

La Neuve, gisement à plantes, invertébrés et vertébrés du Bégudien (Sénonien supérieur continental) du bassin d'Aix-en-Provence

Géraldine GARCIA

Institut des Sciences de l'Évolution, UMR-CNRS 5554,
Université de Montpellier 2, Place Eugène Bataillon,
F-34095 Montpellier cedex 5 (France)
garciage@isem.univ-montp2.fr

Sylvain DUFFAUD

Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
s.duffaud@dinosauria.org

Monique FEIST

Bernard MARANDAT

Institut des Sciences de l'Évolution, UMR-CNRS 5554,
Université de Montpellier 2, Place Eugène Bataillon,
F-34095 Montpellier cedex 5 (France)
mofeist@isem.univ-montp2.fr
marandat@isem.univ-montp2.fr

Yvette TAMBAREAU

Juliette VILLATTE

Laboratoire de Géologie structurale et tectonophysique,
Université Paul Sabatier, 38 rue des Trente-Six-Ponts,
F-31400 Toulouse (France)
geostruc@mail.cict.fr

Bernard SIGÉ

Centre de Paléontologie, FRE-CNRS 2158,
Université Claude Bernard-Lyon 1, 27-43 bd du 11 Novembre,
F-69622 Villeurbanne cedex (France)
sige@univ-lyon1.fr

Garcia G., Duffaud S., Feist M., Marandat B., Tambareau Y., Villatte J. & Sigé B. 2000. — La Neuve, gisement à plantes, invertébrés et vertébrés du Bégudien (Sénonien supérieur continental) du bassin d'Aix-en-Provence. *Geodiversitas* 22 (3) : 325-348.

RÉSUMÉ

Le gisement de La Neuve est inclus dans l'épaisse série argilo-gréseuse qui représente la transition du Bégudien au Rognacien (partie du Crétacé supérieur continental) dans la zone orientale du bassin d'Aix-en-Provence (Sud-Est de la France). Mentionné à propos de quelques fossiles, il fait ici l'objet d'un premier bilan paléontologique. Il est présenté dans son contexte géologique, stratigraphique et sédimentologique. L'association fossile qu'il a livrée est formée de végétaux et d'animaux aquatiques et terrestres. Les groupes représentés de façon significative sont les charophytes, gastéropodes, ostracodes, amphibiens et reptiles. Des données de premier intérêt sont obtenues pour les ostracodes avec un type générique nouveau, les amphibiens, et les coquilles d'œufs dont quatre types sont représentés. D'après les charophytes, l'âge de La Neuve est établi comme bégudien, la biozone concernée se trouvant corrélée au Chron 33N (Campanien moyen à supérieur). La riche association contenue dans ce gisement est commentée dans ses aspects de genèse taphonomique, de diversité relative, de paléoenvironnements et de paléogéographie.

MOTS CLÉS

Crétacé supérieur,
continental,
Provence,
charophytes,
invertébrés,
vertébrés,
coquilles d'œufs.

ABSTRACT

La Neuve, Aix-en-Provence basin, SE France, a new fossil site bearing plants, invertebrates and vertebrates of begudian age (continental late Senonian).

In the eastern part of the Aix-en-Provence basin (SE France), a thick clay and sandstone alternance represents the Begudian to Rognacian transition (part of the continental Late Cretaceous of the Provence area). These levels include the La Neuve fossil site. Only briefly cited until now, this locality is the matter for a first general account. Its geological, stratigraphic and sedimentological aspects are stated. The fossil assemblage includes plants as well as terrestrial and freshwater animals. Among them, charophytes, gastropods, ostracods, amphibians and reptiles are significantly documented. Original data are obtained for ostracods with a new generic type, amphibians, and eggshell material with four structural types represented. On the charophyte evidence, the age of the locality is Begudian, and the concerned biozone directly correlates to the Chron 33N (middle and late Campanian). Aspects of taphonomical genesis, relative diversity, paleoenvironment and paleogeography are discussed.

KEY WORDS

Late Cretaceous,
continental,
SE France,
charophytes,
invertebrates,
vertebrates,
eggshells.

INTRODUCTION

Diverses régions du Sud de la France et de la péninsule ibérique, particulièrement le pourtour méditerranéen mais aussi des zones plus occidentales, jusqu'au Portugal, de même que des régions plus orientales comme la Roumanie, sont favorables pour la paléontologie des milieux continentaux de la fin de l'ère secondaire. Souvent

connu de longue date, ce potentiel favorable a été prospecté et exploité intensivement durant ces dernières décennies. Pour la zone occidentale des bilans étendus ou restreints font état de ces travaux (ainsi pour les vertébrés : Buffetaut & Le Lœuff 1991 ; Buffetaut *et al.* 1997 ; Sigé *et al.* 1997). Le bilan le plus riche dans la diversité systématique et l'extension géographique et biostratigraphique reste celui de Babinot *et al.* (1983).

De nouvelles découvertes viennent désormais fréquemment s'ajouter aux éléments connus ; des chantiers de fouille sont ouverts en différentes régions et différents pays, conduits par différentes institutions, et des études scientifiques variées sont réalisées sur le matériel obtenu.

Le gisement de La Neuve, dans le département du Var et proche de Saint-Maximin, partie orientale du bassin d'Aix-en-Provence, prend part à cet essor des recherches. Sa spécificité est de relativement bien documenter certains aspects des biocénoses continentales amphibies du Crétacé supérieur. Pour les invertébrés, l'apport de La Neuve est celui d'associations spécifiques de gastéropodes et d'ostracodes, avec parmi ces derniers la présence d'une forme originale. Les algues charophytes sont représentées par deux espèces, *Amblyochara begudiana* Grambast, 1962 et *Peckichara pectinata* Grambast, 1971, dont l'intérêt biostratigraphique est d'indiquer précisément le Bégudien. Pour les vertébrés, la valeur particulière du site est de fournir des documents significatifs pour la microfaune amphibie. Celle des batraciens y est remarquablement représentée. S'agissant des coquilles d'œufs, La Neuve fournit des données originales et variées, documentant quatre types différents, certains non identifiés à ce jour dans le registre européen. Un type de coquille est rapporté à titre d'hypothèse à un petit crocodile connu d'après le matériel dentaire.

HISTORIQUE

Le site fossilifère a été découvert à la fin des années 1970 par un étudiant aixois, Philippe Kerourio. Celui-ci entreprenait à la même époque une étude morpho-histologique et biostratigraphique des œufs fossiles du bassin d'Aix-en-Provence, restée regrettamment au stade des prémisses. La richesse apparente de La Neuve en microvertébrés détermina un essai de concentration intensive de la gangue, réalisé à Montpellier sur une tonne de sédiment environ. Cette phase d'exploitation fut entièrement prise en charge par l'un des auteurs (B. M.). Les indices de présence de mammifères recherchés

dans cette opération se réduisirent à un médiocre spécimen dentaire. La localité apparut néanmoins très intéressante par ses ressources pour certains autres groupes et pour le matériel de coquilles d'œufs.

Certains éléments ainsi obtenus font partie du matériel décrit ou mentionné dans des publications subséquentes. Ainsi Buffetaut *et al.* (1986) rapportent pour La Neuve, parmi d'autres sites du Sud de la France, la présence de petits dinosauriens théropodes deinonychosaures. Kerourio (1987) décrit de la localité un type crocodilien de coquille d'œuf, également présent dans un autre site du bassin d'Aix (Grands Creux). D'après une dent isolée, il signale la présence d'un dinosaure ankylosaure (*in litteris* 1981). Sigé *et al.* (1997) mentionnent La Neuve dans la distribution spatio-temporelle d'une forme crocodilienne de petite taille documentée par un abondant matériel dentaire au gisement campanien de Champ-Garimond en Bas-Languedoc, et récemment référée au genre *Acynodon* Buscalioni, Ortega & Vasse, 1997.

SITUATION GÉOLOGIQUE ET STRATIGRAPHIQUE (Bernard Sigé)

Les couches fossilifères de La Neuve affleurent non loin du domaine éponyme, le long de la tranchée du chemin de fer longée par la route D6 de Trets à Saint-Maximin. Il s'agit de couches à pendage sub-horizontale du synclinal de l'Arc, dans la partie orientale de cette structure (Fig. 1). Divers restes osseux et dentaires de grands reptiles (dinosaurens sauropodes, ornithopodes, hadrosaures) anciennement découverts à proximité du gisement dans les mêmes terrains, sont conservés dans les Musées d'Histoire naturelle d'Aix-en-Provence et de Marseille.

Localement la série sédimentaire consiste en une alternance de deux bancs gréseux d'ordre métrique, de couleur grise, et de couches argilo-marneuses plus épaisses, de couleur ocre-rouge. Les grès sont relativement grossiers ; les argiles comportent des grains siliceux et des nodules carbonatés. La couche fossilifère est incluse à mi-hauteur

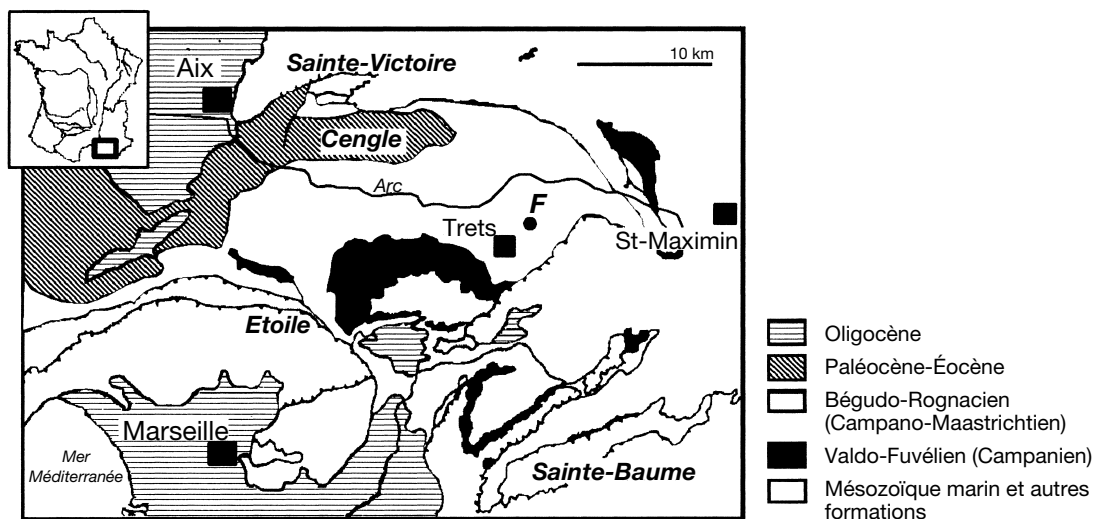


FIG. 1. — Situation géographique et géologique du gisement de La Neuve (contours géologiques simplifiés d'après Durand 1988).

dans l'assise argileuse délimitée par les deux bancs gréseux. L'extension latérale de ce niveau est décimétrique, avec une concentration variable en restes fossiles. Cette extension suggère une nature lenticulaire de l'horizon fossilifère, et la vraisemblance que d'autres concentrations soient présentes de place en place dans la même assise argileuse.

L'alternance locale de grès et d'argiles correspond à celle du Bégudien terminal dans la région orientale du bassin provençal, alors que dans la région centrale les niveaux supérieurs de ce même étage ont une forte composante calcaire. Le stratotype du Bégudien a été défini dans une zone plus septentrionale du bassin, le long de la route N96 entre le Jas-de-Bassas et La Barque (Babinot & Durand 1980). Dans la région orientale du synclinal de l'Arc, la limite du Bégudien et du Rognacien inférieur reste imprécise, sans repère lithologique dans une série monotone à dominante d'argiles rouges à passées gréseuses (BRGM 1970). Suivant la même source, le Bégudien est transgressif sur le Fuvélien et le Jurassique supérieur immédiatement à l'Est du gisement, dans la région de Pourcieux.

La sédimentation de cette période, pour cette région, correspond à l'accumulation d'éléments détritiques dans des formations à dominante gréseuse ou argileuse. Elle est interprétée comme le produit d'une activité orogénique, pendant

laquelle les massifs cristallins régionaux en voie de surrection se trouvaient soumis à une forte érosion (Durand 1961).

Sur la base sédimentologique (Chatelet 1972 ; Babinot *et al.* 1984), l'interprétation du paysage bégudien est celle d'une région d'épandage, au pied de chaînons en voie de surrection. Une étendue lacustre occupait la partie médiane, avec une sédimentation carbonatée en mode calme. La périphérie était une zone de faibles reliefs, à chenaux fluviaux divergents dans des terrains sablonneux et argileux. Des zones marécageuses pouvaient s'y établir temporairement, favorisant l'installation d'un écosystème particulier.

ANALYSE DE LA PALÉOBIODIVERSITÉ

Le matériel dont il est fait état ci-après est déposé dans les collections universitaires de Montpellier (charophytes et vertébrés) et de Toulouse (invertébrés).

CHAROPHYTES (Monique Feist)

Le gisement de La Neuve livre deux espèces de la famille des Characeae, *Amblyochara begudiana* Grambast, 1962 et *Peckichara pectinata* Grambast, 1971 (forme naine), la première abon-

dante, la deuxième rare. En dehors de son gisement-type (Grambast 1962), situé non loin de Trets entre Gardanne et Gréasque, le taxon *A. begudiana* est fréquent dans les niveaux bégudiens de Provence et du Languedoc (Grambast 1971, 1974 ; Babinot *et al.* 1983 ; Feist & Freytet 1983). Il figure par ailleurs dans le Garumnien de la région de Cuenca, Espagne (Ramirez del Pozo & Melendez Hevia 1972 ; Grambast 1975) ainsi que dans le Campanien-Maastrichtien du Pérou septentrional (Mourier *et al.* 1988). Le taxon *P. pectinata* est très répandu dans le Bégudien de Provence (Gardanne, Les Barjaquets) et du Languedoc (Villeveyrac, Corbières). De répartition beaucoup plus restreinte, la forme naine de *P. pectinata* n'était connue jusqu'ici que du Fuvélien supérieur et du Bégudien du bassin de Villeveyrac (Feist & Freytet 1983). Compte tenu de l'extension d'*A. begudiana*, c'est au Bégudien que se rattache l'association de La Neuve.

Dans les travaux ci-dessus, le Bégudien est attribué au Maastrichtien sur la base de données principalement lithostratigraphiques (Babinot & Durand 1980). Plus récemment, dans la biozonation des charophytes du Mésozoïque et du Cénozoïque, la biozone à *Peckichara pectinata* du Bégudien est placée, par corrélation directe avec l'échelle magnétostratigraphique (Westphal & Durand 1990), dans le Campanien (zone C 33N), plus précisément dans la partie moyenne à supérieure de cet étage (Riveline *et al.* 1996).

Dans cette biozone du Campanien coexistent les deux formes de *P. pectinata*, *A. begudiana*, *Saportanella maslovi* (Raskyellaceae), *Septorella campylopoda* (Clavatoraceae), ainsi que plusieurs autres espèces de Characeae. Dans ce contexte, la flore de La Neuve paraît appauvrie par rapport à celle des gisements proches de Gardanne et des Barjaquets, ou encore du Pas de Vidal dans le bassin de Villeveyrac. Plusieurs types d'explications peuvent être envisagés pour rendre compte de cette différence. L'abondance d'*A. begudiana* à La Neuve suggère que l'espèce a pu dominer dans l'association, ne laissant coexister que les formes de petite taille de *P. pectinata*. Il est possible d'autre part que cette flore appauvrie soit le résultat d'une eutrophisation du milieu par un excès

de matière organique dont témoigneraient les restes de vertébrés du gisement.

GASTÉROPODES (Juliette Villatte)

Le matériel recueilli consiste en moules internes, généralement de petite taille.

Liste et commentaire des taxons présents.

Rognacia abbreviata (Matheron, 1832)

Un moule interne pupiforme présentant une ouverture circulaire à bord réfléchi vers l'extérieur, tout à fait caractéristique.

Palaeostoa Andreae, 1884, sp.

Le moule interne observé rappelle par sa forme pupoïde *Palaeostoa marignanensis* (Roule, 1886). Il s'agit d'une espèce rare connue seulement par le dessin de l'auteur (p. 213, pl. II, fig. 16), les exemplaires qui lui sont rapportés par Oppenheim (1895 : pl. XVII, figs 22-24) ne lui paraissant pas identiques.

Palaeostoa cf. *dilatata* Nicolas, 1897

Trois moules internes ne dépassant pas 4 à 5 mm de longueur (sans l'apex) pour sept tours plans ornés de côtes axiales fines, très régulières, le dernier portant sur la moitié subapicale neuf stries profondes correspondant à de fines lamelles internes.

Pupilla ? Leach in Fleming, 1828

Un moule interne de petites dimensions (L : 2,8 mm ; D : 1,5 mm), pupoïde formé de cinq tours, dont le dernier porte la trace de trois plis palataux et d'une petite dent suturale. Présence d'une dépression ombilicale sub-circulaire.

Physa cf. *patula* Nicolas, 1890

Trois moules de petites dimensions (L < 6 mm) à spire très courte, dernier tour très développé et renflé et de large ouverture, sont à rapprocher de cette espèce assez répandue.

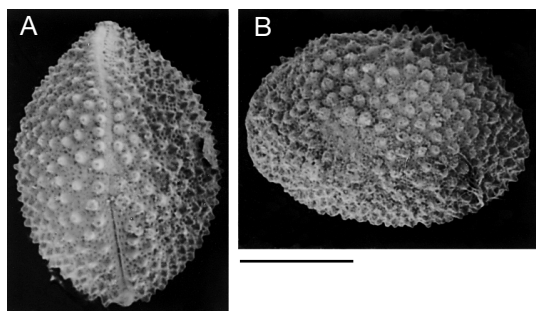


FIG. 2. — La Neuve, *Paracandona occitanica* Babinot & Tambareau, 1986, (LNE-OS01), carapace ; **A** ; vue dorsale ; **B**, vue latérale gauche. Échelle : 500 μ m.

Physa aff. *delecta* Nicolas, 1890

Trois petits moules (L : 3 mm) à croissance régulière, pouvant correspondre à des individus juvéniles.

Macrophysa Meek in Dall, 1870, sp.

Quatre moules internes à spire très étroite (L : 5 mm ; D : 1,6 mm) à suture très oblique. Des spécimens similaires sont déjà observés à Rians (Provence) et près de Paraza (Minervois) (Massieux *et al.* 1987). Ils sont très voisins d'exemplaires portant une micro-ornementation réticulée, recueillis dans les marnes d'Auzas à Pentecôte dans les Petites Pyrénées de la Haute-Garonne. Par leur galbe, ces formes rappellent *Macrophysa parvissima* (Boissy de 1848 : 284, pl. VI, fig. 26a-b) du Thanétien du Bassin de Paris.

À signaler encore plusieurs moules portant des traces de costules spirales rappelant *Megalostoma ? julliani* Nicolas, 1891 (454, figs 11-12), des fragments de spire de *Palaeocyclophorus* Wenz, 1923 et deux moules internes de vraisemblables Pisiidiés.

La malacofaune de La Neuve correspond à un mélange de genres terrestres et dulcicoles. Elle est constituée par des formes de très petites dimensions, inférieures même à celles fournies dans les descriptions. Il s'agit pour la plupart d'espèces inédites ou rares et peu connues, dont la figuration est parfois limitée au dessin original de l'auteur.

En fonction des gisements indiqués par les auteurs, notamment par Fabre-Taxy (1959), les gastéropodes énumérés ci-dessus ont été trouvés dans des horizons de la « Barre » calcaire de Rognac, attribuée au Maastrichtien. Sont aussi d'âge maastrichtien les formes comparables recueillies dans le Minervois et les Petites Pyrénées de la Haute-Garonne (Massieux *et al.* 1979).

OSTRACODES (Yvette Tambareau)

L'ostracofaune récoltée à ce jour ne comprend que deux espèces peu abondantes, de grande taille, l'une nouvelle, l'autre très commune dans le Crétacé terminal pyrénéo-provençal qu'elle caractérise. Présente dès le Campanien, elle est fréquente au Maastrichtien mais n'a encore jamais été rencontrée dans des terrains tertiaires datés.

Paracandona occitanica

Babinot & Tambareau, 1986 (Fig. 2)

Cette espèce de grande taille et fortement ornée est très commune dans le Crétacé terminal des Pyrénées et de Provence. Dans ses gisements les plus récents, elle est associée aux derniers œufs de dinosaures et aux dernières *Septorella*, *S. brachycera* et *S. ultima*. Elle disparaîtra également avant que ne soient recensées les premières faunes et flores paléocènes.

Dans le versant nord des Pyrénées, elle est connue à la fois dans des milieux lagunaires et lacustres. Dans les Petites Pyrénées, on la trouve en effet associée à des ostracodes oligohalins (*Neocyprideis* Hanai, 1959), de riches flores de charophytes, des huîtres, et même à *Laffitteina mengaudi* (Astre, 1923), grand foraminifère benthique abondant dans les environnements méso- à eutrophiques du Maastrichtien terminal. Elle est cependant le plus souvent présente dans les sédiments lacustres connus des Petites Pyrénées jusqu'aux Corbières et datés par les charophytes et gastéropodes continentaux rognaciens.

Dans le versant sud des Pyrénées, elle a été trouvée dans le Crétacé terminal, « Garumnien pars » du bassin de Tremp, à Fontllonga où elle est associée aux dernières faunes et flores maastrich-

tiennes continentales précédant la limite Crétacé-Tertiaire.

En Languedoc, M. Feist l'a récoltée dans le bassin de Villeveyrac où elle est présente dès le Campanien supérieur ainsi que dans le Maastrichtien. Enfin, elle a été citée pour la première fois par J.-F. Babinot (1980) sous le nom de *Paracandona* sp. 1 en Provence. Elle y est abondante, à la fois dans le Bégudien (Les Baux) mais surtout dans le Rognacien, en particulier, dans le gisement classique de la gare de Rognac où elle est associée à des faunes et flores lacustres abondantes et diversifiées. Ses principaux gisements sont situés et datés in Tambareau *et al.* 1997 (figs 1 ; 2).

Indet. Genus sp. 1
(Fig. 3)

Trois carapaces et une valve gauche cassée d'une très grande forme dépassant 1 mm de longueur ont été examinées. Les valves sont allongées, à contour sub-trapézoidal en vue latérale, à bord dorsal droit à faiblement concave. Leurs flancs s'évasent vers le bas en une expansion latérale limitée par sept fortes épines, les deux antérieures et les deux postérieures particulièrement développées. Ces flancs, finement ponctués, sont ornés de grandes épines coniques. Deux sont situées près du bord dorsal, l'une sous l'angle cardinal antérieur et dirigée vers l'avant, l'autre sous l'angle cardinal postérieur et dirigée vers l'arrière. Deux autres se trouvent légèrement au-dessus de la mi-hauteur, l'une en arrière du bord antérieur, l'autre en avant de l'extrémité postérieure déprimée. La face ventrale aplatie est très étalée et porte deux autres grosses épines coniques, sous l'extrémité postérieure des expansions alaires. Ces formes à la morphologie inhabituelle, surtout parmi les faunes limniques, ne peuvent être rapprochées d'aucune espèce connue. Par leurs grandes épines elles évoquent certaines formes des grands lacs actuels (Tanganyika ou Titicaca par exemple), mais leur morphologie est différente. En l'absence de caractères internes visibles et notamment des empreintes musculaires, il n'est possible de les rattacher ni à un genre ni même à une famille précise.

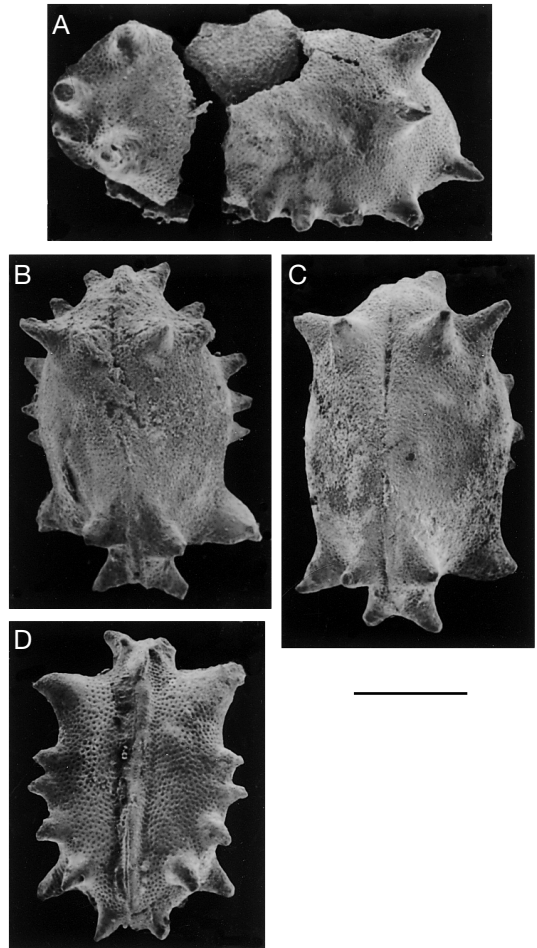


FIG. 3. — La Neuve, Ostracoda, indet. Genus sp. 1, (LNE-Os02-05) ; A, valve gauche ; B, C, carapaces en vue dorsale ; D, carapace en vue ventrale. Échelle : 500 µm.

AMPHIBIENS ET SQUAMATES (Sylvain Duffaud)

Amphibiens

Les restes d'amphibiens constituent la grande majorité des ossements identifiables à La Neuve. Cette faune d'amphibiens, une des plus riches du Crétacé supérieur européen, justifiera par la suite une étude plus détaillée. La présente étude signale les principaux éléments disponibles à ce jour. Plusieurs centaines de restes osseux permettent de distinguer quatre taxons.

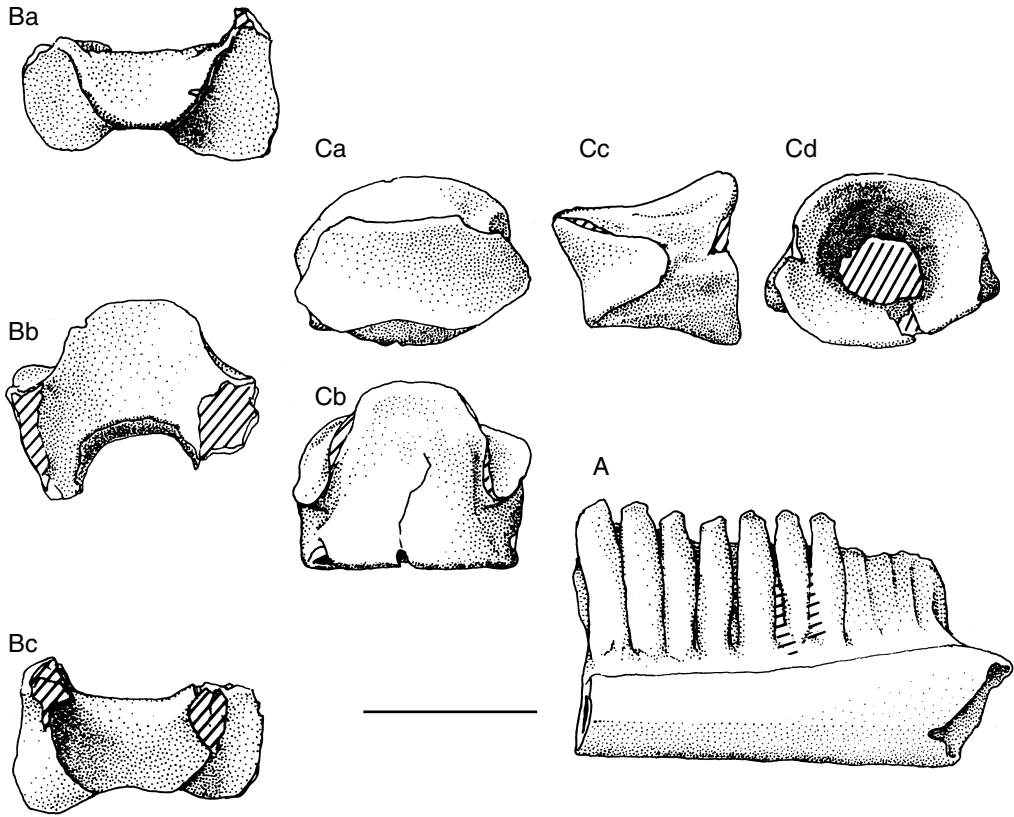


FIG. 4. — La Neuve, Albanerpetontidé indet. ; **A**, (LNE-Am01), fragment postérieur d'un dentaire droit, vue médiale ; **B**, (LNE-Am02), atlas ; **Ba**, vue antérieure ; **Bb**, vue dorsale ; **Bc**, vue postérieure ; **C**, (LNE-Am03), deuxième vertèbre cervicale ; **Ca**, vue antérieure ; **Cb**, vue dorsale ; **Cc**, vue latérale ; **Cd**, vue postérieure. Échelle : 1 mm. S. D. *del.*

AMPHIBIENS *incertae sedis*

Famille ALBANERPETONTIDAE Fox & Naylor, 1982

Albanerpetontidae indet. (Fig. 4)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 8 dentaires, 1 prémaxillaire, 1 maxillaire, 3 atlas, 3 axis, 2 vertèbres dorsales, 1 vertèbre caudale, 1 humérus.

Les dentaires montrent la morphologie caractéristique de la famille (Estes & Hoffstetter 1976 ; Fox & Naylor 1982) : symphyse à interdigitations, courbure très marquée en vue dorsale dans la partie antérieure de l'os, plateau dentaire très large et peu haut, canal de Meckel fermé lingualement, quelques foramens sur la face latérale, pas d'ornementation. Certains des dentaires retrou-

vés à La Neuve portent plusieurs dents intactes (Fig. 4A). Les dents sont non-pédicellées, hautes, parfois légèrement renflées à mi-hauteur ; leur couronne est comprimée latéro-lingualement et faiblement tricuspidée.

Le maxillaire montre une surface latérale irrégulière, percée de plusieurs foramens, mais sans ornementation.

Le complexe atlas/« axis » des Albanerpetontidae est unique. Le centrum de l'atlas (Fig. 4B) est profondément entamé par une cavité dans laquelle vient se loger la partie antérieure de l'« axis », lequel est constitué uniquement par le centrum de la deuxième vertèbre. L'arc neural de celle-ci a disparu. Elle est opisthocœle ; antérieurement sa zone de contact avec l'atlas est convexe

latéralement et concave dorso-ventralement (Fig. 4C).

Les autres vertèbres sont assez incomplètes ; amphiœles, elles portent latéralement de courts processus unicipitiaux. Des haemapophyses, ici brisées, sont présentes sur la vertèbre caudale.

Les *Albanerpetontidae* comptent deux genres, *Albanerpeton* Estes & Hoffstetter, 1976 et *Celtesdens* McGowan & Evans, 1995. Le second se différencie du premier par la forme du processus nasal des frontaux. Cet élément crânien n'a pas encore été retrouvé à La Neuve.

CAUDATA

Famille indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 21 vertèbres, 2 côtes.

Un urodèle aux vertèbres opisthocœles, avec un canal neural de diamètre important, est présent à La Neuve. De telles vertèbres, allongées, avec des crêtes zygapophysaires marquées qui les rendent presque rectangulaires en vue dorsale, portant des processus costaux bicipitiaux et avec une neurépine longue et relativement basse, sont également retrouvées dans deux autres gisements du Crétacé supérieur d'Europe occidentale, Champ-Garimond, Gard, France (Sigé *et al.* 1997) et Laño, Pays basque espagnol (« *Salamandridae* indet. » *in* Astibia *et al.* 1990 ; Duffaud & Rage sous presse). Deux familles d'urodèles, les *Plethodontidae* et les *Salamandridae*, présentent des vertèbres opisthocœles allongées, et avec un canal neural d'un diamètre comparable à celui du centrum. Les vertèbres des *Plethodontidae* actuels sont plus allégées que celles des *Salamandridae*, dont la morphologie générale correspond davantage à celle observée ici. Cependant l'histoire évolutive des *Plethodontidae* est à peu près inconnue : la famille, très majoritairement américaine mais avec un genre européen, n'est pas encore signalée avant le Miocène. L'opisthocœlie chez ces deux groupes a par contre été acquise selon deux modalités différentes, et leurs vertèbres diffèrent par le mode d'ossification du centrum (Estes 1969). Une étude histologique sur les vertèbres de La Neuve permettra peut-être de lever l'ambiguïté sur la détermination familiale.

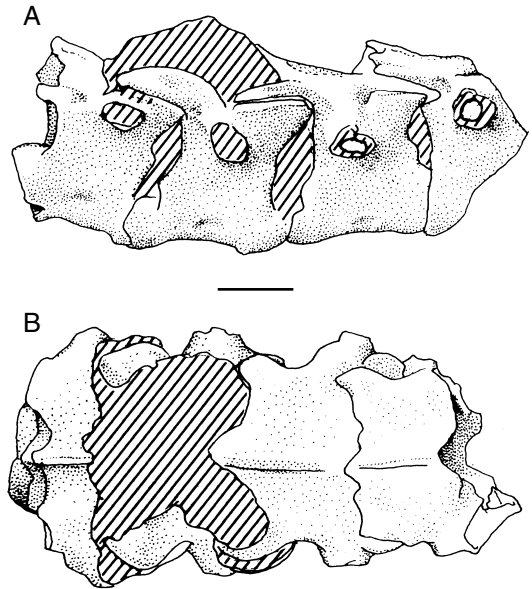


FIG. 5. — La Neuve, Discoglossidé indet., (LNE-Am04), vertèbres en connexion. **A**, vue latérale ; **B**, vue dorsale. Échelle : 1 mm. S. D. del.

Famille DISCOGLOSSIDAE Günther, 1859

Discoglossidae indet.

(Fig. 5)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 23 préarticulaires, 1 atlas, 4 et 2 vertèbres en connexion, nombreux centruns (plus de 50), 40 urostyles, nombreux ilions (plus de 50), nombreux humérus (plus de 50).

Les pièces se rapportant aux *Discoglossidae* sont de loin les plus nombreuses parmi les restes d'amphibiens de La Neuve.

Les préarticulaires montrent un canal de Meckel qui pivote antérieurement au processus coronoïde pour passer en position latérale ; le processus coronoïde forme un plateau.

Les vertèbres sont opisthocœles, l'arc neural est toujours incomplet, sauf dans deux cas de préservation exceptionnelle, où deux et quatre vertèbres ont été retrouvées en connexion (Fig. 5). L'arc neural est long, de type imbriqué. La neurépine se prolonge postérieurement en une courte pointe. Les flancs du centrum peuvent être creusés d'une dépression assez marquée. Les vertèbres sacrées ont deux condyles postérieurs. Les condyles anté-

rieurs des vertèbres gardent souvent la marque de la notochorde.

Les urostyles ont deux cotyles antérieurs pour l'articulation avec la vertèbre sacrée ; ils portent une paire de processus latéraux. Latéralement, un foramen postérieur au processus communique avec le canal neural.

Les ilions portent une longue pointe ischiatique, leur *pars ascendens* est creusée d'une légère fosse supra-acétabulaire. En vue latérale la *pars descendens* est peu étendue et la légère fosse sub-acétabulaire est cachée par l'acétabulum. La crête iliaque est assez haute et fine ; elle bascule latéralement au niveau du *tuber superius*. Un *tuber* inter-iliaque bien marqué est présent.

La diaphyse des humérus est assez large et porte des crêtes médiale et latérale de développement variable. La balle condyalaire, sphérique ou parfois légèrement comprimée latéralement, bien ossifiée même chez les individus de petite taille, est légèrement décalée de l'axe de la diaphyse ; la *fossa cubitus ventralis* est bien marquée ; elle est plus profonde médialement que latéralement.

Les vertèbres et les ilions, surtout, sont caractéristiques des Discoglossidae ; les préarticulaires, les urostyles et les humérus montrent une morphologie qui n'est pas typique de cette seule famille. Cependant en raison du nombre élevé de ces pièces, compatible avec le nombre élevé d'ilions et de vertèbres, en l'absence de tout indice de la présence d'une troisième famille d'anoures dans ce gisement et étant donné qu'elles ne peuvent être rapportées aux Palaeobatrachidae, ces pièces sont attribuées aux Discoglossidae.

Famille PALAEOBATRACHIDAE Cope, 1865

Palaeobatrachidae indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 2 préarticulaires, 2 vertèbres dorsales, 3 synsacrus, 4 ilions, 5 humérus.

Les restes de Palaeobatrachidae sont rares et fragmentaires dans le matériel de La Neuve.

Les préarticulaires portent un processus coronoïde en forme de tubercule, creusé d'une fossette.

Les condyles et cotyles des vertèbres, très aplatis dorso-ventralement, ont leurs extrémités latérales relevées. Les synsacrus sont formés de la fusion de trois vertèbres.

Les ilions sont dépourvus de crête iliaque. Le *tuber superius* est allongé, et suivi postérieurement par une seconde tubérosité sur le départ de la *pars ascendens*. La *pars descendens* est absente. L'acétabulum est de grande taille. Le *tuber* inter-iliaque est très développé.

La diaphyse des humérus est très large, le diamètre de la balle condyalaire représente environ la moitié de la largeur de l'extrémité distale de l'os. La *fossa cubitus ventralis* est absente, les condyles latéral et ulnaire sont également développés.

Toutes ces caractéristiques sont typiques de la famille (Vergnaud-Grazzini & Hoffstetter 1972), mais à partir de ces restes isolés, essentiellement post-crâniens, il n'est pas possible de parvenir à une détermination plus précise.

ANOURES indéterminés

De nombreux os longs (fémurs, tibio-fibulas, radio-ulnas) et des fragments de pièces crâniennes (squamosal, maxillaire, sphénethmoïde) avec plusieurs types d'ornementation se rapportent aux anoures sans plus de précision. Un fragment de sphénethmoïde présente une *fenestra fronto-parietalis* qui s'avance jusqu'à l'aplomb de la cloison qui sépare les cavités antérieures de la cavité postérieure. Rien ne permet d'écarter l'appartenance de ces pièces à l'un ou l'autre des deux taxons familiaux cités ci-dessus.

Conclusion. La faune d'amphibiens de La Neuve compte parmi les plus riches, en nombre de restes osseux, du Crétacé terminal européen ; elle ne peut de ce point de vue être comparée qu'à celle de Laño (Campano-Maastrichtien, Pays basque espagnol ; Astibia *et al.* 1990 ; Duffaud & Rage sous presse). La composition des deux faunes est de plus assez semblable : un albanerpetontidé, un urodèle de type « moderne », un discoglossidé et un paléobatrachidé (à Laño s'ajoute à ces deux anoures un troisième, indéterminé). Dans les deux cas un taxon d'anoure domine très large-

ment la faune : le discoglossidé à La Neuve, le paléobatrachidé à Laño.

Le discoglossidé de La Neuve représente peut-être une nouvelle espèce. Le très grand nombre de pièces, de taille variable, rapportées à ce taxon rendra possible une évaluation de son ontogénie.

La qualité de préservation la variété des pièces retrouvées (atlas et axis d'*Albanerpeton*), la très grande richesse relative en amphibiens (plusieurs centaines d'ossements, comparés à cinq fragments de squamates, quelques dizaines d'écailles de poisson lépisostéiforme, et autres rares restes osseux et dentaires) sont exceptionnelles à La Neuve. Enfin, une des caractéristiques prometteuses du site est la préservation d'éléments en connexion, ainsi pour les Discoglossidae : quelques vertèbres, deux ilions.

Squamates

SAURIA

Lacertilia indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 3 fragments de vertèbres.

Les vertèbres sont procœles, le cotyle est comprimé dorso-ventralement, les paradiapophyses sont saillantes.

? Sauria indet.
(Fig. 6)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 fragment de dentaire.

Le fragment (Fig. 6) n'est pas orientable. Il ne porte que deux dents pleurodentes identiques, coniques, flanquées chacune d'une cuspide accessoire, antérieure ou postérieure. La largeur d'une dent à la base de la cuspide accessoire est d'environ un quart de millimètre.

Une dent conique de plus grande taille, pourvue d'une cuspide accessoire, a été signalée à Champ-Garimond par Sigé *et al.* (1997) comme vertébré indéterminé. La base en est brisée et le mode d'insertion n'est pas connu. Les auteurs écartent son appartenance aux poissons et aux lacertiens. Dans l'état des données, l'appartenance aux

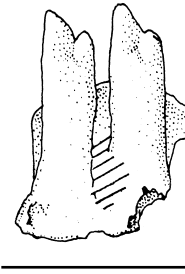


FIG. 6. — La Neuve, ? Saurien indet., (LNE-Sq01), fragment de dentaire portant deux dents, vue médiale. Échelle : 1 mm. S. D. del.

Sauria du microvertébré de La Neuve à dents bicuspidés est vraisemblable.

AUTRES VERTÉBRÉS (Bernard Sigé)

Pour mémoire sera rappelée la présence à La Neuve d'éléments fauniques décrits ou mentionnés dans des travaux antérieurs.

— Un petit dinosaurien théropode est représenté par une dent incomplète de très petites dimensions, comprimée transversalement et arquée en arrière, dont la crête postérieure porte une fine crénulation (Buffetaut *et al.* 1986 : fig. a). Ainsi que d'autres semblables, ce fossile documente la présence de Deinonychosauria Dromaeosauridae, à La Neuve comme dans plusieurs faunes du Crétacé supérieur continental d'Europe occidentale et orientale, notamment en Roumanie, dépression de Hateg (Csiki & Grigorescu 1998). Ce grand type comportant quelques variations s'apparente à ceux de formes décrites du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, et notamment *Dromaeosaurus albertensis* Matthew & Brown, 1922 de la Judith River Formation (Currie *et al.* 1990).

— Un type particulier de coquilles d'œufs a été décrit comme celui d'un crocodilien alligatoriné (Kerourio 1987 ; Garcia *et al.* cette publication).

— Un crocodilien de petite taille est représenté par quelques dents isolées à tendance bulbeuse, de type broyeur, semblables en taille et morphologie à celles du crocodilien très commun du gisement de Champ-Garimond (Sigé *et al.* 1997). L'attribution classique de cette dernière forme aux alligatorinés, un moment mise en doute (Buscalioni *in* Sigé *et al.* 1997), se voit confortée

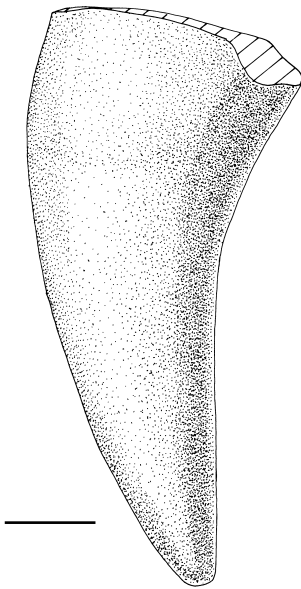


FIG. 7. — La Neuve, Dinosaurien théropode, cf. *Paronychodon* sp., (LNE-D01), dent isolée, vue labiale. Échelle : 1 mm. L. M. del.

par sa référence au genre *Acynodon* récemment défini sur l'évidence ostéologique et dentaire (Buscalioni *et al.* 1997). La forme de La Neuve s'apparente par la morphologie des dents « molaires » tribodontes à celle de Champ-Garimond. Elles diffèrent toutes deux du morphotype plus complexe de la forme de Quintanilla del Coco (*A. lopezi*) et semblent donc transférables à l'espèce *A. iberoccitanus* (*ibid.*).

— Du matériel dentaire reptilien de petites dimensions, obtenu lors des concentrations de sédiment faites à Montpellier, a été emprunté à la même époque par P. Kerourio. Ce dernier signale la présence d'un dinosaurien ankylosaure, *Struthiosaurus* présumé (*in litteris* 1981).

Les concentrations du sédiment extrait à La Neuve ont effectivement fourni du matériel osseux ou dentaire révélant des animaux de petites, moyennes ou grandes dimensions. Il s'agit le plus souvent d'éléments fragmentés, souvent très partiels, ou encore roulés, usés, plus ou moins décortiqués ou encroûtés.

En plus du petit deinonychosaur mentionné plus haut, quelques restes dentaires de taille petite

ou moyenne correspondent à trois types de dinosauriens :

— cf. *Paronychodon* sp. (Fig. 7). Une dent caniniforme, haute, courbée en arrière, se rapproche très étroitement par sa morphologie, ses proportions, ses dimensions (longueur basale 2 mm ; largeur basale 1 mm ; hauteur 7 mm), son absence d'ornementation et de crénelure, de celle de Champ-Garimond signalée comme Théropode indéterminé (Sanz *in* Sigé *et al.* 1997: fig. 13). Un second spécimen moins complet, plus petit, s'apparente au même type. Des formes semblables sont signalées de plusieurs localités du Crétacé supérieur d'Europe occidentale et orientale (e.g., Csiki & Grigorescu 1998). Du matériel du même type général, non denticulé, est décrit sous différents noms du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, notamment *Paronychodon lacustris* Cope, 1876 ;

— Ornithopoda, *Rhabdodon* sp. (Fig. 8). Deux fragments correspondent à des dents plus grandes, à couronne haute, de section ogivale. L'ornementation comporte des crêtes marquées, verticales, parmi lesquelles une crête médiane plus saillante. Cette morphologie est caractéristique du genre *Rhabdodon* Matheron, 1869, assez commun dans le Crétacé supérieur méditerranéen. Quoiqu'un peu inférieure en taille à celle de Champ-Garimond (o.c., 122), la forme de La Neuve est susceptible de représenter la même espèce, *Rhabdodon* aff. *robustus* (Nopcsa, 1900) ;

— Ankylosauria, ? Ankylosauridae indet. (Fig. 9). (N. B. : le *Struthiosaurus* Gunzel, 1871 déterminé par Kerourio dans le matériel de La Neuve correspond peut-être à ce type dentaire ; ce point est provisoirement incontrôlable). Quelques fragments, et des éclats d'émail, correspondent à des dents assez épaisses, de contour général foliacé. Les crêtes latérales portent des denticules. Ténus vers la région apicale (Fig. 9B), ils sont plus développés latéralement, formant de forts reliefs transverses, laminaires et lobiformes, et pourvus d'une crête (Fig. 9A). Les faces buccale et linguale des dents portent des crêtes et sillons peu accentués, plus nombreux du côté lingual. Des formes proches sont représentées par du matériel dentaire dans certains gisements euro-

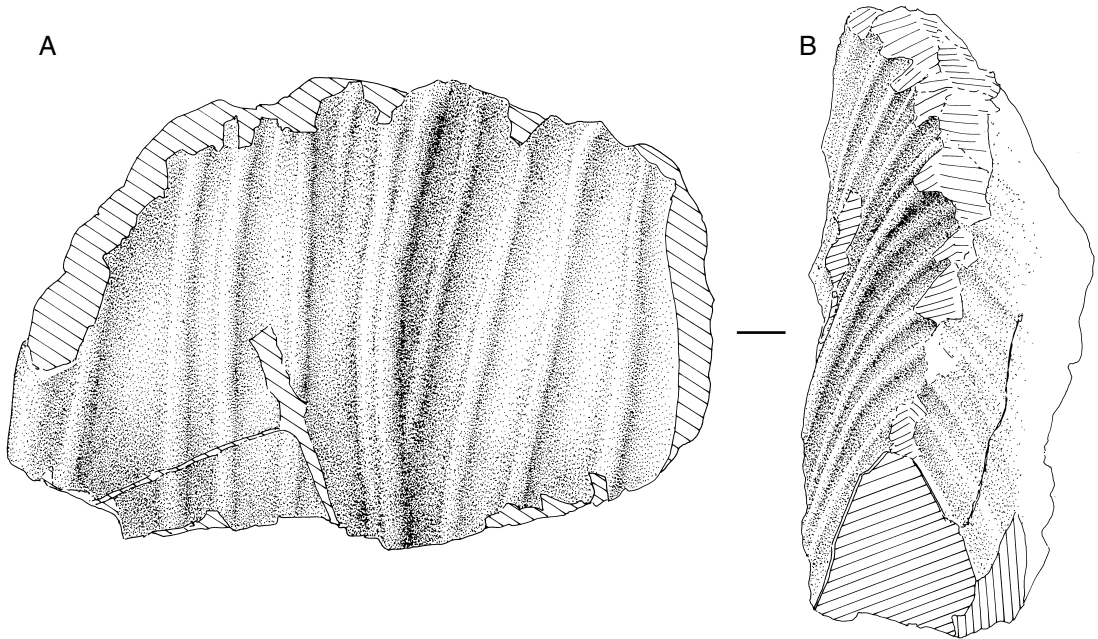


FIG. 8. — La Neuve, Dinosaurien ornithopode, *Rhabdodon* aff. *robustus*, (LNE-D02), dent maxillaire ; A, vue labiale ; B, vue latérale oblique montrant la section et la crête. Échelle : 1 mm. L. M. del.

péens de la période, notamment à Champ-Garimond où ils sont signalés comme nodosauridés indéterminés (Sanz *in* Sigé *et al.* 1997 : 123). Autant que la documentation permette d'en juger, les denticules latéraux semblent plus développés sur le matériel de La Neuve. Par du matériel plus complet, plus explicite, les ankylosaures sont classiquement représentés dans le Crétacé supérieur nord-américain. La morphologie dentaire en est étudiée, et la variation y est reconnue importante (Coombs 1990). Une forme qui se rapproche plus nettement de celle de La Neuve est le genre *Ankylosaurus* Brown, 1908, au moins par le plus grand nombre et l'aspect plus rapproché des denticules latéraux, alors que les nodosauridés comme *Palaeoscincus* Leidy, 1856 montrent des denticules moins nombreux et plus forts. Encore que la variation doive jouer, la ténuité des denticules de la région apicale semble plus accentuée chez l'espèce de La Neuve que chez *Ankylosaurus magniventris* Brown, 1908.

Les pièces de plus grande taille consistent en éléments fragmentés, souvent très partiels, ou encore

roulés, usés, plus ou moins décortiqués ou encroûtés, peu significatifs en général. L'ordre de taille est d'un à plusieurs centimètres. Il s'y trouve des vertèbres, fragments d'os des membres et dents, de dimensions variées. Ce matériel représente : de probables dinosauriens (fragments vertébraux) ; un chélonien de grande taille (fragments d'épaisses plaques dermiques) ; et un grand crocodilien. Pour cette dernière forme existe une dent sub-complète (Fig. 10), à couronne conique, de 4 cm de haut et 2 cm de diamètre basal, portant de fines crêtes ascendantes délimitant de larges à-plats, d'ordre millimétrique, et de relief plus marqué que chez le grand alligatoridé indet. de Champ-Garimond (*in* Sigé *et al.* 1997 : figs 9-11).

La présence à La Neuve de poissons lépisostéiformes est manifestée par des écailles émaillées caractéristiques, peu fréquentes au demeurant dans le matériel (quelques dizaines).

Un spécimen de médiocre conservation correspond à une dent de présumé mammifère (Fig. 11). D'ordre millimétrique, ce fragment comporte le départ d'une racine et conserve de rares zones

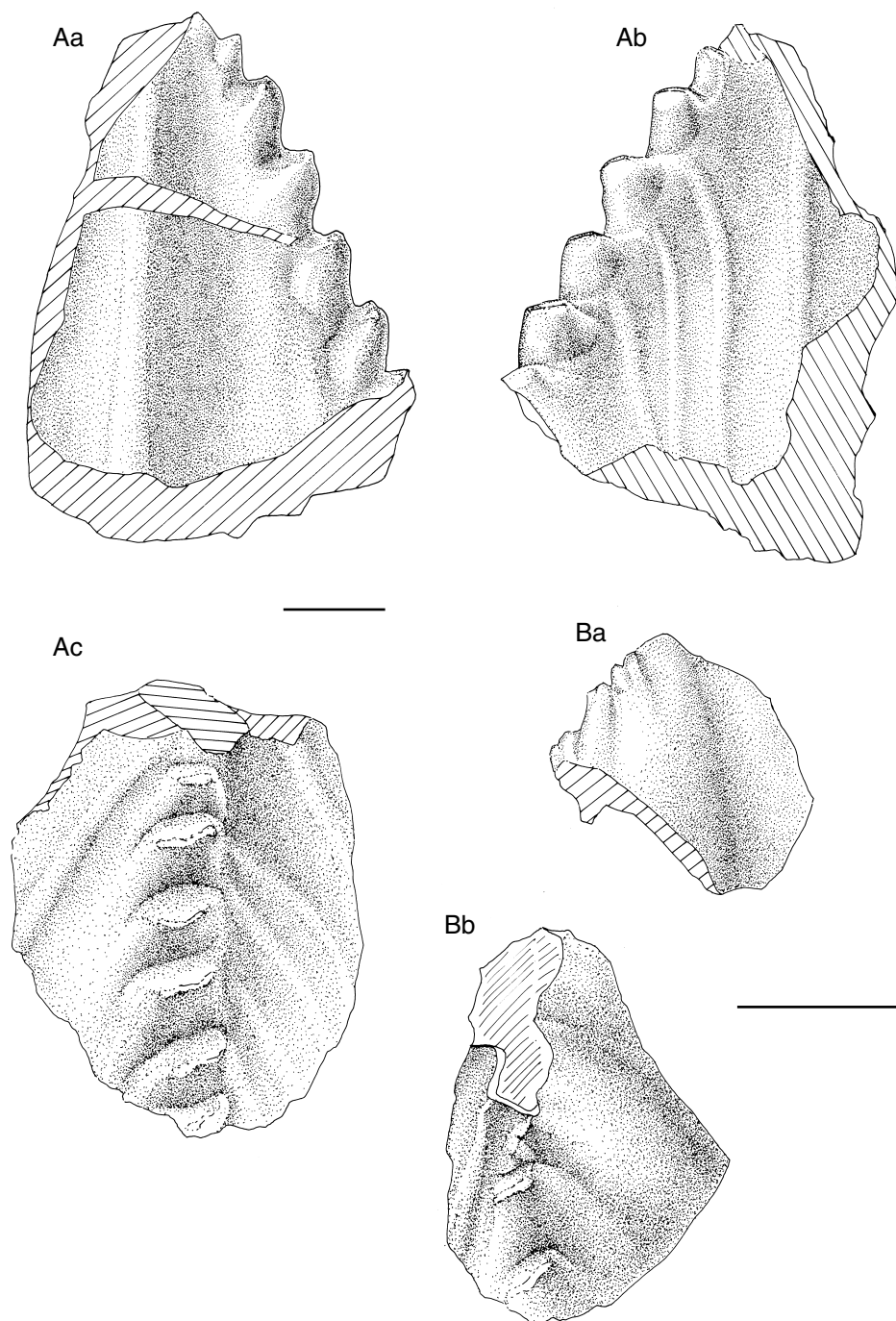


FIG. 9. — La Neuve, Dinosaurien ankylosaure, ? Ankylosauridae indet., fragments de couronnes dentaires ; **A**, (LNE-D03), fragment montrant la crête latérale ; **Aa**, vue labiale ; **Ab**, vue linguale ; **Ac**, vue latérale ; **B**, (LNE-D04), fragment montrant les tubercules apicaux ; **Ba**, vue labiale ; **Bb**, vue latérale. Échelles : 1 mm. L. M. *del.*

d'émail. Une face du spécimen suggère, au mieux, la base de la région latérale d'une molaire, linguale pour une inférieure, labiale pour une supérieure. Ce fossile est le seul indice de la potentialité du gisement à l'égard des mammifères : il est clair qu'il faut traiter des dizaines et même des centaines de tonnes de sédiment pour obtenir ici des résultats significatifs. En jugeant d'après un volume de sédiment traité dix fois moindre, le gisement de La Neuve est comparable en potentiel, voire supérieur, à celui de Champ-Garimond. Il représente par son aspect sédimentologique et paléoécologique le meilleur site reconnu de notre part pour l'ensemble des formations du Crétacé supérieur continental du bassin de Provence, sur une recherche prospective de quelques années.

VETEROVATA, RESTES D'ŒUFS FOSSILES (Géraldine Garcia)

Pour cette étude, seules l'histo-microstructure et la morphologie générale des échantillons ont été prises en compte dans la détermination des morphotypes, puisqu'aucun œuf entier n'a été récolté. Compte tenu de la minceur, de la petite taille des fragments et de leur état de conservation (recristallisation des surfaces), l'analyse des coquilles d'œufs de La Neuve s'est avérée difficile. De plus, la structure de la coquille a pu être affectée par une forte usure et même diagénétiquement altérée (N. B. : les termes espèce, genre, famille sont préférés par la Rédaction à ceux d'oespèce, oogenre, oofamille employés par les spécialistes).

Type 1 : morphotype structural prismatique (Fig. 12A-C)

Description. Le matériel présente une ornementation de type dispersituberculé (tubercules sphériques plutôt grossiers, dispersés sur toute la surface) (Fig. 12A). Les épaisseurs des échantillons varient peu, de 0,45 à 0,6 mm. Ce matériel est de morphotype prismatique avec des unités cristallines sous forme de colonnes régulières (Fig. 12B). Le tubercule est souvent constitué de plusieurs unités (deux à trois), souvent plus larges (Fig. 12C). Les stries de croissance sont horizontales mais elles peuvent s'arquebouter au niveau des reliefs. Pour l'ins-

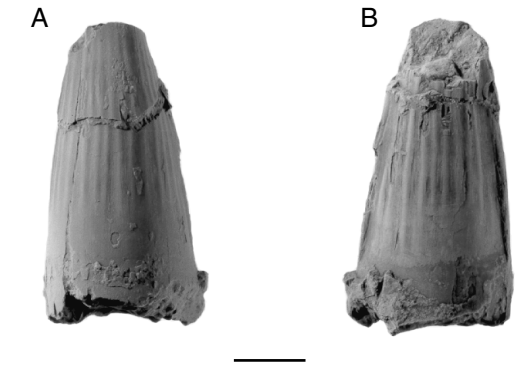


FIG. 10. — La Neuve, Crocodile, ? alligatoridé indet., (LNE-Cr01), dent isolée ; **A**, vue labiale ; **B**, vue linguale. Échelle : 10 mm. Photo N. Podevigne.

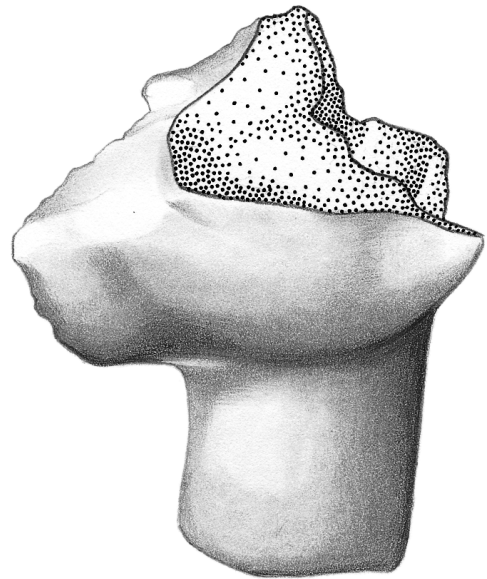


FIG. 11. — La Neuve, ? Mammifère indet., (LNE-Ma01), fragment de dent jugale, vue labiale surplombante. Échelle : 1 mm. A. B. del.

tant, le système de canaux et pores demeure inconnu.

Discussion. Les morphotypes prismatiques possédant une ornementation sont rares. Certains sont rapportés à des dinosaures théropodes (Hirsch & Quinn 1990 ; Horner & Weishampel 1996). L'espèce *Protoceratopsidovum fluxuosum*

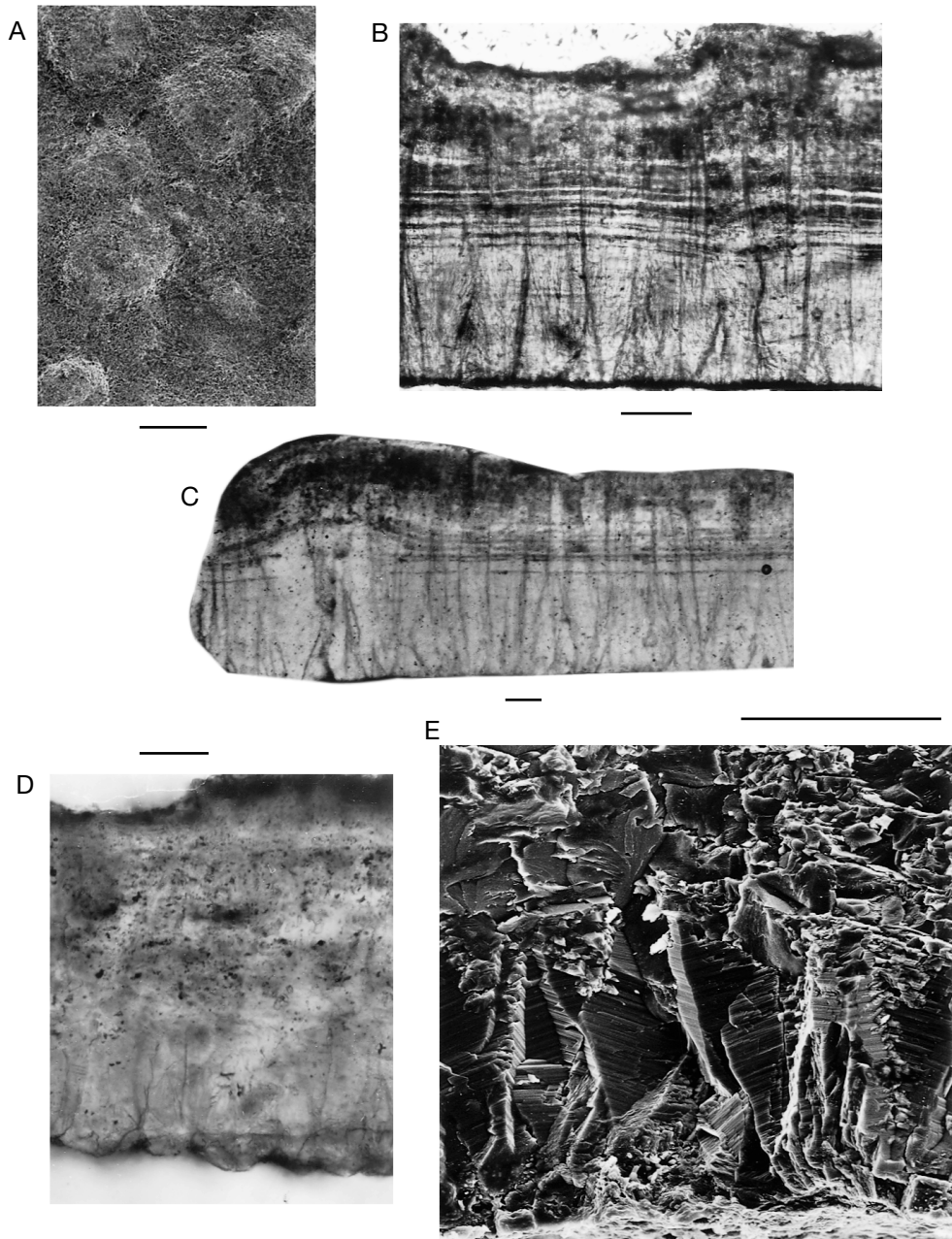


FIG. 12. — La Neuve, coquilles ; **A-C**, morphotype prismatique ; **A**, (LNE-B0), ornementation externe, coquille traitée légèrement à l'acide formique 5 % ; **B**, (LNE-B5), vue radiale (lame mince), notez la structure des unités columnaires ; **C**, (LNE-B2), section transversale passant par un tubercule ; **D-E**, morphotype ratite, famille des *Laevissolothidae* ; **D**, (LNE-D3), vue radiale (LP), notez le passage net entre les deux niveaux ; **E**, (LNE-D0), cassure « fraîche » montrant la différence entre le NM à ultrastructure tabulaire et le NC squamitique. Échelles : A-C, 1 mm ; D, 100 µm ; E, 50 µm.

(Mikhaïlov 1994a) se caractérise par une ornementation externe qui varie suivant les régions de l'œuf. (Les variations de ce type existent chez d'autres morphotypes. Par exemple, l'œuf d'*Elongatoolithus* Zhao, 1975 présente une ornementation aux pôles [type linéarituberculé], différente de celle de l'équateur [type compactituberculé]). Il se pourrait donc que les coquilles étudiées ici soient des éléments d'œufs de *Prismatoolithus* Hirsch, 1994, ce genre n'étant représenté pour l'instant en France que sous forme de fragments sans ornementation. Il se pourrait aussi que ce type soit en fait une nouvelle espèce de ce genre. La découverte récente d'un petit œuf de ce morphotype dans un gisement du bassin de Mèze-Villeveyrac tend à conforter cette hypothèse (Garcia *et al.* sous presse). D'autre part, la correspondance de ce type de coquille avec l'un ou l'autre des deux petits théropodes représentés à La Neuve par des dents isolées (*cf. supra*) semble une hypothèse légitime, cohérente avec l'ordre des dimensions, mais sans exclusive cependant d'une troisième forme.

Type 2 : type ornithoïde, morphotype structural ratite : Laevisoolithidae Mikhaïlov (1987) (Fig. 12D-E)

Description. Parmi l'oomatériel récolté à La Neuve, quelques fragments peuvent être affiliés au morphotype et même à la famille des Laevisoolithidae. Ils en présentent les mêmes caractéristiques : une surface lisse, des épaisseurs de coquilles variant de 0,25 à 0,37 mm et au niveau microstructural une différenciation d'un niveau mamillaire bien structuré d'un niveau continu, qualifié de « spongieux » dont la proportion entre les deux (NM/NC) varie de 1/3 à 2/5 (Fig. 12D). Ces niveaux possèdent une ultrastructure différente, de type tabulaire pour le niveau mamillaire, de type squamatique pour le niveau continu (Fig. 12E). Sur l'ensemble des fragments, aucune ouverture de pores n'a été observée sur la surface externe.

Discussion. Les espèces appartenant aux Laevisoolithidae proviennent essentiellement de la formation Nemegt (Crétacé supérieur) de Mongolie. Cette famille a été rapportée au groupe des oiseaux Enantiornithes sur la base de l'associa-

tion d'œufs de ce type et de restes squelettiques de ce groupe dans le même horizon stratigraphique.

Type 3 : ? type d'organisation de base gekkonoïde. ? Morphotype structural gekkonoïde (Fig. 13A-C)

Description. L'ornementation de la surface externe se caractérise par de petits tubercules dispersés sans ornementation particulière. On note la présence sur certains d'entre eux, d'ouvertures de pores situées dans leur partie sommitale (Fig. 13A). Les fragments sont très minces (0,16 à 0,28 mm). Chaque tubercule est composé de plusieurs unités cristallines. En section transversale, ces unités apparaissent columnaires (Fig. 13C). Il se pourrait en fait que les limites des unités cristallines soient soulignées, voire marquées par des minéralisations. Les stries de croissance apparaissent horizontales, mais elles peuvent parfois onduler. Sous les tubercules, les cristaux divergent. Les canaux aérifères, renflés au sommet des tubercules se poursuivent jusqu'à la surface interne sous forme de conduits plus ou moins rectilignes (Fig. 13B).

Discussion. La position originale de l'ouverture du canal aérifère est rencontrée fréquemment chez les coquilles récentes de type gekkonoïde (Packard & Hirsch 1989). Le type fondamental Gekkonoïde se caractérise par une coquille de deux à trois zones légèrement différentes structuralement. Elles présentent de minces colonnes verticales, irrégulières et forment un niveau cristallin compact et dense (Hirsch 1996). Les fragments étudiés ici montrent de nombreuses similarités (épaisseur, ornementation, réseau des canaux) avec des coquilles attribuées au morphotype Gekkonoïde provenant de Quintanilla del Coco (Moratalla Garcia 1993). Cependant, les unités cristallines de ces deux ootypes apparaissent plus irrégulières que celles décrites par Hirsch (1996) pour le morphotype gekkonoïde.

Type 4 : type crocodiloïde, morphotype structural crocodiloïde : Krokolithidae (Fig. 13D-F)

Description. Seulement cinq fragments de petites dimensions sont présents dans le matériel. La surface externe de la coquille est lisse. Les groupes de plaques basales fixés sur la membrane coquillière

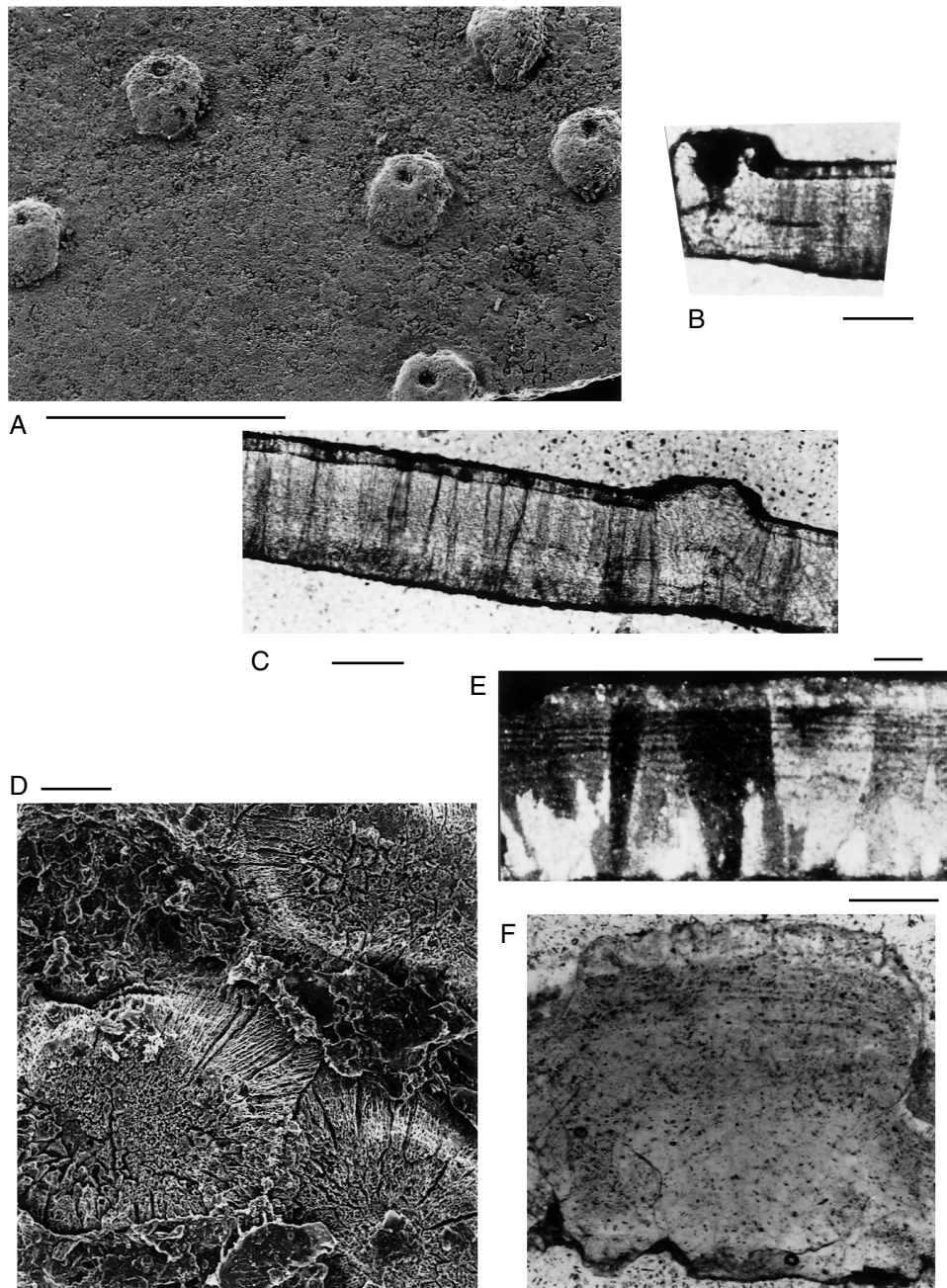


FIG. 13. — La Neuve, coquilles ; **A-B**, morphotype gekkonoïde ; **A**, (LNE-A1), ornementation externe, notez la présence des ouvertures de pores au sommet des tubercules ; **B**, (LNE-A0), lame mince en vue transversale (LP) montrant le trajet du canal aérifère ; **C**, (LNE-A0), section transversale (lame mince) ; **D-F**, morphotype crocodiloïde, famille des Krokolithidae ; **D**, (LNE-C1), surface interne d'une coquille traitée à l'acide acétique montrant l'organisation des fibres cristallines en pétales ; **E**, (LNE-C3), section transversale montrant le réseau de stries de croissance ; **F**, (LNE-C0), vue radiale en LP, forme caractéristique des unités en « coins ». Échelles : A-C, E, F, 1 mm ; D, 100 μ m.

ont été érodés, seules apparaissent les fibres cristallines organisées en pétales (Fig. 13D). L'épaisseur moyenne des échantillons est de 0,29 mm. Les unités de la coquille, constituées de cristaux en coins à structure tabulaire, s'élargissent latéralement vers la surface externe (Fig. 13F). Les stries de croissance subhorizontales forment un réseau dense donnant un aspect lamellaire à la partie supérieure de la coquille (Fig. 13E).

Discussion. Les coquilles de ce morphotype appartiennent par leurs caractères à la famille Krokolithidae, définie par Khoring & Hirsch (1996). D'après une étude méthodologiquement restreinte, elles ont été rapportées par Kerourio (1987) à des alligatorinés de petite taille, sur la base d'une part des ressemblances microstructurales existant avec la coquille d'œuf d'*Alligator mississippiensis* Daudin, 1801, d'autre part de la présence dans plusieurs localités du Crétacé supérieur de France méridionale de dents broyeuruses de petits crocodiles, traditionnellement attribués aux alligatorinés. Cette attribution est récemment confirmée et ces mêmes dents tribodontes sont désormais considérées sous le statut taxonomique d'*Acynodon iberoccitanus* (Buscalioni *et al.* 1997). Une morphologie tribodonte plus dérivée caractérise une autre espèce du même genre (*A. lopezii*), d'âge maastrichtien. Au gisement campanien de Champ-Garimond dans le Gard, d'innombrables dents tribodontes de type *A. iberoccitanus* représentent le vertébré le plus commun de la faune. Du même site ont été signalés (Sigé *et al.* 1997 : 123) de rares et ténus fragments de coquilles d'œufs. Leur étude récente montre leur appartenance au type crocodiloïde, semblable à celui documenté à La Neuve (Garcia obs. pers.). L'association de ces dents et ces œufs dans les deux gisements, et la compatibilité des dimensions suggérée par les deux sources, soutient la présomption d'attribution du Type 4 crocodiloïde de La Neuve à l'alligatoridé *Acynodon iberoccitanus*.

CONCLUSION

BIOSTRATIGRAPHIE

Le contexte lithologique de l'association de La Neuve est celui des alternances d'argiles et de grès

représentant la transition bégudo-rognacienne dans la partie orientale du bassin de l'Arc. Les affleurements de la zone concernée sont attribués au Rognacien sur la carte géologique (BRGM 1970). Au sein de l'association de La Neuve, les meilleures indications stratigraphiques sont celles fournies par les charophytes et les invertébrés. Les plus précises et novatrices proviennent des charophytes. L'espèce *Amblyochara begudiana* est connue essentiellement du Bégudien et *Peckichara pectinata* (forme naine) du Fuvélien supérieur et du Bégudien. D'après ces données, l'âge bégudien du gisement apparaît fortement probable. Riveline *et al.* (1996) d'autre part, dans la récente biozonation des charophytes mésozoïques et cénozoïques, se fondent sur l'analyse magnétostratigraphique de la série provençale (Westphal & Durand 1990) pour placer la biozone bégudienne à *Peckichara pectinata* dans la partie moyenne à supérieure du Campanien (Chron 33N).

D'un autre côté, la majorité des gastéropodes et l'ostracode *Paracandona occitanica* présents à La Neuve ont leur distribution (provençale, bas-languedocienne, sub-pyrénéenne ou espagnole) plus nettement centrée sur le Maastrichtien et plusieurs gastéropodes impliquent des niveaux typiquement rognaciens. Leur indication biostratigraphique est donc à première vue plus récente que celle des charophytes. Cependant il est noté, pour la plupart des gastéropodes de La Neuve, que leur taille est nettement inférieure à celle des formes classiques. Cet état est susceptible de relever d'une condition ancestrale. Dans cette hypothèse, leur âge plus ancien, bégudien, serait acceptable. Pour l'ostracode *Paracandona occitanica*, l'espèce est déjà signalée dans des gisements bégudiens.

Il ne semble pas, par conséquent, exister de contradiction irréductible entre les informations des charophytes et des invertébrés de La Neuve, et l'âge bégudien du gisement paraît constituer la meilleure évaluation actuelle. La validité de l'attribution au Campanien moyen et supérieur plutôt qu'au Maastrichtien tient pour l'essentiel à la fiabilité de la séquence magnétostratigraphique établie pour la série du bassin de l'Arc, supportant la corrélation directe de la biozone à *Peckichara pectinata* au Chron 33N. Même si les difficultés

méthodologiques de l'analyse magnétostratigraphique, notamment en raison des lacunes dans les séries, restent peu négligeables, l'absence d'évidence contradictoire dans le cas présent conduit à l'acceptation d'un âge campanien moyen à supérieur pour le gisement de La Neuve.

Ainsi considéré, ce site améliore de façon appréciable les ressources offertes en Europe pour la connaissance des écosystèmes continentaux d'âge campanien. Pour les vertébrés notamment, les sources d'information pour cette période restaient limitées, restreintes principalement aux gisements de Villeveyrac et Champ-Garimond (Buffetaut *et al.* 1997 ; Sigé *et al.* 1997).

BIODIVERSITÉ, ENVIRONNEMENT ET PALÉOGÉOGRAPHIE

L'assemblage fossile de La Neuve comprend les formes suivantes, identifiables à différents niveaux de précision :

Charophytes	<i>Amblyochara begudiana</i> <i>Peckichara pectinata</i> , forme naine
Gastéropodes	<i>Rognacia abbreviata</i> <i>Palaeostoa</i> sp. <i>P.</i> cf. <i>dilatata</i> <i>Pupilla</i> ? sp. <i>Physa</i> cf. <i>patula</i> <i>P.</i> aff. <i>delecta</i> <i>Macrophysa</i> sp. cf. <i>Megalostoma julliani</i> <i>Palaeocyphophorus</i> indet. ? Pisidiidae indet.
Ostracodes	<i>Paracandona occitanica</i> Genus indet. sp. 1
Poissons	<i>Lepisosteus</i> indet.
Amphibiens	Albanerpetontidae indet. Caudata indet. Discoglossidae indet. Palaeobatrachidae indet.
Squamates	Lacertilia indet. (coquille à morphotype structural gekkonoïde) Lacertilia indet. (vertèbres) ? Sauria indet.
Chéloniens	Chelonia indet.
Crocodiliens	<i>Acynodon iberoccitanus</i> (dents et par hypothèse coquille à morphotype structural crocodiloïde, Krokolithidae)

Dinosauriens	? Alligatoridae indet. Dromaeosauridae indet. cf. <i>Paronychodon</i> sp. Theropoda indet. (coquille à morphotype structural prismatique) <i>Rhabdodon</i> aff. <i>robustus</i> Ankylosauria, ? Ankylosauridae indet. (? « <i>Struthiosaurus</i> »)
Oiseaux	? Enantiornithes, Laevisolithidae sp. (coquille à morphotype structural ratite)
Mammifères	? Mammalia indet.

Exceptés ceux de rares grands reptiles, les restes fossiles de La Neuve sont d'ordre millimétrique et représentent des organismes de faible masse. L'hétérogénéité de l'ensemble reflète un matériel d'origine variée, en partie aquatique et lacustre, en partie amphibie, en partie terrestre. Ce mélange résulte de l'accumulation de restes durs transportés après la mort et la décomposition des organismes. Plutôt qu'une structure chenalisée dans le sédiment encaissant, il s'agit plus vraisemblablement de vases argileuses de fonds ou de talus lacustres, ayant incorporé des objets du milieu aquatique et d'autres du milieu terrestre péri-lacustre, ces derniers transportés dans les boues par l'effet de ravinements. Un enfouissement rapide semble impliqué, ce que traduit la préservation d'objets fragiles ou de petits éléments osseux en connexion anatomique (plusieurs cas sont notés pour les amphibiens). La fragmentation, l'usure et l'encroûtement des plus gros fossiles traduisent un processus plus complexe, en partie à l'air libre et impliquant un plus long transport. Les nombreux restes de coquilles d'œufs éclos sont transportés depuis les zones de ponte dans les sables et vasières des méandres périphériques.

La diversité systématique est inégale suivant les groupes. Très faible pour les vertébrés terrestres de grande taille, elle est faible pour les organismes aquatiques comme les charophytes, ostracodes, poissons. Davantage qu'un biaisage taphonomique, l'appauvrissement dans le deuxième cas reflète plutôt un milieu aquatique très sélectif.

Cette observation faite à propos des charophytes est rejointe par celle d'un ostracode dont les vicariants actuels peuplent des eaux très particulières (e.g., Lac Titicaca, Mouguiart & Corrège 1998). La présence de nodules calcaires dans l'argile, comme l'encroûtement fréquent des fossiles centimétriques, paraissent traduire la saturation du milieu en carbonates, dont la facile précipitation suggère une température ambiante assez chaude. La diversité est nettement plus grande pour les petits gastéropodes, rassemblant des formes terrestres et dulcicoles. Le milieu transitionnel et amphibie qu'ils attestent est également documenté par les petits vertébrés. Les restes d'amphibiens forment la plus grande partie du matériel osseux conservé à La Neuve, et de petits crocodiles à dents broyeuses (vraisemblablement *Acynodon iberoccitanus*) ont leurs lieux de ponte en périphérie du domaine lacustre ou sur les zones insulaires. D'autres formes amphibiens de plus grande taille sont attestées (tortues, crocodiles, et sans doute certains dinosauriens). Quoique divers, les vertébrés terrestres de taille petite ou moyenne (lézards, dinosauriens prédateurs et herbivores ou folivores, oiseaux, mammifères) signalés par leurs rares restes dentaires ou ceux plus nombreux de coquilles d'œufs, sont peut-être sous-représentés dans l'assemblage de La Neuve, par une sélection taphonomique inexpliquée. La biodiversité totale, tant végétale qu'animale, était sans doute nettement plus grande dans le milieu lacustre et péri-lacustre de la période bégudienne.

Dans un sens opposé, il convient d'observer un recouvrement assez important des cortèges biotiques pour les plus riches associations maintenant connues du Crétacé supérieur sud-européen (cf. Sigé *et al.* 1997 : 126). Et cela sous-tend la notion d'une biodiversité totale finalement restreinte, appauvrie, et partagée sur un très vaste domaine. On voit par exemple, pour les vertébrés, des représentations nettement répétitives, au niveau systématique familial et infra-familial, chez les poissons, amphibiens, petits reptiles, plus grands reptiles, mammifères (e.g., lépistostées, mêmes familles voire genres d'amphibiens, mêmes petits théropodes [*Dromaeosauridae* et cf. *Paronychodon*], mêmes petits crocodiles à

dents broyeuses [*Acynodon*], titanosaures, *Rhabdodon*, ankylosaures, proteuthériens comme *Labes* Sigé, 1992 présent à Quintanilla del Coco [*in* Pol *et al.* 1992] et à Champ-Garimond, etc.). Le registre restreint des dinosaures européens du Crétacé terminal, partagé dans la durée et dans l'espace, est par ailleurs un constat plus ancien (Lapparent & Aguirre 1956). Cette matière justifierait dans son ensemble un examen approfondi et un comptage détaillé, s'appuyant sur des données récentes et vérifiées, s'agissant de la biodiversité réelle de la période précédant la crise Crétacé/Tertiaire.

D'autre part le partage d'une telle communauté biotique, à une grande échelle géographique incluant le Pays basque, l'Espagne centrale, le Portugal, la Provence, le Bas-Languedoc, les Pyrénées, la Catalogne, la Roumanie, et allant à un niveau systématique aussi précis que générique, ou même spécifique pour les invertébrés, pose un problème dans le contexte paléogéographique de l'Europe occidentale au Crétacé supérieur, classiquement envisagée comme un archipel. Si une longue période d'évolution, de l'ordre d'une vingtaine de millions d'années, isolait des populations dans des zones insulaires de l'archipel, le résultat serait un effet de dérive endémique vraisemblablement décelable au sein des différents peuplements, alors que c'est l'impression inverse qui se dégage du registre fossile, et qu'il semble plutôt que des « ponts » ou isthmes durablement fonctionnels reliaient les principales zones « insulaires », assez efficacement pour entretenir un brassage génétique au niveau général. À cet égard, les reconstitutions du type de celle de Camoin *et al.* (1993), ménageant de larges liaisons d'environnements fluvio-deltaïques entre les plate-formes margino-littorales et lacustres des zones corso-sardes, ibériques, etc., se concilient beaucoup mieux avec les données paléontologiques continentales que des concepts d'insularité très marquée, aux zones émergées restreintes, dont celui proposé par Owen (1983) apparaît comme un type extrême et peu adéquat. Quoi qu'il en soit, le gisement de La Neuve, bien calé dans la série continentale du Crétacé supérieur provençal, et l'un des rares qui documente le

Campanien du domaine nord-mésogéen, offre une ressource majeure pour la connaissance de l'écosystème péri-lacustre de cette période. Il est important pour ses données originales sur certains groupes (ostracodes), la richesse de son information sur les gastéropodes, les amphibiens, sur différents types structuraux de coquilles d'œufs, et ses potentialités dans la documentation des vertébrés terrestres, les petits dinosauriens, les squamates, les plus grands reptiles par des éléments isolés, et en moindre proportion les mammifères.

Remerciements

M. Ph. Kerourio a joué un rôle important par sa reconnaissance du site et de son intérêt, l'indication fournie aux chercheurs, et son implication dans les premiers travaux. Il en est ici remercié, de même que N. Podevigne (Lyon), A. Boyer et L. Meslin (Montpellier) pour leur concours à l'illustration, J.-F. Babinot et J. L. Sanz pour leur lecture critique et constructive du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Astibia H., Buffetaut E., Buscalioni A. D., Cappetta H., Corral C., Estes R., Garcia-Garmillo F., Jaeger J.-J., Jimenez-Fuentes E., Le Lœuff J., Mazin J.-M., Orue-Etxebarria X., Pereda-Suberbiola J., Powell J. J., Rage J.-C., Rodriguez-Lazaro J., Sanz J. L. & Tong H. 1990. — The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova* 2: 460-466.
- Babinot J.-F. 1980. — Les Ostracodes du Crétacé supérieur de Provence. Systématique, Biostratigraphie, Paléoécologie, Paléogéographie. Thèse, Marseille. *Travaux du Laboratoire de Géologie Historique et Paléontologie de l'Université de Provence* 10 : 1-634.
- Babinot J.-F. & Durand J.-P. 1980. — Le Bégudien : 179-183, in Cavellier C. & Roger J. (eds), *Les Étages français et leurs stratotypes*. BRGM, Mémoires, Orléans.
- Babinot J.-F., Durand J.-P. & Freytet P. 1984. — Sédiments fluvio-lacustres du Sénonien supérieur, in Philip J. (coord.), Synthèse géologique du Sud-Est de la France. *Mémoire BRGM* 125 : 359-362, pl. 7.17 ; 7.18.
- Babinot J.-F., Freytet P. (coord.) & Amiot M., Bilotte M., Broin F. de, Colombo F., Durand J.-P., Feist M., Floquet M., Gayet M., Lange-Badré B., Masrera A., Massieux M., Médus J., Tambareau Y., Ullastre J. & Villatte J. 1983. — Le Sénonien supérieur continental de la France méridionale et de l'Espagne septentrionale : état des connaissances biostratigraphiques. *Géologie méditerranéenne* 10 (3-4) : 245-268.
- Babinot J.-F. & Tambareau Y. 1986. — On *Paracandona occitanica* Babinot et Tambareau. *Stereo-Atlas of Ostracod Shells* 13 (30): 137-144.
- Boissy Saint-Ange de 1848. — Description des coquilles fossiles de calcaire lacustre de Rilly-la-Montagne. *Mémoires de la Société géologique de France*, sér. 2, III, 4 : 265-285.
- BRGM (ed.) 1970. — Carte géologique détaillée de la France au 1/50 000, Aix-en-Provence XXXII-44, 2^e édition.
- Buffetaut E. & Le Lœuff J. 1991. — Late Cretaceous dinosaur faunas of Europe: some correlation problems. *Cretaceous Research* 12: 159-176.
- Buffetaut E., Le Lœuff J., Cavin L., Duffaud S., Gheerbrant E., Laurent Y., Martin M., Rage J.-C., Tong H. & Vasse D. 1997. — Late Cretaceous non-marine vertebrates from southern France: a review of recent finds. *Geobios* M.S. 20: 101-108.
- Buffetaut E., Marandat B. & Sigé B. 1986. — Découverte de dents de Deinonychosaures (Saurischia, Theropoda) dans le Crétacé supérieur du Sud de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes*, 303 : 1393-1396.
- Buscalioni A. D., Ortega F. & Vasse D. 1997. — New crocodiles (Eusuchia: Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of southern Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 325: 525-530.
- Camoin G., Bellion Y., Dercourt J., Guiraud R., Lucas J., Poisson A., Ricou L. E. & Vrielynck B. 1993. — Late Maastrichtian Palaeoenvironments (65.5-65 Ma), in Dercourt J., Ricou L. E. & Vrielynck B. (eds), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps*. BEICIP-FRANLAB, Rueil-Malmaison.
- Chatelet H. 1972. — Étude stratigraphique et paléogéologique du Rognacien en Provence. *Travaux du Laboratoire de Géologie historique et Paléontologie, Université de Provence, Marseille* 3 : 1-87.
- Coombs W. P. Jr. 1990. — Teeth and taxonomy in ankylosaurs, in Carpenter K. & Currie P. J. (eds), *Dinosaur Systematics. Approaches and Perspectives* 8: 269-279.
- Csiki Z. & Grigorescu D. 1998. — Small theropods from the Late Cretaceous of the Hateg Basin (Western Romania). An unexpected diversity at the top of the food chain. *Oryctos* 1: 87-104.
- Currie P. J., Keith Rigby Jr. J. & Sloan R. E. 1990. — Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada, in Carpenter K. & Currie P. J. (eds), *Dinosaur Systematics. Approaches and Perspectives* 8: 107-125.

- Duffaud S. & Rage J.-C. sous presse. — Amphibians from the latest Cretaceous of Laño (Basque Country, Spain). *Paleontologia y Evolución*.
- Durand J.-P. 1961. — *Les Formations fluvio-lacustres du Crétacé supérieur et de et de l'Eocène dans le bassin de l'Arc près de Rousset (Bouches-du-Rhône)*. Diplôme d'Études supérieures, Faculté des Sciences de Marseille, Marseille, France, 155 p.
- Durand J.-P. 1988. — Le synclinal de l'Arc et la limite Crétacé-Paléocène, in *La limite Crétacé-Tertiaire dans le bassin de l'Arc (Sud-Est de la France)*. *Cahiers de la Réserve géologique de Haute-Provence* 1 : 2-10.
- Estes R. 1969. — The Batrachosauroididae and Scapherpetontidae, late Cretaceous and early Cenozoic salamanders. *Copeia*: 225-234.
- Estes R. & Hoffstetter R. 1976. — Les Urodèles du Miocène de la Grive-Saint-Alban (Isère, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 398, Sciences de la Terre 57 : 297-344.
- Fabre-Taxy S. 1959. — Faunes lagunaires et continentales du Crétacé supérieur de Provence. III : Le Maestrichtien et le Danien. *Annales de Paléontologie* 45 : 55-124.
- Feist M. & Freytet P. 1983. — Conséquences stratigraphiques de la répartition des Charophytes dans le Campanien et le Maestrichtien du Languedoc. *Géologie méditerranéenne* 10 (3-4) : 291-301.
- Fox R. C. & Naylor B. G. 1982. — A reconsideration of the relationships of the fossil amphibian *Albanerpeton*. *Canadian Journal of Earth Sciences* 19: 118-128.
- Garcia G., Feist M., Cabot A., Valentin X. & Vianey-Liaud M. sous presse. — Les œufs de dinosaures du Crétacé supérieur du bassin de Villeveyrac-Mèze (Hérault, France). *Bulletin de la Société géologique de France*.
- Grambast L. 1962. — Classification de l'embranchement des Charophytes. *Naturalia Monspeliensis*, Série botanique 14 : 63-86.
- Grambast L. 1971. — Remarques phylogénétiques et biochronologiques sur les *Septorella* du Crétacé terminal de Provence et les Charophytes associées. *Paléobiologie continentale* 2 (2) : 1-38.
- Grambast L. 1974. — Les dernières Clavatoracées (Charophytes) et la zonation du Maestrichtien continental : 196, in *2^e Réunion Annuelle des Sciences de la Terre*. Société géologique, Pont-à-Mousson.
- Grambast L. 1975. — Charophytes du Crétacé Supérieur de la région de Cuenca. In *Symposium sobre el Cretácico de la Cordillera Iberica* (Cuenca, sept. 1974) : 67-83.
- Hirsch K. F. 1994. — Upper Jurassic eggshells from the Western Interior of North America: 137-150, in Carpenter K., Hirsch K. & Horner J. R. (eds), *Dinosaur Eggs and Babies*. Cambridge University Press, New York.
- Hirsch K. F. 1996. — Parataxonomic classification of fossil chelonian and gecko eggs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (4): 752-762.
- Hirsch K. F. & Quinn B. 1990. — Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 491-511.
- Horner J. R. & Weishampel D. B. — A comparative embryological study of two ornithischian dinosaurs. *Nature* 383: 103.
- Kerourio P. 1987. — Présence d'œufs de crocodiliens dans le Rognacien inférieur (Maastrichtien supérieur) du bassin d'Aix en Provence (Bouches-du-Rhône, France). *Geobios* 20 (2) : 275-281.
- Kohring R. & Hirsch K. F. 1996. — Crocodilian and avian eggshells from the Middle Eocene of the Geiseltal, Eastern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 67-80.
- Lapparent A. F. de & Aguirre E. 1956. — Présence de Dinosauriens dans le Crétacé supérieur du bassin de Tremp (province de Lerida, Espagne). *Comptes Rendus sommaires des Séances de la Société géologique de France* 14 : 261-262.
- Massieux M., Rey J. & Villatte J. 1987. — Sur l'âge maestrichtien de l'affleurement de La Rouquette (commune de Paraza), Minervois. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 123: 151-157.
- Massieux M., Tambareau Y. & Villatte J. 1979. — Découverte de *Septorella brachycera* Grambast et de *Septorella ultima* Grambast dans le Maestrichtien supérieur des Petites Pyrénées. Conséquences stratigraphiques. *Geobios* 12 (6): 899-905.
- Matheron P. 1832. — Observations sur les terrains tertiaires des Bouches-du-Rhône et description des coquilles fossiles inédites ou peu connues qu'ils renferment. *Annales des Sciences et de l'Industrie du Midi de la France* III.
- Mikhailov K. E. 1987. — Some aspects of the structure of the shell of the egg. *Paleontological Journal* 21: 54-61.
- Mikhailov K. E. 1991. — Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Paleontologica Polonica* 36: 193-238.
- Mikhailov K. E. 1994a. — Theropod and protoceratopsian dinosaur eggs from the Cretaceous of Mongolia and Kazakhstan. *Paleontological Journal* 28: 101-120.
- Moratalla Garcia J. J. 1993. — *Restos indirectos de dinosaurios del registro Español: Paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y paleoicnología del Cretácico superior*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España, 2 vol., 727 p.
- Mouguiart P. & Corrège T. 1998. — Écologie et paléoécologie des ostracodes actuels et holocènes de l'Altiplano. In *3^e Congrès européen des ostracodologues*, Paris-Bierville, 8-12 juillet 1996. *Bulletin du Centre de Recherche d'Elf Pau Aquitaine* 20: 103-115.
- Mourier T., Bengtson P., Bonhomme M., Buge E., Cappetta H., Crochet J.-Y., Feist M., Hirsch K. F.,

- Jaillard E., Laubacher G., Lefranc J. P., Moullade M., Noblet C., Pons D., Rey J., Sigé B., Tambareau Y. & Taquet P. 1988. — The Upper Cretaceous - Lower Tertiary marine to continental transition in the Bagua Basin, Northern Peru. *Newsletter on Stratigraphy* 19 (3): 143-177.
- Owen H. G. 1983. — *Atlas of Continental Displacement, 200 Million Years to the Present*. Cambridge University Press, Cambridge, 159 p.
- Packard M. J. & Hirsch K. F. 1989. — Structure of shells from eggs of the geckos *Gekko gekko* and *Phelsuma madagascarensis*. *Canadian Journal of Zoology* 67: 746-758.
- Pol C., Buscalioni A. D., Carballeira S., Francés V., Lopez Martinez N., Marandat B., Moratalla J. J., Sanz J. L., Sigé B. & Villatte J. 1992. — Reptiles and mammals from the Late Cretaceous new locality Quintanilla del Coco (Burgos Province, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 184 (3): 279-314.
- Ramirez del Pozo J. & Melendez Hevia F. 1972. — Nuevos datos sobre el Cretácico superior- Eoceno de la Serranía de Cuenca. *Boletín Geológico y Minero* 83-5: 443-456.
- Riveline J., Berger J.-P., Feist M., Martin-Closas C., Schudack M. & Soulié-Märsche I. 1996. — European Mesozoic-Cenozoic Charophyte biozonation. *Bulletin de la Société géologique de France* 67 (3): 453-468.
- Sigé B., Buscalioni A. D., Duffaud S., Gayet M., Orth B., Rage J.-C. & Sanz J. L. 1997. — État des données sur le gisement crétacé supérieur continental de Champ-Garimond (Gard, Sud de la France). *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 34 : 111-130.
- Tambareau Y., Hottinger L., Rodriguez-Lazaro J., Villatte J., Babinot J.-F., Colin J.-P., Garcia-Zarraga E., Rocchia R. & Guerrero N., 1997. — Communautés fossiles benthiques aux alentours de la limite Crétacé/Tertiaire dans les Pyrénées. *Bulletin de la Société géologique de France* 168 (6) : 795-804.
- Vergnaud-Grazzini C. & Hoffstetter R. 1972. — Présence de Palaeobatrachidae (Anura) dans les gisements tertiaires français. Caractérisation et affinités de la famille. *Palaeovertebrata* 5: 157-177.
- Westphal M. & Durand J.-P. 1990. — Magnétostratigraphie des séries continentales fluvio-lacustres du Crétacé supérieur dans le synclinal de l'Arc (région d'Aix-en-Provence, France). *Bulletin de la Société géologique de France* 8, 6, 4: 609-620.
- Zhao Z. 1975. — The microstructure of dinosaurian eggshells of Nanshiung Basin, Guangdong Province. *Vertebrata Palasiatica* 17: 131-136.

*Soumis le 24 février 1999 ;
accepté le 20 septembre 1999.*