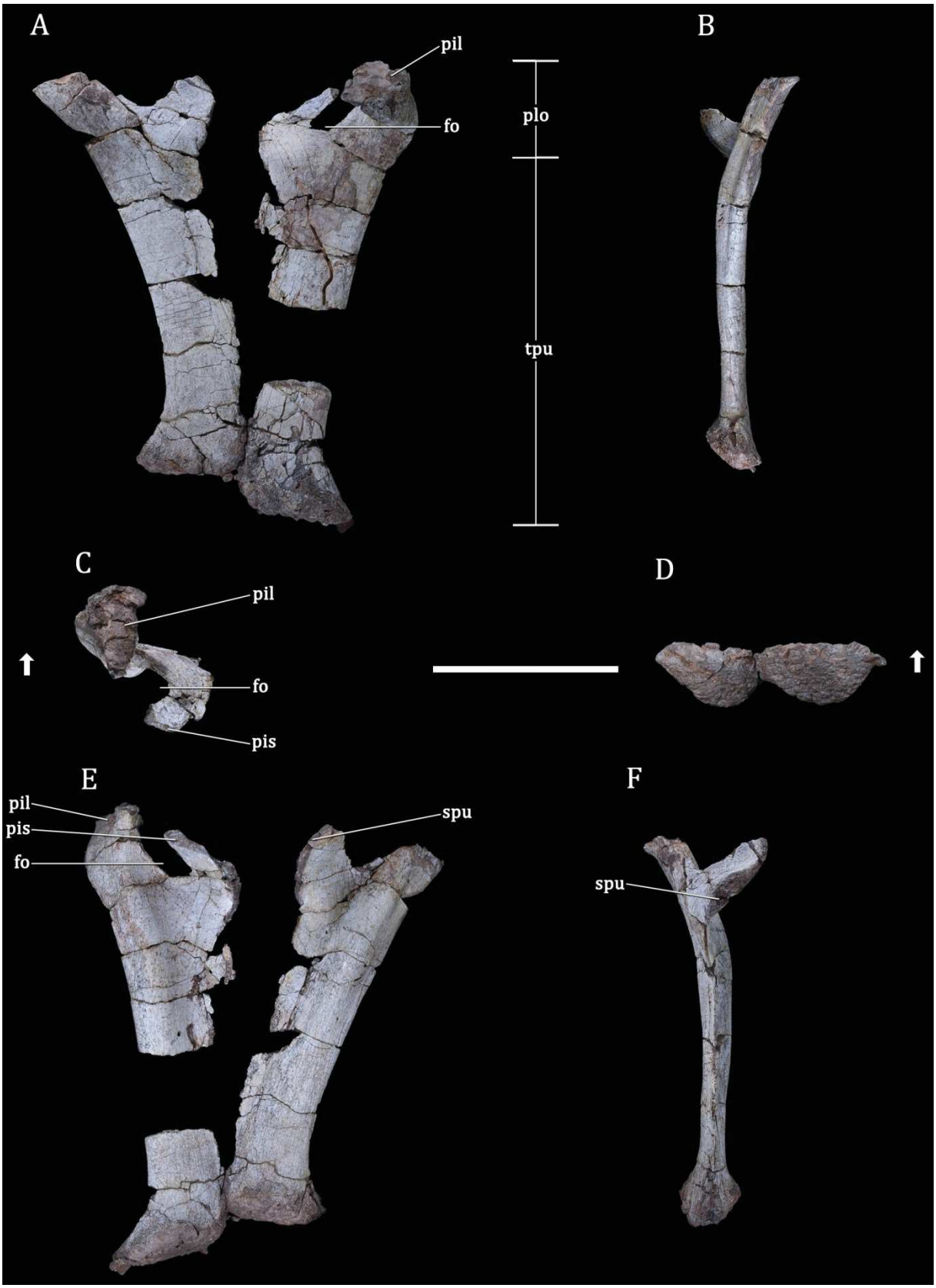


Figure II.84. Pubis gauche et droit du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue dorsale. **[B]** Vue latérale du pubis droit. **[C]** Vue proximale. **[D]** Vue distale. **[E]** Vue ventrale. **[F]** Vue médiale du pubis droit. Échelle de 20 cm. Les flèches indiquent la face dorsale de l'os pour **[C-D]**. Légendes : **fo** : foramen obturateur –**pil** : pédoncule iliaque – **pis** : pédoncule ischiatique – **plo** : plaque obturatrice – **spu** : symphyse pubienne – **tpu** : tablier pubien.

La plaque obturatrice qui forme la partie proximale du pubis porte le foramen obturateur, les pédoncules iliaque et ischiatique, ainsi que l'acétabulum. En longueur, elle représente environ 25% de la longueur totale estimée du pubis et sa largeur maximale sous le foramen obturateur représente environ 30% de cette même longueur (Tab.II.14).

Le pédoncule iliaque est le plus large des deux pédoncules. Il s'agit également de la partie la plus haute de l'os dorsoventralement. Le pédoncule iliaque mesure 109 mm de long. En vue latérale, il forme une protubérance dorsale, qui s'élève de 7 à 8 cm au-dessus de la plaque obturatrice. La surface articulaire du pédoncule est relativement plane et apparaît ovale en vue proximale. Ses bords latéral et médial sont légèrement sigmoïdes, son bord dorsal est convexe et son bord ventral subtriangulaire (Fig.II.84C).

Ventromédialement au pédoncule iliaque se trouve la zone acétabulaire du pubis qui n'est pas conservée sur le spécimen d'Ha Noosi. Le pédoncule ischiatique n'est que très partiellement préservé et a une épaisseur maximale de 15 mm. Au niveau de son point de contact avec la symphyse pubienne, il forme un angle d'environ 120° avec cette dernière (Fig.II.84E).

La symphyse pubienne est complète au niveau de la plaque obturatrice, elle mesure environ 95 mm le long de son axe principal et sa surface articulaire est orientée médialement. En vue médiale, elle est dirigée antérodorsalement à postéroventralement. Son épaisseur maximale est de 24 mm, pour 10 mm sur sa partie postéroventrale la plus fine.

Le foramen obturateur perce la plaque obturatrice du pubis. Sa marge postérieure est incomplète du fait de l'absence de la zone acétabulaire du pubis, donc sa forme exacte n'est pas connue. Il est malgré tout possible d'estimer la largeur du foramen obturateur à 40 mm et sa longueur maximale à 65 mm environ, soit pratiquement 50% de la longueur de la plaque obturatrice. D'après les bordures préservées, le foramen obturateur semble elliptique en vues dorsale et ventrale (Figs.II.84A&E). La majorité des prosauropodes ont des foramens de forme très arrondie comme *Adeopapposaurus*, *Plateosaurus* ou *Sarahsaurus*, mais quelques formes, dont le prosauropode de Maphutseng, présentent un foramen obturateur allongé.

Distalement à la plaque obturatrice, le tablier pubien, une longue lame fine dorsoventralement, s'étend sur la majorité de la longueur du pubis (environ 75%). Du côté droit, la lame mesure 340 mm de long pour 87 mm de large (Tab.II.14). En coupe transversale, le tablier pubien a une forme de goutte, avec une bordure médiale de quelques millimètres de haut et une bordure latérale de plus de 30 mm. La surface dorsale de la lame est relativement plane, sa surface ventrale est fortement convexe proximalement et devient plane à partir de la moitié de sa longueur environ. En vue dorsale, le tablier a un bord latéral droit sur la plus grande partie de sa longueur, mais celui-ci devient concave distalement du fait de la projection latérale de l'extrémité distale du pubis. Cette morphologie ressemble à ce qui est observé chez *Jingshanosaurus* ou *Yunnanosaurus* et diffère du

bord latéral rectiligne de *Melanorosaurus* ou *Meroktenos*. Le bord médial du tablier est très abîmé des deux côtés, mais semble droit en vue dorsale (Fig.II.84A). Les tabliers pubiens des pubis gauche et droit du spécimen d'Ha Noosi n'ont pas été découverts en connexion complète, mais *in vivo* ils étaient accolés sur toute leur longueur au niveau de la symphyse pubienne, situation rarement préservée, sauf pour *Coloradisaurus* ou *Seitaad*. En vue latérale, le bord dorsal du tablier pubien est légèrement concave et son bord ventral est légèrement convexe. Au niveau de l'extrémité distale du pubis, les deux bords présentent une concavité due à son évasement dorsoventral (Fig.II.84B).

L'extrémité distale du pubis est évasée latéralement et dorsoventralement par rapport à la lame. Sa largeur transverse équivaut à environ 25% de la longueur totale estimée du pubis et à 1,4 fois la largeur au centre du tablier pubien (Tab.II.14). Sa hauteur dorsoventrale représente le double de la hauteur de la lame. Cette expansion dorsoventrale très marquée se retrouve aussi chez *Coloradisaurus*, *Jingshanosaurus* ou *Lessemsaurus*. En vue latérale, l'extrémité distale du pubis a une forme de massue, avec une marge distale convexe (Fig.II.84B). En vues ventrale et dorsale, son bord distal est droit. En vue distale, l'extrémité a une forme subtriangulaire avec un bord dorsal droit et un bord ventral fortement convexe. La surface osseuse a une texture rugueuse (Fig.II.84D).

Tableau II.14. Mesures (mm) des pubis du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur antéropostérieure – **l** : largeur transverse (prise sous le foramen obturateur pour l'extrémité proximale) – **H** : hauteur dorsoventrale – **lpil** : longueur du pédoncule iliaque.

		EXTR. PROXIMALE				LAME		EXTR. DISTALE	
	L	L	l	H	lpil	L	l	l	H
Pubis gauche	?	135	150	104	109	?	88	124	70
Pubis droit	>450	?	168	?	?	340	87	126	62

Membre postérieur

Chez le spécimen d'Ha Noosi, la longueur du membre postérieur, c'est-à-dire le total des longueurs du fémur, du tibia et du métatarsien III du pied, est légèrement supérieure à la longueur des vertèbres dorsales (respectivement 1480 et 1414 mm).

Fémur.

Le fémur gauche du spécimen d'Ha Noosi a été retrouvé complet, mais seule l'extrémité distale du fémur droit a été préservée. Le fémur gauche est bien préservé, même s'il a été un peu écrasé et déformé, comme le montre sa surface osseuse enfoncée à de nombreux endroits et la forme de ses condyles distaux en comparaison de ceux du fémur droit. Il est parcouru de deux fractures et de

multiples fissures (Figs.II.85A-F). L'extrémité distale du fémur droit est fissurée également, mais semble avoir été moins déformée que le côté gauche. Elle est coupée net une vingtaine de centimètres environ au-dessus de la surface articulaire (Figs.II.85G-I).

Le fémur gauche mesure 700 mm de long (Tab.II.15). Il est de morphologie gracile et très semblable à celui de la majorité des prosauropodes, par opposition aux taxons dont les fémurs sont plus robustes et plus proches, anatomiquement parlant, des fémurs de sauropodes. Il a un indice de robustesse de 2,76, l'un des plus élevés chez les prosauropodes avec *Adeopapposaurus*, certains spécimens de *Massospondylus* (SAM-PK-391 & 393) et *Ruehleia* (Tab.II.37). En vues antérieure et postérieure, le fémur a une forme sigmoïde relativement marquée (Figs.II.85A&C), comme chez *Plateosaurus* ou *Sarahsaurus*. *Mussaurus* ou *Ruehleia* ont aussi des fémurs assez graciles, mais qui apparaissent droits en vues antérieure et postérieure. En vues latérale et médiale, le fémur apparaît légèrement courbé, avec un bord antérieur légèrement convexe et un bord postérieur légèrement concave (Figs.II.85B&D). On retrouve ce type de profil chez *Adeopapposaurus*, *Mussaurus* ou *Plateosaurus*. Chez *Antetonitus*, *Camelotia* et *Meroktenos*, le fémur est droit en vue latérale.

La tête du fémur a une texture très rugueuse. Elle est arrondie en vues antérieure et postérieure et se projette pratiquement perpendiculairement à l'axe principal de l'os. La tête du fémur est à peine plus longue transversalement que haute proximodistalement. En vue proximale, le contour de la tête du fémur est ovale, sa longueur transverse équivaut à environ 2,5 fois sa largeur antéropostérieure (Tab.II.15). Son axe long transverse est orienté très légèrement antérieurement (Fig.II.85E).

La diaphyse du fémur est très allongée et, malgré la déformation subie par l'os, sa section transverse à mi-diaphyse est subcirculaire, à peine plus large transversalement que longue antéropostérieurement (Tab.II.15). Son excentricité est de 1,12, une valeur proche de celles trouvées chez *Plateosaurus* (1902-12-12), *Melanorosaurus* (NM QR3314) ou certains spécimens de *Massospondylus* (Tab.II.37). En vues antérieure et postérieure, la diaphyse apparaît légèrement plus fine transversalement sur sa partie proximale que sur sa partie distale.

Le petit trochanter se situe sur une fracture et n'est pas facile à discerner sur la face antérieure de l'os. Il semble se trouver au centre de la diaphyse, sous la forme d'une crête très peu développée d'environ une dizaine de centimètres de long. Son extrémité proximale est distale au bord ventral de la tête fémorale (Fig.II.85A). Il est impossible de déterminer si son développement a été affecté par la déformation du fémur ou l'usure de la surface osseuse, mais sa localisation et sa morphologie très basse le rendent dans tous les cas invisible en vue postérieure.

Le quatrième trochanter, quant à lui, est bien visible et développé. Il se situe sur la face postérieure de la diaphyse du fémur, son extrémité proximale étant à 215 mm de la tête du fémur et son extrémité distale à 330 mm, soit juste avant le point médian de l'axe proximodistal du fémur. Sa longueur totale représente 16% de la longueur totale du fémur (Tab.II.15). En vue postérieure, le

quatrième trochanter a une forme presque sigmoïde, avec un bord latéral droit à légèrement concave sur son premier tiers et convexe sur les deux-tiers suivants, et un bord médial, à l'inverse, légèrement convexe sur son premier tiers, puis concave. Cette forme ne ressemble à celle d'aucun autre trochanter de prosauropode, la plus proche étant peut-être celle de *Plateosaurus*. Par rapport à l'axe transverse de la diaphyse, l'extrémité proximale du quatrième trochanter se situe dans le quart médial de celui-ci et son extrémité distale est au niveau du quart médiocentral. En vue latérale et comme chez tous les sauropodomorphes basaux, la projection du quatrième trochanter est importante. Ce dernier a une forme subrectangulaire, mais asymétrique, avec un bord proximal qui s'élève graduellement de la diaphyse et un bord distal qui plonge abruptement vers celle-ci. Le bord proximal du quatrième trochanter est légèrement concave, sa marge apicale, qui est également postérieure, est très légèrement convexe et son bord distal est « pendant » et apparaît donc fortement concave (Figs.II.85B&D). La forme du quatrième trochanter du spécimen d'Ha Noosi se rapproche de celle d'*Adeopapposaurus*, *Plateosaurus* ou *Lessemsaurus.* Chez ces genres, le bord proximal du quatrième trochanter est néanmoins plus droit que légèrement concave. En section transverse, le quatrième trochanter est subtriangulaire.

L'extrémité distale du fémur est déformée sur le fémur gauche, mais semble bien préservée sur le droit (Figs.II.85F&G). En vues antérieure et postérieure, son expansion transverse par rapport au centre de la diaphyse est bien visible, même si elle n'est pas aussi marquée que chez certains genres comme *Lessemsaurus* ou *Ruehleia*. En vue antérieure, le sillon extenseur est peu profond, mais présent. En vue postérieure, une fosse poplitéale est bien visible entre les deux condyles. Les condyles distaux sont arrondis et dirigés postérieurement. En vue latérale, leur bord postérodorsal est droit, leur bord postérieur est convexe et la marge distale de l'extrémité du fémur est droite également. En vues postérieure et médiale, la crête tibiofibulaire n'apparaît pas très marquée ni allongée. Le condyle médial est nettement plus développé que les condyles latéral et fibulaire associés (Fig.II.85G). Cela ne s'observe chez aucun sauropodomorphe basal mis à part *Pampadromaeus*, les condyles étant généralement de taille subégale.

Tableau II.15. Mesures (mm) des fémurs du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur proximodistale maximale – **l** : largeur transverse – **e** : épaisseur antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise sous le quatrième trochanter) – **dep** : distance par rapport à l'extrémité proximale du fémur – **IR** : indice de robustesse (L/C) – **E** : excentricité de la diaphyse (l/e) – ***** : structure nettement déformée – **-** : non applicable.

		PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL		4e TROCH.		RATIOS	
Fémur	L	l	e	l	e	C	l	e	dep	L	IR	E
gauche	700	157*	65*	84	75	254	160*	100*	215	115	2,76	1,12
droit	>202	-	-	-	-	-	187	90	-	-	-	-

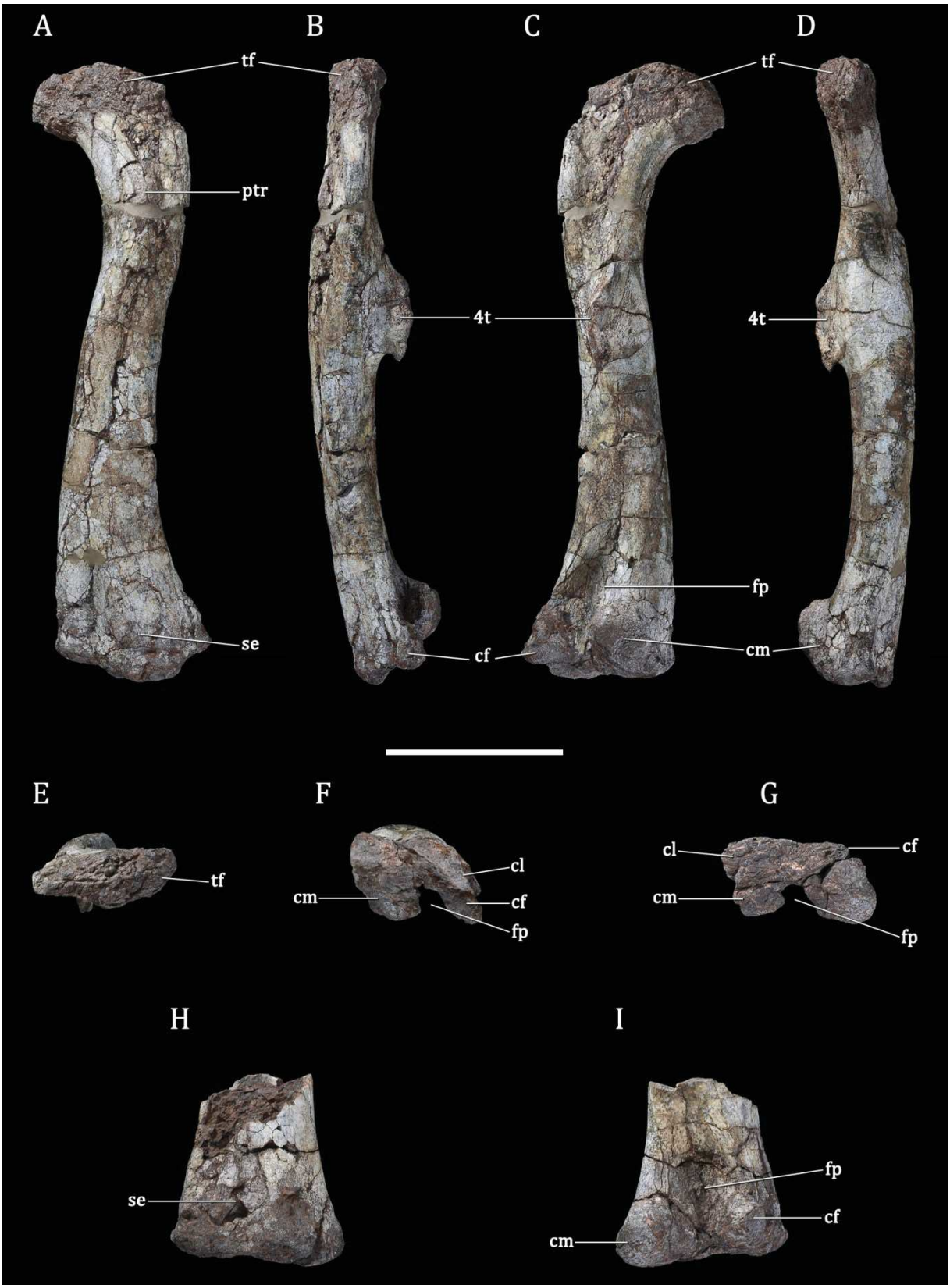


Figure II.85. Fémurs gauche **[A-F]** et droit **[G-I]** du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** & **[H]** Vues antérieures. **[B]** Vue latérale. **[C]** & **[I]** Vues postérieures. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** & **[G]** Vues distales. Échelle de 20 cm. Légendes : **cf** : condyle fibulaire – **cl** : condyle latéral – **cm** : condyle médial – **fp** : fosse poplitéale – **ptr** : petit trochanter – **se** : sillon extenseur – **4t** : quatrième trochanter.

Tibia.

Les deux tibias du spécimen d'Ha Noosi ont été retrouvés. Le tibia gauche est complet, alors que sur le droit seules l'extrémité distale et la moitié de la diaphyse sont conservées. Le tibia gauche est très écrasé, ses extrémités proximale et distale sont très déformées et sa diaphyse a également été impactée. La partie postérieure de l'extrémité proximale du tibia est particulièrement abîmée puisque sa surface osseuse est complètement arrachée. Sur le reste de l'os, la surface osseuse est relativement bien conservée, mais très enfoncée sur plusieurs zones. La diaphyse est parcourue de quatre fractures et de multiples fissures. Sur la face antérieure du tibia, proche de son extrémité distale, un petit patch de 25 mm sur 20 mm a une texture très rugueuse faite de petits tubercules, qui pourrait être associé à de l'arthrose ou à une maladie similaire. Une partie de l'astragale est restée articulée avec le tibia gauche, dissimulant en grande partie son extrémité distale (Figs.II.86A-F). Le tibia droit apparaît nettement moins déformé que le gauche. Sa surface osseuse est bien préservée, une fracture et quelques fissures sont visibles sur la partie distale de sa diaphyse. Latéralement et postérieurement, des morceaux d'os de plusieurs centimètres de long sont arrachés. Sur l'extrémité distale, la partie latérale portant les condyles est un peu érodée (Figs.II.86G-L).

Le tibia est allongé et robuste, et sa longueur équivaut à environ 75% de celle du fémur. Il est droit, de forme subrectangulaire, avec des extrémités légèrement évasées et une extrémité proximale plus massive que la distale. Comme chez tous les sauropodomorphes, l'axe principal du tibia a subi une torsion et ses extrémités proximale et distale ne se trouvent pas dans le même plan (Fig.II.86).

La surface articulaire proximale du tibia est ovale (sans considérer la crête cnémiale) et très compressée antéromédialement à postérolatéralement (Fig.II.86E). Elle est 2,6 fois plus étendue antéropostérieurement que transversalement (Tab.II.16) et son axe long s'oriente antérolatéralement à postéromédialement. La surface articulaire proximale est légèrement concave et porte une crête cnémiale et des condyles latéral et médial. En vue proximale, la crête cnémiale donne une forme très convexe, presque triangulaire, au bord antérieur de la surface articulaire. Le bord latéral de celle-ci est droit à légèrement convexe et ses bords postérieur et médial sont convexes. La crête cnémiale se projette antérolatéralement sur 4 cm environ, soit 20% de la longueur antéropostérieure de l'extrémité proximale. Le point le plus haut de la crête est proche de son extrémité proximale. En vue latérale, la crête cnémiale s'étend sur une quinzaine de centimètres le long desquels elle perd peu à peu de la hauteur, avant de se fondre avec la face antérieure du tibia. Sa surface latérale porte une concavité allongée proximodistalement qui la sépare du condyle latéral et accueille la fibula. Le condyle latéral apparaît très allongé antéropostérieurement et occupe environ 65% de la longueur de l'extrémité proximale. Il est localisé plus antérieurement que le condyle médial.

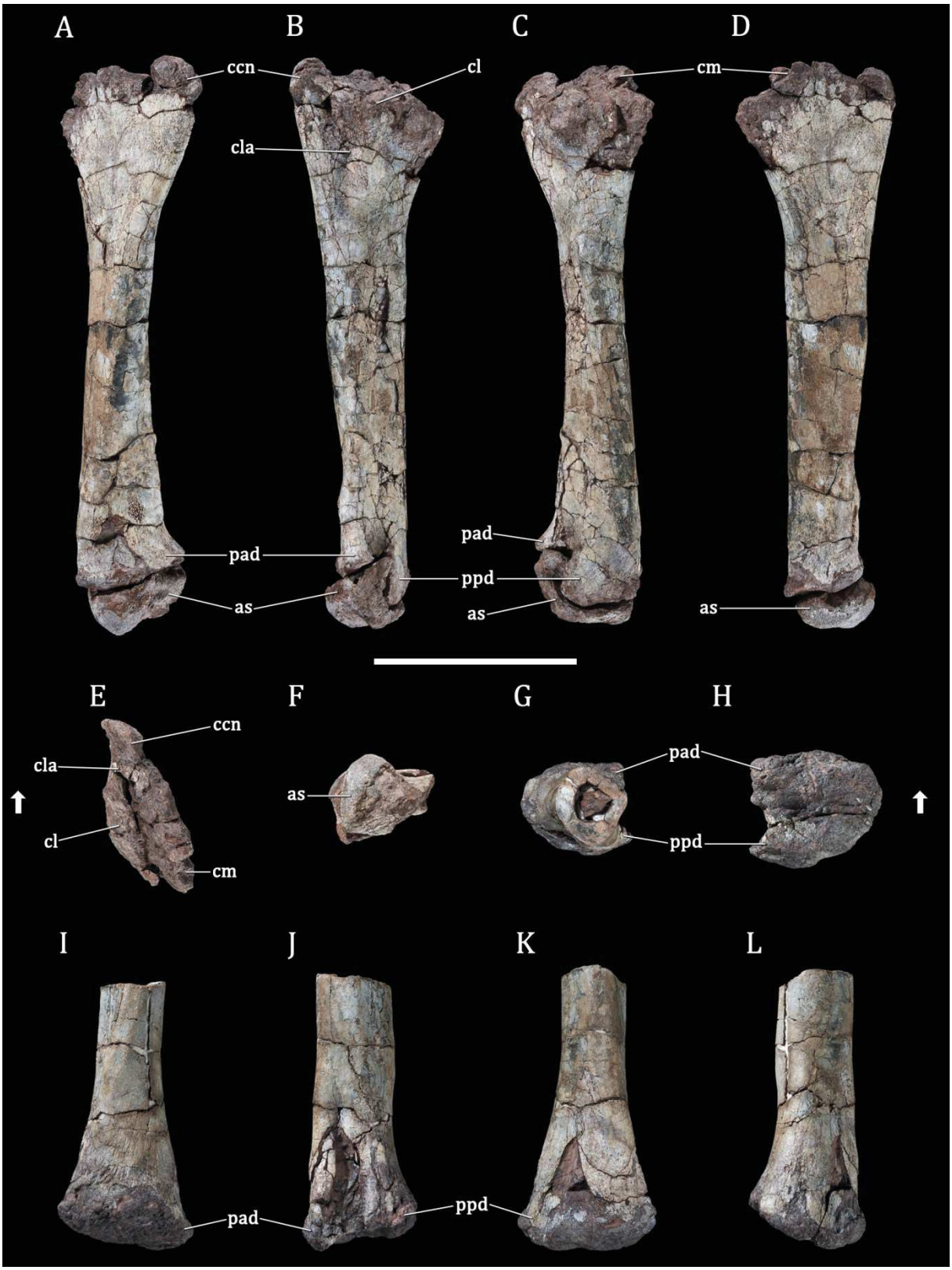


Figure II.86. Tibias gauche **[A-F]** et droit **[G-L]** du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** & **[I]** Vues antérieures. **[B]** & **[J]** Vues latérales. **[C]** & **[K]** Vues postérieures. **[D]** & **[L]** Vues médiales. **[E]** & **[G]** Vues proximales. **[F]** & **[H]** Vues distales. Échelle de 20 cm. Les flèches indiquent le bord antérieur de l'os pour **[E-H]**. Légendes : **as** : astragale – **ccn** : crête cnémiale – **cl** : condyle latéral – **cla** : concavité latérale – **cm** : condyle médial – **pad** : processus antérodistal – **ppd** : processus postérodistal.

Le condyle médial apparaît dans l'angle postéromédial de l'extrémité proximale du tibia. Il se projette plus dorsalement que le condyle latéral et semble avoir approximativement la même largeur transverse que celui-ci. La déformation du tibia rend l'extension antéropostérieure du condyle médial difficile à estimer. Le sillon intercondylaire se devine dans le coin postérolatéral de la surface articulaire proximale.

La diaphyse du tibia est longue, cylindrique et d'une épaisseur à peu près constante sur toute sa longueur. La section transverse à mi-diaphyse est subcirculaire (Fig.II.86G). La circonférence du tibia prise à mi-diaphyse correspond à 85% de la circonférence du fémur au même niveau (Tabs.II.15&16). Entre la face latérale et la face antérieure du tibia, une surface plane, délimitée de part et d'autre par de fines crêtes, est visible sur la partie centrale de la diaphyse.

L'extrémité distale du tibia est évasée. Elle est 2 fois plus large transversalement et 1,7 fois plus étendue antéropostérieurement que la diaphyse. Les processus distaux du tibia se projettent latéralement. Ils sont partiellement érodés et enfoncés sur le tibia droit. Sur le tibia gauche, le processus postérodistal est situé plus ventralement que le processus antérodistal. Ils ont tous deux une forme subtriangulaire (Fig.II.86C). La surface articulaire distale est plane avec une concavité postérolatérale qui permet d'accueillir l'astragale. En vue distale, l'extrémité distale du tibia est ovale. Ses bords médial, antérieur et postérieur sont convexes, son bord latéral apparaît fortement concave du fait de la présence des deux processus. Le coin antéromédial de l'extrémité distale forme un angle de 90° environ (Fig.II.86H). L'épaisseur antéropostérieure maximale de l'extrémité se situe au niveau du bord latéral de cette dernière, son bord médial étant plus court. La surface articulaire distale du tibia est étendue transversalement, comme chez de nombreux sauropodomorphes basaux.

Tableau II.16. Mesures (mm) des tibias du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur proximodistale maximale – **l** : largeur transverse – **e** : épaisseur antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise à mi-diaphyse) – ***** : structure nettement déformée – **-** : non applicable.

		PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL	
Tibia	L	l	e	l	e	C	l	e
gauche	530	75*	197*	53*	79*	218	114*	75*
droit	>260	-	-	67	67	220	140	117

Fibula.

La fibula gauche du spécimen d'Ha Noosi est la seule à avoir été conservée. Dans l'ensemble, elle est relativement bien préservée et semble peu déformée par rapport au tibia qui lui est associé. Sa surface osseuse est bien conservée, même si quatre petits fragments manquent, laissant apparaître le cortex de l'os. Une fracture et de nombreuses petites fissures sont visibles sur la diaphyse. Au

niveau de l'extrémité distale de la fibula, une partie du calcanéum a été trouvée en articulation avec la surface articulaire distale de l'os (Fig.II.87).

La fibula est un os allongé (505 mm) et très fin. En longueur, elle représente 95% du tibia et sa circonférence équivaut à 60% de celle du tibia (Tabs.II.16&17). L'os ayant subi une torsion, les extrémités proximale et distale ne sont pas dans le même plan.

Comme chez pratiquement tous les sauropodomorphes, l'extrémité proximale de la fibula est la partie la plus étendue antéropostérieurement de l'os. En vues médiale et latérale, elle apparaît subtriangulaire (Figs.II.87A&D). Sa surface latérale est légèrement convexe et sa surface médiale est légèrement concave. Cette dernière présente une texture rugueuse, liée à son articulation avec le tibia. Au centre de la surface, un tubercule proximomédial ovoïde de quelques millimètres de haut est visible. On l'observe aussi chez *Aardonyx*, *Antetonitrus*, *Coloradisaurus* ou *Ruehleia*. En vue proximale, la surface articulaire de la fibula a une forme subovale et porte une petite tubérosité antérieure. Sa largeur transverse représente 33% de son extension antéropostérieure. Le bord latéral de l'extrémité est convexe et son bord médial est concave (Fig.II.87E). La surface articulaire où vient s'articuler le fémur est lisse et légèrement convexe en vue latérale.

La diaphyse de la fibula est droite avec des bords subparallèles en vues médiale et latérale. Son extension antéropostérieure diminue distalement, passant de 58 mm sous l'extrémité proximale, à 38 mm au-dessus de l'extrémité distale (Figs.II.87B&D). En vues antérieure et postérieure, les marges sont également subparallèles, mais la latérale est légèrement convexe tandis que la médiale est légèrement concave. La diaphyse gagne environ 10 mm entre son extrémité proximale et la distale (Figs.II.87A&C). À mi-diaphyse, la section transverse de la fibula est elliptique, car légèrement plus étendue antéropostérieurement que transversalement (Tab.II.17). Dans la zone antérolatérale de la diaphyse, à une vingtaine de centimètres de l'extrémité proximale de l'os, une rugosité très légère, correspondant sans doute au point d'insertion du muscle *iliofibularis*, est présente. Sur la face médiale de la diaphyse, deux concavités longitudinales sont visibles. La plus proximale se trouve à une vingtaine de centimètres de la marge proximale de la fibula. Elle fait environ 50 mm de longueur proximodistale et est bordée par un bourrelet postérieur. La seconde concavité débute sous la précédente et s'étend sur un peu plus d'une dizaine de centimètres. Elle est bordée postérieurement par un bourrelet et antérieurement par une crête.

L'extrémité distale de la fibula est bien moins développée que son extrémité proximale. Sa face latérale est convexe et sa face médiale porte deux concavités bordées par deux crêtes relativement hautes. Ces dernières se fondent dans le bord distal de la fibula (Fig.II.87D). En vue distale, l'extrémité de la fibula est circulaire, sa largeur transverse et son extension antéropostérieure sont presque égales (Fig.II.87F).

Tableau II.17. Mesures (mm) de la fibula gauche du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur proximodistale maximale – **l** : largeur transverse maximale – **e** : extension antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise à mi-diaphyse).

		PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL	
Fibula	L	l	e	l	e	C	l	e
gauche	520	35	107	35	44	130	57	54

Figure II.87. Fibula gauche du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale sans et avec le calcanéum en articulation. Échelle de 20 cm. Légendes : **cal** : calcanéum.

Astragale.

La moitié médiale de l'astragale gauche est conservée en articulation avec le tibia chez le spécimen d'Ha Noosi. L'os est cassé net au niveau des processus distaux du tibia et, tout comme ce dernier, déformé. La surface osseuse de l'astragale n'est pas particulièrement bien conservée et sa partie

distale est très érodée. La surface proximale de l'astragale est dissimulée par le tibia donc aucune structure précise n'y est observable (Figs.II.86A-F).

La partie préservée de l'astragale est quadrangulaire, elle fait 85 mm de large antéropostérieurement, pour 93 mm de longueur transverse (Fig.II.86F).

La marge médiale de l'astragale est complète, elle est convexe et mesure environ 45 mm de haut. Plus latéralement, au niveau où l'astragale est cassé, sa hauteur dorsoventrale est de 25 mm. Cela se retrouve souvent chez les sauropodomorphes basaux, comme chez *Plateosaurus* (MB.R.4427), où la marge médiale de l'astragale est la plus épaisse dorsoventralement. La surface distale de l'astragale est légèrement convexe. Antérieurement, la partie la plus médiale du processus ascendant est conservée. Elle est haute d'environ 40 mm et sa face postérieure concave accueille le processus postéroventral du tibia. La face antérieure du processus ascendant est recouverte sur sa partie la plus dorsale par le processus antéroventral du tibia (Fig.II.86B).

Calcanéum.

Le calcanéum gauche est pratiquement complet, un seul fragment d'os manque sur sa partie antérodorsale. Sa surface osseuse est mal préservée, particulièrement sur sa face latérale.

Le calcanéum est un os de petite taille, sa longueur antéropostérieure maximale est de 92 mm et sa largeur transverse maximale de 32 mm. En vues latérale et médiale, le calcanéum est subtriangulaire avec des bords convexes, sa hauteur proximodistale représente 48% de sa longueur antéropostérieure. La surface latérale du calcanéum sur laquelle la fibula vient s'appuyer est la plus mal conservée, mais apparaît plane. La surface médiale de l'os est concave antérieurement et convexe postérieurement du fait d'une protubérance sur sa marge postéroventrale. En vue distale, le calcanéum est subovale avec des bords latéral et médial sigmoïdes. Sa surface distale est très légèrement convexe (Fig.II.87F).

Pied.

Les pieds du spécimen d'Ha Noosi n'ont pas été tous deux préservés en articulation. Le pied gauche est le plus complet et a été trouvé entièrement articulé. Seule une partie du doigt V est manquante. La déformation subie par le pied semble beaucoup moins importante que celle enregistrée sur la main. La surface osseuse est très bien conservée, les parties les plus abîmées sont les zones proximales des métatarsiens II à IV. *In situ*, le pied a été retrouvé à plat, replié sous le tibia et la fibula, posé sur sa face ventrale. Le pied gauche du spécimen d'Ha Noosi a été préservé avec un tarsien distal, cinq métatarsiens et 14 phalanges (Figs.II.88&89). Le second tarsien distal a été retrouvé isolé avec les fragments du pied droit.

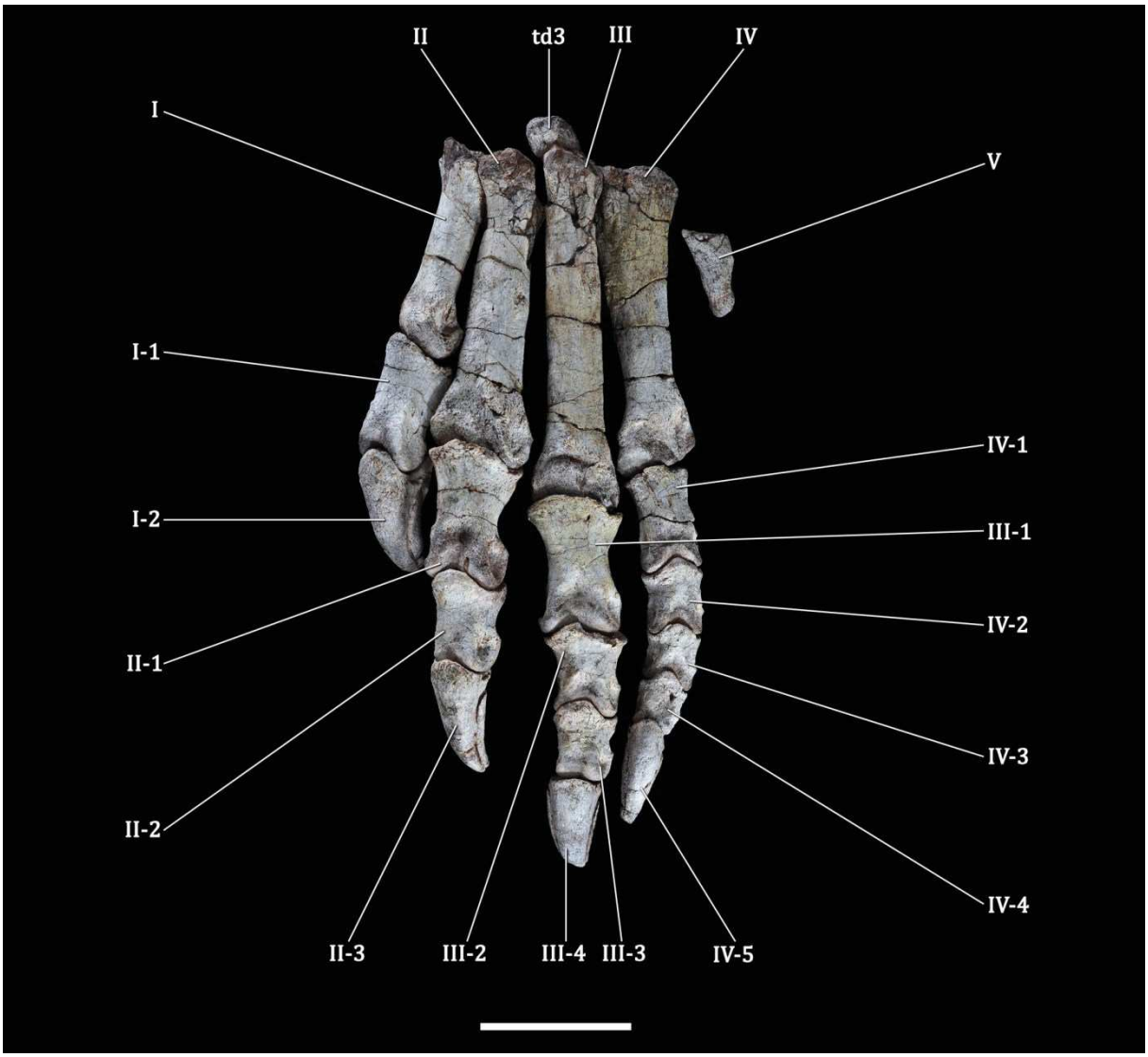


Figure II.88. Pied gauche articulé du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400) en vue dorsale. Échelle de 10 cm. Légendes : **td3** : tarsien distal 3 – **I-V** : métatarsiens I à V – **I-X** : phalange X du doigt I.

Plusieurs prosauropodes ont été retrouvés avec des tarsiens distaux en place, dont *Adeopapposaurus*, *Massospondylus*, *Plateosaurus* ou *Seitaad*. Jusqu'à récemment, il était généralement admis que les sauropodomorphes basaux disposaient de deux tarsiens distaux ossifiés au plus (Galton & Upchurch 2004 ; Bonnan 2005). C'est en effet ce qui est observé chez *Adeopapposaurus*, *Blikanasaurus, Glacialisaurus*, *Leyesaurus* et *Seitaad*. Cependant, des spécimens de *Mussaurus* (MLP61-III-20-22) et de *Plateosaurus* (MB.R.4404) conservent respectivement quatre et trois tarsiens distaux. Lorsque les éléments sont en place, il est aisé d'identifier les tarsiens distaux étant donné qu'ils se situent au niveau des extrémités proximales des métatarsiens correspondants (Sertich & Loewen 2010 : fig. 10 ; Sereno et al. 2013 : fig. 89). Lorsqu'ils ne sont pas en place, ils sont rarement identifiés, car aucun n'a une forme caractéristique.

Figure II.89. Pied gauche articulé du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue ventrale. **[B]** Vue proximale. Échelle de 10 cm.

Chez le spécimen d'Ha Noosi, le tarsien distal en contact avec le métatarsien III gauche est identifié comme un tarsien distal 3. Il mesure 47 mm de haut pour 40 mm de largeur transverse et apparaît subovale en vue proximale avec un axe long légèrement oblique (Fig.II.90B). Sa surface articulaire proximale est érodée. La partie proximale du métatarsien III est très abîmée, il est donc possible que la forme du tarsien distal ait été impactée. En comparaison des tarsiens distaux 3 d'*Adeopapposaurus* ou *Plateosaurus*, celui du spécimen d'Ha Noosi est moins étendu transversalement et plus épais proximodistalement. En vue latérale, la surface proximale du tarsien distal 3 est fortement convexe et sa surface distale, articulée au métatarsien III, semble être plane à légèrement concave.

Le tarsien isolé retrouvé avec les éléments du pied droit ne peut pas être identifié avec certitude. Il est complet, bien préservé et présente une forme particulière. Grâce au tarse partiellement préservé du côté gauche du squelette, nous pouvons affirmer qu'il ne s'agit pas du tarsien distal 3. Si l'on suppose que le spécimen d'Ha Noosi avait trois à quatre tarsiens distaux, comme c'est observé chez certains genres de prosauropodes, le tarsien isolé peut correspondre à un tarsien distal 1, 2 ou 4. En prenant en compte que le tarsien était associé au pied droit, duquel on a essentiellement retrouvé des éléments des doigts I à III, et que la forme se rapproche énormément du tarsien distal 1 de *Plateosaurus* (MB.R.4404), nous supposons que cet élément correspond probablement à un tarsien

distal 1 ou 2. Le tarsien distal médial a une forme subtriangulaire. Une de ses faces (potentiellement sa face distale) est plane, l'autre surface est convexe. Un de ses trois bords présente un sillon percé de deux profonds foramens à ses extrémités. Le second bord présente une concavité marquée dotée d'une texture rugueuse, et percée d'un profond foramen à une extrémité. Le troisième bord de l'os est légèrement concave.

Le pied du spécimen d'Ha Noosi a une morphologie assez gracile (Fig.II.88). En effet, ses doigts, et particulièrement ses métatarsiens, apparaissent plus fins et allongés que ceux de *Blikanasaurus*, *Melanorosaurus* (NM QR1551 & NM QR3314) ou *Mussaurus* et se rapprochent davantage, en proportion, de ceux d'*Adeopapposaurus*.

Les métatarsiens s'articulent au niveau de leurs extrémités proximales, la zone proximolatérale du métatarsien le plus médial étant en contact avec la partie proximomédiale du suivant. Les zones de contact s'étendent sur approximativement 20% de la longueur de chaque métatarsien (Fig.II.88).

Le métatarsien I est court, mais reste malgré tout bien plus long que large. Sa largeur proximale représente 23% de sa longueur totale (Tab.II.18). En articulation, son orientation est particulière, car il s'agit du seul métatarsien à avoir subi une légère torsion autour de son axe proximodistal. Ainsi, la face dorsale du métatarsien I est orientée dorsomédialement et sa face latérale dorsolatéralement. L'articulation avec le métatarsien II se fait donc à cheval sur les surfaces latérale et ventrale du métatarsien I. En vue dorsale, la marge proximale du métatarsien I est droite et ses bords médial et latéral sont légèrement concaves. En vue latérale, les bords dorsal et ventral du métatarsien I sont légèrement concaves également (Fig.II.90A). En vue proximale, on observe que la surface articulaire proximale est un peu érodée et de forme ovale (Fig.II.90B). Toute la marge ventromédiale de l'os est en contact avec le métatarsien II. La diaphyse du métatarsien I a une section transverse subcirculaire. En vue dorsale, ses marges sont droites et subparallèles. La largeur minimale de la diaphyse représente 85% de la largeur de l'extrémité proximale de l'os. L'extrémité distale du métatarsien I est formée de deux condyles distaux asymétriques qui portent chacun une fosse ligamentaire peu profonde. Le condyle latéral se projette plus antérieurement que le médial. Sur le condyle latéral, le ginglymus n'est pas beaucoup plus développé ventralement que dorsalement, alors qu'il l'est sur le condyle médial. Dorsalement, aucun sillon ne marque la séparation entre les condyles (Fig.II.88).

Le métatarsien II est 1,5 fois plus long que le métatarsien I. Sur sa partie proximale, les faces ventrale et latérale de l'os sont enfoncées et son coin latéroventral est cassé. La largeur de l'extrémité proximale ne peut qu'être estimée, mais représentait sans doute 25 à 30% de la longueur de l'os (Tab.II.18). En vue dorsale, les bords latéral et médial du métatarsien II sont légèrement concaves. La zone proximomédiale du métatarsien II est concave pour accueillir le métatarsien I. La partie proximale de la surface latérale de l'os devait également être concave pour s'articuler avec le métatarsien III, mais son mauvais état ne permet pas de l'affirmer. En vue latérale, les bords dorsal et

ventral du métatarsien II sont légèrement concaves (Fig.II.90A). La marge proximale, bien que très érodée, apparaît concave. En vue proximale, la surface articulaire proximale a une forme de sablier. Sa bordure dorsale est moins étendue transversalement que sa bordure ventrale (Fig.II.90B). La diaphyse du métatarsien II est droite avec des bords subparallèles. Elle est elliptique en section transverse, sa largeur transverse étant supérieure à sa hauteur dorsoventrale. Les deux condyles portés par l'extrémité distale du métatarsien sont séparés par un léger sillon distal. La fosse ligamentaire est peu profonde du côté latéral et presque invisible du côté médial. Comme sur le métatarsien I, le ginglymus s'étend plus ventralement du côté médial que du côté latéral.

Le métatarsien III est l'élément le plus long du métatarse, sa largeur proximale représente 16% de sa longueur totale (Tab.II.18). Le ratio de sa longueur sur celle du tibia est de 47%. Les bords latéral et médial de l'os et ses bords dorsal et ventral sont très légèrement concaves, mais de manière encore moins marquée que sur les autres métatarsiens. Le métatarsien III s'insère contre le métatarsien II via sa surface proximomédiale plane, et recouvre partiellement le métatarsien IV par l'intermédiaire de sa surface proximolatérale qui semble plane à légèrement concave. La partie proximale de l'os est abîmée et partiellement dissimulée par le tarsien distal 3 en vue proximale. Elle semble cependant être subtriangulaire, avec une moitié ventrale bien plus fine que sa moitié dorsale. La diaphyse est droite avec des bords subparallèles et une section transverse elliptique. Les deux condyles distaux sont séparés par une légère concavité distale. Leurs fosses ligamentaires sont très peu profondes. Une fosse en demi-lune est présente sur la face dorsale du métatarsien III juste en arrière des condyles distaux (Fig.II.88).

Le métatarsien IV fait pratiquement la même longueur que le métatarsien II. Son extrémité proximale est plus étendue transversalement que sur les autres métatarsiens, puisqu'elle représente 30% de la longueur totale de l'os (Tab.II.18). En vue dorsale, on observe que l'extrémité distale est un peu moins étendue transversalement que la proximale et que les bords médial et latéral de l'os sont concaves. En vue latérale, les bords dorsal et ventral du métatarsien IV sont légèrement concaves. Ses extrémités sont à peu près aussi développées l'une que l'autre dorsoventralement (Fig.II.90A). La surface proximomédiale du métatarsien IV qui entre en contact avec le métatarsien III est délimitée latéralement par une petite crête dorsale, bien visible en vue proximale. La surface articulaire proximale du métatarsien IV a un contour triangulaire avec, contrairement au métatarsien III, un axe long transverse et un bord ventral concave (Fig.II.90B). La diaphyse a des bords concaves et sa partie la plus fine transversalement se trouve à 6 cm de l'extrémité distale de l'os. Proximalement à ce point, la diaphyse va en s'élargissant transversalement. Sa section transverse est elliptique à très fortement elliptique, sur la zone la plus proximale de la diaphyse. L'extrémité distale du métatarsien IV est asymétrique. Comme sur le métatarsien I, ses condyles distaux sont peu individualisés. Le

condyle distal médial se projette plus distalement que le condyle distal latéral (Fig.II.88). La fosse ligamentaire est peu profonde du côté latéral de l'os et presque invisible du côté médial.

Le métatarsien V est le seul élément du métatarse à être incomplet, seule la moitié distale de l'os est préservée. La position dans laquelle l'os a été retrouvé, qui semble être sa position en articulation, et la longueur des métatarsiens V chez les autres genres de prosauropodes, permettent d'estimer la longueur du métatarsien V à environ 110 mm. En vue dorsale, le bord médial de l'os est concave et son bord latéral est convexe. En vue latérale, le bord dorsal du métatarsien V est légèrement concave et son bord ventral est légèrement convexe (Fig.II.90A). La diaphyse passe de 22 mm de largeur transverse à 32 mm à l'endroit où l'os est cassé. L'extrémité distale du métatarsien V est arrondie, convexe en vues dorsale et latérale et subcirculaire en vue distale. On ne discerne pas de condyles distaux ou de fosses ligamentaires sur celle-ci.

Figure II.90. Doigts du pied gauche du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue latérale. **[B]** Vue proximale. Échelle de 10 cm. Les zones grisées indiquent l'articulation d'un autre os sur le doigt ciblé.

La formule phalangienne du pied du spécimen d'Ha Noosi est 2-3-4-5-(1?). En effet, 14 phalanges, et non 15, ont été conservées. Le pied complet est en articulation et le doigt V, le plus latéral, est le seul à ne pas disposer de phalange (Figs.II.88-90). La position et la taille du doigt V et l'incomplétude du métatarsien laissent supposer qu'une éventuelle phalange pourrait ne pas avoir été préservée. Qui

plus est, une phalange V-1 est observée chez de nombreux taxons de prosauropodes, comme *Coloradisaurus*, *Plateosaurus* ou *Yunnanosaurus* (IVPP V94). Une formule phalangienne identique est connue chez *Adeopapposaurus, Lufengosaurus* et *Plateosaurus*.

Le doigt I est le plus robuste du pied. La phalange I-1 s'articule sur le métatarsien I. Elle est un peu plus large transversalement que ce dernier et beaucoup plus courte. Elle est également moins allongée que les premières phalanges des doigts II et III (Tab.II.18). La phalange I-1 est plus haute dorventralement que toutes les autres phalanges non unguéales du pied. Sa surface articulaire proximale est fortement concave, elle porte des processus intercondylaires dorsal et ventral à peu près de même longueur. Du fait de la rotation du métatarsien I, la phalange I-1 est légèrement asymétrique. Ainsi, en vue dorsale, on distingue une grande partie de sa surface latérale, mais absolument pas sa surface médiale. En vue latérale, les marges dorsale et ventrale de la phalange sont concaves et ses condyles distaux bien développés. Le ginglymus présente un développement relativement similaire ventralement et dorsalement (Fig.II.90A). Comme c'était déjà le cas sur la main, la griffe du doigt I est la plus grande phalange du pied. Elle est courbée et porte une surface articulaire proximale fortement concave. Comme sur la phalange I-1, sa surface latérale, dotée d'un sillon nourricier relativement profond, est partiellement visible en vue dorsale (Fig.II.88). Du côté médial de la griffe, le sillon nourricier est très peu marqué.

Des fosses collatérales sont visibles sur toutes les phalanges des doigts I à IV. Elles présentent la même profondeur des deux côtés des phalanges, mais semblent un peu plus profondes sur les éléments les plus distaux. Toutes les phalanges non unguéales des doigts II à IV du pied ont une forme similaire, elles sont toutes plus longues que larges. Elles mesurent entre 94 et 43 mm de long (Tab.II.18). Leur surface articulaire proximale est fortement concave, et elle porte des processus intercondylaires dorsal et ventral qui ont un développement identique sur une même phalange. Sur les phalanges les plus distales, les processus intercondylaires sont plus étendus proximalement. L'extrémité proximale des phalanges non unguéales est plus étendue dorsoventralement que leur extrémité distale. Le bord dorsal de l'os est toujours légèrement concave et son bord ventral fortement concave. Le ginglymus présente un développement ventral et dorsal à peu près identique (Fig.II.90A). En vue dorsale, les phalanges non unguéales des doigts II à IV ont des marges latérale et médiale concaves. Distalement, les condyles distaux sont bien séparés par un sillon distal. À l'arrière de ce dernier, la face dorsale des phalanges porte une fosse marquée sur les phalanges les plus proximales et peu visible sur les plus distales (Fig.II.88).

La phalange II-1 mesure 41% de la longueur du métatarsien II. Il s'agit de la plus grosse phalange non unguéale du pied (Tab.II.18). Sa diaphyse est un peu plus fine que la diaphyse de ce dernier. La phalange II-2 est articulée à la II-1, mais désolidarisée de la phalange unguéale qui suit. La griffe du doigt II est moins courbée que celle du doigt I. Elle a un sillon nourricier nettement plus marqué sur

sa face latérale. La longueur des griffes I et II est pratiquement équivalente. En articulation, le doigt II représente 1,4 fois la longueur du doigt I (Tab.II.18 ; Figs.II.88&89).

Le doigt III est le plus long doigt du pied (Tab.II.18 ; Figs.II.88&89). Les trois phalanges non unguéales du doigt III ont des surfaces articulaires proximales subovales, avec un axe long transverse. Sur le doigt II, ces mêmes surfaces ont une hauteur supérieure à leur largeur transverse. La phalange III-1 représente 37% de la longueur du métatarsien III. Les phalanges III-2 et III-3 sont plus petites que la III-1 longitudinalement et transversalement. La griffe du doigt III présente une courbure similaire à celle du doigt II et équivaut à 80% de la longueur de celle-ci. Là encore, le sillon nourricier est plus profond sur la face latérale de la griffe (Fig.II.90A).

Le doigt IV est un peu plus long que le doigt II (Tab.II.18 ; Figs.II.88&89). Les phalanges non unguéales du doigt IV sont toutes articulées en un seul bloc. La phalange IV-1 représente 32% de la longueur du métatarsien IV. La phalange IV-4 est la plus petite du pied en l'absence de phalanges sur le doigt V (Tab.II.18). La griffe du doigt IV est très similaire aux griffes II et III. En longueur, elle fait environ 85% de celle du doigt III. Comme sur les autres griffes, sa surface articulaire proximale est ovale avec un axe long dorsoventral et une surface concave. Elle est divisée en deux par une petite crête qui vient s'insérer dans le sillon qui sépare les condyles distaux de la phalange IV-4. Contrairement aux autres doigts qui sont relativement droits, le doigt IV est recourbé médialement, comme chez *Adeopapposaurus*, *Lufengosaurus* et *Mussaurus*.

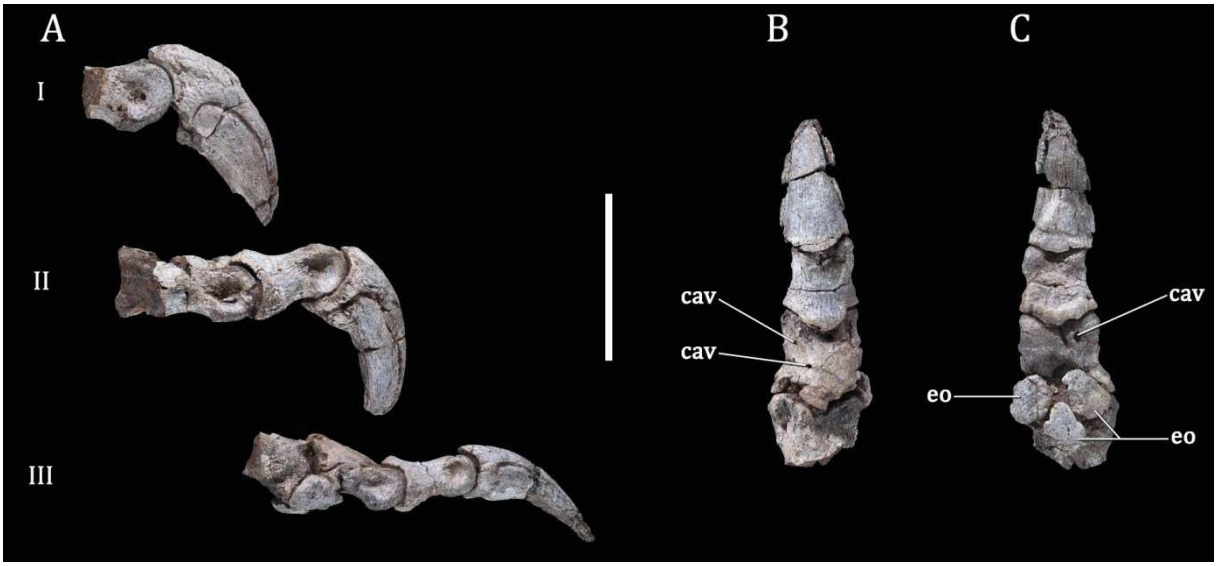


Figure II.91. Doigts du pied droit du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). **[A]** Vue latérale. **[B]** Doigt III en vue dorsale. **[C]** Doigt III en vue ventrale. Échelle de 10 cm. Légendes : **cav** : cavité pathologique – **eo** : excroissance osseuse pathologique.

Sur les phalanges du doigt III du pied droit, des cavités qui pourraient être d'origine pathologique sont visibles (Figs.II.91B&C). Encore plus remarquable, les phalanges III-1 et III-2 sont très abîmées au niveau de leur articulation et, sur leur face ventrale, trois grandes excroissances osseuses, indiquant peut-être que les os se sont ressoudés, sont visibles (Fig.II.91C). Étant donné le mauvais état de la surface osseuse autour de cette zone et des cavités présentes jusqu'à la phalange III-3, il ne s'agit probablement pas d'une fracture, mais plus vraisemblablement d'une forme d'arthrose ou d'une pathologie similaire.

Tableau II.18. Mesures (mm) des éléments des pieds du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES400). Abréviations : **L** : longueur – **lp** : largeur proximale transverse – **-** : non applicable – **?** : élément cassé ou absent.

Pied		**Métatarsien**		**Phalange 1**	**Phalange 2**	**Phalange 3**	**Phalange 4**	**Griffe**	**Doigt articulé**
		L	lp	L	L	L		L	
Gauche	Doigt I	155	35	90	-	-	-	100	305
	Doigt II	230	>60	94	63	-	-	97	440
	Doigt III	250	41	92	64	56	-	77	500
	Doigt IV	225	68	71	55	47	43	66	465
	Doigt V	>67	?	?	-	-	-	-	?
Droit	Doigt I	?	?	?	-	-	-	110	?
	Doigt II	?	?	>82	65	-	-	90	?
	Doigt III	?	?	?	64	53	-	80	?

6. RECONSTITUTION

Nous proposons dans cette partie une reconstitution du crâne et du squelette du prosauropode d'Ha Noosi dessinée à partir des os originaux. Le crâne a été réalisé à partir du modèle rétrodéformé. Le contour des os est le plus fidèle possible au spécimen original, et seule la partie la plus dorsale de la mandibule a été ajoutée, étant donné qu'elle est dissimulée sous le crâne. Les anneaux sclérotiques ont également été ajoutés (Fig.II.92A).

La reconstitution du squelette complet est proposée à partir de tous les os conservés du spécimen d'Ha Noosi. Pour le crâne et les vertèbres, les proportions après rétrodéformation ont été prises en compte. Tous les éléments manquants, vertèbres sacrées, caudales, ilion et ischion ont été repris de la reconstitution du squelette de *Massospondylus carinatus* par Scott Hartman (Fig.II.92B).

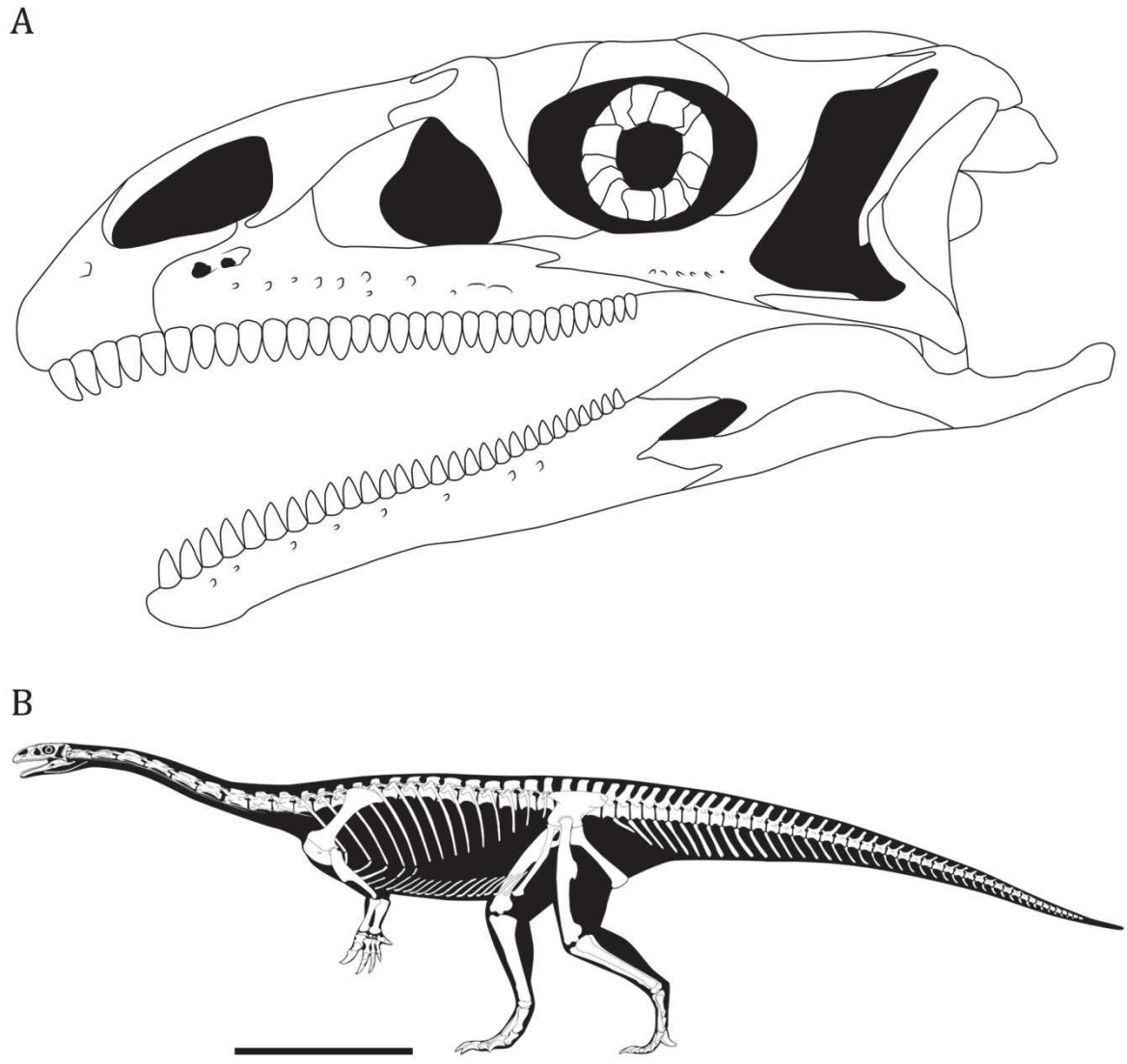


Figure II.92. Reconstitutions du prosauropode d'Ha Noosi. **[A]** Crâne du spécimen basé sur le modèle rétrodéformé. **[B]** Squelette complet. Les éléments manquants sur le spécimen original sont proposés sur la base de la reconstitution de *Massospondylus carinatus* de Scott Hartman, 2014 (version agrandie en annexe 1). Échelle de 1 m pour **[B]**.

II. LE PROSAUROPODE DE MAPHUTSENG

1. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Dinosauria Owen 1842

Saurischia Seeley 1887

Sauropodomorpha Huene 1932

Sauropodiformes Sereno 2005

gen. nov., sp. nov.

1956 "forme nouvelle de Prosauropode " ; Ellenberger & Ellenberger 1956a : p. 100

1960 "Prosauropode quadrupède (voisin de *Melanorosaurus* ou *Euskelosaurus*)" ; Ellenberger & Ellenberger 1960 : p. 236

1964 *Euskelosaurus* Huxley 1866 ; Ellenberger et al. 1964 : p. 326

1965 Melanosauridae indet. ; Charig et al. 1965 : p. 201

1966 *Euskelosaurus browni* Huxley 1866 ; Ellenberger & Ginsburg 1966 : p. 1944

1970 *Thotobolosaurus mabeatae* Ellenberger 1970, *nomen nudum* ; Ellenberger 1970 : p. 345

1993 *Euskelosaurus* Huxley 1866 ; Gauffre 1993a : p. 147

1996 *Kholumolumosaurus ellenbergerorum* Gauffre 1996, *nomen nudum* ; Gauffre 1996 : p. 38

2003 *Euskelosaurus* Huxley 1866 ; de Ricqlès et al. 2003 : p. 72

2004 Plateosauridae indet. ; Knoll 2004 : p. 79

2014 "Bloem Dino" ; McPhee et al. 2014 : p. 157

2016 "Maphutseng dinosaur" ; Peyre de Fabrègues & Allain 2016 : p. 2

Diagnose. Sauropodomorphe basal possédant la combinaison de caractères unique suivante : tibia très court et robuste (ratio de la circonférence sur la longueur de 53%, mis à part *Antetonitrus* et *Blikanasaurus*, tous les autres sauropodomorphes basaux ont des ratios < 49%) avec une diaphyse qui s'affine distalement en vues latérale et médiale et dont les bords antérieur et postérieur sont droits, métatarsien IV plus allongé relativement au tibia que chez *Blikanasaurus* et avec une extrémité proximale plus large transversalement et moins étendue antéropostérieurement que chez ce dernier.

Holotype. MNHN.F.LES381. Deux membres postérieurs incomplets provenant d'un même individu et composés de : un métatarsien IV droit incomplet (MNHN.F.LES381a) ; trois phalanges unguéales droites incomplètes (MNHN.F.LES381b, d, e) ; un métatarsien IV gauche (MNHN.F.LES381c, Tab.II.34, Fig.II.111) ; quatre phalanges droites incomplètes (MNHN.F.LES381f, g, k, l) ; un métatarsien I

incomplet (MNHN.F.LES381h) ; fragments proximal et distal d'un métatarsien II gauche (MNHN.F.LES381i, j) ; un tibia droit complet (MNHN.F.LES381m, Tab.II.32, Fig.II.109).

Matériel rapporté. Matériel provenant d'individus multiples et illustré en partie par Gauffre (1996) : un postorbitaire gauche incomplet (MNHN.F.LES153) ; un postorbitaire droit incomplet (MNHN.F.LES54) ; une cervicale postérieure (MNHN.F.LES169) ; un arc neural de dorsale antérieure incomplet (MNHN.F.LES397) ; une dorsale moyenne incomplète (MNHN.F.LES32) ; une vertèbre sacrée (MNHN.F.LES155) ; deux caudales antérieures incomplètes MNHN.F.LES168, 376) ; une scapula gauche (MNHN.F.LES386) ; un humérus gauche (MNHN.F.LES379) ; une ulna droite (MNHN.F.LES159) ; un radius droit (MNHN.F.LES147) ; un métacarpien I droit (MNHN.F.LES26) ; un métacarpien II gauche (MNHN.F.LES92) ; un métacarpien III droit (MNHN.F.LES93) ; un métacarpien IV droit incomplet (MNHN.F.LES76) ; une phalange I-1 gauche (MNHN.F.LES29) ; un ilion droit (MNHN.F.LES375a) ; un pubis gauche (MNHN.F.LES378) ; un ischion gauche incomplet (MNHN.F.LES152) ; un fémur droit (MNHN.F.LES394) ; une fibula droite (MNHN.F.LES374) ; un métatarsien I gauche (MNHN.F.LES89) ; un métatarsien II gauche (MNHN.F.LES81) ; un métatarsien III gauche (MNHN.F.LES82) ; un métatarsien V gauche (MNHN.F.LES77).

Tabs.II.19-34, Figs.II.93-111.

Localité type. Maphutseng, District de Mohale's Hoek, Lesotho.

Horizon type. Formation de l'Elliot inférieure, Trias supérieur.

Faune associée. Théropodes ("Dinosauriens carnivores", Ellenberger & Ellenberger 1956b : p. 793)

2. CRÂNE

Postorbitaire

Deux postorbitaires proviennent du bone bed de Maphutseng : un postorbitaire gauche (MNHN.F.LES153) et un droit (MNHN.F.LES54), tous deux incomplets. À en juger par la différence de taille, les deux os n'appartiennent pas au même individu. Le postorbitaire gauche est le plus complet, il comporte la majorité du processus ventral et les deux tiers du processus antérieur. Le processus postérieur est cassé à la base (Figs.II.93A&B). Sur le postorbitaire droit, à l'inverse, on observe la majorité du processus postérieur, mais seulement la moitié du processus antérieur et la base du processus ventral, celui-ci étant cassé (Figs.II.93C&D). Sur la partie préservée des os, aucune différence majeure n'est observable par rapport au spécimen d'Ha Noosi. La seule différence notable est dans la taille des os. Ainsi, le processus ventral incomplet du postorbitaire gauche de Maphutseng est plus grand que celui, complet, du spécimen d'Ha Noosi et également plus large à mi-diaphyse. On se rend également compte des différences de proportions en observant le postorbitaire droit de

Maphutseng, dont le processus postérieur est à peu près aussi haut dorsoventralement que celui d'Ha Noosi, mais bien plus allongé.

Le postorbitaire est un os robuste et triradié, situé entre l'orbite, la fenêtre infratemporale et la fenêtre supratemporale. Comme chez le spécimen d'Ha Noosi, il n'y a pas de décrochement marqué entre les processus antérieur et postérieur en vue latérale. Le bord dorsal du postorbitaire est concave malgré tout. Le processus antérieur du postorbitaire est large transversalement et on distingue, sur les faces dorsale et ventrale du postorbitaire gauche, une partie des facettes d'articulation pour le frontal. La face médiale du processus présente une dépression qui devait probablement accueillir le pariétal. La face latérale du processus est fortement convexe dorsoventralement et longitudinalement. Une petite dépression sur la partie dorsomédiale du processus antérieur laisse penser qu'il participe à la fosse supratemporale. Le bord antérieur du postorbitaire forme, avec son processus ventral, la marge postérodorsale de l'orbite. Celle-ci va en s'épaississant transversalement dorsalement et son bord latéral présente une texture rugueuse.

Figure II.93. Postorbitaires du prosauropode de Maphutseng. **[A]** Postorbitaire gauche (MNHN.F.LES153) en vue latérale. **[B]** Postorbitaire gauche (MNHN.F.LES153) en vue médiale. **[C]** Postorbitaire droit (MNHN.F.LES54) en vue latérale. **[D]** Postorbitaire droit (MNHN.F.LES54) en vue médiale. Échelle de 5 cm.

En vue latérale, le processus ventral est recourbé vers l'avant. L'absence de sa partie distale empêche de voir s'il s'affine à son extrémité. L'épaisseur transverse du processus ventral équivaut à environ 60% de sa largeur antéropostérieure. Le bord postérieur postérieur du processus étant partiellement cassé, la facette d'articulation pour le jugal n'est pas visible.

Le processus postérieur du postorbitaire est fin en vue latérale comme en vue dorsale (Fig.II.93C). Contrairement au processus ventral, il est rectiligne. La partie préservée sur le postorbitaire droit semble correspondre à la moitié du processus, en tenant compte des proportions. Elle forme une fine baguette dont les faces médiale et latérale sont plates. Le processus, dont la moitié la plus distale est absente, ne semble pas s'affiner.

3. SQUELETTE AXIAL

Vertèbre cervicale

Cervicale postérieure (C10?) [MNHN.F.LES169].

Une seule vertèbre cervicale a été retrouvée sur le site de Maphutseng. Contrairement aux cervicales d'Ha Noosi, elle n'a subi aucune déformation visible. Le centrum est amphicoele avec des surfaces latérales légèrement creusées, mais non pneumatisées. De même, l'arc neural porte des lames peu développées, preuves d'une faible pneumatisation (Fig.II.94).

La vertèbre est nettement plus haute que la dernière cervicale du spécimen d'Ha Noosi. L'allongement du centrum (rapport de la longueur ventrale du centrum sur sa hauteur antérieure) est de 1,22 (Tab.II.19). En vue postérieure, le centrum est approximativement aussi large que haut. En vue ventrale, il présente une constriction médiane marquée et possède une quille ventrale dont la bordure distale est érodée. La quille s'étend sur toute la longueur du centrum (Fig.II.94F).

En vue latérale, une hypapophyse est visible sur la partie antéroventrale du centrum, dans le même axe que la quille ventrale. Le bord ventral de la vertèbre est fortement concave. Les faces latérales des vertèbres sont légèrement creusées et portent la parapophyse dans le tiers antérieur du centrum, centrée entre la marge ventrale et la suture neurocentrale. La parapophyse droite est cassée, mais la gauche est complète. Elles sont assez développées dorsoventralement et forment un tubercule en relief à la surface du centrum. La partie dorsale de chaque parapophyse est la plus développée latéralement. Plus ventralement, la parapophyse perd en hauteur et se fond graduellement dans la surface du centrum. La surface de contact avec le capitulum est orientée latéralement à latéroventralement. La diapophyse, cassée du côté gauche, mais complète du côté droit, est située sur l'arc neural. Elle est développée, subrectangulaire et orientée

latéroventralement. En vue ventrale, les lames antérocentrodiapophysaire et postérocentrodiapophysaire sont visibles. Elles sont courtes et sont dissimulées par la diapophyse complète en vue latérale droite. La lame prézygodiapophysaire est très nette du côté droit de la vertèbre. La lame postzygodiapophysaire est cassée du côté droit, mais très bien visible sur la face gauche de la cervicale. Il n'y a pas de lame paradiapophysaire (Figs.II.94A&B).

Les prézygapophyses sont encore recouvertes par les postzygapophyses de la vertèbre précédente. Elles sont courtes, arrondies et se projettent antérieurement. Leur surface articulaire est orientée dorsomédialement et semble plate. L'hyposphène de la cervicale précédente est inséré entre les deux prézygapophyses. Nous n'observons pas de lame intraprézygapophysaire. La surface ventrale des prézygapophyses est plane à légèrement convexe et est reliée au centrum par l'intermédiaire d'une lame centroprézygapophysaire. La cervicale ne porte pas de lame spinoprézygapophysaire (Fig.II.94C).

Les postzygapophyses de la vertèbre sont cassées à leur extrémité. L'observation des postzygapophyses de la vertèbre précédente préservées sur les prézygapophyses permet d'observer leur taille et leur orientation (Figs.II.94C&E). Les postzygapophyses se projettent postérieurement avec une composante latérale en vue dorsale. Elles sont allongées, robustes et possèdent une face articulaire ventrale étendue. Les postzygapophyses articulées à la vertèbre ont leurs surfaces articulaires dirigées ventrolatéralement. Elles semblent également être plane à légèrement concave. La proximité des postzygapophyses et la présence d'un hyposphène développé rendent très peu probable la présence d'une lame intrapostzygapophysaire. Les postzygapophyses étant cassées au niveau du bord postérieur du centrum, elles s'étendaient au-delà du bord postérieur de celui-ci. En vue postérieure, les lames centropostzygapophysaires sont bien visibles. La surface dorsale des postzygapophyses porte une épipophyse.

Les épipophyses semblent s'étendre sur la majorité de la longueur des postzygapophyses. Elles sont basses et fusionnées à la postzygapophyse sur toute leur longueur, sans bord médial ou latéral bien délimité. La surface dorsale des postzygapophyses forme une lame spinopostzygapophysaire qui entre en contact avec les bords latéraux de l'épine neurale.

L'épine neurale est quasiment aussi longue que large à son sommet (Tab.II.19). Elle a une apparence globuleuse et apparaît subcirculaire en vue dorsale (Fig.II.94E). En vue latérale, il n'y a pas de projection antérieure du coin antérodorsal, mais une petite projection postérieure du coin postérodorsal. Le bord antérieur de l'épine est convexe, le bord dorsal est droit à légèrement convexe et le bord postérieur est concave (Figs.II.94A&B). En vue antérieure, l'épine va en s'élargissant dorsalement (Fig.II.94C). En vue postérieure, sa largeur transverse est à peu près constante, malgré une fine expansion distale (Fig.II.94D). Aucune lame préspinaire ou postspinaire n'est visible.

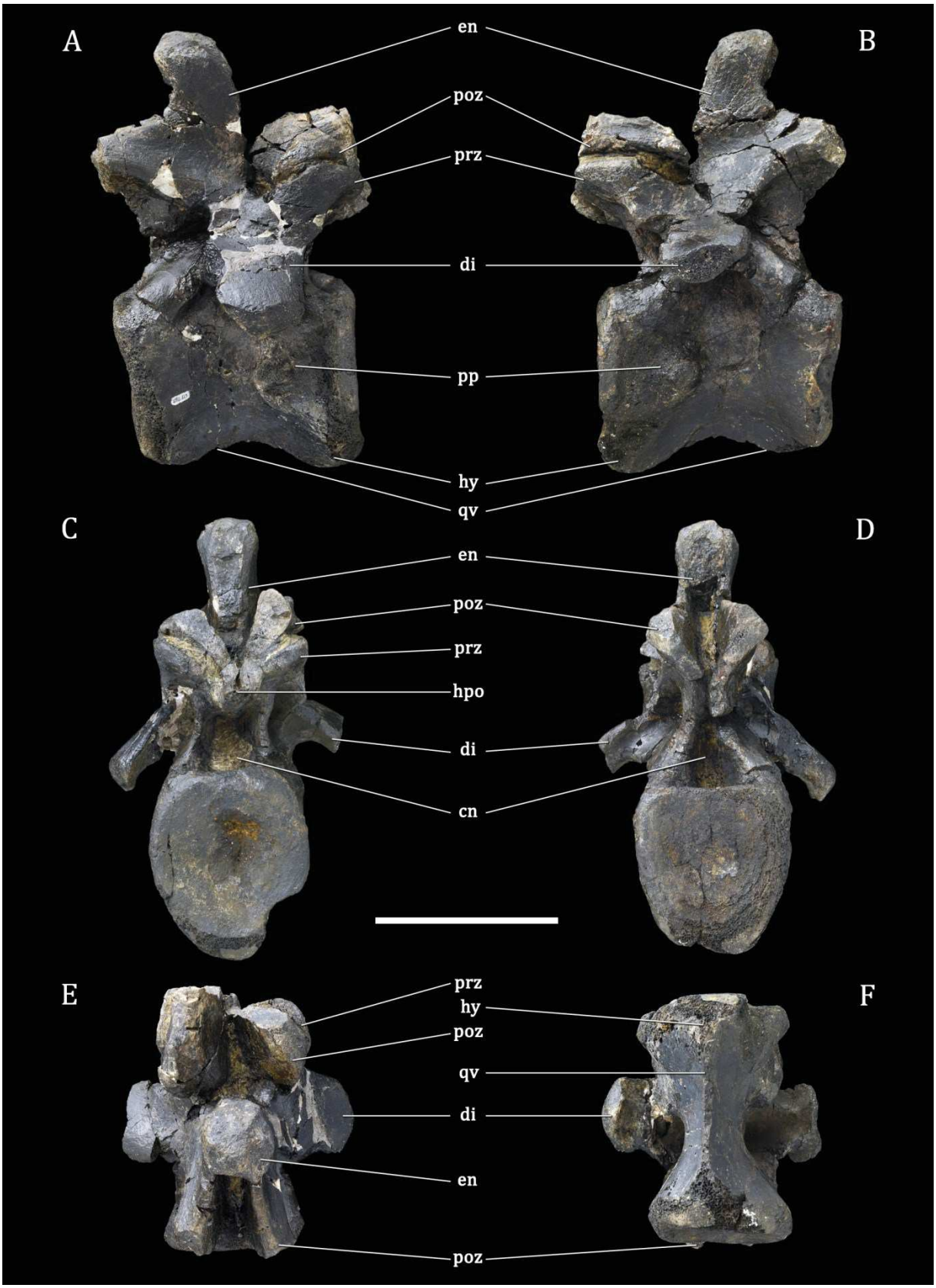


Figure II.94. Vertèbre cervicale postérieure (C10?) du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES169). **[A]** Vue latérale droite. **[B]** Vue latérale gauche. **[C]** Vue antérieure. **[D]** Vue postérieure. **[E]** Vue dorsale. **[F]** Vue ventrale. Échelle de 10 cm. Légendes : **cn** : canal neural – **di** : diapophyse – **en** : épine neurale – **hpo** : hyposphène – **hy** : hypapophyse – **poz** : postzygapophyse – **pp** : parapophyse – **prz** : prézygapophyse – **qv** : quille ventrale.

La position de la parapophyse à mi-hauteur du centrum, la présence d'une hypapophyse et la distance entre la diapophyse et la postzygapophyse en vue latérale permettent d'identifier cet élément comme une vertèbre cervicale. La hauteur de la vertèbre, l'allongement du centrum, le bord ventral fortement concave, la position centrale plutôt que ventrale de la parapophyse, la forme de la diapophyse, la présence de lames prézygodiapophysaire et postzygodiapophysaire et la forme de l'épine neurale permettent de l'identifier comme une cervicale postérieure, probablement une C10.

Tableau II.19. Mesures (mm) de la vertèbre cervicale du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES169). Abréviations : **L** : longueur ventrale maximale – **lant** : largeur antérieure – **lmed** : largeur médiale – **lpost** : largeur postérieure – **hant** : hauteur antérieure – **hpost** : hauteur postérieure – **Han** : hauteur maximale arc neural – **Hepn** : hauteur maximale épine neurale – **Lepn** : longueur maximale de l'épine neurale – **lepn** : largeur maximale de l'épine neurale à son sommet – **lprz** : largeur des prézygapophyses – **H** : hauteur totale.

	CENTRUM						ARC NEURAL					VERTÈBRE
	L	lant	lmed	lpost	hant	hpost	Han	Hepn	Lepn	lepn	lprz	H
C10?	132	90	34	97	108	92	150	46	39	37	88	255

Vertèbres dorsales

Arc neural de dorsale antérieure (D2-3?) [MNHN.F.LES397].

L'arc neural est très bien préservé et l'on note une absence complète de déformation, contrairement à ce qui peut être observé sur le spécimen d'Ha Noosi. La postzygapophyse gauche et l'épine neurale sont cassées à leur base, mais toutes les autres structures sont complètes (Fig.II.95).

L'arc neural porte différentes lames qui semblent être au même stade de développement que sur le spécimen d'Ha Noosi.

Aucune parapophyse, complète ou partielle, n'est visible en vue latérale. Cela signifie que la parapophyse était située sur le centrum et que nous avons affaire à une dorsale antérieure. La présence ou non d'une lame antérocentroparapophysaire ne peut donc pas être déterminée. Aucun début de lame prézygoparapophysaire n'est visible sur la prézygapophyse.

Les processus transverses sont peu développés par rapport à ce qui est observé chez d'autres taxons comme *Plateosaurus* ou *Ruehleia*. Ils sont plus longs antéropostérieurement que larges transversalement. Proportionnellement à la vertèbre, ils font approximativement la même longueur que ceux de la D1 du spécimen d'Ha Noosi. Le processus transverse gauche est le plus complet. En vue dorsale, il est subrectangulaire. Les processus transverses se projettent latéralement avec une légère composante postérieure en vue dorsale (Fig.II.95A). En vues antérieure et postérieure, le

processus le plus complet est orienté légèrement ventralement (Figs.II.95C&D). En vue latérale, la diapophyse a une forme subtriangulaire. Les diapophyses sont portées par quatre lames qui délimitent trois fosses associées. Sur la face latérale de l'arc neural, ventralement aux diapophyses, on distingue une lame verticale qui devait s'étendre sur le centrum de la vertèbre. Elle est bien visible en vue antérieure (Fig.II.95D). Étant donné que la position de la parapophyse n'est pas observable, nous pouvons seulement supposer qu'il s'agit soit de la lame antérocentrodiapophysaire, soit de la lame paradiapophysaire. Postéroventralement à la diapophyse, la lame postérocentrodiapophysaire est visible en vue latérale. Ensemble, ces deux lames encadrent une fosse centrodiapophysaire ventrale à la diapophyse. Antérieurement et postérieurement à la diapophyse, les lames prézygodiapophysaire et postzygodiapophysaire sont visibles. La lame postzygodiapophysaire est cependant interrompue à la hauteur de l'hyposphène (« stranded lamina », Wilson 2012). L'interruption de cette lame est observée chez certains taxons de sauropodomorphes basaux, notamment *Ruehleia*. Mais chez ce dernier, elle se fait sur les cervicales postérieures. Le spécimen de Maphutseng est apparemment le seul chez qui cette lame est observable sur une dorsale antérieure. Sur le bord postérieur de la diapophyse, la lame postzygdiapophysaire délimite, avec la lame postérocentrodiapophysaire, une fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire (Fig.II.95B).

En vue dorsale, les postzygapophyses se projettent plus latéralement que les prézygapophyses par rapport à l'axe longitudinal de la vertèbre (Fig.II.95A).

Les prézygapophyses se projettent antérieurement en vues dorsale et latérale. En vue dorsale, elles sont relativement courtes et ont une extrémité arrondie. Elles présentent des surfaces dorsales articulaires plates qui sont orientées dorsomédialement. Les prézygapophyses ne sont pas reliées entre elles par une lame intraprézygapophysaire. En vue antérieure, la lame centroprézygapophysaire est bien visible de chaque côté. Avec la lame prézygodiapophysaire et la lame antérocentrodiapophysaire ou paradiapophysaire, elle délimite une profonde fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire. Aucune lame spinoprézygapophysaire n'est visible.

Seule la postzygapophyse droite est conservée. Elle se situe très haut sur l'arc neural et la distance dorsoventrale qui la sépare de la diapophyse est importante. En revanche, la distance antéropostérieure entre ces mêmes structures est réduite en vue latérale par rapport à la cervicale postérieure décrite ci-dessus. La postzygapophyse se projette postérolatéralement en vue dorsale, avec une composante latérale très importante par rapport à ce qui peut être observé sur les dorsales antérieures du spécimen d'Ha Noosi ou de *Plateosaurus*. En vue latérale, son orientation a une composante légèrement dorsale. La surface ventrale articulaire de la postzygapophyse est plate et dirigée ventrolatéralement. En vue dorsale, la face dorsale de cette surface est plus large transversalement que longue antéropostérieurement. De ce fait, la postzygapophyse paraît courte et

ramassée. Aucune lame intrapostzygapophysaire n'est visible, le fin intervalle présent entre les postzygapophyses étant occupé par un hyposphène développé. Le centrum n'étant pas préservé, il n'est pas possible de voir si les postzygapophyses s'étendent au-delà de son bord postérieur. Cela dit, il est fort probable que cela ne soit pas le cas au vu du faible développement antéropostérieur de la postzgapophyse. En vue postérieure, la lame centropostzygapophysaire est présente. En vue dorsale, on ne remarque pas d'épipophyse sur la postzygapophyse droite complète. Sur la partie antérieure de sa surface dorsale, on observe cependant le début de la lame spinopostzygapophysaire (Fig.II.95A).

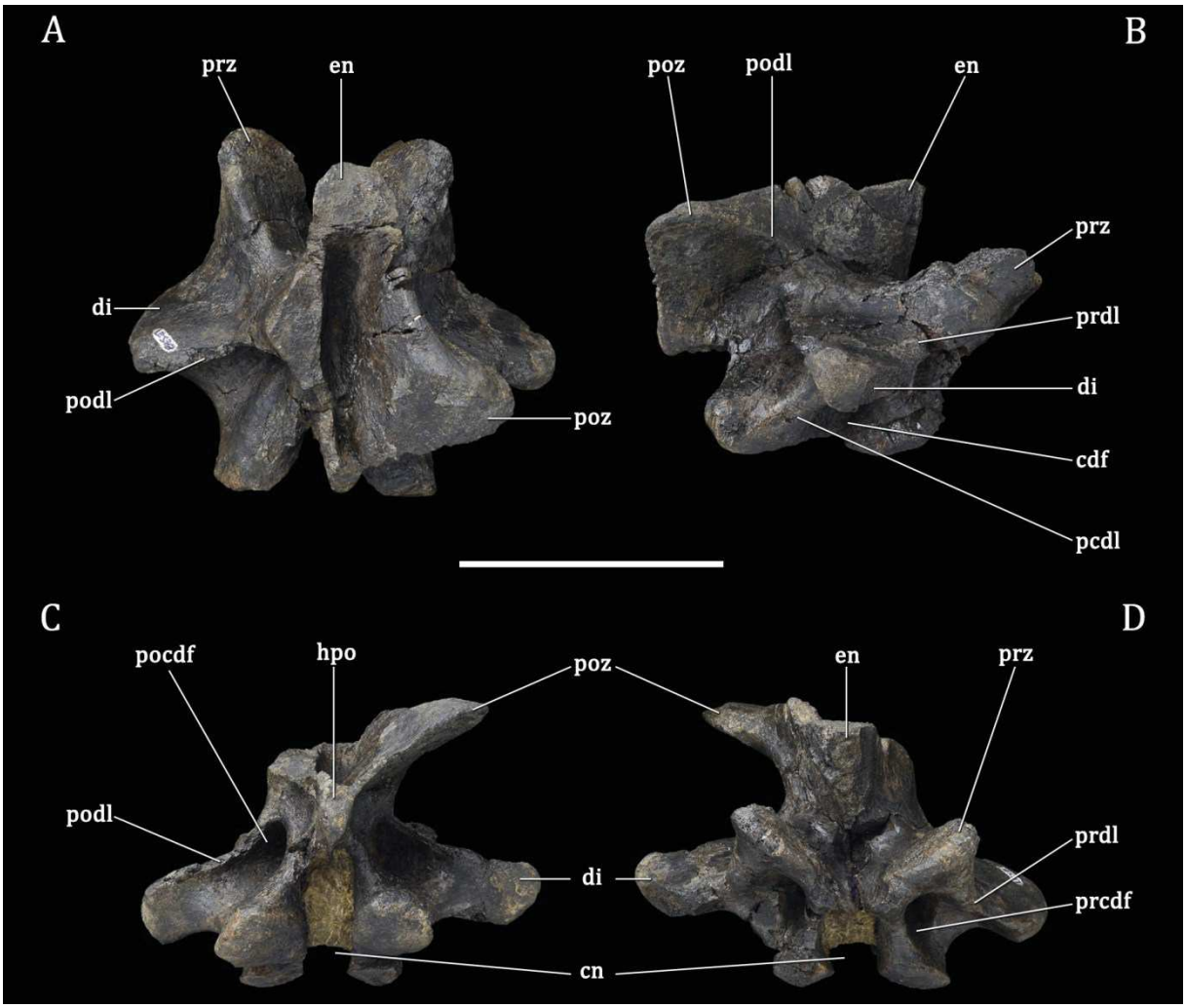


Figure II.95. Vertèbre dorsale antérieure (D2-3?) du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES397). **[A]** Vue dorsale. **[B]** Vue latérale droite. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue antérieure. Échelle de 10 cm. Légendes : **cdf** : fosse centrodiapophysaire – **cn** : canal neural – **di** : diapophyse – **en** : épine neurale – **hpo** : hyposphène – **pcdl** : lame postérocentrodiapophysaire – **pocdf** : fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire – **podl** : lame postzygodiapophysaire – **poz** : postzygapophyse – **prcdf** : fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire – **prdl** : lame prézygodiapophysaire – **prz** : prézygapophyse.

L'épine neurale est cassée à sa base. L'implantation de la base de l'épine est inhabituelle, car située antérieurement au bord antérieur du processus transverse. Chez les dorsales antérieures du spécimen d'Ha Noosi, de *Plateosaurus* ou de *Ruehleia*, elle se trouve soit au même niveau que le milieu du processus transverse soit entre le milieu et le bord postérieur du processus. L'épine neurale est très courte antéropostérieurement en comparaison de l'arc neural. Chez les sauropodomorphes basaux, beaucoup d'épines neurales de dorsales antérieures ont une base de taille réduite et s'élargissent ensuite distalement. Mais l'élargissement est souvent transversal et la longueur antéropostérieure de l'épine est à peu près constante de la base au sommet de celle-ci, comme chez le spécimen d'Ha Noosi, *Plateosaurus* ou encore *Ruehleia*.

Le développement des processus transverses et l'absence d'épipophyse sur la postzygapophyse prouvent que nous n'avons pas affaire à une vertèbre cervicale.

L'absence de parapophyse sur l'arc neural indique qu'il s'agit d'une dorsale antérieure. Si l'on se fie à la position des parapophyses sur la série dorsale de *Plateosaurus*, cette vertèbre se situe entre la D1 et la D5. Par rapport à la position des parapophyses et aux proportions des processus transverses du spécimen d'Ha Noosi, l'arc neural est à rapporter à une dorsale entre la D1 et la D3. Enfin, si l'on se fie à l'absence de lame intraprézygapophysaire, il ne peut pas s'agir d'une D1 qui porte la lame en question chez tous les taxons examinés. On peut donc plutôt situer cet arc neural comme provenant d'une D2 ou D3.

Dorsale moyenne [MNHN.F.LES32].

Dans l'ensemble, la vertèbre est mal préservée. Les postzygapophyses, l'épine neurale et certaines structures du côté droit sont manquantes. La face antérieure du centrum est en grande partie cassée et érodée. La face postérieure est, elle, presque complète. L'arc neural est très érodé sur sa partie basse. Du côté gauche, la diapophyse est brisée et la parapophyse n'est plus visible. L'ensemble de la vertèbre a subi une compression transversale (Fig.II.96).

La face articulaire postérieure du centrum est concave. Les faces latérales présentent une légère concavité dorsale. L'allongement du centrum (rapport de la longueur ventrale du centrum sur sa hauteur antérieure estimée) est de 1,34 (Tab.II.20). Ce rapport est proche des valeurs calculées pour les vertèbres dorsales D6 et D7 du spécimen d'Ha Noosi. En vue ventrale, le centrum présente une constriction médiane. Sa face ventrale est plate et ne présente pas de quille. Bien que la partie antérieure du centrum soit partiellement cassée, il ne semble pas y avoir d'hypapophyse. En vue latérale, la marge ventrale du centrum est concave (Fig.II.96A).

La séparation entre le centrum et l'arc neural est très claire. L'arc neural porte des lames marquées, mais relativement épaisses, typiques de ce qui est généralement observé chez les

sauropodomorphes basaux. Il est nettement plus haut que l'arc neural de la dorsale antérieure décrit ci-dessus (Tab.II.20). Il est cependant fort probable, au vu des différences de préservation, que les deux fossiles ne proviennent pas du même animal.

La parapophyse se trouve sur l'arc neural. Elle est visible sur la partie droite de celui-ci, mais très abîmée du côté gauche. Elle se situe à mi-hauteur de l'arc neural, sur la partie antérieure de celui-ci. Elle est grande et de forme subovale, même si sa région ventrale est abrasée et peu visible. Son axe long est oblique par rapport à l'axe longitudinal des vertèbres. On distingue très nettement la lame parapodiapophysaire du côté droit de la vertèbre. Il n'y a pas de lame prézygoparapophysaire. La surface de l'os étant très abîmée sous la parapophyse et sur la partie antérodorsale du centrum, il est impossible de déterminer s'il y a une lame antérocentroparapophysaire (Fig.II.96A).

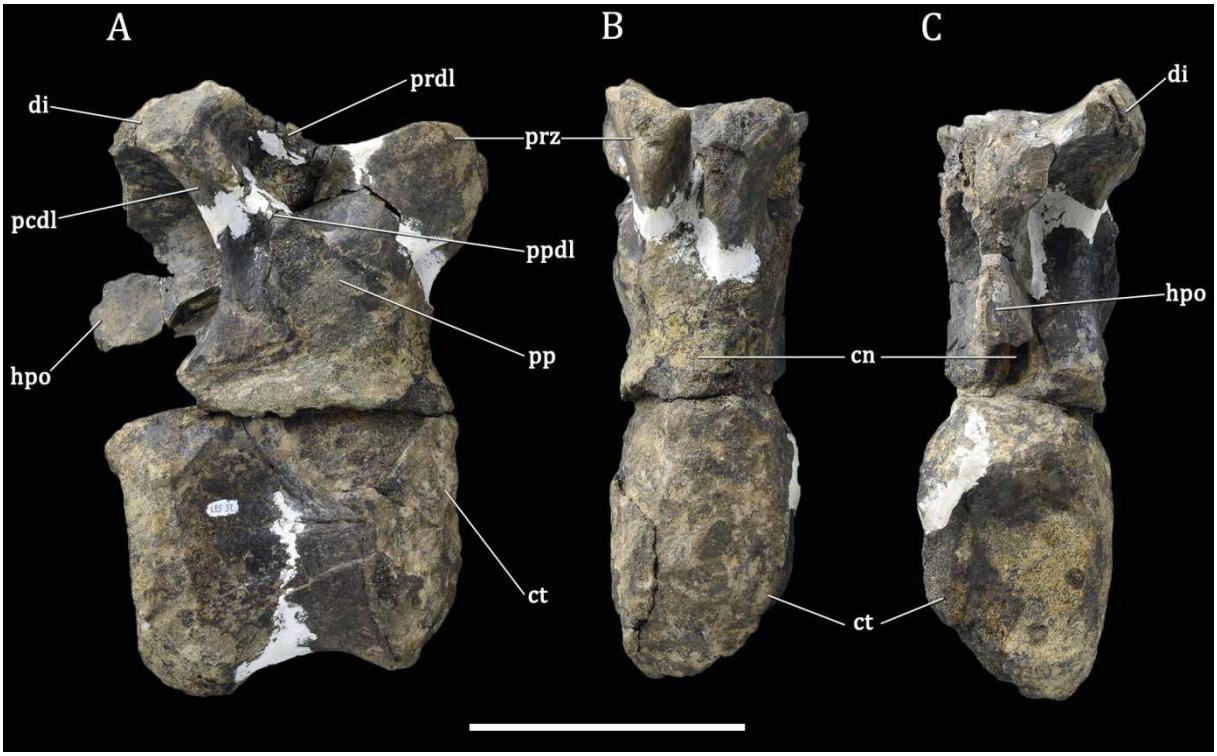


Figure II.96. Vertèbre dorsale moyenne (D7-12?) du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES32). **[A]** Vue latérale droite. **[B]** Vue antérieure. **[C]** Vue postérieure. Échelle de 10 cm. Légendes : **cn** : canal neural – **ct** : centrum – **di** : diapophyse – **hpo** : hyposphène – **pcdl** : lame postérocentrodiapophysaire – **pp** : parapophyse – **ppdl** : lame paradiapophysaire – **prdl** : lame prézygodiapophysaire – **prz** : prézygapophyse.

Le processus transverse droit est le seul à être préservé. Il est haut sur l'arc neural et se projette postérodorsalement en vue latérale. Il est peu développé, mais son extrémité distale est cassée donc il est impossible de savoir quelle était son extension totale. Sans son extrémité distale, il est subrectangulaire et se projette latéralement en vue dorsale. La diapophyse droite est portée, ventralement et antérieurement, par trois lames. Antérieurement, la lame prézygodiapophysaire est

bien développée. Elle borde dorsalement la fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire. Entre la diapophyse et la parapophyse s'étend la lame parapodiapophysaire de 45 mm de long. Celle-ci remplace la lame antérocentrodiapophysaire, qui s'efface du fait de la position haute de la parapophyse. Une lame postérocentrodiapophysaire relie la diapopophyse à la partie postérieure du centrum. La partie ventrale de cette lame n'est pas visible, car elle est sur la partie abîmée de l'arc neural et du centrum. Entre la lame postérocentrodiapophysaire et la lame parapodiapophysaire, une fosse centrodiapophysaire peu profonde est présente. Postéromédialement à la lame postérocentrodiapophysaire, une profonde fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire est visible en vues latérale et postérieure. En vue postérieure, un début de lame postzygodiapophysaire semble visible sur le bord postérieur du processus transverse. L'absence des postzygapophyses ne permet toutefois pas d'attester de sa présence (Fig.II.96A).

Les prézygapophyses de la vertèbre se projettent strictement antérieurement en vue dorsale. En vue latérale, leur orientation présente une composante dorsale. Elles sont allongées et séparées l'une de l'autre par quelques millimètres seulement. Leur surface articulaire dorsale est plate et orientée dorsalement avec une très légère composante médiale. Les deux prézygapophyses ne sont pas reliées entre elles par une lame intraprézygapophysaire. La partie antérieure de l'arc neural étant abîmée et mal dégagée, il n'est pas possible d'affirmer avec certitude que des lames centroprézygapophysaires s'étendent ventralement sous les prézygapophyses, même si cela semble être le cas (Fig.II.96B). La surface dorsale de l'arc neural est relativement bien préservée, malgré l'absence de l'épine neurale, et ne semble pas porter de lame spinoprézygapophysaire.

Les postzygapophyses de la vertèbre n'ont pas été préservées. En revanche, un hyposphène robuste et très développé est visible au-dessus du canal neural en vue postérieure (Fig.II.96C). En hauteur, il équivaut à 25% de la hauteur totale de l'arc neural (sans l'épine neurale).

L'épine neurale est cassée à sa base. Les parties manquantes et le plâtre ajouté sur la surface dorsale de l'arc neural empêchent de localiser précisément la zone où la base de l'épine neurale se situait et d'évaluer son extension antéropostérieure.

La position de la parapophyse sur l'arc neural et la hauteur du processus transverse prouvent que nous avons affaire à une vertèbre dorsale.

La hauteur de la parapophyse sur l'arc neural, au-dessus de la suture neurocentrale, signifie qu'il s'agit d'une vertèbre dorsale moyenne ou postérieure. Ce ne peut en revanche pas être une des deux dernières dorsales, car la parapophyse et la diapophyse sont bien séparées l'une de l'autre. En comparant avec la position de la parapophyse chez les autres sauropodomorphes basaux, nous pouvons situer cette vertèbre entre la D7 et la D12.

Tableau II.20. Mesures (mm) des vertèbres dorsales du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES397 & MNHN.F.LES32). Abréviations : **L** : longueur ventrale maximale – **lant** : largeur antérieure – **lmed** : largeur médiale – **lpost** : largeur postérieure – **hant** : hauteur antérieure – **hpost** : hauteur postérieure – **Han** : hauteur maximale arc neural – **Hepn** : hauteur maximale épine neurale – **Lepn** : longueur maximale de l'épine neurale – **lepn** : largeur maximale de l'épine neurale à son sommet – **lprz** : largeur des prézygapophyses – **H** : hauteur totale – ***** : structure nettement déformée.

	CENTRUM						ARC NEURAL					VERTÈBRE
	L	lant	lmed	lpost	hant	hpost	Han	Hepn	Lepn	lepn	lprz	H
D2-3?	?	?	?	?	?	?	>100	?	?	?	92	?
D?	≈120	63*	38*	71*	97*	108*	>125	?	?	?	68	>233

Vertèbre sacrée

Sacrée primordiale 2? [MNHN.F.LES155].

La vertèbre sacrée est quasiment complète, sans déformation et sa surface osseuse est relativement bien préservée. La face antérieure du centrum est érodée par endroits et les prézygapophyses sont manquantes. Cela peut s'expliquer par le fait qu'une autre vertèbre sacrée était sans doute articulée antérieurement à celle-ci et présentait un certain degré de fusion, comme on l'observe souvent sur le sacrum. Le bord antérieur de l'épine neurale présente aussi quelques cassures (Fig.II.97).

En règle générale, les prosauropodes possèdent deux vertèbres sacrées primordiales accompagnées d'une dorsosacrée et/ou d'une caudosacrée en fonction des taxons (Galton 1999 ; Galton & Upchurch 2004). Ici, la vertèbre est malheureusement isolée, il n'est donc pas possible de connaître le nombre de vertèbres qui composaient le sacrum du prosauropode de Maphutseng. En revanche, les vertèbres sacrées, de par leur faible nombre et leur participation au sacrum, ont généralement des morphologies assez distinctes les unes des autres.

La vertèbre sacrée du prosauropode de Maphutseng est robuste, de grande taille et le centrum équivaut à environ 60% de la hauteur de l'arc neural (Tab.II.21). Les côtes sacrées, se projetant de chaque côté, entrent en contact avec l'ilion.

Le centrum est très court antéropostérieurement, son aEI est de 0,61. C'est une morphologie peu commune pour un sauropodomorphe étant donné que de nombreux taxons comme *Adeopapposaurus*, *Leonerasaurus* ou *Plateosaurus* ont des vertèbres sacrées dont le rapport d'allongement des centrums est nettement plus élevé. En vue ventrale, le centrum a une morphologie assez singulière puisque sa largeur antérieure équivaut à 60% de sa largeur postérieure (Tab.II.21). La conservation de la partie antérieure de la vertèbre doit avoir un impact sur cette différence, mais probablement minime étant donné que la surface osseuse est visible par endroits. Cet écart de largeur est assez représentatif des vertèbres sacrées de certains sauropodes comme *Apatosaurus*, mais ne s'observe pas chez *Adeopapposaurus*, *Massospondylus* ou *Plateosaurus*. Le

centrum présente une constriction médiane et sa surface ventrale est plate. Il est circulaire en vue postérieure (environ 1,13 fois plus large que haut) et sa surface postérieure est concave (Fig.II.97A). En vue latérale, la marge ventrale du centrum est concave et son bord postérieur se projette plus ventralement que son bord antérieur. La surface latérale est légèrement concave et partiellement occupée par la côte qui occupe le tiers dorsal de sa hauteur (Fig.II.97B).

L'arc neural est court antéropostérieurement et positionné sur les deux tiers antérieurs du centrum.

Sur l'arc neural, les processus transverses sont développés et subrectangulaires. Ils sont fusionnés avec les côtes et, considérés ensemble, leur largeur transverse est bien supérieure à la longueur antéropostérieure des processus à leur base. Pourtant, antéropostérieurement, chaque processus occupe toute la longueur de l'arc neural. La longueur du processus transverse diminue distalement et le point où il est le plus fin semble coïncider avec l'endroit où il est fusionné avec la côte. La longueur antéropostérieure de celle-ci va en augmentant vers son extrémité distale. Malgré cela, nous n'observons pas de constriction marquée entre le processus transverse et la côte en vue dorsale. Le processus et la côte fusionnés ont cependant des bords antérieur et postérieur concaves et se projettent latéralement avec une légère composante postérieure (Fig.II.97C). La forme et la direction du processus et de la côte en vue dorsale ressemblent à ce qui est observé sur la deuxième sacrée primordiale de *Lufengosaurus* et de *Mussaurus* (Otero & Pol 2013 : fig. 4). En vue postérieure, la côte porte une dépression ventrale marquée, dont la marge dorsale se situe au niveau du canal neural et qui s'étend jusqu'au bord ventral de la côte. Le bord latéral du processus et de la côte fusionnés est concave. En vue latérale, l'extrémité de la côte a une forme subrectangulaire avec un axe principal oblique et s'étend sur plus de 100 mm dorsoventralement, soit environ l'équivalent des deux tiers de la hauteur du centrum (Fig.II.97A). La partie dorsale de la côte est plus étendue antéropostérieurement que son extrémité ventrale. La face articulaire pour l'ilion est simple. Le bord dorsal de la côte est légèrement convexe, ses bords antérieur et postérieur sont concaves, tout comme son bord ventral (Fig.II.97B). La double concavité (antérieure et postérieure) est citée par Pol et al. (2011) comme représentative de la première sacrée primordiale des sauropodomorphes. Cependant, la forme ou l'extension dorsoventrale de la surface de contact avec l'ilion ne correspondent pas à ce qui est observé sur la première sacrée primordiale de *Leonerasaurus* ou *Riojasaurus*. Qui plus est, la forme du bord antéroventral de la côte et l'état de la face antérieure de la vertèbre et de la côte indiquent clairement qu'elles étaient soudées à la vertèbre précédente. Il ne peut donc pas s'agir de la première sacrée. En comparant la forme de la surface de contact de l'ilion avec celles visibles sur les vertèbres sacrées d'*Adeopapposaurus*, *Leonerasaurus*, *Mussaurus* ou *Riojasaurus*, il apparaît que nous sommes plus proches de la deuxième sacrée primordiale. Parmi ces trois taxons, *Riojasaurus* est celui dont l'extrémité de côte est la plus proche, pour ce qui est de la forme et de l'orientation, de celle du spécimen de Maphutseng.

Les prézygapophyses de la vertèbre sacrée ne sont malheureusement pas conservées.

Les postzygapophyses sont courtes, peu étendues transversalement et se projettent postérolatéralement en vue dorsale. Leurs surfaces ventrales articulaires sont plates et orientées ventrolatéralement. Les postzygapophyses prennent naissance à la base du bord postérieur de l'épine neurale et sont dans l'alignement de celle-ci, séparées par une échancrure interpostzygapophysaire. Sous les postzygapophyses se trouve un hyposphène de grande taille, qui fait approximativement la même hauteur que le canal neural. Le canal neural est circulaire (Fig.II.97A).

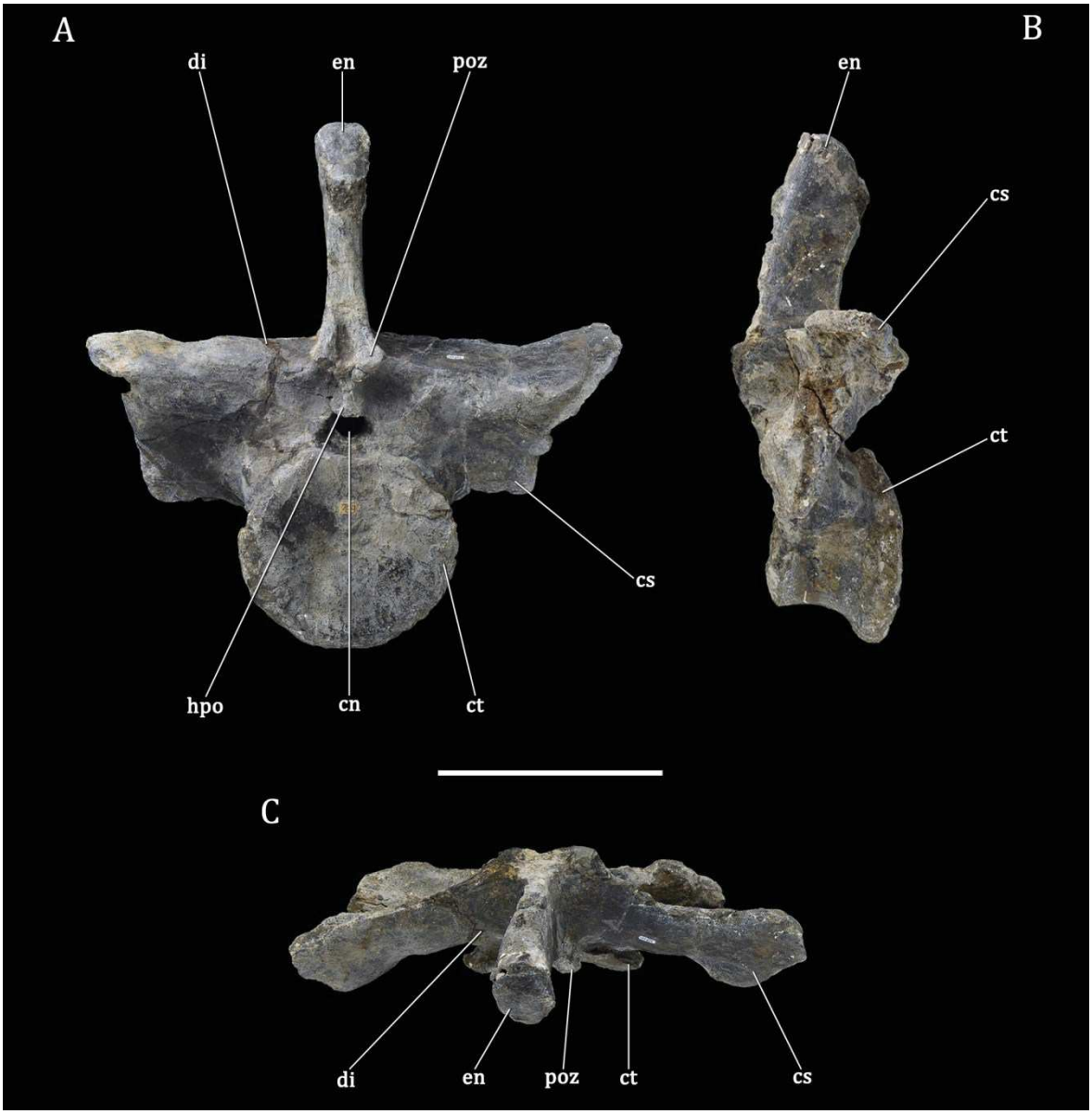


Figure II.97. Vertèbre sacrée primordiale (2?) du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES155). **[A]** Vue postérieure. **[B]** Vue latérale gauche. **[C]** Vue dorsale. Échelle de 20 cm. Légendes : **cn** : canal neural – **cs** : côte sacrée – **ct** : centrum – **di** : diapophyse – **en** : épine neurale – **hpo** : hyposphène – **poz** : postzygapophyse.

L'épine neurale est très haute et positionnée antérieurement par rapport au centrum de la vertèbre sacrée. En vue latérale, l'épine est nettement plus haute que longue antéropostérieurement (sa longueur représente 42% de sa hauteur) et a une largeur constante (Tab.II.21, Fig.II.97B). Ses proportions rappellent celles des épines du sacrum de *Plateosaurus*, la plupart des autres taxons de sauropodomorphes ayant des épines généralement plus longues par rapport à leur hauteur. Elle est dirigée postérodorsalement, mais pas de manière aussi marquée que ce qui peut être observé chez *Adeopapposaurus* ou *Plateosaurus*. Son bord antérieur est légèrement convexe alors que son bord postérieur est concave. Sa marge dorsale est inclinée postérieurement. L'extrémité distale de l'épine neurale est ovale en vue dorsale. En vue postérieure, les bords latéraux de l'épine sont concaves, les extrémités proximale et distale sont légèrement élargies transversalement par rapport au reste de l'épine (Fig.II.97A).

Au vu de l'extension dorsoventrale de la surface de contact de la côte avec l'ilion, de la face antérieure de la vertèbre qui devait sans doute être co-ossifiée avec une autre vertèbre, de la forme et de l'orientation des processus transverses et des côtes fusionnés en vue dorsale et, en considérant que la majorité des sauropodomorphes basaux portent trois à quatre vertèbres sacrées dont deux sacrées primordiales, nous proposons d'identifier cette vertèbre comme une deuxième sacrée primordiale.

Tableau II.21. Mesures (mm) de la vertèbre sacrée du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES155). Abréviations : **L** : longueur ventrale maximale – **lant** : largeur antérieure – **lmed** : largeur médiale – **lpost** : largeur postérieure – **hant** : hauteur antérieure – **hpost** : hauteur postérieure – **Han** : hauteur maximale arc neural – **Hepn** : hauteur maximale épine neurale – **Lepn** : longueur maximale de l'épine neurale – **lepn** : largeur maximale de l'épine neurale à son sommet – **lprz** : largeur des prézygapophyses – **H** : hauteur totale.

	CENTRUM						ARC NEURAL					VERTÈBRE
	L	lant	lmed	lpost	hant	hpost	Han	Hepn	Lepn	lepn	lprz	H
Sp2?	101	105	73	175	137	155	265	175	75	45	?	420

Vertèbres caudales

Caudale antérieure (Ca1-Ca5) [MNHN.F.LES168].

La première caudale de Maphutseng est abîmée, mais ne semble pas avoir subi de déformation importante. La face postérieure du centrum est complète, mais la face antérieure est très incomplète, particulièrement au niveau de ses bords. Le plus gros manque se situe à la base de l'arc neural, où les ponts centropostzygapophysaires ont été remplacés par du plâtre, et des processus transverses qui sont absents. La prézygapophyse et la postzygapophyse gauches sont cassées, celles

du côté droit sont partiellement renforcées avec du plâtre, mais complètes. L'épine neurale est complète (Fig.II.98).

Le centrum est haut et très court, comme c'est le cas sur les caudales antérieures de certains taxons de sauropodomorphes basaux tels que *Aardonyx*, *Lufengosaurus* ou *Melanorosaurus* (NM QR1551). Son allongement (rapport de la longueur ventrale du centrum sur sa hauteur postérieure) est de 0,55 (Tab.II.22), c'est-à-dire bien inférieur à ce qui a été mesuré sur toutes les vertèbres précédentes, y compris la vertèbre sacrée. En vue postérieure, la surface articulaire du centrum est surplombée par un reste de matrice. Celui-ci peut donner l'impression que le centrum présente une protubérance dorsale, mais ce n'est pas le cas et le centrum est en réalité circulaire. La surface articulaire postérieure du centrum est concave (Fig.II.98B). De même, ses faces latérales présentent une légère concavité dorsale. En vue latérale, le bord ventral du centrum est très fortement concave (Fig.II.98A). En vue ventrale, le centrum présente une constriction médiane, non pas en un point central comme sur la cervicale postérieure (MNHN.F.LES169), mais sur toute la longueur du centrum à l'exception des bords antérieur et postérieur. La face ventrale du centrum est lisse et ne porte pas de sillon longitudinal comme chez *Adeopapposaurus*, *Eoraptor* ou *Riojasaurus*. Ce sillon est présent sur les caudales antérieures de certains sauropodomorphes basaux, mais il n'apparaît généralement qu'après quelques vertèbres sur la série caudale (par exemple, chez *Plateosaurus*, il est bien visible à partir de la Ca6).

L'arc neural est très mal préservé. Latéralement au canal neural, une partie de la base de l'arc neural est encore en place des deux côtés. Il est difficile de juger de son extension antéropostérieure étant donné que les bords postérieurs sont cassés, mais l'arc neural semble court, à l'image du centrum. L'arc neural est très haut, presque autant que celui de la vertèbre sacrée (260 et 265 mm, respectivement). Les processus transverses sont manquants.

La prézygapophyse droite de la vertèbre, la seule préservée, se projette strictement antérieurement. Elle est relativement longue en comparaison avec l'extension antéropostérieure de la vertèbre, mais n'est pas montée sur de grands pédicelles. Elle a une forme arrondie en vue dorsale et subtriangulaire en vue latérale (Fig.II.98A). Sa surface articulaire dorsale est plate et orientée strictement dorsalement. En vue dorsale, on observe une échancrure interprézygapophysaire.

La postzygapophyse droite est la seule conservée. Elle se projette strictement postérieurement en vue latérale. Elle est robuste, arrondie en vue dorsale et accolée sur toute sa hauteur à la marge postérieure de l'épine neurale. L'extrémité dorsale de la postzygapophyse est cassée, mais dépassait apparemment la moitié de la hauteur de l'épine neurale. La surface articulaire ventrale de la postzygapophyse est plane à légèrement concave et orientée ventralement à ventrolatéralement (Fig.II.98). À en juger par l'empreinte laissée à l'arrière de l'épine du côté gauche, les deux postzygapophyses devaient être très proches au niveau de leurs surfaces articulaires.

L'épine neurale est complète, très haute et positionnée au même niveau que le centrum sur l'axe antéropostérieur. La longueur antéropostérieure du sommet de l'épine représente 36% de sa hauteur totale (Tab.II.22). Cette même longueur est constante sur toute la hauteur de l'épine, si l'on ne prend pas en compte la postzygapophyse. Transversalement, l'épine est compressée et sa largeur va en augmentant légèrement vers son extrémité distale. En vue postérieure, les bords latéraux de l'épine sont droits au-dessus des postzygapophyses. En vue latérale, l'épine neurale de la vertèbre est dirigée strictement dorsalement et pas postérodorsalement, comme sur la vertèbre caudale plus postérieure. L'extrémité distale de l'épine est convexe, son bord antérieur est légèrement convexe et son bord postérieur, dorsalement à la postzygapophyse, apparaît légèrement concave (Fig.II.98). En vue dorsale, l'extrémité distale de l'épine est ovale.

Les proportions de cette vertèbre, l'absence de lames ou de fosses sur les parties préservées de l'arc neural et la hauteur de l'épine neurale permettent de déduire que nous avons affaire à une vertèbre caudale. En prenant en considération ses proportions, dont le centrum très court de cette vertèbre, sa taille, très proche de ce qui a été mesuré sur la vertèbre sacrée MNHN.F.LES155, l'absence de projection postérodorsale de l'épine neurale et le fait que les pédicelles des prézygapophyses et des postzygapophyses soient quasiment inexistants, nous situons cette vertèbre comme une caudale très antérieure (Ca1-Ca5).

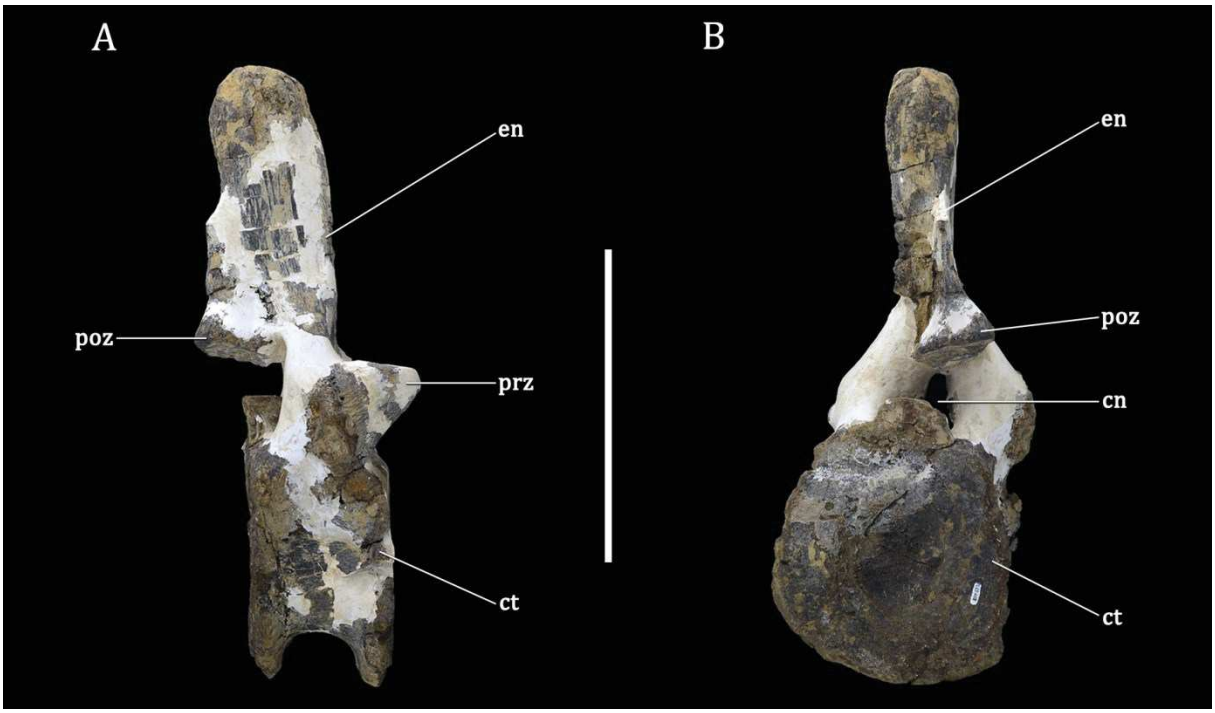


Figure II.98. Vertèbre caudale antérieure (Ca1-5?) du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES168). **[A]** Vue latérale droite. **[B]** Vue postérieure. Échelle de 20 cm. Légendes : **cn** : canal neural – **ct** : centrum – **en** : épine neurale – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

Caudale antérieure (Ca5-Ca15) [MNHN.F.LES376].

Cette vertèbre caudale est bien préservée. Sur l'arc neural, le processus transverse gauche est cassé à son extrémité. Le processus transverse droit est cassé à sa base. Les deux postzygapophyses sont aussi cassées, en revanche les prézygapophyses sont complètes et l'épine neurale également, malgré quelques bordures abîmées (Fig.II.99).

Cette caudale est nettement plus petite que la précédente (MNHN.F.LES168). En hauteur totale, elle fait environ 80% de la vertèbre décrite ci-dessus (Tab.II.22). On note également d'autres différences, comme un centrum nettement plus allongé, des pédicelles bien plus développés pour porter les prézygapophyses et l'épine neurale qui se projette postérodorsalement. Il est peu probable que ces deux vertèbres caudales aient appartenu au même individu, mais nous pouvons affirmer que cette seconde vertèbre se situe plus postérieurement dans la série caudale que la précédente.

Le centrum de la caudale est amphicoele et ses surfaces latérales sont plates. L'allongement du centrum est de 0,84 c'est-à-dire supérieur à celui de la vertèbre sacrée et de la vertèbre caudale plus antérieure. Les faces articulaires sont ovales, leur axe long étant dorsoventral. La largeur du centrum équivaut à approximativement 85% de sa hauteur (Tab.II.22). En vue latérale, le bord ventral du centrum est concave, mais de manière bien moins marquée que sur la caudale précédente (Fig.II.99C). En vue ventrale, le centrum ne présente pas de constriction médiane, mais des bords latéraux tout de même concaves. Sur la partie médiane du centrum, un très léger sillon longitudinal est visible (Fig.II.99E).

L'arc neural compte pour environ 60% de la hauteur totale de la vertèbre (Tab.II.22). Le canal neural, visible en vue postérieure, est circulaire.

Seul le processus transverse gauche a été partiellement préservé. Sa base est assez large dorsoventralement et s'étend légèrement sur le haut du centrum. Elle s'affine très vite dosoventralement, conférant au processus transverse une forme subtriangulaire en vues antérieure et postérieure (Figs.II.99A&B). En vue dorsale, il est fin et semble subrectangulaire bien qu'il ne soit pas complet. Il se projette postérolatéralement. On peut observer sur les séries caudales de *Plateosaurus* ou *Riojasaurus* que les processus transverses orientés postérolatéralement se situent généralement sur les caudales les plus antérieures. Chez *Riojasaurus* par exemple, les processus retrouvent une orientation strictement latérale entre la Ca10 et la C15.

Les prézygapophyses sont plus éloignées de l'axe médian de la vertèbre que les postzygapophyses (Fig.II.99D). Les prézygapophyses de la vertèbre caudale se projettent antérieurement avec, en vue latérale, une composante dorsale. Elles sont de petite taille, mais semblent montées sur des pédicelles, ce qui n'était pas le cas sur la vertèbre caudale précédente. Elles ont des surfaces dorsales articulaires plates qui sont orientées dorsomédialement.

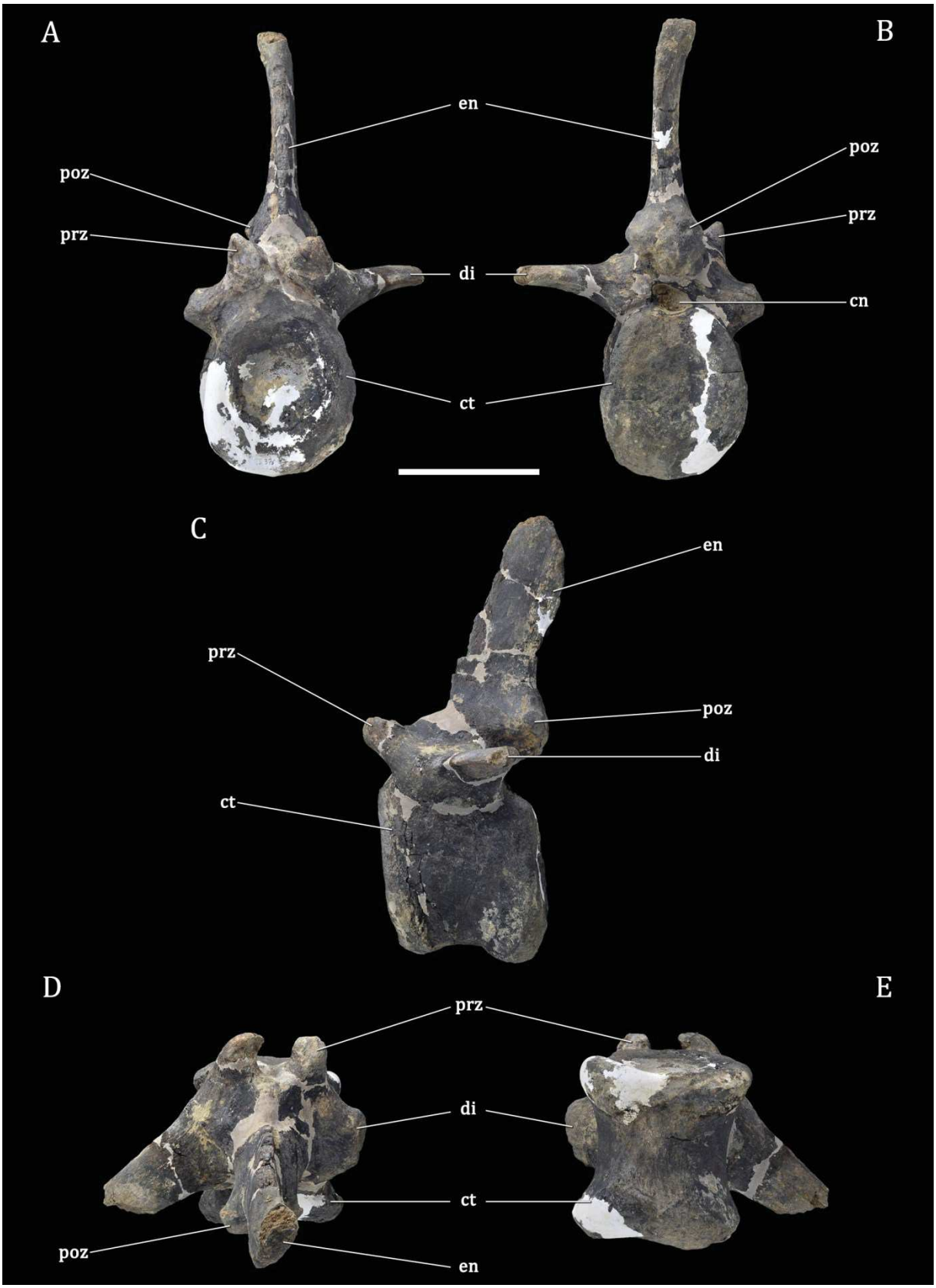


Figure II.99. Vertèbre caudale antérieure (Ca5-15?) du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES376). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue postérieure. **[C]** Vue latérale gauche. **[D]** Vue dorsale. **[E]** Vue ventrale. Échelle de 10 cm. Légendes : **cn** : canal neural – **ct** : centrum – **di** : diapophyse – **en** : épine neurale – **poz** : postzygapophyse – **prz** : prézygapophyse.

Les postzygapophyses sont cassées. Comme sur la vertèbre caudale précédente, elles prennent naissance à la base de l'épine neurale, sur le bord postérieur de celle-ci (Fig.II.99C).

L'épine neurale est complète et se projette postérodorsalement. L'angle réalisé par rapport à l'axe longitudinal de la vertèbre est parfois plus important dès les premières caudales, on peut citer par exemple *Lufengosaurus* ou *Mussaurus*, chez qui c'est le cas. Chez certains taxons de sauropodomorphes basaux, l'épine se dirige de plus en plus postérieurement dans la première partie de la série caudale. C'est le cas ici, mais aussi chez *Melanorosaurus*. L'épine neurale est complète, très haute et positionnée au niveau de la moitié postérieure du centrum. La longueur antéropostérieure du sommet de l'épine représente 35% de sa hauteur totale, soit quasiment la même valeur que sur la vertèbre caudale plus antérieure (Tab.II.22). En vue latérale, la longueur de l'épine est constante sur toute sa hauteur (Fig.II.99C). En vue antérieure ou postérieure, l'épine est compressée transversalement. Ses bords latéraux sont droits et son extrémité distale, bien qu'érodée, semble être d'une largeur un peu supérieure au reste de l'épine. L'extrémité de l'épine est légèrement déviée vers le côté droit de la vertèbre, sans doute à cause des cassures et des conditions de fossilisation de la vertèbre (Figs.II.99A&B). En vue latérale, l'extrémité distale de l'épine est convexe, mais un peu érodée, sa forme complète pourrait donc être légèrement différente. Le bord antérieur de l'épine est un peu abîmé, mais il semble droit et son bord postérieur est concave. En vue dorsale, l'extrémité distale de l'épine est nettement plus longue que large et de forme ovale (Tab.II.22, Fig.II.99D).

Tableau II.22. Mesures (mm) des vertèbres caudales du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES168 & MNHN.F.LES376). Abréviations : **L** : longueur ventrale maximale – **lant** : largeur antérieure – **lmed** : largeur médiale – **lpost** : largeur postérieure – **hant** : hauteur antérieure – **hpost** : hauteur postérieure – **Han** : hauteur maximale arc neural – **Hepn** : hauteur maximale épine neurale – **Lepn** : longueur maximale de l'épine neurale – **lepn** : largeur maximale de l'épine neurale à son sommet – **lprz** : largeur des prézygapophyses – **H** : hauteur totale.

	CENTRUM						ARC NEURAL					VERTÈBRE
	L	lant	lmed	lpost	hant	hpost	Han	Hepn	Lepn	lepn	lprz	H
Ca1-5	90	?	102	155	141	165	260	180	65	41	?	425
Ca5-15	105	108	68	107	125	124	210	155	55	23	75	335

Les proportions de cette vertèbre, l'absence de lames ou de fosses sur son arc neural, la hauteur de l'épine neurale et la disposition des postzygapophyses permettent de déduire que nous avons affaire à une vertèbre caudale. Comme déjà dit, elle est sans aucun doute plus postérieure que la vertèbre caudale MNHN.F.LES168. Nous déduisons cela en regardant, entre autres, l'allongement du centrum, la position de l'arc neural par rapport au centrum et l'orientation de l'épine neurale. En prenant en considération l'allongement du centrum de cette vertèbre caudale, la présence d'un sillon ventral

longitudinal très léger, l'orientation de ses processus transverses, l'allongement de ses prézygapophyses et en comparant avec les quelques séries caudales complètes, il apparaît qu'il s'agit d'une caudale antérieure, qui doit probablement se situer entre Ca5 et Ca15.

4. SQUELETTE APPENDICULAIRE

Ceinture pectorale

Scapula gauche [MNHN.F.LES386].

Comme cela a été fait pour le spécimen d'Ha Noosi, la scapula va être décrite avec son axe long disposé verticalement. Suivant cette orientation, la surface de contact avec le coracoïde est ventrale, l'acromion est sur la partie antérieure de la scapula et le glénoïde est du côté postérieur. Nous supposons qu'*in vivo*, la scapula était orientée de manière oblique par rapport à l'axe longitudinal de l'animal, avec la surface de contact avec le coracoïde dirigée antéroventralement.

La scapula est quasiment complète, seule son extrémité distale n'est pas entièrement conservée. Les bords dorsal et ventral préservés présentent tout de même une usure assez marquée, avec quelques manques par endroits. La surface osseuse de la scapula est usée et l'os présente de multiples fractures, particulièrement au niveau de la lame. Malgré tout, la scapula ne présente pas de déformation. Elle n'est pas articulée avec le coracoïde (Fig.II.100).

Contrairement à la scapula du spécimen d'Ha Noosi, celle du prosauropode de Maphutseng est plutôt courte et robuste. En cela, elle est très proche de celle d'*Antetonitrus*. Son extrémité proximale est nettement évasée antéropostérieurement par rapport à la lame et son extrémité distale semble l'être aussi, mais le manque à cet endroit-là empêche d'estimer son degré de projection antérieure.

La partie distale de la lame de la scapula est incomplète, mais à en juger par l'orientation de son bord antérieur au niveau de la cassure, elle devait être en forme d'éventail comme c'est le cas chez la grande majorité des sauropodomorphes basaux (Remes 2008 : figs. 7-3). Le coin postérodorsal de la scapula est incomplet, mais ne se projetait très probablement pas au-delà de son angle postéroventral.

La lame de la scapula représente 65% de la longueur totale de l'os, elle est donc moins étendue que chez le spécimen d'Ha Noosi (75%). En vue postérieure, la marge latérale de la lame est convexe, sa marge médiale est concave. En vue latérale, la lame est droite, avec des bords antérieur et postérieur concaves distalement et subparallèles proximalement (Fig.II.100A). Antéropostérieurement, la largeur minimale de la lame représente environ 45% de l'extension antéropostérieure maximale de l'extrémité proximale de la scapula et 24% de sa longueur dorsoventrale, contre 30% et 15%,

respectivement, chez le spécimen d'Ha Noosi. Transversalement, la lame a une épaisseur de 40 mm à mi-longueur, soit 38% de l'épaisseur transverse de la scapula au niveau de la cavité glénoïde (Tab.II.23). En section transverse, la lame a une forme subovale, avec un bord latéral légèrement convexe et un bord médial plat. Les faces latérale et médiale de la lame se rejoignent au niveau de bourrelets antérieur et postérieur. Outre ce bord émoussé, il n'y a pas de réelles surfaces antérieure et postérieure sur la lame de la scapula. La surface latérale de la lame est lisse à l'exception de deux petits bourrelets postérodorsal et antérodorsal, qui s'étendent sur la partie distale de la lame et qui intervenaient probablement dans l'attachement du muscle *deltoideus scapularis* (Remes 2008 : figs. 7-12) (Fig.II.100A). La surface médiale de la lame est plane, lisse et la ride sur sa partie postéroventrale est encore moins discernable que sur le spécimen d'Ha Noosi (Fig.II.100B).

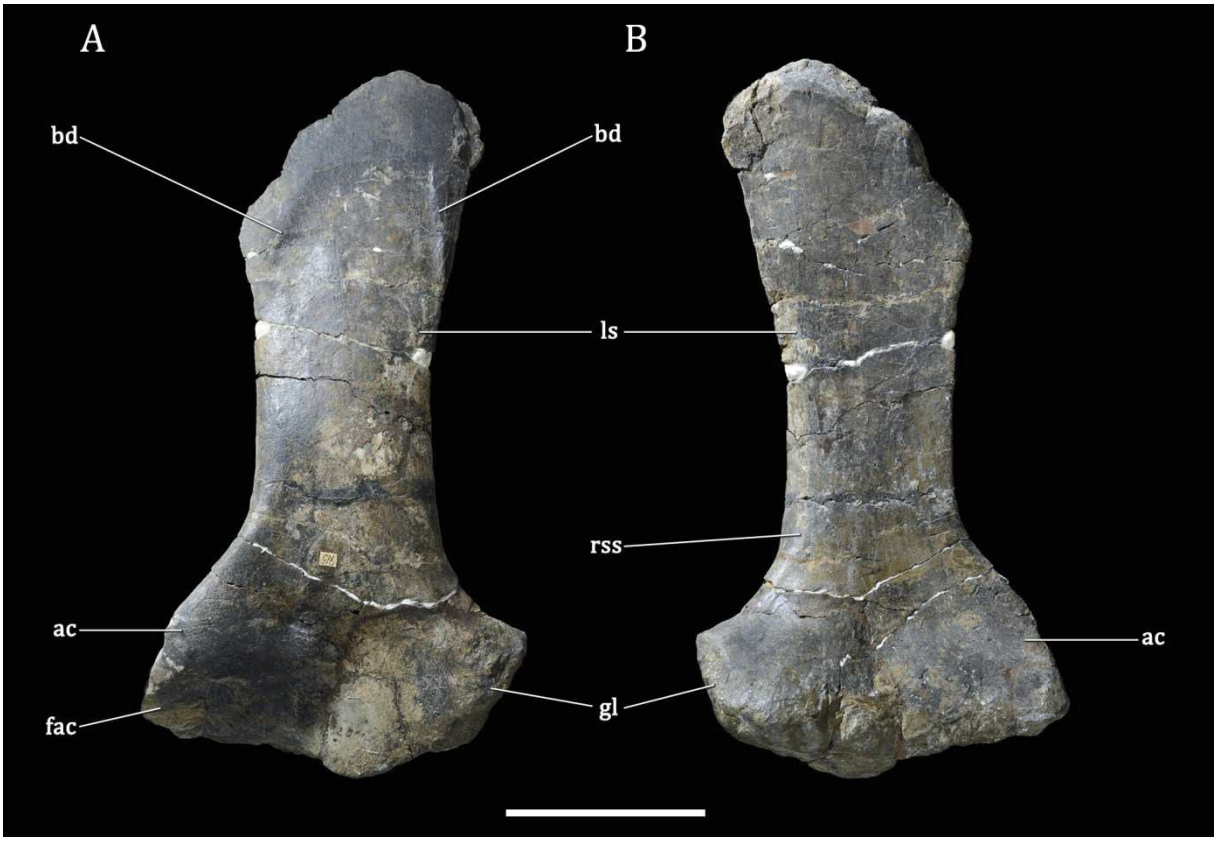


Figure II.100. Scapula gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES386). **[A]** Vue latérale. **[B]** Vue médiale. Échelle de 20 cm. Légendes : **ac** : acromion – **bd** : bourrelet dorsal – **fac** : fosse acromiale – **gl** : cavité glénoïde – **ls** : lame de la scapula – **rss** : ride bordant la zone d'attachement du muscle *serratus superficialis*.

La partie proximale de la scapula semble plus étendue antéropostérieurement que sa partie distale, même s'il est impossible de l'affirmer avec certitude. Elle équivaut à 53% de la longueur de l'os, soit 10% de plus que chez le spécimen d'Ha Noosi. En vue latérale, l'extrémité proximale est subrectangulaire, son extension antéropostérieure étant nettement supérieure à sa hauteur

dorsoventrale. Sur la face latérale de l'extrémité proximale, une fosse acromiale s'étend sur les deux tiers de sa longueur. Elle est plus longue antéropostérieurement que haute et mesure approximativement 120 mm de haut. C'est une fosse peu profonde, plus marquée sur sa partie antérieure et dont le bord antérodorsal est surligné par une ride très légère.

Tableau II.23. Mesures (mm) de la scapula gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES386). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale – **ld** : largeur antéropostérieure de l'extrémité distale – **ll** : largeur antéropostérieure de la lame – **el** : épaisseur transverse de la lame – **lp** : largeur antéropostérieure de l'extrémité proximale – **Hamx** : hauteur dorsoventrale maximale de l'acromion prise au niveau du point de divergence avec le bord antérieur de la lame – **Hamn** : hauteur dorsoventrale minimale de l'acromion prise à son extrémité distale – **la** : largeur antéropostérieure de l'acromion prise jusqu'au niveau du bord antérieur de la lame – **ea** : épaisseur transverse de l'acromion prise sur son bord antérieure – **ecg** : épaisseur transverse de la cavité glénoïde – * : structure nettement déformée.

			LAME			ACROMION				
	L	ld	ll	el	lp	Hamx	Hamn	la	ea	ecg
Scapula gauche	720	?	172	30	385	265	140	85	40	106

L'acromion n'est pas très développé antéropostérieurement, il donne l'impression de se projeter de manière identique à celui du spécimen d'Ha Noosi, mais est ici nettement inférieur en extension (de son bord antérieur au bord antérieur de la lame) à l'allongement antéropostérieur de la lame puisqu'il équivaut à 50% de celui-ci. La hauteur du bord antérieur de l'acromion représente 19% de la longueur totale de la scapula (Tab.II.23). Cela est relativement proche de la valeur obtenue pour le spécimen d'Ha Noosi, qui est de 15%. Le bord dorsal de l'acromion est oblique et s'étend depuis le bord antérieur de la lame en pente douce, sans angle visible. En vue latérale, le bord dorsal de l'acromion forme un angle de 40° environ avec l'axe principal (dorsoventral) de la scapula. En vues latérale et médiale, le bord antérieur de l'acromion est lui aussi oblique, dans la continuité du bord dorsal. Son extrémité ventrale est située un peu plus antérieurement que son extrémité dorsale (Fig.II.100). En vue antérieure, le bord antérieur de l'acromion est dans la continuité du reste de la scapula. La partie ventrale de l'acromion est extrêmement fine transversalement, il s'agit de la partie la plus fine de l'os. Sur le bord postérieur de la partie proximale de la scapula se trouve la cavité glénoïde qui, à l'inverse, est la partie la plus épaisse de l'os transversalement (Tab.II.23). La cavité glénoïde a une texture légèrement rugueuse. Celle-ci est particulièrement visible sur la face médiale de la scapula, où la surface osseuse est un peu mieux préservée. En vue postérieure, la cavité glénoïde est ovale, plus haute dorsoventralement que large transversalement. En vue latérale, le coin postérodorsal de la cavité glénoïde est pointu et se projette assez loin postérieurement, par rapport à ce qui est observé chez le spécimen d'Ha Noosi. On observe une projection similaire chez *Antetonitrus, Lufengosaurus* ou *Sefapanosaurus*.

Au niveau du bord ventral de la scapula, la zone de contact avec le coracoïde est sigmoïde en vues latérale et médiale. On observe aussi sur le prosauropode de Maphutseng une projection arrondie sur la marge ventrale de la scapula, antéroventralement à la cavité glénoïde (Fig.II.100). Elle est toutefois moins prononcée que chez le spécimen d'Ha Noosi ou *Antetonitrus*.

Membre antérieur

Humérus gauche [MNHN.F.LES379].

Un humérus gauche complet et bien préservé fait partie du matériel de Maphutseng. Il ne présente pas de déformation et la surface osseuse semble relativement bien préservée, mis à part au niveau des extrémités proximale et distale de l'os. Le bord proximolatéral de l'humérus et son coin distolatéral sont incomplets. Sur la face postérieure de l'os, la surface osseuse est fissurée et légèrement enfoncée par endroits. L'humérus présente également des fissures au niveau de sa diaphyse (Fig.II.101).

L'humérus mesure 685 mm de long, il n'est pas particulièrement robuste pour sa taille et sa crête deltopectorale a une projection antérieure limitée. Les extrémités proximale et distale sont très étendues par rapport à la diaphyse de l'os, lui conférant, comme à l'humérus du spécimen d'Ha Noosi, une forme de sablier (Tab.II.24). La moitié proximale de l'humérus a subi une rotation d'environ 30° dans le sens horaire par rapport à sa moitié distale.

La partie proximale de l'humérus a une surface antérieure concave et une surface postérieure relativement plane avec de légères concavités latérale et médiale. La tête de l'humérus est épaisse et possède un bord dorsal convexe (Figs.II.101A-D). Comme sur le spécimen d'Ha Noosi, elle porte un bourrelet légèrement plus épais antéropostérieurement que le reste de la surface articulaire proximale. La surface de ce bourrelet est rugueuse. En vue proximale, la partie la plus épaisse de la tête humérale se situe sur sa moitié médiale. Le tiers latéral de la tête est deux à trois fois plus fin que sa partie médiale. Le bord antérieur de l'extrémité proximale est plat à légèrement concave, tandis que son bord postérieur est convexe (Fig.II.101E).

La crête deltopectorale s'élève sur le bord latéral de l'humérus. Elle se projette antérieurement sur 4 à 5 cm environ, et forme un angle de pratiquement 90° avec la surface antérieure de l'humérus en vue proximale. En vue antérieure, l'axe principal de la crête deltopectorale est orienté strictement dorsoventralement. La longueur de la crête deltopectorale représente 48% de la longueur totale de l'humérus, c'est-à-dire pratiquement les mêmes proportions que chez le spécimen d'Ha Noosi. Le bord distal de la crête deltopectorale porte un bourrelet rugueux qui apparaît droit en vue antérieure (Fig.II.101A). En vue latérale, le bord distal de la crête deltopectorale est convexe. La crête s'élève très graduellement de la zone proximale de l'humérus, elle atteint après quelques centimètres un

palier où sa marge distale est droite et, distalement, elle se termine de manière assez abrupte au niveau de la diaphyse de l'os. En vue latérale, l'axe dorsoventral distal de la crête forme un angle de 130° environ avec son bord ventral qui se fond dans la diaphyse (Fig.II.101B).

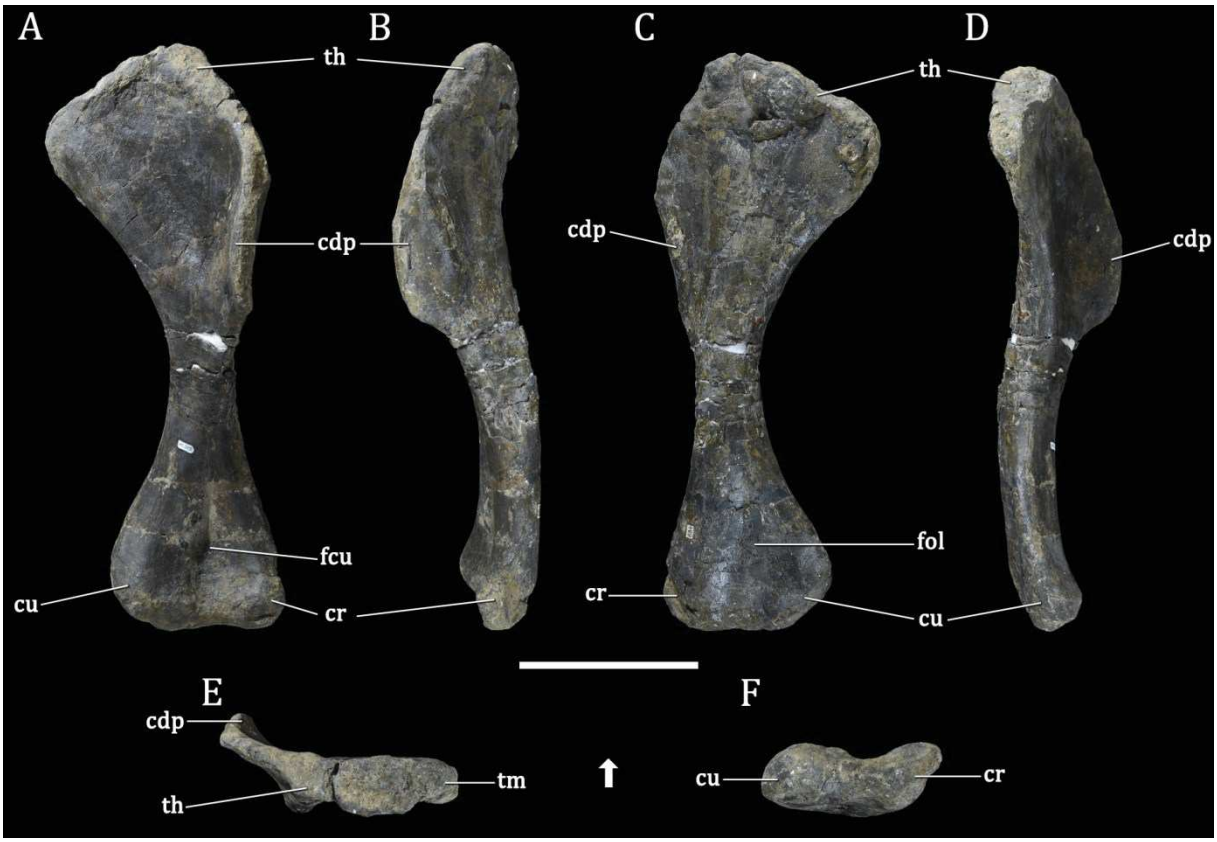


Figure II.101. Humérus gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES379). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 20 cm. La flèche indique la face antérieure de l'os pour **[E]** et **[F]**. Légendes : **cdp** : crête deltopectorale – **cr** : condyle radial (latéral) – **cu** : condyle ulnaire (médial) – **fcu** : fosse cuboïde – **fol** : fosse olécrânienne – **tm** : tubérosité médiale – **th** : tête humérale.

La diaphyse de l'humérus est peu étendue dorsoventralement en comparaison de la longueur totale de l'os. Elle est relativement fine, sa largeur transverse représente environ 30% de l'extension proximale maximale de l'humérus et environ 40% de la distale. En vues antérieure et postérieure, les bords médial et latéral de la diaphyse sont tous deux concaves (Figs.II.101A&C). En vues latérale et médiale, ses bords antérieur et postérieur sont subparallèles, l'antérieur étant concave et le postérieur convexe (Figs.II.101B&D). En section transverse, la diaphyse est subcirculaire.

En vue postérieure, la moitié distale de l'humérus est subtriangulaire. Elle est évasée et sa largeur transverse équivaut à environ 70% de celle de l'extrémité proximale (Tab.II.24). La marge ventrale de l'extrémité distale est très légèrement concave en vues antérieure et postérieure. La surface antérieure de l'extrémité porte une fosse cuboïde médiane bien marquée, plus concave que chez le

spécimen d'Ha Noosi (Fig.II.101A). La surface postérieure est également concave sur sa partie médiane du fait de la présence de la fosse olécrânienne, mais cette dernière reste moins profonde que la fosse cuboïde (Fig.II.101C). Les condyles distaux de l'humérus sont conservés, mais leur face postérieure est érodée. En vue antérieure, ils apparaissent peu développés, comme c'est généralement le cas chez les prosauropodes. Antéropostérieurement, l'épaisseur du condyle médial est malgré tout très proche de l'épaisseur de l'humérus sur sa partie proximale (Tab.II.24). En vue distale, les fosses cuboïde et olécrânienne délimitant, de part et d'autre, les condyles ovoïdes sont bien visibles. On observe un manque au niveau de la partie postéroventrale du condyle latéral. Malgré ce manque, le condyle ulnaire semble être un peu plus étendu transversalement que le condyle radial (Fig.II.101F).

Tableau II.24. Mesures (mm) de l'humérus gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES379). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale – **Lcdp** : longueur dorsoventrale de la crête deltopectorale (prise à partir du bord proximal de l'humérus) – **l** : largeur transverse – **e** : épaisseur antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise sous la crête deltopectorale) – ***** : structure nettement déformée.

			PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL	
	L	Lcdp	l	e	l	e	C	l	e
Humérus gauche	685	330	300	70	82	80	262	220	68

Ulna droite [MNHN.F.LES159].

Une ulna droite, complète, est préservée dans le matériel attribué au prosauropode de Maphutseng. L'os ne présente pas de manque particulier, seule une petite zone antérieure à l'extrémité distale est cassée. Les surfaces articulaires au niveau des extrémités sont complètes, même si elles sont un peu érodées. La surface osseuse est, dans l'ensemble, bien conservée, la couche superficielle de l'os est tout de même arrachée sur une petite partie de la surface latérale de l'ulna. L'os présente de nombreuses fractures sur toute la longueur de sa diaphyse (Fig.II.102).

L'ulna est positionnée avec l'axe long de son extrémité distale droit et dirigé antéropostérieurement. La fosse radiale est orientée antérieurement à antérolatéralement et les deux processus qui l'entourent se projettent antérolatéralement et antéromédialement.

La longueur maximale de l'ulna est de 390 mm (Tab.II.25), ce qui équivaut à 1,81 fois la longueur de celle du spécimen d'Ha Noosi. Le bone bed de Maphutseng ayant livré les restes de nombreux individus désarticulés, il n'est pas possible d'associer cette ulna à un humérus en particulier, le ratio des longueurs de ces deux os reste donc inconnu. L'ulna est un os robuste, avec des extrémités proximale et distale évasées antéropostérieurement et transversalement par rapport à la diaphyse, la proximale l'étant davantage que la distale (Tab.II.25). Les axes longs des extrémités de l'ulna ne

sont pas parallèles, ils forment un angle d'environ 40°. L'ulna a une morphologie très semblable à celle des autres sauropodomorphes basaux, mais elle apparaît moins robuste que l'ulna de certaines formes, comme le spécimen d'Ha Noosi ou *Antetonitrus*, chez lesquels l'ulna est plus courte et plus trapue.

L'extrémité proximale de l'ulna représente, en considérant son extension antéropostérieure, 36% de la longueur totale de l'os, soit 10% de moins que chez le spécimen d'Ha Noosi. En vue proximale, la surface articulaire a une forme subtriangulaire (Fig.II.102E), proche de ce qui est observé chez *Antetonitrus* ou *Melanorosaurus* (NM QR3314 et SAM-PK-3449) (Fig.II.77). Sa marge postéromédiale est concave et sa marge latérale convexe. La marge antérolatérale de l'extrémité proximale porte une concavité qui correspond à la fosse radiale, moins profonde que la concavité postéromédiale. La fosse radiale est ainsi moins marquée que chez *Aardonyx*, *Melanorosaurus* (SAM-PK-3449) ou *Sefapanosaurus*. Elle est bordée par les processus antérolatéral et antéromédial de l'ulna. Le processus antéromédial a, comme chez un grand nombre de prosauropodes, une forme ovale. Il est très développé et a une largeur assez importante proportionnellement à sa longueur. Chez *Antetonitrus* et *Sefapanosaurus*, le processus antéromédial est beaucoup plus fin. L'extrémité du processus antéromédial est arrondie. Le processus antérolatéral est très peu développé et se projette moins que chez le spécimen d'Ha Noosi et la plupart des autres genres de prosauropodes. Sur sa partie postérieure, l'extrémité proximale de l'ulna porte une projection arrondie dont le bord postérieur est fortement convexe en vue proximale. En avant de cette projection et avant le processus antérolatéral se trouve l'olécrâne. Il est très peu développé, mais reste néanmoins visible en vues médiale et latérale. L'olécrâne se situe environ 3 cm plus dorsalement que le point le plus bas du processus antéromédial (Fig.II.102B).

La diaphyse est beaucoup moins robuste que celle d'*Antetonitrus*, qui possède une ulna de taille équivalente. La coupe transverse de la diaphyse est elliptique. L'extension antéropostérieure de la diaphyse équivaut à 35% de celle de l'extrémité proximale et 45% de celle de l'extrémité distale (Tab.II.25). En vues latérale et médiale, la partie proximale de la diaphyse s'affine distalement, elle est cintrée aux deux tiers de la longueur de l'ulna et s'évase ensuite distalement. L'extension antéropostérieure de la diaphyse est de 125 mm proximalement, mais tombe à 56 mm à son point le moins large. Les bords antérieur et postérieur de la diaphyse sont concaves. En vues antérieure et postérieure, le bord latéral de la diaphyse de l'ulna est sigmoïde et son bord médial légèrement concave. La surface médiale de la diaphyse est concave sur la moitié proximale et plane sur la moitié distale (Fig.II.102D). La surface latérale de la diaphyse est légèrement convexe sur la partie proximale de l'os et plane sur sa partie distale. Contrairement à ce qui était observé sur le spécimen d'Ha Noosi, il n'y a pas de fine crête visible sur la surface latérale de l'ulna du prosauropode de Maphutseng. On

distingue simplement un léger bourrelet ventralement au processus antérolatéral de la partie proximale de l'os (Fig.II.102B).

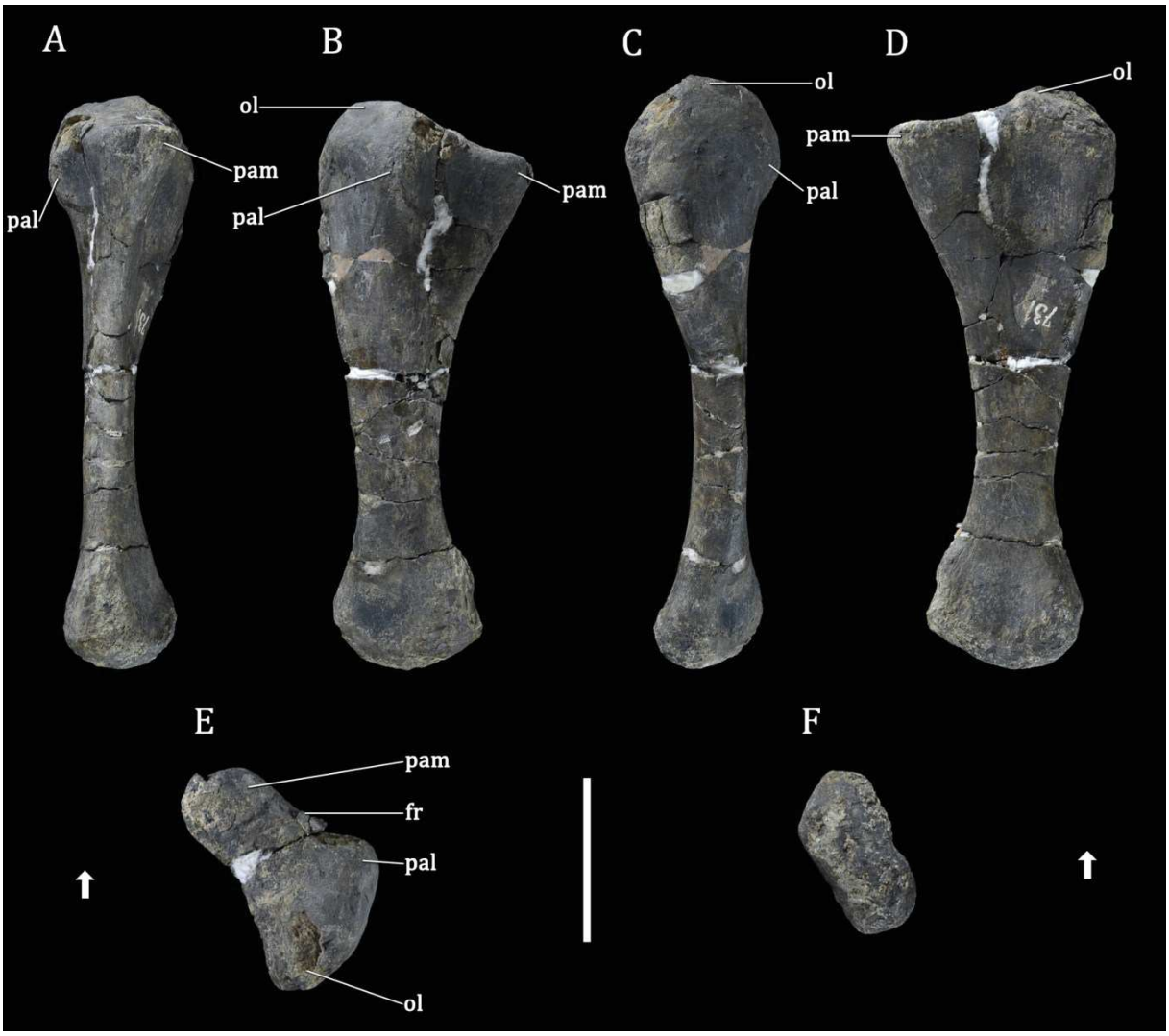


Figure II.102. Ulna droite du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES159). **[A]** Vue antéromédiale. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue postérolatérale. **[D]** Vue postéromédiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 10 cm. Les flèches indiquent la face antérieure de l'os pour **[E-F]**. Légendes : **fr** : fosse radiale –**ol** : olécrâne – **pal** : processus antérolatéral – **pam** : processus antéromédial.

L'extension antéropostérieure de l'extrémité distale de l'ulna représente 85% de celle de l'extrémité proximale. Elle équivaut aussi à 28% de la longueur totale de l'ulna (Tab.II.25). La surface d'articulation distale est simple et convexe. La face antérieure de l'extrémité distale semble porter un tubercule, sans doute équivalent à celui décrit chez le spécimen d'Ha Noosi, mais l'ulna étant cassé précisément à cet endroit-là, la structure n'est pas observable dans son intégralité. La surface articulaire est subrectangulaire en vue distale. Son axe long est orienté antéropostérieurement. Les bords médial et latéral sont droits, les bords antérieur et postérieur sont convexes (Fig.II.102F).

Tableau II.25. Mesures (mm) de l'ulna droite du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES159). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale – **U/H** : ratio de la longueur (L) de l'humérus sur la longueur (L) de l'ulna – **l** : largeur transverse maximale – **e** : extension antéropostérieure maximale – **-** : non applicable.

			PROXIMAL		DIAPHYSE		DISTAL	
	L	U/H	l	e	l	e	L	e
Ulna droite	390	-	126	142	52	48	56	108

Radius droit [MNHN.F.LES147].

Un radius droit complet et bien préservé fait partie du matériel de Maphutseng. L'unique partie abîmée de l'os est son extrémité proximale, dont deux bords sont cassés. La surface osseuse du radius est bien conservée, même si elle n'est pas entièrement dégagée sur les extrémités de l'os. Sa diaphyse est fissurée à deux niveaux différents (Fig.II.103).

La radius est rectiligne et relativement fin. Son extrémité proximale est évasée transversalement. En vue latérale, elle apparaît aussi légèrement étendue antéropostérieurement par rapport à l'extension de la diaphyse. En vue proximale, l'extrémité n'est pas complète, mais était vraisemblablement ovale. La largeur transverse de la surface articulaire proximale représente environ 1,2 fois son extension antéropostérieure (Tab.II.26). Le bord antérieur de l'extrémité proximale est légèrement convexe, son bord postérieur est droit et son bord latéral convexe. La partie latérale de la surface articulaire proximale semble être un peu moins longue antéropostérieurement que sa partie médiale (Fig.II.103E). En vue antérieure ou postérieure, la partie latérale de la surface articulaire proximale a un bord convexe et est plus haute que la partie médiale, légèrement concave, qui reçoit le condyle radial de l'humérus (Figs.II.103A&C).

La diaphyse du radius représente environ les trois quarts de la longueur totale de l'os. En section transverse elle est elliptique, la largeur transverse étant supérieure à l'extension antéropostérieure. La largeur transverse de la diaphyse correspond à environ 45% de la largeur transverse de l'extrémité proximale du radius et à environ 55% de celle de l'extrémité distale (Tab.II.26). En vues antérieure et postérieure, la diaphyse est droite, ses bords latéral et médial sont subparallèles avec une légère concavité proximale et distale (Figs.II.103A&C). En vues latérale et médiale, la diaphyse est légèrement courbée avec un bord antérieur droit et un bord postérieur légèrement concave. La diaphyse commence à s'évaser à 8 centimètres au-dessus de l'extrémité distale (Figs.II.103B&D). La zone latérale de la diaphyse porte un tubercule aplati et rugueux, situé à 4 cm de l'extrémité distale et qui correspond sans doute au point de contact avec l'ulna.

L'extrémité distale du radius est étendue à la fois transversalement et antéropostérieurement par rapport à la diaphyse. Comme c'est généralement le cas chez les sauropodomorphes basaux, la marge ventrale de l'extrémité distale se projette nettement plus du côté médial que du côté latéral. En vues antérieure et postérieure, cette marge apparaît donc oblique. La surface articulaire distale est plane. En vue distale, elle a une forme subcirculaire, sa largeur transverse est légèrement supérieure à son extension antéropostérieure (Tab.II.26). Le bord postérieur est le seul qui est à peu près droit en vue distale, les autres bords apparaissent convexes (Fig.II.103F).

Figure II.103. Radius droit du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES147). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 10 cm. Les flèches indiquent la face antérieure de l'os pour **[E-F]**.

Tableau II.26. Mesures (mm) du radius gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES147). Abréviations : **L** : longueur dorsoventrale maximale – **R/H** : ratio de la longueur (L) de l'humérus sur la longueur (L) du radius – **l** : largeur transverse maximale – **e** : extension antéropostérieure maximale – **-** : non applicable.

			PROXIMAL		DIAPHYSE		DISTAL	
	L	R/H	l	e	l	e	l	e
Radius gauche	320	-	99	58	46	38	85	64

Main.

Seuls quatre métacarpiens et une phalange du doigt I de la main du prosauropode de Maphutseng ont été préservés et ont pu être identifiés. De nombreuses phalanges encore non identifiées se trouvent dans le matériel récolté. Le seul métacarpien à ne pas avoir été retrouvé est le métacarpien V. Les éléments du métacarpe ayant été trouvés désarticulés et appartenant à plusieurs individus, ils ne peuvent pas être comparés en taille. Dans l'ensemble, les métacarpiens sont relativement bien préservés, même s'ils présentent quelques fractures. Leur surface osseuse est érodée par endroits et la partie proximale du métacarpien IV est incomplète (Fig.II.104).

Le métacarpien I droit (MNHN.F.LES26) est, comme chez tous les sauropodomorphes basaux, un peu plus long que large (Tab.II.27). C'est un os très robuste de forme subquadrangulaire. En vue dorsale, son bord proximal est légèrement concave et ses bords médial et latéral sont fortement concaves. En vue latérale, la marge proximale du métacarpien I est droite et ses bords dorsal et ventral sont fortement concaves. Une nette concavité sur la face proximolatérale du métacarpien I permet l'articulation avec le métacarpien II qui va se placer, non pas dans l'alignement du premier métacarpien, mais un peu antérieurement à ce dernier, comme chez la plupart des prosauropodes. En vue proximale, la surface articulaire du métacarpien I apparaît subrectangulaire. La torsion entre les extrémités proximale et distale de l'os est peu marquée. Les condyles distaux sont de grande taille et bien développés dorsoventralement. Le condyle distal latéral se projette plus antérieurement que le médial (Fig.II.104).

Le métacarpien II gauche (MNHN.F.LES92) est un élément allongé, dont la largeur transverse proximale représente 46% de la longueur (Tab.II.27). Cette valeur est bien inférieure à celle trouvée chez le spécimen d'Ha Noosi (67%) et appuie l'importante différence de morphologie des surfaces articulaires proximales. En effet, en vue proximale, la surface articulaire proximale du métacarpien II est subrectangulaire avec un axe long dirigé dorsomédialement à ventrolatéralement chez le prosauropode de Maphutseng, alors que chez le spécimen d'Ha Noosi elle est rhomboédrique avec un axe long transverse. En vue dorsale, on retrouve malgré tout un profil cintré avec des bords latéral et médial concaves.

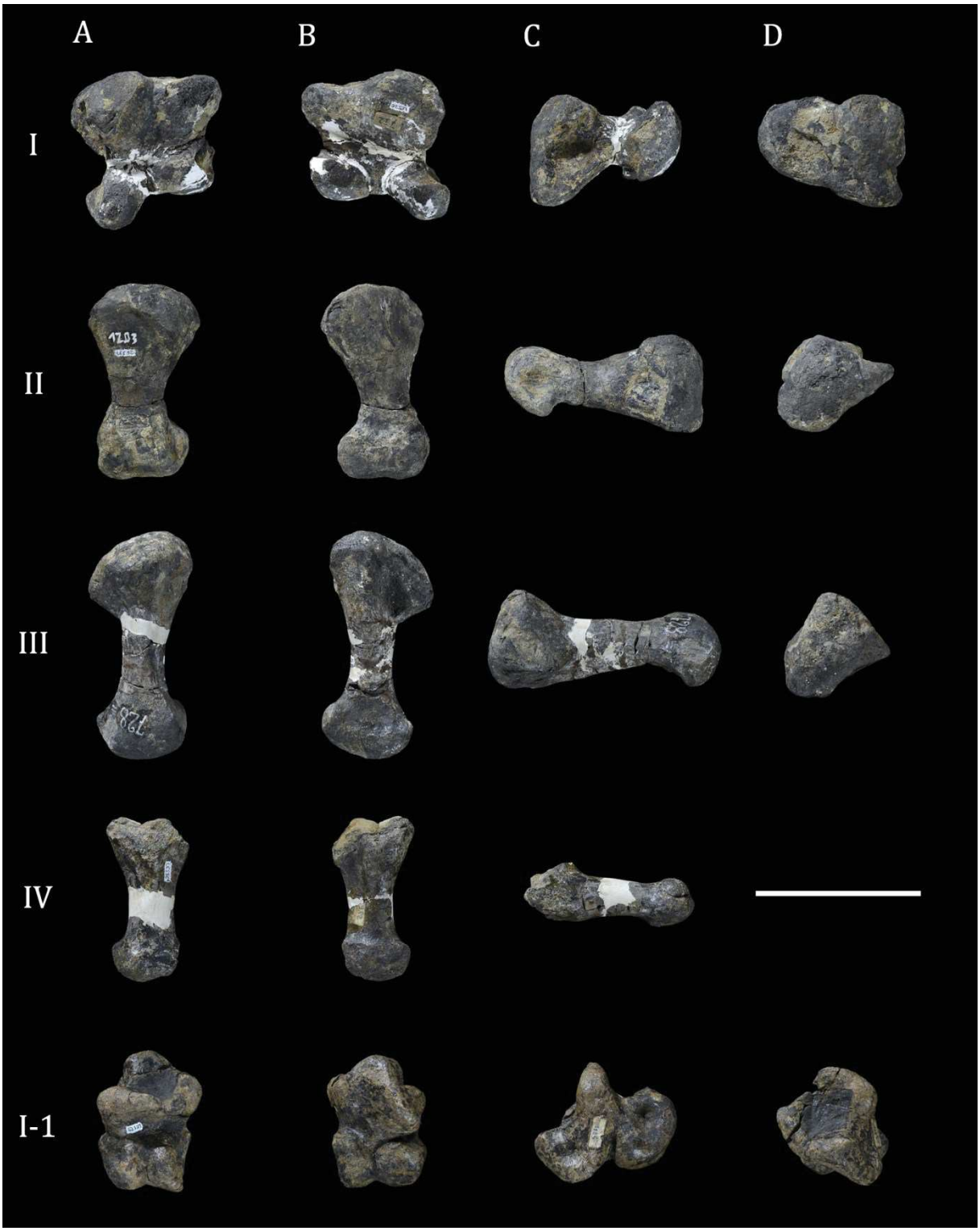


Figure II.104. Éléments de la main (métacarpiens I à IV et phalange I-1) du prosauropode de Maphutseng. **[A]** Vues dorsales. **[B]** Vues ventrales. **[C]** Vues latérales. **[D]** Vues proximales. Échelle de 10 cm.

La largeur transverse proximale équivaut à 1,7 fois la largeur minimale du métacarpien II et est équivalente à la largeur transverse distale. En vue médiale, la marge proximale du métacarpien II

apparaît légèrement convexe, tandis que ses bords ventral et dorsal sont concaves. Les condyles distaux sont moins développés dorsoventralement que l'extrémité proximale de l'os (Fig.II.104).

Le métacarpien III (MNHN.F.LES93) est également allongé et, par rapport au métacarpien II, présente une diaphyse plus fine en comparaison de ses extrémités proximale et distale. Ainsi, la largeur transverse de son extrémité proximale correspond à 48% de sa longueur et représente 2,5 fois la largeur minimale de la diaphyse et 1,2 la largeur transverse de l'extrémité distale du métacarpien III (Tab.II.27). En vue dorsale, les bords médial et latéral de l'os sont concaves. En vue médiale, la surface proximomédiale de l'os est légèrement rugueuse à l'endroit du contact avec le métacarpien II. Les bords dorsal et ventral de l'os sont concaves. L'extrémité proximale du métacarpien III a une surface relativement plane et, en vue latérale, elle est nettement plus développée dorsoventralement que son extrémité distale. La surface latéroventrale de l'os porte une concavité qui vient accueillir le métacarpien IV. En vue proximale, la surface articulaire du métacarpien III est subrectangulaire et bien plus haute dorsoventralement que ce qui est observé chez le spécimen d'Ha Noosi (Fig.II.104).

Le métacarpien IV (MNHN.F.LES76) est incomplet, mais paraît plus robuste que celui du spécimen d'Ha Noosi. En vue dorsale, les bords médial et latéral de l'os sont concaves. L'extrémité proximale est cassée, mais semble s'étendre davantage transversalement que la distale. Par rapport aux métacarpiens II et III, l'extrémité distale du métacarpien IV est moins développée que sa diaphyse à la fois transversalement et dorsoventralement. En vue médiale, le début d'une légère concavité proximomédiale où le métacarpien III vient s'insérer se devine. Les bords dorsal et ventral de l'os sont également concaves (Fig.II.104). Tout comme chez le spécimen d'Ha Noosi, une proéminence proximomédiane est présente sur les métacarpiens II à IV.

La première phalange du doigt I (MNHN.F.LES29) constitue un des seuls éléments, en dehors des métacarpiens, qui ont pu être identifiés. C'est un os robuste et court, dont la longueur et la largeur maximales sont à peu près équivalentes. La surface articulaire proximale de la phalange I-1 est formée de deux concavités séparées par un bourrelet, qui permettent d'accueillir les condyles distaux du métacarpien I. La concavité latérale est nettement plus marquée que la médiale. La phalange I-1 porte des processus dorsal et ventral intercondylaires, le ventral étant le plus développé des deux. La diaphyse est très courte, presque absente, contrairement à ce qui peut être observé chez le spécimen d'Ha Noosi. Elle a subi une torsion de 40° environ. En vue médiale, les marges dorsale et ventrale de l'os sont fortement concaves. Distalement, le ginglymus est bien plus étendu ventralement que dorsalement. Les condyles distaux sont relativement grands et portent des fosses ligamentaires bien visibles (Fig.II.104).

Tableau II.27. Mesures (mm) des éléments de la main du prosauropode de Maphutseng. Les éléments ne sont pas associés entre eux. Abréviations : **L** : longueur – **lp** : largeur proximale transverse – **?** : structure cassée ou absente.

Main		Métacarpien		Phalange 1
		L	lp	L
Droite & gauche (MNHN.F.LES26 & 29)	Doigt I	97	93	85
Gauche (MNHN.F.LES92)	Doigt II	125	57	?
Droite (MNHN.F.LES93)	Doigt III	143	68	?
Droite (MNHN.F.LES76)	Doigt IV	>103	?	?

Ceinture pelvienne

Ilion droit [MNHN.F.LES375a].

Un ilion droit du prosauropode de Maphutseng, très fissuré, mais malgré tout complet, est préservé. Sa surface osseuse est très abîmée, voire complètement absente. Un morceau d'os de plusieurs centimètres manque au niveau de la crête supracétabulaire, dans la zone postérodorsale du pédoncule pubien. Un autre morceau manque à la jonction entre le bord postérodorsal du pédoncule ischiatique et le bord ventral du processus postacétbaulaire (Fig.II.105D).

L'ilion est robuste, de grande taille et typique, morphologiquement parlant, de ce que l'on trouve chez les prosauropodes. Il mesure 590 mm de long de l'extrémité du processus préacétabulaire à celle du processus postacétabulaire. Sa longueur minimale se trouve au-dessus de l'acétabulum et représente environ 60% de sa longueur maximale. La hauteur maximale de l'ilion est de 370 mm (Tab.II.28).

La marge dorsale de l'ilion est sigmoïde en vue latérale. Son point le plus dorsal se trouve pratiquement au centre de l'axe antéropostérieur de l'ilion, à la verticale de la marge antérieure du pédoncule ischiatique. Son point le plus bas est au niveau du processus préacétabulaire (Fig.II.105A). En vue dorsale, le bord médial de l'ilion est convexe et son bord latéral est concave (Fig.II.105C). Transversalement, la lame iliaque fait 3 à 4 cm d'épaisseur au niveau de son bord dorsal. La partie la plus fine de la lame se trouve au niveau de la concavité qui occupe la partie centrale de la lame iliaque et s'étend ventralement jusqu'à un point proche de l'acétabulum. Certains sauropodomorphes basaux comme *Lufengosaurus* ou *Riojasaurus* ont cette même concavité, sur leur ilion, placée en position bien plus dorsale. Au-dessus de l'acétabulum, la lame iliaque équivaut à environ la moitié de la hauteur totale de l'ilion, elle est moins étendue dorsoventralement que chez *Meroktenos*. La face médiale de la lame iliaque est plane dorsalement et ventralement, mais présente une concavité marquée sur sa partie centrale, à l'endroit où les vertèbres sacrées viennent s'insérer (Fig.II.105B).

Le processus préacétabulaire est subovale avec une extrémité arrondie en vue latérale. C'est la forme la plus courante chez les prosauropodes, bien que chez certains genres comme *Adeopapposaurus* ou *Anchisaurus*, l'extrémité est plus pointue. Il est pratiquement aussi haut que long, sa hauteur représentant environ 90% de sa longueur. Sa longueur équivaut à environ 18% de celle de l'ilion et à 53% de celle du processus postacétabulaire (Tab.II.28). La surface latérale du processus préacétabulaire est plane, sa surface médiale est concave. En vue latérale, ses bords dorsal et ventral sont légèrement convexes et convergent au niveau de son extrémité arrondie. Le processus préacétabulaire forme un angle de 50° environ avec le pédoncule pubien, et sa marge distale est postérieure à la projection antérieure de ce dernier (Figs.II.105A&B).

Le processus postacétabulaire est subtriangulaire avec une extrémité distale arrondie. Chez de nombreux genres comme *Jingshanosaurus*, *Lessemsaurus* ou *Yunnanosaurus*, le processus a une forme subrectangulaire. Sa hauteur minimale au niveau de son extrémité représente environ 55% de sa hauteur maximale. Il est plus long que le processus préacétabulaire et équivaut à 34% de la longueur de l'ilion (Tab.II.28). Sa surface latérale est convexe dans sa partie dorsale et plane sur toute sa partie ventrale. Sa surface médiale est plane à très légèrement concave. En vue latérale, le bord dorsal du processus postacétabulaire est légèrement concave, son bord ventral est droit et oblique, faisant un angle d'environ 45° avec l'horizontal. Comme chez la majorité des sauropodomorphes autres qu'*Eoraptor*, *Panphagia* ou *Saturnalia*, il n'y a pas de crête brevis et, par extension, pas de fosse brevis visibles sur la face ventrale du processus postacétabulaire (Fig.II.105D).

L'acétabulum est complètement ouvert, par opposition à ce qui peut être observé chez *Chromogisaurus*, *Panphagia* ou *Saturnalia*, et présente des proportions identiques à ce qui est généralement observé au sein des prosauropodes. L'acétabulum est en forme de demi-cercle et légèrement plus long que haut (Figs.II.105A&B). Il a une forme intermédiaire entre l'acétabulum très bas et allongé de certaines formes basales telles qu'*Eoraptor* ou *Panphagia* et celui, plus étroit, que l'on observe notamment chez *Lessemsaurus* ou *Sarahsaurus*. La crête supracétabulaire, longeant la bordure dorsale de l'acétabulum, s'élève de manière assez abrupte sur la partie dorsale du pédoncule pubien (Fig.II.105A). Elle s'étend ensuite postérieurement jusqu'à la base du pédoncule ischiatique, où elle se fond graduellement dans la surface latérale de l'os. La crête supracétabulaire est érodée, mais ne semble pas avoir été très développée latéralement. Elle atteint environ 2 cm d'épaisseur à l'endroit où elle est le plus développée, c'est-à-dire sur la partie haute du pédoncule pubien. La paroi de l'acétabulum est très large transversalement, elle est un peu plus large au niveau de la base du pédoncule pubien qu'à celle du pédoncule ischiatique. Les surfaces antérieure et antérodorsale de la paroi acétabulaire sont concaves. Plus postérieurement, dans la zone où la crête supracétabulaire perd en épaisseur, la paroi de l'acétabulum devient plus plane. Elle l'est

complètement au niveau du pédoncule ischiatique. Comme chez bon nombre de sauropodomorphes, la paroi acétabulaire est dirigée ventrolatéralement, particulièrement sur sa partie postérieure.

Le pédoncule pubien s'étend antéroventralement sur 195 mm. Il est trapézoïdal, robuste et nettement plus long que le pédoncule ischiatique. En vue latérale, ses bords antérieur et distal sont droits. Son bord postérieur est concave au niveau des marges latérale et médiale de la paroi acétabulaire (Fig.II.105A). En vue distale, le pédoncule pubien a une forme subtriangulaire, très semblable à celle observée chez le spécimen d'Ha Noosi malgré une grande différence de taille. Ainsi, son bord antérieur apparaît fortement convexe et son bord postérieur concave. Comme sur le spécimen d'Ha Noosi, le coin postéromédial de la surface articulaire porte une projection, plutôt arrondie que subtriangulaire, sans doute du fait de l'érosion. En prenant en compte cette projection, la largeur transverse de la face articulaire du pédoncule représente environ 75% de sa longueur antéropostérieure maximale (Tab.II.28).

Le pédoncule ischiatique se projette ventralement et légèrement postérieurement sur 110 mm environ. C'est un élément robuste et relativement développé, qui représente un peu plus de la moitié de la longueur du pédoncule pubien (Tab.II.28). Cette morphologie est répandue parmi les sauropodomorphes basaux, par opposition à celle des sauropodes dont le pédoncule ischiatique subit généralement une réduction extrême (Upchurch et al. 2004). Le pédoncule ischiatique, malgré son bord postérodorsal cassé, semble subrectangulaire. En vue latérale, son bord antérieur est droit et son bord postérieur, bien qu'incomplet, est légèrement concave. Cette concavité induit la projection postérieure de l'angle postéroventral du pédoncule (Figs.II.105A&B). Ce trait morphologique est visible chez de nombreux prosauropodes, de manière plus ou moins marquée. *Plateosaurus* (Moser 2003) ou *Riojasaurus* sont les deux genres où cette projection est la plus visible. En vue distale, le pédoncule ischiatique est presque carré, la longueur et l'épaisseur de sa surface articulaire étant quasiment égales (Tab.II.28). Ses bords antérieur et médial sont droits et ses bords postérieur et latéral sont légèrement convexes (Fig.II.105D).

Tableau II.28. Mesures (mm) de l'ilion gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES375a). Abréviations : **L** : longueur antéropostérieure – **Lmin** : longueur antéropostérieure minimale (au-dessus de l'acétabulum) – **H** : hauteur dorsoventrale – **Hli** : hauteur dorsoventrale de la lame iliaque – **Dac** : diamètre médial de l'acétabulum – **Lppr** : longueur antéropostérieure du processus préacétabulaire – **Lppo** : longueur antéropostérieure du processus postacétabulaire – **Lp** : longueur du pédoncule – **Lep** : longueur antéropostérieure de l'extrémité du pédoncule – **lep** : largeur transverse de l'extrémité du pédoncule.

						PROCESSUS		**PED. PUBIEN**			**PED. ISCHIATIQUE**		
	L	Lmin	H	Hli	Dac	Lppr	Lppo	Lpp	Lepp	lepp	Lpi	Lepi	lepi
Ilion gauche	590	≈350	365	210	180	105	200	195	155	117	≈110	117	122

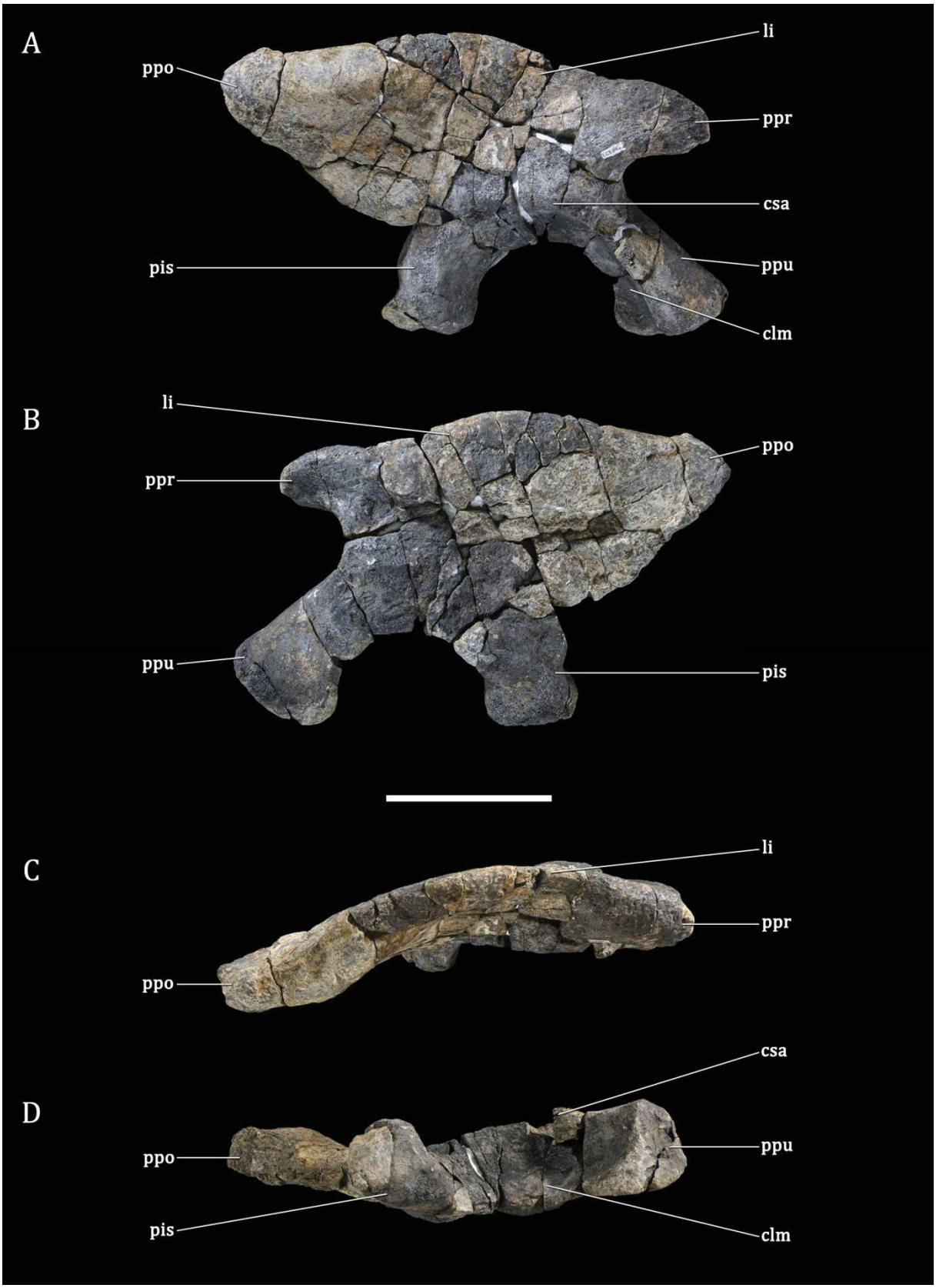


Figure II.105. Ilion droit du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES375a). **[A]** Vue latérale. **[B]** Vue médiale. **[C]** Vue dorsale. **[D]** Vue ventrale. Échelle de 20 cm. Légendes : **clm** : cloison médiale de l'acétabulum – **csa** : crête supracétabulaire – **li** : lame iliaque – **pis** : pédoncule ischiatique – **ppo** : processus postacétabulaire – **ppr** : processus préacétabulaire – **ppu** : pédoncule pubien.

Pubis gauche [MNHN.F.LES378].

Pour les besoins de la description, le pubis est figuré et décrit avec son axe long disposé horizontalement. Suivant cette orientation, les surfaces planes du tablier pubien sont dirigées strictement dorsalement et ventralement et le pédoncule iliaque est orienté postérieurement. *In vivo*, le pubis était orienté de manière oblique par rapport à l'axe longitudinal de l'animal, avec la surface qui sera ici considérée comme dorsale du tablier pubien dirigée antérodorsalement.

Le pubis gauche du prosauropode de Maphutseng est pratiquement complet, mais très mal conservé. L'os est parcouru de nombreuses fractures, une partie de la plaque obturatrice est manquante et la bordure médiale du tablier pubien n'a pas été entièrement préservée (Fig.II.106). La grande fragilité de la lame n'a pas permis de réaliser des photos du pubis en vues latérale ou médiale, une vue est néanmoins disponible dans la thèse de Gauffre (1996, annexe 2).

Le pubis, malgré son apparence robuste, est allongé et a une longueur totale de 665 mm (Tab.II.29). En vues dorsale et ventrale, le pubis est subrectangulaire avec un bord latéral très droit doté d'une légère concavité sur la partie proximale de l'os (Fig.II.106). Cette morphologie est très semblable à celle de *Meroktenos* ou de *Melanorosaurus* (NM QR1551) et diffère des spécimens où l'on observe une concavité marquée au niveau de l'extrémité distale du pubis comme chez le spécimen d'Ha Noosi, ou des spécimens où même la partie centrale de la lame a une bordure latérale concave, comme chez *Coloradisaurus* ou *Lessemsaurus*.

La plaque obturatrice du pubis est incomplète, mais conserve tout de même un foramen obturateur visible, les pédoncules iliaque et ischiatique, ainsi que la zone acétabulaire du pubis. Elle mesure 215 mm de long, soit 32% de la longueur totale du pubis, et sa largeur maximale sous le foramen obturateur équivaut à 37% de cette même longueur (Tab.II.29). La plaque obturatrice est donc plus étendue par rapport au reste de l'os, à la fois en longueur et en largeur, que chez le spécimen d'Ha Noosi.

Le pédoncule iliaque est beaucoup plus développé que le pédoncule ischiatique. Son axe principal est ici dirigé dorsolatéralement à ventromédialement alors que, chez le spécimen d'Ha Noosi, il est orienté dorsoventralement. Il n'y a pas de protubérance dorsale importante, liée au pédoncule iliaque, visible sur la partie dorsolatérale de la plaque obturatrice. Le pédoncule iliaque est deux fois plus long que large (Tab.II.29). Sa surface articulaire est plane et apparaît subovale avec des bords convexes en vue proximale.

La paroi pubienne de l'acétabulum est complète et mesure 75 mm le long de son axe principal. Elle se trouve dans la continuité du pédoncule iliaque et est donc aussi orientée dorsolatéralement à ventromédialement. Elle est courte et relativement large. Sa surface proximale est creusée. En vue dorsale, elle forme un angle de 90° environ avec le pédoncule ischiatique (Fig.II.106A).

Le pédoncule ischiatique est subcomplet, il manque quelques centimètres d'os sur sa partie la plus distale. Il a une longueur à peu près équivalente à celle du pédoncule iliaque (Tab.II.29). La surface articulaire du pédoncule ischiatique est orientée médialement à ventromédialement. Le pédoncule ischiatique de forme subtriangulaire est nettement plus fin que l'iliaque. Son épaisseur maximale se situe sur sa partie la plus proximale et le pédoncule va ensuite en s'effilant distalement (Fig.II.106B).

Le foramen obturateur se trouve dans la moitié médiale de la plaque obturatrice, quelques centimètres antérieurement à la marge proximale du pubis. Ses bordures apparaissent un peu abîmées, mais il est pratiquement complet, seul un petit fragment d'os manque au niveau de son bord antéromédial. En vues dorsale et ventrale, le foramen a une forme subrectangulaire, bien que ses angles soient plus arrondis que chez le spécimen d'Ha Noosi. La longueur antéropostérieure approximative du foramen obturateur est de 80 mm, c'est-à-dire 37% de la longueur de la plaque obturatrice, et sa largeur est de 63 mm.

En vue dorsale, la plaque obturatrice est alignée dans la continuité du tablier pubien sur la marge latérale du pubis. Sur le bord médial du pubis, la zone de jonction entre la plaque obturatrice et le tablier pubien est incomplète (Fig.II.106A).

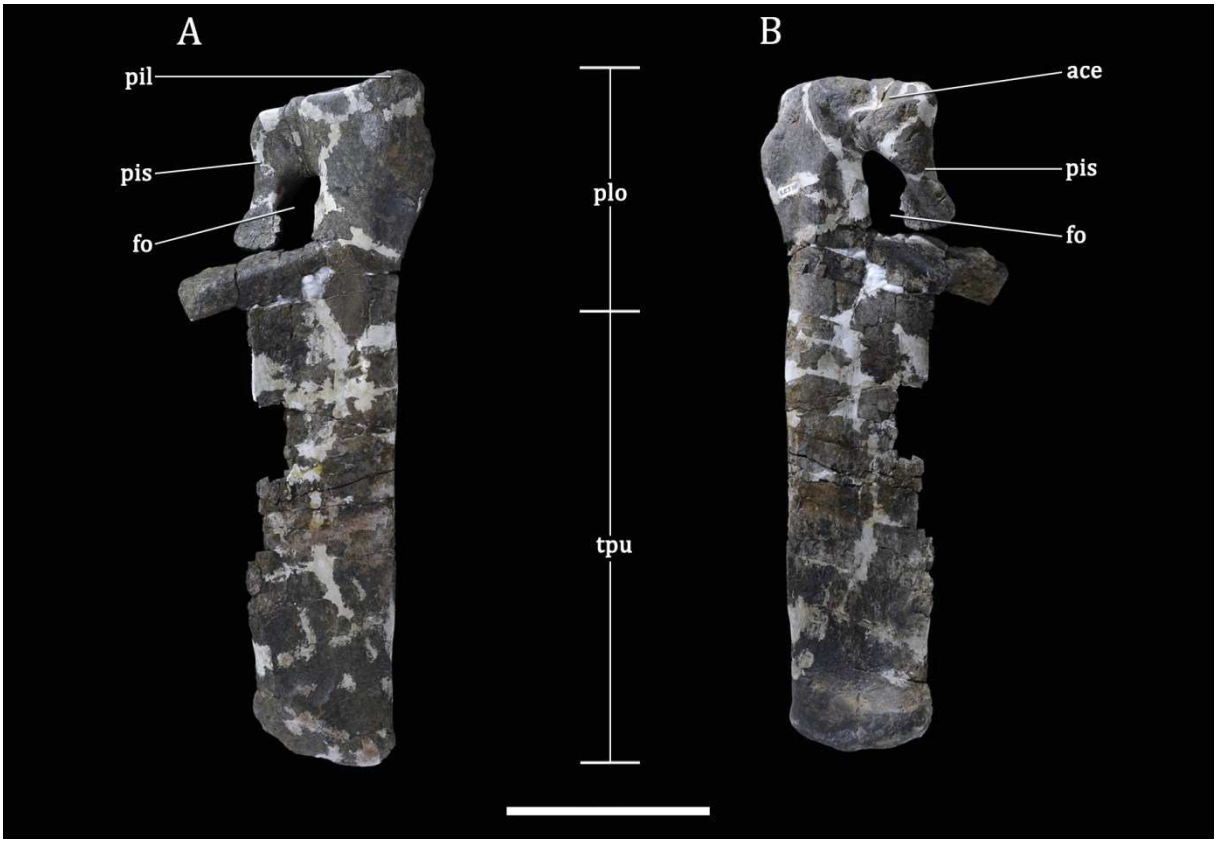


Figure II.106. Pubis gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES378). **[A]** Vue dorsale. **[B]** Vue ventrale. Échelle de 20 cm. Légendes : **ace** : acétabulum – **fo** : foramen obturateur – **pil** : pédoncule iliaque – **pis** : pédoncule ischiatique – **plo** : plaque obturatrice – **tpu** : tablier pubien.

Le tablier pubien s'étend distalement à la plaque obturatrice sur 450 mm, soit quasiment 70% de la longueur totale du pubis. La lame a une largeur maximale de 148 mm juste avant d'atteindre l'extrémité distale (Tab.II.29). Le bord médial du tablier pubien fait environ 10 mm de haut, il est bien plus fin dorsoventralement que le bord latéral qui atteint 35 mm. Les surfaces dorsale et ventrale de la lame sont planes, aucun bourrelet marqué n'est visible sur la surface ventrale comme chez le spécimen d'Ha Noosi. En vues dorsale et ventrale, le tablier pubien a des bords latéral et médial droits et subparallèles (Fig.II.106A). Cette morphologie est similaire à celle qui est observée chez *Antetonitrus*, *Melanorosaurus* (NM QR1551) ou *Meroktenos*. En vue latérale, le bord dorsal du tablier pubien est légèrement concave et son bord ventral légèrement convexe (annexe 2).

En vues dorsale ou ventrale, l'extrémité distale du pubis n'est pas du tout évasée latéralement, contrairement à ce qui peut être observé chez le spécimen d'Ha Noosi ou *Yunnanosaurus*. Ainsi, la largeur transverse de l'extrémité distale du pubis est pratiquement identique à celle prise sur le tablier pubien. Elle équivaut à 23% de la longueur totale de l'os (Tab.II.29). En vues latérale ou médiale en revanche, l'extrémité distale s'élargit dorsoventralement et a une forme de massue. Sa hauteur dorsoventrale représente le double de la hauteur de la lame prise sur le bord latéral de celle-ci. L'expansion dorsale de l'extrémité distale est faible en vue latérale. La majorité de la hauteur de l'extrémité provient d'une forte projection ventrale, assez similaire à celle de *Coloradisaurus*. En vue latérale, le bord distal de l'extrémité apparaît fortement convexe. En vues ventrale et dorsale, ce même bord distal est convexe également, mais de manière bien moins marquée (Fig.II.106A). En vue distale, l'extrémité a une forme subovale avec des bords convexes.

Tableau II.29. Mesures (mm) du pubis gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES378). Abréviations : **L** : longueur antéropostérieure – **l** : largeur transverse (prise sous le foramen obturateur pour l'extrémité proximale) – **H** : hauteur dorsoventrale – **lpil** : longueur du pédoncule iliaque – **lac** : longueur de la paroi pubienne de l'acétabulum – **lpis** : longueur du pédoncule ischiatique.

		EXTR. PROXIMALE						LAME		EXTR. DISTALE	
	L	L	l	H	lpil	lac	lpis	L	l	l	H
Pubis gauche	665	215	243	74	160	75	>155	450	148	152	75

Ischion gauche [MNHN.F.LES152].

Pour les besoins de la description, nous considérons ici que le pédoncule pubien de l'ischion est dirigé strictement antérieurement et que le pédoncule iliaque est orienté antérodorsalement.

Seule une partie proximale de l'ischion gauche du prosauropode de Maphutseng est conservée. Elle est plutôt mal préservée et présente de nombreuses fractures. La surface de l'os est très mal préservée également. La partie acétabulaire de l'ischion est endommagée médialement (Fig.II.107).

La partie proximale de l'ischion est fine transversalement et étendue dorsoventralement. C'est habituellement la partie la plus fine de l'os et, chez les prosauropodes, elle représente environ 30% de la longueur totale de l'ischion. Telle qu'elle est préservée, c'est-à-dire cassée à la base de la diaphyse de l'ischion, elle est pratiquement aussi haute dorsoventralement que longue antéropostérieurement (Tab.II.30). Cette plaque ischiatique porte le pédoncule pubien, la zone acétabulaire de l'ischion et le pédoncule iliaque. En vue latérale, le bord dorsal de la partie proximale est fortement convexe, le bord antérieur présente une concavité due à la présence de l'acétabulum et le bord ventral est incomplet, mais semble légèrement concave. La face latérale de l'os est plane postérieurement au pédoncule pubien, légèrement concave dans la zone bordant l'acétabulum et légèrement convexe dans l'alignement du pédoncule iliaque (Fig.II.107B). La face médiale de l'os présente une convexité dorsale dans l'alignement du pédoncule iliaque et une concavité marquée sur le reste de sa surface (Fig.II.107A).

Le pédoncule pubien se trouve sur la partie antérieure de l'extrémité proximale de l'ischion (Fig.II.107). Il est allongé et, en vue antérieure, subtriangulaire et très semblable en forme au pédoncule ischiatique du pubis avec lequel il s'articule. Son épaisseur maximale se situe sur sa partie la plus dorsale, elle va ensuite en s'affinant ventralement. Son épaisseur transverse maximale équivaut à 32% de sa longueur maximale (Tab.II.30). Postérieurement au pédoncule pubien, le bord ventral de l'ischion est abîmé et cassé, il n'est donc pas possible de déterminer si une encoche obturatrice ventrale se trouvait entre ce dernier et la diaphyse de l'ischion, comme c'est le cas notamment chez *Lufengosaurus*, *Massospondylus* ou *Ruehleia*.

La zone acétabulaire de l'ischion forme une profonde échancrure entre le pédoncule pubien et le pédoncule iliaque de l'ischion. Elle est profonde de 5 cm environ par rapport à la surface articulaire du pédoncule pubien, mais d'à peine 2 cm par rapport à celle du pédoncule iliaque (Fig.II.107). Elle représente environ 45% de la longueur des pédoncules pubien et iliaque et a pratiquement la même extension que la zone acétabulaire du pubis (70 et 75 mm, respectivement) (Tab.II.30).

Le pédoncule iliaque se situe dans la zone dorsale de l'extrémité proximale de l'ischion. Il est approximativement de la même longueur que le pédoncule pubien, mais son épaisseur maximale est plus importante. Cette dernière représente environ 44% de la longueur maximale du pédoncule (Tab.II.30). En vue dorsale, le pédoncule iliaque a un contour subovale, avec des bords latéral et médial légèrement convexes (Fig.II.107C).

Distalement au pédoncule iliaque, le bord postérodorsal de l'extrémité proximale de l'ischion forme une concavité marquée qui converge avec la diaphyse de l'os.

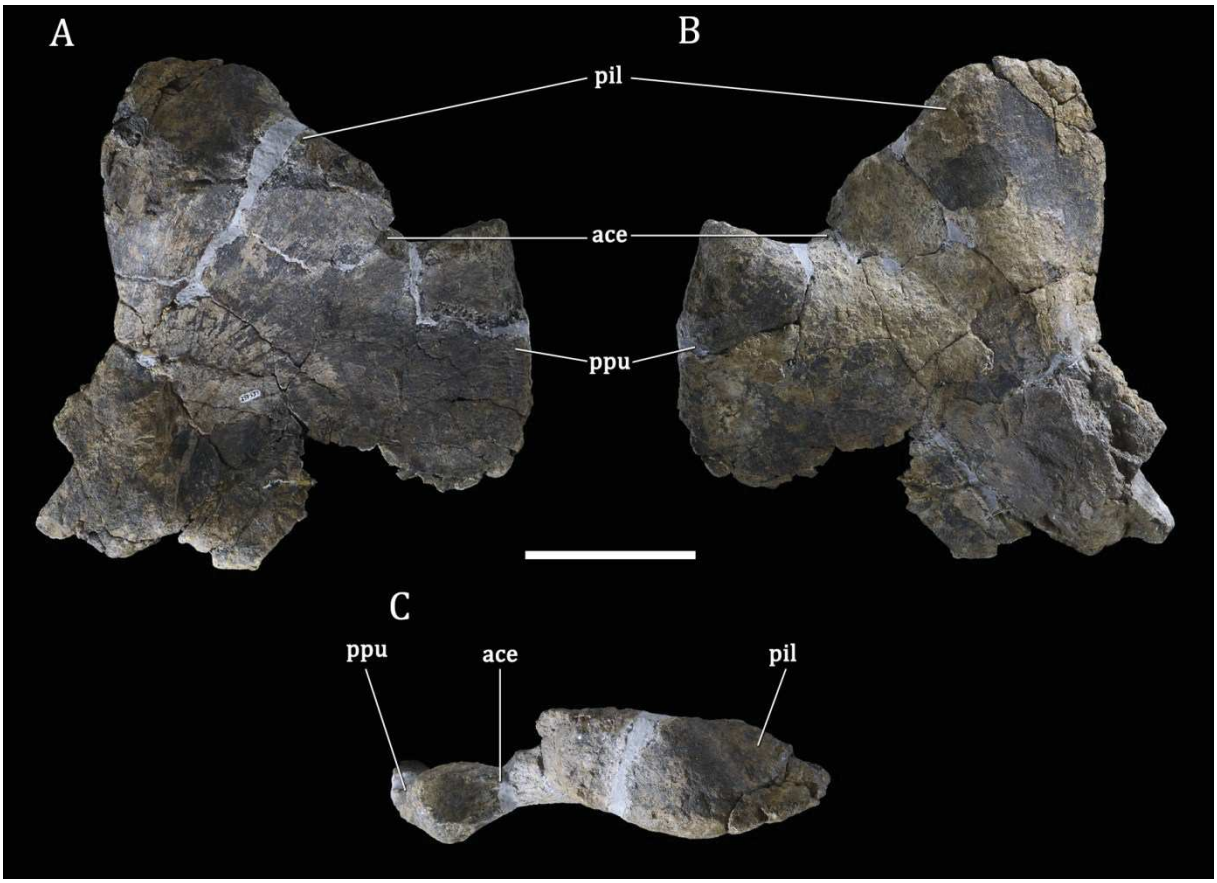


Figure II.107. Ischion gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES152). **[A]** Vue médiale. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue dorsale. Échelle de 10 cm. Légendes : **ace** : acétabulum – **pil** : pédoncule iliaque – **ppu** : pédoncule pubien.

Tableau II.30. Mesures (mm) de l'extrémité proximale de l'ischion gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES152). Abréviations : **L** : longueur antéropostérieure maximale – **H** : hauteur dorsoventrale maximale – **l** : longueur maximale le long de l'axe principal – **e** : épaisseur transverse maximale.

			P. PUBIEN		ACÉTABULUM		P. ILIAQUE	
	L	H	l	e	l	e	l	e
Ischion gauche	315	300	160	51	70	31	155	68

Membre postérieur

Fémur droit [MNHN.F.LES394].

De nombreux fémurs, plus ou moins complets, font partie du matériel attribué au prosauropode de Maphutseng. La description suivante est basée sur un fémur droit relativement bien préservé, et pratiquement complet. La zone la plus abîmée du fémur est son coin latérodistal, où une partie de l'os est arrachée. Quelques fragments osseux de plusieurs centimètres sont également manquants au

niveau de la surface antérieure de la diaphyse, laquelle est parcourue de multiples fissures. La surface osseuse n'est pas très bien préservée, particulièrement sur la face antérieure (Fig.II.108).

Le fémur mesure 755 mm de long et apparaît relativement robuste. Son indice de robustesse est de 2,36 et se rapproche de ceux de certains spécimens de *Massospondylus*, *Melanorosaurus* (NM QR1551) et *Plateosaurus* (Tab.II.37). Le fémur du prosauropode de Maphutseng est plus robuste que celui du spécimen d'Ha Noosi (IR = 2,76). En vues antérieure et postérieure, il a une forme légèrement sigmoïde, un peu moins marquée que chez le spécimen d'Ha Noosi (Figs.II.108A&C). En vues latérale et médiale, le fémur est recourbé au niveau de son extrémité distale. Sur les trois premiers quarts de sa longueur environ, ses marges antérieure et postérieure sont droites. Au niveau de l'extrémité distale du fémur, la marge antérieure est convexe et la postérieure est concave (Figs.II.108B&D). La tête du fémur a subi une rotation d'environ 30° par rapport à l'axe transverse des condyles distaux.

En vues antérieure et postérieure, la tête du fémur est arrondie et se projette à environ 90° par rapport à l'axe principal de l'os. La tête du fémur est plus haute dorsoventralement qu'allongée transversalement. En vue proximale, elle est ovale, tous ses bords sont convexes et sa longueur transverse vaut deux fois son épaisseur antéropostérieure (Tab.II.31). Son axe long transverse est orienté strictement transversalement (Fig.II.108E).

La diaphyse du fémur est subcirculaire et plus robuste que chez le spécimen d'Ha Noosi et la plupart des prosauropodes dont le fémur a une morphologie semblable. Elle a une excentricité de 1,16, valeur équivalente de celle du spécimen d'Ha Noosi. La diaphyse est légèrement plus fine transversalement en son centre qu'au niveau de ses extrémités proximale et distale (Fig.II.108A).

Le petit trochanter se situe sur la surface antérieure du fémur, dans la zone proximale de la diaphyse. Il est bas et s'étend proximodistalement, sous la forme d'un bourrelet, au centre de l'axe transverse de la diaphyse. En comparaison, *Lessemsaurus* ou *Riojasaurus* ont des petits trochanters très hauts. Le petit trochanter n'est pas visible en vue postérieure. Son extrémité proximale se trouve plus basse que le bord ventral de la tête fémorale. Son bord latéral est plus haut et mieux découpé que son bord médial (Fig.II.108A).

Sur la face postérieure de la diaphyse du fémur, le quatrième trochanter est très développé. Son extrémité proximale se situe à 280 mm du bord proximal de l'os et il mesure 145 mm de long, soit 19% de la longueur totale du fémur (Tab.II.31). Contrairement à ce qui est observé chez le spécimen d'Ha Noosi, ici le quatrième trochanter s'étend au-delà du point médian de l'axe proximodistal du fémur. En vue postérieure, il est droit, comme chez *Coloradisaurus*, *Lessemsaurus* ou *Melanorosaurus* (NM QR1551). L'extrémité proximale du quatrième trochanter est recourbée légèrement médialement par rapport au reste de la structure, elle se situe dans le quart médial de

l'axe transverse de la diaphyse. L'extrémité distale, elle, se trouve dans le quart médiocentral de la diaphyse (Fig.II.108C).

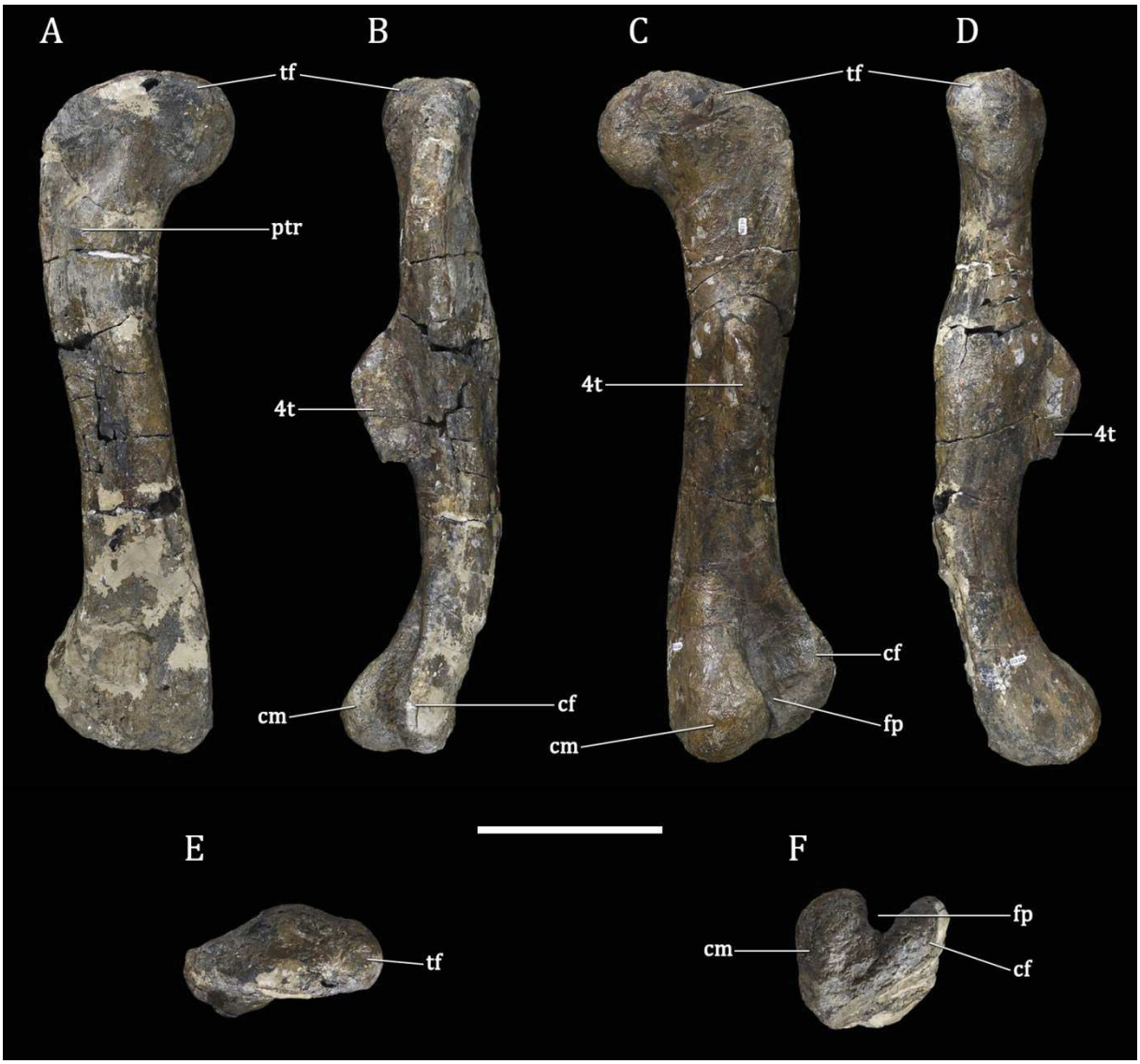


Figure II.108. Fémur droit du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES394). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 20 cm. Légendes : **cf** : condyle fibulaire – **cl** : condyle latéral – **cm** : condyle médial – **fp** : fosse poplitéale – **ptr** : petit trochanter – **4t** : quatrième trochanter.

En vue latérale, le quatrième trochanter est asymétrique et possède une forme subrectangulaire. Comme chez le spécimen d'Ha Noosi, son bord proximal s'élève graduellement de la diaphyse alors que son bord distal est abrupt. Entre les deux, la marge apicale du trochanter est droite, mais oblique par rapport à l'axe long du fémur, car sa projection proximale est plus importante que la distale. Contrairement à ce qui est observé chez le spécimen d'Ha Noosi, le bord distal du quatrième trochanter est droit (Fig.II.108B). La forme la plus proche du quatrième trochanter se trouve chez

Riojasaurus, même si chez ce dernier, la marge apicale du trochanter est subparallèle à l'axe principal du fémur et non oblique. En section transverse, le quatrième trochanter du prosauropode de Maphutseng est subtriangulaire sur sa partie proximale et subovale sur sa partie distale.

L'extrémité distale du fémur est incomplète. Sa largeur transverse équivaut à 1,5 fois celle du centre de la diaphyse (Tab.II.31). En vue antérieure, la mauvaise préservation du fossile empêche malheureusement de constater la présence, ou non, d'un sillon extenseur (Fig.II.108A). En vues postérieure et distale, une fosse poplitéale marquée est visible entre les condyles distaux (Figs.II.108C&F). Les condyles distaux du fémur sont arrondis et, en vue médiale, le condyle médial a un bord postérieur fortement convexe et un bord ventral droit à légèrement convexe. La crête tibiofibulaire est assez marquée et bien visible en vue latérale. La largeur transverse de l'extrémité distale du fémur est supérieure à son épaisseur antéropostérieure (Tab.II.31). Le condyle médial semble être approximativement de la même taille que les condyles latéral et fibulaire réunis, mais il n'est pas possible de l'affirmer avec certitude à cause de la déformation (Fig.II.108F).

Tableau II.31. Mesures (mm) du fémur droit du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES394). Abréviations : **L** : longueur proximodistale maximale – **l** : largeur transverse – **e** : épaisseur antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise sous le quatrième trochanter) – **dep** : distance par rapport à l'extrémité proximale du fémur – **IR** : indice de robustesse (L/C) – **E** : excentricité de la diaphyse (l/e) – ***** : structure nettement déformée – **-** : non applicable.

		PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL		4e TROCH.		RATIOS	
Fémur	L	l	e	l	e	C	l	e	dep	L	IR	E
droit	755	220	107	108	93	320	172	140	280	145	2,36	1,16

Tibia droit [MNHN.F.LES381m].

Le tibia droit attribué au prosauropode de Maphutseng est complet, mais pas particulièrement bien préservé. Sa surface osseuse est abîmée et enfoncée à certains endroits, particulièrement sur la face latérale de l'os. La diaphyse du tibia est parcourue de nombreuses fractures et fissures. Les extrémités proximale et distale de l'os ne sont pas parfaitement dégagées et l'angle postéromédial de la surface articulaire proximale est cassé (Fig.II.109).

Le tibia du prosauropode de Maphutseng a une morphologie trapue et robuste. Il mesure pratiquement la même longueur que le tibia du spécimen d'Ha Noosi, mais a une circonférence et une épaisseur antéropostérieure nettement supérieures (Tabs.II.16&32). C'est un os droit, avec les extrémités proximale et distale évasées en vues antérieure et postérieure (Figs.II.109A&C). L'extrémité proximale apparaît également évasée en vues latérale et médiale (Figs.II.109B&D). Elle

est nettement plus trapue que la distale et ne se trouve pas dans le même axe que cette dernière du fait d'une torsion au niveau de la diaphyse de l'os.

La surface articulaire proximale du tibia semble plane et porte, comme chez tous les prosauropodes, la crête cnémiale ainsi que deux condyles. En vue proximale, sans prendre en compte la crête cnémiale, la surface articulaire est subcirculaire. En considérant la crête cnémiale, la surface devient subovale et apparaît 1,6 fois plus étendue antéropostérieurement que transversalement (Tab.II.32). Ce rapport est bien inférieur à celui observé chez le spécimen d'Ha Noosi et permet de mieux se rendre compte de l'influence de la taphonomie sur le tibia. Chez le prosauropode de Maphutseng, l'axe long de la surface articulaire proximale s'oriente antéropostérieurement et légèrement latéralement. En vue proximale, le bord antérieur de la partie proximale est fortement convexe, le bord latéral est sigmoïde du fait de la dépression bordant la crête cnémiale et les bords postérieur et médial sont convexes (Fig.II.109E).

La crête cnémiale est dirigée antérolatéralement et mesure, sur sa partie la plus proximale, 50 mm, soit 24% de la longueur antéropostérieure totale de la surface articulaire (Tab.II.32). En vue latérale, le point le plus dorsal de la crête cnémiale se trouve près de son extrémité proximale. La crête cnémiale n'est pas aussi bien délimitée de la face antérieure que sur le spécimen d'Ha Noosi. Elle semble néanmoins s'étendre sur 10 à 15 cm proximodistalement, le long desquels elle perd de la hauteur. La dépression qui apparaît en vue proximale est également visible en vue latérale et sépare la crête cnémiale du condyle latéral proximal. Ce dernier, de forme ovale, apparaît clairement en vue proximale et semble s'étendre sur presque toute la longueur de la surface postérieurement à la crête cnémiale. Il représente environ 65% de la longueur antéropostérieure totale de la surface proximale. En vue proximale, le condyle médial proximal s'étend aussi postérieurement que le condyle latéral, mais son extension antérieure est plus limitée. Le sillon intercondylaire qui délimite habituellement les deux condyles n'est pas visible en vue proximale (Fig.II.109E). En vues médiale et latérale, le condyle médial semble se projeter moins dorsalement que le latéral, contrairement à ce qui peut être observé chez le spécimen d'Ha Noosi. En vues antérieure et postérieure, les bords médial et latéral de l'extrémité proximale du tibia sont convexes et, plus ventralement, légèrement concaves au niveau de la transition avec la diaphyse.

La diaphyse du tibia du prosauropode de Maphutseng est épaisse et robuste. Elle est de forme cylindrique avec des bords parallèles en vues antérieure et postérieure (Figs.II.109A&C). En vues médiale et latérale, les bords se rapprochent distalement, l'épaisseur antéropostérieure de la diaphyse passe ainsi de 120 mm environ proximalement à 90 mm près de l'extrémité distale (Figs.II.109B&D). À mi-diaphyse, la section transverse du tibia est ovale, l'épaisseur antéropostérieure de l'os étant supérieure à sa largeur transverse (Tab.II.32).

Figure II.109. Tibia droit du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES381m). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 20 cm. Les flèches indiquent le bord antérieur de l'os pour **[E-F]**. Légendes : **ccn** : crête cnémiale – **cl** : condyle latéral – **cla** : concavité latérale – **cm** : condyle médial – **pad** : processus antérodistal – **ppd** : processus postérodistal.

L'extrémité distale du tibia fait approximativement la même largeur transverse que son extrémité proximale, et apparaît donc évasée transversalement. En revanche, son épaisseur antéropostérieure et nettement inférieure à celle de l'extrémité proximale étant donné que l'extrémité distale est dans la continuité de la diaphyse en vues médiale et latérale. L'extrémité distale est 2,3 fois plus large transversalement et 1,2 fois plus étendue antéropostérieurement que la diaphyse (Tab.II.32).

Comme chez tous les sauropodomorphes, les processus distaux du tibia se projettent latéralement. Sur ce spécimen, leurs extrémités distales sont légèrement érodées. Le processus postérodistal

s'étend plus ventralement que l'antérodistal. En vue antérieure, le processus antérodistal dissimule en grande partie le postérodistal (Fig.II.109A) et en vue postérieure, l'inverse se produit (Fig.II.109C). Les deux processus ont une forme subtriangulaire avec un bord dorsolatéral droit.

La surface articulaire distale du tibia est plane à légèrement convexe. En vue distale, elle apparaît subovale avec des bords médial et postérieur convexes, un bord antérieur légèrement concave et un bord latéral fortement concave dû à la présence des processus distaux. Son épaisseur antéropostérieure représente 78% de sa largeur transverse (Tab.II.32). L'extension antéropostérieure maximale de l'extrémité distale se trouve au centre de la surface articulaire. Malgré cela, le bord latéral est plus étendu antéropostérieurement que le bord médial. Le coin antéromédial de l'extrémité distale est arrondi, il forme un angle de 100° environ (Fig.II.109F).

Tableau II.32. Mesures (mm) du tibia du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES381m). Abréviations : **L** : longueur proximodistale maximale – **l** : largeur transverse – **e** : épaisseur antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise à mi-diaphyse).

		PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL	
Tibia	L	l	e	l	e	C	l	E
droit	510	130	207	63	100	270	148	116

Fibula droite [MNHN.F.LES374].

Une fibula droite complète fait partie du matériel attribué au prosauropode de Maphutseng. L'extrémité proximale est incomplète, ses angles antéroproximal et postéroproximal sont cassés. L'extrémité distale est également abîmée, sa surface latérale est arrachée et le coin postérodistal est cassé. La diaphyse de l'os présente sept fractures et quelques fissures. La surface osseuse est relativement bien conservée, mais arrachée par endroits (Fig.II.110).

La fibula mesure 575 mm, elle est allongée et relativement fine. L'axe principal de la fibula présente une torsion d'environ 20°.

L'extrémité proximale de la fibula est incomplète, mais reste malgré tout la zone la plus étendue antéropostérieurement de l'os. En vues médiale et latérale, elle apparaît subtriangulaire (Figs.II.110B&D). Sa surface latérale est légèrement convexe et sa surface médiale est légèrement concave. Cette dernière présente une texture rugueuse, liée à son articulation avec le tibia. Au centre de la surface médiale, un tubercule proximomédial ovoïde de quelques millimètres de haut est visible. On l'observe aussi chez *Aardonyx*, *Antetonitrus*, *Coloradisaurus* ou *Ruehleia*. En vue proximale, la surface articulaire de la fibula a une forme subtriangulaire. Sa largeur transverse représente 33% de son extension antéropostérieure (Tab.II.33). Le bord latéral de la surface

articulaire est convexe et son bord médial est légèrement concave (Fig.II.110E). La surface articulaire proximale est lisse et légèrement convexe en vue latérale.

La diaphyse de la fibula est droite avec des bords subparallèles en vues médiale et latérale. Son extension antéropostérieure diminue distalement, passant de 58 mm sous l'extrémité proximale, à 38 mm au-dessus de l'extrémité distale (Fig.II.110B). En vues antérieure et postérieure, les marges sont également subparallèles, mais la latérale est légèrement convexe et la médiale est légèrement concave. La diaphyse s'affine légèrement entre son extrémité proximale et la distale (Fig.II.110A). À mi-diaphyse, la section transverse de la fibula est elliptique avec un axe long antéropostérieur (Tab.II.33).

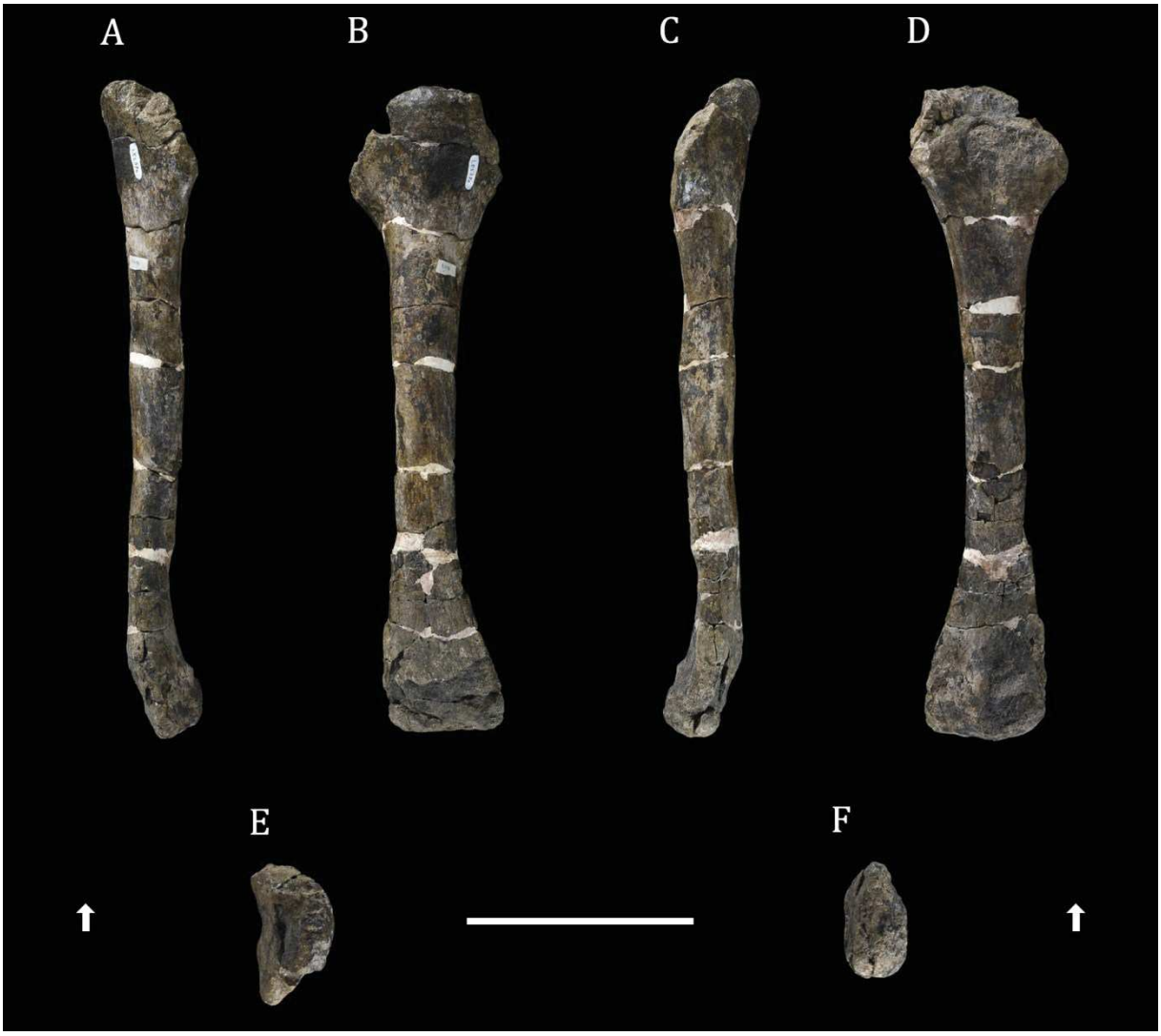


Figure II.110. Fibula droite du spécimen d'Ha Noosi (MNHN.F.LES374). **[A]** Vue antérieure. **[B]** Vue latérale. **[C]** Vue postérieure. **[D]** Vue médiale. **[E]** Vue proximale. **[F]** Vue distale. Échelle de 20 cm. Les flèches indiquent le bord antérieur de l'os pour **[E-F]**.

Dans la zone antérolatérale de la diaphyse, une vingtaine de centimètres distalement à l'extrémité proximale de l'os, une bosse très légère, correspondant sans doute au trochanter de la fibula, est présente. Sur la face médiale de la diaphyse, deux concavités longitudinales sont visibles. La plus proximale se trouve à une vingtaine de centimètres de la marge proximale de la fibula. Elle fait environ 5 cm de longueur proximodistale et est bordée par un bourrelet postérieur. La seconde concavité débute sous la précédente et s'étend sur un peu plus d'une dizaine de centimètres. Elle est bordée par un bourrelet postérieurement et une crête antérieurement (Fig.II.110D).

L'extrémité distale de la fibula a un profil subtriangulaire en vue latérale. Elle est moins étendue antéropostérieurement que l'extrémité proximale et devait représenter environ 70% de celle-ci. Par rapport à l'extension antéropostérieure de l'os à mi-diaphyse, l'extrémité distale est pratiquement deux fois plus étendue (Tab.II.33). La face médiale de l'extrémité distale porte une concavité antérieure peu profonde et bordée postérieurement par un renflement, dont l'homologue apparaît sous la forme d'une crête chez le spécimen d'Ha Noosi. La surface articulaire distale de la fibula s'articule avec le calcanéum et l'astragale et apparaît plane à légèrement convexe en vues latérale et médiale (Figs.II.110B&D). En vue distale, l'extrémité de l'os est ovale et sa largeur transverse équivaut à environ 50% de son extension antéropostérieure (Fig.II.110F).

Tableau II.33. Mesures (mm) de la fibula droite du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES374). Abréviations : **L** : longueur proximodistale maximale – **l** : largeur transverse maximale – **e** : extension antéropostérieure maximale – **C** : circonférence (prise à mi-diaphyse).

		PROXIMAL		DIAPHYSE			DISTAL	
Fibula	L	l	e	l	e	C	l	e
droite	575	40	>141	45	54	162	52	107

Pied.

Le pied du prosauropode de Maphutseng est connu par plusieurs métatarsiens et phalanges. Un pied droit complet est conservé dans le matériel du Cap (obs. pers. 2014). Malheureusement, le matériel du MNHN n'inclut qu'un pied très incomplet (MNHN.F.LES381) et des métatarsiens et phalanges isolés, qui proviennent de plusieurs individus. Les phalanges ne sont pas aisément identifiables, nous nous contenterons donc ici d'une description des métatarsiens. Ces derniers sont subcomplets et présentent quelques fissures. La qualité de préservation varie d'un os à l'autre, mais dans l'ensemble la surface osseuse est plutôt mal conservée (Fig.II.111).

Comme chez tous les sauropodomorphes basaux, les métatarsiens s'articulent via la surface proximolatérale de l'élément le plus médial qui recouvre partiellement la zone proximomédiale du

métatarsien suivant. Le métatarse du spécimen de Maphutseng est un des plus robustes au sein des prosauropodes. Il est à peu près aussi trapu que celui d'*Antetonitrus* ou de *Melanorosaurus* (NM QR1551 & NM QR3314), mais reste plus allongé que celui de *Blikanasaurus*. Ainsi, le ratio de la largeur transverse proximale du métatarsien I sur sa longueur est de 23% chez le spécimen d'Ha Noosi, de 47% chez le prosauropode de Maphutseng et de 87% chez *Blikanasaurus*. Le métatarsien I gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES89), malgré son allure très robuste, reste bien plus long que large (Tab.II.34). En vue dorsale, le bord proximal du métatarsien I est droit, ses bords latéral et médial sont concaves et sa marge distale est convexe. En vue latérale, ses bords dorsal et ventral sont concaves. La surface articulaire proximale du métatarsien I est érodée et apparaît plane à légèrement convexe. En vue proximale, l'extrémité est subquadrangulaire avec des bords relativement droits. La diaphyse du métatarsien I a une section transverse fortement elliptique et des marges concaves. La largeur minimale de la diaphyse représente 66% de la largeur de l'extrémité proximale de l'os. L'extrémité distale du métatarsien I comporte deux condyles distaux, dont un (le médial) cassé. Il semble cependant que les condyles aient été asymétriques, le latéral se projetant plus distalement que le médial. Le condyle distal latéral est abîmé sur sa partie latérale et ne présente pas de fosse ligamentaire visible. Sur le condyle distal latéral, le ginglymus n'est pas plus développé ventralement que dorsalement. Ventralement, un net sillon marque la séparation entre les deux condyles distaux (Fig.II.111).

Le métatarsien II gauche décrit ici (MNHN.F.LES81) est subcomplet. Son extrémité proximale est incomplète et son extrémité distale est érodée, mais la longueur totale de l'os semble avoir été conservée malgré tout. En vue dorsale, les bords latéral et médial du métatarsien II sont légèrement concaves et son bord distal est convexe. En vue latérale, les marges dorsale et ventrale du métatarsien II sont concaves. La diaphyse du métatarsien II est droite avec des bords concaves. Sa section transverse est elliptique, car elle est plus étendue transversalement que dorsoventralement. Au niveau de l'extrémité distale, les deux condyles distaux sont séparés par un léger creux distal et par un sillon ventral peu profond. La fosse ligamentaire n'est pas visible du côté médial, elle est peu profonde du côté latéral. En vue médiale, le ginglymus s'étend plus ventralement que dorsalement (Fig.II.111).

Le métatarsien III est normalement l'élément le plus long du métatarse. Sur le métatarsien III gauche du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES82), la largeur proximale de l'os représente 37% de sa longueur totale (Tab.II.34). En vue dorsale, les bords latéral et médial du métatarsien III sont concaves. Sur la partie proximomédiale de l'os, on devine la facette d'articulation qui accueille le métatarsien II. En vue médiale, la partie proximale de l'os est plus développée dorsoventralement que sa partie distale. La partie proximale est abîmée, particulièrement au niveau de ses bordures. La surface articulaire proximale est concave et, en vue proximale, elle apparaît subtriangulaire avec un

axe long oblique. La diaphyse du métatarsien III est droite avec des bords concaves et une section transverse elliptique. Distalement, les condyles distaux sont peu développés et séparés par un léger sillon. La fosse ligamentaire n'est pas visible du côté médial de l'os, elle est peu profonde du côté latéral. Sur la face dorsale du métatarsien III, juste postérieurement aux condyles distaux, on observe une petite fosse en demi-lune, comme chez le spécimen d'Ha Noosi (Fig.II.111). Cette fosse est aussi visible chez d'autres genres tels que *Coloradisaurus* ou *Mussaurus*.

Le métatarsien IV est normalement un peu plus long que le métatarsien II. Ici, la largeur transverse de l'extrémité proximale du métatarsien IV gauche (MNHN.F.LES381c) représente 43% de la longueur de l'os (Tab.II.34). En vue dorsale, l'extrémité proximale est bien plus étendue transversalement que la distale. Les bords latéral et médial du métatarsien IV sont concaves, le latéral l'étant de manière plus marquée que le médial. En vue médiale, ses bords dorsal et ventral sont concaves également. Les extrémités proximale et distale présentent à peu près le même développement dorsoventral. La zone proximomédiale du métatarsien IV présente une facette d'articulation pour accueillir le métatarsien III, délimitée par une fine crête dorsale qui rejoint la surface articulaire proximale de l'os. Cette dernière est plane. En vue proximale, elle a un contour subtriangulaire avec un axe long transverse et une marge ventrale concave. La diaphyse a des bords concaves, elle est droite et gagne en largeur proximalement. Sa largeur transverse minimale se trouve à quelques centimètres de l'extrémité distale de l'os. La section transverse de la diaphyse est fortement elliptique. L'extrémité distale du métatarsien IV est légèrement asymétrique, le condyle distal médial se projette un peu plus distalement que le latéral. Les condyles distaux ne sont pas séparés par un sillon comme sur les métatarsiens précédents. Le condyle distal médial ne porte pas de fosse ligamentaire visible, en revanche celle du côté latéral est marquée (Fig.II.111).

Le métatarsien V est un élément vestigial et, par conséquent, le plus court du métatarse. Le métatarsien V du prosauropode de Maphutseng (MNHN.F.LES77) est fortement asymétrique, contrairement à ceux d'*Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus* ou *Mussaurus*. Sur la base de la comparaison avec l'extrémité distale du métatarsien V du spécimen d'Ha Noosi, qui est asymétrique également, nous supposons qu'il s'agit d'un élément du pied gauche. Le métatarsien V est trapu et presque aussi large que long, sa largeur proximale représente 81% de sa longueur (Tab.II.34). En vue latérale, les bords dorsal et ventral de l'os sont concaves et le développement dorsoventral de ses extrémités est pratiquement identique. En vue médiale, l'extrémité distale est plus haute dorsoventralement que la proximale. En vue dorsale, le métatarsien V a des bords médial et latéral concaves, le médial l'étant de manière nettement plus marquée. La surface articulaire proximale de l'os est un peu abîmée, mais apparaît légèrement convexe. En vue proximale, elle est subtriangulaire.

La diaphyse de l'os est très courte et, distalement, l'extrémité du métatarsien V équivaut à 37% de son extrémité proximale. L'extrémité distale est convexe et ne porte ni condyles distaux ni fosses ligamentaires (Fig.II.111).

Tableau II.34. Mesures (mm) des métatarsiens du prosauropode de Maphutseng. Les éléments ne sont pas associés entre eux. Abréviations : **L** : longueur – **lp** : largeur proximale transverse – **-** : non applicable – **?** : élément cassé ou absent.

Pied		**Métatarsien**	
		L	lp
Gauche (MNHN.F.LES89)	Doigt I	133	93
Gauche (MNHN.F.LES81)	Doigt II	180	?
Gauche (MNHN.F.LES82)	Doigt III	219	78
Gauche (MNHN.F.LES381c)	Doigt IV	230	100
Gauche (MNHN.F.LES77)	Doigt V	111	90

Figure II.111. Éléments du pied (métatarsiens I à V) du prosauropode de Maphutseng. **[A]** Vues dorsales. **[B]** Vues ventrales. **[C]** Vues médiales (sauf pour le métatarsien I, vue latérale). **[D]** Vues proximales. Échelle de 10 cm.

III. *MEROKTENOS THABANENSIS*

Manuscrit publié dans PeerJ :

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

New material and revision of *Melanorosaurus thabanensis*, a basal sauropodomorph from the Upper Triassic of Lesotho

Claire Peyre de Fabrègues[1], Ronan Allain[1]

[1] Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Sorbonne Universités-MNHN, CNRS, UPMC, 57 rue Cuvier, CP 38, F-75005, Paris, France

Corresponding author: Claire Peyre de Fabrègues

Email address: cpeyrede@edu.mnhn.fr

ABSTRACT

Melanorosaurus is a genus of basal sauropodomorph that currently includes two species from Southern Africa. In this paper, we redescribe the holotype femur of *Melanorosaurus thabanensis* from the Elliot Formation of Lesotho, as well as associated remains. The stratigraphic position of this taxon is reviewed and it is clear that it comes from the lower Elliot Formation being, therefore, Late Triassic in age, and not Early Jurassic as originally described. The knowledge of the anatomy of the basal sauropodomorph of Thabana Morena is enhanced by the description of six new skeletal elements from the type locality. The femur and the ilium from Thabana Morena are diagnostic and characterized by unusual proportions. The first phylogenetic analysis including both this specimen and *Melanorosaurus readi* is conducted. It leads to the conclusion that the femur described in the original publication of *Melanorosaurus thabanensis* can no longer be referred to *Melanorosaurus*. For these reasons, we create hereby *Meroktenos* gen. nov. to encompass *Meroktenos thabanensis* comb. nov.

1. INTRODUCTION

Since the description of *Thecodontosaurus* (Riley & Stutchbury 1836) and *Plateosaurus* (Meyer 1837), approximately 40 genera of basal sauropodomorphs (i.e. non-Sauropoda Sauropodomorpha) have been discovered worldwide. Most of them are Gondwanan forms, coming from South America (twelve genera) and Southern Africa (ten genera; see Tab.II.35 for an exhaustive list with associated publications). The first basal sauropodomorph genus from the upper Elliot Formation of South Africa was described in 1854 by Owen and named *Massospondylus* (Owen 1854). Since then, nine other genera based on more or less complete material have been described (some being currently regarded by some authors as nomina dubia): *Euskelosaurus* (Huxley 1866), *Eucnemesaurus* (Van Hoepen 1920), *Melanorosaurus* (Haughton 1924), *Plateosauravus* (Huene 1932) and *Blikanasaurus* (Charig et al. 1965) from the lower Elliot Formation (Tab.II.35). *Antetonitrus* (Yates & Kitching 2003; first assigned to the lower Elliot, it is now considered as upper Elliot, Choiniere & McPhee pers. comm. 2015), *Aardonyx* (Yates et al. 2010) and *Arcusaurus* (Yates et al. 2011) from the upper Elliot Formation, and, lately, *Sefapanosaurus* (Otero et al. 2015), for which the stratigraphic position is undetermined (Tab.II.35). Thus far, *Massospondylus* and *Melanorosaurus* are the only genera known from both South Africa and Lesotho (Galton & Upchurch 2004). Another basal sauropodomorph (i.e. "the Maphutseng dinosaur"), discovered by a team led by Paul and François Ellenberger in the 1950s, is known from Lesotho (Ellenberger & Ellenberger 1956; Ellenberger & Ginsburg 1966). The material, under review, was preliminarily published in 1993 (Gauffre 1993a) and fully described in a Ph.D. thesis (Gauffre 1996), but has unfortunately never been published further.

Melanorosaurus is considered by some authors as the only basal sauropodomorph genus found both in Triassic and Jurassic deposits from Southern Africa (Gauffre 1993b; Galton & Upchurch 2004). *Melanorosaurus readi* (Haughton 1924) is known from Late Triassic-aged (Norian) deposits in the Eastern Cape and Free State Provinces, South Africa (Galton et al. 2005). *Melanorosaurus thabanensis* was described based on an isolated right femur, as "the only Early Jurassic Melanorosauridae" (Gauffre 1993b:653). Recently, it has transpired that six other bones "associated" with the femur, and assigned the same specimen number, were discovered in the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris. This material was originally collected in 1959 by a team led by François Ellenberger in the area of Thabana Morena, Lesotho (Costedoat 1962; Ellenberger et al. 1964; Ellenberger 1970). The purpose of the present paper is, firstly, to present a more exhaustive description of the femur already figured by Gauffre (1993a) and to describe for the first time the other elements. It is, then, to show that the assignment of this specimen to *Melanorosaurus* is no longer justified and that, after a comparison with other sauropodomorph taxa known from South Africa and Lesotho, the creation of a new generic combination is necessary.

Tableau II.35. List of the 11 genera of basal sauropodomorphs from Southern Africa (10 published and "The Maphutseng dinosaur") found in the lower Elliot Formation (Late Triassic) or in the upper Elliot Formation (Early Jurassic), with associated publications and sorted by date of first publication.

	Taxa	Publications
lower Elliot Formation	*Euskelosaurus* (Huxley 1866)	Huxley 1866, 1867; Seeley 1894; Huene 1906; Broom 1911; Haughton 1924; Van Heerden 1979; Cooper 1980
	Eucnemesaurus (Van Hoepen 1920)	Van Hoepen 1920; Van Heerden 1979; Galton 1985b; Yates 2007b; McPhee et al. 2015
	Melanorosaurus (Haughton 1924)	Haughton 1924; Van Heerden 1979; Gauffre 1993b; Van Heerden & Galton 1997; Welman 1999; Galton et al. 2005; Bonnan & Yates 2007; Yates 2007a
	Plateosauravus (Huene 1932)	Huene 1932; Van Heerden 1979; Yates 2003
	Blikanasaurus (Charig et al. 1965)	Charig et al. 1965; Galton & Van Heerden 1985; Galton & Van Heerden 1998; Yates 2008
	"The Maphutseng dinosaur"	Ellenberger & Ellenberger 1956; Ellenberger & Ginsburg 1966; Gauffre 1993a; Gauffre 1996
upper Elliot Formation	*Massospondylus* (Owen 1854)	Owen 1854; Cooper 1981; Gow 1990; Gow et al. 1990; Sues et al. 2004; Barrett & Yates 2005; Reisz et al. 2005; Barrett 2009; Reisz et al. 2010; Yates & Barrett 2010; Butler et al. 2013
	Antetonitrus (Yates & Kitching 2003)	Yates & Kitching 2003; McPhee et al. 2014
	Aardonyx (Yates et al. 2010)	Yates et al. 2010
	Arcusaurus (Yates et al. 2011)	Yates et al. 2011
?	*Sefapanosaurus* (Otero et al. 2015)	Otero et al. 2015

2. MATERIAL & METHODS

Geological overview and the stratigraphic origin of *Melanorosaurus thabanensis*

The Kingdom of Lesotho is located in the Karoo basin: it is thus exclusively made up of rocks from the Karoo Supergroup. Volcanic rocks dominate, by covering all the central and eastern part of the country, whereas sedimentary rocks crop out over the western areas of Lesotho (Schlüter 2008) (Fig.II.112).

The lower parts of the Karoo Supergroup (i.e. rocks of the Dwyka and Ecca Groups) are not exposed in Lesotho. The lowest stratigraphic layers exposed (Upper Permian) are part of the Permo-Triassic Beaufort Group. The uppermost ones are represented by the Jurassic Drakensberg Group (Schlüter 2008). The Stormberg Group, ranging from Late Triassic (Carnian) to Early Jurassic (Pliensbachian) in age, mostly occurs on the western side of the country and in the Senqu valley (Bordy et al. 2004a; Schlüter 2008) (Fig.II.112). The Stormberg group is subdivided into three formations, originally created by Dunn (1878), and later termed Molteno, Elliot and Clarens by the South African Committee for Stratigraphy (1980) (Kitching & Raath 1984).

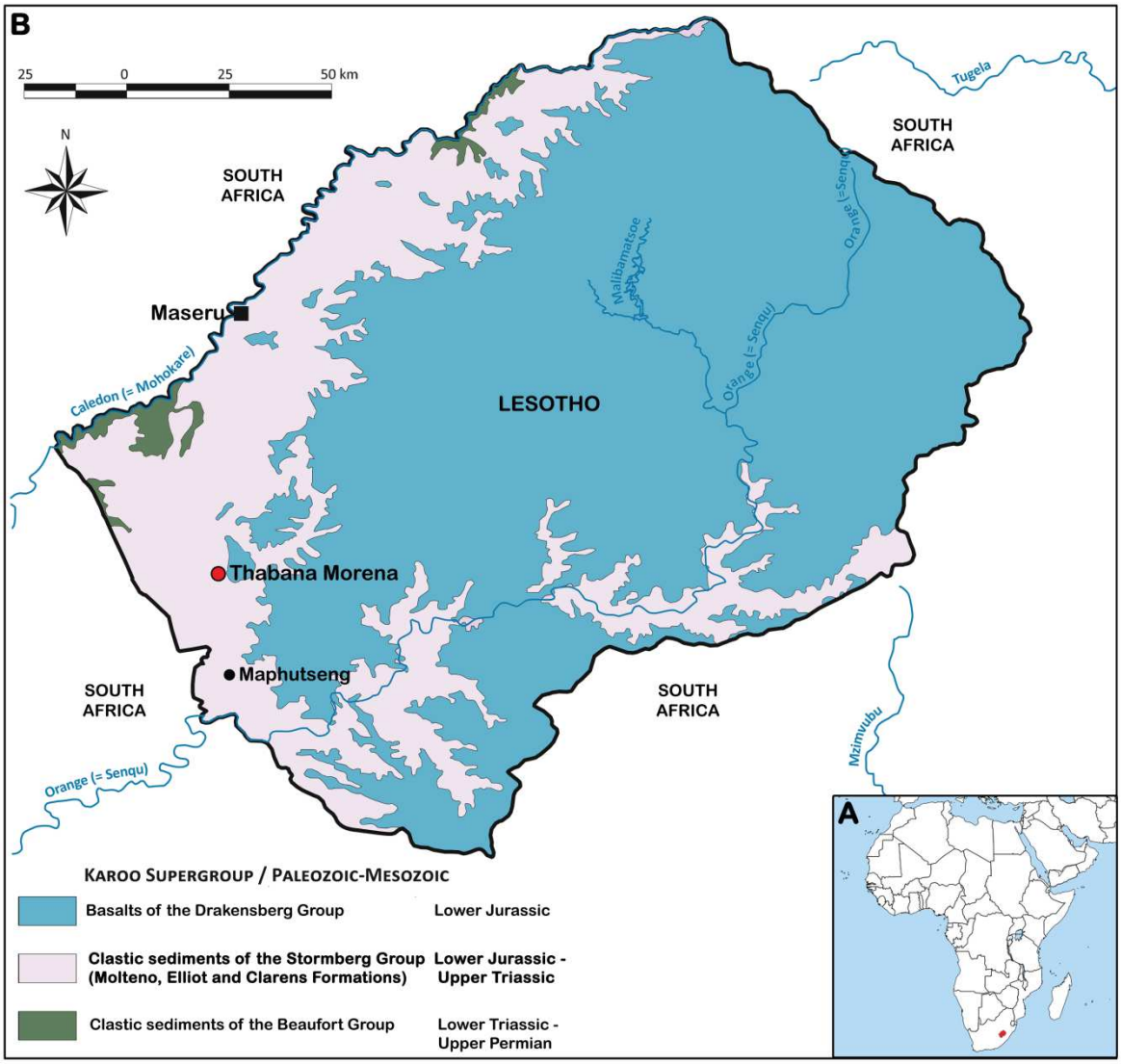


Figure II.112. Karoo Supergroup in Lesotho (modified from Schlüter 2008). **[A]** Geographical location of Lesotho. **[B]** Geological map of Lesotho showing the location of Thabana Morena village. The exact geographical location of the site that yielded *M. thabanensis* is unknown.

The Elliot and Clarens Formations (historically called “Red Beds” and “Cave Sandstone”, respectively) are the ones where basal sauropodomorphs remains are found (Haughton 1924; Ellenberger et al.

1964; Ellenberger 1970; Kitching & Raath 1984). The Elliot Formation is subdivided into lower and upper members (Bordy et al. 2004b). The age of the boundary between these two units is not properly established (Knoll 2005). However, the lower Elliot Formation is dated to the Late Triassic while the upper Elliot Formation is usually considered Early Jurassic in age (Olsen & Galton 1984; Smith & Kitching 1997; Bordy et al. 2004a).

Thabana Morena is a hill and plateau formed by Drakensberg basalts, underlain by Stormberg sediments. Both lower and upper Elliot fossil-bearing rocks crop out in the Thabana Morena area (Battail, pers. comm. 2014). In the original publication, Gauffre (1993a) affirmed that the material is from the upper Elliot Formation. Three years later, he argued that the material is not from the Early Jurassic but from Late Triassic (Gauffre 1996:47), basing this on the Master thesis of Costedoat (1962). Indeed, the type material of *Melanorosaurus thabanensis* was first figured in this unpublished work, with the mention that it was found during a 1959 field trip carried out by F. Ellenberger, with the help of J. Fabre and L. Ginsburg (Costedoat 1962). It is also stated that the remains have been collected approximately "at the center of the Lower Red Beds, well below the *Tritylodon* Acme Zone" (Costedoat 1962:43). This zone is at the base of the upper Elliot Formation (Ellenberger 1970; Smith & Kitching 1997), and the Lower Red Beds are now considered to be the equivalent of the lower Elliot Formation (Smith & Kitching 1997; Bordy et al. 2004a). Thus, we concur with Costedoat (1962) and Gauffre (1996) that the remains of *M. thabanensis* are of Late Triassic age and not of Early Jurassic age, in contrast to published works (e.g. Gauffre 1993b; Galton & Upchurch 2004; Galton et al. 2005).

The taxonomic status of *Melanorosaurus*

In 1924, the taxon *Melanorosaurus* was erected with, as type species, *M. readi* (Haughton 1924). Haughton wrote, "The bones consist of a tibia, a fibula, part of the pelvis, some vertebrae and metatarsals, together with a femur lying partly embedded in the overlying sandstone and the proximal half of a humerus found weathered down the slope. They are in the collection of the South African Museum (Cat. Nos. 3449, 3450)." (Haughton 1924:429). This material, which is now numbered SAM-PK-3449 and SAM-PK-3450, represents the syntype series of *M. readi*, to the exclusion of the femur found in the higher stratigraphic layer (Haughton 1924:433). A referred specimen (SAM-PK-3532) was also cited. Van Heerden (1979) studied the type material and assigned most of the elements except one sacral, possibly the tibia and the weathered femur, to *Euskelosaurus*. In 1997, Van Heerden and Galton referred a new specimen: NM QR1551 to *M. readi,* on the basis of similarities between the femur of this specimen and the one belonging to the syntype series (Van Heerden & Galton 1997). Later, Galton et al. (2005:5) stated that "many additional bones, mostly of *Plateosauravus*, were catalogued with SAM 3449 and SAM 3450 since 1924…". In the same

paper, a new specimen (NM QR3314) was referred to *M. readi*. Finally, *Melanorosaurus readi* was regarded as a "Sauropodomorpha incertae sedis pending further analysis of the holotype and of all the referred specimens" (Galton et al. 2005:32). In 2007, Yates also wrote that "[…] a lot of extraneous material has been accessioned under both of these numbers" (Yates 2007a:11), and, according to him, the specimen NM QR1551 can be referred to *M. readi* based on the sacrum, which displays two autapomorphies showing its affiliation with *M. readi*. The specimen NM QR3314 was referred to NM QR1551 based on these two autapomorphies, and thus indirectly referred to *M. readi* (Yates 2007a). A revised diagnosis was proposed (Yates 2007a), based on NM QR1551 and 3314, but not on the type specimens. This raises serious doubts about the taxonomic status of *Melanorosaurus*. Recently, it was made clear that the type of *M. readi* has not been properly considered for the last 90 years, and that the modern understanding of this taxon is not based on the syntype, but on the referred specimens (Nair & Yates 2014). In this context, the core group of bones initially described by Haughton (1924) should be reexamined in order to identify diagnostic features, and the elements supporting these features should be treated as the lectotype of *M. readi*. This question will be treated in a forthcoming paper (Nair, pers. comm. 2014), and is outside of the scope of that study. Whether NM QR1551 and NM QR3314 are really *Melanorosaurus readi* or another taxon is something which still needs to be demonstrated after a "thorough description and evaluation of the composition of the syntype series" (Yates 2007a:11; McPhee et al. 2015). In the rest of this paper, and awaiting a clarification regarding the status of *Melanorosaurus*, we will carry out comparisons with *M. readi* based on its syntype material (Haughton 1924) on the one hand, and with NM QR1551 and NM QR3314 on the other hand. The syntype of *M. readi*, housed in Cape Town, as well as the specimens NM QR1551 and NM QR3314, stored in the National Museum of Bloemfontein, were examined first-hand by the senior author of this paper.

Systematic palaeontology

Dinosauria Owen 1842

Saurischia Seeley 1887

Sauropodomorpha Huene 1932

Sauropodiformes Sereno 2005

Meroktenos gen. nov.

Zoobank. urn:lsid:zoobank.org:act:D2F95159-3806-4EF8-98DF-F027E5810C1D: Figs.II.113–118.

Type species. *Melanorosaurus thabanensis* Gauffre 1993b.

Diagnosis. Same as the type and only known species.

Etymology. From the ancient Greek μηρός (*mēros*): femur, and κτῆνος (*ktênos*): animal, beast because the species was first described based only on its femur.

Meroktenos thabanensis (Gauffre 1993b) *comb. nov.*

Nomenclatural acts. The electronic version of this article in Portable Document Format (PDF) will represent a published work according to the International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), and hence the new names contained in the electronic version are effectively published under that Code from the electronic edition alone. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICZN. The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix http://zoobank.org/. The LSID for this publication is: [urn:lsid:zoobank.org:pub:6BD17539-F024-432A-9232-B220BBBE0EDF]. The online version of this work is archived and available from the following digital repositories: PeerJ, PubMed Central and CLOCKSS.

1964 “large prosauropod bones”; Ellenberger et al. 1964: 326.

1970 unnamed melanorosaurid prosauropod “Mélanorosauridé”; Ellenberger 1970: 346.

1993 *Melanorosaurus thabanensis* Gauffre 1993b

1997 *Melanorosaurus thabanensis*; Van Heerden & Galton 1997: 39, 40, 48, 50, figs. 5C, I.

2004 *Melanorosaurus thabanensis*; Galton & Upchurch 2004: 235, 251, 255.

2005 *Melanorosaurus thabanensis*; Galton et al. 2005: 23, figs. 1.13C, I.

2007 *Melanorosaurus thabanensis*; Yates 2007a: 12.

2009 *Melanorosaurus thabanensis*; Barrett 2009: 1032.

2010 *Melanorosaurus thabanensis*; Knoll 2010: 1.

Holotype. MNHN.F.LES16. Material figured in the original publication (Gauffre 1993b): right femur (MNHN.F.LES16c; Fig.II.117; Tabs.36–37) as well as associated material found in the collections: incomplete right ilium with a dorsal? neural arch ablated to the acetabulum (MNHN.F.LES16a; Fig.II.115; Tab.II.38); left pubis (MNHN.F.LES16b; Fig.II.116); right metatarsal II (MNHN.F.LES16d; Fig.II.118).

Type locality. Thabana Morena area, Mafeteng district, Lesotho. The exact geographical location of the site was not specified and, although Gauffre (1993:648) mentions a location “4 to 5 km south of Thabana Morena village”, remains unknown.

Type horizon. Lower Elliot Formation, Upper Triassic.

Referred material. MNHN.F.LES351. Material associated with the holotype, previously illustrated by Costedoat (1962): cervical vertebra (MNHN.F.LES351a; Fig.II.113); left ulna (MNHN.F.LES351b; Fig.II.114A); left radius (MNHN.F.LES351c; Fig.II.114B). This material was originally catalogued under a different field number. Costedoat (1962:58) wrote regarding MNHN.F.LES16 and MNHN.F.LES351: "Seven red elements of earthy appearance, found together in this site, certainly represent the same individual". However, in absence of proof that the holotype and the referred material belong to the same animal, and presently unable to explain the two different field numbers, we only tentatively refer MNHN.F.LES351 to *Meroktenos* gen. nov.

Revised diagnosis. A basal sauropodomorph with the following unique combination of characters: depth of the iliac blade (from the most dorsal point of the supracetabular crest to the dorsal margin of the ilium) being 60% of the total height of the ilium (all other basal sauropodomorphs from Southern Africa have a ratio < 0.5), subtriangular postacetabular process, very stocky femur (robustness index: 2.09, with the exception of *Antetonitrus* all other basal sauropodomorphs from Southern Africa have an index > 2.18) with a straight shaft in anterior and lateral views, shaft significantly wider lateromedially than anteroposteriorly deep (eccentricity: 1.58, except *Antetonitrus* all the other basal sauropodomorphs from Southern Africa have an index < 1.41) and bearing an oblique fourth trochanter.

Associated fauna. Ellenberger (1970) reported *Gryponyx sp*. and crocodilian material, as well as tridactyl tracks from the upper Elliot Formation of Thabana Morena. Unfortunately, no more details about these latter specimens were given and, except for one vertebra and a cast of a humerus, the whereabouts of the other fossils are currently unknown. More recently, during field trips in 2001 and 2008, other fossil remains including tritheledontid, tritylodontid and *Massospondylus sp.* material were found in the upper Elliot Formation near Thabana Morena (Battail, pers. comm. 2014). They are housed in the MNHN collections.

Comments. The material we describe here was first illustrated and briefly described by Costedoat (1962). She referred it to a "prosauropod" dinosaur, specifically to the genus *Gryponyx*, but expressed reservations regarding this identification. Later, it was referred to an already existing genus: *Melanorosaurus* by Gauffre, who created a new Early Jurassic species of basal sauropodomorph: *M. thabanensis* (Gauffre 1993b). Subsequently, Gauffre (1996), in his Ph.D. thesis synonymized *M. thabanensis* with a new Late Triassic species "*Kholumolumosaurus ellenbergerorum*" (i.e. "The Maphutseng Dinosaur") (Gauffre 1996:38). This latter species has never been formally published, and must be treated as a nomen nudum. Thus, aside from the fact that both taxa are anatomically different (see below), their synonymy is not valid.

3. DESCRIPTION

Cervical vertebra

The only cervical vertebra preserved (MNHN.F.LES351a) is part of the referred material (Fig.II.113). The preserved part of the centrum is 87 mm long and the vertebra is 60 mm high. Unfortunately, these values are not very informative given that the vertebra is badly crushed and transversely compressed. The diapophyses are not visible. The distal ends of both prezygapophyses and of the left postzygapophysis are broken. The right side of the vertebra is better preserved than the left one. The neural spine is short and low, its anteroposterior length is 33% of the total centrum length. Based on this ratio and on the overall shape of the vertebra, the latter is probably an anterior element of the cervical series. As in *Adeopapposaurus* (Martínez 2009), the centrum is low and it seems that the postzygapophyses did not extend beyond its posterior margin. In right lateral view, the parapophysis is eroded but still distinct on the anteroventral surface of the centrum. The vertebra is too badly preserved to infer the presence or absence of a ventral keel.

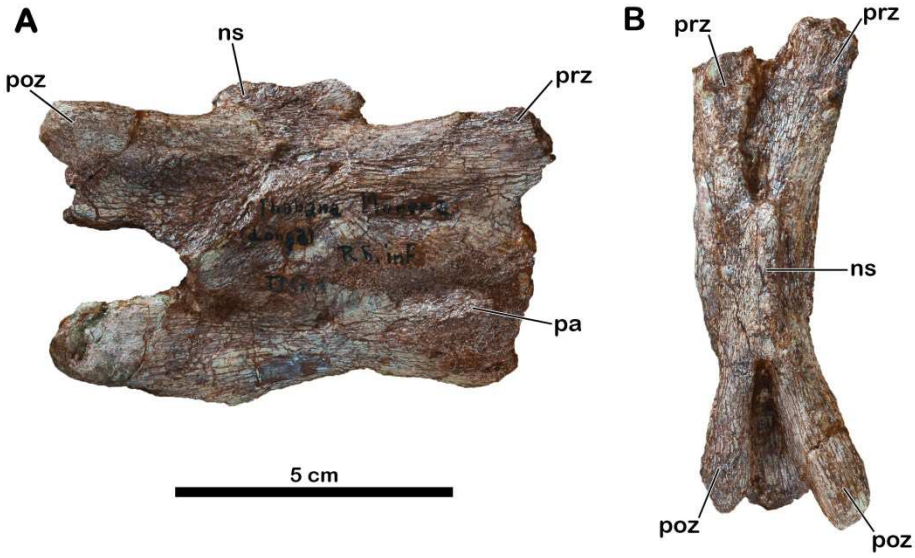


Figure II.113. Anterior cervical vertebra of *Meroktenos*, MNHN.F.LES351a. **[A]** Right lateral and **[B]** dorsal views. **ns**, neural spine; **pa**, parapophysis; **poz**, postzygapophyses; **prz**, prezygapophyses. (Photo credit: L. Cazes.)

Dorsal? neural arch

An isolated neural arch of vertebra is preserved in contact with the pubic peduncle of the right ilium (MNHN.F.LES16a) of *Meroktenos* (Fig.II.115). The neural spine is 58 mm long at its base. It is adhered to the acetabular region of the pubic peduncle, with the dorsal part of the neural spine pointing toward the medial margin of the acetabulum. The anterior part of the vertebra is located toward the distal end of the pubic peduncle. The neural spine of the vertebra is stout, anteroposteriorly

elongated (relative to the orientation of the vertebra) and dorsoventrally low. The eroded postzygapophyses, separated by an interpostzygapophyseal notch, rise at the base of the neural spine. In lateral view, a slight projecting posterodorsal corner is visible. The base of the left diapophysis, anteroposteriorly developed, protrudes laterally.

With respect to the shape and the length of the neural arch, it is likely that it comes from a dorsal vertebra, probably a posterior one. Considering the overall shape, the neural arch of *Meroktenos* is very stout and resembles dorsal vertebrae of *Plateosaurus* (Moser 2003). In comparison with *Melanorosaurus readi* anterior caudal vertebrae that exhibit tall neural spines (Galton et al. 2005; NM QR3314), it seems unlikely that this neural arch is from a caudal vertebra.

Figure II.114. Forelimb bones of *Meroktenos*. **[A]** Right ulna, MNHN.F.LES351b, in medial view. **[B]** Right? radius, MNHN.F.LES351c. **ol**, olecranon. (Photo credit: L. Cazes.)

Right ulna

A right ulna (MNHN.F.LES351b) was found amongst referred assemblage (Fig.II.114A). It is 203 mm long on its medial side, which is better preserved than the lateral one, the latter being badly crushed and eroded. The development of the anteromedial and anterolateral processes is not visible, the proximal and distal ends of the bone being very damaged. Nonetheless, the well-developed olecranon process is visible proximomedially and resembles the olecranon process of the ulna of *Melanorosaurus* (Bonnan & Yates 2007) in terms of proportions. The radial fossa is shallow but

visible. At mid-shaft, the anteroposterior width of the ulna is 42 mm. The distal end is slightly more expanded than the shaft anteroposteriorly.

Right? radius

Only the shaft of a radius (MNHN.F.LES351c), which is part of the referred material, is preserved (Fig.II.114B). At mid-shaft, the anteroposterior width of the bone is 30 mm. The proximal and distal ends are missing and the outer surface of the bone is highly eroded, rendering any orientation impossible. We assume that this element is probably a right one, as it was found in close association with the left ulna (Fig.II.114A).

Right ilium

The right ilium (MNHN.F.LES16a) of *Meroktenos* is preserved, although not entirely (Fig.II.115). Most of the preacetabular process, the distal end of the pubic peduncle and the anterodorsal part of the ischial blade are missing. The posteroventral corner of the postacetabular process is slightly eroded. An isolated neural arch of a vertebra is preserved against the pubic peduncle (see above).

The dorsal margin of the ilium is relatively straight posteriorly. This condition is modified in Sauropoda, which possess a strongly convex dorsal margin (Gauthier 1986). Mediolaterally, the iliac blade is thinner dorsal to the acetabulum than at the level of the postacetabular process, forming a concave area on the lateral surface on the bone that extends ventrally to a point close to the acetabular margin. In contrast, this surface is restricted to the dorsal half of the iliac blade in some non-sauropod sauropodomorphs, such as *Lufengosaurus* (Young 1941), *Plateosaurus* (Moser 2003) and *Riojasaurus* (Bonaparte 1971). Above the acetabulum, the iliac blade is very high being approximately two thirds of the total height of the ilium (Tab.II.38). As in most sauropodomorphs, there is no marked brevis crest on the ilium of *Meroktenos* and thus, the brevis fossa is lacking.

The postacetabular process is subtriangular, with oblique dorsal and ventral margins converging at the most distal point. This condition is in marked distinction to the subrectangular profile observed in most basal sauropodomorphs such as *Efraasia* (Galton 1973), *Jingshanosaurus* (Zhang & Yang 1994), *Lessemsaurus* (Pol & Powell 2007b), *Melanorosaurus* (Galton et al. 2005), *Thecodontosaurus* (Benton et al. 2000) or *Yunnanosaurus youngi* (Lü et al. 2007). The postacetabular process is elongated anteroposteriorly, as in most basal sauropodomorphs.

The acetabular region is dorsoventrally low and seems to be transitional, in terms of anteroposterior extension, between long acetabula like those of *Anchisaurus* (Galton & Cluver 1976) and *Y. youngi* (Lü et al. 2007), and narrower acetabular regions like in *Lessemsaurus* (Pol & Powell 2007b) or

Riojasaurus (Bonaparte 1971). The supracetabular crest is, eroded thus it is not possible to say whether it was laterally expanded, or not. However, the anteroposterior extension is visible. Posteriorly, the crest rises slowly from the base of the ischial peduncle to form a slight ridge in the posterodorsal region of the acetabulum. The supracetabular crest follows the curvature of the acetabulum until at least the base of the pubic peduncle. The neural arch of the vertebra obscures the position where the crest merges into the pubic peduncle. As in all sauropodomorphs, the acetabulum is completely perforated. The acetabular surface of the pubic peduncle is twice as wide as the corresponding acetabular surface of the ischial peduncle. The medial wall extends along the dorsal margin of the acetabulum and slightly onto the posterior margin along the ischial peduncle. The anterior and dorsal margins of the acetabular surface are concave, whereas it is slightly convex on its posterior margin.

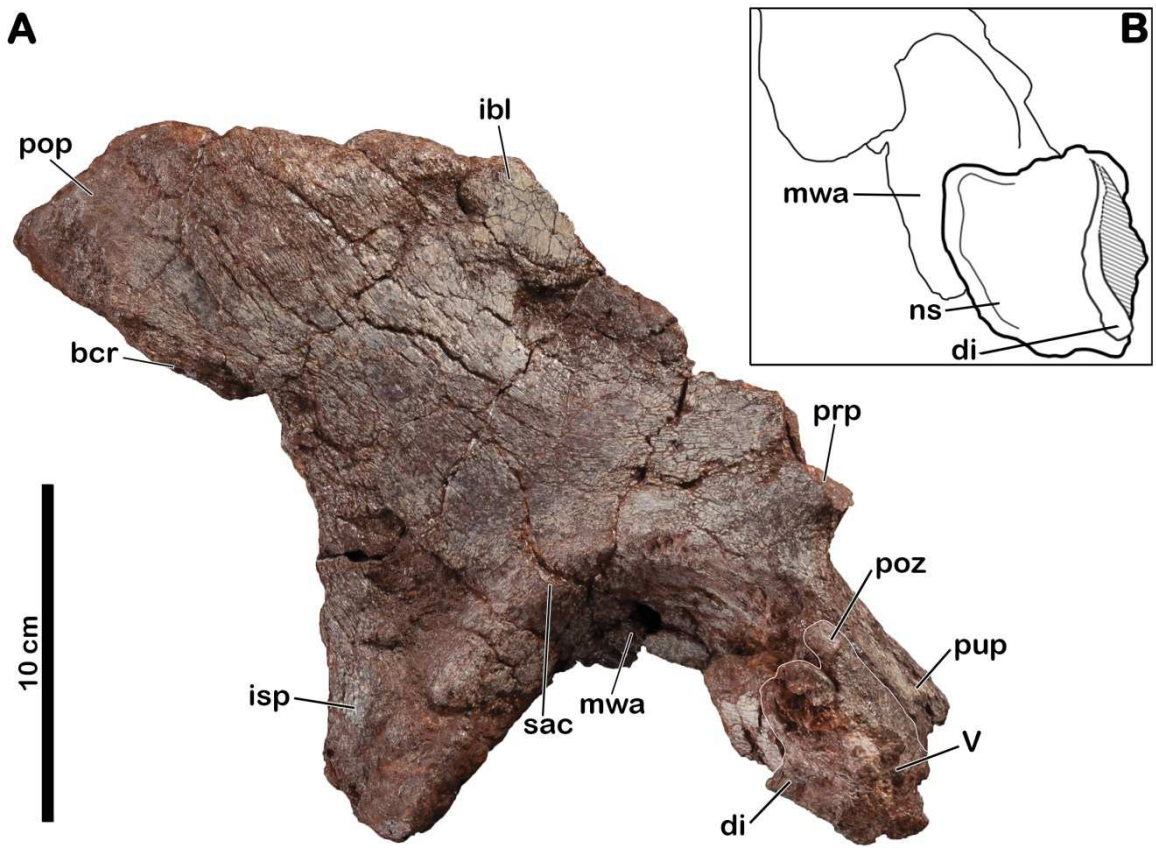


Figure II.115. Right ilium of *Meroktenos*, MNHN.F.LES16a. **[A]** Lateral view. **[B]** Interpretative drawing of a close-up of the acetabulum in ventral view, showing the neural arch of the vertebra. **bcr**, brevis crest; **di**, diapophysis; **ibl**, iliac blade; **isp**, ischial peduncle; **mwa**, medial wall of the acetabulum; **ns**, neural spine; **prp**, preacetabular process; **pop**, postacetabular process; **poz**, postzygapophysis; **pup**, pubic peduncle; **sac**, supracetabular crest; **V**, vertebra. (Photo credit: L. Cazes.)

The pubic peduncle extends anteroventrally for approximately 600 mm, before terminating at an incomplete distal articular end. Its anterior surface is slightly concave. The pubic peduncle has a triangular cross-section in anteroventral view.

The ischial peduncle extends ventrally and very slightly posteriorly on approximately 80 mm. The well-developed ischial peduncle is consistent with the condition in all non-sauropod sauropodomorphs. In contrast, this process becomes highly reduced in Sauropoda (Upchurch et al. 2004). In *Meroktenos*, the ischial peduncle appears to be longer than the pubic peduncle, probably due to its more slightly vertical orientation and to the broken extremity of the pubic peduncle. The proportions of the two peduncles are often similar in non-sauropod sauropodomorphs, except in *Y. youngi* (Lü et al. 2007), where the pubic peduncle is significantly longer. The ischial peduncle is subtriangular in lateral view, and in transverse cross-section (the base of the triangle is located anteriorly). It is not possible to assess with certainty if *Meroktenos* displays a heel on the posteroventral edge of the ischial peduncle, its extremity being slightly crushed and eroded. A peduncle heel is observed in *Plateosaurus* (Moser 2003), *Riojasaurus* (Bonaparte 1971), *Plateosauravus* (Van Heerden 1979) and, to a lesser extent, in *Melanorosaurus* (Galton et al. 2005).

Left pubis

The left pubis (MNHN.F.LES16b) of *Meroktenos* is mostly complete, with only the medial margin of the pubic apron not entirely preserved (Fig.II.116). Its length is approximately 400 mm and the maximum transversal width on the pubic apron is 90 mm. As in most basal sauropodomorphs, the pubis is long and slender relative to its mediolateral expansion. Conversely, Sauropoda have more robust and broader pubes. The maximum mediolateral width of the pubis (measured along the obturator plate) represents approximately 30% of the total proximodistal length (this value is between 30–35% in other basal sauropodomorphs). In anterior view, the lateral margin of the pubis presents a concave outline, which is more or less marked depending on the genus (as in *Y. youngi,* Lü et al. 2007 or *Plateosaurus*, Moser 2003, respectively). The iliac peduncle is relatively flat in medial view, with the peduncle being suboval in outline in proximal view. The long axis of the peduncle is oriented anterolaterally to posteromedially. Posteromedially, the acetabular portion of the pubis is not clearly defined, although it is necessarily situated between the iliac and ischiac peduncles. The ischiac peduncle is a slender blade, it tapers anteroventrally to a few millimeters wide in medial view. The thin part represents the majority of the length of the peduncle. The obturator foramen extends proximodistally and is suboval and relatively large, contrasting with the subcircular and reduced foramina of sauropod pubes (Upchurch et al. 2004). The overall proportions of the foramen are close to the condition observed in *Adeopapposaurus* (Martínez 2009). The pubic plate is short, occupying

approximately one quarter of the total length of the pubis. The same condition is known in *Plateosaurus* (Moser 2003), *Adeopapposaurus* (Martínez 2009) and *Lufengosaurus* (Young 1941). It differs from more extensive plates, like those of *Lessemsaurus* (Pol & Powell 2007b) or *Vulcanodon* (Raath 1972).

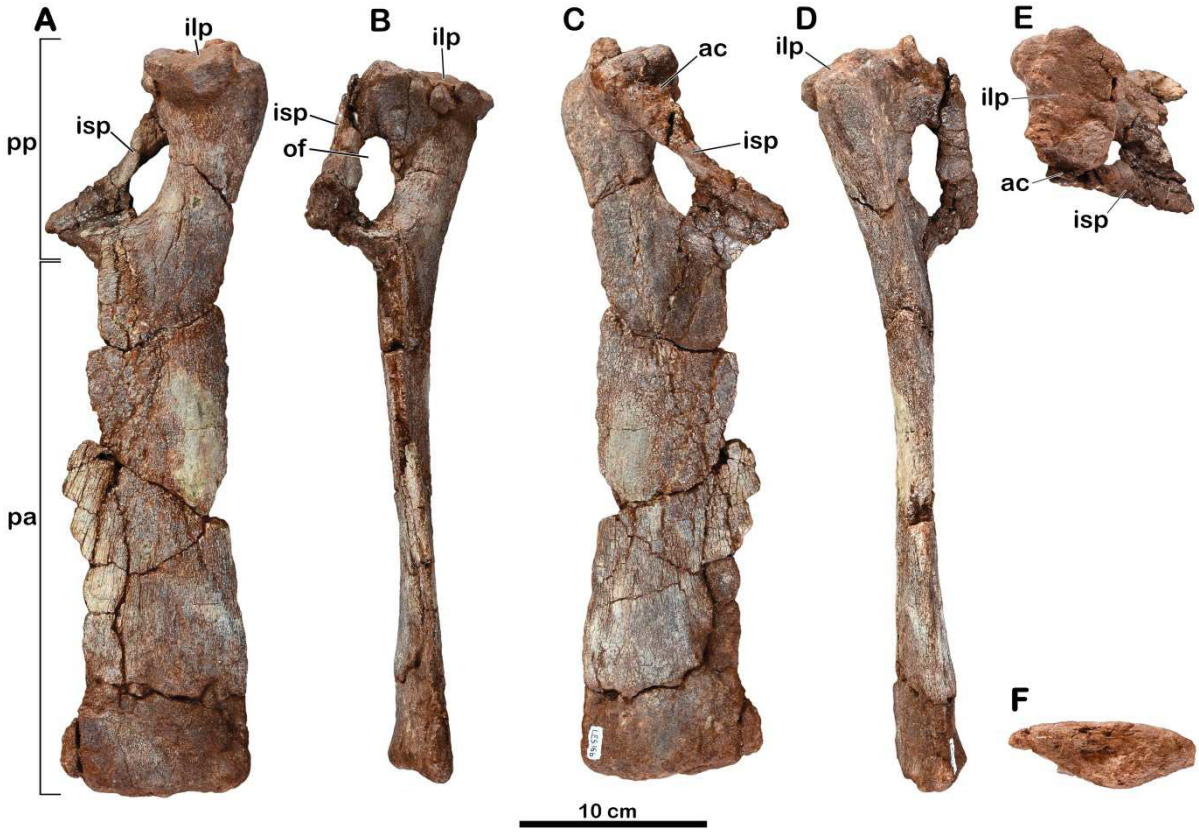


Figure II.116. Left pubis of *Meroktenos*, MNHN.F.LES16b. **[A]** Anterior, **[B]** medial, **[C]** posterior, **[D]** lateral, **[E]** proximal, and **[F]** distal views. **ac**, acetabulum; **ilp**, iliac peduncle; **isp**, ischial peduncle; **of**, obturator foramen; pa**,** pubic apron; **pp**, pubic plate. (Photo credit: L. Cazes.)

Distal to the pubic plate, the pubis is flat and lateromedially expanded, forming the pubic apron. The latter occupies approximately three quarters of the entire pubic length. The lateral margin of the apron is nearly straight in anterior view, as in *Melanorosaurus* (Galton et al. 2005) and *Plateosaurus* (Moser 2003), and is dorsoventrally thicker than the medial margin. The medial edge, which forms the pubic symphysis, is thin and not fully preserved.

The distal end of the pubis has a maximum lateromedial width that is approximately 34% of the pubis length. This is very close to the condition of *Adeopapposaurus* (Martínez 2009) or *Lessemsaurus* (Pol & Powell 2007b) and less than the 44% and 50% measured for *Antetonitrus* (McPhee et al. 2014) and *Vulcanodon* (Raath 1972), respectively. The distal end is not markedly anteroposteriorly expanded, as in some other basal sauropodomorphs, such as *Coloradisaurus* (Apaldetti et al. 2013) and

Plateosaurus (Moser 2003). Instead, the condition in *Meroktenos* is closer to that in *Melanorosaurus* (Galton et al. 2005) or *Riojasaurus* (Bonaparte 1971). The distal surface is subtriangular with a straight anterior edge, whereas the posterior edge is convex.

Right femur

The holotypic right femur (MNHN.F.LES16c) is 480 mm long (Tab.II.36) and is generally well-preserved (Fig.II.117). Its precise taphonomic circumstances are not known, but we assume that it was found lying on its posterior surface because the anterior surface is eroded (probably because of weathering). The proximal and distal ends do not seem to have undergone distortion; only the proximolateral corner of the femur is broken.

The outline of the proximal surface is mediolaterally elongated (the maximum transverse length is approximately three times the maximum anteroposterior length) and is suboval. The femoral head is slightly directed anteriorly. In anterior and posterior views, the femoral head is roughly rectangular, extending perpendicularly from the long axis of the shaft. Its anteroposterior length is inferior to its proximodistal height. In anterior and posterior views, the femoral shaft is straight (i.e. following the shaft axis established as the line perpendicular to the distal transversal plan by Gauffre 1993b). In lateral and medial views, the shaft is also straight, lacking a sigmoid curvature: this is also observed in *Antetonitrus* (McPhee et al. 2014), *Camelotia* (Galton 1985c) and *Melanorosaurus* (Van Heerden & Galton 1997), as well as in Sauropoda (Upchurch et al. 2004).

The femur is relatively short and stout. Its robustness index (total length / circumference: a robustness index less than or equal to 2 indicates a really stout femur) is 2.09 (Tab.II.37), whereas other forms such as *Aardonyx* (Yates et al. 2010) or *Massospondylus* (MNHN.F.LES15-7) have indices of 2.40 and 2.37, respectively. However, it is not as robust as in *Antetonitrus* (McPhee et al. 2014), which exhibits a robustness index of 1.89 (Tab.II.37). The shaft is anteroposteriorly compressed: its eccentricity ratio (mediolateral width at midshaft / anteroposterior width at midshaft: a ratio close to 1 indicates a subcircular shaft) being 1.58, whereas *Aardonyx* (Yates et al. 2010) and *Melanorosaurus* (SAM-PK-3450) have ratios of 1.01 and 1.34, respectively. This compression is also observed in *Antetonitrus* (eccentricity: 1.51) (Tab.II.37). In comparison, the majority of other basal sauropodomorphs present a subcircular cross-section of the mid-shaft of the femur.

The lesser trochanter appears as a low, elevated scar upon the anterior femoral surface rather than as a raised process. However, the anterior surface is much too eroded to assert with certainty the full development of the lesser trochanter as well as its orientation relative to the long axis of the femoral shaft. The lesser trochanter is well removed from the lateral edge and is thus not visible in posterior view.

Tableau II.36. Comparative measurements of the femora of *Meroktenos* and several Upper Triassic and Lower Jurassic basal sauropodomorph specimens from Southern Africa (sorted by length). Abbreviations : **L** : total length – **l** : mediolateral width – **e** : anteroposterior width – **C** : circumference (under the 4th trochanter) – **dep** : distal expansion of the 4th trochanter – ***** : deformed – **-** : not applicable.

		PROXIMAL		MIDSHAFT			DISTAL		4th TROCH.
Specimens	L	l	e	l	e	C	l	e	dep
Massospondylus **SAM-PK-402**	247	72	30	32	27	96	-	-	125
Massospondylus **SAM-PK-391**	250	-	14,5	28	24	90	57	43	112
Massospondylus **SAM-PK-397**	359	94	39	42	46	149	101	69	180
Massospondylus **SAM-PK-393**	390	87	51	43	51	141	98	70	183
Massospondylus **MNHN.F.LES15-7**	415	85	54	50	59	175	91	75	198
Meroktenos **MNHN.F.LES16c**	**480**	**153**	**57**	**82**	**52**	**230**	**136**	**78**	**280**
Gryponyx **SAM-PK-7919**	535	-	44	67	68	205	107	121	290
Melanorosaurus **NM QR1551**	623	139	80	93	66	266	183	88	305
Melanorosaurus **SAM-PK-3450**	624	173	69	103	77	273	172	110	350
Aardonyx **BP/1/6510**	682	188	-	91	90	284	169	110	380
Euskelosaurus **SAM-PK-330**	700	195	76	90	97	298	177	118	390
Antetonitrus **BP/1/4952**	775	208	114	142	94	410	270*	150	450
"Maphutseng dinosaur" MNHN.F.LES394	780	220	107	108	93	320	172	140	425

The fourth trochanter is located on the posterior face, at the mid-length of the femur. Whereas the trochanter is relatively proximal in basal saurischians like *Saturnalia* (Langer 2003), it is more distally situated in most other basal sauropodomorphs (Rauhut et al. 2011). In *Meroktenos*, the fourth trochanter straddles the midpoint of the femur, as in *Aardonyx* (Yates et al. 2010). On the transverse axis, the fourth trochanter is close to the medial margin of the femur. Gauffre (1993a) suggested a close relationship between *Melanorosaurus* and *Meroktenos* based primarily on this character. In *Melanorosaurus* (SAM-PK 3450 and NMQR 1551), like in most basal sauropodomorph taxa, the degree of projection of the fourth trochanter is well-developed. In *Meroktenos*, the apical surface of the fourth trochanter is a little damaged and the distal part is broken but was probably slightly pendant. In posterior view, the fourth trochanter is slightly sigmoid. In cross section, it is triangular. It

has an oblique orientation (based on the orientation of the main axis of the fourth trochanter relative to the long axis of the shaft), a character which was highlighted by Gauffre (1993a) and which helped, in his opinion, to distinguish *Meroktenos* from *Melanorosaurus*. Distally, the fourth trochanter rises steeply from the shaft but merges gradually with the shaft proximally. In lateral view, the fourth trochanter has the profile of an asymmetrical trapezoid, with the proximal edge sloping upwards to merge with the shaft, whereas the distal contact with the shaft is relatively steep. This shape is intermediate between what is observed in *Antetonitrus* (McPhee et al. 2014) and what was described for *Riojasaurus* (Bonaparte 1971). The medial surface of the fourth trochanter lacks an adjacent fossa for the insertion of the muscle *caudofemoralis longus* and merges directly into the medial edge of the shaft.

Tableau II.37. Comparative ratios measured on the femora of *Meroktenos* and 23 other sauropodomorph specimens (sorted by ascending eccentricity). **Eccentricity**, mediolateral width at midshaft / anteroposterior width at midshaft; **Robustness index**, total length / circumference.

Specimens	Eccentricity	Robustness index
***Massospondylus* SAM-PK-393**	0.84	2.77
***Massospondylus* MNHN.F.LES15-7**	0.85	2.37
***Plateosaurus* MB.R.4404.62**	0.87	2.35
***Massospondylus* SAM-PK-397**	0.91	2.41
***Euskelosaurus* SAM-PK-330**	0.93	2.35
***Aardonyx* BP/1/6510**	0.96	2.40
***Gryponyx* SAM-PK-7919**	0.99	2.61
***Ruehleia* MB.R.4718.99**	1.02	2.81
"Maphutseng dinosaur" MNHN.F.LES394	1.16	2.44
***Melanorosaurus* NM QR3314**	1.16	2.25
***Massospondylus* SAM-PK-391**	1.17	2.78
***Massospondylus* SAM-PK-402**	1.19	2.60
***Melanorosaurus* SAM-PK-3450**	1.34	2.29
***Eucnemesaurus* BP/1/6234**	1.34	2.33
***Melanorosaurus* NM QR1551**	1.41	2.34
***Lapparentosaurus* MNHN.F.MAA67**	1.43	2.47
***Antetonitrus* BP/1/4952**	1.51	1.89
***Tazoudasaurus* CPSGM To1-105**	1.54	2.25
***Meroktenos* MNHN.F.LES16c**	**1.58**	**2.09**
***Diplodocus* CM.84**	1.60	2.55
***Camarasaurus* YPM mount**	1.79	?
***Diplodocus* CM.94**	1.82	?
***Nigersaurus* MNHN.F.GDF327**	1.92	2.45
***Cetiosaurus* OUMNH J13615**	1.93	2.36

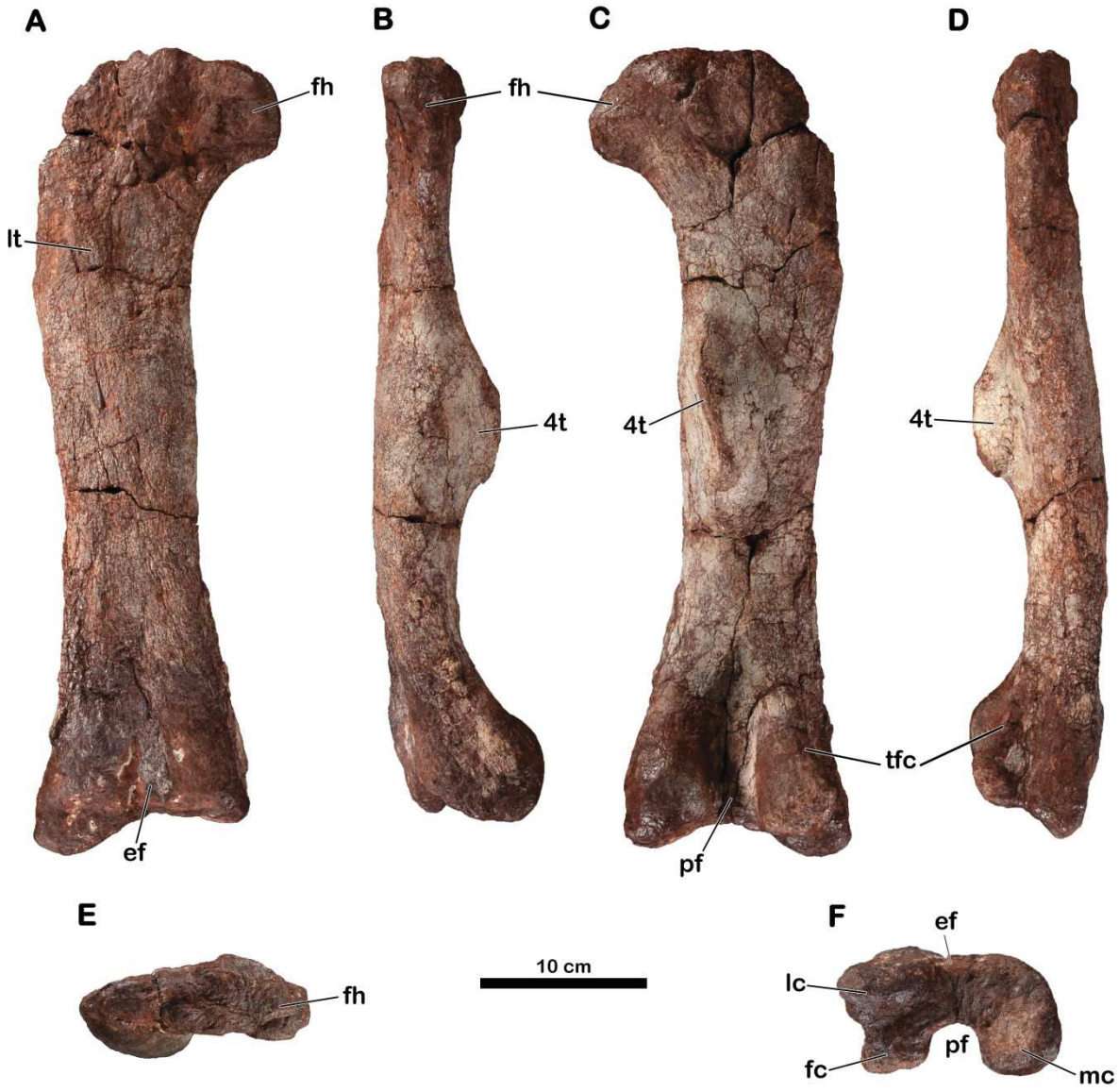


Figure II.117. Right femur of *Meroktenos*, MNHN.F.LES16c. **[A]** Anterior, **[B]** medial, **[C]** posterior, **[D]** lateral, **[E]** proximal, and **[F]** distal views. **ef**, extensor fossa; **fc**, fibular condyle; **fh**, femoral head; **lc**, lateral condyle; **lt**, lesser trochanter; **mc**, medial condyle; **pf**, popliteal fossa; **tfc**, tibiofibular crest; **4t**, fourth trochanter. (Photo credit: L. Cazes.)

The distal end of the femur is not distorted, as it is sometimes the case for other specimens (McPhee et al. 2014; MNHN.F.LES15-7). The distal condyles are subspherical and do not seem to be anteroposteriorly compressed. The medial condyle is subequal in size to the fibular and lateral condyles together (Fig.II.117F). The mediolateral expansion of the distal end relative to the transverse width of the shaft is not as pronounced as in *Lessemsaurus* (Pol & Powell 2007b) or *Plateosaurus* (Moser 2003). Anteriorly, the extensor fossa is visible but shallow. Posteriorly, the popliteal fossa is well-defined. The tibiofibular crest is neither sharp nor elongated as is the case in *Plateosaurus* (Moser 2003). However, the crest is not as reduced as in *Antetonitrus* (McPhee et al.

2014), in which the condition is closer to more derived taxa such as *Tazoudasaurus* (Allain and Aquesbi 2008) or *Shunosaurus* (Zhang 1988).

Right metatarsal II

A right metatarsal II (MNHN.F.LES16d) is amongst the material pertaining to *Meroktenos* (Fig.II.118). It is slender and exhibits lateromedially narrow extremities, although the latter are eroded and were probably more expanded.

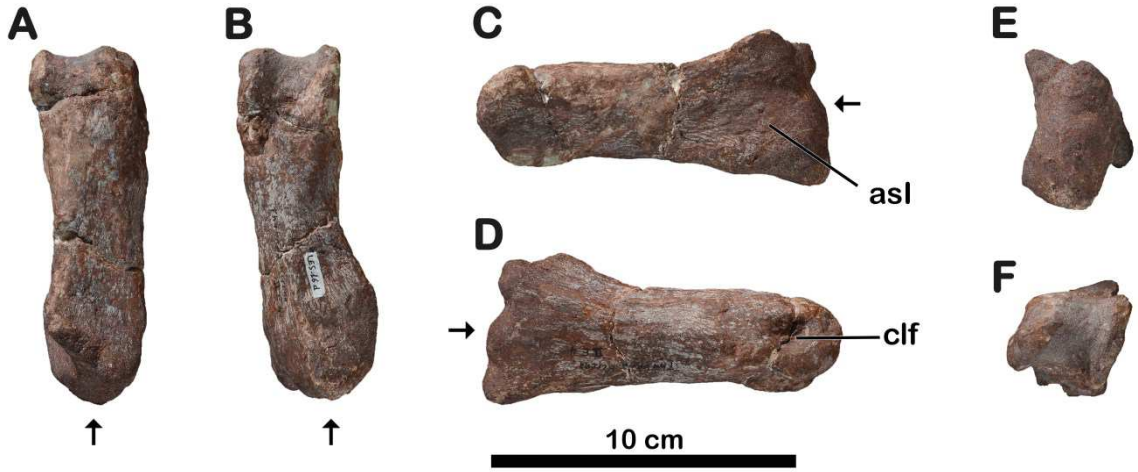


Figure II.118. Right metatarsal II of *Meroktenos*, MNHN.F.LES16d. **[A]** Dorsal, **[B]** ventral, **[C]** medial, **[D]** lateral, **[E]** proximal, and **[F]** distal views. **asI**, articular surface for metatarsal I; **clf**, collateral ligament fossa. Arrows indicate the proximal end of the bone. In **[E]** and **[F]**, the lateral side of the bone is at the right side of the picture. (Photo credit: L. Cazes.)

The shaft of the metatarsal II is long and straight. The bone is 116 mm long, and its minimal width is 36 mm. As in other basal sauropodomorphs, the minimum transverse width is approximately 31% of the proximodistal length of the bone in *Meroktenos.* Conversely, more derived sauropodomorphs like *Antetonitrus* (McPhee et al. 2014) or *Tazoudasaurus* (Allain & Aquesbi 2008) exhibit a more robust pes morphology (the minimum transverse width being approximately 50% of the proximodistal length of the metatarsal). In proximal view, the articular surface is subrectangular, asymmetrical and more elongated dorsoventrally than expanded mediolaterally. It is not biconcave as in most basal sauropodomorphs, although this could be a result of erosion. The medial edge is concave and extends ventrally into a ventromedial flange. However, the lateral margin is slightly convex. The ventromedial flange is not very developed (maybe as a result of erosion), in comparison to derived sauropodomorphs like *Antetonitrus* (McPhee et al. 2014) or *Tazoudasaurus* (Allain & Aquesbi 2008). The distal condyles are eroded and were probably more expanded tranversely. A

deep collateral fossa is visible on the lateral surface of the lateral condyle whereas the medial condyle only exhibits a shallow fossa.

4. COMPARISONS

Among basal sauropodomorphs, ten genera other than *Meroktenos* are known from the Late Triassic of southwestern Gondwana (southern Africa and South America). Of these, *Euskelosaurus*, currently considered a nomen dubium by most authors (Yates 2004b), is not included in the following comparisons. *Blikanasaurus* (Galton & Van Heerden 1998) and *Unaysaurus* (Leal et al. 2004) are not consulted further because of the absence of overlapping elements with those known from *Meroktenos*.

Comparison with Triassic basal sauropodomorphs from Southern Africa

Several femoral fragments of *Eucnemesaurus fortis* are known (Yates 2007b) and, very recently, an articulated partial skeleton of a new species (*E. entaxonis*) was described (McPhee et al. 2015). *E. fortis* differs from *Meroktenos* regarding the eccentricity of the shaft of its femur, which is relatively subcircular, as in most basal sauropodomorphs. Another difference, also visible on the femur of *E. entaxonis*, concerns the fourth trochanter, which is distinctly more oblique in posterior view than in *Meroktenos* (Figs.II.119A&B). Furthermore, the trochanter is more strongly developed and more proximally located in lateral view in *Eucnemesaurus*. On the right ilium of *E. entaxonis*, the postacetabular process is subrectangular and is bordered by a deep brevis fossa, considered a potential autapomorphy of the species (McPhee et al. 2015). The femur of *E. entaxonis* is complete, so we were able to calculate its eccentricity and robustness index (Tab.II.37). Unlike *E. fortis*, the cross section at midshaft of *E. entaxonis* is elliptical (eccentricity: 1.34), but still less than in *Meroktenos*. The femur is not particularly stout and has a robustness index greater than that in *Meroktenos* (2.33 versus 2.09, respectively).

Two femora are known for the genus *Plateosauravus* (SAM-PK-3602 and 3603) (Van Heerden, 1979). They are less stout than the femur of *Meroktenos.* On the specimen SAM-PK-3602, the fourth trochanter is complete. It projects far posteriorly and is subtriangular, thus differing from the subrectangular trochanter observed in *Meroktenos.*

The syntype series of *Melanorosaurus readi* originally included several elements of the pelvic girdle, including an ilium (Haughton 1924:fig. 44), which is currently lost. Based only on the illustration of Haughton (1924), we can note that the posterior margin of the postacetabular process of the ilium has a rectangular shape in lateral view in *Melanorosaurus*, whereas it is tapering in *Meroktenos.* Currently, the only material in common between the specimen from Thabana Morena and the

syntype of *Melanorosaurus* is a broken proximal extremity of a pubis (SAM-PK-3449). Unfortunately, based only on the proximal extremity of the pubis, it is not possible to highlight marked differences. The femur originally catalogued under the accession number SAM-PK-3450 was found in a higher stratigraphic layer than the remaining type materials of *Melanorosaurus*. Despite its exclusion from the syntype series, and potentially from *M. readi* (see above), and pending a reexamination of the material, a cursory comparison of this element with the femur of *Meroktenos* follows. In *Melanorosaurus*, the head has a roughly hemispherical shape in anterior and posterior views. In *Meroktenos*, it is roughly rectangular. The lesser trochanter is close to the lateral margin of the bone in *Melanorosaurus*. In contrast, it is more medially located in *Meroktenos.* The profile of the fourth trochanter in medial view is nearly symmetrical in *Melanorosaurus*, whereas it is asymmetrical in *Meroktenos.* In posterior view, the fourth trochanter is completely straight proximodistally in *Melanorosaurus* (Fig.II.119C). In *Meroktenos,* the fourth trochanter is oblique, with its distal end in a more lateral position than the proximal one (Gauffre 1993b). Finally, the femur SAM-PK-3450 is less stout, with a robustness index equal to 2.29 (in *Meroktenos*, 2.09), and less flattened, with an eccentricity ratio equal to 1.34 (in *Meroktenos*, 1.58) (Tab.II.37).

The specimen referred to *Melanorosaurus readi* NM QR1551 includes a right ilium (NM QR1551/28), three pubes and a left femur (NM QR1551/51). With respect to the ilium, several features differ from the same element of *Meroktenos.* The postacetabular process of the ilium NM QR1551/28 is shallow dorsoventrally with a posteriorly directed subrectangular extremity. In *Meroktenos*, the end of the postacetabular process is triangular, and its dorsal and ventral margins are not parallel. In NM QR1551/28, the supracetabular crest is strongly developed, whereas it is less developed in *Meroktenos.* Finally, the iliac blade represents approximately half of the height of the bone in NM QR1551, in *Meroktenos* it is closer to two thirds (Tab.II.38). With respect to the pubes, the only visible difference is that the iliac peduncle is more than twice longer than wide in NM QR1551, but it is only slightly longer than wide in *Meroktenos.* The femur NM QR1551/51 differs from *Meroktenos* in general dimensions (Tab.II.36) and by a more laterally located lesser trochanter visible in posterior view. The distal end of the fourth trochanter is situated in the proximal half of the femur in NM QR1551, whereas it lies beyond the distal half of the bone in *Meroktenos.* Finally, the femur NM QR1551/51 is more slender, has a robustness index equal to 2.34 (*Meroktenos* robustness index: 2.09), and exhibits a more subcircular shaft, with an eccentricity of 1.41 (Tab.II.37).

The second specimen referred to *Melanorosaurus readi* NM QR3314 is represented by an articulated skeleton. The ilia are in bad shape, making it impossible to compare with MNHN.F.LES16. The pubes, probably located under the sacrum, are not visible because the specimen is on exhibit. The femora are poorly preserved, and the distal part of the left femur is missing. The right femur is complete but damaged, so that the lesser and fourth trochanters are not visible. However, using the circumference

and the length of the right femur (Tab.II.36), we obtain a robustness index equal to 2.25, which is less robust than in *Meroktenos* (2.09). Because the femur is broken, the shape of the shaft can be easily observed. It is more circular than in *Meroktenos*, with an eccentricity equal to 1.16 (Tab.II.37).

The "Maphutseng Dinosaur", much larger than *Meroktenos*, shows an appreciable disparity of general proportions with the material described here (Tab.II.36). Regarding the ilium, the distal margin of the postacetabular process is rounded in the ilium from Maphutseng, whereas it is more pointed in *Meroktenos.* The ventral margin of the postacetabular process has a diagonal orientation in the material from Maphutseng, but *Meroktenos* exhibits a more horizontal orientation. The angle between the postacetabular process and the ischial peduncle is more acute in the Maphutseng material than in *Meroktenos.* The supracetabular crest is more dorsally located in the Maphutseng material, making the medial wall of the acetabulum more developed than in *M. thabanensis*. Finally, the ischial peduncle is lateromedially wider in the ilium from Maphutseng. On the pubis, the obturator plate is flattened anteriorly in the material of Maphutseng, whereas in *Meroktenos* it is more convex. Regarding the femur, the femoral head has a roughly hemispherical shape in anterior and posterior views for the Maphutseng material, and in *Meroktenos* the head is roughly rectangular. In the same views, the femur is sigmoid, but it is straight in *Meroktenos.* The distal margin of the fourth trochanter is convex, contrasting with the straight margin in *Meroktenos*. The position of the fourth trochanter along the mediolateral axis of the bone is close to central (Fig.II.119D), but in *Meroktenos* it is completely medially located. Distally, the medial condyle is broader than the fibular and lateral condyles combined, whereas in *Meroktenos* they are subequal. Finally, the femur in the "Maphutseng Dinosaur" is less robust (robustness index: 2.44) than *Meroktenos* (2.09) (Tab.II.37). It is also more circular, with an eccentricity of 1.16 (Tab.II.37).

Comparison with Triassic basal sauropodomorphs from Southern America

Several postcranial elements of *Coloradisaurus* (Apaldetti et al. 2013) can be compared with elements from *Meroktenos.* The ischial process of the ilium is shorter and more subrectangular in *Coloradisaurus*. On the left pubis, the lateral margin of the pubic apron of *Coloradisaurus* is concave in anterior view, but it is nearly straight in *Meroktenos.* The cross section of the midshaft of the femur is clearly subcircular in *Coloradisaurus*. Furthermore, the fourth trochanter is located more proximally on the shaft in *Coloradisaurus* than in MNHN.F.LES16 (Fig.8E). Finally, the main axis of the shaft of *Coloradisaurus* is sigmoid in lateral and medial views, whereas it is straight in *Meroktenos.*

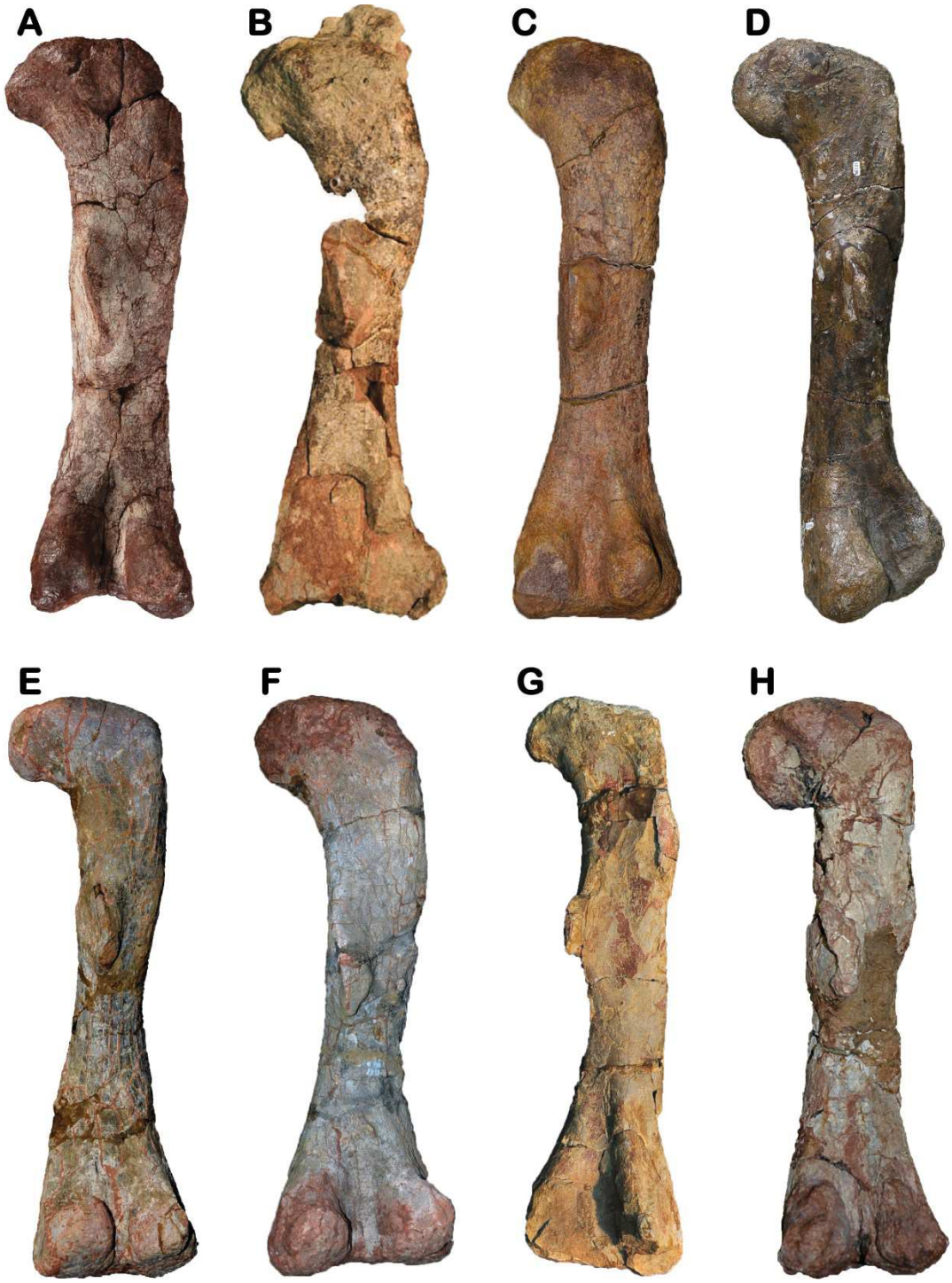


Figure II.119. Comparative figure showing the posterior view of the femora of Late Triassic basal sauropodomorphs from Southwestern Gondwana. **[A]** Right femur of *Meroktenos thabanensis* MNHN.F.LES16c (photo credit: L. Cazes). **[B]** Right femur of *Eucnemesaurus entaxonis* BP/1/6234 (modified from McPhee et al. 2015). **[C]** Left femur of *Melanorosaurus readi* SAM-PK-3450 (photo credit: C. Peyre de Fabrègues). **[D]** Right femur of "The Maphutseng dinosaur" MNHN.F.LES394 (photo credit: L. Cazes). **[E]** Right femur of *Coloradisaurus brevis* PVL 5904 (photo credit: C. Peyre de Fabrègues). **[F]** Right femur of *Lessemsaurus sauropoides* PVL 4822/65 (photo credit: C. Peyre de Fabrègues). **[G]** Left femur of *Mussaurus patagonicus* MLP 68-II-27-1 specimen A (photo credit: A. Otero). **[H]** Left femur of *Riojasaurus* incertus PVL 3808 (photo credit: C. Peyre de Fabrègues). All specimens are presented at the same scale to emphasize the disparity of proportions.

An ilium, a pubis and two femora are known from *Lessemsaurus* (Pol & Powell 2007b). The pelvic elements are damaged. However, in *Lessemsaurus* the iliac blade of the ilium is less expanded relative to its total height than in *Meroktenos* (Tab.II.38). On the right pubis, the lateral margin of the pubic apron of *Lessemsaurus* is concave in anterior view, whereas it is nearly straight in *Meroktenos.* Finally, the femur of *Lessemsaurus* is less stout (Fig.II.119F) and more sigmoid in medial and lateral views than the femur of *Meroktenos.*

Pelvic elements as well as a femur are known from *Mussaurus* (Otero & Pol 2013). The ilia are incomplete but the ventral part of the postacetabular process is preserved. It projects far beyond the ischial process and its ventral margin is horizontal, while it is oblique in *Meroktenos.* On the left pubis of *Mussaurus*, the distal end is more expanded anteroposteriorly than in MNHN.F.LES16. The fourth trochanter of the femur of *Mussaurus* is located more proximally on the shaft (Fig.II.119G), it also projects more posteriorly and is less developed proximodistally than in *Meroktenos.*

In *Riojasaurus* (Bonaparte 1971), the ischial peduncle exhibits a posteriorly projecting heel, which is absent in *Meroktenos.* Also, the ventral margin of the bone between the ischial peduncle and the postacetabular process is straight in lateral view in *Riojasaurus*, but it is concave in MNHN.F.LES16. Finally, the iliac blade above the acetabulum is low relative to the total height of the ilium in *Riojasaurus* (Tab.II.38). The pubis of *Riojasaurus* is stouter and does not have the same shape in anterior view. The head of the femur of *Riojasaurus* is bulbous (Fig.II.119H). The fourth trochanter is also more proximally located in *Riojasaurus* and presents a very steep ventral margin in medial view.

Tableau II.38. Comparative measurements of the ilia of *Meroktenos* and 9 other basal sauropodomorphs (sorted by ascending IB/TH ratio). **IB/TH**, dorsoventral height of the iliac blade / total height of the ilium.

Specimens	Total anteroposterior length (iliac blade)	IB/TH ratio
"*Euskelosaurus*" SAM-PK-3532	345	0.41
***Massospondylus* BP/1/4693**	270	0.42
***Melanorosaurus* NM QR1551**	400	0.43
***Ruehleia* MB.R.4718.101**	510	0.44
"Maphutseng dinosaur" MNHN.F.LES375	620	0.49
***Massospondylus* BP/1/4934**	270	0.50
***Riojasaurus* PVL 3808**	?	0.52
***Lessemsaurus* PVL 4822/60**	?	0.55
***Meroktenos* MNHN.F.LES16c**	**?**	**0.60**
***Plateosaurus* MB.R.4404.58**	360	0.62

In conclusion, the material from Thabana Morena can no longer be referred to *Melanorosaurus* nor to any other basal sauropodomorph (Fig.II.119). Following the principle of binomial nomenclature (article 5 of the ICZN 1999), the scientific name of a species is a binomen. The type material of

Meroktenos thabanensis being diagnostic (see above) and considering the two previous statements, the erection of a new genus is justified.

5. RESULTS

Phylogenetic analysis

Melanorosaurus and *Meroktenos* have never been included together in a comprehensive cladistic analysis of basal sauropodomorphs, preventing a test of whether or not they are sister taxa. Here, we amend the data matrix from Apaldetti et al. (2014) to carry out a phylogenetic analysis. The matrix consists of 363 characters and 52 terminal taxa, including *Meroktenos.* The latter was scored based on the holotypic material (MNHN.F.LES16). An analysis also including scorings of the referred material was carried out, and led to the same consensus tree. Given the uncertainty surrounding the anatomy of *Gongxianosaurus*, this taxon was pruned from the data set. Despite the problems regarding its status (see above; Nair & Yates 2014), the terminal unit *Melanorosaurus* includes both the type specimens (SAM-PK-3449 and SAM-PK-3450) and the referred specimens (SAM-PK-3532, NM QR1551 and NM QR3314).

The matrix was analyzed in PAUP 3.1.1 (Swofford 1993) using a heuristic search with a random stepwise-addition of 100 replicates followed by TBR branch swapping. The analysis resulted in 440 most parsimonious trees (length = 1262 steps, CI = 0.335, RI = 0.655). Based on this analysis, we produced a strict consensus tree (length = 1308 steps; Fig.II.120A) where *Antetonitrus* and *Lessemsaurus* form a small clade that is the sister group of Sauropoda (sensu Salgado et al. 1997; Peyre de Fabrègues et al. 2015). *Meroktenos* and *Melanorosaurus* are also recovered in the "apical" part of the tree (i.e. close to Sauropoda), within a polytomy including also *Anchisaurus*, *Blikanasaurus*, *Camelotia* and *Aardonyx* as well as the clade including *Antetonitrus*, *Lessemsaurus* and Sauropoda (Fig.II.120A). This clade, which is sister to *Jingshanosaurus*, is diagnosed by the following unambiguous synapomorphies: longitudinal axis of the femur weakly bent with an offset of fewer than 10 degrees in lateral view (character 280, state 1), proximal tip of lesser trochanter distal to the femoral head (character 286, state 1), fourth trochanter along the length of the femur straddling the midpoint (character 293, state 1). Alternatively, the majority-rule consensus (Fig.II.120B) resolves *Meroktenos* in a trichotomy with *Blikanasaurus* and the clade including *Melanorosaurus* and the other sauropodomorphs closer to Sauropoda, suggesting that *Meroktenos* and *Melanorosaurus* are not sister groups. The analysis was also run with just the femur scored. As a result, *Meroktenos* appears amongst Sauropoda, nested more deeply than the basal sauropods *Vulcanodon* and *Tazoudasaurus*, emphasizing the peculiar morphology of the femur in *Meroktenos*.

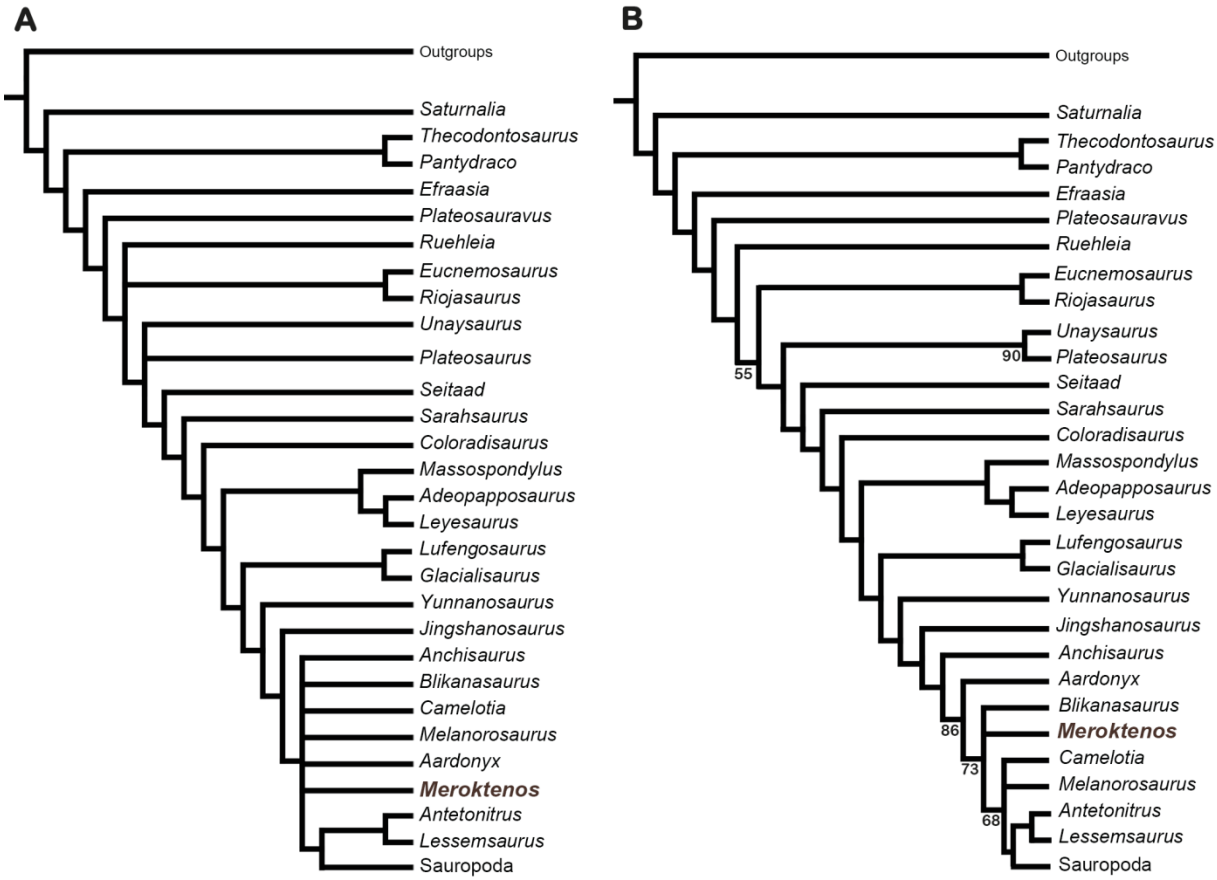


Figure II.120. Phylogenetic position of *Meroktenos* based on the data set available from Apaldetti et al. (2014). **[A]** Strict consensus of the 440 most parsimonious trees (L = 1308 steps). **[B]** Majority-rule consensus of the 440 most parsimonious trees. Sauropoda sensu Salgado et al. (1997) (Peyre de Fabrègues et al. 2015).

6. DISCUSSION

Many basal sauropodomorphs, including *Antetonitrus*, *Camelotia*, *Jingshanosaurus*, *Lessemsaurus*, *Melanorosaurus* and *Sarahsaurus* have been regarded as having a marked eccentricity of the femur (Apaldetti et al. 2013: character 281, state 1. See also Upchurch et al. 2007; Yates et al. 2010; Pol et al. 2011). It appears that when we quantify this character (Tab.II.37), *Meroktenos* has the highest eccentricity among non-sauropod sauropodomorphs, its value falling within the variation range of Sauropoda. This result is quite unexpected considering the small size of the femur of *Meroktenos* (Tab.II.36). Indeed, it has been suggested that the high eccentricity of sauropod femora is size-related (Carrano 2005). With the acquisition of larger body sizes in sauropods, eccentricity of the femur has been linked to the graviportalism of the group, and to an increasing resistance to mediolateral bending (Wilson & Carrano 1999; Carrano 2001). Based on the proportions of the ulna and radius of *Meroktenos* and their size relative to the femur, they do not seem adapted to support a quadrupedal gait, thus *Meroktenos* was most probably bipedal. *Antetonitrus*, depicted as a facultative biped (McPhee et al. 2014), is the only other non-sauropod sauropodomorph to present

an eccentricity greater than 1.50 (Tab.II.37). *Meroktenos* is the first Triassic "prosauropod" with a "sauropod-like" midshaft cross section of the femur and yet, a reduced size.

The relatively reduced size of the specimen could have indicated that we deal with a juvenile. In this case, the eccentricity and size of the femur might be temporary features. However, given our observations in several institutions, femora coming from juvenile specimens (less than 300 mm) rarely differ in eccentricity from adults femora of the same genus. Finally, an ontogenetic study including 5 sauropodomorphs, of which 2 basal sauropodomorphs, demonstrated that isomeric growth is ancestral for Dinosauria, and that the growth in the femora of sauropodomorphs was not significantly different from isometry (Kilbourne & Makovicky 2010). Hence, assuming that the specimen from Thabana Morena is a juvenile (which is unlikely given its 480 mm length), its growth was isometric and the eccentricity of the femur was also present in adult forms of this taxon.

Meroktenos represents a completely new array of forms with anatomical features that were to become key adaptations to graviportalism and quadrupedalism, even before the body mass increase leading to huge sauropod dinosaurs.

7. CONCLUSIONS

The anatomy of the basal sauropodomorph from Thabana Morena is enhanced by the rediscovery and description of additional post cranial remains belonging to the type femur, which had been incorrectly assigned to *Melanorosaurus*, as *M. thabanensis*, for the last 22 years. Through anatomical comparison combined with the first phylogenetic analysis including *Melanorosaurus* and *Meroktenos*, we showed that the Thabana Morena specimen cannot be referred to *Melanorosaurus* and that the erection of a new genus was necessary. *Meroktenos thabanensis* comb. nov. is closely related to other basal sauropodomorphs often referred to as the sister group of Sauropoda. It is a Late Triassic form, increasing the number of Late Triassic basal sauropodomorphs worldwide to 26, seven of which come from Southern Africa. With four genera currently known in the Lower Jurassic of the same region, the paleobiodiversity of sauropodomorphs seems to decrease marginally after the Triassic-Jurassic boundary. Furthermore, we can now affirm that no Late Triassic basal sauropodomorph species survived beyond this boundary (*contra* Gauffre 1993b; Galton & Upchurch 2004). *Meroktenos* represents a new form in the growing number of Gondwanan basal sauropodomorphs closely related to Sauropoda. However, it is the only one known from Triassic deposits to exhibit a small "sauropod-like" femur, and this new genus could be among the first basal sauropodomorphs to acquire key anatomical adaptations, some of which would be retained later in massive sauropod dinosaurs.

Institutional Abbreviations

BP	Evolutionary Studies Institute, Johannesburg, South Africa (formerly Bernard Price Institute)
CM	Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania, USA
CPSGM	Collections Paléontologiques du Service Géologique du Maroc, Rabat, Morocco
MB	Museum für Naturkunde, Berlin, Germany
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
NM QR	National Museum, Bloemfontein, South Africa
OUMNH	Oxford University Museum of Natural History, Oxford, England
PVL	Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina
SAM-PK	Iziko South African Museum, Cape Town, South Africa
YPM	Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven, Connecticut, USA

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank J. Nair for the information he provided regarding syntypes of *Melanorosaurus readi*, enlightening discussions and thorough review of this manuscript. We also thank B. McPhee for his meticulous and helpful review. Access to specimens was provided by B. Zipfel and S. Jirah at the Evolutionary Studies Institute of Johannesburg, N. Ntheri, W. Molehe, M. Chaka, E. Butler and T. Peyper at the National Museum of Bloemfontein and Z. Erasmus and R. Smith at the Iziko South African Museum of Cape Town. We thank B. Battail for discussions on Thabana Morena, V. Barriel for her help on PAUP and J. Falconnet for his comments on the nomenclatural aspects. Thank you to A. Otero for the pictures of the femur of *Mussaurus*. And we are also grateful to C. Bouillet and Y. Despres for the preparation of the material, and to L. Cazes for photography of all the elements.

BIBLIOGRAPHIE

APALDETTI C., **MARTINEZ R.N.**, **ALCOBER O.A.** et **POL D. 2011**. « A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina ». *PLoS ONE*, volume 6 : p. e26964.

APALDETTI C., **MARTINEZ R.N.**, **POL D.** et **SOUTER T. 2014**. « Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Union Basin, northwestern Argentina ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 34 : p. 1113–1132.

APALDETTI C., **POL D.** et **YATES A.M. 2013**. « The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications ». *Palaeontology*, volume 56 : p. 277–301.

BAI Z., **YANG J.** et **WANG G. 1990**. « *Yimenosaurus*, a new genus of Prosauropoda from Yimen County, Yunnan province ». *Yuxiwenebo (Yuxi Culture and Scholarship)*, volume 1 : p. 14–23.

BARRETT P.M. 2009. « A new basal sauropodomorph dinosaur from the Upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 29 : p. 1032–1045.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.** et **XIAO-LIN W. 2005**. « Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 25 : p. 806–822.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.**, **ZHOU X.-D.** et **WANG X.-L. 2007**. « The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 150 : p. 319–341.

BARRETT P.M. et **YATES A.M. 2005**. « New information on the palate and lower jaw of *Massospondylus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) ». *Palaeontologia Africana*, volume 41 : p. 123–130.

BENTON M.J., **JUUL L.**, **STORRS G.W.** et **GALTON P.M. 2000**. « Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the upper Triassic of southwest England ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 20 : p. 77–108.

BONAPARTE J.F. 1971. « Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior) ». *Opera Lilloana*, volume 22 : p. 1–183.

BONNAN M.F. 2003. « The evolution of manus shape in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, forelimb orientation, and phylogeny ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 23 : p. 595–613.

BONNAN M.F. 2005. « Pes anatomy in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, evolution, and phylogeny » dans Tidwell et Carpenter (eds.), *Thunder-lizards: the sauropodomorph dinosaurs.* Indiana University Press, Bloomington, Indiana, USA : p. 346–380.

BONNAN M.F. et **YATES A.M. 2007**. « A new description of the forelimb of the basal sauropodomorph *Melanorosaurus*: implications for the evolution of pronation, manus shape and quadrupedalism in sauropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 157–168.

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

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

BROOM R. 1911. « On the dinosaurs of the Stormberg, South Africa ». *Annals of the South African Museum*, volume 7 : p. 291–308.

BRYANT H.N. et **RUSSELL A.P. 1993**. « The occurrence of clavicles within Dinosauria: implications for the homology of the avian furcula and the utility of negative evidence ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 13 : p. 171–184.

BUTLER R.J., **YATES A.M.**, **RAUHUT O.W.** et **FOTH C. 2013**. « A pathological tail in a basal sauropodomorph dinosaur from South Africa: evidence of traumatic amputation? ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 33 : p. 224–228.

CARRANO M.T. 2001. « Implications of limb bone scaling, curvature and eccentricity in mammals and non-avian dinosaurs ». *Journal of Zoology*, volume 254 : p. 41–55.

CARRANO M.T. 2005. « The evolution of sauropod locomotion » dans Curry Rogers et Wilson (eds.), *The sauropods: evolution and paleobiology.* University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 229–249.

CHARIG A.J., **ATTRIDGE J.** et **CROMPTON A.W. 1965**. « On the origin of the sauropods and the classification of the Saurischia ». *Proceedings of the Linnean Society of London*, volume 176 : p. 197–221.

CHURE D., **BRITT B.B.**, **WHITLOCK J.A.** et **WILSON J.A. 2010**. « First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition ». *Naturwissenschaften*, volume 97 : p. 379–391.

CLAESSENS L.P.A.M. 2004. « Dinosaur gastralia; origin, morphology, and function ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 24 : p. 89–106.

COOPER M.R. 1980. « The first record of the prosauropod dinosaur *Euskelosaurus* from Zimbabwe ». *Arnoldia*, volume 9 : p. 1–17.

COOPER M.R. 1981. « The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance ». *Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia B*, volume 6 : p. 690–840.

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

DONG Z., **ZHOU S.** et **ZHANG Y. 1983**. « Dinosaurs from the Jurassic of Sichuan ». *Palaeontologica Sinica*, volume 162 : p. 1–151.

DUNN E.J. 1878. « Report on the Stormberg Coalfields » dans *Cape of Good Hope Parlimentary Report G4.* Saul Solomon, Cape Town, South Africa : p. 267–302.

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

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

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

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

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

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

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

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

GALTON P.M. 1985a. « Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and details of soft-part anatomy ». *Geologica et Palaeontologica*, volume 19 : p. 119–159.

GALTON P.M. 1985b. « The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg ». *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B*, volume 116 : p. 1–29.

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

GALTON P.M. 1999. « Sex, sacra and *Sellosaurus gracilis* (Saurischia, Sauropodomorpha, Upper Triassic, Germany) - or why the character" two sacral vertebrae" is plesiomorphic for Dinosauria ». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, volume 213 : p. 19–56.

GALTON P.M. et **CLUVER M.A. 1976**. « *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia) ». *Annals of the South African Museum*, volume 69 : p. 121–159.

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

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

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

GALTON P.M., **VAN HEERDEN J.** et **YATES A.M. 2005**. « Postcranial anatomy of referred specimens of the sauropodomorph dinosaur *Melanorosaurus* from the Upper Triassic of South Africa » dans Tidwell et Carpenter (eds.), *Thunder-lizards: the sauropodomorph dinosaurs.* Indiana University Press, Bloomington, Indiana, USA : p. 1–37.

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

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

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

GAUTHIER J. 1986. « Saurischian monophyly and the origin of birds ». *Memoirs of the California Academy of Sciences*, volume 8 : p. 1–55.

GILMORE C.W. 1925. « A nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*, a saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah ». *Memoirs of the Carnegie Museum*, volume 10 : p. 347–384.

GOUSSARD F. 2009. *Etude morpho-fonctionnelle de la main des dinosaures sauropodomorphes : implications évolutives et apport de l'analyse en éléments finis*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France : 246 p.

GOW C.E. 1990. « Morphology and growth of the *Massospondylus* braincase (Dinosauria Prosauropoda) ». *Palaeontologia Africana*, volume 27 : p. 59–75.

GOW C.E., **KITCHING J.W.** et **RAATH M.A. 1990**. « Skulls of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen in the collections of the Bernard Price Institute for Palaeontological Research ». *Palaeontologia Africana*, volume 27 : p. 45–58.

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

HENDRICKX C., **MATEUS O.** et **ARAÚJO R. 2015**. « A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia) ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 35 : p. e982797.

HILL R.V., **D'EMIC M.D.**, **BEVER G.S.** et **NORELL M.A. 2015**. « A complex hyobranchial apparatus in a cretaceous dinosaur and the antiquity of avian paraglossalia ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 175 : p. 892–909.

HONE D.W.E., **FARKE A.A.** et **WEDEL M.J. 2016**. « Ontogeny and the fossil record: what, if anything, is an adult dinosaur? ». *Biology Letters*, volume 12 : p. 20150947.

HUENE F. von. **1906**. « Über die Dinosaurier des aussereuropaeischen Trias ». *Geologische und Paläontologische Abhandlungen*, volume 8 : p. 99‑155.

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

HUXLEY T.H. 1866. « On the remains of large dinosaurian reptiles from the Stormberg mountains, South Africa ». *Geological Magazine*, volume 3 : p. 563–564.

HUXLEY T.H. 1867. « On some remains of large dinosaurian reptiles from the Stormberg mountains, South Africa ». *Quarterly Journal of the Geological Society*, volume 23 : p. 1–6.

ICZN. **1999**. *International Code of Zoological Nomenclature, 4th edition*. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.

JANENSCH W. 1935. « Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas ». *Palaeontographica - Supplementbände*, volume 7 (supplément) : p. 145–248.

KILBOURNE B.M. et **MAKOVICKY P.J. 2010**. « Limb bone allometry during postnatal ontogeny in non-avian dinosaurs ». *Journal of Anatomy*, volume 217 : p. 135–152.

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

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

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

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

LÄNG É. et **GOUSSARD F. 2007**. « Redescription of the wrist and manus of ?*Bothriospondylus madagascariensis*: new data on carpus morphology in Sauropoda ». *Geodiversitas*, volume 29 : p. 549–560.

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

LÜ J., **LI T.**, **ZHONG S.**, **AZUMA Y.**, **FUJITA M.**, **DONG Z.** et **JI Q. 2007**. « New yunnanosaurid dinosaur (Dinosauria, Prosauropoda) from the Middle Jurassic Zhanghe Formation of Yuanmou, Yunnan Province of China ». *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, volume 6 : p. 1–15.

MALLISON H. 2010. « The digital *Plateosaurus* II: an assessment of the range of motion of the limbs and vertebral column and of previous reconstructions using a digital skeletal mount ». *Acta Palaeontologica Polonica*, volume 55 : p. 433–458.

MARPMANN J.S., **CARBALLIDO J.L.**, **SANDER P.M.** et **KNÖTSCHKE N. 2015**. « Cranial anatomy of the Late Jurassic dwarf sauropod *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Camarasauromorpha): ontogenetic changes and size dimorphism ». *Journal of Systematic Palaeontology*, volume 13 : p. 221–263.

MARSH A.D. 2013. *The osteology of* Sarahsaurus aurifontanalis *and geochemical observations of the dinosaurs from the type quarry of* Sarahsaurus *(Kayenta Formation), Coconino County, Arizona*. Master thesis, The University of Texas at Austin, Austin, Texas, USA : 333 p.

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

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

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

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

MOSER M. 2003. « *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern ». *Zitteliana B*, volume 24 : p. 3–186.

NAIR J. et **YATES A.M. 2014**. « Osteology of the type material of *Melanorosaurus readi*, a "near sauropod" (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic Lower Elliot Formation of South Africa, and the status of referred specimens » dans *Society of Vertebrate Paleontology.* Meeting Program & Abstracts : p. 193.

NORMAN D.B., **WITMER L.M.** et **WEISHAMPEL D.B. 2004**. « Basal Ornithischia » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria.* 2e édition, University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 325–334.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

RAATH M.A. 1972. « Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia, Saurischia) from near the Triassic-Jurassic boundary ». *Arnoldia*, volume 5 : p. 1–13.

RAUHUT O.W.M. 2003. « The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 69 : p. 1–213.

REISZ R.R., **EVANS D.C.**, **SUES H.-D.** et **SCOTT D. 2010**. « Embryonic skeletal anatomy of the sauropodomorph dinosaur *Massospondylus* from the Lower Jurassic of South Africa ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 30 : p. 1653–1665.

REISZ R.R., **SCOTT D.**, **SUES H.-D.**, **EVANS D.C.** et **RAATH M.A. 2005**. « Embryos of an Early Jurassic prosauropod dinosaur and their evolutionary significance ». *Science*, volume 309 : p. 761–764.

REMES K. 2008. *Evolution of the pectoral girdle and forelimb in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia): osteology, myology and function*. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades, Ludwig-Maximilians Universität, München, Deutschland : 355 p.

RICQLÈS A.J. DE, **PADIAN K.** et **HORNER J.R. 2003**. « On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa ». *Annales de Paléontologie*, volume 89 : p. 67–101.

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

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

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

SANDER M.P. 1992. « The Norian *Plateosaurus* bonebeds of central Europe and their taphonomy ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, volume 93 : p. 255–299.

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

SEELEY H.G. 1887. « On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria ». *Proceedings of the Royal Society of London*, volume 43 : p. 165–171.

SEELEY H.G. 1894. « On *Euskelesaurus brownii* (Huxley) ». *Annals and Magazine of Natural History*, volume 14 : p. 317–340.

SERENO P.C. 2005. « TaxonSearch: a relational database for suprageneric taxa and phylogenetic definitions ». *PhyloInformatics*, volume 8 : p. 1–20.

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

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

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

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

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

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

SWOFFORD D.L. 1993. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

TAYLOR M.P. et **WEDEL M.J. 2013**. « Why sauropods had long necks; and why giraffes have short necks ». *PeerJ*, volume 1 : p. e36.

TSCHOPP E., **MATEUS O.** et **BENSON R.B. 2015**. « A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda) ». *PeerJ*, volume 3 : p. e857.

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

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

VAN HEERDEN J. 1979. « The morphology and taxonomy of *Euskelosaurus* (Reptilia: Saurischia; Late Triassic) from South Africa ». *Navorsinge van die Nasionale Museum*, volume 4 : p. 21–84.

VAN HEERDEN J. et **GALTON P.M. 1997**. « The affinities of *Melanorosaurus*, a Late Triassic prosauropod dinosaur from South Africa ». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, volume 1 : p. 39–55.

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

WELMAN J. 1999. « The basicranium of a basal prosauropod from the *Euskelosaurus* range zone and thoughts on the origin of dinosaurs ». *Journal of African Earth Sciences*, volume 29 : p. 227–232.

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

WILSON J.A. et **CARRANO M.T. 1999**. « Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion ». *Paleobiology* : p. 252–267.

WILSON J.A. et **SERENO P.C. 1998**. « Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 18 : p. 1–79.

YATES A.M. 2003. « A definite prosauropod dinosaur from the lower Elliot Formation (Norian: Upper Triassic) of South Africa ». *Palaeontologia Africana*, volume 39 : p. 63–68.

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

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

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

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

YATES A.M. 2008. « A second specimen of *Blikanasaurus* (Dinosauria: Sauropoda) and the biostratigraphy of the lower Elliot Formation ». *Palaeontologia Africana*, volume 43 : p. 39–43.

YATES A.M. et **BARRETT P.M. 2010**. « *Massospondylus carinatus* Owen 1854 (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Lower Jurassic of South Africa: proposed conservation of the usage by designation of a neotype ». *Palaeontologia Africana*, volume 45 : p. 7–10.

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

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

YATES A.M. et **KITCHING J.W. 2003**. « The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, volume 270 : p. 1753–1758.

YATES A.M. et **VASCONCELOS C.C. 2005**. « Furcula-like clavicles in the prosauropod dinosaur *Massospondylus* ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 25 : p. 466–468.

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

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

CHAPITRE III

CLADISTIQUE COMPAREE

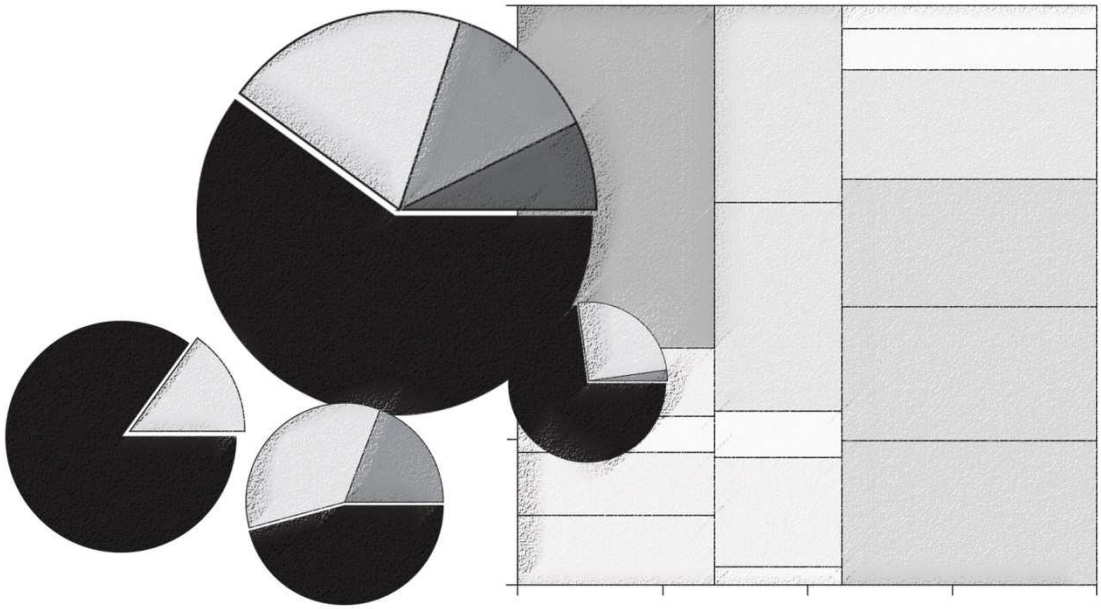


Illustration de la page de garde du chapitre III **: C. Peyre de Fabrègues, 2016**.

I. CLADISTIQUE COMPARÉE

Manuscrit publié dans Zoological Journal of the Linnean Society :

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

Root causes of phylogenetic incongruence observed within basal sauropodomorph interrelationships

CLAIRE PEYRE DE FABRÈGUES[1]*, RONAN ALLAIN[1], VÉRONIQUE BARRIEL[1]

[1]Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Sorbonne Universités-MNHN, CNRS, UPMC, 57 rue Cuvier, CP 38, F-75005, Paris, France

*Corresponding author: cpeyrede@edu.mnhn.fr

ABSTRACT

The relationships among basal sauropodomorphs are controversial. Results of cladistic analyses vary from a fully paraphyletic assemblage to a monophyletic core-prosauropod. We apply the comparative cladistics method to three published cladistic analyses of sauropodomorph dinosaurs, in order to identify root causes for differences between phylogenetic results. Except for three taxa (*Saturnalia*, *Thecodontosaurus* and *Efraasia*) and one clade (Gravisauria), remaining genera are recovered with conflicting positions. The comparative method is based on indices that allow quantification of the degree of similarity in characters and character states among analyses. A comparison of primary data, character selection and scoring, highlights significant discrepancies in data sets. Our results suggest that one character out of two varies from one analysis to the other. These are the root causes for the phylogenetic incongruence observed. The hurdle of the phylogenetic definition of the clade Sauropoda, which has been defined in four different ways, is also treated. We concur with several recent papers, following the first node-based definition of Sauropoda.

1. INTRODUCTION

Sauropod dinosaurs include the largest terrestrial animals that ever lived on earth (Curry Rogers & Wilson 2005; Sander & Clauss 2008). They are typically depicted with a little head and long neck and tail (Upchurch et al. 2004). Unfortunately, in terms of phylogenetics, there are still questions to be answered about them (Wilson 2005; Sereno 2007a) : the most contentious being the question of their origin and the emergence of their body plan (Bonnan 2003; Wilson 2005; Bonnan & Yates 2007; Sereno 2007a). Sauropoda belong to sauropodomorph dinosaurs along with more basal forms, often called “prosauropods”. The latter lie at the origin of the first global radiation of herbivorous dinosaurs, which took place during the Late Triassic (Langer et al. 2010). By Early Jurassic times, they had achieved a global distribution and seem to disappear soon after that, while the first sauropods arose (Upchurch & Barrett 2005; Allain & Aquesbi 2008; Mannion et al. 2011). Understanding sauropodomorph interrelationships would determine if “prosauropod” and sauropod dinosaurs pertain to the same lineage or if they belong to two or more independent clades, and then help to clarify the early history of this dinosaur group.

Sauropoda is a well-established monophyletic group within the larger clade Sauropodomorpha (Galton & Upchurch 2004; Wilson 2005). Conversely, there is little consensus regarding basal sauropodomorph relationships, although their relationships were more studied during the last 10 years (Yates 2003; Galton & Upchurch 2004; Sereno 2007a; Rauhut et al. 2011). The first morphology-based cladistic analyses were carried out during the 1980s, some of them incorporating sauropodomorphs (Gauthier 1986; Sereno 1989). They were followed by numerous other analyses, including a larger array of taxa and characters (Galton 1990; Gauffre 1996; Sereno 1999; Benton et al. 2000; Yates 2003; Yates & Kitching 2003; Galton & Upchurch 2004; Smith & Pol 2007; Upchurch et al. 2007a; Yates 2007a, b; Rowe et al. 2010; Yates et al. 2010; Pol et al. 2011; Apaldetti et al. 2013). The results of these analyses are not congruent, and three hypotheses of interrelationships have been considered: one posits that Prosauropoda is monophyletic and the sister group of Sauropoda (Sereno 1989; Galton 1990; Gauffre 1996; Sereno 1999; Benton et al. 2000; Galton & Upchurch 2004; Barrett et al. 2005), the second presents basal sauropodomorphs as a series of paraphyletic outgroups to Sauropoda (Yates 2003; Yates 2007a, b; Smith & Pol 2007; Yates et al. 2010; Pol et al. 2011) and the last one posits that a part of basal sauropodomorphs is monophyletic (forming Prosauropoda) but also that some sauropodomorphs are more closely related to Sauropoda than to Prosauropoda (Yates & Kitching 2003; Upchurch et al. 2007a; Lü et al. 2010). This issue is still topical, that is why we present here a comparative cladistic analysis (Sereno 2009).

The goal of this study is not to propose a new phylogeny; it is to use comparative cladistics to point out root causes of the discrepancies in conflicting phylogenetic results. Of course, topological

differences in concurrent analyses do not come only from character data. We do acknowledge other causes than characters-linked discrepancies impacting the topological stability of a phylogeny. For instance, it was already mentioned that the composition of taxa in a data set is one of them (Barriel et al. 1993; Krüger & Gargas 2006). The impact of the taxonomic content is under the scope of this study as the comparative cladistic method focuses only on discrepancies coming from characters or character states. As noted by Sereno (2009), Sereno & Brusatte (2009) or Xu & Pol (2014), topological comparisons are incapable of assessing the fundamental similarities and differences in data, specifically those that resulted in the discrepancies in topologies previously discussed. Conversely, comparative cladistics allows to compare the characters used in the context of sauropods origin. The method is based on *a priori* comparisons of character data. It enables us to distinguish the underlying differences between three recent hypotheses concerning sauropodomorph dinosaurs (Upchurch et al. 2007a; Yates et al. 2010; Pol et al. 2011). The method was already applied to tyrannosaurid theropods as a simple case study with only six genera (Sereno & Brusatte 2009), and to diplodocoid sauropods in the framework of a new phylogenetic analysis (Whitlock 2011). Here, the taxonomic sampling is much more important than in these latter cases, as 21 genera of sauropodomorphs are common to the three analyses. The comparison aims at undertaking a quantitative assessment of the similarity in ancestral assumptions, characters and character states between the three studies. The results will be discussed and, after that, a reflection about phylogenetic perspectives and the phylogenetic definition of Sauropoda will be broached.

2. MATERIAL AND METHODS

Analyses compared

Relationships within Sauropodomorpha have been a controversial topic. Gauthier (1986) considered basal sauropodomorphs to be paraphyletic with respect to Sauropoda. During the following decade, the majority of the analyses including sauropodomorphs did not present a complete list of used characters (Sereno 1989) or were based on less than 50 characters (Benton et al. 2000). All these analyses argued that “prosauropods” constituted a monophyletic group (Sereno 1989; Galton 1990; Gauffre 1996; Sereno 1999; Benton et al. 2000; Galton & Upchurch 2004). Yates (2003) was the first to renew the idea that basal sauropodomorphs constitute a series of paraphyletic outgroups to Sauropoda. His original matrix was extended a first time for the study of *Antetonitrus* (Yates & Kitching 2003). Later, analyses focused on the phylogenetic position of *Melanorosaurus* (Yates 2007b) and *Aardonyx* (Yates et al. 2010). At that time, the works of Upchurch et al. (2007a), and the works of Yates (2007b) and Yates et al. (2010) led to different conclusions: the former recognized a

monophyletic core-prosauropod within basal sauropodomorphs (Upchurch et al. 2007a: Fig.III.1A) whereas the latter described basal sauropodomorphs as paraphyletic (Yates et al. 2010: Fig.III.2A). This last result was also independently obtained by Pol et al. (2011: Fig.III.3A), who used a new matrix developed in the framework of the description of *Leonerasaurus taquetrensis*. However, the arrangement of taxa within sauropodomorphs was different in both analyses. In these circumstances, the position of basal sauropodomorphs is not clear yet, and even led some authors to use these concurrent analyses to try to resolve the phylogenetic relationships of some taxa (Barrett et al. 2007; Upchurch et al. 2007b; Sertich & Loewen 2010; Yates et al. 2011; Apaldetti et al. 2013). Because these three cladistic analyses (Upchurch et al. 2007a; Yates et al. 2010; Pol et al. 2011) are among the most recent, complete and did not reach consensual results, we decided to compare them using comparative cladistics (Sereno 2009). The three analyses vary in taxonomic scope (i.e. number of outgroups and number of ingroups; Sereno 2009) (Tab.III.1) but the comparison of 28 species was nevertheless possible. The number, complexity and type of characters also differ from one analysis to another (Tab.III.1). We used the character distribution maps of Whitlock & Wilson (2013) to easily visualize the composition of the matrices. The latter is quite similar in the three matrices considered here. Pol et al. (2011) matrix (Fig.III.3B) differs from the two others (Figs.III.1B & 2B) by the high proportion of cranial characters relative to appendicular ones and the low percentage of pes/tarsus characters.

Tableau III.1. Characterisation of three phylogenetic analyses that consider sauropodomorphs relationships. Abbreviations : **OT** : outgroup taxa – **IT** : ingroup taxa – **MD** : missing data – **NC** : number of characters – **BIN** : binary – **3+** : 3 states or more – **P/A** : presence / absence – **N** : number – **SLL** : shape, length, location.

	MATRICES			NC	COMPLEXITY CHARACTERS			TYPE CHARACTERS	
Analyses	OT	IT	MD		BIN	3+	P/A	N	SLL
Upchurch et al. 2007a	7	27	45%	292	98%	2%	22%	3%	75%
Yates et al. 2010	12	35	41%	353	86%	14%	24%	2%	74%
Pol et al. 2011	15	35	55%	277	85%	15%	22%	2%	76%

Comparative cladistics method

Morphological data are regularly gleaned from one to numerous other publications without reconsidering characters or their coding. Several papers have already pointed this problem out (Stevens 2000; Wiens 2001; Scotland et al. 2003), but without offering a solution. Sereno (2009) does not claim to solve the problem of characters selection or coding. He rather proposes a way to quantify the discrepancies between different data matrices, in a three-step procedure. First of all, a

shared taxonomic scope must be established; then, the relevant character data must be isolated. Finally, the similarity between data sets has to be measured by pinpointing their differences.

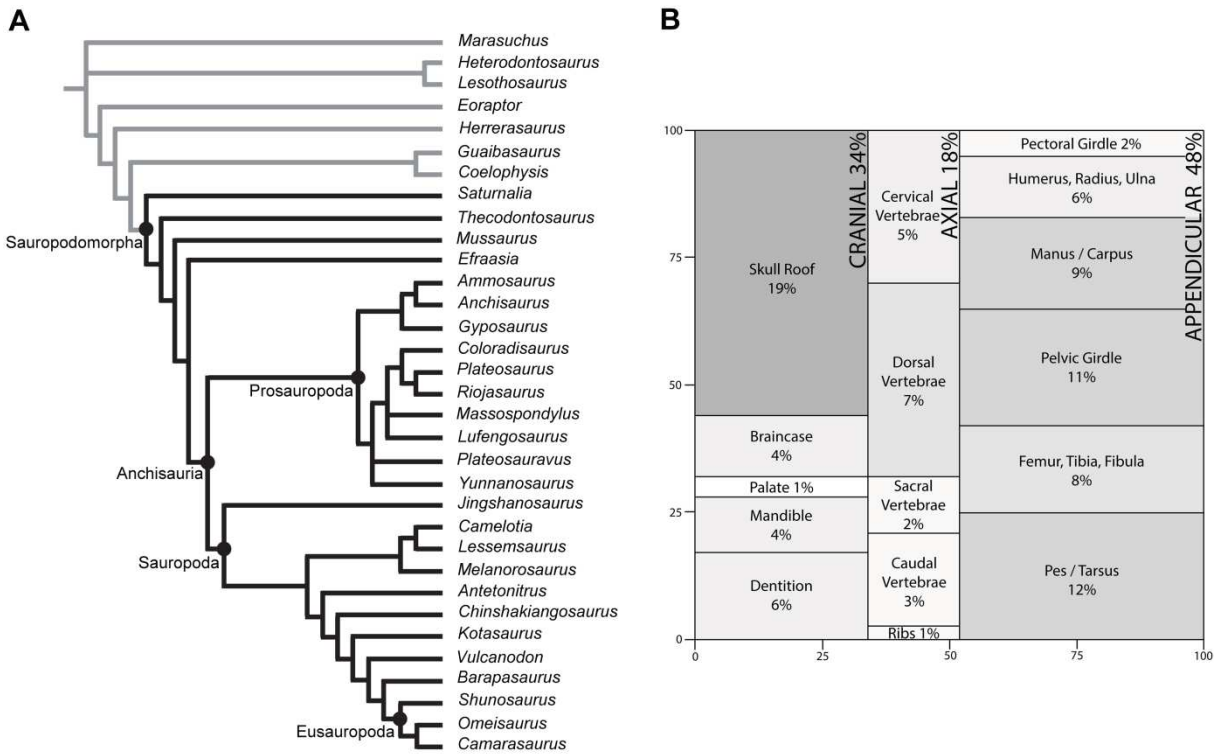


Figure III.1. Original phylogenetic tree and character distribution map from Upchurch et al. (2007a) analysis. **[A]** Strict consensus where authors removed *Blikanasaurus a posteriori.* Outgroup taxa branches are figured in grey, ingroup taxa branches are in black. **[B]** Character distribution map where X-axis represents percentage of total characters in each major subdivision (e.g. cranial, axial and appendicular), Y-axis represents percentage of characters within a region (for instance skull roof, braincase etc. in the cranial region). The percentage written in the rectangle formed by each minor subdivision represents its contribution to the total number of characters.

Data similarity indices

Three indices are used to measure the degree of similarity of the data (see table captions for formula of these indices).

- ASI (ancestor similarity index) is a measure of the proportion of similar character states in shared character data for the comparable common ancestor between two analyses. It is related to two important notions: character states disparities (character states scores for the same character between analyses involving a positive (0, 1, 2 etc.) versus an ambiguous (? or -) character states score) and conflicts (conflictive character states scores for the same character between analyses involving different positive (e.g. 0 versus 1) character states scores). An ASI of one indicates total overlap of character states scores for the same characters, and for a comparable common ancestor, between two analyses.

- CSI (character similarity index) is a measure of the proportion of shared character data between two analyses. A CSI of one indicates total overlap of character data between two analyses.
- CSSI (character-state similarity index) is a measure of the proportion of shared character states in shared character data as scored in two analyses. A CSSI of one indicates total overlap of character states scores for the same characters between two analyses.

Based on the values of these indices, the different factors having an impact on the topology of the trees and their relative importance will be discussed.

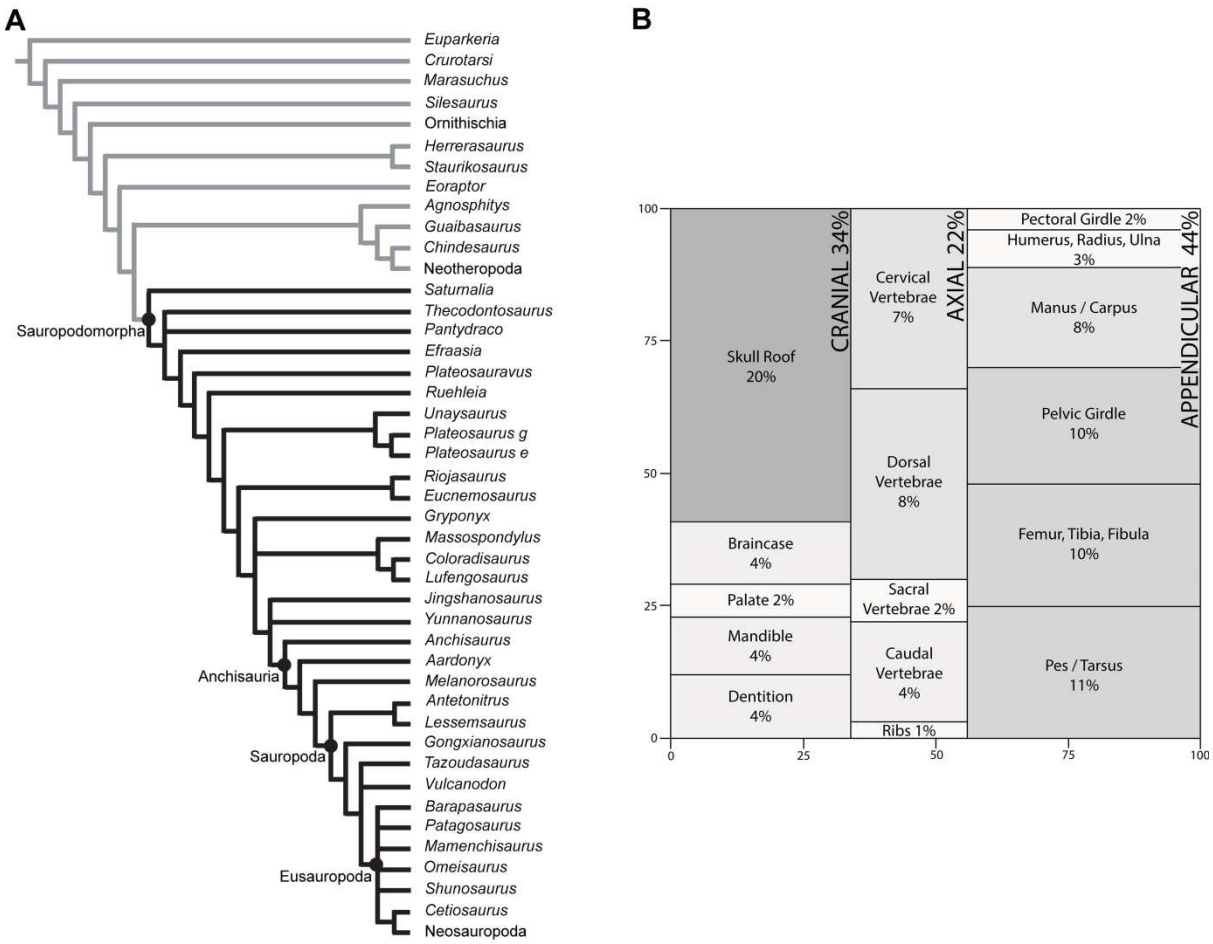


Figure III.2. Original phylogenetic tree and character distribution map from Yates et al. (2010) analysis. **[A]** Strict consensus where authors removed *Blikanasaurus*, *Camelotia* and *Isanosaurus a priori*. Outgroup taxa branches are figured in grey, ingroup taxa branches are in black. *Plateosaurus e*: *Plateosaurus engelhardti*, *Plateosaurus g*: *Plateosaurus gracilis.* **[B]** Character distribution map where X-axis represents percentage of total characters in each major subdivision (e.g. cranial, axial and appendicular), Y-axis represents percentage of characters within a region (for instance skull roof, braincase etc. in the cranial region). The percentage written in the rectangle formed by each minor subdivision represents its contribution to the total number of characters.

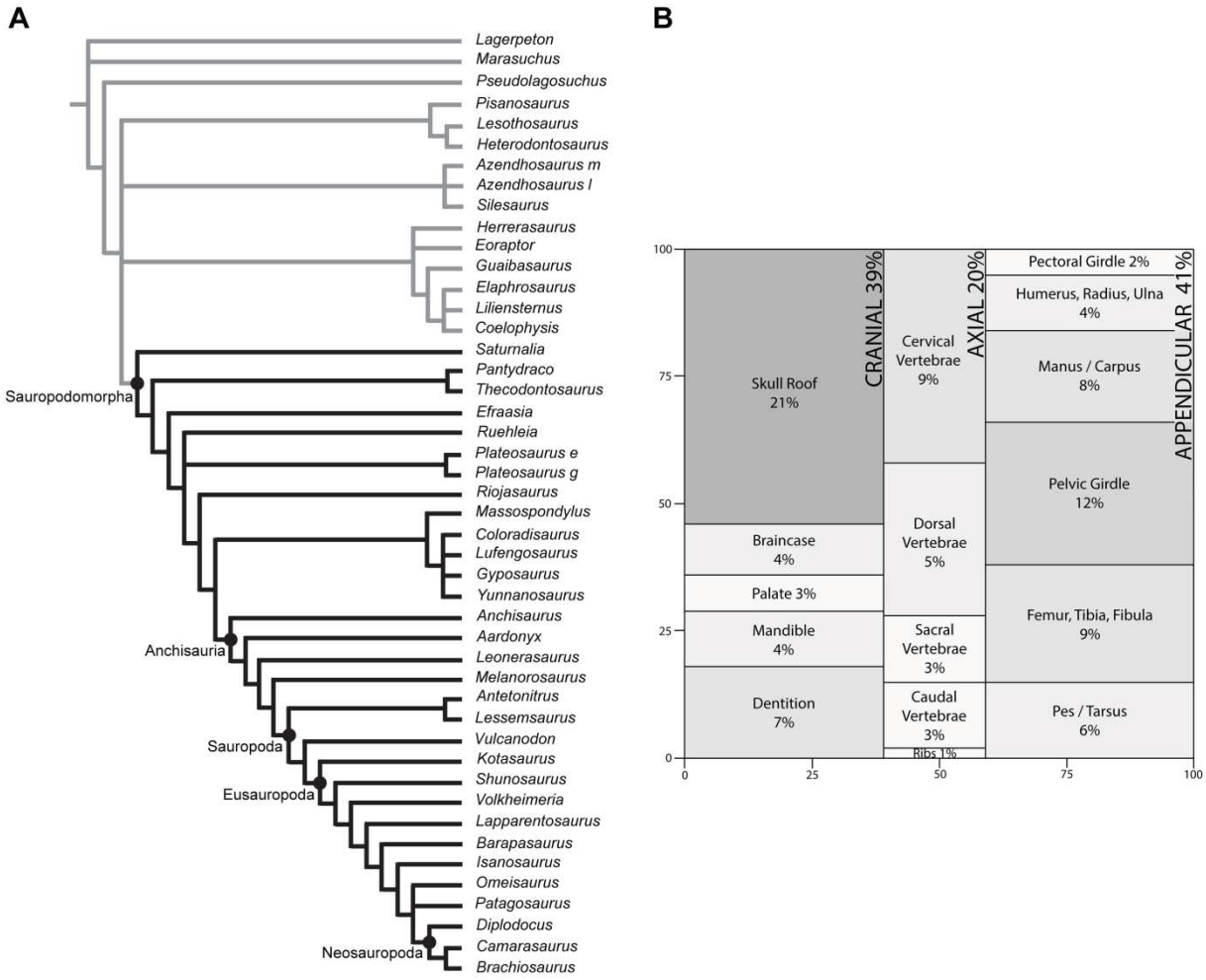


Figure III.3. Original phylogenetic tree and character distribution map from Pol et al. (2011) analysis. **[A]** Strict consensus where *Jingshanosaurus*, *Blikanasaurus*, *Camelotia* and *Ferganasaurus* were removed *a posteriori* by authors. Outgroup taxa branches are figured in grey, ingroup taxa branches are in black. *Azendhosaurus m*: *Azendhosaurus madagascar*, *Azendhosaurus l*: *Azendhosaurus laroussi.* **[B]** Character distribution map where X-axis represents percentage of total characters in each major subdivision (e.g. cranial, axial and appendicular), Y-axis represents percentage of characters within a region (for instance skull roof, braincase etc. in the cranial region). The percentage written in the rectangle formed by each minor subdivision represents its contribution to the total number of characters.

3. COMPARATIVE ANALYSIS

Shared taxonomic scope

In order to realize the comparative analysis, we first have to delimit which outgroup or ingroup taxa will be part of it. To do this, we did not strictly apply the procedure used by Sereno (2009), which consists in keeping the overlapping parts of the topology. This method was not applicable to the three analyses chosen because of the significant divergence of the trees. We only retained the 28 taxa shared by the three matrices: among them, 21 are ingroup taxa and seven are outgroup taxa

(Tab.III.2). The comparison of a strictly identical taxonomic scope frees us from all the differences that could be caused by the choice of taxa. By removing taxa that are not shared by the three analyses, some characters became uninformative. These characters were culled using Winclada (Nixon 2002) and removed in order to isolate relevant character data.

Tableau III.2. List of the 28 genera, chronologically sorted, that are part of the shared taxonomic scope with information on their distribution and origin. In grey are represented outgroup taxa.

Taxa	Distribution	Geological Formation	Type Locality
Marasuchus **Sereno & Arcucci 1994**	Middle Triassic (Ladinian)	Chañares Formation	Los Chañares Locality, Provincia de La Rioja **Argentina**
Herrerasaurus **Reig 1963**	Late Triassic (Late Carnian - Early Norian)	Ischigualasto Formation	Aguada de la Peña, Provincia de San Juan **Argentina**
Eoraptor **Sereno et al. 1993**	Late Triassic (Late Carnian - Early Norian)	Ischigualasto Formation	Valle de la Luna, Provincia de San Juan **Argentina**
Guaibasaurus **Bonaparte et al. 1999**	Late Triassic (Norian)	Caturrita Formation	West of Candelária, Rio Grande do Sul **Brazil**
Coelophysis **Cope 1889**	Late Triassic (Norian - Rhaetian)	Chinle Formation	Rio Arriba County, New Mexico **USA**
Lesothosaurus **Galton 1978**	Early Jurassic (Hettangian - Sinemurian)	Upper Elliot Formation	Likhoele Moutain, Mafeteng District **Lesotho**
Heterodontosaurus **Crompton & Charig 1962**	Early Jurassic (Hettangian - Pliensbachian)	Clarens Formation	Tyinindini, Eastern Cape **South Africa**
Saturnalia **Langer et al. 1999**	Late Triassic (Carnian - Early Norian)	Santa Maria Formation	Waldsanga, Rio Grande do Sul **Brazil**
Efraasia **Galton 1973**	Late Triassic (Norian)	Löwenstein Formation	Burrer Quarry, near Pfaffenhofen, Bavaria **Germany**
Riojasaurus **Bonaparte 1969**	Late Triassic (Norian)	Los Colorados Formation	Esquina, Provincia de La Rioja **Argentina**
Coloradisaurus **Lambert 1983**	Late Triassic (Norian)	Los Colorados Formation	Esquina, Provincia de La Rioja **Argentina**
Melanorosaurus **Haughton 1924**	Late Triassic (Norian)	Lower Elliot Formation	Thaba 'Nyama, near Bensonvale, Eastern Cape **South Africa**
Lessemsaurus **Bonaparte 1999**	Late Triassic (Norian)	Los Colorados Formation	Esquina, Provincia de La Rioja **Argentina**
Blikanasaurus **Galton & Van Heerden 1985**	Late Triassic (Norian)	Lower Elliot Formation	Blikana, Eastern Cape **South Africa**
Antetonitrus **Yates & Kitching 2003**	Late Triassic (Norian)	Lower Elliot Formation	Welbedacht-Edelweiss, near Ladybrand, Free State **South Africa**
Plateosaurus **Meyer 1837**	Late Triassic (Norian - Rhaetian)	Löwenstein Formation	Trossingen, Baden-Württemberg **Germany**
Thecodontosaurus **Riley & Stutchbury 1836**	Late Triassic (Norian - Rhaetian)	Magnesian Conglomerate Formation	Quarry of Durdham Down, Clifton, Bristol **England**
Camelotia **Galton 1985**	Late Triassic (Rhaetian)	Westbury Formation	Wedmore Hill, Somerset **England**
Lufengosaurus **Young 1941**	Early Jurassic	Lufeng Formation	Shawan, near Lufeng, Guangdong Province **China**
Jingshanosaurus **Zhang & Yang 1995**	Early Jurassic	Lufeng Formation	Xingwa, near Jingshang, Yunnan Province **China**
Yunnanosaurus **Young 1942**	Early Jurassic	Lufeng Formation	Huangchiatien, near Lufeng, Guangdong Province **China**
Vulcanodon **Raath 1972**	Early Jurassic (Toarcian)	Vulcanodon Beds Formation	Lake Kariba Island **Zimbabwe**
Barapasaurus **Jain et al. 1975**	Early Jurassic (Hettangian - Pliensbachian)	Kota Formation	Pochampalli, Maharashtra State **India**
Massospondylus **Owen 1854**	Early Jurassic (Hettangian - Pliensbachian)	Upper Elliot Formation	Beauchef Abbey, near Harrismith, Free State **South Africa**
Anchisaurus **Marsh 1885**	Early Jurassic (Pliensbachian - Toarcian)	Portland Formation	Wolcott quarry, Connecticut **USA**
Omeisaurus **Young 1939**	Middle Jurassic (Bajocian)	Xiashaximiao Formation	Hsikuashan, near Xiguashan, Sichuan Province **China**
Shunosaurus **Dong et al. 1983**	Middle Jurassic (Bajocian)	Xiashaximiao Formation	Dashanpu, near Zigong, Sichuan Province **China**
Camarasaurus **Cope 1877**	Late Jurassic (Kimmeridgian)	Morrison Formation	Cope quarries, near Canyon City, Colorado **USA**

Upchurch et al. (2007a).

In the study of Upchurch et al. (2007a), all of the seven outgroup taxa were kept. Among ingroups, six other taxa were scored, besides the 21 of interest. None of them is known from a complete skeleton. By removing those six ingroup taxa, the number of informative characters for sauropodomorph relationships was reduced from 292 to 285 (Tab.III.3).

Yates et al. (2010).

The analysis run by Yates et al. (2010) included 12 outgroup taxa. *Euparkeria*, Crurotarsi, *Silesaurus*, *Staurikosaurus*, *Agnosphitys* and *Chindesaurus* were excluded because they were not among the seven outgroup taxa of Upchurch et al. (2007a). The terminal unit Ornithischia was split into *Heterodontosaurus* and *Lesothosaurus* to encompass the generic taxonomic scope of the two other analyses. Yates et al. (2010) used a large array of theropods to score their Neotheropoda outgroup. In our final data set, as well as in Upchurch et al. (2007a) matrix, *Coelophysis* is the sole Neotheropoda that has been scored. When re-running the reduced matrix of Yates et al. (2010), *Coelophysis* was also used instead of Neotheropoda, that is to say characters presenting polymorphism were scored more precisely when possible. Concerning ingroups, the terminal units *Plateosaurus gracilis* and *Plateosaurus engelhardti* were merged into *Plateosaurus*. *Camarasaurus* was chosen as Neosauropoda representative. 13 taxa were culled and the 353 original informative characters for sauropodomorph relationships were reduced to 326 (Tab.III.3).

Pol et al. (2011).

Among 15 outgroup taxa scored by Pol et al. (2011), eight were removed. Concerning ingroup taxa, 14 were removed. This procedure turned 28 characters from an informative status to an uninformative one. Once this is taken into account, this matrix contains 249 informative characters for sauropodomorph relationships (Tab.III.3).

Tableau III.3. Number of taxa and characters in the three phylogenetic analyses compared, before and after reduction of the taxonomic scope. Missing data in reduced matrices is also indicated.

	OUTGROUP		INGROUP		CHARACTERS		MISSING DATA
Analyses	Original	Reduced	Original	Reduced	Original	Reduced	
Upchurch et al. 2007a	7	7	27	21	292	285	39%
Yates et al. 2010	12	7	35	21	353	326	31%
Pol et al. 2011	15	7	35	21	277	249	43%

Data characterisation after reduction of the taxonomic scope

Data compilation.

The relevant character data were organized and analysed, but not using *CharacterSearch* (Sereno 2009) as this application was not accessible online. The characterisation of the data was done manually. Considering the three reduced matrices, there are, altogether, 450 informative characters. Among them, 282 are unique characters shared by at least two of the three analyses and characterizing the interrelationships of the 21 sauropodomorph genera. Character authorship, complexity, type and location were counted and their distribution is figured using pie charts (Fig.III.4). The majority (60%) of the characters are shared by the three analyses, but it is still not significant compared to the total number. The analyses of Upchurch et al. (2007a) and Yates et al. (2010) have the most in common (80% of the characters). The matrices of Yates et al. (2010) and Pol et al. (2011) have 73% shared characters. Finally, the most distant matrices are those of Upchurch et al. (2007a) and Pol et al. (2011), with 67% of shared characters (Fig.III.4A). With regards to where the 282 characters are located on the skeleton, we observe that most (46%) describe the appendicular skeleton, whereas 35% of the characters are on the skull and 19% on the axial skeleton (Fig.III.4B). There is a majority (73%) of transformational characters, and a quarter is neomorphic (Fig.III.4C). Finally, we illustrated the character complexity in the analyses of Yates et al. (2010) and Pol et al. (2011). They mostly used binary characters (85%; Fig.III.4D). As stated above, Upchurch et al. (2007a) have much more binary characters (98%) because they split, as soon as possible, the characters using the “additive binary coding” (Sokal & Sneath 1963).

Missing data.

After reduction of the taxonomic scope, we observe a diminution of missing data (Tabs.III.1 & 3). In every instance, *Plateosaurus* is the most complete taxon with 98 to 99% of scored characters. On the contrary, *Blikanasaurus* and *Camelotia* present, respectively, 86 to 94% and 83 to 92% of missing data. *Lessemsaurus* scoring is very dissimilar from one matrix to another: in the paper of Upchurch et al. (2007a) 98% of the data concerning this taxon are missing, in Yates et al. (2010) analysis there are 61% missing and in Pol et al. (2011) work only 36%. It makes sense when considering that Pol described additional material of *Lessemsaurus* in his thesis dissertation (Pol 2004), but published the description later, in 2007 (Pol & Powell 2007). Yates et al. (2010) were able to have access to a part of the information on *Lessemsaurus*.

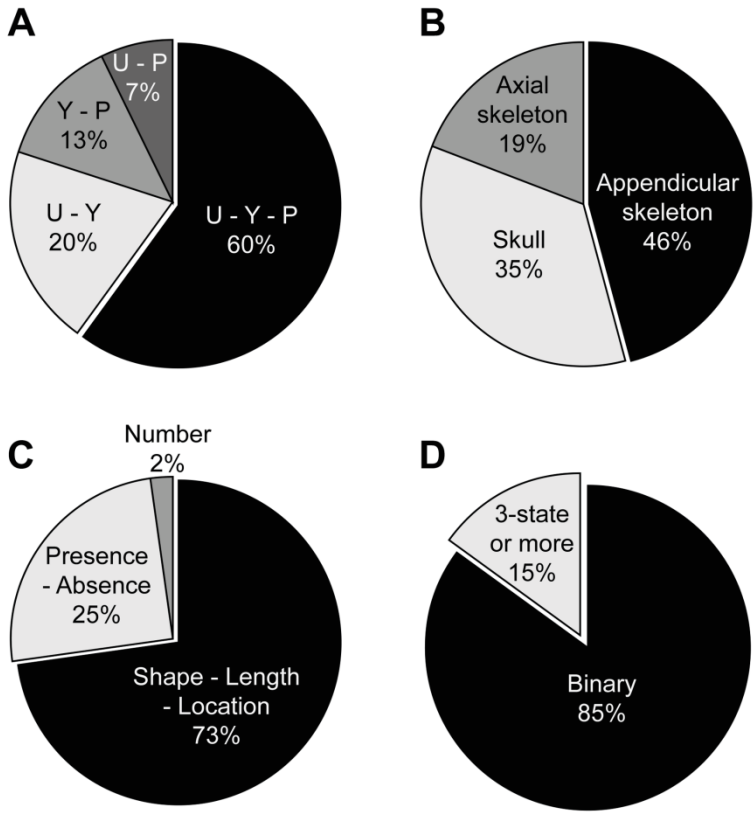


Figure III.4. Pie charts illustrating different features of the characters shared by at least two of the three analyses. P : Pol et al. (2011), U: Upchurch et al. (2007a), Y: Yates et al. (2010). **[A]** Distribution of the characters common to the three analyses or shared by two matrices. **[B]** Location of the characters. **[C]** Characters type. **[D]** Characters complexity in Yates et al. (2010) and Pol et al. (2011) works.

Phylogenetic relationships.

21 sauropodomorphs genera were studied. Even if some of them are poorly known or not fully scored, like *Blikanasaurus* and *Lessemsaurus*, they were used in the comparison in order to keep all the genera shared by the three analyses. Following the method of Sereno (2009), the three matrices have been re-run after the reduction of the taxonomic scope. This was done in PAUP 3.1.1 (Swofford 1993), using a general heuristic search and multistate characters were ordered based on the original matrices. For two data sets, a strict consensus tree was produced using all the most parsimonious trees. It was not necessary with the data set of Yates et al. (2010), because the analysis resulted in only one most parcimonious tree (Fig.III.5). Compared to the original trees (Figs.III.1A, 2A & 3A), there are major topological differences. In the case of Upchurch et al. (2007a) study, the clade Prosauropoda is unchanged but the apical part of the tree, which they called Sauropoda, is not resolved any more, except for the Gravisauria (Allain & Aquesbi 2008) (Fig.III.5A). The analysis of the reduced data matrix of Yates et al. (2010) produced a single tree with a greater resolution: relationships between *Jingshanosaurus* and *Yunnanosaurus* on one side and *Barapasaurus*,

Shunosaurus and *Omeisaurus* on another side, are fully resolved (Fig.III.5B). Finally, the consensus tree based on the reduced data set of Pol et al. (2011) is less resolved: non-gravisaurian sauropodomorphs form an unresolved polytomy, and only the clades including *Massospondylus* and the Gravisauria stay unchanged (Fig.III.5C).

A strict consensus tree of the three studies lacks any structure (Fig.III.5D) except for three basal taxa (*Saturnalia*, *Thecodontosaurus* and *Efraasia*) and the clade Gravisauria. It clearly demonstrates that, even using the same taxonomic scope, there is little agreement regarding sauropodomorph interrelationships.

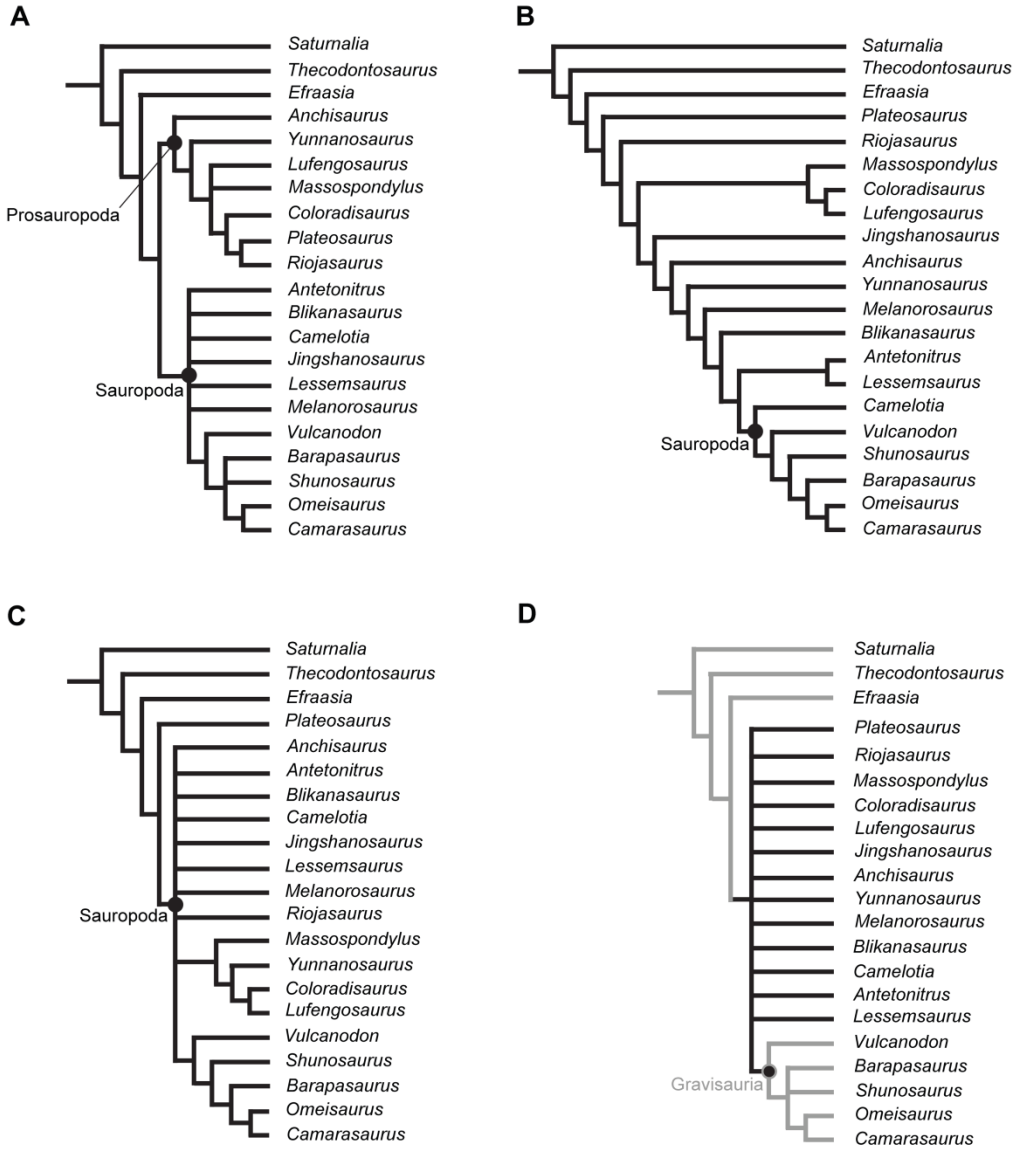


Figure III.5. Strict consensus trees (except for Yates et al. 2010) found after reduction of the taxonomic scope (21 ingroups). Outgroups are not represented. **[A]** Strict consensus tree of the 252 most parcimonious trees obtained running the data set of Upchurch et al. (2007a) (TL: 680 steps). **[B]** Most parcimonious tree obtained running the data set of Yates et al. (2010) (TL: 896 steps). **[C]** Strict consensus tree of the 88 most parcimonious trees obtained running the data set of Pol et al. (2011) (TL: 546). **[D]** Strict consensus of the trees **[A]**, **[B]** and **[C]**. Branches in grey illustrate the common parts in the three analyses.

The strict consensus trees can obscure additional resolution, that is why we also produced Adams consensuses based on the matrices of Upchurch et al. (2007a) (Fig.III.6A) and Pol et al. (2011) (Fig.III.6C). This way, if any n-taxon statement is common to a set of most parcimonious trees, this statement will be reflected in the Adams consensus tree. Compared to the strict consensuses, some nodes appear to be better resolved (two for Upchurch et al. (2007a) and five for Pol et al. (2011) within the ingroup). However, when looking at the agreement across the three studies (Fig.III.6A–C), there is absolutely no shared clade except for those already observed in the strict consensuses (Fig.III.5A–C). There are only two clades (including *Antetonitrus* and *Lessemsaurus,* and *Coloradisaurus* and *Lufengosaurus*) recovered with the data sets of Yates et al. (2010) and Pol et al. (2011) but, apart from these, we do not observe greater resolution and agreement across the three studies than is observed with the strict consensus trees.

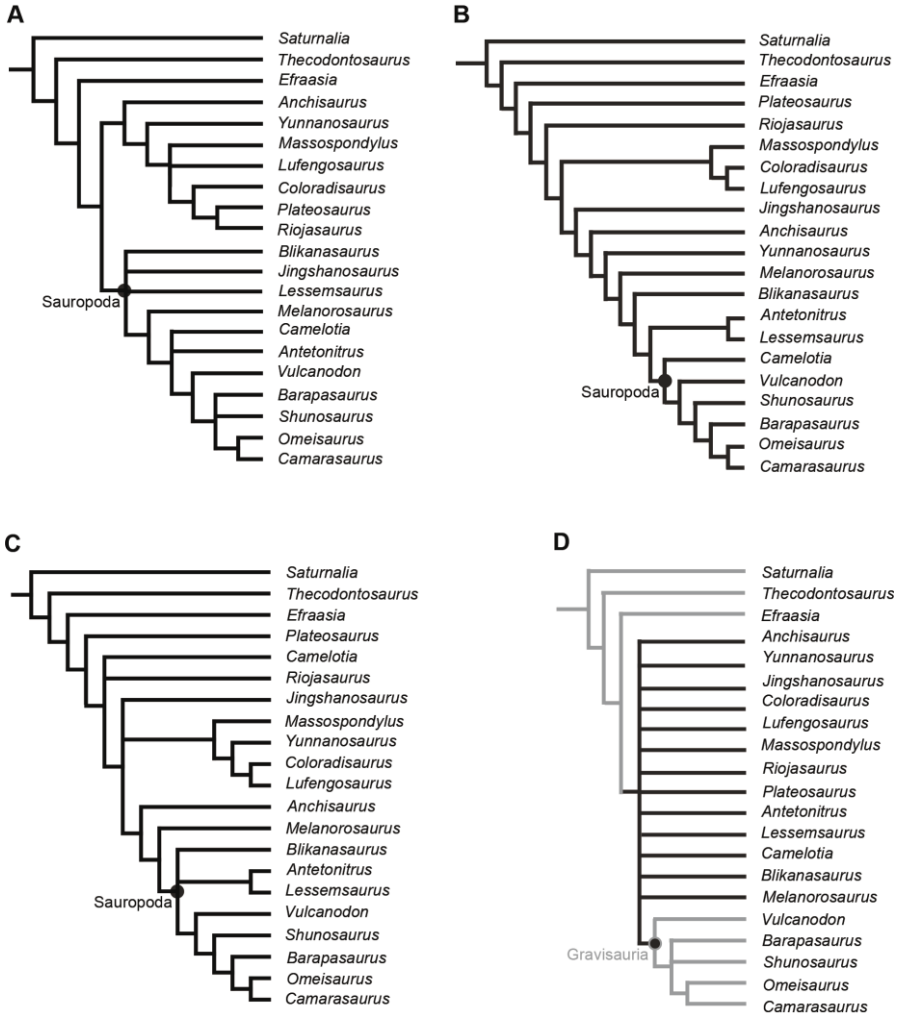


Figure III.6. Adams consensus trees (except for Yates et al. 2010) found after reduction of the taxonomic scope (21 ingroups). Outgroups are not represented. **[A]** Adams consensus tree of the 252 most parcimonious trees obtained running the data set of Upchurch et al. (2007a) (TL: 680 steps). **[B]** Most parcimonious tree obtained running the data set of Yates et al. (2010) (TL: 896 steps). **[C]** Adams consensus tree of the 88 most parcimonious trees obtained running the data set of Pol et al. (2011) (TL: 546). **[D]** Strict consensus of the trees **[A]**, **[B]** and **[C]**. Branches in grey illustrate the common parts in the three analyses.

A strict consensus tree of the three Adams trees (Fig.III.6D) results in the same topology as the strict consensus illustrated previously (Fig.III.5D).

Comparative cladistics

In their study of Tyrannosauridae, Sereno & Brusatte (2009) have chosen to exclude from the comparisons every character that is uninformative in at least one analysis. Here, we choose to keep every character informative in at least one study, in order to incorporate as many characters as possible to clarify sauropodomorph relationships. Overall, compared data represent 25 816 entries.

Outgroup similarity.

The three concurrent analyses share seven outgroup genera: *Marasuchus*, *Heterodontosaurus*, *Lesothosaurus*, *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Guaibasaurus* and *Coelophysis*. Comparing the analyses two by two, we find that disparities outnumber conflicts in the scoring of these outgroups (Tab.III.4). Keeping in mind that several disparities and/or conflicts can be found in a single character, on average 142 characters show disparities and 58 present conflicts. The ASI is 0.80 or 0.81, it means that 20 or 19% of the character state scores for the same characters in the same taxa differ in some significant manner when comparing the three studies. As an ASI of one indicates complete agreement of character state scores at the shared outgroup node between two analyses, we can consider here that the scoring of the outgroups differs a lot from one analysis to another. Considering that taxa are strictly identical, the 20 or 19% of divergence come from real coding discrepancies. Yet, character state scores in outgroups is a key factor when determining the polarity of changes on the tree.

Tableau III.4. Data used to calculate ASI. ASI is the measure of the proportion of shared character states for the comparable common ancestor for shared data between two analyses (ranging from 0 to 1). **ASI** = (tcs – [csc + 0.5(csd)]) / tcs.

Compared analyses	Shared characters	Total number of character states compared (tcs)	Character states conflicts (csc)	Character states disparities (csd)	ASI
Upchurch et al. 2007a Yates et al. 2010	224	1435	142	270	0.81
Yates et al. 2010 Pol et al 2011	188	1309	73	354	0.81
Upchurch et al. 2007a Pol et al. 2011	190	1085	70	286	0.80

Character similarity.

Overall, 169 informative characters are shared among the three matrices compared. CSI shows that the studies of Upchurch et al. (2007a) and Yates et al. (2010) are the closest ones with 42% of divergence. The comparison between the works of Upchurch et al. (2007a) and Pol et al. (2011) results in 45% of divergence, and between Yates et al. (2010) and Pol et al. (2011) in 51% (Tab.III.5). Characters vary greatly within the analyses, which means that topologies do not always derive from the same synapomorphies.

Tableau III.5. Data used to calculate CSI. CSI is the measure of the proportion of shared characters relative to the total number of relevant unique characters (total characters) between two analyses (ranging from 0 to 1). **CSI** = sc / tc.

Compared analyses	Shared characters	Shared relevant characters (sc)	Total number of characters (tc)	CSI
Upchurch et al. 2007a Yates et al. 2010	224	224	387	0.58
Yates et al. 2010 Pol et al 2011	192	188	387	0.49
Upchurch et al. 2007a Pol et al. 2011	191	190	344	0.55

Character-state similarity in ingroups.

For the three comparisons carried out within ingroups, character state disparities are more frequent than character state conflicts. The comparison between Upchurch et al. (2007a) and Pol et al. (2011) studies is the one with the most important number of disparities: 82% for 18% of conflicts. *Lessemsaurus* coding has probably affected this percentage but after its removal, we observe that the disparities are still very important (77%). It could make sense when considering that four years have passed between the work of Upchurch et al. (2007a) and the paper of Pol et al. (2011), years during which new discoveries allowed to score more precisely some of the taxa (Barrett et al. 2007; Fedak & Galton 2007; Galton 2007; Langer et al. 2007; Lü et al. 2007; Pol & Powell 2007; Yates 2007b; Barrett 2009; Bandyopadhyay et al. 2010). However, the analyses of Yates et al. (2010) and Pol et al. (2011) were published almost at the same time and still present a great number of disparities (72%). Surprisingly, the three studies also present a high amount of conflicts with a maximum of 33% reached in Upchurch et al. (2007a) and Yates et al. (2010) analyses. To quantify the proportion of shared character states among the shared characters, we calculated the CSSI between the matrices, pair by pair. Results show an important divergence in the scoring of character states (Tab.III.6). The comparison between Yates et al. (2010) analysis and, one after the other, the two other studies, leads to a CSSI of 0.86 (14% of divergence). This percentage is only 12% comparing

Upchurch et al. (2007a) and Pol et al. (2011) matrices. In the three cases, discrepancies in scoring are far too important to be ignored. Knowing that a conflict in one character is enough to completely change the topology of the tree, the impact of disparities and conflicts in competing analyses must be significant.

Tableau III.6. Data used to calculate CSSI. CSSI is the measure of the proportion of shared character states for relevant shared data between two analyses (ranging from 0 to 1). **CSSI** = (tcs – [csc + 0.5(csd)]) / tcs.

Compared analyses	Shared characters	Total number of character states compared (tcs)	Character states conflicts (csc)	Character states disparities (csd)	CSSI
Upchurch et al. 2007a Yates et al. 2010	224	4305	304	623	0.86
Yates et al. 2010 Pol et al 2011	188	3927	241	635	0.86
Upchurch et al. 2007a Pol et al. 2011	190	3255	118	554	0.88

4. DISCUSSION

Data comparison

We showed in this case study of sauropodomorph comparative cladistics that the most important discrepancy in recent sauropodomorph phylogenetic analyses is linked to the choice of characters. Nearly one character out of two used in the analyses of Upchurch et al. (2007a), Yates et al. (2010) and Pol et al. (2011) is absent in competing matrices. This is a significant result, above all for studies concerning the same group and based on similar characters. This implies that authors do not consistently compile or compare morphological character data. Sometimes they also deliberately reject characters which, according to them, do not carry much phylogenetic signal for the regarded problematic. Moreover, when the characters are identical, marked differences can be found in the scoring of character states in ingroups as well as outgroups.

The multitude of details varying from one sauropodomorph analysis to another prevents us from preferring one study and thus, one topology, over another. This hurdle was called “Jenner’s paradox” by Sereno & Brusatte (2009), and is recurrent. It is not only known in sauropodomorph dinosaurs, but also in other groups (Brusatte & Sereno 2008). Sometimes, matrices are directly picked from anterior works (Apaldetti et al. 2013; Godefroit et al. 2013) without reviewing the characters and specimens concerned. Some studies even use different and competing analyses to assess the phylogenetic relationships of a taxon (Barrett et al. 2007; Upchurch et al. 2007b; Sertich & Loewen 2010; Yates et al. 2011; Apaldetti et al. 2013). This only accentuates the problem and increases the volume of data

to be compared in order to try to solve the problem. Usually, the response to a non-consensual phylogeny is a new one including more taxa, specimens, and characters, but no credit is given to primary data. The only way to prevent this in the future would be more rigorous comparison of alternative data sets (Sereno 2009; Sereno & Brusatte 2009).

To measure the impact of character-state scoring on selected phylogenies, we formed three matrices including all the shared informative characters plus unique informative characters found in each study. Thus, each data set is extended. Character-state rescoring of all characters is beyond the scope of this study and will be performed in another paper. Shared characters were alternately scored following Upchurch et al. (2007a; the full matrix includes, in this case, 469 characters), then Yates et al. (2010; 450 characters), and finally Pol et al. (2011; 450 characters). Each matrix was run in PAUP 3.1.1 (Swofford 1993) using a general heuristic search. Multistate characters were ordered following the original matrices. For each data set, a strict consensus tree was produced using all the most parsimonious trees (Fig.III.7). As expected, scoring does have important phylogenetic effects. Based on the same characters, three different topologies are observed (Fig.III.7) and were compared to the trees obtained with a reduced taxonomic scope (Fig.III.5). When adding unique informative characters to the three analyses, different phylogenetic relationships are observed (Fig.III.7A–C). With the scoring of Upchurch et al. (2007a), the new tree is entirely pectinate and no core-prosauropod clade is recovered (Fig.III.7A). With the scoring of Yates et al. (2010) on shared characters, a three-branch polytomy appears and the taxon *Anchisaurus* is found more derived than *Yunnanosaurus* (Fig.III.7B). With the scoring of Pol et al. (2011), there are many discrepancies. A pectinate topology is found instead of a ten-branch polytomy. The monophyletic group which included *Massospondylus*, *Yunnanosaurus*, *Coloradisaurus* and *Lufengosaurus* becomes paraphyletic and forms a four-branch polytomy. Also, a clade composed of *Antetonitrus* and *Lessemsaurus* is recovered (Fig.III.7C). It is noteworthy to see that the apical part of the three trees (*Anchisaurus* + more derived taxa) is the same, which was not the case with the reduced matrices. Moreover, *Blikanasaurus*, *Camelotia* and *Lessemsaurus* are found more closely related to Sauropoda than *Melanorosaurus*. This suggests that the most contentious part of Sauropodomorpha phylogeny is the one including basal taxa. Nevertheless, there is no real consensus on the sister taxon of Gravisauria. This uncertainty surrounding the phylogenetic relationships of the sauropodomorphs closely related to Sauropoda directly impacts the definition of the latter taxa, creating conflicting terminology that drastically changes the content of the clade. Among higher dinosaur taxa, the definition of Sauropoda is the one which has the most varied over the last decade, without reaching a general consensus (Sereno 2007a; Upchurch et al. 2007a; Yates 2007a, b; Allain & Läng 2009).

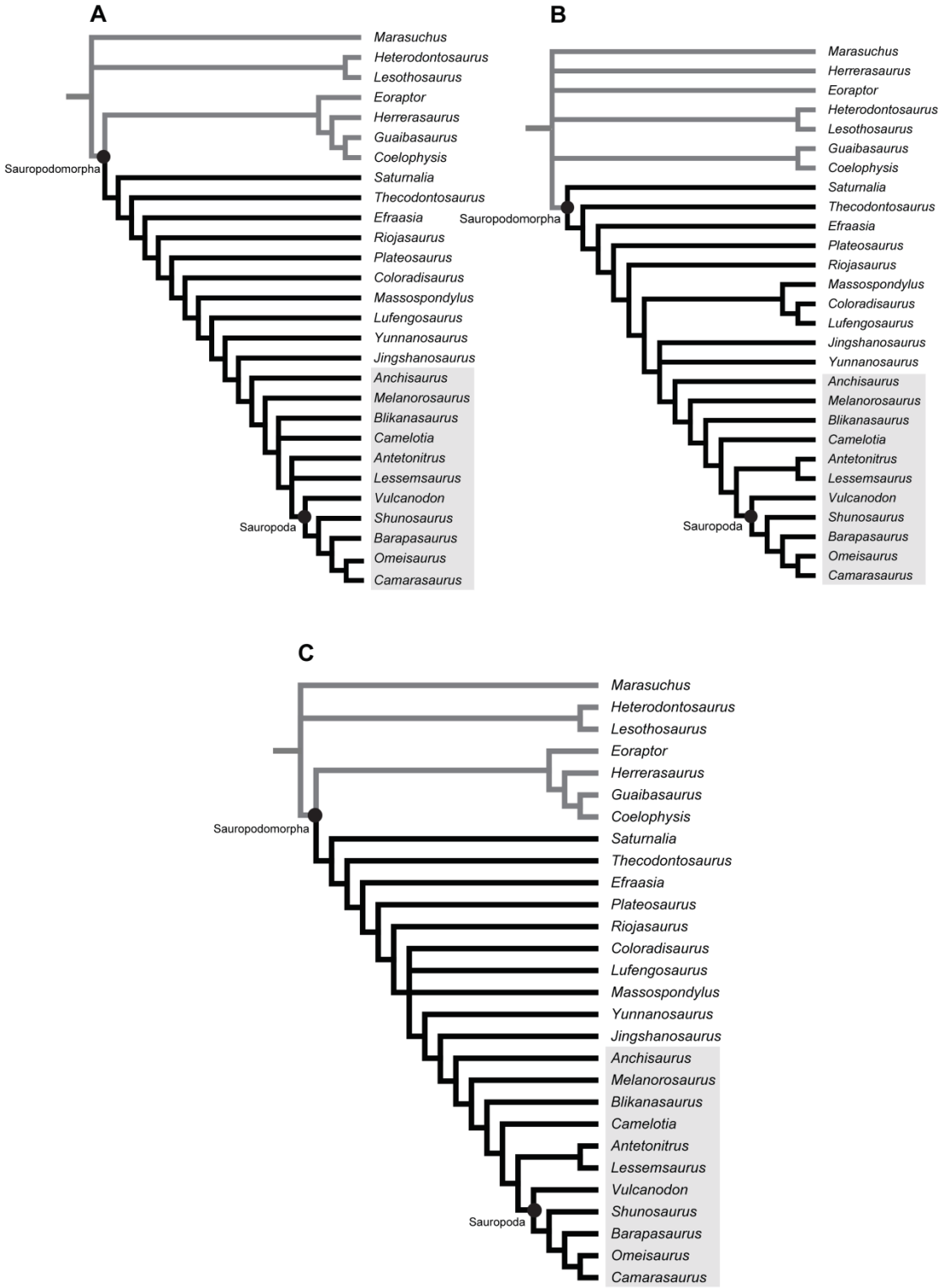


Figure III.7. Phylogenetic trees obtained after new analyses were carried out. They are based on data sets compilation and three scorings following the different authors. Outgroups are indicated in grey. The shared part, which was not before, is marked by a frame. **[A]** Strict consensus tree of the 4 most parcimonious trees found using the scoring of Upchurch et al. (2007a) (TL: 1078 steps). The matrix includes 469 characters. **[B]** Strict consensus tree of the 6 most parcimonious trees found using the scoring of Yates et al. (2010) (TL: 1118 steps). The matrix includes 450 characters. **[C]** Strict consensus tree of the 3 most parcimonious trees found using the scoring of Pol et al. (2011) (TL: 996 steps). The matrix includes 450 characters.

Phylogenetic definition

The suborder Sauropoda was coined by Marsh (1878) to encompass the "gigantic dinosaurs", the fore and hindlimbs of which "are nearly equal in size", belonging to Family Atlantosauridae from the Late Jurassic Morrison Formation. Since that time, other sauropod families have been recognized by precladistic classifications, but with no higher-level hierarchical information, and until recently sauropods were traditionally defined as gigantic quadrupedal herbivores (McIntosh 1990; Wilson & Sereno 1998; Wilson 2005).

Even if the first cladistic analyses based on large data matrices date back from the 1980s (Gauthier 1986; Russell & Zheng 1993; Calvo & Salgado 1995; Upchurch 1995), Salgado et al. (1997) were the first to give a phylogenetic definition to Sauropoda. They established a node-based definition, defining Sauropoda as the most recent ancestor of *Vulcanodon karibaensis*, Eusauropoda and all their descendants (Salgado et al. 1997). Soon after, McIntosh (1997) followed by Wilson & Sereno (1998) redefined the clade, establishing a stem-based definition, in which Sauropoda are all the sauropodomorphs closer to *Saltasaurus* than to *Plateosaurus*. The latter definition was constructed on the firm belief that "prosauropods" form a monophyletic group. Phylogenetic analyses of Yates (2003) and Yates & Kitching (2003) suggested that "prosauropods" are paraphyletic. Subsequently, several authors adopted a stem-based definition for Sauropoda, but using different external specifiers: *Jingshanosaurus*, *Mussaurus* (Sereno 2007a) or *Melanorosaurus* (Yates 2007b), while others continue to use the first stem definition, with *Plateosaurus* as external specifier (Upchurch et al. 2007a). In all of these cases, Sauropoda incorporates many taxa formerly considered to be "prosauropods", which is a marked departure from its traditional taxonomic content. Regarding the lack of consensus surrounding the stem-based definition of Sauropoda (Tab.III.7), some authors preferred to use the original node-based phylogenetic definition of Salgado et al. (1997) (Langer et al. 2010). This definition of Sauropoda is probably the most convenient for at least three reasons: (i) it preserves the traditional taxonomic content of the group; (ii) it keeps the priority of definition; and (iii) the content of the clade it defines is the same in all phylogenetic analyses. Lately, some authors who previously favoured the stem-based definition tend to use the node-based definition of Salgado et al. (1997) (McPhee et al. 2014).

We concur with these authors even if it is very likely that this definition is not definitive. Indeed, ichnological fossil record (Marsicano & Barredo 2004), as well as phylogenetic analyses (Upchurch et al. 2007a; Pol et al. 2011; McPhee et al. 2014), suggest that sauropods evolved from the Late Triassic. In this context, the discovery of a basal sauropod more primitive than *Vulcanodon*, but displaying characters widely recognized as synapomorphic for Sauropoda (Wilson & Sereno 1998; Upchurch et al. 2004), could implicate to change the phylogenetic definition.

Tableau III.7. Delineation of the phylogenetic position of the Sauropodomorpha taxa considered in this study, following the four active definitions of Sauropoda. **Sal 97**: Salgado et al. 1997; **Wil-Ser 98**: Wilson & Sereno 1998; **Yat 07**: Yates 2007a, b; **Ser 07**: Sereno 2007a; **Pro**: Prosauropoda; **Spm**: Sauropodomorpha; **Spd**: Sauropoda.

	Upchurch et al. 2007a				Yates et al. 2010				Pol et al. 2011			
	Sal 97	Wil-Ser 98	Yat 07	Ser 07	Sal 97	Wil-Ser 98	Yat 07	Ser 07	Sal 97	Wil-Ser 98	Yat 07	Ser 07
Saturnalia	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm
Efraasia	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm
Thecodontosaurus	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm	Spm/Pro	Spm	Spm	Spm
Riojasaurus	Spm/Pro	Pro	Spm	Pro	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm
Coloradisaurus	Spm/Pro	Pro	Spm	Pro	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm
Plateosaurus	Spm/Pro	Pro	Spm	Pro	Spm/Pro	Pro	Spm	Spm	Spm/Pro	Pro	Spm	Spm
Anchisaurus	Spm/Pro	Pro	Spm	Pro	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm	Spm/Pro	Spd	Spm	?
Massospondylus	Spm/Pro	Pro	Spm	Pro	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm	Spm/Pro	Spd	Spm	?
Yunnanosaurus	Spm/Pro	Pro	Spm	Pro	Spm/Pro	Spd	Spm	?	Spm/Pro	Spd	Spm	?
Lufengosaurus	Spm/Pro	Pro	Spm	Pro	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm	Spm/Pro	Spd	Spm	?
Jingshanosaurus	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm	Spm/Pro	Spd	Spm	Spm	Spm/Pro	Spd	?	Spm
Antetonitrus	Spm/Pro	Spd	Spd	Spd	Spm/Pro	Spd	Spd	Spd	Spm/Pro	Spd	Spd	?
Blikanasaurus	Spm/Pro	?	Spm	?	Spm/Pro	Spd	?	Spd	Spm/Pro	Spd	?	?
Melanorosaurus	Spm/Pro	Spd	Spm	Spd	Spm/Pro	Spd	Spm	Spd	Spm/Pro	Spd	Spm	?
Camelotia	Spm/Pro	Spd	Spm	Spd	Spm/Pro	Spd	?	Spd	Spm/Pro	Spd	?	?
Lessemsaurus	Spm/Pro	Spd	Spm	Spd	Spm/Pro	Spd	Spd	Spd	Spm/Pro	Spd	Spd	?
Vulcanodon	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd
Barapasaurus	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd
Omeisaurus	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd
Shunosaurus	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd
Camarasaurus	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd	Spd

5. CONCLUSIONS

Sauropodomorpha phylogeny is still far from being resolved. Currently, the main issue is to determine whether there are a core-prosauropod clade or several monophyletic groups within basal sauropodomorphs. The creation of dedicated matrices is the first step to the understanding of their evolution. Nevertheless, in this study we have highlighted a significant number of discrepancies in the scoring of identical characters. It is the first time that the comparative cladistics method (Sereno 2009) has been applied to sauropodomorph dinosaurs. The conclusion is the same as for Tyrannosauridae (Sereno & Brusatte 2009): the isolation, measurement and resolution of the variation in character selection should be a priority in cladistic analyses of sauropodomorph

interrelationships. It is very likely that this assessment will be, in the near future, applicable to all dinosaur clades, as the method of comparative cladistics would probably reveal the same problems regarding their phylogeny.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank F. Fack for helping us to run PAUP 3 through SheepShaver as well as J. Wilson for valuable comments on an earlier draft of this paper and B. Battail for his efficient proofreading. An anonymous reviewer is thanked for his very constructive review of the manuscript.

II. DISCUSSION DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

La cladistique comparée effectuée dans la première partie de ce chapitre a mis en évidence que le choix des caractères et leur codage avaient un impact très important sur les résultats des analyses phylogénétiques. Trois analyses phylogénétiques effectuées avec exactement le même échantillonnage taxonomique, les mêmes caractères, mais des codages différents aboutissent à trois arbres phylogénétiques différents (Fig.III.7). Dans ces circonstances, il convient donc de revenir aux caractères, à leur définition, et de s'assurer s'ils sont appropriés à la problématique abordée, c'est-à-dire les relations au sein des sauropodomorphes. Il s'agit également de vérifier le codage pour l'ensemble des taxons terminaux, étant donné que lorsque l'on compare les matrices deux à deux, leur codage présente des disparités et des conflits (Tab.III.6).

Dans cette partie, nous reprenons tous les caractères qui ont été retenus dans les analyses finales de la partie précédente (Fig.III.7). Ces caractères correspondent à tous les caractères partagés entre au moins deux de nos trois matrices de référence (Upchurch et al. 2007a ; Yates et al. 2010 ; Pol et al. 2011), plus les caractères propres à chaque matrice. Nous sommes partis de la liste de caractères compilés avec le codage de Yates et al. (2010). Cette liste contient 450 caractères et comprend moins de caractères binaires que celle basée sur le codage d'Upchurch et al. (2007a), qui, elle, est formée de 469 caractères. Tous les caractères communs à la matrice de Yates et al. (2010) et à au moins une autre matrice sont donc présentés suivant la rédaction de Yates et al. (2010). Sur la liste de 450 caractères, un caractère continu codant la longueur du fémur exclusif à la matrice de Yates et al. (2010) a immédiatement été supprimé, car il a été jugé trop dépendant des critères ontogénétiques et que ses limites n'étaient pas justifiées. Il s'agit du numéro 353 dans sa matrice originale.

La liste ci-dessous comprend 449 caractères morphologiques. Sur ces 449, un peu plus de 80 sont des caractères continus. Cela se voit très clairement chez ceux qui possèdent des ratios dans leurs états de caractères (par exemple les caractères 1 ou 16), mais cela est parfois plus difficile à déceler, car la formulation de certains caractères ne fait pas directement état de ratios ou de proportions (comme pour les caractères 349 ou 391). Sur l'ensemble des caractères continus, 72 ont été mesurés chez un maximum de taxons, directement sur les spécimens ou grâce aux publications. Un tableau donnant la liste des ratios ou des angles calculés, ainsi qu'un graphe de répartition des valeurs, accompagnent chacun de ces 72 caractères. Dans la mesure du possible et selon les observations faites, le choix a été fait de proposer les limites des différents états de ces caractères continus lorsque la distribution des valeurs présentait un intervalle significatif. Ici, la valeur de cet intervalle a été fixée à 10%, car nous avons jugé que c'était un bon compromis pour des ratios qui s'étendent en moyenne sur 50% à 150% pour un même caractère. Cet intervalle est ambigu dans les trois analyses précédentes

(Upchurch et al. 2007a, Yates et al. 2010, Pol et al. 2011), et aucune discussion ou règle n'apparaît sur la distribution des limites choisies pour les états de caractère et leur origine. Upchurch et al. (2007a : p. 61) se contentent simplement de dire : « Many of these characters have been modified in terms of their definitions, state boundaries, ordering and codings ». Le seuil fixé à 10% se devra d'être réévalué ultérieurement pour certains caractères, lorsque l'amplitude est plus importante (avec par exemple des ratios qui s'étendent de 20% à 300%) ou plus réduite (comme 10% à 70%).

Tous les caractères de la liste sont modifiés. Ils ont tous été rédigés suivant la proposition d'écriture des caractères morphologiques faite par Sereno (2007b, « morphological character statement »). Ils sont donc décomposés en deux parties : la première, sur la première ligne, composant le caractère à proprement parler (« character ») et la suivante, sur les lignes suivantes, formant l'énoncé (« statement »), c'est-à-dire les états de caractère. Le caractère se décompose en un ou plusieurs localisateurs (« locator », L), parfois suivi d'une variable (V) qui peut être modifiée par un qualificatif ((« variable qualifier », q). Les états de caractère se décomposent en valeurs (V_n) de la variable donnée. Contrairement à la rédaction donnée par Sereno (2007b), le qualificatif (q) a été intégré à la suite du caractère, pour présenter des états de caractère concis et ne pas avoir de redondance sur chaque ligne correspondant à un état de caractère différent (Fig.III.8).

Dans l'exemple ci-dessous, le caractère 1 comprend un localisateur et une variable dans sa partie caractère, car il concerne le crâne dans son ensemble. Si l'on considère un os du crâne en particulier, les deux localisateurs se trouveront dans l'énoncé du caractère, afin de préciser la zone concernée. Par exemple, si l'on considère le caractère 2 de la liste : « Prémaxillaire (L_1), corps principal (L_2), hauteur (V) […] ».

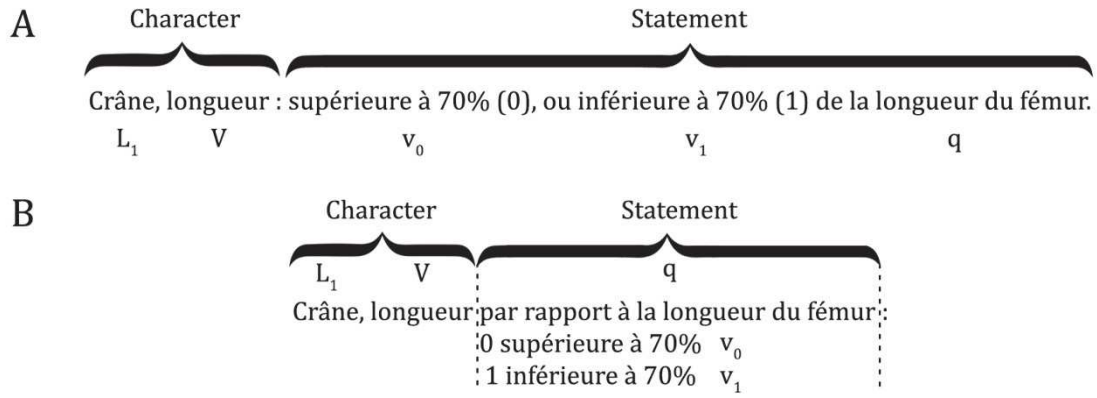


Figure III.8. Composition et rédaction des caractères morphologiques en prenant l'exemple du caractère 1 (modifié d'après Sereno 2007b). **[A]** Rédaction proposée par Sereno (2007b). **[B]** Rédaction adoptée dans la liste de caractères qui suit. Légendes : **L** : localisateur – **V** : variable – **q** : qualificatif – **v_n** : états de caractère.

Certains caractères ont également été simplifiés ou reformulés, c'est dans ce cas généralement indiqué dans les quelques phrases qui accompagnent chaque définition. Les caractères qui présentent une particularité, ou qui sont relativement intéressants pour la problématique abordée ici, ont parfois été commentés. Si rien de particulier n'était à relever, seule la ou les matrices dont ils proviennent ont été indiquées.

Tous les caractères ont été observés sur un maximum de spécimens et, lorsque c'était nécessaire, recodés en conséquence. La liste complète des 47 taxons codés et des spécimens et/ou publications associés, est disponible dans l'introduction (p. 9). Pour *Melanorosaurus*, qui dispose actuellement d'un statut incertain, lorsque rien n'est précisé, le codage découle de l'observation du spécimen le plus complet, c'est-à-dire NM QR3314.

Afin de faciliter la lecture, les caractères ont été ordonnés selon l'os et la structure anatomique concernés. Cela a pour conséquence un décalage dans la numérotation : certains numéros ne se suivent pas, car ils étaient à l'origine numérotés en fonction de leur appartenance à une ou plusieurs matrices.

Les 449 caractères retenus ont été analysés avant de procéder à de nouvelles analyses phylogénétiques. Leur définition a été revue et l'apport d'informations de chaque caractère également. Ainsi, certains caractères jugés pas ou peu informatifs ou définis de manière peu claire ont été supprimés de la matrice. D'autres caractères, redondants, ont également été enlevés. Ils n'avaient pas été remarqués et supprimés lors de la première compilation de la liste de caractères car leur rédaction différait. Le numéro des caractères supprimés apparaît en rouge et une explication accompagne ce choix. La liste des caractères originaux avec leur correspondance d'une matrice à l'autre est disponible en annexe (annexe 1).

Afin de pouvoir citer les trois matrices utilisées dans cette partie plus aisément, nous les appellerons de la manière suivante : matrice U pour la matrice d'Upchurch et al. 2007a, matrice Y pour celle de Yates et al. 2010 et matrice P pour celle de Pol et al. 2011.

Crâne

1. Crâne, longueur par rapport à la longueur du fémur (Gauthier 1986)

0 ≥ 70%

1 < 70%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il nécessite d'avoir un crâne et un fémur complets, chez un même spécimen, ce qui réduit déjà énormément le nombre d'unités taxonomiques qui peuvent être codées. Dans notre jeu de données, seulement deux extragroupes et neuf sauropodomorphes basaux ont pu l'être. Dans les matrices U, Y et P consultées, la limite proposée pour le codage était fixée, respectivement, à 50, 60 et 67%. Ce caractère est continu, il est donc impossible de poser une limite sans avoir auparavant observé la distribution des valeurs chez un maximum de spécimens (Tab.III.8). La prise de mesures permet d'établir que les limites posées entre 60 et 70% étaient relativement adaptées. La limite à 50%, en revanche, semble moins adaptée pour traiter ce caractère, car aucune justification ne permet de séparer *Melanorosaurus* (48%) d'*Adeopapposaurus* (56%). Afin d'avoir les valeurs des états de caractères les plus distantes possibles, et sur la base de la distribution observée, nous proposons une nouvelle limite pour ce caractère continu à 70%. Celle-ci a pour effet de placer *Eoraptor* avec les extragroupes (Fig.III.9).

Tableau III.8. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 1.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	-	84	121	-	56	-	-	-	-	-	-	-	81	-	45	45	56	-	-	-	45	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecodo**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
48	-	-	-	-	-	-	58	-	-	--	-	-	-	-	48	47	-	-	-	-	38	-	

Figure III.9. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 1 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

100. Crâne, mâchoire supérieure, forme en vue ventrale ou dorsale (Wilson & Sereno 1998)

0 étroite avec une extrémité antérieure pointue

1 large et en forme de U

Ce caractère était intégré dans les trois matrices. L'état 1 n'est présent que chez les sauropodes.

Narine.

16. Narine externe, diamètre maximal par rapport au diamètre longitudinal de l'orbite (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 50%

1 > 50% et ≤ 70%

2 > 70% et ≤ 100%

3 > 100%

Ce caractère est continu et était présent dans les trois matrices avec une limite donnée à 50% qui semble justifiée (Fig.III.10). Afin de rendre le caractère plus informatif, deux autres limites à 70% et 100% sont proposées. Ces regroupements aboutissent à rassembler *Herrerasaurus*, *Coelophysis* et *Eoraptor* dans l'état 0 et *Camarasaurus* et *Shunosarurus* dans l'état 3. Les états 1 et 2 se retrouvent chez le reste des prosauropodes, *Apatosaurus* et *Omeisaurus* (Tab.III.9).

Tableau III.9. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 16.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	30	35	74	-	-	-	-	-	-	-	-	58	45	-	75	89	-	-	-	-	79	-	59

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
88	-	82	-	-	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	82	113	-	88	131	-	

Figure III.10. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 16 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

17. Narine externe, forme chez les spécimens adultes (Galton & Upchurch 2004)

0 subcirculaire

1 subtriangulaire avec un angle postéroventral aigu

Ce caractère est issu des matrices U et Y. Les états ne semblent pas bien définis, car la narine ne se retrouve pas avec une forme subcirculaire ou subtriangulaire chez tous les sauropodomorphes (*Coloradisaurus* notamment, a une forme intermédiaire) et *Massospondylus* présente les deux états de caractère selon le spécimen consulté. Ce caractère est conservé dans la matrice, car il apparaît informatif, mais une nouvelle formulation des différents états observés sera nécessaire dans une version ultérieure de cette matrice. Nous proposons par exemple de diviser ce caractère en deux, et de traiter dans le premier caractère des proportions de la narine externe (longueur / hauteur) puis, dans le second caractère, sa forme (subelliptique, subtriangulaire).

18. Narine externe, bord antérieur, localisation par rapport à la moitié du corps principal du prémaxillaire (Rauhut 2003)

0 antérieur

1 postérieur

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P.

19. Narine externe, bord postérieur, localisation par rapport à la première moitié du corps principal du maxillaire (Wilson & Sereno 1998)

0 antérieur ou au même niveau

1 postérieur

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. Il est redondant avec le caractère 20, il est donc supprimé de la matrice.

20. Narine externe, bord postérieur, localisation par rapport au bord antérieur de la fenêtre antéorbitaire (Upchurch 1998)

0 antérieur ou au même niveau

1 postérieur

Ce caractère était présent dans la matrice U uniquement. Il s'agit d'un caractère qui définit le clade des sauropodes, ces derniers étant les seuls codés 1.

---

21. Narine externe, surface plane latérale s'étendant sur l'extrémité antérieure du maxillaire (McIntosh 1990)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent seulement dans la matrice U. Il s'est révélé être mal défini, mal formulé et difficile à observer, il est donc supprimé de la matrice.

---

22. Narine externe, bord postérieur, hauteur du crâne par rapport à la hauteur du crâne au milieu de l'orbite (Langer 2004)

0 plus de 60%

1 moins de 60%

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice Y. Il est non informatif, car codé 0 chez tous les taxons chez lesquels il a été observé, il est donc supprimé de la matrice.

---

14. Fosse périnarinaire (Sereno 1999)

0 absente ou peu profonde

1 bien marquée

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. C'est un caractère qui définit les sauropodes (qui ont l'état 1), exception faite de *Shunosaurus*.

---

15. Fosse périnarinaire, bords postérieur et antéroventral (Yates 2007b)

0 peu définis

1 nets

Ce caractère avait été créé à partir du caractère de 11 de la matrice Y, qui contenait plusieurs informations. Il avait été divisé en caractères 14 et 15 ici. Malheureusement, le codage des deux caractères s'est révélé être redondant, celui-ci est donc supprimé de la matrice.

11. Foramen sous narinaire (Sereno et al. 1993)

0 absent

1 présent

Ce caractère était présenté sous la forme d'un caractère multiétats dans la matrice Y où il était fusionné avec le caractère 12. Il était présent dans la matrice P, sous la forme d'un caractère binaire. Il est non informatif, car tous les taxons codés présentent l'état 1. Il est donc supprimé de la matrice.

12. Foramen sous narinaire, taille par rapport aux foramens neurovasculaires adjacents situés sur le maxillaire (Sereno et al. 1993)

0 plus petit

1 plus grand

Comme le caractère précédent, celui-ci était présent dans le même caractère multiétats de la matrice Y et sous la forme d'un second caractère binaire dans la matrice P. Il est non informatif, car tous les taxons renseignés ont l'état 1, il est donc supprimé de la matrice.

13. Foramen sous narinaire, forme (Yates 2007b)

0 subcirculaire

1 en forme de fente

Ce caractère n'était présent que dans la matrice Y. L'état 0 est présent chez les théropodes, *Eoraptor*, *Efraasia* et les sauropodes.

23. Gap subnarinaire (Gauthier 1986)

0 absent

1 présent

Ce caractère était présent seulement dans la matrice P. Il n'est codé 1 que chez *Coelophysis*, il est donc supprimé de la matrice. Dans la matrice originale, il était également codé 1 chez *Eoraptor*, mais l'étude du spécimen a entraîné un changement de codage de 1 à 0.

Fenêtre antéorbitaire.

---

46. Fosse antéorbitaire

0 présente

1 absente

Ce caractère n'était dans aucune matrice, il a été intégré afin d'introduire les caractères de fosse antéorbitaire qui suivent. Il est à l'état 0 pour tous les taxons, excepté les sauropodes. Pour ces derniers, les caractères de fosse antéorbitaire sont donc codés non applicables.

---

48. Fosse antéorbitaire, bord ventral, orientation en vue latérale (Langer 2004)

0 parallèle à la rangée dentaire

1 s'incline ventralement sur sa partie postérieure

Ce caractère était présent dans la matrice P uniquement. Il est redondant avec le caractère 25 et de ce fait, non informatif. Il est donc supprimé de la matrice.

---

49. Fosse antéorbitaire, bord antérodorsal, arête de délimitation sur la partie haute du processus dorsal du maxillaire (Yates 2007b)

0 nette et acérée

1 peu marquée et arrondie

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Chez *Massospondylus*, on observe l'état 0 sur le néotype (BP/1/4934) et sur un autre spécimen (BP/1/5241), qui semblent représenter des individus subadultes ou adultes. Sur le spécimen juvénile en revanche (BP/1/4376), on observe l'état 1. Il faut donc prendre en compte que ce caractère peut être impacté par le stade ontogénétique du spécimen concerné. De même, la taphonomie peut jouer sur la visibilité de la délimitation. C'est le cas chez *Xixiposaurus,* où elle apparaît peu marquée du côté droit et très nette du côté gauche.

---

50. Fosse antéorbitaire, partie maxillaire, extrémité postéroventrale de la lame médiale, position par rapport à l'extrémité antérieure du jugal en vue latérale (Galton & Upchurch 2004)

0 au même niveau

1 antérieure

Ce caractère est intégré aux matrices Y et P. La précision « partie maxillaire » a été ajoutée par rapport au caractère original, afin de ne pas confondre avec la partie lacrymale de la fosse antéorbitaire qui se trouve chez certains taxons et qui s'étend généralement au-delà de l'extrémité antérieure du jugal. Dans l'intragroupe, *Adeopapposaurus* est vraisemblablement le seul taxon à posséder l'état 0.

---

59. Fosse antéorbitaire, partie lacrymale, extension (Wilson & Sereno 1998)

0 présente

1 absente

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il était inclus dans les caractères de lacrymal, mais a ici été modifié en un caractère de fosse antéorbitaire. Il est lié au caractère 51, qui doit être non applicable lorsque celui-ci est codé « absent ».

La majorité des prosauropodes semblent présenter une extension de la fosse antéorbitaire sur le lacrymal. Seuls *Melanorosaurus* (NM QR3314), *Xixiposaurus* et *Yunnanosaurus* ne semblent pas en avoir.

---

51. Fosse antéorbitaire, partie lacrymale, extension dorsoventrale par rapport au lacrymal (Langer 2004)

0 s'étend sur plus de la moitié de la hauteur de l'os

1 restreinte à la moitié ventrale de l'os

Ce caractère est issu de la matrice P uniquement. Seuls les extragroupes, *Eoraptor* et *Pampadromaeus* sont codés 0.

---

47. Fenêtre antéorbitaire interne, bord antérieur, position de son point le plus antérieur (Galton 1985)

0 dans la partie ventrale, induisant une fosse antéorbitaire étroite en forme de croissant

1 dans la partie dorsale, induisant une fosse antéorbitaire large et subtriangulaire

Ce caractère n'était présent que dans la matrice Y. À l'origine, il était rédigé sous la forme « Fosse antéorbitaire, forme… » et comprenait un état 2 « fosse antéorbitaire absente », qui a été intégré via l'ajout du caractère 46. Le caractère a été reformulé afin de s'axer sur le bord antérieur de la fenêtre

antéorbitaire interne, qui détermine la forme de la fosse antéorbitaire. Cela a permis de prendre en compte toutes les morphologies observées chez les différents spécimens.

---

53. Fenêtre antéorbitaire interne, bord antérieur, forme en vue latérale (Yates & Kitching 2003)

0 fortement concave, induisant une fosse antéorbitaire étroite en forme de croissant

1 droite ou légèrement concave, induisant une fosse antéoribitaire large et subtriangulaire

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. Il est redondant avec le caractère 47, il est donc supprimé de la matrice.

---

75. Fenêtre antéorbitaire interne, bordure, participation du jugal (Holtz 1994)

0 absente

1 présente

Ce caractère est issu des trois matrices.

---

52. Fenêtre antéorbitaire externe, longueur antéropostérieure par rapport à celle de l'orbite (Yates 2003)

0 supérieure

1 inférieure ou égale

Ce caractère était dans les trois matrices. Dans l'intragroupe, *Plateosaurus* ainsi qu'*Efraasia*, *Eoraptor* et *Pampadromaeus* sont codés 0.

---

54. Fenêtre antéorbitaire externe, plancher, canal neurovasculaire s'ouvrant dorsalement (Yates & Kitching 2003)

0 absent

1 présent

Ce caractère était intégré aux matrices U et P. Le plancher de la fenêtre antéorbitaire externe étant rarement accessible, seuls dix taxons, dont cinq prosauropodes, sont codés.

Orbite.

72. Orbite, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire

1 subtriangulaire, comprimée ventralement

Ce caractère était intégré seulement à la matrice Y. Il est codé 1 chez trois sauropodes et *Apatosaurus* a l'état 0, comme le reste des taxons.

Fenêtre infratemporale.

83. Fenêtre infratemporale, coin antérodorsal, position par rapport à l'orbite (Upchurch 1995) [ordonné]

0 très proche de son bord dorsal

1 dans la première moitié

2 à mi-hauteur

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Dans la matrice U, il était sous la forme de deux caractères binaires.

84. Fenêtre infratemporale, hauteur, proportion dorsoventrale bordée par le squamosal (Yates 2007b)

0 > 50%

1 ≤ 50%

Ce caractère est issu des matrices Y et P. L'état 1 n'est présent que chez les théropodes *Herreresaurus* et *Coelophysis*, nous décidons donc de le supprimer de la matrice.

Fenêtre supratemporale.

96. Fenêtre supratemporale interne, largeur transverse par rapport à sa longueur antéropostérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 100%

1 > 100%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu, le pourcentage de la largeur sur la longueur de la fenêtre a donc été calculé sur 20 spécimens (Tab.III.10). Il en ressort

que les valeurs sont relativement continues de 43% à 91%, et que la limite à 100% proposée dans le caractère original est justifiée (Fig.III.11). *Coloradisaurus* (108%) est le seul sauropodomorphe basal à avoir un ratio de plus de 100%, qui est dû à ses fenêtres circulaires. Il est donc regroupé avec *Apatosaurus* (120%), *Camarasaurus* (133%) et *Omeisaurus* (190%).

Tableau III.10. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 96.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	48	63	62	-	76	67	-	-	-	-	108	-	43	-	52	78	-	-	-	-	91	-	54

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
64	-	67	-	-	64	-	68	-	84	-	-	-	-	-	44	-	120	133	-	190	50	-	

Figure III.11. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 96 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

97. Fenêtre supratemporale, visibilité en vue latérale (Wilson & Sereno 1998)

0 dissimulée par la barre postorbitaire

1 visible, la barre postorbitaire étant située nettement sous le bord dorsal de l'orbite

Ce caractère est issu de la matrice U. Il est redondant avec le caractère 82, il est donc supprimé de la matrice.

Prémaxillaire.

2. Prémaxillaire, corps principal, hauteur par rapport à sa longueur (Pol et al. 2011)

0 ≤ 100%

1 > 100% et < 140%

2 ≥ 140%

Ce caractère est issu de la matrice P. Il a été possible de le mesurer chez trois extragroupes, 19 prosauropodes et quatre sauropodes (Tab.III.11). Les valeurs s'étendent de 36 à 304%, il y a donc une

très grande disparité de forme du prémaxillaire (Fig.III.12). Chez *Lesothosaurus*, le prémaxillaire est très allongé antéropostérieurement. Chez les théropodes et les prosauropodes, le prémaxillaire a une forme pratiquement carrée, avec des proportions variables étant donné que les valeurs oscillent entre 43% (prémaxillaire plus long que haut, *Anchisaurus*) et 103% (prémaxillaire plus haut que long, *Jingshanosaurus*). Chez les sauropodes, la hauteur de l'os est poussée à son maximum par rapport à sa longueur, les ratios allant de 144 à 304%.

Au vu de ces résultats, il a été décidé de changer les états de caractère trop subjectifs de « subrectangulaire » et « subquadrangulaire » à des limites nettes fixées à 100 et 140%, selon la répartition que nous venons de décrire.

Tableau III.11. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 2.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	36	89	64	71	80	43	-	-	-	-	91	65	70	-	67	103	-	-	-	101	-	-	81

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
85	-	73	70	-	70	-	54	-	61	-	-	-	-	75	-	43	304	151	-	144	231	-	

Figure III.12. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 2 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

3. Prémaxillaire, bord antérieur, forme en vue latérale (Upchurch 1995)

0 convexe

1 avec une inflexion à la base du processus dorsal

Ce caractère a été repris dans les trois matrices.

4. Prémaxillaire, surface latérale, foramen (Yates 2007b)

0 absent

1 présent

Ce caractère n'était présent que dans la matrice Y. Chez *Adeopapposaurus*, les foramens sont très bien visibles sur le spécimen PVSJ568, mais ne le sont pratiquement pas sur PVSJ610.

---

5. Prémaxillaire, processus dorsal, extrémité distale, forme en vue dorsale (Sereno 1999)

0 effilée

1 étendue transversalement

Ce caractère a été repris dans les trois matrices.

---

6. Prémaxillaire, processus dorsal, courbure (Sereno 1989)

0 se courbe postérodorsalement sur toute sa longueur

1 devient subhorizontal sur sa seconde moitié

Ce caractère était uniquement utilisé dans la matrice U. Il s'agit très certainement d'un caractère continu camouflé. Il est codé 0 chez tous les taxons chez lesquels il a pu être observé, excepté *Shunosaurus*. Il était codé 1 chez *Coloradisaurus*, mais l'observation du spécimen a infirmé ce codage.

---

7. Prémaxillaire, processus postérolatéral, extension postérieure en vue latérale (Yates & Kitching 2003)

0 importante

1 très faible

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. Il n'est codé 1 que chez des sauropodes.

---

8. Prémaxillaire, processus postérolatéral, relation avec le processus antéroventral du nasal (Gauthier 1986)

0 en contact

1 séparés par le maxillaire

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Dans sa définition originelle, il comprenait quatre états, qui ont été ici simplifiés à deux, principalement pour des raisons de taphonomie. Le caractère était traité de manière ordonnée auparavant, le traitement a donc été changé pour non ordonné.

9. Prémaxillaire, processus postéromédial (Rauhut 2003)

0 absent

1 présent

Ce caractère était présent dans la matrice Y seulement. Il était mal renseigné (9 taxons de codés sur 47) et non informatif, car codé 1 chez tous les taxons pour lesquels il était renseigné. Il a donc été décidé de le supprimer de la matrice.

Maxillaire.

24. Maxillaire, contribution à la fosse périnarinaire (Yates 2007b)

0 absente

1 présente

Ce caractère était partagé par les matrices U et Y. Il est codé 0 chez les théropodes, *Eoraptor* et *Unaysaurus*.

25. Maxillaire, corps principal, forme (Yates 2007b)

0 subtriangulaire (s'affine postérieurement)

1 bords dorsal et ventral parallèles sur la majorité de leur longueur

Ce caractère était présent dans la matrice Y uniquement, où il n'était codé 0 que chez certains extragroupes. Ici cet état est présent chez *Herrerasaurus* et *Coelophysis*. Étant donné qu'il n'apporte pas plus d'informations sur l'intragroupe, il est supprimé de la matrice.

26. Maxillaire, bord antérodorsal, forme en vue latérale (Sereno et al. 1996)

0 relativement droit

1 en forme de L, avec un point d'inflexion marqué à la base du processus dorsal

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

32. Maxillaire, bords antérieur du processus dorsal et dorsal du processus antérieur, forme en vue latérale (Langer 2004) [ordonné]

0 continus et droit ou convexe

1 continus et concave

2 séparés par un net décrochement

Ce caractère était présent dans la matrice P uniquement. Il est redondant avec le caractère 26, il est donc supprimé de la matrice.

---

27. Maxillaire, processus antérieur, longueur par rapport à sa hauteur (Sereno et al. 1996)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était présent dans les trois matrices. C'est un caractère continu dissimulé, il n'a toutefois pas été mesuré. Ce processus est plus haut que long chez les extragroupes, les sauropodes et chez quelques prosauropodes comme *Eoraptor*, *Melanorosaurus* (NM QR3314) et *Pampadromaeus*.

---

31. Maxillaire, processus dorsal, orientation (Pol et al. 2011)

0 défléchi postérieurement sur sa moitié distale

1 défléchi postérieurement sur son extrémité la plus distale

Ce caractère était intégré uniquement à la matrice P. Il est codé 0 notamment chez *Coloradisaurus*, le spécimen d'Ha Noosi ou *Massospondylus*. Il est codé 1 entre autres chez *Adeopapposaurus*, *Leyesaurus* et *Unaysaurus*. Chez *Camarasaurus*, *Omeisaurus* et *Shunosaurus*, il a l'état 0.

---

37. Maxillaire, processus dorsal, extrémité distale, forme en vue latérale (Yates 2007b)

0 s'affine dorsalement

1 s'élargit antéropostérieurement

Ce caractère était présent seulement dans la matrice Y. Il est polymorphique chez *Massospondylus* et non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

---

36. Maxillaire, processus antéromédial, forme en vue latérale (Yates 2007b)

0 long et se projetant antérieurement à la suture prémaxillaire-maxillaire

1 court et au niveau de la suture prémaxillaire-maxillaire

Ce caractère était intégré uniquement à la matrice Y. Il est peu codé, car le processus antéromédial est rarement visible sur les crânes articulés. Il semble définir les sauropodes, car il n'est codé 1 que chez ces derniers.

34. Maxillaire, surface latérale, lame latérale (s'étendant postérieurement de la base du processus dorsal du maxillaire, le long du bord ventral de la fenêtre antéorbitaire) (Galton 1990)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans la matrice U seulement. La lame n'est pas aisément observable sur les spécimens. Elle est bien visible notamment chez *Eoraptor*.

35. Maxillaire, surface latérale, lame latérale, longueur (Galton 1985)

0 courte (longueur antéropostérieure inférieure à deux fois la hauteur)

1 long (longueur antéropostérieure supérieure à deux fois la hauteur)

Ce caractère était présent dans la matrice U uniquement. Il est lié au caractère précédent, mais la lame n'étant déjà pas bien visible sur la plupart des spécimens, son extension l'est encore moins. Qui plus est, on ne sait pas exactement à quoi se rapporte la notion de hauteur. Ce caractère est donc supprimé de la matrice.

38. Maxillaire, surface latérale, arête longitudinale postérieure (Barrett et al. 2005)

0 absente

1 présente

Ce caractère est intégré à la matrice Y seulement. Il s'agissait vraisemblablement d'une autapomorphie de *Lufengosaurus*, mais une arête est également observée sur le spécimen d'Ha Noosi. Ce caractère ne doit pas être confondu avec le caractère 34, qui correspond à une lame qui suit le bord ventral de la fenêtre antéorbitaire, alors qu'ici c'est une arête isolée sur la partie postérieure du maxillaire.

30. Maxillaire, foramens neurovasculaires, disposition en vue latérale (Sereno 1999)

0 linéaire

1 irrégulière

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est non informatif, il a donc été décidé de le supprimer de la matrice.

33. Maxillaire, surface latérale, foramens neurovasculaires, nombre (Sereno 1999)

0 plus de 8

1 entre 5 et 8

Ce caractère était intégré seulement à la matrice U. Le nombre de foramens visibles dépend des spécimens et de la taphonomie, il a donc été décidé de le supprimer de la matrice.

28. Maxillaire, foramens neurovasculaires, foramen le plus postérieur, taille par rapport aux autres foramens de la rangée (Yates & Kitching 2003)

0 pas plus grand

1 clairement plus grand

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est supprimé de la matrice, car il est polymorphique chez certains taxons et trop sujet aux déformations taphonomiques.

29. Maxillaire, foramens neurovasculaires, foramen le plus postérieur, direction d'ouverture (Sereno 1999)

0 postérieure

1 antérieure

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 a été simplifié, car il comprenait à l'origine « antérieure, ventrale ou latérale », et ces états n'ont pas à être regroupés. L'ouverture latérale a été supprimée, car tout foramen ouvert sur la surface du maxillaire s'ouvre latéralement. L'ouverture ventrale a été supprimée, car pour les taxons chez lesquels elle est observée, elle n'est jamais strictement ventrale et est toujours associée à une composante antérieure ou postérieure.

Nasal.

39. Nasal, bord dorsal, forme en vue latérale (Yates 2007b)

0 droit à légèrement convexe

1 concave postérieurement à la narine

Ce caractère est présent dans les matrices Y et P.

40. Nasal, dépression médiane en vue dorsale (Sereno 1999)

0 courte ou absente

1 longue

Ce caractère est intégré aux matrices Y et U. La dépression n'est pas évidente à observer, car elle peut être altérée par la taphonomie.

41. Nasal, processus antérodorsal, base, largeur maximale par rapport à celle de la base du processus antéroventral (Sereno 1999)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère est présent dans les matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu camouflé. Il n'a cependant pas été mesuré, car la différence est généralement bien visible à l'œil nu.

42. Nasal, participation au bord dorsal de la fenêtre antéorbitaire externe (Sereno 1999)

0 absente

1 surplombe la fosse antéorbitaire et forme son bord dorsal

2 surplombe la fosse antéorbitaire de manière importante, dissimulant ainsi le contact lacrymal maxillaire en vue latérale

Ce caractère était intégré à la matrice P uniquement. Il était présenté sous la forme d'un caractère binaire « absent, présent ». Il a été fusionné avec le caractère 43 qui suit, pour en faire un caractère multiétats.

43. Nasal, bord latéral (Sereno 1999)

0 surplombe la fosse antéorbitaire et forme son bord dorsal

1 surplombe la fosse antéorbitaire de manière importante, dissimulant ainsi le contact lacrymal maxillaire dorsal en vue latérale

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U et redondant avec le caractère précédent de la matrice P. Les états de caractère ont été intégrés au caractère 42, et celui-ci est supprimé de la matrice.

44. Nasal, processus postérolatéral, recouvrement du lacrymal (Sereno 1999)

0 absent

1 présent

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U.

45. Nasal, bord postérieur des nasaux conjoints en vue dorsale (Yates 2003)

0 concave ou en forme de W

1 convexe

Ce caractère était intégré à la matrice P uniquement. Il est mal défini et non informatif, car l'état 1 n'est présent que chez *Coloradisaurus*, il est donc supprimé de la matrice.

Lacrymal.

55. Lacrymal, forme par rapport à la fenêtre antéorbitaire (Sereno 1999)

0 ne se plie pas

1 se plie sur la partie postérieure/postérodorsale de la fenêtre antéorbitaire

Ce caractère est issu de la matrice P. Il est non informatif, l'état 0 n'étant présent que chez *Lesothosaurus*, il est donc supprimé de la matrice.

56. Lacrymal, proportions (Rauhut 2003)

0 court et trapu

1 long et fin

Ce caractère était présent seulement dans la matrice Y. L'état 1 constitue une synapomorphie des sauropodomorphes dans la matrice.

60. Lacrymal, branche ventrale (Langer 2004)

0 courte

1 longue, formant environ 75% ou plus de la hauteur préorbitaire maximale du crâne

Ce caractère était intégré à la matrice P seulement. Il est redondant avec le caractère 56, il est donc supprimé de la matrice.

57. Lacrymal, visibilité en vue dorsale (Gauthier 1986)

0 visible

1 pas visible

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il fait ressortir le clade des sauropodes, car ce sont les seuls de l'échantillonnage taxonomique à être codés 1.

58. Lacrymal, branche antérieure, longueur par rapport à celle de la branche ventrale (Galton 1990)

0 plus de la moitié

1 moins de la moitié

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Dans le jeu de données Y, un état 2 « absence des deux branches » était présent. Il a été supprimé, considérant que la branche ventrale du lacrymal n'est jamais absente et que la réduction extrême, voire l'absence, de la branche antérieure, s'intègre dans l'état de caractère 1. En conséquence, le traitement du caractère a été modifié d'ordonné à non ordonné.

Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, mais il n'a pas été mesuré. Pour une version ultérieure de la matrice, nous proposons de découper le caractère en deux, en faisant un premier caractère « présence / absence » de la branche antérieure (qui serait codé absent pour certains sauropodes) et un second caractère sur la longueur des deux branches (non applicable pour les sauropodes en question).

61. Lacrymal, bord postérieur, orientation (Pol et al. 2011)

0 subverticale

1 oblique

Ce caractère est issu de la matrice P. Il se révèle particulièrement intéressant pour les prosauropodes, car les deux états sont représentés. Considérant que le bord postéroventral du lacrymal est oblique et dirigé postérieurement chez tous les taxons, il est préférable de regarder la partie dorsale du bord postérieur de l'os pour pouvoir coder ce caractère.

62. Lacrymal, bord formant l'orbite, orientation (Yates 2007b)

0 incliné fortement antérodorsalement

1 érigé et proche du vertical

Ce caractère était présent dans la matrice Y uniquement. Il est redondant avec le caractère 61, il est donc supprimé de la matrice.

63. Lacrymal, lamelle osseuse faisant la jonction entre les branches antérieure et ventrale (Yates 2007b)

0 absente, exposant le coin postérodorsal de la fenêtre antéorbitaire latéralement

1 présente, dissimulant le coin postérodorsal de la fenêtre antéorbitaire latéralement

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice Y.

Préfrontal.

64. Préfrontal, longueur (Galton 1985)

0 court

1 allongé, équivalent au diamètre antéropostérieur de l'orbite

Ce caractère était intégré dans les trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, pour lequel des mesures ont été nécessaires afin d'observer la distribution des états (Tab.III.12). On remarque en consultant la répartition des valeurs qu'il n'y a pas deux classes préfrontaux courts et allongés, mais plutôt tous les intermédiaires entre ces deux états de caractères (Fig.III.13). Le seul taxon qui ressort est *Melanorosaurus* (NM QR3314), son préfrontal étant particulièrement long et large. Cela dit, la déformation subie par le spécimen a dû grandement affecter les mesures prises. Il est tout à fait logique que son ratio se situe au-dessus des autres, mais la distance avec les dernières valeurs est sans doute moins importante en réalité. La répartition des valeurs n'étant pas intéressante, le caractère 64 est supprimé de la matrice.

Tableau III.12. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 64.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	87	63	80	-	59	-	-	-	-	-	-	44	66	-	79	-	-	-	-	-	63	-	85

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
166	-	62	68	-	72	-	71	-	75	-	-	-	-	-	-	71	-	-	-	52	-	-	

Figure III.13. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 64 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

65. Préfrontal, bord médial, orientation par rapport au plan sagittal en vue dorsale (Pol et al. 2011)

0 parallèle

1 oblique

Ce caractère était présent dans la matrice P uniquement. Le caractère original traitait de l'extension postéromédiale du préfrontal « faible » ou « importante ». Pour éviter une redondance avec le caractère 64 et, surtout, pour rendre le caractère plus compréhensible, celui-ci a été reformulé.

66. Préfrontal, longueur par rapport à la longueur du frontal (Galton 1990)

0 ≤ 80%

1 > 80% et < 100%

2 ≥ 100%

Ce caractère continu était intégré dans la matrice U. Une limite à 75% était proposée. Les ratios mesurés sur 18 spécimens réfutent cette limite à 75%, étant donné qu'il y a des valeurs à 71% (*Leyesaurus*), 73% (*Lesothosaurus*) et 78% (*Sarahsaurus*) (Tab.III.13). Au vu de la répartition des valeurs, une première limite est proposée à 80% au lieu de 75%. Une seconde à 100%. Ainsi, trois classes sont formées, toutes séparées par plus de 10% (Fig.III.14).

Tableau III.13. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 66.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	73	52	60	110	52	-	-	-	-	-	-	-	53	-	95	-	-	-	-	71	94	-	69

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
122	-	52	-	62	114	-	-	-	78	-	-	-	-	-	89	-	-	50	-	-	49	-	

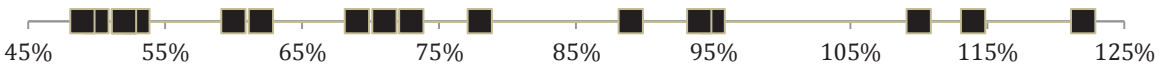


Figure III.14. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 66 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

67. Préfrontal, processus ventral, extension le long du bord postéromédial du lacrymal (Wilson & Sereno 1998)

0 présente

1 absente

Ce caractère est issu de la matrice Y.

68. Préfrontal, largeur transverse maximale par rapport à la largeur transverse maximale du crâne en avant de l'orbite (Galton 1990)

0 ≤ 25%

1 > 25%

Ce caractère continu était présent dans la matrice Y seulement. Le calcul des ratios pour les taxons sur lesquels les deux mesures étaient disponibles a abouti à des pourcentages très proches les uns des autres (Tab.III.14). La répartition des valeurs sur le graphe permet de voir que la limite posée à 25% n'était pas justifiée, car les valeurs sont continues de 18% à 26% (Fig.III.15). Aucune limite possible n'apparaît dans la répartition des valeurs, le caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.14. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 68.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	28	20	22	-	15	-	-	-	-	-	-	15	23	-	20	-	-	-	-	-	20	-	19

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
30	-	21	-	-	26	-	25	-	20	-	-	-	-	-	24	-	-	20	-	-	18	-	

Figure III.15. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 68 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

Frontal.

69. Frontal, processus antérieur, intrusion entre le préfrontal et le nasal (Sereno 1999)

0 absente

1 présente

Ce caractère se trouvait dans les matrices Y et U.

70. Frontal, contribution à la fosse supratemporale (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

Ce caractère était dans les trois matrices, avec des définitions différentes. Pour Y c'était « contribution à la fenêtre supratemporale » alors que pour U et P c'était « fosse supratemporale ». Nous avons ici choisi de garder la deuxième option, car c'est celle qui permet d'avoir le plus de résolution au sein de l'intragroupe.

71. Frontal, bord latéral participant à la marge dorsale de l'orbite, proportion par rapport au diamètre maximal de celle-ci en vue latérale (Galton 1985)

0 ≤ 65%

1 > 65%

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice U. Il s'agit d'un caractère continu, même si les états de caractère originaux étaient « contribution importante » et « faible contribution » du frontal au bord de l'orbite. Les mesures du bord latéral du frontal et du diamètre de l'orbite ont été prises pour un maximum de taxons (Tab.III.15). Il en ressort qu'une limite à 65% peut être proposée, étant donné que c'est la seule valeur à se trouver dans un écart de plus de 10% (Fig.III.16). Elle permet de former un groupe composé d'*Adeopapposaurus*, *Leyesaurus*, *Massospondylus* et *Xixiposaurus*, dont les ratios se situent entre 71% et 86%.

Tableau III.15. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 71.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	55	39	44	-	86	52	-	-	-	-	-	47	57	-	60	-	-	-	-	74	-	-	71

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	50	58	-	55	-	-	-	48	-	-	-	-	56	73	60	45	36	-	46	48	-	

Figure III.16. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 71 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

Pariétal.

98. Pariétaux (Upchurch et al. 2007a)

0 suturés sur la ligne médiane

1 fusionnés sur la ligne médiane

Ce caractère provient de la matrice U. Il est non informatif et dépend du stage ontogénétique du spécimen observé. Il a été décidé de le supprimer de la matrice.

99. Pariétaux, suture avec les frontaux, orientation (Pol et al. 2011)

0 transverse

1 dirigée postérieurement

Ce caractère était intégré à la matrice P. Dans cette matrice, *Anchisaurus* et *Massospondylus* étaient les seuls taxons à posséder l'état 1. L'état du crâne d'*Anchisaurus* ne permet de coder ce caractère avec certitude donc le codage a été modifié pour ?. L'observation directe des crânes de *Massospondylus* a permis de constater que chez la majorité des spécimens la suture est transverse. La seule exception à cela est le spécimen BP/1/5241, où la suture semble dirigée postérieurement (Sues et al. 2004). *Massospondylus* est donc polymorphique. Dans tous les cas, ce caractère est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

Jugal.

74. Jugal, région suborbitaire, extension antéropostérieure (Holtz 1994)

0 longue barre

1 courte plaque

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. Il est codé 1 chez *Coelophysis* et les sauropodes.

76. Jugal, hauteur minimale sous l'orbite par rapport à la distance entre l'extrémité antérieure du jugal et le coin antéroventral de la fenêtre infratemporale (Galton 1985)

0 ≤ 50%

1 > 50%

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. C'est un caractère continu, dont la limite originale était posée à 20%. En calculant les ratios pour 25 taxons, il apparaît que la distribution des valeurs est continue de 7% à 29% (Fig.III.17), la limite à 20% n'a donc pas lieu d'être. Quatre taxons seulement se situent au-dessus de 29%, deux sauropodomorphes basaux et deux sauropodes : *Anchisaurus* (36%), *Jingshanosaurus* (67%), *Shunosaurus* (87%) et *Camarasaurus* (140%) (Tab.III.16). *Anchisaurus* se situant à moins de 10% de 29%, mais à plus de 30% de 67%, il est regroupé avec les valeurs inférieures et une nouvelle limite à 50% est proposée. Les trois ratios au-delà étant tous séparés par plus de 10%, il a été décidé de ne pas poser de limites supplémentaires, afin de ne pas « fabriquer » d'autapomorphie.

Le nouveau codage entraîne donc le regroupement de *Jingshanosaurus* avec certains sauropodes.

Tableau III.16. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 76.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	19	16	19	24	27	36	-	-	-	-	14	-	9	-	19	67	-	-	-	-	24	-	23

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	Pulane	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
24	-	28	7	-	18	-	14	-	19	-	-	-	-	25	25	29	11	140	-	20	87	-	

Figure III.17. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 76 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

77. Jugal, extrémité antérieure, forme en vue latérale (Yates & Kitching 2003)

0 effilée

1 large

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 n'est présent que chez les sauropodes.

78. Jugal et quadratojugal, relation (Yates 2007b)

0 le quadratojugal recouvre la surface latérale du jugal

1 le jugal recouvre la surface latérale du quadratojugal

2 le quadratojugal s'articule avec la surface dorsale du jugal

3 le quadratojugal s'articule avec la surface ventrale du jugal

Ce caractère n'était présent que dans la matrice Y. Il disposait à l'origine de trois états de caractères, les 0, 1 et 3. *Lufengosaurus* présente cependant un quatrième état, qui est que le quadratojugal s'articule avec la surface dorsale du jugal (Barrett et al. 2005 : p. 814). Celui-ci a donc été ajouté.

Postorbitaire.

73. Postorbitaire, processus postérieur, projection médiale par rapport au reste de l'os (Yates 2007b)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice Y. Il est très mal défini et difficile à comprendre, pour cette raison nous avons décidé de le supprimer de la matrice.

79. Postorbitaire, processus ventral, largeur transverse par rapport à la largeur antéropostérieure à mi-diaphyse (Wilson & Sereno 1998)

0 inférieure

1 supérieure ou égale

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il n'est pas ou peu visible sur la plupart des spécimens, l'intérieur de l'orbite étant rarement suffisamment dégagé pour pouvoir mesurer la largeur transverse de la branche ventrale du postorbitaire. En plus de cela, ce caractère est peu informatif (seuls deux taxons sont codés 1), nous décidons donc de le supprimer de la matrice.

---

81. Postorbitaire, processus ventral, axe principal, orientation (Pol et al. 2011)

0 relativement droit

1 nettement recourbé vers l'avant

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice P. Il est très intéressant pour les relations au sein des prosauropodes, car les deux états de caractères sont bien représentés.

---

80. Postorbitaire, processus postérieur, courbure en vue dorsale (Pol et al. 2011)

0 droit

1 concave latéralement

Ce caractère est issu de la matrice P seulement. Deux taxons : *Massopondylus* et *Plateosaurus*, qui sont parmi ceux dont on connaît le plus de spécimens, sont polymorphiques. Il faudrait donc vérifier ce caractère sur d'autres taxons pour lesquels plusieurs crânes sont connus, afin de vérifier sa fiabilité.

---

82. Postorbitaire, bord dorsal, forme en vue latérale (Yates 2007b)

0 droit à légèrement concave, dissimulant la fenêtre supratemporale

1 fortement concave, un net détachement entre les processus antérieur et postérieur rendant la fenêtre supratemporale visible

Ce caractère n'est présent que dans la matrice Y. Comme le précédent, il est très variable chez les sauropodomorphes basaux.

Squamosal.

85. Squamosal, branche ventrale, longueur par rapport à la largeur antéropostérieure maximale de sa base (Sereno 1999)

0 ≤ 4 fois

1 > 4 fois

Ce caractère était intégré aux trois matrices et rédigé dans chacune d'elles avec une limite à 4. Comme il s'agit d'un caractère continu, les mesures ont été prises sur tous les spécimens disponibles, soit 25 taxons. Il apparaît que la répartition est relativement continue, avec tout de même plusieurs écarts, dont un entre 3,7 et 4,5 (Fig.III.18). La limite d'origine à 4 est donc conservée. Elle permet de regrouper *Plateosaurus*, *Coloradisaurus*, *Anchisaurus*, *Pampadromaeus*, *Saturnalia* et *Lesothosaurus*, qui possèdent l'état de caractère 1. *Herrerasaurus* est isolé avec une valeur de 1,0 et *Saturnalia* et *Lesothosaurus* sont isolés, respectivement, à 5,6 et 7,4 (Tab.III.17). D'autres limites ne sont cependant pas proposées, car elles entraîneraient simplement l'apparition d'autapomorphies.

Tableau III.17. Ratios obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 85.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	7,4	1,0	2,5	3,7	3,6	5,0	-	-	-	-	4,8	-	-	-	3,6	2,3	-	-	-	-	2,4	-	2,4

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
3,1	-	2,2	5,0	-	4,5	-	3,3	-	2,3	5,6	-	-	-	2,4	3,2	3,0	1,8	2,7	-	1,8	3,0	-	

Figure III.18. Répartition des valeurs obtenues pour le caractère 85 chez les taxons pour lesquels elle a pu être quantifiée.

86. Squamosal, processus ventral, extrémité distale par rapport à la base du processus (Sereno 1999)

0 large

1 plus fine

Ce caractère est issu de la matrice U seulement.

---

87. Squamosal, contact avec le quadratojugal (Gauthier 1986)

0 présent

1 absent

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il est non informatif, il a donc été supprimé de la matrice.

Quadratojugal.

---

92. Quadratojugal, processus antérieur, longueur (prise à partir de la base) par rapport à celle du processus dorsal (Wilson & Sereno 1998)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

---

93. Quadratojugal, processus antérieur, extrémité, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 effilée

1 large dorsoventralement

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 n'est présent que chez les sauropodes.

---

94. Quadratojugal, angle entre les processus antérieur et dorsal (Yates 2003)

0 proche de 90 degrés

1 proche de 0 degré, processus quasiment parallèles

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est non informatif, car l'état 1 n'est présent que chez *Coloradisaurus*, dont le quadratojugal a par ailleurs sans doute été déformé. Dans la matrice Y, *Lufengosaurus* et *Plateosaurus* étaient également codés 1. L'étude directe du matériel de *Lufengosaurus* (Allain, com. pers.) et de *Plateosaurus* a entraîné un changement de codage pour ces deux taxons.

95. Quadratojugal, extension postéroventrale (Yates & Kitching 2003)

0 développée

1 réduite

Ce caractère était intégré seulement à la matrice U.

Carré.

88. Carré, foramen, position (Rauhut 2003)

0 en contact avec la suture carré-quadratojugal

1 complètement entouré par le carré

2 en contact avec la suture carré-squamosal

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. La majorité des sauropodomorphes basaux possèdent l'état 0. Les sauropodes possèdent l'état 2.

89. Carré, processus ptérygoïde, base, hauteur par rapport à la hauteur totale de l'os (Yates 2003)

0 ≤ 70%

1 > 70%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices. Dans les trois cas, la limite des états de caractère était donnée à 70%. Le ratio n'a pu être mesuré que sur un nombre réduit de spécimens, pour lesquels le résultat était toujours inférieur à 70%. Les valeurs calculées vont de 48% (*Shunosaurus*) à 66% (*Plateosaurus*) (Tab.III.18). Aucun écart de 10% ou plus n'est observé dans cet intervalle (Fig.III.19). Le caractère a été conservé, car certains taxons, comme *Adeopapposaurus* et *Panphagia*, possèdent l'état 1. Malheureusement, les pourcentages obtenus pour ces taxons n'ont pas été conservés.

Tableau III.18. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 89.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	53	63	-	-	-	-	-	-	-	-	65	-	-	-	65	-	60	-	-	-	-	-	63

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
55	-	-	-	-	66	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	56	-	54	48	63	

Figure III.19. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 89 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

90. Carré, fosse (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère est issu seulement la matrice Y. Il a été reformulé afin d'en simplifier la rédaction et la compréhension. L'état 0 a été laissé tel quel. L'état 1 en revanche, était à l'origine subdivisé en deux états, qui décrivaient l'extension de la fosse chez les sauropodes. Le traitement du caractère était ordonné et a été changé en non ordonné.

91. Carré, tête, surface latérale, visibilité (Sereno et al. 1993)

0 couverte par la paroi latérale du squamosal

1 exposée

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Il est non informatif, donc supprimé de la matrice.

Vomer.

116. Vomer, longueur par rapport à la longueur totale du crâne (Yates 2007b)

0 ≤ 25%

1 > 25%

Ce caractère était intégré uniquement à la matrice Y. Il s'agit d'un caractère continu, et il est très peu codé. Les ratios ont pu être calculés pour 9 taxons seulement, car les vomers sont rarement entièrement visibles (Tab.III.19). Citons par exemple le cas de *Massospondylus*, pour lequel sur cinq crânes étudiés, un seul avait le palais préservé et dégagé (BP/1/4779). Malgré cela, la partie antérieure des vomers n'était pas accessible à cause de la superposition de la mandibule (Sues et al. 2004 : fig.3B). La mesure n'a donc pas pu être prise pour *Massospondylus*. Les valeurs s'étendent de 17% pour *Adeopapposaurus* à 38% chez *Melanorosaurus* (Fig.III.20). Elles sont disposées de manière continue, et une limite à 25% ne semble pas appropriée, car même avec un faible échantillonnage,

on trouve une valeur à 24% et une autre à 28%. Pour cela, et en l'absence d'une nouvelle limite à proposer, il a été décidé de supprimer ce caractère.

Tableau III.19. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 116.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	18	28	-	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38	-	23	-	-	-	-	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
38	-	-	-	-	31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24	22	-	-	-	-	

Figure III.20. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 116 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

Palatin.

118. Palatin, surface articulaire avec le maxillaire, localisation (Wilson & Sereno 1998)

0 le long du bord latéral de l'os

1 à l'extrémité d'un étroit processus antérolatéral du fait de l'absence de processus postérolatéral

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Une manière plus simple de le formuler pourrait être « présence / absence » d'un processus postérolatéral. Il est très peu codé et difficilement observable, il est donc supprimé de la matrice.

119. Palatin, extension latérale, longueur antéropostérieure par rapport à celle de l'extension médiale (Pol et al. 2011)

0 ≥ 50%

1 < 50%

Ce caractère provient uniquement de la matrice P. C'est un caractère continu, mais il n'a malheureusement pas pu être mesuré, car mis à part sur deux ou trois spécimens, l'extension

latérale du palatin n'est presque jamais visible. Il n'est codé que chez cinq taxons, mais a tout de même été laissé dans la matrice.

---

120. Palatin, surface ventrale, tubercule central (Yates 2007b)

0 absent

1 présent

Ce caractère est issu de la matrice Y seulement.

---

121. Palatin, articulation avec l'ectoptérygoïde (Pol et al. 2011)

0 absente, os séparés par le ptérygoïde

1 présente

Ce caractère était présent dans la matrice P.

Ectoptérygoïde.

---

122. Ectoptérygoïde, surface ventrale, fosse pneumatique (Sereno et al. 1996)

0 présente

1 absente

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il est non informatif et trop peu codé, il est donc supprimé.

---

123. Ectoptérygoïde, processus jugal, forme (Yates 2003)

0 légèrement recourbé

1 fortement recourbé et en forme de crochet

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Comme le précédent, il est non informatif et très peu codé, il est donc supprimé.

---

124. Ectoptérygoïde, relation avec le ptérygoïde (Sereno et al. 1993)

0 ectoptérygoïde recouvrant la surface ventrale du ptérygoïde

1 ptérygoïde recouvrant la surface ventrale de l'ectoptérygoïde

Ce caractère était présent dans la matrice Y uniquement. Il est non informatif et très peu renseigné, il est donc supprimé de la matrice.

Ptérygoïde.

---

117. Ptérygoïde, processus médial, forme (Wilson & Sereno 1998) [ordonné]

0 absent

1 plat et émoussé à l'extrémité

2 recourbé et pointu

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Pour ses prochaines utilisations, nous proposons de le découper en deux caractères : « absent / présent » et « plat et large / recourbé et pointu ».

Boîte crânienne.

---

106. Boîte crânienne, plancher, disposition en vue latérale (Galton 1990)

0 plutôt droit avec les tubercules basaux et le rostre du parasphénoïde alignés

1 incliné avec les tubercules basaux plus dorsaux que le rostre du parasphénoïde

2 incliné avec les tubercules basaux plus ventraux que le rostre du parasphénoïde

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Sa rédaction a été simplifiée en ne gardant comme points de référence que les tubercules basaux et le rostre du parasphénoïde, et en ôtant les processus basiptérygoïdes. Cette modification a pu être faite, car elle n'affecte pas le codage du caractère.

---

112. Boîte crânienne, tubercules basaux, extrémité, ossification (Yates & Kitching 2003)

0 complète, le basioccipital et le parabasisphénoïde forment un seul tubercule rugueux

1 absente, le basioccipital forme une plateforme d'os pas complètement ossifié, orientée ventralement et qui jouxte une cloison également peu ossifiée du parabasisphénoïde, orientée postérieurement

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. Il est peu informatif et pas assez précis au regard de l'ontogénie, notamment. Il est donc supprimé de la matrice.

107. Boîte crânienne, tubercules basaux, disposition en vue postérieure (Yates & Kitching 2003)

0 composante basisphénoïde non visible, car antérieure à celle du basioccipital

1 composante basisphénoïde visible, car antérolatérale à celle du basioccipital

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

109. Boîte crânienne, tubercules basaux, surface ventrale, fosse (Yates 2003)

0 absente

1 présente, enclavée dans le basisphénoïde antérieurement et le basioccipital postérieurement

2 présente et ouverte postérieurement

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il a été simplifié et reformulé, mais les trois états originaux ont été conservés.

101. Boîte crânienne, veine cérébrale moyenne, foramen pour sa sortie, position (Yates 2003)

0 entre le supraoccipital et le pariétal

1 sur le supraoccipital

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il est intéressant, car les deux états de caractère sont représentés chez les prosauropodes.

115. Boîte crânienne, veine cérébrale moyenne, sortie (Rauhut 2003)

0 par le foramen trigéminal

1 par un autre foramen situé antérodorsalement au foramen trigéminal

Ce caractère était dans la matrice Y seulement. Il est redondant avec le caractère 113, il est donc supprimé de la matrice.

102. Boîte crânienne, fenêtre post-pariétale impaire entre le supraoccipital et les pariétaux (Yates 2003)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les trois matrices. La fenêtre post-pariétale est aussi appelée fontanelle.

Supraoccipital.

103. Supraoccipital, hauteur par rapport à sa largeur en vue postérieure (Yates 2003)

0 ≤ 85%

1 > 85% et < 100%

2 ≥ 100%

Ce caractère continu était intégré aux trois matrices. Il n'était pas réellement présenté comme un caractère continu, car les états originaux étaient « diamond-shape, at least as high as wide » et « semilunate and wider than high ». Les considérations de forme ont été supprimées, car jugées trop subjectives et, surtout, non adaptées à intégrer la grande diversité de formes observée chez les sauropodomorphes (cf. chapitre II : fig.II.20). Le pourcentage de la hauteur sur la largeur permet de s'affranchir de cette diversité pour ne considérer que les proportions. Il a été calculé chez 18 taxons (Tab.III.20). Le graphe de répartition des valeurs montre deux regroupements en dessous de 100% et deux points au-delà de 100% (Fig.III.21). La limite à 100% proposée dans le caractère original est donc retenue, et une seconde limite à 85% est mise en place. Elles permettent de regrouper *Lufengosaurus* (92%), *Melanorosaurus* (93%) et *Shunosaurus* (91%). Le spécimen d'Ha Noosi (105%), *Plateosaurus* (118%) et *Riojasaurus* (105%) sont laissés ensemble dans un même groupe.

Tableau III.20. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 103.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	80	59	-	-	76	41	-	-	-	-	63	-	-	-	105	67	65	-	-	-	92	-	81

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
93	-	50	-	72	118	-	105	-	41	-	-	-	55	-	-	-	-	75	-	47	91	-	

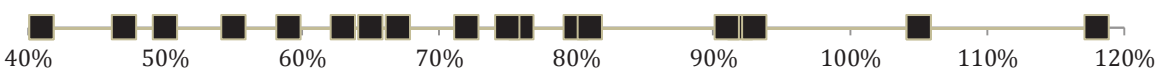


Figure III.21. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 103 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

104. Supraoccipital, orientation (Galton & Upchurch 2004)

0 vertical à légèrement incliné

1 fortement incliné

Ce caractère est issu des matrices Y et U.

Processus paroccipital.

105. Processus paroccipital, orientation en vue postérieure (Rauhut 2003)

0 horizontale ou dorsale

1 ventrale

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P.

114. Processus paroccipital, orientation en vue dorsale (Wilson 2002)

0 postérolatérale

1 latérale

Ce caractère est issu de la matrice Y. L'état 1 n'est présent que chez les sauropodes.

Basisphénoïde.

108. Basisphénoïde, processus basiptérygoïdes, longueur (du bord ventral du parasphénoïde à l'extrémité distale des processus) par rapport à la hauteur de la boîte crânienne (du bord ventral du parasphénoïde au bord dorsal du supraoccipital) (Benton et al. 2000)

0 inférieure

1 supérieure

Ce caractère était présent dans les trois matrices. C'est un caractère continu dissimulé, les mesures ont donc été prises sur les quelques spécimens pour lesquels la boîte crânienne était suffisamment bien dégagée et préservée (Tab.III.21). Il apparaît que les six pourcentages calculés sont disposés de manière régulière entre 19% et 47% (Fig.III.22). L'échantillonnage est trop réduit et la suite trop continue pour que l'on puisse proposer une nouvelle limite. Par ailleurs, il est possible que le caractère ait été mal compris, car aucun ratio n'avoisine 100%, qui est pourtant la limité fixée dans le caractère original. Pour ces raisons, ce caractère est supprimé de la matrice.

Tableau III.21. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 108.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-	19	-	-	-	-	-	25	-	-	-	-	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	-	-	-	30	-	-	-	30	21	-	-	47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Figure III.22. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 108 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

110. Basisphénoïde, processus basiptérygoïdes, extrémités proximales (Galton 1990)

0 séparées

1 reliées par une cloison transversale

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

Prootique.

113. Prootique, veine cérébrale moyenne, encoche pour sa sortie visible postérieurement à l'ouverture pour le nerf crânien V en vue dorsale (Galton 1976)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient de la matrice U seulement. Il est très peu codé, mais reste néanmoins informatif.

Parasphénoïde.

111. Parasphénoïde, processus cultriforme, hauteur maximale par rapport à sa largeur transverse maximale (Yates 2003)

0 nettement supérieure

1 subégale

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

Mandibule.

137. Mandibule, articulation de la mâchoire, position par rapport au point le plus bas du bord dorsal du dentaire (Sereno 1999)

0 au même niveau

1 plus basse

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

138. Mandibule, joint intramandibulaire (Sereno & Novas 1992)

0 absent

1 présent

Ce caractère provient de la matrice P seulement. L'état de caractère 1 n'est présent que chez les théropodes, il a donc été décidé de supprimer ce caractère.

Fenêtre mandibulaire externe.

130. Fenêtre mandibulaire externe (Upchurch 1998)

0 présente

1 absente

Ce caractère provient seulement de la matrice U. L'état 1 est présent chez les sauropodes, sauf *Shunosaurus*.

132. Fenêtre mandibulaire externe, longueur par rapport à la longueur de la mandibule (Upchurch 1995)

0 ≥ 10%

1 < 10%

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Dans la matrice U, l'état 0 était « ≥ 10% et ≤ 15% » et l'état 1 était « ≤ 5% ». Étant continu, ce caractère a été mesuré chez 15 taxons. Les valeurs s'étendent de 7% (*Mussaurus* et *Riojasaurus*) à 28% (*Pampadromaeus*) (Tab.III.22). La limite à 10% n'a pas lieu d'être, car plusieurs spécimens se situent sur et autour de cette valeur. Aucun écart suffisant n'est constaté pour poser une nouvelle limite (Fig.III.23), le caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.22. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 132.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	9	26	11	-	12	-	-	-	-	-	20	15	10	-	10	-	-	-	-	-	-	-	14

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	7	28	15	12	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-	

Figure III.23. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 132 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

Dentaire.

125. Dentaire, hauteur à mi-diaphyse par rapport à sa longueur (Benton et al. 2000)

0 ≤ 20%

1 > 20%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. C'est un caractère continu, pour lequel les mesures ont pu être prises sur 28 taxons (Tab.III.23). Elles apparaissent continues de 11% (*Leyesaurus*) à 32%

(*Camarasaurus*) avec, au plus, des écarts de 4% (Fig.III.24). Il n'y a pas de classes suffisamment isolées pour pouvoir former deux états de caractère, le caractère est donc supprimé.

Tableau III.23. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 125.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	14	13	12	-	20	21	-	-	-	-	23	17	15	-	12	20	-	-	-	11	-	-	27

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
12	-	21	12	13	22	-	13	-	17	-	-	-	19	14	13	15	28	32	-	27	17	19	

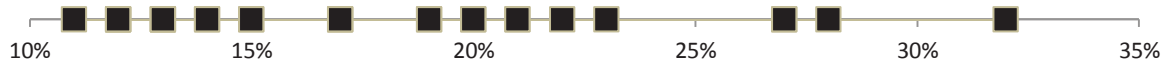


Figure III.24. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 125 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

127. Dentaire, extrémité antérieure, bord ventral en vue latérale (Sereno 1999)

0 droit

1 courbé ventralement

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

128. Dentaire, extrémité antérieure, expansion dorsoventrale (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré dans les matrices Y et P. L'état 1 est présent chez les sauropodes et *Lamplughsaura*.

126. Dentaire, extrémité antérieure, hauteur par rapport à celle de la partie postérieure (Upchurch & Barrett 2000)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère provient de la matrice U seulement. Il est redondant avec le caractère 128, il est donc supprimé de la matrice.

129. Dentaire, surface latérale, crête (Paul 1984)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les matrices U et P.

Splénial.

131. Splénial, foramen splénial (Rauhut 2003) [ordonné]

0 absent

1 présent et fermé

2 présent et ouvert antérieurement

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. Pour les prochaines utilisations de la matrice, nous proposons de diviser ce caractère en deux : « absent / présent » et « fermé / ouvert antérieurement ».

Articulaire.

133. Articulaire, processus rétroarticulaire, forme en vues latérale et dorsale (Yates 2003)

0 ne s'affine pas postérieurement

1 s'affine postérieurement

Ce caractère provient de la matrice P uniquement. Les théropodes et les sauropodes ont l'état 0.

135. Articulaire, processus rétroarticulaire, longueur par rapport à la hauteur de la mandibule sous la cavité glénoïde (Yates 2003)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il a été mesuré sur quelques spécimens afin de confirmer les codages concernés, mais il est généralement relativement facile à coder à l'œil nu. Étant donné la petite taille des processus rétroarticulaires en général, on estime qu'en dessous d'un centimètre de différence, les valeurs sont égales.

134. Articulaire, processus médial pyramidal au niveau de la cavité glénoïde (Yates 2003)

0 présent

1 absent

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U.

136. Articulaire, décrochement médial marqué derrière la cavité glénoïde en vue dorsale (Yates & Kitching 2003)

0 absent

1 présent

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est très mal formulé et il n'a pas été possible de déterminer exactement à quelle structure il se réfère, il est donc supprimé de la matrice.

Dentition.

156. Dentition, mâchoires supérieure et inférieure, quart antérieur de la surface portant les dents, couronnes, hauteur par rapport à celles des dents plus postérieures (Gauthier 1986)

0 approximativement équivalente

1 significativement plus haute

Ce caractère provient seulement de la matrice P. Il est mal défini, car bon nombre de sauropodomorphes basaux ont les dents de la partie antérieure de la mâchoire plus haute que celles de l'extrémité postérieure, mais on ne peut pas déterminer à partir de quel moment cela devient significatif. Pour cela, il a été décidé de supprimer ce caractère de la matrice.

139. Dentition, dents prémaxillaires, nombre (Galton 1990)

0 quatre

1 plus de quatre

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Au sein des sauropodomorphes, l'état 1 n'est présent que chez *Aardonyx*, le spécimen d'Ha Noosi et *Plateosaurus*.

10. Dentition, dents prémaxillaires, maxillaires et dentaires, plaques latérales, position par rapport à la face labiale des dents (Upchurch 1995)

0 accolées

1 séparées

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Les sauropodes sont les seuls taxons à posséder l'état de caractère 1.

146. Dentition, dents maxillaires, couronne, orientation (Gauthier 1986)

0 verticale

1 projetée vers l'extérieur

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez les sauropodes, ainsi qu'*Anchisaurus* et *Mussaurus*.

140. Dentition, dents dentaires, nombre chez les adultes (Wilson & Sereno 1998)

0 < 18

1 ≥ 18

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il apparaît non informatif, il est donc supprimé de la matrice. Nous proposons néanmoins ci-dessous son équivalent, avec pour référence les dents maxillaires (qui sont généralement plus souvent conservées, ou du moins accessibles).

140. Dentition, dents maxillaires, nombre chez les adultes

0 ≥ 20

1 < 20 et > 15

2 ≤ 15

Ce caractère n'était dans aucune matrice et a été ajouté dans une tentative pour remplacer le caractère précédent. L'observation de la répartition des valeurs chez 22 taxons a révélé trois à quatre regroupements (Fig.III.25). En effet, *Apatosaurus*, *Camarasaurus* (8) et *Anchisaurus* et *Omeisaurus* (11) sont isolés d'un côté du graphe. Il y a ensuite un groupe qui s'étend de 15 à 20, puis un autre de 22 à 24 et le spécimen d'Ha Noosi à 27 (Tab.III.24). Pour ne pas isoler ce dernier, il a été décidé de poser deux limites : une à 15 et une à 20. Elle permet de regrouper sept taxons à l'état 0, dont *Massopondylus* (22), *Plateosaurus* (24) et le spécimen d'Ha Noosi. Également un bloc de taxons qui a l'état de caractère 1 entre 15 et 20, et enfin trois sauropodes et *Anchisaurus* dans l'état 2.

Tableau III.24. Nombre de dents pour les taxons sur lesquels elles étaient préservées pour le caractère 140.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	15	18	24	-	15	11	-	-	-	-	23	23	17	-	27	16	-	-	-	-	19	-	22

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
19	-	-	22	-	24	-	23	-	16	-	-	-	-	-	-	15	8	8	-	11	20	-	

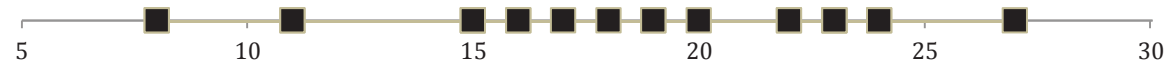


Figure III.25. Répartition des chiffres obtenus pour le caractère 140 chez les taxons pour lesquels il a pu être compté.

144. Dentition, dents maxillaires et dentaires, couronne, surfaces labiale et linguale (Langer 2004)

0 également convexes

1 portant une éminence basse

Ce caractère est issu uniquement de la matrice P. Il est non informatif, donc supprimé de la matrice.

145. Dentition, dents maxillaires et dentaires, denticules, distribution (Wilson 2002)

0 présents à la fois sur les carènes mésiale et distale

1 absents sur la carène distale

2 absents sur les deux carènes

Ce caractère était présent dans la matrice Y. L'état 2 n'est présent que chez certains sauropodes, *Jingshanosaurus* et *Yunnanosaurus*. Dans ces cas-là, les caractères 151 et 155 doivent être codés non applicables. Dans le jeu de données Y, *Melanorosaurus* était également codé 2. Cependant, l'observation en détails du spécimen a permis de mettre en évidence des denticules sur certaines dents portées par la partie postérieure du maxillaire droit, le codage a donc été modifié pour 0.

---

151. Dentition, dents maxillaires et dentaires, denticules, orientation par rapport à l'axe apicobasal de la dent (Benton et al. 2000)

0 disposés en angle droit

1 dirigés vers la partie apicale selon un angle de 45 degrés

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état de caractère 0 n'est présent que chez *Eoraptor* et certains extragroupes.

---

141. Dentition, dents dentaires, première dent, position par rapport à la symphyse (Sereno 1999)

0 adjacente

1 espacée par l'équivalent d'une dent environ

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

---

142. Dentition, dents dentaires, couronne, orientation (Gauthier 1986)

0 verticale

1 projetée vers l'extérieur

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

---

143. Dentition, dents dentaires, dents postérieures, insérées médialement avec une épaisse émargination buccale (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Il est redondant avec le caractère 129, il est donc supprimé.

147. Dentition, disposition des dents sur la mâchoire (Galton 1985)

0 couronnes séparées par un espace

1 chevauchement des couronnes, la partie distolinguale d'une dent recouvrant la partie mésiolabiale de la suivante

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est redondant avec le caractère 158, il est donc supprimé.

148. Dentition, émail, surface (Wilson & Sereno 1998)

0 lisse

1 chagrinée

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

149. Dentition, couronnes, constriction basale (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Les extragroupes, excepté *Lesothosaurus*, présentent l'état 0.

150. Dentition, facettes d'usure occlusales (Wilson & Sereno 1998)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez un extragroupe (*Lesothosaurus*) et les sauropodes.

152. Dentition, couronnes, axe apicobasal, orientation (Gauthier 1986)

0 recourbé distalement

1 droit

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

153. Dentition, concavité linguale (Upchurch 1995)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré aux trois matrices. L'état 1 est présent chez les sauropodes, *Lamplughsaura*, *Leonerasaurus* et *Yunnanosaurus*.

154. Dentition, sillons labiaux longitudinaux (Upchurch 1998)

0 absents

1 présents

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez les sauropodes (sauf *Tazoudasaurus*) et *Yunnanosaurus*.

155. Dentition, dents maxillaires et dentaires, denticules, distribution sur les carènes mésiale et distale (Yates 2003)

0 étendus sur la majorité de la longueur de la couronne

1 limités à la moitié apicale de la couronne

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

157. Dentition, couronnes, largeur maximale, localisation (Pol et al. 2011)

0 à la base

1 à mi-hauteur

Ce caractère était présent dans la matrice P uniquement.

158. Dentition, couronnes adjacentes (Wilson & Sereno 1998)

0 pas de contact

1 contact

Ce caractère provient uniquement de la matrice U. L'état 0 est présent chez certains extragroupes et *Eoraptor*.

Cervicales

160. Atlas, arc neural, surface dorsale, fosse peu profonde dirigée bordée latéralement par une fine crête (Yates & Kitching 2003)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U.

161. Atlas, intercentrum, longueur par rapport à la longueur de l'intercentrum de l'axis (Yates & Kitching 2003)

0 supérieure

1 inférieure

Ce caractère était présent dans la matrice Y seulement. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

165. Axis, intercentrum, face articulaire pour l'atlas, forme (Gauthier 1986)

0 en forme de selle, antéropostérieurement concave et latéromédialement convexe

1 concave, avec un bord latéral recourbé

Ce caractère est issu de la matrice P seulement. Il est non informatif, il est donc supprimé.

167. Axis, intercentrum, largeur par rapport à la largeur du centrum (Sereno 1999)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était présent dans la matrice Y seulement.

162. Axis, prézygapophyses, position (Yates & Kitching 2003)

0 sur la surface antérolatérale de l'arc neural

1 montés sur des pédicelles projetés antérieurement

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est constant, il est donc supprimé de la matrice.

163. Axis, postzygapophyses, extrémité postérieure, localisation par rapport à la face postérieure du centrum (Sereno 1999)

0 antérieure

1 postérieure ou au même niveau

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

166. Axis, prézygapophyses et postzygapophyses, position par rapport à l'axe médian (Yates & Kitching 2003)

0 équidistantes

1 postzygapophyses plus éloignées

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice P. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

164. Axis, centrum, longueur par rapport à sa hauteur postérieure (Upchurch 1993)

0 < 3 fois

1 ≥ 3 fois

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu, il n'est donc pas possible d'établir une limite sans avoir, au préalable, consulté la répartition des valeurs. Le ratio de la longueur du centrum sur sa hauteur postérieure a été calculé pour les 23 taxons pour lesquels c'était possible (Tab.III.25). Le graphe de répartition des valeurs montre des valeurs qui se suivent sans réel intervalle de 1,6 (*Lamplughsaura*) à 3,9 (*Leyesaurus*), la limite originale à 3 n'est donc pas justifiée (Fig.III.26). Le seul point isolé correspond au spécimen d'Ha Noosi (5,2), qui est sans doute aussi loin de la dernière valeur à cause de la taphonomie, le centrum de son axis étant particulièrement compressé dorsoventralement. Si l'on prend en compte l'estimation de hauteur réelle de l'axis pour calculer son nouveau rapport d'allongement en s'affranchissant de la déformation, le rapport tombe à 3,6, dans l'étendue des autres valeurs (cf. chapitre II : p. 130).

Les valeurs obtenues pour ce caractère sont trop continues pour pouvoir proposer une nouvelle limite, le caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.25. Ratios obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 164.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
2,3	1,8	2,0	1,7	-	3,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,2	2,4	1,6	-	-	3,9	1,9	-	3,5

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
2,1	-	-	-	-	3,4	-	3,1	2,9	2,6	-	-	-	-	2,5	2,6	2,4	-	1,9	-	2,9	2,4	1,9	

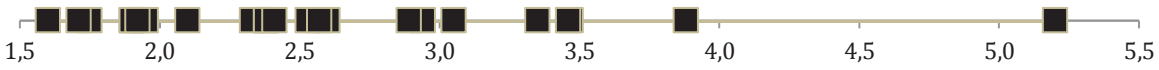


Figure III.26. Répartition des ratios obtenus pour le caractère 164 chez les taxons pour lesquels il a pu être calculé.

159. Vertèbres cervicales, nombre (Wilson & Sereno 1998) [ordonné]

0 9

1 10

2 11

3 12 ou plus

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Les états de caractère, à l'origine 0 « 8 ou moins », 1 « 9-10 », 2 « 12-13 », et 3 « 13 ou plus », ont été modifiés après avoir compté le nombre de cervicales chez 20 taxons. Par exemple, *Adeopapposaurus* possède 11 cervicales, et ne pouvait donc pas être codé dans le caractère d'origine. Pratiquement tous les prosauropodes ont dix cervicales.

184. Vertèbres cervicales, centrum, dépression latérale (Gauthier 1986) [ordonné]

0 peu marquée

1 bien définie avec un bord antérieur prononcé

2 bien définie et formant un pleurocoele

Ce caractère est issu de la matrice P seulement. Il est informatif seulement pour les sauropodes. D'autres caractères visent déjà à éclaircir les relations dans ce groupe et, comme il est question avant tout d'élucider les relations au sein des sauropodomorphes ou des prosauropodes, celui-ci est supprimé de la matrice.

191. Vertèbres cervicales, pleurocoele, arête oblique le divisant (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient uniquement de la matrice Y. Il est non informatif, il est donc supprimé.

169. Vertèbres cervicales, centrum, parapophyses, excavation dorsale (Upchurch 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Il est non informatif, donc supprimé de la matrice.

190. Vertèbres cervicales, arc neural, lames, développement (Wilson & Sereno 1998)

0 peu développées et basses

1 bien développées et hautes

Ce caractère était intégré uniquement à la matrice Y. Le codage 1 se trouve chez les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*.

181. Vertèbres cervicales, arc neural, surface antérieure des pédicelles, fosse centroprézygapophysaire (Pol et al. 2011)

0 absente

1 présente

Ce caractère est issu de la matrice P seulement. Le caractère original possédait trois états : « absent or poorly defined », « small but well delimited » et « deep ». Ils ont été simplifiés en deux états.

182. Vertèbres cervicales, arc neural, constriction infrapostzygapophysaire (Pol et al. 2011) [ordonné]

0 absente

1 naissante

2 marquée

Ce caractère provient de la matrice P uniquement. Il est mal défini et pas évident à comprendre, pour cela il est supprimé de la matrice.

---

174. Vertèbres cervicales, postzygapophyses, surface dorsale, épipophyses (Novas 1996)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. Il est non informatif (l'état 0 est seulement chez *Marasuchus*), car la présence d'épipophyses sur les cervicales est une synapomorphie des Dinosauria. Il est néanmoins gardé dans la matrice, car plusieurs caractères ci-dessous portent sur les épipophyses.

---

183. Vertèbres cervicales, cervicales postérieures (C9-C10), épipophyses (Gauthier 1986)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère était présent seulement dans la matrice P. Il est redondant avec le 174, il est donc supprimé.

---

175. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), épipophyses, extrémité distale (Yates & Kitching 2003)

0 peu visible et basse

1 bien découpée et haute, ne se projetant pas postérieurement à la postzygapophyse

2 bien découpée et haute, se projetant postérieurement à la postzygapophyse

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il possède à l'origine deux états de caractère, dont un, « with a free pointed tip » a ici été découpé en états 1 et 2, grâce à la fusion avec le caractère 176. Cela permet de coder séparément *Herrerasaurus*, qui présente bien une épipophyse avec une extrémité distale bien découpée, mais qui se projette postérieurement à la postzygapophyse, contrairement à ce qui est observé chez les autres taxons.

---

176. Vertèbres cervicales, épipophyses, position (Sereno et al. 1993)

0 accolées sur toute leur longueur aux postzygapophyses

1 surplombant le bord postérieur des postzygapophyses au moins sur certaines cervicales

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Pour éviter toute redondance avec le caractère 175, il a été fusionné avec ce dernier. Il est donc supprimé de la matrice.

---

168. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, longueur par rapport à la longueur du centrum de l'axis (Sereno 1999)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. Il n'est codé 0 que chez *Marasuchus* et *Lesothosaurus*, il s'agit d'un caractère de saurischien.

---

170. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, compression latérale (Upchurch 1998)

0 absente (hauteur postérieure ≤ à la largeur postérieure du centrum)

1 présente (hauteur postérieure > à la largeur postérieure du centrum)

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, étant donné que les mesures pourraient être prises pour appuyer le codage. En l'occurrence, la compression est généralement bien visible à l'œil nu. L'état 1 est présent chez certains sauropodes.

---

171. Vertèbres cervicales, C5, centrum, longueur par rapport à la hauteur de sa face antérieure (Sereno 1999) [ordonné]

0 ≤ 3,1

1 > 3,1 et < 4

2 ≥ 4

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Le caractère original se situait sur les vertèbres cervicales 3 à 5. Nous l'avons réduit à la C5 afin que le ratio mesuré soit toujours pris sur la même vertèbre, et parce que la C5 est généralement la vertèbre la plus longue de la série cervicale chez les prosauropodes.

Les limites d'origine étaient 2,5 et 4 dans la matrice Y, 3 dans celle de U et 3 et 4 pour P. Le caractère étant continu, nous avons mesuré les ratios de la longueur sur la hauteur de la face antérieure de la vertèbre chez 21 taxons (Tab.III.26). La répartition des valeurs sur un graphe nous permet d'observer trois regroupements (Fig.III.27). Le premier s'étend de 1,6 (*Lesothosaurus*) à 3,1 (*Riojasaurus* et

Ruehleia). Le second, bien plus réduit, de 3,5 (*Plateosaurus*) à 3,9 (*Camarasaurus*). Le dernier regroupe 4,6 (*Adeopapposaurus* et *Coloradisaurus*), 4,9 (*Omeisaurus*) et 5,1 (le spécimen d'Ha Noosi). Sur la base de ces trois classes, nous avons choisi de conserver la limite à 4 et mettre la seconde à 3,1 plutôt que 3. Pour le spécimen d'Ha Noosi, il a été jugé plus judicieux de l'intégrer à la matrice en prenant en compte la hauteur estimée de la C5, plutôt que sa hauteur déformée. Celle-ci permet d'obtenir un nouveau ratio de 3,5, qui correspond cette fois à l'état 1.

Tableau III.26. Ratios obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 171.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
2,4	1,6	1,8	2,2	-	4,6	-	-	-	-	-	4,6	-	2,3	-	5,1	-	2,0	3,6	-	3,6	2,3	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
2,5	-	2,9	-	2,7	3,5	-	3,1	3,1	3,7	-	-	-	-	-	-	-	-	3,9	-	4,9	-	-	

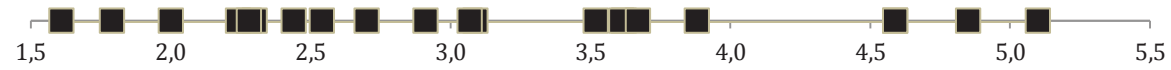


Figure III.27. Répartition des ratios obtenus pour le caractère 171 chez les taxons pour lesquels il a pu être calculé.

172. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, quille ventrale (Upchurch 1998)

0 présente

1 absente

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

179. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, face articulaire antérieure, forme (Gauthier 1986)

0 concave

1 convexe

Ce caractère était intégré dans les trois matrices. Le caractère original avait trois états de caractère, car *Melanorosaurus* possédait l'état intermédiaire « plate ». L'étude des cervicales des différents spécimens a révélé que NM QR3314 était trop abîmé et trop mal dégagé pour pouvoir le coder, et

que NM QR1551 avait en réalité des faces articulaires concaves. L'état de caractère intermédiaire a donc été enlevé, et le traitement du caractère a été changé d'ordonné à non ordonné.

---

213. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), système de lames centrodiapophysaires (Galton 1990)

0 absent

1 présent

Ce caractère provient de la matrice U uniquement.

---

186. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), centrum, longueur par rapport à la longueur du centrum de l'axis (Gauthier 1986)

0 inférieure ou subégale

1 supérieure

Ce caractère est issu de la matrice Y seulement.

---

173. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), arc neural, hauteur par rapport à la hauteur de la face postérieure du centrum (Yates 2007b)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. Il n'a été mesuré que dans les cas les plus ambigus, car généralement la différence de hauteur entre l'arc neural et le centrum est visible à l'œil nu.

---

178. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), arc neural, lame postzygodiapophysaire (Yates 2003)

0 présente

1 absente

Ce caractère était dans les matrices Y et P. Dans le cas de *Ruehleia*, les lames postzygodiapophysaires sont absentes de C6 et C7, et apparaissent sur C8. Le taxon a donc été codé 1.

187. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), épine neurale, projection antérodorsale (Yates 2007b)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient de la matrice Y seulement.

188. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), épine neurale, longueur antéropostérieure par rapport à deux fois la hauteur (Yates 2007b)

0 inférieure

1 supérieure

Ce caractère est issu de la matrice Y.

180. Vertèbres cervicales, cervicales postérieures (C9-C10), épine neurale, augmentation de la largeur transverse par rapport aux cervicales moyennes (C6-C8) (Pol et al. 2011)

0 absente

1 présente et marquée

2 présente et très importante

Ce caractère provient de la matrice P uniquement. L'état 2 n'est présent que chez *Camarasaurus*. Chez *Adeopapposaurus*, on observe une augmentation de 200% de la largeur transverse de l'épine neurale entre la C8 et la C11. Chez le spécimen d'Ha Noosi, entre les mêmes vertèbres, il y a une augmentation de 238% (Tab.II.4). Chez *Massopondylus*, l'augmentation entre la C8 et la C10 est de 175%. Il aurait pu être intéressant de noter la progression de la largeur transverse des épines neurales pour tous les spécimens dont les cervicales moyennes et postérieures sont préservées, mais ce sont des mesures rarement intégrées aux descriptions.

185. Vertèbres cervicales, cervicales postérieures (C9-C10), centrum, longueur par rapport à la longueur du centrum des dorsales antérieures (Gauthier 1986)

0 subégale

1 supérieure

Ce caractère provient de la matrice P. À noter que les numéros de cervicales donnés en exemple s'appliquent pour les prosauropodes, étant donné que les sauropodes ont généralement un plus grand nombre de cervicales.

---

177. Vertèbres cervicales, côtes cervicales, longueur et orientation (Sereno 1999)

0 courtes et orientées postéroventralement

1 plus longues que les centrums et orientées parallèlement à la série cervicale

Ce caractère était dans les matrices Y et P. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

---

189. Vertèbres cervicales, côtes cervicales, base de la diaphyse, position par rapport à la marge ventrale du centrum (Wilson & Sereno 1998)

0 au même niveau ou au-dessus

1 au-dessous du fait de l'extension ventrale de la parapophyse

Ce caractère était présent dans la matrice Y. L'état de caractère 1 est présent chez les sauropodes.

Transition cervico-dorsale

---

192. Transition cervico-dorsale, centrum, quille ventrale (Rauhut 2003)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. L'état de caractère 1 est présent chez les sauropodes et *Leonerasaurus*.

---

193. Transition cervico-dorsale, épine neurale, largeur transverse distale de l'épine à mi-longueur (Yates & Kitching 2003) [ordonné]

0 constante

1 plus grande sur les dorsales antérieures

2 plus grande sur les dorsales antérieures et au moins une cervicale postérieure

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

Dorsales

196. Vertèbres dorsales, parapophyses, passage à l'arc neural (Langer 2004)

0 antérieur ou sur la treizième vertèbre présacrée

1 postérieur à la treizième vertèbre présacrée

Ce caractère provient des matrices Y et P.

220. Vertèbres dorsales, centrum, lame antérocentroparapophysaire (Wilson 2002)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient de la matrice Y. En règle générale chez les prosauropodes, la lame antérocentroparapophysaire (acpl) est visible sur les vertèbres dorsales 12 à 14, lorsqu'elle est présente. C'est notamment le cas chez *Adeopapposaurus* et *Riojasaurus*.

210. Vertèbres dorsales, arc neural, hauteur par rapport à la hauteur de la vertèbre (Bonaparte 1999) [ordonné]

0 ≤ 50%

1 > 60% et < 75%

2 ≥ 80%

Ce caractère provient uniquement de la matrice P. C'est un caractère continu, il a donc été mesuré chez un maximum de taxons, ici 28 (Tab.III.28). Il apparaît que les valeurs sont très homogènes, seulement deux ressortent du lot : *Apatosaurus* (31%) et *Marasuchus* (133%). La majorité des ratios calculés se situent entre 43% (*Jingshanosaurus*) et 75% (*Shunosaurus*) (Fig.III.29). Les limites posées dans le caractère original n'ont pas lieu d'être, car il n'y a pas d'intervalle suffisant autour de 50% et 60%, et 75% et 80% ne forment aucune classe puisque seul le ratio de *Marasuchus* y est supérieur. Ce caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.27. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 210.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
133	65	54	65	-	55	-	-	-	-	-	58	56	62	59	51	43	-	61	68	-	50	-	68

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	44	-	-	60	-	53	59	-	61	67	-	-	-	-	54	31	70	68	68	75	71	

Figure III.28. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 210 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

211. Vertèbres dorsales, arc neural, pédicelles, longueur antéropostérieure par rapport à la hauteur du centrum (Bonaparte 1999) [ordonné]

0 50%

1 > 75% et < 80%

2 ≥ 100%

Ce caractère est issu de la matrice P uniquement. Il est non informatif et mal défini, étant donné que certains taxons n'entrent dans aucune catégorie. Par exemple, on trouve 52% pour *Aardonyx*, 69% chez *Massospondylus* ou 55% chez *Lessemsaurus*, mais aucune classe ne correspond à ces valeurs. Pour ces deux raisons, ce caractère est supprimé de la matrice.

201. Vertèbres dorsales, arc neural, hauteur de la suture neurocentrale aux facettes zygapophysaires par rapport à la hauteur du centrum (Bonaparte 1986)

0 inférieure

1 égale ou supérieure

Ce caractère provient des matrices Y et U.

222. Vertèbres dorsales, canal neural, forme en vue postérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire

1 en forme de fente

Ce caractère provient uniquement de la matrice Y. Il est très variable au sein des sauropodomorphes basaux.

197. Vertèbres dorsales, arc neural, processus transverses, orientation (Upchurch 1998)

0 principalement horizontaux

1 dirigés dorsolatéralement

Ce caractère était intégré aux trois matrices. L'état de caractère 1 est présent chez les sauropodes, excepté *Apatosaurus* et *Tazoudasaurus*.

202. Vertèbres dorsales, arc neural, surface antérieure, forme (Bonaparte 1999)

0 simple crête centroprézygapophysaire

1 large surface orientée antérieurement et délimitée latéralement par une lame centroprézygapophysaire

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. L'état 1 de ce caractère est présent chez les sauropodes.

212. Vertèbres dorsales, arc neural, articulation hyposphène-hypantrum (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans la matrice P seulement. Il est redondant avec le 198, mais ce dernier ayant été supprimé, cela ne pose pas de problème.

198. Vertèbres dorsales, arc neural, hyposphène (Gauthier 1986) [ordonné]

0 absent

1 présent, mais moins haut que le canal neural

2 présent et aussi haut que le canal neural

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est considéré comme mal défini, car d'après mes observations sur plusieurs taxons, le codage peut dépendre de la vertèbre consultée. Par exemple chez *Antetonitrus*, l'hyposphène est moins haut que le canal neural sur les arcs neuraux les plus antérieurs, mais il est aussi haut que le canal neural sur l'arc neural le plus postérieur. Pour cela, ce caractère est supprimé. Il pourrait éventuellement être réutilisé en précisant une vertèbre ou, au moins, un groupe de vertèbres dorsales.

---

217. Vertèbres dorsales, arc neural, lames délimitant les fosses infradiapophysaires (Wilson 1999)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Il permet de définir une partie de l'extragroupe, car seuls *Marasuchus* et *Lesothosaurus* possèdent l'état 0.

---

199. Vertèbres dorsales, arc neural, lame prézygodiapophysaire et fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire associée (Yates 2003)

0 présente sur toutes les dorsales

1 présente sur les dorsales antérieures

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

---

215. Vertèbres dorsales, dorsales postérieures, lames prézygodiapophysaires (Bonaparte 1986)

0 présentes

1 absentes

Ce caractère provient seulement de la matrice U. Il est redondant avec le 199, il est donc supprimé de la matrice.

---

221. Vertèbres dorsales, lame prézygoparapophysaire (Yates 2007b)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice Y.

200. Vertèbres dorsales, arc neural, fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire, lame accessoire la séparant en deux (Upchurch 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U.

205. Vertèbres dorsales, arc neural, lame spinodiapophysaire (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente et séparée de la lame spinopostzygapophysaire

2 présente et rejoignant la lame spinopostzygapophysaire pour créer une lame spinale composite

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 2 est présent chez les sauropodes, excepté *Lapparentosaurus*, qui a l'état 1.

216. Vertèbres dorsales, épine neurale, lames latérales composites (Yates & Kitching 2003)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère était présent dans la matrice U. Il est redondant avec le caractère 205, il est donc supprimé de la matrice.

206. Vertèbres dorsales, arc neural, lames spinopostzygapophysaires (Bonaparte 1986)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

208. Vertèbres dorsales, lames spinoprézygapophysaires (Yates & Kitching 2003)

0 absentes

1 présentes sur les dorsales postérieures seulement (D11-D15)

2 présentes au moins à partir des dorsales moyennes (D6-D10)

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. L'état 1 « présentes » du caractère original a été subdivisé en deux états en fonction du lieu d'apparition de la première sprl, qui varie au sein des prosauropodes.

---

209. Vertèbres dorsales, lames spinoprézygapophysaires (Yates & Kitching 2003)

0 absentes, ou présentes en tant que petites crêtes sur les dorsales postérieures seulement

1 présentes sur toutes les dorsales sous forme de fines lames

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. Il est redondant avec le caractère 208, il est donc supprimé de la matrice.

---

207. Vertèbres dorsales, arc neural, épine neurale, base, forme (Bonaparte 1986)

0 plate ou légèrement creusée

1 fortement creusée, formant une large cavité au-dessus du canal neural

Ce caractère était intégré aux matrices U et P. C'est un caractère destiné aux sauropodes, pour lequel seulement deux taxons ont l'état 1. Il est peu informatif, il a donc été décidé de le supprimer de la matrice.

---

195. Vertèbres dorsales, dorsales 1 et 2, centrum, surfaces articulaires (Wilson & Sereno 1998)

0 amphicoeles

1 opisthocoeles

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. L'état de caractère 1 est présent chez les sauropodes. Le caractère original comprenait un état de caractère 2, « cranial half of dorsal column is opisthocoelous », qui n'apparaissait nulle part dans le codage des taxons, il a donc été supprimé.

---

218. Vertèbres dorsales, dorsales 1 et 2, centrum, parapophyse, position (Yates 2007b)

0 à l'extrémité antérieure du centrum

1 à mi-longueur du centrum

Ce caractère était présent uniquement dans la matrice Y.

194. Vertèbres dorsales, dorsales antérieures (D1-D5), centrum, surface latérale, pneumatisation (Gauthier 1986)

0 légères dépressions

1 pleurocoeles

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il disposait à l'origine de trois états de caractères dont deux, à destination des sauropodes, ont été fusionnés pour donner l'état de caractère 1. La définition du caractère visait les dorsales en général, mais nous l'avons modifié pour « dorsales antérieures », car chez *Lapparentosaurus* et d'autres taxons de sauropodes, les pleurocoeles se trouvent uniquement sur les dorsales antérieures. L'observation d'une dorsale postérieure isolée d'un de ces taxons pourrait donc biaiser son codage. Le traitement du caractère a été changé d'ordonné à non ordonné.

223. Vertèbres dorsales, dorsales antérieures (D1-D5), épine neurale, forme en vue antérieure (Yates 2007b)

0 bords latéraux parallèles

1 s'élargissent transversalement dorsalement

Ce caractère était intégré seulement à la matrice Y. Il est très proche du caractère 204, mais ne vise pas les mêmes vertèbres puisque le 204 décrit les épines neurales des dorsales postérieures.

219. Vertèbres dorsales, dorsales moyennes (D6-D10), lame paradiapophysaire, contribution au bord de la fosse antérieure (Yates 2007b)

0 présente

1 absente, empêchée par la position haute de la parapophyse

Ce caractère était intégré seulement à la matrice Y. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

225. Vertèbres dorsales, dorsales moyennes (D6-D10), épine neurale, bord postérieur, forme en vue latérale (Yates 2003)

0 tous à peu près droits

1 au moins un concave avec un coin postérodorsal se projetant vers l'arrière

Ce caractère était présent dans la matrice Y.

---

203. Vertèbres dorsales, dorsales moyennes (D6-D10), épine neurale, hauteur par rapport à la longueur de sa base (Bonaparte 1986) [ordonné]

0 ≤ 80%

1 > 80% et ≤ 100%

2 > 100% et ≤ 150%

3 > 150% et < 250%

4 ≥ 250%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. C'est un caractère continu, dont les limites originales étaient fixées à 100% et/ou 150% dans les trois matrices. Le ratio de la hauteur de l'épine neurale sur la longueur de sa base a été calculé chez 26 taxons (Tab.III.27). Les mesures n'ont pas toujours été prises sur la même vertèbre, mais généralement sur la dorsale moyenne disponible, ou sur la D8 lorsque toute la série était préservée. L'amplitude des valeurs est très importante, étant donné que celles-ci vont de 49% (spécimen d'Ha Noosi) à 277% (*Apatosaurus*). Sur le graphe, il y a 8 intervalles de 10% ou plus, mais il aurait été inutile de tous les exploiter, car cela aurait isolé 3 taxons (Fig.III.28). Afin de rester fidèles à la rédaction originale du caractère, nous avons choisi de retenir les limites à 100% et 150% et d'en ajouter deux autres à 80% et 250%. Cela permet d'effectuer cinq grands regroupements, dont le central (> 100% et ≤ 150%) est le plus vide et hétéroclite, puisqu'il regroupe *Lessemsaurus* et *Lesothosaurus*. Il est intéressant de noter que pratiquement tous les prosauropodes ont un ratio inférieur ou égal à 100%. *Antetonitrus* (150%), *Lessemsaurus* (114%) et *Pulanesaura* (155%) sont les trois formes qui ressortent, *Pulanesaura* ayant un ratio très proche de celui d'*Omeisaurus* (152%).

Tableau III.28. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 203.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
71	136	173	54	-	65	-	150	-	-	-	63	-	90	-	49	60	90	-	114	-	100	-	93

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
95	-	71	-	-	72	155	76	-	-	-	-	-	-	-	-	88	277	265	184	152	261	165	

Figure III.29. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 203 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

224. Vertèbres dorsales, dorsales moyennes et postérieures (D6-D15), lames spinopostzygapophysaires, forme (Wilson 2002)

0 simples

1 bifurquées à leur extrémité distale

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Les sauropodes *Apatosaurus*, *Camarasaurus* et *Omeisaurus* sont les seuls taxons à avoir l'état 1.

---

214. Vertèbres dorsales, dorsales postérieures (D11-D15), centrum, longueur par rapport à la hauteur (Galton & Upchurch 2004)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré uniquement à la matrice U. Il est mal défini, car il faudrait préciser quelles vertèbres doivent être mesurées. Les vertèbres dorsales postérieures changent très rapidement de proportions chez les prosauropodes, sans précision sur la position exacte de la vertèbre il est donc tout à fait possible d'obtenir les deux états de caractère à quelques vertèbres d'intervalle. C'est notamment ce qu'il se passe chez *Massospondylus* et *Plateosaurus*. Pour cela, ce caractère est supprimé de la matrice.

---

227. Vertèbres, dorsales postérieures (D11-D15), arc neural, lames spinopostzygapophysaires bien développées (Yates & Kitching 2003)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère provient de la matrice U. Il est mal défini, car on ne sait pas à partir de quel moment on considère une lame comme « bien développée ». Dans la matrice d'origine, il permettait de rapprocher *Antetonitrus* des sauropodes. Or, on observe une spol sur les dorsales d'un certain nombre de prosauropodes, dont *Lufengosaurus*, *Plateosaurus*, *Ruehleia* ou *Yunnanosaurus*. Pour cela, ce caractère est supprimé de la matrice.

204. Vertèbres dorsales, dorsales postérieures (D11-D15), épine neurale, forme en coupe transversale (Bonaparte 1986)

0 compressée transversalement

1 triangulaire

Ce caractère était intégré aux trois matrices. L'état de caractère 1 est présent chez les sauropodes.

226. Vertèbres dorsales, dorsales postérieures (D11-D15), épine neurale, extrémité distale, extension transversale en vue dorsale (Novas 1993)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré à la matrice Y. Il est non informatif, *Herrerasaurus* étant le seul taxon à présenter l'état 1. Il est supprimé de la matrice.

228. Vertèbres dorsales, dernière vertèbre présacrée, côte (Yates & Kitching 2003)

0 libre

1 fusionnée à la vertèbre

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

Sacrées

230. Vertèbres dorso-sacrées, nombre (Gauthier 1986) [ordonné]

0 zéro

1 une

2 deux

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Les prosauropodes possèdent généralement trois à quatre vertèbres sacrées, dont deux vertèbres sacrées primordiales. Selon les taxons, il arrive qu'une dorsale et/ou une caudale s'intègrent au sacrum et entre en contact avec l'ilion. Malheureusement, il faut généralement une série complète de vertèbres, ou au moins un sacrum complet, pour pouvoir établir le nombre de dorso-sacrée et caudo-sacrée. La majorité des prosauropodes possèdent une

vertèbre dorso-sacrée et trois vertèbres sacrées au total. Chez les sauropodes, *Shunosaurus* a une dorso-sacrée également alors que les autres taxons, *Apatosaurus*, *Camarasaurus* et *Omeisaurus*, en intègrent deux (Wilson & Sereno 1998 : fig. 47).

---

237. Vertèbres sacrées, nombre de vertèbres entre la transition cervico-dorsale et les vertèbres sacrées primordiales (Wilson & Sereno 1998)

0 15-16

1 pas plus de 14

Ce caractère était présent dans la matrice Y seulement. Il est redondant avec le caractère 230, étant donné que le nombre de vertèbres présacrées ne change jamais, il est donc supprimé.

---

236. Vertèbres sacrées, nombre (Upchurch 1998)

0 deux

1 trois

2 quatre

3 cinq

Ce caractère est issu uniquement de la matrice U. Les états de caractère originaux (0) « four or fewer » ; (1) « five or more » ont été modifiés afin d'être plus précis. Cela permet de regrouper *Marasuchus*, *Herrerasaurus*, *Efraasia*, *Pampadromaeus* et *Saturnalia* avec l'état 0. La majorité des prosauropodes, dont *Adeopapposaurus*, *Eoraptor*, *Eucnemesaurus* ou encore *Massospondylus*, possèdent l'état 1. *Leonerasaurus*, *Mussaurus* et *Shunosaurus* possèdent l'état de caractère 2 et, enfin, les sauropodes *Apatosaurus*, *Camarasaurus* et *Omeisaurus* ont l'état 3.

---

229. Vertèbres sacrées, sacrée primordiale 1 (et dorso-sacrée si présente), constriction marquée entre les processus transverses et les côtes en vue dorsale (Yates & Kitching 2003)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

238. Vertèbres sacrées, sacrée primordiale 1, côtes, face articulaire pour l'ilion (Yates 2007b)

0 simple

1 divisée en facettes dorsale et ventrale

Ce caractère est issu de la matrice Y.

233. Vertèbres sacrées, sacrées primordiales, processus transverses, extensions respectivement postérieure et antérieure, recouvrant en partie l'espace intercostal (Langer 2004)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. L'état 0 n'est possédé que par *Marasuchus* et *Lesothosaurus*.

235. Vertèbres sacrées, sacrées primordiales, côtes par rapport aux ailes iliaques (Langer 2004)

0 recouvrent toute leur surface médiale

1 couverture partielle

Ce caractère provient uniquement de la matrice P. Il est mal défini et pas vraiment compréhensible, il est donc supprimé de la matrice.

239. Vertèbres sacrées, sacrées primordiales, surface articulaire iliaque, profondeur par rapport à la profondeur de l'ilion (Novas 1992)

0 ≤ 75%

1 > 75%

Ce caractère provient de la matrice Y. Il est mal défini et peu compréhensible, il est donc supprimé de la matrice.

231. Vertèbres caudo-sacrées (Galton & Upchurch 2004)

0 absentes

1 présentes

Ce caractère était intégré dans les trois matrices. Peu de prosauropodes ont une caudo-sacrée. *Leonerasaurus* fait partie des exceptions, puisque son sacrum est formé de quatre vertèbres, dont une dorso-sacrée et une caudo-sacrée (Pol et al. 2011 : fig. 8). À l'inverse, tous les sauropodes ont une caudo-sacrée (Wilson & Sereno 1998 : fig. 47).

---

232. Vertèbres sacrées, côtes, participation à la bordure de l'acétabulum (Wilson 2002)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U.

---

234. Vertèbres sacrées, côtes, extrémités distales fusionnées ensemble (Wilson & Sereno 1998)

0 absence

1 présence

Ce caractère était intégré aux matrices U et P.

Caudales

---

240. Vertèbres caudales, caudale 1, longueur du centrum par rapport à sa hauteur postérieure (Yates 2003)

0 ≥ 120%

1 > 85% et < 120%

2 >70% et ≤ 85%

3 ≤ 70%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Dans les caractères originaux, les limites étaient à 100% (Y), 100% et 70% (U) et 100% et 50 à 60% (P). Il s'agit d'un caractère continu, nous avons donc calculé les ratios de la longueur du centrum sur sa hauteur postérieure pour 13 taxons (Tab.III.29). En observant la répartition des valeurs, il apparaît que la seule limite qui semblait justifiée est celle à 70%. Celle-ci a donc été conservée, et y ont été ajoutées deux autres limites, qui se trouvent dans des intervalles de plus de 10%, à 85% et 120%. Nous ne fixons pas de limite à 140% pour ne pas isoler *Marasuchus* (Fig.III.30). Ces nouveaux états de caractère avec trois délimitations regroupent *Lufengosaurus* (63%), le prosauropode de Maphutseng (55%), *Apatosaurus* (61%) et *Omeisaurus*

(63%) dans une première classe, puis *Eucnemesaurus* (75%) et *Jingshanosaurus* (78%), plus loin *Adeopapposaurus* (100%), *Riojasaurus* (90%) et *Yunnanosaurus* (91%) et enfin *Eoraptor* (126%) et *Marasuchus* (153%).

Tableau III.29. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 240.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
153	-	78	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	126	75	-	78	-	-	-	-	63	55	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	-	-	-	-	-	90	-	-	-	-	-	-	-	-	91	61	-	-	63	58	-	

Figure III.30. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 240 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

241. Vertèbres caudales, caudales antérieures à l'exception de la première (Ca2-Ca5), épine neurale, longueur de leur base par rapport à la longueur de l'arc neural (Gauthier 1986)

0 ≤ 40%

1 > 40% et < 60%

2 ≥ 60%

Ce caractère continu était intégré aux trois matrices, avec une limite fixée à 50%. Il a été possible de mesurer la longueur de la base de l'épine neurale (prise à la base, au-dessus des postzygapophyses) par rapport à la longueur de l'arc neural chez 13 taxons (Tab.III.30). Il en ressort que la limite à 50% n'a pas vraiment lieu d'être, mais que des limites à 40%, 60% et 70% sont plus adaptées (Fig.III.31). La limite à 70% n'est pas retenue, car elle isolerait *Herrerasaurus* (67%), nous proposons donc trois nouveaux états de caractère, avec des limites à 40% et 60%.

Tableau III.30. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 241.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	-	67	81	-	-	-	34	-	-	-	-	-	37	52	-	-	-	-	-	-	-	57	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	-	-	-	-	36	-	-	50	-	-	-	-	-	-	52	48	36	-	49	-	78	

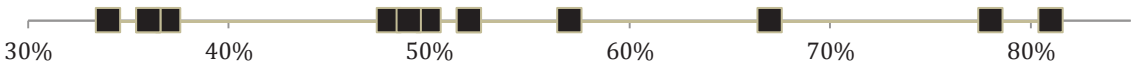


Figure III.31. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 241 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

250. Vertèbres caudales, caudales antérieures (Ca1-Ca5), base des processus transverses, position (Upchurch 1998)

0 sur l'arc neural

1 s'étend du centrum à l'arc neural

Ce caractère était présent dans la matrice Y uniquement. *Anchisaurus* et le prosauropode de Maphutseng sont les seuls sauropodomorphes basaux à posséder l'état 1, partagé avec les sauropodes.

242. Vertèbres caudales, caudales antérieures (Ca1-Ca5), arc neural, postzygapophyses (Yates 2003)

0 dépassent postérieurement avec une échancrure interpostzygapophysaire visible en vue dorsale

1 placées de part et d'autre de l'extrémité postérieure de la base de l'épine neurale sans aucune échancrure interpostzygapophysaire

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

243. Vertèbres caudales, caudales antérieures (Ca1-Ca5), arc neural, hyposphène (Upchurch 1995)

0 absent

1 présent

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 n'est présent que chez *Melanorosaurus* (SAM-PK-3449), *Omeisaurus* et *Pulanesaura*.

252. Vertèbres caudales, caudales antérieures (Ca1-Ca5), épine neurale, bord postérieur, orientation en vue latérale (Novas 1992)

0 incliné postérodorsalement

1 vertical

Ce caractère était dans la matrice Y. Le prosauropode de Maphutseng est le seul taxon de prosauropode qui présente l'état 1, en plus des sauropodes *Camarasaurus*, *Lapparentosaurus* et *Tazoudasaurus*.

244. Vertèbres caudales, caudales antérieures et moyennes (Ca1-Ca20), sillon ventral longitudinal (Upchurch 1995)

0 présent

1 absent

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Chez *Plateosaurus* ce caractère est polymorphique.

245. Vertèbres caudales, caudales moyennes (Ca6-Ca20), longueur du centrum par rapport à deux fois la hauteur de la face antérieure (Yates 2003)

0 supérieure

1 inférieure

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Pratiquement tous les prosauropodes possèdent l'état 1, à l'exception de quelques taxons comme *Chromogisaurus* ou *Lamplughsaura*.

253. Vertèbres caudales, caudales postérieures (> Ca20), centrum, forme en coupe transversale (Yates 2007b)

0 ovale avec des marges latérales et ventrale arrondies

1 carré avec des marges latérales et ventrale aplaties

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. L'état 1 est présent chez *Ardonyx*, le prosauropode de Maphutseng, *Melanorosaurus*, *Sefapanosaurus* et *Lapparentosaurus*.

254. Vertèbres caudales, caudales postérieures (> Ca20), prézygapophyses, longueur (Gauthier 1986)

0 courtes (ne recouvrant pas plus d'un quart du centrum précédent)

1 longues (recouvrant plus d'un quart du centrum précédent)

Ce caractère est issu de la matrice Y. Il n'est codé 1 que chez les théropodes *Herrerasaurus* et *Coelophysis*, il est donc peu informatif. Pour cela, il a été décidé de le supprimer de la matrice.

251. Vertèbres caudales, dernière caudale avec un processus transverse développé, position (Wilson 2002)

0 postérieure à la caudale 16

1 antérieure à la caudale 16

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Les sauropodes sont les seuls taxons à posséder l'état 1.

249. Vertèbres caudales, côtes, disparition (Upchurch 1998)

0 sur la caudale 20 ou plus postérieurement

1 antérieurement à la caudale 20

Ce caractère est issu de la matrice U seulement. Il est redondant avec le caractère 251, il est donc supprimé de la matrice.

246. Vertèbres caudales, chevrons, chevron le plus long, longueur par rapport à deux fois la longueur du centrum précédent (Yates 2003)

0 inférieure

1 supérieure

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

---

248. Vertèbres caudales, caudales moyennes, chevrons, fente ventrale (Upchurch 1995)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Il est peu informatif, car l'état 1 est présent chez deux sauropodes seulement, il est donc supprimé.

---

247. Vertèbres caudales, caudales postérieures, chevrons, processus antéroventral (Upchurch 1995)

0 absent

1 présent

Ce caractère provient des matrices Y et U. L'état 1 est présent chez les sauropodes.

Sternum

---

255. Sternum, surface dorsale des plaques sternales, crête longitudinale (Upchurch 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il s'agit du seul caractère anatomique à traiter du sternum, mais il n'est malheureusement pas informatif. Il est donc supprimé.

Scapula

---

257. Scapula, largeur minimale par rapport à sa longueur (Gauthier 1986)

0 ≤ 20%

1 > 20%

Ce caractère était intégré dans les trois matrices avec, chaque fois, une limite à 20%. Étant donné que c'est un caractère continu, les ratios ont été calculés chez 33 taxons, afin de voir si cette limite était adaptée (Tab.III.32). Il apparaît en réalité que les valeurs sont très continues de 11% (*Lesothosaurus*, *Adeopapposaurus* et *Mussaurus*) à 24% (*Lessemsaurus* et prosauropode de Maphutseng), et que seulement deux intervalles de 1% subsistent à 20 et 23 (Fig.III.33). La répartition des rations ne justifie en aucun cas une limite à 20%, et comme aucun intervalle suffisamment important n'existe, ce caractère est supprimé.

Tableau III.31. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 257. Pour *Melanorosaurus*, le ratio a été calculé sur le spécimen NM QR1551.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
18	11	12	12	-	11	-	22	-	-	-	15	14	16	-	15	17	13	16	24	-	15	24	17

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
18	-	11	13	17	14	-	15	15	14	14	21	-	-	12	-	15	15	21	-	19	14	-	

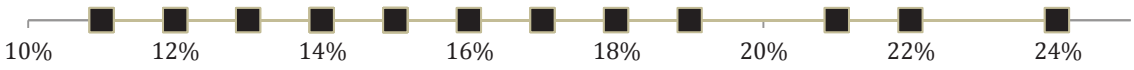


Figure III.32. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 257 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

259. Scapula, extrémité distale, largeur par rapport à celle de l'extrémité proximale (Pol & Powell 2007)

0 ≤ 50%

1 > 50%

Ce caractère continu était présent dans les matrices Y et P. Le caractère original était rédigé avec une limite à 100%. Le ratio de la largeur distale de la scapula sur sa largeur proximale a pu être mesuré chez 22 taxons. La limite à 100% ne peut pas être conservée étant donné que plusieurs valeurs se trouvent autour de celle-ci (Tab.III.34). La répartition des valeurs sur le graphe permet d'observer un regroupement relativement continu, sans intervalle de 10%, de 57% (*Plateosaurus*) à 112% (*Lessemsaurus*). Le seul intervalle de plus de 10% se trouve autour de 50% et regroupe entre 40% et

50% *Herrerasaurus* et *Apatosaurus* (Fig.III.35). Nous plaçons donc une nouvelle limite à 50%, même si celle-ci n'est pas très informative.

Tableau III.32. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 259. Pour *Melanorosaurus*, le ratio a été calculé sur le spécimen NM QR1551.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	-	40	92	-	85	-	104	-	-	-	61	69	68	-	102	105	100	-	112	-	76	-	94

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	62	-	-	57	-	93	-	66	81	-	-	-	-	-	-	44	69	-	60	68	-	

Figure III.33. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 259 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

260. Scapula, lame, partie centrale, bords, forme en vue latérale (Yates & Kitching 2003)

0 droits et subparallèles

1 concaves

Ce caractère est issu de la matrice U.

256. Scapula, acromion, extension antéropostérieure par rapport à l'extension minimale de la lame de la scapula (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 80%

1 > 80% et < 150%

2 ≥ 150%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite des états dans les caractères originaux était à 150% partout. Nous avons pu mesurer l'extension de l'acromion par rapport à l'extension de la lame de la scapula chez 27 taxons (Tab.III.31). L'extension de l'acromion est prise à partir de son bord le plus antérieur, jusqu'au bord antérieur de la lame de la

scapula. Les ratios sont très variables, la valeur la plus basse est obtenue sur le prosauropode de Maphutseng (49%, Fig.II.100) et la plus haute chez *Herrerasaurus* (189%). Sur le graphe de répartition des valeurs, on distingue trois grandes classes et il apparaît que la limite à 150% était justifiée. En effet, les deux plus grands intervalles se situent autour de 80% et 150% (Fig.III.32). Sur cette base, une limite a été ajoutée à 80% et le caractère est donc passé de binaire à multiétats.

Tableau III.33. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 256.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
70	130	189	180	-	60	-	86	-	-	-	65	130	108	-	86	76	-	-	-	-	156	49	97

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	140	173	113	154	-	95	102	135	164	-	-	-	134	-	-	169	122	-	101	55	-	

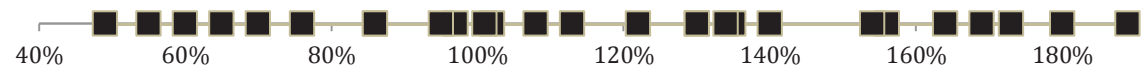


Figure III.34. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 256 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

258. Scapula, acromion, bord dorsal, angle par rapport à l'axe principal de la scapula (Novas 1992)

0 ≤ 70°

1 > 70°

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu, pour lequel la limite était donnée à 65° dans les matrices Y et U, et sans limite précise dans la matrice P, simplement avec deux états « angle aigu » et « angle droit ». Afin de voir si la limite à 65° était adaptée, l'angle a été mesuré sur les 28 taxons pour lesquels cela a été possible (Tab.III.33). Il en ressort qu'une limite à 65° n'est pas envisageable, car il y a une valeur à 64° (*Coelophysis* et *Panphagia*) et une autre à 67° (*Lesothosaurus*). Cependant, deux regroupements apparaissent et il est possible de fixer une nouvelle limite à 70° (Fig.III.34).

Tableau III.34. Angles (en degrés) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 258. Pour *Melanorosaurus*, l'angle a été pris sur le spécimen NM QR1551.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	67	100	64	-	60	-	37	-	-	-	47	50	60	-	41	31	-	-	46	-	62	42	80

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
50	-	59	89	64	52	-	42	41	59	90	-	-	-	43	-	-	94	85	-	89	29	-	

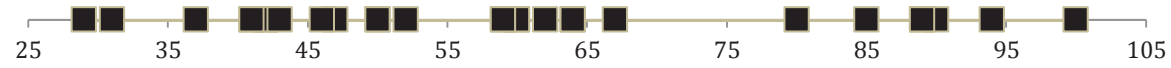


Figure III.35. Répartition des angles mesurés pour le caractère 258 chez les taxons pour lesquels c'était possible.

Coracoïde

261. Coracoïde, bord postérieur, surface plane à concave sous la cavité glénoïde (Yates & Kitching 2003)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient des matrices Y et U. Le caractère original faisait état d'une surface « plane », mais comme chez le spécimen d'Ha Noosi (Fig.II.72) et d'autres taxons, elle est concave, cela a été ajouté à la description du caractère. Étant donné que les auteurs ne décrivent pas toujours cette surface de la même façon, il pourrait être utile de lui assigner un nom. Nous proposons par exemple surface ou encoche infraglénoïdale.

262. Coracoïde, surface latérale, tubercule (Pérez-Moreno et al. 1994)

0 présent

1 absent

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

Humérus

263. Membre antérieur, longueur par rapport à la longueur du membre postérieur (McIntosh 1990)

0 ≤ 60%

1 > 60 et < 80%

2 ≥ 80%

Ce caractère est issu de la matrice U seulement. Il était présenté sous la forme d'un caractère binaire, avec une limite à 60% et allait de pair avec le caractère 264 ci-dessous, dont la limite était fixée à 75%. Pour pouvoir calculer le ratio chez un maximum de taxons, le rapport est fait sur la base des longueurs de l'humérus et de l'ulna ajoutées sur celles du fémur et du tibia. Le ratio de la longueur du membre antérieur sur celle du membre postérieur a été calculé chez 20 taxons (Tab.III.35). La répartition des valeurs montre trois grands regroupements et valide les limites qui étaient proposées (Fig.III.36). Celles-ci sont donc conservées, à la différence près que l'on décale celle de 75% à 80% pour s'éloigner de la valeur à 74% (*Lamplughsaura*).

Les trois classes formées sur le graphe sont assez intéressantes. Mis à part *Ruehleia* (33%) qui a un membre antérieur très court proportionnellement à son membre postérieur et qui est isolé sur la gauche, le premier regroupement comprend une majorité de prosauropodes, ainsi que les extragroupes et *Camarasaurus*. Le second groupe est formé de *Melanorosaurus* (68%), *Riojasaurus* (69%), *Apatosaurus* (71%) et *Lamplughsaura* (74%). Le dernier, au-delà de 80%, comprend seulement *Omeisaurus* (86%) et *Antetonitrus* (87%).

Tableau III.35. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 263.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	42	52	43	-	58	57	87	-	-	-	-	-	48	-	48	49	74	-	-	-	55	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
68	-	57	-	-	-	-	69	33	-	54	-	-	-	-	-	49	71	49	-	86	-	-	

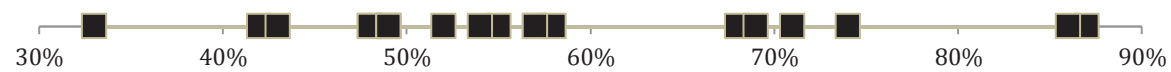


Figure III.36. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 263 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

264. Membre antérieur, longueur par rapport à la longueur du membre postérieur (Gauthier 1986)

0 ≤ 75%

1 > 75%

Ce caractère était également dans la matrice U, il permettait de compléter le caractère 263. Le caractère 263 a été transformé en caractère multiétats en y faisant passer la seconde limite présentée ici, ce caractère devient donc redondant et est supprimé de la matrice.

265. Humérus, longueur par rapport à la longueur du fémur (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≤ 55%

1 > 55 et ≤ 65%

2 > 65 et ≤ 70%

3 ≥ 70%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices. En comparant les codages associés, nous avons mis en évidence trois conflits entre les analyses, chez *Jingshanosaurus*, *Shunosaurus* et *Vulcanodon* (annexe 2). Dans la matrice Y, le caractère était rédigé avec les trois limites données ci-dessus, dans la matrice U les limites étaient de 55%, 65% et 80% et dans la P, elles étaient fixées à 60% et 80%. Le rapport de la longueur de l'humérus sur celle du fémur a été calculé chez 24 taxons afin de juger si ces limites étaient adaptées (Tab.III.36). Il en ressort qu'aucune des limites proposées par les auteurs ne se situe dans un intervalle suffisant, étant donné que les valeurs se distribuent de manière relativement continue de 38% (*Sarahsaurus*) à 92% (*Antetonitrus*), sans regroupements apparents et sans aucun intervalle de plus de 10% (Fig.III.37). Le caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.36. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 265.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
67	56	51	57	-	64	71	92	-	-	-	64	-	56	-	53	51	85	-	-	-	42	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
71	-	64	-	-	-	-	78	38	58	64	-	-	-	-	66	53	70	76	-	82	-	-	

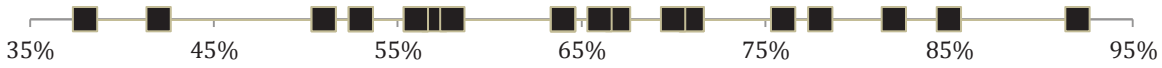


Figure III.37. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 265 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

266. Humérus, crête deltopectorale, longueur par rapport à la longueur de l'humérus (Sereno et al. 1993)

0 ≤ 30%

1 > 30%

Ce caractère était intégré aux trois matrices. La confrontation des trois codages a permis de mettre en évidence trois conflits, chez *Anchisaurus*, *Jingshanosaurus* et *Saturnalia* (annexe 2). Dans la matrice Y, les limites des états de caractère étaient fixées à 30% et 50%, dans la U et la P le caractère était binaire avec une seule limite à 50%. Le ratio de la longueur de la crête deltopectorale sur celle de l'humérus a été calculé chez 34 taxons (Tab.III.37). La longueur de la crête deltopectorale correspond à la distance entre son point le plus distal et l'extrémité proximale de l'humérus. La répartition des valeurs sur le graphe montre un ensemble très compact entre 38% (*Xixiposaurus*) et 57% (*Jingshanosaurus*, *Massospondylus* et *Ruehleia*) (Fig.III.38). En conséquence, la limite à 50% ne peut pas être mise en place. Au lieu de supprimer le caractère, nous le conservons avec une limite à 30% afin d'aider à la définition de l'extragroupe.

Tableau III.37. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 266.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
25	48	45	48	-	49	52	52	-	-	-	52	54	44	-	49	57	50	50	51	-	54	48	57

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	51	-	-	53	-	56	57	54	47	-	50	43	49	38	54	40	43	-	43	-	49	

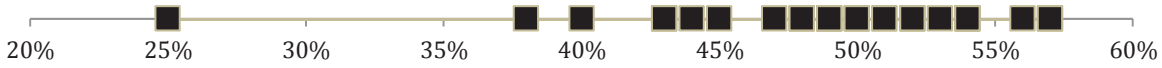


Figure III.38. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 266 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

271. Humérus, crête deltopectorale, développement (Wilson & Sereno 1998)

0 proéminente

1 réduite à une crête basse

Ce caractère était intégré aux matrices U et P. La confrontation des codages des deux matrices a permis de mettre en évidence trois conflits, chez *Antetonitrus*, *Melanorosaurus* et *Shunosaurus* (annexe 2). L'état 1 est présent chez tous les sauropodes, excepté *Lapparentosaurus*, ainsi que chez *Leonerasaurus*.

267. Humérus, crête deltopectorale, bord antérolatéral, forme en vue antérieure (Yates 2003)

0 droit

1 sigmoïde

Ce caractère était présent dans les trois matrices. La comparaison des codages a permis de mettre en évidence deux conflits, chez *Lessemsaurus* et *Yunnanosaurus* (annexe 2). Ce caractère est non informatif, il est donc supprimé.

272. Humérus, crête deltopectorale, visibilité en vue postérieure (Gauffre 1996)

0 visible

1 non visible

Ce caractère est issu de la matrice U seulement.

270. Humérus, crête deltopectorale, orientation par rapport à l'axe transverse des condyles distaux (Sereno 1999)

0 inclinée entre 45 et 60°

1 perpendiculaire

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. La comparaison des codages de ces matrices a mis en évidence un conflit concernant *Antetonitrus* (annexe 2). Ce caractère est redondant avec le caractère 272, il est supprimé.

273. Humérus, crête deltopectorale, surface latérale, fosse centrale rugueuse (Yates 2007b)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient uniquement de la matrice Y. Je n'ai pas réussi à comprendre de quelle structure il s'agissait exactement. Dans la matrice originale, seuls *Jingshanosaurus* et *Massospondylus* possédaient l'état 1. Je n'ai pas vu le matériel de *Jingshanosaurus* et, sur celui de *Massospondylus*, je n'ai rien observé. Le caractère est donc supprimé.

---

269. Humérus, extrémité distale, largeur transverse par rapport à la longueur de l'humérus (Langer 2004)

0 ≤ 33%

1 > 33%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices, avec une limite à 33% pour Y et U et une à 30% pour P. Le ratio a été calculé chez 29 taxons et, mis à part les valeurs de *Marasuchus* (16%) et *Riojasaurus* (49%) qui sont à l'écart des autres, les valeurs sont continues et réparties entre 22% (*Coelophysis*) et 42% (*Yunnanosaurus*) (Tab.III.38). Il n'y a aucun intervalle qui permette de proposer une limite informative (Fig.III.39), le caractère est donc supprimé de la matrice.

Une comparaison des codages des trois matrices d'origine avait permis de mettre en évidence quatre conflits, chez *Antetonitrus*, *Camarasaurus*, *Lessemsaurus* et *Melanorosaurus* (annexe 2).

Tableau III.38. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 269.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
16	23	29	22	-	37	32	35	-	-	-	40	-	27	-	38	39	30	35	-	-	41	32	34

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
26	-	33	-	-	34	-	49	36	27	34	-	-	-	31	27	42	34	26	-	29	-	-	

Figure III.39. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 269 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

268. Humérus, extrémité distale, fosse cuboïde (Yates & Kitching 2003)

0 bien définie

1 peu visible

Ce caractère était intégré aux trois matrices. En comparant les codages, nous avons mis en évidence trois conflits, chez *Antetonitrus*, *Lessemsaurus* et *Melanorosaurus* (annexe 2). L'état 1 est présent chez *Anchisaurus*, *Lamplughsaura*, *Mussaurus*, ainsi que les sauropodes (excepté *Lapparentosaurus*).

274. Humérus, extrémité distale, entépicondyle, forme (Yates 2007b)

0 processus arrondi

1 surface distomédiale plate délimitée par un bord proximal marqué

Ce caractère est issu de la matrice Y seulement.

Radius

275. Radius, longueur par rapport à la longueur de l'humérus (Yates & Kitching 2003)

0 ≥ 80%

1 < 80%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices, avec une limite à 80% dans les trois cas. La confrontation des codages des trois auteurs a permis de mettre en évidence deux conflits, chez *Omeisaurus* et *Shunosaurus* (annexe 2). Le pourcentage de la longueur du radius sur celle de l'humérus a été calculé chez 21 taxons (Tab.III.39). Il en ressort que les valeurs s'étendent de 52% (*Antetonitrus* et *Mussaurus*) à 87% (*Herrerasaurus*) sans aucun intervalle de 10%. Qui plus est, la limite proposée à 80% ne peut pas être utilisée, car elle entraînerait seulement l'isolement d'*Herrerasaurus* (Fig.III.40). Ce caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.39. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 275.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
80	66	87	54	-	66	-	52	-	-	-	-	-	74	-	54	61	73	-	-	-	57	-	57

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	52	-	-	-	-	60	58	57	63	-	67	-	64	-	-	60	-	-	74	-	-	

Figure III.40. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 275 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

276. Radius, condyle distal, forme en vue distale (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire ou ovale

1 subrectangulaire avec un bord postérieur aplati pour l'articulation avec l'ulna

Ce caractère était intégré aux matrices U et P. Les sauropodes, exception faite de *Lapparentosaurus*, sont les seuls à posséder l'état 1.

Ulna

277. Ulna, extrémité proximale, processus olécrânien (Wilson & Sereno 1998)

0 visible

1 pas développé

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il n'est codé 1 que chez *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Lapparentosaurus* et *Tazoudasaurus*. Au vu de l'ulna de *Saturnalia*, il pourrait être intéressant d'ajouter un état à ce caractère pour pouvoir faire la différence entre des olécrânes très développés comme celui de *Saturnalia* et d'autres, très bas, que l'on observe chez le spécimen d'Ha Noosi ou *Plateosaurus*, par exemple.

279. Ulna, extrémité proximale, processus antéromédial, longueur par rapport à la longueur du processus antérolatéral (Yates & Kitching 2003)

0 environ équivalente

1 supérieure

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. Les théropodes et les sauropodes possèdent l'état 0.

---

280. Ulna, extrémité proximale, fosse radiale (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 peu profonde

2 profonde

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Un état de caractère a été ajouté afin de décliner l'état original « présente » selon la profondeur de la fosse. En effet, la fosse radiale ne fait pas la même taille chez *Massospondylus* que chez *Sefapanosaurus*.

---

278. Ulna, extrémité proximale, forme en vue proximale (Wilson & Sereno 1998)

0 subtriangulaire, sans fosse pour le radius

1 triradiée du fait de la présence d'une fosse marquée pour le radius

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. Dans la matrice originale U, ce caractère sert à regrouper les sauropodes avec *Antetonitrus* et *Melanorosaurus* à l'aide de l'état 1. De même dans la matrice P, en ajoutant *Lessemsaurus*. Il est en effet vrai que, sur l'ensemble des extrémités proximales d'ulnas de prosauropodes, celles de *Lessemsaurus* et de certains spécimens de *Melanorosaurus* (SAM-PK-3449/20 et NM QR3314) sont les plus proches, en termes de forme, de celles des sauropodes. Cependant, ils n'ont pas pour autant une forme identique et toutes les autres ulnas de prosauropodes ont des extrémités proximales de morphologies très variées, comme cela a déjà été discuté dans le chapitre II (p. 202, fig.II.77), et ne devraient pas être rangées dans un seul et même état de caractère. Ce caractère est, en plus de tout cela, redondant avec le caractère 280, il est donc supprimé.

Pour autant, il est dommage de perdre l'information contenue par les extrémités proximales des ulnas, et celle-ci devrait être retranscrite de manière plus précise et adaptée, idéalement par l'intermédiaire de plusieurs caractères.

Main

281. Carpe, ulnare et radiale, dimensions linéaires maximales par rapport à celles des carpiens distaux (Yates 2003)

0 supérieures à au moins un des trois carpiens distaux

1 inférieures

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est peu observable, l'ulnare, le radiale et l'ensemble des carpiens distaux étant rarement tous conservés et identifiables sur un même spécimen. Qui plus est, l'identification des éléments du carpe chez les sauropodomorphes est encore un sujet de débat (cf. chapitre II : fig.II.79). Ainsi, seulement une dizaine de taxons est codée pour ce caractère. Pour les taxons codés, il permet de séparer les extragroupes (et *Eoraptor*) des sauropodomorphes basaux, mais n'apporte pas de résolution aux relations de parenté des prosauropodes.

282. Carpe, carpien le plus médiodistal, largeur transverse par rapport à la largeur transverse du carpien distal 2 (Sereno 1999)

0 ≤ 120%

1 > 120%

Ce caractère est issu des matrices Y et P. Le carpien distal 1 donné par Sereno (1999) correspond à ce que nous avons identifié comme le centrale chez les prosauropodes. Chez les sauropodes, c'est un large élément qui semble correspondre à la fusion du carpien distal 1 avec le centrale (Goussard 2009 : fig. 16). L'identification de cet élément dans le carpe n'étant pas certaine, nous avons remplacé « carpien distal 1 » par « carpien le plus médiodistal » dans l'énoncé. Ce caractère n'a été mesuré que chez quelques spécimens. Chez le spécimen d'Ha Noosi, le carpien le plus médiodistal représente 209% du carpien distal 2, chez *Lufengosaurus* le ratio est de 244% et chez *Lapparentosaurus* de 189%. Les seuls taxons à présenter l'état 0 sont les théropodes *Herrerasaurus* et *Coelophysis*.

283. Carpe, carpien distal 1, extrémité latérale, position par rapport au carpien distal 2 (Yates 2003)

0 le jouxte

1 le recouvre

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. L'élément considéré comme le carpien distal 1 est, là encore, le carpien le plus médiodistal, c'est-à-dire le centrale selon Goussard (2009). Chez les extragroupes et les sauropodomorphes basaux, cet élément est implanté plus proximalement que le carpien distal 2 et recouvre donc en partie ce dernier. Chez la majorité des sauropodes, tels qu'*Apatosaurus* ou *Camarasaurus*, il est absent ou non conservé. Comme pour les deux caractères précédents, ce caractère est observable chez très peu de taxons et dépend de la définition donnée au carpien distal 1. En plus de cela, il est redondant avec le caractère 290. Il est donc supprimé de la matrice.

---

284. Carpe, carpien distal 2, position par rapport à l'extrémité proximale du métacarpien II (Yates & Kitching 2003)

0 la recouvre complètement

1 ne la recouvre pas complètement

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Chez les extragroupes et *Efraasia*, le carpien distal 2 est à peu près aussi large transversalement que l'extrémité proximale du métacarpien II, il recouvre donc généralement toute la surface articulaire proximale de ce dernier. Chez les prosauropodes, comme *Eoraptor* ou *Massospondylus*, le carpien distal 2 est toujours plus petit, transversalement et dorsoventralement, que l'extrémité proximale du métacarpien II, donc même s'il est articulé à celle-ci, il ne la recouvre pas intégralement. On retrouve également cet état de caractère chez certains sauropodes (Läng & Goussard 2007 : fig. 2). Chez la majorité des sauropodes cependant, la fusion de plusieurs éléments du carpe entraîne l'apparition d'un large carpien médial, qui intègre le carpien distal 2 et recouvre complètement l'extrémité proximale du métacarpien II (Tschopp et al. 2015 : fig. 7).

---

285. Carpe, carpien distal 1, largeur transverse par rapport à la largeur transverse du métacarpien I (Sereno 1989)

0 inférieure

1 subégale ou supérieure

Ce caractère était présent dans les matrices U et P. La confrontation des deux matrices a permis de mettre en évidence un conflit de codage chez *Thecodontosaurus* (annexe 2). Ce caractère est redondant avec le 283 et, pour les mêmes raisons, nous décidons de le supprimer de la matrice.

286. Carpe, carpiens proximaux (Gauthier 1986)

0 ossifiés et présents

1 absents ou non ossifiés

Ce caractère est issu de la matrice U uniquement. Il a une signification ambiguë, l'absence des carpiens proximaux ne pouvant normalement pas être équivalente à une modification de leur ontogénie (« non ossifiés »). Le codage de ce caractère dépend très fortement des conditions d'enfouissement et de fossilisation de chaque spécimen (un spécimen pour lequel des carpiens proximaux ossifiés étaient présents à la mort de l'animal, puis ont été déplacés *post mortem* va être codé 1). Il est également dépendant du stade ontogénétique du taxon considéré (les éléments cartilagineux persistant chez certaines formes juvéniles, un taxon pourrait être codé 1 sur la base d'un spécimen juvénile alors que sa forme adulte serait codée 0). Enfin, ce caractère est très peu observable (seulement une dizaine de taxons codés). Pour toutes ces raisons, nous décidons de le supprimer de la matrice.

287. Carpe, carpien distal 5, ossification (Yates 2007b)

0 présente

1 absente

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Il est codé 0 chez *Lesothosaurus* uniquement, il est donc non informatif. En considérant également que le carpien distal 5, lorsqu'il est ossifié, n'est que très rarement retrouvé du fait de sa petite taille, nous décidons de supprimer ce caractère de la matrice.

288. Main, longueur par rapport aux longueurs de l'humérus et du radius ajoutées (Sereno et al. 1993) [ordonné]

0 ≤ 38%

1 > 38% et < 45%

2 ≥ 45%

Ce caractère continu était intégré aux matrices Y et U avec, dans la première, les limites à 38% et 45% données ci-dessus et deux caractères binaires dans la matrice U avec des limites de 45% et 40%. La comparaison du codage dans les deux matrices a permis de mettre en évidence un conflit sur l'état de caractère attribué à *Jingshanosaurus* (annexe 2).

Les mesures ont pu être effectuées sur 15 taxons et aboutissent à des ratios entre 27% (*Lesothosaurus*) et 59% (*Herrerasaurus*) (Tab.III.40). Malheureusement, aucune classe n'est visible sur le graphe de répartition des valeurs et les limites posées à 38% et 45% pour Y et 40% et 45% pour U ne sont pas justifiées (Fig.III.41). Nous proposons donc de supprimer ce caractère de la matrice, étant donné que la répartition des valeurs ne permet pas de proposer de nouvelles limites.

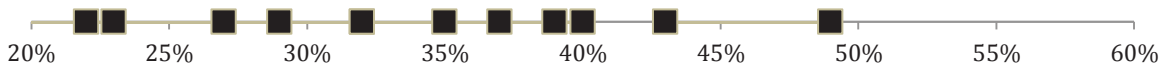
Le groupe des théropodes avec *Coelophysis* (49%) et *Herrerasaurus* (59%) est celui dont les ratios sont les plus élevés, avec une main qui représente environ la moitié de la longueur du bras. On retrouve cependant ces proportions chez certains prosauropodes comme *Efraasia* (50%) et *Plateosaurus* (52%). Les prosauropodes ont des ratios qui s'étendent de 30% à 50%. Ceux qui ont les ratios les plus bas, c'est-à-dire les mains les plus courtes relativement au bras, sont les sauropodomorphes basaux de plus grande taille comme *Lamplughsaura* (33%), *Lufengosaurus* (30%) ou *Yunnanosaurus* (33%), ainsi que les sauropodes (28%).

Tableau III.40. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 288.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	27	59	49	-	43	37	-	-	-	-	-	50	39	-	37	36	33	-	-	-	30	-	45

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	-	-	-	52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33	-	28	-	-	-	-	

Figure III.41. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 275 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.



309. Main, métacarpe, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 aplati à légèrement recourbé et étalé

1 colonnade de métacarpiens subparallèles solidement incurvés en forme d'U

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. L'état 1 est présent chez les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*.

306. Main, métacarpiens IV et V, positions respectives (Gauthier 1986)

0 disposés latéralement aux métacarpiens III et IV

1 disposés sur les surfaces ventrales (palmaires) des métacarpiens III et IV

Ce caractère est issu uniquement de la matrice P. Il est redondant avec le caractère 309, il est donc supprimé de la matrice.

289. Main, métacarpien I, largeur proximale par rapport à la largeur proximale du métacarpien II (Gauthier 1986)

0 ≤ 160%

1 > 160%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices. Les trois ont laissé la limite du caractère à 100% et le codage comprend un conflit chez *Shunosaurus* (annexe 2). La prise de mesures sur 21 taxons permet de constater que les ratios s'étendent entre 90% (*Lesothosaurus*) et 210% (*Yunnanosaurus*) (Tab.III.41). Le graphe met en évidence deux classes bien distinctes. Certaines valeurs sont très espacées et on trouve à cinq reprises des intervalles de 10% ou plus. De nombreux genres sont concentrés entre 90% et 125%, il s'agit notamment des extragroupes *Herrerasaurus* et *Lesothosaurus*, mais aussi de diverses formes de sauropodomorphes telles qu'*Apatosaurus* ou *Camarasaurus*, le spécimen d'Ha Noosi, ou encore *Antetonitrus*. Il résulte de ce regroupement que la limite à 100% proposée par les auteurs n'est pas valable. À l'opposé, un nuage de points est visible entre 170 et 190%. Il comprend notamment *Jingshanosaurus*, *Lufengosaurus* et *Sarahsaurus* (Fig.III.42). Sur la base de cette répartition, nous proposons une nouvelle limite à 160%, valeur qui se trouve dans le plus grand intervalle visible sur le graphe.

Tableau III.41. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 289.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	90	100	-	-	200	-	104	-	-	-	-	-	120	-	97	177	174	-	-	-	189	-	120

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
135	-	117	-	-	108	-	-	-	180	-	152	-	182	-	-	210	92	102	-	97	125	96	

Figure III.42. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 289 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

290. Main, métacarpien I, extrémité proximale, position en vue antérieure (Sereno 1999)

0 dans l'alignement des autres métacarpiens

1 encastré dans le carpe

Ce caractère était intégré aux trois matrices. L'état 0 de ce caractère est présent chez les extragroupes, les sauropodes, ainsi que *Lamplughsaura* et *Thecodontosaurus*.

291. Main, métacarpien I, largeur proximale par rapport à sa longueur (Sereno 1999) [ordonné]

0 ≤ 65%

1 > 65% et ≤ 80%

2 > 80% et < 110%

3 ≥ 110%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices. En comparant les matrices, on observe six conflits de codage (annexe 2). Dans les matrices Y et P, les limites étaient données à 65%, 80% et 100%. De même dans la matrice U, si ce n'est qu'au lieu d'être sous la forme d'un caractère multiétats, ce caractère était découpé en trois caractères binaires. Dans le but de vérifier si ces limites sont adaptées, le rapport de la largeur proximale du métacarpien sur sa longueur a été calculé chez 24 taxons (Tab.III.42). Il en résulte que deux limites sur les trois proposées par les auteurs sont justifiées, seule celle de 100% nécessite d'être décalée à 110%. Sur le graphe, les pourcentages s'étendent de 39% (*Coelophysis*) à 130% (*Jingshanosaurus*) (Fig.III.43). Quatre regroupements sont formés, un premier comprenant les extragroupes ainsi qu'*Eoraptor* (43%), *Lamplughsaura* (50%) et les sauropodes, un deuxième comprenant *Plateosaurus*, *Sarahsaurus* (71%), *Mussaurus* et *Sefapanosaurus* (80%), un troisième formé, entre autres, du spécimen d'Ha Noosi (85%) et de *Massospondylus* (96%) et un dernier avec *Lufengosaurus* (114%), *Antetonitrus*, *Lessemsaurus* (118%) et *Jingshanosaurus* (130%).

Tableau III.42. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 291.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	57	40	39	101	86	84	118	-	-	-	-	-	43	-	85	130	50	-	118	-	114	96	96

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
96	-	80	-	-	71	-	-	-	71	-	80	-	-	-	-	94	60	53	-	-	-	61	

Figure III.43. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 291 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

292. Main, métacarpien I, forte asymétrie des condyles latéral et médial (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Un conflit a été relevé dans le codage de *Camarasaurus* (annexe 2). Au sein de l'intragroupe, l'état 0 est seulement présent chez *Efraasia*, *Camarasaurus* et *Lapparentosaurus*.

310. Main, métacarpien I, diaphyse, largeur minimale transverse par rapport à deux fois la largeur minimale transverse du métacarpien II (Yates 2007b)

0 ≤ 60%

1 > 60%

Ce caractère est issu uniquement de la matrice Y. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite originale était fixée à 100%. Le ratio de la largeur minimale de la diaphyse du métacarpien I sur le double de celle du métacarpien II a été calculé chez 18 taxons afin d'observer la répartition des valeurs (Tab.III.46). On observe sur le graphe la formation de deux groupes, et la limite proposée à 100% n'apparaît pas justifiée (Fig.III.47). Nous proposons donc une nouvelle limite à 60%, valeur qui se trouve dans le plus grand intervalle visible sur le graphe. Cette limite permet d'isoler les extragroupes qui possèdent l'état 0, et tous les taxons de l'intragroupe sont ainsi codés 1.

Tableau III.43. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 310.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	47	46	34	-	91	-	-	-	-	-	-	67	64	-	98	103	-	-	75	-	111	-	82

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
97	-	77	-	-	79	-	-	-	-	-	96	-	-	-	-	92	75	69	-	-	-	-	

Figure III.44. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 302 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

304. Main, métacarpien II, longueur par rapport à celle du métacarpien III (Gauthier 1986)

0 plus court ou subégal

1 plus long

Ce caractère est issu de la matrice P seulement. C'est un caractère continu dissimulé, mais il n'a pas été mesuré. L'état 0 est présent chez *Lesothosaurus*, *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Lamplughsaura*, *Mussaurus*, *Apatosaurus* et *Tazoudasaurus*.

---

293. Main, métacarpiens II et III, fosses ligamentaires distales, profondeur (Novas 1993)

0 peu profondes

1 profondes

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Les seuls taxons à posséder l'état 1 sont les théropodes *Coelophysis* et *Herrerasaurus*, ce caractère n'est donc pas vraiment informatif, il est supprimé de la matrice.

---

311. Main, métacarpiens II et III, extrémités distales, forme en vue distale (Yates 2007b)

0 subrectangulaire

1 trapézoïdale (le bord ventral étant plus large transversalement que le bord dorsal)

Ce caractère était intégré à la matrice Y seulement. C'est un caractère dont le codage est très subjectif, sans doute continu et sur lequel la taphonomie joue beaucoup. Pour ces raisons, il a été décidé de le supprimer de la matrice.

305. Main, métacarpien IV, diaphyse, largeur par rapport à celle du métacarpien III (Langer 2004)

0 approximativement identique

1 significativement plus faible

Ce caractère provient uniquement de la matrice P. Comme le précédent, c'est un caractère continu dissimulé qui n'a pas été mesuré.

294. Main, métacarpien V, longueur par rapport à sa largeur proximale (Yates 2003)

0 ≤ 75%

1 > 75% et < 170%

2 ≥ 170%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices avec une limite à 100%. Il a été reformulé afin de ne s'axer que sur le rapport de la longueur sur la largeur du métacarpien, car les états de caractère originaux mêlaient proportions et forme de la surface articulaire proximale (par exemple, l'état 0 était : « longer than wide at the proximal end with a flat proximal surface ».) Les rapports ont pu être calculés chez 16 taxons (Tab.III.43) et leur répartition, avec plusieurs taxons entre 96% et 199%, montre que la limite à 100% proposée par les auteurs n'est pas justifiée. Malgré cela, le graphe permet de mettre en évidence trois classes, dont les limites peuvent être disposées à 75% et 170% (Fig.III.44).

L'autre aspect du caractère original, à savoir la forme de la surface articulaire proximale du métacarpien V, pourrait être traité dans un autre caractère à ajouter à une version ultérieure de cette matrice.

Tableau III.44. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 294.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	119	283	-	-	63	57	-	-	-	-	-	-	229	-	109	102	-	-	-	-	96	-	150

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	144	-	-	133	-	-	-	-	-	185	-	-	-	-	117	208	310	-	-	-	133	

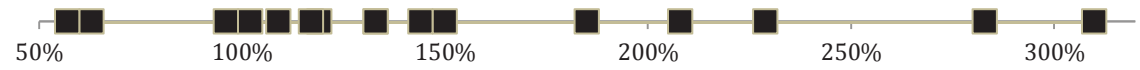


Figure III.45. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 294 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

295. Main, métacarpien V, longueur par rapport à la longueur du métacarpien III (Upchurch 1998)

0 ≤ 75%

1 > 75%

Ce caractère est issu des matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu dont les limites originales étaient placées à 75% (matrice Y) et 90% (U). Le ratio de la longueur des deux métacarpiens a été fait pour 17 taxons, afin d'observer la répartition des valeurs et de voir si l'une des limites était justifiée (Tab.III.44). La répartition des pourcentages sur le graphe montre que la limite de 75% permettrait seulement d'isoler *Camarasaurus* et que celle à 90% n'a pas lieu d'être. Mis à part deux taxons isolés, *Herrerasaurus* (24%) et *Camarasaurus* (82%), tous les autres ont des valeurs qui se situent entre 42% (*Lufengosaurus*) et 66% (*Tazoudasaurus*). Aucun intervalle suffisant n'apparaît pour proposer une nouvelle limite (Fig.III.45). Le caractère est donc supprimé.

Tableau III.45. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 295.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	53	24	-	-	53	56	-	-	-	-	-	-	48	-	54	63	-	-	-	-	42	-	55

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
61	-	59	-	-	43	-	-	-	54	-	-	-	-	-	-	44	61	82	-	-	-	66	

Figure III.46. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 295 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

296. Main, doigt I, longueur par rapport à celle du doigt II (Yates 2003)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. Un conflit sur le codage de *Jingshanosaurus* est apparu en confrontant le codage des matrices (annexe 2). L'état 1 est présent chez les sauropodes. *Lufengosaurus* est un des rares prosauropodes chez qui la longueur du doigt I est supérieure à celle du doigt II, mais les valeurs sont extrêmement proches, donc considérées comme égales (doigt I : 154 mm, doigt II : 150 mm, ratio de 103%). Ce caractère n'a pas été mesuré mais, au vu de ce résultat, il pourrait l'être pour une utilisation ultérieure de cette matrice, car il est probable qu'une limite supérieure à celle de 100% proposée soit plus adaptée.

---

297. Main, doigt I, phalange I.1, torsion ventrolatérale de l'axe transverse de l'extrémité distale (Sereno 1999) [ordonné]

0 absente

1 présente mais < 60°

2 60°

Ce caractère était présent dans les trois matrices. La confrontation des codages des trois matrices a permis de mettre en évidence deux conflits, chez *Anchisaurus* et *Plateosaurus* (annexe 2).
La torsion de la phalange I.1 n'est présente que chez les prosauropodes, les extragroupes et les sauropodes possèdent donc l'état 0.

---

298. Main, doigt I, phalange I.1, longueur par rapport à la longueur du métacarpien I (Gauthier 1986)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. La comparaison des codages des deux matrices a permis de mettre en évidence trois conflits, pour *Lessemsaurus*, *Massospondylus* et *Thecodontosaurus* (annexe 2).

---

299. Main, doigt I, phalange I.1, surface articulaire proximale, forme (Sereno 1999)

0 arrondie

1 avec une échancrure sur le côté médial

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Les sauropodes possèdent l'état 0.

---

312. Main, doigt I, phalange I.1, forme (Wilson 2002)

0 allongée et subcylindrique

1 fortement compressée proximodistalement et subtriangulaire

Ce caractère était présent dans la matrice Y uniquement. Les sauropodes *Apatosaurus*, *Camarasaurus* et *Omeisaurus* possèdent l'état 1.

---

313. Main, doigt II, phalange II.2, longueur par rapport à la phalange II.1 (Gauthier 1986)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère provient de la matrice Y uniquement. Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, mais il n'a pas été mesuré. L'état 1 est présent chez *Coelophysis*, *Herrerasaurus* et *Eoraptor*.

---

307. Main, doigt II, phalange II.2, longueur par rapport à la phalange II.1 (renseignant sur l'allongement des avant-dernières phalanges dans la main) (Gauthier 1986)

0 plus courte

1 plus longue

Ce caractère était présent dans la matrice P seulement. Il est redondant avec le caractère 313, il est donc supprimé.

315. Main, doigts II et III, formule phalangienne (Wilson & Sereno 1998)

0 3 et 4, respectivement

1 avec au moins une phalange manquante pour chaque doigt

Ce caractère provient de la matrice Y. La formule phalangienne des doigts II et III a été notée pour 12 taxons de prosauropodes, qui ont tous respectivement, 3 et 4. Les sauropodes sont les seuls taxons à posséder l'état 1.

300. Main, doigts II et III, phalanges non terminales, proportions (Yates 2003)

0 plus longues que larges

1 aussi longues ou moins longues que larges

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez *Jingshanosaurus*, *Lessemsaurus*, *Melanorosaurus* (NM QR3314) et les sauropodes.

301. Main, doigts II et III, griffes, courbure (Sereno et al. 1993)

0 faible

1 importante avec l'extrémité distale se projetant bien en dessous de la surface articulaire proximale

Ce caractère est issu des matrices Y et P.

302. Main, doigt II, griffe, longueur par rapport à celle de la griffe du doigt I (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≥ 90%

1 ≥ 65% et < 90%

2 > 50% et < 65%

3 ≤ 50%

Ce caractère continu était intégré aux trois matrices, avec des limites fixées à 75% et 100%. La confrontation des différents codages a permis de mettre en évidence quatre conflits, chez *Efraasia*, *Lufengosaurus*, *Riojasaurus* et *Shunosaurus* (annexe 2). Les pourcentages de la longueur de la griffe II sur celle de la griffe I ont été calculés chez 13 taxons (Tab.III.45). La répartition des valeurs sur le graphe invalide les limites à 75% et 100% proposées par les auteurs et montre quatre classes bien

séparées. Le premier n'est formé que de *Yunnanosaurus* (41%), le deuxième comporte *Sarahsaurus* (53%), *Lamplughsaura* (57%) et *Jingshanosaurus* (59%), le troisième comporte tous les prosauropodes restants excepté *Eoraptor* (100%), qui se trouve dans le dernier regroupement, avec les extragroupes (Fig.III.46). Sur cette base, trois nouvelles limites sont proposées pour ce caractère.

Tableau III.46. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 302.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	108	106	-	-	77	-	-	-	-	-	-	-	100	-	78	59	57	-	-	-	71	-	81

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
73	-	-	-	-	79	-	-	-	53	-	-	-	-	-	-	41	-	-	-	-	-	-	

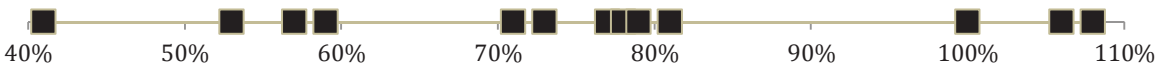


Figure III.47. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 302 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

314. Main, doigt III, phalange III.3, longueur par rapport à celle du métacarpien (Rauhut 2003)

0 inférieure

1 supérieure

Ce caractère était présent dans la matrice Y seulement.

303. Main, doigts IV et V, nombre de phalanges (Gauthier 1986)

0 plus de 2 et 0, respectivement

1 moins de 2 et 0, respectivement

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. La comparaison des matrices a permis de mettre en évidence un conflit de codage chez *Lufengosaurus* (annexe 2). Il est peu informatif, car seuls les théropodes *Coelophysis* et *Herrerasaurus* ont l'état 1, il est donc supprimé de la matrice.

308. Main, doigt V, phalanges (Langer 2004)

0 présence

1 absence

Ce caractère est issu de la matrice P. *Herrerasaurus* et *Eoraptor* sont les seuls taxons à posséder l'état 1 (*Coelophysis* est codé non applicable étant donné qu'il n'a pas de doigt V).

Bassin

316. Pelvis (Novas 1996)

0 propubique

1 opisthopubique

Ce caractère est issu seulement de la matrice P. Étant donné qu'il permet normalement de coder les ornithischiens et les saurischiens, *Lesothosaurus* est le seul taxon à être codé 1 dans notre matrice. Le caractère est donc non informatif et supprimé de la matrice.

Ilion

317. Ilion, bord dorsal, forme en vue latérale (Gauthier 1986)

0 sigmoïde

1 droit ou légèrement convexe

2 fortement convexe

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Les états de caractère, pris plutôt sur le modèle de ceux des matrices U et P, ont été passés de deux à trois états. L'état « straight » a été changé en « droit ou légèrement convexe », car peu d'ilions ont un bord dorsal strictement droit. Le codage de *Plateosaurus* est polymorphique pour ce caractère, car la forme du bord dorsal de l'ilion varie beaucoup selon les spécimens consultés : certains sont sigmoïdes et d'autres légèrement convexes (Moser 2003 : fig. 29).

318. Ilion, bord dorsal, décrochement (Gauffre 1996)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient des matrices U et P. Contrairement à ce que l'on pourrait penser, le décrochement sur le bord dorsal de l'ilion ne s'observe pas forcément que lorsque l'on a affaire à une marge dorsale sigmoïde. On observe un décrochement, c'est-à-dire un bord non continu, chez *Riojasaurus*, *Apatosaurus* et *Lapparentosaurus*. On remarque cependant que certains taxons dont on connaît plusieurs spécimens présentent du polymorphisme, c'est notamment le cas pour *Adeopapposaurus* et *Plateosaurus*.

319. Ilion, face latérale, surface concave, position par rapport au bord dorsal de l'acétabulum (Gauffre 1996)

0 juste au-dessus

1 située plus dorsalement

Ce caractère provient de la matrice U seulement.

320. Ilion, processus préacétabulaire, forme en vues latérale et médiale (Sereno 1999)

0 subrectangulaire

1 avec un angle antéroventral et un bord dorsal arrondi

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. La rédaction de la matrice Y a été retenue par défaut, mais elle doit être changée dans une version ultérieure de cette matrice pour celle de la matrice P, qui comporte trois états et semble plus adaptée pour décrire les formes de processus préacétabulaires rencontrées chez les sauropodomorphes.

321. Ilion, processus préacétabulaire, projection par rapport au pédoncule pubien (Yates 2003)

0 postérieur ou au même niveau

1 antérieur

Ce caractère était présent dans les trois matrices. *Lesothosaurus*, *Coelophysis*, *Adeopapposaurus*, *Leonerasaurus* et les sauropodes possèdent l'état 1.

322. Ilion, processus préacétabulaire, profondeur maximale par rapport à la profondeur au-dessus de l'acétabulum (Gauthier 1986)

0 bien inférieure

1 subégale

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il est mal défini et peu informatif, il a donc été décidé de le supprimer de la matrice.

323. Ilion, processus préacétabulaire, longueur par rapport à sa profondeur (Yates & Kitching 2003)

0 < 2 fois

1 > 2 fois

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est non informatif, il est donc supprimé.

324. Ilion, extrémité antérieure, angle entre le bord ventral du processus préacétabulaire et le pédoncule pubien en vue latérale (Gauffre 1996)

0 obtus

1 aigu

Ce caractère est issu de la matrice U seulement. Il a été reformulé, afin d'aider à mieux situer l'angle dont il est question. Le caractère apparaît comme un caractère continu, bien qu'il n'y ait pas de valeurs précises dans l'énoncé. L'angle entre le bord ventral du processus préacétabulaire et le bord antérodorsal du pédoncule pubien a donc été mesuré chez 25 taxons, à partir des photos des ilions en vue latérale (Tab.III.47). Il en ressort que les valeurs des angles sont très continues et s'étendent de 25% (*Mussaurus*) à 72% (*Coloradisaurus* et *Apatosaurus*) (Fig.III.48). Aucun intervalle suffisant n'apparaît pour proposer une nouvelle limite, même si 60° est la mesure avec le moins de valeurs l'entourant, et semble délimiter les angles réellement obtus des autres, il y a de grandes chances que l'ajout de nouveaux taxons à la matrice la fasse sauter. Faute de limites plus convaincantes, ce caractère est supprimé.

Tableau III.47. Angles (en degrés) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 324.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
53	33	41	40	-	30	71	-	-	-	-	72	50	54	-	-	45	-	48	51	-	36	44	65

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	25	-	-	53	-	57	44	41	-	-	-	35	-	-	27	72	46	-	-	-	67	

Figure III.48. Répartition des angles mesurés pour le caractère 324 chez les taxons pour lesquels c'était possible.

325. Ilion, pédoncule pubien, longueur par rapport à sa largeur antéropostérieure distale (Sereno 1999)

0 ≤ 130%

1 > 130% et < 220%

2 ≥ 220%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite originale était fixée à 200% dans les trois cas. Les ratios ont été calculés chez 19 taxons afin de vérifier si cette limite était justifiée et d'observer la répartition des valeurs (Tab.III.48). Cette dernière est en fait relativement disparate, avec peu de points, à une certaine distance les uns des autres, sur les extrémités du graphe, et une concentration de points sur le centre du graphe (Fig.III.49). La limite à 200% proposée par les auteurs n'est pas valide, car entourée d'un trop grand nombre de valeurs trop proches les unes des autres. Plusieurs intervalles de plus de 10% apparaissent, mais nous n'avons choisi d'en sélectionner que deux parmi les plus importants. Nous proposons donc deux nouvelles limites, à 130% et 220%, qui permettent de former trois regroupements de densité variable.

Tableau III.48. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 325.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
157	196	110	84	-	204	-	-	-	-	187	72	-	156	-	-	-	-	-	158	-	-	126	245

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
164	-	241	-	185	198	-	158	290	-	-	-	-	-	-	-	-	217	-	-		-	154	

Figure III.49. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 325 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

326. Ilion, renflement entre le processus préacétabulaire et la crête supracétabulaire (Gauthier 1986)

0 absent

1 présent

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice.

---

333. Ilion, processus postacétabulaire, longueur par rapport à la distance entre les pédoncules pubien et ischiatique (Yates 2007b)

0 ≥ 200%

1 > 140% et < 200%

2 > 80% et ≤ 140%

3 ≤ 80%

Ce caractère continu provient de la matrice Y seulement. Ses limites originales étaient fixées à 40% et 100%. Les pourcentages de la longueur du processus postacétabulaire sur celle entre les pédoncules pubien et ischiatique ont été calculés pour 24 taxons (Tab.III.50). Les valeurs obtenues montrent que la limite à 40% n'est pas adaptée, car aucun ratio n'est inférieur à 50%, et que celle à 100% n'est pas non plus idéale, car elle se trouve au centre d'un amas de points (Fig.III.51). Le graphe de répartition des valeurs permet de visualiser trois regroupements et un point isolé à 271% (*Coelophysis*). Nous avons donc fixé trois nouvelles limites à 80%, 140% et 200%. Celles-ci permettent de délimiter un premier groupe formé des sauropodes (57% et 58%), de *Lessemsaurus* (67%), *Meroktenos* (68%) et *Jingshanosaurus* (69%), un deuxième groupe formé de la majorité des taxons restants, un troisième comprenant *Sarahsaurus* (151%) et *Saturnalia* (161%) et enfin, on trouve *Coelophysis* (271%) isolé, car son processus postacétabulaire est extrêmement allongé.

Tableau III.49. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 333.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
95	92	123	271	-	133	-	-	-	-	131	-	92	-	-	-	69	-	-	67	-	132	111	111

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	68	-	-	124	110	-	116	96	151	161	-	-	98	-	103	123	57	58	-	-	-	-	

Figure III.50. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 333 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

334. Ilion, processus postacétabulaire, bord postérieur, forme (Yates 2003)

0 arrondi à pointu

1 carré

2 avec un bord ventral droit et un bord postérodorsal arrondi

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il n'est pas bien très bien défini, et nous proposons pour une version ultérieure de cette matrice de le diviser en deux caractères, le premier traitant uniquement de la forme du bord postérieur du processus postacétabulaire « convexe / droit », qui permettrait d'intégrer la forme arrondie des processus postacétabulaires des sauropodes dans l'état « convexe », et le second traitant de la présence d'un coin postéroventral « absent / présent », comme on l'observe souvent chez certains sauropodes comme *Camarasaurus*.

335. Ilion, processus postacétabulaire, extrémité distale, bord ventral, orientation (Yates 2003)

0 oblique

1 horizontal

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

331. Ilion, pédoncule ischiatique, forme (Salgado et al. 1997)

0 proéminent et développé

1 réduit et arrondi

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Les sauropodes sont les seuls à posséder l'état 1.

332. Ilion, pédoncule ischiatique, extrémité distale, projection postérieure (Yates 2003)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Cette projection est bien visible sur certains spécimens comme *Riojasaurus* ou *Ruehleia*, mais elle s'apparente plutôt à un bord postérieur concave du pédoncule ischiatique qu'à une réelle projection. En plus de cela, une dimension subjective entre en ligne de compte lors de l'observation des spécimens et c'est un caractère très sujet au polymorphisme, par exemple chez *Plateosaurus*. Pour toutes ces raisons, il a été décidé de supprimer ce caractère de la matrice.

327. Ilion, crête supracétabulaire (Pol et al. 2011)

0 peu développée

1 bien développée

Ce caractère provient de la matrice P seulement. Il est non informatif, il est donc supprimé.

328. Ilion, crête supracétabulaire, extension latérale maximale, localisation (Yates 2003)

0 au-dessus du pédoncule pubien

1 au-dessus de l'acétabulum

Ce caractère est issu uniquement de la matrice P. L'état 0 est possédé par les extragroupes, *Chromogisaurus*, *Eoraptor*, *Panphagia*, *Saturnalia* et les sauropodes.

329. Ilion, acétabulum, degré d'ouverture (Gauthier 1986)

0 fermé

1 partiellement ouvert

2 ouvert

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Sa rédaction a été simplifiée afin de ne pas inclure les descriptions de la marge ventrale du mur médial de l'acétabulum dans le caractère traitant de l'ouverture de l'acétabulum. Nous proposons à la place, dans une version ultérieure de cette matrice, d'inclure les considérations sur la marge ventrale dans un nouveau caractère. *Marasuchus* est le seul taxon de la matrice à avoir un acétabulum complètement fermé. *Chromogisaurus* et *Panphagia* sont de bonnes illustrations de l'état 1, et la majorité des prosauropodes et tous les sauropodes possèdent l'état 2.

330. Ilion, acétabulum, longueur par rapport à sa hauteur (Benton et al. 2000)

0 ≤ 160%

1 > 160% et < 200%

2 ≥ 200%

Ce caractère provient uniquement de la matrice P. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite était initialement à 100%. Le rapport de la longueur de l'acétabulum (prise entre les marges médiales des pédoncules) sur sa hauteur a été calculé pour 28 taxons (Tab.III.49). Il apparaît qu'aucun acétabulum n'est plus haut que long, car aucune valeur ne se situe en dessous de 100%. La limite initiale n'était donc pas justifiée, même si certains acétabulums, comme ceux de *Lessemsaurus* ou *Riojasaurus*, donnent l'impression d'être plus hauts. Le graphe de répartition des valeurs montre trois grandes classes, bien distinctes, ainsi qu'un point isolé à 298% (*Thecodontosaurus*) (Fig.III.50). Ce point est regroupé avec la classe qui le précède et nous proposons deux nouvelles limites pour ce caractère à 160% et 200%.

Tableau III.50. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 330.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
170	180	244	243	-	150	246	-	-	-	183	140	190	-	-	-	152	-	231	177	-	-	153	138

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	157	-	158	190	-	136	146	143	174	-	-	298	-	190	127	134	191	-	-	-	144	

Figure III.51. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 330 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

336. Ilion, fosse brevis (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

Pubis

---

337. Pubis, pubis conjoints, largeur maximale par rapport à leur longueur (Cooper 1984)

0 ≤ 75%

1 > 75%

Ce caractère était présent dans les trois matrices. C'est un caractère continu, qui était rédigé avec une limite à 75% dans les matrices Y et P, et une à 70% dans la matrice U. Le ratio de la largeur maximale des pubis conjoints (généralement prise au niveau de la plaque obturatrice) sur leur longueur a été calculé chez 27 taxons (Tab.III.51). Les valeurs sont très diverses, elles s'étendent de 24% (*Coelophysis*), ratio qui correspond à un pubis très allongé et des plaques obturatrices pas très larges, à 117% (*Camarasaurus*), qui correspond à un pubis d'allure robuste, très court avec une plaque obturatrice très étendue transversalement. La majorité des ratios sont concentrés entre 39% (*Massospondylus*) et 87% (*Ruehleia*) (Fig.III.52). Cette répartition et l'absence d'intervalles significatifs rendent caduques les limites de 70% et 75% proposées par les auteurs. La répartition des ratios ne permet pas de proposer de nouvelles limites, les seules qu'il serait possible de fixer dans un intervalle de plus de 10% isoleraient les deux taxons qui occupent les extrémités du graphe. Ce caractère est donc supprimé.

Tableau III.51. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 337.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
63	-	24	24	-	71	54	56	-	-	-	72	50	58	-	67	61	99	-	63	-	59	71	39

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	54	-	-	-	58	-	77	87	50	47	-	-	-	-	44	-	83	117	-	-	-	77	

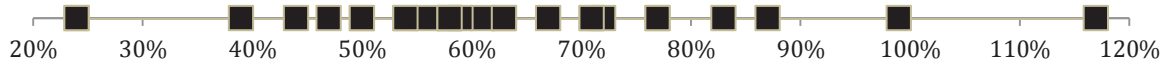


Figure III.52. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 337 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

339. Pubis, pubis conjoints, largeur transverse minimale par rapport à la distance entre les pédoncules iliaques (Yates & Kitching 2003)

0 ≤ 75%

1 > 75% et < 125%

2 ≥ 125%

Ce caractère continu était intégré aux trois matrices avec une limite fixée à 40%. Il n'a pas pu être vérifié chez un grand nombre de taxons, car, si la largeur minimale est facile à obtenir en multipliant la largeur minimale d'un tablier pubien par deux lorsqu'un seul pubis est préservé, la distance entre les pédoncules iliaques est plus difficile à estimer. Le ratio a pu être calculé pour 13 taxons (Tab.III.52). Malgré le peu de données, il ressort tout de même du graphe de la répartition des valeurs trois classes. La limite proposée par les auteurs à 40% n'est pas adaptée, car aucune valeur n'est inférieure à 40%. Nous proposons donc deux nouvelles limites, à 75% et 125%. La première permet de regrouper deux valeurs inférieures à 75%, qui sont celles du sauropode *Lapparentosaurus* (43%) et du prosauropode de Maphutseng (63%). L'état 2, supérieur ou égal à 125%, regroupe des formes assez différentes, qui sont *Herrerasaurus* (158%), *Jingshanosaurus* (178%), *Mussaurus* (185%) et *Efraasia* (194%). L'état 1 comprend toutes les valeurs intermédiaires (Fig.III.53).

Tableau III.52. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 339.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
105	-	158	113	-	-	104	-	-	-	-	91	194	-	-	-	178	91	-	-	-	-	63	107

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	185	-	-	-	-	-	-	88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43	-	-	-	

Figure III.53. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 339 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

338. Pubis, plaque obturatrice, surface latérale, tubercule, développement (Yates 2003)

0 proéminent

1 pas développé

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Le tubercule est appelé par certains auteurs « ambiens process » (Sereno & Arcucci 1994 : fig. 7). Les seuls taxons à posséder l'état 0 sont *Marasuchus*, *Herrerasaurus*, *Efraasia*, le prosauropode de Maphutseng, *Plateosaurus* (certains spécimens) et *Saturnalia*.

346. Pubis, plaque obturatrice, foramen obturateur, taille (Gauffre 1996)

0 très réduit

1 large (au moins 50% du diamètre de l'acétabulum)

Ce caractère provient seulement de la matrice U. Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, mais il n'a pas été mesuré. Les extragroupes et les sauropodes possèdent l'état 0, ainsi que *Aardonyx*, *Antetonitrus*, *Efraasia*, *Eoraptor* et *Lamplughsaura*.

340. Pubis, plaque obturatrice, foramen obturateur, visibilité en vue dorsale (Galton & Upchurch 2004)

0 au moins partiellement dissimulé par le pédoncule iliaque

1 complètement visible

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U.

341. Pubis, plaque obturatrice, bord dorsal, forme en vue latérale (Yates 2007b)

0 droit

1 concave

Ce caractère provient uniquement de la matrice Y.

345. Pubis, plaque obturatrice, zone acétabulaire, longueur par rapport à la longueur de la zone acétabulaire ischiale (Galton & Upchurch 2004)

0 à peu près égale

1 à peu près la moitié

Ce caractère est issu de la matrice U uniquement. Il est redondant avec le caractère 359, il est donc supprimé de la matrice.

342. Pubis, tablier pubien, bords latéraux en vue dorsale (Yates & Kitching 2003)

0 droits

1 concaves

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

347. Pubis, tablier pubien, orientation par rapport à la plaque obturatrice (Cooper 1984)

0 torsion transversale

1 coplanaires

Ce caractère était présent dans la matrice U seulement. L'état 1 est présent chez les sauropodes.

343. Pubis, tablier pubien, orientation des lames sur toute leur longueur (Wilson & Sereno 1998)

0 transverse

1 recourbées postéromédialement

Ce caractère provient des matrices Y et P. Il est redondant avec le caractère 347, il est donc supprimé.

344. Pubis, extrémité distale, expansion dorsoventrale par rapport à la longueur du pubis (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≤ 30%

1 > 30%

Ce caractère continu était intégré aux matrices Y et U, avec une limite fixée à 15%. L'état 0 original « absence d'expansion » a été supprimé, car il était redondant avec l'état 1 « expansion < 15% ». Le rapport de l'expansion dorsoventrale, prise en vue latérale, sur la longueur du pubis, a été calculé chez 30 taxons (Tab.III.53). Il apparaît que la limite de 15% proposée par les auteurs n'est pas justifiée, car beaucoup de taxons, comme *Lamplughsaura* (13%), le spécimen d'Ha Noosi (14%) ou *Yunnanosaurus* (16%), ont des valeurs qui s'en approchent. Un intervalle apparaît toutefois clairement sur le graphe, aux alentours de 30%. Les ratios s'étendent de 3% (*Lesothosaurus* et *Efraasia*) à 21% (*Coloradisaurus*) d'un côté de celui-ci et, à l'opposé, seulement deux valeurs sont visibles à 39% (*Apatosaurus*) et 45% (*Herrerasaurus*) (Fig.III.54). Sur la base de cette répartition, nous avons choisi de fixer une nouvelle limite à 30%.

Tableau III.53. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 344.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	3	45	9	8	9	4	10	-	-	-	21	3	5	-	14	18	13	-	12	-	18	11	12

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	10	12	-	-	12	-	10	11	8	9	-	13	-	-	12	16	39	19	-	-	-	16	

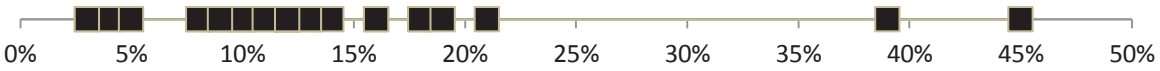


Figure III.54. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 344 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

Ischion

---

350. Ischion, longueur par rapport à la longueur du pubis (Salgado et al. 1997)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu, mais il n'a pas été mesuré. L'état 1 est présent chez les sauropodes, excepté *Apatosaurus*.

---

359. Ischion, plaque obturatrice, zone acétabulaire, longueur par rapport à la longueur de la zone acétabulaire pubienne (Galton & Upchurch 2004)

0 supérieure

1 égale

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. C'est un caractère continu, dont la limite était fixée à 100%. J'ai essayé de le mesurer, mais n'ai réussi à obtenir les deux valeurs, et donc le rapport, que chez trois taxons : *Coelophysis* (192%), *Coloradisaurus* (97%) et *Ruehleia* (145%). Les longueurs des zones acétabulaires ne sont presque jamais indiquées, ou entièrement visibles, dans les publications. Pour les spécimens que j'ai étudiés lors de mes visites de collections, une des deux composantes était pratiquement tout le temps incomplète sur un même spécimen. Pour cela, ce caractère est supprimé de la matrice.

---

354. Ischion, plaque obturatrice, extension (Novas 1992)

0 étendue sur plus de la moitié de la longueur de l'os

1 limitée au tiers proximal

Ce caractère provient uniquement de la matrice P. Il servait à définir une partie de l'extragroupe, car dans la matrice originale, *Marasuchus* et *Lesothosaurus* étaient les seuls taxons à posséder l'état 0. L'observation des ischions de ces deux genres dans les publications m'a amenée à les recoder

1 (Sereno & Arcucci 1994 : fig. 6, Baron et al. 2016 : fig. 13). Il est possible que j'aie mal compris le caractère, il est donc conservé dans une version de la matrice en attendant d'éclaircir la situation, afin de pouvoir l'utiliser dans une version ultérieure s'il a été mal interprété.

---

358. Ischion, portion proximale, surface dorsolatérale, sillon longitudinal (Yates 2003)

0 absent

1 présent

Ce caractère provient de la matrice Y.

---

348. Ischion, encoche séparant l'extrémité postéroventrale de la plaque obturatrice de la diaphyse (Rauhut 2003)

0 présente

1 absente

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

---

349. Ischion, ischions conjoints, fenêtre interischiale, extension (Yates 2003)

0 courte

1 longue

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, car la longueur de la fenêtre interischiale pourrait être mesurée par rapport à la longueur totale des ischions, mais cela n'a pas été fait. Les fenêtres interischiales courtes ou allongées restent tout de même bien visibles sans mesures, mais le codage nécessite d'avoir les deux ischions conjoints. Ainsi, l'état 1 est présent chez les théropodes *Coelophysis* et *Herrerasaurus*, *Mussaurus*, *Plateosaurus*, *Xixiposaurus* et *Lapparentosaurus*.

---

351. Ischion, diaphyse, forme de la section transverse (Sereno 1999)

0 ovoïde à subrectangulaire

1 triangulaire

Ce caractère provient des matrices Y et P.

360. Ischion, diaphyse, hauteur par rapport à sa largeur (Wilson & Sereno 1998)

0 bien inférieure

1 égale ou supérieure

Ce caractère est issu de la matrice Y seulement. Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, mais il n'a pas été mesuré. Les taxons codés 0 sont *Lesothosaurus*, *Anchisaurus*, *Efraasia*, *Melanorosaurus* (NM QR3314), *Saturnalia* et les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*.

352. Ischions, extrémité distale, orientation des axes longs de la section transverse (Wilson & Sereno 1998)

0 se rejoignent pour former un angle

1 coplanaires

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est non informatif, car il s'agit d'un caractère de Titanosauria, *Camarasaurus* est donc le seul taxon à posséder l'état 1. Ce caractère est donc supprimé de la matrice.

355. Ischion, extrémité distale, expansion dorsoventrale par rapport au reste de la diaphyse (Berman & McIntosh 1978)

0 égale ou légèrement étendue

1 fortement étendue (l'épaisseur de la diaphyse donnant l'impression de doubler à l'extrémité distale en vue latérale)

Ce caractère provient de la matrice U seulement.

353. Ischion, extrémité distale, expansion antéropostérieure (Holtz 1994)

0 absente

1 présente

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. Il est redondant avec le caractère 355, il est donc supprimé.

356. Ischion, extrémité distale, épaisseur maximale par rapport à trois fois l'épaisseur minimale (Wilson & Sereno 1998)

0 inférieure

1 égale ou supérieure

Ce caractère est issu de la matrice U. Il est non informatif, car *Shunosaurus* est le seul taxon à posséder l'état 1, il est donc supprimé.

357. Ischion, extrémité distale, contour en vue distale (Sereno 1989)

0 arrondi

1 subtriangulaire

Ce caractère provient de la matrice U. L'état 0 original « rounded or flattened » a été modifié en enlevant « aplati », qui ne semble pas adapté pour décrire le contour d'une extrémité distale.

361. Ischion, extrémités distales conjointes, largeur transverse par rapport à leur hauteur en vue distale (Yates 2003)

0 ≤ 120%

1 > 120% et < 150%

2 ≥ 150%

Ce caractère continu provient de la matrice Y, où il était rédigé avec une limite fixée à 100%. Les rapports de la largeur transverse des extrémités distales sur leur hauteur ont été calculés pour 19 taxons, afin d'observer la répartition des valeurs (Tab.III.54). Il en ressort que la limite à 100% n'a pas lieu d'être, car elle est entourée de nombreux taxons qui ont des ratios très proches, dont *Saturnalia* qui se trouve exactement dessus. Plusieurs intervalles de plus de 10% sont visibles sur le graphe, mais deux ressortent particulièrement : un à 120% et l'autre autour de 150% (Fig.III.55). Nous proposons donc ces valeurs comme nouvelles limites pour ce caractère. Elles permettent de regrouper *Eucnemesaurus* (130%) et *Ruehleia* (140%) dans l'état 1, et *Herrerasaurus* (167%), *Adeopapposaurus* (182%) et *Melanorosaurus* (229%), dans l'état 2.

Tableau III.54. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 361.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	-	167	-	-	182	-	-	-	88	-	91	-	75	130	-	77	-	-	114	-	109	-	61

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
229	-	111	-	111	112	-	-	140	-	100	-	-	-	-	167	109	85	-	-	-	-	-	

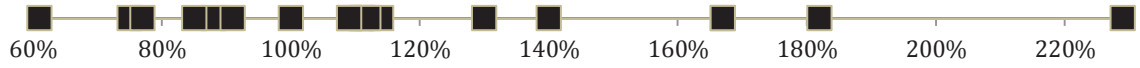


Figure III.55. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 361 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

Fémur

362. Membre postérieur, longueur par rapport à la longueur du tronc (vertèbres dorsales) (Gauthier 1986)

0 > 110%

1 ≤ 110%

Ce caractère continu était présent dans les matrices Y et U, avec une limite à 100%. Il a été possible de calculer le rapport chez huit taxons, en prenant les longueurs ajoutées du fémur, tibia et métatarsien III, par rapport à la longueur de l'ensemble des centrums de vertèbres dorsales (Tab.III.55). On observe l'apparition de deux classes sur le graphe de répartition des valeurs, qui permettent de proposer une nouvelle limite à 110%, le ratio de 100% ne se situant pas dans un intervalle (Fig.III.56). D'un côté du graphe se trouvent les formes avec un membre postérieur approximativement de la même longueur que le tronc, comme *Lufengosaurus*, *Omeisaurus*, le spécimen d'Ha Noosi et *Melanorosaurus*. Plus loin sur le graphe, des valeurs entre 120% et 135% représentent des formes dont les membres postérieurs sont plus développés, comme c'est le cas chez les théropodes *Coelophysis* et *Herrerasaurus*, chez *Eoraptor* et, de manière intéressante, chez *Coloradisaurus*.

Tableau III.55. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 362.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	-	134	121	-	-	-	-	-	-	-	124	-	133	-	105	-	-	-	-	-	99	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
107	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	101	-	-	

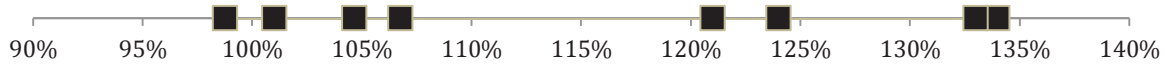


Figure III.56. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 361 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

363. Membre postérieur, longueur par rapport à la longueur du tronc (Galton 1971)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

Ce caractère provient de la matrice U seulement. Il est redondant avec le caractère 362, il est donc supprimé.

364. Fémur, tête, forme en vues antérieure et postérieure (Yates 2007b)

0 à peu près rectangulaire

1 à peu près hémisphérique

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Il est mal défini, et jugé trop subjectif. Il est supprimé de la matrice.

365. Fémur, tête, projection en vue antérieure (Galton & Upchurch 2004)

0 ventromédiale

1 médiale

2 dorsomédiale

Ce caractère est issu uniquement de la matrice U.

366. Fémur, extrémité proximale, contact avec le bord latéral de la diaphyse en vues antérieure et postérieure (Van Heerden & Galton 1997)

0 convergent en formant une pente douce

1 convergent en formant un angle abrupt

Ce caractère provient de la matrice U. Il est trop subjectif et sujet à la taphonomie, il a donc été décidé de le supprimer.

367. Fémur, diaphyse, forme en vues antérieure et postérieure (Galton 1985)

0 sigmoïde

1 droite

Ce caractère était présent dans les matrices U et P.

368. Fémur, diaphyse, forme de la face antérieure en vue latérale (Gauffre 1996)

0 convexe

1 droite

Ce caractère était intégré aux matrices U et P. Les sauropodes, excepté *Lapparentosaurus*, sont les seuls à posséder l'état 1.

369. Fémur, diaphyse, torsion (angle entre l'axe long de la tête fémorale et l'axe transverse des condyles distaux) (Carrano 2000)

0 ≥ 40°

1 > 20° et < 40°

2 ≤ 20°

Ce caractère provient des matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu, dont les limites sont fixées dans les deux matrices à 0° et 30°. Il n'a pu être mesuré que chez sept taxons seulement (Tab.III.56), l'idéal pour prendre une valeur précise étant d'avoir une photo du fémur en vue proximale prise avec les condyles disposés de manière horizontale, ou de trouver la mesure exacte dans une publication. Les valeurs des angles s'étendent de 23° (*Anchisaurus*) à 55° (*Herrerasaurus*). Une limite à 30° ne semble pas idéale, d'autant plus que le plus grand intervalle du graphe est visible autour de 40° (Fig.III.57). Sachant cela, et étant donné que certains taxons comme *Antetonitrus* ou *Meroktenos* ont

des fémurs avec une torsion très faible, nous proposons deux nouvelles limites pour ce caractère à 20° et 40°.

Tableau III.56. Angles (en degrés) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 369.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	28	55	-	30	-	23	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	-	45	-	35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Figure III.57. Répartition des angles mesurés pour le caractère 369 chez les taxons pour lesquels c'était possible.

370. Fémur, mi-diaphyse, forme en coupe transversale (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire

1 elliptique (avec l'axe long orienté médiolatéralement)

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

371. Fémur, petit trochanter (McIntosh 1990)

0 présent

1 absent

Ce caractère n'était réellement intégré à aucune matrice, il a été extrait à partir du caractère 373, dont les états étaient « well developed » et « absent or greatly reduced ». L'état 1 est présent chez *Chromogisaurus* et les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*. Tous ces taxons ont donc été codés non applicable pour les caractères 372 à 376.

372. Fémur, petit trochanter, forme (Gauthier 1986)

0 tubercule arrondi

1 crête allongée

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 0 est présent chez *Marasuchus*, *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Pampadromaeus* et *Saturnalia*.

373. Fémur, petit trochanter, développement (McIntosh 1990)

0 réduit

1 bien développé

Ce caractère était intégré aux trois matrices. Dans la matrice Y, il était à l'origine non informatif dans l'intragroupe, car tous les taxons avaient l'état « réduit ». Or, lorsque l'on compare tous les fémurs de prosauropodes, il apparaît que certains ont un petit trochanter nettement plus haut que d'autres. Ce n'est bien entendu pas comparable avec le processus très développé que l'on observe chez certains théropodes ou ornithischiens, mais c'est tout de même remarquable. Pour cela, certains taxons comme *Coloradisaurus*, *Lessemsaurus* ou *Riojasaurus*, ont été codés 1.

374. Fémur, petit trochanter, extrémité proximale, localisation par rapport au bord ventral de la tête fémorale (Gauffre 1996)

0 au même niveau

1 au-dessous

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U.

376. Fémur, petit trochanter, visibilité en vue postérieure (Van Heerden & Galton 1997)

0 pas visible

1 visible

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. L'état 1 est présent chez les extragroupes, *Antetonitrus*, *Melanorosaurus* (NM QR1551) et *Tazoudasaurus*.

375. Fémur, petit trochanter, localisation sur l'axe médiolatéral en vue antérieure (Yates 2007b)

0 proche du centre

1 proche du bord latéral

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Il est proche du caractère 376 et relativement subjectif, il est donc supprimé de la matrice.

377. Fémur, crête trochantérienne (Rowe 1989)

0 présente

1 absente

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. La crête trochantérienne est généralement désignée sous le nom de « trochanteric shelf ». *Marasuchus*, *Coelophysis*, *Herrerasaurus*, *Chromogisaurus*, *Eoraptor*, *Pampadromaeus* et *Saturnalia* possèdent l'état 0.

378. Fémur, quatrième trochanter, hauteur (Gauthier 1986)

0 haute crête

1 basse crête rugueuse

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez *Coelophysis* et les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*.

379. Fémur, quatrième trochanter, profil en vue médiale (Langer 2004)

0 subsymétrique

1 asymétrique

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Il est trop subjectif et sa définition n'est pas assez précise. Nous proposons de le reformuler ou de le remplacer, dans une version ultérieure de cette matrice, par un ou deux caractères visant par exemple la forme générale du quatrième trochanter (arrondie chez *Melanorosaurus* NM QR1551 et subrectangulaire chez le spécimen d'Ha Noosi), ou celle de son échancrure distale. En attendant, ce caractère est supprimé de la matrice.

380. Fémur, quatrième trochanter, bord distal, forme en vue médiale (Yates 2007b)

0 droit

1 convexe

Ce caractère provient uniquement de la matrice Y.

381. Fémur, quatrième trochanter, extrémité distale, position le long de l'axe proximodistal (Galton 1990)

0 dans la moitié proximale

1 au-delà du point médian

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

382. Fémur, quatrième trochanter, extrémité distale, position le long de l'axe transverse (Galton 1990)

0 dans le quart médiocentral

1 dans le quart médial

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

383. Fémur, extrémité distale, surface antérieure, sillon extenseur (Molnar et al. 1990)

0 absent

1 présent

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

384. Fémur, extrémité distale, condyle médial, extension postérieure par rapport à celle des condyles fibulaire et latéral conjoints en vue distale (Wilson 2002)

0 inférieure

1 subégale

2 supérieure

Ce caractère provient uniquement de la matrice Y. La majorité des taxons possèdent l'état 1. *Adeopapposaurus*, *Anchisaurus* et *Lessemsaurus* possèdent l'état 0. Le spécimen d'Ha Noosi, *Pampadromaeus* et *Apatosaurus* possèdent l'état 2.

Tibia

385. Tibia, longueur par rapport à la longueur du fémur (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≥ 120%

1 > 100% et < 120%

2 ≤ 100%

Ce caractère était intégré dans les matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu, dont les limites originales étaient fixées à 60% et 100% dans la matrice Y, et à 65% et 100% dans la matrice U. Afin de justifier et de vérifier l'emploi de ces limites, le rapport de la longueur du tibia sur la longueur du fémur a été calculé pour 27 taxons (Tab.III.57). Il apparaît sur le graphe de répartition des valeurs que les deux limites de 60% et 100% se trouvent dans un intervalle, mais celle de 60% est tout de même trop proche de certains ratios pour être conservée. Nous conservons en revanche la limite à 100% proposée par les auteurs, et en ajoutons une nouvelle à 120%, même si celle-ci isole un taxon (Fig.III.58). Ainsi, le premier groupe s'étend de 54% (*Lessemsaurus*) à 89% (*Adeopapposaurus* et *Coloradisaurus*), sous la forme d'une suite de valeurs discontinue. Les taxons qui ont les ratios les plus faibles sont les sauropodes (58% et 64%) et certaines formes robustes de prosauropodes comme *Lessemsaurus* (54%), *Melanorosaurus* ou *Antetonitrus* (66%), généralement considérées comme bipèdes facultatives (cf. introduction : fig.3C). 12 taxons sur 27 ont des rapports compris entre 80% et 89%. Excepté *Herrerasaurus*, ce sont tous des prosauropodes et, mis à part *Lamplughsaura* et *Riojasaurus*, ces formes-là sont généralement toutes considérées comme bipèdes (cf. introduction : fig.3B). Plus loin sur le graphe, quatre taxons ont des ratios proches de 100%, c'est-à-dire qu'ils présentent un important allongement du tibia relativement au fémur, qui entraîne un allongement du membre postérieur, à l'opposé de la condition observée chez les sauropodes, qui ont un tibia généralement court et robuste. Ces taxons, dont font partie *Chromogisaurus* (103%), *Eoraptor* (102%) et *Saturnalia* (104%), sont des formes de plus petite taille, bipèdes, et dont l'anatomie se rapproche de celle des théropodes basaux comme *Coelophysis* (106%) (cf. introduction : fig.3A).

Tableau III.57. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 385.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	125	87	106	-	89	-	66	-	-	103	89	87	102	-	76	81	83	-	54	-	63	-	88

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
66	-	72	-	-	87	-	86	83	-	104	-	-	-	-	80	80	64	58	-	-	58	58	

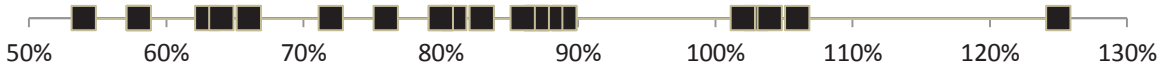


Figure III.58. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 385 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

397. Tibia, extrémité proximale, forme (sans prendre en compte la crête cnémiale) (Wilson & Sereno 1998)

0 ovoïde (plus longue antéropostérieurement que large transversalement)

1 subcirculaire (aussi longue antéropostérieurement que large transversalement)

Ce caractère était intégré à la matrice Y.

---

396. Tibia, extrémité proximale, condyle latéral, bord postérieur, position par rapport au bord postérieur de la surface articulaire proximale (Yates 2007b)

0 antérieur

1 au même niveau

Ce caractère était présent dans la matrice Y seulement. L'état 1 est présent chez *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Chromogisaurus*, *Eoraptor*, *Mussaurus*, *Panphagia*, *Ruehleia*, *Sarahsaurus* et *Saturnalia*.

---

390. Tibia, extrémité proximale, condyle latéral, position (Yates & Kitching 2003)

0 au centre du bord médial de la surface proximale

1 au niveau du bord postérieur de la surface proximale

Ce caractère provient de la matrice P seulement. Il est redondant avec le caractère 396, il est donc supprimé.

---

386. Tibia, crête cnémiale, orientation (Wilson & Sereno 1998)

0 antérieure à antérolatérale

1 latérale

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*.

---

394. Tibia, crête cnémiale, surface latérale, crête paramarginale (Yates 2007b)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Je n'ai pas compris à quelle structure il faisait allusion. Dans la matrice Y originale, les seuls taxons codés 1 sont *Jingshanosaurus*, *Lufengosaurus* et *Yunnanosaurus*. Malheureusement, je n'ai pas pu étudier ces taxons en collections et la publication de Yates (2007) ne donne aucune référence ou information sur cette crête paramarginale. La consultation des publications et de photos des taxons concernés ne m'a pas permis non plus de localiser cette structure. Ne sachant pas exactement de quoi il s'agit, il a été décidé de supprimer ce caractère.

---

395. Tibia, crête cnémiale, point le plus élevé, position le long de la crête (Yates 2007b)

0 proche de son extrémité proximale

1 environ à mi-chemin, le bord proximal de la crête étant ainsi incliné antérodorsalement

Ce caractère est issu de la matrice Y. L'état 1 est présent chez *Lamplughsaura*, *Mussaurus*, *Riojasaurus*, *Camarasaurus*, *Omeisaurus* et *Shunosaurus*.

---

392. Tibia, extrémité distale, encoche postéromédiale (associée à un processus sur la surface proximale de l'astragale) (Langer 2004)

0 absente

1 présente

Ce caractère provient de la matrice P uniquement. Il est mal défini et ne semble pas être informatif, il est donc supprimé de la matrice.

---

393. Tibia, processus postérodistal, extension couvrant la fosse postérieure de l'astragale en vue postérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 présente

1 absente

Ce caractère est issu seulement de la matrice U.

---

389. Tibia, processus postéroventral descendant, position de son bord latéral (Wilson & Sereno 1998)

0 se projette latéralement au moins aussi loin que le coin antérolatéral du tibia distal

1 se trouve nettement en retrait par rapport au coin antérolatéral du tibia distal

Ce caractère était intégré aux matrices Y et P. Il est redondant avec le caractère 393, il est donc supprimé.

---

399. Tibia, extrémité distale, processus postérolatéral, développement (Yates 2007b)

0 ne s'évase pas latéralement, n'établissant pas de contact significatif avec la fibula

1 s'évase latéralement, soutenant la fibula

Ce caractère était présent dans la matrice Y. Il est redondant avec les caractères 389 et 393. Pour cela, il est supprimé de la matrice.

---

391. Tibia, extrémité distale, forme en vue distale (Novas 1996) [ordonné]

0 allongée antéropostérieurement

1 subquadrangulaire

2 allongée transversalement

Ce caractère est issu de la matrice P. C'est un caractère continu dissimulé, mais il n'a pas été mesuré, car les différents états ne sont ambigus pour aucun taxon. L'état 1 est présent chez *Marasuchus*, *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Panphagia* et *Saturnalia*. L'état 0, destiné à des extragroupes, n'est pas représenté. Tous les autres taxons ont l'état 2.

387. Tibia, extrémité distale, longueur transverse par rapport à la largeur antéropostérieure (Gauthier 1986)

0 subégale

1 supérieure

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. Il est redondant avec le caractère 391, il est donc supprimé.

388. Tibia, extrémité distale, coin antéromédial, forme en vue distale (Langer 2004)

0 angle droit

1 angle aigu

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P.

398. Tibia, surface articulaire distale, bord latéral, largeur antéropostérieure par rapport à la largeur antéropostérieure du bord médial (Yates 2007b)

0 subégale

1 inférieure

Ce caractère provient de la matrice Y. Les deux états de caractère sont observés chez les sauropodomorphes basaux. Cependant, certaines formes semblent présenter un côté latéral plus étendu antéropostérieurement que le côté médial. C'est par exemple le cas de *Blikanasaurus*, ou du spécimen d'Ha Noosi. Or, *Blikanasaurus* avait été codé 1 dans la matrice originale. Il faudrait donc soit ajouter un état de caractère supplémentaire (état 2, qui serait alors supérieur) afin de pouvoir coder ces taxons, soit reformuler le caractère, de manière à ce qu'on ne regarde pas le bord médial de la surface articulaire distale, mais seulement son extension antéropostérieure centrale (ce qui expliquerait le codage de *Blikanasaurus* dans la matrice Y).

Fibula

400. Fibula, extrémité proximale, face médiale, surface rugueuse triangulaire (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez *Aardonyx* et les sauropodes.

---

401. Fibula, mi-diaphyse, largeur transverse par rapport à la largeur transverse à mi-diaphyse du tibia (Langer 2004) [ordonné]

0 ≥ 75%

1 > 50% et < 75%

2 ≤ 50%

Ce caractère était intégré dans les matrices Y et P. Il est non informatif, il est donc supprimé de la matrice. Comme il s'agit d'un caractère continu, les ratios des différents taxons de la matrice auraient pu être calculés afin de s'assurer qu'aucune nouvelle limite ne peut être fixée.

---

402. Fibula, trochanter, position (Wilson & Sereno 1998)

0 sur la surface antérieure

1 sur la surface latérale

2 dirigé antérieurement, mais avec un renflement latéral marqué

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez *Apatosaurus*, *Camarasaurus* et *Shunosaurus*. L'état 2 n'est pas représenté. Dans la matrice Y, il était présent uniquement chez *Jingshanosaurus*, mais ce codage n'a pas pu être vérifié.

Astragale

---

403. Astragale, corps principal, extrémité médiale, hauteur par rapport à celle de l'extrémité latérale en vue antérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 à peu près égale

1 largement inférieure

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. *Camarasaurus*, *Lapparentosaurus* et *Tazoudasaurus* possèdent l'état 1.

404. Astragale, coin postéromédial, forme en vue dorsale (Wilson & Sereno 1998)

0 subrectangulaire avec un angle antérieur et un angle postérieur

1 tronqué avec un angle arrondi

Ce caractère était intégré aux trois matrices.

405. Astragale, extrémité médiale, surface articulaire fibulaire (Sereno 1999)

0 horizontale

1 verticale

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

406. Astragale, processus ascendant, forme (Yates 2007b)

0 plus large antéropostérieurement que long transversalement

1 plus long transversalement que large antéropostérieurement

Ce caractère provient des matrices Y et P. *Marasuchus* et *Panphagia* sont les seuls taxons à posséder l'état 0.

407. Astragale, fosse postérieure au processus ascendant, arête la traversant (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. L'état 1 est présent chez les sauropodes.

408. Astragale, fosse postérieure au processus ascendant, foramens vasculaires (Wilson & Sereno 1998)

0 présents

1 absents

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

409. Astragale, angle postéromédial, processus dorsal pyramidal (Yates 2007b)

0 absent

1 présent

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. L'état 1 est présent chez *Coloradisaurus*, *Lessemsaurus* et *Sarahsaurus*.

410. Astragale, processus ascendant, projection (Wilson & Sereno 1998)

0 dorsale

1 postérodorsale

Ce caractère est issu uniquement de la matrice Y.

411. Astragale, fosse postérieure au processus ascendant, arête médiale la bordant (Novas 1996)

0 absente

1 présente

Ce caractère était présent dans la matrice Y.

Calcanéum

412. Calcanéum, largeur transverse par rapport à celle de l'astragale (Yates & Kitching 2003)

0 ≥ 30%

1 < 30%

Ce caractère continu était présent dans les matrices Y et U. Dans les deux matrices, la limite originale était fixée à 30%. Le rapport de la largeur transverse du calcanéum sur celle de l'astragale a été calculé pour 14 taxons seulement, étant qu'il est rare de trouver l'astragale et le calcanéum complets chez un même spécimen (Tab.III.58). Il apparaît que la limite à 30% proposée par les auteurs n'est pas adaptée étant donné qu'un taxon a cette valeur (*Blikanasaurus*), et que seul un taxon a un ratio inférieur à 30% (*Anchisaurus*). Les ratios s'étendent de 25% (*Anchisaurus*) à 71% (*Riojasaurus*) et forment de petits regroupements à intervalles réguliers (Fig.III.59). Mis à part un intervalle autour de 65% qui isole un taxon, aucun intervalle de plus de 10% n'est visible sur le graphe. Le caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.58. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 412.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
41	-	47	-	-	48	25	-	30	-	-	-	-	41	-	-	-	49	-	-	-	39	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
35	-	-	-	-	34	-	71	-	40	-	-	56	-	-	-	40	-	-	-	-	-	-	

Figure III.59. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 412 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

413. Calcanéum, surface latérale (Yates & Kitching 2003)

0 convexe

1 concave, porte une fosse

Ce caractère était intégré dans les matrices Y et U. Les quatre caractères de calcanéum sont codés chez un faible nombre de taxons.

414. Calcanéum, processus médial qui s'articule avec l'astragale (Sereno et al. 1993)

0 présent, même rudimentaire

1 absent

Ce caractère provient de la matrice Y seulement.

415. Calcanéum, tubercule (Yates 2007b)

0 large et bien développé

1 fortement réduit à absent

Ce caractère est issu de la matrice Y uniquement. Il est peu informatif et peu codé, il est donc supprimé.

Pied

416. Tarse, tarsiens distaux ossifiés (Gauthier 1986)

0 présents

1 absents

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Chez les sauropodes, les tarsiens distaux ossifiés étant absents (état 1 du caractère), les caractères 417 et 418 relatifs aux tarsiens seront donc codés non applicables.

417. Tarse, tarsien distal 4, processus postéromédial, extension proximodistale par rapport au reste de l'os en vue dorsale (Sereno et al. 1993)

0 plus étendue

1 nulle

Ce caractère provient de la matrice Y.

418. Tarse, tarsien distal 4, processus postéromédial, forme en vue proximale (Langer 2004)

0 arrondi

1 pointu

Ce caractère est issu de la matrice Y seulement. Comme les autres caractères de tarse, il est peu codé. L'état 1 est présent chez la majorité des prosauropodes.

445. Pied, métatarsien I, surface articulaire proximale, orientation (Wilson 2002)

0 horizontale

1 inclinée

Ce caractère provient de la matrice Y. L'état 1 est présent chez les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*.

446. Pied, métatarsien I, surface articulaire distale, bord distal, orientation en vue dorsale (Wilson 2002)

0 horizontal

1 oblique, incliné proximomédialement

Ce caractère est issu de la matrice Y. L'état 0 est présent uniquement chez les extragroupes *Marasuchus*, *Lesothosaurus* et *Coelophysis*.

441. Pied, métatarsien I, longueur par rapport à sa largeur transverse à mi-diaphyse (Yates & Kitching 2003)

0 ≥ 150%

1 < 150%

Ce caractère est issu seulement de la matrice U. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite originale était fixée à 1,5 fois, soit 150%. Le rapport de la longueur du métatarsien I sur sa largeur transverse à mi-diaphyse a été calculé chez 25 taxons (Tab.III.59). Les valeurs sont très hétérogènes, elles s'étendent de 9% (*Marasuchus*) à 81% (*Apatosaurus*). Aucun intervalle significatif n'est visible sur le graphe, mis à part un autour de 70%, qui isole *Apatosaurus* (Fig.III.60). La limite à 150% établie par les auteurs n'est pas justifiée, et aucune nouvelle séparation ne peut être proposée. Le caractère est donc supprimé de la matrice.

Tableau III.59. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 441.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
9	13	10	-	46	15	20	52	55	-	-	14	20	-	33	19	53	28	19	24	-	22	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
45	-	24	-	-	24	-	-	-	25	10	-	-	-	-	23	-	81	-	-	37	-	-	

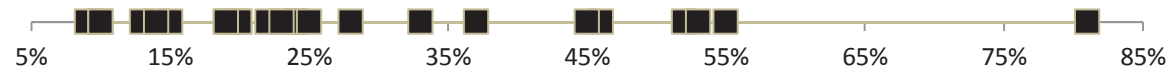


Figure III.60. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 441 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

419. Pied, métatarsien I, largeur transverse proximale par rapport à celle du métatarsien II (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 50%

1 > 50% et ≤ 80%

2 > 80% et < 110%

3 ≥ 110%

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite originale était fixée à 100%. Le rapport a été calculé chez 18 taxons (Tab.III.60). Les valeurs trouvées et leur répartition invalident la limite à 100% proposée par les auteurs. On observe toutefois sur le graphe quatre intervalles de plus de 10% (Fig.III.61). Les valeurs s'étendent de 36% (*Marasuchus*) à 136% (*Apatosaurus*). Ces deux taxons forment les extrémités du graphe et sont relativement isolés, les autres se situent entre 55% (*Herrerasaurus*) et 118% (*Anchisaurus*). Les intervalles autour de 80% et de 110% sont bien visibles sur le graphe. Nous proposons donc ces deux valeurs, ainsi que 50%, pour fixer de nouvelles limites aux états de ce caractère.

Tableau III.60. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 419.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
36	59	55	-	-	-	118	-	87	-	-	59	-	36	-	-	100	115	68	-	-	85	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	67	-	-	62	-	-	-	75	-	-	-	-	-	58	-	136	102	-	92	-	-	

Figure III.61. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 419 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

438. Pied, métatarsien I, mi-diaphyse, largeur transverse par rapport à celle du métatarsien II (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 100%

1 > 100%

Ce caractère continu provient de la matrice P uniquement, où il était rédigé avec une limite à 100%. Le rapport n'a pas été calculé chez un grand nombre de taxons, car j'ai rarement conservé les mesures à mi-diaphyse et elles ne sont pratiquement jamais disponibles dans les publications. Cela

n'a pas empêché de coder la majorité des taxons, les proportions étant généralement visibles tant que la limite reste à 100%. Sur l'échantillonnage de 12 taxons pour lesquels le calcul a été fait, on distingue deux grandes classes (Tab.III.61). Pratiquement tous les prosauropodes, excepté *Blikanasaurus*, *Eucnemesaurus* et *Sarahsaurus*, ont un ratio compris entre 62% (*Saturnalia*) et 83% (*Lamplughsaura*). *Eucnemesaurus* a un ratio de 100%. *Sarahsaurus* a un ratio de 114% et celui de *Blikanasaurus* est de 122%, ces deux genres sont donc les seuls prosauropodes au-dessus de 100%, à avoir des valeurs proches de celles des sauropodes. Le plus grand intervalle du graphe, outre celui qui isole *Apatosaurus* (183%), est autour de 90% (Fig.III.62). Il a donc été décidé de conserver la limite originale de 100% pour ce caractère.

Tableau III.61. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 438.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	64	-	-	-	-	-	-	122	-	-	-	-	-	100	72	-	83	78	-	-	77	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	-	-	-	70	-	-	-	114	62	-	-	-	-	-	-	183	122	-	113	-	-	

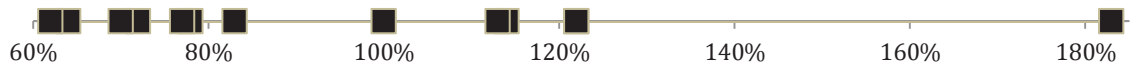


Figure III.62. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 438 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

420. Pied, métatarsien II, bord médial, forme en vue proximale (Sereno 1999)

0 droit

1 concave

Ce caractère était présent dans les trois matrices. *Marasuchus*, *Lesothosaurus*, *Meroktenos*, *Saturnalia*, *Xixiposaurus*, *Apatosaurus* et *Camarasaurus* possèdent l'état 0.

---

421. Pied, métatarsien II, bord latéral, forme en vue proximale (Sereno 1999)

0 droit

1 concave

Ce caractère était intégré dans les trois matrices. *Marasuchus*, *Lesothosaurus*, *Saturnalia*, *Unaysaurus* et les sauropodes, excepté *Tazoudasaurus*, possèdent l'état 0.

---

423. Pied, métatarsien III, diaphyse, largeur transverse minimum par rapport à celui du métatarsien II (Wilson & Sereno 1998)

0 ≥ 130%

1 > 50% et < 130%

2 ≤ 50%

Ce caractère était intégré dans les matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite originale était donnée à 60% dans les deux matrices. Dans le caractère original, le métatarsien IV était également compris dans la définition, qui se présentait ainsi : « Minimum transverse shaft diameters of third and fourth metatarsals […] ». Afin de voir s'il était possible d'inclure les deux métatarsiens, avec la même limite, dans le même caractère, les rapports de la largeur des métatarsiens III et IV sur celle du métatarsien II ont été calculés séparément. Le premier ratio (métatarsien III / métatarsien II) a été calculé pour 21 taxons (Tab.III.62), et le second (métatarsien IV / métatarsien II) pour 19 (Tab.III.63).

La limite à 60% proposée par les auteurs n'apparaît pas justifiée, car, dans les deux cas, elle ne se situe pas dans un intervalle suffisant. Sur les graphes de répartition des valeurs, on observe trois regroupements pour le rapport métatarsien III / métatarsien II (Fig.III.63), mais aucune classe n'apparaît pour le rapport métatarsien IV / métatarsien II (Fig.III.64). Sur cette base, il a été décidé d'ôter le métatarsien IV de la définition du caractère, et de ne garder que le métatarsien III. Le caractère est donc reformulé avec deux nouvelles limites, qui correspondent aux deux plus grands intervalles observés, à 50% et 130%. Ces limites permettent de regrouper *Xixiposaurus* (133%), *Coelophysis* (136%) et *Lesothosaurus* (145%) dans l'état 0 et *Efraasia* (17%) et *Coloradisaurus* (30%) dans l'état 2. Tous les autres taxons possèdent l'état 1.

Tableau III.62. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 423 (métatarsien III / métatarsien II).

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	145	120	136	-	110	94	-	84	-	-	30	17	100	75	93	75	100	-	-	-	118	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	86	-	-	104	-	-	-	105	100	-	-	-	-	133	-	58	-	-	65	-	-	

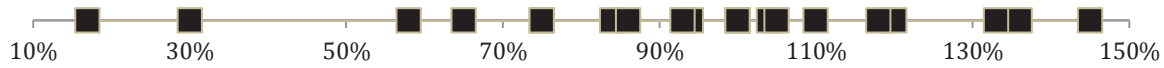


Figure III.63. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 423 (métatarsien III / métatarsien II) chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

Tableau III.63. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 423 (métatarsien IV / métatarsien II).

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	127	120	114	-	104	94	-	68	-	-	123	78	100	-	93	83	83	-	-	-	118	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	89	-	-	-	93	-	-	-	110	88	-	-	-	-	83	-	58	-	-	-	-	-	

Figure III.64. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 423 (métatarsien IV / métatarsien II) chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

422. Pied, métatarsien III, longueur par rapport à la longueur du tibia (Gauthier 1986)

0 > 30%

1 ≤ 30%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices avec une limite fixée à 40%. Le rapport de la longueur du métatarsien III sur celle du tibia a été calculé pour 18 taxons (Tab.III.64). Les valeurs s'étendent de 22% (*Apatosaurus*) à 61% (*Lufengosaurus*). La répartition des valeurs sur le graphe montre un seul intervalle de plus de 10% autour de 30% (Fig.III.65). Nous proposons donc de décaler la limite de 40% à 30%. Cela permet de regrouper *Apatosaurus* et *Omeisaurus* avec l'état 1. Les autres taxons ont l'état 0.

Tableau III.64. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 422.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	52	52	57	-	-	-	-	36	-	-	48	49	52	-	47	56	-	-	-	-	61	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
42	-	45	-	49	43	-	-	-	-	53	-	-	-	-	47	-	22	-	-	28	-	-	

Figure III.65. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 422 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

440. Pied, métatarsien III, longueur par rapport à la longueur du tibia (Yates & Kitching 2003)

0 ≥ 30%

1 < 30%

Ce caractère provient de la matrice U. Il est redondant avec le caractère 422, il est donc supprimé.

---

442. Pied, métatarsien III, largeur proximale par rapport à sa longueur (Benton et al. 2000)

0 < 25%

1 ≥ 25%

Ce caractère continu provient uniquement de la matrice U, où il était rédigé avec une limite fixée à 25%. La rédaction originale incluait également le métatarsien II (« Metatarsals II and III proximal width / length ratios »), mais celui-ci a été retiré pour ne garder que le métatarsien III, qui est généralement le plus long du pied. Le rapport de la largeur proximale du métatarsien III sur sa longueur a été calculé pour 19 taxons (Tab.III.65). Les valeurs s'étendent de 8% (*Marasuchus*) à 53% (*Blikanasaurus*), mais aucun intervalle de 10% n'apparaît, mis à part entre 8% et 16% (Fig.III.66). Le seul intervalle significatif présent isolant *Marasuchus* (8%), il n'est pas retenu pour placer une séparation. La limite à 25% proposée par les auteurs n'est pas justifiée, car ce ratio est entouré par plusieurs rapports, dont ceux de *Lufengosaurus* (23%), *Plateosaurus*, *Sarahsaurus* (26%) et *Lamplughsaura* (27%). Sans limite intéressante, ce caractère est donc supprimé.

Tableau III.65. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 442.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
8	17	20	-	46	-	20	34	53	-	-	-	-	-	-	16	18	27	-	41	-	23	36	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	27	-	17	26	-	-	-	26	-	-	-	-	-	18	-	40	-	-	-	-	-	

Figure III.66. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 442 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

424. Pied, métatarsien IV, extrémité proximale, largeur transverse par rapport à deux fois son épaisseur antéropostérieure (Sereno 1999)

0 ≤ 50%

1 > 50% et ≤ 100%

2 > 100% et < 150%

3 ≥ 150%

Ce caractère continu était présent dans les trois matrices. Dans les matrices Y et P, la limite des états de caractère était fixée à 100%. Dans la matrice U, le caractère était divisé en deux caractères binaires comprenant le rapport de la largeur transverse sur l'épaisseur antéropostérieure (non multipliée par deux), et dont les limites étaient de 2 et 3 fois. Le rapport de la largeur transverse sur deux fois l'épaisseur antéropostérieure du métatarsien a été calculé chez 15 taxons (Tab.III.66). Les valeurs sont distribuées de manière discontinue de 38% (*Herrerasaurus*) à 183% (*Sarahsaurus*) (Fig.III.67). La limite à 100% se trouve dans un intervalle de plus de 10%, elle est donc conservée. Nous proposons également d'ajouter deux limites à 50% et 150%. Le caractère a donc été réécrit avec quatre états de caractère. Ils permettent de regrouper *Herrerasaurus* (38%) et *Apatosaurus* (39%) dans l'état 0. *Coloradisaurus* (61%), *Eoraptor* (66%), *Aardonyx* et *Xixiposaurus* (74%), *Lufengosaurus* (81%) et *Camarasaurus* (92%) possèdent l'état 1. *Omeisaurus* (107%), *Mussaurus* (110%), *Leyesaurus* (124%) et *Plateosaurus* (125%) possèdent l'état 2. *Sarahsaurus* (183%) est isolé dans l'état 3.

Tableau III.66. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 424.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	-	38	-	74	-	-	-	-	-	-	61	-	66	-	-	61	-	-	-	124	81	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	110	-	-	125	-	-	-	183	38	-	-	-	-	74	-	39	92	-	107	-	-	

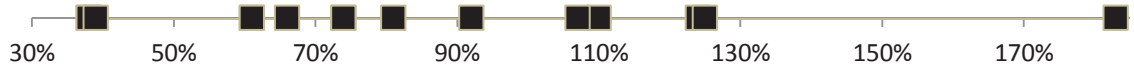


Figure III.67. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 424 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

426. Pied, métatarsien IV, surface articulaire distale, largeur transverse par rapport à son épaisseur antéropostérieure (Sereno 1999)

0 ≤ 100%

1 > 100%

Ce caractère était présent dans les matrices Y et P. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite était originalement fixée à 100%. Le rapport n'a pu être calculé que chez un nombre réduit de taxons, car l'extrémité distale du métatarsien IV est rarement figurée ou mesurée (Tab.III.67). La répartition des valeurs sur le graphe permet de valider la limite de 100% proposée par les auteurs, qui se situe dans le plus grand intervalle visible (Fig.III.68). Trois autres intervalles de plus de 10% sont présents, mais au vu de la répartition des valeurs et de l'échantillonnage taxonomique réduit, nous préférons nous limiter à une seule séparation. Les ratios vont de 76% (*Saturnalia*) à 155% (*Apatosaurus*). La limite à 100% permet de regrouper *Saturnalia* (76%) et *Lufengosaurus* (87%) dans l'état 0. Les autres taxons possèdent l'état 1.

Tableau III.67. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 426.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	-	-	-	138	-	-	-	108	-	-	-	-	-		153	113	-	-	-	153	87	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	155	76	-	-	-	-	-	-	155	147	-	-	-	-	

Figure III.68. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 426 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

437. Pied, métatarsien V, longueur par rapport à la longueur du métatarsien III (Upchurch 1993)

0 ≤ 75%

1 > 75%

Ce caractère était intégré aux matrices U et P. Il s'agit d'un caractère continu dont la limite était fixée à 50%. Le rapport de la longueur du métatarsien V sur celle du métatarsien III a été calculé chez 19 taxons (Tab.III.68). Les ratios s'étendent de 35% (*Jingshanosaurus*) à 97% (*Apatosaurus*). Les extragroupes et les prosauropodes ont des valeurs comprises entre 35% (*Jingshanosaurus*) et 53% (*Blikanasaurus* et *Sarahsaurus*), dues à une forte réduction du doigt V relativement au doigt III. Les valeurs étant assez proches les unes des autres, la limite à 50% proposée par les auteurs n'apparaît pas justifiée. Les sauropodes, dont les métatarsiens V et III sont bien plus proches en taille, ont des ratios de 81% (*Camarasaurus*) à 97% (*Apatosaurus*) (Fig.III.69). Le plus grand intervalle du graphe se situant autour de 70%, nous proposons une nouvelle limite pour ce caractère à 75%.

Tableau III.68. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 437.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
52	-	52	40	-	45	43	-	53	-	-	-	52	43	44	-	35	-	-	-	-	47	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
43	-	48	-	-	-	-	-	-	53	45	-	-	-	-	49	-	97	81	-	83	-	-	

Figure III.69. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 437 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

447. Pied, métatarsien V, longueur par rapport à celle du métatarsien IV (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 75%

1 > 75%

Ce caractère continu était présent uniquement dans la matrice Y. Sa formulation a été modifiée, car le caractère original était rédigé ainsi : « Pedal digit five : (0) large (fifth metatarsal at least 70 per cent of fourth metatarsal), robust and weight bearing ; (1) reduced, non-weight bearing ». La partie concernant le fait de porter ou non le poids a été retirée, car elle ne relève pas d'une observation morphologique. Le reste du caractère a été simplifié, afin d'en venir à l'information essentielle, qui est la longueur du métatarsien V par rapport à celle du métatarsien IV. Le rapport a été calculé chez 18 taxons (Tab.III.69). La répartition des valeurs sur le graphe montre deux regroupements très nets, le premier entre 45% (*Coelophysis*) et 59% (*Herrerasaurus* et *Jingshanosaurus*), inclut les extragroupes et les prosauropodes, le second de 90% (*Omeisaurus*) à 96% (*Apatosaurus* et *Camarasaurus*). Entre les deux, un très large intervalle correspond à la limite de 70% donnée dans le caractère original (Fig.III.70). Cette valeur a été modifiée à 75% et reste donc la seule limite de ce caractère.

Tableau III.69. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 447.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
52	-	59	45	-	53	56	-	53	-	-	54	58	47	-	-	59	-	-	-	-	57	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
48	-	54	-	-	-	-	-	-	57	51	-	-	-	-	-	-	96	96	-	90	-	-	

Figure III.70. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 447 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

425. Pied, métatarsien V, extrémité proximale, largeur transverse par rapport à sa longueur (Sereno 1999) [ordonné]

0 ≤ 35%

1 > 35% et < 65%

2 ≥ 65%

Ce caractère continu était intégré dans les matrices Y et U. Dans la matrice Y, il possédait trois états dont les limites étaient fixées à 25%, 30% et 50%. Dans la matrice U, ce caractère était présenté sous la forme de deux caractères binaires, dont les limites étaient à 25% et 50%. Le ratio a été calculé chez 22 taxons (Tab.III.70). Il en ressort que la seule limite adaptée donnée dans les caractères originaux était celle à 30%. En effet, le graphe de répartition des valeurs montre trois grands intervalles autour de 35%, 65% et 90% (Fig.III.71). Pour ne pas isoler la valeur la plus haute, qui est la seule supérieure à 90%, il a été décidé de proposer une limite à 35% et une seconde à 65%. Les rapports s'étendent de 10% (*Coelophysis*) à 103% (*Camarasaurus*). Les deux nouvelles limites permettent de regrouper *Coelophysis* (10%), *Marasuchus* (17%), *Herrerasaurus* (23%) et *Saturnalia* (28%) avec l'état 0. *Lufengosaurus* (69%), *Lessemsaurus* (73%), *Blikanasaurus* (74%), *Apatosaurus* (78%), *Omeisaurus* (81%) et *Camarasaurus* (103%) possèdent l'état 2. Tous les taxons intermédiaires sont des prosauropodes et possèdent l'état 1.

Tableau III.70. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 425.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
17	-	23	10	-	57	46	-	74	-	-	49	44	-	49	-	57	-	-	73	52	69	81	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
52	-	45	-	-	-	-	-	-	59	28	-	-	-	-	53	-	78	103	-	81	-	-	

Figure III.71. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 425 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

---

436. Pied, métatarsien V, forme en vue dorsale (Upchurch 1995)

0 extrémités proximale et distale subégales en largeur

1 extrémité proximale étendue et extrémité distale rétrécie transversalement, donnant une forme d'entonnoir au métatarsien

Ce caractère était présent dans les matrices U et P.

---

427. Pied, phalanges non unguéales, proportions (Wilson & Sereno 1998) [ordonné]

0 toutes plus longues que larges

1 phalanges les plus proximales plus longues que larges alors que les plus distales sont aussi longues que larges

2 toutes aussi longues que larges, voire plus larges que longues

Ce caractère était présent dans les trois matrices. L'état 1 est présent chez *Aardonyx*, *Blikanasaurus*, *Eucnemesaurus*, *Jingshanosaurus*, *Melanorosaurus*, *Riojasaurus*, *Yunnanosaurus*, *Lapparentosaurus* et *Tazoudasaurus*. *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Omeisaurus* et *Shunosaurus* possèdent l'état 2.

---

430. Pied, griffes, surface proximale articulaire, orientation (Wilson & Sereno 1998)

0 orientée proximalement, visible en vues médiale et latérale

1 orientée proximomédialement et visible en vue médiale uniquement

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. L'état 1 est présent chez les sauropodes.

---

448. Pied, doigt I, phalange I.1, longueur par rapport à la longueur de la griffe I (Yates & Kitching 2003)

0 ≥ 100%

1 > 50% et < 100%

2 ≤ 50%

Ce caractère provient de la matrice Y seulement. Il s'agit d'un caractère continu, dont la limite était fixée à 100%. Le rapport de la longueur de la phalange sur celle de la griffe du doigt I a été calculé chez 16 taxons (Tab.III.71). La répartition des valeurs justifie la limite à 100% donnée par les auteurs, et nous proposons également d'en ajouter une à 50%, où un intervalle de plus de 10% est visible (Fig.III.72). Cela permet de regrouper *Coelophysis* (120%), *Herrerasaurus*, *Eoraptor* (140%) et *Lesothosaurus* (200%) dans l'état 0. *Camarasaurus* (31%), *Jingshanosaurus* (38%) et *Apatosaurus* (40%) possèdent l'état 2. Les prosauropodes restants sont codés 1.

Tableau III.71. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 448.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	200	140	120	-	92	-	-	74	-	-	87	-	140	-	90	38	59	-	-	-	58	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
75	-	-	-	-	69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	31	-	-	-	61	

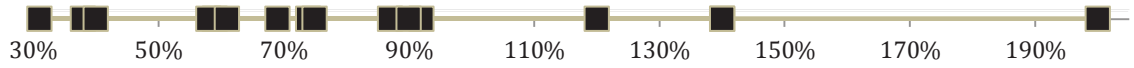


Figure III.72. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 448 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

444. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à celle du métatarsien I (Yates & Kitching 2003)

0 inférieure

1 supérieure

Ce caractère est issu seulement de la matrice U. Il s'agit d'un caractère continu dissimulé, mais il n'a pas été mesuré. L'état 1 est présent chez *Antetonitrus*, *Jingshanosaurus* et les sauropodes.

428. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à celle des phalanges non unguéales (Yates 2007b)

0 inférieure à certaines

1 supérieure à toutes

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. L'état 1 est présent chez la majorité des sauropodomorphes, excepté *Anchisaurus*, *Efraasia*, *Eoraptor*, *Massospondylus*, *Sarahsaurus* et *Xixiposaurus*.

---

443. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à la longueur des autres phalanges du pied (Benton et al. 2000)

0 inférieure

1 subégale ou supérieure

Ce caractère provient de la matrice U. Il s'agit d'un caractère continu camouflé, mais il n'a pas été mesuré. Il est très proche du caractère 428.

---

429. Pied, doigt I, griffe, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 peu profonde, pointue, avec des bords convexes et une large surface ventrale

1 profonde, effilée, avec des bords aplatis et une fine surface ventrale

Ce caractère était présent dans les trois matrices.

---

439. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à la longueur des autres griffes (Wilson & Sereno 1998)

0 inférieure

1 subégale

2 supérieure

Ce caractère est issu uniquement de la matrice P. C'est un caractère continu dissimulé, où toutes les longueurs de griffes doivent être prises en compte. Nous ne présenterons pas de graphe ici, mais toutes les longueurs ont été mesurées lorsque c'était possible, c'est-à-dire chez 15 taxons (pour 23 taxons codés). Pour des longueurs de 50 à 90 mm en moyenne chez les prosauropodes, les longueurs ont été considérées comme subégales si elles présentaient moins de 5 mm d'écart. L'état 0 est présent chez les extragroupes seulement. L'état 1 est présent chez *Efraasia*, *Plateosaurus* et *Riojasaurus*. L'état 2 est présent chez tous les autres taxons codés, dont les sauropodes.

432. Pied, doigt II, griffe, longueur par rapport à la longueur de la griffe du doigt I (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≥ 150%

1 > 100% et < 150%

2 ≤ 100%

Ce caractère était présent dans les matrices Y et U. Il s'agit d'un caractère continu qui avait, dans les deux matrices, des limites fixées à 90% et 100%. Il était présenté sous la forme de deux caractères binaires dans la matrice U. Le rapport de la longueur de la griffe II sur celle de la griffe I a été calculé chez 19 taxons (Tab.III.72). La limite originale à 90% n'est pas justifiée, car c'est la valeur obtenue pour *Lufengosaurus*, et elle est trop proche d'autres ratios. La limite à 100%, en revanche, se trouve dans un intervalle, et peut être conservée. Un deuxième intervalle est visible autour de 150%, donc même s'il isole *Coelophysis* (180%), nous proposons de fixer une seconde limite à cet endroit-là. Sur le graphe, les valeurs sous le seuil de 150% s'étendent de 78% (*Omeisaurus*) à 123% (*Herrerasaurus*) (Fig.III.73). L'état 1, situé entre 100% et 150%, comprend *Jingshanosaurus* (108%), *Eoraptor* (113%), *Lesothosaurus* (118%) et *Herrerasaurus* (123%). L'état 2 comprend tous les autres taxons, excepté *Coelophysis*.

Tableau III.72. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 432.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	**Aardo**	**Adeopa**	**Anchi**	**Anteto**	**Blikana**	**Camelo**	**Chromo**	**Coloradi**	**Efraa**	**Eorapt**	**Eucnem**	**Ha Noosi**	**Jingshan**	**Lamplug**	**Leonera**	**Lessem**	**Leye**	**Lufengo**	**Maphuts**	**Masso**
-	118	123	180	-	96	93	-	83	-	-	-	95	113	-	97	108	78	-	-	-	90	-	-

Melano	**Merok**	**Mussau**	**Pampa**	**Panpha**	**Plateo**	**Pulane**	**Rioja**	**Ruehl**	**Sarah**	**Saturna**	**Sefapa**	**Seita**	**Thecod**	**Unay**	**Xixipo**	**Yunnano**	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
93	-	-	-	-	95	-	-	-	82	-	-	-	-	-	97	-	93	93	-	78	-	-	

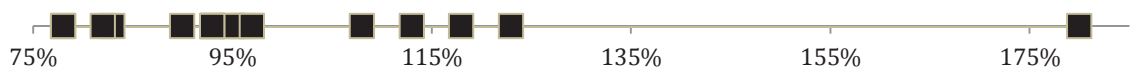


Figure III.73. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 432 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

449. Pied, doigts II et III, avant-dernières phalanges, développement (Wilson & Sereno 1998)

0 bien développées

1 réduites et en forme de disques voire non ossifiées

Ce caractère provient de la matrice Y. L'état 1 est présent chez les sauropodes.

431. Pied, doigts II et III, griffes, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 allongées dorsoventralement avec une surface articulaire proximale au moins aussi haute que large

1 aplaties dorsoventralement avec une surface articulaire proximale plus large que haute

Ce caractère provient des matrices Y et U.

433. Pied, doigt III, griffe, longueur par rapport à celle de la griffe du doigt II (Yates 2003)

0 ≥ 85%

1 < 85%

Ce caractère continu était présent dans les matrices Y et U, avec une limite fixée à 85%. Le rapport de la longueur de la griffe III sur celle de la griffe II a été calculé pour 14 taxons (Tab.III.73). Il en ressort que seuls deux taxons sont isolés et que les autres valeurs sont réparties de manière homogène entre 79% (spécimen d'Ha Noosi et *Jingshanosaurus*) et 96% (*Adeopaposaurus* et *Anchisaurus*) (Fig.III.74). La limite proposée par les auteurs à 85% n'a pas lieu d'être, et aucune nouvelle séparation ne peut être proposée, le caractère est donc supprimé.

Tableau III.73. Ratios (en %) obtenus pour les taxons sur lesquels ils étaient mesurables pour le caractère 433.

Mara	Lesotho	Herrera	Coelo	Aardo	Adeopa	Anchi	Anteto	Blikana	Camelo	Chromo	Coloradi	Efraa	Eorapt	Eucnem	Ha Noosi	Jingshan	Lamplug	Leonera	Lessem	Leye	Lufengo	Maphuts	Masso
-	135	95	-	-	96	96	-	-	-	-	-	87	-	-	79	79	69	-	-	-	83	-	-

Melano	Merok	Mussau	Pampa	Panpha	Plateo	Pulane	Rioja	Ruehl	Sarah	Saturna	Sefapa	Seita	Thecod	Unay	Xixipo	Yunnano	Apato	Camara	Lappar	Omei	Shuno	Tazouda	
84	-	83	-	-	92	-	-	-	87	91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Figure III.74. Répartition des pourcentages obtenus pour le caractère 433 chez les taxons pour lesquels il a pu être quantifié.

434. Pied, doigt IV, nombre de phalanges (Gauthier 1986)

0 ≥ 4

1 < 4

Ce caractère était présent dans les trois matrices. Le nombre de phalanges a été compté chez 25 taxons, dont six ont un doigt IV incomplet. Tous les prosauropodes, à l'exception de *Riojasaurus*, ont un doigt IV composé de cinq phalanges. L'état 1 est donc présent chez les sauropodes et *Riojasaurus*.

435. Pied, doigt V, phalanges (Gauthier 1986)

0 présence

1 absence

Ce caractère était intégré aux matrices Y et U. *Lesothosaurus*, *Coelophysis*, *Anchisaurus* et *Saturnalia* sont les seuls taxons à posséder l'état 1.

III. ANALYSES AVEC ÉCHANTILLONNAGE TAXONOMIQUE RÉDUIT

À l'issue du travail de reprise des caractères mené dans la partie précédente, nous avons réalisé deux nouvelles analyses phylogénétiques, avec un échantillonnage taxonomique réduit quasiment identique à celui présenté à la fin de la partie de cladistique comparée (Fig.III.7) et correspondant aux taxons communs aux trois analyses de Yates et al. (2010), Upchurch et al. (2007a) et Pol et al. (2011). Les analyses originales (Fig.III.7) comprenaient sept extragroupes (*Marasuchus*, *Heterodontosaurus*, *Lesothosaurus*, *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Guaibasaurus* et *Coelophysis*), les nouvelles en incluent quatre (*Marasuchus*, *Lesothosaurus*, *Herrerasaurus* et *Coelophysis*). Pour enraciner les arbres, le critère de comparaison extragroupe a été utilisé, et seul *Marasuchus* a servi à polariser les états de caractère. Les trois autres taxons sont considérés comme des extragroupes, car il est avéré que ce sont des ornithischiens (*Lesothosaurus*) et des théropodes (*Herrerasaurus* et *Coelophysis*), mais la monophylie de l'intragroupe n'a pas été contrainte (*contra* Upchurch et al. 2007a). La position d'*Eoraptor* est testée dans les analyses phylogénétiques présentées ici et les suivantes. Notre hypothèse de départ est qu'il s'agit d'un sauropodomorphe basal, étant donné qu'il est considéré comme tel par certains auteurs (Sereno et al. 2013). Dans l'analyse de Yates et al. (2010), *Eoraptor* apparaissait dans les extragroupes sans y avoir été contraint. Dans celle de Pol et al. (2011), il se situait dans le clade des théropodes, sans contraintes également.

L'intragroupe commun aux trois analyses de Yates et al. (2010), Upchurch et al. (2007a) et Pol et al. (2011) était originellement composé de 21 taxons (Fig.III.7). Il en comprend ici 21 également, mais avec quelques modifications. *Barapasaurus* et *Vulcanodon* ont été retirés de l'échantillonnage taxonomique, mais un autre sauropode basal, *Tazoudasaurus*, a été ajouté. *Eoraptor* a également été considéré *a priori* comme appartenant à l'intragroupe. Les nouvelles analyses ont donc été menées avec un échantillonnage de 25 taxons. Pour chaque analyse, plusieurs algorithmes heuristiques ont été testés dans trois versions de PAUP : PAUP 3.1.1 (Swofford 1993), PAUP 4.0b10 et PAUP 4.0a150 (Swofford 2002). L'option de recherche qui a permis le plus souvent l'obtention d'arbres de longueur minimale est l'algorithme dit d'addition pas-à-pas (« random stepwise addition »), associé au réarrangement par bissection et reconnexion (« tree bisection reconnection (TBR) »). Le polymorphisme de certains caractères a été traité avec l'option « uncertainty ».

L'objectif de la première analyse est d'observer l'impact du nouveau codage, en conservant les 449 caractères utilisés par les auteurs. La première matrice comprend 25 taxons et 449 caractères, dont 25 caractères à états multiples sont traités de manière ordonnée (additive), suivant la matrice originale. Sur ces 449 caractères, 8 sont constants et 43 sont non informatifs pour la parcimonie. L'analyse phylogénétique a abouti à trois arbres également parcimonieux de 1125 pas (IC=0,452 et

IR=0,571), à partir desquels un consensus strict d'une longueur de 1125 pas également, a été produit (Fig.III.75A).

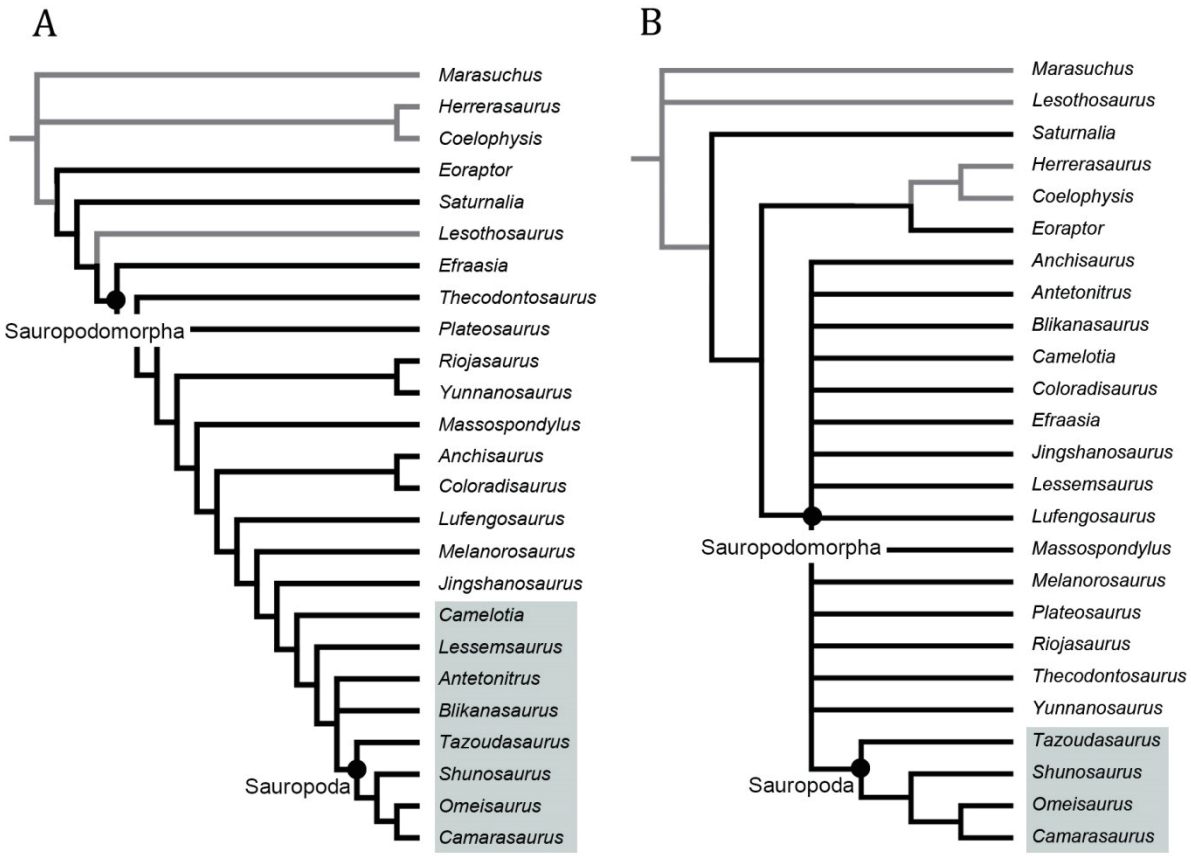


Figure III.75. Arbres phylogénétiques obtenus en utilisant l'échantillonnage réduit de 25 taxons et après recodage des caractères. Les taxons considérés comme extragroupes sont indiqués avec des branches grises. La zone commune aux arbres présentés dans la figure III.7 est encadrée en gris. **[A]** Consensus strict des 3 arbres également parcimonieux trouvés avec la matrice formée par tous les caractères originaux recodés (L : 1125 pas). La matrice inclut 449 caractères. **[B]** Consensus strict des 19 arbres également parcimonieux trouvés avec la matrice réduite et les caractères originaux recodés (L : 960 pas). La matrice inclut 308 caractères. Dans les deux analyses, *Melanorosaurus* est codé sur la base du spécimen NM QR3314.

À la base de l'arbre, on observe que *Lesothosaurus* se trouve dans l'intragroupe, entre les nœuds qui impliquent *Saturnalia* et *Efraasia*, intragroupe qui n'est donc pas monophylétique. Cela met en évidence un problème qui n'était pas présent dans deux des analyses antérieures, où la monophylie de l'intragroupe n'était pas contrainte (Yates et al. 2010, Pol et al. 2011), peut-être parce qu'un autre ornithischien (*Heterodontosaurus*) était compris dans l'échantillonnage taxonomique. Autour de *Lesothosaurus*, l'arbre est pectiné et on trouve *Eoraptor* (puis *Saturnalia*) dans les dichotomies qui suivent les trois extragroupes (*Marasuchus*, *Herrerasaurus* et *Coelophysis*), alors qu'il était au sein des extragroupes dans les analyses précédentes (Fig.III.7). *Efraasia* et *Thecodontosaurus* ont une

position différente (« inversée ») par rapport à ce qui était observé (Fig.III.7). Un clade comprenant *Riojasaurus* et *Yunnanosaurus,* qui n'était pas visible avant, est retrouvé. Un deuxième clade composé d'*Anchisaurus* et *Coloradisaurus* est également présent. La position d'*Anchisaurus* est assez surprenante, car il apparaissait dans des dichotomies plus proches des sauropodes dans les trois arbres d'origine (Fig.III.7). *Lufengosaurus* apparaît en position de groupe-frère du clade (*Melanorosaurus* + tous les sauropodomorphes plus dérivés), alors qu'il était plus proche de *Massospondylus*, voire dans le même clade que celui-ci dans les trois premiers consensus (Fig.III.7). Au-dessous se trouve *Melanorosaurus* (NM QR3314), qui se trouvait dans la zone commune aux trois analyses. Cette zone comportait six prosauropodes, dont cinq se retrouvent ici, mais pas forcément avec les mêmes relationsLes dichotomies impliquant *Melanorosaurus* et *Jingshanosaurus* sont ici inversées. La position de *Lessemsaurus,* formant ou non un clade avec *Antetonitrus*, groupe-frère des Sauropoda, n'est pas retrouvée ici ; ce sont désormais *Blikanasaurus* et *Antetonitrus* qui sont les taxons les plus proches des sauropodes (Fig.III.75A).

L'objectif de la seconde analyse est de souligner l'importance du choix des caractères. Pour cela, le nombre de caractères a été réduit à 308, en supprimant les 133 caractères signalés en rouge dans la liste (Tab.III.74) et 8 caractères non informatifs pour l'échantillonnage maximal.

Tableau III.74. Liste des 133 caractères supprimés de la liste de départ de 449 caractères, triés par catégories en fonction de la raison de leur suppression.

CARACTÈRES FUSIONNÉS AVEC UN AUTRE
43, 97, 115, 126, 176, 183, 216, 209, 215, 263, 387, 440
CARACTÈRES PAS OU PEU INFORMATIFS
9, 11, 22, 23, 25, 30, 48, 79, 84, 87, 91, 94, 98, 99, 118, 122, 123, 124, 138, 144, 161, 162, 165, 166, 169, 177, 184, 191, 207, 211, 219, 226, 242, 246, 248, 254, 255, 267, 287, 293, 303, 323, 326, 327, 352, 356
CARACTÈRES REDONDANTS AVEC UN OU PLUSIEURS AUTRES
15, 19, 32, 53, 55, 60, 62, 143, 147, 237, 249, 270, 285, 306, 345, 353, 343?, 345, 363, 389, 390, 399
CARACTÈRES MAL DÉFINIS, POLYMORPHIQUES OU AUTRES
12, 21, 28, 35, 37, 73, 112, 156, 182, 198, 227, 235, 239, 273, 278, 281, 286, 311, 316, 322, 332, 364, 366, 375, 379, 392, 415, 416

La seconde matrice comporte donc 25 taxons et 308 caractères, dont 17 sont traités de manière ordonnée, suivant la matrice originale. Deux caractères sont constants et 11 non informatifs pour la parcimonie. Nous obtenons 19 arbres également parcimonieux d'une longueur de 815 pas (IC=0,450 et IR=0,591), à partir desquels un consensus strict a été produit. Le consensus a une longueur de 960 pas, un IC de 0,382 et un IR de 0,458 (Fig.III.75B). Sur cet arbre, *Lesothosaurus* est placé à l'extérieur de l'intragroupe, mais les théropodes *Herrerasaurus* et *Coelophysis* se retrouvent dans l'intragroupe, après la dichotomie qui implique *Saturnalia* et forment un clade avec *Eoraptor*, comme on le trouvait

déjà dans deux arbres sur trois avec les 449 caractères et le codage original des auteurs (Fig.III.7). Après ce clade, les relations de parenté entre les 15 taxons de sauropodomorphes basaux restants ne sont pas résolues (polytomie). Ce résultat met en évidence l'impact du choix des caractères, car les 133 caractères enlevés à la matrice de départ constituent des caractères mal définis, ou des caractères continus dont les limites avaient été fixées pour faire ressortir certaines relations de parenté, plutôt que pour séparer réellement des classes naturelles. Leur suppression entraîne une importante perte de résolution, car tous ces caractères structuraient l'arbre, mais ne portaient en réalité aucun message phylogénétique.

BIBLIOGRAPHIE

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

ALLAIN R. et **LÄNG É. 2009**. « Origine et évolution des saurischiens ». *Comptes Rendus Palevol*, volume 8 : p. 243–256.

APALDETTI C., **POL D.** et **YATES A.M. 2013**. « The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications ». *Palaeontology*, volume 56 : p. 277–301.

BANDYOPADHYAY S., **GILLETTE D.D.**, **RAY S.** et **SENGUPTA D.P. 2010**. « Osteology of *Barapasaurus tagorei* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Jurassic of India ». *Palaeontology*, volume 53 : p. 533–569.

BARON M.G., **NORMAN D.B.** et **BARRETT P.M. 2016**. « Postcranial anatomy of *Lesothosaurus diagnosticus* (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Jurassic of southern Africa: implications for basal ornithischian taxonomy and systematics ». *Zoological Journal of the Linnean Society*. DOI: 10.1111/zoj.12434

BARRETT P.M. 2009. « A new basal sauropodomorph dinosaur from the Upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 29 : p. 1032–1045.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.** et **XIAO-LIN W. 2005**. « Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 25 : p. 806–822.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.**, **ZHOU X.-D.** et **WANG X.-L. 2007**. « The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 150 : p. 319–341.

BARRIEL V., **DARLU P.** et **TASSY P. 1993**. « A propos des conflits entre phylogénies morphologiques et moléculaires: deux exemples empruntés aux mammifères ». *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale*, volume 14 : p. 157–171.

BENTON M.J., **JUUL L.**, **STORRS G.W.** et **GALTON P.M. 2000**. « Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the upper Triassic of southwest England ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 20 : p. 77–108.

BERMAN D.S. et **MCINTOSH J.S. 1978**. « Skull and relationships of the Upper Jurassic sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia) ». *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, volume 8 : p. 1–35.

BONAPARTE J.F. 1986. « The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy » dans Padian (ed.), *The beginning of the age of dinosaurs.* Cambridge University Press, Cambridge, England : p. 247–258.

BONAPARTE J.F. 1999. « Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha ». *Ameghiniana*, volume 36 : p. 115–187.

BONNAN M.F. 2003. « The evolution of manus shape in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, forelimb orientation, and phylogeny ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 23 : p. 595–613.

BONNAN M.F. et **YATES A.M. 2007**. « A new description of the forelimb of the basal sauropodomorph *Melanorosaurus*: implications for the evolution of pronation, manus shape and quadrupedalism in sauropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 77 : p. 157–168.

BRUSATTE S.L. et **SERENO P.C. 2008**. « Phylogeny of Allosauroidea (Dinosauria: Theropoda): comparative analysis and resolution ». *Journal of Systematic Palaeontology*, volume 6 : p. 155–182.

CALVO J.O. et **SALGADO L. 1995**. « *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae ». *Gaia*, volume 11 : p. 13–33.

CARRANO M.T. 2000. « Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion ». *Paleobiology*, volume 26 : p. 489–512.

COLBERT E.H. 1989. « The triassic dinosaur *Coelophysis* ». *Museum of Northern Arizona Bulletin*, volume 57 : p. 1–160.

COOPER M.R. 1984. « A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda ». *Palaeontologia Africana*, volume 25 : p. 203–231.

CURRY ROGERS K. et **WILSON J.A. 2005**. *The sauropods: evolution and paleobiology*. University of California Press, Berkeley : 360 p.

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

GALTON P.M. 1971. « The prosauropod dinosaur *Ammosaurus*, the crocodile *Protosuchus*, and their bearing on the age of the Navajo Sandstone of northeastern Arizona ». *Journal of Paleontology*, volume 45 : p. 781–795.

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

GALTON P.M. 1985. « Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Sellosaurus gracilis* from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg, West Germany ». *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B*, volume 118 : p. 1–39.

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

GALTON P.M. 2007. « Notes on the remains of archosaurian reptiles, mostly basal sauropodomorph dinosaurs, from the 1834 fissure fill (Rhaetian, Upper Triassic) at Clifton in Bristol, southwest England ». *Revue de Paléobiologie, Genève*, volume 26 : p. 505–591.

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

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

GAUTHIER J. 1986. « Saurischian monophyly and the origin of birds ». *Memoirs of the California Academy of Sciences*, volume 8 : p. 1–55.

GODEFROIT P., **CAU A.**, **DONG-YU H.**, **ESCUILLIÉ F.**, **WENHAO W.** et **DYKE G. 2013**. « A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds ». *Nature*, volume 498 : p. 359–362.

GOUSSARD F. 2009. *Etude morpho-fonctionnelle de la main des dinosaures sauropodomorphes : implications évolutives et apport de l'analyse en éléments finis*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France : 246 p.

HOLTZ T.R. 1994. « The phylogenetic position of Tyrannosauridae: implications for theropod systematics ». *Journal of Paleontology*, volume 68 : p. 1100–1117.

KRÜGER D. et **GARGAS A. 2006**. « New measures of topological stability in phylogenetic trees—taking taxon composition into account ». *Bioinformation*, volume 1 : p. 327–330.

LÄNG É. et **GOUSSARD F. 2007**. « Redescription of the wrist and manus of ?*Bothriospondylus madagascariensis*: new data on carpus morphology in Sauropoda ». *Geodiversitas*, volume 29 : p. 549–560.

LANGER M.C. 2004. « Basal Saurischia » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria.* 2e édition, University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 25–46.

LANGER M.C., **EZCURRA M.D.**, **BITTENCOURT J.S.** et **NOVAS F.E. 2010**. « The origin and early evolution of dinosaurs ». *Biological Reviews*, volume 85 : p. 55–110.

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

LÜ J., **KOBAYASHI Y.**, **LI T.** et **ZHONG S. 2010**. « A new basal sauropod dinosaur from the Lufeng Basin, Yunnan Province, Southwestern China ». *Acta Geologica Sinica*, volume 84 : p. 1336–1342.

LÜ J., **LI T.**, **ZHONG S.**, **AZUMA Y.**, **FUJITA M.**, **DONG Z.** et **JI Q. 2007**. « New yunnanosaurid dinosaur (Dinosauria, Prosauropoda) from the Middle Jurassic Zhanghe Formation of Yuanmou, Yunnan Province of China ». *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, volume 6 : p. 1–15.

MANNION P.D., **UPCHURCH P.**, **CARRANO M.T.** et **BARRETT P.M. 2011**. « Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time ». *Biological Reviews*, volume 86 : p. 157–181.

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

MARSICANO C.A. et **BARREDO S.P. 2004**. « A Triassic tetrapod footprint assemblage from southern South America: palaeobiogeographical and evolutionary implications ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, volume 203 : p. 313–335.

MCINTOSH J.S. 1990. « Sauropoda » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria.* 2nd edition., University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 345–401.

MCINTOSH J.S. 1997. « Sauropoda » dans Currie et Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs.* Academic Press, San Diego, California, USA : p. 654–658.

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

MOLNAR R.E., **KURZANOV S.M.** et **DONG Z. 1990**. « Carnosauria » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria.* 2nd edition., University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 169–209.

MOSER M. 2003. « *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria: Sauropodomorpha) aus dem Feuerletten (Mittelkeuper; Obertrias) von Bayern ». *Zitteliana B*, volume 24 : p. 3–186.

NIXON K.C. 2002. *Winclada ver. 1.00.08*. New York.

NOVAS F.E. 1992. « Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae ». *Palaeontology*, volume 35 : p. 51–62.

NOVAS F.E. 1993. « New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 13 : p. 400–423.

NOVAS F.E. 1996. « Dinosaur monophyly ». *Journal of vertebrate Paleontology*, volume 16 : p. 723–741.

PAUL G.S. 1984. « The segnosaurian dinosaurs: relics of the prosauropod–ornithischian transition? ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 4 : p. 507–515.

PÉREZ-MORENO B.P., **SANZ J.L.**, **BUSCALIONI A.D.**, **MORATALLA J.J.**, **ORTEGA F.** et **RASSKIN-GUTMAN D. 1994**. « A unique multitoothed ornithomimosaur dinosaur from the Lower Cretaceous of Spain ». *Nature*, volume 370 : p. 363–367.

POL D. 2004. *Phylogenetic relationships of basal Sauropodomorpha*. PhD dissertation, Columbia University, New York, New York, USA : 303 p.

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

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

RAUHUT O.W.M. 2003. « The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 69 : p. 1–213.

RAUHUT O.W.M., **FECHNER R.**, **REMES K.** et **REIS K. 2011**. « How to get big in the Mesozoic: the evolution of the sauropodomorph body plan » dans Klein, Remes, Gee et Sander (eds.), *Biology of the sauropod dinosaurs : understanding the life of giants.* Indiana University Press, Bloomington, Indiana, USA : p. 119–149.

ROWE T. 1989. « A new species of the theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 9 : p. 125–136.

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

RUSSELL D.A. et **ZHENG Z. 1993**. « A large mamenchisaurid from the Junggar Basin, Xinjiang, People's Republic of China ». *Canadian Journal of Earth Sciences*, volume 30 : p. 2082–2095.

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

SANDER P.M. et **CLAUSS M. 2008**. « Sauropod gigantism ». *Science*, volume 322 : p. 200–201.

SCOTLAND R.W., **OLMSTEAD R.G.** et **BENNETT J.R. 2003**. « Phylogeny reconstruction: the role of morphology ». *Systematic Biology*, volume 52 : p. 539–548.

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

SERENO P.C. 1991. « *Lesothosaurus*,"fabrosaurids," and the early evolution of Ornithischia ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 11 : p. 168–197.

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

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

SERENO P.C. 2007b. « Logical basis for morphological characters in phylogenetics ». *Cladistics*, volume 23 : p. 565–587.

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

SERENO P.C. et **ARCUCCI A.B. 1994**. « Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. » *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 14 : p. 53–73.

SERENO P.C. et **BRUSATTE S.L. 2009**. « Comparative assessment of tyrannosaurid interrelationships ». *Journal of Systematic Palaeontology*, volume 7 : p. 455–470.

SERENO P.C., **DUTHEIL D.B.**, **IAROCHENE M.**, **LARSSON H.C.E.**, **LYON G.H.**, **MAGWENE P.M.**, **SIDOR C.A.**, **VARRICCHIO D.J.** et **WILSON J.A. 1996**. « Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation ». *Science*, volume 272 : p. 986–991.

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

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

SERENO P.C. et **NOVAS F.E. 1992**. « The complete skull and skeleton of an early dinosaur ». *Science*, volume 258 : p. 1137–1137.

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

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

SOKAL R.R. et **SNEATH P.H.A. 1963**. *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco : 359 p.

STEVENS P.F. 2000. « On characters and character states: do overlapping and non-overlapping variation, morphology and molecules all yield data of the same value? ». *Systematics Association Special Volume*, volume 58 : p. 81–105.

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

SWOFFORD D.L. 1993. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

SWOFFORD D.L. 2002. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), version 4*. Sinauer Assocciates, Sunderland, Massachusetts.

THULBORN R.A. 1972. « The post-cranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis* ». *Palaeontology*, volume 15 : p. 29–60.

TSCHOPP E., **WINGS O.**, **FRAUENFELDER T.** et **BRINKMANN W. 2015**. « Articulated bone sets of manus and pedes of *Camarasaurus* (Sauropoda, Dinosauria) ». *Palaeontologia Electronica*, volume 18 : p. 1–65.

UPCHURCH P. 1993. *The anatomy, phylogeny and systematics of the sauropod dinosaurs*. PhD dissertation, University of Cambridge, Cambridge, England : 489 p.

UPCHURCH P. 1995. « The evolutionary history of sauropod dinosaurs ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, volume 349, n° 1330 : p. 365–390.

UPCHURCH P. 1998. « The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 124 : p. 43–103.

UPCHURCH P. et **BARRETT P.M. 2005**. « Phylogenetic and taxic perspectives on sauropod diversity » dans Dodson et Osmólska (eds.), *The Sauropods : Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 259–322.

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

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

UPCHURCH P., **BARRETT P.M.**, **XIJIN Z.** et **XING X. 2007b**. « A re-evaluation of *Chinshakiangosaurus chunghoensis* Ye vide Dong 1992 (Dinosauria, Sauropodomorpha): implications for cranial evolution in basal sauropod dinosaurs ». *Geological Magazine*, volume 144 : p. 247–262.

VAN HEERDEN J. et **GALTON P.M. 1997**. « The affinities of *Melanorosaurus*, a Late Triassic prosauropod dinosaur from South Africa ». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, volume 1 : p. 39–55.

WHITLOCK J.A. 2011. « A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda) ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 161 : p. 872–915.

WHITLOCK J.A. et **WILSON J.A. 2013**. « Character distribution maps: a visualization method for comparative cladistics ». *Acta Zoologica*, volume 94 : p. 490–499.

WIENS J.J. 2001. « Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions ». *Systematic Biology*, volume 50 : p. 689–699.

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

WILSON J.A. 2002. « Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 136 : p. 215–275.

WILSON J.A. 2005. « Overview of sauropod phylogeny and evolution » dans *The Sauropods: Evolution and Paleobiology.* University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 15–49.

WILSON J.A. et **SERENO P.C. 1998**. « Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 18 : p. 1–79.

XU X. et **POL D. 2014**. « *Archaeopteryx*, paravian phylogenetic analyses, and the use of probability-based methods for palaeontological datasets ». *Journal of Systematic Palaeontology*, volume 12 : p. 323–334.

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

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

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

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

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

YATES A.M. et **KITCHING J.W. 2003**. « The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, volume 270 : p. 1753–1758.

CHAPITRE IV

PHYLOGENIE

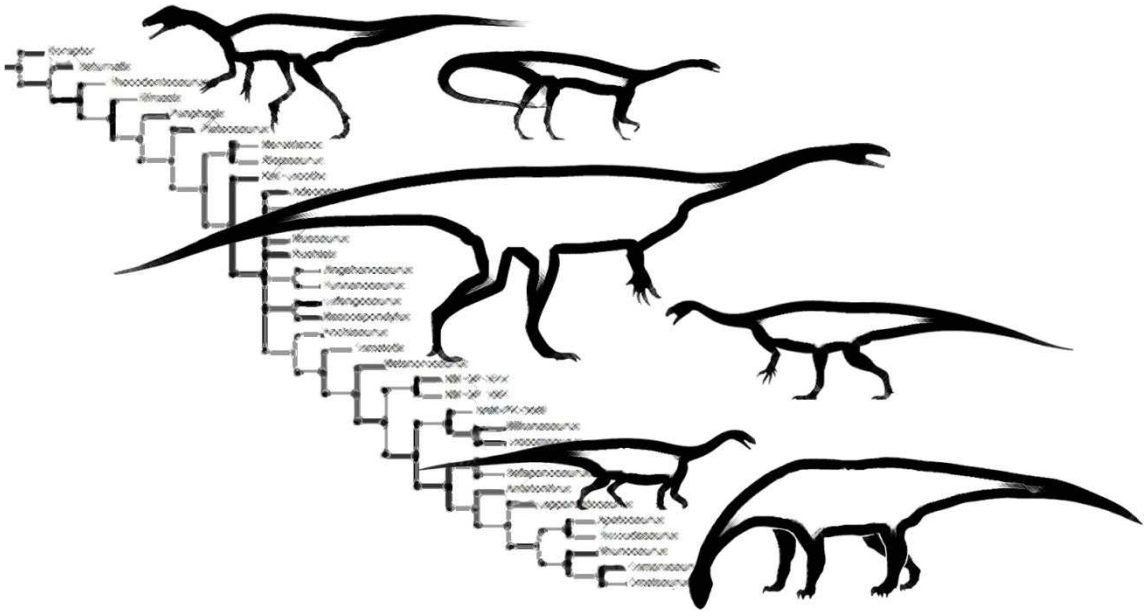


Illustration de la page de garde du chapitre IV **: C. Peyre de Fabrègues, 2016**.

I. MATRICE TAXONS / CARACTÈRES

1. ÉCHANTILLONNAGE TAXONOMIQUE

La nouvelle matrice est composée de 47 genres, dont 4 extragroupes et 43 intragroupes. L'intragroupe se compose de 37 sauropodomorphes basaux et 6 sauropodes, selon les définitions données dans l'introduction. Un maximum de genres de sauropodomorphes basaux a été inclus, afin que l'analyse soit la plus complète possible. *Ammosaurus* (Galton 1971, 1976) n'a pas été conservé dans la matrice, car il a été défini comme un synonyme junior d'*Anchisaurus* en 2010 (Yates 2010). *Arcusaurus* (Yates et al. 2011), *Ignavusaurus* (Knoll 2010) et *Pantydraco* (Galton et al. 2007) n'ont pas été retenus, car ce sont des genres connus uniquement au travers de spécimens juvéniles, dont la synonymie est parfois débattue (Yates et al. 2011), et dont le stade ontogénétique peut poser problème lors du codage. *Euskelosaurus* n'a pas été pris en compte étant donné qu'il est considéré comme un *nomen dubium* par la majorité des auteurs (Yates 2004). *Glacialisaurus* (Smith & Pol 2007), *Jaklapallisaurus* et *Nambalia* (Novas et al. 2011), *Pradhania* (Kutty et al. 2007) et *Yimenosaurus* (Bai et al. 1990) n'ont pas été intégrés à la matrice en raison du manque de complétude de ces taxons, et parce que le matériel n'a pas pu être consulté. *Plateosauravus* (Huene 1932) n'a pas été ajouté à l'échantillonnage taxonomique, car le statut du taxon est incertain, les illustrations du matériel sont peu lisibles (Van Heerden 1979) et le matériel n'a pas pu être consulté directement.

Le nombre d'unités taxonomiques de la matrice s'élève à 47 espèces (Tab.IV.1 ; annexe 1). Parmi celles-ci, 24 proviennent de niveaux stratigraphiques datés du Trias (Carnien à Rhaetien), dont le prosauropode de Maphutseng et *Meroktenos*, 17, dont le prosauropode d'Ha Noosi, sont datées du Jurassique inférieur (Hettangien à Toarcien) et 5 sont issues de niveaux datés du Jurassique supérieur (Aalénien à Tithonien). Un taxon, *Sefapanosaurus*, n'est assigné à aucun niveau stratigraphique précis, mais est simplement indiqué comme provenant de niveaux du Trias supérieur au Jurassique inférieur (Otero et al. 2015). Les espèces dont le nom est en gras sont des espèces dont le matériel a pu être étudié directement lors de mes visites de collections. Lorsque des numéros de spécimens apparaissent alors que le matériel n'a pas été examiné directement, cela signifie que je me suis appuyée sur des photos, en plus des publications. Lorsqu'aucun numéro de spécimen n'apparaît, seuls les spécimens décrits dans les publications données ont été utilisés. Les quatre taxons dont les numéros de collection sont en gras, dont trois sont décrits dans ce manuscrit, sont ceux qui sont hébergés dans les collections du MNHN. Certains taxons ont été recodés (R), car ils étaient déjà dans

la matrice de Yates et al. (2010) utilisée comme point de départ, d'autres ont été entièrement codés (C), car ils ont été ajoutés à l'échantillonnage taxonomique. Au total, 19 taxons de prosauropodes et trois de sauropodes ont été ajoutés à la matrice. Le statut du genre *Melanorosaurus* étant actuellement incertain (Nair & Yates 2014 ; Peyre de Fabrègues & Allain 2016), et en attendant une révision de l'ensemble du matériel, les analyses phylogénétiques présentées dans ce chapitre ont été réalisées en intégrant séparément les trois spécimens de *Melanorosaurus* : le syntype SAM-PK-3449&3450 et les deux spécimens conservés au National Museum de Bloemfontein, NM QR3314 et NM QR1551, portant le nombre d'unités taxonomiques à 49.

Tableau IV.1. Liste des 47 espèces formant les unités taxonomiques de la matrice accompagnées des publications et du matériel consultés pour les coder. Le code couleur correspond au niveau stratigraphique dans lequel les taxons ont été trouvés (violet : Trias – bleu foncé : Jurassique inférieur – bleu clair : Jurassique supérieur), et les lettres R ou C précisent si le taxon a été recodé à partir d'un codage antérieur (R) ou entièrement codé (C). *Camarasaurus* est le seul taxon à ne pas avoir d'épithète spécifique, car plusieurs espèces ont été utilisées pour son codage.

EXTRAGROUPE (4)

DINOSAURIFORMES

Marasuchus lilloensis	Bonaparte 1975 ; Sereno & Arcucci 1994	R

ORNITHISCHIA

Lesothosaurus diagnosticus	Thulborn 1972 ; Sereno 1991 ; Baron et al. 2016	R

THEROPODA

Coelophysis bauri	Colbert 1989	R
Herrerasaurus ischigualastensis	PVSJ 407 ; Novas 1993 ; Sereno 1993 ; Sereno & Novas 1993	R

INTRAGROUPE (43)

SAUROPODOMORPHA BASAUX (37)

Aardonyx celestae	BP/1/6254 ; Yates et al. 2010	R
Adeopapposaurus mognai	PVSJ 610 ; PVSJ 568 ; PVSJ 569 ; Martínez 2009	C
Anchisaurus polyzelus	AM 41/109 ; YPM 208 ; YPM 1883 ; Galton 1976 ; Fedak & Galton 2007 ; Yates 2010	R
Antetonitrus ingenipes	BP/1/4952 ; McPhee et al. 2014	R
Blikanasaurus cromptoni	SAM-PK-K403 ; Galton & Van Heerden 1985, 1998	R
Camelotia borealis	Galton 1998	R
Chromogisaurus novasi	PVSJ 845 ; Ezcurra 2010 ; Martínez et al. 2013a	C
Coloradisaurus brevis	PVL 3967 ; PVL 5904 ; Apaldetti et al. 2013, 2014	R
Efraasia minor	Galton 1984 ; Yates 2003a	R

Eoraptor lunensis	PVSJ 512 ; Sereno et al. 2013	R
Eucnemesaurus entaxonis	McPhee et al. 2015b	C
Prosauropode d'Ha Noosi	**MNHN.F.LES400**	**C**
Jingshanosaurus xinwaensis	Zhang & Yang 1994	R
Lamplughsaura dharmaramensis	Kutty et al. 2007	C
Leonerasaurus taquetrensis	MPEF-PV 1663 ; Pol et al. 2011	C
Lessemsaurus sauropoides	PVL 4822 ; Pol & Powell 2007a	R
Leyesaurus marayensis	PVSJ 706 ; Apaldetti et al. 2011	C
Lufengosaurus huenei	IVPP V15 ; Young 1941 ; Barrett et al. 2005	R
Prosauropode de Maphutseng *« Kholumolumosaurus ellenbergerorum »*	**MNHN.F.LES153 ; LES54 ; LES169 ; LES397 ; LES32 ; LES155 ; LES168 ; LES376 ; LES386 ; LES379 ; LES159 ; LES147 ; LES26 ; LES92 ; LES93 ; LES76 ; LES29 ; LES375a ; LES378 ; LES152 ; LES394 ; LES381m ; LES374 ; LES89 ; LES81 ; LES82 ; LES381c ; LES77**	**C**
Massospondylus carinatus	BP/1/4934 ; BP/1/5241 ; BP/1/4779 ; BP/1/5247 ; BP/1/4924 ; BP/1/4693 ; Sues et al. 2004 ; MNHN.F.LES15	R
Melanorosaurus readi	NM QR3314 ; NM QR1551 ; SAM-PK-3449 ; SAM-PK-3450	C
Meroktenos thabanensis	**MNHN.F.LES16 ; MNHN.F.LES351**	C
Mussaurus patagonicus	MLP 61-III-20-22 ; MLP 61-III-20-23 ; MLP 68-II-27-1 ; Pol & Powell 2007b ; Otero & Pol 2013	C
Pampadromaeus barberenai	Cabreira et al. 2011 ; Müller et al. 2016	C
Panphagia protos	PVSJ 874 ; Martínez & Alcober 2009 ; Martínez et al. 2013b	C
Plateosaurus longiceps	MB.R.1937 ; MB.R.4402 ; MB.R.4404 ; MB.R.4416	R
Pulanesaura eocollum	McPhee et al. 2015a	C
Riojasaurus incertus	PVL 3808	R
Ruehleia bedheimensis	MB.R.4718 ; MB.R.4430 ; Galton 2001	C
Sarahsaurus aurifontanalis	MCZ 8893 ; TMM 43646-2 ; Rowe et al. 2010	C
Saturnalia tupiniquim	MCP 3845-PV ; MCP 3846-PV ; Langer et al. 1999, 2007 ; Langer 2003	R
Sefapanosaurus zastronensis	BP/1/386 ; BP/1/7409–7455 ; Otero et al. 2015	C
Seitaad ruessi	Sertich & Loewen 2010	C
Thecodontosaurus antiquus	Benton et al. 2000	R
Unaysaurus tolentinoi	UFSM11069 ; Leal et al. 2004	C
Xixiposaurus suni	Sekiya 2010	C
Yunnanosaurus huangi	IVPP V20 ; IVPP V505 ; Young 1942 ; Barrett et al. 2007	R

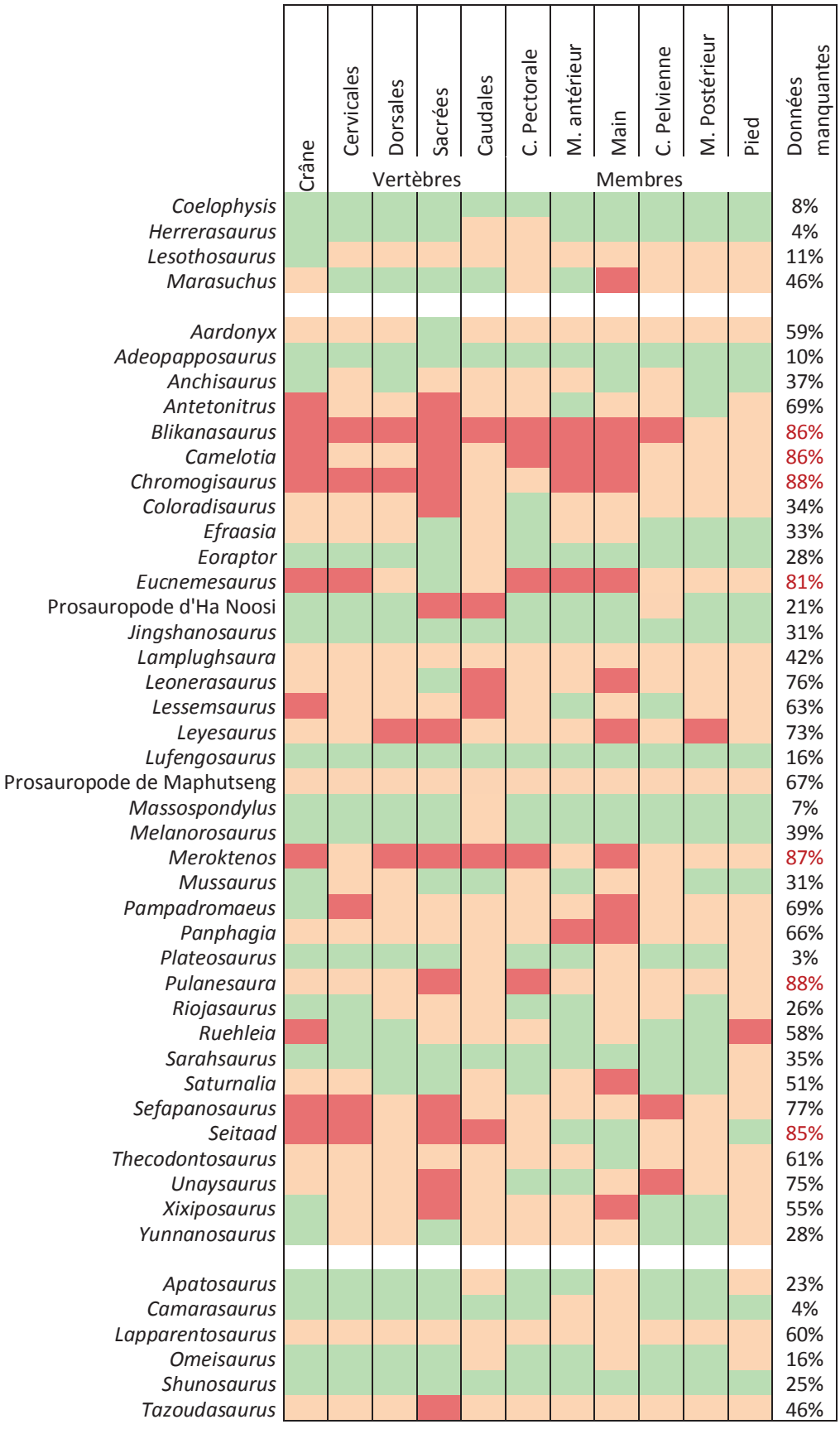
SAUROPODA (6)

	Apatosaurus ajax	Upchurch et al. 2004	C
	Camarasaurus	Osborn & Mook 1921 ; Madsen et al. 1995 ; McIntosh et al. 1996	R
	Lapparentosaurus madagascariensis	**MNHN.MAA.1-214 ; MNHN.MAA.300-497**	C
	Omeisaurus tianfuensis	He et al. 1984, 1988	R
	Shunosaurus lii	Zhang et al. 1984 ; Zhang 1988 ; Chatterjee & Zheng 2002	R
	Tazoudasaurus naimi	Allain & Aquesbi 2008 ; Allain com. pers.	C

La proportion de données manquantes varie de 3% à 90%, selon les taxons. Le tableau ci-dessous permet de visualiser, pour chaque taxon, les zones connues du squelette (Tab.IV.2). Chaque zone est à considérer individuellement, c'est-à-dire que les différentes parties du squelette peuvent provenir de plusieurs spécimens, du moment que ces spécimens appartiennent à la même espèce. Les éléments d'une zone ne peuvent provenir que d'un spécimen (généralement le plus complet). Par exemple, pour les vertèbres cervicales, si le statut est vert cela signifie que l'ensemble d'une série cervicale est conservé sur un même spécimen. Pour les éléments pairs (os du crâne, ceintures et membres), la case est verte si tous les éléments sont préservés au moins d'un côté, ou si les deux côtés se complètent sur un même spécimen. Dès lors que l'un des os d'un ensemble est incomplet ou manquant, le statut passe à l'orange. Par exemple, si l'on connaît chez un spécimen les deux pubis, les deux ischions, mais seulement un fragment d'ilion, la case de la ceinture pelvienne apparaît en orange. De même si un seul élément d'un ensemble, par exemple un métacarpien de la main, est conservé, la zone concernée sera en orange. La couleur rouge correspond à une absence totale d'éléments pour la zone concernée. Le sternum et les clavicules n'étant que très rarement retrouvés et, lorsqu'ils sont trouvés, rarement cités dans les publications, on considère ici la ceinture pectorale comme complète si les scapula et coracoïde complets ont été retrouvés. La complétude des côtes et gastralias n'entre pas en compte non plus pour la complétude des vertèbres.

Le pourcentage de données manquantes, calculé dans la matrice de 308 caractères, est indiqué dans la colonne la plus à droite pour chaque taxon. Les valeurs indiquées en rouge sont celles supérieures à 80%. Le pourcentage indiqué pour *Melanorosaurus* correspond au spécimen le plus complet, c'est-à-dire NM QR3314. Les deux autres, NM QR1551 et SAM-PK-3449&3450 ont, respectivement, 69% et 90%. Le pourcentage de données manquantes des taxons que j'ai codés ou recodés sans pouvoir les étudier directement ne reflète bien entendu pas la réalité. Ils ont été codés en fonction des figures et descriptions des publications, qui sont souvent incomplètes. C'est par exemple le cas de *Sarahsaurus*, *Seitaad* ou *Xixiposaurus*, qui auraient sans doute eu des pourcentages de données manquantes plus faibles si j'avais réalisé le codage directement sur les spécimens.

Tableau IV.2. Grille illustrant la complétude de chacun des 47 taxons intégrés dans la matrice, en fonction de la zone du squelette considérée. Vert : zone complète – orange : incomplète – rouge : inconnue.



2. NOUVELLE LISTE DE CARACTÈRES

Cette nouvelle liste correspond aux 449 caractères de départ, dont 141 ont été supprimés, car ils étaient, entre autres, redondants, mal définis, ou non informatifs pour notre échantillonnage de 49 taxons (cf. Chapitre III, partie III). Il s'agit de la liste définitive qui est utilisée dans toutes les analyses de ce chapitre. Les caractères ont été laissés numérotés comme ils l'étaient dans la matrice analysée (annexe 1), il arrive donc que les caractères visant une même structure anatomique ne se suivent pas.

---

1. Crâne, longueur par rapport à la longueur du fémur (Gauthier 1986)

0 ≥ 70%

1 < 70%

---

2. Prémaxillaire, corps principal, hauteur par rapport à sa longueur (Pol et al. 2011)

0 ≤ 100%

1 > 100% et < 140%

2 ≥ 140%

---

3. Prémaxillaire, bord antérieur, forme en vue latérale (Upchurch 1995)

0 convexe

1 avec une inflexion à la base du processus dorsal

---

4. Prémaxillaire, surface latérale, foramen (Yates 2007a)

0 absent

1 présent

---

5. Prémaxillaire, processus dorsal, extrémité distale, forme en vue dorsale (Sereno 1999)

0 effilée

1 étendue transversalement

---

6. Prémaxillaire, processus postérolatéral, extension postérieure en vue latérale (Yates & Kitching 2003)

0 importante

1 très faible

7. Prémaxillaire, processus postérolatéral, relation avec le processus antéroventral du nasal (Gauthier 1986)

0 en contact

1 séparés par le maxillaire

8. Dentition, dents prémaxillaires, maxillaires et dentaires, plaques latérales, position par rapport à la face labiale des dents (Upchurch 1995)

0 accolées

1 séparées

9. Foramen sous narinaire, forme (Yates 2007a)

0 subcirculaire

1 en forme de fente

10. Fosse périnarinaire (Sereno 1999)

0 absente ou peu profonde

1 bien marquée

11. Narine externe, diamètre maximal par rapport au diamètre longitudinal de l'orbite (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 50%

1 > 50% et ≤ 70%

2 > 70% et ≤ 100%

3 > 100%

12. Narine externe, forme chez les spécimens adultes (Galton & Upchurch 2004)

0 subcirculaire

1 subtriangulaire avec un angle postéroventral aigu

13. Narine externe, bord antérieur, localisation par rapport à la moitié du corps principal du prémaxillaire (Rauhut 2003)

0 antérieur

1 postérieur

14. Narine externe, bord postérieur, localisation par rapport au bord antérieur de la fenêtre antéorbitaire (Upchurch 1998)

0 antérieur ou au même niveau

1 postérieur

15. Maxillaire, contribution à la fosse périnarinaire (Yates 2007a)

0 absente

1 présente

16. Maxillaire, bord antérodorsal, forme en vue latérale (Sereno et al. 1996)

0 relativement droit

1 en forme de L, avec un point d'inflexion marqué à la base du processus dorsal

17. Maxillaire, processus antérieur, longueur par rapport à sa hauteur (Sereno et al. 1996)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

18. Maxillaire, foramens neurovasculaires, foramen le plus postérieur, direction d'ouverture (Sereno 1999)

0 postérieure

1 antérieure

19. Maxillaire, processus dorsal, orientation (Pol et al. 2011)

0 défléchi postérieurement sur sa moitié distale

1 défléchi postérieurement sur son extrémité la plus distale

20. Maxillaire, surface latérale, lame latérale (s'étendant postérieurement de la base du processus dorsal du maxillaire, le long du bord ventral de la fenêtre antéorbitaire) (Galton 1990)

0 absente

1 présente

21. Maxillaire, processus antéromédial, forme en vue latérale (Yates 2007a)

0 long et se projetant antérieurement à la suture prémaxillaire-maxillaire

1 court et au niveau de la suture prémaxillaire-maxillaire

22. Maxillaire, surface latérale, arête longitudinale postérieure (Barrett et al. 2005)

0 absente

1 présente

23. Nasal, bord dorsal, forme en vue latérale (Yates 2007a)

0 droit à légèrement convexe

1 concave postérieurement à la narine

24. Nasal, dépression médiane en vue dorsale (Sereno 1999)

0 courte ou absente

1 longue

25. Nasal, processus antérodorsal, base, largeur maximale par rapport à celle de la base du processus antéroventral (Sereno 1999)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

26. Nasal, participation au bord dorsal de la fenêtre antéorbitaire externe (Sereno 1999)

0 absente

1 surplombe la fosse antéorbitaire et forme son bord dorsal

2 surplombe la fosse antéorbitaire de manière importante, dissimulant ainsi le contact lacrymal maxillaire en vue latérale

27. Nasal, processus postérolatéral, recouvrement du lacrymal (Sereno 1999)

0 absent

1 présent

28. Fosse antéorbitaire

0 présente

1 absente

29. Fenêtre antéorbitaire interne, bord antérieur, position de son point le plus antérieur (Galton 1985)

0 dans la partie ventrale, induisant une fosse antéorbitaire étroite en forme de croissant

1 dans la partie dorsale, induisant une fosse antéorbitaire large et subtriangulaire

30. Fosse antéorbitaire, bord antérodorsal, arête de délimitation sur la partie haute du processus dorsal du maxillaire (Yates 2007a)

0 nette et acérée

1 peu marquée et arrondie

31. Fosse antéorbitaire, partie maxillaire, extrémité postéroventrale de la lame médiale, position par rapport à l'extrémité antérieure du jugal en vue latérale (Galton & Upchurch 2004)

0 au même niveau

1 antérieure

32. Fosse antéorbitaire, partie lacrymale, extension dorsoventrale par rapport au lacrymal (Langer 2004)

0 s'étend sur plus de la moitié de la hauteur de l'os

1 restreinte à la moitié ventrale de l'os

33. Fenêtre antéorbitaire externe, longueur antéropostérieure par rapport à celle de l'orbite (Yates 2003)

0 supérieure

1 inférieure ou égale

34. Fenêtre antéorbitaire externe, plancher, canal neurovasculaire s'ouvrant dorsalement (Yates & Kitching 2003)

0 absent

1 présent

35. Lacrymal, proportions (Rauhut 2003)

0 court et trapu

1 long et fin

36. Lacrymal, visibilité en vue dorsale (Gauthier 1986)

0 visible

1 pas visible

37. Lacrymal, branche antérieure, longueur par rapport à celle de la branche ventrale (Galton 1990)

0 plus de la moitié

1 moins de la moitié

38. Fosse antéorbitaire, partie lacrymale, extension (Wilson & Sereno 1998)

0 présente

1 absente

39. Lacrymal, bord postérieur, orientation (Pol et al. 2011)

0 subverticale

1 oblique

40. Lacrymal, lamelle osseuse faisant la jonction entre les branches antérieure et ventrale (Yates 2007a)

0 absente, exposant le coin postérodorsal de la fenêtre antéorbitaire latéralement

1 présente, dissimulant le coin postérodorsal de la fenêtre antéorbitaire latéralement

41. Préfrontal, bord médial, orientation par rapport au plan sagittal en vue dorsale (Pol et al. 2011)

0 parallèle

1 oblique

42. Préfrontal, longueur par rapport à la longueur du frontal (Galton 1990)

0 ≤ 80%

1 > 80% et < 100%

2 ≥ 100%

43. Préfrontal, processus ventral, extension le long du bord postéromédial du lacrymal (Wilson & Sereno 1998)

0 présente

1 absente

44. Frontal, processus antérieur, intrusion entre le préfrontal et le nasal (Sereno 1999)

0 absente

1 présente

45. Frontal, contribution à la fosse supratemporale (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

46. Frontal, bord latéral participant à la marge dorsale de l'orbite, proportion par rapport au diamètre maximal de celle-ci en vue latérale (Galton 1985)

0 ≤ 65%

1 > 65%

47. Orbite, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire

1 subtriangulaire, comprimée ventralement

48. Jugal, région suborbitaire, extension antéropostérieure (Holtz 1994)

0 longue barre

1 courte plaque

49. Fenêtre antéorbitaire interne, bordure, participation du jugal (Holtz 1994)

0 absente

1 présente

50. Jugal, hauteur minimale sous l'orbite par rapport à la distance entre l'extrémité antérieure du jugal et le coin antéroventral de la fenêtre infratemporale (Galton 1985)

0 ≤ 50%

1 > 50%

51. Jugal, extrémité antérieure, forme en vue latérale (Yates & Kitching 2003)

0 effilée

1 large

52. Jugal et quadratojugal, relation (Yates 2007a)

0 le quadratojugal recouvre la surface latérale du jugal

1 le jugal recouvre la surface latérale du quadratojugal

2 le quadratojugal s'articule avec la surface dorsale du jugal

3 le quadratojugal s'articule avec la surface ventrale du jugal

53. Postorbitaire, processus postérieur, courbure en vue dorsale (Pol et al. 2011)

0 droit

1 concave latéralement

54. Postorbitaire, processus ventral, axe principal, orientation (Pol et al. 2011)

0 relativement droit

1 nettement recourbé vers l'avant

55. Postorbitaire, bord dorsal, forme en vue latérale (Yates 2007a)

0 droit à légèrement concave, dissimulant la fenêtre supratemporale

1 fortement concave, un net détachement entre les processus antérieur et postérieur rendant la fenêtre supratemporale visible

56. Fenêtre infratemporale, coin antérodorsal, position par rapport à l'orbite (Upchurch 1995) [ordonné]

0 très proche de son bord dorsal

1 dans la première moitié

2 à mi-hauteur

57. Squamosal, branche ventrale, longueur par rapport à la largeur antéropostérieure maximale de sa base (Sereno 1999)

0 ≤ 4 fois

1 > 4 fois

58. Carré, foramen, position (Rauhut 2003)

0 en contact avec la suture carré-quadratojugal

1 complètement entouré par le carré

2 en contact avec la suture carré-squamosal

59. Carré, processus ptérygoïde, base, hauteur par rapport à la hauteur totale de l'os (Yates 2003)

0 ≤ 70%

1 > 70%

60. Carré, fosse (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

61. Quadratojugal, processus antérieur, longueur (prise à partir de la base) par rapport à celle du processus dorsal (Wilson & Sereno 1998)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

62. Quadratojugal, processus antérieur, extrémité, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 effilée

1 large dorsoventralement

63. Quadratojugal, extension postéroventrale (Yates & Kitching 2003)

0 développée

1 réduite

64. Fenêtre supratemporale interne, largeur transverse par rapport à sa longueur antéropostérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 100%

1 > 100%

65. Crâne, mâchoire supérieure, forme en vue ventrale ou dorsale (Wilson & Sereno 1998)

0 étroite avec une extrémité antérieure pointue

1 large et en forme de U

66. Boîte crânienne, veine cérébrale moyenne, foramen pour sa sortie, position (Yates 2003)

0 entre le supraoccipital et le pariétal

1 sur le supraoccipital

67. Boîte crânienne, fenêtre post-pariétale impaire entre le supraoccipital et les pariétaux (Yates 2003)

0 absente

1 présente

68. Supraoccipital, hauteur par rapport à sa largeur en vue postérieure (Yates 2003)

0 ≤ 85%

1 > 85% et < 100%

2 ≥ 100%

69. Supraoccipital, orientation (Galton & Upchurch 2004)

0 vertical à légèrement incliné

1 fortement incliné

70. Processus paroccipital, orientation en vue postérieure (Rauhut 2003)

0 horizontale ou dorsale

1 ventrale

71. Boîte crânienne, plancher, disposition en vue latérale (Galton 1990)

0 plutôt droit avec les tubercules basaux et le rostre du parasphénoïde alignés

1 incliné avec les tubercules basaux plus dorsaux que le rostre du parasphénoïde

2 incliné avec les tubercules basaux plus ventraux que le rostre du parasphénoïde

72. Boîte crânienne, tubercules basaux, disposition en vue postérieure (Yates & Kitching 2003)

0 composante basisphénoïde non visible, car antérieure à celle du basioccipital

1 composante basisphénoïde visible, car antérolatérale à celle du basioccipital

73. Boîte crânienne, tubercules basaux, surface ventrale, fosse (Yates 2003)

0 absente

1 présente, enclavée dans le basisphénoïde antérieurement et le basioccipital postérieurement

2 présente et ouverte postérieurement

74. Basisphénoïde, processus basiptérygoïdes, extrémités proximales (Galton 1990)

0 séparées

1 reliées par une cloison transversale

75. Parasphénoïde, processus cultriforme, hauteur maximale par rapport à sa largeur transverse maximale (Yates 2003b)

0 nettement supérieure

1 subégale

76. Prootique, veine cérébrale moyenne, encoche pour sa sortie visible postérieurement à l'ouverture pour le nerf crânien V en vue dorsale (Galton 1976)

0 absente

1 présente

77. Processus paroccipital, orientation en vue dorsale (Wilson 2002)

0 postérolatérale

1 latérale

78. Ptérygoïde, processus médial, forme (Wilson & Sereno 1998) [ordonné]

0 absent

1 plat et émoussé à l'extrémité

2 recourbé et pointu

79. Palatin, extension latérale, longueur antéropostérieure par rapport à celle de l'extension médiale (Pol et al. 2011)

0 ≥ 50%

1 < 50%

80. Palatin, surface ventrale, tubercule central (Yates 2007a)

0 absent

1 présent

81. Palatin, articulation avec l'ectoptérygoïde (Pol et al. 2011)

0 absente, os séparés par le ptérygoïde

1 présente

82. Dentaire, extrémité antérieure, bord ventral en vue latérale (Sereno 1999)

0 droit

1 courbé ventralement

83. Dentaire, extrémité antérieure, expansion dorsoventrale (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

84. Dentaire, surface latérale, crête (Paul 1984)

0 absente

1 présente

85. Fenêtre mandibulaire externe (Upchurch 1998)

0 présente

1 absente

86. Splénial, foramen splénial (Rauhut 2003) [ordonné]

0 absent

1 présent et fermé

2 présent et ouvert antérieurement

87. Articulaire, processus rétroarticulaire, forme en vues latérale et dorsale (Yates 2003)

0 ne s'affine pas postérieurement

1 s'affine postérieurement

88. Articulaire, processus médial pyramidal au niveau de la cavité glénoïde (Yates 2003)

0 présent

1 absent

89. Articulaire, processus rétroarticulaire, longueur par rapport à la hauteur de la mandibule sous la cavité glénoïde (Yates 2003)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

90. Mandibule, articulation de la mâchoire, position par rapport au point le plus bas du bord dorsal du dentaire (Sereno 1999)

0 au même niveau

1 plus basse

91. Dentition, dents prémaxillaires, nombre (Galton 1990)

0 quatre

1 plus de quatre

92. Dentition, dents maxillaires, nombre chez les adultes

0 ≥ 20

1 < 20 et > 15

2 ≤ 15

93. Dentition, dents dentaires, première dent, position par rapport à la symphyse (Sereno 1999)

0 adjacente

1 espacée par l'équivalent d'une dent environ

94. Dentition, dents dentaires, couronne, orientation (Gauthier 1986)

0 verticale

1 projetée vers l'extérieur

95. Dentition, dents maxillaires et dentaires, denticules, distribution (Wilson 2002)

0 présents à la fois sur les carènes mésiale et distale

1 absents sur la carène distale

2 absents sur les deux carènes

96. Dentition, dents maxillaires, couronne, orientation (Gauthier 1986)

0 verticale

1 projetée vers l'extérieur

97. Dentition, émail, surface (Wilson & Sereno 1998)

0 lisse

1 chagrinée

98. Dentition, couronnes, constriction basale (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

99. Dentition, facettes d'usure occlusales (Wilson & Sereno 1998)

0 absentes

1 présentes

100. Dentition, dents maxillaires et dentaires, denticules, orientation par rapport à l'axe apicobasal de la dent (Benton et al. 2000)

0 disposés en angle droit

1 dirigés vers la partie apicale selon un angle de 45 degrés

101. Dentition, couronnes, axe apicobasal, orientation (Gauthier 1986)

0 recourbé distalement

1 droit

102. Dentition, concavité linguale (Upchurch 1995)

0 absente

1 présente

103. Dentition, sillons labiaux longitudinaux (Upchurch 1998)

0 absents

1 présents

104. Dentition, dents maxillaires et dentaires, denticules, distribution sur les carènes mésiale et distale (Yates 2003)

0 étendus sur la majorité de la longueur de la couronne

1 limités à la moitié apicale de la couronne

105. Dentition, couronnes, largeur maximale, localisation (Pol et al. 2011)

0 à la base

1 à mi-hauteur

106. Dentition, couronnes adjacentes (Wilson & Sereno 1998)

0 pas de contact

1 contact

107. Vertèbres cervicales, nombre (Wilson & Sereno 1998) [ordonné]

0 9

1 10

2 11

3 12 ou plus

108. Atlas, arc neural, surface dorsale, fosse peu profonde dirigée bordée latéralement par une fine crête (Yates & Kitching 2003)

0 absente

1 présente

109. Axis, postzygapophyses, extrémité postérieure, localisation par rapport à la face postérieure du centrum (Sereno 1999)

0 antérieure

1 postérieure ou au même niveau

110. Axis, intercentrum, largeur par rapport à la largeur du centrum (Sereno 1999)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

111. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, longueur par rapport à la longueur du centrum de l'axis (Sereno 1999)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

112. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, compression latérale (Upchurch 1998)

0 absente (hauteur postérieure ≤ à la largeur postérieure du centrum)

1 présente (hauteur postérieure > à la largeur postérieure du centrum)

113. Vertèbres cervicales, C5, centrum, longueur par rapport à la hauteur de sa face antérieure (Sereno 1999) [ordonné]

0 ≤ 3,1

1 > 3,1 et < 4

2 ≥ 4

114. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, quille ventrale (Upchurch 1998)

0 présente

1 absente

115. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), arc neural, hauteur par rapport à la hauteur de la face postérieure du centrum (Yates 2007a)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

116. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), épipophyses, extrémité distale (Yates & Kitching 2003)

0 peu visible et basse

1 bien découpée et haute, ne se projetant pas postérieurement à la postzygapophyse

2 bien découpée et haute, se projetant postérieurement à la postzygapophyse

117. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), arc neural, lame postzygodiapophysaire postzygodiapophysaire (Yates 2003b)

0 présente

1 absente

118. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), centrum, face articulaire antérieure, forme (Gauthier 1986)

0 concave

1 convexe

119. Vertèbres cervicales, cervicales postérieures (C9-C10), épine neurale, augmentation de la largeur transverse par rapport aux cervicales moyennes (C6-C8) (Pol et al. 2011)

0 absente

1 présente et marquée

2 présente et très importante

120. Vertèbres cervicales, arc neural, surface antérieure des pédicelles, fosse centroprézygapophysaire (Pol et al. 2011)

0 absente

1 présente

121. Vertèbres cervicales, cervicales postérieures (C9-C10), centrum, longueur par rapport à la longueur du centrum des dorsales antérieures (Gauthier 1986)

0 subégale

1 supérieure

122. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), centrum, longueur par rapport à la longueur du centrum de l'axis (Gauthier 1986)

0 inférieure ou subégale

1 supérieure

123. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), épine neurale, projection antérodorsale (Yates 2007a)

0 absente

1 présente

124. Vertèbres cervicales, cervicales moyennes (C6-C8), épine neurale, longueur antéropostérieure par rapport à deux fois la hauteur (Yates 2007a)

0 inférieure

1 supérieure

125. Vertèbres cervicales, côtes cervicales, base de la diaphyse, position par rapport à la marge ventrale du centrum (Wilson & Sereno 1998)

0 au même niveau ou au-dessus

1 au-dessous du fait de l'extension ventrale de la parapophyse

126. Vertèbres cervicales, arc neural, lames, développement (Wilson & Sereno 1998)

0 peu développées et basses

1 bien développées et hautes

127. Transition cervico-dorsale, centrum, quille ventrale (Rauhut 2003)

0 absente

1 présente

128. Transition cervico-dorsale, épine neurale, largeur transverse distale de l'épine à mi-longueur (Yates & Kitching 2003) [ordonné]

0 constante

1 plus grande sur les dorsales antérieures

2 plus grande sur les dorsales antérieures et au moins une cervicale postérieure

129. Vertèbres dorsales, dorsales antérieures (D1-D5), centrum, surface latérale, pneumatisation (Gauthier 1986)

0 légères dépressions

1 pleurocoeles

130. Vertèbres dorsales, dorsales 1 et 2, centrum, surfaces articulaires (Wilson & Sereno 1998)

0 amphicoeles

1 opisthocoeles

131. Vertèbres dorsales, parapophyses, passage à l'arc neural (Langer 2004)

0 antérieur ou sur la treizième vertèbre présacrée

1 postérieur à la treizième vertèbre présacrée

132. Vertèbres dorsales, arc neural, processus transverses, orientation (Upchurch 1998)

0 principalement horizontaux

1 dirigés dorsolatéralement

133. Vertèbres dorsales, arc neural, lame prézygodiapophysaire et fosse prézygapophysaire centrodiapophysaire associée (Yates 2003)

0 présente sur toutes les dorsales

1 présente sur les dorsales antérieures

134. Vertèbres dorsales, arc neural, fosse postzygapophysaire centrodiapophysaire, lame accessoire la séparant en deux (Upchurch 1998)

0 absente

1 présente

135. Vertèbres dorsales, arc neural, hauteur de la suture neurocentrale aux facettes zygapophysaires par rapport à la hauteur du centrum (Bonaparte 1986)

0 inférieure

1 égale ou supérieure

136. Vertèbres dorsales, arc neural, surface antérieure, forme (Bonaparte 1999)

0 simple crête centroprézygapophysaire

1 large surface orientée antérieurement et délimitée latéralement par une lame centroprézygapophysaire

137. Vertèbres dorsales, dorsales moyennes (D6-D10), épine neurale, hauteur par rapport à la longueur de sa base (Bonaparte 1986) [ordonné]

0 ≤ 80%

1 > 80% et ≤ 100%

2 > 100% et ≤ 150%

3 > 150% et < 250%

4 ≥ 250%

138. Vertèbres dorsales, dorsales postérieures (D11-D15), épine neurale, forme en coupe transversale (Bonaparte 1986)

0 compressée transversalement

1 triangulaire

139. Vertèbres dorsales, arc neural, lame spinodiapophysaire (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente et séparée de la lame spinopostzygapophysaire

2 présente et rejoignant la lame spinopostzygapophysaire pour créer une lame spinale composite

140. Vertèbres dorsales, arc neural, lames spinopostzygapophysaires (Bonaparte 1986)

0 absentes

1 présentes

141. Vertèbres dorsales, lames spinoprézygapophysaires (Yates & Kitching 2003)

0 absentes

1 présentes sur les dorsales postérieures seulement (D11-D15)

2 présentes au moins à partir des dorsales moyennes (D6-D10)

142. Vertèbres dorsales, arc neural, articulation hyposphène-hypantrum (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

143. Vertèbres cervicales, cervicales antérieures (C3-C5), système de lames centrodiapophysaires (Galton 1990)

0 absent

1 présent

144. Vertèbres dorsales, arc neural, lames délimitant les fosses infradiapophysaires (Wilson 1999)

0 absentes

1 présentes

145. Vertèbres dorsales, dorsales 1 et 2, centrum, parapophyse, position (Yates 2007a)

0 à l'extrémité antérieure du centrum

1 à mi-longueur du centrum

146. Vertèbres dorsales, centrum, lame antérocentroparapophysaire (Wilson 2002)

0 absente

1 présente

147. Vertèbres dorsales, lame prézygoparapophysaire (Yates 2007a)

0 absente

1 présente

148. Vertèbres dorsales, canal neural, forme en vue postérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire

1 en forme de fente

149. Vertèbres dorsales, dorsales antérieures (D1-D5), épine neurale, forme en vue antérieure (Yates 2007a)

0 bords latéraux parallèles

1 s'élargissent transversalement dorsalement

150. Vertèbres dorsales, dorsales moyennes et postérieures (D6-D15), lames spinopostzygapophysaires, forme (Wilson 2002)

0 simples

1 bifurquées à leur extrémité distale

151. Vertèbres dorsales, dorsales moyennes (D6-D10), épine neurale, bord postérieur, forme en vue latérale (Yates 2003)

0 tous à peu près droits

1 au moins un concave avec un coin postérodorsal se projetant vers l'arrière

152. Vertèbres dorsales, dernière vertèbre présacrée, côte (Yates & Kitching 2003)

0 libre

1 fusionnée à la vertèbre

153. Vertèbres sacrées, sacrée primordiale 1 (et dorso-sacrée si présente), constriction marquée entre les processus transverses et les côtes en vue dorsale (Yates & Kitching 2003)

0 absente

1 présente

154. Vertèbres dorso-sacrées, nombre (Gauthier 1986) [ordonné]

0 zéro

1 une

2 deux

155. Vertèbres caudo-sacrées (Galton & Upchurch 2004)

0 absentes

1 présentes

156. Vertèbres sacrées, côtes, participation à la bordure de l'acétabulum (Wilson 2002)

0 absente

1 présente

157. Vertèbres sacrées, sacrées primordiales, processus transverses, extensions respectivement postérieure et antérieure, recouvrant en partie l'espace intercostal (Langer 2004)

0 absente

1 présente

158. Vertèbres sacrées, côtes, extrémités distales fusionnées ensemble (Wilson & Sereno 1998)

0 absence

1 présence

159. Vertèbres sacrées, nombre (Upchurch 1998)

0 deux

1 trois

2 quatre

3 cinq

160. Vertèbres sacrées, sacrée primordiale 1, côtes, face articulaire pour l'ilion (Yates 2007a)

0 simple

1 divisée en facettes dorsale et ventrale

161. Vertèbres caudales, caudale 1, longueur du centrum par rapport à sa hauteur postérieure (Yates 2003)

0 ≥ 120%

1 > 85% et < 120%

2 >70% et ≤ 85%

3 ≤ 70%

162. Vertèbres caudales, caudales antérieures à l'exception de la première (Ca2-Ca5), épine neurale, longueur de leur base par rapport à la longueur de l'arc neural (Gauthier 1986)

0 ≤ 40%

1 > 40% et < 60%

2 ≥ 60%

163. Vertèbres caudales, caudales antérieures (Ca1-Ca5), arc neural, hyposphène (Upchurch 1995)

0 absent

1 présent

164. Vertèbres caudales, caudales antérieures et moyennes (Ca1-Ca20), sillon ventral longitudinal (Upchurch 1995)

0 présent

1 absent

165. Vertèbres caudales, caudales moyennes (Ca6-Ca20), longueur du centrum par rapport à deux fois la hauteur de la face antérieure (Yates 2003)

0 supérieure

1 inférieure

166. Vertèbres caudales, caudales postérieures, chevrons, processus antéroventral (Upchurch 1995)

0 absent

1 présent

167. Vertèbres caudales, côtes, disparition (Upchurch 1998)

0 sur la caudale 20 ou plus postérieurement

1 antérieurement à la caudale 20

168. Vertèbres caudales, caudales antérieures (Ca1-Ca5), base des processus transverses, position (Upchurch 1998)

0 sur l'arc neural

1 s'étend du centrum à l'arc neural

169. Vertèbres caudales, dernière caudale avec un processus transverse développé, position (Wilson 2002)

0 postérieure à la caudale 16

1 antérieure à la caudale 16

170. Vertèbres caudales, caudales antérieures (Ca1-Ca5), épine neurale, bord postérieur, orientation en vue latérale (Novas 1992)

0 incliné postérodorsalement

1 vertical

171. Vertèbres caudales, caudales postérieures (> Ca20), centrum, forme en coupe transversale (Yates 2007a)

0 ovale avec des marges latérales et ventrale arrondies

1 carré avec des marges latérales et ventrale aplaties

172. Scapula, acromion, extension antéropostérieure par rapport à l'extension minimale de la lame de la scapula (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 80%

1 > 80% et < 150%

2 ≥ 150%

173. Scapula, acromion, bord dorsal, angle par rapport à l'axe principal de la scapula (Novas 1992)

0 ≤ 70°

1 > 70°

174. Scapula, extrémité distale, largeur par rapport à celle de l'extrémité proximale (Pol & Powell 2007a)

0 ≤ 50%

1 > 50%

175. Scapula, lame, partie centrale, bords, forme en vue latérale (Yates & Kitching 2003)

0 droits et subparallèles

1 concaves

176. Coracoïde, bord postérieur, surface plane à concave sous la cavité glénoïde (Yates & Kitching 2003)

0 absente

1 présente

177. Coracoïde, surface latérale, tubercule (Pérez-Moreno et al. 1994)

0 présent

1 absent

178. Membre antérieur, longueur par rapport à la longueur du membre postérieur (McIntosh 1990)

0 ≤ 60%

1 > 60 et < 80%

2 ≥ 80%

179. Humérus, extrémité distale, fosse cuboïde (Yates & Kitching 2003)

0 bien définie

1 peu visible

180. Humérus, crête deltopectorale, développement (Wilson & Sereno 1998)

0 proéminente

1 réduite à une crête basse

181. Humérus, crête deltopectorale, visibilité en vue postérieure (Gauffre 1996)

0 visible

1 non visible

182. Humérus, extrémité distale, entépicondyle, forme (Yates 2007a)

0 processus arrondi

1 surface distomédiale plate délimitée par un bord proximal marqué

183. Radius, condyle distal, forme en vue distale (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire ou ovale

1 subrectangulaire avec un bord postérieur aplati pour l'articulation avec l'ulna

184. Ulna, extrémité proximale, processus olécrânien (Wilson & Sereno 1998)

0 visible

1 pas développé

185. Ulna, extrémité proximale, processus antéromédial, longueur par rapport à la longueur du processus antérolatéral (Yates & Kitching 2003)

0 environ équivalente

1 supérieure

186. Ulna, extrémité proximale, fosse radiale (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 peu profonde

2 profonde

187. Carpe, ulnare et radiale, dimensions linéaires maximales par rapport à celles des carpiens distaux (Yates 2003)

0 supérieures à au moins un des trois carpiens distaux

1 inférieures

188. Carpe, carpien le plus médiodistal, largeur transverse par rapport à la largeur transverse du carpien distal 2 (Sereno 1999)

0 ≤ 120%

1 > 120%

189. Carpe, carpien distal 2, position par rapport à l'extrémité proximale du métacarpien II (Yates & Kitching 2003)

0 la recouvre complètement

1 ne la recouvre pas complètement

190. Main, métacarpien I, largeur proximale par rapport à la largeur proximale du métacarpien II (Gauthier 1986)

0 ≤ 160%

1 > 160%

191. Main, métacarpien I, extrémité proximale, position en vue antérieure (Sereno 1999)

0 dans l'alignement des autres métacarpiens

1 encastré dans le carpe

192. Main, métacarpien I, largeur proximale par rapport à sa longueur (Sereno 1999) [ordonné]

0 ≤ 65%

1 > 65% et ≤ 80%

2 > 80% et < 110%

3 ≥ 110%

193. Main, métacarpien I, forte asymétrie des condyles latéral et médial (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

194. Main, métacarpien V, longueur par rapport à sa largeur proximale (Yates 2003)

0 ≤ 75%

1 > 75% et < 170%

2 ≥ 170%

195. Main, doigt I, longueur par rapport à celle du doigt II (Yates 2003)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

196. Main, doigt I, phalange I.1, torsion ventrolatérale de l'axe transverse de l'extrémité distale (Sereno 1999) [ordonné]

0 absente

1 présente mais < 60°

2 60°

197. Main, doigt I, phalange I.1, longueur par rapport à la longueur du métacarpien I (Gauthier 1986)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

198. Main, doigt I, phalange I.1, surface articulaire proximale, forme (Sereno 1999)

0 arrondie

1 avec une échancrure sur le côté médial

199. Main, doigts II et III, phalanges non terminales, proportions (Yates 2003)

0 plus longues que larges

1 aussi longues ou moins longues que larges

200. Main, doigts II et III, griffes, courbure (Sereno et al. 1993)

0 faible

1 importante avec l'extrémité distale se projetant bien en dessous de la surface articulaire proximale

201. Main, doigt II, griffe, longueur par rapport à celle de la griffe du doigt I (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≥ 90%

1 ≥ 65% et < 90%

2 > 50% et < 65%

3 ≤ 50%

202. Main, métacarpien II, longueur par rapport à celle du métacarpien III (Gauthier 1986)

0 plus court ou subégal

1 plus long

203. Main, métacarpien IV, diaphyse, largeur par rapport à celle du métacarpien III (Langer 2004)

0 approximativement identique

1 significativement plus faible

204. Main, doigt V, phalanges (Langer 2004)

0 présence

1 absence

205. Main, métacarpe, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 aplati à légèrement recourbé et étalé

1 colonnade de métacarpiens subparallèles solidement incurvés en forme d'U

206. Main, métacarpien I, diaphyse, largeur minimale transverse par rapport à deux fois la largeur minimale transverse du métacarpien II (Yates 2007a)

0 ≤ 60%

1 > 60%

207. Main, doigt I, phalange I.1, forme (Wilson 2002)

0 allongée et subcylindrique

1 fortement compressée proximodistalement et subtriangulaire

208. Main, doigt II, phalange II.2, longueur par rapport à la phalange II.1 (Gauthier 1986)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

209. Main, doigts II et III, formule phalangienne (Wilson & Sereno 1998)

0 3 et 4, respectivement

1 avec au moins une phalange manquante pour chaque doigt

210. Ilion, bord dorsal, forme en vue latérale (Gauthier 1986)

0 sigmoïde

1 droit ou légèrement convexe

2 fortement convexe

211. Ilion, bord dorsal, décrochement (Gauffre 1996)

0 absente

1 présente

212. Ilion, face latérale, surface concave, position par rapport au bord dorsal de l'acétabulum (Gauffre 1996)

0 juste au-dessus

1 située plus dorsalement

213. Ilion, processus préacétabulaire, forme en vues latérale et médiale (Sereno 1999)

0 subrectangulaire

1 avec un angle antéroventral et un bord dorsal arrondi

214. Ilion, processus préacétabulaire, projection par rapport au pédoncule pubien (Yates 2003)

0 postérieur ou au même niveau

1 antérieur

215. Ilion, pédoncule pubien, longueur par rapport à sa largeur antéropostérieure distale (Sereno 1999)

0 ≤ 130%

1 > 130% et < 220%

2 ≥ 220%

216. Ilion, crête supracétabulaire, extension latérale maximale, localisation (Yates 2003)

0 au-dessus du pédoncule pubien

1 au-dessus de l'acétabulum

217. Ilion, acétabulum, degré d'ouverture (Gauthier 1986)

0 fermé

1 partiellement ouvert

2 ouvert

218. Ilion, acétabulum, longueur par rapport à sa hauteur (Benton et al. 2000)

0 ≤ 160%

1 > 160% et < 200%

2 ≥ 200%

219. Ilion, pédoncule ischiatique, forme (Salgado et al. 1997)

0 proéminent et développé

1 réduit et arrondi

220. Ilion, processus postacétabulaire, longueur par rapport à la distance entre les pédoncules pubien et ischiatique (Yates 2007a)

0 ≥ 200%

1 > 140% et < 200%

2 > 80% et ≤ 140%

3 ≤ 80%

221. Ilion, processus postacétabulaire, bord postérieur, forme (Yates 2003)

0 arrondi à pointu

1 carré

2 avec un bord ventral droit et un bord postérodorsal arrondi

222. Ilion, processus postacétabulaire, extrémité distale, bord ventral, orientation (Yates 2003)

0 oblique

1 horizontal

223. Ilion, fosse brevis (Gauthier 1986)

0 absente

1 présente

224. Pubis, plaque obturatrice, surface latérale, tubercule, développement (Yates 2003)

0 proéminent

1 pas développé

225. Pubis, pubis conjoints, largeur transverse minimale par rapport à la distance entre les pédoncules iliaques (Yates & Kitching 2003)

0 ≤ 75%

1 > 75% et < 125%

2 ≥ 125%

226. Pubis, plaque obturatrice, foramen obturateur, visibilité en vue dorsale (Galton & Upchurch 2004)

0 au moins partiellement dissimulé par le pédoncule iliaque

1 complètement visible

227. Pubis, plaque obturatrice, bord dorsal, forme en vue latérale (Yates 2007a)

0 droit

1 concave

228. Pubis, tablier pubien, bords latéraux en vue dorsale (Yates & Kitching 2003)

0 droits

1 concaves

229. Pubis, extrémité distale, expansion dorsoventrale par rapport à la longueur du pubis (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≤ 30%

1 > 30%

230. Pubis, plaque obturatrice, foramen obturateur, taille (Gauffre 1996)

0 très réduit

1 large (au moins 50% du diamètre de l'acétabulum)

231. Pubis, tablier pubien, orientation par rapport à la plaque obturatrice (Cooper 1984)

0 torsion transversale

1 coplanaires

232. Ischion, encoche séparant l'extrémité postéroventrale de la plaque obturatrice de la diaphyse (Rauhut 2003)

0 présente

1 absente

233. Ischion, ischions conjoints, fenêtre interischiale, extension (Yates 2003)

0 courte

1 longue

234. Ischion, longueur par rapport à la longueur du pubis (Salgado et al. 1997)

0 inférieure ou égale

1 supérieure

235. Ischion, diaphyse, forme de la section transverse (Sereno 1999)

0 ovoïde à subrectangulaire

1 triangulaire

236. Ischion, extrémité distale, expansion dorsoventrale par rapport au reste de la diaphyse (Berman & McIntosh 1978)

0 égale ou légèrement étendue

1 fortement étendue (l'épaisseur de la diaphyse donnant l'impression de doubler à l'extrémité distale en vue latérale)

237. Ischion, extrémité distale, contour en vue distale (Sereno 1989)

0 arrondi

1 subtriangulaire

238. Ischion, portion proximale, surface dorsolatérale, sillon longitudinal (Yates 2003)

0 absent

1 présent

239. Ischion, diaphyse, hauteur par rapport à sa largeur (Wilson & Sereno 1998)

0 bien inférieure

1 égale ou supérieure

240. Ischion, extrémités distales conjointes, largeur transverse par rapport à leur hauteur en vue distale (Yates 2003)

0 ≤ 120%

1 > 120% et < 150%

2 ≥ 150%

241. Membre postérieur, longueur par rapport à la longueur du tronc (vertèbres dorsales) (Gauthier 1986)

0 > 110%

1 ≤ 110%

242. Fémur, tête, projection en vue antérieure (Galton & Upchurch 2004)

0 ventromédiale

1 médiale

2 dorsomédiale

243. Fémur, diaphyse, forme en vues antérieure et postérieure (Galton 1985)

0 sigmoïde

1 droite

244. Fémur, diaphyse, forme de la face antérieure en vue latérale (Gauffre 1996)

0 convexe

1 droite

245. Fémur, diaphyse, torsion (angle entre l'axe long de la tête fémorale et l'axe transverse des condyles distaux) (Carrano 2000)

0 ≥ 40°

1 > 20° et < 40°

2 ≤ 20°

246. Fémur, mi-diaphyse, forme en coupe transversale (Wilson & Sereno 1998)

0 subcirculaire

1 elliptique (avec l'axe long orienté médiolatéralement)

247. Fémur, petit trochanter (McIntosh 1990)

0 présent

1 absent

248. Fémur, petit trochanter, forme (Gauthier 1986)

0 tubercule arrondi

1 crête allongée

249. Fémur, petit trochanter, développement (McIntosh 1990)

0 réduit

1 bien développé

250. Fémur, petit trochanter, extrémité proximale, localisation par rapport au bord ventral de la tête fémorale (Gauffre 1996)

0 au même niveau

1 au-dessous

251. Fémur, petit trochanter, visibilité en vue postérieure (Van Heerden & Galton 1997)

0 pas visible

1 visible

252. Fémur, crête trochantérienne (Rowe 1989)

0 présente

1 absente

253. Fémur, quatrième trochanter, hauteur (Gauthier 1986)

0 haute crête

1 basse crête rugueuse

254. Fémur, quatrième trochanter, bord distal, forme en vue médiale (Yates 2007a)

0 droit

1 convexe

255. Fémur, quatrième trochanter, extrémité distale, position le long de l'axe proximodistal (Galton 1990)

0 dans la moitié proximale

1 au-delà du point médian

256. Fémur, quatrième trochanter, extrémité distale, position le long de l'axe transverse (Galton 1990)

0 dans le quart médiocentral

1 dans le quart médial

257. Fémur, extrémité distale, surface antérieure, sillon extenseur (Molnar et al. 1990)

0 absent

1 présent

258. Fémur, extrémité distale, condyle médial, extension postérieure par rapport à celle des condyles fibulaire et latéral conjoints en vue distale (Wilson 2002)

0 inférieure

1 subégale

2 supérieure

259. Tibia, longueur par rapport à la longueur du fémur (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≥ 120%

1 > 100% et < 120%

2 ≤ 100%

260. Tibia, crête cnémiale, orientation (Wilson & Sereno 1998)

0 antérieure à antérolatérale

1 latérale

261. Tibia, extrémité distale, coin antéromédial, forme en vue distale (Langer 2004)

0 angle droit

1 angle aigu

262. Tibia, extrémité distale, forme en vue distale (Novas 1996) [ordonné]

0 allongée antéropostérieurement

1 subquadrangulaire

2 allongée transversalement

263. Tibia, processus postérodistal, extension couvrant la fosse postérieure de l'astragale en vue postérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 présente

1 absente

264. Tibia, crête cnémiale, point le plus élevé, position le long de la crête (Yates 2007a)

0 proche de son extrémité proximale

1 environ à mi-chemin, le bord proximal de la crête étant ainsi incliné antérodorsalement

265. Tibia, extrémité proximale, condyle latéral, bord postérieur, position par rapport au bord postérieur de la surface articulaire proximale (Yates 2007a)

0 antérieur

1 au même niveau

266. Tibia, extrémité proximale, forme (sans prendre en compte la crête cnémiale) (Wilson & Sereno 1998)

0 ovoïde (plus longue antéropostérieurement que large transversalement)

1 subcirculaire (aussi longue antéropostérieurement que large transversalement)

267. Tibia, surface articulaire distale, bord latéral, largeur antéropostérieure par rapport à la largeur antéropostérieure du bord médial (Yates 2007a)

0 subégale

1 inférieure

268. Fibula, extrémité proximale, face médiale, surface rugueuse triangulaire (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

269. Fibula, trochanter, position (Wilson & Sereno 1998)

0 sur la surface antérieure

1 sur la surface latérale

2 dirigé antérieurement, mais avec un renflement latéral marqué

270. Astragale, corps principal, extrémité médiale, hauteur par rapport à celle de l'extrémité latérale en vue antérieure (Wilson & Sereno 1998)

0 à peu près égale

1 largement inférieure

271. Astragale, coin postéromédial, forme en vue dorsale (Wilson & Sereno 1998)

0 subrectangulaire avec un angle antérieur et un angle postérieur

1 tronqué avec un angle arrondi

272. Astragale, extrémité médiale, surface articulaire fibulaire (Sereno 1999)

0 horizontale

1 verticale

273. Astragale, processus ascendant, forme (Yates 2007a)

0 plus large antéropostérieurement que long transversalement

1 plus long transversalement que large antéropostérieurement

274. Astragale, fosse postérieure au processus ascendant, arête la traversant (Wilson & Sereno 1998)

0 absente

1 présente

275. Astragale, fosse postérieure au processus ascendant, foramens vasculaires (Wilson & Sereno 1998)

0 présents

1 absents

276. Astragale, angle postéromédial, processus dorsal pyramidal (Yates 2007a)

0 absent

1 présent

277. Astragale, processus ascendant, projection (Wilson & Sereno 1998)

0 dorsale

1 postérodorsale

278. Astragale, fosse postérieure au processus ascendant, arête médiale la bordant (Novas 1996)

0 absente

1 présente

279. Calcanéum, surface latérale (Yates & Kitching 2003)

0 convexe

1 concave, porte une fosse

280. Calcanéum, processus médial qui s'articule avec l'astragale (Sereno et al. 1993)

0 présent, même rudimentaire

1 absent

281. Tarse, tarsiens distaux ossifiés (Gauthier 1986)

0 présents

1 absents

282. Tarse, tarsien distal 4, processus postéromédial, extension proximodistale par rapport au reste de l'os en vue dorsale (Sereno et al. 1993)

0 plus étendue

1 nulle

283. Tarse, tarsien distal 4, processus postéromédial, forme en vue proximale (Langer 2004)

0 arrondi

1 pointu

284. Pied, métatarsien I, largeur transverse proximale par rapport à celle du métatarsien II (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 50%

1 > 50% et ≤ 80%

2 > 80% et < 110%

3 ≥ 110%

285. Pied, métatarsien II, bord médial, forme en vue proximale (Sereno 1999)

0 droit

1 concave

286. Pied, métatarsien II, bord latéral, forme en vue proximale (Sereno 1999)

0 droit

1 concave

287. Pied, métatarsien III, longueur par rapport à la longueur du tibia (Gauthier 1986)

0 > 30%

1 ≤ 30%

288. Pied, métatarsien III, diaphyse, largeur transverse minimum par rapport à celui du métatarsien II (Wilson & Sereno 1998)

0 ≥ 130%

1 > 50% et < 130%

2 ≤ 50%

289. Pied, métatarsien IV, extrémité proximale, largeur transverse par rapport à deux fois son épaisseur antéropostérieure (Sereno 1999)

0 ≤ 50%

1 > 50% et ≤ 100%

2 > 100% et < 150%

3 ≥ 150%

290. Pied, métatarsien V, extrémité proximale, largeur transverse par rapport à sa longueur (Sereno 1999) [ordonné]

0 ≤ 35%

1 > 35% et < 65%

2 ≥ 65%

291. Pied, métatarsien IV, surface articulaire distale, largeur transverse par rapport à son épaisseur antéropostérieure (Sereno 1999)

0 ≤ 100%

1 > 100%

292. Pied, phalanges non unguéales, proportions (Wilson & Sereno 1998) [ordonné]

0 toutes plus longues que larges

1 phalanges les plus proximales plus longues que larges alors que les plus distales sont aussi longues que larges

2 toutes aussi longues que larges, voire plus larges que longues

293. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à celle des phalanges non unguéales (Yates 2007a)

0 inférieure à certaines

1 supérieure à toutes

294. Pied, doigt I, griffe, forme (Wilson & Sereno 1998)

0 peu profonde, pointue, avec des bords convexes et une large surface ventrale

1 profonde, effilée, avec des bords aplatis et une fine surface ventrale

295. Pied, griffes, surface proximale articulaire, orientation (Wilson & Sereno 1998)

0 orientée proximalement, visible en vues médiale et latérale

1 orientée proximomédialement et visible en vue médiale uniquement

296. Pied, doigt II, griffe, longueur par rapport à la longueur de la griffe du doigt I (Gauthier 1986) [ordonné]

0 ≥ 150%

1 > 100% et < 150%

2 ≤ 100%

297. Pied, doigt IV, nombre de phalanges (Gauthier 1986)

0 ≥ 4

1 < 4

298. Pied, doigt V, phalanges (Gauthier 1986)

0 présence

1 absence

299. Pied, métatarsien V, longueur par rapport à la longueur du métatarsien III (Upchurch 1993)

0 ≤ 75%

1 > 75%

300. Pied, métatarsien I, mi-diaphyse, largeur transverse par rapport à celle du métatarsien II (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 100%

1 > 100%

301. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à la longueur des autres griffes (Wilson & Sereno 1998)

0 inférieure

1 subégale

2 supérieure

302. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à la longueur des autres phalanges du pied (Benton et al. 2000)

0 inférieure

1 subégale ou supérieure

303. Pied, doigt I, griffe, longueur par rapport à celle du métatarsien I (Yates & Kitching 2003)

0 inférieure

1 supérieure

304. Pied, métatarsien I, surface articulaire proximale, orientation (Wilson 2002)

0 horizontale

1 inclinée

305. Pied, métatarsien I, surface articulaire distale, bord distal, orientation en vue dorsale (Wilson 2002)

0 horizontal

1 oblique, incliné proximomédialement

306. Pied, métatarsien V, longueur par rapport à celle du métatarsien IV (Wilson & Sereno 1998)

0 ≤ 75%

1 > 75%

307. Pied, doigt I, phalange I.1, longueur par rapport à la longueur de la griffe I (Yates & Kitching 2003)

0 ≥ 100%

1 > 50% et < 100%

2 ≤ 50%

308. Pied, doigts II et III, avant-dernières phalanges, développement (Wilson & Sereno 1998)

0 bien développées

1 réduites et en forme de disques voire non ossifiées

II. ANALYSES PHYLOGÉNÉTIQUES

Dans cette partie, nous présentons quatre analyses phylogénétiques qui sont le résultat du travail réalisé dans le chapitre précédent. La matrice taxons / caractères de départ, présentée dans la partie I de ce chapitre, comporte un échantillonnage maximal de 49 unités taxonomiques et 308 caractères. Pour toutes les analyses qui suivent, plusieurs algorithmes heuristiques ont été testés dans trois versions de PAUP : PAUP 3.1.1 (Swofford 1993), PAUP 4.0b10 et PAUP 4.0a150 (Swofford 2002). L'option de recherche qui a permis le plus souvent l'obtention d'arbres de longueur minimale est l'algorithme dit d'addition pas-à-pas (« random stepwise addition ») associé au réarrangement par bissection et reconnexion (« tree bisection reconnection (TBR) »). Le polymorphisme de certains caractères a été traité avec l'option « uncertainty ».

1. CHOIX DES EXTRAGROUPES ET TRAITEMENT DES CARACTÈRES

La première matrice comporte 49 taxons, dont 4 extragroupes (*Marasuchus*, *Lesothosaurus*, *Herrerasaurus* et *Coelophysis*) et 45 sauropodomorphes, et 308 caractères. Au sein des sauropodomorphes, trois spécimens différents de *Melanorosaurus* sont intégrés, c'est-à-dire que la matrice contient au moins 47 genres différents. Sur les 308 caractères, 17 (56, 78, 86, 107, 113, 120, 128, 137, 154, 192, 196, 201, 217, 259, 290, 292, 296) sont traités de manière ordonnée (additive), suivant les matrices originales (Upchurch et al. 2007 ; Yates et al. 2010 ; Pol et al. 2011). L'analyse phylogénétique a abouti à 39 260 arbres également parcimonieux d'une longueur de 1154 pas (IC=0,325 et IR=0,574). À partir de ces arbres, un consensus strict d'une longueur de 1244 pas a été produit (IC=0,301 et IR=0,524, Fig.IV.1).

La deuxième analyse phylogénétique est réalisée avec la même matrice (49 taxons – 308 caractères) que la première, mais les 17 caractères ordonnés suivant les analyses originales (Upchurch et al. 2007 ; Yates et al. 2010 ; Pol et al. 2011) sont ici traités de manière non ordonnée (non additive), afin de tester l'impact de ce choix sur la topologie de l'arbre. On obtient alors 74 620 arbres également parcimonieux, soit nettement plus que dans l'analyse précédente, d'une longueur de 1145 pas (IC=0,328 et IR=0,567), c'est-à-dire 9 pas de moins que les arbres précédents. Le consensus strict produit à partir de ces arbres a une longueur de 1262 pas, soit 18 pas de plus que celui de l'analyse précédente, un IC de 0,297 et un IR de 0,501 (Fig.IV.2).

Ces deux analyses permettent de souligner l'importance du choix des extragroupes, particulièrement quand la monophylie de l'intragroupe n'est pas contrainte. Le choix des extragroupes a déjà été discuté dans le chapitre précédent et, comme dans la première analyse avec un échantillonnage taxonomique réduit (Fig.III.75A), nous observons ici que *Lesothosaurus* se place après la

multifurcation impliquant *Pampadromaeus* et *Saturnalia* (nœud Sauropodomorpha) dans les deux arbres (Figs.IV.1&2), donc la monophylie de l'intragroupe est réfutée.

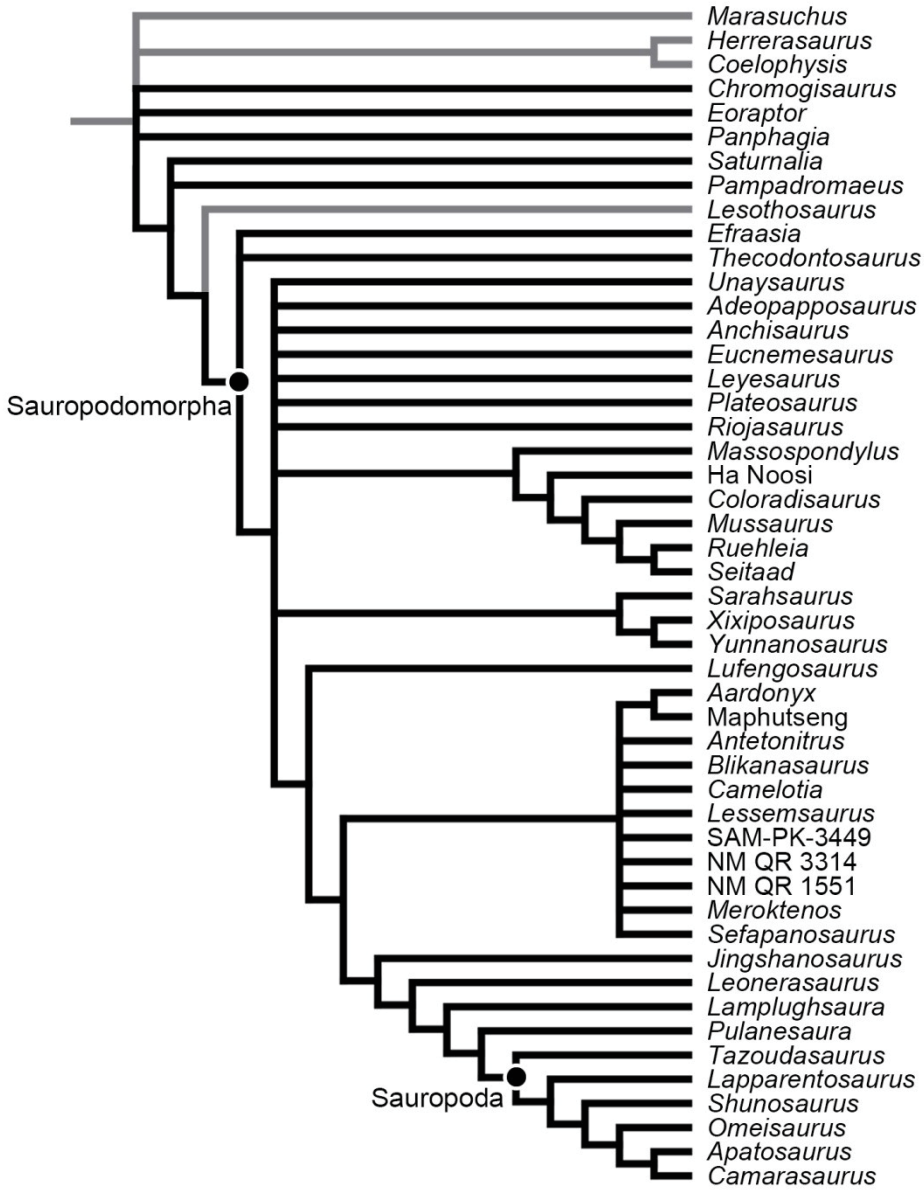


Figure IV.1. Consensus strict (L : 1244 pas) des 39 260 arbres également parcimonieux (L : 1154 pas) obtenus avec la matrice de 49 taxons et 308 caractères, dont 17 sont traités de manière ordonnée.

Dans ces analyses, l'enracinement de l'arbre a été réalisé en utilisant le critère de comparaison extragroupe, critère le plus largement utilisé dans les analyses phylogénétiques. Dans ce cas, l'utilisation d'au moins deux extragroupes permet un test de la monophylie de l'intragroupe, test qui se révèle ici négatif. Ce cas de figure a déjà été abordé dans la littérature, notamment par Barriel et Tassy (1998). La stratégie recommandée par ces auteurs (consensus versus parcimonie) ne sera cependant pas retenue ici. En effet, les caractères utilisés dans la matrice, revus et corrigés, n'ont

cependant pas pu être observés directement pour *Marasuchus* et *Lesothosaurus*. De plus, *Marasuchus* possède près de 50% de données manquantes (Tab.IV.2). Enfin, si *Marasuchus* est clairement un représentant des dinosauriformes, il est également avéré et consensuel que *Lesothosaurus* est un ornithischien. Il a donc été décidé pour les analyses ultérieures de ne conserver que les deux taxons représentants des théropodes, groupe-frère des sauropodomorphes, que sont *Herrerasaurus* et *Coelophysis*.

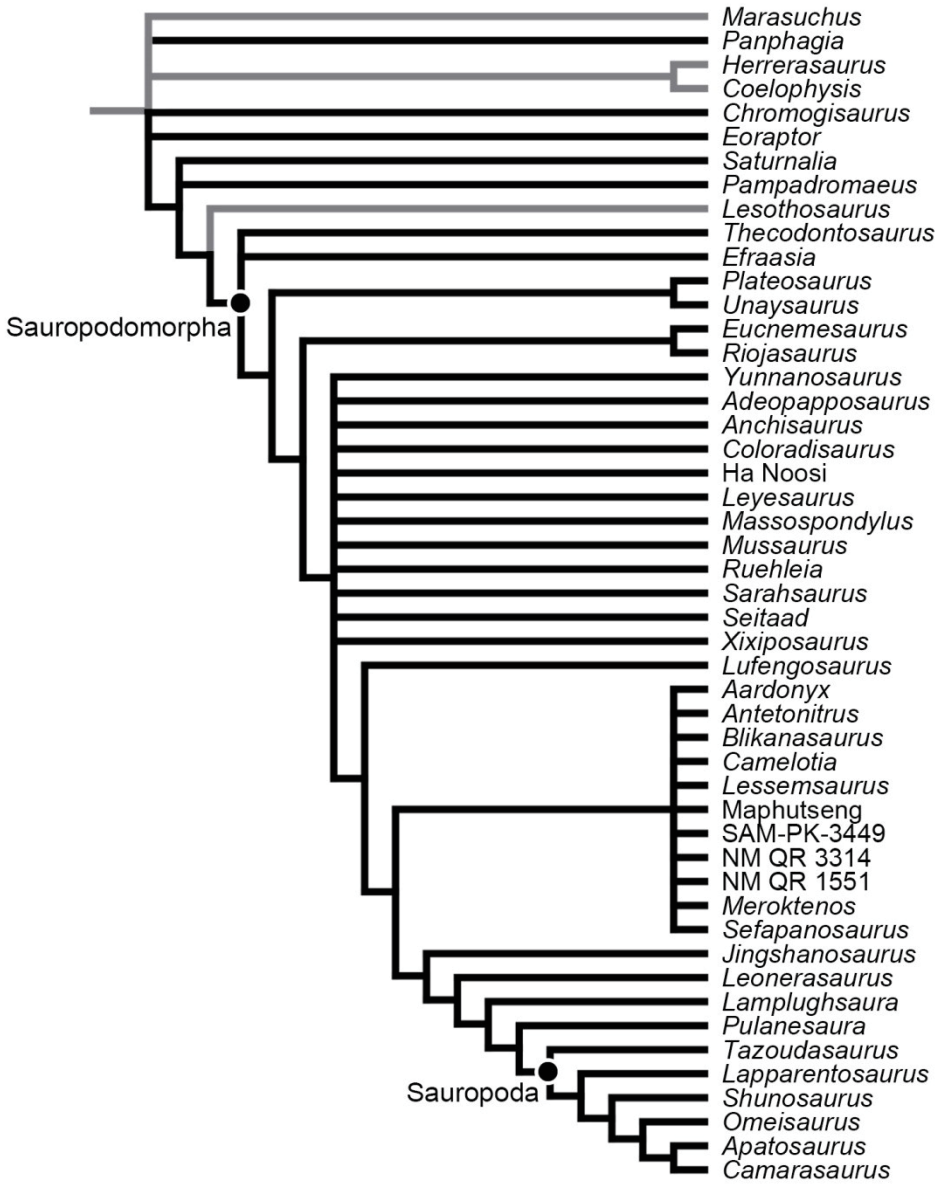


Figure IV.2. Consensus strict (L : 1262 pas) des 74 620 arbres également parcimonieux (L : 1145 pas) obtenus avec la matrice de 49 taxons et 308 caractères. Aucun caractère n'est traité de manière ordonnée.

L'impact du traitement des caractères est, lui aussi, très important. La comparaison des deux consensus issus de la même matrice, avec les caractères traités de manière ordonnée (Fig.IV.1) puis

non ordonnée (Fig.IV.2) permet de constater d'importantes divergences de topologie. Deux clades qui apparaissent lorsque les caractères sont ordonnés (*Massospondylus*, (Ha Noosi, (*Coloradisaurus*, (*Mussaurus*, (*Ruehleia*, *Seitaad*))))) et (*Sarahsaurus*, (*Xixiposaurus*, *Yunnanosaurus*)), ne se retrouvent pas (taxons en polytomie) lorsque le traitement des caractères est modifié en non ordonné. Il en est de même pour le clade (*Aardonyx*, Maphutseng).

À l'inverse, deux clades (*Plateosaurus*, *Unaysaurus*) et (*Eucnemesaurus*, *Riojasaurus*) visibles dans le consensus strict produit à partir de la matrice où les caractères n'ont pas été ordonnés, n'apparaissent plus lorsque le traitement est ordonné, les quatre taxons se retrouvant dans une même polytomie avec d'autres taxons et clades.

Les 17 caractères ordonnés dans la première analyse l'ont été suivant les matrices originales (Upchurch et al. 2007 ; Yates et al. 2010 ; Pol et al. 2011). Ils n'ont pas pu être repris ou vérifiés, et aucun des caractères que nous avons fait passer de binaire à multi états n'a vu son traitement modifié en ordonné. Comme le traitement ordonné des caractères originaux ne peut pas être justifié à ce stade en établissant des séries de transformations (morphocline), les analyses phylogénétiques suivantes seront réalisées sans ordonner les caractères.

La troisième analyse phylogénétique a été réalisée avec une matrice de 47 taxons et 308 caractères. Les deux extragroupes, *Marasuchus* et *Lesothosaurus*, ont été supprimés de l'échantillonnage taxonomique, afin d'essayer de résoudre les problèmes rencontrés plus haut et de rétablir la monophylie de l'intragroupe. Avec les deux extragroupes restants (*Herrerasaurus* et *Coelophysis*), cette analyse n'est composée que de saurischiens. Sur 308 caractères, quatre sont devenus constants et quatre non informatifs pour la parcimonie. Les paramètres d'analyse dans PAUP sont identiques à ceux énoncés au début. L'analyse phylogénétique de cette matrice conduit à 10 001 arbres également parcimonieux de 1070 pas (IC=0,346 et IR=0,461). Le consensus strict produit à partir de ces arbres a une longueur de 1248 pas (IC=0,297 et IR=0,490) (Fig.IV.3). Sur cette topologie, la monophylie de l'intragroupe est retrouvée (*Herrerasaurus* et *Coelophysis* en multifurcation basale). Les premières dichotomies apparaissent pectinées et impliquent successivement *Eoraptor*, *Chromogisaurus*, puis *Panphagia*. Par rapport aux consensus des analyses précédentes comprenant 49 taxons, nous constatons qu'un clade (*Pampadromaeus*, *Saturnalia*) est retrouvé. Le clade (*Plateosaurus*, *Unaysaurus*), déjà observé dans l'analyse à 49 taxons et 308 caractères non ordonnés (Fig.IV.2), est également présent. En dehors de cela, il apparaît, avec une multifurcation impliquant 24 taxons et un clade, que les relations de la majorité des genres de prosauropodes, dont les trois spécimens de *Melanorosaurus*, ne sont pas résolues. Le clade (*Jingshanosaurus* + tous les sauropodomorphes plus dérivés), déjà retrouvé dans les analyses précédentes, est de nouveau retrouvé ici.

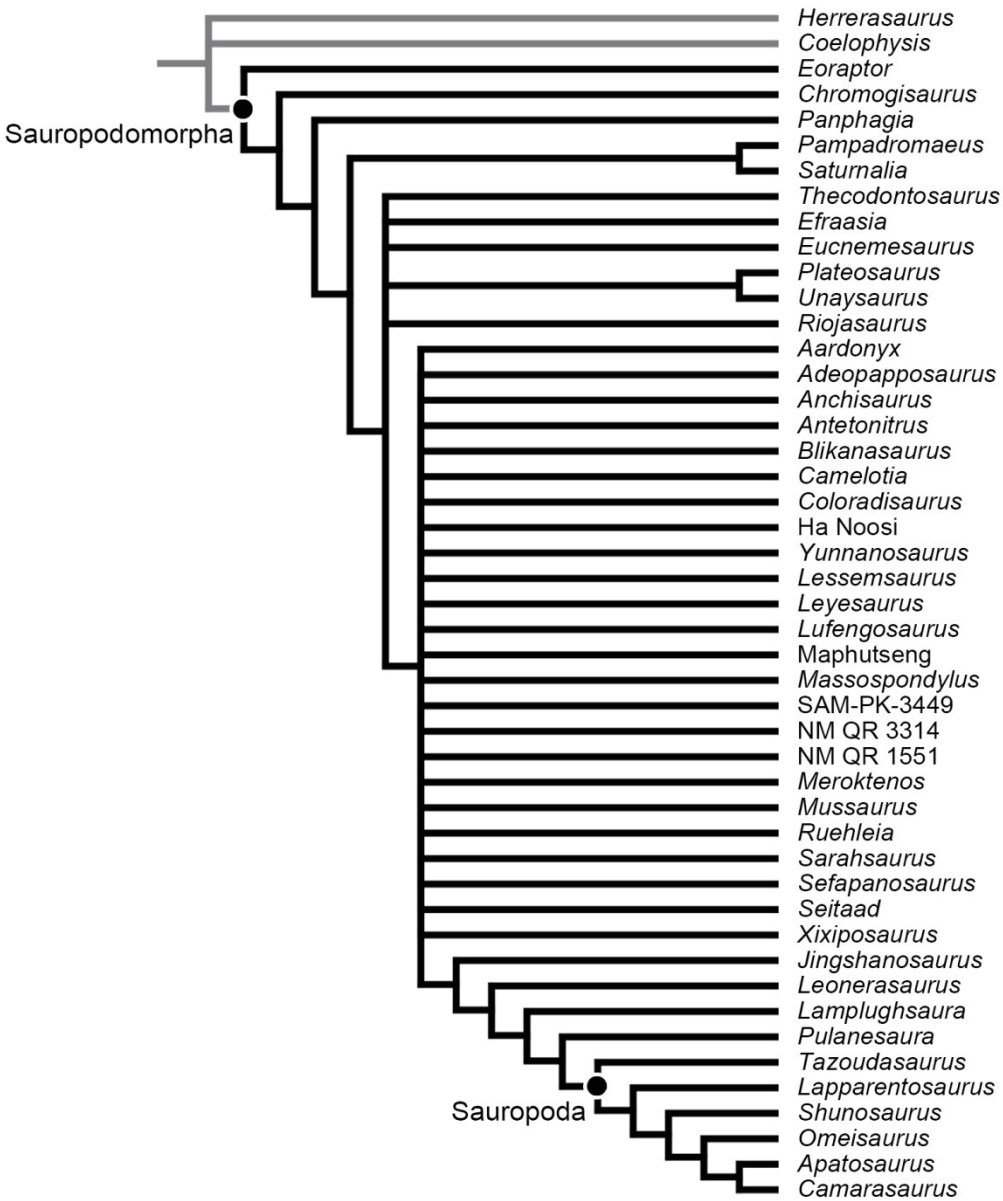


Figure IV.3. Consensus strict (L : 1248 pas) des 10 001 arbres également parcimonieux (L : 1070 pas) obtenus avec la matrice de 47 taxons et 308 caractères. Aucun caractère n'est traité de manière ordonnée.

2. ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE FINALE

La dernière analyse phylogénétique a été réalisée avec une matrice de 39 taxons et 308 caractères. L'échantillonnage taxonomique comprend deux théropodes et 37 sauropodomorphes. Huit spécimens de saurodopomorphes basaux, dont le pourcentage de données manquantes était supérieur à 80%, ont été supprimés afin d'essayer de gagner en résolution : *Blikanasaurus*, *Camelotia*, *Chromogisaurus*, *Eucnemesaurus*, le spécimen SAM-PK-3449 de *Melanorosaurus*,

Meroktenos, *Pulanesaura* et *Seitaad* (Tab.IV.2). Sur 308 caractères, quatre sont devenus constants (111, 142, 144, 157) et cinq non informatifs (35, 122, 163, 188, 273) pour la parcimonie. Les paramètres d'analyse dans PAUP sont identiques à ceux des précédentes analyses. L'analyse phylogénétique a abouti à 6 arbres également parcimonieux de 1041 pas (IC=0,355 et IR=0,569). Le consensus strict produit à partir de ces arbres est nettement plus résolu que ceux issus des analyses précédentes, et a une longueur de 1043 pas (IC=0,355 et IR=0,567) (Fig.IV.4).

Les différents clades visibles dans le consensus sont soutenus par des indices de Bremer variant de 1 à plus de 5. Au sein des Sauropodomorpha, le nœud Sauropoda (G) est le seul à avoir un indice de Bremer ≥5. Les deux dichotomies suivantes ont des indices de Bremer de 3 et 5. Les clades de Sauropodomorpha basaux ont des indices de Bremer qui varient entre 1 et 3. Le clade des Sauropodomorpha (A) a un indice de Bremer de 3.

La topologie du consensus est très différente de celles obtenues avec les matrices qui ont servi de référence (Upchurch et al. 2007 : fig. 4 ; Yates et al. 2010 : fig. 4 ; Pol et al. 2011 : fig. 14) (Figs.III.1-3), ou de celles des consensus présentés dans les publications plus récentes (Otero & Pol 2013 : fig. 19 ; Apaldetti et al. 2014 : fig. 9 ; McPhee et al. 2014 : fig. 24, 2015a : fig. 5, 2015b : fig. 12 ; Otero et al. 2015 : fig. 17). Les prosauropodes apparaissent sous la forme d'un ensemble paraphylétique, au sein duquel six clades isolés, incluant deux à sept taxons chacun, sont retrouvés (Fig.IV.4).

Dans les premières dichotomies de l'arbre, les clades (*Pampadromaeus*, *Saturnalia*) et (*Plateosaurus*, *Unaysaurus*) (Plateosauridae) sont retrouvés avec des indices de Bremer de 2. Un clade (*Sarahsaurus*, (*Leyesaurus*, (*Xixiposaurus*, *Yunnanosaurus*))) (nœud B) qui avait été partiellement retrouvé dans l'analyse 1 (Fig.IV.1), est recouvré dans le clade Massopoda (Yates 2007b), soutenu par un indice de Bremer de 2 (Fig.IV.4). Dans les Sauropodiformes, le clade (Ha Noosi, (*Coloradisaurus*, (*Mussaurus*, *Ruehleia*))) (nœud C), supporté par un indice de Bremer égal à 1 seulement, est retrouvé. Ce clade était également visible dans l'analyse 1, mais il incorporait alors *Massospondylus*, qui est ici impliqué dans la dichotomie précédant le clade des Sauropodiformes, et *Seitaad*, qui a été supprimé de l'échantillonnage taxonomique. La dichotomie suivante comprend un clade (*Adeopapposaurus*, *Anchisaurus*) avec un indice de Bremer de 1, qui n'est apparu dans aucune des analyses précédentes. Le clade D était déjà retrouvé dans les analyses 1 et 2 (Figs.IV.1&2), mais de manière moins résolue. Il comprend les deux spécimens référés à *Melanorosaurus* et d'autres formes de sauropodomorphes basaux robustes. Dans l'analyse 1, *Aardonyx* et Maphutseng étaient regroupés, ici ils appartiennent au clade E en trifurcation avec *Sefapanosaurus* (Fig.IV.4). Le clade F (*Jingshanosaurus*, (*Leonerasaurus*, (*Lamplughsaura*, Sauropoda))), qui était déjà retrouvé dans les trois premières analyses (Figs.IV.1-3), a un indice de Bremer de 2.

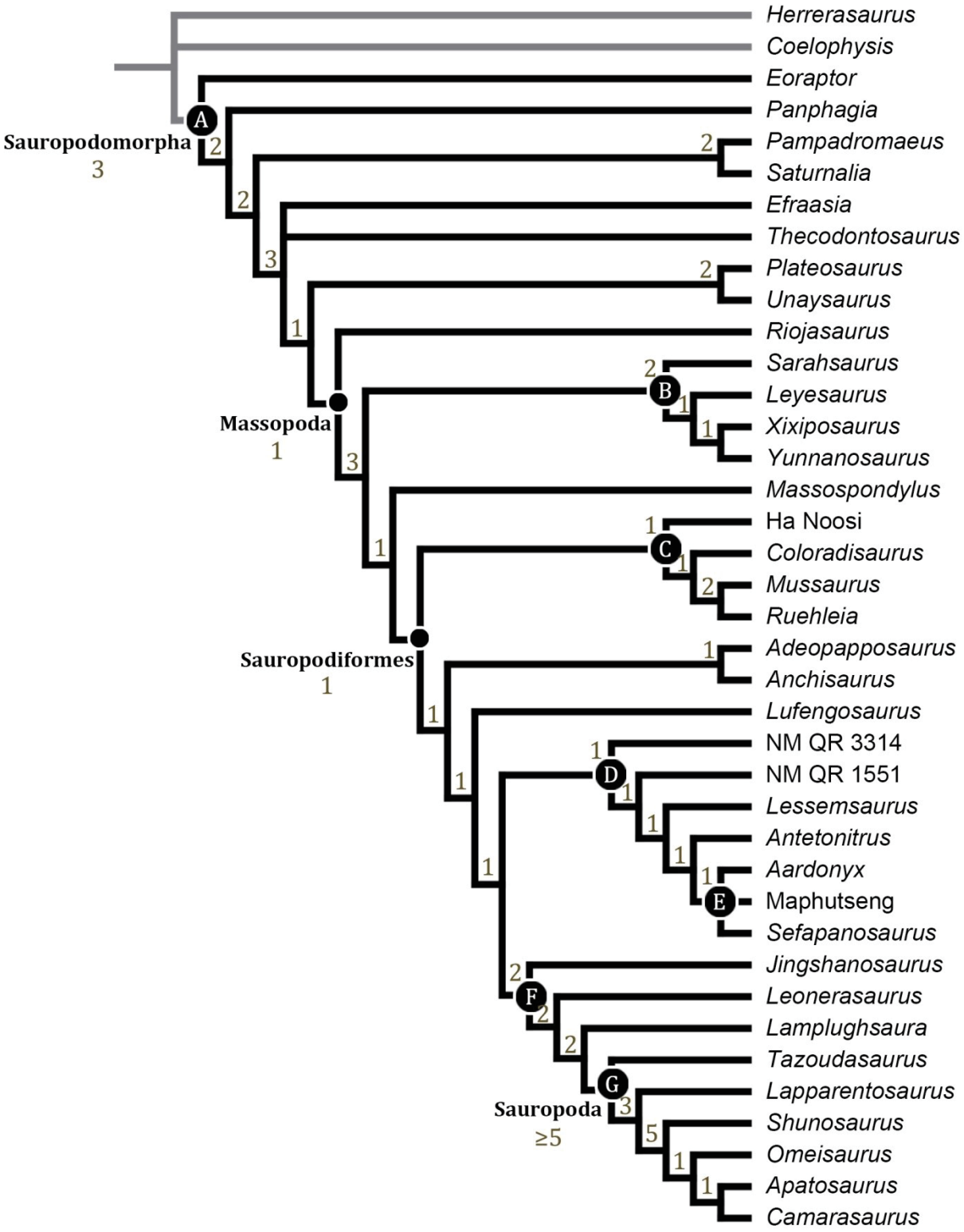


Figure IV.4. Consensus strict (L : 1043 pas) des 6 arbres également parcimonieux (L : 1041 pas) obtenus avec la matrice de 39 taxons et 308 caractères. Aucun caractère n'est traité de manière ordonnée. Les lettres A à G correspondent aux nœuds présentés dans le tableau IV.3. Les indices de Bremer sont indiqués aux nœuds et sous les noms de clades.

Répartition des caractères aux nœuds

Sur le consensus strict de la dernière analyse phylogénétique, nous avons relevé les synapomorphies non ambiguës de sept nœuds (A à G) qu'il nous a paru intéressant de discuter ici (Fig.IV.4, Tab.IV.3). Les transformations des caractères aux nœuds sont également présentées en fonction de plusieurs optimisations choisies dans PAUP (acctran, deltran ou minf), mais nous nous contenterons ici de ne présenter que les synapomorphies non ambiguës présentes à chaque nœud de l'arbre (Tab.IV.3).

Le nœud A regroupe *Eoraptor* et tous les sauropodomorphes plus dérivés. Il est défini par 12 synapomorphies non ambiguës : présence d'un foramen sur la surface latérale du prémaxillaire (4), extrémité distale du processus dorsal du prémaxillaire étendue transversalement (5), présence d'une lame sur la surface latérale du maxillaire (20), constriction basale des dents (98), bord postérieur de l'épine neurale des vertèbres dorsales moyennes concave (151), extension antéropostérieure de l'acromion de la scapula représentant entre 80% et 150% de l'extension minimale de la lame (172), torsion de la phalange I.1 de la main de moins de 60° (196), phalange I.1 de la main inférieure ou égale en longueur au métacarpien I (197), faible courbure des griffes de la main (200), largeur minimale transverse de la diaphyse du métacarpien I supérieure à 60% de celle du métacarpien II (206), acétabulum partiellement ouvert (217), petit trochanter du fémur non visible en vue postérieure (251). Les caractères 98, 200 et 206 sont non homoplastiques (IC=1).

Le nœud B correspond au clade (*Sarahsaurus*, (*Leyesaurus*, (*Xixiposaurus*, *Yunnanosaurus*))). Il est défini par cinq synapomorphies non ambiguës très homoplastiques : entre 15 et 20 dents maxillaires (92), longueur du centrum de la vertèbre cervicale 5 représentant entre 3,1 et 4 fois la hauteur de sa face antérieure (113), bord postérieur de l'épine neurale des vertèbres dorsales moyennes droit (151), largeur proximale du métacarpien I supérieure à 160% de celle du métacarpien II (190), bord dorsal de la plaque obturatrice du pubis droit en vue latérale (227).

Le nœud C correspond au clade (Ha Noosi, (*Coloradisaurus*, (*Mussaurus*, *Ruehleia*))). Il est défini par quatre synapomorphies non ambiguës homoplastiques : supraoccipital fortement incliné (69), présence d'un processus médial pyramidal au niveau de la cavité glénoïde (88), extrémité distale des épipophyses peu visible et basse sur les vertèbres cervicales antérieures (116), coin antéromédial de l'extrémité distale du tibia formant un angle droit en vue distale (261).

Le nœud D correspond au clade (NM QR3314, (NM QR1551, (*Lessemsaurus*, (*Antetonitrus*, (*Aardonyx*, *Maphutseng*, *Sefapanosaurus*))))), qui est défini par six synapomorphies non ambiguës homoplastiques : inflexion à la base du processus dorsal du prémaxillaire (3), bord médial du préfrontal parallèle au plan sagittal (41), préfrontal supérieur ou égal en longueur à 100% de la longueur du frontal (42), denticules étendus sur la majorité de la longueur de la couronne (104), largeur proximale du métacarpien I inférieure ou égale à 160% de celle du métacarpien II (190), largeur transverse à mi-diaphyse du métatarsien I supérieure à 100% de celle du métatarsien II (300).

Le nœud E correspond au clade (*Aardonyx*, (Maphutseng, *Sefanapanosaurus*)). Il est défini par cinq synapomorphies non ambiguës : largeur proximale du métacarpien I représentant entre 80% et 110% de sa longueur (192), diaphyse du fémur sigmoïde en vues antérieure et postérieure (243), torsion de la diaphyse du fémur entre 20° et 40° (245), coupe transversale du fémur subcirculaire à mi-diaphyse (246), extrémité distale du quatrième trochanter positionné dans le quart médiocentral de l'axe transverse du fémur (256). Le caractère 256 est extrêmement homoplastique, car son IC est de 0,08.

Le nœud F correspond à (*Jingshanosaurus*, (*Leonerasaurus*, (*Lamplughsaura*, Sauropoda))). Il est défini par 13 synapomorphies non ambiguës, dont le caractère 14 qui n'est pas du tout homoplastique : bord postérieur de la narine externe postérieur au bord antérieur de la fenêtre antéorbitaire (14), dépression médiane du nasal courte ou absente (24), bord postérieur du lacrymal subvertical (39), absence de la lamelle osseuse faisant la jonction entre les branches antérieure et ventrale du lacrymal (40), processus ventral du postorbitaire relativement droit (54), absence de fenêtre post-pariétale impaire (67), largeur maximale des dents à mi-hauteur des couronnes (105), bords latéraux de l'épine neurale des vertèbres dorsales antérieures parallèles en vue antérieure (149), face articulaire des côtes de la sacrée primordiale 1 simple (160), longueur de la griffe II de la main représentant entre 50% et 65% de la griffe I (201), foramen obturateur du pubis partiellement dissimulé par le pédoncule iliaque en vue dorsale (226), foramen obturateur du pubis très réduit (230), coin postéromédial de l'astragale arrondi en vue dorsale (271).

Le nœud G correspond au clade Sauropoda, c'est celui qui a le plus grand nombre de synapomorphies non ambiguës. On en compte 22, dont neuf ont un IC égal à 1 : présence de facettes d'usure occlusales sur les dents (99), face articulaire antérieure du centrum des vertèbres cervicales antérieures convexe (118), base de la diaphyse des côtes cervicales au-dessous de la marge ventrale du centrum (125), pleurocoeles sur les surfaces latérales du centrum des vertèbres dorsales antérieures (129), surface antérieure de l'arc neural des vertèbres dorsales délimitée latéralement par une lame centroprézygapophysaire (136), hauteur de l'épine neurale des vertèbres dorsales moyennes représentant 150% à 250% de la longueur de sa base (137), lame spinodiapophysaire des vertèbres dorsales rejoignant la lame spinopostzygapophysaire pour créer une lame spinale composite (139), présence d'un système de lames centrodiapophysaires sur les vertèbres cervicales antérieures (143), bord postérieur de l'épine neurale des vertèbres dorsales moyennes droit (151), absence de sillon ventral longitudinal sur les vertèbres caudales antérieures et moyennes (164), base des processus transverses des vertèbres caudales antérieures étendue du centrum à l'arc neural (168), crête deltopectorale de l'humérus non visible en vue postérieure (181), fosse radiale de l'ulna profonde (186), largeur proximale du métacarpien I inférieure ou égale à 160% de celle du métacarpien II (190), longueur du doigt I de la main supérieure à celle du doigt II (195), surface articulaire proximale de la phalange I.1 de la main arrondie (198), tablier pubien et plaque

obturatrice du pubis coplanaires (231), absence du processus postérodistal du tibia couvrant la fosse postérieure de l'astragale (263), présence d'une surface rugueuse triangulaire sur la face médiale de l'extrémité proximale de la fibula (268), projection postérodorsale du processus ascendant de l'astragale (277), griffe I du pied profonde et effilée (294), surface articulaire proximale des griffes du pied orientée proximomédialement (295).

Tableau IV.3. Liste des transformations pour les nœuds A à G du consensus strict (Fig.IV.4) selon les optimisations dans PAUP. Les transformations de caractères sont présentées de la manière suivante : N°k transformation (IC). Les chiffres sous chaque nœud correspondent au nombre minimal (synapomorphies non ambiguës) et maximal (synapomorphies possibles maximales) de synapomorphies pour le nœud concerné.

Nœud	Synapomorphies non ambiguës	Optimisation Acctran	Optimisation Deltran	Optimisation Minf
A **12-47** **Sauropodomorpha**	4 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 5 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 20 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 98 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 151 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 172 $^{2\rightarrow1}$ (0,22) 196 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 197 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 200 $^{1\rightarrow0}$ (1,00) 206 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 217 $^{2\rightarrow1}$ (0,67) 251 $^{1\rightarrow0}$ (0,25)	26 $^{0\rightarrow2}$ (0,33) 67 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 72 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 78 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 80 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 87 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 108 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 110 $^{1\rightarrow0}$ (1,00) 119 $^{0\rightarrow1}$ (0,67) 133 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 141 $^{0\rightarrow2}$ (0,67) 153 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 162 $^{0\rightarrow1}$ (0,40) 176 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 185 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 189 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 213 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 218 $^{2\rightarrow0}$ (0,22) 233 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 248 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 254 $^{1\rightarrow0}$ (0,14) 272 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 284 $^{1\rightarrow0}$ (0,38) 301 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	88 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 119 $^{0\rightarrow1}$ (0,67) 124 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 176 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 188 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 240 $^{2\rightarrow0}$ (0,40)	26 $^{0\rightarrow2}$ (0,33) 67 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 72 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 78 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 80 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 87 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 108 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 110 $^{1\rightarrow0}$ (1,00) 133 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 141 $^{0\rightarrow2}$ (0,67) 162 $^{0\rightarrow1}$ (0,40) 185 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 189 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 213 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 218 $^{2\rightarrow1}$ (0,22) 233 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 248 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 272 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 301 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)
B **5-25**	92 $^{0\rightarrow1}$ (0,29) 113 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 151 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 190 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 227 $^{1\rightarrow0}$ (0,14)	12 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 18 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 19 $^{0\rightarrow1}$ (0,17) 69 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 70 $^{1\rightarrow0}$ (0,13) 73 $^{1\rightarrow2}$ (0,50) 148 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 187 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 201 $^{1\rightarrow2}$ (0,75) 210 $^{0\rightarrow1}$ (0,22)	26 $^{2\rightarrow1}$ (0,33) 250 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 300 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)	250 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 300 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)

		233 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 267 $^{1\rightarrow0}$ (0,13) 280 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 283 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)		
C **4-20**	69 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 88 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 116 $^{1\rightarrow0}$ (0,67) 261 $^{1\rightarrow0}$ (0,14)	56 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 72 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 79 $^{1\rightarrow0}$ (0,50) 91 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 154 $^{1\rightarrow0}$ (0,50) 155 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 156 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 213 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 237 $^{1\rightarrow0}$ (0,14)	82 $^{0\rightarrow1}$ (0,20)	82 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 137 $^{1\rightarrow0}$ (0,40)
D **6-20**	3 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 41 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 42 $^{0\rightarrow2}$ (0,40) 104 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 190 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 300 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)	29 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 171 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 194 $^{1\rightarrow2}$ (0,50) 221 $^{0\rightarrow1}$ (0,22) 228 $^{1\rightarrow0}$ (0,11) 246 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 275 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)	-	-
E **5-18**	192 $^{3\rightarrow2}$ (0,43) 243 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 245 $^{2\rightarrow1}$ (0,40) 246 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 256 $^{1\rightarrow0}$ (0,08)	182 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)	171 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)	171 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)
F **13-49**	14 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 24 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 39 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 40 $^{1\rightarrow0}$ (0,14) 54 $^{1\rightarrow0}$ (0,17) 67 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 105 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 149 $^{1\rightarrow0}$ (0,17) 160 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 201 $^{1\rightarrow2}$ (0,75) 226 $^{1\rightarrow0}$ (0,17) 230 $^{1\rightarrow0}$ (0,20) 271 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)	2 $^{0\rightarrow1}$ (0,67) 6 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 18 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 19 $^{0\rightarrow1}$ (0,17) 21 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 26 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 27 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 47 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 49 $^{0\rightarrow1}$ (0,17) 50 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 51 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 62 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 68 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 78 $^{1\rightarrow2}$ (1,00) 89 $^{1\rightarrow0}$ (0,33) 113 $^{0\rightarrow1}$ (0,25) 176 $^{1\rightarrow0}$ (0,50) 177 $^{0\rightarrow1}$ (0,50) 185 $^{1\rightarrow0}$ (0,50) 237 $^{1\rightarrow0}$ (0,14) 238 $^{1\rightarrow0}$ (0,25) 256 $^{1\rightarrow0}$ (0,08) 307 $^{1\rightarrow2}$ (0,67)	220 $^{2\rightarrow3}$ (0,60) 232 $^{0\rightarrow1}$ (0,13)	220 $^{2\rightarrow3}$ (0,60)
G **22-106**	99 $^{0\rightarrow1}$ (1,00) 118 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	3 $^{0\rightarrow1}$ (0,20) 4 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)	135 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 138 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	135 $^{0\rightarrow1}$ (0,33) 138 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)

	125 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	5 $^{1\rightarrow0}$ (0,33)	166 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	166 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)
	129 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)	19 $^{1\rightarrow0}$ (0,17)	176 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)	176 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)
	136 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	28 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)	177 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)	177 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)
	137 $^{1\rightarrow3}$ (0,40)	43 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	196 $^{2\rightarrow0}$ (0,25)	196 $^{2\rightarrow0}$ (0,25)
	139 $^{0\rightarrow2}$ (1,00)	44 $^{1\rightarrow0}$ (0,33)	209 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	209 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)
	143 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)	58 $^{0\rightarrow2}$ (0,67)	212 $^{1\rightarrow0}$ (0,25)	212 $^{1\rightarrow0}$ (0,25)
	151 $^{1\rightarrow0}$ (0,20)	65 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	216 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)	216 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)
	164 $^{0\rightarrow1}$ (0,10)	66 $^{1\rightarrow0}$ (0,20)	219 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	219 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)
	168 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)	77 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	237 $^{1\rightarrow0}$ (0,14)	237 $^{1\rightarrow0}$ (0,14)
	181 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)	85 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)	274 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)	274 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)
	186 $^{1\rightarrow2}$ (0,67)	87 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)	290 $^{1\rightarrow2}$ (0,50)	290 $^{1\rightarrow2}$ (0,50)
	190 $^{1\rightarrow0}$ (0,33)	96 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)		
	195 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	112 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)		
	198 $^{1\rightarrow0}$ (0,50)	119 $^{1\rightarrow0}$ (0,67)		
	231 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	120 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)		
	263 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)	131 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)		
	268 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)	183 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)		
	277 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)	184 $^{0\rightarrow1}$ (0,33)		
	294 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	196 $^{1\rightarrow0}$ (0,25)		
	295 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)	244 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)		
		249 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)		
		251 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)		
		256 $^{0\rightarrow1}$ (0,08)		
		270 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)		
		287 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)		
		297 $^{0\rightarrow1}$ (0,50)		
		300 $^{0\rightarrow1}$ (0,25)		
		308 $^{0\rightarrow1}$ (1,00)		

Plateosauridae, Massospondylidae et autres clades de sauropodomorphes basaux retrouvés dans les analyses précédentes

La comparaison avec les dernières analyses phylogénétiques publiées à partir d'une version modifiée de la matrice de Yates et al. 2010 (Apaldetti et al. 2014 ; McPhee et al. 2014, 2015a, 2015b ; Otero et al. 2015), permet de constater qu'un seul clade, celui des Plateosauridae, est commun à tous les consensus. La dernière analyse de McPhee et al. (2015b) y incorpore cependant *Ruehleia* et *Plateosauravus*, qui ne sont pas intégrés dans les Plateosauridae dans notre analyse ni dans aucune analyse antérieure.

L'autre grand clade, celui des Massospondylidae, retrouvé dans toutes les analyses précédentes basées sur une version modifiée de la matrice de Yates et al. (2010), est complètement éclaté dans le consensus strict présenté ici. Il était généralement recouvré avec six taxons, dont cinq sont présents dans notre analyse étant donné que *Glacialisaurus* n'est pas compris dans notre échantillonnage taxonomique. Ces cinq taxons (*Adeopapposaurus*, *Coloradisaurus*, *Leyesaurus*, *Lufengosaurus* et *Massospondylus*) sont impliqués dans des dichotomies différentes dans notre arbre (Fig.IV.4). Une

comparaison de notre matrice avec l'analyse publiée par Otero et al. (2015), qui est une des plus récentes et pour laquelle la liste des syanpomorphies aux nœuds était disponible, permet de constater que le clade des Massospondylidae est soutenu par sept synapomorphies non ambiguës :

- Bord postérieur de la narine externe postérieur à la première alvéole maxillaire. C'est l'équivalent de notre caractère 14, pour lequel tous les taxons sont codés de la même manière dans les deux matrices.
- Branche antérieure du lacrymal plus courte que sa branche ventrale. Ce caractère est l'équivalent de notre caractère 37, qui est codé de la même manière dans les deux matrices, pour les cinq taxons concernés.
- Hauteur de l'aile du pariétal supérieure à 1,5 fois la hauteur du foramen magnum. Ce caractère n'était pas incorporé à notre matrice de départ.
- Hauteur du dentaire supérieure à 20% de sa longueur. Ce caractère est l'équivalent du caractère 125 supprimé dans le chapitre III, car les ratios calculés pour 28 taxons étaient trop continus. *Adeopapposaurus* et *Leyesaurus* avaient tout de même des valeurs inférieures ou égales à 20%, donc n'auraient pas été codé 1.
- Absence ou présence d'une compression latérale des vertèbres cervicales antérieures. Cette synapomorphie est présentée avec une transformation de l'état 1 vers l'état 2, alors que le caractère est binaire. C'est l'équivalent de notre caractère 112, pour lequel les cinq taxons possèdent l'état 0 (absence de compression).
- Absence ou présence d'une arête divisant le pleurocoele des vertèbres cervicales. Ce caractère est aussi donné par Otero et al. (2015) comme possédant l'état 2 chez les Massospondylidae, alors qu'il est binaire. C'est l'équivalent de notre caractère 191, supprimé dans le chapitre III, car il était non informatif.
- Extrémité distale du quatrième trochanter au-delà du point médian de l'axe proximodistal du fémur. C'est l'équivalent de notre caractère 255, qui n'est pas du tout codé de la même manière puisque les quatre taxons codés (*Leyesaurus* ayant un '?') possèdent l'état 0 : « dans la moitié proximale ».

Le fait que le clade des Massospondylidae ne soit pas retrouvé dans notre consensus s'explique donc par l'absence de trois caractères (un non incorporé à la matrice de départ et deux supprimés dans le chapitre précédent), par la présence dans la matrice d'Otero et al. (2015) d'états de caractère dérivés '2' pour deux caractères qui sont apparemment binaires, et par les conflits de codage sur un caractère.

Le clade des « Riojasauridae » apparaît dans Otero et al. (2015) et McPhee et al. (2015b). Ce clade (*Riojasaurus*, *Eucnemesaurus*) ne peut pas être observé ici, car *Eucnemesaurus* a été supprimé de l'échantillonnage taxonomique, mais il était retrouvé dans l'analyse 2 (Fig.IV.2).

Dans les premières dichotomies de l'arbre, un clade (*Saturnalia*, *Chromogisaurus*) est retrouvé dans Ezcurra (2010), Novas et al. (2011), McPhee et al. (2014) et Otero et al. (2015) et un autre clade, (*Panphagia*, *Eoraptor*), apparaît dans McPhee et al. (2015b). Ces regroupements ne sont pas observés dans le consensus issu de notre dernière analyse, où *Saturnalia* apparaît dans un clade avec *Pampadromaeus* (Fig.IV.4).

Enfin, le clade (*Antetonitrus*, *Lessemsaurus*) recouvré dans tous les consensus (Apaldetti et al. 2014 ; McPhee et al. 2015b ; Otero et al. 2015) n'est pas retrouvé à l'issue de notre analyse, mais les deux taxons sont tout de même dans le même clade (D) (Fig.IV.4). Dans l'analyse d'Otero et al. (2015), ce clade est soutenu par quatre synapomorphies non ambiguës :

- Surface antérieure de l'arc neural des vertèbres dorsales délimitée latéralement par une lame centroprézygapophysaire. C'est l'équivalent de notre caractère 136, pour lequel *Antetonitrus* et *Lessemsaurus* possèdent le codage 0 (« simple crête centroprézygapophysaire ») dans notre matrice.
- Hauteur de l'épine neurale des vertèbres dorsales moyennes représentant 100% à 150% de la longueur de sa base. C'est l'équivalent de notre caractère 137, pour lequel *Antetonitrus* et *Lessemsaurus* sont codés de manière équivalente dans notre matrice.
- Angle de plus de 65° entre le bord dorsal de l'acromion et l'axe principal de la scapula. C'est l'équivalent de notre caractère 173 (258 dans le chapitre III), pour lequel des valeurs de 37° et 46° ont été mesurées pour, respectivement, *Antetonitrus* et *Lessemsaurus*. L'état de caractère des deux taxons est donc 0, et est partagé avec un grand nombre de prosauropodes. Ce caractère est toutefois particulier, car les mesures d'angle varient énormément en fonction de la manière dont on les prend, il est donc possible que le conflit de codage soit dû à des prises de mesure différentes.
- Fosse cuboïde peu visible au niveau de l'extrémité distale de l'humérus. Ce caractère est l'équivalent de notre caractère 179, pour lequel les deux taxons possèdent l'état 0 (« bien définie »), comme la majorité des prosauropodes.

L'absence du regroupement (*Antetonitrus*, *Lessemsaurus*) dans notre consensus provient donc de conflits de codage pour trois caractères.

Les relations des prosauropodes du Lesotho

Les trois prosauropodes décrits dans cette thèse : le spécimen d'Ha Noosi, le prosauropode de Maphutseng et *Meroktenos thabanensis* sont les seuls prosauropodes connus au Lesotho, avec *Massospondylus carinatus*. Aucun de ces taxons n'apparaît en groupe-frère d'un autre (Fig.IV.4), cependant le prosauropode de Maphutseng et *Meroktenos* semblent être plus proches entre eux

qu'ils ne le sont du spécimen d'Ha Noosi. Dans le consensus strict de notre analyse, le spécimen d'Ha Noosi est celui qui est le plus éloigné des formes dérivées de sauropodomorphes. On le trouve parmi les formes de prosauropodes considérées comme bipèdes. Il se place dans le clade C, qui est soutenu par quatre synapomorphies non ambiguës, au niveau de la première dichotomie des Sauropodiformes et en groupe-frère de (*Coloradisaurus*, (*Mussaurus*, *Ruehleia*)). Le prosauropode de Maphutseng est proche des formes dérivées de sauropodomorphes. Il est retrouvé dans le clade D, qui est composé en grande partie de formes robustes, bipèdes facultatives, comme *Antetonitrus* ou *Lessemsaurus*. Au sein de ce clade, le prosauropode de Maphutseng est plus proche d'*Aardonyx* et *Sefapanosaurus*, avec qui il forme le clade E, où les relations ne sont pas résolues. *Meroktenos* n'apparaît pas dans l'analyse finale (Fig.IV.4) du fait du taux d'incomplétude élevé du matériel (Tab.IV.2). Cependant, dans les analyses 1 et 2 où il était encore intégré, il était retrouvé dans le clade qui est ici le clade D (Figs.IV.1&2), avec les formes robustes de sauropodomorphes basaux. Même si leurs relations exactes ne sont pas connues, *Meroktenos* est le genre provenant du Lesotho qui apparaît le plus proche du prosauropode de Maphutseng. Les quatre prosauropodes du Lesotho représentent donc deux morphologies et deux voies évolutives bien différentes. D'un côté, deux formes triasiques robustes, qui présentent certaines caractéristiques anatomiques qui les rapprochent de la morphologie de certains sauropodomorphes dérivés : fémur de petite taille « type sauropode » pour *Meroktenos*, et grande taille avec la rétention d'une morphologie de « type prosauropode » sur certains os, comme le fémur, pour le prosauropode de Maphutseng. Ces deux genres semblent encore pratiquer la bipédie obligatoire, comme *Aardonyx* ou *Sefapanosaurus*, à la bipédie facultative sans doute pratiquée par *Antetonitrus* ou *Melanorosaurus*. D'un autre côté, le spécimen d'Ha Noosi et *Massospondylus* représentent des formes jurassiques plus légères, avec une anatomie moins modifiée, n'ayant pas acquis d'états de caractères permettant, notamment, une transition vers la quadrupédie.

3. PERSPECTIVES

L'analyse phylogénétique présentée en fin de ce chapitre n'est pas définitive. En effet, l'obtention d'un consensus dont la topologie diverge énormément des plus récents résultats publiés pose plus de questions qu'elle n'en résout.

La question de l'origine du clade Sauropodomorpha en est une. Depuis la description d'*Eoraptor* (Sereno et al. 1993), de nouvelles espèces triasiques, telles que *Chromogisaurus* (Ezcurra 2010), *Nambalia* (Novas et al. 2011), *Pampadromaeus* (Cabreira et al. 2011), *Panphagia* (Martínez & Alcober 2009) ou *Saturnalia* (Langer et al. 1999), ont été découvertes et intégrées aux analyses phylogénétiques. Parfois présentées comme extérieures aux sauropodomorphes (Sereno et al. 1993 ;

Langer et al. 2010 ; Cabreira et al. 2011), certaines ont également été placées à la base du clade Sauropodomorpha (Langer et al. 1999 ; Martínez & Alcober 2009 ; Ezcurra 2010 ; Novas et al. 2011 ; Sereno et al. 2013). Dans les analyses les plus récentes (Apaldetti et al. 2014 ; McPhee et al. 2014, 2015b ; Otero et al. 2015), *Chromogisaurus*, *Panphagia* et *Saturnalia* sont inclus dans les sauropodomorphes, alors qu'*Eoraptor* est parfois hors du clade (Apaldetti et al. 2013, 2014 ; McPhee et al. 2014 ; Otero et al. 2015) ou parfois intégré à celui-ci (Sereno et al. 2013 ; McPhee et al. 2015b). Cet ajout de formes basales de saurischiens aux matrices a eu des conséquences sur la base de l'arbre. Une étude approfondie des relations de parenté des premiers saurischiens, sauropodomorphes et théropodes, devrait être menée, mais cela est bien au-delà de l'objectif des recherches menées ici.

Le travail de cladistique comparée, de relecture et de vérification de l'ensemble des caractères afin de juger s'ils étaient adaptés ou non à la problématique traitée, était nécessaire. La quantification des caractères continus et la redéfinition de certaines limites également. Cependant, de nombreux aspects qui ont un impact important sur la topologie des arbres n'ont pas pu être traités de façon satisfaisante.

Notamment, certains caractères à états multiples (par exemple les caractères 17, 131 ou 334 du chapitre III) devraient être subdivisés en caractères binaires afin de faciliter la détection de synapomorphies non ambiguës (Sereno 2007).

Le traitement ordonné ou non des états de caractères devra également être retravaillé, étant donné que nous avons préféré ne pas appliquer de traitement particulier que nous n'aurions pas pu justifier ici. Nous avons montré que le traitement des caractères a un impact très important sur la topologie du consensus obtenu. Il faudra donc reprendre chaque caractère afin de pouvoir justifier de l'utilisation du traitement ordonné sur des caractères pour lesquels l'identification d'une série de transformations est possible.

Enfin, l'ajout de nouveaux caractères à la matrice est prévu. En effet, j'ai pu observer, lors de mes visites de collection et de mes descriptions, une quinzaine de caractères anatomiques qui semblent pouvoir apporter de l'information, et qui nécessiteront d'être formalisés et inclus à la matrice.

En ce qui concerne l'échantillonnage taxonomique, davantage de visites de collection pourraient être profitables, afin de réduire le pourcentage de données manquantes des taxons que je n'ai pas pu étudiés directement. Nous avons ici décidé d'ôter de l'échantillonnage les taxons pour lesquels ce pourcentage était supérieur à 80%, mais peut-être que l'utilisation de stratégies de recherches permettant de pointer les taxons qui génèrent du bruit ou des conflits pourrait être une bonne alternative, afin de pouvoir inclure plus de genres dans les analyses ultérieures.

BIBLIOGRAPHIE

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

APALDETTI C., **MARTINEZ R.N.**, **ALCOBER O.A.** et **POL D. 2011**. « A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina ». *PLoS ONE*, volume 6 : p. e26964.

APALDETTI C., **MARTINEZ R.N.**, **POL D.** et **SOUTER T. 2014**. « Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Union Basin, northwestern Argentina ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 34 : p. 1113–1132.

APALDETTI C., **POL D.** et **YATES A.M. 2013**. « The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications ». *Palaeontology*, volume 56 : p. 277–301.

BAI Z., **YANG J.** et **WANG G. 1990**. « *Yimenosaurus*, a new genus of Prosauropoda from Yimen County, Yunnan province ». *Yuxiwenebo (Yuxi Culture and Scholarship)*, volume 1 : p. 14–23.

BARON M.G., **NORMAN D.B.** et **BARRETT P.M. 2016**. « Postcranial anatomy of *Lesothosaurus diagnosticus* (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Jurassic of southern Africa: implications for basal ornithischian taxonomy and systematics ». *Zoological Journal of the Linnean Society*.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.** et **XIAO-LIN W. 2005**. « Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 25 : p. 806–822.

BARRETT P.M., **UPCHURCH P.**, **ZHOU X.-D.** et **WANG X.-L. 2007**. « The skull of *Yunnanosaurus huangi* Young, 1942 (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 150 : p. 319–341.

BARRIEL V. et **TASSY P. 1998**. « Rooting with multiple outgroups: consensus versus parsimony ». *Cladistics*, volume 14 : p. 193–200.

BENTON M.J., **JUUL L.**, **STORRS G.W.** et **GALTON P.M. 2000**. « Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the upper Triassic of southwest England ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 20 : p. 77–108.

BERMAN D.S. et **MCINTOSH J.S. 1978**. « Skull and relationships of the Upper Jurassic sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia) ». *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, volume 8 : p. 1–35.

BONAPARTE J.F. 1975. « Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarense inferior, Triásico medio de Argentina ». *Acta Geologica Lilloana*, volume 13 : p. 1–90.

BONAPARTE J.F. 1986. « The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy » dans Padian (ed.), *The beginning of the age of dinosaurs.* Cambridge University Press, Cambridge, England : p. 247–258.

BONAPARTE J.F. 1999. « Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha ». *Ameghiniana*, volume 36 : p. 115–187.

CABREIRA S.F., **SCHULTZ C.L.**, **BITTENCOURT J.S.**, **SOARES M.B.**, **FORTIER D.C.**, **SILVA L.R.** et **LANGER M.C. 2011**. « New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil ». *Naturwissenschaften*, volume 98 : p. 1035–1040.

CARRANO M.T. 2000. « Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion ». *Paleobiology*, volume 26 : p. 489–512.

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

COLBERT E.H. 1989. « The triassic dinosaur *Coelophysis* ». *Museum of Northern Arizona Bulletin*, volume 57 : p. 1–160.

COOPER M.R. 1984. « A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda ». *Palaeontologia Africana*, volume 25 : p. 203–231.

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

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

GALTON P.M. 1971. « The prosauropod dinosaur *Ammosaurus*, the crocodile *Protosuchus*, and their bearing on the age of the Navajo Sandstone of northeastern Arizona ». *Journal of Paleontology*, volume 45 : p. 781–795.

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

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

GALTON P.M. 1985. « Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Sellosaurus gracilis* from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg, West Germany ». *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B*, volume 118 : p. 1–39.

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

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

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

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

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

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

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

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

GAUTHIER J. 1986. « Saurischian monophyly and the origin of birds ». *Memoirs of the California Academy of Sciences*, volume 8 : p. 1–55.

HE X., **KUI LI** et **CAI K. 1988**. *The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. Sauropod dinosaurs (2):* Omeisaurus tianfuensis. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China : 143 p.

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

HOLTZ T.R. 1994. « The phylogenetic position of Tyrannosauridae: implications for theropod systematics ». *Journal of Paleontology*, volume 68 : p. 1100–1117.

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

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

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

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

LANGER M.C. 2004. « Basal Saurischia » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria.* 2e édition, University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 25–46.

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

LANGER M.C., **EZCURRA M.D.**, **BITTENCOURT J.S.** et **NOVAS F.E. 2010**. « The origin and early evolution of dinosaurs ». *Biological Reviews*, volume 85 : p. 55–110.

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

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

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

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

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

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

MARTÍNEZ R.N., **HARO J.A.** et **APALDETTI C. 2013b**. « Braincase of *Panphagia protos* (Dinosauria, Sauropodomorpha) ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 32 : p. 70–82.

MCINTOSH J.S. 1990. « Sauropoda » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria.* 2nd edition., University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 345–401.

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

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

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

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

MOLNAR R.E., **KURZANOV S.M.** et **DONG Z. 1990**. « Carnosauria » dans Weishampel, Dodson et Osmólska (eds.), *The Dinosauria.* 2nd edition., University of California Press, Berkeley, California, USA : p. 169–209.

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

NAIR J. et **YATES A.M. 2014**. « Osteology of the type material of *Melanorosaurus readi*, a "near sauropod" (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic Lower Elliot Formation of South Africa, and the status of referred specimens » dans *Society of Vertebrate Paleontology.* Meeting Program & Abstracts : p. 193.

NOVAS F.E. 1992. « Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae ». *Palaeontology*, volume 35 : p. 51–62.

NOVAS F.E. 1993. « New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 13 : p. 400–423.

NOVAS F.E. 1996. « Dinosaur monophyly ». *Journal of vertebrate Paleontology*, volume 16 : p. 723–741.

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

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

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

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

PAUL G.S. 1984. « The segnosaurian dinosaurs: relics of the prosauropod–ornithischian transition? ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 4 : p. 507–515.

PÉREZ-MORENO B.P., **SANZ J.L.**, **BUSCALIONI A.D.**, **MORATALLA J.J.**, **ORTEGA F.** et **RASSKIN-GUTMAN D. 1994**. « A unique multitoothed ornithomimosaur dinosaur from the Lower Cretaceous of Spain ». *Nature*, volume 370 : p. 363–367.

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

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

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

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

RAUHUT O.W.M. 2003. « The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs ». *Special Papers in Palaeontology*, volume 69 : p. 1–213.

ROWE T. 1989. « A new species of the theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 9 : p. 125–136.

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

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

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

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

SERENO P.C. 1991. « *Lesothosaurus*,"fabrosaurids," and the early evolution of Ornithischia ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 11 : p. 168–197.

SERENO P.C. 1993. « The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis* ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 13 : p. 425–450.

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

SERENO P.C. 2007. « Logical basis for morphological characters in phylogenetics ». *Cladistics*, volume 23 : p. 565–587.

SERENO P.C. et **ARCUCCI A.B. 1994**. « Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. » *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 14 : p. 53–73.

SERENO P.C., **DUTHEIL D.B.**, **IAROCHENE M.**, **LARSSON H.C.E.**, **LYON G.H.**, **MAGWENE P.M.**, **SIDOR C.A.**, **VARRICCHIO D.J.** et **WILSON J.A. 1996**. « Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation ». *Science*, volume 272 : p. 986–991.

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

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

SERENO P.C. et **NOVAS F.E. 1993**. « The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis* ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 13 : p. 451–476.

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

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

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

SWOFFORD D.L. 1993. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

SWOFFORD D.L. 2002. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), version 4*. Sinauer Assocciates, Sunderland, Massachusetts.

THULBORN R.A. 1972. « The post-cranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis* ». *Palaeontology*, volume 15 : p. 29–60.

UPCHURCH P. 1993. *The anatomy, phylogeny and systematics of the sauropod dinosaurs*. PhD dissertation, University of Cambridge, Cambridge, England : 489 p.

UPCHURCH P. 1995. « The evolutionary history of sauropod dinosaurs ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, volume 349, n° 1330 : p. 365–390.

UPCHURCH P. 1998. « The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 124 : p. 43–103.

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

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

VAN HEERDEN J. 1979. « The morphology and taxonomy of Euskelosaurus (Reptilia: Saurischia; Late Triassic) from South Africa ». *Navorsinge van die Nasionale Museum*, volume 4 : p. 21–84.

VAN HEERDEN J. et **GALTON P.M. 1997**. « The affinities of *Melanorosaurus*, a Late Triassic prosauropod dinosaur from South Africa ». *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, volume 1 : p. 39–55.

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

WILSON J.A. 2002. « Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis ». *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 136 : p. 215–275.

WILSON J.A. et **SERENO P.C. 1998**. « Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs ». *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 18 : p. 1–79.

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

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

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

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

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

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

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

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

YATES A.M. et **KITCHING J.W. 2003**. « The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, volume 270 : p. 1753–1758.

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

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

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

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

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

CONCLUSION

Les objectifs de cette thèse étaient multiples : proposer pour la première fois un historique des missions françaises menées au Lesotho, décrire un nouveau genre de sauropodomorphe basal, ainsi que deux autres genres déjà partiellement étudiés, mener un travail de cladistique comparée à partir de trois analyses concurrentes axées sur les relations de parenté des sauropodomorphes basaux, et proposer une nouvelle analyse phylogénétique intégrant les trois genres de prosauropodes du Lesotho.

Dans le premier chapitre, nous avons présenté le contexte historique qui a permis aux premiers Français de s'installer au Lesotho. Ces liens ont entraîné la venue de nombreux missionnaires sur le territoire lesothan et sont à l'origine des premières découvertes paléontologiques. Les prospections et les fouilles au Lesotho ont pris une nouvelle dimension dans les années 1950. Douze missions de terrain, menées par des équipes françaises entre 1955 et 2009, ont abouti à la découverte de plusieurs centaines de spécimens. La majorité sont stockés au MNHN et proviennent de niveaux stratigraphiques s'étalant du Permien supérieur au Jurassique inférieur.

Le deuxième chapitre visait à décrire trois genres de prosauropodes du Lesotho. Le premier, le spécimen d'Ha Noosi, est daté du Jurassique inférieur. Il s'agit d'un individu subcomplet très bien préservé, découvert en 2008. Sa description a permis d'établir qu'il s'agissait d'une nouvelle espèce de sauropodomorphe basal, pour laquelle une diagnose a été proposée. Le prosauropode de Maphutseng a été découvert dans un « bone bed » daté du Trias supérieur. Il est connu par un grand nombre d'éléments, dont certains étaient entreposés dans les collections du MNHN depuis les années 1950. Pratiquement tous les os du squelette mis à part le crâne sont connus, même s'ils proviennent d'individus différents. L'anatomie de ce prosauropode avait déjà été étudiée dans les années 1990 par Gauffre (1996). Nous avons donc proposé ici une redescription, accompagnée d'une nouvelle diagnose, réalisées à la lumière des connaissances actuelles. Cela a permis de confirmer qu'il s'agissait bien d'un nouveau genre, qui ne dispose pas encore de nom puisqu'il n'a jamais été formellement publié. *Meroktenos thabanensis* est également basé sur du matériel historique, qui avait été décrit dès les années 1960 (Costedoat 1962). Repris par Gauffre dans les années 1990, il avait été assigné, à tort, au genre *Melanorosaurus* (Gauffre 1993). De nouveaux éléments appartenant à l'holotype et à du matériel référé ont pu être identifiés dans les collections du MNHN. Ce matériel, qui reste cependant très incomplet, est issu de niveaux stratigraphiques datés du Trias supérieur et a fait l'objet d'une publication qui est intégrée à ce manuscrit (Peyre de Fabrègues & Allain 2016). La redescription de l'ensemble des fossiles attribuables à *Meroktenos* a permis de proposer une nouvelle combinaison, entraînant l'érection d'un nouveau genre et la proposition d'une nouvelle diagnose.

Le troisième chapitre de cette thèse visait avant tout à appliquer la méthode de cladistique comparée telle qu'elle a été formalisée par Sereno (2009). Ce travail a fait l'objet d'une publication,

présentée dans la première partie du chapitre (Peyre de Fabrègues et al. 2015). La méthode de cladistique comparée a été appliquée à trois matrices publiées pour discuter des relations phylogénétiques des sauropodomorphes basaux (Upchurch et al. 2007 ; Yates et al. 2010 ; Pol et al. 2011). Chaque matrice comprenait entre 34 et 50 taxons, et 277 à 353 caractères. Le calcul d'indices de similarité a permis de mettre en évidence de grandes divergences au niveau du choix des caractères et de leur codage. La deuxième partie du chapitre était axée sur la discussion des 449 caractères morphologiques extraits des trois matrices comparées. Un retour sur tous ces caractères, particulièrement les caractères continus, a été proposé. 72 caractères continus ont été observés et calculés sur un maximum de spécimens, pour un total de 1306 mesures. Cela a permis d'observer la distribution des valeurs et de justifier, ou non, les limites fixées entre les différents états de caractères. En tout, les 449 caractères ont été vérifiés et, au besoin, recodés, pour 49 unités taxonomiques. Cela représente entre 15 000 et 20 000 cases contrôlées. Un total de 141 caractères a été supprimé à l'issue de ce travail. Une démonstration en fin de chapitre a montré, en réalisant de nouvelles analyses phylogénétiques, que le choix des caractères impactait énormément la résolution des arbres.

Le quatrième et dernier chapitre s'est axé sur l'analyse d'une nouvelle matrice, composée de 49 taxons et 308 caractères. L'échantillonnage taxonomique a été élargi afin d'introduire un maximum de sauropodomorphes basaux. Quatre analyses phylogénétiques successives ont été réalisées et ont permis de discuter du choix des extragroupes et de l'importance du traitement (ordonné ou non ordonné) des caractères. L'analyse phylogénétique finale a été faite avec un échantillonnage réduit à 39 taxons. Elle permet d'observer que le spécimen d'Ha Noosi se place dans un clade proche de *Massospondylus*, composé de *Coloradisaurus*, *Mussaurus* et *Ruehleia*. Le prosauropode de Maphutseng et Meroktenos sont retrouvés dans un autre clade, comprenant des formes de sauropodomorphes plus dérivées telles qu'*Aardonyx*, *Antetonitrus*, *Lessemsaurus* ou *Melanorosaurus*. Le consensus strict obtenu diffère énormément des arbres présentés dans les publications les plus récentes. Seulement deux clades sont retrouvés à l'identique au sein des Sauropodomorpha : les Plateosauridae et les Sauropoda. De nouveaux clades, jamais retrouvés dans les analyses précédentes, sont discutés et l'ensemble des synapormorphies non ambiguës à leur nœud est présenté. Un nouvel ensemble de taxons plus proches des sauropodes que des autres sauropodomorphes laisse présager que le débat sur l'origine des sauropodes est loin d'être terminé. De même, le placement incertain de certains taxons à la base du clade Sauropodomorpha démontre qu'une étude plus poussée de l'origine des dinosaures sauropodomorphes sera nécessaire dans les années à venir. Ce travail phylogénétique est préliminaire, de nombreux taxons de sauropodomorphes attendent encore d'être entièrement décrits, et un travail important reste encore à réaliser sur les caractères.

Les taxons représentants des individus juvéniles n'ont pas été pris en compte dans nos analyses pour des raisons évidentes d'ontogénie. Parmi eux, le genre *Ignavusaurus* qui est hébergé au MNHN n'a été que brièvement décrit en 2010 (Knoll 2010). Une future tâche qui s'inscrirait donc la continuité de cette thèse et du travail de redescription des prosauropodes du Lesotho, serait de préparer entièrement et d'étudier l'ensemble du matériel rapporté à *Ignavusaurus*. Le matériel crânien particulièrement, qui n'est pas encore dégagé et pourrait être comparé, entre autres, aux spécimens juvéniles de *Massopondylus*. De nombreux autres fossiles de sauropodomorphes basaux conservés dans les collections du MNHN devront être préparés et étudiés.

BIBLIOGRAPHIE

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

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

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

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

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

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

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

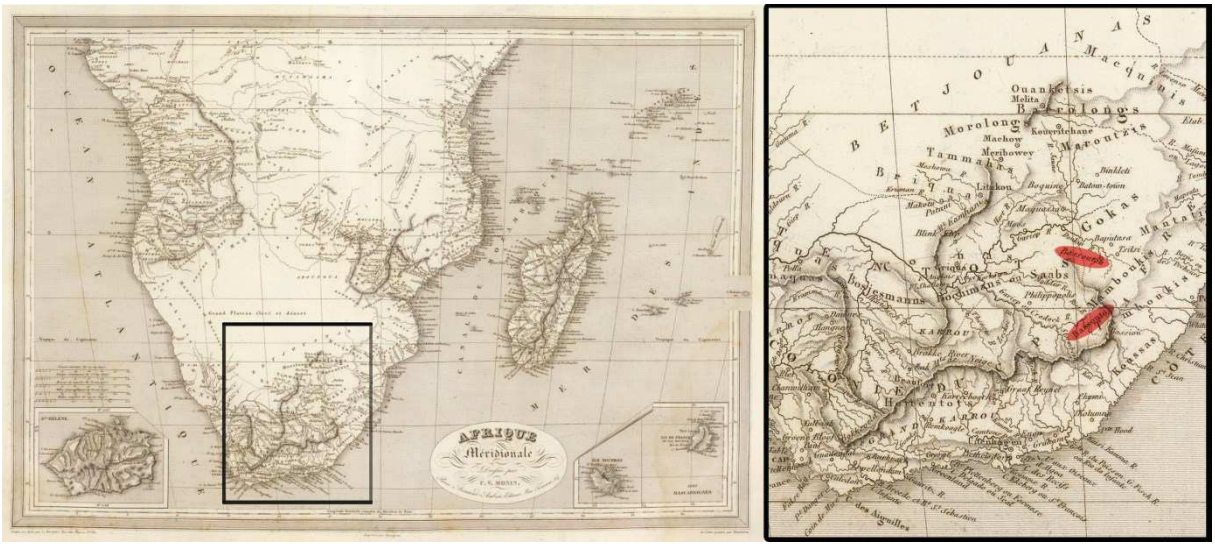
SERENO P.C. 2009. « Comparative cladistics ». *Cladistics*, volume 25 : p. 624–659.

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

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

ANNEXES DU CHAPITRE I

Annexe 1. Carte de l'Afrique méridionale réalisée par C. V. Monin en 1837. Un agrandissement de la partie australe du continent permet de distinguer le mot « Bassouto », qui apparaît à deux reprises.



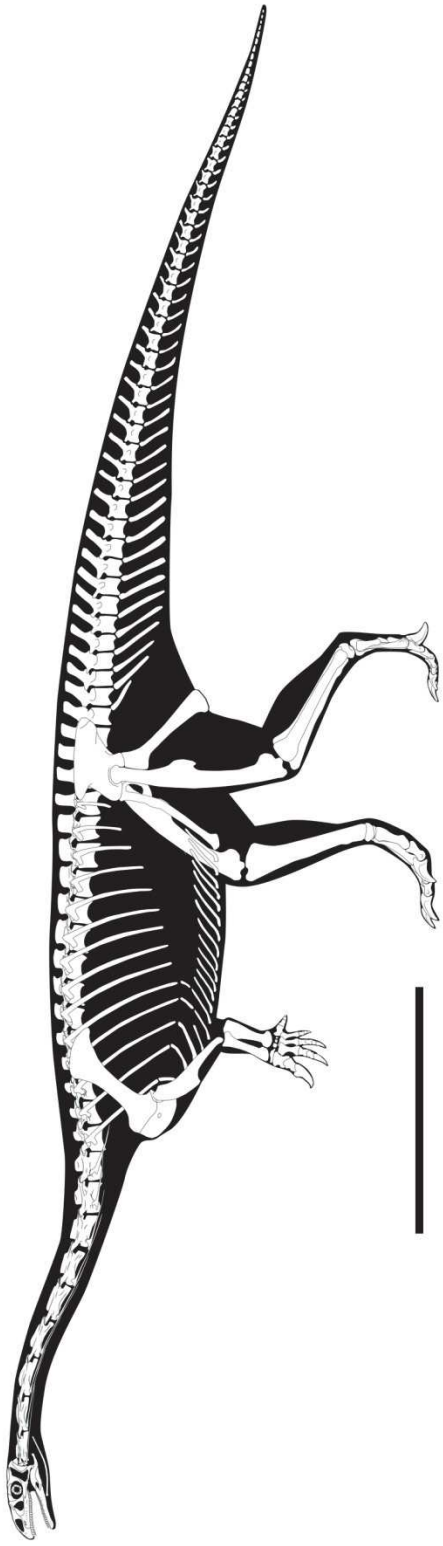
Annexe 2. Liste des missionnaires protestants qui se sont rendus au Lesotho du début du XIXème siècle, avec T. Arbousset, E. Casalis et C. Gossellin, jusqu'au milieu du XXème siècle avec P. Ellenberger. En gras sont indiqués les missionnaires qui ont cité dans leurs écrits la présence de fossiles ou de gisements. La période des années 1930 à 1950 et au-delà n'a pu être couverte, essentiellement par manque de documentation.

Nom et Nationalité		Naissance-Décès	Date d'arrivée en Afrique	Station(s) et années passées dans celles-ci		Temps au Lesotho
			1ère génération			
Bisseux	Isaac	1808 - 1896	1829	-	-	-
Lemue	Prosper	1804 - 1870	1829	Carmel	1847 - 1870	-
Rolland	Samuel	1801 - 1873	1829	Beersheba - nouvelle Beersheba - Hermon	1835 - 1873	5 ans
Pellissier	Jean-Pierre	1808 - 1867	1831	Bethulie	1833- 1867	-
Casalis	**Jean-Eugène**	1812 - 1891	1833	Morija - Thaba Bosiu	1833 - 1855	22 ans
Arbousset	**Thomas**	1810 - 1877	1833	Morija	1833 - 1860	27 ans
Gossellin	Constant	1800 - 1872	1833	Morija - Bethesda	1833 - 1872	39 ans
Daumas	François	1812 - 1871	1835	Makoatlong	1835 - 1866	31 ans
Maeder	François	1811 - 1888	1837	Beersheba - Morija - Siloe	1837 - 1887	50 ans
Dyke	Hamilton M.	1817 - 1898	?	Thaba Bosiu - Hermon - Morija	1839 - 1898	59 ans
Schrumpf	Christian	1818 - 1884	1843	Bethesda	1843 - 1857	14 ans
Maitin	Joseph	1816 - 1903	1843	Berea	1843 - 1892	49 ans
Keck	Daniel	1814 - 1885	1844	Cana - Beersheba - Mabulela	1846 - 1885	39 ans
Lautré	Prosper	1818 - 1893	1844	Thaba Bosiu	1847 - 1866	19 ans
Cochet	Louis	1815 - 1876	1845	Hebron - Bethesda	1847 - 1876	-
			2ème génération			
Jousse	Théophile	1823 - 1890	1850	Thaba Bosiu	1855 - 1882	27 ans
Coillard	François	1834 - 1904	1857	Leribe	1859 - 1883	24 ans
Mabille	Adolphe	1836 - 1894	1860	Morija	1860 - 1894	34 ans
Germond	Paul	1835 - 1918	1860	Bethesda - Thabana Morena	1860 - 1898	38 ans
Ellenberger	**David-Frédéric**	1835 - 1920	1861	Bethesda - Masitisi - (Hermon) - Masitisi	1861 - 1905	44 ans
Dubois	Louis	1835 - 1891	1862	diverses stations - Berea	1862 - 1891	29 ans
Rolland	Emile	1836 - 1915	1862	nouvelle Beersheba - Hermon	1862 - 1872	10 ans
Casalis	Eugène	1837 - 1891	1864	Hermon - Morija	1864 - 1891	27 ans
Preen	Jean	1841 - 1924	1872	Morija - Matatiele - Thabana Morena - Leloaleng	1872 - 1896	24 ans
Kohler	Frédéric	1847 - 1929	1873	Cana	1873 - 1908	35 ans
Dieterlen	**Hermann**	1850 - 1933	1875	Hermon - Morija - Leribe - (refuge) - Likhoele	1875 - 1919	44 ans
Christmann	Gustave	1849 - 1891	1877	Paballong	1877 - 1888	11 ans
Cochet	Irénée	1851 - 1897	1877	Bethesda - Mafube	1877 - 1894	17 ans
Dyke	Robert K.	1850 - 1912	1877	Morija	1877 - 1912	35 ans
Marzolff	Henry	1854 - 1912	1879	Matatiele - interim - Bethesda - Morija - Likhoele	1879 - 1912	33 ans
Dormoy	Paul A.	1856 - 1882	1879	Leribe	1879 - 1882	3 ans
			3ème génération			
Keck	Daniel	1856 - ?	1882	Thaba Bosiu - Mabulela	1882 - 1889	7 ans
Krüger	Frédéric-Hermann	1851 - 1900	1882	Morija	1882 - 1883	1 an
Christol	**Frédéric**	1850 - 1933	1882	Bethesda - Hermon	1882 - 1908	26 ans
Weitzecker	Jacques	1845 - 1911	1883	Leribe	1883 - 1890	7 ans
Jacottet	Edouard	1858 - 1920	1884	Thaba Bosiu - Morija	1884 - 1920	36 ans
Bertschy	Henri	1858 - 1928	1885	Sebapala - Paballong - Leloaleng - Hermon - Morija	1885 - 1928	43 ans
Mabille	Ernest	1860 - 1929	1886	Makeneng (Likhoele) - Leribe - Morija	1886 - 1894	8 ans
Germond	Louis	1861 - 1941	1886	Siloe - Thabana Morena	1888 - 1933	45 ans
Casalis	Alfred	1862 - 1950	1889	Qalo - Makeneng (Likhoele) - Morija	1889 - 1906	17 ans
Pascal	Barthélémy	1865 - 1942	1891	Sebapala - Masitisi	1891 - 1928	37 ans
Jeanmairet	Dorwald	1856 - 1942	1883	Leribe - Berea - Cana	1891 - 1924	33 ans
Mabille	Louis	1869 - 1937	1892	Morija - Likhoele	1892 - 1936	44 ans
Christeller	Charles	1868 - 1945	1892	Qalo - Mafube - Bethesda	1892 - 1936	44 ans
Krüger	Edgar	1866 - 1898	1893	Leloaleng	1893 - 1898	5 ans
Lorriaux	Georges	1873 - 1908	1898	Qalo	1898 - 1908	10 ans

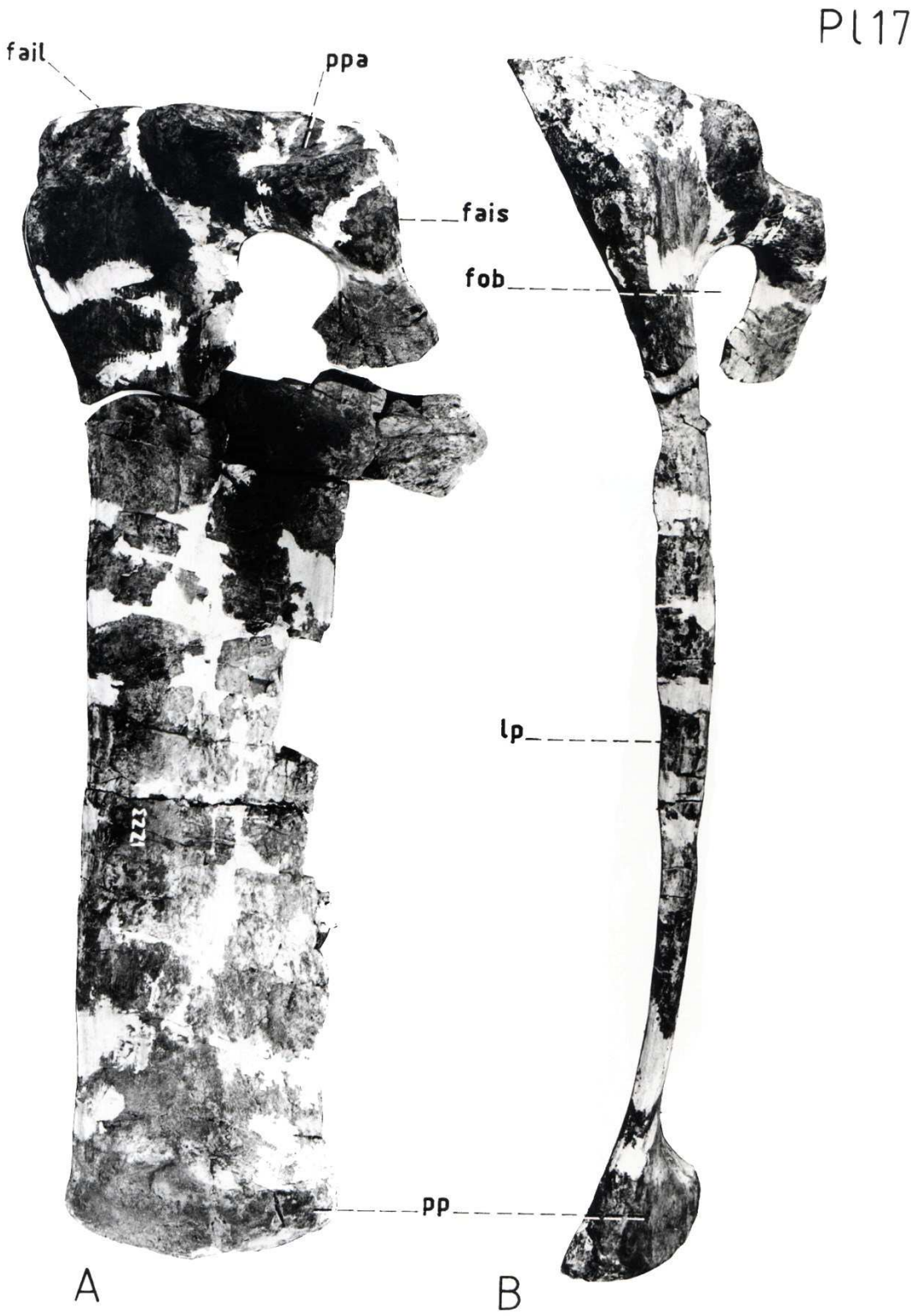
Duby	Samuel	1874 - 1924	1899	Paballong - Morija	1899 - 1921	22 ans
Ramseyer	Paul	1870 - 1929	1898	Bethesda - Mafube - Likhoele	1902 - 1929	27 ans
Verdier	Théophile	1872 - 1953	1898	Leloaleng	1903 - ?	?
Martin	Henri	1866 - 1954	1898	Leloaleng	1903 - 1934	31 ans
Baltzer	Georges	1877 - 1939	1904	Thaba Bosiu - Masitisi - Thaba Bosiu	1904 - 1914	10 ans
Moreillon	Bertrand	1876 - 1965	1906	Paballong	1906 - 1931	25 ans
Jaques	Auguste	1853 - 1920	1908	Qalo	1908 - 1920	12 ans
Dieterlen	Georges	1879 - 1950	1908	Sebapala - Berea -Thaba Bosiu	1908 - 1950	42 ans
Oechsner de Coninck	André	1879 - 1964	1911	Berea	1911 - 1916	5 ans
Guiton	Jules-Philippe	1885 - 1917	1912	Cana - Morija	1912 - 1917	5 ans
Colin	Paul	1888 - 1956	1914	Likhoele - Thaba Bosiu	1914 - 1924	10 ans
			4ème génération			
Ellenberger	René	1873 - 1944	1901	Morija	1915 - 1916	1 an
Matthey	Charles	1877 - 1921	1916	Morija - Qalo	1916 - 1921	5 ans
Ellenberger	**Victor**	1879 - 1972	1902	Berea - Leribe - Masitisi	1918 - ?	?
Pons	Gustave	1892 - 1974	1916	Qalo - Morija	1921 - 1934	13 ans
Ramseyer	Jean	1899 - 1951	1924	Qalo	1924 - 1937	12 ans
Debard	Marcel	1901 - 1968	1924	Likhoele - Masitisi	1924 - 1933	9 ans
Burton	Maxwell	1896 - 1968	1928	Morija	1928 - 1963	35 ans
Labarthe	Erik	1901 - 1994	1929	Likhoele - Maphutseng	1929 - 1953	24 ans
Alger	André	1894 - 1970	1930	Thaba Bosiu - Likhoele	1930 - 1962	32 ans
Mabille	Henri	1902 - 1976	1930	Leribe - Cana	1930 - 1937	7 ans
Baccuet	Ernest	1904 - 1988	1931	Qalo	1931 - 1970	39 ans
,,,						
Ellenberger	**Paul**	1953 - ?	1953	Masitisi - Bethesda	1953 - 1970	17 ans

ANNEXES DU CHAPITRE II

Annexe 1. Reconstitution du spécimen d'Ha Noosi. Les éléments manquants du squelette sont proposés sur la base du modèle de *Massospondylus carinatus* de Scott Hartman (2014) . Échelle de 1 m.



Annexe 2. Planche 17 de la thèse de Gauffre (1996) illustrant le pubis gauche (MNHN.F.LES.378) du prosauropode de Maphutseng. **[A]** Vue dorsale. **[B]** Vue latérale. Légendes :



ANNEXES DU CHAPITRE III

Annexe 1. Liste originale de caractères, basée sur les 450 caractères de Yates et al. 2010 (Y), avec les caractères correspondants, lorsqu'il y en a, dans les matrices d'Upchurch et al. 2007a (U) et/ou Pol et al. 2011 (P) et les caractères uniques à chaque matrice ajoutés.

N°	Description originale du caractère (issue de la matrice la plus à gauche dans la ligne correspondante)	Y		U		P		
1	Skull to femur ratio (modified from Gauthier 1986): **(0)** Greater than 0.6; **(1)** Less than 0.6.	Y	1	U	1	P	1	Skull
2	Premaxillary main body shape: (0) subrectangular, anteroposteriorly elongated; (1) subquadrangular.					P	6	Skull
3	Profile of premaxilla (Upchurch 1995): **(0)** Convex; **(1)** With an inflexion at the base of the dorsal process.	Y	6	U	11	P	5	Skull
4	Foramen on the lateral surface of the premaxillary body: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	4					Skull
5	Distal end of the dorsal premaxillary process (Sereno 1999): **(0)** Tapered; **(1)** Transversely expanded.	Y	5	U	9	P	3	Skull
6	Dorsal (ascending) process of premaxilla (Sereno 1989): (0) Curves dorsocaudally throughout its length; (1) Becomes horizontal in its caudal half.			U	8			Skull
7	Size and position of the posterolateral process of premaxilla: **(0)** Large and lateral to the anterior process of the maxilla; **(1)** Small and medial to the anterior process of the maxilla.	Y	7			P	7	Skull
8	Relationship between posterolateral process of the premaxilla and the anteroventral process of the nasal (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: (0) Broad sutured contact; (1) Point contact; (2) Separated by maxilla; (3) Widely separated, the maxilla forming almost the entire caudal margin of the external na	Y	8	U	6	P	16	Skull
9	Posteromedial process of the premaxilla (Rauhut 2003a): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	9					Skull
10	Lateral plates appressed to the labial side of the premaxillary, maxillary and dentary teeth (Upchurch 1995): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	2	U	12	P	2	Skull
11	Size and position of subnarial foramen (modified from Sereno et al. 1993) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Small (no larger than adjacent maxillary neurovascular foramina) and positioned outside of narial fossa; **(2)** Large and on the rim of, or inside, the narial fossa.	Y	13			P	13+14	Skull
12	Size and position of subnarial foramen (modified from Sereno et al. 1993) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Small (no larger than adjacent maxillary neurovascular foramina) and positioned outside of narial fossa; **(2)** Large and on the rim of, or inside, the narial fossa.	Y	13			P	13+14	Skull
13	Shape of subnarial foramen: **(0)** Rounded; **(1)** Slot-shaped.	Y	14					Skull
14	Development of external narial fossa: **(0)** Absent to weak; **(1)** Well developed with sharp posterior and anteroventral rims.	Y	11			P	10	Skull
15	Development of external narial fossa: **(0)** Absent to weak; **(1)** Well developed with sharp posterior and anteroventral rims.	Y	11			P	10	Skull
16	Diameter of external naris (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Less than 0.5 of the orbital diameter; **(1)** Greater than 0.5 of the orbital diameter.	Y	16	U	3	P	8	Skull
17	Shape of the external naris (in adults) (Galton and Upchurch 2004): **(0)** Rounded; **(1)** Subtriangular with an acute posteroventral corner.	Y	17	U	4			Skull
18	Level of the anterior margin of the external naris (Rauhut 2003a): **(0)** Anterior to the midlength of the premaxillary body; **(1)** Posterior to the midlength of the premaxillary body.	Y	18			P	9	Skull
19	Level of the posterior margin of external naris (modified from Wilson and Sereno 1998) [Ordered]: **(0)** Anterior to, or level with the premaxilla-maxilla suture; **(1)** Posterior to the first maxillary alveolus; **(2)** Posterior to the midlength of the maxillary tooth row and the anterior margin of the antorbital fenestra.	Y	19			P	9	Skull
20	Caudal rim of external naris (Upchurch 1998): (0) Lies rostral to the rostral margin of the antorbital fenestra; (1) Lies caudal to the rostral margin of the antorbital fenestra.			U	2			Skull
21	Shelf-like area lateral to the external naris, extending onto the rostral end of the maxilla (McIntosh 1990): (0) Absent; (1) Present.			U	26			Skull
22	Relative height of the rostrum at the posterior margin of the naris (Langer 2004): **(0)** More than 0.6 of the height of the skull at the middle of the orbit; **(1)** Less than 0.6 of the height of the skull at the middle of the orbit.	Y	3					Skull
23	Subnarial gap (Gauthier, 1986): (0) absent; (1) present.					P	12	Skull
24	Maxillary contribution to the margin of the narial fossa: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	15	U	5			Skull
25	Shape of the main body of the maxilla: **(0)** Tapering posteriorly; **(1)** Dorsal and ventral margins parallel for most of their length.	Y	27					Skull
26	Anterior profile of the maxilla (Sereno et al. 1996): **(0)** Slopes continuously towards the rostral tip; **(1)** With a strong inflection at the base of the ascending ramus, creating a rostral ramus with parallel dorsal and ventral margins.	Y	25	U	13	P	20	Skull
27	Length of rostral ramus of the maxilla (Sereno et al. 1996): **(0)** Less than its dorsoventral depth; **(1)** Greater than its dorsoventral depth.	Y	26	U	14	P	19	Skull
28	Size of the neurovascular foramen at the caudal end of the lateral maxillary row (Yates 2003b): **(0)** Not larger than the others in the row; **(1)** Distinctly larger than the others in the row.	Y	33	U	16	P	21	Skull
29	Direction that the neurovascular foramen at the caudal end of the lateral maxillary row opens (modified from Sereno 1999): **(0)** Caudally; **(1)** Rostrally, ventrally or laterally.	Y	34	U	17	P	22	Skull
30	Arrangement of lateral maxillary neurovascular foramina (modified from Sereno 1999): **(0)** Linear; **(1)** Irregular.	Y	35	U	18	P	23	Skull
31	Orientation of maxillary ascending process: (0) posteriorly deflected along its dorsal half; (1) posteriorly deflected along its dorsalmost fifth					P	17	Skull
32	Rostral margin of the maxilla and its ascending process (Langer, 2004): (0) straight, or convex; (1) concave, with the base of the ascending process continuous with the rostral margin of the bone; (2) markedly offset from it					P	18	Skull
33	Neurovascular foramina on the lateral surface of the maxilla (Sereno 1999a): (0) Numerous; (1) Reduced to 5-6 large foramina.			U	15			Skull
34	Lateral lamina (extending caudally from the ascending process of the maxilla, along the ventral rim of the antorbital fenestra) (Galton 1990; Witmer 1997): (0) Absent; (1) Present.			U	21			Skull
35	Maxillary lateral lamina (Galton 1985c; Galton and Upchurch 2004): (0) Short (its rostrocaudal length is less than twice its height); (1) Long (its rostrocaudal length is more than twice its height).			U	22			Skull
36	Shape of the anteromedial process of the maxilla: **(0)** Narrow, elongated and projecting anterior to lateral premaxilla-maxilla suture; **(1)** Short, broad and level with lateral premaxilla-maxilla suture.	Y	10					Skull
37	Shape of the ascending ramus of the maxilla in lateral view: **(0)** Tapering dorsally; **(1)** With an anteroposterior expansion at the dorsal end.	Y	28					Skull
38	Longitudinal ridge on the posterior lateral surface of the maxilla (Barrett et al. 2005a): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	36					Skull
39	Dorsal profile of the snout: **(0)** Straight to gently convex; **(1)** With a depression behind the naris.	Y	20			P	30	Skull
40	Elongate median nasal depression (Sereno 1999): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	21	U	28			Skull
41	Width of anteroventral process of nasal at its base (modified from Sereno 1999): **(0)** Less than width of anterodorsal process at its base; **(1)** Greater than width of anterodorsal process at its base.	Y	22	U	27			Skull
42	Nasal contribution to the margin of the antorbital fenestra (Sereno 1999): (0) absent; (1) present.					P	29	Skull
43	Nasal relationship with dorsal margin of antorbital fossa (modified from Sereno 1999): **(0)** Not contributing to the margin of the antorbital fossa; **(1)** Lateral margin overhangs the antorbital fossa and forms its dorsal margin; **(2)** Overhang extensive, obscuring the dorsal lachrymal-maxilla contact in lateral view.	Y	23	U	24	P	29	Skull
44	Pointed caudolateral process of the nasal overlapping the lachrymal (Sereno 1999): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	24	U	29			Skull
45	Caudal margin of the conjoined nasals in dorsal view (Yates, 2003): (0) concave or W-shaped; (1) convex					P	31	Skull
46	Antorbital fossa : **(0)** Present; **(1)** Absent.							Skull
47	Shape of the antorbital fossa (modified from Galton 1985a): **(0)** Crescentic with a strongly concave posterior margin that is roughly parallel to the rostral margin of the antorbital fossa; **(1)** Subtriangular with a straight to gently concave posterior margin; **(2)** Antorbital fossa absent.	Y	32					Skull
48	Ventral rim of the antorbital fossa (Langer, 2004): (0) parallel to tooth row; (1) ventrally sloped in its caudal part					P	26	Skull
49	Development of the antorbital fossa on the ascending ramus of the maxilla: **(0)** Deeply impressed and delimited by a sharp, scarp-like rim; **(1)** Weakly impressed and delimited by a rounded rim or a change in slope.	Y	31	U	19			Skull
50	Posteroventral extent of medial wall of antorbital fossa (modified from Galton and Upchurch 2004): **(0)** Reaching the anterior tip of the jugal; **(1)** Terminating anterior to the anterior tip of the jugal.	Y	30			P	25	Skull
51	Dorsoventral extension of lacrimal antorbital fossa (Langer, 2004): (0) through more more than half of the bone height; (1) is restricted to the ventral half of the bone					P	36	Skull
52	Rostrocaudal length of the antorbital fossa (Yates 2003b): **(0)** Greater than that of the orbit; **(1)** Less than that of the orbit.	Y	29	U	25	P	27	Skull
53	Shape of the rostral margin of the antorbital fenestra in lateral view (Yates and Kitching 2003): (0) Strongly concave, creating a narrow antorbital fossa; (1) Straight or slightly concave, creating a broad subtriangular antorbital fossa.			U	20	P	24	Skull
54	Dorsally open neurovascular canal on the floor of the antorbital fossa (Yates and Kitching 2003): (0) Absent; (1) Present.			U	23	P	28	Skull
55	Lacrimal at caudal/dorsocaudal part of antorbital fenestra (Sereno 1999): (0) does not fold; (1) folds over the caudal/dorsocaudal part of antorbital fenestra					P	38	Skull
56	Shape of the lachrymal (Rauhut 2003a): **(0)** Dorsoventrally short and blockshaped; **(1)** Dorsoventrally elongate and shaped like an inverted L.	Y	38					Skull
57	Dorsal exposure of the lachrymal (Gauthier 1986): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	37	U	30	P	35	Skull
58	Length of the anterior ramus of the lachrymal (modified from Galton 1990) [Ordered]: **(0)** Greater than half the length of the ventral ramus; **(1)** Less than half the length of the ventral ramus; **(2)** Absent altogether.	Y	40	U	31	P	34	Skull
59	Extension of the antorbital fossa onto the ventral end of the lachrymal (modified from Wilson and Sereno 1998): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	42	U	32	P	37	Skull
60	Ventral ramus of the lacrimal (Langer, 2004): (0) short and mainly inclined; (1) long, forming about 0,75 or more of the maximum preorbital skull height					P	32	Skull

61	Descending process of lacrimal: (0) curved, subvertically oriented (at its dorsal half); (1) straight and obliquely oriented along its entire length					P	33	Skull
62	Orientation of the lachrymal orbital margin: **(0)** Strongly sloping anterodorsally; **(1)** Erect and close to vertical.	Y	39					Skull
63	Web of bone spanning junction between anterior and ventral rami of lachrymal: **(0)** Absent and antorbital fossa laterally exposed; **(1)** Present, obscuring posterodorsal corner of antorbital fossa.	Y	41					Skull
64	Length of the caudal process of the prefrontal (Galton 1985a): **(0)** Short; **(1)** Elongated, so that total prefrontal length is equal to the rostrocaudal diameter of the orbit.	Y	43	U	33	P	48	Skull
65	Prefrontal posteromedial extension on the dorsal surface of the skull: (0) small; (1) enlarged.					P	47	Skull
66	Prefrontal / fontal length ratio (Galton 1990; Yates and Kitching 2003; Galton and Upchurch 2004): (0) <0,75; (1) >0,75.			U	34			Skull
67	Ventral process of prefrontal extending down the posteromedial side of the lachrymal (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	44					Skull
68	Maximum transverse width of the prefrontal (modified from Galton 1990): **(0)** Less than 0.25 of the skull width at that level; **(1)** More than 0.25 of the skull width at that level.	Y	45					Skull
69	Slender anterior process of the frontal intruding between the prefrontal and the nasal (modified from Sereno 1999): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	47	U	46			Skull
70	Frontal contribution to the supratemporal fenestra (modified from Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	58	U	47	P	49	Skull
71	Frontal contribution to dorsal margin of the orbit (Galton 1985c, 1990): (0) substantial; (1) small or absent.			U	45			Skull
72	Shape of the orbit (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Subcircular; **(1)** Ventrally constricted making the orbit subtriangular.	Y	46					Skull
73	Height of the postorbital rim of the orbit: **(0)** Flush with the posterior lateral process of the postorbital; **(1)** Raised so that it projects laterally to the posterior dorsal process.	Y	55					Skull
74	Shape of the suborbital region of the jugal: **(0)** An anteroposteriorly elongate bar; **(1)** An anteroposteriorly shortened plate.	Y	49			P	41	Skull
75	Jugal contribution to the antorbital fenestra (Holtz 1994): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	50	U	35	P	39	Skull
76	Ratio of the minimum depth of the jugal below the orbit to the distance between the rostral end of the jugal and the rostroventral corner of the infratemporal fenestra (modified from Galton 1985a): **(0)** Less than 0.2; **(1)** Greater than 0.2.	Y	52	U	37			Skull
77	Profile of the rostral end of the jugal in lateral view (Yates and Kitching 2003): (0) blunt; (1) sharply pointed.			U	36	P	40	Skull
78	Relationship of quadratojugal to jugal [Unordered]: **(0)** Jugal overlaps the lateral surface of the quadratojugal; **(1)** Quadratojugal overlaps the lateral surface of the jugal; **(2)** Quadratojugal sutures along the ventrolateral margin of the jugal.	Y	67					Skull
79	Transverse width of the ventral ramus of the postorbital (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Less than its rostrocaudal width at midshaft; **(1)** Greater than its rostrocaudal width at midshaft.	Y	53	U	38	P	44	Skull
80	Curvature of postorbital posterior branch: (0) Straight; (1) Medially bowed, laterally concave in dorsal view					P	43	Skull
81	Ventral end of descending process of postorbital: (0) Straight, ventrally directed tip; (1) Anteriorly deflected ventral tip.					P	45	Skull
82	Shape of the dorsal margin of postorbital in lateral view: **(0)** Straight to gently curved; **(1)** With a distinct embayment between the anterior and posterior dorsal processes.	Y	54					Skull
83	Position of the rostral margin of the infratemporal fenestra (modified from Upchurch 1995) [Ordered]: **(0)** Behind the orbit; **(1)** Extends under the rear half of the orbit; **(2)** Extends as far forward as the midlength of the orbit.	Y	57	U	43+44	P	46	Skull
84	Proportion of infratemporal fenestra bordered by squamosal: **(0)** More than 0.5 of the depth of the infratemporal fenestra; **(1)** Less than 0.5 of the depth of the infratemporal fenestra.	Y	62			P	53	Skull
85	Length of the quadratojugal ramus of the squamosal relative to the width at its base (Sereno 1999): **(0)** Less than four times its width; **(1)** Greater than four times its width.	Y	61	U	52	P	52	Skull
86	Ventral process of the squamosal (Sereno 1999a): (0) Tab-like; (1) Strap-like.			U	51			Skull
87	Squamosal-quadratojugal contact (Gauthier 1986): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	63	U	53	P	54	Skull
88	Position of the quadrate foramen (modified from Rauhut 2003a) [Unordered]: **(0)** On the quadrate-quadratojugal suture; **(1)** Deeply incised into, and partly encircled by, the quadrate; **(2)** On the quadrate-squamosal suture, just below the quadrate head.	Y	68	U	54			Skull
89	Proportion of the length of the quadrate that is occupied by the pterygoid wing (Yates 2003b): **(0)** At least 70 per cent; **(1)** Greater than 70 per cent.	Y	71	U	55	P	58	Skull
90	Shape of posterolateral margin of quadrate (Wilson and Sereno 1998) [Ordered]: **(0)** Sloping anterolaterally from posteromedial ridge; **(1)** Everted posteriorly creating a posteriorly facing fossa; **(2)** Posterior fossa deeply excavated, invading quadrate body.	Y	69					Skull
91	Exposure of the lateral surface of the quadrate head (Sereno et al. 1993): **(0)** Absent, covered by lateral sheet of the squamosal; **(1)** Present.	Y	70					Skull
92	Length of jugal ramus of quadratojugal (Wilson and Sereno 1998): **(0)** No longer than the squamosal ramus; **(1)** Longer than the squamosal ramus.	Y	65	U	40	P	56	Skull
93	Shape of the rostral end of the jugal ramus of the quadratojugal (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Tapered; **(1)** Dorsoventrally expanded.	Y	66	U	41	P	57	Skull
94	Angle of divergence between jugal and squamosal rami of quadratojugal: **(0)** Close to 90 degrees; **(1)** Close to parallel.	Y	64	U	39	P	55	Skull
95	Rounded heel-like caudoventral process of the quadratojugal (Yates and Kitching 2003): (0) Present; (1) Absent.			U	42			Skull
96	Orientation of the long axis of the supratemporal fenestra (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Longitudinal; **(1)** Transverse.	Y	59	U	49	P	51	Skull
97	Supratemporal fenestra (Wilson and Sereno 1998): (0) Obscured laterally by the postorbital bar; (1) Visible in lateral view because the postorbital bar lies substantially below the dorsal rim of the orbit.			U	48			Skull
98	Parietals: (0) Paired, sutured on the midline; (1) Fused on the midline.			U	50			Skull
99	Frontal-parietal suture: (0) transversely oriented; (1) V-shaped, posteriorly directed					P	50	Skull
100	Shape of upper jaws in ventral view (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Narrow with an acute rostral apex; **(1)** Broad and U-shaped.	Y	95	U	75	P	77	Skull
101	Position of foramina for mid-cerebral vein on occiput (modified from Yates 2003b): **(0)** Between supraoccipital and parietal; **(1)** On the supraoccipital.	Y	73	U	56	P	73	Skull
102	Postparietal fenestra between supraoccipital and parietals: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	74	U	57	P	74	Skull
103	Shape of the supraoccipital (Yates 2003c): **(0)** Diamond-shaped, at least as high as wide; **(1)** Semilunate and wider than high.	Y	75	U	59	P	76	Skull
104	Orientation of the supraoccipital plate (Galton and Upchurch 2004): **(0)** Erect to gently sloping; **(1)** Strongly sloping forward so that the dorsal tip lies level with the basipterygoid processes.	Y	76	U	58			Skull
105	Orientation of the paroccipital processes in occipital view (Rauhut 2003a): **(0)** Slightly dorsolaterally directed to horizontal; **(1)** Ventrolaterally directed.	Y	77			P	75	Skull
106	Shape of the floor of the braincase in lateral view (modified from Galton 1990) [Unordered]: **(0)** Relatively straight with the basal tuberae, basipterygoid processes and parasphenoid rostrum roughly aligned; **(1)** Bent with the basipterygoid processes and the parasphenoid rostrum below the level of the basioccipital condyle and the basal tuberae; **(2)** Bent with the basal tuberae lowered below the level of the basioccipital and the parasphenoid rostrum raised above it.	Y	81	U	62	P	70	Skull
107	Shape of basal tuberae: **(0)** Knob-like, with basisphenoidal component rostral to basioccipital component; **(1)** Forming a transverse ridge with the basisphenoidal component lateral to the basioccipital component.	Y	82	U	65	P	68	Skull
108	Length of the basipterygoid processes (from the top of the parasphenoid to the tip of the process) (Benton et al. 2000): **(0)** Less than the height of the braincase (from the top of the parasphenoid to the top of the supraoccipital); **(1)** Greater than the height of the braincase (from the top of the parasphenoid to the top of the supraoccipital).	Y	83	U	67	P	72	Skull
109	Ridge formed along the junction of the parabasisphenoid and the basioccipital, between the basal tuberae [Unordered]: **(0)** Present with a smooth rostral face; **(1)** Present with a median fossa on the rostral face; **(2)** Absent with the basal tuberae being separated by a deep caudally opening U-shaped fossa.	Y	84	U	63	P	66	Skull
110	Deep septum spanning the interbasipterygoid space (Galton 1990): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	85	U	61	P	71	Skull
111	Dorsoventral depth of the parasphenoid rostrum (Yates 2003b): **(0)** Much less than the transverse width; **(1)** About equal to the transverse width.	Y	86	U	66	P	69	Skull
112	Ossification of the extremity of the basal tubera (Yates and Kitching 2003): (0) Complete, so that the basioccipital and parabasisphenoid form a single rugose tuber; (1) Unossified, with the basioccipital forming a ventrally facing platform of unfinished bone that abuts a similarly unfinished caudally facing wall of the parabasisphenoid.			U	64	P	67	Skull
113	Notch in prootic, above the opening for cranial nerve V, for a separate exit of the vena cerebralis medialis (Galton 1976): (0) Absent; (1) Present.			U	60			Skull
114	Orientation of the paroccipital processes in dorsal view (Wilson 2002): **(0)** Posterolateral forming a V-shaped occiput; **(1)** Lateral forming a flat occiput.	Y	78					Skull
115	Exit of the mid-cerebral vein (Rauhut 2003a): **(0)** Through trigeminal foramen; **(1)** Through a separate foramen anterodorsal to trigeminal foramen.	Y	80					Skull
116	Length of the vomers: **(0)** Less than 0.25 of the total skull length; **(1)** More than 0.25 of the total skull length.	Y	93					Skull
117	Medial process of the pterygoid forming a hook around the basipterygoid process (modified from Wilson and Sereno 1998) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Flat and blunt-ended; **(2)** Bent upward and pointed.	Y	92	U	71	P	65	Skull
118	Position of the maxillary articular surface of the palatine (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Along the lateral margin of the bone; **(1)** At the end of a narrow anterolateral process due to the absence of the posterolateral process.	Y	90	U	70	P	64	Skull
119	Palatine shaft: (0) extensive, being more than half the length of the medial expansion; (1) reduced, being less than 40% of the length of the medial expansion					P	63	Skull
120	Centrally located tubercle on the ventral surface of palatine: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	91					Skull
121	Palatine-ectopterygoid suture on palate: (0) absent (separated by pterygoid); (1) present					P	62	Skull
122	Pneumatic fossa on the ventral surface of the ectopterygoid (Sereno et al. 1996): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	88	U	69	P	59	Skull
123	Shape of jugal process of ectopterygoid (Yates 2003b): **(0)** Gently curved; **(1)** Strongly recurved and hook-like.	Y	87	U	68	P	60	Skull
124	Relationship of the ectopterygoid to the pterygoid (Sereno et al. 1993): **(0)** Ectopterygoid overlapping the ventral surface of the pterygoid; **(1)** Ectopterygoid overlapping the dorsal surface of the pterygoid.	Y	89					Skull
125	Height / length ratio of the dentary (modified from Benton et al. 2000): **(0)** Less than 0.2; **(1)** Greater than 0.2.	Y	98	U	76	P	81	Skull
126	Rostral end of dentary (Upchurch and Barrett 2000; Yates and Kitching 2003): (0) Narrower dorsoventrally than the caudal portion; (1) Wider dorsoventrally, and more robust, than the caudal portion.			U	72			Skull
127	Orientation of the symphyseal end of the dentary (Sereno 1999): **(0)** In line with the long axis of the dentary; **(1)** Strongly curved ventrally.	Y	99	U	73	P	80	Skull
128	Dorsoventral expansion at the symphyseal end of the dentary (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	101			P	78	Skull
129	Ridge on lateral surface of the dentary (possibly associated with a fleshy cheek in life) (Paul 1984; Sereno 1989; Galton 1990; Yates and Kitching 2003; Galton and Upchurch 2004): (0) Absent; (1) Present.			U	74	P	82	Skull
130	External mandibular fenestra (Upchurch 1998): (0) Present (albeit in a reduced form); (1) Closed.			U	78			Skull
131	Splenial foramen (Rauhut 2003a) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Present and enclosed; **(2)** Present and open anteriorly.	Y	102			P	83	Skull
132	Length of the external mandibular fenestra (modified from Upchurch 1995): **(0)** More than 0.1 of the length of the mandible; **(1)** Less than 0.1 of the length of the mandible.	Y	96	U	77			Skull
133	Retroarticular process in lateral and dorsal view (Yates, 2003): (0) does not taper caudally; (1) tapers caudally					P	86	Skull
134	A stout, triangular, medial process of the articular, behind the glenoid (Yates 2003b): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	104	U	81			Skull
135	Length of the retroarticular process (Yates 2003b): **(0)** Less than the depth of the mandible below the glenoid; **(1)** Greater than the depth of the mandible below the glenoid.	Y	105	U	80	P	85	Skull
136	Strong medial embayment behind glenoid of the articular in dorsal view (Yates and Kitching 2003): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	106	U	82	P	87	Skull

137	Position of jaw joint (Sereno 1999): **(0)** No lower than the level of the dorsal margin of the dentary; **(1)** Depressed well below the level of the dorsal margin of the dentary.	Y	94	U	79	P	88	Skull		
138	Intramandibular joint (Sereno & Novas 1992): (0) absent; (1) present					P	84			
139	Number of premaxillary teeth (Galton 1990): **(0)** Four; **(1)** More than four.	Y	107	U	83	P	91	Skull		
140	Number of dentary teeth (in adults) (modified from Wilson and Sereno 1998): **(0)** Less than 18; **(1)** 18 or more; **(2)** .	Y	108	U	93	P	92	Skull		
141	Position of first dentary tooth (Sereno 1999): **(0)** Adjacent to symphysis; **(1)** Inset one tooth s width from the symphysis.	Y	100	U	87	P	94	Skull		
142	Orientation of the dentary tooth crowns (modified from Gauthier 1986): **(0)** Erect; **(1)** Procumbent.	Y	111	U	94	P	90	Skull		
143	Caudal end of dentary tooth row medially inset with a thick lateral ridge on the dentary forming a buccal emargination (Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	97					Skull		
144	Labial and lingual surface of maxillary/dentary tooth crowns (Langer, 2004): (0) evenly convex; (1) bearing marked low eminence					P	103	Skull		
145	Distribution of serrations on the maxillary and dentary teeth (Wilson 2002) [Unordered]: **(0)** Present on both the mesial and distal carinae; **(1)** Absent on the posterior carinae; **(2)** Absent on both carinae.	Y	115					Skull		
146	Orientation of the maxillary tooth crowns (modified from Gauthier 1986): **(0)** Erect; **(1)** Procumbent.	Y	110	U	95	P	89	Skull		
147	Arrangement of teeth within the jaws: **(0)** Linearly placed, crowns not overlapping; **(1)** Imbricated with distal side of tooth overlapping mesial side of the succeeding tooth.	Y	109	U	84	P	93	Skull		
148	Texture of the enamel surface (modified from Wilson and Sereno 1998): **(0)** Entirely smooth; **(1)** Finely wrinkled in some patches; **(2)** Extensively and coarsely wrinkled.	Y	117	U	98	P	105	Skull		
149	Teeth with basally constricted crowns (Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	112	U	96	P	99	Skull		
150	Tooth–tooth occlusal wear facets (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	113	U	97	P	106	Skull		
151	Mesial and distal serrations of the teeth (Benton et al. 2000): **(0)** Fine and set at right angles to the margin of the tooth; **(1)** Coarse and angled upwards at an angle of 45 degrees to the margin of the tooth.	Y	114	U	86	P	100	Skull		
152	Long axis of the tooth crowns distally recurved (Gauthier 1986): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	116	U	92	P	96+97	Skull		
153	Lingual concavities of the teeth (Upchurch 1995): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	118	U	88+89	P	104	Skull		
154	Longitudinal labial grooves on the teeth (Upchurch 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	119	U	90+91	P	102	Skull		
155	Distribution of the serrations along the mesial and distal carinae of the tooth (Yates 2003b): **(0)** Extend along most of the length of the crown; **(1)** Restricted to the upper half of the crown.	Y	120	U	99	P	101	Skull		
156	Tooth crowns on the rostral quarter of the tooth bearing areas of the upper and lower jaws (Gauthier, 1986): (0) about the same height than more caudal teeth; (1) significantly higher than more caudal teeth					P	95	Skull		
157	Maximum width of lanceolate tooth crowns: (0) maximum width located at the base of the crown, just above the tooth-crown construction; (1) maximum width located at the midpoint of crown's height					P	98	Skull		
158	Adjacent tooth crowns (modified after Wilson and Sereno 1998): (0) Not in contact; (1) In contact.			U	85			Skull		
159	Number of cervical vertebrae (modified from Wilson and Sereno 1998) [Ordered]: **(0)** Eight or fewer; **(1)** 9-10; **(2)** 12-13; **(3)** More than 13.	Y	121	U	00+10	P	113	Vert.	Cerv.	
160	Shallow, dorsally facing fossa on the atlantal neurapophysis bordered by a dorsally everted lateral margin (Yates and Kitching 2003): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	122	U	102			Vert.	Cerv.	
161	Width of axial intercentrum (Sereno 1999): **(0)** Less than width of axial centrum; **(1)** Greater than width of axial centrum.	Y	123					Vert.	Cerv.	
162	Position of axial prezygapophyses: **(0)** On the anterolateral surface of the neural arch; **(1)** Mounted on anteriorly projecting pedicels.	Y	124	U	113	P	111	Vert.	Cerv.	
163	Posterior margin of the axial postzygapophyses (Sereno 1999): **(0)** Overhang the axial centrum; **(1)** Are flush with the caudal face of the axial centrum.	Y	125	U	103	P	112	Vert.	Cerv.	
164	Length of the axial centrum: **(0)** Less than three times the height of the centrum; **(1)** At least three times the height of the centrum.	Y	126	U	104			Vert.	Cerv.	
165	Articular facet for the atlas in axial intercentrum (Gauthier 1986): (0) saddle-shaped, craniocaudally concave and lateromedially convex; (1) concave, with upturned lateral border					P	109	Vert.	Cerv.	
166	Axial prezygapophyses and postzygapophyses (Yates & Kitching 2003): (0) equidistant from the midline of the axis; (1) postzygapophyses set wider than the prezygapophyses.					P	110	Vert.	Cerv.	
167	Width of axial intercentrum (Sereno 1999): (0) Less than width of axial centrum; (1) Greater than width of axial centrum.	Y	123					Vert.	Cerv.	
168	Length of the anterior cervical centra (cervicals 3–5): **(0)** No more than the length of the axial centrum; **(1)** Greater than the length of the axial centrum.	Y	127			P	126	Vert.	Cerv.	
169	Dorsal excavation of the cervical parapophyses (Upchurch 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	129	U	107			Vert.	Cerv.	
170	Lateral compression of the anterior cervical vertebrae (Upchurch 1998): **(0)** Centra are no higher than they are wide; **(1)** Centra are approximately 1.25 times higher than wide.	Y	130	U	108	P	114	Vert.	Cerv.	
171	Relative elongation of the anterior cervical centra (cervicals 3–5) (modified from Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Lengths of the centra are less than 2.5 times the height of their anterior faces; **(1)** Lengths of the centra are 2.5-4 times the height of their anterior faces; **(2)** The length of at least cervical 4 or 5 exceeds 4 times the anterior centrum height.	Y	131	U	105	P	127	Vert.	Cerv.	
172	Ventral keels on cranial cervical centra (modified from Upchurch 1998): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	132	U	109	P	129	Vert.	Cerv.	
173	Height of the mid cervical neural arches: **(0)** No more than height of the posterior centrum face; **(1)** Greater than height of the posterior centrum face.	Y	133	U	10+111			Vert.	Cerv.	
174	Cervical epipophyses on the dorsal surface of the postzygapophyses: **(0)** Absent; **(1)** Present on at least some cervical vertebrae.	Y	134			P	119	Vert.	Cerv.	
175	Caudal ends of cranial, postaxial epipophyses: **(0)** With a free pointed tip; **(1)** Joined to the postzygapophysis along their entire length.	Y	135	U	115	P	122	Vert.	Cerv.	
176	Epipophyses overhanging the rear margin of the postzygapophyses (Sereno et al. 1993): **(0)** Absent; **(1)** Present in at least some postaxial cervical vertebrae.	Y	137	U	114	P	121	Vert.	Cerv.	
177	Shape of cervical rib shafts (Sereno 1999): **(0)** Short and posteroventrally directed; **(1)** Longer than the length of their centra and extending parallel to cervical column.	Y	140			P	131	Vert.	Cerv.	
178	Postzygodiapophyseal lamina in cervical neural arches 4–8 (Yates 2003b): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	142			P	116	Vert.	Cerv.	
179	Shape of anterior centrum face in cervical centra (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Concave; **(1)** Flat; **(2)** Convex.	Y	144	U	106	P	130	Vert.	Cerv.	
180	Neural spine transversely wide on posterior cervicals: (0) absent; (1) incipient; (2) markedly expanded.					P	115	Vert.	Cerv.	
181	Depression on anterior surface of pedicels of cervical neural arches: (0) absent or poorly defined; (1) small but well delimited; (2) deep.					P	117	Vert.	Cerv.	
182	Infrapostzygapophyseal constriction on cervicals: (0) absent; (1) incipient; (2) well developed					P	118	Vert.	Cerv.	
183	Epipophyses on caudal cervical vertebrae (6-9) (Gauthier 1986): (0) absent; (1) present.					P	120	Vert.	Cerv.	
184	Lateral depression-pleurocoels on cervical centra (Gauthier 1986): (0) slightly marked and simple; (1) well defined with sharp anterior edge; (2) well defined as a pleurocoel.					P	125	Vert.	Cerv.	
185	Centra of caudal cervical vertebrae (6-8) (Gauthier 1986): (0) subequal than those of cranial trunk vertebrae; (1) longer than those of cranial trunk vertebrae.					P	128	Vert.	Cerv.	
186	Length of middle to posterior cervical centra (cervicals 6–8): (0) No more than the length of the axial centrum; (1) Greater than the length of the axial centrum.	Y	128					Vert.	Cerv.	
187	Anterior spur-like projections on mid-cervical neural spines: (0) Absent; (1) Present.	Y	138					Vert.	Cerv.	
188	Shape of mid-cervical neural spines: **(0)** Less than twice as long as high; **(1)** At least twice as long as high.	Y	139					Vert.	Cerv.	
189	Position of the base of the cervical rib shaft (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Level with, or higher than the ventral margin of the cervical centrum; **(1)** Located below the ventral margin due to a ventrally extended parapophysis.	Y	141					Vert.	Cerv.	
190	Laminae of the cervical neural arches 4–8 (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Well-developed tall laminae; **(1)** Weakly developed low ridges.	Y	143					Vert.	Cerv.	
191	Oblique ridge dividing pleural fossa of cervical vertebrae (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	148					Vert.	Cerv.	
192	Ventral surface of the centra in the cervicodorsal transition (Rauhut 2003a): **(0)** Transversely rounded; **(1)** With longitudinal keels.	Y	145					Vert.	ervicodor	
193	Laterally expanded tables at the midlength of the dorsal surface of the neural spines (Yates and Kitching 2003) [Ordered]: **(0)** Absent in all vertebrae; **(1)** Present on the pectoral vertebrae; **(2)** Present on the pectoral and cervical vertebrae.	Y	149	U	25+12	P	136	Vert.	Dors.	
194	Lateral surfaces of the dorsal centra (Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** With at most vague, shallow depressions; **(1)** With deep fossae that approach the midline; **(2)** With invasive, sharp-rimmed pleurocoels.	Y	147	U	17+11	P	147	Vert.	Dors.	
195	Dorsal centra (Wilson and Sereno 1998) [Ordered]: **(0)** Entirely amphicoelous to amphiplatyan; **(1)** First two dorsals are opisthocoelous; **(2)** Cranial half of dorsal column is opisthocoelous.	Y	150			P	148	Vert.	Dors.	
196	Parapophyses of the dorsal column completely shift from the centrum to the neural arch (Langer 2004): **(0)** Anterior to the thirteenth presacral vertebra; **(1)** Posterior to the thirteenth presacral vertebra.	Y	154			P	146	Vert.	Dors.	
197	Orientation of the transverse processes of the dorsal vertebrae (Upchurch 1998): **(0)** Most horizontally directed; **(1)** All upwardly directed.	Y	155	U	121	P	137	Vert.	Dors.	
198	Hyposphenes in the dorsal vertebrae (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Present but less than the height of the neural canal; **(2)** Present and equal to the height of the neural canal.	Y	157	U	127	P	145	Vert.	Dors.	
199	Prezygodiapophyseal lamina and associated anterior triangular fossa (chonos) (Yates 2003b): **(0)** Present on all dorsals; **(1)** Absent in mid-dorsals.	Y	158	U	123	P	140	Vert.	Dors.	
200	Accessory lamina dividing posterior chonos from postzygapophysis: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	161	U	135			Vert.	Dors.	
201	Height of dorsal neural arches, from neurocentral suture to level of zygapophyseal facets: **(0)** Much less than height of the centrum; **(1)** Subequal to or greater than height of the centrum.	Y	164	U	119			Vert.	Dors.	
202	Form of anterior surface of neural arch (Bonaparte 1999): **(0)** Simple centroprezygapophyseal ridge; **(1)** Broad anteriorly facing surface bounded laterally by centroprezygapophyseal lamina.	Y	165	U	120			Vert.	Dors.	
203	Height of middle dorsal neural spines (modified from Bonaparte 1986b) [Ordered]: **(0)** Less than the length of the base; **(1)** Higher than the length of the base but less than 1.5 times the length of the base; **(2)** Greater than 1.5 times the length of the base.	Y	167	U	128	P	134	Vert.	Dors.	
204	Cross-sectional shape of dorsal neural spines (modified from Bonaparte 1986b): **(0)** Transversely compressed; **(1)** Broad and triangular; **(2)** Square-shaped in posterior vertebrae.	Y	169	U	129	P	135	Vert.	Dors.	
205	Spinodiapophyseal lamina on dorsal vertebrae (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present and separated from spinopostzygapophyseal lamina; **(2)** Present and joining spinopostzygapophyseal lamina to create a composite posterolateral spinal lamina.	Y	170	U	124	P	139	Vert.	Dors.	
206	Well-developed, sheet-like suprapostzygapophyseal laminae (Bonaparte 1986b): **(0)** Absent; **(1)** Present on at least the caudal dorsal vertebrae.	Y	171	U	134	P	142	Vert.	Dors.	
207	Cranial face of dorsal neural arch (Bonaparte 1986; Yates and Kitching 2003): (0) Flat or shallowly excavated; (1) Deeply excavated, forming a large cavity above the neural canal.			U	120	P	141	Vert.	Dors.	
208	Spinoprezygapophyseal laminae (Yates and Kitching 2003): (0) Absent; (1) Present.			u	131	p	143	Vert.	Dors.	
209	Spinoprezygapophyseal laminae: (0) Absent, or present as low ridges on caudal dorsal vertebrae only; (1) Present on all dorsals as thin laminae.			U	132	P	143	Vert.	Dors.	
210	Neural arch / vertebra height in dorsals (Bonaparte 1999) [Ordered]: (0) 0,5 or less; (1) between 0,6 and 0,75; (2) 0,8 or more					P	132	Vert.	Dors.	
211	Anteroposterior length of dorsal neural arch pedicels (Bonaparte 1999) [Ordered]: (0) 50% centrum height; (1) 75%-80% centrum height; (2) = or > 100% centrum height					P	133	Vert.	Dors.	
212	Hyposphene-hypantrum articulation in trunk vertebrae (Gauthier 1986): (0) Absent; (1) Present					P	144	Vert.	Dors.	

213	Centrodiapophyseal lamina system (Galton 1990, modified; Upchurch 1995): (0) Restricted to the dorsal vertebrae and caudal cervicals; (1) Found on all presacral vertebrae.			U	112			Vert.	Dors.
214	Length / height ratios for caudal dorsal centra (Galton and Upchurch 2004): (0) <1.0; (1) >1.0.			U	116			Vert.	Dors.
215	Laminae (prezygodiapophyseal) linking the prezygapophyses to the transverse processes on caudal dorsal vertebrae (modified after Bonaparte 1986 and Yates and Kitching 2003; Galton and Upchurch 2004): (0) Present; (1) Absent.			U	122			Vert.	Dors.
216	Composite lateral laminae on dorsal neural spines (Yates and Kitching 2003): (0) Absent; (1) Present.			U	130			Vert.	Dors.
217	Laminae bounding triangular infradiapophyseal fossae on dorsal neural arches (Wilson 1999): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	152					Vert.	Dors.
218	Location of parapophysis in first two dorsals: **(0)** At the anterior end of the centrum; **(1)** Located at the mid-length of the centrum, within the middle chonos.	Y	153					Vert.	Dors.
219	Contribution of the paradiapophyseal lamina to the margin of the anterior chonos in mid-dorsal vertebrae: **(0)** Present; **(1)** Prevented by high placement of parapophysis.	Y	156					Vert.	Dors.
220	Anterior centroparapophyseal lamina in dorsal vertebrae (Wilson 2002): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	159					Vert.	Dors.
221	Prezygoparapophyseal lamina in dorsal vertebrae: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	160					Vert.	Dors.
222	Shape of posterior dorsal neural canal (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Subcircular; **(1)** Slit-shaped.	Y	166					Vert.	Dors.
223	Shape of anterior dorsal neural spines: **(0)** Lateral margins parallel in anterior view; **(1)** Transversely expanding towards dorsal end.	Y	168					Vert.	Dors.
224	Shape of the spinopostzygapophyseal lamina in middle and posterior dorsal vertebrae (Wilson 2002): **(0)** Singular; **(1)** Bifurcated at its distal end.	Y	172					Vert.	Dors.
225	Shape of posterior margin of middle dorsal neural spines in lateral view (Yates 2003c): **(0)** Approximately straight; **(1)** Concave with a projecting posterodorsal corner.	Y	173					Vert.	Dors.
226	Transversely expanded plate-like summits of posterior dorsal neural spines (Novas 1993): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	174					Vert.	Dors.
227	Well-developed spinopostzygapophyseal laminae (modified after Yates and Kitching 2003 and Galton and Upchurch 2004): (0) Absent; (1) Present on at least the caudal dorsal vertebrae.			U	133			Vert.	Dors.
228	Last presacral rib: **(0)** Free; **(1)** Fused to vertebra.	Y	175	U	137	P	149	Vert.	Dors.
229	Sacral rib much narrower than the transverse process of the first primordial sacral vertebra (and dorsosacral if present) in dorsal view (Yates and Kitching 2003): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	176	U	143	P	152	Vert.	Sacr.
230	Number of dorsosacral vertebrae (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** None; **(1)** One; **(2)** Two.	Y	177	U	139	P	151	Vert.	Sacr.
231	Caudosacral vertebra (Galton and Upchurch 2004): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	178	U	138	P	150	Vert.	Sacr.
232	Sacral ribs contributing to the rim of the acetabulum (Wilson 2002): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	181	U	142			Vert.	Sacr.
233	Posterior and anterior expansion of the transverse processes of the first and second primordial sacral vertebrae, respectively, partly roofing the intercostal space (Langer 2004): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	182			P	153	Vert.	Sacr.
234	Sacricostal yoke (distal ends of sacral ribs fuse together) (modified after Wilson and Sereno 1998): (0) Absent; (1) Present.			U	141	P	156	Vert.	Sacr.
235	Ribs of the two primordial sacrals (Langer 2004): (0) Cover the entire medial surface of the iliac alae; (1) Shorter than the iliac alae					P	155	Vert.	Sacr.
236	Sacral number (Upchurch 1998): (0) Four or fewer; (1) Five or more.			U	140			Vert.	Sacr.
237	Number of vertebrae between cervicodorsal transition and primordial sacral vertebrae (modified from Wilson and Sereno 1998): **(0)** 15-16; **(1)** No more than 14.	Y	146					Vert.	Sacr.
238	Shape of the iliac articular facets of the first primordial sacral rib: **(0)** Singular; **(1)** Divided into dorsal and ventral facets separated by a non-articulating gap.	Y	179					Vert.	Sacr.
239	Depth of the iliac articular surface of the primordial sacrals (modified from Novas 1992): **(0)** Less than 0.75 of the depth of the ilium; **(1)** Greater than 0.75 of the depth of the ilium.	Y	180					Vert.	Sacr.
240	Length of first caudal centrum (Yates 2003b): **(0)** Greater than its height; **(1)** Less than its height.	Y	183	U	144	P	160	Vert.	Caud.
241	Length of base of the proximal caudal neural spines (Gauthier 1986): **(0)** Less than half the length of the neural arch; **(1)** Greater than half the length of the neural arch.	Y	184	U	148	P	157	Vert.	Caud.
242	Position of postzygapophyses in proximal caudal vertebrae (Yates 2003b): **(0)** Protruding with an interpostzygapophyseal notch visible in dorsal view; **(1)** Placed on either side of the caudal end of the base of the neural spine without any interpostzygapophyseal notch.	Y	185	U	149	P	158	Vert.	Caud.
243	A hyposphenal ridge on caudal vertebrae (Upchurch 1995): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	186	U	147	P	159	Vert.	Caud.
244	Longitudinal ventral sulcus on proximal and middle caudal vertebrae (modified from Upchurch 1995): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	190	U	146	P	162	Vert.	Caud.
245	Length of midcaudal centra (Yates 2003b): **(0)** Greater than twice the height of their anterior faces; **(1)** Less than twice the height of their anterior faces.	Y	191	U	145	P	161	Vert.	Caud.
246	Length of the longest chevron (modified from Yates 2003b): **(0)** Less than twice the length of the preceding centrum; **(1)** Greater than twice the length of the preceding centrum.	Y	195	U	153	P	163	Vert.	Caud.
247	Anteroventral process on distal chevrons (Upchurch 1995): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	196	U	151			Vert.	Caud.
248	Mid-caudal chevrons with a ventral slit (Upchurch 1995): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	197	U	152			Vert.	Caud.
249	Disappearance of caudal ribs occurs (Upchurch 1998): (0) On caudal 20 or more distally; (1) On caudals 14-16 or more cranially.			U	150			Vert.	Caud.
250	Depth of the bases of the proximal caudal transverse processes (Upchurch 1998): **(0)** Shallow, restricted to the neural arches; **(1)** Deep, extending from the centrum to the neural arch.	Y	187					Vert.	Caud.
251	Position of last caudal vertebra with a protruding transverse process (Wilson 2002): **(0)** Distal to caudal 16; **(1)** Proximal to caudal 16.	Y	188					Vert.	Caud.
252	Orientation of posterior margin of proximal caudal neural spines (Novas 1992): **(0)** Sloping posterodorsally; **(1)** Vertical.	Y	189					Vert.	Caud.
253	Cross-sectional shape of the distal caudal centra: **(0)** Oval with rounded lateral and ventral sides; **(1)** Square-shaped with flattened lateral and ventral sides.	Y	192					Vert.	Caud.
254	Length of distal caudal prezygapophyses (Gauthier 1986): **(0)** Short, not overlapping the preceding centrum by more than a quarter; **(1)** Long and overlapping the preceding centrum by more than a quarter.	Y	193					Vert.	Caud.
255	Longitudinal ridge on the dorsal surface of the sternal plate (Upchurch 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	198	U	154	P	164	Ant. M.	Girdle
256	Craniocaudal length of the acromion process of the scapula (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Less than 1.5 times the minimum width of the scapula blade; **(1)** Greater than 1.5 times the minimum width of the scapula blade.	Y	199	U	155	P	167	Ant. M.	Girdle
257	Minimum width of the scapula (Gauthier 1986): **(0)** Less than 20 per cent of its length; **(1)** Greater than 20 per cent of its length.	Y	200	U	156	P	166	Ant. M.	Girdle
258	Caudal margin of the acromion process of the scapula (modified from Novas 1992): **(0)** Rises from the blade at angle that is less than 65 degrees from the long axis of the scapula, as its steepest point; **(1)** Rises from the blade at angle that is greater than 65 degrees from the long axis of the scapula, as its steepest point.	Y	201	U	158	P	168	Ant. M.	Girdle
259	Width of dorsal expansion of the scapula (Pol and Powell 2007): **(0)** Less than the width of the ventral end of the scapula; **(1)** Equal to the width of the ventral end of the scapula.	Y	202			P	165	Ant. M.	Girdle
260	Scapular blade in lateral view (Yates and Kitching 2003): (0) With strap-shaped midsection that has straight, subparallel margins; (1) Waisted with curved margins.			U	157			Ant. M.	Girdle
261	Flat caudoventrally facing surface on the coracoid between glenoid and coracoid tubercle (Yates and Kitching 2003): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	203	U	159			Ant. M.	Girdle
262	Coracoid tubercle (modified from Pérez-Moreno et al. 1994): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	204	U	160	P	169	Ant. M.	Girdle
263	Forelimb / hindlimb length ratio (McIntosh 1990; Upchurch 1994): (0) <0.60; (1) 0.60 or more.			U	161			Ant. M.	Arm
264	Forelimb / hindlimb length ratio (Gauthier 1986; McIntosh 1990; Upchurch 1994): (0) <0.75; (1) 0.75 or more.			U	162			Ant. M.	Arm
265	Length of the humerus (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Less than 55 per cent of the length of the femur; **(1)** 55-65 per cent of the length of the femur; **(2)** 65-70 per cent of the length of the femur; **(3)** More than 70 per cent of the length of the femur.	Y	205	U	168+169+170	P	170	Ant. M.	Arm
266	Length of the deltopectoral crest of the humerus (modified from Sereno et al. 1993) [Ordered]: **(0)** Less than 30 per cent of the length of the humerus; **(1)** 30-50 per cent of the length of the humerus; **(2)** Greater than 50 per cent of the length of the humerus.	Y	207	U	164	P	171	Ant. M.	Arm
267	Shape of the anterolateral margin of the deltopectoral crest of the humerus (Yates 2003b): **(0)** Straight; **(1)** Strongly sinuous.	Y	208	U	167	P	172	Ant. M.	Arm
268	Well-defined fossa on the distal flexor surface of the humerus (Yates and Kitching 2003): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	210	U	171	P	176	Ant. M.	Arm
269	Transverse width of the distal humerus (Langer 2004): **(0)** Less than 33 per cent of the length of the humerus; **(1)** Greater than 33 per cent of the length of the humerus.	Y	211	U	172	P	175	Ant. M.	Arm
270	Deltopectoral crest (Sereno 1999a): (0) Slants at 45-60 degrees to the transverse axis of the distal condyles; (1) Is perpendicular to the transverse axis of the distal condyles.			U	163	P	173	Ant. M.	Arm
271	Deltopectoral crest (Wilson and Sereno 1998): (0) Prominent; (1) Reduced to a low ridge.			U	166	P	174	Ant. M.	Arm
272	Deltopectoral crest (Gauffre 1996): (0) Visible in caudal view (because the crest projects laterally beyond the rest of the shaft); (1) Not visible in caudal view.			U	165			Ant. M.	Arm
273	Rugose pit centrally located on the lateral surface of the deltopectoral crest: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	209					Ant. M.	Arm
274	Shape of the entepicondyle of the distal humerus: **(0)** Rounded process; **(1)** With a flat distomedially facing surface bounded by a sharp proximal margin.	Y	212					Ant. M.	Arm
275	Length of the radius (Langer 2004): **(0)** Greater than 80 per cent of the humerus; **(1)** Less than 80 per cent of the humerus.	Y	213	U	176	P	180	Ant. M.	Arm
276	Distal condyle of radius (Wilson and Sereno 1998): (0) Subcircular or oval in outline; (1) Subrectangular with a flattened caudal margin for articulation with the ulna.			U	177	P	181	Ant. M.	Arm
277	Olecranon process on proximal ulna (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	215	U	174	P	178	Ant. M.	Arm
278	Proximal end of ulna (Wilson and Sereno 1998; Yates and Kitching 2003): (0) Subtriangular in outline and lacks a groove fro the radius; (1) Triradiate because of a deep groove for reception of the radius.			U	173	P	177	Ant. M.	Arm
279	Ratio of the lengths of the craniomedial and craniolateral processes of the proximal end of the ulna (modified after Yates and Kitching 2003): (0) c. 1.0; (1) >1.0.			U	175	P	179	Ant. M.	Arm
280	Deep radial fossa, bounded by an anterolateral process, on proximal ulna (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	214					Ant. M.	Arm
281	Maximum linear dimensions of the ulnare and radiale (Yates 2003b): **(0)** Exceed that of at least one of the first three distal carpals; **(1)** Are less than any of the distal carpals.	Y	216	U	179	P	182	Ant. M.	Manus
282	Transverse width of the first distal carpal (Sereno 1999): **(0)** Less than 120 per cent of the transverse width of the second distal carpal; **(1)** Greater than 120 per cent of the transverse width of the second distal carpal.	Y	217			P	184	Ant. M.	Manus
283	Lateral end of first distal carpal (Yates 2003b): **(0)** Abuts second distal carpal; **(1)** Overlaps second distal carpal.	Y	219	U	181			Ant. M.	Manus
284	Second distal carpal (Yates and Kitching 2003): **(0)** Does completely cover the proximal end of the second metacarpal; **(1)** Does not completely cover the proximal end of the second metacarpal.	Y	220	U	183			Ant. M.	Manus
285	First distal carpal (modified after Sereno 1989): (0) Narrower transversely than metacarpal I; (1) Subequal to, or greater than, the transverse width of metacarpal I.			U	180	P	183	Ant. M.	Manus
286	Proximal carpals (Gauthier 1986): (0) Present as ossifications; (1) Absent or fail to ossify.			U	178			Ant. M.	Manus
287	Ossification of the fifth distal carpal: **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	221					Ant. M.	Manus

288	Length of the manus (modified from Sereno et al. 1993) [Ordered]: **(0)** Less than 38 per cent of the humerus + radius; **(1)** 38-45 per cent of the humerus + radius; **(2)** Greater than 45 per cent of the humerus + radius.	Y	222	U	84+185			Ant. M.	Manus
289	Proximal width of first metacarpal (modified from Gauthier 1986): **(0)** Less than the proximal width of the second metacarpal; **(1)** Greater than the proximal width of the second metacarpal.	Y	224	U	186	P	188	Ant. M.	Manus
290	Proximal end of first metacarpal (Sereno 1999): **(0)** Flush with other metacarpals; **(1)** Inset into the carpus.	Y	226	U	182	P	186	Ant. M.	Manus
291	Shape of the first metacarpal (modified from Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Proximal width less than 65 per cent of its length; **(1)** Proximal width 65-80 per cent of its length; **(2)** Proximal width 80-100 per cent of its length; **(3)** Proximal width greater than 100 per cent of its length.	Y	227	U	187+188+189	P	187	Ant. M.	Manus
292	Strong asymetry in the lateral and medial distal condyles of the first metacarpal (Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	228	U	190	P	189	Ant. M.	Manus
293	Deep distal extensor pits on the second and third metacarpals (Novas 1993): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	229	U	191	P	191	Ant. M.	Manus
294	Shape of the fifth metacarpal (Yates 2003b): **(0)** Longer than wide at the proximal end with a flat proximal surface; **(1)** Close to as wide as it is long with a strongly convex proximal articulation surface.	Y	231	U	192	P	194	Ant. M.	Manus
295	Length of the fifth metacarpal (Upchurch 1998): **(0)** Less than 75 per cent of the length of the third metacarpal; **(1)** Greater than 75 per cent of the length of the third metacarpal.	Y	232	U	193			Ant. M.	Manus
296	Length of manual digit one (Yates 2003b): **(0)** Less than the length of manual digit two; **(1)** Greater than the length of manual digit two.	Y	233	U	197			Ant. M.	Manus
297	Ventrolateral twisting of the transverse axis of the distal end of the first phalanx of manual digit one relative to its proximal end (Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Present but much less than 60 degrees; **(2)** 60 degrees.	Y	234	U	95+19	P	196	Ant. M.	Manus
298	Length of the first phalanx of manual digit one (Gauthier 1986): **(0)** Less than the length of the first metacarpal; **(1)** Greater than the length of the first metacarpal.	Y	235			P	195	Ant. M.	Manus
299	Shape of the proximal articular surface of the first phalanx of manual digit one (modified from Sereno 1999): **(0)** Rounded; **(1)** With an embayment on the medial side.	Y	236	U	194	P	197	Ant. M.	Manus
300	Shape of non-terminal phalanges of manual digits two and three (Yates 2003b): **(0)** Longer than wide; **(1)** As long as wide.	Y	240	U	201	P	201	Ant. M.	Manus
301	Shape of the unguals of manual digits two and three (Sereno et al. 1993): **(0)** Straight; **(1)** Strongly curved with tips projecting well below flexor margin of proximal articular surface.	Y	241			P	199	Ant. M.	Manus
302	Length of the ungual of manual digit two (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Greater than the length of the ungual of manual digit one; **(1)** 75-100 per cent of the ungual of manual digit one; **(2)** Less than 75 per cent of the ungual of manual digit one; **(3)** The ungual of manual digit two is absent.	Y	242	U	198+199+200	P	198	Ant. M.	Manus
303	Phalangeal formula of manual digits four and five (Gauthier 1986): **(0)** Greater than 2-0; **(1)** Less than 2-0.	Y	244	U	202			Ant. M.	Manus
304	Metacarpal II respect to III (Gauthier 1986): (0) Shorter or subequal; (1) Longer.					P	190	Ant. M.	Manus
305	Shaft of metacarpal IV respect to that of metacarpals I-III (Langer 2004): (0) About the same width; (1) Significantly narrower					P	192	Ant. M.	Manus
306	Proximal portions of metacarpals IV and V (Gauthier 1986): (0) Set lateral to metacarpals III and IV respectively; (1) Set at the palmar surfaces of metacarpals III and IV respectively.					P	193	Ant. M.	Manus
307	Manual phalanx II.2 respect to phalanx II.1, indicating the elongation of the penultimate phalanges in the manus (Gauthier 1986): (0) Shorter than phalanx 1; (1) Longer than phalanx 1.					P	200	Ant. M.	Manus
308	Manual digit V (Langer 2004): (0) Possesses phalanges; (1) Lacks phalanges.					P	202	Ant. M.	Manus
309	Shape of metacarpus (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Flattened to gently curved and spreading; **(1)** Colonnade of subparallel metacarpals tightly curved into a U-shape.	Y	223					Ant. M.	Manus
310	Minimum transverse shaft width of first metacarpal: **(0)** Less than twice the minimum transverse shaft width of second metacarpal; **(1)** Greater than twice the minimum transverse shaft width of second metacarpal.	Y	225					Ant. M.	Manus
311	Shape of the distal ends of second and third metacarpals: **(0)** Subrectangular in distal view; **(1)** Trapezoidal with flexor rims of distal collateral ligament pits flaring beyond extensor rims.	Y	230					Ant. M.	Manus
312	Shape of the first phalanx of manual digit one (Wilson 2002): **(0)** Elongate and subcylindrical; **(1)** Strongly proximodistally compressed and wedge-shaped.	Y	237					Ant. M.	Manus
313	Length of the penultimate phalanx of manual digit two (Rauhut 2003a): **(0)** Less than the length of the first phalanx; **(1)** Greater than the length of the first phalanx.	Y	238					Ant. M.	Manus
314	Length of the penultimate phalanx of manual digit three (Rauhut 2003a): **(0)** Less than the length of the third metacarpal; **(1)** Greater than the length of the third metacarpal.	Y	239					Ant. M.	Manus
315	Phalangeal formula of manual digits two and three (modified from Wilson and Sereno 1998): **(0)** Three and four, respectively; **(1)** With at least one phalanx missing from each digit.	Y	243					Ant. M.	Manus
316	Pelvis (Novas 1996): (0) Propubic; (1) Opisthopubic.					P	227	Post. M.	Girdle
317	Strongly convex dorsal margin of the ilium (Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	245	U	212	P	203	Post. M.	Girdle
318	Dorsal margin of ilium in lateral view (Gauffre 1996; Van Heerden and Galton 1997): (0) Smoothly convex (mildly or strongly) in lateral view; (1) Has a step-like sigmoid profile in lateral view.			U	211	P	204	Post. M.	Girdle
319	Concave area on the lateral surface of the ilium (Gauffre 1996): (0) Extends ventrally to a point close to the acetabular margin; (1) Restricted to the dorsal half of the blade.			U	210			Post. M.	Girdle
320	Shape of the preacetabular process (modified from Sereno 1999): **(0)** Blunt and rectangular; **(1)** With a pointed, projecting craniventral corner and a rounded dorsum.	Y	247			P	207	Post. M.	Girdle
321	Cranial extent of preacetabular process of ilium (Yates 2003b): **(0)** Does not project further forward than cranial end of the pubic peduncle; **(1)** Does project further forward than cranial end of the pubic peduncle.	Y	246	U	204	P	206	Post. M.	Girdle
322	Depth of the preacetabular process of the ilium (modified from Gauthier 1986): **(0)** Much less than the depth of the ilium above the acetabulum; **(1)** Subequal to the depth of the ilium above the acetabulum.	Y	248	U	206	P	208	Post. M.	Girdle
323	Length of preacetabular process of the ilium: **(0)** Less than twice its depth; **(1)** Greater than twice its depth.	Y	249	U	207	P	209	Post. M.	Girdle
324	Area between the cranial process of the ilium and the pubic peduncle (Gauffre 1996): (0) Gently curved in lateral view; (1) Acute in lateral view.			U	208			Post. M.	Girdle
325	Length of the pubic peduncle of the ilium (Sereno 1999): **(0)** Less than twice the craniocaudal width of its distal end; **(1)** Greater than twice the craniocaudal width of its distal end.	Y	252	U	213	P	217	Post. M.	Girdle
326	Buttress between preacetabular process and the supraacetabular crest of the ilium (Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	250			P	205	Post. M.	Girdle
327	Supracetabular crest: (0) Weakly developed; (1) Well developed					P	212	Post. M.	Girdle
328	Supracetabular crest of the ilium at its widest point (Yates 2003): (0) Halfway between the pubic and ischial contacts; (1) Above the base of the pubic peduncle					P	213	Post. M.	Girdle
329	Medial wall of acetabulum (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Fully closing acetabulum with a triangular ventral process between the pubic and ischial peduncles; **(1)** Partially open acetabulum with a straight ventral margin between the peduncles; **(2)** Partially open acetabulum with a concave ventral margin between the peduncles; **(3)** Fully open acetabulum with medial ventral margin closely approximating lateral rim of acetabulum.	Y	251	U	209	P	210	Post. M.	Girdle
330	Acetabular fossa proportions (Yates 2003): (0) longer than tall; (1) taller than long.					P	211	Post. M.	Girdle
331	Length of the ischial peduncle of the ilium (Upchurch et al. 2004) [Ordered]: **(0)** Similar to pubic peduncle; **(1)** Much shorter than pubic peduncle; **(2)** Virtually absent so that the chord connecting the distal end of the pubic pendunclе with the ischial articular surface contacts the postacetabular process.	Y	254	U	214	P	219	Post. M.	Girdle
332	Caudally projecting heel at the distal end of the ischial peduncle (Yates 2003c): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	253	U	215	P	218	Post. M.	Girdle
333	Length of the postacetabular process of the ilium [Unordered]: **(0)** Between 40 and 100 per cent of the distance between the pubic and ischial penduncles; **(1)** Less than 40 per cent of the distance between the pubic and ischial penduncles; **(2)** More than 100 per cent of the distance between the pubic and ischial penduncles.	Y	255	U	216	P	214	Post. M.	Girdle
334	Shape of the caudal margin of the postacetabular process of the ilium (Yates 2003c) [Unordered]: **(0)** Rounded to bluntly pointed; **(1)** Square ended; **(2)** With a pointed ventral corner and a rounded caudodorsal margin.	Y	258	U	218	P	215	Post. M.	Girdle
335	Shape of the caudal margin of the postacetabular process of the ilium (Yates 2003c) [Unordered]: **(0)** Rounded to bluntly pointed; **(1)** Square ended; **(2)** With a pointed ventral corner and a rounded caudodorsal margin.	Y	258	U	218	P	215	Post. M.	Girdle
336	Well developed brevis fossa with sharp margins on the ventral surface of the postacetabular process of the ilium (Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	256	U	217	P	216	Post. M.	Girdle
337	Width of the conjoined pubes (Cooper 1984): **(0)** Greater than 75 per cent of their length; **(1)** Less than 75 per cent of their length.	Y	259	U	226	P	232	Post. M.	Girdle
338	Pubic tubercle on the lateral surface of the proximal pubis (Yates 2003b): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	260	U	225	P	229	Post. M.	Girdle
339	Minimum transverse width of the pubic apron: **(0)** Much more than 40 per cent of the width across the iliac peduncles of the ilium; **(1)** Less than 40 per cent of the width across the iliac peduncles of the ilium.	Y	262	U	227	P	233	Post. M.	Girdle
340	Position of the obturator foramen of the pubis (Galton and Upchurch 2004): **(0)** At least partially occluded by the iliac pedicel in anterior view; **(1)** Completely visible in anterior view.	Y	263	U	223			Post. M.	Girdle
341	Proximal anterior profile of pubis: **(0)** Anterior margin of pubic apron smoothly confluent with anterior margin of iliac pedicel; **(1)** Iliac pedicel set anterior to the pubic apron creating a prominent inflection in the proximal anterior profile of the pubis.	Y	261					Post. M.	Girdle
342	Lateral margins of the pubic apron in anterior view (Yates and Kitching 2003): **(0)** Straight; **(1)** Concave.	Y	264	U	220	P	231	Post. M.	Girdle
343	Orientation of the entire blades of the pubic apron (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Transverse; **(1)** Twisted posteromedially.	Y	266			P	234	Post. M.	Girdle
344	Craniocaudal expansion of the distal pubis (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Less than 15 per cent of the length of the pubis; **(2)** Greater than 15 per cent of the length of the pubis.	Y	267	U	228			Post. M.	Girdle
345	Pubic acetabular margin (Galton and Upchurch 2004): (0) Approximately subequal in length to the ischial acetabular margin; (1) Approximately half the length of the ischial acetabular margin.			U	219			Post. M.	Girdle
346	Pubic obturator foramen (modified after Gauffre 1996; Benton et al. 2000): (0) Absent or very small; (1) Large, at least 50 per cent of acetabulum diameter.			U	222			Post. M.	Girdle
347	Middle and distal portions of the pubis (Cooper 1984; Upchurch 1995, modified; Yates and Kitching 2003): (0) Form a transverse sheet of bone that is twisted with respect to the proximal end; (1) Lies in approximately the same plane as the proximal end.			U	224			Post. M.	Girdle
348	Notch separating posteroventral end of the ischial obturator plate from the ischial shaft (Rauhut 2003a): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	268	U	229	P	221	Post. M.	Girdle
349	Elongate interischial fenestra (Yates 2003c): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	269	U	230	P	222	Post. M.	Girdle
350	Length of ischium (Salgado et al. 1997): **(0)** Less than that of the pubis; **(1)** Greater than that of the pubis.	Y	272	U	221	P	226	Post. M.	Girdle
351	Shape of the transverse section of the ischial shaft (Sereno 1999): **(0)** Ovoid to subrectangular; **(1)** Triangular.	Y	274			P	223	Post. M.	Girdle
352	Orientation of the long axes of the transverse section of the distal ischia (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Meet at an angle; **(1)** Are coplanar.	Y	275	U	231	P	224	Post. M.	Girdle
353	Distal ischial expansion (Holtz 1994): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	277			P	225	Post. M.	Girdle
354	Ischiadic plate extension (Novas 1992): (0) Extended for more than half the length; (1) Restricted to its proximal third.					P	220	Post. M.	Girdle
355	Distal end of ischium (modified after Berman and McIntosh 1978, McIntosh 1990 and Upchurch 1995, 1998): (0) Only slightly expanded relative to the rest of the shaft; (1) Strongly expanded dorsoventrally (so that the thickness of the shaft appears to have doubled at the distal end in lateral view).			U	232			Post. M.	Girdle
356	Distal end of ischium (Wilson and Sereno 1998; Yates and Kitching 2003): (0) Maximum thickness is less than three times the minimum thickness; (1) Maximum thickness is at least three times the minimum thickness.			U	233			Post. M.	Girdle
357	Outline of the distal end of ischium (Sereno 1989; Wilson and Sereno 1998; Yates and Kitching 2003): (0) Rounded or flattened; (1) Subtriangular.			U	234			Post. M.	Girdle
358	Longitudinal dorsolateral sulcus on proximal ischium (Yates 2003b): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	270					Post. M.	Girdle
359	Ischial component of acetabular rim (Galton and Upchurch 2004): **(0)** Larger than the pubic component; **(1)** Equal to the pubic component.	Y	273					Post. M.	Girdle
360	Depth of the transverse section of the ischial shaft (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Much less than the transverse width of the section; **(1)** At least as great as the transverse width of the section.	Y	276					Post. M.	Girdle
361	Transverse width of the conjoined distal ischial expansions (Yates 2003b): **(0)** Greater than their sagittal depth; **(1)** Less than their sagittal depth.	Y	278					Post. M.	Girdle

362	Length of the hindlimb (Gauthier 1986): **(0)** Greater than the length of the trunk; **(1)** Less than the length of the trunk.	Y	279	U	136			Post. M.	Leg
363	Hindlimb / trunk length ratio (Galton 1971, 1990; Benton et al. 2000; Yates and Kitching 2003): (0) 1.0 or lower; (1) >1.0.			U	136			Post. M.	Leg
364	Shape of femoral head: **(0)** Roughly rectangular in profile with a sharp medial distal corner; **(1)** Roughly hemispherical with no sharp medial distal corner.	Y	283					Post. M.	Leg
365	Femoral head (Galton and Upchurch 2004): (0) Projects medially or ventromedially; (1) Projects dorsomedially.			U	244			Post. M.	Leg
366	Proximal end of femur in cranial or caudal view (modified after Van Heerden and Galton 1997): (0) Merges smoothly with the lateral margin of the shaft; (1) Meets the lateral margin at an abrupt angle (approximately 90 degrees).			U	245			Post. M.	Leg
367	Femoral shaft (Galton 1985d; Gauthier 1986): (0) Has a sigmoid curve; (1) Straight (in cranial or caudal view).			U	246	P	236	Post. M.	Leg
368	The cranial face of the femur in lateral view (modified after Gauffre 1996; Yates and Kitching 2003): (0) Convex; (1) Straight.			U	247	P	237	Post. M.	Leg
369	Angle between the long axis of the femoral head and the transverse axis of the distal femur (Carrano 2000): **(0)** About 30 degrees; **(1)** Close to 0 degrees.	Y	282	U	249			Post. M.	Leg
370	Shape of the cross-section of the mid-shaft of the femur (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Subcircular; **(1)** Strongly elliptical with the long axis orientated mediolaterally.	Y	281	U	248	P	238	Post. M.	Leg
371	Lesser trochanter on the femur (McIntosh 1990; Gauffre 1996; Upchurch 1998; Yates and Kitching 2003): (0) Well developed; (1) Absent or greatly reduced			U	237	P	239	Post. M.	Leg
372	Shape of the lesser trochanter (modified from Gauthier 1986) [Unordered]: **(0)** Small rounded tubercle; **(1)** Proximodistally orientated, elongate ridge; **(2)** Absent.	Y	285	U	238	P	240	Post. M.	Leg
373	Projection of the lesser trochanter: **(0)** Just a scar upon the femoral surface; **(1)** A raised process.	Y	287	U	237	P	239	Post. M.	Leg
374	Position of proximal tip of lesser trochanter (Galton and Upchurch 2004): **(0)** Level with the femoral head; **(1)** Distal to the femoral head.	Y	286	U	235			Post. M.	Leg
375	Position of the lesser trochanter: **(0)** Near the centre of the anterior face of the femoral shaft in anterior view; **(1)** Close to the lateral margin of the femoral shaft in anterior view.	Y	290					Post. M.	Leg
376	Visibility of the lesser trochanter in posterior view (Galton and Upchurch 2004): **(0)** Not visible; **(1)** Visible.	Y	291	U	236			Post. M.	Leg
377	Transverse ridge extending laterally from the lesser trochanter (Rowe 1989): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	288			P	243	Post. M.	Leg
378	Height of the fourth trochanter (Gauthier 1986): **(0)** Tall crest; **(1)** Low rugose ridge.	Y	292	U	240	P	245	Post. M.	Leg
379	Symmetry of the profile of the fourth trochanter of the femur (Langer 2004): **(0)** Subsymmetrical without a sharp distal corner; **(1)** Asymmetrical with a steeper distal slope than the proximal slope and a distinct distal corner; **(2)** .	Y	294	U	242	P	247	Post. M.	Leg
380	Shape of the profile of the fourth trochanter of the femur: **(0)** Rounded; **(1)** Subrectangular.	Y	295					Post. M.	Leg
381	Position of the fourth trochanter along the length of the femur (Galton 1990): **(0)** In the proximal half; **(1)** Straddling the midpoint.	Y	293	U	241	P	246	Post. M.	Leg
382	Position of fourth trochanter along the mediolateral axis of the femur (Galton 1990): **(0)** Centrally located; **(1)** On the medial margin.	Y	296	U	243	P	248	Post. M.	Leg
383	Extensor depression on anterior surface of the distal end of the femur (Molnar et al. 1990): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	297	U	252	P	249	Post. M.	Leg
384	Size of the medial condyle of the distal femur (modified from Wilson 2002): **(0)** Subequal to the fibular + lateral condyles; **(1)** Larger than the fibular + lateral condyles.	Y	298					Post. M.	Leg
385	Tibia : femur length ratio (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Greater than 1.0; **(1)** Between 0.6 and 1.0; **(2)** Less than 0.6.	Y	299	U	!50+251			Post. M.	Leg
386	Orientation of cnemial crest (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Projects anteriorly to anterolaterally; **(1)** Projecting laterally.	Y	300	U	253	P	252	Post. M.	Leg
387	Transverse width of the distal tibia (Gauthier 1986): **(0)** Subequal to its craniocaudal length; **(1)** Greater than its craniocaudal length.	Y	306	U	255			Post. M.	Leg
388	Shape of the anteromedial corner of the distal articular surface of the tibia (Langer 2004): **(0)** Forming a right angle; **(1)** Forming an acute angle.	Y	310			P	254	Post. M.	Leg
389	Position of the lateral margin of descending caudoventral process of the distal end of the tibia (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Protrudes laterally at least as far as the craniolateral corner of the distal tibia; **(1)** Set well back from the craniolateral corner of the distal tibia.	Y	311			P	257	Post. M.	Leg
390	Lateral condyle of tibia (Yates and Kitching 2003): (0) set on the center of its mediproximal corner; (1) level with the medial condyle at the caudal border of the bone					P	250	Post. M.	Leg
391	Distal end of tibia (Novas 1996) [Ordered]: (0) Anteroposteriorly elongated; (1) Subquadrangular; (2) Transversely elongated.					P	253	Post. M.	Leg
392	Caudomedial notch in distal tibia (with respective bump in the proximal astragalus) (Langer 2004): (0) Absent; (1) Present.					P	256	Post. M.	Leg
393	Medial malleolus of the tibia (modified after Wilson and Sereno 1998; Yates and Kitching 2003): (0) Extends caudoventrally to cover the astragalus in caudal view; (1) Reduced, exposing the posterior fossa of the astragalus in caudal view.			U	254			Post. M.	Leg
394	Paramarginal ridge on lateral surface of cnemial crest: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	301					Post. M.	Leg
395	Position of the tallest point of the cnemial crest: **(0)** Close to the proximal end of the crest; **(1)** About half-way along the length of the crest, creating an anterodorsally sloping proximal margin of the crest.	Y	302					Post. M.	Leg
396	Position of the posterior end of the fibular condyle on the proximal articular surface tibia: **(0)** Anterior to the posterior margin of proximal articular surface; **(1)** Level with the posterior margin of proximal articular surface.	Y	304					Post. M.	Leg
397	Shape of the proximal articular surface of the tibia (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Ovoid, anteroposteriorly longer than transversely wide; **(1)** Subcircular and as wide transversely as anteroposteriorly long.	Y	305					Post. M.	Leg
398	Anteroposterior width of the lateral side of the distal articular surface of the tibia: **(0)** As wide as the anteroposterior width of the medial side; **(1)** Narrower than the anteroposterior width of the medial side.	Y	307					Post. M.	Leg
399	Relationship of the posterolateral process of the distal end of the tibia with the fibula: **(0)** Not flaring laterally and not making significant contact with the fibula; **(1)** Flaring laterally and backing the fibula.	Y	308					Post. M.	Leg
400	A triangular rugose area on the medial side of the fibula (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	312	U	256	P	258	Post. M.	Leg
401	Transverse width of the midshaft of the fibula (Langer 2004) [Ordered]: **(0)** Greater than 0.75 of the transverse width of the midshaft of the tibia; **(1)** Between 0.5 and 0.75 of the transverse width of the midshaft of the tibia; **(2)** Less than 0.5 of the transverse width of the midshaft of the tibia.	Y	313			P	260	Post. M.	Leg
402	Position of fibula trochanter (modified from Wilson and Sereno 1998): **(0)** On anterior surface of the fibula; **(1)** Laterally facing; **(2)** Anteriorly facing but with strong lateral bulge.	Y	314	U	257	P	259	Post. M.	Leg
403	Depth of the medial end of the astragalar body in cranial view (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Roughly equal to the lateral end; **(1)** Much shallower creating a wedge-shaped astragalar body; **(2)** .	Y	315	U	261			Post. M.	Leg
404	Shape of the posteromedial margin of the astragalus in dorsal view (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Forming a moderately sharp corner of a subrectangular astragalus; **(1)** Evenly rounded without formation of a caudomedial corner.	Y	316	U	262	P	264	Post. M.	Leg
405	Dorsally facing horizontal shelf forming part of the fibular facet of the astragalus (Sereno 1999): **(0)** Present; **(1)** Absent with a largely vertical fibular facet.	Y	317	U	263	P	263	Post. M.	Leg
406	Shape of the ascending process of the astragalus: **(0)** Anteroposteriorly deeper than transversely wide; **(1)** Transversely wider than anteroposteriorly deep.	Y	319			P	261	Post. M.	Leg
407	Buttress dividing posterior fossa of astragalus and supporting ascending process (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	322	U	260			Post. M.	Leg
408	Vascular foramina set in a fossa at the base of the ascending process of the astragalus (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	323	U	259	P	262	Post. M.	Leg
409	Pyramidal dorsal process on the posteromedial corner of the astragalus: **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	318					Post. M.	Leg
410	Posterior extent of ascending process of the astragalus (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Well anterior to the astragalus; **(1)** Close to the posterior margin of the astragalus.	Y	320					Post. M.	Leg
411	Sharp medial margin around the depression posterior to the ascending process of the astragalus (Novas 1996): **(0)** Absent; **(1)** Present.	Y	321					Post. M.	Leg
412	Transverse width of the calcaneum (Yates and Kitching 2003): **(0)** Greater than 30 per cent of the transverse width of the astragalus; **(1)** Less than 30 per cent of the transverse width of the astragalus.	Y	324	U	265			Post. M.	Leg
413	Lateral surface of calcaneum: **(0)** Simple; **(1)** With a fossa.	Y	325	U	264			Post. M.	Leg
414	Medial peg of calcaneum fitting into astragalus (Sereno et al. 1993): **(0)** Present, even if rudimentary; **(1)** Absent.	Y	326					Post. M.	Leg
415	Calcaneal tuber: **(0)** Large and well developed; **(1)** Highly reduced to absent.	Y	327					Post. M.	Leg
416	Ossified distal tarsals (Gauthier 1986): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	330	U	266	P	265	Post. M.	Pes
417	Shape of posteromedial heel of distal tarsal four (lateral distal tarsal) (Sereno et al. 1993): **(0)** Proximodistally deepest part of the bone; **(1)** No deeper than the rest of the bone.	Y	328					Post. M.	Pes
418	Shape of posteromedial process of distal tarsal four in proximal view (Langer 2004): **(0)** Rounded; **(1)** Pointed.	Y	329					Post. M.	Pes
419	Proximal width of the first metatarsal (modified from Wilson and Sereno 1998): **(0)** Less than the proximal width of the second metatarsal; **(1)** At least as great as the proximal width of the second metatarsal.	Y	331	U	270			Post. M.	Pes
420	Shape of the medial margin of the proximal surface of the second metatarsal (modified from Sereno 1999): **(0)** Straight; **(1)** Concave.	Y	334	U	271	P	268	Post. M.	Pes
421	Shape of the lateral margin of the proximal surface of the second metatarsal (modified from Sereno 1999): **(0)** Straight; **(1)** Concave.	Y	335	U	272	P	269	Post. M.	Pes
422	Length of the third metatarsal (Gauthier 1986): **(0)** Greater than 40 per cent of the length of the tibia; **(1)** Less than 40 per cent of the length of the tibia; **(2)** .	Y	336	U	267	P	266	Post. M.	Pes
423	Minimum transverse shaft diameters of third and fourth metatarsals (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Greater than 60 per cent of the minimum transverse shaft diameter of the second metatarsal; **(1)** Less than 60 per cent of the minimum transverse shaft diameter of the second metatarsal.	Y	337	U	276			Post. M.	Pes
424	Transverse width of the proximal end of the fourth metatarsal (modified from Sereno 1999): **(0)** Less than twice the anteroposterior depth of the proximal end; **(1)** At least twice the anteroposterior depth of the proximal end.	Y	338	U	!74+27!	P	270	Post. M.	Pes
425	Transverse width of the proximal end of the fifth metatarsal (modified from Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Less than 25 per cent of the length of the fifth metatarsal; **(1)** Between 30 and 49 per cent of the length of the fifth metatarsal; **(2)** Greater than 50 per cent of the length of the fifth metatarsal.	Y	339	U	!79+280			Post. M.	Pes
426	Transverse width of distal articular surface of metatarsal four in distal view (Sereno 1999): **(0)** Greater than anteroposterior depth; **(1)** Less than anteroposterior depth.	Y	340			P	271	Post. M.	Pes
427	Length of non-terminal pedal phalanges (modified from Wilson and Sereno 1998) [Ordered]: **(0)** All longer than wide; **(1)** Proximalmost phalanges longer than wide while more distal phalanges are as wide as long; **(2)** All non-terminal phalanges are as wide, if not wider, than long.	Y	342	U	281	P	274	Post. M.	Pes
428	Length of the ungual of pedal digit one: **(0)** Less than at least some non-terminal phalanges; **(1)** Longer than all non-terminal phalanges.	Y	344	U	284			Post. M.	Pes
429	Shape of the ungual of pedal digit one (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Shallow, pointed, with convex sides and a broad ventral surface; **(1)** Deep, abruptly tapering, with flatenned sides and a narrow ventral surface.	Y	345	U	287	P	276	Post. M.	Pes
430	Shape of proximal articular surface of pedal unguals (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Proximally facing, visible on medial and lateral sides; **(1)** Proximomedially facing and visible only in medial view, causing medial deflection of pedal unguals in articulation.	Y	346	U	292			Post. M.	Pes
431	Shape of the unguals of pedal digits two and three (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Dorsoventrally deep with a proximal articulating surface that is at least as deep as it is wide; **(1)** Dorsoventrally flattened with a proximal articulating surface that is wider than deep.	Y	348	U	288			Post. M.	Pes
432	Length of the ungual of pedal digit two (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Greater than the length of the ungual of pedal digit one; **(1)** Between 90 and 100 per cent of the length of the ungual of pedal digit one; **(2)** Less than 90 per cent of the length of the ungual of pedal digit one.	Y	349	U	!89+290			Post. M.	Pes
433	Size of the ungual of pedal digit three (Yates 2003b): **(0)** Greater than 85 per cent of the ungual of pedal digit two in all linear dimensions; **(1)** Less than 85 per cent of the ungual of pedal digit two in all linear dimensions.	Y	350	U	291			Post. M.	Pes
434	Number of phalanges in pedal digit four (Gauthier 1986): **(0)** Four; **(1)** Fewer than four.	Y	351	U	282	P	277	Post. M.	Pes
435	Phalanges of pedal digit five (Gauthier 1986): **(0)** Present; **(1)** Absent.	Y	352	U	283			Post. M.	Pes
436	Metatarsal V in dorsal (cranial) view (Upchurch 1995, 1998; Wilson and Sereno 1998): (0) Has proximal and distal ends approximately subequal in width; (1) Has a transversely widened proximal end and narrowed distal end so that the metatarsal if funnel or paddle-shaped.			U	277	P	273	Post. M.	Pes
437	Metatarsal V length (Upchurch 1993; modified after Wilson and Sereno 1998): (0) <50 per cent of metatarsal III length; (1) >50 per cent of metatarsal III length.			U	278	P	272	Post. M.	Pes

438	Width of the midshaft of the first metatarsal (Wilson and Sereno 1998): (0) Not greater than the width of the midshaft of the second metatarsal; (1) Greater than the width of the midshaft of the second metatarsal.						P	**267**	**Post. M.**	**Pes**
439	Ungual on pedal digit I (Wilson and Sereno 1998; Galton and Upchurch 2004) [Unordered]: (0) Shorter than other pedal unguals; (1) Subequal than other pedal unguals; (2) Longer than other pedal unguals.						P	**275**	**Post. M.**	**Pes**
440	Metatarsal III length / tibia length (Yates and Kitching 2003): (0) >0.3; (1) <0.3.			U	**268**				**Post. M.**	**Pes**
441	Metatarsal I length / width ratio (modified after Yates and Kitching 2003): (0) >1.5; (1) <1.5.			U	**269**				**Post. M.**	**Pes**
442	Metatarsals II and III proximal width / length ratios (modified after Benton et al. 2000): (0) <0.25; (1) 0.25 or higher.			U	**273**				**Post. M.**	**Pes**
443	Ungual on pedal digit I (Benton et al. 2000; Yates and Kitching 2003): (0) Shorter than other pedal phalanges; (1) Subequal to, or longer than, all other pedal phalanges.			U	**285**				**Post. M.**	**Pes**
444	Ungual on pedal digit I (Yates and Kitching 2003): (0) Shorter than metatarsal I; (1) Longer than metatarsal I.			U	**286**				**Post. M.**	**Pes**
445	Orientation of proximal articular surface of metatarsal one (Wilson 2002): **(0)** Horizontal; **(1)** Sloping proximolaterally relative to the long axis of the bone.	Y	**332**						**Post. M.**	**Pes**
446	Orientation of the transverse axis of the distal end of metatarsal one (Wilson 2002): **(0)** Horizontal; **(1)** Angled proximomedially.	Y	**333**						**Post. M.**	**Pes**
447	Pedal digit five (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Large (fifth metatarsal at least 70 per cent of fourth metatarsal), robust and weight bearing; **(1)** Reduced, non-weight bearing.	Y	**341**						**Post. M.**	**Pes**
448	Length of the first phalanx of pedal digit one (Yates and Kitching 2003): **(0)** Greater than the length of the ungual of pedal digit one; **(1)** Less than the length of the ungual of pedal digit one.	Y	**343**						**Post. M.**	**Pes**
449	Penultimate phalanges of pedal digits two and three (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Well-developed; **(1)** Reduced disc-shaped elements if they are ossified at all.	Y	**347**						**Post. M.**	**Pes**

Annexe 2. Comparaison du codage des caractères du membre antérieur partagés par deux ou trois matrices. Les conflits de codage sont encadrés en rouge. Les disparités sont notés en orange.

265	Humérus, longueur par rapport à la longueur du fémur (Gauthier 1986) [ordonné] 0 ≤ 55% 1 > 55 et ≤ 65% 2 > 65 et ≤ 70% 3 ≥ 70%																					
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	1	?	?	1	?	1	1	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?
Upchurch et al. 2007	0	0	1	1	?	?	1	?	0	1	0	?	0	0	1	1	0	1	0	1	?	1	?
Upchurch et al. 2007	0	0	0	1	?	?	1	?	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	?	1	?
Yates et al. 2010	0	0	2	3	?	?	3	?	1	2	1	?	1	1	2	3	1	2	1	2	2	2	1
Pol et al. 2011	0	0	1	2	?	?	2	?	1	1	1	?	1	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1
Upchurch et al. (168)	Humerus : femur length ratio (Yates and Kitching 2003): < 0,55 (0); > 0,55 (1).																					
Upchurch et al. (169)	Humerus : femur length ratio (Yates and Kitching 2003): < 0,65 (0); > 0,65 (1).																					
Upchurch et al. (170)	Humerus : femur length ratio (Yates and Kitching 2003): < 0,8 (0); > 0,8 (1).																					
Yates et al. (205)	Length of the humerus (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Less than 55 per cent of the length of the femur; **(1)** 55-65 per cent of the length of the femur; **(2)** 65-70 per cent of the length of the femur; **(3)** More than 70 per cent of the length of the femur.																					
Pol et al. (170)	Humerus/femur ratio (Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Subequal or shorter than 0.6; **(1)** Longer than 0.6 but shorter than 0.8; **(2)** Longer than 0.8.																					

266	Humérus, crête deltopectorale, longueur par rapport à la longueur de l'humérus (Sereno et al. 1993) 0 ≤ 30% 1 > 30%																					
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	0	?	?	0	?	1	1	0	?	1	1	1	0	1	0/1	1	0	0	0	1
Yates et al. 2010	1	1	1	1	?	?	1	?	2	2	2	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2
Pol et al. 2011	0	0	1	0	?	?	0	?	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1
Upchurch et al. (164)	Deltopectoral crest (Sereno 1999a; Benton et al. 2000; Yates and Kitching 2003; Galton and Upchurch 2004): (0) Terminates less than 50 per cent of humerus length from its proximal end; (1) Terminates at least 50 per cent of humerus length from its proximal end.																					
Yates et al. (207)	Length of the deltopectoral crest of the humerus (modified from Sereno et al. 1993) [Ordered]: **(0)** Less than 30 per cent of the length of the humerus; **(1)** 30-50 per cent of the length of the humerus; **(2)** Greater than 50 per cent of the length of the humerus.																					
Pol et al. (171)	Deltopectoral crest extension (Galton and Upchurch 2004): **(0)** Terminates less than 50% of humerus length from its proximal end; **(1)** Terminates at least 50% of humerus length from its proximal end.																					

267 — **Humérus, crête deltopectorale, bord antérolatéral, forme en vue antérieure (Yates 2003)**
0 droit
1 sigmoïde

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	0	?	?	0	?	1	0	0	**?**	**1**	0	0	0	0	1	0	0	0	0	**?**
Yates et al. 2010	0	0	0	0	?	?	0	?	1	0	0	**1**	**0/1**	0	0	0	0	1	0	0	0	0	**0**
Pol et al. 2011	0	0	0	0	?	?	0	?	1	0	0	**0**	**1**	0	0	0	0	1	0	0	0	0	**1**

Upchurch et al. (167)	Craniolateral margin of the deltopectoral crest in cranial view (Yates and Kitching 2003): **(0)** Straight; **(1)** Sigmoid.
Yates et al. (208)	Shape of the anterolateral margin of the deltopectoral crest of the humerus (Yates 2003b): **(0)** Straight; **(1)** Strongly sinuous.
Pol et al. (172)	Craniolateral margin of the deltopectoral crest of the humerus (Yates 2003): **(0)** Straight; **(1)** Strongly sinuous.

268 — **Humérus, extrémité distale, fosse cuboïde (Yates & Kitching 2003)**
0 bien définie
1 peu visible

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	**1**	?	?	1	?	0	0	**?**	**?**	0	0	**0**	1	0	1	0	1	0	1	?
Yates et al. 2010	0	0	1	**0**	?	?	1	?	0	0	**0**	**0**	0	0	**0**	1	0	1	0	1	0	1	?
Pol et al. 2011	0	0	1	**1**	?	?	1	?	0	0	**0**	**1**	0	0	**1**	1	0	1	0	1	0	1	?

Upchurch et al. (171)	Well-defined semicircular fossa on the distal flexor surface of the humerus (Yates and Kitching 2003): **(0)** Present; **(1)** Absent.
Yates et al. (210)	Well-defined fossa on the distal flexor surface of the humerus (Yates and Kitching 2003): **(0)** Present; **(1)** Absent.
Pol et al. (176)	Well-defined, semicircular fossa on the distal flexor surface of the humerus (Yates and Kitching 2003): **(0)** Present; **(1)** Absent.

269 — **Humérus, extrémité distale, largeur transverse par rapport à la longueur de l'humérus (Langer 2004)**
0 ≤ 33%
1 > 33%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	**0**	?	?	**1**	?	1	1	1	**?**	1	1	**1**	0	1	1	1	1	1	0	**?**
Yates et al. 2010	0	0	0	**1**	?	?	**1**	?	1	1	1	**1**	1	1	**0**	0	1	1	1	1	1	0	**1**
Pol et al. 2011	0	0	0	**0**	?	?	**0**	?	1	1	1	**0**	1	1	**0**	0	1	1	1	1	1	0	**1**

Upchurch et al. (172)	Ratio of the transverse width of the distal end to total humerus length (Yates and Kitching 2003): **(0)** <0.33; **(1)** >0.33.
Yates et al. (211)	Transverse width of the distal humerus (Langer 2004): **(0)** Less than 33 per cent of the length of the humerus; **(1)** Greater than 33 per cent of the length of the humerus.
Pol et al. (175)	Humeral distal width accounts for (Langer 2004): **(0)** Less or about 0.3 times the length of the humerus; **(1)** More than 0.3 times the length of the humerus.

270	Humérus, crête deltopectorale, orientation par rapport à l'axe transverse des condyles distaux (Sereno 1999) 0 inclinée entre 45 et 60° 1 perpendiculaire																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	?	0	1	**1**	?	?	0	?	**?**	**?**	**0**	?	1	1	0	0	1	1	**?**	0	**1**	**?**	1
Pol et al. 2011	0	0	1	**0**	?	?	0	?	**1**	**1**	**?**	?	1	1	0	0	1	1	**1**	0	**?**	**0**	1
Upchurch et al. (163)	Deltopectoral crest (Sereno 1999a): **(0)** Slants at 45-60 degrees to the transverse axis of the distal condyles; **(1)** Is perpendicular to the transverse axis of the distal condyles.																						
Pol et al. (173)	Deltopectoral crest orientation (Sereno 1999): **(0)** Slants at 45-60° to the transverse axis of the distal condyles; **(1)** Perpendicular to the transverse axis of the distal condyles.																						

271	Humérus, crête deltopectorale, développement (Wilson & Sereno 1998) 0 proéminente 1 réduite à une crête basse																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	**0**	1	?	1	?	0	0	0	**?**	0	0	**0**	1	0	0	0	**0**	0	1	0
Pol et al. 2011	0	0	0	**1**	2	?	2	?	0	0	0	**1**	0	0	**1**	2	0	0	0	**2**	0	2	0
Upchurch et al. (166)	Deltopectoral crest (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Prominent; **(1)** Reduced to a low ridge.																						
Pol et al. (174)	Deltopectoral crest height (Wilson and Sereno 1998) [Ordered]: **(0)** Tall crest with sharp edges; **(1)** Low crest with rounded edges; **(2)** Reduced to a low ridge.																						

275	Radius, longueur par rapport à la longueur de l'humérus (Yates & Kitching 2003) 0 ≥ 80% 1 < 80%																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	1	0	0	0	?	?	1	?	?	0	0	**?**	0	0	0	**0**	0	0	0	**0**	**0**	1	0
Yates et al. 2010	0	1	1	1	?	?	0	?	?	1	1	**1**	1	1	1	**0**	1	1	1	**0**	**1**	0	1
Pol et al. 2011	1	0	0	0	?	?	1	?	?	0	0	**?**	0	0	0	**0**	0	0	0	**0**	**?**	1	0
Upchurch et al. (176)	Radius / humerus length ratio (Yates and Kitching 2003; Galton and Upchurch 2004): **(0)** <0.80; **(1)** 0.80 or more.																						
Yates et al. (213)	Length of the radius (Langer 2004): **(0)** Greater than 80 per cent of the humerus; **(1)** Less than 80 per cent of the humerus.																						
Pol et al. (180)	Length of the radius (Langer 2004): **(0)** Less than 80% of the length of the humerus; **(1)** Greater than 80% of the length of the humerus.																						

276	Radius, condyle distal, forme en vue distale (Wilson & Sereno 1998) 0 subcirculaire ou ovale 1 subrectangulaire avec un bord postérieur aplati pour l'articulation avec l'ulna																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	0	1	?	1	?	?	0	?	?	0	0	?	1	0	0	0	1	0	1	?
Pol et al. 2011	0	0	0	0	1	?	1	?	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	1	?
Upchurch et al. (177)	Distal condyle of radius (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Subcircular or oval in outline; **(1)** Subrectangular with a flattened caudal margin for articulation with the ulna.																						
Pol et al. (181)	Distal condyle of radius (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Subcircular or oval in outline; **(1)** Subrectangular with a flattened caudal margin for articulation with the ulna.																						

277	Ulna, extrémité proximale, processus olécrânien (Wilson & Sereno 1998) 0 visible 1 pas développé																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	0	1	?	1	?	?	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
Yates et al. 2010	0	0	0	0	1	?	1	?	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
Pol et al. 2011	0	0	0	0	1	?	1	?	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	?	0
Upchurch et al. (174)	Olecranon (Upchurch 1995, 1998, modified; Wilson and Sereno 1998; Yates and Kitching 2003): **(0)** Present as a prominent projection; **(1)** Almost completely absent.																						
Yates et al. (215)	Olecranon process on proximal ulna (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Present; **(1)** Absent.																						
Pol et al. (178)	Olecranon (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Present as a prominent projection; **(1)** Almost completely absent.																						

278	Ulna, extrémité proximale, forme en vue proximale (Wilson & Sereno 1998) 0 subtriangulaire, sans fosse pour le radius 1 triradiée du fait de la présence d'une fosse marquée pour le radius																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	1	1	?	1	?	?	0	?	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0
Pol et al. 2011	0	0	0	1	1	?	1	?	0	0	?	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0
Upchurch et al. (173)	Proximal end of ulna (Wilson and Sereno 1998; Yates and Kitching 2003): **(0)** Subtriangular in outline and lacks a groove fro the radius; **(1)** Triradiate because of a deep groove for reception of the radius.																						
Pol et al. (177)	Proximal end of ulna (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Subtriangular in outline and lacks a groove for the radius; **(1)** Triradiate because of a deep groove for reception of the radius.																						

279 **Ulna, extrémité proximale, processus antéromédial, longueur par rapport à la longueur du processus antérolatéral (Yates & Kitching 2003)**
0 environ équivalente
1 supérieure

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	?	1	1	?	1	?	?	0	?	?	0	0	?	1	0	0	0	1	0	1	?
Pol et al. 2011	0	0	0	1	?	?	1	?	?	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0

Upchurch et al. (175)	Ratio of the lengths of the craniomedial and craniolateral processes of the proximal end of the ulna (modified after Yates and Kitching 2003): **(0)** c. 1.0; **(1)** >1.0.
Pol et al. (179)	Length of the cranial condylar process of the proximal ulna (Wilson and Sereno 1998): **(0)** Approximately equal to the lateral condylar process; **(1)** Much greater than the lateral condylar process.

281 **Carpe, ulnare et radiale, dimensions linéaires maximales par rapport à celles des carpiens distaux (Yates 2003)**
0 supérieures à au moins un des trois carpiens distaux
1 inférieures

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	1	?	?	1	?	?
Yates et al. 2010	0	0	?	?	?	?	1	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	1	?	1	1	?	?
Pol et al. 2011	1	1	?	?	?	?	1	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	1	?	1	?	?	?

Upchurch et al. (179)	Maximum linear dimensions of ulnare and radiale (Yates and Kitching 2003): **(0)** Exceed those of at least one of the first three distal carpals; **(1)** Are less than any of the distal carpals.
Yates et al. (216)	Maximum linear dimensions of the ulnare and radiale (Yates 2003b): **(0)** Exceed that of at least one of the first three distal carpals; **(1)** Are less than any of the distal carpals.
Pol et al. (182)	Maximum linear dimensions of the ulnare and radiale (Yates 2003): **(0)** Exceed that of at least one of the first three distal carpals; **(1)** Less than any of the distal carpals.

282 **Carpe, carpien le plus médiodistal, largeur transverse par rapport à la largeur transverse du carpien distal 2 (Sereno 1999)**
0 ≤ 120%
1 > 120%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Yates et al. 2010	0	1	?	?	?	?	1	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	1	?	0	1	?	?
Pol et al. 2011	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	1	1	?	0	1	?	?

Yates et al. (217)	Transverse width of the first distal carpal (Sereno 1999): **(0)** Less than 120 per cent of the transverse width of the second distal carpal; **(1)** Greater than 120 per cent of the transverse width of the second distal carpal.
Pol et al. (184)	Transverse width of the first distal carpal (Gauthier 1986): **(0)** Less than 120% of the transverse width of the second distal carpal; **(1)** Greater than 120% of the transverse width of the second distal carpal.

283	Carpe, carpien distal 1, extrémité latérale, position par rapport au carpien distal 2 (Yates 2003) 0 le jouxte 1 le recouvre																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	?	?	?	?	0	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	1	?	0	0	?	?
Yates et al. 2010	0	0	?	?	?	?	0	?	?	1	0	?	1	1	?	?	1	1	?	0	0	?	1
Upchurch et al. (181)	Lateral end of first distal carpal (Yates and Kitching 2003): **(0)** Abuts the second distal carpal; **(1)** Overlaps the second distal carpal.																						
Yates et al. (219)	Lateral end of first distal carpal (Yates 2003b): **(0)** Abuts second distal carpal; **(1)** Overlaps second distal carpal.																						

284	Carpe, carpien distal 2, position par rapport à l'extrémité proximale du métacarpien II (Yates & Kitching 2003) 0 la recouvre complètement 1 ne la recouvre pas complètement																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	1	1	?	?	1	1	?	?	0	?	?
Yates et al. 2010	0	0	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	1	1	?	?	1	1	?	?	0	?	?
Upchurch et al. (183)	Second distal carpal (Yates and Kitching 2003): **(0)** Completely covers the proximal end of the second metacarpal; **(1)** Does not completely cover the proximal end of the second metacarpal.																						
Yates et al. (220)	Second distal carpal (Yates and Kitching 2003): **(0)** Does completely cover the proximal end of the second metacarpal; **(1)** Does not completely cover the proximal end of the second metacarpal.																						

285	Carpe, carpien distal 1, largeur transverse par rapport à la largeur transverse du métacarpien I (Sereno 1989) 0 inférieure 1 subégale ou supérieure																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	1	?	?	1	?	?
Pol et al. 2011	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	1	?	?	1	?	?	0	0	?	?
Upchurch et al. (180)	First distal carpal (modified after Sereno 1989): **(0)** Narrower transversely than metacarpal I; **(1)** Subequal to, or greater than, the transverse width of metacarpal I.																						
Pol et al. (183)	First distal carpal 1 (Sereno 1999): **(0)** Narrower transversely than metacarpal I; **(1)** Subequal, or greater, in transverse width compared to metacarpal one.																						

288 — **Main, longueur par rapport aux longueurs de l'humérus et du radius ajoutées (Sereno et al. 1993) [ordonné]**
0 ≤ 38%
1 > 38% et < 45%
2 ≥ 45%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	1	?	?	1	?	?	0	1	?	1	1	?	1	1	?	?	1	0	?	?
Upchurch et al. 2007	0	0	1	1	?	?	1	?	?	0	0	?	0	0	?	1	0	?	?	1	0	?	?
Yates et al. 2010	2	2	1	0	?	?	0	?	?	2	0	?	1	1	0	0	1	?	?	0	2	?	0

Upchurch et al. (184)	Length of manus divided by humerus + radius length (Yates and Kitching 2003): **(0)** >0.45; **(1)** <0.45.
Upchurch et al. (185)	Length of manus divided by humerus + radius length (Yates and Kitching 2003): **(0)** >0.40; **(1)** <0.40.
Yates et al. (222)	Length of the manus (modified from Sereno et al. 1993) [Ordered]: **(0)** Less than 38 per cent of the humerus + radius; **(1)** 38-45 per cent of the humerus + radius; **(2)** Greater than 45 per cent of the humerus + radius.

289 — **Main, métacarpien I, largeur proximale par rapport à la largeur proximale du métacarpien II (Gauthier 1986)**
0 ≤ 160%
1 > 160%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	1	0	1	1	?	?	0	?	?	1	1	?	1	1	?	0	1	1	?	0	1	?	?
Yates et al. 2010	0	0	1	1	?	?	0	?	?	1	1	?	1	1	?	0	1	1	?	1	1	?	1
Pol et al. 2011	0	0	1	1	?	?	0	?	?	1	1	1	1	1	?	?	1	1	?	1	1	?	1

Upchurch et al. (186)	Proximal width of metacarpal I divided by proximal width of metacarpal II (Yates and Kitching 2003): **(0)** <1.0; **(1)** >1.0.
Yates et al. (224)	Proximal width of first metacarpal (modified from Gauthier 1986): **(0)** Less than the proximal width of the second metacarpal; **(1)** Greater than the proximal width of the second metacarpal.
Pol et al. (188)	Proximal width of first metacarpal respect to metacarpal II (Yates and Kitching 2003): **(0)** Less than the proximal width of the second metacarpal; **(1)** Greater than the proximal width of the second metacarpal.

290 — **Main, métacarpien I, extrémité proximale, position en vue antérieure (Sereno 1999)**
0 dans l'alignement des autres métacarpiens
1 encastré dans le carpe

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	1	?	?	0	?	?	?	?	?	1	1	?	0	1	1	?	0	0	?	?
Yates et al. 2010	0	0	1	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	1	?	0	1	1	?	0	0	?	?
Pol et al. 2011	0	0	1	1	?	?	0	?	?	?	?	1	1	1	?	0	1	?	?	0	0	?	?

Upchurch et al. (182)	Proximal end of first metacarpal (Yates and Kitching 2003): **(0)** Flush with the proximal ends of other metacarpals; **(1)** Inset into the wrist.
Yates et al. (226)	Proximal end of first metacarpal (Sereno 1999): **(0)** Flush with other metacarpals; **(1)** Inset into the carpus.
Pol et al. (186)	Proximal end of first metacarpal (Sereno 1999): **(0)** Flush with other metacarpals; **(1)** Inset into the carpus.

291

Main, métacarpien I, largeur proximale par rapport à sa longueur (Sereno 1999) [ordonné]
0 ≤ 65%
1 > 65% et ≤ 80%
2 > 80% et < 110%
3 ≥ 110%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	1	?	?	0	?	?	1	1	?	1	1	?	0	1	1	?	0	0	?	1
Upchurch et al. 2007	0	0	0	1	?	?	0	?	?	0	1	?	1	1	?	0	1	1	?	0	0	?	1
Upchurch et al. 2007	0	0	0	1	?	?	0	?	?	0	1	?	1	1	1	0	1	1	?	0	0	?	1
Yates et al. 2010	0	0	1	3	?	?	0	?	?	1	3	3	3	2	2	0	1	1	?	1	0	?	2
Pol et al. 2011	0	0	1	3	?	?	0	?	?	1	?	3	2	2	1	0	1	1	?	1	0	?	2

Upchurch et al. (187)	Proximal width of metacarpal I divided by metacarpal length (Yates and Kitching 2003): **(0)** <0.65; **(1)** >0.65.
Upchurch et al. (188)	Proximal width of metacarpal I divided by metacarpal length (Yates and Kitching 2003): **(0)** <0.8; **(1)** >0.8.
Upchurch et al. (189)	Proximal width of metacarpal I divided by metacarpal length (Galton and Cluver 1976; modified after Benton et al. 2000): **(0)** <1.0; **(1)** >1.0.
Yates et al. (227)	Shape of the first metacarpal (modified from Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Proximal width less than 65 per cent of its length; **(1)** Proximal width 65-80 per cent of its length; **(2)** Proximal width 80-100 per cent of its length; **(3)** Proximal width greater than 100 per cent of its length.
Pol et al. (187)	Proximal width of the first metacarpal respect to its length (Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Less than 65% of its length; **(1)** 65%-80% of its length; **(2)** Greater than 80% of its length; **(3)** Broader proximally than long.

292

Main, métacarpien I, forte asymétrie des condyles latéral et médial (Gauthier 1986)
0 absente
1 présente

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	1	1	1	1	?	?	0	?	?	1	1	?	1	1	1	1	1	1	?	?	1	?	?
Yates et al. 2010	1	0	1	1	?	?	0	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	?	1
Pol et al. 2011	0	1	1	1	?	?	1	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	?	1

Upchurch et al. (190)	Strong asymmetry in the lateral and medial condyles of the first metacarpal (Galton 1971, 1990; Yates and Kitching 2003; Galton and Upchurch 2004): **(0)** Absent; **(1)** Present.
Yates et al. (228)	Strong asymetry in the lateral and medial distal condyles of the first metacarpal (Gauthier 1986): **(0)** Absent; **(1)** Present.
Pol et al. (189)	Distal condyles of metacarpal I (Langer 2004): **(0)** approximately aligned; **(1)** the lateral condyle more distally expanded.

293	Main, métacarpiens II et III, fosses ligamentaires distales, profondeur (Novas 1993) 0 peu profondes 1 profondes

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	1	?	?	1	?	?	1	?	?	1	1	?	1	1	1	?	1	0	?	?
Yates et al. 2010	1	1	0	0	?	?	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	?	0
Pol et al. 2011	1	1	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?

Upchurch et al. (191)	Deep distal extensor pits on the distal end of metacarpals II and III (Yates and Kitching 2003): **(0)** Present; **(1)** Absent.
Yates et al. (229)	Deep distal extensor pits on the second and third metacarpals (Novas 1993): **(0)** Absent; **(1)** Present.
Pol et al. (191)	Extensor pits in metacarpals I-III (Langer 2004): **(0)** Absent, or shallow and symmetrical; **(1)** Deep and asymmetrical.

294	Main, métacarpien V, longueur par rapport à sa largeur proximale (Yates 2003) 0 ≤ 75% 1 > 75% et < 170% 2 ≥ 170%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	?	1	?	?	?	0	?	?	0	?	?	1	1	?	0	1	1	?	0	0	?	?
Yates et al. 2010	0	?	1	?	?	?	0	?	?	0	1	?	1	1	1	0	1	1	?	0	0	?	1
Pol et al. 2011	0	?	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1	?	0	1	1	?	0	0	?	?

Upchurch et al. (192)	Shape of metacarpal V (Yates and Kitching 2003): **(0)** Longer than wide at the proximal end, with a flat proximal surface; **(1)** Nearly as wide as long with a strongly convex proximal surface.
Yates et al. (231)	Shape of the fifth metacarpal (Yates 2003b): **(0)** Longer than wide at the proximal end with a flat proximal surface; **(1)** Close to as wide as it is long with a strongly convex proximal articulation surface.
Pol et al. (194)	Shape of the fifth metacarpal (Yates 2003): **(0)** Longer than wide at the proximal end with a flat proximal surface; **(1)** Close to as wide as it is long with a large subcircular proximal articulation surface.

295	Main, métacarpien V, longueur par rapport à la longueur du métacarpien III (Upchurch 1998) 0 ≤ 75% 1 > 75%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	0	?	0	0	?	1	0	0	?	1	0	1	0
Yates et al. 2010	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	0	?	0	0	0	1	0	0	?	1	0	?	0

Upchurch et al. (193)	Metacarpal V (Upchurch 1998): **(0)** Reduced or absent; **(1)** Large, robust and approximately 90 per cent of the length of the longest metacarpal.
Yates et al. (232)	Length of the fifth metacarpal (Upchurch 1998): **(0)** Less than 75 per cent of the length of the third metacarpal; **(1)** Greater than 75 per cent of the length of the third metacarpal.

296	Main, doigt I, longueur par rapport à celle du doigt II (Yates 2003) 0 inférieure ou égale 1 supérieure

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	**1**	?	1	1	**?**	**?**	0	0	?	1	0	?	**?**
Yates et al. 2010	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	**0**	?	1	1	**1**	**1**	0	0	?	1	0	?	**0**

Upchurch et al. (197)	Length of manual digit I divided by length of manual digit II (Yates and Kitching 2003): **(0)** <1.0; **(1)** >1.0.
Yates et al. (233)	Length of manual digit one (Yates 2003b): **(0)** Less than the length of manual digit two; **(1)** Greater than the length of manual digit two.

297	Main, doigt I, phalange I.1, torsion ventrolatérale de l'axe transverse de l'extrémité distale (Sereno 1999) [ordonné] 0 absente 1 présente mais < 60° 2 60°

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	**1**	1	?	?	**0**	?	?	1	**1**	**?**	1	1	**?**	**0**	**1**	1	?	0	1	?	1
Upchurch et al. 2007	0	0	**1**	0	?	?	**0**	?	?	0	**?**	**?**	1	1	**?**	**0**	**1**	0	?	0	0	?	1
Yates et al. 2010	0	0	**2**	1	?	?	**0**	?	?	1	**?**	**?**	2	2	**1/2**	**0**	**2**	1	?	0	1	?	2
Pol et al. 2011	0	0	**1**	1	?	?	**?**	?	?	1	**1**	**1**	2	2	**1**	**?**	**1**	1	?	0	1	?	2

Upchurch et al. (195)	First phalanx of manual digit I (Galton 1971, 1990, 2001a; Benton et al. 2000; Yates and Kitching 2003; Galton and Upchurch 2004): **(0)** Has its proximal and distal articular surfaces with their axes in the same plane; **(1)** Has its proximal and distal articular surfaces with their axes twisted so that they are at approximately 45 degrees to each other.
Upchurch et al. (196)	First phalanx of manual digit I (modified after Yates and Kitching 2003): **(0)** Has its proximal and distal articular surfaces with their axes in the same plane or twisted by no more than 45 degrees; **(1)** Has its proximal and distal articular surfaces with their axes twisted so that they are at approximately 60 degrees to each other.
Yates et al. (234)	Ventrolateral twisting of the transverse axis of the distal end of the first phalanx of manual digit one relative to its proximal end (Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Present but much less than 60 degrees; **(2)** 60 degrees.
Pol et al. (196)	Ventrolateral twisting of the transverse axis of the distal end of the first phalanx of manual digit one relative to its proximal end (Sereno 1999) [Ordered]: **(0)** Absent; **(1)** Present proximodorsal lip aligned with dorsal margin of medial distal condyle; **(2)** Present proximodorsal lip aligned with central region of medial ligament pit of the distal condyle.

298	Main, doigt I, phalange I.1, longueur par rapport à la longueur du métacarpien I (Gauthier 1986) 0 inférieure ou égale 1 supérieure

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Yates et al. 2010	1	1	0	0	?	?	0	?	?	1	0	**1**	0	**1**	0	**0**	0	0	?	**0**	**0**	?	0
Pol et al. 2011	?	0	1	1	?	?	1	?	?	0	1	**1**	1	**1**	1	**?**	1	1	?	**?**	**0**	?	1

Yates et al. (235)	Length of the first phalanx of manual digit one (Gauthier 1986): **(0)** Less than the length of the first metacarpal; **(1)** Greater than the length of the first metacarpal.
Pol et al. (195)	Length of manual phalanx I.1 (Sereno 1999): **(0)** Longer than metacarpal I; **(1)** Shorter than metacarpal I.

299	Main, doigt I, phalange I.1, surface articulaire proximale, forme (Sereno 1999) 0 arrondie 1 avec une échancrure sur le côté médial																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	1	?	0	1	1	?	?	1	?	1
Yates et al. 2010	1	0	1	1	?	?	0	?	?	1	1	?	1	1	?	0	1	1	?	0	1	?	1
Pol et al. 2011	1	1	1	1	?	?	0	?	?	1	?	1	1	1	?	?	1	1	?	?	1	?	1
Upchurch et al. (194)	Proximal heel on first phalanx of manual digit I (Sereno 1999a): **(0)** Absent; **(1)** Present.																						
Yates et al. (236)	Shape of the proximal articular surface of the first phalanx of manual digit one (modified from Sereno 1999): **(0)** Rounded; **(1)** With an embayment on the medial side.																						
Pol et al. (197)	Proximal heel on first phalanx on digit I (Sereno 1999): **(0)** Proximal heel absent; **(1)** Proximal heel present.																						

300	Main, doigts II et III, phalanges non terminales, proportions (Yates 2003) 0 plus longues que larges 1 aussi longues ou moins longues que larges																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	1	?	1	0	?	?	0	?	?	1	0	?	?
Yates et al. 2010	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	1	1	1	0	1	1	0	1	?	1	0	?	0/1
Pol et al. 2011	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	?	?	?	0	1	?	1	0	?	1
Upchurch et al. (201)	Shape of non-terminal manual phalanges (Yates and Kitching 2003): **(0)** Longer than wide; **(1)** As wide as long.																						
Yates et al. (240)	Shape of non-terminal phalanges of manual digits two and three (Yates 2003b): **(0)** Longer than wide; **(1)** As long as wide.																						
Pol et al. (201)	Shape of non-terminal manual phalanges (Yates 2003): **(0)** Longer than wide; **(1)** As long as wide.																						

301	Main, doigts II et III, griffes, courbure (Sereno et al. 1993) 0 faible 1 importante avec l'extrémité distale se projetant bien en dessous de la surface articulaire proximale																						
	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Yates et al. 2010	1	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	0	0	?	0	0	?	?	0	?	0
Pol et al. 2011	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	0	0	?	?	0	?	?
Yates et al. (241)	Shape of the unguals of manual digits two and three (Sereno et al. 1993): **(0)** Straight; **(1)** Strongly curved with tips projecting well below flexor margin of proximal articular surface.																						
Pol et al. (199)	Unguals of manual digits II and III (Gauthier 1986): **(0)** Slightly curved; **(1)** Strongly curved.																						

302	Main, doigt II, griffe, longueur par rapport à celle de la griffe du doigt I (Gauthier 1986) [ordonné] 0 ≥ 90% 1 ≥ 65% et < 90% 2 > 50% et < 65% 3 ≤ 50%

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	?	?	?	1	?	?	1	1	?	1	1	?	?	1	1	?	1	1	?	?
Upchurch et al. 2007	0	0	1	?	?	?	1	?	?	0	1	?	0	1	?	?	0	1	?	1	0	?	?
Upchurch et al. 2007	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	0	?	1	0	?	?	0	1	?	1	0	?	?
Yates et al. 2010	0	1	2	?	?	?	3	?	?	1	2	?	2	2	2	3	1	2	?	3	1	?	2
Pol et al. 2011	0	?	2	?	?	?	2	?	?	1	?	?	2	2	?	2	1	2	?	2	1	?	2

Upchurch et al. (198)	Length of ungual on manual digit II divided by length of ungual on manual digit I (Yates and Kitching 2003): **(0)** >1.0; **(1)** <1.0.
Upchurch et al. (199)	Length of ungual on manual digit II divided by length of ungual on manual digit I (Yates and Kitching 2003): **(0)** >0.75; **(1)** <0.75.
Upchurch et al. (200)	Length of ungual on manual digit II divided by length of ungual on manual digit I (Yates and Kitching 2003): **(0)** >0.75; **(1)** Ungual on manual digit II absent.
Yates et al. (242)	Length of the ungual of manual digit two (modified from Gauthier 1986) [Ordered]: **(0)** Greater than the length of the ungual of manual digit one; **(1)** 75-100 per cent of the ungual of manual digit one; **(2)** Less than 75 per cent of the ungual of manual digit one; **(3)** The ungual of manual digit two is absent.
Pol et al.(198)	Length of the ungual of manual digit one (Sereno et al. 1993) [Ordered]: **(0)** Smaller than the length of the ungual of manual digit two; **(1)** Subequal to ungual of second digit; **(2)** Larger than second ungual.

303	Main, doigts IV et V, nombre de phalanges (Gauthier 1986) 0 plus de 2 et 0, respectivement 1 moins de 2 et 0, respectivement

	Herrerasaurus	Coelophysis	Anchisaurus	Antetonitrus	Barapasaurus	Blikanasaurus	Camarasaurus	Camelotia	Coloradisaurus	Efraasia	Jingshanosaurus	Lessemsaurus	Lufengosaurus	Massospondylus	Melanorosaurus	Omeisaurus	Plateosaurus	Riojasaurus	Saturnalia	Shunosaurus	Thecodontosaurus	Vulcanodon	Yunnanosaurus
Upchurch et al. 2007	0	0	1	?	?	?	1	?	?	1	1	?	0	1	?	?	1	0	?	1	0	?	?
Yates et al. 2010	1	1	0	?	?	?	0	?	?	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	0	1	?	?

Upchurch et al. (202)	Palangeal formula of manual digits IV and V (Yates and Kitching 2003): Less than 2-0 **(0)**; at least equal to or greater than 2-0, respectively **(1)**.
Yates et al. (244)	Phalangeal formula of manual digits four and five (Gauthier 1986): **(0)** Greater than 2-0; **(1)** Less than 2-0.

ANNEXES DU CHAPITRE IV

Annexe 1. Matrice de 49 taxons et 308 caractères utilisée pour les analyses phylogénétiques présentées dans le chapitre IV.

Marasuchus

??0000?0?????????????????000000000
?000?0100001-10?0000000000000??0000000000000?001?000000000???00001000??001?000000?0???
?????????????????????0000010010200001000?000000000??0200?0000010010001?00100000000000000
00000000000?00?0????0?00???000?0

Lesothosaurus

?0010000-0000000010000000000001010011011000010000000000110000000000000000000010010
0100?1011200000111100001?000000001?0?0????00??0000?00020000000?000000001?00020?001000
000010?0110000000?0000000010000000000000001010110110201?1?00000000000?10??000000110
110100010002000010?0??100?00??0??100000??00001?1?000000?00

Herrerasaurus

0000000000000000000000000000000100?0000010000100010000111000000000000120000?000000
0000000001000000000000000000110000200?0?00000100000000030000101?0000000000011002001
10000002100??000000000000000020011010011000101000000220200002000100010101012010000
000110010101200100110000?0?00001?00111110100?00001000000001000

Coelophysis

0000001000201010000000000000000000010000010001001100000000?000010000?0000000?00?000
00010?0000000000000000000100110000000000?10{01}001010100000000001010010000002?01010?0
0010000002011010000000000?00001-001001?11-000101000100220011111000000110000?1?02000
00001101100011001001100000010??0???0??1??00?0?00000010000000000

Aardonyx

?011?010?0??001110?000?????0??1?????????0201???0?00?01110?????????????????????????0????11???0?
11?110?00??????0???11??0??00?0??00?01000?0011101??11100???????????011??0?01?????0?????0011???
??21??1?1????????0????????????????1?100000???1??11??10010010101011011??120???110???????????????
11??1?11?00????1???01???

Adeopapposaurus

1001101010??10111011?00?010001011?101011100011000001011200101000?0?0010011100??11101
011010011000010110000121001020011010110100120010110000012101111?1010110?10111??11?0

000?001010000010011?112121001010011100100001{01}1111120020101?101010??0000112?110200
10101010010201210000??0001??000???01111?1?11010020?0021001010

Anchisaurus

?0???010?0??10?1?0?100?????00????1101?1?????1000?0??00111??0???00??001?0211?0????0010??1?102
00?111011?0101??0?1??0?????0??1?00??00?0100???0??101????00??0100???0??00???1??0???0??0100100
?1???11210020100?10?0100000010?1220??0?1111001000?00110??11010010001010110?01210001??
01?1??00?0101?3??01?1?00002010021001010

Antetonitrus

??
??????????0??1???0???00?010?0200121?1?111100??????????2011??0?001010??200000011???0?31??101?
?????010????????????????1?100000??????????110210101110111112002100010????????????????110??????
00????1??101???

Blikanasaurus

??
??
??00210000??001101000010??21101?21110020?0121001010

Camelotia

??
????????????????????00???000?00??1?1???0?0????????????01?00??
??????????????1?????10???001?10?01011011101??1?11?0???000????????????????????????????0????????????
0

Chromogisaurus

??
??000??0?0??1?1
??101102101??????????????????10?101----0010001100??0100??0

Coloradisaurus

?00?1010?0?010111001?01?0??01111?????0??0???0??0100??0001?00??1101101111101?01???1010110
11?010001101100101?10?1021???0?0????00??001010000000210100000001???????????0????0?0?001010
?0001?????????????????????????????????01200????11111010??01100100110200111010101112002000110
?101100100?????111021110100?000021001010

Efraasia

?00?1000001110111?0?000112?000110?10101?0?0?1000100?0?0??1?0????0?????0??1???????0010?110
10010000101100001???????10??0??????00??00???000?00??10????0?0?011001000??011?0000?1011?00

00??00??1100??0?011100?10?0100010100?1210210?0210000000000?10??100?001010100000?20?20
0???0?0?11??00?1?0?????02?1?00002000011001 0?0

Eoraptor

00011000000000000001?0100200001000100001000??000000101?1?0?000000???????????????000000?
10001??0001000?00000????00?000?1?0?0100??000???0?1000?1010?0?001???0?101?02?11?0000?1010
100?000?0??0110?0120101000011010101001 0001?0???11?0000001?0100?100100000101000?01011
002?0100????????0????0??0??011??00001000????0?000

Eucnemesaurus

??
????????????????????????????0??00????1???0???0?10???1?21?????0?0???1
01???12???101????????1??111111?100210?000101100????20???1????1????????????1??1?1?1?00???00??00
??10

Ha_Noosi

1001101010211011110 1?1110110011111101011110010000003010000001000000210011 11?010111
0?01101110?00001?110010111101010001?1?1111001200101000000121011010101 1?????????????????
??101010000010011?110121101010011100 1000??????????????1?111010?????????1100?001010101101
220020000?00?0?1??00?010???11011?1010020??021001?10

Jingshanosaurus

110????0?02111?11?1??000???0?1??1?101?00??????1011??00010?????000?0001??????0????00?0??0?101
1020110-100-11111010?0???0?0?????01?001010000000?1011??0000??10011102?0010000000010??00
00??0?????113110?01102110010?010?10?12003000120110001?011??10?110?0010?0101001?20?2000
0????1110?00???0??21101111110010000?1101020

Lamplughsaura

1?011????0??1?????1???0012?000??1???????10011?0??????01??000??1?01?000?02???0???011?0?1?000?0
0101101110111??1?1000?11010?10000??0?0000?01?012101???0001????????????00??0?????10??11001
00?10?11001?01010020000?00???????????????11011000???1??01??21021010?010110??20?201?0?0?0?
11??00?0????31101???010020??021001?10

Leonerasaurus

??000?????????1??1101110
111????1?10?110?0????000000001000??01?1010?00001??11?1020??????????????1???0100??????????????
???????????????111?1220????????0???1??1???1??????0?????????????????????????????????????111????????0???
?0???01???

Lessemsaurus

??10?0??00001?00?0?0102000110l1?01100?????????????????????011???0010001l?????31???1?1??
???010??10110112103101l?01?010???111?10?2102101110101111020020001O??001101100??????11??
?2???00????????100?0

Leyesaurus

?1?1?0?01???1??11?1????????010?11?10101110O?01001?0??1121???????0??????????????????00?0?1??00??0
000101100101?100101?011??0?10100??????????????????????????????????????0?1??0?0??????????????????????
????????????????????????????????????0???1??010?????211????
???0??????0?0

Lufengosaurus

1?????1???21?0111001?11?01100111l?10101111011?000002010l0??01000???110002???01?????10?11
10?1?0000101100?011??01000???0?011??0012001010001000?1011110?0101100101l3?00100000020
111000001001111111311020100111001000101l0?12?020011?111010000111110111020010101010
111201200010000011O??0???011211011200100200002l001010

Maphutseng

??010??0????001?00?00010??01?1?11??1???????????????31011??1?1100?0???00010011?????21??1?1??
????0?0??00110012002000001000l0??????1???100100101010110?1?00200011O0??????????????11????2
1???0????????01??0

Massospondylus

?0111010101{01}10111001001112000011101010111O0{01}1100{01}003{01}1110000100000100100
101?01111101O?1100001000010110010111001O?001101001111001200101000100121011010101111
001011??000000000111010000010011111012110201001110010000011021200211111111010000011
11101110?0010001000011201200001000?1100?0???0???110????0000?0?0020001010

'SAM-PK-3449'

??0?????0???????0?0100021?1???110??????1?????101??0??1??1???1????????????????????????????????0?2100000??

NM_QR_3314

101??010?0211011O?0????1?110111-1?1011110201??00000?11010?00100001110l??20??01?0100?0??
111011?0011011?00011?1?100?011?10010000?0???0????1000????????101??1001011????1????0????0??
1?00??011???0?21?0201101110010001011O1?200??????????????111?021?1?????????0???1?20?????0???0
?1???0??010?0???0??1?110020?0121001010

NM_QR_1551

??10?0?????0??00??10?0100021???100?00?????????1?001??0?01?0?0???0000?011????????????????????????1011001200?1101011001??????????010?1010111010111200?000100???10?00???????11?????1?00????????01??0

Meroktenos

??0????00??0?1?????????????????????????1?1???1220301?1???0010??????????110210??1?1001111??????????????????????????01??????????????????????

Mussaurus

?0111010?02?00?1101???0??1??0??11?1?101000??1000100??001???0?0?00?10????????01??11010?1??1?????0101011?0101?????0000010?0?????0??00?000000000?101?0?1?01?0??11021???01??0?0?1010??01001001011???01211?201???01?010????0??21200??11121?10101101111110?11020010101000111201201110000011111000?????11101211 0?001000021001010

Pampadromaeus

?01??010?0??10000001??0??0??01?00?1?0000??0??000100?01021??????????????????????????00?0???010000000101000001?????????????????????????????????????1?1?????????00??00????????????21?1?????????????????????????????????00?00??1?0?0?1?????????????????????000000000000000010210????0???

Panphagia

??????????????????????????????0?????????????00?1????????????110?????1100???????????00100110 0??000?0101000001?????0001?10?0???100??00???0?0?00??1?1??00?0??????1?????001??0000101 1?????????????????????????????????1??10100210 1????0???1??010110??????????????????????00100111??00100001 1????????0??????0????????????0

Plateosaurus

?00110001021101110010011121010110110000102011000 1000{01}000110000000112011111010101010101110111010000101100011111101010111010110100120010100000002101100010110 1?01010?0{01}10000?020111000001001111101111020100110001000{01}{01}1101121020110?11001011011111011001001010101001120120000100001100001110011100 12??00002000010001010

Pulanesaura

??0?11?111111?????????????????0??0??0?????100?03?01?101???1?00??????????211???1?0????????1??1??01??11??????????????????????????????0?0??

Riojasaurus

1001?0?0?0??101?10?1000????0??1?1?10??001?0???00100?01010??000000?1201??11??0????0010??100
?0?00001011000????001001??10?0110100??001010000000?101?00010????0010?11?011??000?101110
100010011111?1?1?010100?1100?000011101120021111?11001010011111?1110210111010?110120
0201001000?11??00??????011?????100021??110001010

Ruehleia

??1
?0?100000101011?1001200101000?000210111001011?01?1010???1???0???10?1??00001?0??????????0?
0??0????0?00?001002120020111?100010000010111?110?0010101000111200?001100?001111001???
????????????????????????????

Sarahsaurus

?0?1?0??1???????11???????11???????101?1010001000?0??010100?0???00?101001201?01???00?0?1??101
10000101100?011???1?1?0???1?110100??0??0??0???????111???1?01?10??11??1?01????0?101110?00010
01?0111111?0201002110010001?110?1200101111101010????0?????110?10100010100?1?012001000
?0011??10??00??111?131100002000120001 0?0

Saturnalia

??1???????00111?????????????1?000?0????00?0???????????010??
00?????????????????1???001000001000?000?101010000?0?0001001???00??0?00211110000000010?????
????????????????????1?0?001011110?0000101?0111?00?000?000010001000110010011100001100001?
?001000010000??0?0100?????0?0

Sefapanosaurus

??
??????????0??????00??00?01000?001?1?1???1?0?????????????01??0??1???010??00?0012?1101212?101???
??0010????????????????????????????????????1???00101010??0???0????00?0?001111001000???11????????????
??????????

Seitaad

??
????????????????????0??0100????????1?????????????????????????????0????00??????11?1?1?02010??11001
0????????????????1?100010?????????????????????????????0?2?????????????????001????????010000??0?0?00?
?0

Thecodontosaurus

???????0??0?0000100010????0010??10???100?010
1100001??????0????????????0??00?0?000??00?101??00?0??1??011????001??0??0???1????00??011?1?100?

?010100?10?0100000?10??220211?????0??0??????????10000?????1000011?0??0000?0?001100001??????
??0?????????????????????

Unaysaurus

?00?10?010??10011?11????????10??????????????1000?00??0010???001?????????????????101?????00?100
00101100??1??0?????????????????????00??100???0????1?????????????????????01??????10?110??00100????????1
??111??????0?0???0?11???0???????10???????????
???????????

Xixiposaurus

1??1?0?0?0???0?11?11???1?1??0??-1?10111011000100100?111200?0?0000?0?10??????0????00?0?1???0
??000?101100001??1?1??????0???10?00???000?????????
?????????????????10110??210201?1?001010110010??2?10??00100010101??2002?0001??0?????????????
1010011?00002??0?20000??0

Yunnanosaurus

10?1101010?010111????0001????11?1?1011110???0000?00011120??000000?0?01??????0????0010?1??
101?020010-111-11??1?10?1?1?0?0????001?00?01000100121011011?0000100101111001??0?0????1??
00001?011???1?211020100310?0100000?10?1200211?1?0000100?0111110?100?0010001000011201
2000000?0011000011?????11??1??1100?00?1??0010?0

Apatosaurus

1210101?002????01??0??00?001-----?11-
1?010101001101?001202?111111?0?0???????1??010101?01?1020121???-
1??-??30?01??10?01011?00110?111001114?21211101?011000211113031?011?110?21010?111101102
???00012?00010?0001110?110111?20132101?0011011000101?0?211211----1111112210210?1011?1?
??1?????1??300110212111210112111121

Camarasaurus

1210011101301111010010000001-----011-100101010110113001202011111100001202000121010 10
120101020121111-111-113010101111012111001100111101114121211101100100021111303 2?011
111101110010111011021100000210001 0-100111?110011?0211300?1?1100?10010?0100?211211----
1111111210211?1011111111011011??2001?12121112101121111121

Lapparentosaurus

??0?11?1?1?1?
??????110???1??????????1???0011311121?10110?00????????????11??1?1101?001?00100102??1??001??00
10-???110??21011?02?1?0101000100101?100000?110111----
1100111?102100111?111110011??????10?????1???????1???11???

Omeisaurus

1210011101201111010010000001-----011-1001010?0110013?01202011111100001???0001????0101?
010102001111111111113?1?11200?01??110111?111110011312121110110110?0211113?311011111
0?111101211101002???0001?10001?-???1110110011?02?1?00?1?110??10011??00?1211?11----111101
?21??1101?1?01111100??1???2101122?21112101121111121

Shunosaurus

1210011100301110010010000001-----011-10010101011111000120201110010010120200?12101010
02?100000121111-111-1?3?1?11?0???1????????0011111?1?4?21??110?00000??110?0203??111111??00
110?1111010??1??00???10001?-1??110?110011?02?1?00?1?11??01001110?0??211?11----111101?21??1
1?0??10?11?10??011???10???2?211?210?121111??1

Tazoudasaurus

??0?1???00?????????0???????????0101????1??000?11111
10111??1?1???1111?2110010001??0001131212111?110000??????????00111?1?10???0011101011?2???
01011100010-000010012?01110201??001?0110?11??11001??211?10111110111?2200210001101111
1001101????11???2?1111?????2??01???

Evolution of basal sauropodomorphs and diversification of sauropod dinosaurs : contribution of Lesotho's fauna and comparative cladistics

The evolution of sauropodomorph dinosaurs and the radiation of the large sauropods are still far from being understood and well-dated. If the first sauropods seem to appear at the end of the Triassic, they don't start to diversify before the Middle Jurassic. The uncertainty surrounding the definition of the clade Sauropoda is one of the main causes of the lack of consensus regarding the prosauropod – sauropod transition. It is this issue of the "stem-group" of sauropods that is dealt with in this thesis. Some prosauropods are now considered to be sauropods by some authors. These basal taxa differ a lot depending on the authors. The multiplication of the cladistic analyses didn't solve the problem as they never were compared.

The discovery in 2008, by a MNHN team, in the Early Jurassic of Lesotho, of a prosauropod articulated skeleton is used herein as the basis for anatomical and systematic study of basal sauropodomorphs. Many other new dinosaur remains from Lesotho, housed in the MNHN collections, complement the study material. Among these, material referred to the Maphutseng prosauropod and fossils referred to the genus *Meroktenos* are described in details for the first time.

A critical and detailed comparison of previous phylogenetic analyses is performed, using the comparative cladistics method as formalized by Sereno in 2009. This work allowed to highlight the significant impact of the choice of characters and their scoring on the topology of the trees. After that, a first reappraisal of a list of 449 compiled characters was carried out. It required the reexamination of a matrix consisting in 15 000 to 20 000 cells, and more than 1300 measures. This work led to remove more than one hundred morphological characters, and the building of a new matrix including 49 taxonomic units and 308 characters. The results of the phylogenetic analysis, although preliminary, raise some interesting points. Several clades, often recovered in the most recent analyses published by other authors, are not recognized here. However, clades that had, until then, never been found, are recovered. The different analyses also point out the hurdle of the origin of Sauropodomorpha, and reopen the debate on the origin of Sauropoda.

Keywords :

Dinosauria, Saurischia, Sauropodomorpha, Evolution, Origin, Phylogeny, Cladistics, Lesotho, Triassic, Jurassic

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

L'évolution des dinosaures sauropodomorphes et la radiation des grands sauropodes sont encore loin d'être comprises, ni même datées avec précision. Si les premiers sauropodes semblent apparaître à la fin du Trias, ils ne se diversifient qu'à partir du Jurassique moyen. L'incertitude entourant la définition à donner au clade Sauropoda est une des principales causes de l'absence de consensus quant à la transition prosauropodes – sauropodes. C'est ce problème du « stem-group » des sauropodes qui est abordé dans cette thèse. Certains prosauropodes sont ainsi aujourd'hui considérés comme des sauropodes à part entière par certains auteurs. Ces taxons basaux diffèrent cependant beaucoup selon les auteurs. La multiplication des analyses cladistiques n'a rien résolu puisque celles-ci n'ont jamais été comparées entre elles.

La découverte en 2008, par une équipe du MNHN, dans le Jurassique inférieur du Lesotho, d'un squelette de prosauropode articulé sert ici de base à une étude anatomique et systématique des sauropodomorphes basaux. De nombreux autres restes de dinosaures inédits du Lesotho appartenant aux collections du MNHN viennent compléter le matériel d'étude. Parmi ceux-ci, du matériel rapporté au prosauropode de Maphutseng et des fossiles attribués au genre *Meroktenos* sont entièrement décrits en détail pour la première fois.

Une comparaison critique et détaillée des analyses phylogénétiques antérieures a été réalisée en utilisant la méthode de cladistique comparée telle qu'elle a été formalisée par Sereno en 2009. Elle a permis de démontrer l'impact très important du choix des caractères et de leur codage sur la topologie des arbres. Suite à cela, un premier retour sur une liste compilée de 449 caractères a été effectué. Il a nécessité la vérification d'une matrice de 15 000 à 20 000 cellules, et plus de 1300 mesures. Ce retour aux caractères ont entraîné la suppression de plus d'une centaine de caractères, et la création d'une matrice inédite de 49 unités taxonomiques et 308 caractères. Les résultats de l'analyse phylogénétique de cette matrice, bien que préliminaires, soulèvent plusieurs points intéressants. Plusieurs clades, généralement retrouvés dans les analyses les plus récentes publiées par d'autres auteurs, n'apparaissent pas. En revanche, des clades qui n'avaient jusque-là jamais été retrouvés font leur apparition. Les différentes analyses pointent également du doigt le problème de l'origine des Sauropodomorpha, et relancent le débat sur l'origine du clade Sauropoda.

Mots-clés :

Dinosauria, Saurischia, Sauropodomorpha, Évolution, Origine, Phylogénie, Cladistique, Lesotho, Trias, Jurassique